



海南吊罗山热带雨林杪椽种群结构与动态特征

谢春平, 王常玲, 王候河, 李超杰, 陈林

引用本文:

谢春平, 王常玲, 王候河, 李超杰, 陈林. 海南吊罗山热带雨林杪椽种群结构与动态特征[J]. 信阳师范学院学报自然科学版, 2022, 35(4): 566–575. doi: 10.3969/j.issn.1003–0972.2022.04.008

XIE Chunping, WANG Changling, WANG Houhe, LI Chaojie, CHEN Lin. Population Structure and Dynamic Characteristics of *Alsophila spinulosa* in Diaoluo Mountain Tropic Rain Forest of Hainan[J]. *Journal of Xinyang Normal University (Natural Science Edition)*, 2022, 35(4): 566–575. doi: 10.3969/j.issn.1003–0972.2022.04.008

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.3969/j.issn.1003–0972.2022.04.008>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

海口市红城湖轮虫群落结构特征分析

The Characteristics of Rotifers Community Structure in Hongcheng Lake, Haikou City

信阳师范学院学报自然科学版, 2022, 35(3): 407–411. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1003–0972.2022.03.011>

河南信阳国家一级保护鸟类分布新记录——鲇鱼山水库中华秋沙鸭越冬种群及其行为观察

The New Distribution Record of the First Nationally Protected Animals in Xinyang Henan Province——The Wintering Population and Behaviora Observation of *Mergus squamatu* in Nianyushan Reservoir

信阳师范学院学报自然科学版, 2016, 29(3): 394–397. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1003–0972.2016.03.022>

一类具有阶段结构的蚜虫生物控制系统研究

Study of a Kind of Aphid Biological Control System with Stage Structure

信阳师范学院学报自然科学版, 2022, 35(3): 351–357. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1003–0972.2022.03.002>

脉冲反应扩散系统的最小临界域

Minimal Critical Domain of Impulsive Reaction–Diffusion Models

信阳师范学院学报自然科学版, 2017, 30(3): 349–353. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1003–0972.2017.03.002>

一类捕食者具有阶段结构的生态–流行病学模型研究

Stability of a Stage–structured Eco–epidemiological Model

信阳师范学院学报自然科学版, 2021, 34(4): 536–540. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1003–0972.2021.04.004>

DOI: 10.3969/j.issn.1003-0972.2022.04.008

文章编号: 1003-0972(2022)04-0566-10

海南吊罗山热带雨林杪椏种群结构与动态特征

谢春平¹, 王常玲², 王候河¹, 李超杰¹, 陈林^{3*}

(1. 琼台师范学院 理学院 生物系, 海南 海口 571127; 2. 江苏盐城国家级珍禽自然保护区管理处, 江苏 盐城 224333;
3. 南京林业大学 生物与环境学院/南方现代林业协同创新中心, 江苏 南京 210037)

摘要:根据样线调查和数据统计,以杪椏(*Alsophila spinulosa*)个体及主茎高度分级为基础,通过静态生命表、存活曲线、时间序列预测等方法,研究了海南吊罗山热带雨林杪椏种群结构与动态特征,剖析了杪椏种群生存现状及未来发展趋势。结果表明:研究区杪椏种群年龄结构整体表现为金字塔型,但由于环境差异使不同样线的种群结构有一定的差异。静态生命表显示杪椏种群在I龄级具有较高的死亡率和消失率。上游和中游种群的存活曲线为Deevey III型,而下游为Deevey II型。种群动态量化指数亦表明研究区的杪椏为增长种群,但对外界干扰具有较高的敏感性。时间序列预测显示,随着时间的推移,各龄级在未来的种群数量多数呈增长状态。吊罗山热带雨林的杪椏种群具备天然更新的能力,保持现有群落结构和生境有利于当前杪椏种群繁衍。

关键词:杪椏; 热带雨林; 种群结构; 静态生命表; 存活曲线

中图分类号: S718.54

文献标识码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Population Structure and Dynamic Characteristics of *Alsophila spinulosa* in Diaoluo Mountain Tropic Rain Forest of Hainan

XIE Chunping¹, WANG Changling², WANG Houhe¹, LI Chaojie¹, CHEN Lin^{3*}

(1. Biology Department of Science College, Qiongtai Normal University, Haikou 571127, China;

2. Jiangsu Yancheng National Rare Bird Nature Reserve Management Office, Yancheng 224333, China;

3. College of Biology and the Environment/Co-Innovation Center for the Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

Abstract: Based on line transect survey and data statistics, the population structure and dynamic characteristics of *Alsophila spinulosa* population in the tropical rainforest of Daoluo mountain of Hainan province are studied by static life tables, survival curves and time series prediction on the basis of individual and main stem grading. The current situation and future development trend of the population are analyzed. Results indicate that the age structure of *Alsophila spinulosa* populations in the study area is pyramidal, but there are various in the each line transect due to environmental differences. The static life table show that *Alsophila spinulosa* population has a high mortality and disappearance rate in the age class I. The survival curves of the upstream and midstream populations are Deevey III, while the downstream is Deevey II. The quantitative index of population dynamics indices also indicated that *Alsophila spinulosa* in the study area is a growing population, but it is highly sensitive to external disturbances. Time series predictions show that the population size of each age class increased in future. The population of *Alsophila spinulosa* in the study area have the ability for natural regeneration, and maintaining the current community structure and habitat is conducive to the reproduction of the populations.

