

DOI:10.12403/j.1001-1498.20220510

极小种群野生植物坡垒的种群结构与数量动态研究

罗文¹, 许涵², 李艳朋^{2*}, 谢春平³, 卢春洋^{2,4},
梁春生¹, 苏红华¹, 李自力¹

(1. 海南热带雨林国家公园管理局尖峰岭分局, 海南 乐东 572542; 2. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 海南尖峰岭森林生态系统国家野外科学观测研究站, 广东 广州 510520; 3. 琼台师范学院, 海南 海口 571100; 4. 海南大学林学院, 海南 海口 570228)

摘要: [目的] 极小种群野生植物坡垒 (*Hopea hainanensis* Merr. et Chun) 为国家一级重点保护植物, 是海南热带雨林的表征种, 对其种群结构、数量动态变化特征和未来发展趋势开展研究, 有助于为保护管理提供科学依据。[方法] 利用静态生命表、存活曲线以及时间序列预测模型等种群统计方法, 对分布于海南尖峰岭地区的坡垒种群结构和动态特征进行分析。[结果] (1) 尖峰岭野生坡垒种群结构基本呈倒“J”型, 其中, I 龄级的幼苗个体占比高达 95.24%。(2) 尖峰岭地区原始林和次生林中的坡垒种群均表现为增长型, 但在由幼苗转变为幼树的过程中存在增补限制, 导致其成体数量极少。(3) 原始林中坡垒种群的自我更新能力低于次生林, 但次生林中坡垒种群的恢复过程更易受外部干扰的影响。(4) 在保持尖峰岭地区现有坡垒种群和生境不被破坏的前提下, 原始林和次生林的坡垒种群数量在经历 2~5 个龄级的时间后均具备较好的恢复潜能。[结论] 尖峰岭地区仍保存有一定数量的野生坡垒个体, 在加强保护的前提下, 亟待破解自然状态下坡垒幼树缺乏的难题。

关键词: 尖峰岭; 坡垒; 种群动态; 时间序列预测; 增补限制

中图分类号: Q948.1

文献标志码: A

文章编号: 1001-1498(2023)02-0169-09

极小种群野生植物是指分布地域狭窄或呈间断分布, 加之外界因素的长期干扰, 致使种群退化以及数量减少, 随时面临灭绝风险的野生植物类群^[1-2]。为了更好地保护这一类群, 《全国极小种群野生植物拯救保护工程规划(2011—2015年)》将 120 种植物列入极小种群野生植物名录, 其中, 包括 36 种国家一级保护植物和 26 种国家二级保护植物。在此基础上, 国家以及各省区层面相继对各自管理范围内的极小种群野生植物开展了保护和恢复技术研究^[3-4]。据统计, 国内外与“极小种群野生植物”主题相关的论文数量已将近 400 篇,

内容涉及保育理论、生产实践、研究进展和科普宣传等方面, 保育工作成效显著^[5]。以国家重点研发计划项目“典型极小种群野生植物保护与恢复技术研究”为例, 该项目以 14 种典型极小种群野生植物为对象, 通过构建全链条式的精准保育技术集成与示范体系, 改变了全国近 12% 极小种群野生植物随时濒临灭绝的宿命^[3,6]。

作为我国极小种群野生植物丰富度最高的地区之一, 海南目前共有 24 个物种位列其中^[7]。由于各极小种群野生植物都有其自身的生物学特性和致濒机理^[8], 针对特定物种开展基础性研究有助于为

收稿日期: 2022-10-28 修回日期: 2022-11-15

基金项目: 海南省自然科学基金资助(421RC1108); 国家科技基础资源调查项目“不同气候带典型山区资源环境和生物多样性调查”(2019FY101600)

作者简介: 罗文(1972.6-), 男, 林业高级工程师, 主要研究方向: 森林生态。E-mail: 1103031220@qq.com

* 通讯作者: 李艳朋(1990.3-), 男, 博士, 助理研究员, 主要研究方向: 森林生态。E-mail: lyp20130718@163.com

就地保护与种群复壮提供科学依据^[9]。作为极小种群野生植物之一的坡垒 (*Hopea hainanensis* Merr. et Chun) 为龙脑香科 (Dipterocarpaceae) 坡垒属 (*Hopea* Roxb.) 常绿乔木, 集中分布于海南尖峰岭和霸王岭等林区, 是极为稀有的热带珍贵树种^[10-11]。坡垒树干通直, 树高可达 20~30 m, 胸径可达 60~85 cm, 叶硬革质, 宽卵圆形, 羽状脉, 其花为两性花, 种子带 2 翅^[12]。因其木材具有密度高、少病害和耐水浸等特点, 被列为海南五大特类珍贵用材树种之一^[11]。坡垒作为海南热带雨林的關鍵树种和表征种, 但其种群数量由于过度采伐急剧下降, 目前已锐减为偶见种^[13-14]。在此背景下, 坡垒被《中国植物红皮书》定为濒危物种^[15], 被 IUCN 评为濒危 (EN) 等级, 也被海南热带雨林国家公园确定为优先保护物种。此外, 根据 2021 年 9 月 7 日发布的《国家重点保护野生植物名录》(2021 年第 15 号), 坡垒被列为国家一级重点保护野生植物, 亟需采取措施予以优先抢救。

