



2005 届博士学位论文

学校代码: 10269

学号: YB02165006

华东师范大学

中国中亚热带东部低山丘陵地形梯度 上植被的分异及其形成和维持机制

论文受国家重点基础发展研究计划 (G2000046801) 资助

单 位：资源与环境科学学院环境科学系

专业名称：生 态 学

研究方向：植被生态学

导 师：由文辉教授

达良俊教授

研 究 生：杨 永 川

2005 年 5 月·上海

**A Dissertation Submitted to East China Normal University (Code,
10269) for the Degree of Doctor of Philosophy in 2005**

**Differentiation and Maintenance of Vegetation Patterns along the
Topographical Gradients in Mid-subtropical Hilly and Lower
Mountainous Area in East China**

Supported by State Key Basic Research Program (G2000046801)

By

Yang Yongchuan

(YB02165006)

Supervised by

Professor You Wenhui

and

Professor Da Liangjun

May 2005

杨永川博士论文答辩委员会名单

姓名	职称	单位	备注
宋永昌	教授/博导	华东师范大学环境科学系	主席
韩也良	教授	安徽师范大学国土资源与旅游学院	委员
王仁卿	教授/博导	山东大学生命科学学院	委员
田兴军	教授/博导	南京大学生命科学学院	委员
陈小勇	教授/博导	华东师范大学环境科学系	委员

中国中亚热带东部低山丘陵地形梯度上植被的分异 及其形成和维持机制

摘要

植被格局的空间差异和特定的地形构造密切相关。地形通过地貌过程，对植被产生直接作用，同时，通过形态的变化控制光、热、水和土壤养分等资源因子的空间再分配，对植被产生间接影响。因此，在同一气候区，地形是影响植被格局的最重要的因子之一。湿润的丘陵地区本身是主要被水侵蚀而形成的包含各种干扰频率的生境复合体，是一个从小流域角度来研究植被与地形的关系的理想单元。中亚热带地区是中国陆地生物多样性的关键地区之一，其东部地区以低山丘陵为主要地貌类型，这是与人类的生活关系最为密切的地区，也是人为影响最强的地区。其植被往往在人为干扰和生境的双重梯度上表现出很高的多样性和复杂性。本研究选择浙江东部低山丘陵地区具有典型代表意义的天童国家森林公园，引入起源并发展于日本温带地区的丘陵地多级地形分类体系，在地形识别的基础上，通过详细的植被及相应环境因子，如土壤理化性质、林内光照和温度等的调查与分析，从地形-植被相关性着手，在小地形、微地形以及群落内部等不同尺度上研究其丰富的群落类型和物种多样性的形成与维持机制。主要结果如下：

1) 此次研究在天童国家森林公园内共确认出 7 个微地形单元，顶坡(Crest slope, CS)、上部边坡(Upper sideslope, US)、谷头凹地(Head hollow, HH)、下部边坡(Lower sideslope, LS)、麓坡(Foot slope, FS)、泛滥性阶地(Flood terrace, FT)和谷床(Rive bed, RB)。这 7 个微地形单元可通过侵蚀前线(Erosion line)被归为上部坡面(Upper hillslope area, CS, US, HH)和下部坡面(Lower hillslope area, LS, FS, FT, RB) 2 个小地形单元，从而构成中尺度的低山丘陵地形单元。

2) 土壤含水率上部坡面沿 CS 向 HH 递增，而后在下部坡面向 FT 递减。而土壤养分上部坡面，特别是 CS 和 US 优于下部坡面各微地形单元。林内光照强度下部坡面各微地形单元除 RB 外，均低于上部坡面。林内温度在沿山脊到沟谷包含 3 个微地形单元的样带上没有明显的差异。

3) 依据各微地形单元的物种组成，可以将其划分为 2 组，即上部坡面和下部坡面，与通过侵蚀前线划分的结果一致。依据物种在这 2 个小尺度地形单元的分布

格局，可以划分出 3 个特征种组，即上部坡面分布型、下部坡面分布型和无统计偏差型。壳斗科、山茶科、冬青科和山矾科常绿物种是构成上部坡面植被的主要成分，而榆科、槭树科、胡桃科和漆树科等的种类及樟科常绿种则是构成下部坡面植被的主要成分。物种多样性上部坡面微地形单元高于下部坡面微地形单元，以物种丰富度和 Shannon-Wiener 指数变化最为明显，相比木本层，林床这 2 个指数更高。

4) 下部坡面各微地形单元的林分垂直构造比上部坡面复杂，榆科、槭树科、胡桃科和漆树科等物种形成的明显超高层以及超大个体的存在是其显著特征。但其密度低于上部坡面微地形单元。

5) 采用 TWINSpan、聚类分析和 DCA 排序将获取的 72 个样方进行分类和排序，划分出 14 个群落类型，4 个位于上部坡面，9 个位于下部坡面，1 个为过渡类型。下部坡面的类型比上部坡面更为丰富。上部坡面的 4 个类型可以分为分布于山体中下部的 2 个类型和山体上部的 2 个类型，下部坡面的类型分布则较为复杂。

6) 上部坡面和下部坡面群落类型主要优势种具有不同的更新策略。上部坡面主要优势种除木荷和雷公鹅耳枥等更新主要依赖于林窗的形成外，多数壳斗科物种生长速度慢，耐荫，萌枝能力强，可通过幼苗库和萌枝库保证连续更新的能力，在现阶段，它们在各自占优势的群落类型中更新良好。而下部坡面各群落类型优势种中，落叶种更新多不连续，但其寿命长，可以长期留存，且其种子多为鸟类和风力散布，具有高度移动性与机会性。常绿树种华东楠在各个类型中更新连续，而长叶石栎和云山青冈在土壤相对较厚的生境连续更新。

7) 在比微地形单元更小的尺度上的一个中生生境常绿阔叶林内部，主要的冠层组成种也存在空间上的分化，米槠和木荷的分布格局表现出对分布地段的广泛适应性，而栲树的分布则局限于限制性的生境之中。米槠和木荷在各个尺度上都表现出了较好的正关联，而栲树与米槠和木荷之间，在 100m^2 上表现出强烈的负关联。它们之间在微生境上发生了分离。

关键词：天童国家森林公园；低山丘陵；微地形；尺度；植被格局；干扰；更新；维持

Differentiation and Maintenance of Vegetation Patterns along the Topographical Gradients in Mid-subtropical Hilly and Lower Mountainous Area in East China

Abstract

The spatial differences in vegetation structure are related to particular configuration of landforms nearby. The landforms could influence vegetation directly through geomorphic process, such as slope failure, transportation sedimentation and erosion etc., on the other hand, they could create a gradient of light, water and nutrient available etc. through their relief and then influence vegetation indirectly. So landforms are assumed to be one of the most principle and decisive factors affecting the vegetation pattern within a climatic region. The humid hilly regions are the habitat complex containing various disturbance frequency eroded by water and they are a reasonable research unit for the study on the relationship between vegetation and topography.

The mid-subtropical area is one of the key areas of biodiversity in China. In its eastern part, hills and lower mountains are the main geomorphic type. It's the area nearly related to human life, so it's also the area most affected by human activities. The vegetation developed there often show high diversity and complexity under the combined gradients of human disturbances and habitats. So we selected Tiantong National Park, a representative hilly and lower mountainous land area with well-protected vegetation in East Zhejiang, to study the form and maintenance of rich community types and species from the viewpoint of relations between vegetation and landforms.

The multi-leveled classification of landform units established in temperate region in Japan was introduced and used as the survey of vegetation and the corresponding environmental factors, such as the physical and chemical characters of soil, the light and temperature within the stand etc. Then differentiation and maintenance of community patterns along the topographical gradients were analyzed based on the field survey data from different scales. Main results include:

- 1) Seven micro-landform units were recognized in Tiantong National Park, namely CS(Crest slope), US(Upper sideslope), HH(Head hollow), LS(Lower sideslope), FS(Foot slope), FT(Flood terrace) and RB(River bed). There was a clear border line(Erosion line) dividing the seven micro-landform units into two parts, UHA(Upper hillslope area, CS, US, HH) and LHA(Lower hillslope area, LS, FS, FT, RB). These two detailed landform units then formed an intermediate-scale section, hilly and lower

mountainous land area.

2) The water content of soil increased from CS to HH in the UHA, and decreased to FT in the LHA, and the soil nutrient conditions in UHA, especially CS and US, were better than those in LHA. The light quantum within the stands in LHA is lower than that in UHA except for RB, and the temperature hadn't obvious difference among four plots along a transect with a relative elevational difference of 140m.

3) The seven micro-landform units were divided into two parts based on the similarity of species composition, namely UHA and LHA, and that was coincident with the result divided by erosion line. And three species group were obtained based on the distribution patterns among the UHA and LHA. Group A mostly or strictly confined to UHA, group B confined to LHA and group C associated statistically with neither part. Evergreen species of Fagaceae, Theaceae, Symplocaceae and Aquifoliaceae were the main components of the vegetation developed in UHA, however, deciduous species of Juglandaceae, Ulmaceae, Anacardiaceae and evergreen species of Lauraceae were the main components of vegetation developed in LHA. The diversity among the micro-landform units in UHA was higher than that in LHA, especially species richness and Shannon-Wiener index. And these two indexes of ground vegetation were higher than that of woody layer among the seven micro-landform units.

4) Though the densities were higher, the vertical structure of the forest stands on the micro-landform units in UHA was more complex than that in LHA. The existence of emergent layer and individuals composed by species of Juglandaceae, Ulmaceae and Anacardiaceae was the remarkable feature of the forest stands in LHA.

5) Fourteen community types were obtained by TWINSpan and cluster classification and DCA ordination of 72 quadrats. Four were distributed in UHA, nine in LHA and one as a transitional type and the number of types was larger in LHA than in UHA. The four types in UHA could be divided into two superior types according to their distribution range, that is, one was in lower part of the mountain and the other was in the upper. However, the types in LHA were more complex.

6) The dominants species of the communities in UHA and LHA had different

regeneration strategies. The dominant species in UHA, mostly species of Fagaceae, were slow-growing and shade-tolerant, could regenerate through seedling bank and sprouting bank. On the other hand, the pioneer or seral elements, *Schima superba* and *Carpinus viminea* could regenerate through gap formation disturbance, and they both regenerated well at current stage. On the contrary, the deciduous dominant species in LHA, regenerated sporadically. But most of them had long life span, and their seeds were dispersed by wind or birds and then had high opportunities to move to newly disturbed sites. *Machilus leptophylla*, the most dominant evergreen species in LHA, could regenerate continuously almost in every community in LHA and *Lithocarpus harlandii* and *Cyclobalanopsis nubium*, the dominant species in UHA, could regenerate continuously on stands with relative deeper soil in LHA. *Machilus leptophylla* and *Lithocarpus harlandii* both had excellent ability of sprouting.

7) Within a community developed on meso-habitat, the distribution of main canopy species were separated too. The distribution patterns of *Castanopsis carlesii* and *Schima superba* showed they had good adaption in the whole section; however, *Castanopsis fargesii* was distributed in limited habitat. The spatial associations also indicated that *Castanopsis carlesii* and *Schima superba* had a relatively strong positive association, but they showed strong negative associations with *Castanopsis fargesii* in a scale 100m².

