

热带珍稀树种陆均松幼苗的更新现状及其影响因素*

张涛¹ 许涵¹ 李艳朋¹ 林明献¹
陈巧² 杨繁¹ 王灵³ 何声强³

(1. 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;
2. 中国林业科学研究院资源信息研究所, 北京 100091; 3. 海南热带雨林国家公园管理局尖峰岭分局, 海南乐东 572542)

摘要 为了摸清陆均松 *Dacrydium pectinatum* 幼苗的更新现状及其影响因素, 文章通过对海南吊罗山、霸王岭和尖峰岭地区的陆均松天然群落及其幼苗的更新状况进行调查, 运用方差分析和回归分析, 探究了影响陆均松幼苗数量的生物和非生物因子。结果表明: (1) 吊罗山和霸王岭地区的陆均松存在一定程度的更新限制, 而尖峰岭地区的陆均松更新能力极低。(2) 陆均松的胸径大小对其幼苗更新具有最好的解释能力, 主要表现为中等胸径的母树周围具有更高的幼苗数量; 而在包括陆均松生物学特性和陆均松母树所处的环境条件等所有影响因子中, 坡度对幼苗更新数量有最好的解释能力, 主要表现为幼苗数量随着坡度的增加而减少。

关键词 陆均松; 幼苗; 更新; 环境因子

中图分类号: S791.47 文献标志码: A 文章编号: 2096-2053 (2023) 01-0012-10

Regeneration Status and Influencing Factors for *Dacrydium pectinatum* Seedlings of Tropical Rare Tree Species

ZHANG Tao¹ XU Han¹ LI Yanpeng¹ LIN Mingxian¹
CHEN Qiao² YANG Fan¹ WANG Ling³ HE Shengqiang³

(1. Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry/Jianfengling National Key Field Research Station for Tropical Forest Ecosystem, Hainan Island, Guangzhou, Guangdong 510520, China; 2. Institute of Forestry Resource Information Techniques, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091; 3. Jianfengling Department of Hainan Tropical Rainforest National Park Administration, Ledong, Hainan 572542, China)

Abstract To study the seedlings regeneration status of *Dacrydium pectinatum* and its influencing factors, the seedlings regeneration status of *D. pectinatum* was studied by investigating the natural communities of *D. pectinatum* in Diaoluoshan, Bawangling and Jianfengling, Hainan, China. The biotic and abiotic factors that affect the number of *D. pectinatum* seedlings were summarized by using variance analysis and regression analysis. The results showed that there was a certain degree of regeneration limitation for *D. pectinatum* in Diaoluoshan and Bawangling, but the regeneration ability of *D. pectinatum* in Jianfengling was extremely low. Among the characteristics of *D. pectinatum*, the diameter was the best predictor of the number of seedlings, which was mainly manifested in the higher number of seedlings around the mother tree with medium diameter; Among all the factors (including the biological characteristics and the environmental factors of *D. pectinatum*), the slope was the best

* 基金项目: 国家科技基础资源调查专项课题 (2019FY101607), 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金 (CAFBB2017ZB004-02) 和 2019 年中央财政林业改革发展资金尖峰岭珍稀濒危野生动植物保护项目 (YCJSHN2020-011 (A 包))。

第一作者: 张涛 (1993—), 男, 助理工程师, 主要从事森林生态学研究, E-mail: 969317274@qq.com。

通信作者: 李艳朋 (1990—), 男, 助理研究员, 主要从事森林生态学研究, E-mail: lyp20130718@163.com。

predictor to the number of seedlings, which was mainly shown as the number of seedlings decreases with the increase of slope. By studying the seedlings regeneration status of *D.pectinatum* and its influencing factors, we hope this paper would provide new insights for the conservation and management of this species.

Key words *Dacrydium pectinatum*; seedling; regeneration; environmental factor

罗汉松科陆均松属植物（该属共有 23 个物种）的现代分布中心位于新西兰及其附近岛屿，在北半球的现代分布约限制在 20° N 以南，其中陆均松 *Dacrydium pectinatum* 是该属植物在我国分布的唯一一种，仅分布在海南岛的霸王岭、尖峰岭、吊罗山以及五指山林区的热带山地雨林中^[1-4]。作为海南热带雨林重要的标志树种之一，陆均松是构建海南天然群落的关键物种^[5-9]。然而随着 20 世纪 60 年代对海南热带天然林的大量砍伐，陆均松的种群受到了极为严重的破坏，衰退的种群年龄结构以及林下幼苗的更新困难使得陆均松的林分质量越来越差，并且分布范围也明显减少^[10]。此外，加之陆均松生物学特性及其对环境变化的敏感性，1991 年出版的《中国珍稀濒危植物红皮书》便已将陆均松列为三级濒危保护植物^[11]。此外，在 2022 热带雨林保护国际研讨会第二场主题论坛上，《海南热带雨林国家公园优先保护物种名录》正式向社会公开发布。该名录共包含 90 种脊椎动物、63 种大型真菌以及 103 种植物，陆均松位列其中。因此，摸清陆均松幼苗的更新现状及其影响因素，不仅有利于为该物种的保护提供科学依据，对于海南热带雨林国家公园生物多样性的保护也具有重要意义。

珍稀濒危植物是生物多样性的重要组成部分，也是植物保护的重要内容之一^[12-13]。陆均松不仅具有重要的科研和经济价值，同时对海南热带山地雨林的更新和演替也起着至关重要的作用^[14]。目前国内外已开展了一些对陆均松的研究工作，主要涉及其种子雨和土壤种子库调查^[15-16]、群落结构特征^[17]、种群遗传多样性特征^[18-20]和孢粉分析与起源演化^[1]等。例如苏应娟等^[21]对海南大吊罗、吊罗后山、白水岭和霸王岭等地 12 个陆均松天然种群的叶绿体 DNA 进行了取样分析，结果表明取样区域的陆均松种群尚未发生遗传分化；杨彦承等^[17]对海南霸王岭地区陆均松伐后林内的物种组成、径级和高度结构以及物种多样性特征进行了分析，发现群落内其他阳性树种的数量、种类和相对重要性都表现出随采伐破坏强度增加而

