

濒危植物小溪洞杜鹃种群结构与动态特征

李晓花 刘 杰 李丹丹 张乐华*

江西省、中国科学院庐山植物园, 植物迁地保护与利用江西省重点实验室, 江西九江 332900

摘 要 小溪洞杜鹃(*Rhododendron xiaoxidongense*)为我国特有的珍稀濒危植物, 狭域分布于罗霄山脉中段, 种群数量稀少, 曾被评估为灭绝(EX), 其资源状况和种群结构与动态不清楚, 严重制约了该物种的保护。该研究以现存的小溪洞杜鹃种群为研究对象, 通过空间代替时间的方法得到种群龄级结构, 据此计算种群动态指数、编制静态生命表、绘制存活曲线和生存函数曲线, 分析种群结构特征与生存潜力; 运用时间序列模型预测种群未来发展趋势, 并采用聚集度指标判断种群空间分布格局, 旨在明确小溪洞杜鹃种群生存状况、发展趋势及影响种群更新的关键因子, 为其野生种群保护、管理和复壮提供科学依据。结果表明: (1) 4个小溪洞杜鹃种群龄级结构均不完整, 总体表现为中龄、成龄个体较多, 低龄及老龄个体严重不足, 属衰退型。(2) 相邻龄级间的动态指数随着龄级增大呈“衰退—增长—稳定—衰退”的波动变化, 忽略外部干扰时的动态指数 $>$ 考虑外部干扰时的动态指数($V'_{pi} > 0$, V''_{pi} 趋近于0, 对外部干扰所承担的风险概率最大值为11.11%, 表明该种群受外部干扰风险概率高, 抗干扰能力弱。(3) 期望寿命在I龄级时最大, 存活曲线为Deevey-II型。(4) 死亡率和消失率曲线呈“升高—降低—升高”动态变化, 种群处于不稳定状态。(5) 生存函数曲线呈现前期锐减、中期相对稳定和后期缓慢衰退的趋势, 并在较小的龄级(2.25龄)进入衰退期, 表明种群生存力较弱。(6) 在未来2、4、6和8个龄级时间后, 低龄、中龄个体数减少, 成龄、老龄个体数增多, 种群面临衰退风险。(7) 种群分布格局总体表现为集群分布, 但随着龄级增大聚集度减弱, 并在VII–VIII龄级时过渡到随机分布。综上所述, 种群个体数量少、分布地狭窄、抗干扰能力弱及幼苗更新困难是导致小溪洞杜鹃濒危的主要原因。建议加强小溪洞杜鹃种群的生境保护与抚育管理, 并结合野外回归和迁地保护, 多途径实现种群保护与复壮。

关键词 小溪洞杜鹃; 静态生命表; 生存函数; 时间序列预测; 空间格局; 保护策略

李晓花, 刘杰, 李丹丹, 张乐华 (2025). 濒危植物小溪洞杜鹃种群结构与动态特征. 植物生态学报, 49, 1844-1857. DOI: 10.17521/cjpe.2024.0324

Population structure and dynamic characteristics of the endangered plant *Rhododendron xiaoxidongense*

LI Xiao-Hua, LIU Jie, LI Dan-Dan, and ZHANG Le-Hua*

Lushan Botanical Garden, Jiangxi Province and Chinese Academy of Sciences, Jiangxi Provincial Key Laboratory of Ex Situ Plant Conservation and Utilization, Jiujiang, Jiangxi 332900, China

Abstract

Aims *Rhododendron xiaoxidongense* is an endemic, rare and endangered species in China, with a narrow distribution in the central part of the Luoxiao Mountains. *Rhododendron xiaoxidongense* was once assessed as extinct (EX) because its habitat is extremely limited and individual numbers are so scarce that it is difficult to find in the wild. However, as details on the resource status, population structure and dynamics of the species are lacking, the conservation of this species is severely constrained. This study aims to clarify the survival status and future development trend of the population, and key factors affecting population regeneration by analyzing the structure and dynamics characteristics of the existing populations of *R. xiaoxidongense*, which will provide scientific basis for the conservation, management, and revitalization of wild populations.

Methods Based on the investigated parameters, the age structure of the *R. xiaoxidongense* population was obtained using a space-for-time substitution method. Subsequently, the dynamic index, static life table, survival curves and survival function curves of the population were determined to analyze the population structure characteristics and survival potential. The time series prediction model was employed to predict the future development trend of the population, and the aggregation degree index was used to determine the spatial

收稿日期Received: 2024-09-24 接受日期Accepted: 2025-05-28

基金项目: 江西省重点研发计划(20232BBF60005)和江西省自然科学基金(20212BAB215026)。Supported by the Key R&D Program of Jiangxi Province (20232BBF60005) and the Natural Science Foundation of Jiangxi Province (20212BAB215026).

* 通信作者Corresponding author (lehua07@163.com)

distribution pattern of the population.

Important findings (1) The age structure of the four populations of *R. xiaoxidongense* was incomplete, with an overall trend of more middle-aged and mature individuals and a severe lack of low-aged and old individuals, and the age structure tended to be a decline type. (2) The dynamic index of adjacent age class showed a fluctuating trend of “decline—growth—stability—decline” with increasing age class, the dynamic index without external interference $>$ the dynamic index under external disturbance ($V'_{pi} > 0$), and V'_{pi} was close to 0. The maximum risk probability in response to random disturbance under external environmental interference was 11.11%, indicating that the population had a high probability of risk from external disturbance and had a very weak resistance to disturbances. (3) The life expectancy was highest at age class I, and the population survival curve tended to be Deevey-II type. (4) The mortality rate and vanish rate curves showed a dynamic pattern of “increase—decrease—increase”, which indicated the population was in an unstable state. (5) The survival function curve showed the trend of sharp decline in the early stages, relative stability in the middle stages, and slow decline in the later stages, and entered the decline phase at a relatively young age class (age class 2.25), which indicated that the population had weak viability. (6) In the future, after the 2, 4, 6, and 8 age classes, the number of low and middle-aged individuals in the population would decrease, in contrast, the number of adult and old individuals would increase, indicating that the population will face a risk of decline. (7) The overall spatial pattern of the population was clumped distribution, but the degree of aggregation decreased with increasing age class, transitioning to a random distribution in age classes VII–VIII. In summary, the small population size, narrow distribution range, low resistance to external disturbance, and difficulty in seedling regeneration are the main factors leading to the endangered status of the *R. xiaoxidongense*. We suggest strengthening habitat protection and tending management of the *R. xiaoxidongense* population, and achieving population conservation and revitalization through multiple approaches, including wild reintroduction and *near situ* conservation.

Key words *Rhododendron xiaoxidongense*; static life table; survival function; time series prediction; spatial pattern; conservation strategies

Li XH, Liu J, Li DD, Zhang LH (2025). Population structure and dynamic characteristics of the endangered plant *Rhododendron xiaoxidongense*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 49, 1844–1857. DOI: 10.17521/cjpe.2024.0324

种群是指某一特定时间和区域内同一物种构成的群体, 是物种进化和构成植物群落的基本单位(姜汉侨等, 2010)。种群结构与动态是揭示种群现状、预测种群发展趋势的基础, 为种群生态学研究的核心内容(Chhetri et al., 2016; 李敏敏等, 2022)。种群结构是种群最基本的特征, 能反映种群内不同龄级个体数量的分布和配置情况, 并能在一定程度上揭示种群与环境之间的相互关系(Kang et al., 2014)。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, 它不仅可以揭示种群个体生存能力及其与生境的关系, 还可以预测种群未来发展动态和演变趋势(李敏敏等, 2022; 卢晶等, 2022)。种群分布格局是指种群个体在水平空间的配置状况, 能反映环境对个体行为、生长和生存的影响及相互关系, 揭示种群生存策略和空间格局形成的生态学过程、成因与动态机理(康佳鹏等, 2019)。种群年龄结构、静态生命表、存活曲线、生存函数分析和时间序列预测等是种群统计学的重要研究方法(李敏敏等, 2022; 张金峰等, 2022), 可用于分析种群的生存现

状、生态特性、形成机制和演替规律, 揭示其历史中的环境筛和生存瓶颈, 推测种群过去结构和可能的历史干扰以及对环境的适应能力, 并能预测种群未来的数量动态与发展趋势(Pollmann, 2003; 卢晶等, 2022)。探究濒危植物种群结构、数量动态、生存潜力及空间分布格局, 有助于增进对种群生态特性、影响因素、形成机制及演替规律的了解(康佳鹏等, 2019), 对揭示其濒危机制以及科学保护与管理具有重要意义(吴其超等, 2021; 何斌等, 2022)。

杜鹃花泛指杜鹃花科杜鹃花属(*Rhododendron*)植物, 具有极高的观赏、生态和工业价值。全球有野生杜鹃约1 000种(不含种下分类等级, 下同), 广泛分布于欧洲、亚洲、北美洲; 中国是全球杜鹃花的起源和分布中心, 约有野生种600种(张乐华等, 2022)。关于杜鹃花属植物的资源与分布(程洁婕等, 2021)、群落结构与多样性(王昭懿等, 2023)、种群结构与动态(卢玉鹏等, 2022; 王逍等, 2023; 赵宏玖等, 2024)及其与环境关系(陈怡超等, 2018; 王梓卓等, 2022)的研究近年已有较多的报道, 但对于种类众

