



•研究报告•

海南苏铁种群结构与森林群落郁闭度的关系

吴二焕¹, 李东海^{2*}, 杨小波^{2*}, 左永令², 李龙², 张培春², 陈琳², 田路嘉², 李晨笛²

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: 海南苏铁(*Cycas hainanensis*)是古老的苏铁属植物, 为国家 I 级重点保护植物, 也是IUCN红色名录的濒危物种。为研究海南苏铁在海南昌江保梅岭省级自然保护区的种群结构与森林郁闭度的关系, 本文通过样方法对海南苏铁种群及其所在群落进行调查, 分析了其群落结构和物种多样性, 以及其种群密度、年龄结构、存活曲线、空间分布格局与森林郁闭度的关系。结果表明: 海南苏铁所在群落垂直结构分为乔木上下2层、灌木层和草本层。海南苏铁所在群落物种多样性指数偏高, 群落内物种组成丰富; 各样方内海南苏铁数量分布不均, 经常群生于海拔500 m左右的林下、林缘间。海南苏铁种群结构属于增长型, 种群更新力强, 种群存活曲线趋近于Deevey-II型, 死亡率随着龄级增加而增加, 说明海南苏铁种群处于相对稳定的状态, 随着种群个体的生长发育, 其生存力逐渐下降; 海南苏铁种群空间分布格局呈聚集型, 聚集程度指标随着林分郁闭度变大而增加。曲线估计结果显示, 海南苏铁幼苗幼树在透光率36.11%–58.33%显著增加。综上所述, 昌江保梅岭地区的海南苏铁种群处于较为稳定的增长状态, 喜生长于海拔500 m左右、郁闭度为35%–60%的森林环境中。

关键词: 海南苏铁; 群落结构; 种群结构; 存活曲线; 分布格局

吴二焕, 李东海, 杨小波, 左永令, 李龙, 张培春, 陈琳, 田路嘉, 李晨笛 (2021) 海南苏铁种群结构与森林群落郁闭度的关系. 生物多样性, 29, 1461–1469. doi: 10.17520/biods.2021150.

Wu EH, Li DH, Yang XB, Zuo YL, Li L, Zhang PC, Chen L, Tian LJ, Li CD (2021) Population structure of *Cycas hainanensis* and its relationship with forest canopy density. Biodiversity Science, 29, 1461–1469. doi: 10.17520/biods.2021150.

Population structure of *Cycas hainanensis* and its relationship with forest canopy density

Erhuan Wu¹, Donghai Li^{2*}, Xiaobo Yang^{2*}, Yongling Zuo², Long Li², Peichun Zhang², Lin Chen², Lujia Tian², Chendi Li²

1 School of Life and Pharmaceutical Sciences, Hainan University, Haikou 570228

2 School of Ecology and Environment, Hainan University, Haikou 570228

ABSTRACT

Aim: *Cycas hainanensis*, an ancient species of *Cycas*, is a top priority plant species in China and is also classified as endangered by the International Union for Conservation of Nature (IUCN) Red List. We aim to study the relationship between population structure and forest canopy density of *C. hainanensis* in the Baomeiling Provincial Nature Reserve of Changjiang County, Hainan Province.

Methods: After an investigation of the *C. hainanensis* population and its community by utilizing the sample survey, we analyzed community characteristics including structure and species diversity, and population characteristics such as age structure, survival curve, spatial patterns, and population density. We also studied the relationship between *C. hainanensis* and forest canopy density.

Results: The vertical structure of the community of *C. hainanensis* was divided into two tree layers, shrub layer and herb layer. The species diversity index of the community was high and the community species composition was rich. The distribution of *C. hainanensis* was uneven in all quadrats and formed clusters in the undergrowth as well as the forest edge at an elevation of 500 m. The population dynamics belonged to growth type, and the population renewal ability is strong. The population survival curve of *C. hainanensis* tended to the Deevey-II type. The population mortality increased with age, which indicated that the population of *C. hainanensis* was in a state of stable growth. The

收稿日期: 2021-04-22; 接受日期: 2021-09-02

基金项目: 国家自然科学基金(31760170)、科技部十三五国家重点研发计划(2016YFC0503104)、热带雨林国家公园科学考察植物部分(HD-KYH-2020008)和海南苏铁、坡垒野外回归研究(HD-KYH-2018173)

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: dhlye@163.com; yanfengxb@163.com

population viability decreased with the growth and development of individual specimens. The spatial distribution pattern of *C. hainanensis* population conformed to clumped distribution, and the degree of aggregation was positively correlated with an increase of forest canopy density. A curve estimation demonstrates that the density of *C. hainanensis* seedlings and saplings increased significantly in the study area where forest canopy density was 36.11%–58.33%.

Conclusions: In conclusion, the *C. hainanensis* population in the Baomeiling Provincial Nature Preserve of Changjiang County is in a stable growth state and preferred to grow in a forest environment with an elevation of approximately 500 m and forest canopy density of 35%–60%.

Key words: *Cycas hainanensis*; community structure; population structure; survival curve; distribution pattern

种群分布格局是指种群个体在水平空间的配置状况或分布状态,反映了种群个体在水平空间上的相互关系,是植物种群生物学特征对环境生长适应和选择的结果(郑元润, 1997; 谢宗强等, 1999)。研究种群的结构和空间分布格局不仅对了解种群现状及预测种群动态具有重要意义(Bell et al, 2014; Normand et al, 2014),还可以揭示植物种群与环境间的关系,为植物保护提供一定的理论依据(周纪伦等, 1992)。开展濒危植物群落结构及物种多样性的研究,了解其种群的数量动态及演变趋势,有助于揭示珍稀植物的濒危过程及濒危机理(张婕等, 2014),为濒危植物的保护提供理论基础。