增大的趋势；刘浩栋等^[22]研究发现，霸王岭陆均松天然群落的结构还不稳定，激烈的种间竞争以及频繁的物种更替现象在其种群未来的演替过程中都可能出现。鉴于目前的研究现状，开展陆均松天然更新特征及其主要影响因素的研究有助于进一步厘清该物种的致濒机理。

一般而言，森林中物种的更新过程主要涉及 3 个阶段：（1）种子的生产阶段；（2）种子的扩散阶段；（3）种子萌发后的定居及其生长至成熟个体并完成更新阶段^[23]。上述任何一个环节出现问题都可能导致物种的濒危。对于种子的生产阶段而言，千粒重是衡量种子质量的一项重要指标。一般种子千粒重大，其内部贮藏的营养物质多，发芽迅速整齐，出苗率高，幼苗健壮^[24]。李肇晨等^[15]于 2013 年 10 月—2014 年 10 月对霸王岭国家级自然保护区内 3 株陆均松母树周围设置的 34 个种子雨收集框和附近的土壤种子库进行了调查，通过对收集到的 14 898 粒进行分析，发现陆均松实心种子有 842 粒，仅占种子雨总数量的 5.65%，并且实心种子：霉烂种子：空壳种子：鸟食种子的比例约为 1：3.06：6.69：7.01。由此可见，陆均松种子质量极差，有效种子数量过少且空壳率和鸟类啃食率均很高。李肇晨等^[25]还对海南霸王岭地区陆均松天然群落的种群年龄结构和点格局特征进行了分析，结果表明该区陆均松天然种群各龄级的数量分布表现为前期锐减，中期稳定但后期衰退的特点，并且不同生活史阶段的陆均松空间分布格局存在明显差异。在前人研究基础上，本研究选择海南吊罗山、霸王岭和尖峰岭 3 个不同区域的陆均松群落作为研究对象，通过对陆均松母树、幼苗及其生境因子的野外调查，试图探究以下问题：（1）吊罗山、霸王岭和尖峰岭地区陆均松幼苗的更新现状如何？（2）陆均松母树生物学特性（如母树胸径、冠幅和树高）对幼苗更新的影响；（3）陆均松母树所处生境（如海拔、坡度、坡向和坡位）对幼苗更新的影响。本文旨在探讨陆均松幼苗的生存现状及其影响因素，期为陆均松资源的可持续利用提供科学依据。

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区域概况

研究地点选择在海南岛陆均松天然群落的主要分布区,包括吊罗山(DLS)、霸王岭(BWL)和尖峰岭(JFL)三大热带林区,均位于海南热带雨林国家公园范围内,其中吊罗山位于陵水、琼中和保亭3县的交接部,地跨 $18^{\circ}43' \sim 18^{\circ}58' N$, $109^{\circ}43' \sim 110^{\circ}03' E$,属热带海洋季风气候区,多年平均降雨量为2 160.0 mm,干湿两季分明,5—10月是雨季,全年降雨量的80%~90%集中在该段时间内,11月到次年4月为旱季^[26];吊罗山全年暖热,多年平均气温为24.4℃,最热月平均气温为28.4℃,最冷月平均气温为15.4℃^[26],在地质构造上位于尖峰—吊罗深大断裂东部,万宁—马岭背斜东南部,坑垄断裂西北部,其土壤类型主要由黑云母花岗岩、花岗斑岩和混合花岗岩形成的赤红壤和山地黄壤^[27-29]。霸王岭位于海南岛西部山区,地理坐标为 $18^{\circ}57' \sim 19^{\circ}11' N$, $109^{\circ}03' \sim 109^{\circ}17' E$,属热带季风气候,年平均温度23.6℃,年均降水量1 500~2 000 mm^[25,30-31]。尖峰岭位于海南省西南部,地跨乐东县和东方市,北部与东方市接壤,南部、西部和东部与乐东县相邻,北距海口260 km,南距三亚160 km,地理坐标为 $18^{\circ}20' \sim 18^{\circ}57' N$, $108^{\circ}41' \sim 109^{\circ}12' E$,年平均气温为24.5℃,≥10℃年积温为9 000℃,最冷月平均气温为19.4℃,最热月平均气温为27.3℃,且具有明显的山地垂直气候变化现象,通常海拔每上升100 m,气温递减0.6℃;保护区年平均降雨量为2 265.8 mm,最高年份可达3 051.3 mm,最低年份为1 470.1 mm,但雨量分配极不均匀,干湿两季明显,雨量多集中在5—10月的湿季,雨量随高度升高而增多,高海拔山区可达到3 600 mm;年均相对湿度为88%,年

均日照时数为1 625 h;由于海拔和气候条件的变化,导致其土壤类型也发生一系列的变化,从沿海地区的滨海砂土、燥红土、砖红壤、砖黄壤,到海拔较高的山顶区域的山地淋溶表潜黄壤等^[32-34]。具体的研究区概况见表1。

1.2 研究方法

在吊罗山、霸王岭和尖峰岭天然林中各随机选取10株生长良好,胸径20.0 cm以上且间距大于50 m的陆均松作为研究母树。测量其胸径、树高、冠幅,同时记录各个母树所处生境的海拔、坡度、坡向和坡位等信息,其中坡向以正北方向为0°,坡向随着顺时针方向逐渐增加;坡位按照母树所处位置的不同分为上坡、中坡和下坡。

以母树的树基为圆心,再以20 m为半径画圆,并以此作为对每株母树个体的调查区域。首先对调查区域内所有胸径(DBH)≥1.0 cm的木本植株进行调查,并记录种名、胸径、树高和生长状况等信息。然后再以该母树为坐标原点,分别沿着南北和东西方向各作两条垂直线,进而将所划的圆形调查区域细分为4个小的样方。首先将正北方向右侧的小样方记为1号样方,并沿着顺时针方向将其他3个样方分别记为2、3、4号样方。对4个小样方内的幼苗进行X、Y坐标、地径、苗高和冠幅等指标的测量。

