

• 森林动态监测样地专题 •

次生常绿阔叶林的群落结构与物种组成: 基于浙江乌岩岭9 ha森林动态样地

仲 磊^{1,5} 张杨家豪² 卢 品^{1,5} 顾雪萍³ 雷祖培⁴
蔡延奔³ 郑方东⁴ 孙义方² 于明坚^{1*}

1 (浙江大学生命科学学院, 杭州 310058)

2 (东华大学自然资源与环境学系, 台湾花莲 97401)

3 (温州工业科学研究院, 浙江温州 325028)

4 (浙江乌岩岭国家级自然保护区管理局, 浙江泰顺 325500)

5 (浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321004)

摘要: 常绿阔叶林是我国亚热带地区的地带性植被, 但由于长期的人为干扰, 目前仅有少量分布且主要以次生常绿阔叶林的形式存在。因此, 了解次生常绿阔叶林的物种共存机制对于保护森林生物多样性非常重要。基于大型动态监测样地对森林的物种组成及群落结构进行研究, 是揭示生物多样性维持机制的重要手段。按照美国史密森研究院热带森林科学研究中心(Center for Tropical Forest Science, CTFS)大型森林动态样地建设标准, 于2011–2012年在浙江省乌岩岭国家级自然保护区内建立了1个9 ha森林动态监测样地。通过对样地内胸径 ≥ 1 cm木本植物的物种组成(如重要值)、群落结构(如区系组成和径级结构等)以及空间分布的分析发现: (1)样地有木本植物存活个体47科92属200种71,396株, 其中壳斗科、樟科、山茶科、冬青科、杜鹃花科和山矾科等占优势; (2)在区系组成上, 热带成分略多于温带成分; (3)群落径级结构接近倒“J”型, 表明群落更新良好, 其中优势种径级结构呈倒“J”型、偏常态型和波动型等各种形态, 且并未表现出种群衰退的趋势; (4)优势种表现出明显的生境偏好和聚集分布格局, 暗示生境异质性可能是影响亚热带次生常绿阔叶林物种空间分布的重要因素。

关键词: 次生常绿阔叶林, 森林动态样地, 种–面积关系, 区系组成, 径级结构, 空间分布

Community structure and species composition of the secondary evergreen broad-leaved forest: the analyses for a 9 ha forest dynamics plot in Wuyanling Nature Reserve, Zhejiang Province, East China

Lei Zhong^{1,5}, Chia-Hao Chang-Yang², Pin Lu^{1,5}, Xueping Gu³, Zupei Lei⁴, Yanben Cai³, Fangdong Zheng⁴, I-Fang Sun², Mingjian Yu^{1*}

1 College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058

2 Department of Natural Resources and Environmental Studies, Dong Hwa University, Hualein, Taiwan 97401

3 Wenzhou Institute of Industry & Science, Wenzhou, Zhejiang 325028

4 Zhejiang Wuyanling National Nature Reserve Management Bureau, Taishun, Zhejiang 325500

5 College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004

Abstract: The zonal vegetation type of subtropical China is evergreen broad-leaved forest (EBLF). However, due to long term anthropogenic disturbance, primary EBLF is now scarce in this region; most of the EBLFs exist as secondary forests. Therefore, to preserve the regional forest biodiversity, it is important to understand the mechanisms underlying biodiversity maintenance of the regional secondary EBLF. One method for examining the mechanisms of forest biodiversity maintenance is to investigate the species composition and community structure on the basis of a large forest dynamics plot (FDP). According to protocols of Center for

收稿日期: 2015-03-03; 接受日期: 2015-07-13

基金项目: 浙江省财政厅、浙江省环保厅《浙江省生态环境10年变化(2000–2010年)遥感调查与评估》项目和温州市科技计划(H20100007)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: fishmj202@hotmail.com

Tropical Forest Science (CTFS), we established a 9 ha FDP in the secondary EBLF of Wuyanling National Nature Reserve in Zhejiang Province, China, during 2011–2012. Here, we carried out analysis on species composition (e.g., importance value), community structure (e.g., floristic composition, size-class structure), and spatial distribution of woody plants with diameter at breast height (DBH) ≥ 1 cm. Results indicated that there were 71,396 woody plant individuals belonging to 200 species, 92 genera and 47 families within the FDP. The dominant families were Fagaceae, Lauraceae, Theaceae, Aquifoliaceae, Ericaceae and Symplocaceae. There were slightly more tropical elements than temperate elements found both at family and genus level. DBH size-classed community structure was reverse 'J' shaped, indicating abundant regeneration. Dominant species showed various shapes, such as reverse 'J', skewed or waved shapes, but no signs of population decline. Dominant species showed habitat priority and aggregated distribution patterns possibly related to habitat conditions, suggesting that habitat heterogeneity might be responsible to the spatial distribution of the dominant species in this FDP.

Key words: secondary evergreen broad-leaved forest, forest dynamics plot, species–area relationship, floristic composition, DBH size structure, spatial distribution

了解植物群落特征是群落生态学研究的基础 (Morin, 2011)。目前这方面的研究主要集中在物种组成、区系成分、径级结构及物种空间分布等 (郝占庆等, 2008; 刘海丰等, 2011; 王斌等, 2014)。其中, 物种组成是形成群落结构的基础, 在此基础上研究植物区系组成将有助于了解一定区域内植物长期作用、发展和演化的状况 (中国科学院中国自然地理编辑委员会, 1983)。吴征镒 (1991) 和吴征镒等 (2003) 关于世界种子植物科的分布区类型及中国种子植物属的分布区类型的研究极大地促进了植物区系研究的发展。以近年来兴起的大样地为平台, 裴男才 (2011) 对西双版纳、鼎湖山、古田山和长白山 4 个森林大样地的植物区系进行了比较, 结果表明通过大样地平台进行植物区系跨区域比较研究是可靠的。在植物群落中, 种群的年龄结构是判断种群动态和群落演替的重要依据, 但由于测量木本植物个体的年龄操作困难且具有破坏性, 故在实际操作中, 往往以胸径代替年龄来进行径级结构分析 (达良俊等, 2004; 姜汉侨等, 2010)。近年来有大量关于物种多样性维持机制的研究 (Zhu *et al.*, 2010; Luo *et al.*, 2012), 而了解物种的空间分布格局是阐明物种多样性维持机制的基础。

亚热带常绿阔叶林是我国亚热带地区的地带性植被, 分布区域面积达 2.5 亿 ha, 其生物多样性仅次于热带森林 (吴征镒, 1980)。但由于长期的人为干扰, 尤其是近百年来破坏, 如今常绿阔叶林仅有少量分布且主要以次生林的形式存在 (Zhang *et al.*, 2008)。许多学者已对次生常绿阔叶林开展了物种组

成与群落结构等方面的研究 (蔡锡安等, 1998; 曹洪麟等, 1999; 卢刚等, 2010), 但这些研究往往基于较小的尺度, 存在一定的局限性。

以大型森林固定监测样地为平台开展生态学研究是近年来生态学和生物多样性领域的一大研究热点 (马克平, 2008), 其中最具代表性的是美国 Smithsonian 研究院的热带森林科学研究中心 (Center of Tropical Forest Science, CTFS) 和中国森林生物多样性监测网络 (Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network, CForBio) 建立的全球和地区森林监测网络。CForBio 成立于 2004 年, 是 CTFS 全球森林监测网络的重要一员, 目前已涵盖不同纬度带的多种植被类型, 包括热带雨林、常绿阔叶林、落叶阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、针阔叶混交林以及针叶林等。其中, 常绿阔叶林大型样地有浙江古田山 24 ha 样地、广东鼎湖山 20 ha 样地和浙江天童山 20 ha 样地等, 这些常绿阔叶林均为原生林或老龄林样地。祝燕等 (2008)、叶万辉等 (2008) 和杨庆松等 (2011) 分别对上述样地的群落特征进行了研究, 然而分布更为广泛的次生常绿阔叶林的相关研究尚不多见。

