

浙江天目山子遗落叶阔叶树种的种群结构及更新策略

商侃侃¹ 陈波² 达良俊^{3*}

(¹上海辰山植物园, 上海 201602; ²杭州师范大学生命与环境科学学院, 杭州 310036; ³华东师范大学生态与环境科学学院, 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200241)

摘要 通过对浙江天目山国家级自然保护区内6个子遗落叶阔叶树种进行群落学调查, 分析了不同微地形单元上种群结构、更新途径及更新个体的空间关联性, 探讨了不同干扰体系下子遗落叶阔叶树种的更新策略。结果表明: 子遗落叶阔叶树种具有较强的萌枝能力, 种群结构以间歇型为主, 部分种类选择长距离扩散, 在适宜生境中间歇型更新, 如青钱柳、缺萼枫香等; 部分种类因生境限制, 在不断地地表冲刷干扰下, 选择在母树周围进行间歇型更新, 如领春木、香果树。在相对稳定的顶坡和坡地上, 青钱柳、缺萼枫香、蓝果树、枫香等树种以种子更新占据一次干扰后形成的林窗生境, 并通过其固有的萌枝能力增殖树干, 形成径级大小相似的多主干植株, 迅速占据优势地位。在不稳定的谷床、谷坡和谷头凹地中, 香果树、领春木、枫香等树种因频繁干扰导致种子更新受限, 植株损伤并常有个体枯死, 通过其极强的萌枝能力补充零星更新的幼苗以及干扰造成的个体损伤。基于生境适应、种群更新和竞争策略, 将子遗落叶阔叶树种大致划分为“林窗修复种”和“生境填充种”两个类型, 并提出应加强对其特殊生境的保护。

关键词 子遗植物; 微地形单元; 更新类型; 繁殖方式; 生态种组

Population structure and regeneration strategy of relict deciduous broadleaved trees on Mount Tianmu, Zhejiang Province, China. SHANG Kan-kan¹, CHEN Bo², DA Liang-jun^{3*}
(¹Shanghai Chenshan Botanical Garden, Shanghai 201602, China; ²College of Life and Environmental Sciences, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036, China; ³Tiantong National Forest Ecosystem Observation and Research Station, College of Ecology and Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200241, China).

Abstract: The population structure, regeneration ways and spatial relationships of six relict deciduous broadleaved trees were examined based on community investigation on Mount Tianmu, East China. The results showed that relict deciduous broadleaved trees had a strong ability of vegetative reproduction and their population structure was generally belonged to intermittent type. Some relict species such as *Cyclocarya paliurus* and *Liquidamb arcalycina* regenerated discontinuously at appropriate sites via long-distance diffusion. Some species such as *Emmenoptery henryi* and *Euptelea pleiospermum* regenerated discontinuously around mature trees due to habitat limitation and frequent disturbance. After occupying forest gaps by seedling regeneration, *C. paliurus*, *L. arcalycina*, *Nyssasinensis* and *Liquidambar formosana* could recruit and form multi-stemmed individuals by their inherent sprouting ability at relatively stable sites such as crest slope and side slope. At riverbed, valley slope and head hollow, recognized as unstable habitats, *Emmenopterys henryi*, *E. pleiospermum*, and *L. formosana* could also recruit by strong sprouting ability due to sparse seedlings and individual loss incurred by disturbance. Therefore, the relict deciduous broadleaved trees could be

本文由国家自然科学基金项目(31600343)和国家重点研发计划项目(2016YFC050310203)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31600343) and the National Key Research and Development Project (2016YFC050310203).

2017-09-01 Received, 2017-11-14 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ljda@des.ecnu.edu.cn

classified into two ecological species groups (relict species for forest gap and supplement species for special habitat) based on spatial distribution and strategy of regeneration and competition. We suggested that the protection of special habitats of their communities should be strengthened.

Key words: relict plant; micro-topographic unit; regeneration type; reproduction mode; ecological species group.

子遗植物被认为是可以为已经消失的历史提供重要信息并用于理解植物区系和分支的进化^[1],更是研究长期环境变化对物种和种群影响的“自然实验室”^[2],成为当前全球气候变化下生物多样性保护研究的热点.依据年龄和起源可分为:第三纪前、第三纪、冰期、间冰期、冰后期等 5 种类型,尤以落叶阔叶木本成分为主的第三纪子遗植物区系最为丰富^[3].在我国亚热带森林区域,大多种类残存分布在山地的中高海拔区域,如连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)、香果树(*Emmenopterys henryi*)、水青树(*Tetracentron sinense*)、领春木(*Euptelea pleiospermum*)^[4-6];部分种类也可分布在低海拔的常绿阔叶林中,如枫香(*Liquidambar formosana*)、青钱柳(*Cyclocarya paliurus*),长期占据在群落的超高层^[4,7],形成不连续的种群和群落斑块,成为我国亚热带山地生物多样性形成的一种特殊机制^[4,8].