由于坡垒野生种群数量十分稀少, 且分布区域狭窄, 天然更新较差, 其濒危状况已经引起不少学者关注^[9, 13, 16]。目前, 关于坡垒的研究主要集中在种子贮藏^[17-19]、种群结构及伴生群落特征^[20-23]、坡垒的空间分布格局及其影响因素^[9, 16]、嫁接和扦插育苗技术^[24-25]以及致濒机理和迁地保护^[26-27]等方面。现有研究表明, 坡垒主要集中分布于海南尖峰岭和霸王岭林区之中, 且相关报道多基于霸王岭开展工作^[9, 16]。尖峰岭作为原生坡垒主要分布区之一, 在该区对坡垒开展补充调查和生态学研究极为必要。对于极小种群野生植物而言, 种群现状和生境特征的补充调查与核查, 有助于全面掌握其地理分布、种群现状和生境特征, 是实施保护的基础和前提, 也是科学制定拯救保护措施的依据^[8]。本文基于对海南尖峰岭坡垒种群较为全面的调查数据, 通过研究原始林和次生林中坡垒种群的龄级结构、静态生命表、存活曲线和对时间序列的预测分析, 拟回答的主要科学问题如下: (1) 原始林和次生林中的坡垒种群结构如何? (2) 2 种生境下坡垒种群的数量动态变化特征是否存在显著差异? (3) 在保持现有生境不被破坏的前提下, 尖峰岭地区的坡垒种群是否具备较好的恢复潜能?

1 调查地区概况

海南热带雨林国家公园尖峰岭片区位于海南省

西南部乐东黎族自治县和东方市交界处, 该区内的热带雨林是我国现有面积较大、保存较完整的热带原始森林之一^[28]。在热带季风气候的影响下, 尖峰岭地区的年平均降雨量介于 1 300~3 700 mm, 但雨量分配极不均匀, 其中, 5—10 月为雨季, 11 月至翌年 4 月为旱季^[11]。该区的年平均气温介于 19.8~24.5 ℃, 其中, ≥ 10 ℃年积温为 9 000 ℃, 最冷月温度为 10.8 ℃, 最热月温度为 32.6 ℃^[29]。尖峰岭地区植被类型众多, 并表现为明显的垂直带谱性。从低海拔到高海拔依次形成滨海有刺灌丛、稀树草原、热带半落叶季雨林、热带常绿季雨林、热带沟谷雨林、热带山地雨林以及山顶苔藓矮林等植被类型^[30]。然而, 在过去长期森林采伐等人类活动的影响下, 除天池附近的五分区和三分区以及尖峰岭东北部区域的蒙瞳岭、千仙岭、后山岭等地仍保存有连片且未经商业性采伐的原始林外, 尖峰岭其它地方的森林则经商业性采伐后多演化为天然更新良好的次生林。

2 研究方法

2.1 野外调查

由于尖峰岭地区的原始林和次生林在物种组成、林分结构及生境特征等方面存在显著差异, 因此, 在文献搜集和访谈等基础上, 本研究采用“实测法”分别对位于五分区原始林和南崖责任区次生林中的野生坡垒进行全域调查。基于调查结果, 坡垒在五分区原始林的主要分布范围为 18°43'42"~18°43'50" N, 108°54'20"~108°54'33" E; 在南崖责任区次生林的主要分布范围为 18°40'56"~18°41'09" N, 108°51'32"~108°51'52" E。野外调查的具体过程如下: 以胸径 (DBH) ≥ 1.0 cm 的坡垒作为目标个体, 首先进行每木调查, 测定其胸径、树高、冠幅及生长状态等, 并用 GPS 记录其分布位置所在的坐标、海拔及森林是否采伐等信息; 其次, 以目标个体为中心, 调查并记录其周边范围内 DBH < 1.0 cm 的坡垒幼苗数量、苗高及其与目标个体的距离, 周边范围大小以坡垒幼苗不再出现为止。

2.2 数据分析

2.2.1 种群龄级结构划分 年龄结构是种群的重要特征, 但对于长生命周期的乔木种群, 其个体年龄通常难以确定^[31]。由于坡垒种群数量稀少, 很难

通过无损形式准确获取其年龄,通常采用“空间替代时间”的方法来处理这一问题^[32-33]。尽管种群的龄级和径级有所差异,但相同树种的龄级和径级对相似环境条件的反应规律较一致^[34]。基于张丽等^[13]以径级结构代替年龄结构的方法,并结合本次坡垒的调查情况,将坡垒按 DBH 大小划分为 5 个龄级阶段: DBH < 1.0 cm 为 I 龄级(幼苗); 1.0 cm ≤ DBH < 7.5 cm 为 II 龄级(幼树); 7.5 cm ≤ DBH < 22.5 cm 为 III 龄级(小树); 22.5 cm ≤ DBH < 40.5 cm 为 IV 龄级(中树); DBH ≥ 40.5 cm 为 V 龄级(大树)。此外,基于杨德军等^[26]对海南人工引种的坡垒种群长达 42 年的观测数据,拟合得到坡垒 DBH 和年龄(a)的关系为 $DBH = -0.010 6a^2 + 1.365 3a - 2.402 3$ ($R^2 = 0.998$)。由于坡垒在 7~9 a 即可开花结实^[27],若以 8 a 计,带入上述公式可以推测出具有繁殖能力的坡垒母树的 DBH 应该在 7.84 cm 左右,近似于上述龄级划分方法中第 III 龄级的下限。这也在一定程度上验证了上述龄级划分方法的可行性,即除了 I 龄级(幼苗)和 II 龄级(幼树)的植株外,其余龄级的个体可视为具有繁殖能力的坡垒母树。

2.2.2 种群龄级结构动态的量化方法 采用陈晓德^[35]的方法定量描述坡垒种群各龄级的个体数量结构动态。计算公式为:

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

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

式中: V_n 为种群从 n 到 $n+1$ 龄级的个体数量变化动态指数; S_n 和 S_{n+1} 分别表示第 n 与第 $n+1$ 龄级的种群个体数; V_{pi} 为无外部干扰情况下整个种群的数量动态变化指数。