森林郁闭度是林地的重要环境因子,影响林地内的光照条件,对林地内植物的生长发育、种群特征(黄慧敏等, 2018)和多样性(Mestre et al, 2017)等具有重要影响。根据相关资料,海南苏铁(*Cycas hainanensis*)在海南昌江保梅岭有分布且发育较好,但其在该区域的生长发育与环境的关系如何?适宜什么样的生长环境?目前还没有相关的研究报道。而且随着保护区的建立,自然森林植被的恢复和覆盖度的增加,保梅岭分布的海南苏铁出现了衰退现象,开展森林郁闭度与种群结构的关系研究对了解海南苏铁种群的生长发育具有重要意义。

海南苏铁是常绿棕榈状木本植物,为国家I级重点保护植物,被世界自然保护联盟(IUCN)红色名录列为濒危(EN)物种,也是濒危野生动植物种国际贸易公约(CITES)附录II物种(骆文华等, 2014)。海南苏铁为我国海南岛特有种,历史记录表明其主要分布在霸王岭、吊罗山、尖峰岭、鹦哥岭等地,生于海拔1,000 m以下的热带雨林、山地雨林、季雨林或次生林和灌丛中(陈家瑞, 2004; 杨小波, 2015),其研究主要集中在形态结构解剖、系统分类、资源调查及其保护方面(王定跃和王发祥, 1996; 唐源江和

廖景平, 2001; Hill, 2008; 孙湘来等, 2017)。但对海南苏铁种群动态变化的研究较少,仅谢春平等(2019)对五指山地区3个样地海南苏铁的种群动态进行了研究。其结果表明3个样地种群均处于稳定状态,但不同样地的种群年龄结构存在差异,其中1个样地种群结构为金字塔型,2个样地的种群结构接近于纺锤形,其存活曲线趋近于Deevey-II型。目前对海南苏铁种群发育及空间分布格局与其所在的森林群落郁闭度的关系尚未有报道。因此,为探明在森林恢复郁闭度和植物多样性提高之后,海南苏铁种群的生存状况与其所在森林群落的变化之间的关系,本文将从群落动态、海南苏铁种群年龄结构变化和空间分布格局及它们之间的关系等方面开展研究,进而探索海南苏铁的濒危机制,为海南苏铁的野外回归与保护和种群延续提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

海南省保梅岭省级自然保护区位于海南省西部丘陵山区(19°15'–19°20' N, 109°03'–109°08' E),属自然生态系统类森林生态系统类型,是海南省西部重要的水源涵养区。保护区总面积38.443 km²,最高海拔847.6 m。该区域为热带海洋季风气候,有着明显的干湿季,5–10月为雨季,旱季为11月至次年4月。年平均气温24.9°C,年平均降水量1,777.4 mm,年平均蒸发量2,070 mm,年平均相对湿度77%,台风、暴雨、干旱等是保护区主要的自然灾害。土壤类型主要为砖红壤和赤红壤。砖红壤主要分布在保护区海拔500 m以下的山地,赤红壤主要分布在海拔500–800 m的低山带。

在该保护区热带天然林内设置6个20 m × 50 m的样方(编号依次为A、B、C、D、E、F),各样方具体情况如表1所示。样方总面积6,000 m²,属低山–

表1 昌江保梅岭自然保护区海南苏铁调查样方的基本情况
Table 1 Physical characteristic of survey quadrat of *Cycas hainanensis* in the Baomeiling Nature Reserve of Changjiang County

| 样方 Quadrat | 经度 Longitude | 纬度 Latitude | 海拔 Altitude (m) | 坡度 Slope | 森林郁闭度 Forest canopy density |
|---------------|-----------------|----------------|--------------------|-------------|--------------------------------|
| A | 109°6'E | 19°16'N | 517.3 | 10.0° | 0.64 |
| B | 109°6'E | 19°16'N | 519.1 | 12.2° | 0.51 |
| C | 109°5'E | 19°16'N | 512.3 | 14.4° | 0.47 |
| D | 109°6'E | 19°16'N | 510.2 | 14.4° | 0.29 |
| E | 109°5'E | 19°16'N | 504.8 | 10.0° | 0.59 |
| F | 109°6'E | 19°16'N | 503.6 | 13.8° | 0.59 |

高丘陵地貌, 受人类活动的轻微干扰。

1.2 野外调查与样地设置

利用相邻样方格子法将整个样地划分成6个样方, 再将每个样方划分成10个10 m × 10 m的小样方, 共60个小样方。对小样方内的物种进行每木调查, 记录小样方内所有高度≥ 1.50 m植株的种名、胸径、树高、东西 × 南北方向的冠幅等。同时对海南苏铁苗木进行调查, 记录每个小样方内所有海南苏铁的坐标、叶片数、叶长及坡度等指标; 在每个10 m × 10 m的样方内设置1个1 m × 1 m的草本样方, 调查草本植物种类、数量; 记录整个样方的生境条件、植被情况。

1.3 数据统计与分析

1.3.1 海南苏铁所在群落特征

利用Simpson多样性指数(D)、Shannon-Wiener多样性指数(H')以及Pielou均匀度指数(E)分析海南苏铁所在群落的物种多样性。计算公式如下:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s p_i^2 \quad (1)$$

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i \quad (2)$$

$$E = \frac{H'}{\ln S} \quad (3)$$

$$G = S / \ln A \quad (4)$$

其中, S 为样方内所有物种数目, p_i 为群落内第*i*种的相对多度, A 为样方面积。

1.3.2 海南苏铁种群结构

苏铁类植物生长周期长, 主干生长不明显, 其年龄大小难以判断, 谢春平等(2019)及李娟等(2016)采用高度级或叶片长度等结构特征替代种群年龄

结构, 分析了种群各龄级的生存和生长动态。结合本研究实际情况, 参考谢春平等(2019)和李娟等(2016)的方法, 根据其最长叶片长度进行龄级划分: I级幼苗, 0–50 cm; II级幼树, 50.1–100 cm; III级小树, 100.1–150 cm; IV级中树, 150.1–200 cm; V级大树, 200.1–250 cm; VI级老树, > 250 cm。