植物的自然更新是种群得以增殖、扩散、延续和维持群落稳定的一个重要生态过程,不同物种甚至同一物种在不同的生境和干扰体系下,形成相适应的生活史策略.目前,子遗落叶阔叶树种占据的生境大多为条件恶劣、干扰频繁的陡坡、河岸、沟谷等不稳定地形,部分种类因对微生境适应差异而形成优势分异的斑块状群落和地形顶极群落^[5,8],尤其是被认为是珍稀濒危植物(如连香树、香果树、领春木)的种群更新能力弱且极易受到外部干扰的影响^[6,9-10].子遗落叶阔叶树种保留了原始的古老性状^[11],具有无性繁殖和有性繁殖两种方式,应对不同的生境和干扰体系时,或以种子更新繁殖为主^[12],或以萌枝更新为主^[13-14],这主要由生境特征和干扰体系决定.在不稳定的生境中,子遗落叶阔叶树种既可以以先锋种的形式通过种子繁殖的方式定居在干扰后的生境,亦可以通过无性繁殖的方式补充零星更新的幼苗或干扰造成的损伤,以进一步扩大种群数量^[13-14].在相对稳定的森林中,一旦发生干扰形成林窗,无性繁殖也是其修复林窗、维持森林稳定的重要方式^[15].

秦岭-伏牛山-大别山-黄山-天目山自西向东在总体上构成了子遗植物在我国分布北界.天目山

因其地质古老、地貌独特、地形复杂等因素,庇护了丰富的古老子遗植物^[16],子遗树种间存在显著的负相关关系,与常绿树种因在垂直空间上的生态位分化而呈显著正相关关系^[17].但是,我国东部亚热带山地长期受到频繁的自然干扰和人为活动的影响,山体的地貌、地形和水系发生改变,导致森林生态系统结构和功能的急剧退化^[18],严重威胁到该区域内子遗植物的生存和延续^[19].因此,本研究通过开展天目山子遗落叶林的群落学调查,分析不同微地形单元上 6 个子遗落叶阔叶树种的种群结构、更新途径及更新个体空间关联性,拟解决以下问题:1) 划分不同干扰体系下子遗落叶阔叶树种的更新类型;2) 揭示不同干扰体系下子遗落叶阔叶树种的更新格局;3) 阐明亚热带山地子遗落叶阔叶树种的更新策略,为区域生物多样性保护提供研究基础.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区为天目山国家级自然保护区(30°18′30″—30°21′37″ N, 119°24′11″—119°27′11″ E),位于浙江省西北部临安市境内,所辖地域总面积 4284 hm²,因其地质古老、地貌独特、地形复杂等因素,植被保存完好,生物资源丰富,是开展植被研究的重要场所.其地处中亚热带北缘至北亚热带过渡区域,季风强盛,四季分明,年平均气温为 8.8~14.8 °C;最冷月 1 月平均气温 2.6~3.4 °C,极端最低温度 -20.2~-13.1 °C,最热月平均气温 19.9~28.1 °C,极值最高气温 29.1~38.2 °C^[7].无霜期 209~235 d.

自山麓到山顶的植被垂直带谱为:海拔 950 m 以下为常绿阔叶林带,950~1200 m 为常绿-落叶阔叶混交林带,1200~1500 m 为落叶阔叶林带^[7].植物区系古老、地理成分复杂,特有属、古老子遗植物多且科、属均以小型和极小型为主.我国特有属和古老子遗落叶阔叶树种较多,有银杏(*Ginkgo biloba*)、金钱松(*Pseudolarix amabilis*)、天目铁木(*Ostrya rehderiana*)、天目木姜子(*Litsea auriculata*)、榧树(*Torreya grandis*)、枫香、缺萼枫香(*Liquidambar acalycina*)、香果树、青钱柳、糙叶树(*Aphananthe aspera*)、蓝果

树(*Nyssa sinensis*)等大量高大乔木树种^[19],是天目山古老森林的代表,也是子遗落叶阔叶林的主要建群种^[20].

1.2 样地设置与调查

在天目山自然保护区植被保存最为完整的核心区域内,采用植物群落学的调查方法,沿着沟谷区域进行全面踏查^[20].采用斑块取样法,以枫香、香果树、蓝果树、缺萼枫香、青钱柳、领春木等为目标树种,选取群落结构相似的典型样方共计 48 个,包括 46 个 20 m×20 m 和 2 个 20 m×30 m,总面积为 1.96 hm².植物群落调查方法和微地形单元划分详见文献^[20].其中,微地形单元划分参考杨永川等^[21]和沈泽昊等^[22]的方法,分为谷床、谷坡、谷头凹地、顶坡、坡地 5 个类型.

1.3 数据处理

1.3.1 种群径级划分 由于个体年龄常难以确定,在实际工作中通常采用径级结构代替年龄结构的方法,分析种群的结构和动态^[23].根据生活型,乔木以 5 cm、小乔木以 2.5 cm 为一个径级,绘制径级分布图,划分种群结构类型^[4, 24].根据个体大小划分幼苗、幼树、中树、成树 4 个生活史阶段,乔木划分依据为:幼苗:树高<1.5 m;幼树:胸径<5 cm;中树:胸径<10 cm;成树:胸径≥10 cm;小乔木划分依据为:幼苗:树高<1.5 m;幼树:胸径<2.5 cm;中树:胸径<5 cm;成树:胸径≥5 cm^[24].

