

浙江天目山孑遗落叶阔叶林群落分异格局及其地形解释

商侃侃^{1,2}, 陈波³, 达良俊^{2,4*}

1. 上海市园林科学研究所, 上海 200232; 2. 华东师范大学环境科学系, 上海 200062;

3. 杭州师范大学生命与环境科学学院, 浙江 杭州 310036; 4. 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江 宁波 315114

摘要: 从地形-植被关系入手, 通过调查测定天目山自然保护区孑遗落叶阔叶林的群落分布、生境特征、种类组成和群落结构, 揭示微地形上孑遗落叶阔叶林的群落分异格局及其成因。结果表明, (1) 孑遗落叶阔叶树种的分布在微地形上存在明显差异, 形成地形顶极群落。青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)分布的范围最广, 在海拔高度 600~800 m 的谷床和谷坡中优势度较大; 枫香(*Liquidambar formosana*)在海拔高度 600 m 以下的坡地上最为丰富, 谷床中次之, 而同属的缺萼枫香(*Liquidambar acalycina*)则在海拔高度 800 m 以上的坡地、谷坡和顶坡上都有较大优势; 蓝果树(*Nyssa sinensis*)在海拔高度 800 m 以上的谷头凹地、坡地占据较大优势; 香果树(*Emmenoptery henryi*)仅在海拔高度 800 m 以上的谷床和谷头凹地中占优势; 领春木(*Euptelea pleiospermum*)仅分布在海拔高度 1 000~1 200 m 以上的谷床中。(2) 群落分布受海拔的影响最大, 其次为微地形单元, 坡度和坡向的影响较小。随着海拔升高, 低海拔优势种枫香被缺萼枫香、香果树、蓝果树等替代, 适应冷凉气候条件的常绿伴生树种交让木(*Daphniphyllum macropodum*)替代了细叶青冈(*Cyclobalanopsis gracilis*), 壳斗科落叶乔木短柄栎(*Quercus serrata* var. *brevipetiolata*)替代了低海拔的麻栎(*Quercus acutissima*)。因此, 深入研究区域内孑遗落叶阔叶林的物种共存机制, 可为孑遗落叶阔叶树种尤其是珍稀濒危种类的就地保育和恢复提供理论指导。

关键词: 微地形; 群落类型; 结构特征; CCA 分析

中图分类号: Q948

文献标志码: A

文章编号: 1674-5906 (2013) 02-0213-09

引用格式: 商侃侃, 陈波, 达良俊. 浙江天目山孑遗落叶阔叶林群落分异格局及其地形解释[J]. 生态环境学报, 2013, 22(2): 213-221.

SHANG Kankan, CHEN Bo, DA Liangjun. Differentiation pattern and topographic interpretation of tertiary relict deciduous forests on Mt. Tianmushan, Zhejiang province, China [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2013, 22(2): 213-221.

从地质历史看, 孑遗落叶阔叶树种曾广布于北半球地区, 尤以第三纪最为繁茂, 受到第三纪中后期气候变化以及第四纪冰期的作用, 许多类群分布区范围逐渐缩小^[1], 常在一些不稳定的特殊生境中残存下来^[2-4]。多数孑遗落叶阔叶树种的地理分布交互重叠, 呈现出区域内大量种类长期共存的格局^[5-6], 但以往研究多集中在单个种群及其群落的生态学研究^[7-10], 区域内多种孑遗落叶阔叶树种共存的研究报道较少^[11]。

地形作为决定山地植被格局的重要因子, 在景观和群落尺度的植被格局分析中已经引起广泛关注^[4,12-14]。有关微地形梯度上植被分异格局研究, 在日本的低山丘陵常绿阔叶林^[15-16]以及温带的落叶阔叶林^[17-18]开展了大量研究, 同时在我国亚热带常绿阔叶林地区也相继开展^[5, 19], 揭示出物种分布与微地形单元间存在很好的应对关系, 是区域内多物种共存的先决条件。作为中国东部亚热带低山丘陵地

地带性植被的主要构成种, 常绿树种多分布在相对稳定的边坡上, 而落叶树种包括枫香(*Liquidambar formosana*)、青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)、糙叶树(*Aphananthe aspera*)等孑遗树种多位于干扰频繁的沟谷中^[19], 但作为非地带性植被重要成分的孑遗落叶阔叶树种共存机制有待深入研究。

因此, 本文以天目山国家级自然保护区内的典型孑遗落叶阔叶树种及其群落为对象, 通过调查群落分布、种类组成、群落结构及其生境特征, 划分群落类型, 分析群落特征及与地形因子的关系, 拟解决以下问题: (1) 微地形上孑遗落叶阔叶林的分异格局; (2) 决定群落分异格局的地形因子, 以期丰富孑遗树种的保护生态学理论, 指导珍稀濒危物种的就地保育, 提供理论基础和科学依据。

1 材料与方法

1.1 区域概况

天目山自然保护区位于浙江省西北部临安市

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30700094; 40971041); 浙江省杭州市社会发展科研专项 (20100933B16)

作者简介: 商侃侃 (1982年生), 男, 博士, 工程师, 从事森林结构与动态研究。E-mail: shangkankan@163.com

*通信作者; E-mail: ljda@des.ecnu.edu.cn

收稿日期: 2012-11-14

境内,所辖地域总面积 4284 ha,地理位置 30°18'30"—30°21'37" N, 119°24'11"—119°27'11" E,主峰仙人顶海拔 1506 m。地处中亚热带北缘至北亚热带过渡区域,受海洋暖湿气流的影响,季风强盛,四季分明。自山麓至山顶,年平均气温为 14.8~8.8 °C;最冷月 1 月平均气温 3.4~2.6 °C,极端最低温度 -13.1~20.2 °C,最热月平均气温 28.1~19.9 °C,极值最高气温 38.2~29.1 °C。无霜期 235~209 d^[20]。保护区内植被保存完好,生物资源丰富,是开展植被研究的重要场所。

1.2 样地设置

在保护区的核心区域内,采用植物社会学调查方法,沿着主要沟谷区域进行全面踏查后,采用斑块取样法(Patch sampling),选择具有代表性的样方,共计 48 个,面积大小为 400 或 600 m²,总面积为 1.96 hm²(图 1)。