Key words: Tiantong National Forest Park; Hilly and lower mountainous areas; Micro-landform units; Scale; Vegetation pattern; Disturbance; Regeneration; Maintenance

目 录

摘要	
ABSTRACT	
第一章 前言.....	1
1 地形分类.....	1
2 地形相关的群落格局.....	5
2.1 小尺度地形梯度上植被格局	5
2.2 微尺度地形梯度上植被格局	6
3 植被格局分异的成因.....	7
4 地形植被格局的维持机制.....	8
5 国内研究概况	11
6 天童国家森林公园植被研究概况.....	11
7 本研究的目的是和意义.....	12
第二章 研究区域概况及研究方法	14
1 研究地区概况	14
2 样地选择及调查.....	14
3 环境因子测定.....	15
4 树芯采集及判读.....	18
第三章 地形梯度上植被的分异研究.....	19
1 数据处理	19
1.1 优势种确定.....	19
1.2 多样性指数.....	19
1.3 潜在树高.....	20
2 研究结果.....	20
2.1 天童国家森林公园的地形单元.....	20
2.2 环境因子.....	21
2.3 不同微地形单元种类组成.....	24
3 讨论	43
3.1 微地形单元的环境因子变化.....	43
3.2 微地形单元的植被格局.....	44
第四章 地形梯度上植物群落多样性研究	48
1 研究方法	48
2 研究结果.....	48

2.1 地形梯度上植物群落的排序.....	48
2.2 地形梯度上植物群落的分类.....	50
2.3 主要群落类型和特征.....	54
3 讨论	65
第五章 地形梯度上植物群落的动态.....	69
1 研究方法	69
1.1 数据来源.....	69
1.2 数据处理.....	69
2 研究结果.....	69
2.1 各群落类型优势种的种群结构.....	69
2.2 主要优势种的生物学特性.....	75
2.3 主要优势种的更新方式和途径.....	79
3 讨论	81
3.1 主要种的种群结构.....	82
3.2 主要优势种的更新特征.....	84
3.3 各群落类型的维持机制.....	85
第六章 多优势种常绿阔叶林主要种的结构及空间格局.....	88
1 研究方法.....	88
1.1 数据来源.....	88
1.2 数据处理.....	88
2 研究结果	90
2.1 群落物种组成及结构特征.....	90
2.2 种群空间分布格局.....	91
2.3 种群空间关联.....	93
3 讨论.....	96
3.1 群落物种组成及群落性质.....	96
3.2 种群分布格局.....	97
3.3 种群空间关联和尺度依赖.....	98
3.4 种群结构及更新.....	98
第七章 总结	101
附录 1：样方调查记录的植物名录.....	105
附录 2：个人简历.....	114
参考文献	115
后记	129

图表目录：

图 1-1 丘陵地微地形区分模式图.....	4
图 1-2 地形因子对植被作用的过程.....	7
图 1-3 不同地貌特征的演替格局.....	10
图 2-1 天童国家森林公园位置图.....	14
图 2-2 各取样单位在天童国家森林公园中的位置图.....	15
图3-1 各微地形单元土壤物理特征.....	21
图3-2 各微地形单元土壤化学性质.....	22
图3-3 各微地形单元光照特征.....	23
图3-4 各微地形单元林内温度变化.....	24
图 3-5 植物频度图解.....	25
图 3-6 微地形单元植被聚类图.....	26
图 3-7 各微地形单元不同生活型的相对优势度.....	38
图3-8 各微地形单元的物种多样性.....	39
图3-9 各微地形单元的优势度-多样性曲线.....	40
图3-10 微地形单元的大小级分布图.....	42
图 3-11 69 个共有种在上部坡面和下部坡面的最大高度和胸径比较.....	42
图3-12 各微地形单元胸径-高度关系图.....	43
图 4-1 72 个样方的 DCA 排序图.....	49
图 4-2 72 个样方的 TWINSpan 分类.....	50
图 4-3 72 个样方的聚类分析图.....	51
图 4-4 在 DCA 序列图上显示 TWINSpan 分类结果.....	52
图 4-5 在 DCA 序列图上显示聚类分类结果.....	53
图 4-6 在 DCA 序列图上显示分类结果.....	54
图 4-7 木荷-米槠-石栎群落的高度级图.....	56
图 4-8 米槠-木荷-栲树-长叶石栎群落的高度级图.....	57
图 4-9 长叶石栎-云山青冈-雷公鹅耳枥群落的高度级图.....	58
图 4-10 云山青冈-长叶石栎-雷公鹅耳枥群落的高度级图.....	59
图 4-11 云山青冈-长叶石栎-橄榄槭群落的高度级图.....	60
图 4-12 南酸枣群落的高度级图.....	60
图 4-13 化香-南酸枣-华东楠群落的高度级图.....	61
图 4-14 青钱柳-华东楠群落的高度级图.....	61

图 4-15	西川朴-橄榄槭-华东楠群落高度级图.....	62
图 4-16	华东野胡桃群落高度级图.....	62
图 4-17	华东楠群落的高度级图.....	63
图 4-18	枫香-华东楠群落的高度级图.....	64
图 4-19	糙叶树-橄榄槭-华东楠群落高度级图.....	64
图 4-20	大叶冬青群落的高度级图.....	65
图5-1	各群落优势种胸径级频率分布图.....	74
图 5-2	主要优势种的胸径生长格局.....	77
图 6-1	样地全部种类的高度级频率分布图.....	91
图 6-2	主要种的萌枝率.....	99
表 1-1	坡面的微地形分类及其比较.....	2
表 3-1	样方参数.....	20
表 3-2	上部坡面与下部坡面木本层物种分布的二项式检验.....	28
表 3-3	上部坡面与下部坡面林床物种分布的二项式检验.....	32
表 3-4	各微地形单元木本层优势种.....	36
表 3-5	各微地形单元林床优势种.....	37
表 3-6	微地形单元林分结构比较表.....	41
表 5-1	主要优势种的种子特征.....	79
表 5-2	各群落类型优势种及群落水平的萌枝特征.....	80
表 6-1	群落主要常绿树种的种群参数.....	90
表 6-2	主要种的空间分布格局.....	92
表 6-3	以 指数度量的不同层次的群体的空间关联性.....	94

第一章 前言

植物群落的本质特征之一是群落中的植物和环境之间存在一定的相互关系(宋永昌, 2001)。在区域至全球尺度上, 地带性气候条件是决定植物种、生活型或植被类型分布的主导因素, 而在同一气候区, 地形是影响植被格局的最重要的因子之一(Hara *et al.*, 1996a)。地形通过地貌过程, 对植被产生直接作用。在由陡峭的地形及丰富的降水形成的高侵蚀速度的山地或丘陵地区, 森林植被的格局和动态受地表的侵蚀过程影响, 这可能是决定植被特征的关键因子(Sakai & Ohsawa, 1994; Nagamatsu *et al.*, 2003)。此外, 它还通过形态(如起伏等)的变化控制了光、热、水和土壤养分等资源因子的空间再分配(Kikuchi, 2001)。因此, 地形是为植物群落提供生境多样性的最重要的环境梯度之一, 植被格局与地形格局密切相关。多样性问题也一直是群落生态学研究的核心问题之一, 地形的差异形成的异质的生境为物种提供了共存的条件(Graham *et al.*, 2000)。环境的异质性越高, 物种也就越丰富, 正因如此, 在植被及其多样性格局研究中, 地形因素的作用已逐渐成为研究的热点。

湿润的丘陵地区是主要被水侵蚀(包括水的间接影响, 如滑坡等)而形成的包含各种干扰频率的生境复合体, 是一个从小流域角度来研究植被与地形的关系的理想单元(Sakai & Ohsawa, 1994)。同时, 丘陵地区又是人类干扰频繁的区域。因此, 其植被在人为干扰和生境的双重梯度上表现出很高的多样性和复杂性。地形与植被的关系的研究对于理解小尺度空间生物多样性的形成和维持机制, 植被的分类、评价与管理以及区域植被恢复方式、途径和目标的确立均有重要的理论和实际意义。

1、地形分类

一个区域可以划分为不同尺度的地形单元。对丘陵地地形单元的分类, 日本地质学家 Tamura (1969, 1974, 1980, 1987a, 1987b) 做出了一系列开创性的工作。随着研究的深入, 其研究范围从谷头 (Valley Head) 逐渐扩展到整个丘陵地, 并从最初的单一尺度逐渐形成了多尺度的分类体系, 其分类单位也在不断地进行归并和分化。但植被调查的实际情况是, 很多的微地形单位与小规模样方的设定并不吻合。因为在植被调查里, 通常以方形取样, 并且要保证群落的最小取样面积(宋永昌, 2001)。因此, 一些生态学家从有利于植被研究的应用角度, 把微地形分类列入了研究范畴, 对田村的分类体系进行了或多或少的取舍和修正(表 1-1)(Kikuchi, 2001), 在某种意义上, 加快了它的发展变化。

丘陵地作为一个中等尺度的地形单元, 由不同的小尺度的单元构成, 而小尺度单元本身又是由更多的微尺度的单元构成。这些微地形单元通过坡度角(Slope angle), 也称坡面变换线(Break-in-slope)与相邻单元彼此区分。每一单元都有

表 1-1 坡面的微地形分类及其比较**

Table1-1 The landform classification systems and their comparisons

Tamura (1969)	Tamura (1974a)	Tamura (1987)	Kikuchi & Miura(1991)	Tamura (1996)			Nagamatsu & Miura(1997)	
				微地形单位 Micro-scale geomorphologic units	亚小地形单位 Subdetailed-scale geomorphologic units	小地形单位 Detailed-scale geomorphologic units		
顶坡 (CS)	顶坡 (CS)	顶部平坦面 (CF) 顶坡 (CS)	顶坡 (CS)	顶部平坦面 (CF)	顶坡 (CS)		顶坡 (CS)	上部坡面 (UHA)
边面 (SS)	边坡 (SS)	上部边坡 (USS) 谷头急坡 (HMW)	上部边坡 (USS)	上部边坡 (USS)	上部边坡 (USS)	坡面 (SA)	上部边坡 (USS)	
谷头急坡 (HMW)			谷头急坡 (HMW)	谷头坡 (VHS) (谷头急坡) (HMW)			谷头 (VH)	
谷头平底 (HHF)	谷头凹地 (HH) (谷头平底) (HHF)	谷头凹地 (HH)	谷头凹地 (HH) (谷头平底) (HHF)	下部边坡 (LSS) (溪岸急坡) (SBW)	下部边坡 (LSS)	谷头平底 (HF)		
-	-	下部边坡 (LSS) (新生崩塌) (YSF)	下部边坡 (LSS)			下部边坡 (LSS) (溪岸急坡) (SBW)	下部边坡 (LSS)	
				下部凹边坡 (LCSS)				

	谷底低地 (VF)		麓坡 (FS)			麓坡 (FS)	山麓 或 麓坡 (FS)		麓坡 (FS)	
			(谷底面)* 谷底面 (B)	-		小段阶地 (T)			泛滥性阶地 (FT)	
						谷底面 (BL)	谷底 (Valley floor)		谷床 (RB)	
	水路 (CW)		水路 (CW)			水路 (CW)				