1.3 数据处理

采用EXCEL 2007和SPSS对相关数据进行统计处理和分析。首先,使用一元线性回归分析陆均松母树胸径、冠幅和树高对幼苗更新的影响。其次,通过单因素方差分析(One-way ANOVA)来探讨坡位对幼苗更新的影响。最后,使用多元逐步回归方法^[35]分析陆均松生物学特性(胸径、树高和冠幅)和生境因子(海拔、坡度、坡向和坡位)对幼苗更新的作用。

表1 海南陆均松天然群落样地调查基本信息

Table 1 Basic information about the investigation of *Dacrydium pectinatum*, Hainan, China

地点 Location	经度 Longitude	纬度 Latitude	平均气温/℃ Average temperature	年降水量/mm Annual precipitation	海拔/m Elevation	坡度 Slope	胸径/cm DBH	树高/m Height
吊罗山 DLS	109°43' E	18°43' N	24.4	1 870~2 760	966 ± 27.0	7.3° ± 5.3°	64.0 ± 34.0	27.4 ± 8.2
霸王岭 BWL	109°03' E	18°57' N	23.6	1 500~2 000	1 158 ± 8.7	4.4° ± 4.3°	102.0 ± 16.4	22.5 ± 2.8
尖峰岭 JFL	108°41' E	18°20' N	24.5	1 300~3 700	936 ± 9.8	4.4° ± 2.6°	68.0 ± 17.5	18.8 ± 3.1

注:表中所有数据以均值 ± 标准偏差的方式表示。

Note: All data in the table are expressed as mean ± standard deviation.

2 结果与分析

2.1 吊罗山、霸王岭和尖峰岭地区内陆均松幼苗的更新现状和群落特征

尖峰岭 10 株陆均松母树下均未发现陆均松幼苗的分布 (表 2)。吊罗山 10 株陆均松母树下有 5 株存在幼苗的分布, 母树编号分别为 1 号、2 号、3 号、6 号和 7 号, 幼苗数量较多并且远多于成年树 (表 2)。霸王岭 10 株陆均松母树下有 4 株存在幼苗的分布, 母树编号分别为 1 号、7 号、9 号

和 10 号。总体而言, 吊罗山 10 株陆均松母树周围共发现陆均松幼苗 90 株, 平均地径为 2.07 cm, 平均苗高为 44.16 cm, 平均冠幅为 12.32 cm (图 1a, c, e); 霸王岭 10 株陆均松母树周围共发现陆均松幼苗 47 株, 平均地径为 2.51 cm, 平均苗高为 213.23 cm, 平均冠幅为 82.08 cm (图 1b, d, f)。

物种组成是群落的主要特征, 表 3 统计了吊罗山、霸王岭和尖峰岭地区内陆均松天然群落中前 8 位的优势种。在吊罗山和霸王岭地区内, 优势种重要值排第 1 位的都是陆均松; 而在尖峰

表 2 吊罗山、霸王岭和尖峰岭地区陆均松母树及其生境信息和幼苗更新现状

Table 2 Mother trees and their habitat information and seedling regeneration status of *Dacrydium pectinatum* in Diaoluoshan, Bawangling and Jianfengling areas

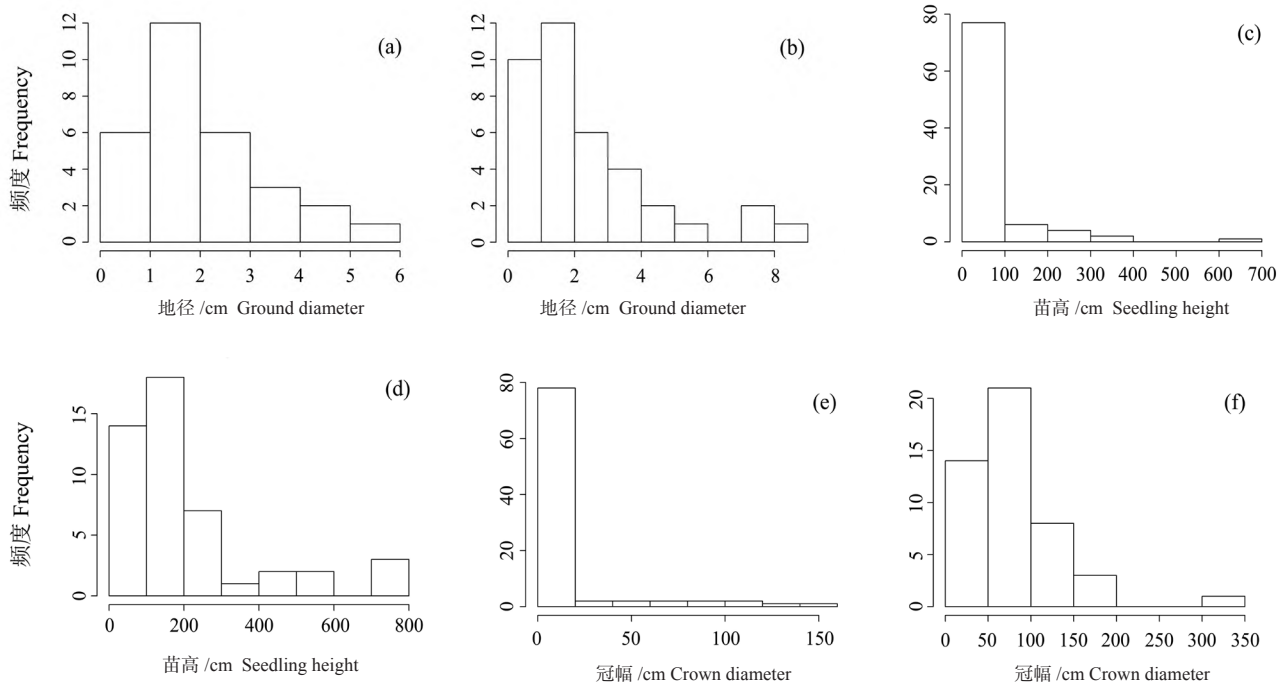
地点 Location	序号 Number	胸径/ cm DBH	树高/m Height	冠幅/m Crown diameter	海拔/m Elevation	坡度 Slope	坡向 Aspect	坡位 Slope position	幼苗数量 Seedling number
吊罗山 DLS	1	39.1	28.0	6.75	940	2°	西北 NW	下坡 DS	14
	2	26.0	25.0	7.5	950	2°	西北 NW	下坡 DS	24
	3	96.5	38.0	13.5	955	10°	西南 SW	上坡 US	24
	4	96.0	30.0	13.5	978	15°	西北 NW	中坡 MS	0
	5	102.0	35.0	16.0	1 005	1°	西南 SW	上坡 US	0
	6	81.0	28.0	16.0	1 012	8°	东坡 E	中坡 MS	27
	7	104.0	37.0	19.0	995	16°	东南 SE	上坡 US	1
	8	43.0	26.0	9.0	948	10°	东南 SE	中坡 MS	0
	9	22.5	12.0	5.5	941	8°	北坡 N	下坡 DS	0
	10	29.4	15.0	8.5	937	1°	西坡 W	下坡 DS	0
尖峰岭 JFL	1	41.5	15.0	5.5	918	1°	无	下坡 DS	0
	2	90.0	18.0	9.5	943	9°	东南 SE	上坡 US	0
	3	65.5	19.0	14.5	920	7°	南 S	上坡 US	0
	4	40.5	17.5	7.5	941	4°	东南 SE	上坡 US	0
	5	64.1	17.8	7.5	934	2°	东 E	上坡 US	0
	6	80.5	20.5	10.5	944	8°	南 S	中坡 MS	0
	7	92.5	27.0	14.0	950	4°	东南 SE	上坡 US	0
	8	81.5	15.6	10.5	941	2°	西南 SW	上坡 US	0
	9	54.8	18.5	8.0	937	2°	西南 SW	中坡 MS	0
	10	66.5	19.0	7.5	931	5°	南 S	中坡 MS	0
霸王岭 BWL	1	99.5	17.0	11.0	1 166	3°	东 E	上坡 US	1
	2	92.3	22.0	9.0	1 160	3°	东南 SE	中坡 MS	0
	3	115.7	21.0	15.0	1 152	1°	东南 SE	上坡 US	0
	4	94.5	22.0	12.0	1 148	2°	南 S	中坡 MS	0
	5	78.7	21.0	11.0	1 143	1°	东 E	上坡 US	0
	6	118.0	24.0	17.0	1 170	7°	北 N	中坡 MS	0
	7	108.5	25.0	10.0	1 168	2°	东北 NE	中坡 MS	35
	8	103.5	24.0	13.0	1 163	9°	东 E	中坡 MS	0
	9	76.5	21.0	12.0	1 160	1°	西南 SW	中坡 MS	6
	10	131.1	28.0	19.0	1 151	15°	北 N	上坡 US	5

