

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202001026

吴律欣, 杨小波, 李东海, 等. 海南铜鼓岭鸭脚木种群动态特征研究 [J]. 广西植物, 2020, 40(8): 1101–1110.

WU LX, YANG XB, LI DH, et al. Population structure and dynamics of *Schefflera octophylla* in Tongguling, Hainan Province [J]. *Guihaia*, 2020, 40(8): 1101–1110.

海南铜鼓岭鸭脚木种群动态特征研究

吴律欣¹, 杨小波^{2*}, 李东海², 吕安琪¹

(1. 海南大学 生命科学与药学院, 海口 570228; 2. 海南大学 生态与环境学院, 海口 570228)

摘要: 鸭脚木 (*Schefflera octophylla*) 是海南文昌铜鼓岭国家级自然保护区内滨海森林的优势种, 也是海南其他地区热带森林常见伴生种。为深入了解该区滨海森林内鸭脚木种群的生存现状、更新机制以及未来发展的动态变化特点, 该研究通过对海南热带滨海森林 2.56 hm² 样地中鸭脚木种群的调查, 以径级结构代替龄级结构, 编制鸭脚木种群静态生命表, 并结合种群动态量化指数、生存函数、时间序列预测模型等方法定量分析鸭脚木种群结构和数量动态变化。结果表明: (1) 研究区域内共记录鸭脚木数量 2 814 株, 按照径级大小共划分为 12 个龄级, 龄级结构呈倒 J 字型, 属于趋向稳定型种群。(2) 该区鸭脚木的存活曲线趋于 Deevey-II 型, 种群各径级的死亡率相接近。(3) 鸭脚木种群的量化指数显示, $V_{pi} = 30.685 > 0$, $V_{pi}' = 0.236 > 0$, 说明该种群现处增长阶段并且相对稳定。(4) 据时间序列模型预测鸭脚木种群在未来的 3、6、9 a 内各龄级的种群个体数量整体呈现增加的趋势。综上分析认为, 该区生境有利于鸭脚木种群的生长且该种群形成了良好的生存策略, 其幼龄个体较多且后备资源丰富, 能较好地补充各龄级个体自然死亡造成的损失, 对森林的天然更新起到一定促进作用。

关键词: 种群结构, 静态生命表, 生存分析, 时间序列预测

中图分类号: Q948 文献标识码: A

文章编号: 1000-3142(2020)08-1101-10

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Population structure and dynamics of *Schefflera octophylla* in Tongguling, Hainan Province

WU Lüxin¹, YANG Xiaobo^{2*}, LI Donghai², LÜ Anqi¹

(1. School of Life and Pharmaceutical Sciences, Hainan University, Haikou 570228, China; 2. School of Ecology and Environment, Hainan University, Haikou 570228, China)

Abstract: *Schefflera octophylla* is the dominant species of coastal forest in Tongguling National Nature Reserve in Wenchang, Hainan, and is also a common associated species of tropical forests in other areas of Hainan. Based on the field investigation of sample plot (2.56 hm²), the dynamic characteristic changes of *S. octophylla* population were

收稿日期: 2020-04-13

基金项目: 国家自然科学基金(31760170) [Supported by the National Natural Science Foundation of China(31760170)].

作者简介: 吴律欣(1995-), 女, 海口人, 硕士研究生, 主要从事植物生态学研究, (E-mail) 244753057@qq.com。

*通信作者: 杨小波, 博士, 教授, 主要从事植物生态学相关领域科研及教学工作, (E-mail) yanfengxb@163.com。

analyzed. In order to reveal the survival status, renewal mechanism and dynamic change characteristics of *S. octophylla* population in the coastal forest in this region, the age class was divided according to the diameter class method and the static life table, the dynamic index, survival function and time series analysis of the population was compiled to quantitatively analyze the population dynamic changes. The results were as follows: (1) The total number of *S. octophylla* population in the study area of coastal forest was 2 814, which was divided into 12 age classes according to the diameter class. The age class structure was inverted J-shaped, belonging to the stable population. (2) The survival curve of *S. octophylla* in this area tended to Deevey-II type, and the mortality rate of each diameter class of the population was closed to that of *S. octophylla*. (3) The quantitative index of the *S. octophylla* population showed that $V_{pi} = 30.685 > 0$, $V_{pi}' = 0.236 > 0$, which indicated that the population was in the growth stage and relatively stable, and the number of young individuals in the population was large, which could better supplement the losses caused by natural death of individuals of all ages and form a good survival strategy. (4) According to the time series model, it is predicted that the number of individuals in each age group will increase in the next 3, 6 and 9 years. The results show that the habitat in this area is favorable for the growth of *S. octophylla* with more young trees, abundant reserve resources and good regeneration state, which is conducive to the natural regeneration of the forest. A good survival strategy is formed, which plays a certain role in promoting the natural renewal of forest, and has great significance in the construction and stability of coastal forest community.

Key words: population structure, static life table, survival analysis, time series prediction

植物种群生态学是生态学重要的基本组成,植物种群结构对群落结构及发展趋势有着重要影响。种群生态学的核心问题之一是种群动态,主要指研究种群个体数量动态和分布的变化规律(常文峰和焦健,2018)。种群龄级结构、存活曲线和生命表是研究植物种群数量动态变化的核心内容(Li et al.,2018;姜在民等,2018)。通过分析种群的龄级结构、静态生命表及生存曲线等,不仅能厘清种群个体数量现状,还能预测种群对群落变化产生的影响及对环境的适应性与稳定性。因此,深入研究种群的数量动态信息,有利于分析种群的生态特性、更新机制,对揭示种群发展与演替规律等具有重要意义。

