

· 研究报告 ·

## 浙江瑞安公益林群落结构及其与环境的相关性

叶诺楠<sup>1</sup>, 沈娜娉<sup>2</sup>, 商天其<sup>1</sup>, 高洪娣<sup>3</sup>, 管杰然<sup>1</sup>, 伊力塔<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>浙江农林大学林业与生物技术学院, 临安 311300; <sup>2</sup>国家林业局华东林业调查规划设计院, 杭州 310019

<sup>3</sup>浙江省林业生态工程管理中心, 杭州 310020

**摘要** 运用CCA排序、TWINSpan等级分类、物种多样性以及种间联结等分析方法探讨了浙江省瑞安市公益林群落中地形因子对植物空间分布格局的影响以及主要优势物种的种间关系, 以期解释公益林群落特征及其与环境因子的关系。结果表明, 瑞安市公益林物种分布受海拔、坡度和坡向(总体上可解释69.1%的环境因子)的影响。运用TWINSpan等级分类, 在种-环境CCA排序结果的基础上将群落大致划分为13类群丛, 其中以马尾松(*Pinus massoniana*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)和柳杉(*Cryptomeria fortunei*)为优势种的群丛个数最多; 群落的多样性水平总体较高, 以马尾松、杉木和柳杉为优势种的群丛因其具有较好的地形条件而多样性最高; 群落垂直层次的物种多样性由大到小依次为: 灌木层>乔木层>草本层, 同时3个垂直层次中主要优势种的正负关联比低(均小于2), 其中乔木层优势种的正负关联比最高, 说明研究区群落结构尚不稳定, 但乔木层相对比较稳定。研究结果为研究区公益林管理提供理论支撑。

**关键词** 公益林, 典范对应分析, 二元指示种分析, 多样性, 种间联结

叶诺楠, 沈娜娉, 商天其, 高洪娣, 管杰然, 伊力塔 (2017). 浙江瑞安公益林群落结构及其与环境的相关性. 植物学报 52, 496–510.

在揭示植物群落结构特征的过程中, 数量分类和排序是一种重要手段(Brian and Kasard, 1977)。植物群落在自然生态系统中的分布和发展受到生境中各种生态因子的直接或间接影响, 即群落生境的差异影响物种分布。例如, 地形是导致植物群落生境差异的重要影响因子, 其可间接调控生境中其它生态因子, 从而对植物群落的结构组成和空间分布产生一定影响(Swanson et al., 1988; Forman, 1995)。而在群落排序分类的基础上探究不同环境梯度上群落的物种多样性, 不但可揭示环境梯度上的群落分布格局对物种多样性的响应(王晶等, 2016), 也为解释不同群落类型的分布与周围生态因子之间的关系提供重要信息(张金屯, 1995; 朱彦鹏等, 2013)。为了解群落的稳定性, 研究者在群落物种多样性分析过程中引入种间联结分析(张金屯, 1995; 王伯荪等, 1995)。种间联结分析可反映物种在不同生境中的相互作用及相互联系, 从而提高对群落结构的认识。2001年, 浙江省全面启动公益林建设工程, 其改善生活环境、维持生态平衡及满足生态和人类社会需求的作用日益突显(江波, 2005;

袁位高, 2009; 李土生和袁位高, 2011), 但封山育林的传统经营管理模式使公益林的效益未能达到最大化。因此深入开展公益林群落数量及结构研究, 充分了解公益林群落结构显得尤为重要。近年来, 对浙江公益林群落数量以及结构的研究不断增加(管杰然等, 2012; 钱逸凡等, 2012, 2013), 这为建立科学合理的公益林管理模式提供重要的理论支撑。

本研究从瑞安市公益林群落结构入手, 采用数量生态学中运用成熟的方法对群落结构特征及其与地形因子之间的内在关系进行分析。我们先利用典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)探索地形因子对物种分布及发展的影响, 并采用TWINSpan对群落进行分类; 在分类基础上测算各类群丛的物种多样性指数; 最后以 $\chi^2$ 检验为基础, 结合联结系数(association coefficient, AC)和共同出现百分率(percentage co-occurrence, PC)对群落主要优势种进行种间联结分析(李智叁和李凤日, 2008)。我们尝试探寻并弥补以往群落数量分析中运用单一方法进行研究的弊病, 综合运用分类排序、物种多样性和种间联

收稿日期: 2016-05-26; 接受日期: 2016-10-11

基金项目: 浙江省重点科技创新团队(No.2011R50027)

\* 通讯作者。E-mail: yilida@126.com

结三大理论,力求更加科学地解释瑞安市公益林地形因子对群落空间分布格局的影响以及主要优势物种之间的相互关系,以期深入解析公益林的结构,并为区域公益林的分类经营管理提供理论依据,同时也为群落数量研究提供新思路。

## 1 研究区概况

瑞安市位于浙江省东南部,地理位置为 $120^{\circ}10'15''$ - $121^{\circ}13'38''$ E,  $27^{\circ}36'20''$ - $27^{\circ}59'38''$ N。全市地形以低山丘陵为主,大致呈六山二水二分田的结构格局。境内地势从西北向东南呈梯形倾斜,依次分布低山、丘陵、平原、浅海滩涂及岛屿5个层次的地貌特征(罗佳竺, 2012),海拔主要在600-1 000 m。全市属中亚热带海洋型季风气候,四季分明,雨量充沛,日照充足,无霜期长,冬无严寒,夏无酷暑。境内年平均温度 $17.9^{\circ}\text{C}$ ,年平均降水量1 527.2 mm,年平均相对湿度82%,夏季受台风影响较大。市内植被总面积126 923.8  $\text{hm}^2$ ,林业用地70 562.7  $\text{hm}^2$ ,林木绿化率为46.88%,森林覆盖率为44.88%。该市有国家级重点公益林地1 878.1  $\text{hm}^2$ ,占全市公益林(地)的6.62%;省级公益林地20 075.1  $\text{hm}^2$ ,占70.76%;温州市级公益林地3 285.4  $\text{hm}^2$ ,占11.58%;本市级公益林地3 132.4  $\text{hm}^2$ ,占11.04%。市内森林植被处于浙江省植被分区中亚热带常绿阔叶林南部亚地带与北部亚地带交界处,兼有中亚热带南部亚地带最北缘与北部亚地带最南缘的过渡地带特点(戴守斌, 2012)。全市森林类型主要分为暖性针叶林、阔叶林、针阔叶混交林、竹林、经济林及灌草丛6大类。

## 2 研究方法

### 2.1 样地设置

将瑞安市森林资源二类清查数据中的公益林小班作为总体样本,利用典型抽样方法结合样方布设原则设置公益林固定监测样地92个,每样地面积为 $20\text{ m}\times 20\text{ m}$ 。在每个样地对角线上随机设置3个 $2\text{ m}\times 2\text{ m}$ 的灌木、草本固定小样方。记录样地的基本信息,包括经纬度、海拔、土壤类型、坡向、坡度、坡位及郁闭度等环境因子(张华柳等, 2011; 伊力塔等, 2012);并对样方内的乔木层进行每木调查,记录种名、树号、高

度、胸径( $>5\text{ cm}$ )、冠幅及枝下高;同时记录灌木层、草本层的种名、丛数、高度及盖度等信息(郑超超等, 2013)。

### 2.2 数据分析

#### 2.2.1 重要值

各个种群的重要值能反映种群在群落中的作用和地位,计算公式如下:

乔木层重要值IV (%)=(相对多度+相对显著度+相对高度)/3;

灌木和草本层重要值IV (%)=(相对盖度+相对多度)/2(商天其等, 2015)。

乔木层重要值计算公式中的相对显著度指胸高断面面积的相对值。

#### 2.2.2 CCA排序及TWINSpan分类

典范对应分析,即CCA排序,是把分析与多元回归结合起来的非线性多元直接梯度分析方法(栾青杉等, 2007; 孟睿等, 2013)。我们在92个样方中选取乔木、灌木、草本层中重要值大于0.1的114个物种作为研究对象,其中乔木层35种,灌木层59种,草本层20种。用海拔、坡度、坡位及坡向4个地形因子建立环境因子数据矩阵并将其导入Canoco 5.0软件中,应用CCA排序法对其进行群落排序。我们还运用目前国际上常用的二元指示种分析(two-way indicator species analysis, TWINSpan)方法(巨天珍等, 2012),结合114个物种数据对研究区群落进行分类。

#### 2.2.3 物种多样性指数

物种多样性指数能够反映出群落的结构特征。研究表明,Shannon-Wiener多样性指数( $H$ )可较好地反映群落的个体密度、生境差异、类型以及演替阶段(郑元润, 1998)。同时,多样性与均匀度也有很大关系(Wilsey and Potvin, 2000)。Pielou均匀度指数( $J$ )可以较好地反映个体数量分布的均匀程度(Pielou, 1975; 孙军和刘东艳, 2014)。Simpson指数( $D$ )则被认为是反映群落优势度较好的指标(Peet, 1974; Routledge, 1979)。本研究采用物种丰富度( $S$ )、Pielou均匀度指数( $J$ )、Shannon-Wiener多样性指数( $H$ )和Simpson指数( $D$ )作为衡量群落生物多样性的指标(沈泽昊等, 2000)。