**改自 Kikuchi 2001。 Modified from Kikuchi 2001.

CS: crest slope; SS: side slope; HMW: headmost wall; HF: head floor; HH: head hollow; VF: valley floor; CW: channel way; CF: crest flat (or HGS: hilltop gentle slope); USS: upper side slope (or US: upper sideslope); LSS: lower side slope(or LS: lower sideslope); YSF: young slope failure; FS: foot slope; BL: bottomland; UCSS: upper concave side slope; VHS: valley head slope; LCSS: lower concave side slope; UHA: upper hillslope area; LHA: lower hillslope area; RB: river bed

() : 表示如有必要，可以进一步细分的单元

* : 轻微阶地化

() : Detailed units if necessary

* : Slightly terraced

其自身的地表形状。因此，对每一个地形单元而言，通过坡面漫流、径流以及块体运动（Mass movement）而造成的土壤物质的迁移和再沉积之间的相互作用是不一样的。

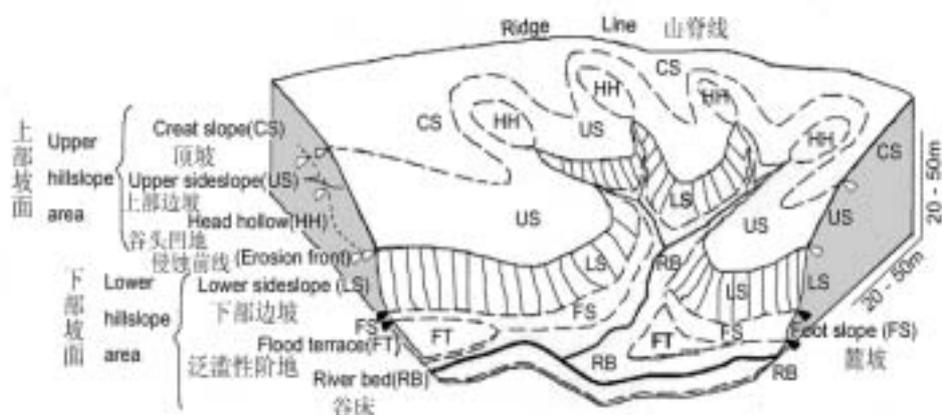


图 1-1 丘陵地微地形区分模式图(改自 Nagamatsu & Miura, 1997)

Fig1-1. The schematic diagram of the micro-landforms in a hilly area (Modified from Nagamatsu & Miura, 1997)

对主要的微地形单元做如下介绍（图 1-1）。顶坡（Crest slope, CS）是沿着山脊线的缓坡，占据了坡面的最上面区域，主要由凸起片断以及分水线构成。上部边坡（Upper sideslope, US）位于顶坡的下方，其上部和下部的边界均为凸起断面的变换线，其地形剖面通常是线性或者轻微的凸型。谷头凹地（Head hollow, HH）是积水区上方的凹坡，其 3 面为上部边坡包围，如果地势起伏较大，其上部通常有断崖状的谷头急坡（Headmost wall，上部边坡最陡峭的部分）存在，谷头凹地内既没有溪水也没有沟道，这个单元通过坡面漫流排水，也被称为零次谷（Zero-order valley）。下部边坡（Lower sideslope, LS）位于上部边坡之下，是丘陵地区最陡的坡，其上部边界通常有一个明显的、凸的坡面变换，而下部边界则为凹的坡面变换，其地形剖面通常是轻微的凹型或者线性。麓坡（Foot slope, FS）位于下部边坡的下方，稍微成凹型，平缓，由来自于下部边坡的碎石堆积而成。泛滥性阶地（Flood terrace, FT），以及谷床（River bed, RB）是由河流过程（Fluvial process）形成的平坦的表面，前者很少被洪水淹没，而后者则频繁的受到降水形成的洪水淹没。上述微地形单元可以通过一条明显的边界线（侵蚀前线，Erosion line）划分为上部坡面（Upper hillside area, CS, US and HH）和下部坡面（Lower hillside area, LS, FS, FT and RB）。下部坡面是由切割和侵蚀过程形成的，而在上部坡面，剥蚀显得更为重要（Tamura & Miyagi, 1987b；Hara *et al.*, 1996a；Nagamatsu & Miura, 1997）。

因此，丘陵地作为中尺度的地形单位，可以划分为上部坡面和下部坡面两个

小尺度的地形单位，而上部坡面可以进一步划分为顶坡、上部边坡、谷头凹地等微地形单元，而下部坡面可以进一步划分为下部边坡、麓坡、泛滥性阶地及谷床等微地形单元。此外，由于沟谷具有级次之分（Horton，1945；Strahler，1952，1957），顶坡也应依据其所在的山脊分水线所分的沟谷的级次相应的进行分级（Kikuchi & Miura，1993；Kikuchi，2001），而且并非所有的微地形单位会在任何地方任何时候经常地出现（Nagamatsu & Miura，1997）。

2、地形相关的植被格局

2.1 小尺度地形梯度上植被格局

植被格局和地形格局密切相关。Kikuchi（1991）等对气候顶极为 *Abies firma* 群落的日本东北部仙台(Sendai)附近一个丘陵地植被研究表明，上部坡面和下部坡面植物物种组成具有明显的差异。以 *Abies firma* 为优势种的针叶林占据了上部坡面，而在下部坡面，植物群落是以 *Idesia polycarya* 为优势种，同时包含 *Stegnogramma pozi*, *Carex dolichostachy* var. *glaberrima*, *Elatostema umbellatum* var. *majus* 等草本和蕨类植物为特征的落叶阔叶林。Miura（1978）等在同一地区的林床植物组成中也发现了类似的差异，上部坡面以 *Cymbidium goeringii*、*Solidago vir-aurea* var. *asiatica* 以及 *Carex lasiolepis* 等的出现为特征，而下部坡面却以 *Stegnogramma pozoi* subsp. *mollissima*、*Salvia nipponica*、*Spuriopimpinella calycina*、*Chamaele decumbens*、*Ainsliaea acerifolia* var. *subapoda* 和 *Phryma leptostachya* var. *asiatica* 等的出现为特征。Nagamatsu（1997）对日本东北部温带宫城县谷山(Takadate Hills，Miyagi Prefecture)丘陵地植被的研究表明，上部坡面植被冠层和亚冠层发育良好，灌木层密集，草本层稀疏，而下部坡面却恰恰相反。上部坡面以 *Pinus densiflora*、*Quercus serrata*、*Acer japonicum*、*Sapium japonicum*、*Ilex macropoda* 为乔木层优势种，*Sasamorpha borealis*、*Aucuba japonica*、*Lindera umbellata* var. *membranacea*、*Rhododendron semibarbatum*、*R. obtusum* var. *kaempferi* 为灌木层优势种，以 *Ardisia japonica*、*Disporum smilacinum*、*Stegnogramma pozi*、*Pertya triloba*、*Tripterospermum japonicum* 为草本层优势种，而下部坡面则以 *Idesia polycarya*、*Meliosma myriantha*、*Carpinus tschonoskii*、*Fagus japonica*、*Acer nikoense* 为乔木层优势种，以 *Sasamorpha borealis*、*Aucuba japonica*、*Callicarpa japonica*、*Helwingia japonica*、*Rubus palmatus* var. *coptophyllus* 为灌木层优势种，以 *Stegnogramma pozi*、*Oplismenus undulatifolius*、*Clematis tosaensis*、*Cacalia farfaraefolia* var. *bulbifera*、*Elatostema umbellatum* 为优势种，差异非常明显。

Hara *et al.*（1996）对奄美岛（Amami Ohshima Island）微地形梯度上常绿阔叶林群落结构的研究表明，上部坡面和下部坡面植物个体大小、林分结构以及物

种组成都具有非常明显的差异,总的基部面积上部坡面大于下部坡面,胸径低于10cm的小树在整个样方均有分布,而大树却被限制于上部坡面,而一些出现在下部坡面的中径级个体,也几乎被限制在一个狭窄的凸起的区域。上部坡面是以*Castanopsis sieboldii* ssp. *lutcbuensis* 和 *Schima wallicbii* 为优势种的发育良好的常绿阔叶林,而在下部坡面,优势种的数量达到6个,虽然第1优势种仍然为*C. sieboldii* ssp. *lutcbuensis*,但是其它优势种却为*Ardisia sieboldii*、*Diospyros morrisiana*、*Myrsine seguinii*、*Camellia sasanqua*、*Distylium racemosum*,各优势种之间相对优势度的差异不大,群落发育相对较差。Hara *et al.* (1996b) 对冲绳岛(Okinawa Island)微地形梯度上常绿阔叶林群落结构的研究获得了类似的结论,上部坡面和下部坡面在群落结构和物种分布上均有显著的差异。下部坡面林下层树木密度显著低于上部坡面,单位面积的基部面积和最大树也显著地小。*Castanopsis sieboldii* ssp. *Lutcbuensis* 和 *Distylium racemosum* 等优势种以及其它大多数乔灌木树种的空间分布明显限制于上部坡面,只有很少的物种如*Turpinia ternata* 限制于下部坡面。Sakai 和 Ohsawa(1994)对日本中部清澄山区(Chichibu Mountain) Kiyosumi 植被研究中,基于物种在流域中的分布格局,划分出两个种组(Species groups),*Callicarpa japonica*, *Euptelea polyandra*, *Stachyurus praecox*, *Hydrangea involucrate*, *Acer palmatum*, *Neolitsea sericea*, *Cephalotaxus harringtonia*, *Callicarpa mollis*, *Aucuba japonica* 等早期演替(Early-succession)物种被分为一组,*Sapium japonicum*, *Abies firma*, *Actinodaphne lancifolia*, *Quercus glauca*, *Camellia japonica*, *Cinnamomum japonica*, *Castanopsis cuspidate* var. *sieboldii*, *Maesa japonica*, *Tsuga sieboldii*, *Cleyera japonica*, *Ilex integra*, *Dendropanax trifidus*, *Illicium anisatum*, *Quercus salicina*, *Quercus acuta*, *Eurya japonica* 等后期演替(Late-succession)物种为另一组,前者包括了除*Sapium japonicum* 以外的所有落叶灌木树种和落叶乔木树种,而后者包括了主要的顶极树种(Climax member),包括常绿阔叶树种和针叶树种。2个种组的分布从地形上得到分离,前者在下部坡面占据优势,而后者则限制分布于上部坡面,只有很少的物种在下部坡面有分布。

2.2 微尺度地形梯度上植被格局

Kikuchi(1990)对仙台附近的以*Quercus serrata* 为优势种的区域植被研究表明,谷头凹地的植物群落与上部坡面的其它微地形单元的植物群落具有较为明显的差异。*Q. serrata* 林分布在1级、2级顶坡和上部边坡,但是谷头凹地却没有林冠层。3级顶坡分布的是包含一些特征灌木和草本植物的*Pinus densiflora* 林。Kikuchi(1991)的研究表明,谷头凹地和谷头急坡的植物群落与顶坡和上部边坡的植物群落之间有明显的差异。*Abies firma* 群落分布在顶坡和上部边坡,而在