本研究以乌岩岭 9 ha 亚热带次生常绿阔叶林动态样地的首次调查结果为基础, 分析了物种组成、区系特征、径级结构和优势种的空间分布等, 以期对亚热带次生常绿阔叶林生物多样性及其维持机制、植被恢复、对全球变化的响应等研究奠定基础。此外, 这也将有助于评估、开发、利用和保护当地的生物资源。

1 方法

1.1 研究区域概况

乌岩岭国家级自然保护区位于浙江省温州市泰顺县, 由两块区域构成: 其中位于泰顺县西北隅的为主区域(119°37'08"–119°50'00" E, 27°20'52"–27°48'39" N), 另一块面积较小的区域位于泰顺县西南部(中心位置为119°45' E, 27°22' N)(图1)。保护区总面积为18,861.5 ha, 为浙江省面积最大的自然保护区。

该地区为南岭闽瓯中亚热带气候区, 受东亚季风的影响, 四季分明, 春秋温和多雨, 夏季炎热湿润, 冬季伴随短暂的干旱。整个保护区年平均降水量达2,195.8 mm, 空气平均相对湿度在85%以上。降水主要发生在每年5–6月, 占29%; 11月至翌年2月最少, 占13%; 主要生长季节为3–10月, 期间各月平均降水量在100 mm以上。据位于保护区主区域内海拔1,040 m的上风气象哨的资料, 附近区域年平均气温为14.0℃, 最热月平均气温23.0℃, 最冷月平均气温4.0℃, 有记录以来极端最低温度为–8.9℃, 霜期始于10月上旬, 终于翌年4月上旬, 无霜期约210天, 日照百分率为38%, 伊万诺夫湿润度大于4.0。保护区土壤包括红壤和黄壤两类, 其中海拔600 m以下为红壤类(乌黄砾泥土和乌黄泥土), 海拔600 m以上为黄壤类(山地砾石黄泥土、山地黄泥土、山地砾石香灰黄泥土和山地香灰黄泥土)(楼曼青和殷佩章, 1987)。

保护区内植物物种丰富, 区系成分复杂。其中裸子植物48种, 分属8科28属; 被子植物1,815种, 分属150科747属; 蕨类植物287种, 分属45科94属; 苔藓植物有358种, 分属58科155属。国家一级重点保护野生植物有伯乐树(*Bretschneidera sinensis*)、南方红豆杉(*Taxus wallichiana* var. *mairei*)、莼菜(*Brasenia schreberi*)、中华水韭(*Isoetes sinensis*)等, 国家二级重点保护野生植物有20种。此外, 保护区还是黄腹角雉(*Tragopan caboti*)、金斑喙凤蝶(*Teinopalpus aureus*)和黑麂(*Muntiacus crinifrons*)等多种国家一级重点保护野生动物的栖息地(乌岩岭自然保护区志编纂委员会, 2014)。

1.2 样地设置和调查方法

2011–2012年, 参照CTFS的方法(Condit, 1995, 1998), 浙南–台湾生物与生态工程研究中心、浙江大学生命科学学院以及乌岩岭国家级自然保护区管理局等单位联合在浙江省温州市泰顺县乌岩岭国家级自然保护区上风香林区的北坡, 选取发育典型的次生常绿阔叶林(大炼钢铁时期遭到砍伐), 建立了一个林龄在50–60年的9 ha森林动态监测样地。

乌岩岭9 ha森林动态监测样地为边长300 m的正方形(119°40'7"–119°40'19" E, 27°42'10"–27°42'21" N)。以西南角为原点, 用全站仪将整个样地划分成225个20 m × 20 m的样方。每个样方再分成16个5 m × 5 m的小样方, 标定并调查样方内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的存活木本植物个体, 具体包括物种

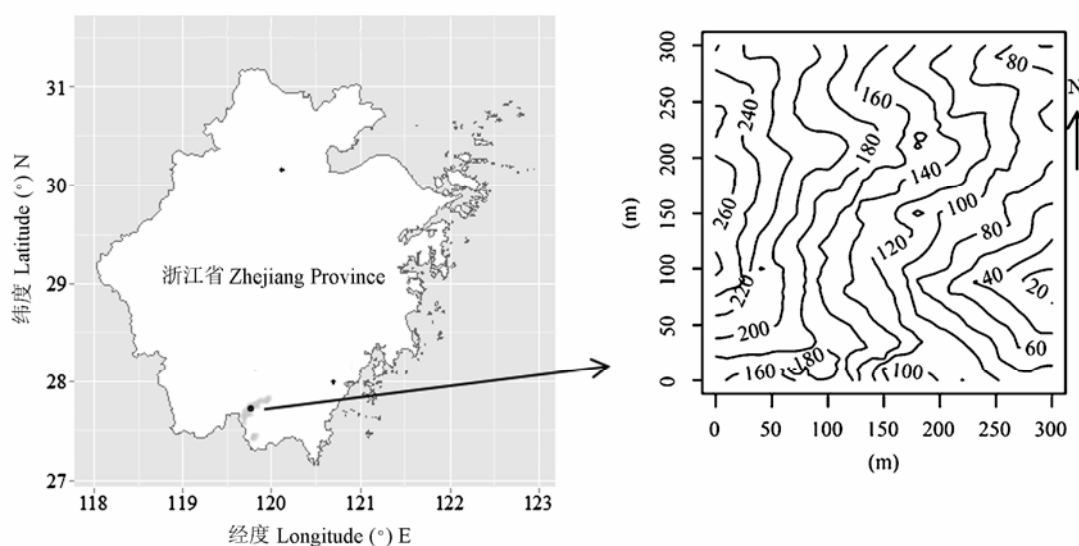


图1 乌岩岭9 ha森林动态监测样地地理位置及等高线图

Fig. 1 The location and contour map of the 9 ha Wuyanling forest dynamics plot

名称、胸径、坐标(西东方向为X轴, 南北方向为Y轴)等, 并挂牌标记。乌岩岭样地地形十分崎岖, 平均坡度达42°, 主要由2条山谷和2条山脊组成, 样地海拔最低869 m, 最高1,144 m, 最大高差达275 m(图1)。

1.3 数据分析

样地植物命名和分类均参照 *Flora of China* (<http://www.floraofchina.org/>)。

以20 m × 20 m为取样粒度计算重要值: 重要值 = (相对多度+相对频度+相对显著度)/3。其中, 相对多度和相对频度的计算仅统计了独立个体, 而相对显著度的计算还包括了分枝和根萌的胸高断面积(Linares-Palomino & Alvarez, 2005)。