多、生态类型多样的杜鹃花属而言, 其种群生态学仍有许多科学问题亟待探究。小溪洞杜鹃(*R. xiaoxidongense*)隶属于杜鹃花属常绿杜鹃亚属(Subg. *Hymenanthes*), *Flora of China* (Fang et al., 2005)将其置于云锦杜鹃亚组(subsect. *Fortunea*), 张乐华等(2022)根据其形态特征将其改置于耳叶杜鹃亚组(Subsect. *Auriculata*)。该物种模式产地为井冈山小溪洞的湖洋塔, 但新种描述(胡文光, 1990)错误较多。其形态特征为: 株高通常3–5 m, 分枝多, 无明显的主干, 属常绿大灌木, 少数植株能生长成小乔木; 叶片较大(长达34 cm)、质地薄; 6月下旬至7月中下旬开花, 总状伞形花序有7–12花, 纯白色, 具芳香气味; 蒴果10月下旬至11月上旬成熟; 幼枝、叶片、花器官及蒴果密被长柄腺毛, 观赏价值高。小溪洞杜鹃狭域分布于罗霄山脉中段, 种群及个体数量少, 分布地狭窄且偏僻, 野外难以发现, 在2013年发布的《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》(https://www.mee.gov.cn/gkml/hbb/bgg/201309/t20130912_260061.htm)及《中国被子植物濒危等级的评估》(覃海宁等, 2017)中被评估为灭绝(EX)。我们历经多年的野外考察, 重新发现小溪洞杜鹃的野生分布, 并开展了其种子萌发(李丹丹等, 2022)、高温胁迫生理机制(李丹丹等, 2025b)和解剖结构(李丹丹等, 2025a)等研究, 但其资源分布状况和种群结构与动态特征未见报道, 严重制约了该物种的保护。因此, 本研究对小溪洞杜鹃的自然分布开展了系统调查, 并在现已发现的分布区设置样方, 调查了各样方内的种群个体数量、龄级结构及幼苗更新状况, 分析了种群生存潜力、演替动态、分布格局及其影响因素, 旨在阐明三个科学问题: (1)现存的小溪洞杜鹃种群结构和动态特征如何? (2)自身的生物学特征、适应性、种内种间竞争等生物因子和光照、湿度、地表覆盖物等环境因素如何影响其种群动态及空间分布格局? (3)生殖障碍、幼苗更新条件、环境筛等是否为其种群生存及未来发展的限制因子? 以期从种群生态学角度揭示其濒危机制, 为野生种群保护、管理及复壮提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区与样地概况

研究区位于江西与湖南两省交界的罗霄山脉中段万洋山(113.92°–114.50° E, 26.17°–26.75° N), 为

南北向山脉, 最高峰南风面海拔2 120 m, 为罗霄山脉最高峰, 最低海拔200 m, 山谷相对高差600–1 300 m, 属中亚热带湿润性季风气候带。气候四季分明, 水热条件充沛, 年平均气温14.2 °C, 7月平均气温23.9 °C, 1月平均气温3.4 °C, ≥ 10 °C年积温4 224 °C, 无霜期247.5 d。年降水量1 800 mm, 年蒸发量980 mm, 相对湿度85%。土壤为中亚热带山地森林土, 垂直带谱明显, 以山地红壤和黄壤为主, 呈酸性。地带性植被为中亚热带常绿阔叶林(王蕾等, 2013)。

通过多年的野外调查, 共发现小溪洞杜鹃5个分布区并分别设置样地。样地I: 江西井冈山市市长坪乡小江西坳矿场(代号XJXA, 下同), 位于井冈山国家级自然保护区内(114.09° E, 26.42° N), 海拔1 629 m, 坡向东北67°, 坡度30°–40°; 样地II: 江西遂川县大汾镇赵公亭附近(ZGT), 位于南风面国家级自然保护区内(114.08° E, 26.41° N), 海拔1 785 m, 坡向东北51°, 坡度20°; 样地III: 湖南炎陵县桃源洞(TYD), 与江西遂川县交界处, 位于桃源洞国家级自然保护区内(114.08° E, 26.41° N), 海拔1 765 m, 坡向西南259°, 坡度26°–29°; 样地IV: 湖南炎陵县大院农场(DYNC), 位于桃源洞国家级自然保护区内(114.07° E, 26.42° N), 海拔1 630 m, 坡向东北38°, 坡度15°–20°; 样地V: 江西遂川县五指峰林场大坝里分场湖洋塔附近(模式植物产地), 因该样地现仅存1株成年株, 故未纳入该研究中。5个样地间, 除模式植物产地与其他样地间距离相对较远(约10 km)外, 其他4个样地之间的直线距离不足5 km, 海拔高差仅156 m, 气候较为相似。样地中与小溪洞杜鹃伴生的乔木主要有青冈(*Quercus glauca*)、褐叶青冈(*Q. stewardiana*)、交让木(*Daphniphyllum macropodum*)、微毛柃(*Eurya hebeclados*)、髭脉柃叶树(*Clethra barbinervis*)、榉木(*Prunus buergeriana*)和山樱花(*Prunus serrulata*)等; 灌木主要有圆锥绣球(*Hydrangea paniculata*)、云锦杜鹃(*R. fortunei*)、鹿角杜鹃(*R. latoucheae*)、马银花(*R. ovatum*)、尖连蕊茶(*Camellia cuspidata*)和白花龙(*Styrax faberi*)等; 藤本种类较少, 主要有雷公藤(*Tripterygium wilfordii*)、木通(*Akebia quinata*)和忍冬(*Lonicera japonica*)等; 草本主要有十字薹草(*Carex cruciata*)、五节芒(*Miscanthus floridulus*)、莠竹(*Microstegium vimineum*)、糠稷(*Panicum bisulcatum*)、异药花(*Fordiophyton faberi*)、华中蹄盖蕨(*Athyrium wardii*)

和金发藓(*Polytrichum commune*)等。

1.2 样地设置与调查方法

2023年7月, 在小溪洞杜鹃开花期进行样地调查。因其为灌木, 且分布地域狭窄、数量稀少, 采用典型样地调查法在每个分布地分别设置4个10 m × 10 m的样方, 记录经纬度、海拔、坡向、坡度及生境条件、郁闭度、植被情况、干扰程度等。每个样方再划分为4个5 m × 5 m的小样方, 记录样方内所有小溪洞杜鹃的胸径(胸径≤1.0 cm或株高≤1.3 m的个体测量地径)、高度和冠幅。采用空间代替时间的方法, 以径级代替龄级分析其种群结构特征(吴其超等, 2021)。根据样地调查获得的数据及小溪洞杜鹃生活史特征, 参考穆振北等(2021)的方法, 按胸径(DBH)大小, 以每龄级间隔2.5 cm为标准将种群龄级结构划分为9个级: DBH ≤ 2.5 cm为I龄级, 2.5 cm < DBH ≤ 5.0 cm为II龄级, 5.0 cm < DBH ≤ 7.5 cm为III龄级, 7.5 cm < DBH ≤ 10.0 cm为IV龄级, 10.0 cm < DBH ≤ 12.5 cm为V龄级, 12.5 cm < DBH ≤ 15.0 cm为VI龄级, 15.0 cm < DBH ≤ 17.5 cm为VII龄级, 17.5 cm < DBH ≤ 20.0 cm为VIII龄级, DBH > 20.0 cm为IX龄级, 统计每个龄级的个体数量, 编制静态生命表, 分析种群动态变化。根据小溪洞杜鹃生长发育特点, 将9个龄级归为4个发育阶段: DBH ≤ 2.5 cm为低龄, 2.5 cm < DBH ≤ 7.5 cm为中龄, 7.5 cm < DBH ≤ 15.0 cm为成龄, DBH > 15.0 cm为老龄。同时, 根据小溪洞杜鹃植株高度(H)特征, 以高度间隔1.0 m为标准将种群划分为7个高度级: 因样方内未见H ≤ 1.0m的植株, 故将H ≤ 2.0 m设为H₁级, 2.0 m < H ≤ 3.0 m为H₂级, 3.0 m < H ≤ 4.0 m为H₃级, 4.0 m < H ≤ 5.0 m为H₄级, 5.0 m < H ≤ 6.0 m为H₅级, 6.0 m < H ≤ 7.0 m为H₆级, H > 7.0 m为H₇级。

1.3 数据分析

1.3.1 种群动态量化分析

参考陈晓德(1998)植物种群与群落结构动态量化分析方法, 定量描述不同样方内小溪洞杜鹃种群动态, 计算公式如下:

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

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

式中, V_n 为种群内相邻两龄级间的数量动态变化指数; V_{pi} 为在忽略外部干扰情况下整个种群的数量动态变化指数; S_n 、 S_{n+1} 分别为第 n 和 $n+1$ 龄级种群个体数, k 为种群龄级数量。

当考虑未来的外部干扰时, V_{pi} 还与各龄级内的个体数(S_n)及龄级数量(k)相关, 可进一步将公式(2)修正为:

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

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

式中, V_n 、 V_{pi} 、 V'_{pi} 取正、0、负值时, 分别反映种群内两个相邻龄级(或整个种群)个体数量呈增长、稳定和衰退的结构动态关系。 $P_{\max}$ 表示种群对外部干扰所承担的风险概率最大值。

1.3.2 种群静态生命表编制与存活曲线分析

静态生命表的编制参照吴其超等(2021)和王雨婷等(2024)的方法, 公式如下:

$$l_x = (a_x / a_0) \times 1000 \quad (5)$$

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

$$q_x = (d_x / l_x) \times 100\% \quad (7)$$

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

$$T_x = L_x + L_{x+1} + L_{x+2} + \dots \quad (9)$$

$$e_x = T_x / l_x \quad (10)$$

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

$$S_x = l_{x+1} / l_x \quad (12)$$

式中, x 为龄级; a_x 为匀滑修正后 x 龄级的存活个体数; a_0 为匀滑处理后第I龄级的存活个体数; l_x 为 x 龄级开始时标准化(一般转化为1 000)存活个体数; d_x 为从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期内标准化死亡个体数; q_x 为从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间的死亡率; L_x 为从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间存活个体数; T_x 为从 x 龄级到超过 x 龄级的个体总数; e_x 为进入 x 龄级个体的期望寿命; $\ln l_x$ 为标准化存活数的自然对数值; K_x 为 x 龄级的消失率; S_x 为 x 龄级的存活率。由于静态生命表反映的是特定时间下多个世代重叠的年龄动态, 因此生命表的编制过程中会出现死亡率为负的情况, 故采用匀滑技术对 x 龄级内现有个体数 A_x 进行处理(张金峰等, 2022; 王雨婷等, 2024), 得到匀滑后的修正值 a_x 。