谷头凹地和谷头急坡，除了散布的大树外，植物群落没有明显的冠层优势种，与 *Abies firma* 群落有一些共有种，但是缺乏自身的特征种。Nagamatsu 和 Mirura (1997)的研究也表明，*Pinus densiflora*，*Ilex macropoda*，*Carpinus laxiflora* 为顶坡的优势种，而上部边坡和谷头凹地却以缺乏这些种为特征，灌木层和草本层的优势种是相似的。因此，上部坡面可以分为 3 个生境类型，每一生境类型对应一定的微地形单元和植物群落类型。1 级、2 级顶坡和上部边坡支持特定区域的优势森林类型，可以认为是当地的地带性森林群落类型，谷头凹地和谷头急坡通常为缺乏林冠层或者仅有零星分布大树的灌丛，而 3 级顶坡支持 *Pinus densiflora* 林。当然，上部坡面的这些植物群落类型彼此具有很近的联系，具有大量的共有种。然而，Tamura 和 Takeuchi (1980)也报道过 *Quercus serrata* 林在日本西部的 Tama 丘陵区从顶坡，通过上部边坡一直分布到谷头凹地。Hara 等(1996a, 1996b)的研究也表明，顶坡和上部边坡没有明显的差别。事实上，在上部坡面，有一定的植物组成变化，但是其变化过程是逐步的、连续的，远不如上部坡面和下部坡面之间的变化那么明显。而下部坡面各微地形单元之间其植被与微地形单元没有明显的对应关系，也就是说，植被格局没有明显的差异。因此，上部坡面和下部坡面可以被认为是影响植被的最基本的异质性生境。

3、植被格局分异的成因

地形对植被的作用可以分为直接影响和间接影响。直接影响即是通过崩塌、搬运和堆积等地貌过程对植被产生的干扰作用，而间接作用则是通过对气候和土壤产生影响而间接作用于植被(图 1-2)。对丘陵地区来说，气候没有明显的差别，因此，干扰作用和土壤可能是决定植被格局的最重要的因子。

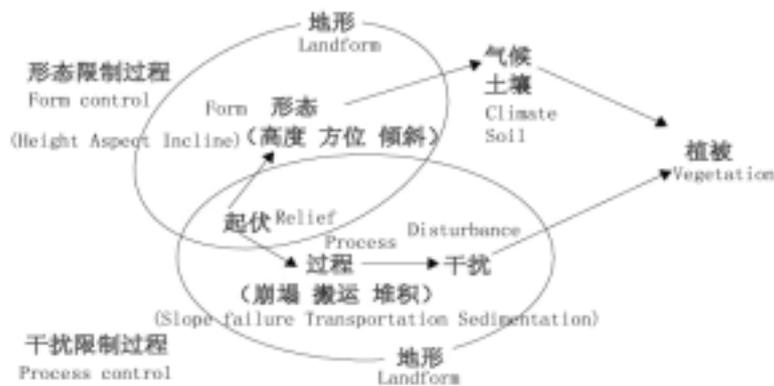


图 1-2. 地形因子对植被作用的过程(改自 Kikuchi, 2001)

Fig1-2. The effects of landforms on the vegetation (Modified from Kikuchi, 2001)

上部坡面和下部坡面植被格局的差异和两者之间地表干扰的不同机制密切

相关。作为植物生境，上部坡面和下部坡面具有很大的差别。它们的边界沿着下部边坡的上部边缘延伸，和侵蚀前线或者切割前线是一致的。下部坡面为侵蚀区域（Erosion area），以具有最积极的土壤侵蚀过程和最频繁的滑坡和崩塌过程为特征（Tamura & Miyagi, 1987）。它是从山脊到沟谷底的整个坡面的最陡峭和最不稳定的部分。由下部边坡提供的表层土壤暂时积累在麓坡或者泛滥性阶地，随后被搬运到更低的区域。而上部坡面为原面（Original surface），主要以土爬为主（Soil creep），积极的表土运动极为少见。因此，上部坡面的地表要比下部坡面的稳定得多。上部坡面各微地形单元之间，谷头凹地的土壤有时为加积（Aggradation），较上部边坡和山脊为不稳定，因此一些分布中心在下部坡面的物种也可能在此分布，如上文提到的 *Aucuba japonica*。但是加积的频率远小于下部坡面（Nagamatsu & Mirura, 1997）。而在下部坡面，不同频率和强度的削坡（Degradation）和加积的循环控制了植物种的分布，这种干扰可能阻止了各微地形单元相应的物种组成的差异。因此，上部坡面和下部坡面之间植被格局发生了急剧的变化，上部坡面为地带性植被类型，而下部坡面为先锋植物为主构成的地形植被类型，而在各自内部的微地形单元之间，其变化却不是很明显。

植物与土壤之间的关系应该比植物与地形之间的关系更为直接，因为植物通过土壤吸收养分和水分。各微地形之间由于不同的水文条件和地貌过程，其土壤形成过程以及水分和养分等有明显的差异（Tanner *et al.*, 1992；Johnston, 1992；Kikuchi & Miura, 1993；Newbery *et al.*, 1996；Nakamura F *et al.*, 1997；Yanagisawa & Fujita, 1999；Takyu *et al.*, 2002）。从山脊到沟谷，是土壤养分和水分从源到汇的过程（方精云, 2004；Shumiya *et al.*, 1999）。上部坡面具有较厚的土壤，而下部坡面更为肥沃和湿润（Ohsawa & Ozaki, 1992；Tokuchi *et al.*, 1999；Tateno & Takeda, 2003）。山脊型植物在形态或生理上通常采用一些保护性策略（Conservative strategy），如根系发达、生长速度慢和组织中 N 含量少等以有效的适应贫瘠的土壤，其叶小而厚，以适应干旱，当然，这样的物种通常分布在 3 级及以上的山脊。相反，沟谷型植物多采用开拓策略（Exploitative strategy），可以有效的从肥沃的土壤中吸收大量的 N 以满足其高的生长率，其叶大而薄，而广泛分布的物种往往具有形态和生理的可塑性（Ohsawa & Ozaki, 1992；Tateno & Takeda, 2003）。但是，在不稳定立地，植被格局往往与土壤条件并无很好的相关性，这可能是由于频繁的干扰导致的地表不稳定，阻碍了土壤条件对植被的影响，干扰成为比土壤更为重要的形成不同植被格局的原因（Sakai & Ohsawa, 1993），因此，地形是影响植被格局的最重要的也是最基本的生境因子。

4、地形植被格局的维持机制

干扰作用是不同地形植被分异的控制因子，也是地形植被维持和更新的关键

因子 (Yoshida & Ohsawa, 1996; Ann, 1996; Sakio, 1997; Kikuchi, 2001; Nagamatsu *et al.*, 2002; Enoki, 2003)。不同地形具有不同类型和强度的干扰, 从而形成不同的演替格局 (图 1-3)¹。就上部坡面而言, 主要是成熟个体的枯死形成林窗而导致的小尺度的斑块动态 (Antos & Roberta, 2002), 是内部干扰。植被在受到干扰后, 沿着先锋阶段向途中阶段再到顶极阶段发展, 是连续的演替过程。而对下部坡面, 地表干扰比林窗干扰更为重要, 因为重复的地表干扰阻碍了顶极树种的定居。植被由于受侵蚀所引起的滑坡和崩塌等强度外部干扰, 其演替进程被不停的间断, 形成特殊的地形群落。如果干扰周期长, 干扰强度大, 则形成同龄林 (Even-aged forest), 如日本温带地区分布的 *Fraxinus spaethiana* 和 *Pterocarya rboifolia* 等 (Ann, 1996; Sakio, 1997), 而如果是周期较短的频繁干扰, 则形成灌木林, 如 *Euptelea polyandra*, 而如果大的干扰后地表为砾石覆盖, 缺乏土壤的条件下, 则长期停留在草本群落阶段 (Sakai & Ohsawa, 1993, 1994; Sakio, 1997)。

稳定的立地与不稳定立地的物种其更新策略不同 (Ohtuka *et al.*, 1993; Ozaki & Ohsawa, 1995; Hara *et al.*, 1996a; Takyu & Ohsawa, 1997; Tang & Ohsawa, 2002)。稳定立地上生长的主要是生长速度慢、耐荫的长寿命顶极物种, 通常都具有连续更新的能力, 常在林下形成稳定的幼苗库, 其幼树的受压期可以持续很长时间, 等待上层树木的枯死, 从而进入林冠层, 形成逐一替代 (Tree-by-tree) 的更新格局 (Enoki, 2003)。当然, 一些具有很宽的生境幅度的先锋种, 也经常侵入稳定立地的冠层林窗, 其大树常呈点状分布 (Scattered distribution), 为一些中等程度耐荫的冠层种提供了更新的空间 (Hara *et al.*, 1996a; Yoshida & Ohsawa, 1996)。

这些物种表现出对小尺度的频繁干扰形成的不稳定地表的适应特征, 对物理干扰具有很强的抗性, 分布明显限制于不稳定立地, 很少在上部稳定立地的林窗中出现。它们在干扰条件下可以持久存在, Leak (1991) 称之为持久演替种 (Persistent successional species)。持久演替种通常具有从受损主干无性再生 (Vegetative regrowth) 的能力, 这是在不稳定立地存活的一大优势, 也保证了其存留生态位 (Persistence niche) (Bond & Midgley, 2001), 如 *Euptelea polyandra*, *Hydrangea involucrate* 及 *Aucuba japonica* 等被认为是这样的物种 (Isobe & Kikuchi, 1989; Sakai & Ohsawa, 1993; Hara *et al.*, 1996a)。此外, 上部坡面和下部坡面具有不同的林窗形成机制, 上部坡面林窗的形成主要由冠层个体衰老死亡所致, 而下部坡面冠层林窗的出现和分布依赖于由侵蚀状况控制的干扰机制 (Hunter & Parker, 1993)。上部坡面的林窗多为由单株成树以立木枯 (Dead