种-面积曲线的绘制以 20 m × 20 m的样方为单位。

稀有种和偶见种的划分参照Hubbell和Foster(1986)的定义, 即稀有种为每公顷个体数≤1株的树种, 偶见种为每公顷个体数≤10株的树种。

植物区系分析参照吴征镒等(2003)关于世界种子植物科的分布区类型及吴征镒(1991)关于中国种子植物属的分布区类型划分。

物种径级分布图绘制时胸径分组以1 cm为最小区间。

采用基于圆环的O-ring $O(r)$ 函数(Wiegand & Moloney, 2004)并以完全空间随机(complete spatial randomness, CSR)模型为零模型来研究样地内优势种群的分布格局。通过使用199次Monte Carlo模拟的第五最低值和第五最高值得到95%的置信区间。如果实际格局的 $O(r)$ 大于模型条件下95%的置信区间, 则判定该种群为聚集分布; 如果实际格局的 $O(r)$ 小于模型条件下的置信区间, 则判定该种群为均匀分布; 如果实际格局的 $O(r)$ 在模型条件下的置信区间内, 则判定该种群为随机分布。数据分析使用2010版的Programita软件完成, 设定1 m × 1 m的栅格来划分整个样地, 用以取样的圆环宽度设为3 m, 检验的尺度设为0–30 m。

通过软件R 3.0.2 (R Core Team, 2012)完成数据分析及图形绘制。

2 结果

2.1 种类组成

样地共有71,396个DBH≥1 cm的独立存活木本植物个体(植株密度7,933株/ha), 分属47科92属200

种。其中常绿阔叶物种120种, 落叶阔叶物种75种, 针叶物种5种。从重要值来看, 常绿阔叶物种达80.7%, 落叶阔叶物种为18.5%, 而针叶物种则低于0.8%。所有常绿阔叶物种和落叶阔叶物种的多度分别为63,103和7,971, 前者为后者的7.92倍, 针叶物种多度仅为322。样地内常绿阔叶物种、落叶阔叶物种、针叶物种的胸高截面积分别为303.8507、92.5107和4.6353 m², 比值为65.55:19.96:1。

在科组成上, 从植株数量(多度)来看, 样地内个体数最多的科为山茶科, 共19,335株, 占总植株数的27%, 其次为杜鹃花科(14,939株, 21%)和樟科(10,795株, 15%); 从胸高截面积来看, 样地内胸高截面积主要集中在壳斗科, 占全样地的40%, 其次为山茶科(14%)和樟科(10%)(图2)。

从种-面积曲线来看, 在取样面积较小时, 物种数快速上升, 当取样面积达0.235 ha时(占总面积的2.6%), 物种数即达100种(占总物种数的50%); 而后随着取样面积增大, 物种数增加速率趋缓, 当取样面积为3 ha时(约占总面积的33.3%), 物种数达176种(占总物种数的88%); 而当取样面积达到6 ha时(约占总面积的66.7%), 物种数达192种(占总物种数的96%)(图3)。

样地内优势种明显, 重要值最高的15个物种就占了总重要值的50%, 重要值前3位的物种分别是位于乔木层的优势种甜槠(*Castanopsis eyrei*)和褐叶青冈(*Cyclobalanopsis stewardiana*), 以及亚乔木层、灌木层的优势种鹿角杜鹃(*Rhododendron latouchiae*)。样地内个体数最多的9个物种其个体数占总个体数的50%, 前50个物种共占了92.3%。若从胸高截面积来看, 样地内前6位的物种就累积了样地49%的胸高截面积(表1)。另一方面, 样地内偶见种有70种, 占总物种数的35%。此外, 样地内还有很多稀有种, 有29.5%的物种(59种)其个体数≤1株/ha, 其中更有16种在样地内仅出现1株, 如栲(*Castanopsis fargesii*)、香果树(*Emmenopterys henryi*)、石灰花楸(*Sorbus folgneri*)、密花山矾(*Symplocos congesta*)、海州常山(*Clerodendrum trichotomum*)、毛冬青(*Ilex pubescens*)和杨桐(*Adinandra millettii*)等。

2.2 植物区系特征

乌岩岭样地47个科的本木植物可被划分为9个分布型, 92个属的本木植物则由11个分布型构成。其中科的分布型以泛热带分布最多, 其次为北温带

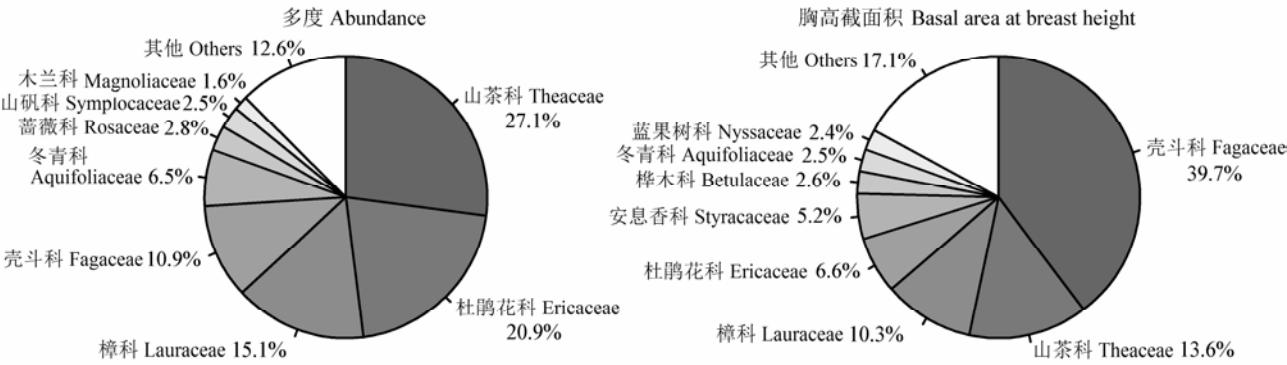


图2 乌岩岭9 ha森林动态监测样地多度和胸高截面积排名前8位的科
Fig. 2 Top eight families with the highest abundance and basal area at breast height in the 9 ha Wuyanling forest dynamics plot

表1 乌岩岭森林动态监测样地物种组成(重要值前15位)
Table 1 Top 15 species based on importance value in the 9 ha Wuyanling forest dynamics plot

| 物种 Species | 生长型 Growth form | 重要值 Importance value | 多度 Abundance | 胸高截面积 Basal area at breast height (cm ²) |
|--|----------------------------|-------------------------|-----------------|---|
| 甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i> | 乔木 Tree | 6.910 | 1,960 | 648,308.8 |
| 褐叶青冈 <i>Cyclobalanopsis stewardiana</i> | 乔木 Tree | 5.466 | 2,544 | 440,337.7 |
| 鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i> | 灌木或小乔木 Shrub or small tree | 5.079 | 7,066 | 133,615.2 |
| 木荷 <i>Schima superba</i> | 乔木 Tree | 4.873 | 1,789 | 411,009.1 |
| 窄基红褐桤 <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i> | 灌木 Shrub | 3.930 | 6,565 | 26,387.3 |
| 浙江新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>chekiangensis</i> | 小乔木 Small tree | 3.109 | 3,612 | 92,752.7 |
| 马银花 <i>Rhododendron ovatum</i> | 灌木 Shrub | 2.999 | 4,004 | 55,047.9 |
| 尖连蕊茶 <i>Camellia cuspidata</i> | 灌木 Shrub | 2.878 | 4,223 | 33,259.9 |
| 短尾柯 <i>Lithocarpus brevipendulus</i> | 乔木 Tree | 2.686 | 801 | 208,432.9 |
| 红楠 <i>Machilus thunbergii</i> | 乔木 Tree | 2.659 | 1,804 | 137,991.1 |
| 满山红 <i>Rhododendron mariesii</i> | 灌木 Shrub | 2.193 | 2,638 | 55,082.7 |
| 格药桤 <i>Eurya muricata</i> | 灌木或小乔木 Shrub or small tree | 1.808 | 2,539 | 13,233.0 |
| 凤凰润楠 <i>Machilus phoenicis</i> | 小乔木 Small tree | 1.760 | 2,451 | 10,187.8 |
| 拟赤杨 <i>Alniphyllum fortunei</i> | 乔木 Tree | 1.684 | 379 | 129,417.3 |
| 雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i> | 乔木 Tree | 1.630 | 761 | 95,254.4 |

