

DOI: 10.5846/stxb201905090948

刘浩栋, 陈巧, 徐志扬, 吴春燕, 陈永富. 珍稀濒危树种陆均松天然种群结构与空间分布格局. 生态学报, 2020, 40(9): 2985-2995.

Liu H D, Chen Q, Xu Z Y, Wu C Y, Chen Y F. Natural population structure and spatial distribution pattern of rare and endangered species *Dacrydium pectinatum*. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(9): 2985-2995.

珍稀濒危树种陆均松天然种群结构与空间分布格局

刘浩栋¹, 陈巧¹, 徐志扬², 吴春燕¹, 陈永富^{1,*}

1 中国林业科学研究院资源信息研究所, 北京 100091

2 国家林业和草原局华东调查规划设计院, 杭州 321000

摘要:为研究陆均松(*Dacrydium pectinatum*)种群生存现状及分布格局,对 BWL、DLS、JFL 三种不同分布区域的陆均松天然种群进行了调查,分析了其天然群落乔木层物种多样性及优势种组成、龄级结构及分布格局三个方面的空间异质性,结果表明:(1)三种陆均松天然群落乔木层物种丰富度及多样性指数均较高,基本表现为 BWL>JFL>DLS,且远高于中高纬度温带及亚热带森林群落;群落内多为小密度种群,少有占绝对优势地位的树种,符合热带山地雨林物种组成的一般规律。(2)龄级结构有所差异,BWL 和 JFL 种群呈衰退趋势,共同特点是幼年树数量较少,成年和老年树比例较高;DLS 种群幼年树数量在所有个体中比例最高,属于增长型种群。(3)BWL 和 DLS 种群整体呈聚集分布,幼年树至老年阶段由聚集分布转变为均匀分布,JFL 种群整体及不同发育阶段均呈均匀分布状态;聚集强度表现为 DLS>BWL>JFL,幼年树>成年树>老年树。陆均松是热带山地雨林的关键种和建群种,对研究海南热带雨林的起源及其区系特征具有重要意义,针对其生存现状,可根据实际情况,利用人工辅助措施如开辟林窗、合理疏伐等方式进行保护及更新复壮。

关键词:陆均松;种群结构;空间分布格局;物种多样性;空间异质性

Natural population structure and spatial distribution pattern of rare and endangered species *Dacrydium pectinatum*

LIU Haodong¹, CHEN Qiao¹, XU Zhiyang², WU Chunyan¹, CHEN Yongfu^{1,*}

1 Research Institute of Forest Resource Information Techniques, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

2 East China Inventory and Planning Institute of National Forestry and Grassland Administration, Hangzhou 321000, China

Abstract: In order to study the survival status and distribution pattern of *Dacrydium pectinatum* population, we investigated three different distribution areas, namely BWL, DLS, and JFL in Hainan Island. The spatial heterogeneity in three aspects of the species diversity and dominant species composition of the natural community arbor layer, age structure, and distribution pattern was analyzed. The results showed that (1) the arbor layer species abundance and diversity index of the three *D. pectinatum* natural community were higher as a whole, which followed the order of BWL>JFL>DLS, and much higher than those of the mid-high latitude temperate zone and subtropical forest community. The populations in the community were mostly small-density populations, and there were few absolutely dominant species, which is consistent with the general rule of species composition of tropical mountain rainforests. (2) The age structure of these three populations had its own characteristics. BWL and JFL showed a recession trend. The common feature was that the number of Juvenile tree was small, and the proportion of adult trees and elderly trees was high. The number of Juvenile tree in DLS was the most for all individuals and belonged to the growth population. (3) The overall state of the *D. pectinatum* population of BWL and JFL was aggregate clustered distribution. The juvenile tree stage was also a clustered distribution, but in the elderly tree

基金项目:中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFBB2017ZB004)

收稿日期:2019-05-09; 网络出版日期:2020-03-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chenyf@caf.ac.cn

stage, it changed from clustered distribution to uniform distribution. The JFL *D. pectinatum* population showed a uniform distribution throughout all individuals and different developmental stages. Their aggregation intensity was expressed as $DLS > BWL > JFL$ and juvenile > adult > elderly. *D. pectinatum* is a key species of tropical mountain rainforests, which is of great significance for studying the origin and flora characteristics of Hainan tropical rainforest. For its current survival status, we can use manual auxiliary measures such as opening forest windows and rational thinning to protect and rejuvenate *D. pectinatum* population based on the actual situation.

Key Words: *Dacrydium pectinatum*; population structure; spatial distribution pattern; species diversity; spatial heterogeneity

种群作为物种和植物群落的基本单位,其结构和空间分布格局一直是生态学研究的核心问题^[1]。种群结构反映不同年龄的种群个体在群落中的组配状况,其既能揭示种群历史动态特性与受干扰状况,也能预测未来动态及演变趋势^[2-4]。种群空间格局则体现种群个体在水平空间中的分布状况,是揭示种内种间关系、环境适应机制及空间异质性的属性^[5-6]。由于环境因素以及物种自身的特性,同一物种在不同发育阶段和不同分布区域的特征会有一定的差异^[7]。因此,分析种群的空间异质性特点对于种群尤其是濒危种群的更新复壮及其所在群落和生态系统的生物多样性保护具有重要意义^[8-10]。目前,种群空间格局研究最为广泛的方法是样地监测与点格局分析技术,该方法以样地内连续的空间调查数据为基础,通过植物种个体的空间坐标分析各种尺度下的种群格局,克服了传统方法只能分析单一尺度的缺点^[11-13]。但珍稀濒危种群多为小密度或极小密度种群,数量稀少,分布零星,传统样地调查方法更为适用^[14]。