图 1 天目山自然保护区核心区样地设置路线

Fig.1 sampling routes in the core area of Tianmushan Nature Reserve

1.3 群落调查

为了便于调查,每个样方细分为 10 m×10 m 的样格,对样格内 1.5 m 以上的木本植株进行每木调查,鉴别植物种类,记录树高、胸径、冠幅、坐标;对 1.5 m 以下草本植物,测定每个种类的最大高度,并目测其多盖度,乔、灌木树种的幼苗也进行了每株调查,记录种类、高度、坐标。

地形因子:测量、记录坡位、海拔、坡向、坡度等地形要素,并对定性要素分级量化:(1)坡位:即微地形单元类型,参考文献^[13]划分为谷床、谷坡、谷头凹地、顶坡、坡地 5 级,并分别赋值 1、2、3、4、5;(2)海拔:采用气压式海拔表的实测值;(3)

坡向:将罗盘仪的实测方位角度转换为北、东北、西北、东、西、东南、西南、南 8 个方向,代表阴坡、半阴坡、阳坡 3 个坡向;(4)坡度:用坡度仪实测。

1.4 数据处理

优势种由优势度分析法确定,多样性指数采用 Shannon-weiner 指数公式测定^[20],计算过程在 R 软件中编辑完成。

以物种的相对优势度值(Relative basal area)为基础进行双向聚类分析(Two-way cluster analysis),划分群落类型;运用典范式对应分析(CCA)解释群落与地形的关系。其中,聚类分析判断采用 Sorensen (Bray-Curtis) 指数和最远距离法(Farthest Neighbor),计算过程在 Pc-ord(Version 5.0)软件包中完成。

2 结果

2.1 群落类型

共记录有木本植物 178 种,其中常绿针叶树种 6 种,落叶针叶树种 1 种,常绿阔叶树种 39 种,落叶阔叶树种 128 种,落叶木质藤本 4 种,隶属于 53 科 109 属(表 1)。通过双向聚类分析,48 个样方可以划分为 6 个群落类型(图 2),结合各类型群落主要种的优势度值(表 1),将各类型命名如下:类型 I 为蓝果树群落,共有 8 个样方;类型 II 为缺萼枫香群落,共有 10 个样方;类型 III 为青钱柳群落,共有 12 个样方;类型 IV 为香果树群落,共有 7 个样方;类型 V 为枫香群落,共有 7 个群落;类型 VI 为领春木群落,共有 4 个样方。

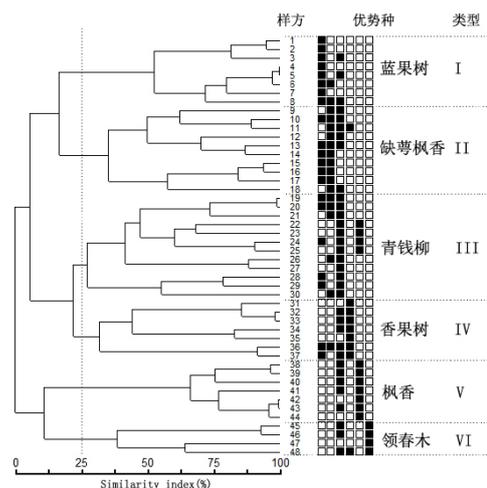


图 2 48 个样方的双向聚类分析结果

Fig.2 Dendrograms of 48 quarters by two-way cluster analysis 类型 I-VI (以下图表同), Community type I-VI (the same as following)

2.2 群落结构特征

2.2.1 蓝果树群落

样方共计有种子植物 35 科 56 属 73 种(表 1),

表 1 子遗落叶阔叶林的种类组成特征
Table 1 Floristic composition of the relict deciduous forests in the sample quarters