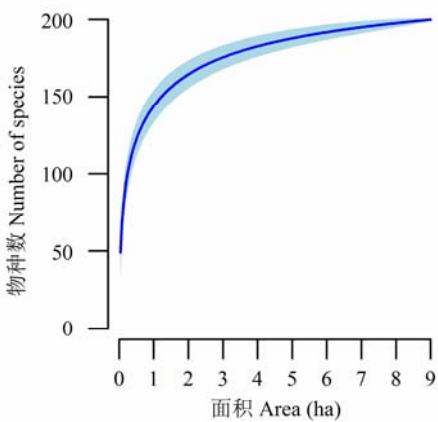


图3 乌岩岭9 ha森林动态监测样地种-面积曲线
Fig. 3 Species-area relationship diagram in the 9 ha Wuyanling forest dynamics plot

分布; 属的分布型以泛热带和北温带分布居多, 其次为东亚及北美间断分布。在广布型(世界分布型)科属未统计的情况下, 热带性质的科占59.0%, 多于温带性质的科; 热带性质的属占47.8%, 略多于温带性质的属(表2)。

2.3 径级结构

样地内所有个体的径级结构分布接近倒“J”型(图4), 平均胸径5.32 cm, DBH在1-5 cm的植株占总个体数的69.5%, 显示该群落更新良好; 另一方面, 样地内DBH > 30 cm的有675株, 仅占总个体数的0.9%, 但其胸高截面积占总胸高截面积的21.4%。另有60株植株的DBH > 50 cm (估计均为50多年前森林砍伐留下的植株), DBH最大的是褐叶青冈, 达88.4 cm。

表2 乌岩岭森林动态监测样地木本植物区系类型
Table 2 The areal-types of woody plants in the 9 ha Wuyanling forest dynamics plot

| 分布区类型 Areal type | 科数 No. of families | 科的比例 Proportion of families (%) | 属数 No. of genera | 属的比例 Proportion of genera (%) |
|--|-----------------------|------------------------------------|---------------------|----------------------------------|
| 1. 广布 Widespread | 9 | — | 0 | — |
| 2. 泛热带 Pantropic | 14 | 35.9 | 17 | 18.5 |
| 3. 东亚及热带南美间断 Tropical Asia and South Tropical America disjuncted | 6 | 15.4 | 7 | 7.6 |
| 4. 旧世界热带 Old World Tropic | 1 | 2.6 | 4 | 4.3 |
| 5. 热带亚洲至热带大洋洲 Tropical Asia to Tropical Australasia Oceania | 1 | 2.6 | 2 | 2.2 |
| 6. 热带亚洲至热带非洲 Tropical Asia to Tropical Africa | 0 | 0.0 | 2 | 2.2 |
| 7. 热带亚洲 Tropical Asia | 1 | 2.6 | 12 | 13.0 |
| 热带合计 Total of Tropics (2–7) | 23 | 59.0 | 44 | 47.8 |
| 8. 北温带 North Temperate | 12 | 30.8 | 17 | 18.5 |
| 9. 东亚及北美间断East Asia and North America disjuncted | 3 | 7.7 | 16 | 17.4 |
| 12. 地中海区、西亚至中亚 Mediterranean, West Asia to Central Asia | 0 | 0.0 | 1 | 1.1 |
| 14. 东亚 East Asia | 1 | 2.6 | 9 | 9.8 |
| 温带合计 Total of Temperate (8, 9, 12, 14) | 16 | 41.0 | 43 | 46.7 |
| 15. 中国特有 Endemic to China | 0 | 0.0 | 5 | 5.4 |

从样地最优势的9个物种的径级结构(图5)可以看出:甜槠与短尾柯(*Lithocarpus brevipendulus*)均为波动型,这两个乔木物种在最小径级都有相当多的幼树。但甜槠在10–20 cm间出现另一高峰,个体数占其总个体数的43%,短尾柯则在10–25 cm间出现另一高峰,个体数占其总个体数的60%。褐叶青冈为倒“J”型,具有大量的幼树,DBH在1–10 cm的个体占总个体数的51%。木荷(*Schima superba*)的径级结构为偏常态分布,以DBH = 13 cm为中心向两侧递减,其8–18 cm的个体占总个体数的44%。鹿角杜鹃、浙江新木姜子(*Neolitsea aurata* var. *chekiangensis*)、马银花(*Rhododendron ovatum*)、窄基红褐桤(*Eurya rubiginosa* var. *attenuata*)、尖连蕊茶(*Camellia cuspidata*)为样地内最优势的5个小乔木和灌木物种,其径级结构均为倒“J”型,且大多数个体的DBH < 5 cm。对于不少物种而言(如窄基红褐桤和尖连蕊茶等),几乎所有个体的DBH < 15 cm。

2.4 优势种空间分布

纵观样地最优势的9个物种的空间分布发现:不同树种呈现出不同程度的具生境偏好性的聚集分布格局。甜槠、褐叶青冈、木荷和短尾柯明显聚集分布于山脊和山坡周围,鹿角杜鹃、窄基红褐桤、浙江新木姜子和马银花广泛分布于整个样地中,并在一定程度上聚集分布于山脊和山坡周围,尖连蕊

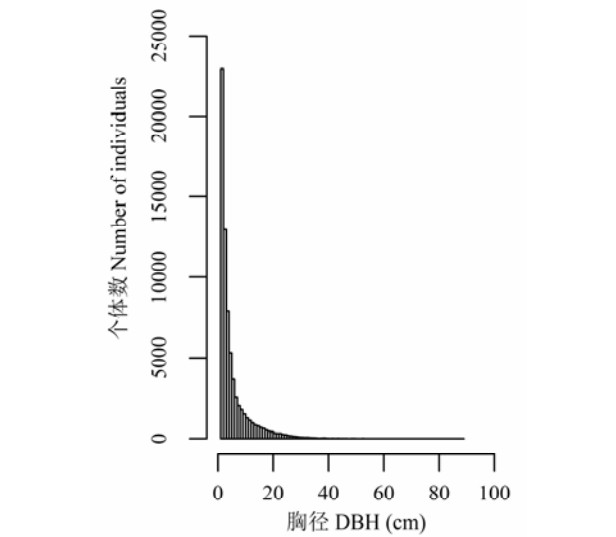


图4 乌岩岭9 ha森林动态监测样地胸径≥ 1 cm的木本植物径级分布图
Fig. 4 Size-class of diameter at breast height (DBH) ≥ 1 cm of woody plants in the 9 ha Wuyanling forest dynamics plot

茶主要聚集分布在山坡和沟谷周围(图6, 附录1)。从不同径级个体的空间分布来看:褐叶青冈、鹿角杜鹃、木荷、窄基红褐桤、浙江新木姜子、马银花、尖连蕊茶和短尾柯的空间分布范围大致相当,甜槠的大径级个体空间分布范围较小径级个体广泛(附录1)。