对于参数的取值范围和生态意义而言, V_n 值区间为 $[-1, 1]$, V_n 取正、负或零时分别反映相邻龄级个体数量的增长、衰退或稳定的结构动态关系; V_{pi} 取正、负或零时分别反映种群个体数量的增长、衰退或稳定的结构动态关系。

当考虑未来外部干扰时,可以将计算公式(2)进一步修正为:

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

式中: V_{pi}' 为考虑了未来外部干扰因素的整个种群数量的动态变化指数,其数值取正、负或零时分别反映种群个体数量的增长、衰退或稳定的结构动态关系。 K 为种群龄级数量,其余参数含义同公式(1)和(2)。

2.2.3 静态生命表 对于长生命期的多年生植物(主要是乔木和灌木)可应用静态生命表来分析种群动态变化过程^[36-37],而划分龄级是运用这一方法的关键环节^[38]。在建立种群静态生命表时,利用胸径或高度来估计个体所处的年龄阶段是确定立木种群个体年龄较为理想的方法^[39]。本文将划分坡垒种群结构的龄级顺序间接作为时间顺序,按种群总和、原始林和次生林分别统计坡垒各龄级株数,进而编制海南尖峰岭坡垒的静态时间生命表^[40-41]。计算公式如下:

$$l_x = \frac{a_x}{a_1} \times 1 000 \quad (4)$$

$$d_x = l_x - l_{x+1} \quad (5)$$

$$q_x = \frac{d_x}{l_x} \quad (6)$$

$$L_x = \frac{l_x + l_{x+1}}{2} \quad (7)$$

$$T_x = \sum L_x \quad (8)$$

$$e_x = \frac{T_x}{l_x} \quad (9)$$

$$K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1} \quad (10)$$

$$S_x = \frac{l_{x+1}}{l_x} \quad (11)$$

式中: x 为龄级; l_x 为 x 龄级开始时的标准化存活数; a_x 为 x 龄级内现有的存活数; d_x 为 x 龄级和 $x+1$ 龄级之间的标准化死亡数; q_x 为 x 龄级的个体死亡率; L_x 为 x 龄级和 $x+1$ 龄级之间平均存活个体数; T_x 为 x 龄级及其以上各龄级存活的个体总数; e_x 为寿命的期望值; K_x 为消失率; S_x 为存活率。

2.2.4 存活曲线 存活曲线是生命表的直观展示,当特定年龄或年龄组的出生率和死亡率不能确定时,可以根据存活曲线的类型来判断种群的动态变化特征^[42]。本研究以龄级为横坐标,以标准化存活数的对数($\ln l_x$)为纵坐标,分别绘制种群总和、原始林和次生林的存活曲线。根据存活曲线的变化特

征, Deevey^[43] 将其划分为 3 种类型, 即 Deevey- I 型、Deevey- II 型和 Deevey- III 型。Deevey- I 型为凸曲线, 该类型种群的特点为早期死亡率较低, 且种群中几乎所有个体都能活到其平均生理年龄, 当达到平均生理年龄时, 短期内几乎全部死亡; Deevey- II 型为对角线形, 该类型种群的各龄级个体死亡率基本相同, 因而可视为稳定种群; Deevey- III 型为凹曲线, 该类型种群早期死亡率极高, 但一段时间后的死亡率低且稳定, 可视为增长种群。本研究采用 Hett 等^[44] 的指数函数方程 ($N_x = N_0 e^{-bx}$) 和幂函数方程 ($N_x = N_0 x^{-b}$) 分别检验不同生境下坡垒的存活曲线类型。

2.2.5 种群数量变化的时间序列预测 参考张萱蓉等^[45] 的方法, 对坡垒种群数量变化进行时间序列预测, 公式为:

$$M_t = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k \quad (12)$$

式中: t 为龄级; n 为预测时间; M_t 为未来 n 年时 t 龄级的种群存活数; X_k 为当前 k 龄级种群的存活数。

应用以上模型, 分别以种群总和、原始林和次生林各龄级株数为原始数据, 按照一次平均推移法计算各龄级在未来 2、3、4、5 龄级后的株数。

3 结果与分析

3.1 坡垒的种群结构

本次调查共实测有坡垒个体 1 785 株, 其中, 原始林 765 株, 最大胸径为 59.6 cm; 次生林 1 020 株, 最大胸径为 61.3 cm。总体而言, 尖峰岭野生坡垒种群的龄级结构基本呈倒“J”型, 其中, I 龄级的坡垒幼苗 (DBH < 1.0 cm) 共有 1 700 株, 在划分的 5 个龄级中占比最高, 达到 95.24% (图 1)。尽管尖峰岭原始林和次生林中坡垒的种群结构均呈倒“J”型, 但各龄级在植株数量方面仍存在差异 (图 1), 原始林中具有开花结实能力的母树 (龄级 \geq III) 数量多于次生林, 但原始林中 I 龄级 (幼苗) 的个体数量仅为次生林的 72.6% (图 1)。

3.2 坡垒种群的龄级结构动态

表 1 表明: 原始林、次生林及坡垒种群总和的相邻龄级间个体数量动态变化指数 (V_n) 均大于 0, 表明尖峰岭地区的坡垒种群为增长型。不同龄

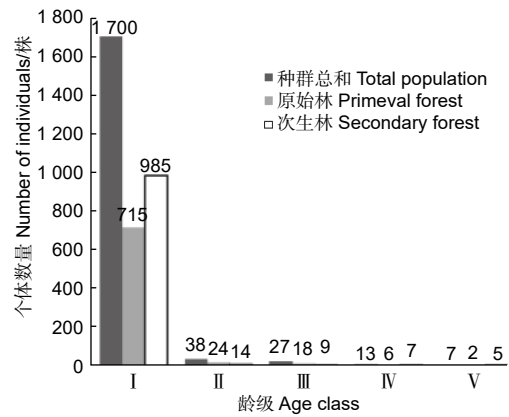


图 1 海南尖峰岭坡垒种群的龄级结构

Fig. 1 Age class structure of *Hopea hainanensis* populations in Jianfengling, Hainan