岭地区内, 优势种重要值排第1位的则是盆架树 *Alstonia rostrata*, 陆均松仅排在第4位(表3)。

2.2 陆均松母树胸径、冠幅和树高对幼苗更新的影响

在吊罗山地区, 胸径在陆均松生物学特性中具有对幼苗数量更好的解释能力, 主要表现为中等大小胸径的母树周围具有更多的幼苗数量(图2a)。此外, 吊罗山地区内陆均松幼苗数量随树高

的增加而略有增加(图2b), 而冠幅对幼苗数量的影响与胸径相似, 即中等冠幅的母树周围具有更多的幼苗数量(图2c)。在霸王岭地区, 树高在陆均松生物学特性中具有对幼苗数量更好的解释能力, 主要表现为陆均松幼苗数量随树高的增加而增加(图2e), 而胸径和冠幅对幼苗数量的解释能力较差(图2d, f)。



注: a、c、e代表吊罗山地区的调查信息, b、d、f代表霸王岭地区的调查信息。

Note: a, c and e represent the survey information in Diaoluoshan, and b, d and f represent the survey information in Bawangling.

图1 吊罗山和霸王岭地区陆均松母树周围的幼苗更新现状

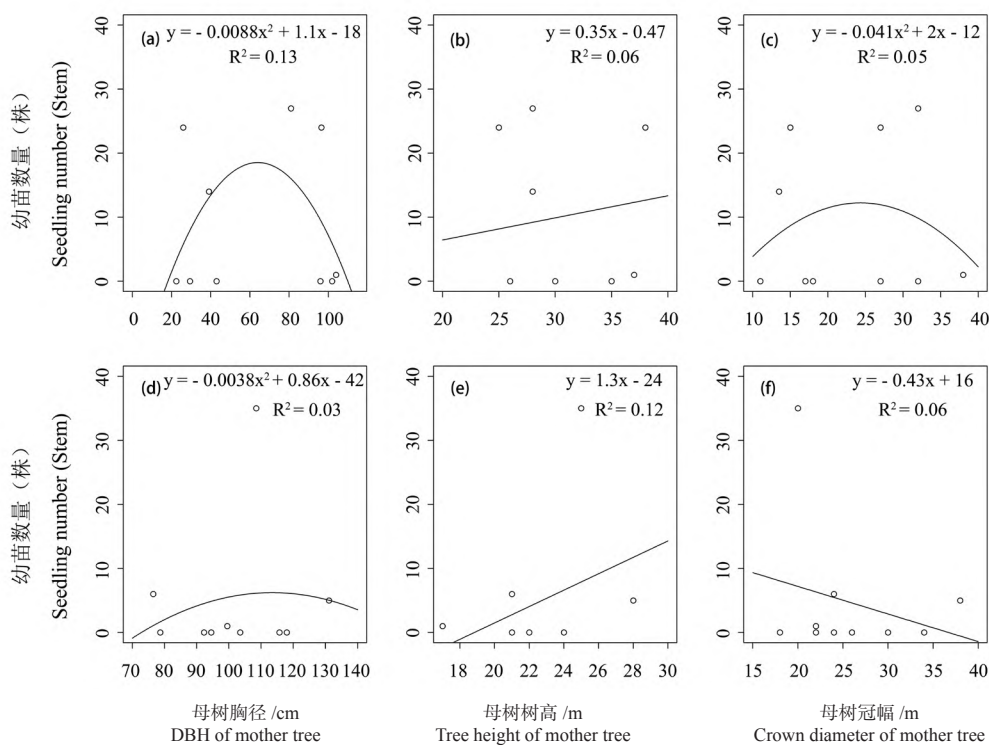
Fig. 1 Seedling regeneration around the mother tree of *Dacrydium pectinatum* in Diaoluoshan and Bawangling areas