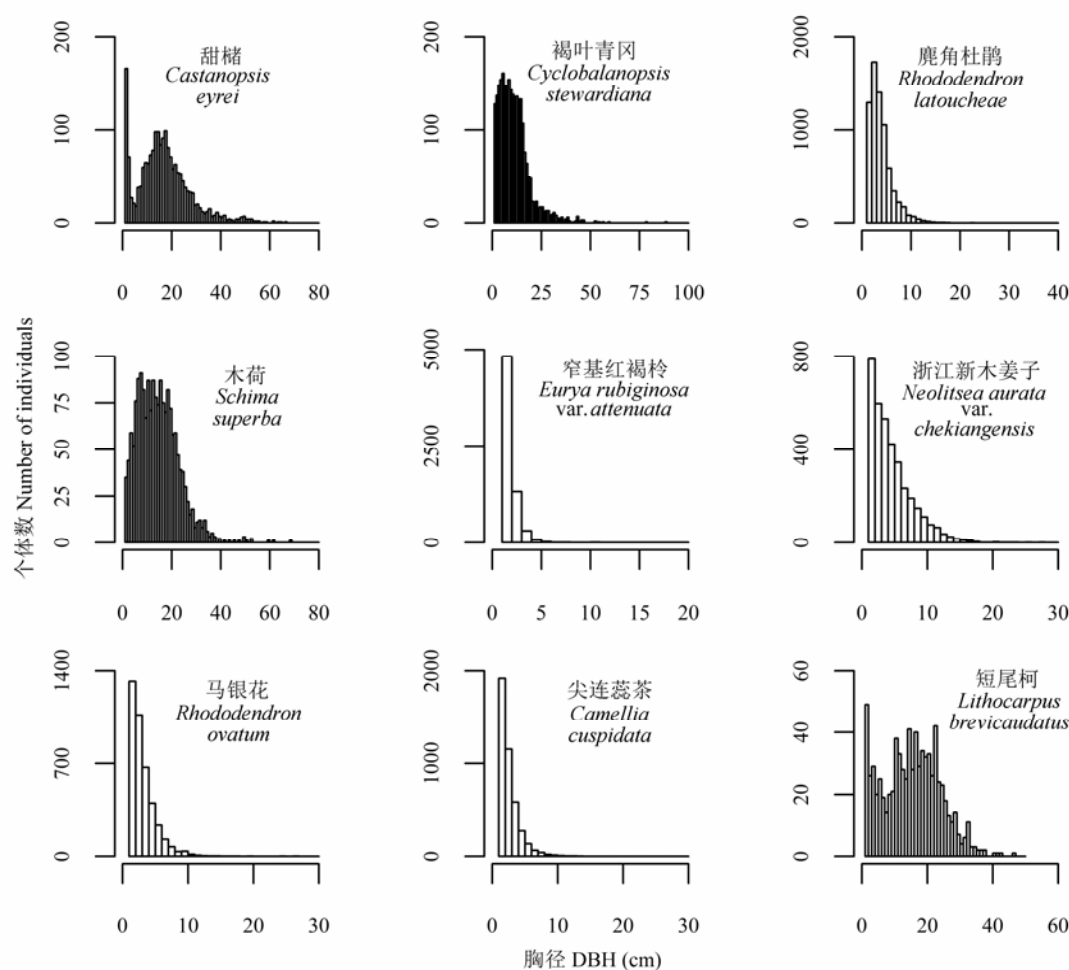


图5 乌岩岭9 ha森林动态监测样地9个优势种的径级结构

Fig. 5 Size-class of diameter at breast height (DBH) distributions of nine dominant species in the 9 ha Wuyanling forest dynamics plot

3 讨论

整体而言, 乌岩岭样地所在群落不管是在物种组成、多度或是胸高截面积分布上, 均以壳斗科、樟科、山茶科、冬青科、杜鹃花科和山矾科等科为主; 常绿阔叶物种的重要值、多度和胸高截面积之和分别为落叶阔叶物种的4倍、8倍和3倍, 针叶物种所占比例极小; 乔木物种以甜槠、褐叶青冈、木荷和短尾柯占优势, 这4者的重要值累积达19.9%。上述特征充分说明该群落中亚热带常绿阔叶林的典型特征。从个体密度来看, 乌岩岭样地达7,933株/ha, 高于天童(4,730株/ha)、古田山(5,863株/ha)、百山祖(6,189株/ha)、黑石顶(5,383株/ha)、鼎湖山(3,573株/ha)、福山(4,580株/ha)和莲花池(6,131株/ha)等常

绿阔叶林原生林或老龄林样地(宋永昌等, 2015), 反映了次生常绿阔叶林个体密度较高这一特性。从种-面积关系或从物种多度分布格局来看, 均显示群落内少数物种占相当优势, 同时有大量的稀有种(占总物种数的29.5%)。在森林垂直结构上, 乔木层以甜槠、褐叶青冈、木荷和短尾柯等为主, 亚乔木层和灌木层则以鹿角杜鹃、窄基红褐柃、浙江新木姜子、马银花、尖连蕊茶、满山红、格药柃和凤凰润楠(*Machilus phoenicis*)等占优。

值得一提的是, 乌岩岭样地物种丰富, 虽然样地面积仅有9 ha, 但所含物种有47科92属200种。而同处浙江省的古田山24 ha样地只有49科103属159种(祝燕等, 2008), 天童20 ha样地有51科94属152种(杨庆松等, 2011), 地处广东省的鼎湖山20 ha样地