Key words: *Alsophila spinulosa*; tropic rain forest; population structure; static life table; survival curve

0 引言

种群结构与动态是揭示种群现状与预测种群

发展趋势的基础,是种群生态学研究的核心^[1]。种群结构展现的是物种与其生长环境长期适应的结果,或是对外部环境干扰的响应^[2];同时也是种内

收稿日期: 2022-06-07; 修订日期: 2022-07-29; *通信联系人, E-mail: clinechen@njfu.edu.cn; 44583175@qq.com

基金项目: 国家自然科学基金项目(31300558, 32071782); 国家林业和草原局生物安全与遗传资源项目(KJZXSA202031); 琼台师范学院热带生物多样性与资源利用实验室(QTPT21-5)

作者简介: 谢春平(1980—), 男, 海南儋州人, 副教授, 博士, 主要从事城市生态学与森林生态学研究。

和种间关系的另一种表现方式^[3]。随着时间推移,种群在不同龄级间有出生、死亡、迁入和迁出等数量变动特征^[4-5]。这一数量动态的变化可通过种群数量结构、静态生命表、存活曲线、时间序列等手段进行量化分析^[6],从而揭示种群的真实现状。因此,研究种群的结构与动态特征,尤其是对珍稀濒危植物具有较高的现实意义^[7],为种群的保护、利用、管理等提供科学策略^[8-9]。桫欏是树蕨(tree fern)的一种,当前有树蕨分布的科主要有蚌壳蕨科(Dicksoniaceae)、蚌桫蕨科(Metaxyaceae)、桫欏科(Cyatheaceae)等。古生物学研究表明,在侏罗纪、白垩纪等地质时期,蕨类植物多数为高大的木本植物;但随着地球环境的变化,现存蕨类植物多数为草本,而树蕨则极为罕见。因为树蕨均具有相似的生物学特性,树蕨是地球珍稀的木本蕨类植物,它在揭示植物区系起源与演化、植物系统发育、植被演化、地球气候环境变化等方面具有重要作用^[10]。树蕨生态学研究备受学者的关注^[11-12],在对澳大利亚墨尔本维多利亚中央高地桉树(*Eucalyptus regnans*)与树蕨(*Dicksonia antarctica*和*Cyathea australis*)共生的森林研究表明,当森林受到砍伐后,树蕨的多度呈急剧下降的趋势,同时也会导致其他直接依赖树蕨作为栖息地的物种数下降^[13]。通过对墨西哥东马德雷山脉的美国树蕨(*Dicksonia sellowiana*)种群结构的调查结果表明,低龄级的个体数占有较大优势,但种群密度较低,这可能与生境破碎化有较大的关系^[14]。在对乌干达西南部卡林祖中央森林保护区的树蕨(*Cyathea manniana*)种群研究表明,该区域树蕨的种群大小受水分和光照强度等非生物因素的影响以及伐木等人作为活动共同影响,而钟形和不规则形状的种群结构特征预示着种群更新不良,亟须进行保护^[15]。

植物种群结构特征是物种保护的基础,可迅速掌握种群在时间和空间上的变化规律,及时了解种间关系及物种与环境间的相互关系,从而预测种群的变动趋势,为种群及群落的保护和管理提供有价值的参考^[16]。对贝宁阿塔科拉省的乳油木(*Vitellaria paradoxa*)在不同土地利用模式下的种群结构分析后表明,高达92%的调查点都是以小径级个体占优,这表明该区域具有稳定的再生群体,而对幼树幼苗的管理是保证未来种群稳定的关键^[17]。通过对苏丹阿布加达夫自然保护区的树木种群结构特征的研究发现,过度放牧及非法采伐是

影响该区域树木种群结构的主要因素,并深刻地影响到了种群幼树及幼苗的更新,迫切需要对重要性价值指数低的物种进行保护^[18]。巴基斯坦东北部地区的西藏长叶松(*Pinus roxburghii*)种群结构显示,低龄级个体数不足以补充至中高龄级,无法满足森林更新的需求;过度采伐及其他人为活动是影响其种群更新的关键因素^[19]。

国内也对树蕨开展了相关研究,例如对峨眉山桫欏(*Alsophila spinulosa*)种群研究时发现,导致该区域种群濒危的主要因素是幼树个体损失无法补充种群更新^[20];四川画稿溪国家级自然保护区桫欏种群虽然具有一定的自然更新能力,但人为活动的干扰可能是限制该种群的重要因素之一^[21];海南霸王岭自然保护区内的黑桫欏(*Alsophila podophylla*)为低增长性的稳定种群,但仍应注意减少人为干扰和提升幼树幼苗的数量^[22]。在过去的几十年里,桫欏等其他树蕨由于纤维利用和较高的观赏价值而被密集开发,导致自然种群枯竭^[23]。同时,由于这些物种生长缓慢以及依附其中的特定附生植物的丧失,持续的开发可能会导致这些群体在自然界中消失^[24]。综合分析,除去树蕨本身生物学特性的影响,森林采伐、人为干扰、气候变化、生境破碎化等外部因素对树蕨的生存有较大威胁。因此,加强不同区域树蕨种群生态学研究,有针对性地提出保护策略具有重要意义。

国内树蕨主要分布于热带和亚热带地区的浙江、福建、台湾、江西、广东、海南、广西、湖南、四川、贵州、云南和西藏等地^[25],现均已列为国家Ⅱ级重点保护植物。根据文献及实际调查表明,海南分布有黑桫欏、大叶黑桫欏(*Alsophila gigantea*)、粗齿桫欏(*Alsophila denticulata*)、中华桫欏(*Alsophila costularis*)、阴生桫欏(*Alsophila latebrosa*)、桫欏和白桫欏(*Sphaeropteris brunoniana*)等树蕨^[22, 26]。海南不同区域分布的树蕨受到生物与非生物因素的限制,种群结构特征表现出较大的差异,如山地雨林和低地雨林的桫欏平均密度及立木平均密度各自差异极显著^[27]。笔者在海南热带雨林国家公园吊罗山片区进行野外科考时发现,从山脚至山顶,沿道路及河流两岸有丰富的天然桫欏属种群分布。旅游等外界因素是否会对桫欏种群结构产生影响?片区内的整体种群现状及不同区域的桫欏种群是否又有明显差别?这些具体的种群生态学问题都有待回答,为桫欏的保护提供理论基础。基于此,以吊罗山天湖附近沿河的桫欏种群为研究对

象,对桫欏其种群龄级结构特征、静态生命表、存活曲线、种群动态数量、时间序列等进行分析,为该区域桫欏种群资源保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

海南热带雨林国家公园吊罗山片区位于海南省东南部(18°43′—18°58′N,109°43′—110°03′E),全片区面积约为3.8万hm²。该区属热带海洋季风气候,年均温24℃,7月最高均温28℃,11月最低均温15℃。研究区光照和热量条件优良,年降水量1870~2760mm,年均日照时数1676~2150h;相对湿度月均80%~85%,多雨月份达90%以上^[28]。保护区范围的土壤类型主要为山地黄壤和山地赤红壤。在保护区内主要有热带低地雨林、热带季雨林、热带山地雨林、热带山地常绿阔叶林、山顶常绿阔叶矮林等5种植被型,种子植物近2000种^[29]。