表3 陆均松天然群落中的优势种

Table 3 Dominant species in arbor layer of *Dacrydium pectinatum* natural communities

地点 Location	种名 Species name	科 Family	生长习性 Growth habit
吊罗山 DLS	陆均松 <i>Dacrydium pectinatum</i>	罗汉松科 Podocarpaceae	乔木
	鸡毛松 <i>Dacrycarpus imbricatus</i>	罗汉松科 Podocarpaceae	乔木
	五列木 <i>Pentaphylax euryoides</i>	五列木科 Pentaphylacaceae	乔木 / 灌木
	海南大头茶 <i>Polyspora hainanensis</i>	茶科 Theaceae	乔木 / 灌木
	鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	五加科 Araliaceae	乔木 / 灌木
	木荷 <i>Schima superba</i>	茶科 Theaceae	乔木
	短尾柯 <i>Lithocarpus brevicaudatus</i>	壳斗科 Fagaceae	乔木
	隐脉红淡比 <i>Cleyera obscurinervia</i>	山茶科 Theaceae	乔木

地点 Location	种名 Species name	科 Family	生长习性 Growth habit
霸王岭 BWL	陆均松 <i>Dacrydium pectinatum</i>	罗汉松科 Podocarpaceae	乔木
	黄叶树 <i>Xanthophyllum hainanense</i>	远志科 Polygalaceae	乔木
	线枝蒲桃 <i>Syzygium araiocladum</i>	桃金娘科 Myrtaceae	乔木
	岭南青冈 <i>Quercus championii</i>	壳斗科 Fagaceae	乔木
	腺叶山矾 <i>Symplocos adenophylla</i>	山矾科 Symplocaceae	乔木
	凸脉冬青 <i>Ilex kobuskiana</i>	冬青科 Aquifoliaceae	乔木 / 灌木
	海南山胡椒 <i>Lindera robusta</i>	樟科 Lauraceae	乔木
	木荷 <i>Schima superba</i>	山茶科 Theaceae	乔木
	盆架树 <i>Alstonia rostrata</i>	夹竹桃科 Apocynaceae	乔木
	白颜树 <i>Girroniera subaequalis</i>	榆科 Ulmaceae	乔木
尖峰岭 JFL	木荷 <i>Schima superba</i>	山茶科 Theaceae	乔木
	陆均松 <i>Dacrydium pectinatum</i>	罗汉松科 Podocarpaceae	乔木
	油丹 <i>Alseodaphne hainanensis</i>	樟科 Lauraceae	乔木
	大叶蒲葵 <i>Livistona saribus</i>	棕榈科 Palmyrae	乔木
	橄榄 <i>Canarium album</i>	橄榄科 Burseraceae	乔木
	厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	樟科 Lauraceae	乔木



注：a、b、c 代表吊罗山地区的调查信息，d、e、f 代表霸王岭地区的调查信息。

Note: a, b and c represent the survey information in Diaoluoshan, and d, e and f represent the survey information in Bawangling.