物种丰富度以群落中的物种总数 $S$ 表示。

Simpson指数

$$D=1-\sum_{i=0}^s P_i^2$$

Shannon-Wiener多样性指数

$$H=-\sum_{i=0}^s P_i(\ln P_i)$$

Pielou均匀度指数

$$J=H/H_{\max}=(-\sum_{i=0}^s P_i \ln(P_i))/\ln(S)$$

式中,  $P_i$ 为物种*i*的相对重要值,  $S$ 为物种数。

#### 2.2.4 种间联结

以 $\chi^2$ 检验为基础, 结合联结系数和共同出现百分率对研究区45个优势种(重要值>1)进行种间联结分析。

$\chi^2$ 检验2个物种之间是否关联, 使用非连续性数据的Yates连续校正 $\chi^2$ 值计算。

$$\chi^2 = \frac{(|ad-bc|-0.5n)^2 n}{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}$$

式中,  $n$ 为样方总数,  $a$ 为2个物种均出现样方数,  $b$ 、 $c$ 分别为仅有1个物种出现的样方数,  $d$ 为2个物种均未出现样方数。当 $ad>bc$ 时, 种对间为正联结; 当 $ad<bc$ 时, 种对间为负联结。若 $3.841<\chi^2<6.635$  ( $0.01<P<0.05$ ), 种对间联结性显著; 若 $\chi^2>6.635$ , 种对间联结性极显著(郭屹立等, 2012)。

联结系数(AC)说明种对间的联结程度。计算公式如下:

$$\begin{aligned} ad \geq bc, AC &= \frac{ad-bc}{(a+b)(b+d)} \\ bc > ad \text{ 且 } d \geq a, AC &= \frac{ad-bc}{(a+b)(a+c)} \\ bc > ad \text{ 且 } d < a, AC &= \frac{ad-bc}{(b+d)(d+c)} \end{aligned}$$

AC的值域为[-1, 1]。AC值越趋近于1, 种对间的正联结性越强; AC值越趋近于-1, 物种间的负联结性越强; AC值越趋近于0, 种对间的联结性越弱; 当AC值为0, 种对间完全独立(Hurlbert, 1969; 彭少麟和周厚诚, 1999; 刘金福等, 2001)。

共同出现百分率(PC)测度物种间正联结程度。计算公式如下:

$$PC = \frac{a}{a+b+c}$$

PC值介于0-1之间, 其值越接近1, 该种对之间的正联结关系越强; 反之, 其值越接近0, 该种对的正联结

关系越弱(张明霞等, 2015)。

## 3 结果与讨论

### 3.1 物种重要值

依据重要值公式, 计算92个样地的物种群落重要值, 得到重要值大于0.1的物种114种, 其中乔木层35种, 灌木层59种, 草本层20种。结果如表1所示。

### 3.2 种-环境的CCA排序

运用Canoco 5.0软件对研究区的114个优势物种进行典范对应分析, 得到排序轴与地形因子的关系以及各排序轴的特征值(表2)。其中第1轴和第2轴与地形因子呈显著相关( $P<0.001$ ), 特征值分别为0.290 0和0.198 0, 物种-环境相关性分别为0.820 0和0.741 0, 包含了69.1%的生态信息。故本研究采用第1轴和第2轴的信息对研究样地的环境及样地中物种与生长环境之间的关系分别进行分析。

在排序图(图1)中, 每个箭头都指示一种地形因子, 箭头与原点连线长度代表该地形因子对物种分布的影响大小, 连线越长, 影响程度越大; 箭头与排序轴所成的夹角大小则显示出该地形因子与排序轴之间的相关性, 角度越小, 相关性越大(郭晋平和张芸香, 2003; 郭道宇等, 2004; 贾晓妮等, 2007)。综合表2和图1可知, 海拔是与第1轴相关性最高的地形因子, 呈正相关, 相关系数为0.759 5, 其次是坡位和坡度; 与第2轴相关性最高的地形因子是坡度, 呈负相关, 相关系数为-0.685 3, 其次是海拔和坡向。

不同物种对生境的要求必然不同, 因此在CCA排序图中物种的分布存在差异(郑超超等, 2015)。排序图(图1)显示, 海拔水平随CCA的第1排序轴由左向右逐渐升高, 坡位则沿CCA的第1轴由左到右依次为下坡、中坡、上坡和全坡。位于第1轴右侧的物种, 如黄山松(*Pinus taiwanensis*)、柳杉(*Cryptomeria fortunei*)、老鼠矢(*Symplocos stellaris*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、山茶(*Camellia japonica*)和芒萁(*Dicranopteris pedata*)等主要受海拔和坡位的影响, 主要分布在海拔较高、光照条件较好的坡位上; 而枫香树(*Liquidambar formosana*)、赤楠(*Syzygium buxifolium*)、华东菝葜(*Smilax sieboldii*)、野茱萸(*Toxicodendron succedaneum*)和野雉尾金粉蕨(*Onychium japonicum*)等物

表1 浙江瑞安公益林92个样地中主要乔木、灌木和草本植物的重要值

Table 1 Importance values of the main tree, shrub and herb on 92 plots in ecological service forest of Rui'an city in Zhejiang province

Layer	Number	Species	Importance value	Layer	Number	Species	Importance value
Tree	1	<i>Pinus massoniana</i>	30.1251	48	<i>Syzygium buxifolium</i>	2.6616	
	2	<i>Cunninghamia lanceolata</i>	19.1471	49	<i>Camellia oleifera</i>	2.6044	
	3	<i>Cryptomeria fortunei</i>	11.7255	50	<i>Pinus massoniana</i>	2.4924	
	4	<i>Phyllostachys heterocyclus</i>	10.4433	51	<i>Camellia sinensis</i>	2.3143	
	5	<i>Schima superba</i>	6.4891	52	<i>Pleioblastus amarus</i>	2.1880	
	6	<i>Lithocarpus glaber</i>	2.7277	53	<i>Smilax china</i>	2.1092	
	7	<i>Liquidambar formosana</i>	2.5786	54	<i>Smilax sieboldii</i>	1.9226	
	8	<i>Cyclobalanopsis glauca</i>	2.1817	55	<i>Mallotus japonicus</i>	1.8279	
	9	<i>Castanopsis sclerophylla</i>	2.0855	56	<i>Liquidambar formosana</i>	1.7230	
	10	<i>Castanopsis eyrei</i>	1.5263	57	<i>Litsea cubeba</i>	1.6368	
	11	<i>Symplocos sumuntia</i>	1.4795	58	<i>Schima superba</i>	1.4864	
	12	<i>Myrica rubra</i>	1.0891	59	<i>Rubus phoenicolasius</i>	1.1355	
	13	<i>Eurya japonica</i>	0.8298	60	<i>Cyclobalanopsis glauca</i>	0.9140	
	14	<i>Pinus taiwanensis</i>	0.8262	61	<i>Symplocos stellaris</i>	0.8884	
	15	<i>Machilus thunbergii</i>	0.7395	62	<i>Rubus buergeri</i>	0.7625	
	16	<i>Ilex chinensis</i>	0.6225	63	<i>Camellia japonica</i>	0.7053	
	17	<i>Toxicodendron succedaneum</i>	0.4550	64	<i>Castanopsis sclerophylla</i>	0.6913	
	18	<i>Cinnamomum camphora</i>	0.4451	65	<i>Toxicodendron succedaneum</i>	0.6529	
	19	<i>Litsea cubeba</i>	0.3609	66	<i>Trachelospermum jasminoides</i>	0.5940	
	20	<i>Vernicia montana</i>	0.3327	67	<i>Adinandra millettii</i>	0.5748	
	21	<i>Ulmus pumila</i>	0.3149	68	<i>Dendrocalamopsis oldhami</i>	0.5642	
	22	<i>Camellia japonica</i>	0.2716	69	<i>Cryptomeria fortunei</i>	0.5083	
	23	<i>Elaeocarpus decipiens</i>	0.2526	70	<i>Lindera aggregata</i>	0.4966	
	24	<i>Loropetalum chinense</i>	0.2059	71	<i>Rubus xanthocarpus</i>	0.4675	
	25	<i>Ficus microcarpa</i>	0.2039	72	<i>Quercus fabri</i>	0.4185	
	26	<i>Mallotus japonicus</i>	0.1838	73	<i>Myrica rubra</i>	0.4185	
	27	<i>Cyclobalanopsis myrsinifolia</i>	0.1728	74	<i>Lespedeza bicolor</i>	0.4092	
	28	<i>Eucalyptus camaldulensis</i>	0.1678	75	<i>Pinus taiwanensis</i>	0.4092	
	29	<i>Diospyros kaki</i>	0.1445	76	<i>Rosa laevigata</i>	0.4092	
	30	<i>Rhus chinensis</i>	0.1296	77	<i>Rhus chinensis</i>	0.3742	
	31	<i>Albizia kalkora</i>	0.1260	78	<i>Neocinnamomum chekiangense</i>	0.3602	
	32	<i>Paulownia tomentosa</i>	0.1199	79	<i>Osmanthus fragrans</i>	0.3509	
	33	<i>Machilus leptophylla</i>	0.1132	80	<i>Glochidion puberum</i>	0.3101	
	34	<i>Adinandra millettii</i>	0.1109	81	<i>Ulmus pumila</i>	0.3019	
	35	<i>Quercus fabri</i>	0.1099	82	<i>Gardenia jasminoides</i>	0.2985	
Shrub	36	<i>Eurya japonica</i>	13.5139	83	<i>Vernicia fordii</i>	0.2845	
	37	<i>Rhododendron simsii</i>	7.6406	84	<i>Toxicodendron sylvestre</i>	0.2553	
	38	<i>Loropetalum chinense</i>	5.6483	85	<i>Eucalyptus camaldulensis</i>	0.2437	
	39	<i>Phyllostachys heteroclada</i>	5.5905	86	<i>Diospyros kaki</i>	0.2437	
	40	<i>Cunninghamia lanceolata</i>	4.3673	87	<i>Dalbergia hupeana</i>	0.2145	
	41	<i>Symplocos sumuntia</i>	4.3183	88	<i>Photinia serratifolia</i>	0.2029	
	42	<i>Brachystachyum densiflorum</i>	4.3177	89	<i>Melia azedarach</i>	0.1655	
	43	<i>Castanopsis eyrei</i>	3.6525	90	<i>Phyllostachys edulis</i>	0.1655	
	44	<i>Vaccinium bracteatum</i>	3.3764	91	<i>Pinus elliotii</i>	0.1655	
	45	<i>Lithocarpus glaber</i>	3.1092	92	<i>Machilus leptophylla</i>	0.1364	
	46	<i>Ilex chinensis</i>	3.0220	93	<i>Lindera glauca</i>	0.1073	
	47	<i>Smilax corbularia</i>	2.7980	94	<i>Phoebe sheareri</i>	0.1073	