存活曲线是种群个体在特定年龄段的存活状态的体现, 其走势反映了种群的生存率随年龄的变化趋势, 是反映种群动态的重要特征, 由其特定龄级的相对个体数量绘制得到(李苑菱等, 2017)。

1.3.3 种群空间分布格局

根据样方法获得的数据, 采用方差均值比率法测定整个群落海南苏铁种群的分布格局类型并通过*t*检验判定显著性, 用7种指数测定分析种群分布格局的聚集强度, 即丛生指数(J)、负二项参数(k)、格林指数(GI)、Cassie指标(CA)、扩散型指数(I^D)、平均拥挤度(m^*)、聚集指数(Pai) (茹文明等, 2007; 赵瑞白等, 2018)。

1.3.4 森林郁闭度与透光率

森林郁闭度是林地中乔木树冠遮蔽地面的程度, 为树冠投影面积与林地面积之比。通过野外调查记录的数据计算每个样方的乔木的东西南北4个方向的冠幅, 得到每个样方的总冠幅(李永宁等, 2008):

$$\text{冠幅} = (\text{东西} \times \text{南北})/2 \quad (5)$$

$$\text{森林郁闭度} = \text{每个样方乔木总冠幅} / \text{每个样方的样方面积} \quad (6)$$

于2020年7月19日至2021年3月11日在编号C (2个)、D (1个)、E (1个)、F (1个)的样方中设置5个不同光照条件的小样方, 每个小样方悬挂一个UA-002-64温度照度记录仪进行监测, 以记录样方内的光照强度, 并以空旷无植物遮蔽地方的光强为对照。用透光率表示相对光照强度的大小, 透光率 = 实测光照强度/对照光照强度 × 100% (秦坤蓉, 2017^①; 曹悦等, 2019)。

参照《森林生态学》(薛建辉, 2006)的相关内容计算种群密度和物种多度及频度。利用SPSS 17.0对海南苏铁种群平均密度与森林郁闭度及物种多样性指数进行多元回归分析, *F*-检验验证其可靠性

^① 秦坤蓉 (2017) 重庆白马山杜鹃属植物群落学环境特点研究. 硕士学位论文, 西南大学, 重庆.

($\alpha = 0.05$)。借助SPSS 17.0对海南苏铁幼苗及幼树密度与透光率之间的关系进行曲线估计分析。

2 结果

2.1 海南苏铁所在群落特征

2.1.1 群落结构

本次调查共记录了高度 ≥ 1.5 m的维管植物活个体数3,196株共175种,隶属于53科115属,其中乔木层40科63属,灌木层26科59属,草藤本32科53属。群落中树高最矮为1 m,最高达20 m,平均树高5.48 m;胸径最小为0.4 cm,最大为58 cm,平均胸径5.29 cm;森林郁闭度0.29–0.64,平均冠幅为2.86 m²,最大冠幅80 m²,群落内物种高度基本在15 m以下,占比为99.68%,冠幅面积集中在20 m²以下,占比为98.85%。每100 m²样方内,高1.5 m以上的立木有20种53株,以黄牛木(*Cratoxylum*

表2 乔木层、灌木层和草本层主要植物物种的多度与频度
Table 2 Abundance and frequency of main species in tree layer, shrub layer, and herb layer

| 层次 Layer | 物种 Species | 多度 Abundance | 频度 Frequency |
|--------------|---------------------------------------|-----------------|-----------------|
| 乔木层 Tree | 枝花李榄 <i>Linociera ramiflora</i> | 0.006 | 0.27 |
| | 黄牛木 <i>Cratoxylum cochinchinense</i> | 0.027 | 0.82 |
| | 破布叶 <i>Microcos paniculata</i> | 0.015 | 0.55 |
| | 厚皮树 <i>Lannea coromandelica</i> | 0.012 | 0.60 |
| | 细基丸 <i>Polyalthia cerasoides</i> | 0.010 | 0.53 |
| | 岭南山竹子 <i>Garcinia oblongifolia</i> | 0.017 | 0.37 |
| | 牛矢果 <i>Osmanthus matsumuranus</i> | 0.012 | 0.45 |
| | 粉背琼楠 <i>Beilschmiedia glauca</i> | 0.013 | 0.50 |
| | 枫香 <i>Liquidambar formosana</i> | 0.001 | 0.13 |
| | 乌墨 <i>Syzygium cumini</i> | 0.001 | 0.12 |
| | 翻白叶 <i>Pterospermum heterophyllum</i> | 0.002 | 0.13 |
| | 马占相思 <i>Acacia mangium</i> | 0.002 | 0.10 |
| | 香合欢 <i>Albizia odoratissima</i> | 0.001 | 0.13 |
| | 倒吊笔 <i>Wrightia pubescens</i> | 0.007 | 0.38 |
| 灌木层 Shrub | 海南苏铁 <i>Cycas hainanensis</i> | 0.140 | 0.97 |
| | 银柴 <i>Aporosa dioica</i> | 0.026 | 0.83 |
| | 猪肚木 <i>Canthium horridum</i> | 0.028 | 0.77 |
| | 山石榴 <i>Catunaregam spinosa</i> | 0.016 | 0.60 |
| | 粉背琼楠 <i>Beilschmiedia glauca</i> | 0.008 | 0.38 |
| | 潺槁木姜子 <i>Litsea glutinosa</i> | 0.009 | 0.35 |
| | 九节 <i>Psychotria asiatica</i> | 0.012 | 0.58 |
| 草本层 Herb | 海金沙 <i>Lygodium japonicum</i> | 0.00067 | 0.033 |
| | 草豆蔻 <i>Alpinia hainanensis</i> | 0.00017 | 0.033 |

cochinchinense)、银柴(*Aporosa dioica*)、猪肚木(*Canthium horridum*)等为主。群落垂直结构可分为乔木层、灌木层、草本层,群落结构层次清晰,其中乔木层可分上下2层,上层高12–20 m,胸径3–58 cm,以粉背琼楠(*Beilschmiedia glauca*)、枝花李榄(*Linociera ramiflora*)等为主;下层高5–12 m,胸径1–40 cm,以黄牛木、猪肚木等为主。海南苏铁在灌木层中分布,但在群落出现频度最高,种群密度也是群落内最大,叶片长度最长可达2.45 m,植株叶片有多片或是1–2片。草本层主要为草豆蔻(*Alpinia hainanensis*)、海金沙(*Lygodium japonicum*)等。