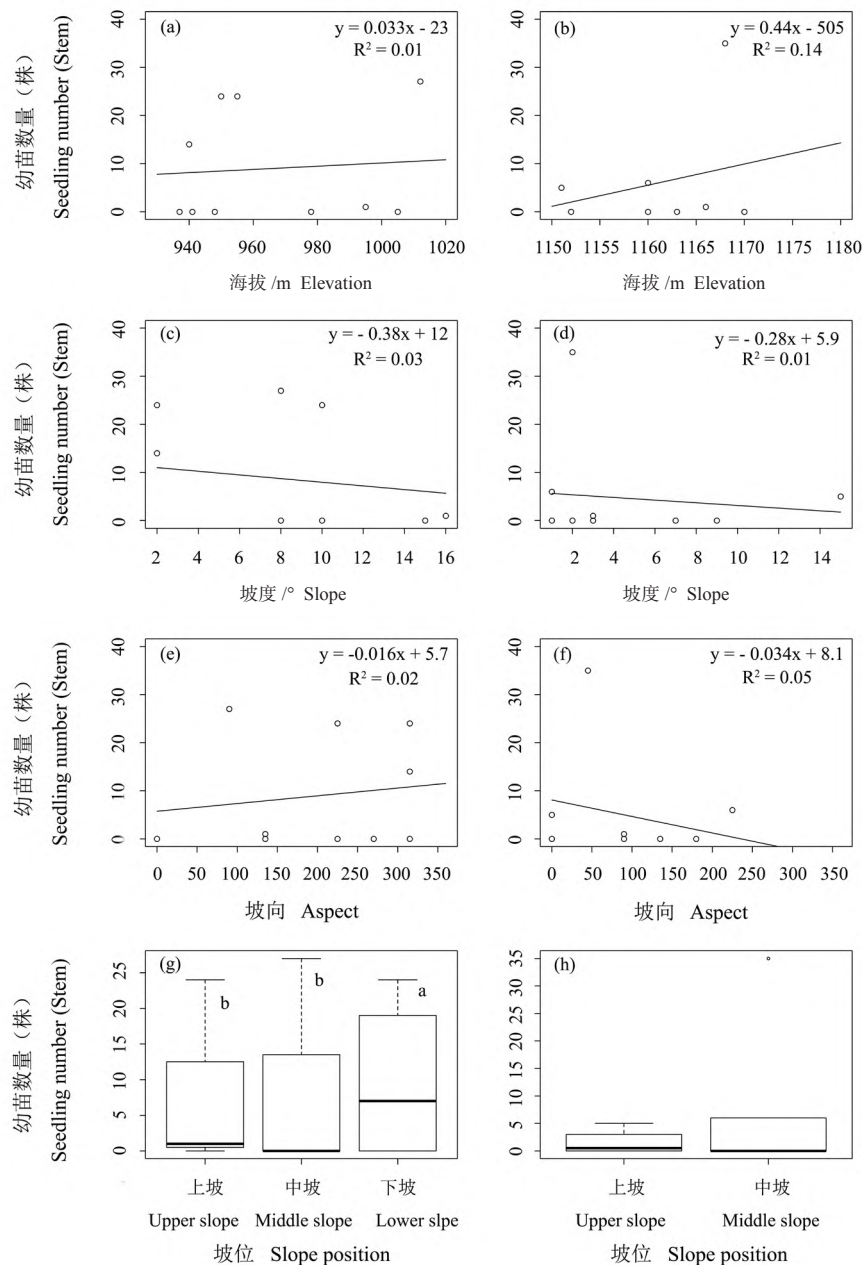
图 2 陆均松母树胸径、树高和冠幅与幼苗数量的关系

Fig. 2 Relationship between DBH, tree height, crown diameter and seedling number of *Dacrydium pectinatum*

2.3 陆均松母树所处生境对幼苗更新的影响

在吊罗山地区，坡度在陆均松所处的生境因子中具有对幼苗数量更好的解释能力，主要表现为幼苗数量随着坡度的增加而减少（图 3c）。此外，吊罗山地区内陆均松幼苗数量也随海拔和坡向的增加而略有增加（图 3a, e），并且在下坡位具有更多的

幼苗数量（图 3g）。在霸王岭地区，海拔在陆均松所处的生境因子中具有对幼苗数量更好的解释能力，主要表现为陆均松幼苗数量随海拔的增加而增大（图 3b）。此外，霸王岭地区内陆均松幼苗数量随坡度和坡向的增加而略有降低（图 3d, f），而坡位对幼苗数量的影响并不显著（图 3h）。



注：a、c、e、g 代表吊罗山地区的调查信息，b、d、f、h 代表霸王岭地区的调查信息。不同小写字母表示不同坡位的幼苗数量存在显著差异 ($P < 0.05$)。

Note: a, c, e and g represent the survey information in Diaoluoshan, and b, d, f and h represent the survey information in Bawangling. Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$) among seedling numbers at different slope positions.

图 3 陆均松母树所处生境的海拔、坡度、坡向和坡位与幼苗数量的关系

Fig. 3 Relationship between elevation, slope, aspect and slope position of the mother tree and the number of seedlings of *Dacrydium pectinatum*

2.4 陆均松生物学特性和生境因子对幼苗更新的相对贡献

幼苗数量与陆均松生物学特性和生境因子组合的多元逐步回归模型结果表明，坡度在所有因子中对于幼苗数量具有最大的解释能力，其次为胸径（表4）。总体而言，该模型可以解释幼苗数量63%的变异。

3 讨论

3.1 尽管调查区域内可见一些母树周围存在陆均松幼苗，但出现幼苗的母树比例较低。其中吊罗山和霸王岭地区出现幼苗的调查地点所占比例分别为50%和40%。由此可知，吊罗山和霸王岭地区的陆均松仍存在一定程度的更新限制。但由于两个区域内陆均松幼苗的地径结构都表现出明显的倒“J”型，说明尽管存在一定的更新限制，但目前的群落结构还较为稳定^[36-37]。相比吊罗山和霸王岭，尖峰岭地区出现幼苗的母树比例为0，表明该地区的陆均松更新能力极低，存在严重的更新限制。对于尖峰岭地区10株陆均松母树周围没有发现幼苗这一现象，考虑到陆均松为雌雄异株植物^[25]，一种原因可能是该地区极端的雌雄性比造成的，而这一结论仍有待进一步的野外观察和分析；另一个原因也许与样本数量仍较少有关。总体而言，相比吊罗山和霸王岭，尖峰岭地区急需采取人为措施打破陆均松的自然更新限制。

3.2 不同研究区域内影响陆均松幼苗更新的因素有所差异。对于陆均松生物学特性而言，在吊罗山地区，胸径具有对幼苗数量更好的解释能力，主要表现为中等大小胸径的母树周围具有更多的

幼苗数量（图2a）。通常情况下，中等大小的成年个体可能正值生长旺盛的阶段，开花结实的数量和质量会优于幼树和老树，进而使得其周围具有更多的幼苗数量^[38]。这与韦小丽^[39]对榆科树种的研究结果相似。而在霸王岭地区，树高在陆均松生物学特性中具有对幼苗数量更好的解释能力，主要表现为陆均松幼苗数量随树高的增加而增加（图2e），实际上这可能与两个地区的取样差异有关。吊罗山地区取样的10株陆均松母树的平均胸径为63.95 cm，而霸王岭地区取样的10株陆均松母树的平均胸径为101.83 cm，即霸王岭地区的陆均松取样缺少相对吊罗山地区而言的中等成年个体，进而导致树高成为了影响陆均松幼苗数量最显著的生物学特性。

3.3 除了陆均松生物学特性以外，陆均松母树所处的生境对幼苗更新也存在着一定的影响。在吊罗山地区，坡度在陆均松所处的生境因子中具有对幼苗数量更好的解释能力，主要表现为幼苗数量随着坡度的增加而减少（图3e）。对于生长于坡度较大生境下的陆均松母树而言，较大的坡度增加了陆均松种子成熟后在重力的作用下滚入坡底的可能性，进而降低了母树周围种子雨的密度，最终减少了其附近幼苗的数量。同样，吊罗山地区下坡位更多的陆均松幼苗也一定程度上证实了上述猜想。而在霸王岭地区，海拔在陆均松所处的生境因子中具有对幼苗数量更好的解释能力，主要表现为陆均松幼苗数量随海拔的增加而增大（图3b）。已有研究表明，海拔、坡度和坡向为山区植物群落分布的主导因子，其中以海拔的影响最为显著^[40-43]。此外，Keppel等^[2]和刘浩栋等^[22]