以龄级为横坐标, 标准化存活数对数($\ln l_x$)、死亡率(q_x)和消失率(K_x)为纵坐标, 分别绘制种群存活

曲线、死亡率曲线和消失率曲线。为确定小溪洞杜鹃种群存活状况符合哪种类型的曲线(Deevey-II型和Deevey-III型),采用Hett和Loucks (1976)提出的数学模型:即用指数方程 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 和幂函数方程 $N_x = N_0 x^{-b}$ 进行拟合检验。式中 N_x 、 N_0 分别代表匀滑后 x 龄级内存活数和种群形成初期的个体数, b 为死亡率。

1.3.3 种群生存分析

参照李敏敏等(2022)的方法,引入生存率函数(S_x)、累积死亡率函数(F_x)、死亡密度函数(f_x)及危险率函数(λ_x)分析小溪洞杜鹃种群的生存现状,计算公式如下:

$$S_x = P_1 P_2 \cdots P_x \quad (13)$$

$$F_x = 1 - S_x \quad (14)$$

$$f_x = (S_{x-1} - S_x) / h_x \quad (15)$$

$$\lambda_x = 2q_x / h_x (1 + P_x) \quad (16)$$

式中, P_x 为存活率, h_x 为龄级宽度, q_x 为死亡率。根据以上函数绘制种群生存率、累积死亡率、死亡密度和危险率的函数曲线。

1.3.4 种群时间序列预测分析

时间序列分析是研究种群未来年龄结构和发展趋势的理想手段,移动平均法作为时间序列预测中的常用方法,在预测种群动态方面已得到广泛应用。以小溪洞杜鹃种群各龄级个体数为原始数据,采用以下模型(李敏敏等, 2022),对未来经过2、4、6和8个龄级时间后种群各龄级的个体数量进行时间序列预测。

$$M_t = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k \quad (17)$$

式中, n 为需要预测的龄级时间, t 为龄级, X_k 为当前 k 龄级种群存活数, M_t 为未来 n 个龄级时间后 t 龄级的种群存活数。

1.3.5 种群分布格局分析

采用扩散系数(C)、丛生指数(I)、平均拥挤度(M^*)、聚块性指数(PAI)、聚集度指数(C_a)和负二项分布指数(K)分析小溪洞杜鹃种群不同龄级的聚集度和空间分布格局,并对扩散系数进行 t 检验(雷颖等, 2022; 赵宏玖等, 2024)。

$$C = S^2 / \bar{X} \quad (18)$$

$$I = (S^2 / \bar{X}) - 1 = C - 1 \quad (19)$$

$$M^* = \bar{X} + (S^2 / \bar{X} - 1) = \bar{X} + I \quad (20)$$

$$PAI = M^* / \bar{X} \quad (21)$$

$$K = \bar{X}^2 / (S^2 - \bar{X}) \quad (22)$$

$$C_a = (S^2 - \bar{X}) / \bar{X}^2 = 1 / K \quad (23)$$

式中, S^2 为样方的个体数方差,

$$S^2 = \left[\sum_i^N (x_i - S^2 - \bar{X})^2 \right] / (N - 1), N \text{ 为样方个数, } x_i$$

为第 i 样方内的个体数, $\bar{X}$ 为样方中个体数均值,

$$\bar{X} = \left(\sum_i^N x_i \right) / N. \text{ 当 } I, K, C_a > 0, C, PAI > 1, M^* > \bar{X}$$

时,表示种群呈集群分布;当 $I, K, C_a < 0, C, PAI < 1, M^* < \bar{X}$ 时,表示种群呈均匀分布;当 $I, C_a = 0, C, PAI = 1, M^* = \bar{X}, K > 8$ 时,表示种群呈随机分布。

2 结果

2.1 小溪洞杜鹃种群结构及动态变化特征分析

2.1.1 种群龄级结构

4个种群共有小溪洞杜鹃214株。总种群个体数量随着龄级增大呈先增加(I-III龄级)、后减少(III龄级后)的变化趋势,龄级结构呈不规则的金字塔型(图1)。4个发育阶段中,低龄(I龄级)个体数18株,中龄(II-III龄级)125株,成龄(IV-VI龄级)67株,老龄(VII-IX龄级)仅4株,分别占总个体数的8.41%、58.41%、31.31%和1.87%。可见,小溪洞杜鹃种群主要集中在中龄和成龄,低龄和老龄个体严重不足,龄级结构属衰退型。不同种群龄级结构分析(图1)发现,小江西坳种群个体数量少,龄级结构缺失严重(仅出现3个龄级);赵公亭种群中龄、成龄个体数量占比较大,老龄个体少,低龄个体缺失;桃源洞和大院农场种群中龄、成龄个体数量较多,低龄个体也有一定比例,老龄个体极少。

2.1.2 种群高度级结构

小溪洞杜鹃种群的高度级分布差异较大,其中 H_2 级个体最多(62株); H_5 、 H_3 、 H_4 级其次,分别为47、43、38株; H_1 、 H_6 级个体较少,分别为12、11株; H_7 级仅1株(图2)。表明该种群高度级结构主要集中在 H_2 - H_5 级,与龄级结构相似。不同种群中,小江西坳种群 H_3 级个体占比最大, H_1 级次之,缺乏 H_4 、 H_5 级个体;赵公亭种群以 H_4 、 H_5 级个体居多, H_2 、 H_3 、 H_6 级次之,缺乏 H_1 、 H_7 级个体;桃源洞种群以 H_2 级个体最多, H_5 级次之, H_6 级仅1株,缺乏 H_7 级个体;大院农场种群以 H_4 级个体最多, H_3 、 H_5 级次之, H_1 级仅1株,缺乏 H_7 级个体。

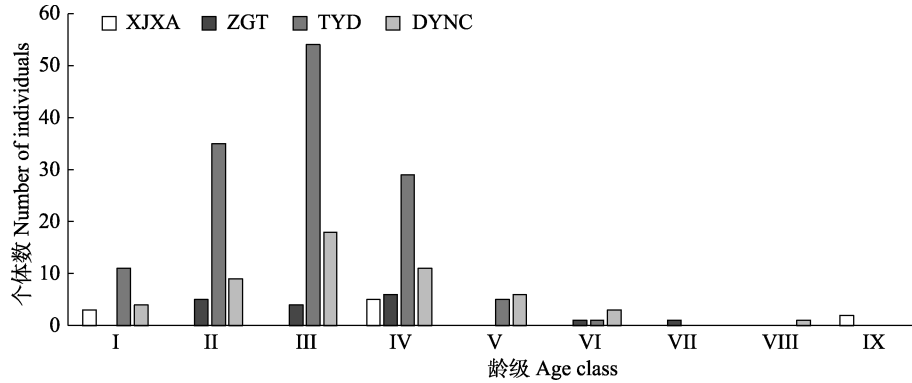


图1 不同样地小溪洞杜鹃种群的龄级结构。I, $DBH \leq 2.5$ cm; II, $2.5 \text{ cm} < DBH \leq 5.0$ cm; III, $5.0 \text{ cm} < DBH \leq 7.5$ cm; IV, $7.5 \text{ cm} < DBH \leq 10.0$ cm; V, $10.0 \text{ cm} < DBH \leq 12.5$ cm; VI, $12.5 \text{ cm} < DBH \leq 15.0$ cm; VII, $15.0 \text{ cm} < DBH \leq 17.5$ cm; VIII, $17.5 \text{ cm} < DBH \leq 20$ cm; IX, $DBH > 20.0$ cm。DBH, 胸径。DYN, 大院农场; TYD, 桃源洞; XJXA, 小江西坳; ZGT, 赵公亭。

Fig. 1 Age structure of *Rhododendron xiaoxidongense* populations in different plots. I, $DBH \leq 2.5$ cm; II, $2.5 \text{ cm} < DBH \leq 5.0$ cm; III, $5.0 \text{ cm} < DBH \leq 7.5$ cm; IV, $7.5 \text{ cm} < DBH \leq 10.0$ cm; V, $10.0 \text{ cm} < DBH \leq 12.5$ cm; VI, $12.5 \text{ cm} < DBH \leq 15.0$ cm; VII, $15.0 \text{ cm} < DBH \leq 17.5$ cm; VIII, $17.5 \text{ cm} < DBH \leq 20$ cm; IX, $DBH > 20.0$ cm. DBH, diameter at breast height. DYN, Dayuan Nongchang; TYD, Taoyuandong; XJXA, Xiaojiangxi'ao; ZGT, Zhaogongting.

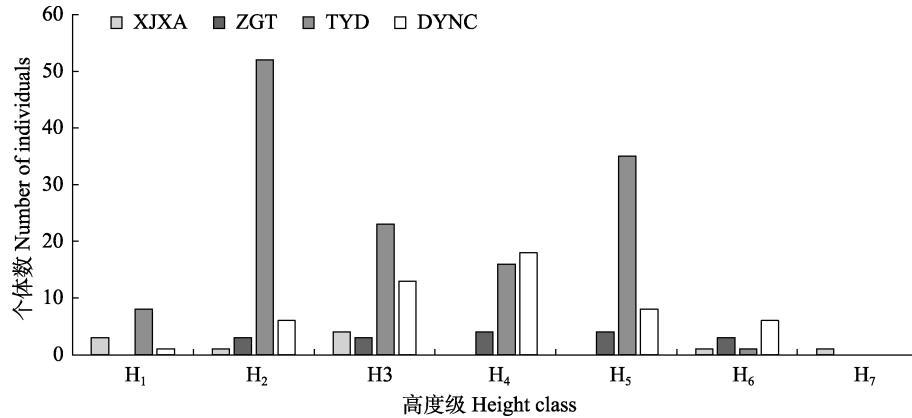


图2 不同样地小溪洞杜鹃种群的高度级结构。H₁, $H \leq 2.0$ m; H₂, $2.0 \text{ m} < H \leq 3.0$ m; H₃, $3.0 \text{ m} < H \leq 4.0$ m; H₄, $4.0 \text{ m} < H \leq 5.0$ m; H₅, $5.0 \text{ m} < H \leq 6.0$ m; H₆, $6.0 \text{ m} < H \leq 7.0$ m; H₇, $H > 7.0$ m。H, 株高。样地代号见图1。

Fig. 2 Height class structure of *Rhododendron xiaoxidongense* populations in different plots. H₁, $H \leq 2.0$ m; H₂, $2.0 \text{ m} < H \leq 3.0$ m; H₃, $3.0 \text{ m} < H \leq 4.0$ m; H₄, $4.0 \text{ m} < H \leq 5.0$ m; H₅, $5.0 \text{ m} < H \leq 6.0$ m; H₆, $6.0 \text{ m} < H \leq 7.0$ m; H₇, $H > 7.0$ m. H, height. Plot code see Fig. 1.