群落类型 Community type	I	II	III	IV	V	VI
样方数 Number of quarters	8	10	12	7	7	4
科数 No. of families	35	39	40	39	39	33
属数 No. of genera	56	68	68	64	62	51
种数 No. of species	73	103	105	90	77	71
总基部面积 Total basal area (m ² /ha)	43.31	44.84	43.47	44.92	35.67	11.14
Shannon-weiner 指数 Shannon-weiner index	1.89	2.17	2.17	1.85	1.42	2.49
相对优势度 RBA(%)						
蓝果树 <i>Nyssa sinensis</i>	38.07*	2.65*	2.90*	3.65*		
缺萼枫香 <i>Liquidambar acalycina</i>	1.04	30.11*	5.34*	0.13		
青钱柳 <i>Cyclocarya paliurus</i>	1.80	2.97*	20.45*	2.38*	1.18	2.15
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>			3.43*		56.74*	
香果树 <i>Emmenopterys henryi</i>		2.27*		39.94*		6.73*
领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>						23.97*
小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis gracilis</i>	10.78*	6.62*	6.03*	0.02		
交让木 <i>Daphniphyllum macropodum</i>	6.00*	1.94*	0.37	2.87*		
长叶石栎 <i>Lithocarpus harlandii</i>	5.96*	5.66*	1.66	5.83*	0.31	
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	5.66*	2.07*	12.86*	3.34*	5.30	
柳杉 <i>Cryptomeria fortunei</i>	4.73*	0.33	6.21*	8.77*	4.99	
褐叶青冈 <i>Cyclobalanopsis stewardiana</i>	3.95*	1.69	2.19*	0.18		
四川山矾 <i>Symplocos setchuensis</i>	2.86	1.61	0.99	<0.01		
黄山松 <i>Pinus taiwanensis</i>	2.56	0.27	0.58			
天目木姜子 <i>Litsea auriculata</i>	1.87	<0.01	2.12*		0.34	
山合欢 <i>Albizia kalkora</i>	1.59	0.65	0.41		1.15	
刺楸 <i>Kalopanax septemlobus</i>	1.43	4.15*				
锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	1.43	2.43*				0.27
豹皮樟 <i>Litsea coreana</i> var. <i>sinensis</i>	1.13	0.69	1.29	0.11	0.11	0.09
君迁子 <i>Diospyros lotus</i>	1.04		0.81			
香槐 <i>Cladrastis wilsonii</i>	0.74	0.38	0.64	0.24		2.42*
鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	0.48	1.67	0.83	0.38	<0.01	
金钱松 <i>Pseudolarix kaempferi</i>	0.44	3.90*	2.76*	7.90*	<0.01	
榿木 <i>Padus buergeriana</i>	0.44	1.25	1.47	0.98		4.40*
短柄枹 <i>Quercus serrata</i> var. <i>Brevipetiolata</i>	0.42	2.45*	0.51	0.31		0.72
玉玲花 <i>Styrax obassius</i>	0.37	4.95*	0.41	1.00		6.10*
野漆树 <i>Toxicodendron succedaneum</i>	0.37	1.25	1.17	1.96*	0.03	0.63
四照花 <i>Dendronanthemum japonica</i> var. <i>Chinensis</i>	0.37	1.14		0.51		2.42*
雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i>	0.28	2.85*	0.44	0.22	0.08	1.44
细叶青冈 <i>Cyclobalanopsis mysinaefolia</i>	0.18	0.33	1.98*	0.22	0.03	
大果山胡椒 <i>Lindera praecox</i>	0.05	0.38	0.02	0.51		2.87*
八角枫 <i>Alangium chinense</i>	0.05		0.07	1.56*	0.06	0.90
榿树 <i>Torreya grandis</i>	0.02	3.61*	3.82*	0.09	0.11	
蜡瓣花 <i>Corylopsis sinensis</i>	<0.01	0.11	<0.01	0.02		3.23*
野桐 <i>Mallotus japonicus</i> var. <i>Floccosus</i>	<0.01	0.02		0.07	0.87	4.31*
光叶毛果枳椇 <i>Hovenia trichocarpa</i>	<0.01	<0.01	1.45	0.22		
小叶白辛树 <i>Pterosyrax corymbosus</i>		1.63				
化香树 <i>Platycarya strobilacea</i>		0.42	0.28	1.31	1.12	7.18*
响叶杨 <i>Populus adenopoda</i>		0.42		0.47	2.69	
黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>		0.20	0.90		3.00	
紫楠 <i>Phoebe sheareri</i>		0.16	4.26*			
川榛 <i>Corylus kweichowensis</i>		0.07	<0.01	0.09		2.24
红脉钓樟 <i>Lindera rubronervia</i>		0.04	1.01	0.02	0.11	0.45
榉树 <i>Zelkova schneideriana</i>		0.02	2.09*	1.78*	0.03	
红枝柴 <i>Meliosma oldhamii</i>		<0.01	0.46	1.60*		<0.01
灯台树 <i>Cornus controversa</i>		<0.01	<0.01	1.94*	0.11	5.39*
天目朴 <i>Celtis chekiangensis</i>			1.82	0.85		1.80
华东野核桃 <i>Juglans cathayensis</i> var. <i>formosana</i>			1.06			
红楠 <i>Machilus thumbergii</i>			<0.01		1.35	
巨紫荆 <i>Cercis gigantean</i>				1.02		
臭椿 <i>Ailanthus altissima</i>					4.26	
杜仲 <i>Eucommia ulmoides</i>					2.66	
麻栎 <i>Quercus acutissima</i>					3.92	
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>					1.18	
白花泡桐 <i>Paulownia fortunei</i>					1.49	
油茶 <i>Camellia oleifera</i>					1.57	
柘树 <i>Maclura tricuspidata</i>					1.26	
南方千金榆 <i>Carpinus cordata</i> var. <i>Chinensis</i>						8.44*
华西枫杨 <i>Pterocarya insignis</i>						1.35

相对优势度小于 1% 的种类未列在内；* 为优势种

木本植物多样性指数为 1.89，蓝果树 (*Nyssa sinensis*)、小叶青冈 (*Cyclobalanopsis gracilis*)、交让

木 (*Daphniphyllum macropodum*) 为群落主要优势种。木本层由上而下可分为乔木层、亚乔木层和灌木层

(图3)。乔木层高度16 m以上,主要由优势种蓝果树构成。亚乔木层高度级顶点为14~16 m,主要由蓝果树、小叶青冈、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)构成。灌木层高度级顶点为8~10 m,个体高度集中在2~4 m,主要由薄叶山矾(*Symplocos anomala*)、毛花连蕊茶(*Camellia cuspidata*)、窄基红褐柃(*Eurya rubiginosa* var. *attenuate*)等灌木和四川山矾(*Symplocos setchuensis*)、交让木、小叶青冈、褐叶青冈(*Cyclobalanopsis stewardiana*)、长叶石栎(*Lithocarpus harlandii*)等常绿乔木的幼树构成。在林冠层之上有蓝果树、金钱松(*Pseudolarix amabilis*)、柳杉(*Cryptomeria fortune*)等呈点状分布的超高个体。

2.2.2 缺萼枫香群落

样方共计有种子植物39科68属103种(表1),木本植物多样性指数为2.17,缺萼枫香(*Liquidambar acalycina*)、小叶青冈、长叶石栎为群落主要优势种,

刺楸(*Kalopanax septemlobus*)、短柄枹(*Quercus serrata* var. *brevipetiolata*)、青钱柳在多个样方中占据较大优势地位。木本层由上而下可分为乔木层、亚乔木层和灌木层(图4)。乔木层高度18 m以上,主要由优势种缺萼枫香构成。亚乔木层高度级顶点为16~18 m,主要由缺萼枫香、雷公鹅耳枥(*Carpinus viminea*)、玉铃花(*Styrax obassia*)、小叶青冈、长叶石栎等构成。灌木层高度级顶点为8~10 m,个体高度集中在2~4 m,主要由大果山胡椒(*Lindera praecox*)、毛花连蕊茶等灌木和小叶青冈、交让木、长叶石栎、四川山矾等常绿乔木的幼树构成。在林冠层之上有金钱松、缺萼枫香等超高个体。

2.2.3 青钱柳群落

样方共计有种子植物40科68属105种(表1),木本植物多样性指数为2.17,青钱柳为群落主要优势种,杉木、紫楠(*Phoebe sheareri*)也占较大优势。木本层由上而下可分为乔木层、亚乔木层和灌木层