陆均松(*Dacrydium pectinatum*)是罗汉松科(Podocarpaceae)陆均松属(*Dacrydium*)植物,其现代分布中心在新西兰及其附近岛屿(该属计有 23 种);在北半球的现代分布约限制在 20°N 以南,我国仅有 *Dacrydium pectinatum* 一种,仅分布在海南岛的霸王岭、尖峰岭、吊罗山、五指山等 700—1300 m 的山地雨林中^[15-16]。海南岛的山地雨林主林层高度一般在 18 m 以上,而高度大于 27 m 的树种在形成林隙尤其是较大面积的林隙中具有重要作用,从而对森林的更新、结构形成和多样性具有重要意义^[17]。据调查,含陆均松的植物群落通常高达 20—30 m,构成了海南岛热带雨林的顶层群落;因此,陆均松在本地的山地雨林中占据重要地位,同时也是优势种和建群种之一^[18]。探明天然陆均松种群结构动态及空间分布格局对研究海南岛热带山地雨林的区系特征及生物多样性保护具有重要的科学意义。但由于对环境变化的反应敏感加之自身的生物学特性、自然灾害和人为破坏等原因,导致其日趋衰亡而成为渐危种。尤其自 20 世纪 60 年代后,过度砍伐加剧,种群资源日益减少,林下幼苗更新困难,林分品质也越来越差,已严重影响其正常演变、生存和发展,现已被列入濒危保护植物名录^[19]。目前有关其种群生态学的研究多涉及群落特征、种群遗传多样性、孢粉分析与起源演化、天然更新和种子雨、土壤种子库等方面^[20-22],近年来,陆均松种群结构和空间格局的研究也多有报道,如李肇晨等^[18]对海南霸王岭陆均松种群进行了年龄结构及点格局特征分析,练璐璐和余世孝^[23]研究了海南岛霸王岭陆均松及线枝蒲桃区系的特点。但前人多涉及单一区域,少有从空间异质性角度分析不同分布区域的种群格局差异。基于此,本文选择海南省霸王岭、吊罗山、尖峰岭 3 种不同区域的陆均松种群作为研究对象,通过传统样地调查方法试图研究探讨以下问题:(1)陆均松天然群落乔木层物种多样性及优势种组成;(2)陆均松种群的年龄结构特征;(3)陆均松种群分布格局的空间异质性差异。旨在深入分析探讨陆均松种群的生存现状及其种群格局,以期为进一步研究陆均松种群濒危原因、并保护其天然群落生物多样性提供科学依据。

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区域概况

实验地点选择陆均松天然群落主要分布区,包括海南岛霸王岭、吊罗山和尖峰岭国家森林公园(以下用 BWL、DLS、JFL 表示)(具体地理位置见图 1)。

BWL 位于海南岛西南部,地理坐标介于 109°03′—109°17′ E,18°57′—19°11′ N 之间,总面积 72000 hm²,其中 1980 年建立的长臂猿 (*Hylobates concoloris*) 保护区位于 800 m 以上的山地,覆盖面积约 2500 hm²。其地处热带季风气候区,年均温度 23.6℃,年均降雨量 1500—2000 mm,平均相对湿度 65%—90%^[24],地形以山地为主,植被类型以低山雨林、沟谷雨林和山地雨林为主,森林覆盖率 97.3%。内有维管束植物 220 科 967 属 2213 种,属于国家一级保护的有海南苏铁 (*Cycas hainanensis*)、坡垒 (*Hopea hainanensis*) 2 种,国家二级保护的有油丹 (*Alseodaphne hainanensis*)、海南风吹楠 (*Horsfieldia hainanensis*)、海南梧桐 (*Firmiana hainanensis*)、蝴蝶树 (*Heritiera parvifolia*)、海南紫荆木 (*Madhuca hainanensis*) 等 17 种。

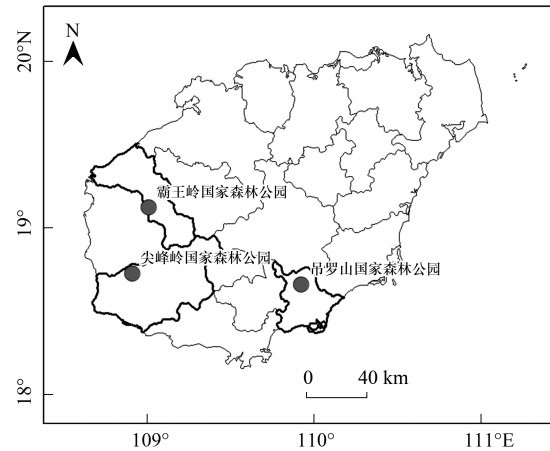


图 1 研究区域地理位置
Fig.1 Research area location

DLS 位于海南岛东南部,地理坐标介于 109°41′38″—110°4′46″E、18°38′42″—18°50′22″N 之间,总面积 37900 hm²,属东亚海洋性热带季风气候,年均温度 24.4℃,降雨量 1870—2760 mm^[25],总地势西北高东南低,森林植被类型为热带次生林、季雨林、常绿阔叶林,森林覆盖率达 96.26%。截至 2016 年,区域内有维管植物 239 科 959 属 2116 种,大型真菌 16 目 35 科 112 属 281 种,优势种为海南杨桐 (*Adinandra hainanensis*)、陆均松 (*Dacrydium pectinatum*)、海南鹅掌柴 (*Schefflera hainanensis*)、钝齿木荷 (*Schima crenata*)、狗骨柴 (*Diplospora dubia*)、华南毛茛 (*Eurya ciliata*)、五列木 (*Pentaphylax euryoides*)、鸡毛松 (*Podocarpus imbricatus*) 等^[26]。

JFL 位于海南岛西南部,地理坐标介于 108°46′—109°45′E、18°23′—18°50′N 之间,总面积 64000 hm²,属热带雨林气候区,年降水量 1300—3700 mm,年平均气温 24.5℃^[27],植被类型包括热带半落叶季雨林、热带常绿季雨林、滨海有刺灌丛、稀树草原、山顶苔藓矮林 6 种景观,森林覆盖率达 98%。此地为中国生物多样性最高的地区之一,与全海南岛总物种数目相比,目前已知野生蕨类植物 39 科 79 属 150 种,占 30.9%;裸子植物 5 科 7 属 13 种,占 52.0%;被子植物 189 科 902 属 2124 种,62.0%(表 1)。

表 1 陆均松天然群落分布区概况

Table 1 General situation of *D. pectinatum* natural community distribution area

区域 Region	森林类型 Forest types	经度 Latitude	纬度 Longitude	平均气温 Annual average temperature/ ℃	年降水量 Annual average precipitation/ mm	海拔 Altitude/m	坡度 Slope/(°)	郁闭度 Canopy density	枯枝落叶层厚度 Litter layer thickness/cm
BWL	天然林	109°03'E	18°57'N	23.6	1500—2000	1155±57	27.85±8.79	0.83±0.09	2.55±0.22
DLS	天然次生林	109°43'E	18°43'N	24.4	1870—2760	932±25	15.53±12.0	0.79±0.08	2.46±0.23
JFL	天然林	108°41'E	18°20'N	24.5	1300—3700	936±50	33.67±10.55	0.80±0.05	2.61±0.21

BWL: 霸王岭国家森林公园 Bawangling National Forest Park; DLS: 吊罗山国家森林公园 Diaoluoshan National Forest Park; JFL: 尖峰岭国家森林公园 Jianfengling National Forest Park; 表中所有数据以均值±标准差 (Mean±SD) 的方式表示