级间的 V_n 在数值上存在较大差异, 其中, 原始林和次生林的 V_1 值均最高, 表明坡垒种群在第 I ~ II 龄级的个体数变化最大, 且次生林的变化幅度大于原始林。此外, 在不考虑未来外部干扰时, 原始林和次生林的种群结构动态变化指数 (V_{pi}) 均大于 0, 即表现为增长型种群, 且次生林高于原始林。考虑到未来外部干扰时的种群结构动态变化指数 (V_{pi}'), 次生林的数值急剧下降, 且低于原始林。

表 1 海南尖峰岭坡垒种群龄级结构的动态变化指数
Table 1 Dynamic index of age class structure of *Hopea hainanensis* populations in Jianfengling, Hainan

| 动态指数级 Dynamic index class | 动态指数 Dynamic index /% | | |
|------------------------------|--------------------------|------------------------|-------------------------|
| | 种群总和 Total population | 原始林 Primeval forest | 次生林 Secondary forest |
| V_1 | 97.76 | 96.64 | 98.58 |
| V_2 | 0.65 | 0.84 | 0.51 |
| V_3 | 0.82 | 1.68 | 0.20 |
| V_4 | 0.35 | 0.56 | 0.20 |
| V_{pi} | 93.50 | 90.63 | 95.86 |
| V_{pi}' | 2.67 | 9.06 | 3.83 |

3.3 种群静态生命表

基于对尖峰岭原始林和次生林野生坡垒种群各龄级的调查数据, 通过计算生命表参数, 得到坡垒种群的静态生命表 (表 2)。表 2 表明: 原始林和次生林中坡垒种群的死亡率 (q_x) 和消失率 (K_x) 均表现为相似的变化趋势, 即最高值出现在 I 龄级, 表明坡垒幼苗进入到幼树出现了大量的死亡,

且次生林的幼苗死亡率和消失率高于原始林。原始林和次生林中表现为次高死亡率和次高消失率的龄级存在差异, 即原始林中次高死亡率和次高消失率均出现在第 III 和第 IV 龄级, 而次生林中均出现在第

II 龄级。此外, 尖峰岭原始林和次生林中坡垒种群的平均寿命期望值 (e_x) 均在第 II 龄级达到最大值, 并随着龄级的增加呈递减趋势, 其中, 第 I 和第 V 龄级的数值较低。

表 2 海南尖峰岭坡垒种群的静态生命表

Table 2 The static life table of *Hopea hainanensis* populations in Jianfengling, Hainan

| 项目 Item | 龄级 Age class | a_x | l_x | $\ln l_x$ | d_x | q_x | L_x | T_x | e_x | K_x | S_x |
|--------------------------|-----------------|-------|---------|-----------|--------|-------|--------|--------|-------|-------|-------|
| 种群总和 Total population | I | 1700 | 1000.00 | 6.91 | 977.65 | 0.98 | 511.18 | 550.00 | 0.55 | 3.80 | 0.02 |
| | II | 38 | 22.35 | 3.11 | 6.47 | 0.29 | 19.12 | 38.82 | 1.74 | 0.34 | 0.71 |
| | III | 27 | 15.88 | 2.77 | 8.24 | 0.52 | 11.76 | 19.70 | 1.24 | 0.73 | 0.48 |
| | IV | 13 | 7.65 | 2.03 | 3.53 | 0.46 | 5.88 | 7.94 | 1.04 | 0.62 | 0.54 |
| | V | 7 | 4.12 | 1.42 | | | 2.06 | 2.06 | 0.50 | | |
| 原始林 Primeval forest | I | 715 | 1000.00 | 6.91 | 966.43 | 0.97 | 516.78 | 569.92 | 0.57 | 3.39 | 0.03 |
| | II | 24 | 33.57 | 3.51 | 8.39 | 0.25 | 29.37 | 53.14 | 1.58 | 0.29 | 0.75 |
| | III | 18 | 25.17 | 3.23 | 16.78 | 0.67 | 16.78 | 23.77 | 0.94 | 1.10 | 0.33 |
| | IV | 6 | 8.39 | 2.13 | 5.59 | 0.67 | 5.59 | 6.99 | 0.83 | 1.10 | 0.33 |
| | V | 2 | 2.80 | 1.03 | | | 1.40 | 1.40 | 0.50 | | |
| 次生林 Secondary forest | I | 985 | 1000.00 | 6.91 | 985.79 | 0.99 | 507.11 | 535.54 | 0.54 | 4.25 | 0.01 |
| | II | 14 | 14.21 | 2.65 | 5.08 | 0.36 | 11.68 | 28.43 | 2.00 | 0.44 | 0.64 |
| | III | 9 | 9.14 | 2.21 | 2.03 | 0.22 | 8.12 | 16.75 | 1.83 | 0.25 | 0.78 |
| | IV | 7 | 7.11 | 1.96 | 2.03 | 0.29 | 6.09 | 8.63 | 1.21 | 0.34 | 0.71 |
| | V | 5 | 5.08 | 1.62 | | | 2.54 | 2.54 | 0.50 | | |