2.1.2 群落多样性

海南苏铁所在群落多样性分析结果表明,6个样方的Simpson多样性指数、Shannon-Wiener多样性指数和Pielou均匀度指数在不同样方中存在差异(表3)。在样方D中, Simpson多样性指数、Shannon-Wiener多样性指数和Pielou均匀度指数均达到最大值,表明样方D物种丰富且分布较均匀。其他5个样方的几个指数总体相差不大,样方C的Simpson多样性指数、Shannon-Wiener多样性指数最小,物种丰富度为样方F最大(10.133),样方C最小(7.383),说明样方C物种种类较少,物种多样性指数低,物种分布相对均匀,样方F的物种是否出现的不确定性较高。

2.2 年龄结构

种群为群落的基本单位,其结构能够反映群落结构的发展趋势。海南苏铁作为一种生长极其缓慢的植物,其径向生长不明显,年龄很难追踪调查。根据野外调查数据绘制海南苏铁种群龄级结构图(图1)。整体上,随着龄级的增加,海南苏铁种群数

表3 群落物种多样性指数
Table 3 Community species diversity index

| 样方 Quadrat | Simpson多样性指数 Simpson's diversity index | Shannon-Wiener多样性指数 Shannon diversity index | Pielou均匀度指数 Pielou evenness index | 物种丰富度 Species richness |
|---------------|---|--|--------------------------------------|---------------------------|
| A | 0.949 | 3.410 | 0.811 | 9.699 |
| B | 0.951 | 3.360 | 0.831 | 8.252 |
| C | 0.947 | 3.310 | 0.841 | 7.383 |
| D | 0.960 | 3.610 | 0.865 | 9.410 |
| E | 0.949 | 3.400 | 0.841 | 8.252 |
| F | 0.952 | 3.500 | 0.823 | 10.133 |

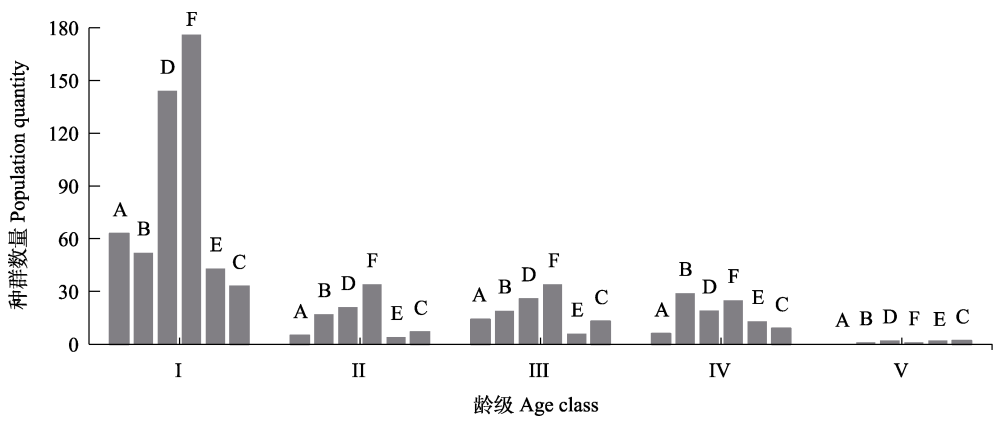


图1 海南省保梅岭省级自然保护区不同样方海南苏铁种群的年龄结构。样方A、B、C、D、E、F详细信息见表1。
Fig. 1 Age structure of *Cycas hainanensis* population in different quadrat in the Baomeiling Provincial Nature Reserve of Changjiang County, Hainan Province. Details of quadrat A, B, C, D, E, F see Table 1.

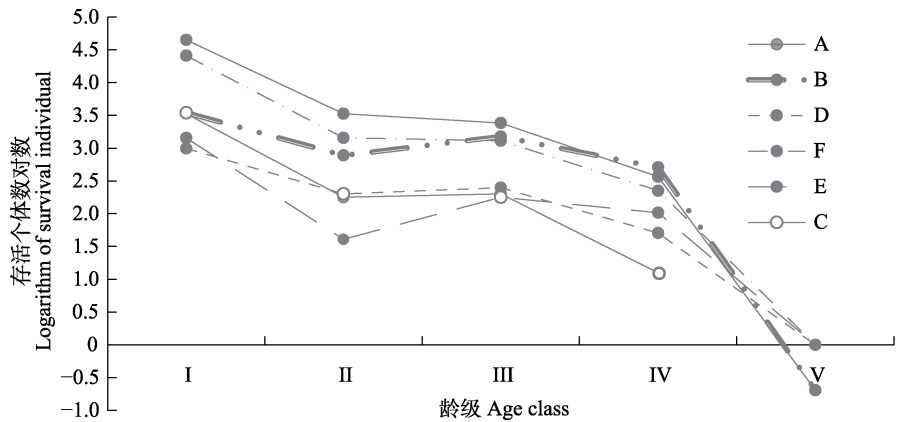


图2 海南省保梅岭省级自然保护区不同样方的海南苏铁种群存活曲线。样方A、B、C、D、E、F详细信息见表1。
Fig. 2 Survival curve of *Cycas hainanensis* population in different quadrat in the Baomeiling Provincial Nature Reserve of Changjiang County, Hainan Province. Details of quadrat A, B, C, D, E, F see Table 1.