1.3.2 种群更新方式 植株按照实生个体和萌生个体分别统计,计算每个种的萌枝率(ratio of total sprouts to total individuals, RS),公式为:萌枝率=萌枝数/实生个体数.进一步将其分解为 2 个指标,即有萌个体率(number of multi-stemmed individuals/number of all individuals, PMSI)和有萌个体平均萌枝率(number of all sprouts/number of multi-stemmed individuals, NSMSI).有萌个体率=有萌枝个体/实生个体;有萌个体萌枝率=萌枝数/有萌个体率^[25].

1.3.3 不同龄级个体空间关联性分析 在样方大小 400 m² 的尺度上,以实生个体为计数单位,应用 Spearman 秩相关分析进行同一种群不同龄级个体的空间关联性分析,具体公式:

Spearman 秩相关系数如下:

$$r_s(i, j) = 1 - \frac{6 \sum_{k=1}^n d_k^2}{n^3 - n}$$

式中: n 为样方总数; $d_k = (x_{ik} - x_{jk})$, x_{ik} 和 x_{jk} 分别为种 i 和种 j 在样方 k 中的秩.计算过程在 R 软件的

SPAA 统计包中实现^[26].

2 结果与分析

2.1 不同微地形单元种群径级结构

依据胸径级频率分布的形状,6 个树种的更新类型可以划分为单峰型、间歇型、逆 J 字型和 L 字型 4 个类型(图 1).青钱柳在各微地形单元中种群更新均呈间歇型,在谷头凹地、顶坡和坡地中有丰富的小径级更新个体,在谷床、谷坡中小径级个体较少且有枯死现象.蓝果树在谷床中个体数量较少且种群更新类型呈单峰型,在谷头凹地和坡地上小径级更新个体多且含有许多大径级个体,居于林冠层.缺萼枫香在谷床、谷坡、谷头凹地和顶坡中种群更新均呈间歇型,而在坡地上呈逆 J 字型,种群后继个体较多.枫香在谷床上种群更新呈单峰型,在谷坡、谷头凹地和坡地上呈间歇型.香果树和领春木在沟谷中种群更新均呈单峰型,小径级个体处有少量枯死,而香果树在谷头凹地中种群更新呈 L 字型,表现出种群成长趋势.

2.2 不同微地形单元种群更新方式

不同子遗落叶阔叶树种间的萌枝率、有萌个体率和有萌个体平均萌枝率各不相同,不同微地形单元对同一种群的影响也不一致(表 1).领春木种群的萌枝率最高,达 0.72,有萌个体率为 0.75,每个有萌个体平均萌生 6.1 个分枝.其次为香果树和青钱柳,萌枝率分别为 0.20 和 0.19,有萌个体率分别为 0.17 和 0.20,有萌个体分别平均萌生 2.3 和 1.5 个分枝.前者在沟谷中有萌个体多、萌枝数少,而谷头凹地中萌枝数较多.枫香在谷床和坡地上均具有较高的萌枝率和平均萌枝数,萌枝数分别达 1.3 和 2.5.蓝果树、缺萼枫香的萌枝率普遍较低,萌枝数基本为 1.0.

2.3 有萌植株和萌枝径级结构

比较有萌植株和萌枝的胸径级频率分布结构可以看出(图 2),青钱柳、蓝果树、缺萼枫香、枫香、香果树有萌植株的胸径均较大,成树植株(DBH>10 cm)的比例分别占 50.0%、88.9%、85.7%、93.3%、83.1%;领春木的有萌植株的胸径较小,成树植株(DBH>5 cm)仅占 1.9%.蓝果树的萌枝胸径最大,以胸径级在 15~25 cm 的萌枝最多,10 cm 以上的萌枝占总萌枝数的 84.6%.枫香、香果树、缺萼枫香、青钱柳 10 cm 以上的萌枝分别占 36.1%、30.7%、28.6%、17.4%.领春木萌枝的胸径都在 5 cm 以下,以 0~2.5 cm 的萌枝居多.