表1 (续) Table 1 (continued)

Layer	Number	Species	Importance value	Layer	Number	Species	Importance value
Herb	95	<i>Osmunda japonica</i>	60.1798	105	<i>Boehmeria nivea</i>		0.6881
	96	<i>Dryopteris fuscipes</i>	6.8201	106	<i>Dicranopteris pedata</i>		0.5281
	97	<i>Miscanthus floridulus</i>	6.7660	107	<i>Juncus setchuensis</i>		0.3454
	98	<i>Cyperus difformis</i>	6.5565	108	<i>Onychium japonicum</i>		0.2944
	99	<i>Imperata cylindrica</i>	4.9332	109	<i>Pteris dispar</i>		0.2816
	100	<i>Miscanthus sinensis</i>	4.0732	110	<i>Carex brunnea</i>		0.1684
	101	<i>Polytrichum</i> sp.	3.7467	111	<i>Woodwardia japonica</i>		0.1472
	102	<i>Pueraria montana</i>	1.7609	112	<i>Boehmeria spicata</i>		0.1472
	103	<i>Diplopterygium glaucum</i>	1.4828	113	<i>Yucca gloriosa</i>		0.1387
	104	<i>Chrysanthemum indicum</i>	0.8028	114	<i>Lygodium japonicum</i>		0.1387

表2 浙江瑞安公益林92个样地典范对应分析(CCA)排序前4轴系数与环境因子的关系

Table 2 Coefficients between the first 4 axes in canonical correspondence analysis (CCA) ordination and environment factors of 92 plots in ecological service forest of Rui'an city in Zhejiang province

Environmental factors	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4
Elevation	0.7595*	-0.1964	0.1744	0.0626
Slope	-0.2506	-0.6853*	-0.1253	0.0902
Aspect	-0.1357	-0.1096	0.6827*	0.0054
Position	0.3322	0.0569	0.0666	0.5886*
Eigenvalues	0.2900	0.1980	0.1110	0.1070
Species-environment correlations	0.8200	0.7410	0.7000	0.6500
Cumulative percentage variance of species-environment relation (%)	41.00	69.10	84.40	100.00

\*  $P < 0.001$ 

种则与之相反, 分布在第1轴的左侧, 即这些物种主要分布在海拔较低且光照较弱的环境中。在排序图中, 坡度是与第2轴相关性最高的地形因子, 且沿CCA的第2轴由下往上坡度逐渐变小。枫香树、地莓(*Rubus xanthocarpus*)、水竹(*Phyllostachys heteroclada*)、芒萁和白茅(*Imperata cylindrica*)等物种分布在第2轴的下侧, 在坡度较陡的环境生长; 而甜槠(*Castanopsis eyrei*)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、桂花(*Osmanthus fragrans*)、金发藓(*Polytrichum* sp.)和黑足鳞毛蕨(*Dryopteris fuscipes*)等物种则相反, 分布在第2轴的上侧, 说明这些物种生长对坡度要求较高, 即需要生长在坡度平缓的环境中。榿木(*Loropetalum chinense*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、木荷(*Schima superba*)、柳杉、菝葜(*S. china*)、山鸡椒(*Litsea cubeba*)、乌饭树(*Vaccinium bracteatum*)及刺齿凤尾蕨(*Pteris dispar*)等物种分布于排序图的中部, 受生境中地形因子的影响较小, 即这些物种具有较强的环境

适应能力。

### 3.3 TWINSPAN分类

我们对研究区92个样方进行TWINSPAN等级分类, 并将92个样方划分为13个群丛(图2)。

群丛I: 黄山松-湿地松(*Pinus elliottii*)幼苗+柃木(*Eurya japonica*)幼苗+杜鹃(*Rhododendron simsii*)-紫萁(*Osmunda japonica*)+白茅群丛, 包括样地25、46和55。该群丛生长在海拔600–750 m处, 地形为上坡, 坡度范围为20°–40°。黄山松是乔木层的优势种, 并伴生少量老鼠矢; 湿地松幼苗和柃木幼苗是灌木层的优势种, 具有较多伴生种, 其中主要的伴生种为杜鹃和赤楠幼苗; 紫萁是草本层优势种, 并伴生大量的黑足鳞毛蕨、五节芒(*Miscanthus floridulus*)和芒(*Miscanthus sinensis*)。该群丛林分年龄较小, 均为幼林, 郁闭度在0.5以下。

群丛II: 柳杉+石栎(*Lithocarpus glaber*)-柃木幼

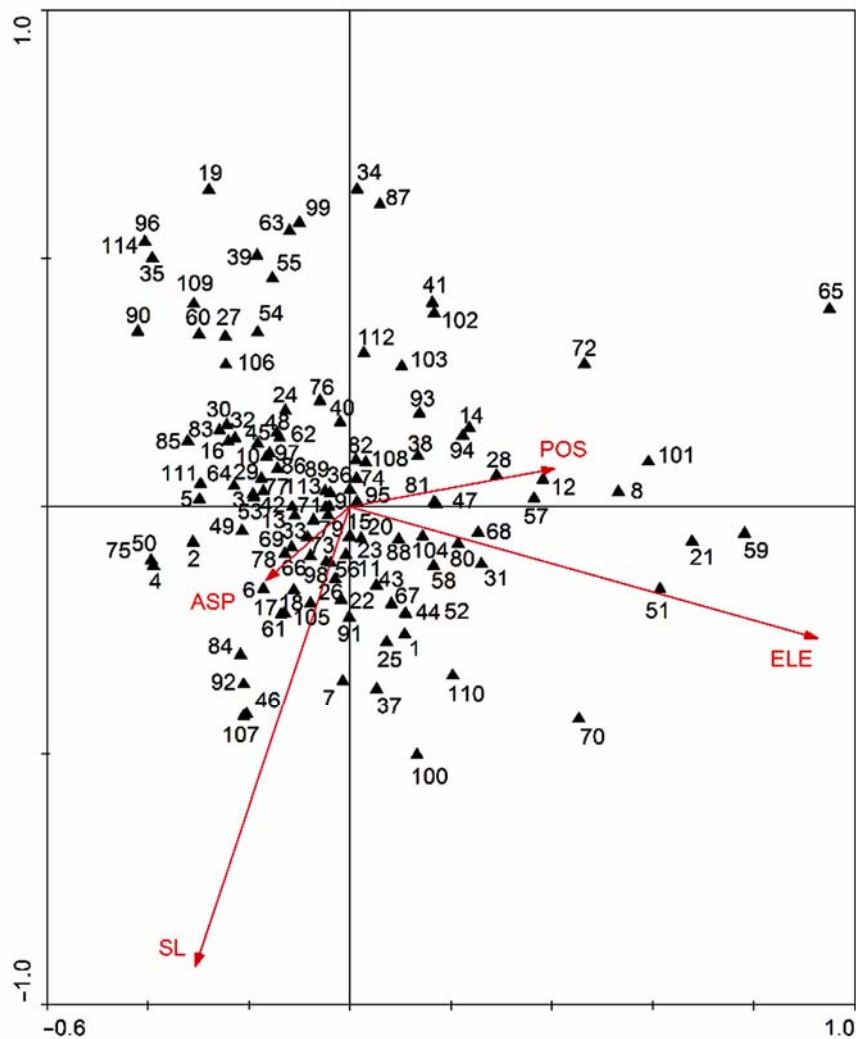


图1 浙江瑞安公益林114个优势种的CCA排序  
物种编号同表1。ELE: 高度; SL: 坡度; ASP: 方向; POS: 坡位

Figure 1 CCA ordination of 114 dominant species in ecological service forest of Rui'an city in Zhejiang province  
Species number see Table 1. ELE: Elevation; SL: Slope; ASP: Aspect; POS: Position

苗+杜鹃+乌饭树幼苗-紫萁群丛, 包括样地14、33、39、42和70。该群丛分布的海拔区间为300–850 m, 地形为上坡, 坡度范围为25°–40°。柳杉是乔木层优势种, 主要伴生种是石栎和马尾松; 柃木幼苗是灌木层的优势种, 伴生着大量的阔叶树种幼苗, 如乌饭树幼苗和甜槠幼苗, 具有较大生长潜力, 同时杜鹃也是该群丛灌木层的主要伴生种; 紫萁是草本层优势种, 其主要伴生种是野雉尾金粉蕨、五节芒和异型莎草 (*Cyperus difformis*)。该群丛的郁闭度为0.6–0.8, 较为成熟, 生长潜力较大。