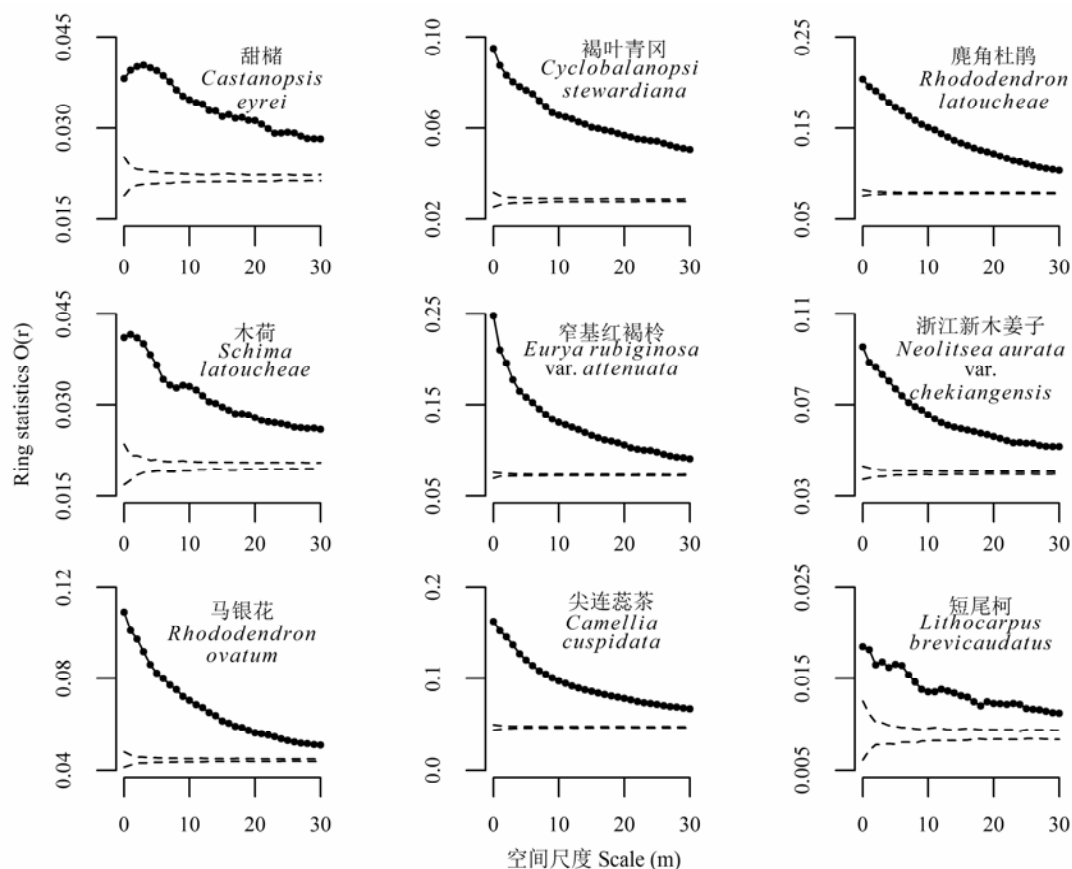


图6 乌岩岭9 ha森林动态监测样地9个优势种在完全随机模型下的空间分布格局

Fig. 6 Spatial distribution pattern under complete spatial randomness (CSR) null model of nine dominant species in the 9 ha Wuyuanling forest dynamics plot

有56科119属210种(叶万辉等, 2008)。虽然这几个样地均为常绿阔叶林(前三者为中亚热带常绿阔叶林, 后者为南亚热带常绿阔叶林), 但乌岩岭样地的物种数远高于古田山和天童山, 比起纬度明显低得多的鼎湖山样地也毫不逊色。造成这种格局的原因比较复杂, 主要可归于两点: 一方面与物种多样性的纬度地带性特征有关; 另一方面可能与演替有关。一般认为在形成顶极群落的过程中, 顶极树种通过拓宽生态位等方式确立优势地位, 致使一些竞争力和/或更新能力弱的物种被淘汰出群落(胡正华等, 2005; Wang *et al.*, 2006)。以大型森林动态监测样地为平台进行长期监测研究将是揭示后者机制的最佳手段。

乌岩岭样地木本植物热带性质的科和属分别占总科属数的59.0%和47.8%, 植物区系形成了一种古热带和泛北极两大植物区系成分相互交融、彼此

渗透的格局, 此结论与乌岩岭保护区区系组成分析结果(雷祖培等, 2009)基本一致, 这也表明样地的选址具有较好的典型性。乌岩岭样地热带性质的属以泛热带和热带亚洲分布类型为主, 温带性质的属以北温带和东亚及北美间断分布为主, 这和浙江(郑朝宗, 1987)乃至全国(吴征镒等, 2011)的情况基本相似。从不同常绿阔叶林监测样地内的热带性质科属数所占比例来看: 鼎湖山样地的热带属占89.9%(叶万辉等, 2008); 百山祖样地的热带属占43.2%(徐敏等, 2007); 古田山样地的热带科占64.9%, 热带属占53.0%(祝燕等, 2008); 天童山样地的热带科占61.9%, 热带属占52.7%(杨庆松等, 2011)。由此可知, 一定区域内的植物区系组成与其所在地理纬度、海拔和气候条件等都密切相关。

样地内木本植物的平均胸径为5.32 cm, 而纬度接近的天童样地平均胸径为5.66 cm(杨庆松等,

2011), 古田山样地平均胸径为 5.21 cm (祝燕等, 2008), 表明该样地的次生常绿阔叶林与其他两个老龄/原生常绿阔叶林的平均胸径十分相近。样地内整体径级结构接近倒“J”型, 表明群落内有充足的幼树更新。主要乔木物种的径级结构, 如甜槠呈波动型, 木荷为偏常态分布, 暗示过去森林可能有较多干扰发生。但真正的机制是什么则还需要做更深入的资料分析, 并配合长期的监测进行研究。

物种的空间分布是一个古老而又年轻的话题, 尽管目前这方面的研究开始转向探索物种分布的形成机制, 但是物种空间分布的研究仍然是其基础 (Li *et al.*, 2009; Lin *et al.*, 2011; Lan *et al.*, 2012)。就乌岩岭样地而言, 由于整个样地都处于背阴面, 山脊是整个样地中光照最为充足的地带, 因此在 9 个优势种中, 有 8 个物种 (尖连蕊茶除外) 均在此类生境中呈聚集分布; 山坡是样地中各项条件较为均衡的地带, 9 个优势种均在此类生境中呈聚集分布; 相对而言, 沟谷是样地中光照最少的地带, 且乌岩岭样地的这类生境往往土层较薄或者岩石林立, 因此仅较耐阴的灌木优势种尖连蕊茶在此聚集分布。李立等 (2010) 对同为亚热带的古田山 24 ha 样地内主要乔木优势种甜槠与木荷空间分布的研究表明, 这两个物种都广泛分布于整个样地, 甜槠在样地的高海拔沟谷和低海拔山脊的生境中呈明显的聚集分布, 而木荷在样地高海拔山脊周围表现出明显的聚集分布, 这与乌岩岭的研究结果存在少许差别, 可能是由于样地海拔、坡向和岩石覆盖度等差异共同导致的。此外, 甜槠的大径级个体空间分布范围较小径级个体广泛, 这可能是因为当年砍伐时余留了不少个体所致 (图 5)。

对于任一森林而言, 对其动态了解越多, 对其经营、管理和保护的帮助就越大 (Kirby *et al.*, 1996)。设立大型森林动态监测样地将帮助我们了解生物多样性的形成与维持机制, 以充足、具体的数据响应包括理论生态学或生物多样性保护相关的议题 (Condit, 1995)。大样地建立的一大目标就是有效监测群落内多个植物物种生长、死亡以及补员的动态, 并以加大取样面积来增加各物种的取样数。在乌岩岭 9 ha 样地内, $DBH \geq 1$ cm 且个体数超过 100 株的物种有 67 个, 足以代表监测样地内重要物种的动态变化。另外, 样地内包含了大量的稀有种, 了解这些稀有种如何在样地内存续将有助于了解生物多

样性的维持机制。此外, 同一种群在不同尺度下会呈现不同的空间分布格局, 且在不同尺度下发生作用的生态机制不同 (Ricklefs, 2004)。大样地提供了样地内所有物种在多个尺度下的空间分布信息, 结合时间上的动态信息, 将能帮助我们深入探讨不同生态机制对森林群落的作用, 进而帮助我们制定有效的生物多样性经营、管理与保护策略。

致谢: 浙江大学丁文勇、刘金亮、胡广、金毅等, 浙江乌岩岭国家级自然保护区管理局何振洪、章书声等参与了野外调查、数据录入等工作。浙江乌岩岭国家级自然保护区管理局和温州工业科学研究院对本研究给予了大力支持。浙江大学郑朝宗教授、温州大学丁炳扬教授和杭州师范大学金孝锋教授等对物种鉴定给予了很大的帮助。台湾东华大学陈毓昀博士给予了技术指导。赖正标、姜幸福、何土法等师傅参加了野外调查工作。在此一并致谢!