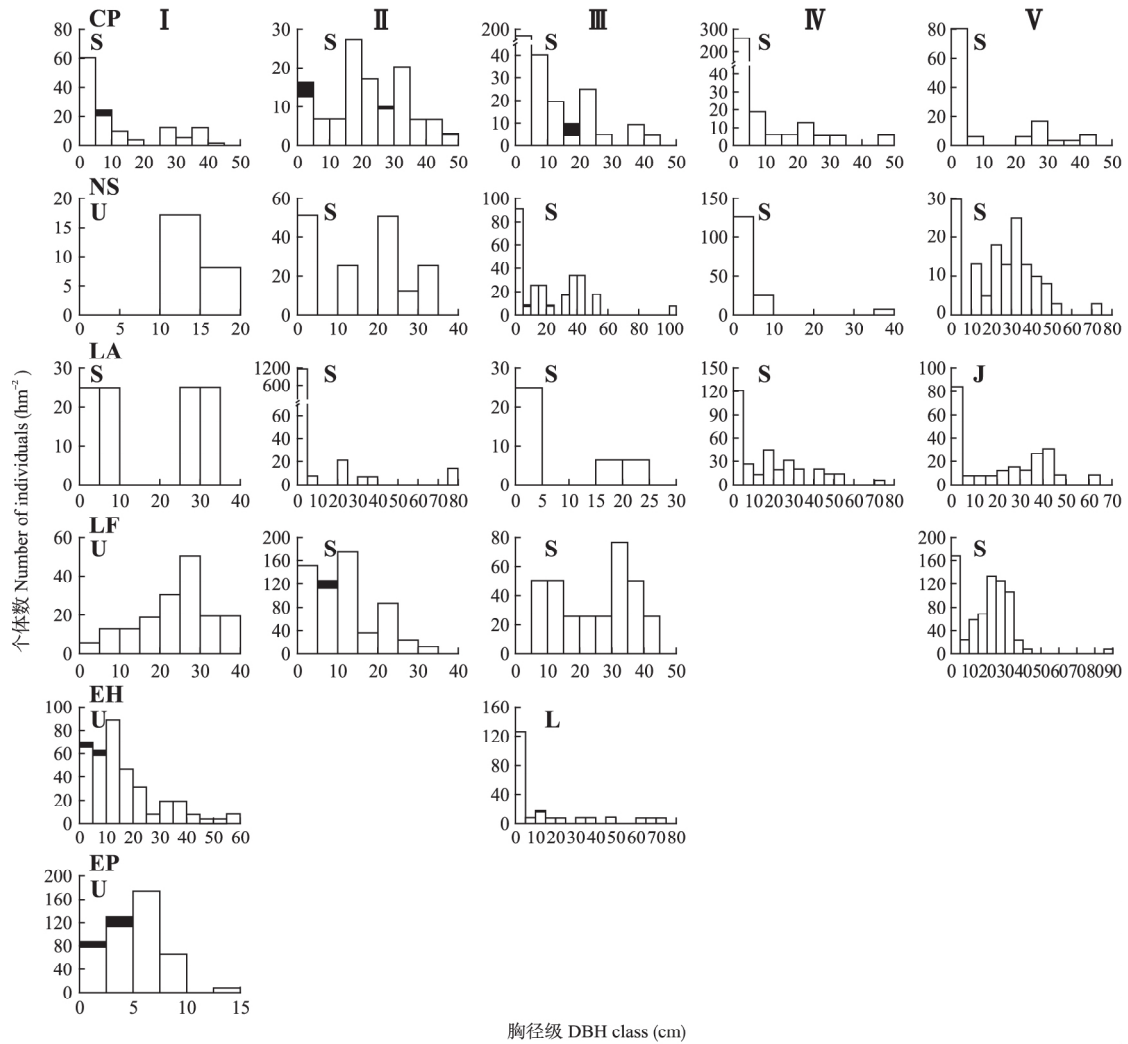


图 1 微地形单元上子遗落叶阔叶树种的径级分布

Fig.1 DBH size class frequency distribution for relict deciduous broadleaved trees among micro-topographic units.

CP: 青钱柳 *Cyclocarya paliurus*; NS: 蓝果树 *Nyssa sinensis*; LA: 缺萼枫香 *Liquidambar acalycina*; LF: 枫香 *Liquidambar formosana*; EH: 香果树 *Emmenopterys henryi*; EP: 领春木 *Euptelea pleiospermum*. 下同 The same below. 黑色表示死亡个体 Black bar indicated dead individuals; 白色表示存活个体 White bar indicated alive individuals. S: 间歇型 Sporadic type; U: 单峰型 Unimodal type; J: 逆J型 J-inverted type; L: L型 L-type. I: 谷床 River bed; II: 谷坡 Valley slope; III: 谷头凹地 Head hollow; IV: 顶坡 Crest slope; V: 坡地 Side slope.

2.4 不同龄级个体关联性

子遗落叶阔叶树种不同龄级个体的关联性存在差异,基本呈现显著的正相关关系(表2).青钱柳、蓝果树各龄级个体间的关联性较弱,青钱柳幼苗、幼树和成树间,蓝果树幼苗和幼树、中树间以及成树和幼树、中树间,均表现为弱的正相关关系,而青钱柳的幼苗和中树、成树间表现为负相关关系.除缺萼枫香的幼苗和幼树间表现为弱的正相关关系外,其他4种子遗落叶阔叶树种不同龄级间均呈显著的正相关关系.

3 讨 论

3.1 不同地表干扰下子遗落叶树种的种群更新策略

子遗落叶阔叶树种占据的生境条件非常特殊,

多为局部生境的小种群^[5],种群更新策略是其生活史对策的重要部分,是由物种的遗传特性和适应外界环境压力(生境和干扰机制)共同决定的^[4],其中干扰作用也是地形植被维持和更新的关键因子^[21].微地形单元由于不同的地貌过程和水文条件,形成了不同的地表干扰体系^[21-28].谷床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,由大量碎石堆砌而成,常受到滑坡等地表干扰,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;坡地和顶坡上积极的表土运动极为少见,较为稳定^[7,12,21].