鸭脚木(*Schefflera octophylla*),别名鹅掌柴,为五加科(Araliaceae)鹅掌柴属(*Schefflera*)植物,为常绿乔木或灌木,既有观赏价值也有药用价值。广布于中国台湾、福建、西藏、广西、云南、浙江、广东和海南等地,越南、日本和印度均有分布。鸭脚木为热带及亚热带地区常绿阔叶林常见植物,或为优势种(张坤洪,2009),生于海拔100~2100m。在海南分布较为广泛,从沿海地区的森林到中部五指山山顶矮林均有分布(杨小波,1994,

1995)。在海南文昌沿海地区铜鼓岭国家级自然保护区的热带滨海森林(常绿季雨矮林)中,鸭脚木为重要值位于首位的主要优势种(车秀芬等,2007)。种群是群落的基本组成单位,种群结构不仅能对群落结构产生直接影响,还能客观反映群落的发展、演变趋势(汪殷华,2011)。优势物种在森林群落中,对群落结构的稳定性起着不可替代的作用,通过研究群落优势物种种群结构动态,可为揭示种群更新及群落演替机制提供理论支撑。现阶段,越来越多学者通过对优势物种的研究来揭示群落结构特征。龙成等(2015)通过对热带常绿阔叶林内优势种种群结构动态和种间关联分析研究,以揭示该群落的主要植物组成及生态规律;刘贵峰等(2014)探讨大青沟自然保护区内不同群落类型的优势种种群结构动态特征,并为沙地沟壑植物生态系统的研究提供了理论依据;戴文坛等(2017)对青嶂山亚热带常绿阔叶林内群落物种多样性和不同优势种种群结构特征进行分析,探讨群落稳定性与演替进程;吴邦利等(2018)对樟叶槭种群结构及其数量动态规律进行分析,并为退化的喀斯特森林生态系统恢复重建提供了理论依据;陈青等(2019)在对鼎湖山南亚热带常绿阔

叶林群落中的优势种荷木的种群动态研究中,结合径级和生境来分析荷木种群的死亡分布特征,并探讨了该群落的构建机制;王进等(2019)结合常绿落叶阔叶混交林内优势种翅椴的种群结构特征和种间联结进行研究,阐明了该种群的生存现状和未来发展趋势。

研究优势种种群结构动态特征,有利于深入了解和掌握我国森林群落更新和演替进程、群落构建和恢复机制,以及生态系统的变化规律等。近年来,针对植物优势种开展种群结构动态的研究案例日渐丰富,但对热带滨海森林优势种的相关生态学研究大多集中在植物群落资源分布、物种多样性、种间联结等方面(王牌等,2018),而对鸭脚木种群动态特征的研究鲜有报道。在沿海的自然森林群落中,鸭脚木种群的发展动态及趋势规律等问题还需进一步揭示。因此,本文以鸭脚木种群为对象,在样地调查的基础上,结合径级法、静态生命表、生存函数、动态量化指标及时间序列模型等分析方法,定量分析该种群各龄级的生存现状、种群结构特征及未来发展趋势,有利于了解该种群所处的演替阶段和在热带滨海森林群落中的作用与地位,为这一类型的植被研究和资源保护提供基本资料。

1 研究区概况

铜鼓岭国家级自然保护区位于海南省东北部的文昌市内(110°58'30"—111°03'00" E, 19°36'54"—19°41'21" N),东临南海,西接大陆,总面积约为44 km²,其中海域面积为30.67 km²,陆地面积13.33 km²。铜鼓岭是海南岛东北部的最高峰,海拔约338.2 m。铜鼓岭地区的地质以花岗石为主。铜鼓岭属热带海洋性岛屿季风气候区,年均温度为23.9℃,年均降雨量为1721.6 mm,全年日照时长为2137 h。全年无霜冻,四季常青。土壤为砖红壤,迎海面土壤较湿润,背海面土壤含水量低且岩石裸露面积较大。铜鼓岭自然保护区内森林资源丰富,从丘陵至沿海依次分布有滨海森林以及局部人工林、山麓灌木林、滨海沙生植被、半红树林、红树林。其中顶级植被类型为热带滨海森林(龙成等,2015)。

2 研究方法

2.1 野外调查方法

2011年在铜鼓岭保护区内设置160 m×160 m的固定大样地,并划分64个20 m×20 m的方形样方。本研究于2018年对样地进行复查,结合文昌铜鼓岭保护区热带滨海森林一类森林资源相关数据,进行了野外样地调查,调查总面积为2.56 hm²。通过对样方内植株的实地调查,分别记录树木的树种、树高、株数、冠幅、胸径、坐标、海拔、地貌、坡度、坡向等因子及其他相关信息。且在复查的基础上选取出群落优势种群鸭脚木进行种群动态研究,并统计鸭脚木数量及生长情况。

2.2 数据分析

2.2.1 径级划分 为了保护森林资源,本研究利用径级法代替取木芯的方法,对调查的植株胸径(diameter at breast height, DBH)由小到大进行分级。将DBH≤3 cm个体均归到第I龄级,每径级间距为3 cm,总共划分12个龄级:第I龄级为1<DBH≤6 cm;第II龄级为6<DBH≤9 cm;第III龄级为9<DBH≤12 cm;第IV龄级为12<DBH≤15 cm;第V龄级为15<DBH≤18 cm;第VI龄级为18<DBH≤21 cm;第VII龄级为21<DBH≤24 cm;第VIII龄级为24<DBH≤27 cm;第IX龄级为27<DBH≤30 cm;第X龄级为30<DBH≤33 cm;第XI龄级为33<DBH≤36 cm;36 cm以上则为第XII龄级。根据该划分标准,统计各龄级株数,对鸭脚木种群数量和结构动态进行统计分析,并绘制该种群龄级结构图,进而分析铜鼓岭保护区滨海森林内鸭脚木种群动态变化。