¹ 根据日本横滨国立大学 Takao Kikuchi 教授 2004 年 5 月华东师范大学环境科学系讲座材料整理。

standing) 的形式形成的小规模林窗, 有利于耐荫树种的生长、周围树冠的向内

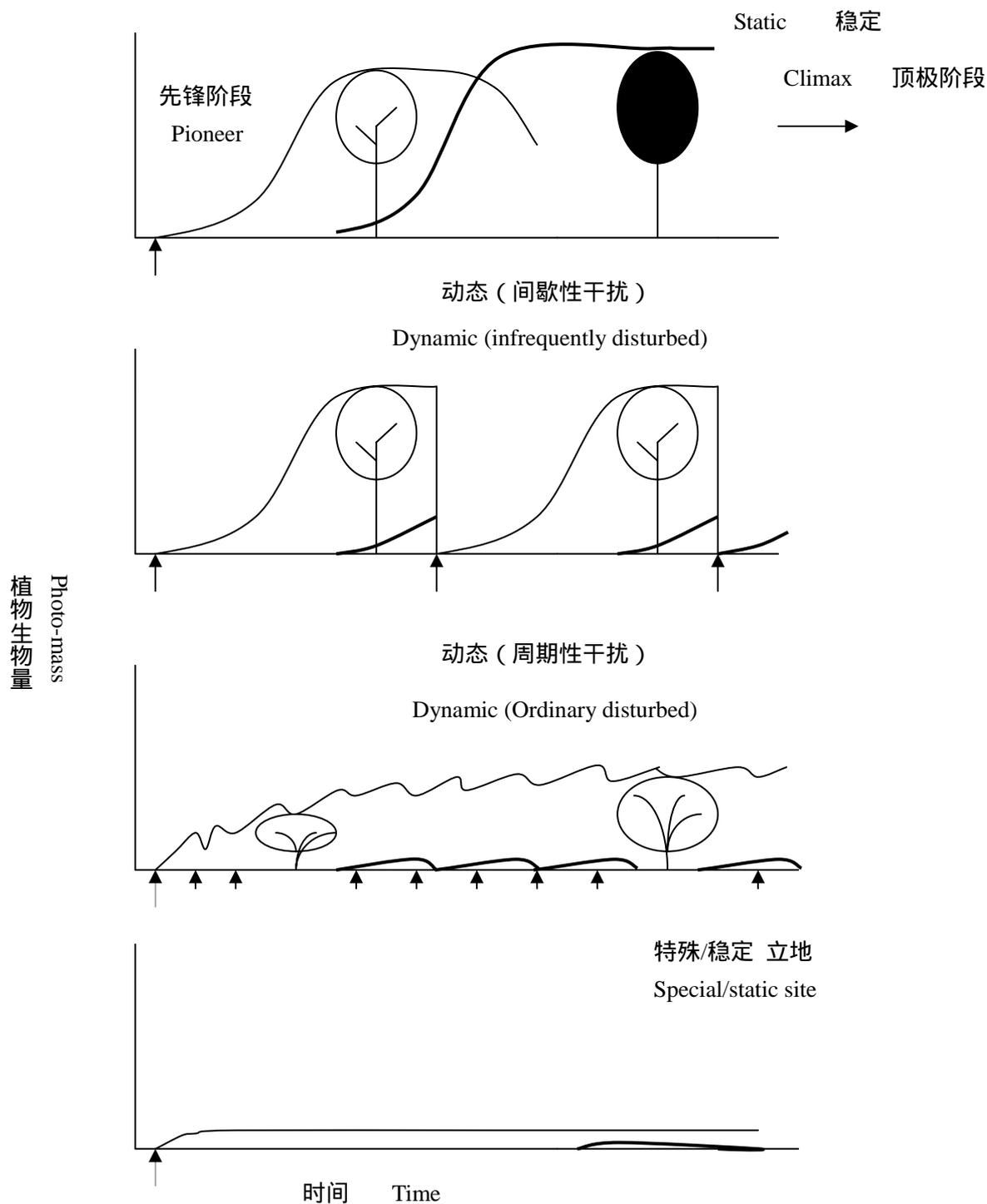


图 1-3 不同地貌特征的演替格局

箭头表示一次干扰, 粗黑线表示顶极种

Fig1-3. Illustration of succession pattern on sites with different geomorphic features

扩展以及一些生境幅度广泛的先锋树种的侵入 (Hara *et al.*, 1996a ; Nagamatsu *et al.*, 2003)。而下部坡面由于频繁的崩塌或者小尺度滑坡频繁地形成林窗, 林窗形成木多为反根 (Uprooting) 倒, 不但压倒周围的树木, 形成宽阔的林窗, 而且常干扰土层, 形成小的开敞地 (Open site), 为不耐荫的先锋种的侵入创造了良好的条件 (Nagamatsu *et al.*, 2003)。而一些强阳性的物种, 如 *Pterocarya rhoifolia*, 不但需要大的林窗, 还需要大的开敞地的出现。而这样的生境也只有溪流改道形成的废弃谷床或者下部坡面大的块体运动能够提供 (Sakio, 1997)。因此, 下部坡面不同强度和频度的地貌过程为组成地形植物群落的先锋种类提供了多样的生境, 保证了它们的共存。

相反, 生长在不稳定立地上的通常都是生长速度快、不耐荫的短寿命先锋种。因此, 丘陵地地形不同的干扰作用形成了不同的植被格局, 并使其得以维持。从而形成了丘陵地这个中尺度地形单元内景观和物种的多样性。

5、国内研究概况

微地形单元体系提供了在数十米尺度 (10-m scale) 上分析地形-植被相关性的有效方式, 这在日本温带、暖温带和亚热带进行的大量的研究都得到了证实。但是, 到目前为止, 大多数地形-植被的研究采用的是还是静态的研究方法, 而且定性的分析多于定量的研究, 地貌过程影响植被的实际机制仍然有待进一步的研究。国内大多数地形植被的研究集中于海拔梯度上垂直带的划分及多样性的分布格局上 (方精云, 2004; 沈泽昊等, 2000a, 2000b, 2000c, 2002), 这实际上是地形形态上大的起伏改变了温度和土壤等条件形成的中尺度的地形-植被关系。而地形大的起伏形成以及对环境因子的改变通常以地史的时间来计量, 远远超过了植物的生活史的时间幅度 (Kikuchi, 2001)。当然, 对群落内部地形的差异与植物分布及种子雨格局的关系也逐渐开始了有益的探索 (沈泽昊等, 2004; 张谧等, 2004, 2005)。但是, 对地貌过程积极的小尺度或微尺度地形上地形-植被的关系的研究则未见报道。

6、天童国家森林公园植被研究概况

在过去的 20 年, 针对浙江天童国家森林公园的植被, 从景观、群落、种群、物种等层次上已进行了大量的研究。主要包括:

- 1) 景观分类 (Nakamura *et al.*, 1999; 李俊祥和宋永昌, 2003)
- 2) 植物区系和群落分类与结构 (孙赛初和蔡壬侯, 1989; 宋永昌和王祥荣, 1995; 张笃见等, 1999; Song & Wang, 1999; Kawaro & Song, 1999; Murakami *et al.*, 1999; Nakamura *et al.*, 1999)
- 3) 植被次生演替过程的变化规律及生态恢复 (宋永昌和王祥荣, 1995; 张

- 光富, 1999²; 王希华和宋永昌, 1999; 刘丽正, 2001³)
- 4) 常绿阔叶林主要种群结构及其更新 (达良俊等, 2003)
 - 5) 优势种的生理生态与生殖 (丁圣彦, 1999; 陈波, 2001⁴)
 - 6) 种间关系及化感 (王祥荣, 1991⁵; 宋永昌和王祥荣, 1995)
 - 7) 藤本植物多样性及其生态适应 (蔡永立, 1998⁶)
 - 8) 片段化对物种遗传结构的影响 (陈小勇等, 2001)
 - 9) 凋落物与养分循环等 (张庆费, 1996⁷; 黄建军, 2002⁸)

以上研究除景观、植被区系和群落分类外,大多集中于中生环境条件下的演替系列或人为干扰条件下的植被结构及生态过程研究,而对于区域群落类型及物种多样性的地形分化及其动态等的研究尚未涉及。

7、本研究的目的是和意义

中亚热带地区是中国陆地生物多样性的关键地区之一,其地带性植被为以壳斗科、山茶科、樟科等为优势种的典型常绿阔叶林。其东部地区以低山丘陵为主要地貌类型,除少数中山外,垂直高度引起的水热条件分异不大,植被的垂直地带性分布规律不明显,但是由于局部生境条件的影响,植被的分异现象明显(刘昉勋和黄致远,1982)。同时,低山丘陵是与人类的生活关系最为密切的地区(邹豹君,1982),所以也是人为影响最强的地区。因此,其植被在人为干扰和生境的双重梯度上表现出很高的多样性和复杂性。本研究选择的浙江天童国家森林公园,其植被因为坐落其中的天童寺而保存良好,是浙江东部丘陵地区地带性植被的代表地段。在349ha的面积内,不但物种组成丰富,包括了蕨类植物24科49属96种9变种,种子植物148科506属968种,植被类型同样多样,11个群落/群丛(含3个亚群丛)在此共存(宋永昌和王祥荣)。

²张光富(1999). 浙江天童地区常绿阔叶林恢复生态学研究. 博士学位论文, 华东师范大学, 上海.

³刘丽正(2001). 天童常绿阔叶林林隙干扰与更新. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

⁴陈波(2001). 栲树(*Castanopsis fargesii* Franch.)的生殖生态学研究. 博士学位论文, 华东师范大学, 上海.

⁵王祥荣(1990). 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林种间相关的研究. 博士学位论文, 华东师范大学, 上海.

⁶蔡永立(1998). 中国亚热带东部藤本植物生态学研究. 博士学位论文, 华东师范大学, 上海.

⁷张庆费(1996). 浙江天童常绿阔叶林主要演替阶段凋落物与土壤肥力研究. 博士学位论文, 华东师范大学, 上海.

⁸黄建军(2002). 天童国家森林公园常见植物叶片的营养生态学研究. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

如此小的一个区域形成了丰富的群落类型和物种多样性，它们是如何形成的，又如何维持？在大的气候相对一致的情况下，干扰和生境异质性是形成群落及物种多样性的决定因子。地形是为植物群落提供生境多样性的最重要的环境梯度之一。地形的差异形成的异质生境为物种提供了共存的条件（Graham *et al.* , 2000 ），同时地形异质格局与地貌过程还产生群落演替多样性（方精云等,2004）。

因此，本文试图从地形与群落的关系着手，研究小尺度空间生物多样性的形成和维持机制。主要回答以下几个问题：1）植被格局在地形上存在什么样的分化？2）群落类型是否与微地形单元之间具有相应的应对关系？3）群落主要优势树种的更新方式及途径如何？4）多优势种群落内部物种如何共存？以期为更深入地理解小尺度空间生物多样性的形成和维持机制，并为植被的分类、评价与管理以及区域植被恢复方式、途径和目标的确立提供理论依据。

第二章 研究区域概况及研究方法

1、研究地区概况

天童国家森林公园位于浙江鄞县东南部，距宁波市 28km，地处北纬 $29^{\circ}48'$ ，东经 $121^{\circ}47'$ ，面积 349hm^2 。该地森林植被保存良好，是浙江省东部丘陵地区地带性植被类型的代表性地段。气候为温暖潮湿的亚热带季风气候。年平均气温为 16.2°C ，最热月为 7 月，平均温度为 28.1°C ；最冷月为 1 月，平均气温为 4.2°C ；大于 10°C 的年积温为 5166.2°C ，Kira 的温暖指数 (Kira, 1945) 是 135 月，寒冷指数是 -0.8 月。年降水量为 1374.7mm ，多集中在夏季。年平均相对湿度为 82%，变率不大。年蒸发量为 1320.1mm ，小于降水量。森林公园内土壤主要为山地黄红壤，成土母质主要是中生代的沉积岩及部分酸性火成岩和花岗岩残积风化物 (宋永昌等, 1995；达良俊等, 2003)。