在相对稳定的立地下,由单株或少量林冠个体枯死形成小林窗导致的单株替代是种群更新的主要机制.在干扰频率低、强度小的坡地和顶坡中,青钱

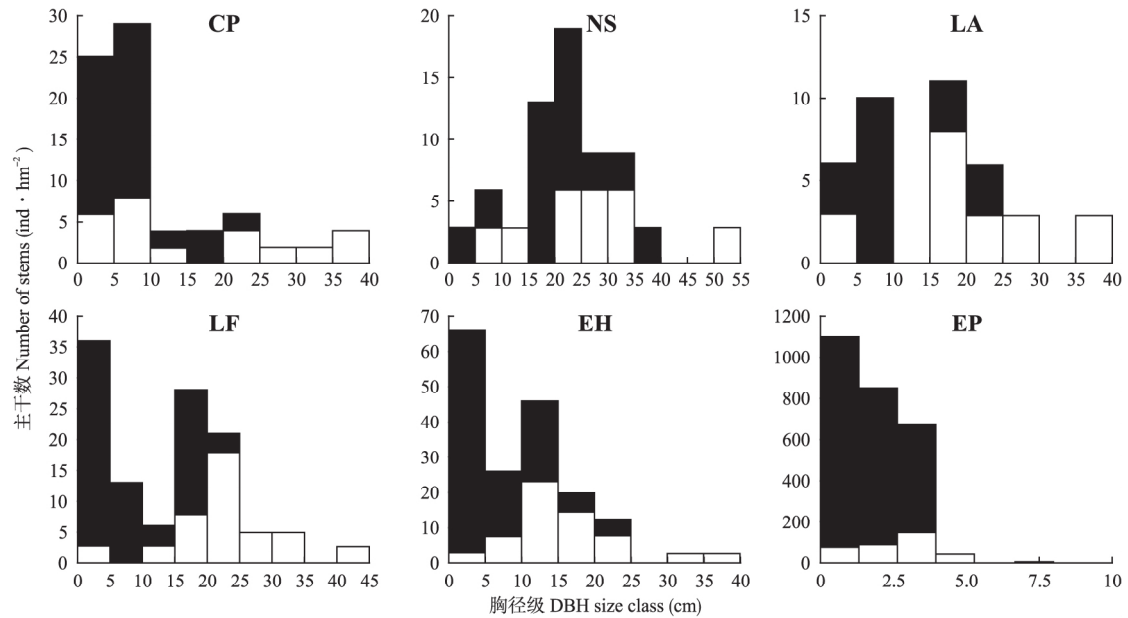


图 2 子遗落叶阔叶树种有萌植株和萌枝的径级分布

Fig.2 DBH size class frequency distribution for multi-stemmed individuals and sprouts of relict deciduous broadleaved trees. 白色表示有萌植株 White bar indicated multi-stemmed individuals; 黑色表示萌枝 Black bar indicated sprouts.

表 1 微地形单元上子遗落叶阔叶树种的萌枝率

Table 1 Re-sprouting ratio of relict deciduous broadleaved trees among micro-topographic units

物种 Species	指标 Index	微地形单元 Micro-topographical unit					平均 Average
		I	II	III	IV	V	
青钱柳	RS	0.13	0.37	0.09	0.14	0.22	0.19
<i>Cyclocarya paliurus</i>	PMSI	0.11	0.47	0.11	0.15	0.15	0.20
	NSMSI	1.50	1.81	1.00	1.25	2.15	1.54
蓝果树	RS	0.17	0.07	0.03	0.05	0.10	0.08
<i>Nyssa sinensis</i>	PMSI	0.25	0.08	0.03	0.05	0.09	0.10
	NSMSI	1.00	1.00	1.00	1.00	1.40	1.08
缺萼枫香	RS		0.01		0.05	0.03	0.03
<i>Liquidambar acalycina</i>	PMSI		0.01		0.06	0.04	0.03
	NSMSI		1.00		1.00	1.00	1.00
枫香	RS	0.19	0.07			0.14	0.13
<i>Liquidambar formosana</i>	PMSI	0.23	0.08			0.07	0.12
	NSMSI	1.29	1.00			2.50	1.60
香果树	RS	0.26		0.14			0.20
<i>Emmenopterys henryi</i>	PMSI	0.27		0.06			0.17
	NSMSI	1.67		3.00			2.33
领春木	RS	0.72					0.72
<i>Euptelea pleiospermum</i>	PMSI	0.75					0.75
	NSMSI	6.06					6.06

I: 谷床 River bed; II: 谷坡 Valley slope; III: 谷头凹地 Head hollow; IV: 顶坡 Crest slope; V: 坡地 Side slope. RS: 萌枝率 Ratio of total sprouts to total individuals; PMSI: 有萌个体率 Number of multi-stemmed individuals/Number of all individuals; NSMSI: 有萌个体平均萌枝率 Number of all sprouts / Number of multi-stemmed individuals.

柳、蓝果树、缺萼枫香、枫香的种群结构呈间歇型(图 1);除具有丰富的幼苗库外,植株也能萌生分枝(表 1),其中蓝果树、枫香、缺萼枫香的萌枝大小与主干接近,植株呈多主干形式存在(图 2)。作为长寿命的落叶树种,如枫香、缺萼枫香、蓝果树,它们能以先锋种的形式侵入到一次滑坡干扰后形成小面积的

林窗中^[4, 29],实生幼苗与母树间关系较弱(图 3),形成远离母树的幼苗库,可以延续至顶极群落并成为优势种,被认为是林冠组成种中尚未分化完全的顶极性先锋种^[4, 9]。在幼苗期萌生分枝,形成径级大小相似的多主干植株,并长期处于群落的超高层^[20, 30],与常绿树种在垂直空间上呈正相关关

表 2 子遗落叶阔叶树种不同龄级个体间 Spearman 秩相关关系

Table 2 Spearman rank correlation of relict deciduous broadleaved trees at different size classes