群丛III: 柳杉+黄山松-油茶 (*Camellia oleifera*)-紫萁群丛, 包括样地32。该群丛多分布于海拔1 000 m 的上坡, 坡度在10°左右, 郁闭度为0.7。乔木层优势种为柳杉和黄山松; 油茶是灌木层的优势种, 主要伴生种是木荷幼苗、枫香幼苗和茶 (*Camellia sinensis*); 紫萁是草本层优势种, 且具有较大优势, 在该群丛的草本层中基本没有其它伴生物种。该群丛只包含1个样方, 从乔木层的优势种和灌木层的伴生种看, 该群丛中阔叶树种的优势逐渐增加。

群丛IV: 柳杉-柳杉幼苗+冬青 (*Ilex chinensis*)幼

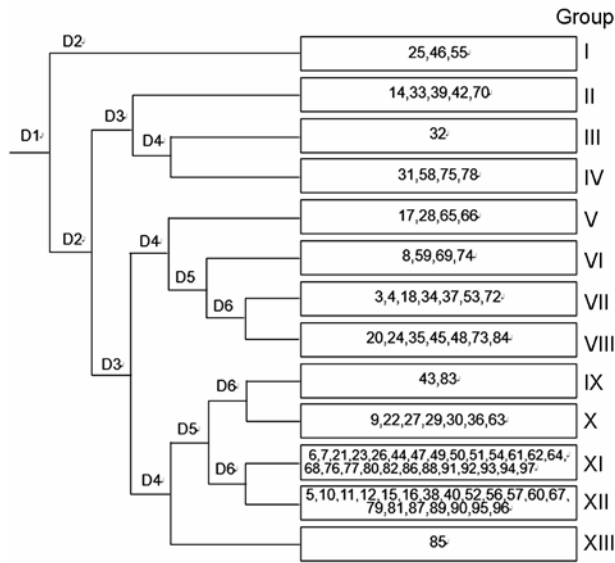


图2 浙江瑞安公益林92个样方TWINSpan分类等级  
共调查97个样地,但样地1、2、19、41和71数据缺失。

Figure 2 Dendrogram of TWINSpan classification of 92 plots in ecological service forest of Rui'an city in Zhejiang province

Ninety-seven plots were surveyed, and the data of the plot 1, 2, 19, 41, and 71 were missing.

苗+水竹-紫萁群丛,包括样地31、58、75和78。该群丛分布的海拔范围为500–900 m,地形为上坡,坡度范围为20°–25°。柳杉是乔木层的优势种,马尾松、毛竹(*Phyllostachys edulis*)和黄山松为主要伴生种,毛竹有入侵倾向;柳杉幼苗和冬青幼苗是灌木层优势种,主要伴生种为华东菝葜幼苗、柃木幼苗、黄山松幼苗和茶;紫萁是草本层的优势种,主要伴生种为芒、芒萁和黑足鳞毛蕨。该群丛林分郁闭度为0.7,较为成熟。

群丛V:毛竹-毛竹幼苗+柃木幼苗-紫萁+异型莎草群丛,包括样地17、28、65和66。该群丛分布在海拔200–700 m的中下坡,坡度范围为15°–40°,林分郁闭度为0.6–0.8。毛竹是乔木层的优势种,主要伴生种是马尾松和杉木(*Cunninghamia lanceolata*),该群丛基本已被毛竹入侵;毛竹幼苗和柃木幼苗是灌木层的优势种,主要伴生种为甜槠幼苗、水竹和地莓;草本层优势种为紫萁和异型莎草,同时主要伴生着芒和白茅。

群丛VI:杉木+毛竹+马尾松-苦竹(*Pleioblastus*

*amarus*)-异型莎草+紫萁群丛,包括样地8、59、69和74。该群丛分布在海拔500–750 m的上坡,坡度范围为20°–35°,林分郁闭度为0.7。杉木、毛竹和马尾松是乔木层的优势种,柳杉是主要伴生种,毛竹入侵较为严重;灌木层优势种为苦竹,主要伴生种为老鼠矢幼苗、乌饭树和茶;草本层优势种为异型莎草和紫萁,主要伴生种为刺齿凤尾蕨。

群丛VII:杉木+马尾松-柃木幼苗+杉木幼苗+山矾(*Symplocos sumuntia*)幼苗-紫萁+黑足鳞毛蕨群丛,包括样地3、4、18、34、37、53和72。该群丛分布的海拔区间为150–500 m,地形为中上坡,坡度范围为15°–45°。杉木和马尾松是乔木层的优势种,杨梅(*Myrica rubra*)和青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)是主要伴生种;柃木幼苗、杉木幼苗和山矾幼苗是灌木层的优势种,主要伴生种为茶、冬青幼苗和乌饭树幼苗;草本层优势种为紫萁和黑足鳞毛蕨,主要伴生种为金发藓、异型莎草和白茅。该群丛主要为针叶林,但从乔木层的伴生树种及灌木层的优势种可以看出,其有向针阔混交林演替的趋势。

群丛VIII:杉木+马尾松+青冈-杉木幼苗+柃木幼苗+榿木-紫萁群丛,包括样地20、24、35、45、48、73和84。该群丛分布在海拔150–700 m的中上坡,坡度范围为15°–40°。杉木、马尾松和青冈是乔木层的优势种,伴生种主要是阔叶树种,为木荷和石栎;杉木幼苗、柃木幼苗和榿木是灌木层的优势种,主要伴生种为杜鹃、悬钩子(*Rubus phoenicolasius*)和华东菝葜幼苗;草本层优势种为紫萁,主要伴生种为野葛(*Pueraria montana var. lobata*)、里白(*Diplopterygium glaucum*)和五节芒。

群丛IX:千年桐(*Vernicia montana*)+湿地松-水竹+苦竹-紫萁群丛,包括样地43和83。该群丛分布的海拔区间为150–250 m,地形为中下坡,坡度范围为20°–35°。千年桐和湿地松是乔木层优势种,主要伴生种有木荷和野桐(*Mallotus japonicus var. floccosus*),木荷的生物量大于野桐;灌木层优势种为水竹和苦竹,主要伴生种为榿木和茶;草本层优势种为紫萁,主要伴生种为五节芒和白茅。该群丛的灌木层优势种主要是灌木树种,没有乔木树种的幼苗。

群丛X:木荷+杉木-杜鹃+柃木幼苗-紫萁群丛,包括样地9、22、27、29、30、36和63。该群丛分布的海拔区间为150–700 m,地形为上坡,坡度范围为

15°–35°, 林分郁闭度为0.6。木荷和杉木是乔木层的优势种, 主要伴生种为马尾松和甜槠; 灌木层优势种为杜鹃和柃木, 主要伴生种为马尾松幼苗和杉木幼苗; 草本层优势种为紫萁, 主要伴生种为异型莎草和五节芒。该群丛的植被类型属针阔混交林, 但从灌木层优势树种可看出, 其有向阔叶林演替的趋势。

群丛XI: 马尾松+杉木+枫香树-枫香树幼苗+马尾松幼苗-紫萁+黑足鳞毛蕨群丛, 包括样地6、7、21、23、26、44、47、49、50、51、54、61、62、64、68、76、77、80、82、86、88、91、92、93、94和97。该群丛分布的海拔区间为100–600 m, 坡度范围为10°–40°, 林分郁闭度为0.5–0.8。乔木层优势种为马尾松、杉木和枫香树, 主要伴生种为山矾、青冈和苦槠; 灌木层优势种为枫香树幼苗和马尾松幼苗, 主要伴生种为柃木幼苗、山矾幼苗、乌饭树幼苗和杜鹃, 伴生种的生物量较大; 草本层优势种为紫萁和黑足鳞毛蕨, 主要伴生种为五节芒。

群丛XII: 马尾松+木荷-榿木+柃木幼苗+杜鹃-紫萁群丛, 包括样地5、10、11、12、15、16、38、40、52、56、57、60、67、79、81、87、89、90、95和96。该群丛分布的海拔区间为50–600 m, 坡度范围为15°–40°, 林分郁闭度为0.4–0.8。马尾松和木荷是乔木层的优势种, 主要伴生种有苦槠、石栎、杉木和枫香树; 灌木层优势种为榿木、柃木幼苗和杜鹃, 主要伴生种为乌饭树幼苗、华东菝葜幼苗、冬青幼苗及赤楠幼苗; 草本层优势种为紫萁, 主要伴生种为五节芒和异型莎草。

群丛XIII: 榆树(*Ulmus pumila*)+香樟(*Cinnamomum camphora*)-络石(*Trachelospermum jasminoides*)+榆树幼苗-苧麻(*Boehmeria nivea*)+紫萁群丛, 包括样地85。该群丛分布在海拔40 m的下坡, 坡度为18°, 林分郁闭度为0.5。乔木层优势种为榆树和香樟, 主要伴生种为苦楝(*Melia azedarach*)和黄檀(*Dalbergia hupeana*); 灌木层优势种为络石和榆树幼苗, 主要伴生种为华东菝葜幼苗和冬青幼苗; 草本层优势种为苧麻和紫萁, 主要伴生种为刺齿凤尾蕨和凤尾丝兰(*Yucca gloriosa*)。