量减少, 种群的幼、青年期(第I、II、III龄级)的株数与壮、老年期(第IV、V、VI龄级)数量比为711: 109, 幼年个体数量多, 大树个体很少, 老年期个体数量已没有, 接近于下宽上窄的金字塔型, 有较强的更新能力, 属增长型种群。在不同的样方郁闭度下, 各个样方中的龄级个体数分布不均, 生长有差异, 样方F (郁闭度0.59)中的各龄级个体数量整体上最多, 样方D (郁闭度0.29)次之。在第I龄级中, 样方F的个体数比其他样方都多, 样方D次之; 第II、III龄级中, 样方F的个体数最多, 样方D和样方B次之; 在第IV龄级中, 样方B个体数最多, 样方F次之。说明海南苏铁种群在郁闭度为0.29–0.64的森林群落中生长较好, I龄级幼苗生长最好。

2.3 存活曲线

以存活个体数的对数值(以10为底)作纵坐标,

以龄级为横坐标作图(图2)。存活曲线图显示, 在样方郁闭度0.29–0.64范围内, 所有样方存活个体数最大值在I龄级, 表现出丰富的后备资源, 随后递减, 到第III龄级后有一个小幅度增加, 之后再减少到第V龄级存活个体数达到最小(图2)。样方A已没有V、VI龄级的个体数, 死亡率随之增加, 使存活数量逐渐减少, 样方C、F的存活率呈直线下降, 样方C在第V龄级时存活率为负值, 样方F为0; 而样方B、D、E的存活率下降起伏较大, 样方E在第II龄级时, 存活率达到最小值, 之后缓慢上升, 在第VI龄级为0, 样方B在第II龄级的存活率比样方D稍低, 但V龄级的存活率为负值, 而样方D为0。总体来看, 海南苏铁的存活曲线趋近于Deevey-II型, 但因V龄级的幼树偏少、老树几乎没有, 未来会发生衰退。

表4 海南省保梅岭省级自然保护区海南苏铁种群空间分布格局。样方A、B、C、D、E、F详细信息见表1。

Table 4 Spatial distribution pattern of *Cycas hainanensis* population in the Baomeiling Provincial Nature Reserve of Changjiang County, Hainan Province. Details of quadrat A, B, C, D, E, F see Table 1.

| 样方 Quadrat | 郁闭度 Forest canopy density | 方差 Variance | 方差均值比 Average variance ratio (DI) | <i>t</i> | 负二项参数 Negative binomial parameters (<i>k</i>) | 丛生指数 Cluster index (<i>I</i>) | 平均拥挤指数 Average crowding index (<i>m</i> [*]) | 聚集指数 Patchiness index (Pai) | 扩散型指数 Type diffusion index (<i>I</i> ^k) | 格林指数 Green index (<i>GI</i>) | Cassie 指 标 Cassie index (<i>CA</i>) |
|---------------|------------------------------------|----------------|--|----------|--|---------------------------------------|--|-----------------------------------|---|--------------------------------------|---|
| A | 0.64 | 31.12 | 3.58 | 5.48 | 4.62 | 2.58 | 11.28 | 1.30 | 1.27 | 2.38 | 0.22 |
| B | 0.51 | 192.1 | 16.14 | 32.2 | 1.75 | 15.14 | 27.04 | 2.27 | 2.15 | 19.9 | 0.57 |
| C | 0.47 | 11.38 | 1.78 | 1.65 | 10.29 | 0.78 | 7.18 | 1.12 | 1.30 | 0.44 | 0.10 |
| D | 0.29 | 134.7 | 26.38 | 11.5 | 5.10 | 15.38 | 26.48 | 1.26 | 1.23 | 12.5 | 0.20 |
| E | 0.59 | 17.43 | 2.53 | 3.25 | 6.01 | 1.53 | 8.43 | 1.22 | 1.20 | 1.06 | 0.17 |
| F | 0.59 | 311.8 | 11.55 | 22.4 | 3.55 | 10.55 | 37.57 | 1.40 | 1.35 | 31.5 | 0.28 |

表5 不同透光率下海南苏铁种群不同龄级的密度(株数/100 m²)

Table 5 Density (inds./100 m²) of *Cycas hainanensis* population at different age classes under different light transmittance

| 龄级 Age class | 透光率 Light transmittance | | | | |
|-----------------|-------------------------|--------|--------|--------|--------|
| | 88.89% | 66.67% | 58.33% | 36.11% | 21.53% |
| I | 2 | 7 | 33 | 94 | 8 |
| II | 3 | 2 | 16 | 4 | 0 |
| 总计 Total | 5 | 9 | 49 | 98 | 8 |

2.4 海南苏铁种群空间分布格局

海南苏铁的分布格局结果如表4。整体上, $DI > 1$, 海南苏铁种群趋于集群分布, 5个样方差异显著 ($P < 0.05$), 样方C差异不显著 ($P > 0.05$), 可见海南苏铁在森林中度郁闭(0.29–0.64)的环境下虽然拥挤生长, 但聚集程度不同。比较发现, 随着森林郁闭度的增加, 各聚集程度指标中 k 值有变小的趋势, 说明其种群密度受森林郁闭度的影响。聚集分布可能是因为种群密度大, 易拥挤在一起, 也可能是所处的群落环境所致。次生林中, 森林中等郁闭, 光线较充足, 而小斑块的林窗、林隙环境较多, 导致其种群聚块分布。还有的样地内裸露的岩石多且大, 导致海南苏铁聚集分布在沿缝边或是大岩石的土层上。调查中发现样方D的乔木立木较多且高, 林隙较多, 而岩石的裸露率也大, 导致其种群分布较为密集。