图 2-1 天童国家森林公园位置图

Fig-2-1 The location of Tiantong National Forest Park

2、样地选择及调查

采用 Nagamatsu and Miura (1997) 的方法，在天童国家森林公园内对不同的微地形单元进行辨识，在各个微地形单元内进行样地选择，并尽量回避人为干扰强烈的区域。采用样带法和斑块取样 (Patch sampling) (Da & Ohsawa, 1992; Nagamatsu and Miura, 1997) 法进行取样。样带 1 设置于天童山东北坡 (370m a.s.l , $\text{NE}30^{\circ}$)，宽 20m，长 120m，总面积 2400m^2 ，另一条样带设置于太白山东坡 (550m

a.s.l, E90°), 长 210m, 前 40m 和最后 20m 为 10m 宽, 中间 150m 为 20m 宽。2 条样带均为从山脊线开始沿坡向平行向下, 一直到该坡面结束。其余样方均为斑块取样法获得, 样方面积大小不等。

对每个样方内所有高度超过 1.5m 的木本植物进行了每木调查。首先鉴别植物种类, 测定记录每株植物的胸径 (DBH,cm)、高度(H,m)、枝下高(H_B,m)、叶下高(H_L,m), 对植株中高度超过 1.5m 的萌枝 (Sprouting trunks) 也同时测定记录了胸径。部分样方记录了植株的坐标位置。对高度低于 1.5m 的林床, 估测每个种的盖度, 测量最大高度, 并对乔木树种的幼苗个体进行了计数。

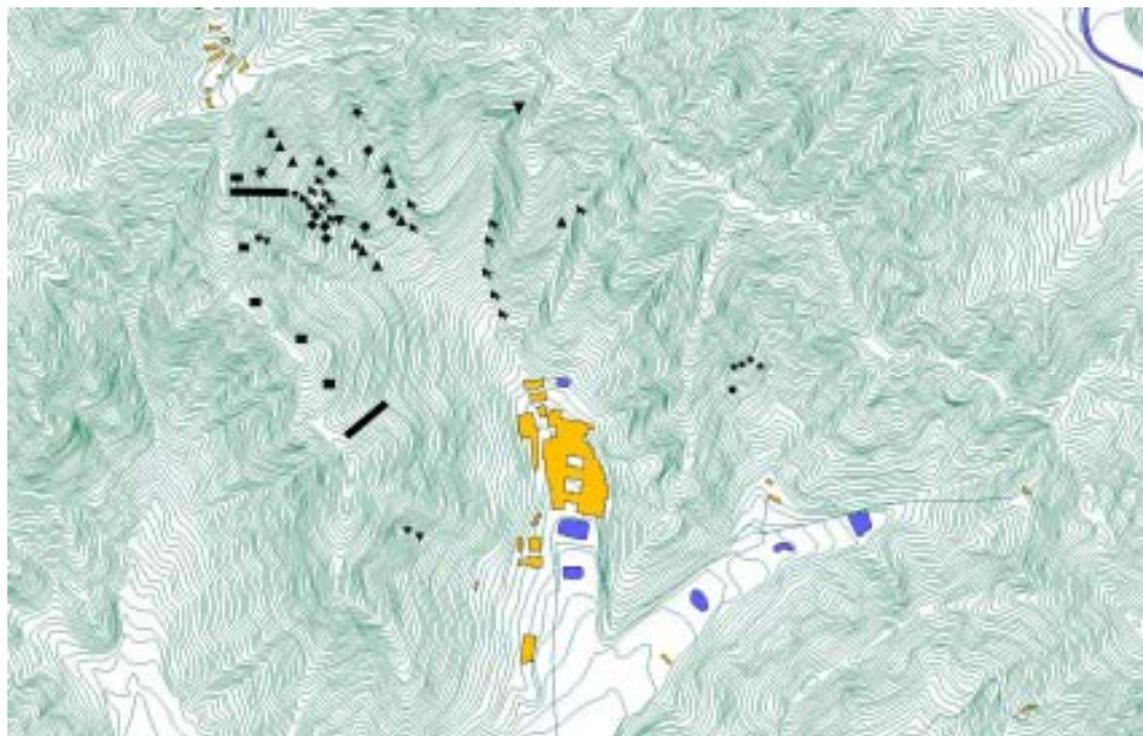


图 2-2 各取样单位在天童国家森林公园中的位置图

\ : 样带 ; Δ : 顶坡 ; \square : 上部边坡 ; \circ : 谷头凹地 ; \diamond : 下部边坡 ; \star : 麓坡 ; $+$: 泛滥性阶地 ; \cdot : 谷床

Fig2-2 Distribution of sampling units in Tiantong National Forest Park

\ : Transect ; Δ : CS ; \square : US ; \circ : HH ; \diamond : LS ; \star : FS ; \cdot : FT ; \cdot : RB

3、环境因子测定

3.1 小气候因子测定

为监测不同微地形单元林内空气温湿度度的变化, 沿样带 2 放置了 4 个自动温湿度仪 (HOBO H8 Pro RH/Temperature Logger, Onset Computer Corporation, Pocasset, USA), 分别位于 3 个微地形单元中 (CS : 550m ; US : 530m, 450m ; FT : 410m)。为避免阳光直射和降水的影响, 仪器安置在 2 端透气的 PVC 管中, 并固定于 1.5m 高的相对开阔的树干上。监测时间为 2004 年 4 月 1 日至 2004 年 10 月 31 日。自动记录仪每 30min 记录一次气温、露点温度、相对湿度和绝对湿

度，自动存贮数据。

3.2 土壤因子的测定

土壤样品取自除谷床外的 6 个微地形单元的部分样方。采用自制土钻（内径 6cm），取样深度为 15cm，每个样方为 5 个点，混合。

1) 土壤深度测定

利用自制的 不锈钢棒（长度 1m，直径 6mm）测定了所有样方的土壤深度。每个样方选择 5 个点，每个点测 3 次，取平均值。

2) 土壤含水率测定

采用 WET 土壤三参数（水分/盐分/温度）速测仪（Delta-T，England）测定了除谷床外的 6 个微地形单元的部分样方 10cm 处的土壤含水量。依据所选样方面积，大致每 25m² 测定 1 个点，每个样方保证 5 个点上。谷床基本无土壤积累，无法进行测定。

3) pH 值的测定（中国科学院南京土壤研究所，1977，下同）

方法：电位测定法。

仪器：雷磁牌 P^HS-3C 型酸度计（上海雷磁仪器厂，1987）

试剂：pH3.98 标准缓冲液，pH6.86 标准缓冲液

操作步骤：将风干土壤样品通过 18 号筛，称取 25 g 土壤样品，置于与 50ml 的烧杯中，用量筒加入 25ml 蒸馏水，放于磁力搅拌器上搅动 1 分钟，使土壤颗粒充分分散，静置半个小时使其澄清，待测。用 pH 标准缓冲液校正 pH 计，同时测定室内温度，将 pH 计的电极插到下部悬浊液中，待读数稳定后记数。

4) 土壤有机质的测定：

方法：重铬酸钾法。

试剂：0.8000mol/l 的重铬酸钾标准溶液，0.2mol/l 的硫酸亚铁，邻啡罗啉指示剂；石蜡油。

操作步骤：准确称取通过 60 目筛的风干土壤样品 0.050-0.100g，放入硬质试管中，准确加入 0.8000mol/l 的重铬酸钾标准溶液 5ml，再用自动加样器缓慢加入浓硫酸 5ml，摇匀，加上弯颈小漏斗。把试管放入温度加热到 185-190

的石蜡油中，并把温度控制在 170-180 之间，待试管内溶液沸腾并保持 5 分钟后，取出试管。冷却后将试管内溶液转移到 250ml 的三角烧瓶中，瓶内溶液体积控制在 60-80ml，然后加入 3 滴邻啡罗啉指示剂，用 0.2mol/l 的硫酸亚铁滴定溶液由黄色经过绿色突变到棕色即为终点。

$$\text{有机质}\% = \frac{[(0.8000 \times 5) / v_0 \times (v_0 - v) \times 0.003 \times 1.724 \times 1.1]}{\text{烘干土样重}} \times 100$$

式中： V_0 ：5ml 0.8000mol/l 标准重铬酸钾空白滴定用去的硫酸亚铁毫升数；

V ：滴定到待测液中过剩的 0.8000mol/l 标准重铬酸钾用去的硫酸亚铁毫升数；

0.003 为 1 毫克当量碳的克数；1.724 为有机碳换算成有机质的经验常数；

1.1 为校正系数；100：换算成百分数

5) 土壤颗粒组成分析：

方法：土壤颗粒分析简易比重法。

试剂：1.0mol/l 的氢氧化钠(化学纯)

操作步骤 (1)称样。称取通过 1 毫米筛孔的风干土壤样品 50g(精确到 0.01g)置于 500ml 的三角瓶中。(2)样品分散：在三角瓶中加入 200ml 的蒸馏水，然后加入 20ml 的 1.0mol/l 氢氧化钠，摇匀。然后放置于电热板上加热，沸腾后保持半个小时。(3)悬浊液制备。将沸腾好的三角瓶取下，冷却至室温，用洗瓶将其洗到沉降筒中，定容至 1L。(4)测定并记录悬浊液比重：将沉降筒至于平整的桌面上，测定悬浊液温度和室温，并做空白对照实验。用搅拌器搅拌 1 分钟(上下各 30 次)，记录开始时间。按《土壤理化分析》(中国科学院南京土壤研究所编，1978)中比重计读数校正表来选择读数时，把比重计方入空白实验中，读出比重计读数(即校正值)，待悬浊液搅拌后记录时间，提前放入比重计，到时间即可读数。

小于某粒径土粒含量 = 校正后读数 / 烘干土样重 × 100

6) 土壤全氮的测定

方法：高氯酸 - 硫酸消化法

试剂：高氯酸，浓硫酸

操作步骤:称取通过 60 目筛的风干土样 0.2~0.5g(精确到 0.001)，放入 50ml 的三角瓶中，加数滴蒸馏水润湿，再加浓硫酸 5ml，加一滴高氯酸，瓶口加弯颈小漏斗，放在电炉上高温消煮 15 分钟左右，使瓶中固体溶解，呈白色。待溶液冷却后，将其转移至容量瓶中，定容，静置。用 Skalar 流动注射分析仪测定。

7) 土壤全磷的测定

方法：高氯酸 - 硫酸消化法

试剂：高氯酸，浓硫酸

操作步骤：称取通过 100 目筛的风干土样 0.2~0.5g(精确到 0.001)，放入 50ml

的三角瓶中，加数滴蒸馏水润湿，再加浓硫酸 3ml，加 10 滴高氯酸，瓶口加弯颈小漏斗，放在电炉上高温消煮，三角瓶中溶液开始转白或灰白色时即继续消煮 15~20 分钟，使硫酸发烟回流。待溶液冷却后，将其转移至容量瓶中，定容，静置。用 Skalar 流动注射分析仪测定。

3.2.2、林内光照测定

采用光量子/照度双辐射计(DRM-FQ, USA)测量了 7 个微地形单元部分样方林内 1.5m 处的光量子，其测量的波长范围为 400-700nm，光量子为 $2-2000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。依据所选样方面积，大致每 25m^2 测定 1 个点，每个样方保证 5 个点上，测定时避开明显的林窗。

4、树芯采集及判读

利用生长锥采集了部分优势种的树芯。选择位于林冠层生长健康的个体，采集高度为 1.5m。树芯带回实验室用小木条固定后在 WinDENDRO 年轮分析系统 (Regent, Canada)上读取年轮信息。