2.2.2 种群动态量化分析方法 为克服龄级划分的缺点与不足,且更客观准确地进行分析,该文参照陈晓德(1998)文献法,结合函数曲线及量化指数等对植物种群结构进行分析。具体公式分别如下。

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

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

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

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

式中: n 代表龄级; S_n 代表第 n 龄级的种群个体数; k 代表种群年龄级数量; V_n 代表种群个体数的量化动态指数; V_{pi} 代表种群量化动态指数; V_{pi}' 代表修正动态指数。

2.2.3 种群静态生命表编制及存活曲线的绘制

静态生命表是一种通过反映种群现状及龄级结构特征来判定种群更新与发展趋势以及稳定性的有效工具。本研究依据各径级株数等基础数据编制静态生命表。其中所含的参数及计算公式如下: X : 径级的大小代替龄级; N_x : 各级存活的个体数; $L_x = (N_x + N_{x+1})/2$; $\lg L_x$: L_x 取以 10 为底的对数; $D_x = N_x - N_{x+1}$; $Q_x = D_x/N_x$; $T_x = \sum L_x$; $E_x = T_x/N_x$; $K_x = \ln L_x - \ln L_{x+1} + 1$ 。利用 GraphPad Prism 5 软件绘制鸭脚木种群相应的生存曲线, 依据 Deevey (1947) 划分的 3 个基本模式(I 型为凸形曲线; II 型为对角线; III 型为凹形曲线) 来反映种群存活情况, 并通过指数方程式 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 和幂函数式 $N_x = N_0 x^{-b}$ 来验证相应的存活曲线类型 (Silvertown, 1983)。

2.2.4 种群生存分析方法

按照冯士雍 (1983a, b) 的方法, 结合生存率函数 $S_{(i)}$ 、死亡密度函数 $f_{(i)}$ 、累计死亡率函数 $F_{(i)}$ 、危险率函数 $\lambda_{(i)}$ 进行讨论, 公式如下。

$$S_{(i)} = P_1 \cdot P_2 \cdot P_3 \cdot AP_i \quad (5)$$

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

$$F_{(i)} = 1 - S_{(i)} \quad (7)$$

$$\lambda_{(i)} = \frac{2[1 - S_{(i)}]}{h_{(i)} \cdot [1 + S_{(i)}]} \quad (8)$$

式中: P_i 代表存活率; $h_{(i)}$ 代表龄级宽度。

2.2.5 种群数量的时间序列预测

参考申仕康等 (2008) 和薛瑶芹 (2008) 的方法, 对鸭脚木种群数量的未来 3、6、9 个龄级时间序列预测。具体公式如下。

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

式中: n 代表所预测的未来时间年限; i 代表龄级; M_i 代表未来 n 年的 i 龄级的种群存活数; X_k 代表目前 k 龄级的种群存活数。

3 结果与分析

3.1 鸭脚木种群龄级结构

对铜鼓岭自然保护区鸭脚木种群的胸径大小进行等级划分, 绘制出龄级结构图 (图 1)。样方内鸭脚木植株共 2 814 株。其中, 第 I 龄级株数最多, 共 1 427 株, 占总数 41.4%; 第 II 龄级共 560 株, 占总株数的 16.2%; 第 III 龄级共 267 株, 占总株数的 9.5%; 龄级越高的鸭脚木, 个体数量越少, 第 IV 至第 VIII 龄级株数分别占总数的 7.7%、5.7%、3.7%、2.6%、1.6%; 而第 IX 至第 VII 龄级总株数只占总数的 1.7%。可以看出铜鼓岭保护区鸭脚木种群幼龄级株数明显多于高龄级株数, 符合植物生长规律。其中 I 级、II 级共 1 987 株, 占总体的 70.6%; III ~ IX 级 782 株, 占总体的 27.8%; X ~ XII 级 45 株, 占总体的仅为 1.6%。从第 II 龄级开始, 鸭脚木植株数量持续减少, 第 VIII 至第 XII 龄级株数较为稀少, 总比仅有 2.6%。

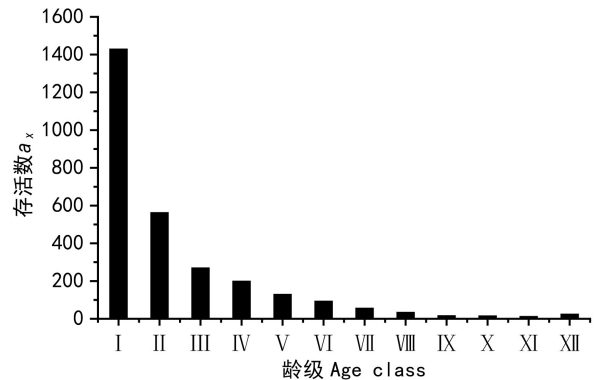


图 1 鸭脚木种群的龄级结构图

Fig. 1 Age structure of *Schefflera octophylla* population

3.2 鸭脚木种群数量动态特征分析

对铜鼓岭自然保护区鸭脚木种群各相邻龄级间的个体数量动态变化进行分析, 结果见表 1。从表 1 可以看出, 各径级间个体数量变化动态指数 V_n 分别为 60.76%、52.32%、26.22%、35.53%、

28.35%、40.66%、40.74%、56.25%、7.14%、23.08%、-54.55%, 整个鸭脚木种群结构动态指数 $V_{pi} = 30.685 > 0$ (不考虑外界环境干扰); 种群龄级结构动态指数 $V_{pi}' = 0.236 > 0$ (受随机干扰时), 表明种群属增长型且相对稳定。