2.5 海南苏铁种群数量及密度与样方郁闭度及植物多样性的关系

根据6个样方(A–F样方)的海南苏铁个体数量和样方面积大小, 得出幼苗(I级)平均密度依次为5.6、6.7、4.0、16.5、4.7、20.8 ind./100 m², 种群总密度分别为8.7、11.9、6.4、21.4、6.9、27.0 ind./100

m²。从整体可以看出, 各样方内海南苏铁数量分布不均且有着明显的差异, 其中样方F的平均密度最大, 样方D次之。结合表1和表3的数据, 对海南苏铁个体数量进行多元回归分析, 结果发现, 在6个分布有海南苏铁的样方中, 海南苏铁的种群大小、种群龄级均呈现不相关。因此, 森林郁闭度0.29–0.64是适宜海南苏铁生长的, 这与全岛调查的结果(海南苏铁主要生长在森林郁闭度0.4–0.6之间)基本吻合。目前在野外很少发现其幼苗幼树在更大的森林郁闭度环境中生长, 可能是因其不适宜郁闭度大的森林环境。

2.6 昌江保梅岭海南苏铁幼苗幼树密度与样方透光率的关系

根据模型摘要和参数估算表结果, 3次方模型的 R^2 为1, 说明该回归模型的模拟效果很好, 能够很好地反映数据变化的趋势, 解释率为100%。3次方模型为: 幼苗/幼树密度 = $-501.406 + 3640.561 \times \text{透光率} - 6868.923 \times \text{透光率}^2 + 3840.098 \times \text{透光率}^3$, 说明海南苏铁幼苗幼树密度随着透光率显著变化(表5), 在透光率增加时, 其密度增加, 幼苗密度在透光率36.11%左右达到最大, 幼树密度在58.33%达到最大, 而在最大值之后减少, 这符合实际情况, 所以海南苏铁的幼苗幼树在透光率36.11%–58.33%范围内能良好生长。从模型的 F 检验结果来看, 3次项模型的Sig.值远小于0.01, 说明模型成立的统计学意义非常显著。

3 讨论

3.1 海南苏铁所在森林群落特征与其种群的关系

群落物种的组成分析对了解林下植物主要伴

生种的生长环境具有重要意义。海南昌江保梅岭自然保护区海南苏铁所在群落为森林郁闭度中度偏低的次生林, 主要由175种树木组成, 海南苏铁是林中主要的伴生树, 在6个样方中共调查到834株, 密度为 $0.139/\text{m}^2$ 。说明目前的森林环境仍较适合海南苏铁的生长。但由于群落仍属森林群落的恢复阶段, 均匀度较小, 其与王泽英(2019)^①的研究结果一致。未来随着森林植被的恢复, 该地区的森林郁闭度增加, 一些适宜生长在森林郁闭度偏低环境的植物种群就会受到影响(刘斌等, 2020)。因此, 目前分布较多的海南苏铁种群随着森林的恢复可能也会受到影响。

3.2 海南苏铁种群年龄结构

根据海南苏铁叶片长度划分大小等级, 用其代替年龄结构对海南苏铁种群的结构特征进行分析。昌江保梅岭地区海南苏铁的种群结构与五指山地区的海南苏铁种群结构相似(谢春平等, 2019)。由于海南苏铁的生长受到不同森林郁闭度以及种间关系影响, 其种群在从I龄级幼苗向II龄级幼树及V龄级大树向VI龄级老树过渡过程中个体数量明显减少, 因此分析环境因素对海南苏铁生长的影响是了解其种群发展、促进存活率提高的关键。黄应锋等(2013)在对深圳梅林的仙湖苏铁(*Cycas fairylakea*)进行研究时指出, 森林群落郁闭度过高是导致仙湖苏铁种群衰退的一大原因。在次生林发展过程中, 随着森林恢复, 郁闭度增加, 样地内光照逐渐减弱, 各龄级个体对光环境的适应性有所降低。调查发现, 在郁闭度为0.59的F样方与郁闭度为0.64的A样方中, 其种群各龄级个体数呈现下降趋势, 说明森林郁闭度过高对海南苏铁的生长不利。在其种群发育过程中, 受到环境与竞争的影响, 幼苗存活率下降, 死亡率增大, 种群的更新能力下降。因此森林郁闭度过高可能是海南苏铁种群濒危的原因, 但还需要进一步研究。

3.3 海南苏铁种群分布格局

由研究结果可知, 海南苏铁种群呈聚集分布。光是影响植物分布的重要生态因子(Rozendaal et al, 2006), 次生林形成, 森林覆盖率和植物多样性随之增加, 受其立木树种的影响, 小斑块生境也随之形成, 林窗、裸露的岩石区域都属于群落中的异质性斑块生境, 生境异质性导致了海南苏铁分布的集群

性, 在群落多样性指数大、森林郁闭度(0.29–0.59)中等偏低的样方B、D、F中, 海南苏铁大都聚集于光线较充足的林窗内或林缘生长。此外, 一定程度上植物的种群密度也影响着种群分布格局(宋萍等, 2005), 样方内海南苏铁种群密度大主要是由于幼苗储备多, 导致其聚集性大, 这与宋萍等(2005)的研究结果一致。海南苏铁为苏铁属植物, 靠种子或以萌蘖的方式繁殖, 种子在受干扰小的阴湿环境中能大量萌发, 密集而丛生, 这也是海南苏铁种群格局形成的原因之一; 同时, 群落内的立木树种对海南苏铁的排斥作用及自然灾害是影响其格局形成的另一原因。调查发现, 不同样方中的海南苏铁个体数差异大, 在小样方3和小样方41中海南苏铁的个体数为0, 而在小样方49中达69株, 说明集群分布特点明显。