桫欏所在群落乔木层主要以罗汉松科(Podocarpaceae)、桃金娘科(Myrtaceae)、壳斗科(Fagaceae)、山茶科(Theaceae)、樟科(Lauraceae)等植物占优,常见有陆均松(*Dacrydium pectinatum*)、鸡毛松(*Dacrycarpus imbricatus* var. *patulus*)、线枝蒲桃(*Syzygium araiocladum*)、罗浮锥(*Castanopsis fabri*)、黄杞(*Engelhardtia roxburghiana*)、海南蕈树(*Altingia obovata*)。灌木层主要有紫毛野牡丹(*Melastoma penicillatum*)、华南毛柃(*Eurya ciliata*)、算盘子(*Glochidion puberum*)、天堂瓜馥木(*Fissistigma tientangense*)、单花山矾(*Symplocos ovatilobata*)、四角蒲桃(*Syzygium tetragonum*)等;草本层植物有卷柏(*Selaginella tamariscina*)、新月蕨(*Pronephrium gymnopteridifrons*)、延龄耳草(*Hedyotis paridifolia*)、黎婆花(*Arisaema hainanense*)、海南冷水花(*Pilea tsiangiana*)、海南山姜(*Alpinia hainanensis*)等。群落内除了桫欏为国家重点保护植物外,其他重点保护植物还有石碌含笑(*Michelia shiluensis*)、山铜材(*Chunia bucklandioides*)、半枫荷(*Semiliquidambar cathayensis*)等。因此,桫欏所在群落呈现出结构复杂、物种多样性高、特有性强、珍稀性高等特点。

1.2 研究方法

1.2.1 野外调查

于2022年5月进行野外调查,在吊罗山国家

公园新安林场旧址天湖附近,沿山体河流走势,分别设置3条样线进行调查(上游、中游和下游),即上游样线、中游样线和下游样线。对样线内出现的桫欏进行每木测量,利用钢卷尺和测高器测量植株的高度、基径和冠幅,同时目测桫欏的生长状况。逐一记录群落内与桫欏共生的其他植物,对群落结构进行描述。群落环境因子及人为干扰程度等亦进行相应的记录(表1)。

表1 吊罗山热带雨林桫欏种群调查样线基本情况

Tab. 1 Physical characteristics of the three line tansect of *Alsophila spinulosa* in Diaoluo mountain rainforest

样地	海拔/m	走向	郁闭度/%	样线长度/m	干扰程度
上游	927	西北	95	116	中
中游	912	东北	85	107	强
下游	897	东南	90	122	弱

1.2.2 分析方法

(1) 种群龄级结构划分

乔木由于形成层细胞周期性的分生,使胸径和树龄存在有规律的线性关系,可通过钻取树芯获得树木的实际年龄;因此以“空间推时间”,利用胸径大小估测树木树龄已是当前研究树木种群年龄的成熟方法^[3-4]。木本蕨类植物的生物学特性决定了其在整个生命周期内的径向增长几乎恒定^[21],故桫欏的龄级结构无法用胸径进行划分。研究表明,桫欏的高度结构和年龄具有显著相关性^[30],因此利用高度级划分桫欏的龄级结构是可靠的^[14, 31]。采用“高度级替代龄级”的方法,根据植株主茎的高度将吊罗山桫欏种群划分为5个龄级,分别为Ⅰ级(0~50cm)、Ⅱ级(50~100cm)、Ⅲ级(100~150cm)、Ⅳ级(150~200cm)、Ⅴ级(大于200cm)。根据桫欏生物学特性及野外实际观测结果^[28],将龄级Ⅰ和Ⅱ、Ⅲ和Ⅳ、Ⅴ分别定义为低龄级、中龄级和高龄级。

(2) 静态生命表与存活曲线

生命表中的各项指数紧密关联,可通过实测现存个体数 a_0 对其余各指标进行计算^[6, 16-17]:

x 龄级开始时标准化存活个体数:

$$l_x = \frac{a_x}{a_0} \times 1000. \quad (1)$$

x 到 $x+1$ 龄级间隔期间内标准化死亡数:

$$d_x = l_x - l_{x+1}. \quad (2)$$

x 到 $x+1$ 龄级间隔期间死亡率:

$$q_x = \frac{d_x}{l_x}. \quad (3)$$

x 到 $x+1$ 龄级间隔期间还存活的个体数:

$$L_x = \frac{(l_x + l_{x+1})}{2} \quad (4)$$

x 龄级到超过 x 龄级的个体总数:

$$T_x = \sum_x^{\infty} l_x \quad (5)$$

x 龄级个体的生命期望或平均期望寿命:

$$e_x = \frac{T_x}{l_x} \quad (6)$$

各龄级组消失率:

$$K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1} \quad (7)$$

(3) 种群动态量化分析

① 无外部干扰时的数量变化动态指数:

$$V_{p(i-1)} = \frac{1}{\sum_{n=1}^{K-1} S_n} \sum_{n=1}^{K-1} (S_n V_n) \quad (8)$$

② 随机干扰时的数量变化动态指数:

$$V_{p(i-2)} = \frac{\sum_{n=1}^{K-1} (S_n V_n)}{K \min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k) \sum_{n=1}^{K-1} S_n} \quad (9)$$

③ 种群对外界干扰所承担的风险概率:

$$P_{\text{极大}} = \frac{1}{K \min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k)} \quad (10)$$