1.2 研究方法

1.2.1 野外调查

沿用传统样地调查方法,布设面积为 900 m² (30 m×30 m) 的陆均松固定样地 96 个,BWL 和 JFL 各 30 个,DLS 为 36 个。因陆均松种群数量稀少,个体分散,故每个样地中至少包含 1 株及以上成年陆均松。使用相邻格子法把每个样地划分为 36 个 5 m×5 m 单元格,检尺单元格内所有 DBH≥5 cm 的乔木特征值(注:陆均松的调查标准为 DBH≥1 cm),包括胸径、枝下高、树高、冠幅、相对位置等,并逐株挂牌;记录各样地海拔、经纬度、

坡向、坡位、坡度、地形、林层数、郁闭度等指标。每个样地沿对角线于左下、中、右上设置 3 块 2 m×2 m 的灌木和草本样方,调查株丛数、种名、盖度、平均高度。乔木幼苗更新调查:每个样地内随机选择 3 块 2 m×2 m 乔木幼苗样方,记录 DBH<5 cm 的乔木种名、地径($H>1.3$ m 记录 DBH)、高度、冠幅,并逐株挂牌。

1.2.2 乔木层树种重要值

重要值(IV)=相对多度(%) + 相对频度(%) + 相对胸高断面积(%),范围为 0—300%。

1.2.3 乔木层物种多样性

(1) 物种丰富度指数(S)= 样方内出现的物种数目

(2) Shannon-Wiener 指数

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$

(3) Simpson 指数

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$$

(4) Pielou 均匀度指数

$$J_{sw} = H' / \ln S$$

式中, $P_i = N_i / N$,即某个物种的相对多度, N_i 为种 i 的株数, N 为种 i 所在样方所有物种的总株数^[28-29]。

1.2.4 龄级结构划分标准

以立木个体径级代替年龄龄级分析种群年龄结构特点^[18],根据陆均松生活史特征及实测数据,将其划分为 12 个龄级,DBH≤4 cm 为第 I 龄级,4<DBH≤10 cm 为第 II 龄级,DBH>10 cm 的陆均松个体以 10 cm 为级差划分龄级,最终把 DBH>100 cm 的个体记为第 XII 龄级。此外,为方便分析龄级特征,将不同发育阶段的陆均松个体划分为幼年树(DBH≤40 cm)、中年树(40 cm<DBH≤80 cm)、老年树(DBH>80 cm),统计各样地各龄级株数,以龄级为横坐标,种群密度为纵坐标绘制龄级结构图^[7,30]。

1.2.5 空间分布格局

使用方差比均值(以下用 V/M 表示)的 t 检验法分析 3 处区域不同发育阶段的陆均松种群空间分布格局,并使用丛生指数(I)、平均拥挤度(M^*)、Cassie 指数(CA)、Lloyd 聚块性指数(m^*/m)、负二项式参数(K)共 5 种指标判断其聚集强度。

1.3 数据处理

所有数据均使用 Excel 2013 进行预处理,使用 SPSS 20.0 进行数理统计和分析,Origin 9.0 软件作图。

2 结果与分析

2.1 陆均松天然群落乔木层物种多样性及优势种组成

物种多样性代表了群落稳定健康与否和种群资源丰富程度,本次调查(表 2),在 BWL、DLS、JFL 记录了 DBH≥5 cm 的乔木层木本植物活个体数分别为 5572、5506、4781 株,平均种群密度表现为 BWL(2063 stems/hm²)>JFL(1771 stems/hm²)>DLS(1699 stems/hm²);平均胸高断面积表现为 JFL(65.85 m²/hm²)>BWL(61.53 m²/hm²)>DLS(37.58 m²/hm²)。物种丰富度(S)最高的是 BWL,其次为 JFL,DLS 最低;Simpson 指数(D)表现出相同的规律,即 BWL>JFL>DLS;Shannon-Wiener(H')最高的是 JFL,具体表现为 JFL>BWL>DLS;Pielou 指数(j_{sw})DLS 最高,呈 DLS>BWL>JFL 的趋势。3 种陆均松群落乔木层结构及物种多样性指数均较高,之间差异较小,基本表现为 BWL>JFL>DLS。表 2 列举了 4 种其他森林植被的多样性指标,通过比较,其 S 、 H' 等小于 BWL、DLS、JFL;可见,陆均松天然群落物种多样性指数远高于中高纬度森林群落。

群落内物种组成是群落的主要特征,表 3 统计了 3 种陆均松天然群落乔木层重要值排前 10 的优势树种。除 DLS 的陆均松和鸡毛松的重要值相对较高之外,其他优势种呈现类似的规律,即重要值相对较小(1.44—8.68),少有占绝对优势地位的树种,符合海南热带山地雨林物种组成的一般规律。BWL 优势种重要值排

表 2 陆均松天然群落乔木层结构及物种多样性与其他类型群落对比
Table 2 Comparison of arbor layer structure and species diversity of *D. pectinatum* natural community with other types of communities

区域 Region	地理坐标 Longitude, Latitude	植被类型 Vegetation types	平均海拔 Average altitude/m	年均气温 Mean annualair temperature/℃	年均降水量 Mean annual precipitation/ mm	样地面积 Area of plot/hm ²	数量 Number (stems)	种群密度 Population density/ (stems/hm ²)	胸高断面面积 Breast-height basal area/ (m ² /hm ²)	物种丰富度 Species richness (S)	Shannon-Winer (H')	Simpson (D)	Pielou (Jsw)
BWL	109°03'—109°17'E 18°57'—19°11'N	热带季雨林	1155	23.6	1500 — 2000	2.7	5572	2063	61.53	181	4.17	0.80	0.03
DLS	109°41'—110°4'E 18°38'—18°50'N	热带季雨林	932	24.4	1870 — 2760	3.24	5506	1699	37.58	162	3.31	0.38	0.10
JFL	108°46'—109°45'E 18°23'—18°50'N	热带季雨林	936	24.5	1300 — 3700	2.7	4781	1771	65.85	164	4.24	0.50	0.02
DQS ^[29]	106°41'50.50"E 22°18'15.17"N	亚热带常绿阔叶林	1045	21.5	1400	1				58	2.95	0.91	0.73
THS ^[31]	113°59'—116°07'E 39°54'—35°59'N	暖温带落叶阔叶林	1200	7.5	600	1.8				19	1.7974	0.4609	0.4231
GDS ^[32]	111°22'—111°33'E 37°45'—37°55'N	寒温性常绿针叶林	2250	4.3	822.6	4			45.60	13			
YLP ^[33]	116°02'—116°11'E 30°57'—31°06'N	暖温带落叶阔叶林	1000	12.7	1600	11.56				103	3.65	0.94	0.72
ALS ^[34]	100°54'—01°29'E 24°00'—24°44'N	中山湿性常绿阔 叶林	2550	11.3	1778	20				104	3.32		0.72