3.4 海南苏铁种群与森林郁闭度及透光率的关系

光是影响植物生长的重要因子, 在森林群落中, 森林郁闭度的增加会影响林下的光照强度, 从而影响林下植物的生长, 特别是对一些需要一定光照环境的植物, 随着光强变弱, 其种群发育会受到负面的影响(Hu et al, 2008; Li et al, 2008; 徐飞等, 2010; 张丽, 2019^②)。调查发现, 5个样方的透光率在36.11%–58.33%时, 海南苏铁幼苗幼树密度最大, 说明海南苏铁是一种半喜光的林下植物, 因此可推测森林郁闭度是影响其种群生长的原因之一。

本文仅从海南苏铁种群结构与空间分布格局及其所在森林群落特征进行了研究, 今后还可以从生理生态、种间关系等角度进行。昌江保梅岭被列为省级自然保护区对海南苏铁的保护有一定的效果, 但林地中人为干扰与破坏的现象仍然存在, 应加强保护。

参考文献

- Bell DM, Bradford JB, Lauenroth WK (2014) Early indicators of change: Divergent climate envelopes between tree life stages imply range shifts in the Western United States. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 168–180.
- Cao Y, Xue QQ, Qi JY, Liu CY, Wang L, Men LN, Zhang ZW (2019) Effects of light transmittance on the community composition of soil macrofauna in artificial *Hippophae*

① 王泽英 (2019) 上海城市近自然森林群落恢复与种群更新动态研究. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

② 张丽 (2019) 海南坡垒种群特征及不同光强对其幼苗生长的影响研究. 硕士学位论文, 海南大学, 海口.

rhamnoides plantation. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 47, 2159–2162, 2201. (in Chinese with English abstract) [曹悦, 薛琪琪, 祁靖宇, 柳春雨, 王磊, 门丽娜, 张志伟 (2019) 林内透光率对人工沙棘林大型土壤动物群落组成的影响. 山西农业科学, 47, 2159–2162, 2201.]

Chen JR (2004) “Panda” in the plant — *Cycads*. Forest & Humankind, (12), 4–6. (in Chinese) [陈家瑞 (2004) 植物界的大熊猫——苏铁. 森林与人类, (12), 4–6.]

Hill KD (2008) The genus *Cycas* (Cycadaceae) in China. Telopea, 12, 71–118.

Hu QP, Guo ZH, Li CY, Ma LY (2008) Leaf morphology and photosynthetic characteristics of seedlings of a deciduous and an evergreen broad-leaved species under different light regimes in subtropical forests. Acta Ecologica Sinica, 28, 3262–3270.

Huang HM, Dong R, He DN, Xiang YR, Zhang XJ, Chen J, Tao JP (2018) Effects of temporal and spatial variation of canopy structures and light conditions on population characteristics of *Fargesia decurvata*. Chinese Journal of Applied Ecology, 29, 2129–2138. (in Chinese with English abstract) [黄慧敏, 董蓉, 何丹妮, 向运蓉, 张小晶, 陈娟, 陶建平 (2018) 冠层结构和光环境的时空变化对紫耳箭竹种群特征的影响. 应用生态学报, 29, 2129–2138.]

Huang YF, Liao SB, Chen Y, Luo SX, Liu DW, Cai G, Sun B (2013) Population characteristics and conservation of *Cycas fairylakea*. Forest Research, 26, 668–672. (in Chinese with English abstract) [黄应锋, 廖绍波, 陈勇, 罗水兴, 刘东蔚, 蔡刚, 孙冰 (2013) 深圳梅林仙湖苏铁的种群特征与保护研究. 林业科学研究, 26, 668–672.]

Li J, Lin JY, He YH, Jiang Y, Liang RL (2016) Population structure and distribution pattern of *Cycas bifida* in Chongzuo of Guangxi. Guangdong Agricultural Sciences, 43(12), 25–29. (in Chinese with English abstract) [李娟, 林建勇, 何应会, 蒋焱, 梁瑞龙 (2016) 广西崇左叉叶苏铁种群结构与分布格局研究. 广东农业科学, 43(12), 25–29.]

Li XW, Chen SL (2008) Effect of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Fritillaria cirrhosa*. Acta Ecologica Sinica, 28, 3438–3446.

Li YL, Zhang L, Yang XB, Li DH, Zhang K, Wu TT (2017) Study on spatial distribution and population dynamics of wild tea in Hainan Island. Forestry Resource Management, 46(2), 81–87, 138. (in Chinese with English abstract) [李苑菱, 张丽, 杨小波, 李东海, 张凯, 吴庭天 (2017) 海南岛野生茶树空间分布及种群动态研究. 林业资源管理, 46(2), 81–87, 138.]

Li YN, Zhang BL, Qin SY, Li SY, Huang XR (2008) Review of research and application of forest canopy closure and its measuring methods. World Forestry Research, 21(1), 40–46. (in Chinese with English abstract) [李永宁, 张宾兰, 秦淑英, 李帅英, 黄选瑞 (2008) 郁闭度及其测定方法研究与应用. 世界林业研究, 21(1), 40–46.]

Liu B, Zhang CC, Wang JS, Li ZM, Ouyang YL, Chen W, Chen FS, Bu WS (2020) Characteristic of species diversity in stands of different restoration models in Jiulian Mountain, Jiangxi Province. Forest Research, 33(4), 42–52. (in Chinese with English abstract) [刘斌, 张参参, 汪金松, 李张敏, 欧阳园丽, 陈维, 陈伏生, 卜文圣 (2020) 江西九连山不同恢复模式林分的物种多样性特征. 林业科学研究, 33(4), 42–52.]

Luo WH, Tang WX, Huang SX, Liang HL, Zhao B (2014) Ex situ conservation of *Cycas debaoensis*: A rare and endangered plant. Journal of Zhejiang A & F University, 31, 812–816. (in Chinese with English abstract) [骆文华, 唐文秀, 黄仕训, 梁惠凌, 赵博 (2014) 珍稀濒危植物德保苏铁迁地保护研究. 浙江农林大学学报, 31, 812–816.]