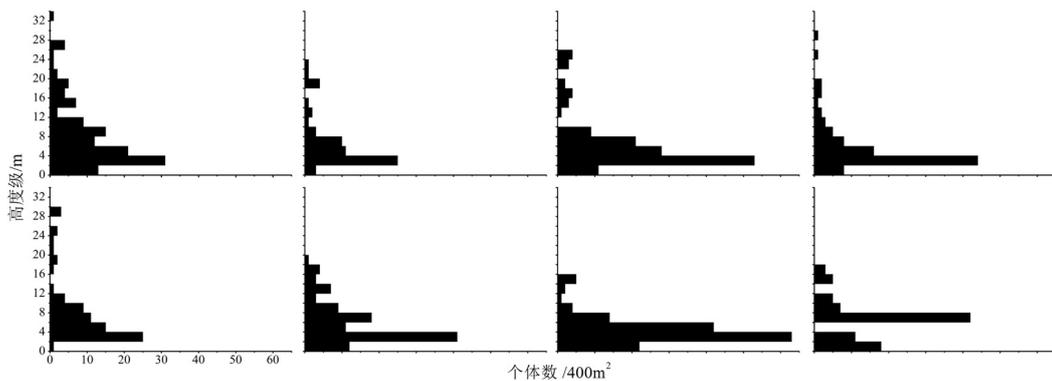


图3 蓝果树群落高度级频率分布

Fig.3 Height class frequency distribution of *Nyssa sinensis* communities

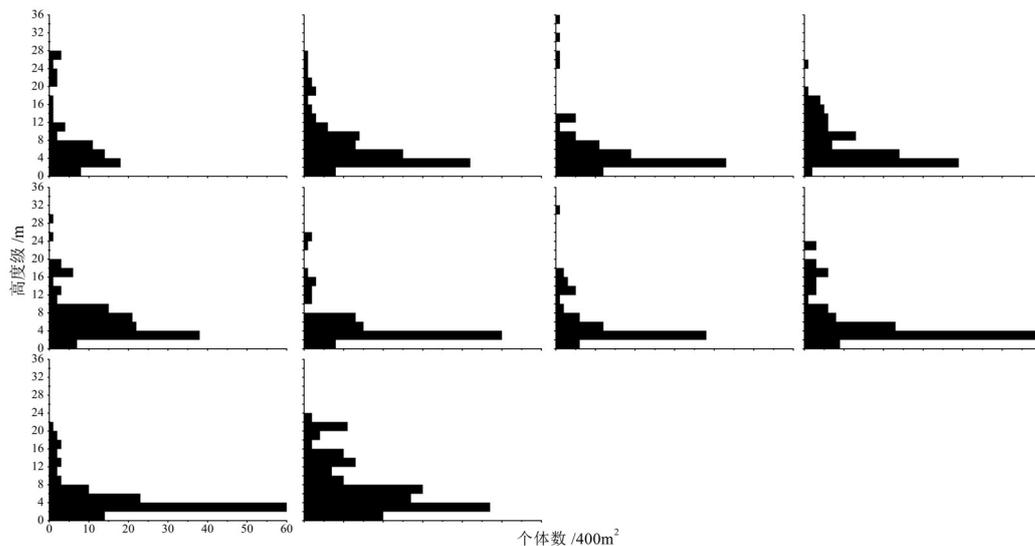


图4 缺萼枫香群落高度级频率分布

Fig.4 Height class frequency distribution of *Liquidambar acalycina* communities

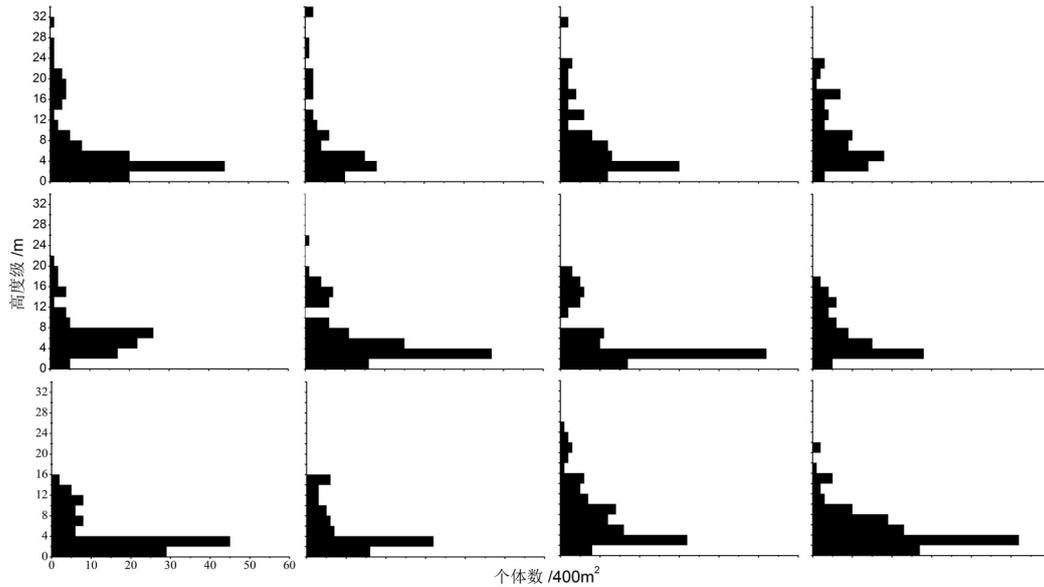


图5 青钱柳群落高度级频率分布图

Fig. 5 Height class frequency distribution of *Cyclocarya palirus* communities

(图 5)。

乔木层高度 16 m 以上，主要由青钱柳、缺萼枫香、杉木构成。亚乔木层高度级顶点为 14~16 m，主要由青钱柳、杉木、紫楠等构成。灌木层高度级顶点为 8~10 m，个体高度集中在 2~4 m，主要由毛花连蕊茶、窄基红褐柃等常绿灌木和豹皮樟(*Litsea coreana* var. *sinensis*)、紫楠、细叶青冈(*Cyclobalanopsis mysinaefolia*)、小叶青冈等常绿乔木的幼树构成。在林冠层之上有柳杉、缺萼枫香等点状分布的超高个体。