2.1.3 种群结构动态变化

总种群 V_1 、 V_2 和 V_8 小于0, V_7 等于0, 其他大于0, 表明种群在I、II和VIII龄级时处于衰退状态, VII龄级相对稳定, 其他龄级为增长状态, 即随着龄级增大呈现“衰退—增长—稳定—衰退”的波动结构动态, 且前期变化幅度大于后期(表1)。表明该种群由I龄级过渡到III龄级时存在严重的环境筛, 导致I龄级和II龄级个体数量较少; III—VII龄级个体对环境适应力增强, 呈增长型结构, 但V龄级后种群增长减弱; VI龄级后随着植株生理衰老及种内种间竞争加剧呈现由增长型向稳定至衰退型的变化。不同种群中, 小江西坳种群 V_1 和 V_4 大于0、 V_3 和 V_8 小于0, 其他龄级

V_n 等于0, 动态指数在前期振荡较大; 赵公亭和大院农场种群动态指数与总种群相似, V_1 和 V_2 小于0, V_3 — V_6 大于0, V_7 和 V_8 等于0或接近0; 桃源洞种群 V_1 、 V_3 、 V_5 小于0, V_6 和 V_8 等于0, 其他大于0。

总种群及4个种群中, $V_{pi} > V'_{pi} > 0$, 但 V'_{pi} 均较小, 趋近于0(表1)。表明种群在无干扰时呈增长型, 但受外部干扰时增长趋势不明显, 有衰退趋势。总种群的 $P_{\max}$ 为11.11%, 表明种群受外部随机干扰的风险概率高, 抗干扰能力弱。

2.2 小溪洞杜鹃种群静态生命表及存活曲线分析

2.2.1 静态生命表

小溪洞杜鹃种群主要集中在II—IV龄级。随着龄

表1 不同样地小溪洞杜鹃种群的龄级结构动态指数
Table 1 Age structure dynamic indices of *Rhododendron xiaoxidongense* populations in different plots

龄级 Age class	动态指数级 Dynamic index class	动态指数 Dynamic index value (%)				
		总种群 Total population	XJXA	ZGT	TYD	DYNC
I-II	V_1	-40.79	60.00	-44.44	-83.33	-27.78
II-III	V_2	-35.53	0.00	-35.19	16.67	-50.00
III-IV	V_3	32.89	-100.00	46.30	-33.33	38.89
IV-V	V_4	52.63	100.00	44.44	100.00	27.78
V-VI	V_5	7.89	0.00	7.41	-16.67	16.67
VI-VII	V_6	5.26	0.00	1.85	0.00	16.67
VII-VIII	V_7	0.00	0.00	0.00	16.67	-5.56
VIII-IX	V_8	-1.32	-40.00	0.00	0.00	5.56
	V_{pi}	13.31	85.00	33.33	15.61	11.54
	V'_{pi}	1.48	4.72	3.70	1.73	1.28

V_1-V_8 , 种群从 n 到 $n+1$ 龄级的数量动态变化指数; V_{pi} , 忽略外部干扰时种群的数量动态变化指数; V'_{pi} , 考虑外部干扰时种群的数量动态变化指数。样地代号和龄级划分见图1。
 V_1-V_8 , quantitative dynamic index of population from age n to $n+1$; V_{pi} , quantitative dynamic index of population when the external disturbance is ignored; V'_{pi} , quantitative dynamic index of population when the external disturbance is considered. Plot code and age class see Fig. 1.

表2 小溪洞杜鹃种群静态生命表
Table 2 Static life table of *Rhododendron xiaoxidongense* populations

龄级 Age class	径级 DBH class (cm)	A_x	a_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x	S_x
I	DBH $\leq$ 2.5 cm	18	74	1 000	6.91	230	0.23	885	2 419	2.42	0.26	0.77
II	2.5 cm < DBH $\leq$ 5.0 cm	49	57	770	6.65	216	0.28	662	1 534	1.99	0.33	0.72
III	5.0 cm < DBH $\leq$ 7.5 cm	76	41	554	6.32	216	0.39	446	872	1.57	0.49	0.61
IV	7.5 cm < DBH $\leq$ 10.0 cm	51	25	338	5.82	216	0.64	230	426	1.26	1.02	0.36
V	10.0 cm < DBH $\leq$ 12.5 cm	11	9	122	4.80	68	0.56	88	196	1.61	0.81	0.44
VI	12.5 cm < DBH $\leq$ 15.0 cm	5	4	54	3.99	14	0.25	47	108	2.00	0.29	0.75
VII	15.0 cm < DBH $\leq$ 17.5 cm	1	3	41	3.70	14	0.33	34	61	1.50	0.41	0.67
VIII	17.5 cm < DBH $\leq$ 20 cm	1	2	27	3.30	14	0.50	20	27	1.00	0.69	0.50
IX	DBH > 20.0 cm	2	1	14	2.60	14	1.00	7	7	0.50	1.60	0.00

A_x , x 龄级实际存活个体数; a_x , 匀滑修正后 x 龄级的存活个体数; d_x , 从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期内标准化死亡个体数; e_x , 进入 x 龄级个体的期望寿命; K_x , x 龄级消失率; $\ln l_x$, l_x 的自然对数; L_x , 从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间平均存活个体数; l_x , x 龄级标准化存活个体数; q_x , 从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间的死亡率; S_x , x 龄级存活率; T_x , 从 x 龄级到超过 x 龄级的个体总数。DBH, 胸径。
 A_x , actual survival number of age x ; a_x , survival number of age x by smoothing amend; d_x , standardized death number from age x to $x+1$; e_x , life expectancy of age x ; K_x , vanish rate of age x ; $\ln l_x$, natural logarithm of l_x ; L_x , average survival number from age x to $x+1$; l_x , standardized survival number of age x ; q_x , mortality rate from age x to $x+1$; S_x , survival rate of age x ; T_x , total number from age x to over age x . DBH, diameter at breast height.

级增大, 标准化存活数对数($\ln l_x$)逐渐减小, 死亡率(q_x)则呈现增加—降低—增加的动态变化。期望寿命(e_x)反映种群在各龄级的生存能力, 随着龄级增大呈现下降—上升—下降的动态趋势; I龄级 e_x 值最大, 可能与低龄个体生命力旺盛且所需的资源较少有关; 随着龄级增大, 个体所需的资源增加, 种内种间光照、营养及生存空间竞争加剧, 生存受阻、 e_x 值下降; IV龄级后 e_x 值增大, 至VI龄级达到小峰值, 可能与前期弱株已被环境筛所淘汰, 资源竞争压力减弱有关; VI龄级后 e_x 值急剧下降, 与个体生理衰老、生存力及对环境适应力下降有关, 这一趋势与其种群生

物学特征相符。

2.2.2 存活曲线

小溪洞杜鹃种群 $\ln l_x$ 值与龄级呈负相关关系, 除IV-VI龄级的降幅稍大外, 总体随着龄级增大呈对角线形递减(图3)。为检验该存活曲线更趋于Deevey-II型还是Deevey-III型, 采用指数方程和幂函数方程进行验证。由表3可见, 两种模型的拟合结果均达到极显著水平, 但指数函数模型的 R^2 、 F 值均大于幂函数模型, 且其 p 值更小, 表明指数函数模型拟合更优, 即小溪洞杜鹃种群的存活曲线更趋近于Deevey-II型, 模型检验结果与存活曲线的变化趋势相吻合。

2.2.3 死亡率和消失率曲线

小溪洞杜鹃种群死亡率(q_x)和消失率(K_x)曲线变化趋势一致(图4), 随着龄级增加, q_x 、 K_x 在I-IV龄级时逐渐增大, IV-VI龄级下降, VI龄级之后再次增大。结合表2可知, I、II龄级个体死亡率较低, 分别为22.97%、28.07%, 表明种群在低龄和中龄初期生命力旺盛, 易于生存; III龄级后死亡率大幅增加, 在IV、V龄级时分别达64.00%、55.56%, 表明种群进入成龄时个体对环境资源需求增加、竞争压力加

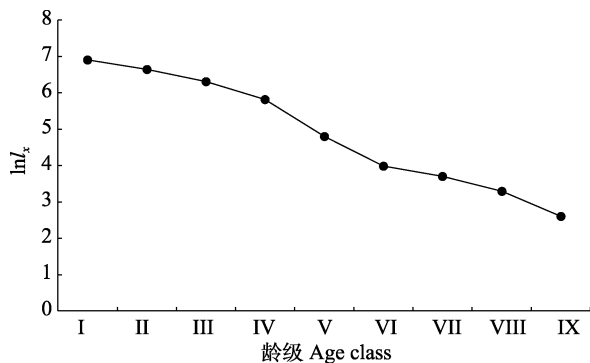


图3 小溪洞杜鹃种群的存活曲线。 $\ln L_x$, 标准化存活对数。龄级见图1。
Fig. 3 Survival curve of *Rhododendron xiaoxidongense* population. $\ln L_x$, logarithmic standard living number. Age class as defined in Fig. 1.