Mestre L, Toro-Manríquez M, Soler R, Huertas-Herrera A, Martínez-Pastur G, Lencinas MV (2017) The influence of canopy-layer composition on understory plant diversity in southern temperate forests. Forest Ecosystems, 4, 1–13.

Normand S, Zimmermann NE, Schurr FM, Lischke H (2014) Demography as the basis for understanding and predicting range dynamics. Ecography, 37, 1149–1154.

Rozendaal DMA, Hurtado VH, Poorter L (2006) Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. Functional Ecology, 20, 207–216.

Ru WM, Zhang GP, Bi RC, Zhang F, Zhang JT (2007) Population structure and pattern of endangered *Ulmus lamellosa* in Shanxi. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 13, 14–17. (in Chinese with English abstract) [茹文明, 张桂萍, 毕润成, 张锋, 张金屯 (2007) 濒危植物脱皮榆种群结构与分布格局研究. 应用与环境生物学报, 13, 14–17.]

Song P, Hong W, Wu CZ, Feng L, Fan HL, Zhu H, Lin YM, Zhang Q (2005) Population structure and its dynamics of rare and endangered plant *Alsophila spinulosa*. Chinese Journal of Applied Ecology, 16, 413–418. (in Chinese with English abstract) [宋萍, 洪伟, 吴承祯, 封磊, 范海兰, 朱慧, 林勇明, 张琼 (2005) 珍稀濒危植物桫欏种群结构与动态研究. 应用生态学报, 16, 413–418.]

Sun XL, Shi SZ, Zhao XY, Xu YY, Hong XJ (2017) Present situation and protection countermeasures of wild and endangered plants in minimal population in Hainan Province. Journal of Green Science and Technology, (18), 11–13, 38. (in Chinese with English abstract) [孙湘来, 石绍章, 赵小迎, 许洋瑜, 洪小江 (2017) 海南省极小种群野生濒危植物现状与保护对策. 绿色科技, (18), 11–13, 38.]

Tang YJ, Liao JP (2001) Studies on comparative anatomy of the pinnae of six species of *Cycas*. Chinese Bulletin of Botany, 18, 615–622, 604. (in Chinese with English abstract) [唐源江, 廖景平 (2001) 六种苏铁属植物的羽片比较解剖学研究. 植物学通报, 18, 615–622, 604.]

Xie CP, Wu CK, Fu G, Lai SF, Fang Y, Wang HC (2019)

- Population structure characteristics and dynamics of *Cycas hainanensis* in Wuzhi Mountains, Hainan Province. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 39(1), 77–85. (in Chinese with English abstract) [谢春平, 吴昌魁, 付桂, 赖水发, 方彦, 王华晨 (2019) 五指山地区海南苏铁种群结构特征与动态. 中南林业科技大学学报, 39(1), 77–85.]
- Xie ZQ, Chen WL, Liu ZY, Jiang MX, Huang HD (1999) Spatial distribution pattern of *Cathaya argyrophylla* population. Acta Botanica Sinica, 48, 3–5. (in Chinese with English abstract) [谢宗强, 陈伟烈, 刘正宇, 江明喜, 黄汉东 (1999) 银杉种群的空间分布格局. 植物学报, 48, 3–5.]
- Xue JH (2006) Forest Ecology. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [薛建辉 (2006) 森林生态学. 中国林业出版社, 北京.]
- Xu F, Guo WH, Xu WH, Wang RQ (2010) Effects of light intensity on growth and photosynthesis of seedlings of *Quercus acutissima* and *Robinia pseudoacacia*. Acta Ecologica Sinica, 30, 3098–3107. (in Chinese with English abstract) [徐飞, 郭卫华, 徐伟红, 王仁卿 (2010) 不同光环境对麻栎和刺槐幼苗生长和光合特征的影响. 生态学报, 30, 3098–3107.]
- Yang XB (2015) The Colored Illustrated Flora of Hainan Province (Vol. 2). Science Press, Beijing. (in Chinese) [杨小波 (2015) 海南植物图志(第2卷). 科学出版社, 北京.]
- Zhang J, Shang guan TL, Duan YH, Guo W, Liu WH, Guo DG (2014) Age structure and dynamics of *Quercus wutaishanica* population in Lingkong Mountain of Shanxi Province, China. Chinese Journal of Applied Ecology, 25, 3125–3130. (in Chinese with English abstract) [张健, 上官铁梁, 段毅豪, 郭微, 刘卫华, 郭东罡 (2014) 灵空山辽东栎种群年龄结构与动态. 应用生态学报, 25, 3125–3130.]
- Zhao RB, Yang XB, Li DH, Qi CL, Li JB (2018) Study on geographical distribution and distribution characteristics of cyatheaceae in Hainan Island. Forestry Resource Management, 47(2), 65–73, 97. (in Chinese with English abstract) [赵瑞白, 杨小波, 李东海, 戚春林, 李剑碧 (2018) 海南岛桫欏科植物地理分布和分布特征研究. 林业资源管理, 47(2), 65–73, 97.]
- Zheng YR (1997) The applicability of various methods in analysis of *Picea mongolica* population spatial distribution pattern. Acta Phytoecologica Sinica, 21, 480–484. (in Chinese with English abstract) [郑元润 (1997) 不同方法在沙地云杉种群分布格局分析中的适用性研究. 植物生态学报, 21, 480–484.]
- Zhou JL, Zheng SZ, Yang C (1992) Plant Ecology. Higher Education Publishing House, Beijing. (in Chinese) [周纪伦, 郑师章, 杨持 (1992) 植物种群生态学. 高等教育出版社, 北京.]

(责任编辑: 张健 责任编辑: 黄祥忠)