表 1 鸭脚木种群龄级结构的动态变化指数

Table 1 Dynamic index of age structure of *Schefflera octophylla* population

种群龄级结构动态指数 Dynamic index of age structure	动态指数百分比 Percentage of dynamic index value (%)
V_1	60.76
V_2	52.32
V_3	26.22
V_4	35.53
V_5	28.35
V_6	40.66
V_7	40.74
V_8	56.25
V_9	7.14
V_{10}	23.08
V_{11}	-54.55
V_{pi}	30.685
V_{pi}'	0.236

3.3 种群静态生命表与存活曲线分析

由表 2 和图 1 可知, 随着龄级的增长, 鸭脚木种群的存活个体数大致呈现单调递减趋势。鸭脚木种群个体数从第 II 龄级开始呈现出单调递减的趋势, 从第 VII 龄级到第 XI 龄级, 鸭脚木种群个体存活数总体呈下降趋势且个体存活数量少。但 VII 龄级的存活数又出现增长。另外, 个体存活数和死亡率在第 I、第 II 龄级都处于小高值。

存活曲线是对生命表的反映, 可以表示种群数量的变化过程并直观地表达种群个体在各龄级的存活过程。Deevey (1947) 将存活曲线划分为三种类型, 分别是 I 型 (又称 a 型)、II 型 (又称 b 型) 和 III 型 (又称 c 型)。据 Deevey 的划分, 鸭脚木存活曲线 (图 2) 接近对角线型, 符合 Deevey-II 型, 种

群各径级的死亡率基本相接近且龄级结构趋于稳定型种群。由表 2 可知, 鸭脚木种群的第 II 龄级的幼树存活率最高且从该龄级开始存活率逐渐下降, 从 XI 龄级开始呈现略有上升的态势。在整个鸭脚木的种群中, 幼龄级的存活率显著高于老龄级的存活率, 这与前面对静态生命表的分析结果相吻合。

3.4 种群生存分析

根据铜鼓岭自然保护区鸭脚木种群的 4 个生存函数值 (表 3) 绘制成曲线图 (图 3)。从图 3 可以看出, 鸭脚木种群的生存函数曲线与累积死亡率曲线表现出轴对称, 前者单调递减而后者与之相反, 但两者变化幅度基本一致。鸭脚木种群生存函数曲线显示, 第 I 至第 V 龄级区间下降幅度较大, $S_{(i)}$ 指数由 2.240 下降到 0.143, 第 VI 至第 VII 龄级区间便呈缓慢下降趋势。而鸭脚木种群累积死亡率在 I~V 龄级区间的增长的幅度较大, $F_{(i)}$ 指数从 -1.240 上升 0.857, 第 VI 至第 VII 龄级区间则呈缓慢上升的趋势。总之, 生存率和累积死亡率曲线呈现相互对应, 相互互补的负相关关系, 说明鸭脚木种群结构相对稳定。

从铜鼓岭自然保护区鸭脚木种群来看, 该种群的死亡密度曲线和危险率曲线变化趋势大致相近, 死亡密度曲线表现为先下降后平缓, 但整体大致平稳, 在第 I 龄级时出现峰值 (图 4), 其值为 $f_{(i)} = 0.4537$, 且各龄级 $f_{(i)}$ 值都小于 0.5, 表明该种群的幼龄级死亡密度较大龄级的高。从图 4 可以看出, 鸭脚木危险率曲线整体表现出波浪式浮动现象。其中, 危险率函数在 VIII~IX 龄级和 X~XI 龄级呈明显下降趋势, 从 I~IX 龄级变化幅度缓慢, 危险率曲线的高峰值出现在 I、VIII 龄级, 其值分别为 0.564 和 0.539; 危险率曲线的低估值出现在 IX、XI 龄级, 其值分别为 0.092 和 -2.560。再次论证了前面静态生命表的分析结果。

3.5 时间序列预测分析

基于鸭脚木种群各龄级株数, 按照一次平均推移法, 预测出该种群各龄级在未来的 3、6 和 9 a 后的个体数 (表 4)。表 4 结果显示, 在未来的 3、6、9 个龄级时间后的总体个体数呈现增加趋势, 在经历未来 3 龄级后, 除了第 VII 和 XII 龄级个体数量分

表 2 鸭脚木种群静态生命表
Table 2 Static life table of the population of *Schefflera octophylla*

龄级 Age class	实际 存活数 a_x	标准化 存活数 l_x	标准化存 活数对数 $\ln l_x$	死亡数 d_x	死亡率 q_x	寿命区间 L_x	总寿命 T_x	生命期望值 E_x	存活率 S_x	消失率 K_x
I	1 427	2 240	7.714	1 361	0.608	1 559.655	4 418	1.972	0.392	0.935
II	560	879	6.779	460	0.523	649.137	2177	2.477	0.477	0.741
III	267	419	6.038	110	0.262	364.207	1717	4.097	0.738	0.304
IV	197	309	5.734	110	0.355	254.317	879	2.843	0.645	0.439
V	127	199	5.295	57	0.283	171.115	570	2.858	0.717	0.333
VI	91	143	4.962	58	0.407	113.815	108	0.758	0.593	0.522
VII	54	85	4.440	35	0.407	67.504	228	2.685	0.593	0.523
VIII	32	50	3.917	28	0.563	36.107	143	2.844	0.438	0.827
IX	14	22	3.090	2	0.071	21.193	93	4.214	0.929	0.074
X	13	20	3.016	5	0.231	18.053	71	3.462	0.769	0.262
XI	10	16	2.754	-19	-1.200	25.118	50	3.200	2.200	-0.788
VII	22	35	3.542	-	-	-	-	-	-	-