### 3.4 群落的物种多样性

#### 3.4.1 不同群落类型的物种多样性

将92个样地进行TWINSpan等级分类得到13类群丛,

再分别进行物种多样性指数测算, 各群丛的群落物种多样性指数分布如图3所示。从图3可以看出, 这13个群丛的Shannon-Wiener指数( $H'$ )、Simpson指数( $D'$ )和Pielou均匀度指数( $J'$ )在各个群落中所呈现出的规律基本一致。群丛XI由于其涵盖的样地数最多而拥有最多的物种数(64种), 群丛III则因其只包含1个样地而物种数最少(7种)。群丛I的均匀度最高(1.2600), 群丛V的均匀度最低(0.6867); 群丛II、VI、VII和XI的多样性较高(这4个群丛的Simpson/Shannon-Wiener指数分别为4.100/0.912 1、3.755 1/0.841 0、3.688 1/0.872 3和3.578 0/0.841 0), 这4个群丛均分布在海拔200–800 m的范围内, 所处地形为坡度缓和的上坡或中上坡, 拥有较好的水分、温度及光照条件, 利于植物生长。群丛III和V物种多样性指数最低(Simpson/Shannon-Wiener指数分别为2.312 4/0.591 4和2.025 4/0.718 9)。群丛V是毛竹林, 林下灌木和草本数量少, 物种单一; 群丛III只涵盖1个样地, 分布海拔1 000 m, 虽然坡度缓和, 但高海拔和下坡导致其处于不良光热条件下, 物种多样性指数较低。

#### 3.4.2 群落层次间物种多样性

通过对13类群丛的垂直层次之间的3个物种多样性指数进行差异性分析, 结果(图4; 表3)表明, 乔木层及

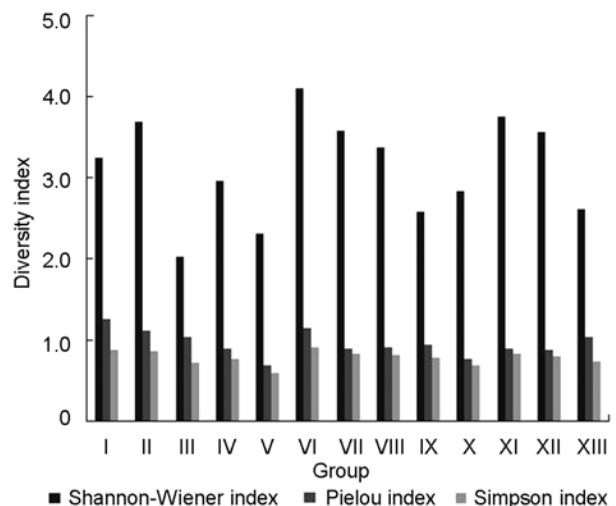


图3 浙江瑞安公益林13个群丛的物种多样性指数

Figure 3 13 groups of species diversity index of communities in ecological service forest of Rui'an city in Zhejiang province

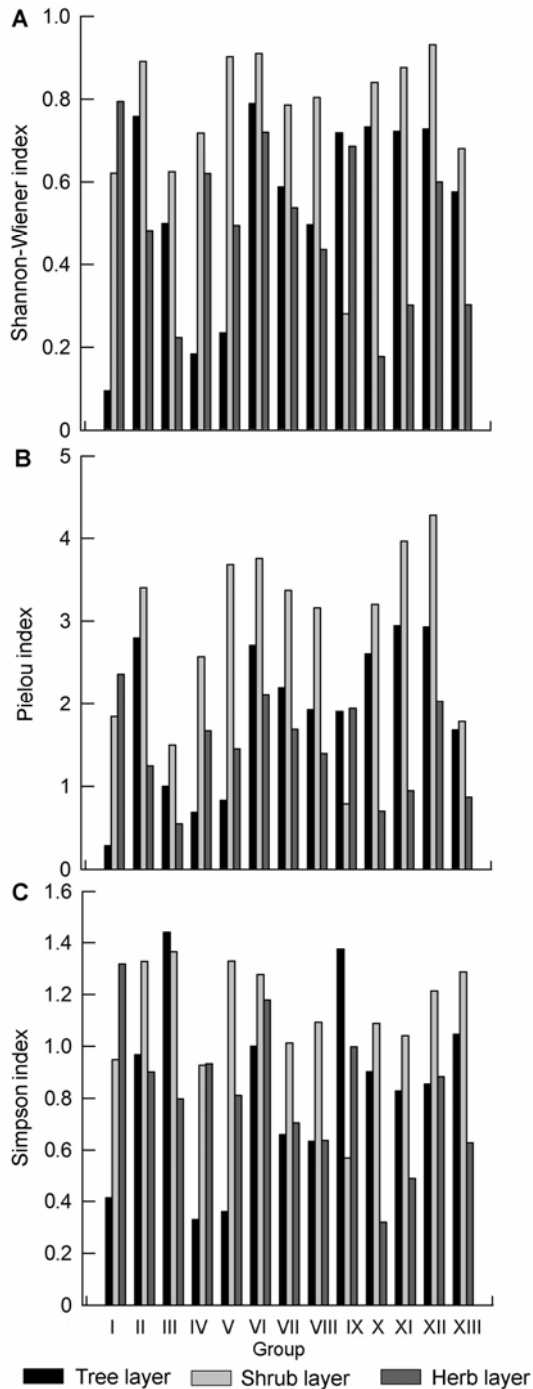


图4 浙江瑞安公益林3个垂直层次的Shannon-Wiener (A)、Pielou (B)和Simpson (C)指数

Figure 4 Shannon-Wiener (A), Pielou (B), and Simpson (C) index of the 3 vertical levels in ecological service forest of Rui'an city in Zhejiang province

灌木层的Simpson指数、Pielou均匀度指数和Shannon-Wiener指数均存在显著差异( $P=0.017$ ,  $P=0.02$ ,

$P=0.022$ ,  $P$ 值均在0.01–0.05之间); 灌木层及草本层的Simpson指数、Pielou均匀度指数和Shannon-Wiener指数均存在极显著差异( $P=0.001$ ,  $P=0.000$ ,  $P=0.005$ ,  $P$ 值均小于0.01); 乔木层及草本层的Simpson指数、Pielou均匀度指数和Shannon-Wiener指数差异均不显著( $P=0.506$ ,  $P=0.172$ ,  $P=0.8$ ,  $P$ 值均大于0.05); 3个垂直层次的物种多样性总体规律为: 灌木层>乔木层>草本层。以上结果说明, 研究区内灌木层物种种类较多且盖度大, 阻碍了草本的生长、传播以及繁殖; 乔木层的林分组成比较单一, 多样性较低, 基本上是以马尾松、杉木和柳杉为主要优势种的针叶树种, 其在乔木层的竞争力较强, 但灌木层的物种数量和复杂性均优于乔木层, 故灌木层具有较高的生物多样性指数。

### 3.5 群落不同层次的种间联结分析

经 $\chi^2$ 检验得到乔木层植物优势种之间的关系(表4; 图5)。结果显示, 正关联种对有44对, 占总对数的66.7%; 负关联种对有22对, 占总对数的33.3%; 正负关联比为2; 显著率(包括极显著)为18.2%。显著正相关的种对有: 枫香树对苦槠, 枫香树对山矾, 苦槠对杨梅, 苦槠对青冈, 木荷对石栎, 木荷对青冈, 青冈对石栎, 青冈对甜槠, 青冈对杨梅, 山矾对杨梅, 石栎对甜槠。显著负相关的种对有: 马尾松对木荷。

灌木层植物优势种之间的关系(表5; 图6): 正关联种对有115对, 占总对数的41.7%; 负关联种对有141对, 占总对数的51.1%; 无关联种对有3对; 正负关联比为0.816; 显著率(包括极显著)为3.99%。显著正相关的种对有: 茶对赤楠, 赤楠对乌饭树, 石栎对光叶菝葜(*S. corbularia*), 石栎对甜槠, 石栎对油茶, 榿木对油桐, 榿木对光叶菝葜, 山矾对乌饭树, 光叶菝葜对竹蕨, 杜鹃对柃木, 柃木对杉木。

草本层植物优势种之间的关系(表6; 图7): 正关联种对有15对, 占总对数的41.7%; 负关联种对有21对, 占总对数的58.3%; 正负关联比为0.714; 显著率(包括极显著)为8.33%。显著正相关的种对有: 黑足鳞毛蕨对金发藓, 异型莎草对金发藓, 白茅对五节芒。

### 3.6 讨论

物种在群落中的分布格局是物种与生境相互作用的结果, 不仅与生境中的地形因子及土壤因子有密切关系,

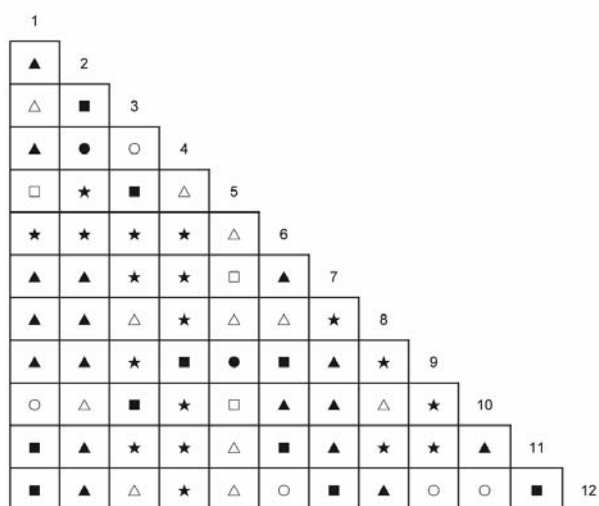
**表3** 浙江瑞安公益林乔木层、灌木层和草本层的差异分析**Table 3** Difference analysis of tree layer, shrub layer and herb layer in ecological service forest of Rui'an city in Zhejiang province