2.2.4 香果树群落

样方共计有种子植物 39 科 64 属 90 种(表 1)，木本植物多样性指数 1.85，优势种构成简单，香果树(*Emmenopterys henryi*)在各样方中均占据最大优势地位。木本层由上而下可分为乔木层、亚乔木层和灌木层(图 6)。乔木层高度 12 m 以上，主要由香

果树、天目木姜子(*Litsea auriculata*)构成。亚乔木层高度级顶点为 10~12 m，主要由香果树、青钱柳、雷公鹅耳枥、长叶石栎等构成。灌木层高度 6 m 以下，主要由大果山胡椒、老鸦糊(*Callicarpa giraldii*)等落叶灌木和长叶石栎、交让木等常绿乔木的幼树构成。在林冠层之上有金钱松、香果树等呈点状分布的超高个体。

2.2.5 枫香群落

样方共计有种子植物 39 科 62 属 77 种(表 1)，木本植物多样性指数为 1.42，优势种构成简单，枫香在各样方中均占据最大优势地位。木本层可以分为二层(图 7)，乔木层的高度级顶点为 16~18 m，个体高度集中在 12~14 m，主要由枫香、黄檀(*Dalbergia hupeana*)、杉木构成；灌木层高度级顶点为 6~8 m，主要由油茶(*Camellia oleifera*)、山胡椒(*Lindera glauca*)等灌木和枫香、杜仲(*Eucommia*

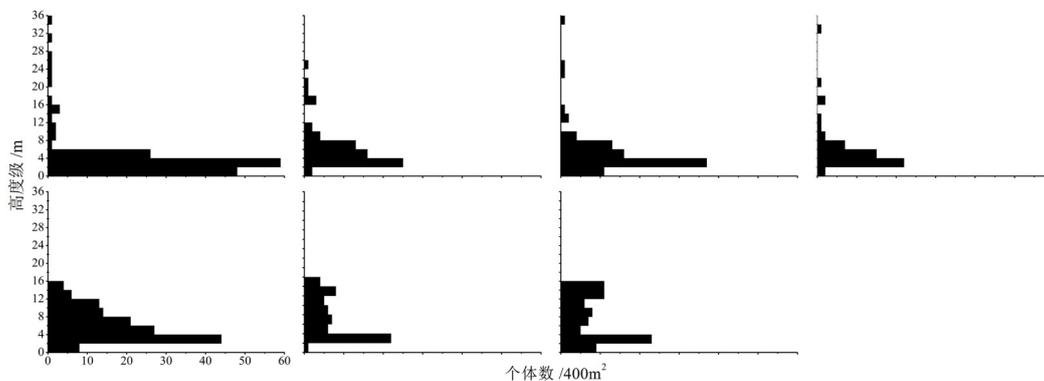


图6 香果树群落高度级频率分布图

Fig.6 Height class frequency distribution of *Emmenopterys henryi* communities

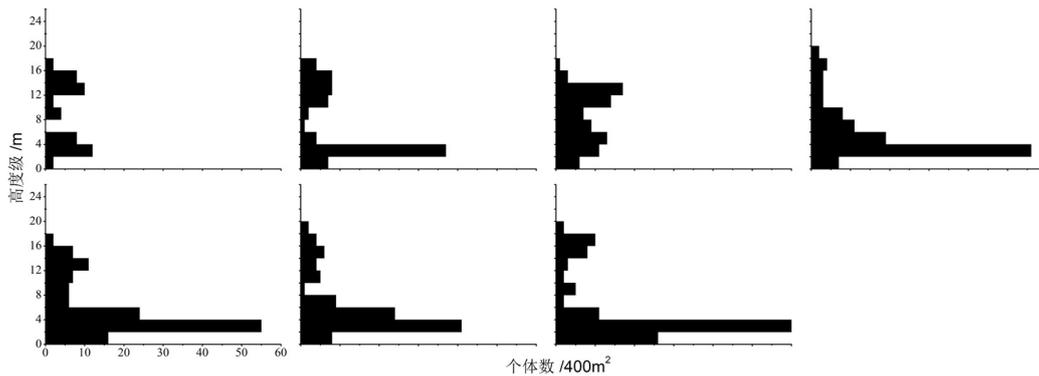


图 7 枫香群落高度级频率分布图

Fig. 7 Height class frequency distribution of *Liquidambar formosana* communities

ulmoides)、黄檀等落叶乔木的幼树构成。

2.2.6 领春木群落

样方共计有种子植物 33 科 51 属 71 种(表 1), 木本植物多样性指数为 2.49, 优势种构成复杂, 除领春木(*Euptelea pleiospermum*)外, 灯台树(*Cornus controversa*)、川榛(*Corylus heterophylla*)、野桐(*Mallotus japonicus* var. *floccosus*)、南方千金榆(*Carpinus cordata* var. *chinensis*)也在样地中占据较大优势。木本层可以分为二层(图 8), 乔木层高度级顶点在 10~12 m, 主要由领春木、化香、野桐、南方千金榆等构成。灌木层高度 6 m 以下, 种类组成复杂, 主要由宜昌荚蒾(*Viburnum erosum*)、白檀

(*Symplocos paniculata*)等灌木和领春木、化香树(*Platycarya strobilacea*)、灯台树、野桐等落叶树种的幼树构成。

2.3 群落分布

不同类型的群落分布的地形因子存在明显差异(表 2)。蓝果树群落主要分布在海拔高度 760~1 050 m 范围内的谷坡、谷头凹地、陡坡等微地形单元上, 坡度范围为 15°~42°, 阳坡生境居多。缺萼枫香群落位于谷坡、谷头凹地、顶坡、坡度等微地形单元上, 海拔高度 780~1 100 m, 坡度范围为 10°~45°, 阴坡、半阴坡分布较多。青钱柳群落分布较广, 分布在海拔高度 600~1 030 m 范围内的