树种 Species	等级 Class	幼苗 Seedling	幼树 Sapling	中树 Juvenile
青钱柳	幼树 Sapling	0.01		
<i>Cyclocarya paliurus</i>	中树 Juvenile	-0.09	0.39**	
	成树 Adult	-0.03	0.12	0.21
蓝果树	幼树 Sapling	0.24		
<i>Nyssa sinensis</i>	中树 Juvenile	0.29	0.54**	
	成树 Adult	0.34*	0.10	0.03
缺萼枫香	幼树 Sapling	0.15**		
<i>Liquidambar acalycina</i>	中树 Juvenile	0.41**	0.51**	
	成树 Adult	0.60**	0.40**	0.44**
枫香	幼树 Sapling	0.72**		
<i>Liquidambar formosana</i>	中树 Juvenile	0.73**	0.57**	
	成树 Adult	0.67**	0.61**	0.76**
香果树	幼树 Sapling	0.76**		
<i>Emmenopterys henryi</i>	中树 Juvenile	0.56**	0.82**	
	成树 Adult	0.54**	0.77**	0.81**
领春木	幼树 Sapling	0.87**		
<i>Euptelea pleiospermum</i>	中树 Juvenile	0.87**	1.00**	
	成树 Adult	0.87**	1.00**	1.00**

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

系^[16].在相对稳定的森林群落中,一旦发生干扰形成林窗,无性繁殖也是植物修复林窗、维持森林稳定的重要方式^[14].因此,在受到频率低的干扰损伤的情况下,子遗落叶阔叶树种首先通过种子扩散侵入林窗,再以其极强的萌枝能力,形成多主干植株,迅速占据生境空间,在较稳定生境中占据优势地位.

在干扰频繁的谷床、谷坡和谷头凹地等不稳定生境中,由种子更新组成的幼苗库相对匮乏,且幼苗、幼树阶段有个体受压致死(图 1),子遗落叶阔叶树种通过极强的萌枝更新能力补充零星的幼苗更新以及干扰造成的个体损伤,萌枝率和有萌个体率较高,尤以干扰最为频繁的谷床中最高(表 1),这一现象普遍存在于山地的沟谷等不稳定地形中.领春木^[12]、香果树^[31]、连香树^[13]、青钱柳常具有根萌蘖现象,可以通过远距离的根部萌枝扩散种群;枫香、蓝果树、缺萼枫香等多以树干基部萌枝或伐桩萌枝为主,具有较强的萌枝能力以适应河谷地形或其他干扰生境^[6,12].在低山常绿阔叶林区域的谷床、谷坡中,青钱柳、枫香种群更新呈间歇型或单峰型,且幼苗远离母树,在频繁的冲刷下形成斑块状群落.中海拔的谷床中,香果树、领春木种群更新呈单峰型,谷坡和谷头凹地中,香果树、蓝果树、缺萼枫香种群更新呈间歇型或 L 字型,具有较强的萌枝能力,幼苗的更新依赖于频繁的地表扰动^[7].与种子更新相比,

萌枝更新具有新个体建立快^[32]、幼苗早期对环境胁迫的抗干扰能力强^[33],以及在种间竞争上占优势等特点,通过产生“贮存效应”来延续种群.因此,萌枝更新成为子遗落叶阔叶树种在不稳定生境中补充零星更新的幼苗或干扰造成的损伤的重要机制^[13],也是其应对干扰的一个古老特征^[10].

3.2 我国东部亚热带地区子遗落叶阔叶树种的生态种组

我国东部亚热带地区是子遗落叶阔叶树种的集中分布区之一^[3],富集有连香树、香果树、蓝果树、枫香、缺萼枫香、青钱柳、天目木姜子、钟萼木(*Bretschneidera sinensis*)、鹅掌楸(*Liriodendron chinense*)、榉树(*Zelkova serrata*)、糙叶树、青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)、牛鼻栓(*Fortunearia sinensis*)、七子花(*Heptacodium miconioides*)、领春木、银鹊树(*Tapiscia sinensis*)等种类^[14,34],在分布区内常生长在干扰频繁的陡坡、山麓、河岸、沟谷等不稳定地形上.部分种类也可分布在低海拔的常绿阔叶林的林窗内^[29,31].部分种类选择长距离的扩散,在适宜生境中(如一次干扰形成的坡地林窗)种群更新呈间歇型,如青钱柳、缺萼枫香、蓝果树、枫香等,通过固有的萌枝能力迅速扩大种群,形成径级大小相似的多主干植株,迅速占据优势地位.部分种类因频繁干扰生境的限制,选择母树周围的单峰型或间歇型更新,如谷床、谷坡和谷头凹地中的领春木、香果树、枫香等,其种子更新受限,植株受到干扰常有幼小个体枯死,通过其极强的萌枝更新能力补充零星更新的幼苗以及干扰造成的个体损伤.因此,基于对天目山 6 个子遗落叶阔叶树种的群落学特征^[20,30]、种间关系^[16]以及上述的种群更新策略研究,结合文献报道^[15,19],尝试将我国东部亚热带地区常见子遗落叶阔叶树种基于生境适应性、种群更新和竞争策略划分生态种组,大致分为林窗修复种和生境填充种两类.