表3 小溪洞杜鹃种群存活曲线的检验模型
Table 3 Test models of survival curves of *Rhododendron xiaoxidongense* population

存活曲线 Survival curve	拟合模型 Fitting model	拟合结果 Fitting results	R^2	F	p
Deevey-II	$N_x = N_0 e^{-bx}$	$N_x = 8.6644e^{-0.124x}$	0.949 9	133.000	0.000
Deevey-III	$N_x = N_0 x^{-b}$	$N_x = 8.5723x^{-0.429}$	0.750 4	21.044	0.003

b , 死亡率; N_0 , 种群形成初期的个体存活数; N_x , 匀滑后 x 龄级存活数。
 b , mortality rate; N_0 , number of surviving individuals in the early formation stage of population; N_x , survival number of age x by smoothing amend.

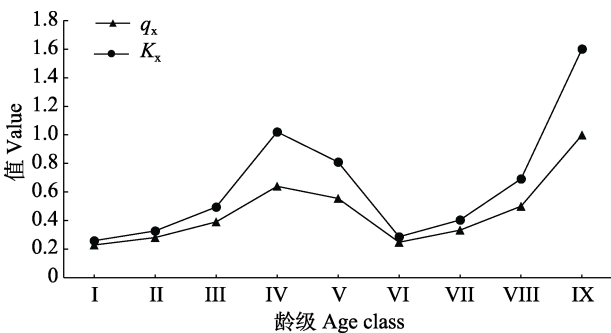


图4 小溪洞杜鹃种群死亡率(q_x)和消失率(K_x)曲线。龄级见图1。
Fig. 4 Curves of mortality rate (q_x) and vanish rate (K_x) of *Rhododendron xiaoxidongense* population. Age class as defined in Fig. 1.

剧, 生存遇到瓶颈, 导致种群死亡率剧增; VI龄级死亡率(25.00%)下降, 可能与生长较弱的个体在前期已被淘汰, 种内竞争减弱有关; VII龄级后随着个体生理衰老、适应力下降, q_x 、 K_x 大幅增加。

2.3 小溪洞杜鹃种群生存分析

随着龄级增大, 在I-IV龄级时种群生存率(S_i)快速下降, 累积死亡率(F_i)、危险率(λ_x)大幅上升, 死亡密度(f_x)维持在较高水平(均达0.215以上); IV-V龄级时, S_i 下降与 F_i 上升幅度减小, f_x 和 λ_x 大幅下降; VI龄级后, S_i 、 F_i 和 f_x 趋于平稳, λ_x 则快速上升(图5, 图6)。表明小溪洞杜鹃由低龄至成龄前期时遇到强烈的环境筛, 导致种群生存率快速下降, 累积死亡率、危险率大幅上升; 进入成龄后个体生存力增强, 死亡密度、危险率大幅降低; 进入老龄后种群生存压力主要由生理衰老所致, 故生存率缓慢下降, 死亡密度维持在较低的水平(小于0.015)。

2.4 小溪洞杜鹃种群数量动态的时间序列预测

相较于前一个龄级时间, 在未来2个龄级时间

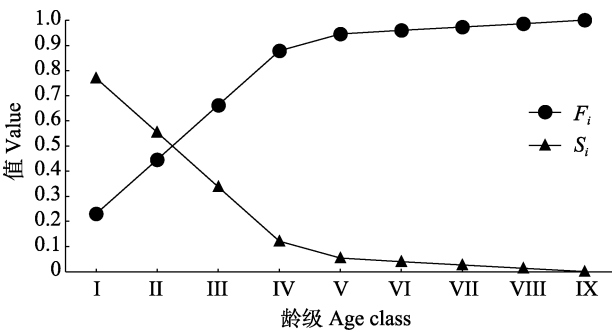


图5 小溪洞杜鹃种群生存率(S_i)和累积死亡率(F_i)曲线。龄级划分见图1。
Fig. 5 Curves of survival rate (S_i) and cumulative mortality rate (F_i) of *Rhododendron xiaoxidongense* population. Age class as defined in Fig. 1.

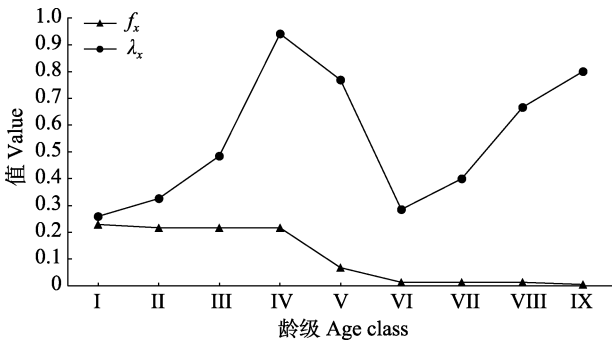


图6 小溪洞杜鹃种群死亡密度(f_x)和危险率(λ_x)曲线。龄级见图1。
Fig. 6 Curves of mortality density (f_x) and hazard rate (λ_x) of *Rhododendron xiaoxidongense* population. Age class as defined in Fig. 1.

II、III龄级个体数减少,在未来4个龄级时间IV龄级个体数减少,其他龄级个体均较前一时间增加或维持不变(图7),即在未来2、4、6、8龄级时间后种群表现为低龄、中龄个体数减少,成龄、老龄个体数增加,未来的种群主要依靠成龄、老龄个体维系,面临衰退风险。

2.5 小溪洞杜鹃种群分布格局

小溪洞杜鹃种群在I–VI龄级及IX龄级时, C 、 $PAI > 1$, I 、 $C_a > 0$, $M^* >$ 均值, $K > 0$ 且 < 8 ,该7个龄级的所有聚集度指数均符合集群分布模型; VII和VIII龄级的 C 、 $PAI = 1$, I 、 $C_a = 0$, $M^* =$ 均值,5个聚集度指标均符合随机分布模型。 t 检验发现, C 在I–IV龄级达到极显著水平,在V龄级达到显著水平(表4)。数据分析可知,随着龄级增大, C 、 I 、 M^* 、 PAI 、 C_a 5个聚集度指数在I–III龄级时逐渐增加,III–VI龄级时则大幅减小(V龄级的 PAI 和 C_a 除外); K 值相反,在I–III龄级时逐渐减小,III–VI龄级时则大幅增加(V龄级除外)。表明该种群在I–III龄级时随着龄级增大聚集度增强,III龄级之后聚集度逐渐减弱并在VII–VIII龄级时进入随机分布,IX龄级时再度呈集群分布。

3 讨论

3.1 小溪洞杜鹃种群结构特征

种群年龄结构特征是植物自身的生物学特性和环境因素共同作用的结果,能直观地反映种群的动态变化和对环境适应力以及种群在群落中的地位和作用(Kang et al., 2014; 田胜尼等, 2020); 种群结构分析有助于推测种群过去和当下的生存状况、预测

种群的更新动态(王道等, 2023)。本研究结果显示,4个小溪洞杜鹃种群的龄级结构均不完整,总体表现为中龄和成龄个体较多,低龄和老龄个体不足,属衰退型,该龄级结构与大部分濒危植物种群(张文辉等, 2004; 姜在民等, 2018; 吉也等, 2019; 何斌等, 2022)相似。野外调查发现,小溪洞杜鹃多自然分布于海拔1 620–1 800 m的山坡、林缘或沟谷两侧,在当地属于阳性灌木,由实生苗更新,自然更新苗多见于光照充足的林缘、路旁和沟谷两侧特别是潮湿的苔藓上; 每个蒴果有数百粒种子,种子具翅,蒴果开裂后随风散布,在20 °C人工气候箱中发芽率达74.00%–80.50% (李丹丹等, 2022),但其种子小而薄,千粒质量仅0.212 g,种子发芽及新生幼苗生长需要

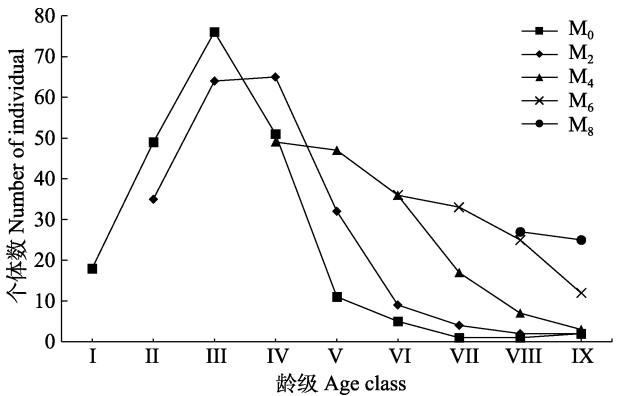


图7 小溪洞杜鹃种群数量动态的时间序列预测。 M_0 , 当前时间实际存活数; M_2 、 M_4 、 M_6 、 M_8 分别为经过2、4、6和8个龄级时间后种群各龄级的个体数预测值。龄级见图1。

Fig. 7 Time series prediction of age structure dynamics of *Rhododendron xiaoxidongense* population. M_0 , number of actual survivors in present time; M_2 , M_4 , M_6 , M_8 , the predicted population size of every age class after 2, 4, 6, 8 age class time, respectively. Age class as defined in Fig. 1.

表4 小溪洞杜鹃种群不同龄级的空间分布格局

Table 4 Spatial distribution pattern of *Rhododendron xiaoxidongense* population at different age class

龄级 Age class	均值 Mean	方差 Variance	C	t	I	M^*	PAI	C_a	K	SD
I	4.50	21.667	4.815	4.672**	3.815	8.315	1.848	0.848	1.180	C
II	12.25	243.583	19.884	23.129**	18.884	31.134	2.542	1.542	0.649	C
III	19.00	604.000	31.789	37.709**	30.789	49.789	2.620	1.620	0.617	C
IV	12.75	124.250	9.745	10.711**	8.745	21.495	1.686	0.686	1.458	C
V	2.75	10.250	3.727	3.340*	2.727	5.477	1.992	0.992	1.008	C
VI	1.25	1.583	1.267	0.327	0.267	1.517	1.213	0.213	4.688	C
VII	0.25	0.250	1.000	0.000	0.000	0.250	1.000	0.000	–	R
VIII	0.25	0.250	1.000	0.000	0.000	0.250	1.000	0.000	–	R
IX	0.50	1.000	2.000	1.225	1.000	1.500	3.000	2.000	0.500	C

*, $p < 0.05$, **, $p < 0.01$. C , 扩散指数; C_a , Cassie指数; I , 丛生指数; K , 负二项指数; M^* , 平均拥挤度; PAI , 聚块性指数; t , t 检验。C, 集群分布; R, 随机分布; SD, 空间分布。“–”, 无数据。龄级见图1。

*, $p < 0.05$, **, $p < 0.01$. C , diffusion index; C_a , Cassie index; I , clumping index; K , negative binomial index; M^* , mean crowding; PAI , patchiness index; t , t test. C, clumped distribution; R, random distribution; SD, spatial distribution. “–”, no data. Age class see Fig. 1.