Index	Shannon-Wiener			Simpson			Pielou		
	Tree	Shrub	Herb	Tree	Shrub	Herb	Tree	Shrub	Herb
Mean	1.885	2.871	1.460	0.548	0.759	0.491	0.832	1.114	0.815
SE	0.257	0.298	0.159	0.066	0.050	0.054	0.098	0.062	0.075

**表4** 浙江瑞安公益林13个生态关联乔木层的卡方检验及联结系数(AC)和共同出现百分率(PC)**Table 4** Chi-square test, association coefficient (AC) and percentage co-occurrence (PC) in tree layer of 13 ecological associations in ecological service forest of Rui'an city in Zhejiang province

Test methods	Positive correlations			Negative correlations			None correlations
	$P < 0.01$	$0.01 < P < 0.05$	$P > 0.05$	$P < 0.01$	$0.01 < P < 0.05$	$P > 0.05$	$ad=bc$
$\chi^2$ -test	7	4	33	0	1	21	0
AC	$AC \geq 0.60$	$0.20 \leq AC < 0.60$	$0.05 \leq AC < 0.20$	$AC \leq -0.60$	$-0.60 \leq AC < -0.20$	$-0.20 \leq AC < -0.05$	$-0.05 \leq AC < 0.05$
AC values	2	17	10	3	11	5	18
PC	$PC \geq 0.7$	$0.4 \leq PC < 0.7$	$0.2 \leq PC < 0.4$	—	—	—	$0 \leq PC < 0.2$
PC values	0	4	30	—	—	—	10

— 表示无数据。— indicate no data.



●  $AC \geq 0.60$ ; ▲  $0.20 \leq AC < 0.60$ ; ■  $0.05 \leq AC < 0.20$ ; ★  $-0.05 \leq AC < 0.05$ ; ○  $-0.20 \leq AC < -0.05$ ; △  $-0.60 \leq AC < -0.20$ ; □  $AC \leq -0.60$

**图5** 浙江瑞安公益林乔木层优势种的联结系数(AC)**Figure 5** Association coefficient (AC) of dominant species in tree layer in ecological service forest of Rui'an city in Zhejiang province

也受到物种的生态学特性及其与周边物种间关系的影响。在以往对森林群落结构的探索中,常将群落与环境因子的关系(或将种间关系)割裂单独进行分析。例

如,利用典范对应分析等排序方法探究群落与环境之间的关系时,存在部分结果得不到相应解释的情况,这表明群落空间结构的形成被一些未知的因子所影响,而探索群落自身的相互作用是填补空间因子和环境因子未能解释部分的一个研究方向(郑超超等, 2015)。因此,本研究从物种与地形条件之间的关系以及群落自身相互作用出发,对研究区公益林群落进行CCA排序、TWINSpan等级分类、物种多样性指数测算和种间联结性分析,力求从多方面深入了解群落结构及其与环境的系统。

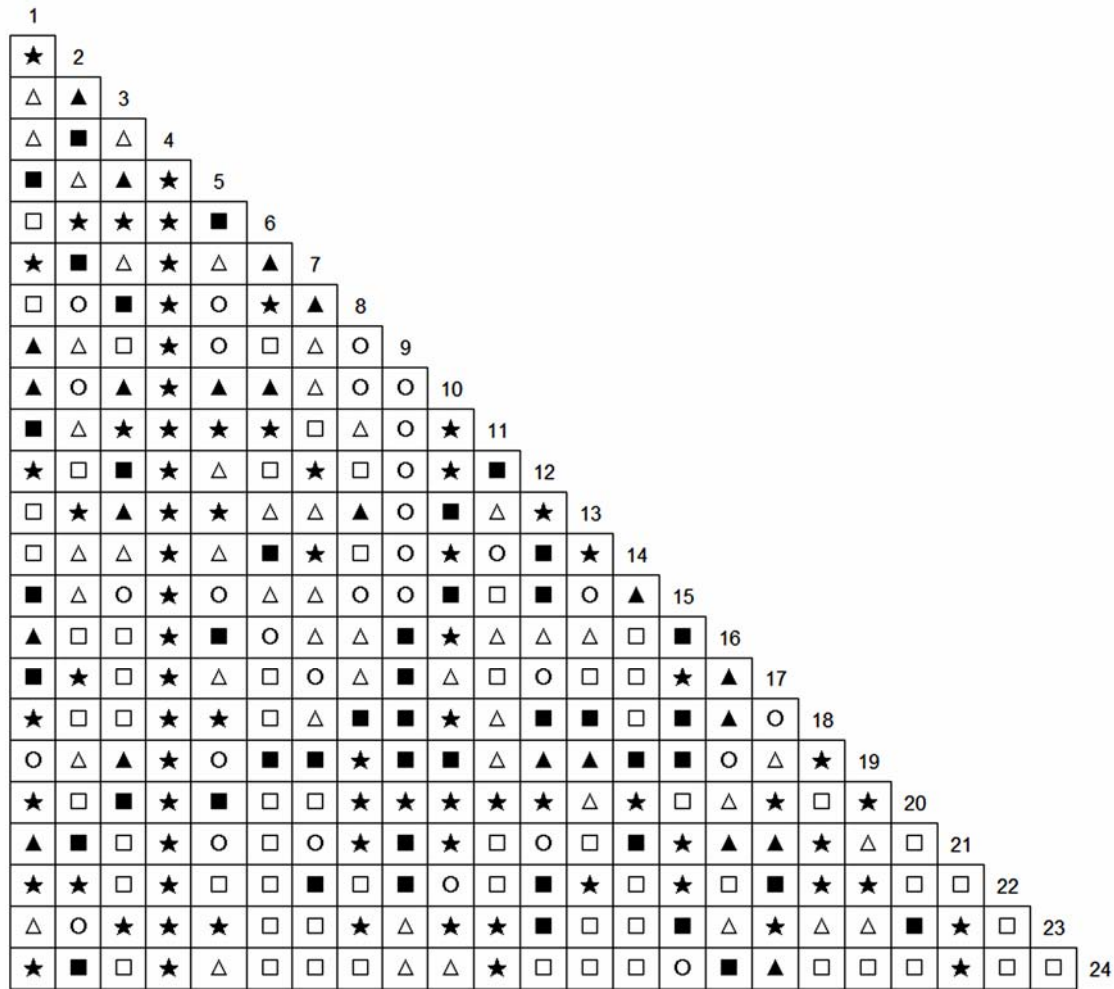
环境因子影响植物的分布、生长以及群落的演替方向,因此拥有不同环境条件的区域能够指示不同群落类型(商天其等, 2015)。以往的研究表明,在大尺度区域中,气候条件是决定植物类型或生活型分布的主要因素(Woodward and Mckoo, 1991),而对于群落这类中小尺度区域,地形和土壤条件是影响物种分布的主要原因(Henriques and Hay, 1998; Clark et al., 1999; 沈泽昊和张新时, 2000)。本研究利用研究区内92个固定监测样地的114个优势种(重要值 $>0.1$ )进行典范对应分析(CCA排序),结果表明,植物分布受到海拔、坡度和坡向这3个地形因子的影响。海拔是影响山地生境差异的主导因子(岳明等, 2002)。如枫香树和赤楠等物种喜暖、腐殖质厚的土壤,由于低海拔区

表5 浙江瑞安公益林13个生态关联灌木层的卡方检验及联结系数(AC)和共同出现百分率(PC)

Table 5 Chi-square test, association coefficient (AC) and percentage co-occurrence (PC) in shrub layer of 13 ecological associations in ecological service forest of Rui'an city in Zhejiang province

Test methods	Positive correlations			Negative correlations			None correlations <i>ad=bc</i>
	$P<0.01$	$0.01<P<0.05$	$P>0.05$	$P<0.01$	$0.01<P<0.05$	$P>0.05$	
$\chi^2$ -test	4	4	104	0	0	141	20
AC	$AC \geq 0.60$	$0.20 \leq AC < 0.60$	$0.05 \leq AC < 0.20$	$AC \leq -0.60$	$-0.60 \leq AC < -0.20$	$-0.20 \leq AC < -0.05$	$-0.05 \leq AC < 0.05$
AC values	0	22	44	60	46	29	55
PC	$PC \geq 0.7$	$0.4 \leq PC < 0.7$	$0.2 \leq PC < 0.4$	-	-	-	$0 \leq PC < 0.2$
PC values	0	1	22	-	-	-	92

- 表示无数据。- indicate no data.