其中: S_n 与 S_{n+1} 分别为第 n 与第 $n+1$ 龄级种群个体数, $\min(\dots)$ 表示取括符中数列极小值^[33]。

(4) 时间序列分析

采用一次移动平均法对杪椏各龄级结构的发展进行模拟预测:

$$M_t^{(1)} = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k \quad (11)$$

其中: n 为需要预测的时间(本文为龄级), t 为龄级, “(1)”为 1 次平均移动, X_k 为 k 龄级的种群大小^[34]。

2 结果与分析

2.1 种群结构

调查表明, 3 条样线内共计有杪椏植株 215 株, 其中上游、中游和下游的样线内所含个体数分别为 67、89 和 59, 呈现出分布不均的情况(图 1)。

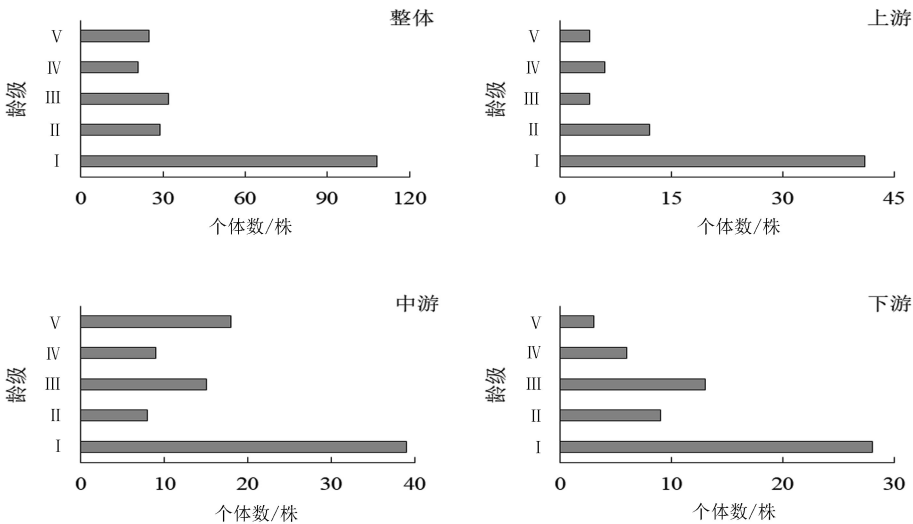


图 1 吊罗山热带雨林杪椏种群杪椏种群年龄结构

Fig. 1 Age structure of *Alsophila spinulosa* population in Diaoluo mountain rainforest

在上游样线中, I 龄级个体数最多有 41 株, 占该样线内个体总数的 61.19%; 随后, 各龄级个体数及所占比例逐渐减少, 分别为 12 株(17.91%)、4 株(5.97%)、6 株(8.96%) 和 4 株(5.97%)。中游样线的杪椏种群结构呈现出两头大、中间小的情况。其中 I 龄级和 V 龄级占有个体数最多为 39 株和 18 株, 分别占样线内总体个体数的 43.82% 和 20.22%; 其中, 在 III 龄级出现了一次波动, 个体数比临近的 II 和 IV 龄级多, 达 15 株。在下游样线中, 个体数最多的仍出现在 I 龄级为 28 株, 占样线内个体总数的 47.46%; 该样线的种群结构与中游类似, 亦在 III 龄级出现了一个小高峰(13 株, 占

22.03%), 随后呈逐渐下降的趋势。因此, 不论是将 3 条样线的种群个体数分开或综合整体来看, 种群结构均表现出从低龄级往高龄级逐渐减小的趋势; 虽然各样线种群结构不尽相同, 个体数在不同龄级内出现波动, 但种群结构特征表现为增长型。

2.2 静态生命表

由表 2 可知, 吊罗山热带雨林杪椏种群各样线内的标准化存活个体数(l_x)有差异, 但个体数均随龄级的增加而逐渐减少, 平均期望寿命(e_x)亦逐渐降低。从整体看, 消失率的最大值(K_x)出现在 I 龄级, 为 1.49, 随后则呈逐渐下降的趋势; 在 II 和 IV 龄级的致死率为 -0.10 和 -0.17, 出现了负值的情

况;死亡率也同为负值。由于静态生命表是多个世代在特定时间内的叠加,因此负值不可避免;但负值仍具有生态学意义,即表明了种群处于波动性的发展过程中^[35]。从各样线的消失率看,消失率的最大值与整体种群类似,均出现在 I 龄级,分别为 1.23、1.58 和 1.61。在上游种群中,消失率随龄级的增加呈逐渐减小的趋势,而平均期望寿命的峰值出现在 III 龄级(2.50),并逐渐向两端减小。在中游种群中,平均期望寿命的峰值则在 II 龄级中出现(4.63),随后的第 2 个峰值出现在 IV 龄级(2.5);消失率和死亡率则整体上为逐渐降低的趋势,但负值

的情况仍有出现。在下游种群中,平均期望寿命的峰值也是出现在 II 龄级中(2.78),随后则有规律地逐渐减少;同时,消失率和死亡率的负值情况也是出现在 II 龄级。从上述分析可以看出,桫欏种群在 I 龄级具有较高的死亡率和消失率。这主要是因为雨林内的物种多样性高,种内和种间对资源的竞争异常激烈,产生了自疏和他疏现象;但当植株进入中龄和高龄后,对环境的适应能力及竞争力增强,则种群进入了平稳期,死亡率和消失率也开始呈下降的趋势。故低龄级向中龄级的过渡阶段是桫欏种群维持的关键。

表 2 吊罗山热带雨林桫欏种群静态生命表

Tab. 2 Static life table of *Alsophila spinulosa* population in Diaolu mountain rainforest

样地	龄级	a_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	K_x	e_x
整体	I	108	1000	6.91	731	0.73	634.26	1 490.74	1.31	1.49
	II	29	269	5.59	-28	-0.10	282.41	740.74	-0.10	2.76
	III	32	296	5.69	102	0.34	245.37	458.33	0.42	1.55
	IV	21	194	5.27	-37	-0.19	212.96	328.70	-0.17	1.69
	V	25	231	5.44	-	-	115.74	115.74	-	0.50
上游	I	41	1000	6.91	707	0.71	646.34	1 134.15	1.23	1.13
	II	12	293	5.68	195	0.67	195.12	439.02	1.10	1.50
	III	4	98	4.58	-49	-0.50	121.95	243.90	-0.41	2.50
	IV	6	146	4.99	49	0.33	121.95	121.95	0.41	0.83
	V	4	98	4.58	-	-	48.78	48.78	-	0.50
中游	I	39	1000	6.91	795	0.79	602.56	1 782.05	1.58	1.78
	II	8	205	5.32	-179	-0.88	294.87	948.72	-0.63	4.63
	III	15	385	5.95	154	0.40	307.69	653.85	0.51	1.70
	IV	9	231	5.44	-231	-1.00	346.15	576.92	-0.69	2.50
	V	18	462	6.13	-	-	230.77	230.77	-	0.50
下游	I	28	1000	6.91	679	0.68	660.71	1 607.14	1.13	1.61
	II	9	321	5.77	-143	-0.44	392.86	892.86	-0.37	2.78
	III	13	464	6.14	250	0.54	339.29	500.00	0.77	1.08
	IV	6	214	5.37	107	0.50	160.71	214.29	0.69	1.00
	V	3	107	4.67	-	-	53.57	53.57	-	0.50