3.4 种群的存活曲线

尖峰岭地区原始林和次生林中坡垒种群的存活曲线既有共性也存在差异 (图 2), 其中, 共性主要表现为标准化存活数的对数 ($\ln l_x$) 从第 I ~ 第 II 龄级的断崖式下降; 差异主要表现为第 III ~ 第 V 龄级, 即原始林中的 $\ln l_x$ 在此阶段表现为急剧下降趋势, 而次生林在此阶段下降的较平缓。

尖峰岭原始林坡垒种群的幂函数模型和指数函数的检验方程分别为 $N_x = 538.042x^{-3.408}$ ($R^2 = 0.958, F = 68.292$) 和 $N_x = 1062.620e^{-1.314x}$ ($R^2 = 0.882, F = 22.485$); 次生林坡垒种群的幂函数模型和指数函数的检验方程分别为 $N_x = 437.800x^{-3.159}$ ($R^2 = 0.851, F = 17.075$) 和 $N_x = 623.109e^{-1.126x}$ ($R^2 = 0.669, F = 6.058$); 而坡垒种群总和的幂函数模型和指数函数的检验方程分别为 $N_x = 980.808x^{-3.250}$ ($R^2 = 0.923, F = 36.168$) 和 $N_x = 1625.886e^{-1.206x}$ ($R^2 = 0.787, F = 11.070$)。上述 3 种幂函数模型检验方程的 R^2 和 F 值均大于

指数函数, 符合 Deevey-III 型, 可认为坡垒为增长种群, 这一结果与坡垒种群结构动态量化分析结果相吻合。

3.5 种群龄级结构动态变化的时间序列预测分析

以种群总和、原始林和次生林的坡垒种群各龄

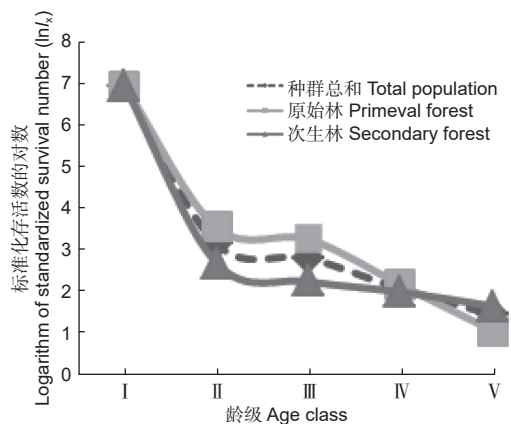


图 2 海南尖峰岭坡垒种群存活曲线
Fig. 2 Survive curve of *Hopea hainanensis* populations in Jianfengling, Hainan

级的个体数为原始数据,按一次平均推移法对未来 2~5 个龄级时间后的个体数量进行预测分析,结果(表 3)表明:在经历 2~5 个龄级的时间后,不同生境下坡垒种群各龄级的个体数均表现为增加趋势,但不同龄级个体数的增长速率存在差异,如在经历 2 个龄级时间后,原始林中第 II~V 龄级的个体数分别增长了 14.42、0.17、1.00、

1.00 倍,与其对应的次生林中分别增长 34.64、0.33、0.14、0.20 倍;在经历 5 个龄级时间后,原始林中第 V 龄级的个体数增长了 75.5 倍,与其对应的次生林中增长了 39.8 倍。原始林中第 II~III 龄级个体数的增长率均小于次生林;而第 IV~V 龄级个体数的增长率则为原始林大于次生林。

表 3 海南尖峰岭坡垒种群龄级结构动态变化的时间序列预测

Table 3 Time series forecasting of age structure of *Hopea hainanensis* populations in Jianfengling, Hainan

| 龄级 Age class | 种群总和 Total population | | | | | 原始林 Primeval forest | | | | | 次生林 Secondary fore | | | | |
|-----------------|-----------------------|-------|-------|-------|-------|----------------------|-------|-------|-------|-------|----------------------|-------|-------|-------|-------|
| | 原始数据 Primary data | M_2 | M_3 | M_4 | M_5 | 原始数据 Primary data | M_2 | M_3 | M_4 | M_5 | 原始数据 Primary data | M_2 | M_3 | M_4 | M_5 |
| I | 1700 | | | | | 715 | | | | | 985 | | | | |
| II | 38 | 869 | | | | 24 | 370 | | | | 14 | 499 | | | |
| III | 27 | 33 | 588 | | | 18 | 21 | 252 | | | 9 | 12 | 336 | | |
| IV | 13 | 20 | 26 | 445 | | 6 | 12 | 16 | 191 | | 7 | 8 | 10 | 254 | |
| V | 7 | 10 | 16 | 21 | 357 | 2 | 4 | 9 | 12 | 153 | 5 | 6 | 7 | 9 | 204 |

注: M_2 、 M_3 、 M_4 、 M_5 分别为预测各龄级在经历未来 2、3、4、5 龄级时间后的个体数。
Notes: M_2 、 M_3 、 M_4 、 M_5 represent the number of each age class of *Hopea hainanensis* after 2-5 age classes, respectively.

4 讨论

4.1 尖峰岭地区坡垒的种群结构

种群结构是种群最基本的特征,能够有效反映出种群的存活状态、数量特征和生境适合度等信息^[40]。本次调查共记录坡垒个体 1 785 株,其中, I 龄级的幼苗个体为 1 700 株,占比高达 95.24% (图 1)。种群的龄级结构基本呈倒“J”型,但小树及其以上龄级个体的严重缺乏仍然是尖峰岭坡垒种群恢复过程中亟待破解的难题。以往研究表明,海南霸王岭地区的野生坡垒种群在幼苗转变为小树的过程中同样存在增补限制问题^[9,13]。由此可知,这种增补限制并未随研究地点而发生改变,海南其它地区如吊罗山、黎母山、鹦哥岭和五指山等地的坡垒种群很可能也面临同样的生存困境。此外,尽管尖峰岭地区的原始林比次生林保存有更多具有繁殖能力的坡垒母树,但其幼苗数量仅占次生林的 72.6%,林下的自我更新能力明显低于次生林。导致这一现象的原因可能与坡垒自身的生物学特性^[17]以及原始林和次生林的生境差异有关^[46]。一方面,坡垒在幼苗期间生长较缓慢,且坡垒幼苗对光照的需求会随着生长而增强^[23,47];另一方面,次生林比原始林具有更低的郁闭度,不仅有助于坡垒种子的