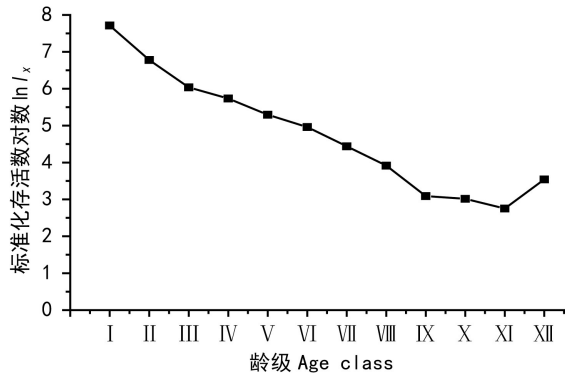


图 2 鸭脚木种群存活曲线

Fig. 2 Survival curve of the population of *Schefflera octophylla*

别减少了 22.2%、81.8%。其他各龄级个体数均表现为增加。其中,鸭脚木第 II 龄级在个体从 560 株增加到 875 株,个体数量增长了 56.3%,鸭脚木第 III 龄级在经历未来 3 龄级时间后,个体数从原来的 267 株增加到 751 株,个体数量增加了 181.3%。另外,鸭脚木 VI 龄级后各龄级在经历未来 6 龄级后,个体数量分别增加了 322%、389%、300%、300%、514.3%、323.1%、260%和 9.1%。鸭脚木第 IX 龄级后各龄级在经历未来 9 龄级后,个

体数量分别增加了 1078.1%、2100%、1061.5%、790%和 181.8%。

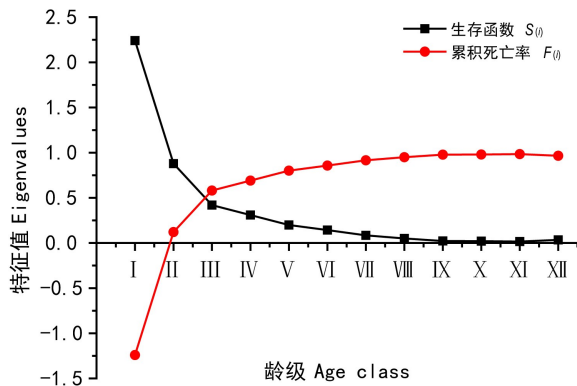
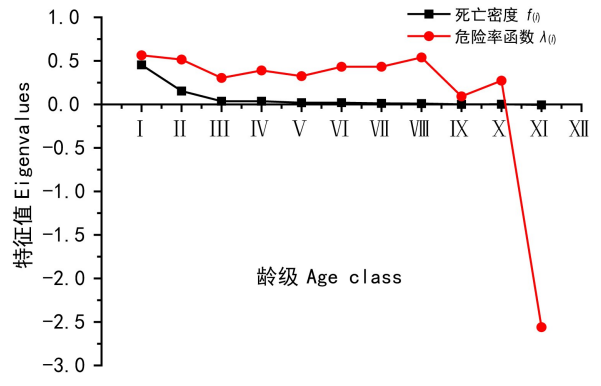
4 讨论与结论

种群的龄级结构是反映种群动态信息的重要基础,利用植株的胸径大小来表达种群的龄级结构可以简化种群生态学的研究过程(金慧等, 2017),而分析种群龄级结构是揭示种群生存状况和更新策略的重要途径之一。在森林群落中,乔木优势种的动态变化不仅能直接反映群落的演替状况,而且能够决定群落的构建和特征(Dharmalingam et al., 2017)。本研究以海南文昌铜鼓岭滨海森林内主要优势种鸭脚木为研究对象,采用径级法对该种群进行龄级划分并编制种群静态生命表,结果显示鸭脚木种群总株数为 2 814 株,其中幼树比例最高,占总体的 70.6%;中树次之,占总体的 27.8%;而大树仅占总体的 1.6%,种群径级分布整体呈现倒 J 字型,由此说明该种群幼苗资源丰富,更新状态较为理想。范玉龙等(2014)、戴文坛等(2017)在对热带常绿季雨林群落内优势种种

表 3 鸭脚木种群四个生存函数值

Table 3 Estimated values of four survival function of *Schefflera octophylla* population

龄级 Age class	死亡率 q_x	存活率 S_x	生存 $S_{(i)}$	累积死亡率 $F_{(i)}$	死亡密度 $f_{(i)}$	危险率函数 $\lambda_{(i)}$
I	0.608	0.392	0.879	0.121	0.453 7	0.564
II	0.523	0.477	0.419	0.581	0.153 3	0.515
III	0.262	0.738	0.309	0.691	0.036 6	0.304
IV	0.355	0.645	0.199	0.801	0.036 6	0.390
V	0.283	0.717	0.143	0.857	0.018 8	0.324
VI	0.407	0.593	0.085	0.915	0.019 4	0.432
VII	0.407	0.593	0.050	0.950	0.011 5	0.433
VIII	0.563	0.438	0.022	0.978	0.009 4	0.539
IX	0.071	0.929	0.020	0.980	0.000 5	0.092
X	0.231	0.769	0.016	0.984	0.001 6	0.272
XI	-1.200	2.200	0.035	0.965	-0.006 3	-2.560
XII	-	-	-	-	-	-

图 3 鸭脚木种群的生存率函数 $S_{(i)}$ 和累积死亡率函数 $F_{(i)}$ 曲线Fig. 3 Survival function $S_{(i)}$ and cumulative mortality function $F_{(i)}$ curve of *Schefflera octophylla* population图 4 铜鼓岭自然保护区鸭脚木种群的死亡密度函数 $f_{(i)}$ 和危险率 $\lambda_{(i)}$ 函数曲线Fig. 4 Death density $f_{(i)}$ and risk rate $\lambda_{(i)}$ curve of *Schefflera octophylla* population in Tongguling Nature Reserve