表4 幼苗数量与陆均松生物学特性和生境因子的多元逐步回归模型

Table 4 Multiple stepwise regression model of seedling number and combination of characteristics of *Dacrydium pectinatum* and environmental factors

项目 Item	自变量 Variable	标准化回归系数 Standardized regression coefficient	P
陆均松生物学特性 Characteristics of <i>Dacrydium pectinatum</i>	胸径 DBH	1.34	0.048*
	树高 Height	-	-
	冠幅 Crown diameter	-0.98	0.068
	海拔 Elevation	-	-
环境因子 Environmental factor	坡度 Slope	-1.48	0.037*
	坡向 Aspect	-1.26	0.045*
	坡位 Slope position	-	-
R^2	0.63		

注：* $P < 0.05$ 。Note: * $P < 0.05$ 。

的研究也发现,陆均松的个体数量随着海拔的升高而增加,并且主要分布于海拔700~1300 m的热带山地雨林中。

3.4 在被纳入分析的所有因子中,坡度这一生境因子对于幼苗数量具有最大的解释能力。如前文所述,较大的坡度增加了陆均松种子成熟后在重力的作用下滚入坡底的可能性,最终使得幼苗数量与坡度表现为负相关关系。而更大的母树胸径对于陆均松幼苗数量则表现为促进作用,充分体现了其更强的结实能力。需要指出的是,尽管本研究中生境因子(海拔、坡度、坡向和坡位)较生物学特性(胸径、树高和冠幅)对陆均松幼苗数量的解释能力更强,但并不意味着外部生境特征是导致陆均松致濒的最主要原因,这可能与本研究未将陆均松的其他属性如物候和种子性状等纳入分析有关。比如李肇晨等^[14]的研究发现,陆均松的种子质量极差,空壳率以及鸟类啃食率高的现象极为普遍。此外,土壤种子库中也极少发现健康的种子,今后有必要将陆均松的多种属性同时纳入研究之中。

鉴于陆均松为阳性树种且成年个体多分布于山脊两侧,对于生长在坡度较大生境下的母树个体,种子雨密度是影响幼苗数量的主要因素;而对于较多生长于下坡位的陆均松幼苗而言,采取人工辅助措施如开林窗并合理疏伐对于提高幼苗的成活率则更为重要。陆均松是海南热带山地雨林的特有种和关键种^[44],具有重要的科研价值,除上述提及的开林窗以及合理疏伐外,还可以通过扰动土壤以促进种子落入土壤或者人为增加土壤养分等方式,为陆均松的天然更新和生长繁殖创造有利的生存环境^[45-47]。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之一。

3.5 珍稀植物的保护工作是一项集科学性、技术性和专业性为一体的系统性工程。尽管当前针对陆均松已从种子雨^[15-16]、遗传多样性^[18-20]、花芽分化^[48]、幼苗和幼树的适应机制^[49]以及群落结构^[17]等方面开展了一些工作,但资源现状不清、研究手段局限、致濒机理不明、种群复壮进展缓慢等问题仍十分突出。随着科技的发展和研究理论的深入,未来陆均松的保育工作有必要从植物功能性状^[50]、物种间的相互作用^[51]以及互利共生^[52]等多角度开展更为全面的研究工作。

参考文献

- [1] 郑卓. 晚第四纪陆均松属在中国南方的分布[J]. 植物学报, 1991, 33(2): 130-139.
- [2] KEPPEL G, PRENTIS P, BIFFIN E, et al. Diversification history and hybridization of *Dacrydium pectinatum* (Podocarpaceae) in remote Oceania[J]. Australian Journal of Botany, 2011, 59(3): 262-273.
- [3] 李佳灵. 海南吊罗山热带雨林群落结构及物种多样性研究[D]. 海口: 海南大学, 2013.
- [4] 颜家安. 海南岛生态环境变迁史研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2006.
- [5] 姜勇. 海南岛热带森林植物功能性状及其多样性研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2015.
- [6] 颜家安. 海南岛生态环境变迁史研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2006.
- [7] 方洪, 李意德, 罗文, 等. 尖峰岭国家级自然保护区青皮林资源及其垂直分布特征[J]. 热带林业, 2004(4): 43-46; 38.
- [8] 练琚藩, 余世孝. 海南岛坝王岭热带山地雨林陆均松-线枝蒲桃群系的区系特点[J]. 热带亚热带植物学报, 2001(2): 101-107.
- [9] 王伯荪, 张炜银. 海南岛热带森林植被的类群及其特征[J]. 广西植物, 2002(2): 107-115.
- [10] 刘浩栋, 陈巧, 徐志扬, 等. 珍稀濒危树种陆均松天然种群结构与空间分布格局[J]. 生态学报, 2020, 40(9): 2985-2995.
- [11] 傅立国. 中国植物红皮书[M]. 北京: 科学出版社, 1991.
- [12] 黄至欢. 中国珍稀植物濒危原因及保护对策研究进展[J]. 南华大学学报(自然科学版), 2020, 34(3): 42-50.
- [13] 吴小巧, 黄宝龙, 丁雨龙. 中国珍稀濒危植物保护研究现状与进展[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2004(2): 72-76.
- [14] 李肇晨. 海南霸王岭陆均松种群结构及天然更新特征研究[D]. 海口: 海南大学, 2015.
- [15] 李肇晨, 罗微, 陈永富, 等. 海南霸王岭陆均松空间分布格局及其与微生境异质性的关系[J]. 生态学报, 2015, 35(8): 2545-2554.
- [16] 丁易. 海南岛退化热带森林植被恢复生态学研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2006.
- [17] 杨彦承, 张炜银, 林瑞昌, 等. 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[J]. 林业科学研究, 2008(1): 37-43.
- [18] 苏应娟, 王艇, 黄超, 等. 陆均松不同居群的分析[J]. 中山大学学报(自然科学版), 1999(1): 100-103.
- [19] SU Y J, WANG T, DENG F. Population genetic variation, differentiation and bottlenecks of *Dacrydium pectinatum* (Podocarpaceae) in Hainan Island, China:

- implications for its conservation[J]. Australian Journal of Botany, 2010, 58(4): 318-326.
- [20] HUANG L, DENG Q, Li N, et al. A set of microsatellite markers developed for *Dacrydium pectinatum*(Podocarpaceae), a vulnerable conifer in China[J]. Conservation Genetics Resources, 2014, 6(1): 167-168.
- [21] 苏应娟, 王艇, 陈国培, 等. 基于序列数据分析海南陆均松种群的冰期后扩张[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2005, 44(5): 75-79.
- [22] 刘浩栋, 陈巧, 徐志扬, 等. 海南岛霸王岭陆均松天然群落物种多样性及地形因子的解释[J]. 生态学杂志, 2020, 39(2): 394-403.
- [23] 陈永富. 森林天然更新障碍机制研究进展[J]. 世界林业研究, 2012(2): 41-45.
- [24] 齐凤坤, 张越, 林秀灵, 等. 两种石蒜属植物种子生物学特性与发芽研究[J]. 林业与环境科学, 2022, 38(2): 120-126.
- [25] 李肇晨, 陈永富, 洪小江, 等. 海南霸王岭陆均松种群年龄结构与点格局分布特征[J]. 生态学杂志, 2015, 34(6): 1507-1515.
- [26] 王帅, 李佳灵, 王旭, 等. 海南吊罗山自然保护区土壤氮研究[J]. 热带作物学报, 2015, 36(1): 192-198.
- [27] 胡国成. 海南岛石碌铁矿的沉积时代、源区和构造环境[D]. 广州: 中国科学院研究生院(广州地球化学研究所), 2015.
- [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.
- [29] 陈新跃. 海南海西、印支期构造变形及其⁴⁰Ar-³⁹Ar年代学研究[D]. 广州: 中国科学院研究生院(广州地球化学研究所), 2006.
- [30] 徐诗涛. 海南热带山地沟谷雨林鸟巢蕨附生特性研究[D]. 海口: 海南大学, 2013.
- [31] 周江. 海南黑冠长臂猿的生态学及行为特征[D]. 哈尔滨: 东北师范大学, 2008.
- [32] 蒋有绪, 卢俊培. 中国海南岛尖峰岭热带林生态系统[M]. 北京: 科学出版社, 1991.
- [33] 许涵, 李意德, 林明猷, 等. 海南尖峰岭热带山地雨林60 ha动态监测样地群落结构特征[J]. 生物多样性, 2015, 23(2): 192-201.
- [34] 李艳朋, 许涵, 李意德, 等. 海南尖峰岭热带山地雨林物种多样性空间分布格局的尺度效应[J]. 植物生态学报, 2016, 40(9): 861-870.
- [35] 张树梓, 张树彬, 任启文, 等. 白洋淀湿地不同生境植物群落功能多样性和功能冗余及其对环境因子的响应[J]. 林业与环境科学, 2022, 38(6): 54-62.
- [36] 徐卫, 杨婷, 李泽华, 等. 广东南岭植物群落物种多样性沿海拔梯度分布格局[J]. 林业与环境科学, 2022, 38(1): 9-17.
- [37] 吴智宏, 王梓, 栾福臣, 等. 车八岭20 hm²中亚热带常绿阔叶林监测样地群落物种组成和区系特征[J]. 林业与环境科学, 2021, 37(3): 86-91.
- [38] 李涛, 魏丹, 张耕, 等. 广东省古树群分布特征及生物学特征研究[J]. 林业与环境科学, 2022, 38(6): 166-172.
- [39] 韦小丽. 喀斯特地区3个榆科树种整体抗旱性研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2005.
- [40] 沈泽昊, 张新时. 地形对亚热带山地景观尺度植被格局影响的梯度分析[J]. 植物生态学报, 2000, 24(4): 430-435.
- [41] 宋爱云, 刘世荣, 史作民, 等. 卧龙自然保护区亚高山草甸的数量分类与排序[J]. 应用生态学报, 2006, 17(7): 1174-1178.
- [42] 苏日古嘎, 张金屯, 张斌, 等. 松山自然保护区森林群落数量分类和排序[J]. 生态学报, 2010, 30(10): 2621-2629.
- [43] 任学敏, 杨改河, 王得祥, 等. 环境因子对巴山冷杉糙皮桦混交林物种分布及多样性的影响[J]. 生态学报, 2012, 32(2): 605-613.
- [44] 臧润国, 蒋有绪, 杨彦承. 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[J]. 植物生态学报, 2001, 25(3): 270-275.
- [45] CULLEN L E, STEWART GH, DUNCAN RP, et al. Disturbance and climate warming in fluencies on New Zealand *Notofagus* tree-line population dynamics[J]. Journal of Ecology, 2001, 89(6): 1061-1071.
- [46] 杨秀清, 韩有志, 李乐, 等. 华北山地典型天然次生林土壤氮素空间异质性对落叶松幼苗更新的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(9): 4656-4664.
- [47] 盛大勇, 庄雪影, 许涵, 等. 尖峰岭热带山地雨林海南特有木本植物群落结构[J]. 植物生态学报, 2012, 36(9): 935-947.
- [48] 赵霞, 鹿文举, 何研涵, 等. 陆均松花芽分化期蛋白质、碳水化合物及叶绿素变化分析[J]. 分子植物育种, 2022, 20(12): 4101-4107.
- [49] 吴春燕. 陆均松天然更新机制研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2019.
- [50] 李艳朋, 倪云龙, 许涵, 等. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林植物功能性状变异与不同垂直层次个体生长的关联[J]. 生物多样性, 2021, 29(9): 1186-1197.
- [51] 马钦洪, 李艳朋, 练琚愉, 等. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林不同树种存活对邻体组成的响应差异[J]. 生物多样性, 2018, 26(6): 535-544.
- [52] 戴冬, 邢华, 杨佳绒, 等. 植物群落稀有种维持机制与土壤反馈的研究进展[J]. 生物多样性, 2021, 29(12): 1687-1699.