BWL:霸王岭 Bawangling; DLS:吊罗山 Diaoloshan; JFL:尖峰岭 Jianfengling; DQS:大青山 Daqingshan; THS:太行山 Taihangshan; GDS:关帝山 Guandishan; YLP:鹞落坪 Yaoluoping; ALS:哀牢山 Ailaoshan

表 3 陆均松天然群落乔木层重要值排前 10 位的优势种

Table 3 The top 10 dominant species of the important value of the arbor layer in the natural community of *D. pectinatum*

区域 Region	种名 Species name	科 Family	生长习性 Growth habit	相对优势度 Relative dominance/%	相对密度 Relative density/%	相对频度 Relative frequency/%	重要值 Importance value/%
BWL	陆均松 <i>Dacrydium pierrei</i>	罗汉松科 Podocarpaceae	乔木	22.39	1.63	2.02	8.68
	米槎 <i>Castanopsis carlesii</i>	壳斗科 Fagaceae	乔木	6.79	6.28	1.75	4.94
	线枝蒲桃 <i>Syzygium araiocladum</i>	桃金娘科 Myrtaceae	乔木	4.21	8.51	1.95	4.89
	厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	樟科 Lauraceae	乔木	1.91	6.42	1.48	3.27
	厚皮香八角 <i>Illicium ternstroemioides</i>	木兰科 Magnoliaceae	乔木	1.50	5.58	1.95	3.01
	黄叶树 <i>Xanthophyllum hainanense</i>	远志科 Polygalaceae	乔木	3.24	3.03	1.82	2.70
	凸脉冬青 <i>Ilex kobuskiana</i>	冬青科 Aquifoliaceae	乔木/灌木	1.23	2.73	1.89	1.95
	子凌蒲桃 <i>Syzygium championii</i>	桃金娘科 Myrtaceae	乔木/灌木	1.24	2.40	1.75	1.80
	腺叶山矾 <i>Symplocos adenophylla</i>	山矾科 symplocaceae	乔木	0.52	2.40	1.55	1.49
	海南山胡椒 <i>Lindera robusta</i>	樟科 Lauraceae	乔木	1.03	2.15	1.15	1.44
	陆均松 <i>Dacrydium pierrei</i>	罗汉松科 Podocarpaceae	乔木	45.82	24.66	4.01	24.83
DLS	鸡毛松 <i>Dacrycarpus imbricatus</i>	罗汉松科 Podocarpaceae	乔木	17.42	16.11	2.90	12.14
	油茶 <i>Camellia oleifera</i>	茶科 Theaceae	乔木/灌木	1.84	5.98	2.78	3.53
	十棱山矾 <i>Symplocos chunii</i>	山矾科 symplocaceae	乔木	1.68	5.09	2.78	3.18
	五列木 <i>Pentaphylax euryoides</i>	五列木科 Pentaphylacaceae	乔木/灌木	1.40	3.45	3.01	2.62
	赤杨叶 <i>Alniphyllum fortunei</i>	安息香科 Styracaceae	乔木/灌木	1.86	3.29	2.67	2.61
	海南大头茶 <i>Gordonia hainanensis</i>	茶科 Theaceae	乔木/灌木	1.51	2.12	2.67	2.10
	鸭脚木 <i>Schefflera octophylla</i>	五加科 Araliaceae	乔木/灌木	0.93	1.91	3.34	2.06
	木荷 <i>Schima superba</i>	茶科 Theaceae	乔木	1.21	1.89	2.56	1.89
	海南虎皮楠 <i>Paxianum</i>	大戟科 Euphorbiaceae	乔木	1.33	2.25	1.67	1.75
	白颜树 <i>Gironniera subaequalis</i>	榆科 Ulmaceae	乔木	4.60	7.34	1.70	4.55
	大叶蒲葵 <i>Livistona saribus</i>	棕榈科 Palmae	乔木状	8.02	3.76	1.64	4.48
JFL	陆均松 <i>Dacrydium pierrei</i>	罗汉松科 Podocarpaceae	乔木	10.06	1.02	1.70	4.26
	厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	樟科 Lauraceae	乔木	2.59	6.92	1.70	3.74
	油丹 <i>Alseodaphne hainanensis</i>	樟科 Lauraceae	乔木	3.38	3.91	1.70	3.00
	东方琼楠 <i>Beilschmiedia tungfangensis</i>	樟科 Lauraceae	乔木	1.71	3.64	1.70	2.35
	硬壳桂 <i>Cryptocarya chingii</i>	樟科 Lauraceae	乔木	0.92	3.58	1.70	2.06
	海南韶子 <i>Nephelium topengii</i>	无患子科 Sapindaceae	乔木	0.94	3.05	1.59	1.86
	九节 <i>Psychotria rubra</i>	茜草科 Rubiaceae	灌木	0.31	2.78	1.70	1.60
	阴香 <i>Cinnamomum burmanni</i>	樟科 Lauraceae	乔木	0.61	2.45	1.64	1.57

第 1 位的为陆均松;JFL 则为白颜树,陆均松在 JFL 排第 4 位。海南岛热带山地雨林植物区系复杂,根据表 2 可知,BWL 陆均松天然群落乔木层主要包括罗汉松科 (Podocarpaceae)、壳斗科 (Fagaceae)、桃金娘科 (Myrtaceae)、樟科 (Lauraceae)、木兰科 (Magnoliaceae)、远志科 (Polygalaceae)、冬青科 (Aquifoliaceae)、山矾科 (symplocaceae)等;DLS 主要包括罗汉松科 (Podocarpaceae)、茶科 (Theaceae)、山矾科 (symplocaceae)、五列木科 (Pentaphylacaceae)、安息香科 (Styracaceae)、五加科 (Araliaceae)、大戟科 (Euphorbiaceae)组成;而 JFL 则主要由榆科 (Ulmaceae)、棕榈科 (Palmae)、罗汉松科 (Podocarpaceae)、樟科 (Lauraceae)、无患子科 (Sapindaceae)、茜草科 (Rubiaceae)组成。

2.2 陆均松种群龄级结构特征

3 种陆均松种群的龄级结构特征如图 2 所示,BWL 种群数量在幼年、中年和老年阶段均出现峰值,分别占种群个体总数的 31.87%、34.07%、34.07%,3 种年龄结构比例适中;但幼年个体中Ⅲ—Ⅴ龄级数量出现一定比例的缺失,从其整个生活史阶段分析,种群呈衰退趋势。DLS 种群个体集中分布在幼年阶段,且在Ⅱ—Ⅴ龄级