群结构研究中,发现该群落内优势种幼苗个体数较多且径级分布呈现倒J字型分布。一个种群中的幼年个体数量相对老年个体数较多,则说明环境条件对该种群很有利,且种群正在发展之中(刘贵峰等,2014;郑振杰等,2018)。而大龄级植株个体数量稀少,这除了受自然或人为因素的干扰,也与植物本身的生理代谢减退、对营养需求较高有着相应联系。但对于幼苗数量比例高,是由于土

壤种子萌发率高,还是由植物所产生的种子数量多导致,仍需进一步研究探讨。基于前人惯用的径级法,本次研究还结合存活曲线、动态量化指数、生存函数及时间序列模型等方法,进一步深入分析种群动态特征,发现鸭脚木种群各径级的死亡率几乎相同且存活曲线接近对角线型,符合Deevey-II型曲线,该种群表现稳定增长趋势;整个鸭脚木种群龄级结构动态指数(不考虑外界的环境干扰) $V_{pi} = 30.685 > 0$,种群龄级结构动态指数(受

表 4 鸭脚木种群数量动态的时间序列预测

Table 4 Time sequence prediction in the quantitative dynamics of *Schefflera octophylla* population

龄级 Age class	原始数据 Primary data	$M_3^{[1]}$	$M_6^{[1]}$	$M_9^{[1]}$
I	1427			
II	560	875		
III	267	751		
IV	197	341		
V	127	197	536	
VI	91	138	445	
VII	54	42	216	
VIII	32	59	128	377
IX	14	33	86	308
X	13	20	55	151
XI	10	12	36	89
XII	22	4	24	62

随机干扰) $V_{pi}' = 0.236 > 0$, 可见该区生境有利于鸭脚木种群的生长, 也进一步表明该种群属于增长并趋于稳定型; 但鸭脚木种群第 XI 龄级的动态指数值小于 0, 说明该龄级的个体数量低于相邻龄级个体数, 且呈现出衰退的结构动态关系; V_{pi} 的正值为 30.685, 也反映出鸭脚木种群具有在非完全随机干扰下的增长潜力, 对外界环境干扰做出的反映较为敏感且能很好地适应该区的生长环境, 形成了良好的生存策略, 这与张萱蓉(2017)、常文峰和焦健(2018)等对森林群落优势种的量化分析中, 得到相类似的结果。

种群的龄级结构不仅能反映种群与环境之间的相互关系, 还能表现其在群落中的地位和作用, Coomes et al. (2008) 认为若树木死亡主要是由竞争所驱动, 则小径级树木死亡率相较于大径级树木的高; 张兴旺等(2011)在研究安徽琅琊山青檀种群结构中表明, 由于林内光照条件较差, 加上与同层植物生存竞争激烈, 而导致青檀幼苗数量减少; 周赛霞等(2019)对庐山黄山松种群动态研究中发现, 该种群在第 4 至第 9 龄级保持稳定, 是由于植株对环境的选择达到一定高度后受到较小的

竞争所致; 李娟等(2019)认为植物从幼龄阶段到中龄阶段, 种群生长发育受限可能是其自身生理机制造成的。本研究也得到相似的结果, 据存活曲线分析发现该区鸭脚木种群前期出现种内和种间竞争, 致使存活个体数从第 II 龄级开始逐渐递减。而由于种群随着年龄的增长, 其生理功能衰退而对环境的要求变高, 加之人为因素的干扰, 导致大龄级鸭脚木存活数相对偏少, 这符合 Coomes et al. (2018) 认为大树死亡率高是由于繁殖消耗和自然衰老所导致的观点。但鸭脚木种群存活数在第 VII 龄级又出现增长, 可以解释为后期经种内竞争及自然筛选后留下的成年树对环境的生存适应能力逐渐变强使得存活个体数又出现增长趋势。虽然鸭脚木种群幼树存活个体数颇多, 但在低龄级阶段其生长和竞争能力都较弱, 环境适应能力也较差, 故该种群个体存活数和死亡率均在第 I、第 II 龄级出现了峰值。此外, 鸭脚木种群的生存函数曲线和累积死亡率曲线变化近轴对称, 而死亡密度、危险率曲线变化幅度整体上较为平缓, 基本趋近稳定, 其动态变化特点表现为前期衰退-中期增长-后期趋于稳定。总体而言, 鸭脚木种群的径级结构、数量动态和生存函数的研究结果均一致。鸭脚木种群前期由于幼树自身抗性弱及生存竞争激烈而出现高死亡率, 发展到中期便具备一定的竞争和适应能力, 而后期种群为了获得更好的环境资源便保留了相对稳定的老树个体数。韩路(2014)、常文峰和焦健(2018)、赵阳(2018)等对种群结构分析时, 发现对于增长型种群, 时间序列模型预测未来个体数量基本呈现增长趋势。本研究也得到了相同结果, 在未来的 3、6、9 a 内, 鸭脚木种群各龄级的个体数整体呈增加趋势, 且随着龄级的增加, 对应的龄级个体数量也随之增加且幅度越大, 充分反映出铜鼓岭自然保护区的鸭脚木种群低龄树个体数量较多, 可以及时地补充各龄级个体自然死亡产生的损失, 同时也说明未来该林区的鸭脚木中龄林对往后龄级个体的更新将持续保持在一个较好的水平。即便如此, 为保证该区鸭脚木种群持续稳定的发展, 应不断保持和加强对保护区生境的有效保护。

综上所述, 现阶段该保护区内的生境条件有

利于鸭脚木种群的生长,种群自我更新能力强,生存质量较高且正处于稳定发展阶段,未来仍将会是该区域森林群落的优势种。因此,鸭脚木作为海南铜鼓岭滨海森林的主要优势种,对铜鼓岭自然保护区滨海森林群落的构建与恢复起着重要作用,通过研究优势种种群结构不仅能够反映种群存活现状、未来发展动态和演替趋势,还能表现植物与生境的适合度,为保护区内其他种群生态学研究提供基础研究资料,且对进一步了解我国热带次生林植物演替规律及维持生物多样性有着重要意义。

参考文献:

CHANG WF, JIAO J, 2018. Study on the population size dynamics of *Quercus aliena* var. *acuteserata* populations in the mountain forest of Xiaolongshan [J]. *J Green Sci Technol*, (11): 21-24. [常文峰, 焦健, 2018. 小陇山山门林区锐齿栎种群数量动态研究 [J]. *绿色科技*, (11): 21-24.]