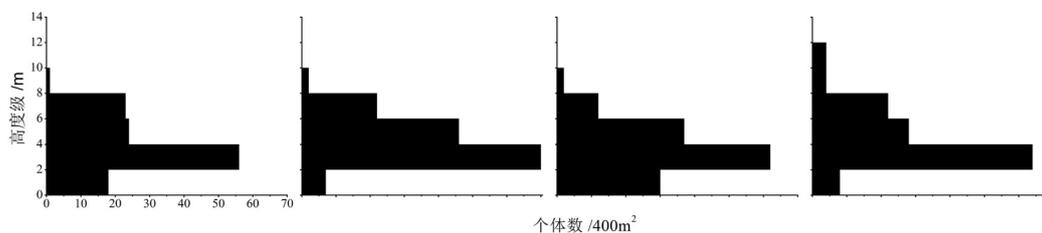


图 8 领春木群落高度级频率分布图

Fig. 8 Height class frequency distribution of *Euptelea pleiospermum* communities

表 2 子遗落叶阔叶群落的地形因子

Table 2 Topographic characteristics of relict deciduous broad-leaved communities

类型 Type	样方数 No.	海拔(m) Elevation	坡位 Slope position	坡度/(°) Slope	坡向 Slope exposure
I	8	760~1 050	VS, SS(5), HH(2)	31.0±10.2	N(2),E,SE(5)
II	10	780~1 110	VS, SS(4), HH, CS(4)	23.7±14.6	NE,E(5),W,SE,SW,S
III	12	600~1 030	RB(3),VS(2), SS(4), HH(2), CS	30.4±8.5	N,E(5),SE(2),SW(2),S(2)
IV	7	880~1 150	RB(5),HH(2)	23.4±10.0	NE,E(2),SE,SW,S(2)
V	7	360~540	RB(2),VB,SS(3), HH	19.9±7.4	E,W,SE(4),S
VI	4	1 000~1 150	RB(4)	26.5±5.7	N(2),NE(2)

RB, 谷床 River bed; VS, 谷坡 Valley slope; HH, 谷头凹地 Head hollow; CS, 顶坡 Crest slope; SS, 坡地 Sideslope. (以下图表同 The same as following) N, 北 North; NE, 东北 Northeast; NW, 西北 Northwest; E, 东 East; W, 西 West; SE, 东南 Southeast; SW, 西南 Southwest; S, 南 South; N,NE,NW 为阴坡 Shady slope, E,W 为半阴坡 Semi-shady slope; SE,SW,S 为阳坡 Sunny slope. 括号内数字为出现 2 次以上的频率 The Number of quarters more than 2 times in each micro-topographic unit or aspect was listed in bracket.

各种微地形单元上,以阳坡和半阴坡居多。香果树群落分布的海拔较高,为 880~1150 m,仅在谷床和谷头凹地中,坡度范围为 10°~35°。枫香群落则位于海拔 600 m 以下的谷床、谷坡、谷头凹地、坡地等微地形单元上,坡度相对较缓,范围为 10°~28°,阳坡生境居多。领春木群落仅分布在海拔高度 1000~1150 m 范围内的谷床中,均处于阴坡生境,坡度范围为 23°~35°。

2.4 群落分布与地形关系

CCA 排序结果表明,地形因子对子遗植物群落分布具有重要影响,海拔和微地形单元对群落排序的贡献较大,与第一轴、第二轴具有很好的相关;第三轴反映了坡度和坡向的影响(图 9)。

3 讨论

3.1 微地形上子遗落叶阔叶林群落分异格局

长期进化过程中,子遗落叶阔叶树种经历气候变迁后在局部区域保留了下来^[3],从其当前分布区的生境特征来看,子遗落叶阔叶树种多分布在不稳定的特殊生境中,如陡坡、山麓、河岸、沟谷等^[2,11,17]。日本中部山区,连香树主要分布在 V-型谷底,与日本七叶树、水胡桃、象蜡树等构成群落共优种,在河岸林中占据优势地位,群落的物种丰富度和多样性比缓坡上圆齿水青冈群落的高^[17];领春木、野桐、灯台树、海仙花等演替早期种类成为沟谷边坡迹地或斜坡上群落的优势种^[15]。在我国的神农架地区,连香树和领春木也在河岸带呈相似格局,群落的物种多样性比邻近的上部坡地高^[4]。在三峡大老岭地区,子遗落叶阔叶树种香果树、银鹊树、领春木、青钱柳在沟谷地段或谷底生境形成优势群落^[5]。本研究 6 种子遗树种的物种丰富度在微地形上存在差异,所构成的群落也存在明显分异(图 2,表 2),在谷床、谷坡和谷头凹地中占据较大优势,如青钱柳、香果树、领春木等,成为构成山体河岸带植被的重要成分。

子遗落叶阔叶树种除了分布在干扰频繁的沟

谷地形外,也能以演替先锋种的形式首先侵入到缓坡地的林窗中^[20-21]。本研究中枫香、缺萼枫香、蓝果树都可在陡坡上占据优势地位,也可在谷头凹地或顶坡中成为群落优势种,与常绿阔叶树种混生,成为我国亚热带地区的常绿-落叶阔叶混交林内的特殊组分^[4]。如分布在贵州梵净山的珙桐-白花树-缺萼枫香群落、四川峨眉山的珙桐-水青树-黄丹木姜子群落^[8],天目山的蓝果树-小叶青冈群落、香果树-交让木群落^[6],枫香、缺萼枫香也分别在低海拔、中高海拔的坡地上构成常绿-落叶混交林。可见,子遗落叶阔叶树种常在由滑坡干扰、单株或数株个体枯死、倒伏形成的小面积林窗中更新,形成地形顶极群落^[11,21]。

3.2 子遗落叶阔叶林群落分异的地形解释

CCA 分析结果表明,子遗落叶阔叶林群落分布受海拔的影响最大,其次为坡位,即微地形单元,坡度和坡向的影响较小(图 9),与三峡大老岭地区珍稀植物群落分异的成因一致^[22]。随着海拔升高,群落的种类组成发生了明显变化,低海拔优势种枫香被缺萼枫香、香果树、蓝果树等替代,适应冷凉气候条件的常绿伴生树种交让木替代了细叶青冈、小叶青冈,壳斗科落叶乔木短柄枹替代低海拔的麻栎(*Quercus acutissima*),伴生种的变化与山地植被垂直带格局一致^[6]。大量子遗落叶阔叶树种集生于山地的中海拔区域,与我国多数亚热带山地相似,如四川峨眉山^[11]、三峡大老岭地区^[22],这可能与中海拔区域复杂的地形、充沛的雨量、良好的水热条件有关^[6,22]。