林窗修复种为一些林窗内快速更新的先锋树种,通过林窗内种子库中种子的迅速萌发和生长,并通过无性繁殖的方式快速地占据优势地位,实现林窗更新和维持森林稳定^[14,35].包括本研究中的蓝果树、缺萼枫香、枫香,还包括该地区的天目木姜子、榉树、鹅掌楸、钟萼木等,其主要特征表现为:在干扰周期长的坡地林窗中占据优势地位,通过种子繁殖和无性繁殖迅速扩大种群,种群更新能力弱,依赖于远离母株的间歇型更新维持区域种群,与地带性植被建群种通过垂直空间上的生态位分化而共生.生境

填充种为一些分布在特殊生境下适应频繁干扰的树种,形成局部的地形顶极群落,弥补了该区域中生境建群种未占据的生境^[15-29]。特殊生境极易孕育特有现象,分布有大量具有适应特殊环境性状的植物种类,成为地区特有种或生境专性植物^[36]。生境填充种包括本研究中的领春木、青钱柳、香果树,还包括该地区的银鹊树、七子花、青檀、糙叶树等,其主要特征表现为:在干扰频繁的沟谷等特殊生境占据优势地位,填补地带性植被建群种不易生长的生境空间,种群更新依赖于频繁的干扰,可通过极强的萌枝能力补充、维持种群。因此,在子遗树种的群落保护时,特殊生境(林窗、河床、沟谷等)的保护是第一位的,应保护生境填充种分布的特殊生境单元,禁止人为改变地形地貌、河谷走向、森林水文等^[17];而对于林窗修复种,可以进行适度的人为干扰,通过抚育间伐和清理林下植被为幼苗更新及生长提供适宜的条件。

参考文献

- [1] Grandcolas P, Nattier R, Trewick S. Relict species: A relict concept? *Trends in Ecology and Evolution*, 2014, **12**: 655-663
- [2] Woolbright SA, Whitham TG, Gehring CA, et al. Climate relicts and their associated communities as natural ecology and evolution laboratories. *Trends in Ecology and Evolution*, 2014, **7**: 406-416
- [3] Milne RI, Abbott RJ. The origin and evolution of tertiary relict floras. *Advances in Botanical Research*, 2002, **38**: 281-314
- [4] Da L-J (达良俊), Yang Y-C (杨永川), Song Y-C (宋永昌). Population structure and regeneration types of dominant species in an evergreen broadleaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, Eastern China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2004, **28**(3): 376-384 (in Chinese)
- [5] Tang CQ, Ohsawa M. Tertiary relic deciduous forests on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China. *Folia Geobotanica*, 2002, **37**: 93-106
- [6] Dang H-S (党海山), Jiang M-X (江明喜), Tian Y-Q (田玉强), et al. Population structure and distribution pattern of rare plant communities in Houhe Nature Reserve. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2004, **15**(12): 2206-2210 (in Chinese)
- [7] Da LJ, Kang MM, Song K, et al. Altitudinal zonation of human-disturbed vegetation on Mt. Tianmu, eastern China. *Ecological Research*, 2009, **24**: 1287-1299
- [8] Shen Z-H (沈泽昊), Jin Y-X (金义兴), Zhao Z-E (赵子恩), et al. The structure and dynamics of the rare plant communities in subtropical mountain of China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2000, **20**(5): 800-807 (in Chinese)
- [9] Tang CQ, Peng MC, He LY, et al. Population persistence of a tertiary relict tree *Tetracentron sinense* on the Ailao Mountains, Yunnan, China. *Journal of Plant Research*, 2013, **126**: 651-659
- [10] Lloret F, Verdu M, Flores-Hernandez N, et al. Fire and resprouting in Mediterranean ecosystems: Insights from an external biogeographical region, the mexican shrubland. *American Journal of Botany*, 1996, **86**: 1655-1661
- [11] Pulido F, Valladares F, Calleja JA, et al. Tertiary relict trees in a Mediterranean climate: Abiotic constraints on the persistence of *Prunus lusitanica* at the eroding edge of its range. *Journal of Biogeography*, 2008, **35**: 1425-1435
- [12] Sakai A, Ohsawa T, Ohsawa M. Adaptive significance of sprouting of *Euptelea polyandra* a deciduous tree growing on steep slopes with shallow soil. *Journal of Plant Research*, 1995, **108**: 377-386
- [13] Kubo M, Sakio H, Shimano K, et al. Age structure and dynamics of *Cercidiphyllum japonicum* sprouts based on growth ring analysis. *Forest Ecology and Management*, 2005, **213**: 253-260
- [14] Arevalo JR, Fernandez-Palacios JM. Treefall gaps and regeneration composition in the laurel forest of Anaga (Tenerife): A matter of size? *Plant Ecology*, 2007, **188**: 133-143
- [15] Shang KK, Song K, Da LJ. Ecology of relict Tertiary deciduous trees in subtropical China// Box EO, eds. *Vegetation Structure and Function at Multiple Spatial, Temporal and Conceptual Scales*. Berlin: Springer, 2016
- [16] Shang K-K (商侃侃). Interspecific relationship of dominant populations in relict deciduous forests on Mount Tianmu, Eastern China. *Journal of Zhejiang Agriculture and Forestry* (浙江农林大学学报), 2013, **30**(2): 206-214 (in Chinese)
- [17] Shang KK, Zhang QP, Da LJ, et al. Effects of natural and artificial disturbance on landscape and forest structure in Tiantong National Forest Park, East China. *Landscape and Ecological Engineering*, 2014, **10**: 163-172
- [18] Shang K-K (商侃侃), Da L-J (达良俊). Micro-topographic spatial differentiation pattern and coexistence mechanism of relict deciduous broadleaved trees: A review. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2013, **32**(7): 1912-1919 (in Chinese)
- [19] Lou T (楼涛), Zhao M-S (赵明水), Yang S-Z (杨淑贞), et al. Resources of precious and ancient trees in Mount Tianmu. *Journal of Zhejiang Forestry College* (浙江林学院学报), 2004, **21**(3): 37-42 (in Chinese)
- [20] Shang K-K (商侃侃), Chen B (陈波), Da L-J (达良俊). Differentiation pattern and topographic interpretation of tertiary relict deciduous forests on Mt. Tianmushan, Zhejiang Province, China. *Ecology and Environmental Sciences* (生态环境学报), 2013, **22**(2): 213-221 (in Chinese)
- [21] Yang Y-C (杨永川), Da L-J (达良俊). A brief review of studies on differentiation of vegetation pattern along a