2.3 存活曲线

以龄级为横坐标和标准化存活数($\ln l_x$)为纵坐标,绘制吊罗山热带雨林桫欏种群存活曲线(图 2)。Deevey 存活曲线有 3 种类型: I 型(凸曲线),表现出早期死亡率低,但达到平均生理年龄时,会在短期内个体全部死亡; II 型(直线型),种群各年龄段死亡率基本相同; III 型(凹曲线型),前期种群个体死亡率高,但进入某一龄级死亡率低而稳定^[36]。图 2 所示的 4 条存活曲线中,除上游种群的存活曲线较为直观地接近 III 型,其他曲线均有波动。故采用 Hett & Loucks 的数学模型进行检验^[37],结果如表 3 所示。通过 R^2 值比较,除了下游桫欏种群为 Deevey II 型外,其余均为 Deevey III 型;这也与生命表的结果大致吻合,即在 I 龄级存在较高的死亡率和消失率。

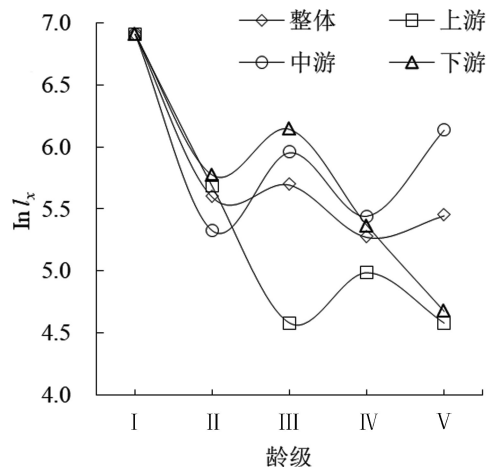


图 2 吊罗山热带雨林桫欏种群存活曲线
Fig. 2 Survival curve of *Alsophila spinulosa* population in Diaolu mountain rainforest

表 3 吊罗山热带雨林杪椴种群存活曲线方程

Tab. 3 The equation of survival curve for *Alseodaphne spinulosa* population in Diaoluo mountain rainforest

样线	拟合函数方程	R ²	存活曲线类型
整体	$y = 92.805e^{-0.325x}$	0.63	Deevey III
	$y = 84.187x^{-0.916}$	0.80	
上游	$y = 42.814e^{-0.535x}$	0.74	Deevey III
	$y = 34.55x^{-1.452}$	0.88	
中游	$y = 23.019e^{-0.143x}$	0.13	Deevey III
	$y = 24.801x^{-0.525}$	0.28	
下游	$y = 38.813e^{-0.487x}$	0.85	Deevey II
	$y = 28.159x^{-1.192}$	0.82	

2.4 种群动态数量化

对吊罗山热带雨林杪椴种群动态量化分析的结果如表 4 所示。

表 4 吊罗山热带雨林杪椴种群动态变化指数

Tab. 4 Dynamic index of *Alseodaphne spinulosa* population in Diaoluo mountain rainforest

龄级	整体	上游	中游	下游
V ₁	73.15	70.73	79.49	67.86
V ₂	-9.38	66.67	-46.67	-30.77
V ₃	34.38	-33.33	40.00	53.85
V ₄	-16.00	33.33	-50.00	50.00
V _{pi-1}	44.17	59.79	40.52	46.84
V _{pi-2}	0.42	2.99	1.01	3.12
P _{极大}	0.01	0.05	0.03	0.07

从整体看,种群动态变化指数在 V₂ 和 V₄ 出现了负值,分别为 -9.38% 和 -16.00%,其余均为正

表 5 吊罗山热带雨林杪椴种群数量动态时间序列预测

Tab. 5 Time sequence prediction of number dynamics of *Alseodaphne spinulosa* population in Diaoluo mountain rainforest

龄级	整体				上游			
	M ₀	M ₂ ⁽¹⁾	M ₃ ⁽¹⁾	M ₄ ⁽¹⁾	M ₀	M ₂ ⁽¹⁾	M ₃ ⁽¹⁾	M ₄ ⁽¹⁾
I	108				41			
II	29	69			12	27		
III	32	31	56		4	8	19	
IV	21	27	27	48	6	5	7	16
V	25	23	26	27	4	5	5	7
龄级	中游				下游			
	M ₀	M ₂ ⁽¹⁾	M ₃ ⁽¹⁾	M ₄ ⁽¹⁾	M ₀	M ₂ ⁽¹⁾	M ₃ ⁽¹⁾	M ₄ ⁽¹⁾
I	39				28			
II	8	24			9	19		
III	15	12	21		13	11	17	
IV	9	12	11	18	6	10	9	14
V	18	14	14	13	3	5	7	8

随着时间的推移,各龄级在未来的种群数量多数呈增长状态。从整体情况来看,IV 龄级在未来 1、2、3 个龄级后的增幅分别为 28.57%、28.57% 和 128.57%,即表明有成倍的杪椴个体数能够进入 IV 龄级。类似地,中游和下游种群的 IV 龄级在未来 1、2、3 个龄级后的增幅分别为 33.33%、22.22%、

值。上游和下游种群的种群动态变化指数分别在 V₃ 和 V₂ 出现了负值,分别为 -33.33% 和 -30.77%;中游种群在 V₂ 和 V₄ 出现了负值,分别为 -46.67% 和 -50.00%。因此,各样线杪椴种群龄级间具有明显的波动性。在无外部干扰时 (V_{p(i-1)}),种群的数量变化动态指数分别为 44.17%、59.79%、40.52% 和 46.84%;随机干扰时 (V_{p(i-2)}),种群的数量变化动态指数则急剧减小,分别为 0.42%、2.99%、1.01% 和 3.12%,但偏离 0 的程度较低。上述的种群动态量化值为零、负数和正数时分别反映种群处于稳定、衰退和增长的状态。