扩散,还能满足更多坡垒幼苗生存所需的光照条件^[24]。本次调查也发现,无论是原始林还是次生林,生长于林缘的坡垒母树周围通常具有更多的幼苗以及更远的种子传播距离。

4.2 尖峰岭坡垒种群的数量动态变化特征

种群动态变化指数、静态生命表和存活曲线分析不仅能反映坡垒种群的现实状况,也可以展现植物种群与环境之间的相互作用关系,对极小种群植物的保护具有重要意义^[48-49]。种群结构动态量化分析结果表明,尖峰岭地区原始林和次生林中的坡垒种群均表现为增长型。然而,是否考虑外界干扰对原始林和次生林坡垒种群的增长性强弱存在影响。当不考虑未来外界干扰时,次生林的增长性大于原始林;当考虑未来外界干扰时,次生林的增长性小于原始林。这可能与原始林具有更高的抵抗力稳定性有关^[50],即相比原始林,次生林中坡垒种群的恢复过程更易受外部干扰的影响。

尽管海南尖峰岭原始林和次生林中坡垒种群的动态指数值 (V_t) 均在 96% 以上,但结合静态生命表和存活曲线的分析结果可知,坡垒幼苗向幼树的转化过程仍存在瓶颈。对于静态生命表而言,原始林和次生林中坡垒种群死亡率 (q_x) 和消失率 (K_x) 的最高值均出现在 I 龄级。此外,尖峰岭坡

垒种群的存活曲线趋向于Deevey-III型,尽管幼苗个体数量丰富,但死亡率高,这与张丽等^[13]对霸王岭野生坡垒种群的研究结果一致。这种幼苗向幼树转化过程中的高死亡率现象可能是由于坡垒幼年期生存竞争能力较弱,种内和种间的资源竞争加剧导致^[9]。一旦坡垒种群进入II龄级的幼树阶段,其平均生命期望值(e_x)达到最大值,表明这一阶段的坡垒种群平均生存能力更强^[4];随着坡垒生长过程中对水分、养分和光照需求的进一步增加, e_x 将表现为下降趋势。

4.3 尖峰岭坡垒种群的时间序列预测趋势

与海南霸王岭野生坡垒种群可能面临衰退^[9]的研究结果不同,在保持尖峰岭现有坡垒种群和生境不被破坏的前提下,原始林和次生林的坡垒种群数量在经历2~5个龄级的时间后均将具备较好的恢复潜能。但不同龄级个体数的增长速率在原始林和次生林间存在差异,原始林中第II~III龄级个体数的增长率均小于次生林,而第IV~V龄级个体数的增长率则为原始林大于次生林。上述差异的形成原因可能与原始林和次生林中当前的坡垒种群结构直接相关。一方面,次生林中I龄级的幼苗数量明显高于原始林,充足的幼苗数量为次生林中II~III龄级个体数量的增长奠定了条件;另一方面,原始林中幼树和小树的个体数量又明显高于次生林,进而保证了原始林中IV~V龄级个体数的较快增长。

4.4 坡垒种群的濒危原因及保护建议

自20世纪60年代以来,对于坡垒种群的保护与恢复一直受到海南林业部门的重视,最早通常采用迁地保护和就地保护相结合的方式进行管理^[9];但由于过去对坡垒的过度采伐,加之坡垒苗期生长受光照限制与自身生长缓慢等原因,目前该种群在原生境发育状况一直未得到有效改善。总体而言,尽管尖峰岭地区存在一定数量的坡垒种群,但原始林和次生林的坡垒幼苗分别只有3%和1%可转化为幼树,进而导致维持尖峰岭坡垒种群稳定性的基础并不牢固。如果幼苗向幼树转化率极低的现象长期存在,很可能使坡垒种群由增长型转变为衰退趋势。因此,坡垒种群恢复的首要任务是确保现有种群已得到有效保护^[51]。结合本文的研究结果,建议对尖峰岭地区野生坡垒种群的保护采取如下措施:(1)完善对现有坡垒种群的保护管理工作,对更易受外部干扰影响的次生林中坡垒种群的恢复过程需要提高重视程度。(2)加快科技攻关,早日从

生态学机理上破解自然状态下坡垒幼树缺乏的难题。(3)积极开展人工繁育,促进就地人工种群的恢复。在开展人工林或残次林改造恢复项目时,优先选择珍稀濒危树种作为改造恢复的目的树种;对于造林的坡垒苗木,可选择生存能力较强的幼树。需要注意的是,尽管人工繁育在促进珍稀濒危植物种群恢复方面具有重要作用,但仍需关注种群恢复背后该物种遗传多样性能否存续和恢复的问题,这样才能更大限度的保存物种适应环境变化的能力^[52]。

5 结论

本研究发现,海南尖峰岭地区存在一定数量的野生坡垒个体,尽管其种群的龄级结构基本呈倒“J”型,但在由幼苗转变为幼树的过程中仍存在增补限制。此外,原始林和次生林中的坡垒种群均表现为增长型,但次生林中坡垒种群的恢复过程更易受外部干扰的影响。在保持尖峰岭现有坡垒种群和生境不被破坏的前提下,原始林和次生林的坡垒种群数量在经历2~5个龄级的时间后均具备较好的恢复潜能。需要指出的是,极小种群野生植物的致濒机理是复杂多样的,该项难题的破解需要从当前的现象描述以及单一的种群生态学逐步发展为多学科相互交叉和渗透的综合性研究^[53]。在现有的长期生态监测基础上,充分利用分子生物学、繁殖生物学和种群动态模型等研究手段^[5],进而探索极小种群野生植物致濒机制的有效解决之道。