●  $AC \geq 0.60$ ; ▲  $0.20 \leq AC < 0.60$ ; ■  $0.05 \leq AC < 0.20$ ; ★  $-0.05 \leq AC < 0.05$ ; ○  $-0.20 \leq AC < -0.05$ ; △  $-0.60 \leq AC < -0.20$ ; □  $AC \leq -0.60$

图6 浙江瑞安公益林灌木层优势种的联结系数(AC)

Figure 6 Association coefficient (AC) of dominant species in shrub layer in ecological service forest of Rui'an city in Zhejiang province

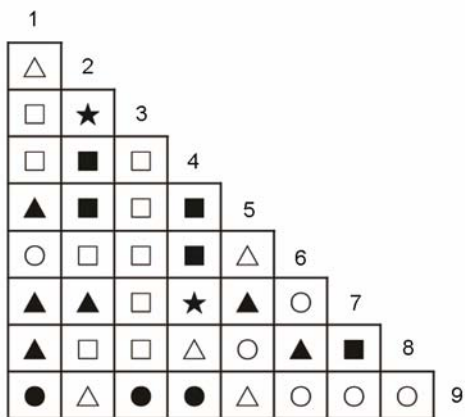
域热量条件好, 水分较为充足, 故该种群大多分布在此区域; 而随着海拔升高, 环境温度逐渐降低, 更适

合黄山松及柳杉等物种生长。而坡度是地形的另一项重要属性, 坡度的变化决定土壤持水量大小, 制约植

**表6** 浙江瑞安公益林13个生态关联草本层的卡方检验及联结系数(AC)和共同出现百分率(PC)**Table 6** Chi-square test, association coefficient (AC) and percentage co-occurrence (PC) in herb layer of 13 ecological associations in ecological service forest of Rui'an city in Zhejiang province

Test methods	Positive correlations			Negative correlations			None correlations
	$P < 0.01$	$0.01 < P < 0.05$	$P > 0.05$	$P < 0.01$	$0.01 < P < 0.05$	$P > 0.05$	$ad=bc$
$\chi^2$ -test	2	1	12	0	0	21	0
AC	$AC \geq 0.60$	$0.20 \leq AC < 0.60$	$0.05 \leq AC < 0.20$	$AC \leq -0.60$	$-0.60 \leq AC < -0.20$	$-0.20 \leq AC < -0.05$	$-0.05 \leq AC < 0.05$
AC values	3	6	5	8	4	6	2
PC	$PC \geq 0.7$	$0.4 \leq PC < 0.7$	$0.2 \leq PC < 0.4$	-	-	-	$0 \leq PC < 0.2$
PC values	0	0	3	-	-	-	12

- 表示无数据。- indicate no data.



●  $AC \geq 0.60$ ; ▲  $0.20 \leq AC < 0.60$ ; ■  $0.05 \leq AC < 0.20$ ; ★  $-0.05 \leq AC < 0.05$ ; ○  $-0.20 \leq AC < -0.05$ ; △  $-0.60 \leq AC < -0.20$ ; □  $AC \leq -0.60$

**图7** 浙江瑞安公益林草本层优势种的联结系数(AC)**Figure 7** Association coefficient (AC) of dominant species of herb layer in ecological service forest of Rui'an city in Zhejiang province

物生长发育过程中对水分的需求(陈瑶等, 2006)。同时, 土壤腐殖质的厚度也受到坡度变化的影响, 坡度越缓, 土壤腐殖质越深厚, 进而影响植物分布。如甜槠、苦槠和金发藓等物种喜湿润、深厚的土壤, 故在坡度较缓的环境中分布较多, 而地莓和水竹等灌木物种因其耐贫瘠、干旱而分布在坡度较陡处。

在应用CCA排序分析了研究区群落中物种与地形因子相互关系的基础上, 我们还运用TWINSPAN等级分类法将研究区内92个固定监测样地划分为13个群丛类型, 定性地指示群落类型分布与地形条件之间的联系。群落的物种多样性指数可反映群落的健康程度(Rad et al., 2009), 并由此分析判断群落的结构、组

成成分、演替发展阶段以及稳定状况等(洪伟等, 1999; 程煜等, 2002; 王世杰等, 2003; 闫淑君等, 2006)。我们对分类得到的13个群丛分别进行物种多样性指数测算, 结果表明: 13个群丛的物种多样性水平总体较高, 其中杉木+毛竹+马尾松-苦竹-异型莎草+紫萁群丛(VI)、马尾松+杉木+枫香树-枫香树幼苗+马尾松幼苗-紫萁+黑足鳞毛蕨群丛(XI)、柳杉+石栎-柃木+杜鹃+乌饭树-紫萁群丛(II)和杉木+马尾松-柃木幼苗+杉木幼苗+山矾幼苗-紫萁+黑足鳞毛蕨群丛(VII)的多样性水平最高, 其原因是这些群丛分布在海拔100–850 m、坡度为10°–45°的上坡或中坡, 光热、土壤和水分条件优于其它群丛。这些群丛乔木层的优势种主要是杉木、马尾松和柳杉等针叶树种, 具有较为明显的优势; 此外, 其林下灌木树种种类丰富, 多为针叶树种幼苗和柃木、山矾等阔叶树种幼苗, 可见针叶林阔叶化工程已初见成效。

群落中植物个体在生境中并不是单独存在的, 必然与周边植物相互作用。探究种间的关联性能更直观地反映群落的稳定性、群落所处演替阶段以及种群之间相互关系等, 对群落分类具有较好的指导意义(刘萍萍, 2000)。本研究区内群落的3个垂直层次的主要优势种(重要值>1)种间关联结果显示: 乔木层的正负关联比为2.000, 灌木层的正负关联比为0.816, 草本层的正负关联比为0.714。从理论上说, 正负关联比越高, 群落结构越稳定(周先叶等, 2000; 张桂萍等, 2006), 可见浙江瑞安公益林研究区内的群落并不稳定且乔木层的稳定性大于灌木层。同时, 群落中3个垂直层次的物种多样性指数的大致规律为: 灌木层>乔木层>草本层。灌木层物种种类相对较多, 其中大多是乔木层中优势树种(针叶树种)的幼苗以及一些阔叶树

种的幼苗,乔木层中物种种类虽然相对较少,但优势种优势明显。综合群落3个垂直层次的物种多样性指数以及优势种种间联结性,可以得出以下结论:研究区群落结构并不稳定,灌木层物种多样性高,但种间竞争激烈,群落仍处于中前期演替阶段。

综上所述,本研究以瑞安市公益林92个固定监测样地为研究对象,通过计算群落重要值得到重要值>0.1的114个优势种,并对优势种进行CCA排序,结果表明,海拔、坡度和坡位是对研究区植物空间分布格局造成影响的主导因子,海拔、坡度和坡位间接影响温度、光照及水分等条件从而对植物的分布产生影响。对温度、光照及水分等生存条件有不同适应程度的物种会相应地出现并聚集,从而形成不同的群落类型。我们利用CCA排序结果进一步开展TWINSpan等级分类,得到13个不同类型的群丛。为揭示环境梯度上的分布格局对物种多样性的响应,我们对13类群丛进行物种多样性指数测算,结果表明,研究区群落多样性总体较高,其中拥有较好光热和水分条件的群丛其多样性指数明显高于其它群丛。最后对群落3个垂直层次的物种多样性、优势种的种间联结进行综合分析,发现研究区群落的结构尚不稳定,可初步推定群落处于演替的中前期。

森林分类是森林经营的基础,在多年的森林经营管理的实践中,我们发现深入了解群落结构是开展科学管理的有效途径,揭示群落与环境的关系是必不可少的前提。自然环境中,植物-环境及植物-植物之间的关系错综复杂。本研究以瑞安公益林优势种为研究对象,利用分类排序、物种多样性测算和种间联结三大理论解释了瑞安市公益林环境因子对种群分布及发展的影响和优势物种之间的相互关联性,为区域公益林建设及科学管理提供理论依据,同时也为今后公益林针叶林阔叶化工程中的植物及林型配置提供理论指导,为群落数量生态学研究指明新的方向。但目前公益林管理涉及的环境因子较本研究中更为繁多,人类活动和全球气候变化等诸多干扰因素对公益林群落的发展均产生不同程度的影响,因此今后在区域公益林的研究中应考虑更多的环境因子及干扰因子,为区域公益林经营管理提供更为准确的科学依据。

## 参考文献

陈瑶,胥晓,张德然,魏勇 (2006). 四川龙门山西北部植被分

- 布与地形因子的相关性. 生态学杂志 **25**, 1052–1055.
- 程煜,洪伟,吴承祯,王新功 (2002). 闽北马尾松人工林密度效应蓄积量改进模型. 河南农业大学学报 **36**, 147–150.
- 戴守斌 (2012). 瑞安市塘下镇森林城镇建设规划中的树种选择与配置探讨. 绿色科技 **10**, 78–80.
- 管杰然,伊力塔,钱逸凡,何德汀,余树全,沈燕 (2012). 嵊州市公益林生物量及碳储量. 湖北农业科学 **51**, 4556–4560.
- 郭晋平,张芸香 (2003). 中国森林景观生态研究的进展与展望. 世界林业研究 **16**(5), 46–49.
- 郭道宇,张金屯,宫辉力,董志 (2004). 安太堡矿区植被恢复过程主要种生态位梯度变化研究. 西北植物学报 **24**, 2329–2334.
- 郭屹立,卢训令,丁圣彦 (2012). 伊洛河河岸带生态系统草本植物功能群划分. 生态学报 **32**, 4434–4442.
- 洪伟,林成来,吴承祯,何东进,陈昆 (1999). 福建建溪流域常绿阔叶防护林物种多样性特征研究. 生物多样性 **7**, 208–213.
- 贾晓妮,程积民,万惠娥 (2007). DCA、CCA和DCCA三种排序方法在中国草地植被群落中的应用现状. 中国农学通报 **23**, 391–395.
- 江波 (2005). 浙江省生态公益林群落结构特征及其调控研究. 博士学位论文. 北京: 北京林业大学. pp. 16–18.
- 巨天珍,王彦,任海峰,姚晶晶,王蒙,孟凡涛,王继伟 (2012). 小陇山国家级自然保护区次生林分类、排序及演替. 生态学杂志 **31**, 23–29.
- 李土生,袁位高 (2011). 公益林监测研究. 北京: 中国林业出版社. pp. 12–14.
- 李智叁,李凤日 (2008). 乌兰布和沙漠天然白刺种群及主要伴生种种间关联性研究. 植物研究 **28**, 98–103.
- 刘金福,洪伟,樊后保,林荣福 (2001). 天然格氏栲林乔木层种群间关联性研究. 林业科学 **37**(4), 117–123.
- 刘萍萍 (2000). 植物种间联结关系的研究. 水土保持研究 **7**, 179–184.
- 栾青杉,孙军,宋书群,沈志良,俞志明 (2007). 长江口夏季浮游植物群落与环境因子的典范对应分析. 植物生态学报 **31**, 445–450.
- 罗佳竺 (2012). 瑞安市海洋地质灾害研究与对策. 硕士学位论文. 北京: 中国地质大学. pp. 7–8.
- 孟睿,何连生,过龙根,席北斗,李中强,舒俭民,刁晓君,李必才 (2013). 长江中下游草型湖泊浮游植物群落及其与环境因子的典范对应分析. 环境科学 **34**, 2588–2596.
- 彭少麟,周厚诚 (1999). 鼎湖山地带性植被种间联结变化研