第三章 地形梯度上植被的分异研究

植被结构的差异和特定的地形构造密切相关。地形通过地貌过程，对植被产生直接作用 (Kikuchi, 2001)。一旦这些过程的时间间隔小于植物的寿命，就会影响它们的建立和生长 (Nagamatsu & Miura, 1997)。它还通过形态 (如起伏等) 的变化控制了光、热、水和土壤养分等资源因子的空间再分配。因此，不同的地形具有不同的环境因子。这些因子直接影响植物的生长，并决定植被的结构 (Timan, 1988; Tateno & Takeda, 2003)。

1、数据处理

1.1 优势种确定

优势种由优势度分析法 (Ohsawa, 1984) 确定。公式如下：

$$d = 1/N \left\{ \sum_{i \in T} (x_i - x)^2 + \sum_{j \in U} x_j^2 \right\},$$

其中， x_i 为前位物种 (Top species, T) 的相对优势度值 (RD)，木本层用相对基部面积的百分比值 (RBA, %) 表征每个种的优势度，草本层用相对体积当量 (RVEV, Relative volume equivalent-value, %) 表征每个种的优势度。 x 为以优势种 (Dominant species) 数量确定的优势种理想百分比 (Ideal percentage share)， x_j 为剩余种 (Remaining species) 的百分比 (U)。N 为总种数。如果只有一个优势种，则优势种的理想百分比为 100%。如果有两个优势种，则它们的理想百分比为 50%，如果有三个优势种，则理想百分比为 33.3%，依次类推。

相对体积当量由如下公式确定 (Kitazawa & Ohsawa, 2002)：

$$RVEV = \frac{H_i \times C_i}{\sum_{i=1}^s H_i \times C_i}$$

其中， H_i 为第 i 种的最大高度 (m)， C_i 为第 i 种的盖度 (%)。RBA 和 RVEV 采用种在特定微地形单元内各样方的平均值。

1.2 多样性指数

采用以下公式测度 (Legendre & Legendre, 2000; 张金屯, 2004)：

Gleason 指数： $D = S / \ln A$

Shannon-Wiener 指数： $H = - \sum_{i=1}^s P_i \log_2 P_i$ ，

Pielou 均匀度指数： $E = H / \log_2 S$

$$\text{Simpson 指数: } D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$$

其中 A 为取样面积, p_i 为第 i 种的相对数量, S 是群落的物种数。

1.3 潜在树高 (Potential tree height)

以扩展异率方程 (Expanded allometry equation, Ogawa & Kita, 1977) 测定 DBH-H 相关性, 并估计潜在树高。公式为:

$$1/H = 1/(\alpha \times DBH) + 1/H^*$$

其中, H (m) 为高度, α 为常数, DBH (Diameter at the breast height, cm), H^* (m) 为潜在树高。以每个微地形单元样方内出现的所有个体 ($H \geq 1.5\text{m}$) 为整体进行计算。

多样性指数在 PC-ORD (Version 4.01) 软件包中计算完成。其余数据处理在 Statistica (Version 6.0) 中完成。

2、研究结果

2.1 天童国家森林公园的地形单元

共确认了 7 个微地形单元, 即顶坡 (CS)、上部边坡 (US)、谷头凹地 (HH)、下部边坡 (LS)、麓坡 (FS)、泛滥性阶地 (FT) 和谷床 (RB)。2 条样带包含了 3 个微地形单元, 样带 1 划分出 1 个顶坡样方 (CS-1) 和 5 个上部边坡样方 (US-1~US-5), 样带 2 划分出 5 个顶坡样方 (CS-6~CS-11), 7 个上部边坡样方 (US-11~US-17) 和 1 个下部边坡样方 (LS-9), 加上斑块取样所获样方, 共计 72 个, 总面积 18605m²。其中 CS 11 个, US 17 个, HH 4 个, LS 9 个, FS 11 个, FT 15 个, RB 5 个 (表 3-1)。

表 3-1 样方参数

Table 3-1 Parameters of the stands in the study

	样方数 N	坡度 (°) Steepness (°)			高度 (m) Elevation (m)			面积 (m ²) Plot area (m ²)		
		平均 Ave.	最大 Max.	最小 Min.	平均 Ave.	最大 Max.	最小 Min.	平均 Ave.	最大 Max.	最小 Min.
		顶坡 CS	11	29.2	41.0	15.0	495.7	560.0	370.0	172.7
上部边坡 US	17	31.0	39.0	20.0	367.2	517.0	174.0	400.0	400.0	400.0
谷头凹地 HH	4	26.3	30.0	20.0	490.0	555.0	435.0	218.8	300.0	150.0
下部边坡 LS	9	35.1	45.0	25.0	350.7	432.0	300.0	366.7	625.0	150.0
麓坡 FS	11	16.0	25.0	10.0	357.8	480.0	275.0	296.6	600.0	150.0
泛滥性阶地 FT	15	10.9	20.0	4.0	313.1	410.0	188.0	131.7	300.0	30.0
谷床 RB	5	12.0	25.0	5.0	350.2	413.0	310.0	98.0	200.0	50.0
总计 Total	72								18605	

2.2 环境因子

2.2.1 土壤因子

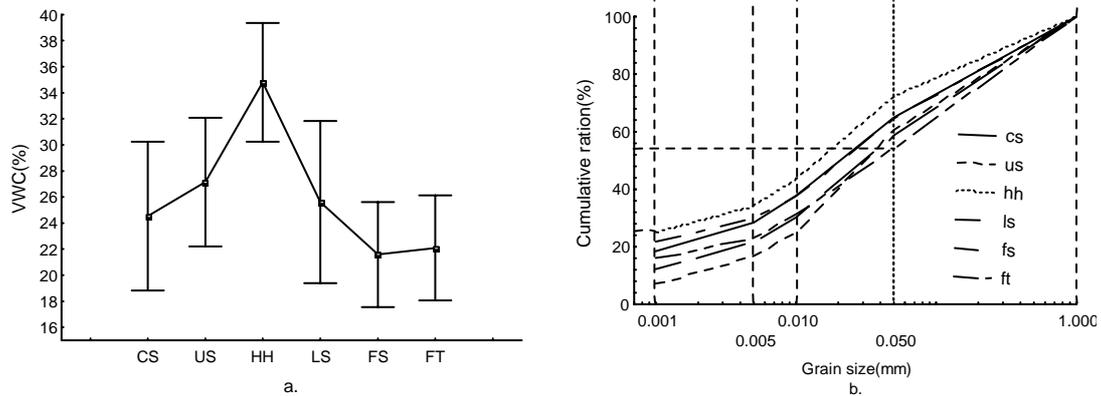


图3-1 各微地形单元土壤物理特征

a. 土壤含水量 b. 土壤质地

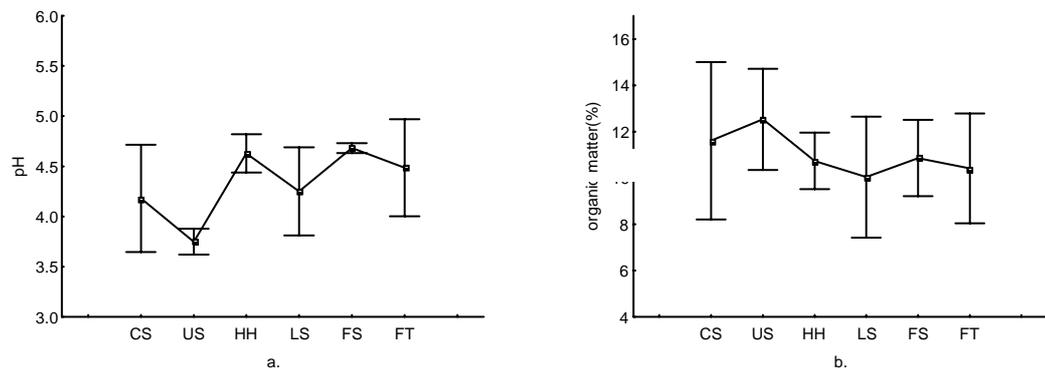
CS, 顶坡; US, 上部边坡; HH, 谷头凹地; LS, 下部边坡; FS, 麓坡; FT, 泛滥性阶地

Fig3-1. Soil physical characteristics among the microlandform units

a. Water content b. Grain size distributions of soil

(CS), Crest slope; (US), Upper sideslope; (HH), Head hollow; (LS), Lower sideslope; (FS), Foot slope; (FT), Flood terrace

6个微地形单元土壤从颗粒组成来看, 均为粉壤土, 但是各粒径范围内颗粒的比例具有差异。不同直径的颗粒有着不同的特性, 砂粒持水性很差, 粉粒透水性较差, 而粘粒透水性极差, 持水能力大。下部坡面3个微地形单元所含砂粒的比例较上部坡面的3个微地形高, 以HH为最低, 而粘粒含量HH最高。与此相对应, 土壤水分含量HH最高, FS最低。上部坡面呈现由CS向HH递增的变化, 而在下部坡面, 则为LS最高, FS和FT基本接近。水分含量体现了土壤质地组成的变化。



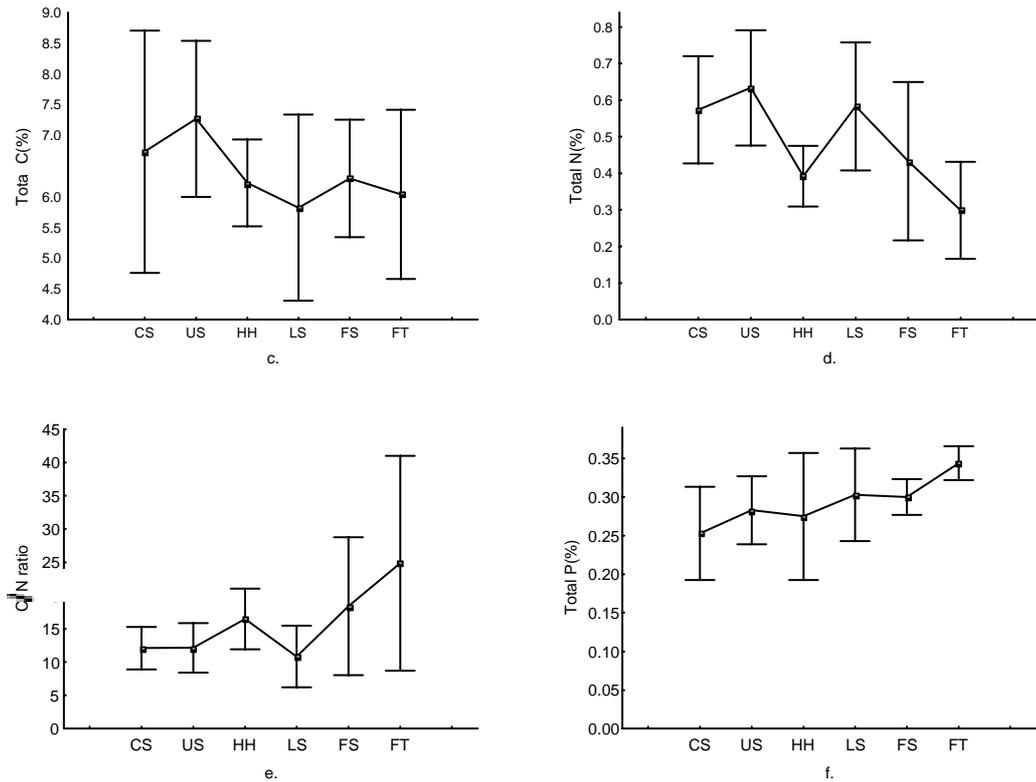


图3-2. 各微地形单元土壤化学性质

a. pH , b. 有机质 (%) , c. 全 C (%) , d. 全 N (%) , e. C/N 比 , f. 全P (%)