山地植被格局与微地形单元也存在密切关系,不同微地形单元上常发育有种类组成和群落结构各异的植被类型^[14,23]。这主要是由于微地形单元具有自身的地表特征,形成不同的地表干扰体系^[13]。谷床是由河流过程(Fluvial process)形成的表面,频繁受到降水形成的洪水冲刷,最不稳定;谷坡位于坡面下方,由大量碎石堆积而成,滑坡等地表干扰

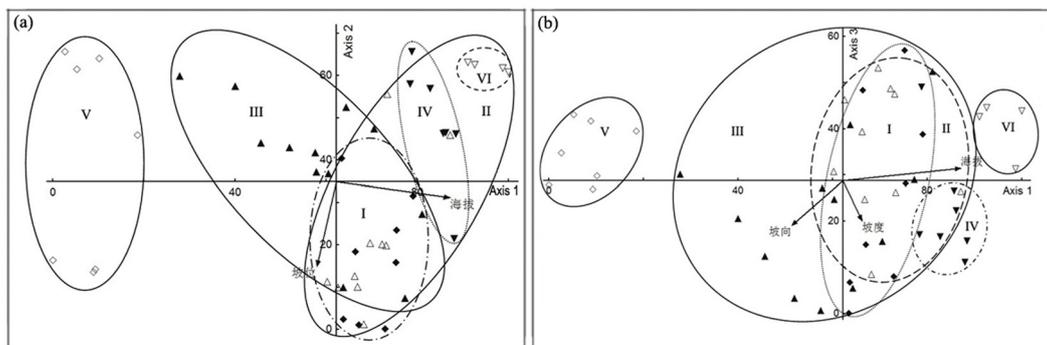


图 9 48 个样方的 CCA 排序结果

Fig.9 CCA ordination of 48 quadrats

频繁,是整个坡面最陡峭的部分,极不稳定;谷头凹地位于水流起源处,通过坡面漫流排水,冲刷程度较低,较顶坡不稳定,重复的地表干扰阻碍了气候顶极树种的定居;坡地和顶坡占据了坡面的上面区域,积极的表土运动极为少见,随着植被演替进程为地带性植物群落替代^[6,13]。孑遗落叶阔叶树种占据生境条件非常特殊,多为局部生境的小种群^[11]。本研究的多数种类主要集中在谷床、谷坡等微地形单元上,多为具有频繁干扰体系的生境类型;部分种类也可以分布到坡地的林窗中,这可能与其是具有先锋种特性有关,能在一次干扰后首先占据滑坡迹地^[15,21]。

在雨量充沛的山区,滑坡是陡坡上一种常见的干扰方式,常导致产生极端的生物和非生物空间梯度,决定了群落结构和种类组成以及植被的演替进程^[24],一旦出现滑坡,先锋的草本植物和乔木树种随即进入滑坡裸地,组建起与周围环境相异的植物群落。研究区域地处我国东南沿海丘陵山区北缘,夏季常受台风影响降水偏多,中海拔地形复杂,易发生山体崩塌、滑坡作用,造成树木风倒、风折等形成林窗,孑遗落叶阔叶树种以先锋种形式首先定居在林窗、倒木上^[20]。因此,坡度常影响滑坡、土壤侵蚀,导致不稳定生境的产生,使部分种类可以首先占据干扰后的生境,为孑遗落叶阔叶树种提供种群更新和维持的机会。

4 结论

从地形-植被关系入手,通过调查测定天目山自然保护区孑遗落叶阔叶林的群落分布、生境特征、种类组成和群落结构,分析微地形上孑遗落叶阔叶林的群落分异格局及其地形因子解释,结果表明:

(1) 孑遗落叶阔叶树种的分布在微地形上存在明显差异,形成地形顶极群落。青钱柳主要分布在在海拔高度 600~800 m 的谷床和谷坡;枫香在海拔高度 600 m 以下坡地和谷床,而缺萼枫香则在海拔高度 800 m 以上的坡地、谷坡和顶坡;蓝果树在海拔高度 800 m 以上的谷头凹地和坡地;香果树仅在海拔高度 800 m 以上的谷床和谷头凹地;领春木仅在海拔高度 1 000~1 200 m 以上的谷床。

(2) 群落分布受海拔的影响最大,其次为坡位即微地形单元,坡度和坡向的影响较小。随着海拔升高,低海拔优势种枫香被缺萼枫香、香果树、蓝果树等替代,适应冷凉气候条件的常绿伴生树种交让木替代了细叶青冈,壳斗科落叶乔木短柄栲替代了低海拔的麻栎。

深入研究区域内孑遗落叶阔叶林的物种共存机制,进一步分析群落的生境特征、种内种间关系、种群更新机制和群落维持机制,可为孑遗落叶阔叶

树种尤其是珍稀濒危种类的就地保育和恢复提供理论指导。

参考文献:

- [1] TZEDAKIS P C, LAWSON I T, FROGLEY M R, et al. Buffered tree population changes in a quaternary refugium: Evolutionary implications [J]. *Science*, 2002, 297: 2044-2047.
- [2] PULIDO F, VALLADARES F, CALLEJA J A, et al. Tertiary relict trees in a Mediterranean climate: abiotic constraints on the persistence of *Prunus lusitanica* at the eroding edge of its range [J]. *Journal of Biogeography*, 2008, 35: 1425-1435.
- [3] CALLEJA J A, GARZON M, OLLERO H. A Quaternary perspective on the conservation prospects of the Tertiary relict tree *Prunus lusitanica* L [J]. *Journal of Biogeography*, 2009, 36: 487-498.
- [4] WEI X Z, JIANG M X, HUANG H D, et al. Relationships between environment and mountain riparian plant communities associated with two rare tertiary-relict tree species, *Euptelea pleiospermum* (Eupteleaceae) and *Cercidiphyllum japonicum* (Cercidiphyllaceae) [J]. *Flora*, 2010, 205: 841-852.
- [5] 沈泽昊, 金义兴, 赵子恩, 等. 亚热带山地森林珍稀植物群落的结构与动态[J]. *生态学报*, 2000, 20(5): 800-807.
- [6] DA L J, KANG M M, SONG K, et al. Altitudinal zonation of human-disturbed vegetation on Mt. Tianmu, eastern China [J]. *Ecological Research*, 2009, 24: 1287-1299.
- [7] 林石狮, 沈如江, 凡强, 等. 江西三清山东亚-北美间断分布属植物缺萼枫香群落研究[J]. *生态环境学报*, 2007, 16(2): 509-515.
- [8] 贺金生, 林洁, 陈伟烈. 我国珍稀特有植物珙桐的现状及其保护[J]. *生物多样性*, 1995, 3(4): 213-221.
- [9] SAKAI A, OHSAWA T, OHSAWA M. Adaptive significance of sprouting of *Euptelea Polyandra* a deciduous tree growing on steep slopes with shallow soil[J]. *Journal of Plant Research*, 1995, 108: 377-386.
- [10] 何东, 魏新增, 李连发, 等. 神农架山地河岸带连香树的种群结构与动态[J]. *植物生态学报*, 2009, 33(3): 469-481.
- [11] TANG C Q, OHSAWA M. Tertiary relic deciduous forests on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China[J]. *Folia Geobotanica*, 2002, 37: 93-106.
- [12] NAGAMATSU D, MIURA O. Soil disturbance regime in relation to micro-scale landforms and its effects on vegetation structure in a hilly area in Japan [J]. *Plant Ecology*, 1997, 133: 191-200.
- [13] 杨永川, 达良俊. 丘陵地区地形梯度上植被格局的分异研究概述 [J]. *植物生态学报*, 2006, 30(3): 504-513.
- [14] POULOS H M, CAMP A E. Topographic influences on vegetation mosaics and tree diversity in the Chihuahuan Desert Borderlands [J]. *Ecology*, 2010, 91: 1140-1151.
- [15] SAKAI A, OHSAWA M. Topographical pattern of the forest vegetation on a river basin in a warm-temperature hilly region, central Japan [J]. *Ecological Research*, 1994, 9: 269-280.
- [16] HARA M, HIRTA K, FFUJIHARA M. Vegetation structure in relation to micro-landform in an evergreen broad-leaved forest on Amami Ohshima Island, South-West Japan [J]. *Ecological Research*, 1996, 11: 325-337.
- [17] SAKIO H, KUBO M, SHIMANO K, et al. Coexistence of three canopy tree species in a riparian forest in the Chichibu Mountains, central Japan [J]. *Folia Geobotanica*, 2002, 37: 45-61.
- [18] NAGAMATSU D, HIRABUKI Y, MOCHIDA Y. Influence of micro-landforms on forest structure, tree death and recruitment in a

- Japanese temperate mixed forest [J]. *Ecological Research*, 2003, 18: 533-547.
- [19] 杨永川, 达良俊, 由文辉. 浙江天童国家森林公园微地形与植被结构的关系[J]. *生态学报*, 2005, 25(11): 38-48.
- [20] 夏爱梅, 达良俊, 朱虹霞, 等. 天目山柳杉群落的结构及其更新类型[J]. *浙江林学院学报*, 2004, 21(1): 46-52.
- [21] 达良俊, 杨永川, 宋永昌. 江天童国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型[J]. *植物生态学报*, 2004, 28(3): 376-384.
- [22] 沈泽昊, 赵子恩, 吴金清, 等. 三峡大老岭地区的珍稀植物分布格局及其与地形因子间的关系[J]. *植物生态学报*, 1999, 23(增刊): 171-180.
- [23] FUJIHARA M, KIKUCHI T. Changes in the landscape structure of the Nagara River Basin, central Japan[J]. *Landscape and Urban Planning*, 2005, 70: 271-281.
- [24] PAOLINI L, VILLALBA R, GRAU H R. Precipitation variability and landslide occurrence in a subtropical mountain ecosystem of NW Argentina [J]. *Dendrochronologia*, 2005, 22: 175-180.

Differentiation pattern and topographic interpretation of tertiary relict deciduous forests on Mt. Tianmushan, Zhejiang province, China

SHANG Kankan^{1,2}, CHEN Bo³, DA Liangjun^{2,4}

1. Shanghai Institute of Landscaping and Gardening, Shanghai 200232, China;

2. Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China;

3. College of Life and Environmental Sciences, Hangzhou Normal University, Hangzhou, Zhejiang 310036, China;

4. Tiantong National Station of Forest Ecosystem, Ningbo, Zhejiang 315114, China

Abstract: The distribution type, habitat characteristics, floristic composition and community structure of relict deciduous broad-leaved forests have been studied in this paper. The results indicated that spatial distribution of relict deciduous trees was different along micro-topographic units by the analysis of cluster analysis. *Cyclocarya paliurus* was widely distributed and dominated on river bed and valley slope between 600 to 800 m a. s. l. The abundance and dominance of *Liquidambar formosana* was higher on sideslope and river bed below 800 m a. s. l. Above 800 m a. s. l., *Liquidambar acalycina* was dominated on sideslope, valley slope and crest slope, *Nyssa sinensis* was on head hollow and sideslope, and *Emmenoptery henryi* was on river bed and head hollow. *Euptelea pleiospermum* was only located on river bed between 1 000 to 1 200 m a. s. l. The result of CCA analysis indicted that community distribution was significantly affected by altitude and micro-topographic units. The effects of slope and aspect were secondly. Low-altitude dominant species *L. formosana* was replaced by *L. acalycina*, *E. henryi*, *N. sinensis* at high altitude. The main companion species *Cyclobalanopsis gracilis* were replaced by *Daphniphyllum macropodum*, and *Quercus acutissima* was replaced by *Quercus serrata* var. *brevipetiolata*. Hence, the species coexistence mechanism in relict deciduous broad-leaved forests of local area should be further studied to provide practical guidance for conservation and restoration of relict deciduous broad-leaved trees especially the rare and endangered species.

Key words: micro-topographic gradient; community type; structure characteristics; CCA analysis