因此,从整体或是从各样线看,吊罗山杪椴为增长种群,这与种群结构反映的结果一致。但种群对外界干扰所承担的风险概率 (P_{极大}) 值均较小,分别为 0.01、0.05、0.03 和 0.07,说明了吊罗山的杪椴种群对外界干扰具有较高的敏感性,抗干扰能力较低。目前,增长的种群结构在无外界干扰的环境中较为明显,但有相应的外界干扰介入,这种增长或稳定的种群结构则很容易被打破。

2.5 时间序列

以各龄级实际存活数为基数,按一次平均推移法预测各龄级在未来 1、2、3 个龄级后吊罗山杪椴种群的存活个体数(表 5)。

100% 和 66.66%、50.00%、133.33%。但是,在上游的种群其增幅则表现为 -16.67%、16.67% 和 166.67%,即在早期会出现个体数波动的情况。时间序列预测的结果与种群动态量化分析的结果基本一致,均表明了当前杪椴为增长型种群。同时,各龄级个体数的变动一方面取决于低龄级个体的

基数,即幼树幼苗越丰富则后期的增长潜力越大;另一方面也说明了,保证有一定数量的低龄级个体数进入中高龄级是种群延续的关键。

3 讨论

吊罗山热带雨林3条样线及整体种群结构均为金字塔型或近金字塔型,这与四川画稿溪桫欏种群结构近似^[21],而不同于峨眉山种群^[20]和习水自然保护区种群^[38]。从龄级结构分布来看,研究区各种群的I龄级个体数均较为丰富,表明当前有较为充裕的更新苗,种群的更新与繁育能力良好。但从II龄级开始,种群数量开始减少,整体种群数量在不同龄级间有明显的波动。这可能是在群落内存在自疏与他疏作用以及环境的筛选,导致一定数量的幼树幼苗被淘汰。同时,静态生命表的死亡率和消失率的峰值也基本出现在I龄级。所以,I龄级的幼树能否顺利进入下一龄级对种群的发展较为关键。存活曲线除了下游表现为Deevey II型外,其余均为Deevey III型,反映出种群前期死亡率高而后期趋于稳定的状况。热带雨林由于物种多样性高,物种个体间对资源的竞争激烈程度要强于任何一种类型的森林,因此物种越早进入群落的上层则所受的外界竞争压力越小,而林下层个体均是处于受压迫的境况^[39]。此外,这种激烈的竞争似乎并不存在绝对的优胜者,只有在群落上层占据了优势,而下层更新苗又有强大抗压能力的种群才能在群落中长期存在^[40]。低-中-高龄级均有一定数量的桫欏个体分布,保证了上层的优势和林下层的更新补充,因此在没有外界强烈干扰下,吊罗山热带雨林内的桫欏种群暂无生存风险。

生命表负值的出现并不符合编表设定的3个假设^[41],但仍能提供有用的生态学记录,即表明种群在不同龄级间具有波动性,在发展或衰退的过程中^[42];种群动态变化指数中的负值也是种群存在波动的一种反映。不同龄级间个体数量的波动性变化反映了种群的更新动态,它可通过种群基波的周期长度表现^[38];因此,种群结构的波动性是种群固有的属性。在没有外界干扰的情况下,波动性主要

受生物学因子限制,如物种本身的生物学特性、种内与种间竞争等;如竹类植物对桫欏的繁殖产生明显的限制性作用^[21]。在有外界干扰的情况下,森林采伐、旅游、生境破碎化、气候因素等均会对桫欏种群产生影响^[13-15, 21, 38]。天然种群生长环境的复杂性决定了种群在周期性波动过程中向前发展。

适度干扰是否对当前桫欏种群有较大的影响?桫欏一般喜温暖湿润,其生境以热带雨林或季雨林为主,一般年均温需在15℃及相对湿度80%以上,这就决定了桫欏多数分布在深沟峡谷与河流沿岸^[43]。虽然成年桫欏所在的群落具有较高的郁闭度,但桫欏的繁育过程仍需活动性或间歇性的光斑投射在群落内^[44]。同时,在热带地区低透光率的群落,加剧了种内与种间对资源的竞争,一定程度上限制了桫欏幼苗生长^[26]。日本屋久岛的桫欏呈现出先锋树种的特性,在有中度干扰的沟谷、溪边及路边均能较好地生长^[45]。研究表明,桫欏孢子囊开裂所需时间和孢子持续弹射时间与空气湿度密切相关,即湿度越低,孢子开裂和散落的时间越短^[44];而湿度与光照密切相关,适度光照可促进孢子囊的发育和传播。结合本文的实际情况来看,上游、中游、下游3条样线的干扰强度分别为中、强和弱,与之相对应的种群数量则恰好为中游>上游>下游。此外,从研究区的其他地方(如沿山旅游公路,定义为有干扰区域)也能够观测到林相较好的桫欏群落。因此,避免高强度的生境破坏^[13, 15, 46],轻度干扰可能利于桫欏的生长。

4 结论

桫欏作为当前吊罗山热带雨林的伴生树种,对提升群落物种多样性及维护群落稳定具有重要意义。当前整体种群及各样线小种群均属于增长型;种群动态量化分析的结果表明,各龄级间存在一定的波动,而生命表、存活曲线、时间序列分析等结果均表明,低龄级个体数对该区域桫欏种群的发展较为关键。因此,依据不同环境特征对现有种群进行有针对性的管理,整体上保持现有群落结构和生境有利于当前桫欏种群的增长。

参考文献:

- [1] SWART C, ROWSWELL R, DONALDSON J, et al. Population structure and survival of the critically endangered cycad *Encephalartos latifrons* in south Africa[J]. South African Journal of Botany, 2019, 127: 80-90.
- [2] 周仲瑾, 葛米红, 卢倩, 等. 武汉地区4种生境蝇类多样性及种群动态分析[J]. 信阳师范学院学报(自然科学版), 2020, 33(1): 69-75.