数量最多,占总数的 98.45%;中年和老年阶段数量较少,2 个阶段只占总数的 1.45%,种群属于增长型。JFL 种群幼年阶段数量较少,且在 I 龄级出现缺失,只占总数的 18.37%;中年阶段比例最高,占 53.6%,数量多集中在Ⅶ—Ⅻ龄级;老年阶段占比 28.57%,高于幼年阶段 10.2%,由于幼龄个体的缺失,JFL 种群属于衰退型。

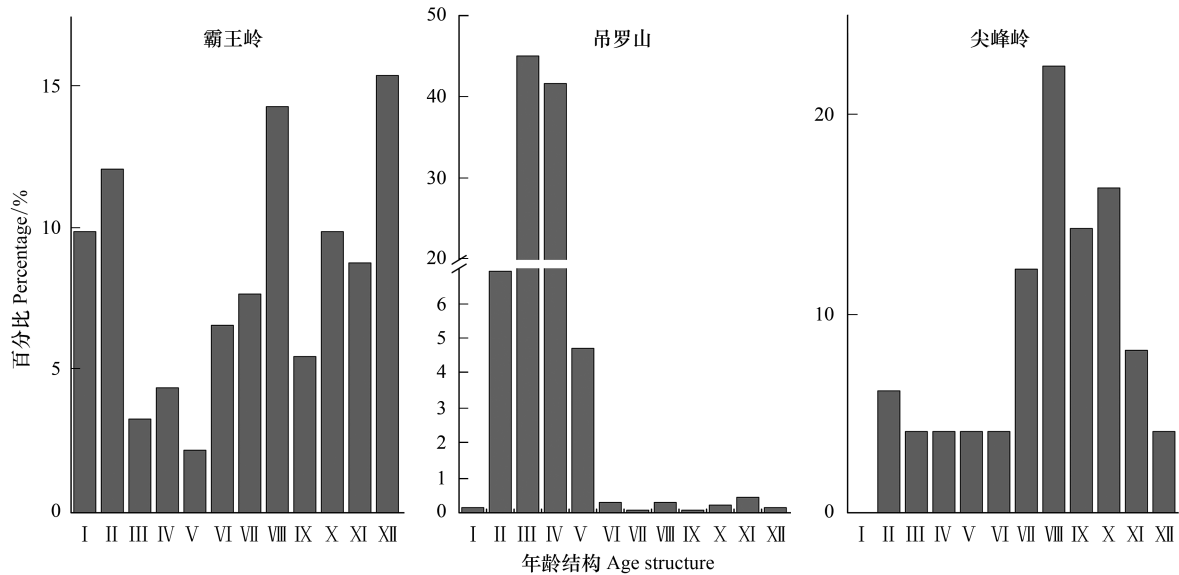


图 2 陆均松种群龄级结构特征

Fig.2 *D. pectinatum* population age structure characteristics

I—Ⅻ 表示陆均松的年龄结构划分为第 1—12 龄级, I—XII indicates that the age of *D. pectinatum* is classified as 1st to 12th grade

2.3 陆均松种群空间分布格局

根据表 4 可知,3 种陆均松种群的分布格局因所处的环境不同表现出差异,BWL 种群整体呈聚集分布, V/M 值为 1.38,但不显著;DLS 种群表现为聚集分布, V/M 值为 19.07;JFL 种群呈均匀分布 V/M 值为 0.44。

表 4 陆均松种群空间分布格局

Table 4 Spatial distribution pattern of *D. pectinatum*

地域 Region	$\bar{X}$	V	V/M	t	K	M^*	m^*/m	CA	I	分布类型 Distribution type
BWL	2.70	3.73	1.38	1.46	1.23	3.08	1.14	0.14	0.38	C
DLS	37.72	719.35	19.07	75.59***	1.93	55.79	1.48	0.48	18.07	C
JFL	1.63	0.72	0.44	-2.12	1.43	1.08	0.66	-0.34	-0.56	U

* $P<0.05$; *** $P<0.01$; V/M : 方差/均值 Variance / mean; t : t 检验 t test; K : 负二项参数 K 值 Negative binomial distribution index K ; m^*/m : 聚块指数 Index of patchiness; M^* : 平均拥挤度 Mean crowding; I : 丛生指数 Clumping index; C: 集群分布 Clump distribution; U: 均匀分布 Uniform distribution

根据表 5 可知,BWL 幼年树呈聚集分布,成年树和老年树,呈均匀分布;DLS 幼年树呈明显的聚集分布状态($P<0.01$),成年树呈均匀分布,老年树呈聚集分布,但不显著;JFL 幼年、中年、老年树均呈均匀分布。从聚集强度结果分析,3 种陆均松种群整体的 K 、 M^* 、 m^*/m 、 CA 、 I 共 5 种指标表现为 $DLS>BWL>JFL$,不同发育阶段的种群个体表现为幼年树>成年树>老年树。

3 讨论和结论

3.1 陆均松天然群落乔木层物种多样性及优势种组成

本研究中,BWL、JFL、DLS 三种陆均松天然群落内种群密度、物种多样性等指数极高,三者之间差异较小,

但远高于中高纬度温带及亚热带森林群落;从乔木层优势种多度、优势度、重要值等层面分析,林内优势种形成了各自的种群区系特点,大多数特有种为小密度种群或极小密度种群,未出现大密度种群聚集分布现象,少有占绝对优势的树种,符合海南岛热带山地雨林物种组成的一般规律。低密度小种群容易产生近亲繁殖及遗传变异的消失,最终结果是易受各种生境胁迫的影响而在群落中消失^[36-37],同时也会导致各种种群内种间关系竞争加剧,这对陆均松天然群落未来的演替发展提出了挑战。陆均松天然群落林分结构以及物种多样性特点对于林内优势种的龄级结构及分布格局具有重要影响,贯穿整个生活史的始终,进而直接影响种群的更新演替。种群天然更新及生长繁殖机制复杂,除与自身的生理生态状况有关之外,外部环境因子和人为干扰也是其重要因素^[38]。此外,林窗参量、空间分布特征等也起到重要作用。目前有关陆均松天然群落内优势种种间关系及其与环境因子、人为干扰的共同作用的影响机制还需更加深入的研究,这对于探索其天然群落物种多样性、优势种龄级结构及分布格局具有重要意义。

表 5 不同发育阶段的陆均松种群空间分布格局

Table 5 Spatial distribution pattern of *D. pectinatum* populations at different developmental stages