高湿环境, 而群落生境难以满足其湿度需求; 样地内凋落物较厚(赵公亭种群草本层较厚), 不利于种子接触土壤、萌发及新生幼苗扎根、生长; 林间郁闭度大、光照不足也影响了幼苗建立, 从而导致幼苗更新困难和低龄个体不足, 该结构特征与濒危种大王杜鹃(*R. rex*)种群(杨慧琴等, 2020)相似, 但与增长型或稳定型的普定杜鹃(*R. pudingense*) (赵宏玖等, 2024)、兴安杜鹃(*R. dauricum*) (卢玉鹏等, 2022)和猴头杜鹃(*R. simiarum*) (穆振北等, 2021)的结构特征不同, 表明增长型和稳定型的杜鹃花种群通常具有较多的低龄个体, 而低龄个体不足是导致杜鹃花种群衰退的重要原因。

幼苗阶段是森林更新过程中最重要和最敏感的阶段, 从种子到幼苗的转化是物种濒危的关键环节, 没有足够的幼苗数量则种群难以维持(张文辉等, 2004)并将导致种群衰退(姜在民等, 2018; 何斌等, 2022)。因此, 繁殖瓶颈和强大的环境限制种子萌发和幼苗建立, 是导致小溪洞杜鹃自然更新困难、低龄个体得不到有效补充的主要原因, 这也是小范围分布的濒危植物天然种群必然的发展过程(姜在民等, 2018)。刘芳黎等(2017)发现自毒作用(*autotoxicity*)是导致极小种群大树杜鹃(*R. protistum* var. *giganteum*)种子发芽率低、幼苗更新困难的重要因子, 小溪洞杜鹃是否存在自毒作用有待进一步研究。

高度级结构分析发现, 小溪洞杜鹃株高主要集中在2.0–6.0 m。其中, 小江西坳种群缺乏 H_4 、 H_5 级个体, 可能是1990年代样地边缘的采矿影响了该种群的生境及此时段的苗木更新; 赵公亭、大院农场种群高度级结构与总种群相似, 但 H_1 级个体严重缺乏, 可能与赵公亭种群林下草本层过厚、大院农场种群林下调落物较多且郁闭度大有关; 桃源洞种群缺乏 H_6 、 H_7 级个体, 可能与其分布于接近山顶的阳坡, 风力大、光照强, 不利于高度生长有关。

在无干扰条件下小溪洞杜鹃种群动态指数(V_{pi})呈增长型, 但在受外部干扰时增长趋势不明显(V'_{pi} 趋近于0)。有研究发现, V_{pi} 、 V'_{pi} 的差值能够反映种群对外部干扰的缓冲能力, 数值相差越大表明种群越易受到外界干扰(王雨婷等, 2024)。本研究发现, 小江西坳种群 V_{pi} 与 V'_{pi} 值相差最大, 说明该种群最易受到外界干扰, 可能是该种群位于矿区, 采矿导致样地周围乱石裸露, 废弃的采矿机械及其他丢弃

物污染了环境, 造成了生境严重退化和破碎化; 赵公亭种群差值次之, 该样地位于“U”形山谷中, 地势低洼阴湿, 草本层深厚, 较易受到外部干扰; 桃源洞与大院农场种群 V_{pi} 与 V'_{pi} 值相差较小, 两者均位于山地的中下坡, 光照及排水条件较好, 抵抗外界干扰能力相对较强。小溪洞杜鹃种群的 P_{max} 达11.11%, 与濒危植物桫欏(*Alsophila spinulosa*) (吉也等, 2019)、五莲杨(*Populus wulianensis*) (吴其超等, 2021)种群相近, 显著大于其他濒危种(姜在民等, 2018; 杨慧琴等, 2020; 何斌等, 2022; 雷颖等, 2022)。表明该种群稳定性差、抗干扰能力弱, 当生存环境受到外部干扰时种群极易衰退。

3.2 小溪洞杜鹃种群动态及生存分析

静态生命表是研究种群动态的重要方法, 能够从整体上反映种群的数量结构特征和存活过程(吴其超等, 2021)。本研究显示, 小溪洞杜鹃种群存活曲线属Deevey-II型, 即种群各龄级的死亡率基本相同, 该存活曲线与狭域分布种习水杜鹃(*R. xishuiense*) (王道等, 2023)相似。生命期望值(e_x)以I龄级最大, 而此时实际存活个体数较少, 推断种群在I龄级时虽然受到了强烈的环境筛作用, 但存活下来的个体生存能力较强, 这一特点与濒危种大王杜鹃(杨慧琴等, 2020)、华东黄杉(*Pseudotsuga gaussenii*) (田胜尼等, 2020)和极小种群庙台槭(*Acer miaotaiense*) (王雨婷等, 2024)相似; 其 e_x 值较小, 仅在I龄级时大于2, 与濒危种桫欏(吉也等, 2019)和习水杜鹃(王道等, 2023)种群相似, 显著小于太白红杉(*Larix potaninii* var. *chinensis*) (张文辉等, 2004)、大王杜鹃(杨慧琴等, 2020), 表明该种群在整个生命周期内生存能力较弱。

种群死亡率、消失率均表现为I–III龄级缓慢增加, III–IV龄级快速增加, IV–VI龄级大幅下降, VI龄级后又急速上升, 该变化趋势与其生物学特性及环境筛有关。小溪洞杜鹃生长慢, 低龄和中龄个体生命力旺盛且所需资源较少, 故死亡率较低; 随着植株生长(进入成龄)个体对空间和资源的需求增加, 强烈的竞争压力及环境筛导致死亡率剧增; 进入成龄的中后期时, 因前期的自疏作用使种内竞争有所减弱, 死亡风险下降; VI龄级后死亡率、消失率大幅上升, 可能与个体生理衰老、竞争力和环境适应力下降有关, 该结果与濒危种羽叶丁香(*Syringa pinnatifolia*) (姜在民等, 2018)、桫欏(吉也等, 2019)

和华东黄杉(田胜尼等, 2020)种群相似。

小溪洞杜鹃种群生存函数曲线具有前期快速衰减、中期相对稳定、后期缓慢衰退的特征。表明该种群由低龄向成龄过渡时遇到了严重的环境筛, 导致生存力急剧下降; 进入成龄的中后期 e_x 增大(表2), 死亡风险有所下降; 进入老龄后种群个体数较少, 种内竞争减小, 其生存压力主要来自个体生理衰老, 故呈缓慢衰退趋势, 该结果与习水杜鹃种群(王逍等, 2023)相似。其生存率与累积死亡率函数曲线在2.25龄发生交叉, 即在较小的龄级进入衰退期, 表明小溪洞杜鹃种群生存力较弱, 与濒危植物桫欏(吉也等, 2019)、华东黄杉(田胜尼等, 2020)种群一致。

3.3 小溪洞杜鹃种群时间序列

随着演替时间推移, 小溪洞杜鹃种群总体表现为低龄、中龄个体数较前一个龄级时间减少, 而成龄和老龄个体数则增加, 种群表现为向成龄、老龄个体集中, 推断在现有生境不受破坏的情况下, 该种群在一定时间内仍然可以维持更新, 但因低龄个体不足, 未来种群将面临衰退风险, 该预测结果与濒危植物太白红杉(张文辉等, 2004)、大王杜鹃(杨慧琴等, 2020)和澜沧黄杉(*Pseudotsuga forrestii*) (李敏敏等, 2022)种群一致, 但不同于广布种猴头杜鹃(穆振北等, 2021)。因此, 低龄个体不足是导致小溪洞杜鹃种群增补受限、逐渐濒危的主要原因, 而补充低龄个体是阻止其种群衰退和复壮的关键。

3.4 小溪洞杜鹃种群分布格局

种群分布格局是物种与环境相互适应、相互作用的结果, 它不仅与物种本身的生物学和生态学特性密切相关, 同时受群落内的种间竞争和生境异质性的影响(Erfanifard & Sheikholeslami, 2017)。种群密度在一定程度上影响着种群分布格局, 密度大的种群易形成集群分布, 反之则多表现为随机分布(吴二焕等, 2021)。有研究表明, 植物种群大多服从集群分布, 并认为这种分布格局有利于种群发挥群体效应, 形成适于自身生长的小环境, 从而维持种群的生存与发展(康佳鹏等, 2019; 雷颖等, 2022); 但也有研究发现, 同一物种在不同生境中会呈现不同的分布格局(陈怡超等, 2018; 何斌等, 2022); 随着种群发育和龄级增大, 其聚集强度会逐渐降低并由集群分布过渡到随机分布(陈怡超等, 2018; 康佳鹏等, 2019)或均匀分布(何斌等, 2022)。本研究发现, 小溪洞杜鹃种群分布格局总体上表现为集群分布,