参考文献

- Cai XA (蔡锡安), Peng SL (彭少麟), Cao HL (曹洪麟), Yu ZY (余作岳) (1998) Community analysis of a secondary evergreen broad-leaved forest at Luogang, Guangzhou. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), **4**, 107–114. (in Chinese with English abstract)
- Cao HL (曹洪麟), Cai XA (蔡锡安), Peng SL (彭少麟), Yu ZY (余作岳) (1999) An analysis of the community of secondary evergreen broad-leaved forest in Longkou, Heshan. *Tropical Geography* (热带地理), **19**, 312–317. (in Chinese with English abstract)
- Condit R (1995) Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 18–22.
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Springer, Berlin.
- Da LJ (达良俊), Yang YC (杨永川), Song YC (宋永昌) (2004) Population structure and regeneration types of dominant species in an evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, eastern China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **28**, 376–384. (in Chinese with English abstract)
- Editorial Committee of *Physical Geography of China*, Chinese Academy of Sciences (中国科学院中国自然地理编辑委员会) (1983) *Physical Geography of China: Phytogeography* (中国自然地理: 植物地理). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Editorial Committee of *Annals of Wuyanling Nature Reserve* (乌岩岭自然保护区志编纂委员会) (2014) *Annals of Wuyanling Nature Reserve* (乌岩岭自然保护区志). China

- Modern Economic Publishing House, Beijing. (in Chinese)
- Hao ZQ (郝占庆), Li BH (李步杭), Zhang J (张健), Wang XG (王绪高), Ye J (叶吉), Yao XL (姚晓琳) (2008) Broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest plot in Changbaishan (CBS) of China: community composition and structure. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), **32**, 238–250. (in Chinese with English abstract)
- Hubbell SP, Foster RB (1986) Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. In: *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity* (ed. Soulé ME), pp. 205–231. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Hu ZH (胡正华), Yu MJ (于明坚), Suo FX (索福喜) (2005) The plant species diversity of the evergreen broad-leaved forest in Gutian Mountain National Nature Reserve. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), **21**, 134–137. (in Chinese with English abstract)
- Jiang HQ (姜汉桥), Duan CQ (段昌群), Yang SH (杨树华), Wang CY (王崇云), Su WH (苏文华) (2010) *Plant Ecology*, 2nd edn (植物生态学(第2版)). Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Kirby KJ, Thomas RC, Dawkins HC (1996) Monitoring of changes in tree and shrub layers in Wytham woods (Oxfordshire), 1974–1991. *Forestry*, **69**, 319–334.
- Lan G, Getzin S, Wiegand T, Hu Y, Xie G, Zhu H, Cao M (2012) Spatial distribution and interspecific associations of tree species in a tropical seasonal rain forest of China. *PLoS ONE*, **7**, e46074.
- Lei ZP (雷祖培), Kang HJ (康华靖), Zhang SR (张书润), Lin RF (林瑞丰), Zhou BL (周秉良) (2009) Analysis of the floristic character of seed plants in Wuyanling National Nature Reserve from Zhejiang Province. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), **27**, 290–296. (in Chinese with English abstract)
- Li L (李立), Chen JH (陈建华), Ren HB (任海保), Mi XC (米湘成), Yu MJ (于明坚), Yang B (杨波) (2010) Spatial patterns of *Castanopsis eyrei* and *Schima superba* in mid-subtropical broad-leaved evergreen forest in Gutianshan National Nature Reserve, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **34**, 241–252. (in Chinese with English abstract)
- Li L, Huang ZL, Ye WH, Cao HL, Wei SG, Wang ZG, Lian JY, Sun IF, Ma KP, He FL (2009) Spatial distributions of tree species in a subtropical forest of China. *Oikos*, **118**, 495–502.
- Lin YC, Chang-Yang CH, Wang HH, Sun IF (2011) Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation. *Oecologia*, **165**, 175–184.
- Linares-Palomino R, Alvarez SIP (2005) Tree community patterns in seasonally dry tropical forests in the Cerros de Amotape Cordillera, Tumbes, Peru. *Forest Ecology and Management*, **209**, 261–272.
- Liu HF (刘海丰), Li L (李亮), Sang WG (桑卫国) (2011) Species composition and community structure of the Donglingshan forest dynamics plot in a warm temperate deciduous broad-leaved secondary forest, China. *Biodiversity Science* (生物多样性), **19**, 232–242. (in Chinese with English abstract)
- Lou MQ (楼曼青), Yin PZ (殷佩章) (1987) The relationship between forest vegetation and soil fertility in Wuyanling Nature Reserve, Zhejiang Province, East China. *Chinese Journal of Soil Science* (土壤通报), **3**, 115–117. (in Chinese)
- Lu G (卢刚), Shen AH (沈爱华), Zhang J (张健), Ge YJ (葛永金), Yuan WG (袁位高), Jiang B (江波), Zhu JR (朱锦茹) (2010) Study on structure characteristics of secondary broad-leaved forest community in the southern Zhejiang. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology* (浙江林业科技), **30**(1), 36–40. (in Chinese with English abstract)
- Luo ZR, Mi XC, Chen XR, Ye ZL, Ding BY (2012) Density dependence is not very prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos*, **121**, 1239–1250.
- Ma KP (马克平) (2008) Large scale permanent plots: important platform for long term research on biodiversity in forest ecosystem. *Journal of Plant Ecology (Chinese version)* (植物生态学报), **32**, 237. (in Chinese)
- Morin PJ (2011) *Community Ecology*, 2nd edn. John Wiley & Sons, New York.
- Pei NC (裴男才) (2011) Large scale permanent plot can do well for the floristic study of seed plant. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **33**, 615–621. (in Chinese with English abstract)
- R Core Team (2015) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Ricklefs RE (2004) A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, **7**, 1–15.
- Song YC (宋永昌), Yan ER (阎恩荣), Song K (宋坤) (2015) Synthetic comparison of eight dynamics plots in evergreen broadleaf forests, China. *Biodiversity Science* (生物多样性), **23**, 139–148. (in Chinese with English abstract)
- Wang B (王斌), Huang YS (黄俞淞), Li XK (李先琨), Xiang WS (向悟生), Ding T (丁涛), Huang FZ (黄甫昭), Lu SH (陆树华), Han WH (韩文衡), Wen SJ (文淑均), He LJ (何兰军) (2014) Species composition and spatial distribution of a 15 ha northern tropical karst seasonal rain forest dynamics study plot in Nonggang, Guangxi, southern China. *Biodiversity Science* (生物多样性), **22**, 141–156. (in Chinese with English abstract)
- Wang DP, Ji SY, Chen FP, Xing FW, Peng SL (2006) Diversity and relationship with succession of naturally regenerated southern subtropical forests in Shenzhen, China and its comparison with the zonal climax of Hong Kong. *Forest Ecology and Management*, **222**, 384–390.
- Wiegand T, Moloney KA (2004) Rings, circles and null models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, **104**, 209–229.
- Wu ZY (吴征镒) (1991) The areal-types of Chinese genera of