地域 Region	发育阶段 Life stage	$\bar{X}$	V	V/M	t	K	M^*	m^*/m	CA	I	分布类型 Distribution type
BWL	幼年	4.14	18.14	4.38	5.85***	0.72	7.52	1.82	0.82	3.38	C
	成年	1.63	0.47	0.29	-2.14	2.20	0.92	0.56	-0.44	-0.71	U
	老年	1.48	1.06	0.72	-0.89	0.66	1.20	0.81	-0.19	-0.28	U
DLS	幼年	43.13	608.58	14.11	50.78***	2.99	56.24	1.30	0.30	13.11	C
	成年	1.43	1.29	0.9	-0.17	0.47	1.33	0.93	-0.07	-0.1	U
	老年	2.2	2.7	1.23	0.32	1.22	2.43	1.10	0.10	0.23	C
JFL	幼年	1.11	0.11	0.1	-1.8	1.11	0.21	0.19	-0.81	-0.9	U
	成年	1.29	0.41	0.32	-2.14	0.89	0.61	0.47	-0.53	-0.68	U
	老年	1.00	0.00	0.00	-2.83	-	0.00	0.00	-1.00	-1.00	U

* $P < 0.05$; *** $P < 0.01$; V/M : 方差/均值 Variance / mean; t : t 检验 t test; K : 负二项参数 K 值 Negative binomial distribution index K ; m^*/m : 聚块指数 Index of patchiness; M^* : 平均拥挤度 Mean crowding; I : 丛生指数 Clumping index; C: 集群分布 Clump distribution; U: 均匀分布 Uniform distribution

3.2 陆均松种群龄级结构特征

种群龄级结构反应种群的动态变化及其发展趋势,缺乏可更新的幼苗幼树即可认定该种群趋向衰退^[39]。目前有关陆均松种群结构的定论大多表明其天然更新困难,更新方式以种子繁殖为主,幼苗幼树数量极少^[22,40-42]。本研究中,3种陆均松种群龄级结构特征因所处环境不同表现出差异性;BWL种群幼年树数量占比小于中年和老年树,呈衰退趋势;DLS种群幼年树数量较多且远多于成年树和老年树,属于增长型;JFL种群中年树和老年树占有较高比例,幼年树数量较少,属于衰退型。分析认为,本研究与以往结论存在一定差异的原因可能有两方面,一是研究区域、取样方法、龄级划分标准的不同^[30],二是陆均松种群对生长环境的要求。本研究调查的区域包括BWL、DLS、JFL三种不同环境的热带山地雨林,海拔均在800 m以上,BWL和JFL极少遭到人为干扰和破坏,陆均松群落保存最为完整;DLS实验区的陆均松群落20世纪60年代经历过不同程度的采伐,间接为其创造了适度的小生境促进其生长繁殖,这可能也是造成其中年、老年树数量较少,幼年树数量较多且属于增长型种群的主要原因;在取样过程中,样地设置以中老年陆均松为主,可能会造成幼苗幼树数量的缺失;本研究中将 $DBH \leq 40$ cm的个体划分为幼年树,这一划分标准将更多的陆均松个体划分为幼年树。另一方面,陆均松生长条件苛刻,对环境因子的依赖性强,而热带山地雨林林分郁闭度高,光照不足,土壤潮湿,林下枯枝落叶层厚度可达2 cm以上^[43-44],不利于种子保存和繁殖,且生长和竞争能力极弱的幼苗幼树,也极易受到环境筛选被淘汰。调查发现BWL和JFL的陆均松天然群落平均林分郁闭度大于0.80,平均枯枝落叶层厚度大于2.55 cm,林内极少有陆均松幼苗,因此推测,外部环境因素是造成BWL、JFL种群幼苗和幼树缺少而逐渐演变成为衰退型种群的另一个重要原因。Milios等^[45]对希腊东北部罗多彼山脉冷杉幼

苗研究发现林内过分阴蔽是导致幼苗幼树高死亡率的重要因素,Narukawa 等^[46]和 Lusk 等^[47]也认为林内过度荫蔽、土壤潮湿不利于植被种子繁殖进而导致幼苗幼树缺乏进而演变为衰退型种群。

3.3 陆均松种群空间分布格局

种群空间分布格局的形成与种群自身的特性(种子扩散机制、植物繁殖特性、种内种间竞争等)、外部生境条件过滤(地形、土壤、水分、光照等)有关,是不同尺度上各种生物因子和非生物因子长期综合作用的结果^[48-49]。本研究发现,BWL 和 DLS 陆均松种群整体及在幼年树阶段呈聚集分布状态,成年树及老年树阶段基本呈均匀分布;而 JFL 整体及各发育阶段均呈均匀分布(可能与取样位置有关,样地内极少见到陆均松幼苗);3 种陆均松种群整体聚集强度表现为 DLS>BWL>JFL,不同发育阶段的种群个体表现为幼年树>成年树>老年树。这可能与种群自身的生长繁殖机制、种间竞争、生境异质性、人为干扰等方面有关。其一,幼年陆均松在生活史初期受种子扩散机制影响,散播于母树周围,数量集中,受母树庇护,汲取林内多余的水分、光照及土壤养分,在生境适宜地段发育成苗,形成生活史初期的聚集性分布格局^[1,18]。种群进行到生活史的中后期,植株个体为获得足够的生长资源对光照、养分、水分需求增大,种内、种间竞争加剧导致个体数量锐减,发生自疏与它疏^[50],由聚集分布转变为随机分布或者均匀分布,聚集强度也逐渐下降。这与 Jiang 等^[51]和 Wilcox 和 Elder^[52]认为的随着种群年龄的增加,种群格局由聚集分布向随机分布或者均匀分布转变或聚集强度逐渐降低的研究结果一致^[51-52]。其二,陆均松天然群落结构复杂,群落内物种多样性极高,必然导致种间竞争激烈,此外,相邻植株往往不是同种个体,异种个体的影响也是影响其分布格局的重要因素。其三,3 种陆均松种群所处的研究区域,其年均温、年均降水量、海拔和坡度等地形因子、林分因子等环境因素(表 1)存在一定的差异;因此可推测,陆均松种群格局特征与生境异质性密切相关,这与郭垚鑫等^[53]和 Hao 等^[54]的研究结果一致,在较小尺度上,物种的分布格局主要由种内种间竞争、种子的扩散机制决定;而较大尺度上的空间分布格局则更多受到生境异质性的影响;黄运峰等也表明,扩散作用是形成热带低地雨林树木空间分布格局最重要的生态过程,其次是生境异质性和扩散作用的联合作用^[55];本研究未对环境因子与陆均松种群格局进行更加深入的研究,这一推测有待进一步验证。其四,研究发现,未受到人为干扰的 BWL 和 JFL 种群幼年树数量较少,且多为均匀分布,而受到不同程度采伐的 DLS 种群幼年、成年树数量很多,且呈高密度聚集分布,因此认为,适度的人为干扰也是影响陆均松种群格局的重要原因,但合理的采伐强度有待进一步研究和验证。