但随着龄级增大聚集强度呈现“增强—减弱—增强”的变化。该物种种子数量较多, 成熟后自然散落于母株周围; 种子萌发及娇弱幼苗生长对生境依赖性强, 仅在光照充足的潮湿地带才能形成幼苗并有群居习性, 即环境异质性严重限制着其种子发芽和幼苗定植, 故低龄个体呈集群分布。样地郁闭度较大、光照不足, 生长缓慢的低龄和中龄个体在缺光地带会逐渐死亡, 使其生存空间逐渐收缩, 故I—III龄级时随着龄级增大聚集度增强。随着龄级进一步增大, 个体对光照、养分和生存空间的需求增加, 群居性分布的个体因强烈的自疏和它疏作用会淘汰部分弱株(Erfanifard & Sheikholeslami, 2017; 何斌等, 2022), 故III龄级后聚集度逐渐减弱。至VII—VIII龄级时, 因个体逐渐衰老和资源竞争加剧, 使存活个体数、聚集度进一步降低, 故分布格局过渡为随机分布。进入IX龄级时, 因个体衰老加重和适应力下降, 加剧了生境脆弱地带(如郁闭度较高的林下、土层瘠薄的岩石层上或地势低洼的积水地带)植株死亡, 使个体分布空间逐渐集中, 故又呈集群分布, 该分布格局的变化与海南杜鹃(*R. hainanense*) (陈怡超等, 2018)和怪柳(*Tamarix ramosissima*) (康佳鹏等, 2019)种群相似。因此, 小溪洞杜鹃种群分布格局在生活史初期主要由其种子传播方式、幼苗更新习性和生境异质性决定, 后期则更多地受环境资源、种内种间竞争和个体生理特征的影响。

4 小溪洞杜鹃种群保护和恢复对策

植物濒危是由自身和外部因素共同造成的, 自身因素包括遗传多样性低、近交衰退、繁殖障碍、种子萌发率低、适应性差等; 外部因素包括自然灾害、气候变化、病虫害、人类利用、生境退化和破碎化等(Chen et al., 2014)。不同濒危植物都有其独特的生理生态特性和致危机理, 需要采取不同的保护策略(何斌等, 2022)。本研究样地均位于国家级自然保护区内, 除小江西勘种群外受干扰程度较低, 生境较为完整, 小溪洞杜鹃濒危因子主要来自内因。该物种花期晚, 正遇炎热的夏季, 传粉昆虫少, 且花朵易受蓟马等害虫危害而腐烂, 导致花期缩短、授粉率降低; 蒴果发育时间短且易受蛀果害虫危害, 种子饱满度较低; 种子无休眠期且在低温时可发芽, 增加了种子存活风险; 种子发芽及新生幼苗生长对生境要求苛刻, 致使幼苗更新困难(样方内未见株

高 ≤ 1.0 m的个体)。因此, 独特的生殖机制和严苛的幼苗更新条件是导致其种群衰退的关键因子; 植株叶片大而质地薄, 光适应范围较窄, 林下生长的个体在群落光资源竞争中处于劣势, 强光地带生长的个体叶片则易卷缩和黄化, 均不利于个体的生存和发育; 而狭窄的种群分布、稀少的个体数量、不完整的龄级结构也是小溪洞杜鹃濒危的重要因子。

针对小溪洞杜鹃致危因子的特殊性, 下一步应从机理上深入探究自然生境中幼苗增补的关键限制因子; 研究其功能性状与气候、光照、土壤养分有效性及土壤微生物等生态因子的关联, 揭示其对环境的响应和适应性机制; 开展遗传组成、基因流等研究, 回答其种群生殖力、生存力、环境适应力较弱是否与近交衰退、遗传漂变和遗传多样性低等有关; 以科学研究为指导, 开展种群的有效保护和恢复。主要建议措施有: (1)小溪洞杜鹃被重新发现后, 因其观赏性高近年盗挖现象时有发生, 应加大宣传执法力度, 禁止野外采挖和对生境的破坏, 促进种群自然恢复。(2)科学的抚育管理, 如营建林窗并去除过厚的林下调落物和草本层, 营造适合种子萌发和幼苗建立的小生境, 促进苗木更新; 减少竞争物种(如当地广布种青冈、褐叶青冈和尖连蕊茶等), 降低林分密度, 增加林间透光率, 营造适合个体生长发育的最优生境, 提高植株长势和结实率。(3)鉴于现有种群分布狭窄且呈孤岛状, 采取种群间人工授粉、苗木补植等措施增加种群遗传多样性。(4)开展种子育苗技术研究, 培育一批高质量的苗木, 在现有种群内开展增强型野外回归, 增加野生种群个体数及遗传多样性; 在现有种群分布区附近选择气候与生境相似地带作为保护点开展近地保护(保育型野外回归), 增加野外种群分布点和个体数, 促进人工干扰下的种群复壮(该两种类型的野外回归目前均已实施)。物种遗传多样性是决定物种能否适应环境变化、维持变异潜能以及长期生存繁衍的关键因素(施小瑜等, 2020), 为防止小种群内的近交衰退和遗传漂变, 人工育苗的种子宜采自不同种群, 以增加种群遗传多样性, 提高其适应力、生存力和扩散能力。

参考文献

Chen XD (1998). A study on the method of quantitative analysis for plant population and community structural dynamics. *Acta Ecologica Sinica*, 18, 214-217. [陈晓德

(1998). 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究. *生态学报*, 18, 214-217.]

Chen YC, Zhao Y, Song XQ, Ren MX (2018). Difference in spatial distribution patterns and population structures of *Rhododendron hainanense* between both sides of riparian bends. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 841-849. [陈怡超, 赵莹, 宋希强, 任明迅 (2018). 海南杜鹃在河岸带弯道两侧的空间分布格局和年龄结构差异. *植物生态学报*, 42, 841-849.]

Chen YK, Yang XB, Yang Q, Li DH, Long WX, Luo WQ (2014). Factors affecting the distribution pattern of wild plants with extremely small populations in Hainan Island, China. *PLoS ONE*, 9, e97751. DOI: 10.1371/journal.pone.0097751.

Cheng JJ, Li MJ, Yuan TH, Huang H, Yang GL, Bai XX (2021). A dataset on wild *Rhododendron* and geographical distribution information in China. *Biodiversity Science*, 29, 1175-1180. [程洁婕, 李美君, 袁桃花, 黄红, 杨桂丽, 白新祥 (2021). 中国野生杜鹃花属植物名录与地理分布数据集. *生物多样性*, 29, 1175-1180.]

Chhetri PK, Bista R, Cairns DM (2016). Population structure and dynamics of *Abies spectabilis* at treeline ecotone of Barun Valley, Makalu Barun National Park, Nepal. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 269-274.

Erfanifard Y, Sheikholeslami N (2017). Competitive interactions of Persian oak coppice trees (*Quercus brantii* var. *persica*) in a pure dry woodland revealed through point pattern analysis. *Folia Geobotanica*, 52, 113-127.

Fang MY, Fang RZ, He MY, Hu LZ, Yang HB, Chamberlain DC (2005). *Flora of China: Vol. 14*. Science Press, Beijing: 260-455.

He B, Zhang P, Li Q, Chen QL, Li YZ, Li WJ (2022). Population structure and spatial distribution pattern of a rare and endangered plant *Pseudotsuga sinensis*. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 30, 461-471. [何斌, 张萍, 李青, 陈群利, 李仰征, 李望军 (2022). 珍稀濒危植物黄杉种群结构与空间分布格局. *热带亚热带植物学报*, 30, 461-471.]

Hett JM, Loucks OL (1976). Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. *Journal of Ecology*, 64, 1029-1044.

Hu WG (1990). One new species of *Rhododendron* L. from Jiangxi. *Journal of Sichuan University (Natural Science Edition)*, 27(4), 492-494. [胡文光 (1990). 江西杜鹃花属一新种. *四川大学学报(自然科学版)*, 27(4), 492-494.]

Ji Y, Cao MY, Bai CF, Jin LQ, Li C, Li P (2019). Population structure and dynamics of *Alsophila spinulosa* in Mount Emei. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 39, 543-551. [吉也, 曹孟岩, 白楚锋, 金林琦, 李畅, 李萍 (2019). 峨眉山杪椋种群结构与动态特征. *西北植物学报*, 39, 543-551.]

Jiang HQ, Duan CQ, Yang SH, Wang CY, Su WH (2010). *Plant Ecology*. 2nd ed. Higher Education Press, Beijing.