- topographic gradient in hilly regions. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2006, **30**(3): 504–513 (in Chinese)
- [22] Shen Z-H (沈泽昊), Fang J-Y (方精云). Niche comparison of two *Fagus* species based on the topographic patterns of their populations. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 2001, **25**(4): 392–398 (in Chinese)
- [23] Shimano K. A power function for forest structure and regeneration pattern of pioneer and climax species in patch mosaic forests. *Plant Ecology*, 2000, **146**: 207–220
- [24] Zhu Y, Mi X-C, Ren H-B, *et al.* Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos*, 2010, **119**: 109–119
- [25] Nanami S, Kawaguchi H, Tateno R, *et al.* Sprouting traits and population structure of co-occurring *Castanopsis* species in an evergreen broad-leaved forest in southern China. *Ecological Research*, 2004, **19**: 341–348
- [26] Zhang J-L. Species Association Analysis [EB/OL]. (2016-06-09) [2016-08-29]. <https://cran.r-project.org/web/packages/spaa/spaa.pdf>
- [27] 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. *Plant Ecology*, 1997, **133**: 191–200
- [28] Enoki T. Microtopography and distribution of canopy trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest in the northern part of Okinawa Island, Japan. *Ecological Research*, 2003, **18**: 103–113
- [29] Xia A-M (夏爱梅), Da L-J (达良俊), Zhu H-X (朱虹霞), *et al.* Community structure and regeneration pattern of *Cryptomeria fortunei* in Mount Tianmu of Zhejiang, China. *Journal of Zhejiang Forestry College* (浙江林学院学报), 2004, **21**(1): 46–52 (in Chinese)
- [30] Shang K-K (商侃侃), Wang J (王婕), Yu Q (余倩), *et al.* Tertiary relict plant *Liquidambar acalycina* Chang on Mt. Tianmu in Eastern China: Characteristics of the community and the ecological significance. *Journal of East China Normal University* (Natural Science) (华东师范大学学报: 自然科学版), 2011(3): 134–144 (in Chinese)
- [31] He D (何东), Wei X-Z (魏新增), Li L-F (李连发), *et al.* Population structure and dynamics of *Cercidiphyllum japonicum* in riparian zones of the Shennongjia Mountainous region, Central China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2009, **33**(3): 469–481 (in Chinese)
- [32] Ky-Dembele C, Tigabu M, Bayala J, *et al.* The relative importance of different regeneration mechanisms in a selectively cut savanna-woodland in Burkina Faso, West Africa. *Forest Ecology and Management*, 2007, **243**: 28–38
- [33] Deiller AF, Walter J, Tremolieres M. Regeneration strategies in a temperate hardwood floodplain forest of the Upper Rhine: Sexual versus vegetative reproduction of woody species. *Forest Ecology and Management*, 2003, **180**: 215–225
- [34] Lopez-Pujol J, Zhang FM, Ge S. Plant biodiversity in China: Richly varied, endangered, and in need of conservation. *Biodiversity and Conservation*, 2006, **15**: 3983–4026
- [35] He Y-T (何永涛), Li G-C (李贵才), Cao M (曹敏), *et al.* Regeneration in gaps of the middle-mountain moist evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2003, **14**(9): 1399–1404 (in Chinese)
- [36] Chen G-X (陈功锡), Deng T (邓涛), Zhang D-G (张代贵), *et al.* Preliminary study on floristic characteristics and ecological adaptability of vascular plants in the special eco-environment of Canyon in Dehang, Hu'nan. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2009, **29**(7): 1470–1478 (in Chinese)

作者简介 商侃侃,男,1982年生,博士,高级工程师。主要从事生态保育与植物修复研究,发表论文30篇。E-mail: shangkankan@163.com

责任编辑 肖红

商侃侃,陈波,达良俊. 浙江天目山子遗落叶阔叶树种的种群结构及更新策略. 应用生态学报, 2018, **29**(2): 361–368

Shang K-K, Chen B, Da L-J. Population structure and regeneration strategy of relict deciduous broadleaved trees on Mount Tianmu, Zhejiang Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(2): 361–368 (in Chinese)