- ZHOU Zhongjin, GE Mihong, LU Qian, et al. Diversity and population dynamics of flies in four types of habitat in Wuhan area[J]. Journal of Xinyang Normal University (Natural Science Edition), 2020, 33(1): 69-75.
- [3] XIE C P, LIU D W, HUANG C Y, et al. Study on the intraspecific and interspecific competition of *Pseudolarix amabilis* in Changxing county, Zhejiang province[J]. Polish Journal of Environmental Studies, 2021, 30(4): 3317-3325.
- [4] VENTER S M, WITKOWSKI E T F. Baobab (*Adansonia digitata* L.) density, size-class distribution and population trends between four land-use types in northern Venda, south Africa[J]. Forest Ecology and Management, 2010, 259(3): 294-300.
- [5] MATHYS A S, BRANG P, STILLHARD J, et al. Long-term tree species population dynamics in Swiss forest reserves influenced by forest structure and climate[J]. Forest Ecology and Management, 2021, 481: 118666.
- [6] FARAHAT E A. Age structure and static life tables of the endangered *Juniperus phoenicea* L. in north Sinai mountains, Egypt: Implication for conservation[J]. Journal of Mountain Science, 2020, 17(9): 2170-2178.
- [7] LI W, ZHANG G F. Population structure and spatial pattern of the endemic and endangered subtropical tree *Parrotia subaequalis* (Hamamelidaceae)[J]. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2015, 212: 10-18.
- [8] GALVÁN-HERNÁNDEZ D M, OCTAVIO-AGUILAR P, BARTOLO-HERNÁNDEZ C D J, et al. Current status of *Magnolia vovidesii* (Magnoliaceae, Magnoniales): New data on population trends, spatial structure, and disturbance threats[J]. Tropical Conservation Science, 2020, 13: 1940082920923894.
- [9] KEYIMU M, HALIK Ü, BETZ F, et al. Vitality variation and population structure of a riparian forest in the lower reaches of the Tarim river, NW China[J]. Journal of Forestry Research, 2018, 29(3): 749-760.
- [10] LOISEAU O, WEIGAND A, NOBEN S, et al. Slowly but surely: Gradual diversification and phenotypic evolution in the hyper-diverse tree fern family Cyatheaceae[J]. Annals of Botany, 2020, 125(1): 93-103.
- [11] BROCK J M, PERRY G L, LEE W G, et al. Tree fern ecology in New Zealand: A model for southern temperate rainforests[J]. Forest Ecology and Management, 2016, 375: 112-126.
- [12] JONES M M, OLIVAS ROJAS P, TUOMISTO H, et al. Environmental and neighbourhood effects on tree fern distributions in a neotropical lowland rain forest[J]. Journal of Vegetation Science, 2007, 18(1): 13-24.
- [13] OUGH K, MURPHY A. Decline in tree-fern abundance after clearfell harvesting [J]. Forest Ecology and Management, 2004, 199(1): 153-163.
- [14] REYES-ORTIZ J L, SÁNCHEZ-GONZÁLEZ A, OCTAVIO-AGUILAR P, et al. Population structure and habitat characteristics of *Dicksonia sellowiana* Hook in the Sierra Madre Oriental, Mexico[J]. American Fern Journal, 2019, 109(1): 26-43, 18.
- [15] AKANKWASA M. Abundance and distribution of *Cyathea manniana* in Kalinzu central forest reserve, southwestern Uganda [D]. Kampala: Makerere University, 2021.
- [16] 吴其超, 臧凤岐, 李呈呈, 等. 濒危树种五莲杨种群结构与动态特征[J]. 生态学报, 2021, 41(12): 5016-5025.
WU Qichao, ZANG Fengqi, LI Chengcheng, et al. Population structure and dynamics of endangered *Populus wulianensis*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(12): 5016-5025.
- [17] ALEZA K, WALA K, BAYALA J, et al. Population structure and regeneration status of *Vitellaria Paradoxa* (C. F. Gaertner) under different land management regimes in Atacora department, Benin[J]. Agroforestry Systems, 2015, 89(3): 511-523.
- [18] MOHAMMED E M I, HASSAN T T, IDRIS E A, et al. Tree population structure, diversity, regeneration status, and potential disturbances in Abu Gadaf natural reserved forest, Sudan[J]. Environmental Challenges, 2021, 5: 100366.
- [19] KHAN N, ALI K, SHAUKAT S. Phytosociology, structure and dynamics of *Pinus roxburghii* associations from northern Pakistan[J]. Journal of Forestry Research, 2014, 25(3): 511-521.
- [20] 吉也, 曹孟岩, 白楚锋, 等. 峨眉山杪椴种群结构与动态特征[J]. 西北植物学报, 2019, 39(3): 543-551.
JI Ye, CAO Mengyan, BAI Chufeng, et al. Population structure and dynamics of *Alsophila spinulosa* in mount Emei [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2019, 39(3): 543-551.
- [21] 鞠文彬, 高信芬, 包维楷. 画稿溪国家级自然保护区珍稀植物杪椴种群结构与更新[J]. 植物科学学报, 2014, 32(2): 113-121.