- [姜汉桥, 段昌群, 杨树华, 王崇云, 苏文华 (2010). 植物生态学. 2版. 高等教育出版社, 北京.]
- 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. [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.]
- Kang D, Guo YX, Ren CJ, Zhao FZ, Feng YZ, Han XH, Yang GH (2014). Population structure and spatial pattern of main tree species in secondary *Betula platyphylla* forest in Ziwuling Mountains, China. *Scientific Reports*, 4, 6873. DOI: 10.1038/srep06873.
- Kang JP, Ma YY, Ma SQ, Xue ZW, Yang LL, Han L, Liu WY (2019). Dynamic changes of spatial pattern and structure of the *Tamarix ramosissima* population at the desert-oasis ecotone of the Tarim Basin. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 265-276. [康佳鹏, 马盈盈, 马淑琴, 薛正伟, 杨丽丽, 韩路, 柳维扬 (2019). 荒漠绿洲过渡带怪柳种群结构与空间格局动态. 生态学报, 39, 265-276.]
- Lei Y, He XN, Wang JM, Liu JT, Tan XW, Zhao B, Liu JC (2022). Population structure and dynamic characteristics of *Phoebe zhennan* S. Lee in karst areas of Chongqing. *Acta Ecologica Sinica*, 42, 4903-4911. [雷颖, 何雪娜, 王佳敏, 刘俊婷, 谭兴旺, 赵彬, 刘锦春 (2022). 重庆喀斯特生境中桫欏种群结构与动态特征. 生态学报, 42, 4903-4911.]
- Li DD, Li XH, Liu J, Zhang LH (2022). Effects of single treatments of gibberellin and drought stress on seed germination of rare and endangered plant *Rhododendron xiaoxidongense*. *Journal of Plant Resources and Environment*, 31(4), 57-64. [李丹丹, 李晓花, 刘杰, 张乐华 (2022). 赤霉素和干旱胁迫单一处理对珍稀濒危植物小溪洞杜鹃种子萌发的影响. 植物资源与环境学报, 31(4), 57-64.]
- Li DD, Liu J, Li XH, Zhang LH (2025a). Anatomical structure characteristics of the Chinese endemic rare and endangered plant *Rhododendron xiaoxidongense*. *Journal of Plant Resources and Environment*, 34(2), 89-96. [李丹丹, 刘杰, 李晓花, 张乐华 (2025a). 中国特有珍稀濒危植物小溪洞杜鹃的解剖结构特征. 植物资源与环境学报, 34(2), 89-96.]
- Li DD, Liu J, Li XH, Zhang LH (2025b). Physiological responses of rare and endangered plant *Rhododendron xiaoxidongense* to high temperature stress. *Chinese Wild Plant Resources*, 44(5), 66-73. [李丹丹, 刘杰, 李晓花, 张乐华 (2025b). 珍稀濒危植物小溪洞杜鹃对高温胁迫的生理响应. 中国野生植物资源, 44(5), 66-73.]
- Li MM, Liu PC, Kong WM, Ma FL, Li SF, Wang M (2022). Population structure and dynamic characteristics of the endangered *Pseudotsuga forrestii* Craib. *Acta Ecologica Sinica*, 42, 5504-5515. [李敏敏, 刘鹏程, 孔维民, 马方莲, 李帅锋, 王萌 (2022). 濒危植物澜沧黄杉种群结构及动态特征. 生态学报, 42, 5504-5515.]
- Liu FL, Zhang Y, Wu FQ, Yang L, Long B, Shen SK (2017). Effect of autotoxicity and litter allelopathy on seed germination of *Rhododendron protistum* var. *giganteum*, a plant species with extremely small populations in China. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 37, 1189-1195. [刘芳黎, 张越, 吴富勤, 杨柳, 龙波, 申仕康 (2017). 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. 西北植物学报, 37, 1189-1195.]
- Lu J, Ma ZQ, Gao PF, Fan BL, Sun K (2022). Changes in the *Hippophae tibetana* population structure and dynamics, a pioneer species of succession, to altitudinal gradients in the Qilian Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 569-579. [卢晶, 马宗祺, 高鹏斐, 樊宝丽, 孙坤 (2022). 祁连山区演替先锋物种西藏沙棘的种群结构及动态对海拔梯度的响应. 植物生态学报, 46, 569-579.]
- Lu YP, Chen W, Wang XL, Gao Z, He XY (2022). Demography analysis of *Rhododendron dauricum* (Ericaceae) population in the Great Khingan Mountains based on life table. *Acta Ecologica Sinica*, 42, 5416-5426. [卢玉鹏, 陈玮, 王小玲, 高柱, 何兴元 (2022). 基于生命表的大兴安岭兴安杜鹃(*Rhododendron dauricum*)种群数量特征及动态分析. 生态学报, 42, 5416-5426.]
- Mu ZB, Chen Y, Wang LR, Li N, You WB, Liu JS, Cai CT, He DJ (2021). Analyses on quantitative dynamics and stability of *Rhododendron simiarum* population in Tianbaoyan National Nature Reserve of Fujian. *Journal of Plant Resources and Environment*, 30(1), 44-51. [穆振北, 陈妍, 王李睿, 李宁, 游巍斌, 刘进山, 蔡昌棠, 何东进 (2021). 福建天宝岩国家级自然保护区猴头杜鹃天然种群数量动态和稳定性分析. 植物资源与环境学报, 30(1), 44-51.]
- Pollmann W (2003). Stand structure and dendroecology of an old-growth *Nothofagus* forest in Conguillio National Park, South Chile. *Forest Ecology and Management*, 176, 87-103.
- Qin HN, Zhao LN, Yu SX, Liu HY, Liu B, Xia NH, Peng H, Li ZY, Zhang ZX, He XJ, Yin LK, Lin YL, Liu QR, Hou YT, Liu Y, et al. (2017). Evaluating the endangerment status of China's angiosperms through the red list assessment. *Biodiversity Science*, 25, 745-757. [覃海宁, 赵莉娜, 于胜祥, 刘慧圆, 刘博, 夏念和, 彭华, 李振宇, 张志翔, 何兴金, 尹林克, 林余霖, 刘全儒, 侯元同, 刘演, 等 (2017). 中国被子植物濒危等级的评估. 生物多样性, 25, 745-757.]
- Shi XY, Fu D, Hu YJ, Chen ZH, Wang LL (2020). Mechanism of endangerment of *Ostrya rehderiana* with extremely small populations. *Scientia Silvae Sinicae*, 56(7), 142-150. [施小瑜, 付迪, 胡玉洁, 陈哲皓, 王利琳 (2020). 极小

- 种群植物天目铁木的濒危机制. 林业科学, 56(7), 142-150.]
- Tian SN, Chen X, Li RY, Gong YY, Xi XY, Ren YQ (2020). Studies on population dynamics of an endangered plant of *Pseudotsuga gaussenii* in Ningguo, Anhui Province. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 28, 385-393. [田胜尼, 陈鑫, 李仁远, 龚园园, 奚晓宇, 任宇晴 (2020). 安徽宁国珍稀濒危植物华东黄杉的种群动态研究. 热带亚热带植物学报, 28, 385-393.]
- Wang L, Shi S, Liao WB, Chen CQ, Li Z (2013). Rare and endangered plants in Mount Jinggangshan region. *Biodiversity Science*, 21, 163-169. [王蕾, 施诗, 廖文波, 陈春泉, 李贞 (2013). 井冈山地区珍稀濒危植物及其生存状况. 生物多样性, 21, 163-169.]
- Wang X, Li CQ, Mu C, Luo K, Li YB, Yang R (2023). Studies on community structure and population dynamics of *Rhododendron xishuiense* in Guizhou. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 31, 766-778. [王道, 李崇清, 穆聰, 罗康, 李云波, 杨瑞 (2023). 贵州习水杜鹃群落结构和种群动态分析. 热带亚热带植物学报, 31, 766-778.]
- Wang YT, Liu XJ, Tang CF, Chen WY, Wang MJ, Xiang SZ, Liu M, Yang LS, Fu Q, Yan ZG, Meng HJ (2024). Community characteristics and population dynamics of *Acer miaotaiense*, an extremely small population species in Shennongjia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 48, 80-91. [王雨婷, 刘旭婧, 唐驰飞, 陈玮钰, 王美娟, 向松竹, 刘梅, 杨林森, 傅强, 晏召贵, 孟红杰 (2024). 神农架极小种群植物庙台槭群落特征及种群动态. 植物生态学报, 48, 80-91.]
- Wang ZY, Wang LJ, Tian XL, Zhang Q, Wang JG, Shuai HG, Chen F, Liu M, Jin BC, Zhao XC (2023). Characteristics and species diversity of different *Rhododendron* shrub communities in northwest Guizhou. *Acta Ecologica Sinica*, 43, 693-701. [王昭懿, 王灵军, 田晓龙, 张乾, 王吉高, 帅洪刚, 陈芬, 刘敏, 金宝成, 赵学春 (2023). 黔西北地区不同杜鹃灌丛群落特征和物种多样性. 生态学报, 43, 693-701.]
- Wang ZZ, Ma LH, Wang HY (2022). Population characteristics of *Rhododendron platypodum* and its relationship with environmental factors in Chongqing City. *Journal of Plant Resources and Environment*, 31(1), 61-68. [王梓卓, 马立辉, 王海洋 (2022). 重庆市阔柄杜鹃种群特征及其与环境因子的关系. 植物资源与环境学报, 31(1), 61-68.]
- Wu EH, Li DH, Yang XB, Zuo YL, Li L, Zhang PC, Chen L, Tian LJ, Li CD (2021). Population structure of *Cycas hainanensis* and its relationship with forest canopy density. *Biodiversity Science*, 29, 1461-1469. [吴二焕, 李东海, 杨小波, 左永令, 李龙, 张培春, 陈琳, 田路嘉, 李晨笛 (2021). 海南苏铁种群结构与森林群落郁闭度的关系. 生物多样性, 29, 1461-1469.]
- Wu QC, Zang FQ, Li CC, Ma Y, Gao Y, Zheng YQ, Zang DK (2021). Population structure and dynamics of endangered *Populus wulianensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 41, 5016-5025. [吴其超, 臧凤岐, 李呈呈, 马燕, 高燕, 郑勇奇, 臧德奎 (2021). 濒危树种五莲杨种群结构与动态特征. 生态学报, 41, 5016-5025.]
- Yang HQ, Liu YH, Liu FL, Hu CX, Zhao CY, Long B, Shen SK (2020). Population structure and dynamic characteristics of an endangered and endemic species *Rhododendron rex* subsp. *rex* in southwest, China. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 40, 2148-2156. [杨慧琴, 刘圆媛, 刘芳黎, 胡春相, 赵昌佑, 龙波, 申仕康 (2020). 西南特有濒危植物大木杜鹃种群结构及动态特征. 西北植物学报, 40, 2148-2156.]
- Zhang JF, Ge SS, Liang JH, Li JQ (2022). Population structure and dynamic characteristics of *Tilia amurensis* in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 42, 5381-5390. [张金峰, 葛树森, 梁金花, 李俊清 (2022). 长白山阔叶红松林紫椴种群结构与动态特征. 生态学报, 42, 5381-5390.]
- Zhang LH, Shao HM, Ma YP (2022). *Ex situ Flora of China (Ericaceae)*. China Forestry Publishing House, Beijing. [张乐华, 邵慧敏, 马永鹏 (2022). 中国迁地栽培植物志(杜鹃花科). 中国林业出版社, 北京.]
- Zhang WH, Wang YP, Kang YX, Liu XJ (2004). Age structure and time sequence prediction of populations of an endangered plant, *Larix potaninii* var. *chinensis*. *Chinese Biodiversity*, 12, 361-369. [张文辉, 王延平, 康永祥, 刘祥君 (2004). 濒危植物太白红杉种群年龄结构及其时间序列预测分析. 生物多样性, 12, 361-369.]
- Zhao HJ, Yang R, Yuan CJ, Dai XY, Wang HD, Ma JB, Guo JR (2024). Population structure and spatial distribution pattern of *Rhododendron pudingense*. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 32, 46-54. [赵宏玖, 杨瑞, 袁丛军, 戴晓勇, 王浩东, 马觉兵, 郭家瑞 (2024). 普定杜鹃花种群结构和空间分布格局. 热带亚热带植物学报, 32, 46-54.]

责任编辑: 邓建明 责任编辑: 乔鲜果