参考文献:

- [1] REN H, ZHANG Q M, LU H F, *et al.* Wild plant species with extremely small populations require conservation and reintroduction in China[J]. *AMBIO*, 2012, 41(8): 913-917.
- [2] 张则瑾,郭焱培,贺金生,等.中国极小种群野生植物的保护现状评估[J].*生物多样性*, 2018, 26(6): 572-577.
- [3] 臧润国.中国极小种群野生植物保护研究进展[J].*生物多样性*, 2020, 28(3): 263-268.
- [4] 孙哲明,刘亚恒,彭秋桐,等.湖北省极小种群野生植物在原生群落中的竞争地位及保护建议[J].*生物多样性*, 2022, 30(6): 76-83.
- [5] 许玥,臧润国.中国极小种群野生植物保护理论与实践研究进展[J].*生物多样性*, 2022, 30(10): 22505.
- [6] 邓莎,吴艳妮,吴坤林,等.14种中国典型极小种群野生植物繁育特性和人工繁殖研究进展[J].*生物多样性*, 2020, 28(3): 385-400.
- [7] 张丽.海南坡垒种群特征及不同光强对其幼苗生长的影响研

- 究[D].海口:海南大学,2019.
- [8] 孙卫邦,刘德团,张品.极小种群野生植物保护研究进展与未来工作的思考[J].广西植物,2021,41(10):1605-1617.
- [9] 路兴慧,臧润国,丁易,等.极小种群野生植物坡垒的生境特征及其对幼苗多度的影响[J].生物多样性,2020,28(3):289-295.
- [10] 胡玉佳.海南岛龙脑香森林的群落特征及其类型[J].生态科学,1983(2):16-24.
- [11] 许涵,王旭,孙冰,等.热带亚热带森林生态系统监测与研究[M].北京:中国林业出版社,2022:33-35.
- [12] 李意德,陈步峰,周光益,等.中国海南岛热带森林及其生物多样性保护研究[M].北京:中国林业出版社,2002:153-157.
- [13] 张丽,杨小波,农寿千,等.两种不同保护模式下坡垒种群发育特征[J].生态学报,2019,39(10):3740-3748.
- [14] 吴二焕,农寿千,杨小波,等.海南坡垒海南热带雨林代表树种[J].森林与人类,2021(10):42-45.
- [15] 傅立国.中国植物红皮书:稀有濒危植物(第一卷)[M].北京:科学出版社,1991:5-10.
- [16] 陈彧,方燕山,方发之,等.海南霸王岭坡垒分布格局初步研究[J].热带林业,2016,44(3):40-42.
- [17] 陈青度,宋学之,杨军,等.不同温度贮藏对坡垒(*Hopea hainanensis*)种子活力的影响[J].热带林业科技,1982(1):47-50+30.
- [18] 宋学之,陈青度,王东薇,等.坡垒、青皮种子失水过程中活力与根尖细胞亚显微结构变化研究[J].林业科学,1983,19(2):121-125+225-226.
- [19] 文彬,兰芹英,何惠英.光、温度和土壤水分对坡垒种子萌发的影响[J].热带亚热带植物学报,2002,10(3):258-262.
- [20] 凡强,廖文波,苏文拔,等.五指山自然保护区的保护植物和珍稀濒危植物[J].热带林业,2003,31(2):25-29,21.
- [21] 莫锦华,李意德,许涵,等.海南尖峰岭国家级自然保护区部分珍稀濒危植物的分布、生态与保护研究[J].热带林业,2007,35(4):22-24,16.
- [22] 裴学军,周晓芳,刘娜,等.野生极小种群植物坡垒幼苗分布与母树的关系[J].河北农业大学学报,2015,38(3):46-51.
- [23] 符明期,方燕山,桂慧颖,等.海南黎母山坡垒种群结构及伴生群落特征研究[J].热带林业,2019,47(3):9-13.
- [24] 黄桂华,梁坤南,林明平,等.珍贵树种坡垒和油丹及其育苗技术[J].林业实用技术,2011(10):23-24.
- [25] 李环,段宗亮.海南坡垒扦插育苗试验[J].河北林业科技,2012(6):21,33.
- [26] 杨德军,邱琼.海南坡垒引种初报[J].江西林业科技,2007(2):27-29.
- [27] 方发之,陈素灵,桂慧颖.坡垒生境调查及濒危原因分析[J].热带林业,2020,48(4):9-12.
- [28] 王中清,许涵,林明献,等.海南尖峰岭60 hm²大样地萌生植物数量特征[J].林业科学研究,2019,32(2):17-24.
- [29] 李意德,许涵,骆土寿,等.中国生态系统定位观测与研究数据集,森林生态系统卷,海南尖峰岭站(生物物种数据集)[M].北京:中国农业出版社,2012:2-3.
- [30] 曾庆波,李意德,陈步峰,等.热带森林生态系统研究与管理[M].北京:中国林业出版社,1997:14-16.
- [31] 张兴旺,张小平,郭传友,等.安徽皇藏峪自然保护区青檀种群数量动态[J].生态学杂志,2012,31(2):282-291.
- [32] 蔡飞,宋永昌.武夷山木荷种群结构和动态的研究[J].植物生态学报,1997,21(2):138-148.
- [33] 罗文,许涵,李意德,等.海南岛尖峰岭卵叶樟种群结构与分布格局动态研究[J].林业科学研究,2010,23(5):787-790.
- [34] FROST I, RYDIN H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests[J]. Ecoscience, 2000, 7(1): 38-44.
- [35] 陈晓德.植物种群与群落结构动态量化分析方法研究[J].生态学报,1998,18(2):214-217.
- [36] SILVERTOWN J W. Introduction to Plant Population Ecology[M]. London: Longman Press, 1982.
- [37] 康华靖,陈子林,刘鹏,等.大盘山自然保护区香果树种群结构与分布格局[J].生态学报,2007,27(1):389-396.
- [38] 何亚平,费世民,蒋俊明,等.不同龄级划分方法对种群存活分析的影响—以水灾迹地油松和华山松种群生存分析为例[J].植物生态学报,2008,32(2):448-455.
- [39] 谢晋阳.森林植物立木种群静态生命表的一种编制方法[J].江西大学学报,1992,16(4):383-386.
- [40] 解婷婷,苏培玺,周紫鹃,等.荒漠绿洲过渡带沙拐枣种群结构及动态特征[J].生态学报,2014,34(15):4272-4279.
- [41] 易雪梅,张悦,王远遐,等.长白山水曲柳种群动态[J].生态学报,2015,35(1):91-97.
- [42] 刘智慧.四川省缙云山栲树种群结构和动态的初步研究[J].植物生态学与地植物学学报,1990,14(2):120-128.
- [43] DEEVEY E S J R. Life tables for natural populations of animals[J]. The Quarterly Review of Biology, 1947, 22(4): 283-314.
- [44] HETT J M, LOUCKS O L. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock[J]. Journal of Ecology, 1976, 64(3): 1029-1044.
- [45] 张萱蓉,李丹,杨小波,等.海南省东方市野生龙眼种群动态特征研究[J].广西植物,2017,37(4):417-425.
- [46] 李修平,安丽华,倪晓凤,等.尖峰岭次生林和原始林下灌木叶氨基酸对氮添加的响应[J].北京大学学报(自然科学版),2021,57(4):660-670.
- [47] 陈侯鑫,黄川腾,何芬,等.坡垒研究进展综述[J].热带林业,2015,43(4):4-6.
- [48] 王卓,黄荣风,王林和,等.毛乌素沙地天然臭柏种群生命表分析[J].中国沙漠,2009,29(1):118-124.
- [49] 张金峰,葛树森,梁金花,等.长白山阔叶红松林紫椴种群结构与动态特征[J].生态学报,2022,42(13):5381-5390.
- [50] THOM D, GOLIVETS M, EDLING L, et al. The climate sensitivity of carbon, timber, and species richness covaries with forest age in boreal-temperate North America[J]. Global Change Biology, 2019, 25(7): 2446-2458.