- JU Wenbin, GAO Xinfen, BAO Weikai. Population structure and regeneration of the endangered tree fern *Alsophila spinulosa* in Huagaoxi national nature reserve, southwestern China[J]. Plant Science Journal, 2014, 32(2): 113-121.
- [22] 谢春平, 赵柏松, 刘大伟, 等. 霸王岭自然保护区黑桫欏种群结构特征分析[J]. 四川农业大学学报, 2018, 36(6): 765-771.
- XIE Chunping, ZHAO Baisong, LIU Dawei, et al. Study on the population structure of *Alsophila podophylla* Hook. in Bawangling nature reserve[J]. Journal of Sichuan Agricultural University, 2018, 36(6): 765-771.
- [23] SCHWARTZ C E, GASPER A L D. Environmental factors affect population structure of tree ferns in the Brazilian subtropical Atlantic forest[J]. Acta Botanica Brasilica, 2020, 34: 204-213.
- [24] WINDISCH P. Fern conservation in Brazil[J]. Fern Gazette, 2002, 16(6/7/8): 295-300.
- [25] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志第六卷(3) [M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- Editorial Committee of Chinese Flora of Chinese Academy of Sciences. Flora of China Vol. 6(3)[M]. Beijing: Science Press, 2004.
- [26] 赵瑞白, 杨小波, 李东海, 等. 海南岛桫欏科植物地理分布和分布特征研究[J]. 林业资源管理, 2018(2): 65-73, 97.
- ZHAO Ruibai, YANG Xiaobo, LI Donghai, et al. Study on geographical distribution and distribution characteristics of Cyatheaceae in Hainan island[J]. Forest Resources Management, 2018(2): 65-73, 97.
- [27] 龙文兴, 欧芷阳, 杨小波, 等. 五指山黑桫欏(*Alsophila podophylla*)种群特征与森林立木密度和土壤的关系[J]. 生态学报, 2008, 28(4): 1390-1398.
- LONG Wenxing, OU Zhiyang, YANG Xiaobo, et al. The elementary characteristics of *Alsophila podophylla* population and their relationships with forest standing tree density and soil factors on Wuzhi mountain[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(4): 1390-1398.
- [28] 韩天宇, 沈燕, 王旭, 等. 海南吊罗山低地雨林群落特征分析[J]. 林业与环境科学, 2019, 35(3): 43-49.
- HAN Tianyu, SHEN Yan, WANG Xu, et al. Community characteristics of a lowland rainforest in Diaoluoshan in Hainan province[J]. Forestry and Environmental Science, 2019, 35(3): 43-49.
- [29] 江海声. 海南吊罗山生物多样性及其保护 [M]. 广州: 广东科技出版社, 2006.
- JIANG Haisheng. Biodiversity and protection of mountain Diaoluo in Hainan[M].Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 2006.
- [30] MEHLTRETER K, GARCÍA-FRANCO J G. Leaf phenology and trunk growth of the deciduous tree fern *Alsophila firma* (Baker) D. S. conant in a lower montane Mexican forest[J]. American Fern Journal, 2008, 98(1): 1-13.
- [31] DOS SANTOS-SILVA D L, DA SILVA GOMES G, DA SILVA G S, et al. Structure and spatial distribution pattern of *Cyathea delgadii* Sternb.(Cyatheaceae) in two Cerrado areas, in the northeast of Brazil[J]. International Journal of Advanced Engineering Research and Science, 2019, 6(6): 580-586.
- [32] 张家贤, 周伟. 桫欏物候研究[J]. 生态学杂志, 1992, 11(3): 64-66.
- ZHANG Jiaxian, ZHOU Wei. A phenological study on *Cyathea spinulosa* [J]. Chinese Journal of Ecology, 1992, 11(3): 64-66.
- [33] 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): 104-107.
- CHEN Xiaode. A study on the method of quantitative analysis for plant population and community structural dynamics[J]. Acta Ecologica Sinica, 1998, 18(2): 104-107.
- [34] 姚慧芳, 卢杰, 王超, 等. 波密岗乡自然保护区华山松种群结构与数量动态特征[J]. 林业资源管理, 2020(5): 108-115, 130.
- YAO Hui Fang, LU Jie, WANG Chao, et al. Population structure and quantitative dynamics of *Pinus armandii* in Bomigang township nature reserve[J]. Forest Resources Management, 2020(5): 108-115, 130.
- [35] 谢春平, 吴昌魁, 付桂, 等. 五指山地区海南苏铁种群结构特征与动态[J]. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(1): 77-85.
- XIE Chunping, WU Changkui, FU Gui, et al. Population structure characteristics and dynamics of *Cycas hainanensis* in Wuzhi mountains, Hainan province[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2019, 39(1): 77-85.
- [36] 彭辉, 周红敏, 王宏翔, 等. 凤阳山常绿阔叶林优势种木荷的种群结构与动态[J]. 林业科学研究, 2022, 35(3): 179-184.

- PENG Hui, ZHOU Hongmin, WANG Hongxiang, et al. Structure and dynamic characteristics of *Schima superba* populations in evergreen broad-leaved forest in Fengyangshan mountain[J]. Forest Research, 2022, 35(3): 179-184.
- [37] HETT J M, LOUCKS O L. Age structure models of balsam fir and eastern Hemlock[J]. The Journal of Ecology, 1976, 64(3): 1029-1044.
- [38] 徐德静, 郭能彬, 王鹏鹏, 等. 习水自然保护区桫欏种群结构与分布格局研究[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2014, 36(11): 93-98.
- XU Dejing, GUO Nengbin, WANG Pengpeng, et al. Structure and distribution pattern of *Alsophila spinulosa* populations in Danxia landform in Xishui nature reserve[J]. Journal of Southwest University (Natural Science), 2014, 36(11): 93-98.
- [39] KUNSTLER G, FALSTER D, COOMES D A, et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition[J]. Nature, 2016, 529(7585): 204-207.
- [40] 苏文华. 西双版纳热带季节雨林林冠种群种内、种间竞争的初步研究[J]. 应用生态学报, 1997, 8(S1): 50-54.
- SU Wenhua. A preliminary study on the intraspecific and interspecific competitions of canopy populations in tropical rain forest in Xishuanbanna[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 1997, 8(S1): 50-54.
- [41] 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 Lilong, WANG Liang, ZHANG Lifang, et al. Structure and dynamic characteristics of *Gymnocarpus przewalskii* in different habitats[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39(10): 980-989.
- [42] 刁云飞, 刘延坤, 刘玉龙, 等. 穆棱东北红豆杉种群结构特征[J]. 中国科学:生命科学, 2020, 50(4): 391-397.
- DIAO Yunfei, LIU Yankun, LIU Yulong, et al. Population structure characteristics of *Taxus cuspidata*[J]. Science in China(Series C), 2020, 50(4): 391-397.
- [43] 周志琼, 苏智先, 廖永梅, 等. 桫欏的生物学研究进展[J]. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2004, 22(3): 100-103.
- ZHOU Zhiqiong, SU Zhixian, LIAO Yongmei, et al. Advance of biological study on *Alsophila spinulosa*[J]. Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences), 2004, 22(3): 100-103.
- [44] 程治英, 陶国达, 许再富. 桫欏濒危原因的探讨[J]. 云南植物研究, 1990, 12(2): 186-190.
- CHENG Zhiying, TAO Guoda, XU Zaifu. A study on the biological characteristics and the endangering factors of *Alsophila spinulosa*[J]. Acta Botanica Yunnanica, 1990, 12(2): 186-190.
- [45] NAGANO T, SUZUKI E. Leaf demography and growth pattern of the tree fern *Cyathea spinulosa* in Yakushima island[J]. Tropics, 2007, 16(1): 47-57.
- [46] RANIL R, PUSHPAKUMARA D, WIJESUNDARA D, et al. Diversity and distributional ecology of tree ferns of Sri Lanka: A step towards conservation of a unique gene pool[J]. Ceylon Journal of Science, 2017, 46(5): 127-135.

责任编辑:任长江