CHE XF, YUE P, YANG XB, et al., 2007. Structural characteristics of tropical evergreen monsoon elfin forest in Tongguling National Nature Reserve [J]. *J Fujian For Sci Technol*, (3): 87-91. [车秀芬, 岳平, 杨小波, 等, 2007. 铜鼓岭自然保护区热带常绿季雨矮林的群落结构特征 [J]. *福建林业科技*, (3): 87-91.]

CHEN Q, LI MJ, LI Y, et al., 2019. Population dynamics of *Schima superba* in a lower subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. *Guihaia*, 39(3): 403-410. [陈青, 李萌姣, 李瑶, 等, 2019. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林荷木种群动态变化 [J]. *广西植物*, 39(3): 403-410.]

CHEN XD, 1998. A study on the method of quantitative analysis for plant population and community structural dynamics [J]. *Acta Ecol Sin*, (2): 3-5. [陈晓德, 1998. 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究 [J]. *生态学报*, (2): 3-5.]

COOMES DA, ŠAFKA D, SHEPHERD J, et al., 2018. Airborne laser scanning of natural forests in New Zealand reveals the influences of wind on forest carbon [J]. *For Ecosys*, 5(2): 126-139.

DAI WT, CHEN WL, MIAO SY, et al., 2017. Analysis on the composition and structure of dominant species within an evergreen broadleaved forest in Qingzhangshan, Nanxiong [J]. *For Environ Sci*, 33(2): 8-13. [戴文坛, 陈伟霖, 缪绅裕, 等, 2017. 南雄青嶂山常绿阔叶林优势物种组成与结构分析 [J]. *林业与环境科学*, 33(2): 8-13.]

DEEVEY ES, 1947. Life tables for natural populations of animals [J]. *Quart Rev Biol*, 22(4): 283-314.

DHARMALINGAM M, MASON J, CAMPBELL, et al., 2017. The effect of altitude, patch size and disturbance on species richness and density of lianas in montane forest patches [J]. *Acta Oecol*, 83.

FAN YL, HU N, DING SY, et al., 2014. Spatial pattern of herbs dominant species at Funiu Mountain National Natural Reserve [J]. *J Henan Agric Univ*, 48(5): 590-595. [范玉龙, 胡楠, 丁圣彦, 等, 2014. 伏牛山国家级自然保护区森林生态系统草本优势种空间分布格局 [J]. *河南农业大学学报*, 48(5): 590-595.]

DEEVEY ES, 1947. Life tables for natural populations of animals [J]. *Quart Rev Biol*, 22(4): 283-314.

FENG SY, 1983a. Survival analysis (III) [J]. *Math Prac Theory*, (1): 70-76. [冯士雍, 1983a. 生存分析(III) [J]. *数学的实践与认识*, (1): 70-76.]

FENG SY, 1983b. Survival analysis (IV) [J]. *Math Prac Theory*, (2): 65-70. [冯士雍, 1983b. 生存分析(IV) [J]. *数学的实践与认识*, (2): 65-70.]

HAN L, WANG JQ, WANG HZ, et al., 2014. The population structure and dynamics of *Populus euphratica* at the upper reaches of the Tarim River [J]. *Acta Ecol Sin*, 34(16): 4640-4651. [韩路, 王家强, 王海珍, 等, 2014. 塔里木河上游胡杨种群结构与动态 [J]. *生态学报*, 34(16): 4640-4651.]

JIANG ZM, HE ZS, SU H, et al., 2018. Population structure and dynamic characteristics of endangered *Syringa pinnatifolia* Hemsl [J]. *Acta Ecol Sin*, 38(7): 2471-2480. [姜在民, 和子森, 宿昊, 等, 2018. 濒危植物羽叶丁香种群结构与动态特征 [J]. *生态学报*, 38(7): 2471-2480.]

JIN H, YIN H, ZHAO Y, et al., 2017. Analysis on population structure and quantitative characteristics of wild *Acanthopanax senticosus* in Changbai Mountain [J]. *J Jilin For Sci Technol*, 46(5): 1-5. [金慧, 尹航, 赵莹, 等, 2017. 长白山区野生刺五加种群结构与数量特征分析 [J]. *吉林林业科技*, 46(5): 1-5.]

LI FF, JOAN BC, TERESAEM, 2018. Espinal single negation interpretations in sentences with multiple negative expressions in Mandarin Chinese: An experimental investigation [J]. *Lingua*, (210-211): 65-78.

LI J, ZOU L, LÜ YM, et al., 2019. Population structure and dynamic characteristics of narrowly distributed endemic species *Jasminum yuanjiangense* [J]. *Guihaia*, 39(9): 1271-1280. [李娟, 邹琳, 吕亚媚, 等, 2019. 狭域特有植物元江素馨的种群结构及动态特征 [J]. *广西植物*, 39(9): 1271-1280.]

LIU GF, CHENG WY, LIU YP, et al., 2014. Population structure and dynamics of dominant species of main forest community in Daqinggou Nature Reserves [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 34(4): 843-850. [刘贵峰, 程伟燕, 刘玉平, 等, 2014. 大青沟自然保护区主要森林群落优势种的种群结构与动态 [J]. *西北植物学报*, 34(4): 843-850.]