[51] 刘海洋, 金晓玲, 沈守云, 等. 湖南珍稀濒危植物——珙桐种群数量动态[J]. 生态学报, 2012, 32 (24): 7738-7746.

73 (2): 5-9,4.

[53] 臧润国, 董鸣, 李俊清, 等. 典型极小种群野生植物保护与恢复技术研究[J]. 生态学报, 2016, 36 (22): 7130-7135.

[52] 顾全. “保护濒危物种”, 到底是在保护什么?[J]. 科学, 2021,

Population Structure and Quantitative Dynamics of a Wild Plant with Extremely Small Populations *Hopea hainanensis*

LUO Wen¹, XU Han², LI Yan-peng², XIE Chun-ping³, LU Chun-yang^{2,4},
LIANG Chun-sheng¹, SU Hong-hua¹, LI Zi-li¹

(1. Jianfengling Department of Hainan Tropical Rainforest National Park Administration, Ledong 572542, Hainan, China; 2. Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry /Jianfengling National Key Field Research Station for Tropical Forest Ecosystem, Hainan Island, Guangzhou 510520, Guangdong, China; 3. Qiongtai Normal University, Haikou 571100, Hainan, China; 4. College of Forestry, Hainan University, Haikou 570228, Hainan, China)

Abstract: [Objective] *Hopea hainanensis* is not only a Wild Plant with Extremely Small Populations but also a national grade first-level key protected plant and a representative species of tropical rainforest in Hainan, China. Here, the population structure, dynamic change characteristics, and future development trend of *Hopea hainanensis* were explored for providing a scientific basis for protection and management.

[Methods] In this study, the population structure and dynamic characteristics of *Hopea hainanensis* distributed in Jianfengling, Hainan was analyzed using population statistics, including static life table, survival curve, and time series prediction model. [Results] (1) The population structure of wild *Hopea hainanensis* in Jianfengling showed an inverted J shape, and the number of seedlings (age class I) accounted for 95.24% of the total individuals. (2) The slop populations in the primary forest and secondary forest in the Jianfengling area tended to grow, but there was a limitation in the growth of young trees during the transition from seedlings to saplings, resulting in a very small number of adults. (3) The regeneration ability of *Hopea hainanensis* population in primeval forests was lower than that in secondary forests, but the recovery process in secondary forests was more susceptible to external disturbance. (4) The *Hopea hainanensis* population in primeval forests and secondary forests would recover steadily after 2-5 age classes if the existing *Hopea hainanensis* population and their habitats in Jianfengling were well protected.

[Conclusion] There are still a certain number of wild saplings in Jianfengling, Hainan. It is urgent to strengthen the protection of the existing wild *Hopea hainanensis* populations and promote the transformation of the seedlings to saplings in the natural state.

Keywords: Jianfengling; *Hopea hainanensis*; population dynamic; time series forecasting; recruitment limitation

(责任编辑: 徐玉秀)