本文从陆均松天然群落乔木层物种多样性及优势种组成、陆均松种群年龄结构、种群分布格局 3 个方面分析了 BWL、DLS 和 JFL 陆均松种群的生存现状及种群格局的空间异质性。研究发现,陆均松天然群落结构复杂,物种多样性极高,林内多为小密度或极小密度种群,少有占绝对优势地位的树种;BWL 和 JFL 陆均松种群幼苗幼树数量较少甚至缺失,呈衰退趋势,经历过不同强度采伐的 DLS 种群则属于生长型。3 种陆均松种群空间分布格局与其自身的生长繁殖机制、种间竞争、生境异质性、人为干扰等因素密切相关。陆均松是海南热带山地雨林的特有种和关键种,具有重要的科研价值,鉴于其目前依靠自身进行天然更新存在困难的处境,可根据其实际情况,利用人工辅助措施如开辟林窗、扰动土壤以促进种子落入土壤、伐除母树和幼苗周围的乔灌木、增加土壤养分、合理疏伐等方式^[35,56]为其天然更新和生长繁殖创造有利的生存环境;此外,加强对陆均松遗传基因多样性的研究也是保护其更新繁衍的重要方式。

参考文献(References):

- [1] Condit R, Ashton P S, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell S P, Foster R B, Itoh A, LaFrankie J V, Lee H S, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 2000, 288(5470): 1414-1418.
- [2] Armesto J J, Casassa I, Dollenz O. Age structure and dynamics of Patagonian beech forests in Torres del Paine National Park, Chile. *Vegetatio*, 1992, 98(1): 13-22.
- [3] Fuchs M A, Krannitz P G, Harestad A S. Factors affecting emergence and first-year survival of seedlings of Garry oaks (*Quercus garryana*) in British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*, 2000, 137(1/3): 209-219.

- [4] Hoshino D, Nishimura N, Yamamoto S. Age, size structure and spatial pattern of major tree species in an old-growth *Chamaecyparis obtusa* forest, Central Japan. *Forest Ecology and Management*, 2001, 152(1/3): 31-43.
- [5] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析. *植物生态学报*, 1998, 22(4): 344-349.
- [6] 周建云, 李荣, 张文辉, 何景峰. 不同间伐强度下辽东栎种群结构特征与空间分布格局. *林业科学*, 2012, 48(4): 149-155.
- [7] 高文强, 倪妍妍, 刘建锋, 王小菲, 薛泽敏, 江泽平, 何关顺. 不同地理区域栓皮栎种群结构及其空间格局. *应用生态学报*, 2017, 28(2): 375-381.
- [8] Barot S, Gignoux J, Menaut J C. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology*, 1999, 80(6): 1987-2005.
- [9] Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N. Species associations in a heterogeneous Sri lankan dipterocarp forest. *The American Naturalist*, 2007, 170(4): E77-E95.
- [10] Harbin L. Spatial pattern analysis in plant ecology. *Forest Science*, 2001, 47(1): 119.
- [11] 张健, 郝占庆, 宋波, 叶吉, 李步杭, 姚晓琳. 长白山阔叶红松林中红松与紫椴的空间分布格局及其关联性. *应用生态学报*, 2007, 18(8): 1681-1687.
- [12] 马克平. 监测是评估生物多样性保护进展的有效途径. *生物多样性*, 2011, 19(2): 125-126.
- [13] 张俊艳, 成克武, 臧润国. 海南岛热带天然针叶林主要树种的空间格局及关联性. *生物多样性*, 2014, 22(2): 129-140.
- [14] 宋超, 余琦殷, 于梦凡, 邢韶华, 刘润泽, 曲宏, 黄三祥. 北京地区黄檗种群数量结构及空间分布特征. *生态学杂志*, 2015, 34(11): 3040-3049.
- [15] Keppel G, Prentis P, Biffin E, Hodgskiss P, Tuisese S, Tuiwawa M V, Lowe A J. Diversification history and hybridisation of *Dacrydium* (Podocarpaceae) in remote Oceania. *Australian Journal of Botany*, 2011, 59(3): 262-273.
- [16] 郑卓. 晚第四纪陆均松属在中国南方的分布. *植物学报*, 1991, 33(2): 130-139.
- [17] 臧润国, 杨彦承, 蒋有绪. 海南岛霸王岭热带山地雨林群落结构及树种多样性特征的研究. *植物生态学报*, 2001, 25(3): 270-275.
- [18] 李肇晨, 陈永富, 洪小江, 韩文涛, 李小成. 海南霸王岭陆均松种群年龄结构与点格局分布特征. *生态学杂志*, 2015, 34(6): 1507-1515.
- [19] 傅立国. 中国植物红皮书. 北京: 科学出版社, 1991.
- [20] Huang L, Deng Q, Li N, Su Y J, Wang T. A set of microsatellite markers developed for *Dacrydium pectinatum* (Podocarpaceae), a vulnerable conifer in China. *Conservation Genetics Resources*, 2014, 6(1): 167-168.
- [21] 苏应娟, 王艇, 陈国培, 孙宇飞, 江宇, 邓锋, 王伯荪. 基于 cpDNA trn L-F 序列数据分析海南陆均松种群的冰期后扩张. *中山大学学报: 自然科学版*, 2005, 44(5): 70-74.
- [22] 杨彦承, 张炜银, 林瑞昌, 杨秀森. 海南霸王岭陆均松类热带山地雨林伐后林结构与物种多样性研究. *林业科学研究*, 2008, 21(1): 37-43.
- [23] 练璐滢, 余世孝. 海南岛霸王岭热带山地雨林陆均松-线枝蒲桃群系的区系特点. *热带亚热带植物学报*, 2001, 9(2): 101-107.
- [24] 龙文兴, 臧润国, 丁易. 海南岛霸王岭热带山地常绿林和热带山顶矮林群落特征[J]. *生物多样性*, 2011, 19(5): 558-566.
- [25] 马志波, 黄清麟, 庄崇洋, 黄金城, 王宏. 吊罗山国家森林公园山地雨林板根树与板根的数量特征. *林业科学*, 2017, 53(6): 135-140.
- [26] 殷云翰. 吊罗山国家森林公园热带雨林不同恢复阶段群落结构与生物多样性比较研究. *湖北农业科学*, 2013, 52(10): 2347-2351.
- [27] 许涵, 李意德, 林明献, 吴建辉, 骆士寿, 周璋, 陈德祥, 杨怀, 李广建, 刘世荣. 海南尖峰岭热带山地雨林 60ha 动态监测样地群落结构特征. *生物多样性*, 2015, 23(2): 192-201.
- [28] Magurran A E. *Ecological diversity and its measurement*[M]. Princeton University Press, 1988.
- [29] 农友, 郑路, 贾宏炎, 卢立华, 黄德卫, 黄柏华, 雷丽群. 广西大青山次生林的群落特征及主要乔木种群的空间分布格局. *生物多样性*, 2015, 23(3): 321-331.
- [30] 杨立荣, 张治礼, 云勇, 严武平, 陈宣, 张浪, 郑道君, 陈加利. 濒危植物海南龙血树的种群结构与动态. *生态学报*, 2018, 38(8): 2802-2815.
- [31] 吴志庄, 厉月桥, 汪泽军, 王学勇, 张志翔. 太行山黄连木天然群落物种多样性的研究. *中南林业科技大学学报*, 2013, 33(12): 15-18.
- [32] 杨秀清, 史婵, 王旭刚, 马慧晶, 闫海冰. 关帝山寒温性云杉次生林样地树种组成、结构和空间分布. *应用生态学报*, 2017, 28(5): 1421-1430.
- [33] 王丽, 常锦利, 周守标, 王晓英, 张佳期, 闫少凯, 张金铭, 陈鑫, 赵昕, 王智. 鹧落坪国家级自然保护区乔木物种多样性与种间联结. *生态学报*, 2019, 39(1): 309-319.
- [34] 温韩东, 林露湘, 杨洁, 等. 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林 20 hm² 动态样地的物种组成与群落结构. *植物生态学报*, 2018, 42(4): 419-429.
- [35] 盛大勇, 庄雪影, 许涵, 李意德, 胡跃华, 时雷雷, 骆士寿, 陈德祥, 林明献. 尖峰岭热带山地雨林海南特有木本植物群落结构. *植物生态学报*, 2012, 36(9): 935-947.