LONG C, YANG XB, LONG WX, et al., 2015. Population structure and spatial patterns of five syzygium species in tropical evergreen monsoon elfin forest, Tongguling [J]. *Sci Silv Sin*, 51(2): 18-27. [龙成, 杨小波, 龙文兴, 等, 2015. 铜鼓岭热带常绿季雨矮林 5 种蒲桃属植物的种群结构及空间格局 [J]. *林业科学*, 51(2): 18-27.]

SHEN SK, MA HY, WANG YH, et al., 2008. The structure and dynamics of natural population of the endangered plant *Euryodendron excelsum* H. T. Chang [J]. *Acta Ecol Sin*,

- (5): 2404–2412. [申仕康, 马海英, 王跃华, 等, 2008. 濒危植物猪血木 (*Euryodendron excelsum* H. T. Chang) 自然种群结构及动态 [J]. 生态学报, (5): 2404–2412.]
- SILVERTOWN JW, HARVEY PH, COLWELL RK, et al., 1983. Null models in ecology [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 14 (1): 189–211
- WANG J, AI XR, ZHU J, et al., 2019. Population structure and spatial distribution pattern of dominant species *Eurya alata* in Mulinzi Nature Reserve, Hubei Province [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 39(11): 2053–2063. [王进, 艾训儒, 朱江, 等, 2019. 木林子保护区优势种翅柃种群结构与空间分布格局 [J]. 西北植物学报, 39(11): 2053–2063.]
- WANG P, GOU ZH, NONG SQ, et al., 2018. Interspecific association of *Schefflera octophylla* secondary forest communities in the central part of Hainan [J]. *J Trop Biol*, 9(4): 409–417. [王牌, 苟志辉, 农寿千, 等, 2018. 海南中部丘陵区鸭脚木次生林群落种间的关联性 [J]. 热带生物学报, 9(4): 409–417.]
- WANG YH, 2011. Dynamics of community structure and regeneration characteristics of major populations in an evergreen broad-leaved forest in Gutianshan National Natural Reserve East China [D]. Hangzhou: Zhejiang University. [汪殷华, 2011. 古田山常绿阔叶林群落结构动态和主要种群更新特征研究 [D]. 杭州: 浙江大学.]
- WU BL, LONG CL, QIN ST, 2018. Community composition and regeneration types of dominant species in evergreen and deciduous broad-leaved mixed karst forest in Maolan National Nature Reserve, Guizhou Province [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 26(6): 651–660. [吴邦利, 龙翠玲, 秦随涛, 2018. 茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林群落组成和优势种更新类型 [J]. 热带亚热带植物学报, 26(6): 651–660.]
- XUE YQ, 2008. Study on population dynamics and community characteristics of *Pinus tabulaeformis* f. *shekannensis* [D]. Yangling: Northwest A & F University [薛瑶芹, 2008. 柴松种群动态与群落学特征研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学.]
- YANG XB, LIN Y, LIANG SQ, 1994. Hainan wuzhishan forest vegetation I. Distribution and numerical classification of forest vegetation in Wuzhishan [J]. *J Hainan Univ (Nat Sci Ed)*, (3): 220–236. [杨小波, 林英, 梁淑群, 1994. 海南岛五指山的森林植被I.五指山的森林植被类型 [J]. 海南大学学报(自然科学版), (3): 220–236.]
- YANG XB, LIN Y, LIANG SQ, 1995. Hainan wuzhishan forest vegetation III. Distribution and numerical classification of forest vegetation in Wuzhishan [J]. *J Hainan Univ (Nat Sci Ed)*, (1): 22–28. [杨小波, 林英, 梁淑群, 1995. 海南岛五指山的森林植被III.五指山森林植被的分布与数值分类 [J]. 海南大学学报(自然科学版), (1): 22–28.]
- ZHANG KH, LIANG YN, YANG JW, et al., 2009. Structure and spatial patterns of dominant populations in the conifer and broadleaf mixed forest in middle-lower reaches of Xijiang River [J]. *For Environ Sci*, 25(4): 1–6. [张坤洪, 梁远楠, 杨俊伟, 等, 2009. 西江中下游针阔混交林优势种群的结构及分布格局研究 [J]. 广东林业科技, 25(4): 1–6.]
- ZHANG XR, LI D, YANG XB, et al., 2017. Structure and dynamic characteristics of wild longan population in Dongfang City, Hainan [J]. *Guihaia*, 37(4): 417–425. [张萱蓉, 李丹, 杨小波, 等, 2017. 海南省东方市野生龙眼种群动态特征研究 [J]. 广西植物, 37(4): 417–425.]
- ZHAO Y, 2018. Population structure characteristics of *Picea purpurea* in the upstream of Taohe River [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University. [赵阳, 2018. 洮河上游紫果云杉种群结构与动态特征 [D]. 兰州: 甘肃农业大学.]
- ZHENG ZJ, WANG TY, KONG LL, et al., 2018. Community composition and structural characteristics of *Ulmus elongata*, an endangered plant in Gutian Mountain, Zhejiang [J]. *Guizhou Agric Sci*, 46(9): 103–107. [郑振杰, 王腾毅, 孔琳玲, 等, 2018. 浙江古田山濒危植物长序榆的群落组成与结构特征 [J]. 贵州农业科学, 46(9): 103–107.]
- ZHOU SX, PENG YS, ZHAN XH, et al., 2010. Population structure and numeric dynamics of *Pinus taiwanensis* in Lushan Mountain of Jiangxi Province [J]. *Guihaia*, 40(2): 247–254. [周赛霞, 彭焱松, 詹选怀, 等, 2010. 庐山黄山松种群结构及数量动态研究 [J]. 广西植物, 40(2): 247–254.]

(责任编辑 何永艳)