- seed plants. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **13** (Suppl. IV), 1–139. (in Chinese with English abstract)
- Wu ZY (吴征镒) (1980) *Vegetation of China* (中国植被). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Wu ZY (吴征镒), Sun H (孙航), Zhou ZK (周浙昆), Li DZ (李德铎), Peng H (彭华) (2011) *Floristics of Seed Plants from China* (中国种子植物区系地理). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Wu ZY (吴征镒), Zhou ZK (周浙昆), Li DZ (李德铎), Peng H (彭华), Sun H (孙航) (2003) The areal-types of the world families of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **25**, 245–257. (in Chinese with English abstract)
- Xu M (徐敏), Luo ZR (骆争荣), Yu MJ (于明坚), Ding BY (丁炳扬), Wu YG (吴友贵) (2007) Floristic composition and community structure of mid-montane evergreen broad-leaved forest in north slope of Baishanzu Mountain. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)* 浙江大学学报(农业与生命科学版), **33**, 450–457. (in Chinese with English abstract)
- Yang QS (杨庆松), Ma ZP (马遵平), Xie YB (谢玉彬), Zhang ZG (张志国), Wang ZH (王樟华), Liu HM (刘何铭), Li P (李萍), Zhang N (张娜), Wang DL (王达力), Yang HB (杨海波) (2011) Community structure and species composition of an evergreen broad-leaved forest in Tiantong's 20 ha dynamics plot, Zhejiang Province, eastern China. *Biodiversity Science* (生物多样性), **19**, 215–223. (in Chinese with English abstract)
- Ye WH (叶万辉), Cao HL (曹洪麟), Huang ZL (黄忠良), Lian JY (练琚愉), Wang ZG (王志高), Li L (李林), Wei SG (魏识广), Wang ZM (王章明) (2008) Community structure of a 20 hm² lower subtropical evergreen broad-leaved forest plot in Dinghushan, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese version)* (植物生态学报), **32**, 274–286. (in Chinese with English abstract)
- Zhang J, Chu ZY, Ge Y, Zhou XL, Hong J, Chang J, Peng CH, Zheng JW, Jiang B, Zhu JR, Yu SQ (2008) TRIPLEX model testing and application for predicting forest growth and biomass production in the subtropical forest zone of China's Zhejiang Province. *Ecological Modelling*, **219**, 264–275.
- Zheng CZ (郑朝宗) (1987) Characteristics of Zhejiang flora. *Journal of Hangzhou University (Natural Science)* (杭州大学学报(自然科学版)), **14**, 348–361. (in Chinese with English abstract)
- Zhu Y, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2010) Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos*, **119**, 109–119.
- Zhu Y (祝燕), Zhao GF (赵谷凤), Zhang LW (张俐文), Shen GC (沈国春), Mi XC (米湘成), Ren HB (任海保), Yu MJ (于明坚), Chen JH (陈建华), Chen SW (陈声文), Fang T (方腾) (2008) Community composition and structure of Gutianshan forest dynamics plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, east China. *Journal of Plant Ecology (Chinese version)* (植物生态学报), **32**, 262–273. (in Chinese with English abstract)

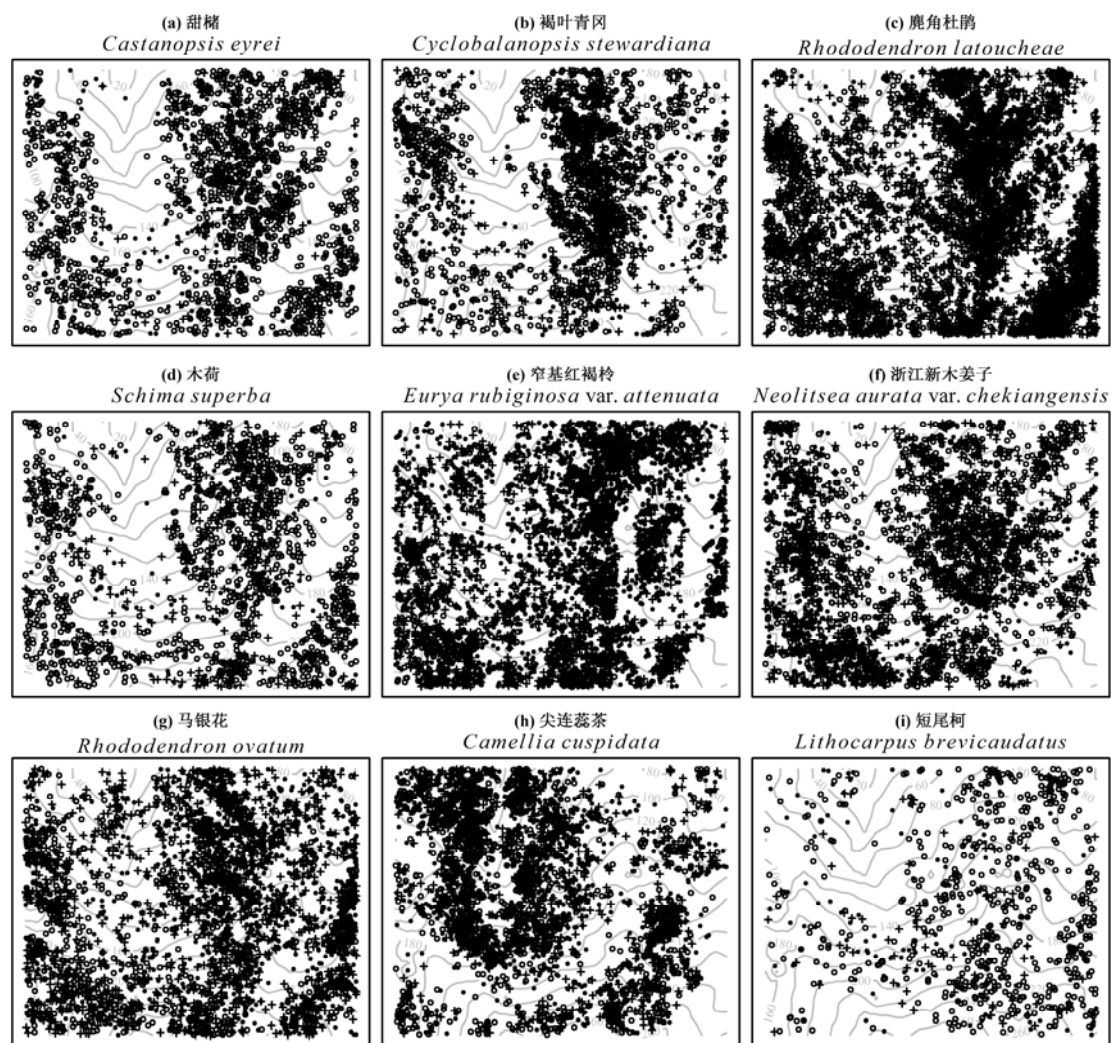
(责任编辑: 王希华 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 乌岩岭9 ha森林动态监测样地9个优势种的空间分布图

Appendix 1 Spatial distribution of nine dominant species in the 9 ha Wuyanling forest dynamics plot

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/w2015-110-1.pdf>



附录1 乌岩岭9 ha森林动态监测样地9个优势种的空间分布图。对于乔木物种(a, b, d和i), •, DBH < 5 cm, +, 5 cm ≤ DBH < 10 cm, ○, DBH ≥ 10 cm; 对于小乔木和灌木物种(c, e, f, g和h), •, DBH < 2.5 cm, +, 2.5 cm ≤ DBH < 5 cm, ○, DBH ≥ 5 cm。

Appendix 1 Spatial distribution of nine dominant species in the 9 ha Wuyanling forest dynamics plot. Different symbol indicates three different DBH classes, for tree species (i.e., a, b, d and i), •, DBH < 5 cm, +, 5 cm ≤ DBH < 10 cm, ○, DBH ≥ 10 cm; for small tree and shrub species (i.e., c, e, f, g and h), •, DBH < 2.5 cm, +, 2.5 cm ≤ DBH < 5 cm, ○, DBH ≥ 5 cm.