- [36] Broennimann O, Vittoz P, Moser D, Guisan A. Rarity types among plant species with high conservation priority in Switzerland. *Botanica Helvetica*, 2005, 115(2): 95-108.
- [37] Jacobi C M, Do Carmo F F, Vincent R C, Stehmann J R. Plant communities on ironstone outcrops: a diverse and endangered Brazilian ecosystem. *Biodiversity and Conservation*, 2007, 16(7): 2185-2200.
- [38] Vacek Z, Vacek S, Podrůžský V, Bílek L, Štefančík I, Moser W K, Bulušek D, Král J, Remeš J, Králíček I. Effect of tree layer and microsite on the variability of natural regeneration in autochthonous beech forests. *Polish Journal of Ecology*, 2015, 63(2): 233-246.
- [39] Sirkä S, Lindén A, Helle P, Nikula A, Knappe J, Lindén H. Are the declining trends in forest grouse populations due to changes in the forest age structure? A case study of Capercaillie in Finland. *Biological Conservation*, 2010, 143(6): 1540-1548.
- [40] 苏应娟, 王艇, 黄超, 朱建明, 周勤. 陆均松不同居群的 RAPD 分析. *中山大学学报: 自然科学版*, 1999, 38(1): 98-101.
- [41] 吴春燕, 许瑜瑜, 陈永富, 陈巧, 洪小江, 韩文涛, 李晓成. 海南霸王岭陆均松天然更新土壤种子库研究. *林业科学研究*, 2018, 31(2): 83-91.
- [42] Comita L S, Aguilar S, Pérez R, Lao S, Hubbell S P. Patterns of woody plant species abundance and diversity in the seedling layer of a tropical forest. *Journal of Vegetation Science*, 2007, 18(2): 163-174.
- [43] Grubb P J, Whitmore T C. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador: II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forests. *Journal of Ecology*, 1966, 54(2): 303-333.
- [44] Lin T C, Hamburg S P, Hsia Y J, King H B, Wang L J, Lin K C. Base cation leaching from the canopy of a subtropical rainforest in northeastern Taiwan. *Canadian Journal of Forest Research*, 2001, 31(7): 1156-1163.
- [45] Milios E, Pipinis E, Smiris P, Aslanidou M. The influence of overhead shade on the shade mortality of *Abies xborisii-regis* Mattf. seedlings and saplings in the central Rhodope mountains of north-eastern Greece. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 2008, 142(2): 219-227.
- [46] Lusk C H, Pérez-Millaqueo M M, Piper F I, Saldaña A. Ontogeny, understorey light interception and simulated carbon gain of juvenile rainforest evergreens differing in shade tolerance. *Annals of Botany*, 2011, 108(3): 419-428.
- [47] Narukawa Y, Iida S, Tanouchi H, Abe S, Yamamoto S I. State of fallen logs and the occurrence of conifer seedlings and saplings in boreal and subalpine old-growth forests in Japan. *Ecological Research*, 2003, 18(3): 267-277.
- [48] Cody M L, Diamond J M. Ecology and evolution of communities. *Nature*, 1976, 260(5548): 204.
- [49] Schellner R A, Newell S J, Solbrig O T. Studies on the population biology of the genus *Viola*: IV. Spatial pattern of ramets and seedlings in three stoloniferous species. *Journal of Ecology*, 1982, 70(1): 273-290.
- [50] 蔡飞. 杭州西湖山区青冈种群结构和动态的研究. *林业科学*, 2000, 36(3): 67-72.
- [51] Jiang J, DeAngelis D L, Zhang B, Cohen J E. Population age and initial density in a patchy environment affect the occurrence of abrupt transitions in a birth-and-death model of Taylor's law. *Ecological Modelling*, 2014, 289: 59-65.
- [52] Wilcox C, Elder B. The effect of density-dependent catastrophes on population persistence time. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(5): 859-871.
- [53] Hao Z Q, Zhang J, Song B, Ye J, Li B H. Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 2007, 252(1/3): 1-11.
- [54] 郭垚鑫, 康冰, 李刚, 王得祥, 杨改河, 王大伟. 小陇山红桦次生林物种组成与立木的点格局分析. *应用生态学报*, 2011, 22(10): 2574-2580.
- [55] 黄运峰, 丁易, 臧润国, 李小成, 邹正冲, 韩文涛. 海南岛霸王岭热带低地雨林树木的空间格局. *植物生态学报*, 2012, 36(4): 269-280.
- [56] Cullen L E, Stewart G H, Duncan R P, Palmer J G. Disturbance and climate warming influences on New Zealand *Nothofagus* tree-line population dynamics. *Journal of Ecology*, 2001, 89(6): 1061-1071.