- 究. 植物学报 **41**, 1239–1244.
- 钱逸凡, 伊力塔, 斜培民, 朱国亮, 应宝根, 余树全 (2012). 浙江缙云公益林生物量及固碳释氧效益. 浙江农林大学学报 **29**, 257–264.
- 钱逸凡, 伊力塔, 张超, 余树全, 沈露, 彭冬琴, 郑超超 (2013). 浙江省中部地区公益林生物量与碳储量. 林业科学 **49**(5), 17–23.
- 商天其, 郑超超, 高洪娣, 叶诺楠, 伊力塔 (2015). 嵊州市公益林群落数量分类、排序及环境解析. 热带亚热带植物学报 **3**, 334–342.
- 沈泽昊, 张新时 (2000). 基于植物分布地形格局的植物功能型划分研究. 植物学报 **42**, 1190–1196.
- 沈泽昊, 张新时, 金义兴 (2000). 三峡大老岭森林物种多样性的空间格局分析及其地形解释. 植物学报 **42**, 620–627.
- 孙军, 刘东艳 (2014). 多样性指数在海洋浮游植物研究中的应用. 海洋学报 **26**, 62–75.
- 王伯荪, 李鸣光, 彭少麟 (1995). 植物种群学. 广州: 广东高等教育出版社. pp. 132–148.
- 王晶, 张钦弟, 许强, 张文静, 毕润成 (2016). 山西庞泉沟银露梅群落物种多样性的海拔格局. 植物学报 **51**, 335–342.
- 王世杰, 李阳兵, 李瑞玲 (2003). 喀斯特石漠化的形成背景、演化与治理. 第四纪研究 **23**, 657–666.
- 闫淑君, 洪伟, 洪滔, 吴承祯 (2006). 万木林中亚热带常绿阔叶林物种多样性林隙梯度变化. 应用生态学报 **17**, 947–950.
- 伊力塔, 严晓素, 余树全, 包春泉, 屠永海, 潘昌尧 (2012). 浙江省不同森林类型林分健康指标体系. 南京林业大学学报(自然科学版) **36**, 145–148.
- 袁位高 (2009). 浙江省生态公益林主要群落结构的比较研究. 北京: 中国林业科学研究院. pp. 1–3.
- 岳明, 张林静, 党高弟, 辜天琪 (2002). 佛坪自然保护区植物群落物种多样性与海拔梯度的关系. 地理科学 **22**, 349–354.
- 张桂萍, 张峰, 茹文明 (2006). 山西绵山植被木本植物优势种群间关联. 生态学杂志 **25**, 295–298.
- 张华柳, 伊力塔, 余树全, 余小龙, 陈亚峰, 张朋伟 (2011). 嵊州市公益林生物量及生态效益价值评价. 林业资源管理 **1**, 78–85.
- 张金屯 (1995). 植被数量生态学方法. 北京: 中国科学技术出版社. pp. 58–67.
- 张明霞, 王得祥, 康冰, 张岗岗, 刘璞, 杜焰玲, 于飞 (2015). 秦岭华山松天然次生林优势种群的种间联结性. 林业科学 **51**, 13–21.
- 郑超超, 伊力塔, 余树全, 廖文海, 钱逸凡 (2013). 浙江江山公益林群落生物多样性与稳定性. 东北林业大学学报 **41** (11), 31–35.
- 郑超超, 伊力塔, 张超, 余树全, 库伟鹏, 钱逸凡, 凌骅 (2015). 浙江江山公益林物种间关系及CCA排序. 生态学报 **35**, 7511–7521.
- 郑元润 (1998). 大青沟森林植物群落物种多样性研究. 生物多样性 **6**, 191–196.
- 周先叶, 王伯荪, 李鸣光, 管启杰 (2000). 广东黑石顶自然保护区森林次生演替过程中群落的种间联结性分析. 植物生态学报 **24**, 332–339.
- 朱彦鹏, 梁军, 孙志强, 姜明媛, 吴晓明, 张耀星 (2013). 崑崙山森林群落数量分类、排序及多样性垂直格局. 林业科学 **49**(4), 54–61.
- Brian JL, Kasarda B (1977). *Contemporary Urban Ecology*. New York: Macmillan. pp. 95–113.
- Clark DB, Palmer MW, Clark DA (1999). Edaphic factors and the landscape—scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* **80**, 2662–2675.
- Forman RTT (1995). *Land Mosaics: the Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 133–142.
- Henriques RPB, Hay JDV (1998). The plant communities of a foredune in southeastern Brazil. *Can J Bot* **76**, 1323–1330.
- Hurlbert SH (1969). A coefficient of interspecific association. *Ecology* **50**, 1–9.
- Peet RK (1974). The measurement of species diversity. *Annu Rev Ecol System* **5**, 285–307.
- Pielou EC (1975). *Ecology Diversity*. New York: J. Wiley and Sons. pp. 62–82.
- Rad JE, Manthey M, Mataji A (2009). Comparison of plant species diversity with different plant communities in deciduous forests. *Inter J Environ Sci Technol* **6**, 389–394.
- Routledge RD (1979). Diversity indices: which ones are admissible? *J Theor Biol* **76**, 503–515.
- Swanson FJ, Kratz TK, Caine N, Woodmansee RG (1988). Landform effects on ecosystem patterns and processes: geomorphic features of the earth's surface regulate the distribution of organisms and processes. *BioScience* **38** (2), 92–98.
- Wilsey BJ, Potvin C (2000). Biodiversity and ecosystem functioning: importance of species evenness in an old field. *Ecology* **81**, 887–892.
- Woodward FI, Mckee IF (1991). Vegetation and climate. *Environ Inter* **17**, 535–546.

## Vegetation Structure and Internal Relationship Between Distribution Patterns of Vegetation and Environment in Ecological Service Forest of Rui'an City in Zhejiang Province

Nuonan Ye<sup>1</sup>, Naping Shen<sup>2</sup>, Tianqi Shang<sup>1</sup>, Hongdi Gao<sup>3</sup>, Jieran Guan<sup>1</sup>, Lita Yi<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Lin'an 311300, China; <sup>2</sup>The East China Institute of Forest Inventory and Planning of the State Forestry Administration, Hangzhou 310019, China; <sup>3</sup>Ecological Management Center, Forestry Department of Zhejiang Province, Hangzhou 310020, China

**Abstract** With the construction of an ecological service forest (ESF) in Zhejiang province, the ESF has provided many ecological and social benefits to humans; thus, the number of studies about ESF has also increased. This study describes how to analyze the vegetation structure and the internal relationship between distribution patterns of vegetation and environment in 92 permanent sample plots of the ESF in Rui'an city, Zhejiang province. The vegetation structure and the internal relationship between the distribution patterns of vegetation and environment were studied by using canonical correspondence analysis (CCA), two-way indicator species analysis (TWINSpan), biodiversity and interspecies association. (1) The elevation, slope aspect and slope position were main environment factors in the community distribution. (2) Combined with the results of CCA, the 92 plots could be divided into 13 groups by TWINSpan, and the associations of *Pinus massoniana*, *Cunninghamia lanceolata* and *Cryptomeria fortunei* were the most constructive species. (3) The diversity of vegetation was high, and the groups with *P. massoniana*, *C. lanceolata* and *C. fortunei* as dominant species had higher diversity. The species diversities of different layers in the community were in the order of shrub layer>tree layer>herb layer. (4) The stability of the community was not high (less than 2), but the tree layer was relatively stable because the lower ratios of positive and negative association theoretically implied the instable vegetation structure. Therefore, the internal relationship between the distribution patterns of vegetation and environment and the dominant species association could be explained by a combination of all methods; these methods could provide a scientific foundation for the classification management of a regional ESF.

**Key words** ecological service forest, canonical correspondence analysis, two-way indicator species analysis, biodiversity, interspecific association

**Ye NN, Shen NP, Shang TQ, Gao HD, Guan JR, Yi LT** (2017). Vegetation structure and internal relationship between distribution patterns of vegetation and environment in ecological service forest of Rui'an city in Zhejiang province. *Chin Bull Bot* **52**, 496–510.

---

\* Author for correspondence. E-mail: yilita@126.com

(责任编辑: 白羽红)