CS, 顶坡; US, 上部边坡; HH, 谷头凹地; LS, 下部边坡; FS, 麓坡; FT, 泛滥性阶地

Fig3-2. Soil chemical characters among the microlandform units

a. pH , b. Organic matter (%) , c. Total C (%) , d. Total N (%) , e. C/N ratio , f. Total P (%)

(CS), Crest slope; (US), Upper sideslope; (HH), Head hollow; (LS), Lower sideslope; (FS), Foot slope; (FT), Flood terrace

而土壤PH值则表现为下部坡面微地形单元和上部坡面的HH高于CS和US，以FS为最高，而US为最低。有机质上部坡面各微地形单元均高于下部坡面，以US为最高，FS最低。有机质表现出与PH相反的变化规律。土壤有机质多为酸性物质，土壤有机质高，pH值低。总氮上部坡面除HH外，高于下部坡面各微地形单元。C/N比下部坡面的FS和FT高于其它微地形单元。总P下部坡面各微地形单元高于上部坡面。

2.2.2 光照

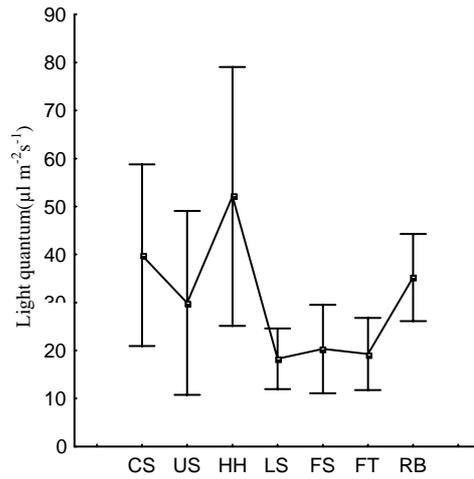


图3-3. 各微地形单元光照特征

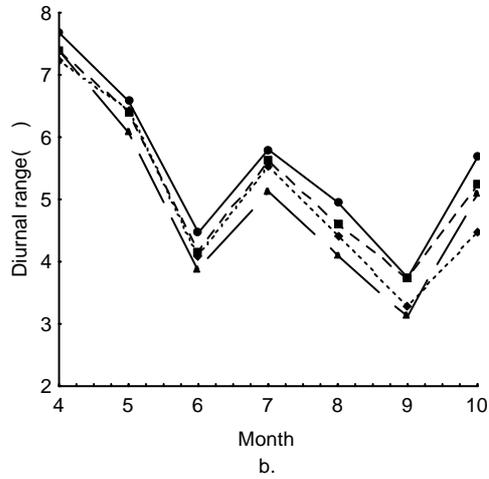
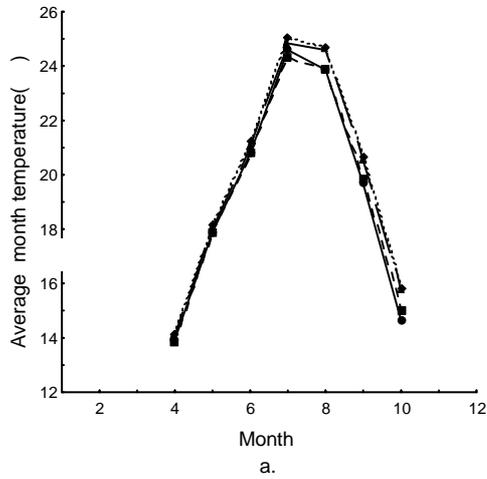
CS, 顶坡; US, 上部边坡; HH, 谷头凹地; LS, 下部边坡; FS, 麓坡; FT, 泛滥性阶地; RB, 谷床。

Fig3-3. The light quantum among the microlandform units

(CS), Crest slope; (US), Upper sideslope; (HH), Head hollow; (LS), Lower sideslope; (FS), Foot slope; (FT), Flood terrace; (RB), River bed

下部坡面各微地形单元除RB外, 光照强度均低于上部坡面, 总体上看, HH最高, LS最低。

2.2.3 空气温湿度



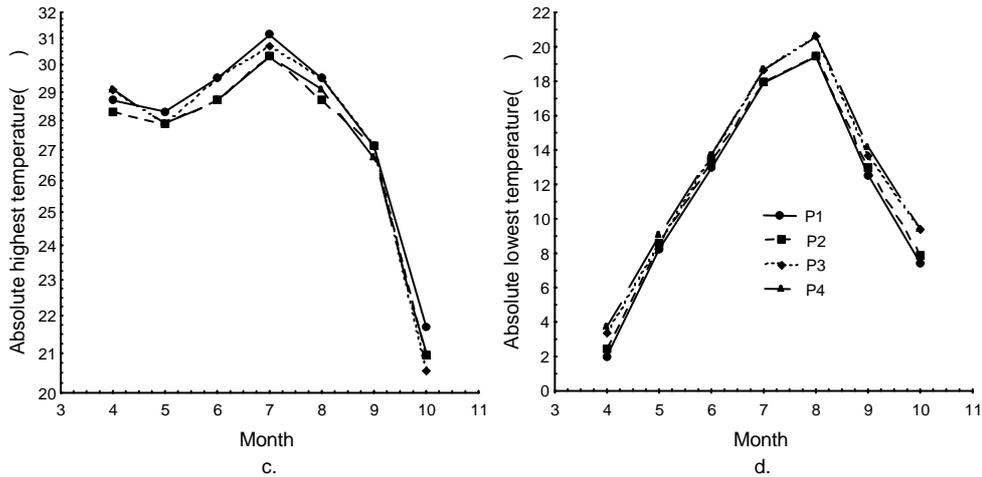


图3-4. 各微地形单元林内温度变化

a. 平均月气温 b. 日较差 c. 极端高温 d. 极端低温

P1 : 550米, 顶坡 ; P2 : 530米, 上部边坡 ; P3 : 450米, 上部边坡 ; P4 : 410米, 泛滥性阶地

Fig3-4. Change of temperature among the microlandform units

P1 : 550m , CS (Crest slope) ; P2 : , 530m , US (Upper sideslope) ; P3 : 450m , US (Upper sideslope) ; P4 : 410m , FT (Flood terrace)

林内气温各项指标具有相同的变化规律。从月平均气温来看, P1 与 P2, P3 与 P4 几乎相同。前者低于后者。4 月, 4 个点具有几乎相同的平均气温, 从 4 月至 8 月, 上部 2 点 (P1、P2) 和下部的 2 点 (P3、P4) 差距逐渐加大, 至 8 月最大, 随后其差距又逐渐减小, 至 10 月, 又几乎相同。气温日较差上部 2 点大于下部 2 点。极端高温 4 个点间没有明显的规律, 但 P1 除 4 月外, 具有最大值。极端低温下部 2 点高于上部 2 点。总体来讲, 4 个点之间气温的各项指标没有明显的差异。

由于林内湿度超过了仪器监测的上限值, 所以其数据不可靠, 在此没有列出。

2.3 不同微地形单元种类组成

2.3.1 植物组成的基本特征

72 个样方中共出现维管植物 201 种, 分属 68 科 133 属。木本层含 38 科 75 属 120 种, 林床含 63 科 119 属 176 种。樟科 (Lauraceae) 壳斗科 (Fagaceae) 和山茶科 (Theaceae) 占据了属数和种数的前 3 位, 分别为 7 属 14 种, 5 属 13 种和 5 属 11 种, 含有较多种的科还有蔷薇科 (Rosaceae) (11 种) 冬青科 (Aquifoliaceae) (9 种) 山矾科 (Symplocaceae) (7 种) 豆科 (6 种) 鳞毛蕨科 (Dryopteridaceae) (6 种) 荨麻科 (Urticaceae) (5 种) 百合科 (Liliaceae) (5 种) 和紫金牛科 (Myrsinaceae) (5 种)。充分体现了亚热带常绿阔叶林区域植物组成的特征。

68 科中单属科达 37 科, 占总科数的 54.4%, 其中单种科为 29 科, 占总

科数的 42.6%。植物群落内种的频度分布不符合“频度规律”(Law of frequency), 均表现为 A>B>C>D>E, 曲线呈 L 型, B、C 和 D 级较高, 而 E 级很低, 表明植被组成的不均匀。E 级频度种木本层为连蕊茶 (*Camellia fraterna*), 林床为连蕊茶和长叶木姜子 (*Litsea elongata*)。体现了生境条件变化的多样性及植物组成的多样性。

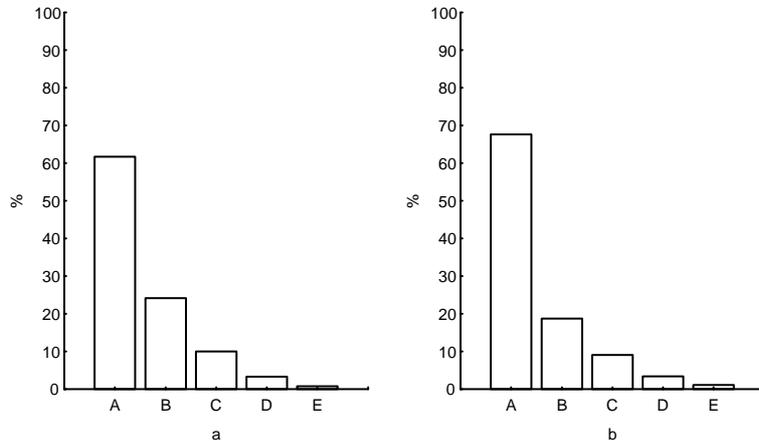


图 3-5. 植物频度图解

a. 木本层 b. 林床

Fig 3-5. Frequency of species

a. Woody layer b. Ground vegetation

201 种维管植物中, 在木本层和林床中均有出现的为 95 种, 25 种仅在木本层中出现, 81 种仅在林床中出现。仅出现于木本层中的种类多为先锋落叶树种, 或偶见常绿树种, 而仅在林床中出现的则多为草本植物或者小灌木。

2.3.2 微地形梯度上的植被格局

2.3.2.1 不同微地形单元的物种组成

基于植物组成相似性的微地形单元聚类分析可以将 7 个微地形单元划分为 2 组, 即上部坡面 (CS、US 和 HH) 及下部坡面 (LS、FS、FT 及 RB) (图 3-6)。在上部坡面, CS 和 US 有很高的物种组成相似性, 首先聚为一类, 而后再与 HH 聚合; 而在下部坡面, LS 和 FS 具有几乎完全相同的物种组成, 首先聚为一类, 尔后与也有很高的相似性的 FT 聚合, 最后再与 RB 聚合。上部坡面各微地形之间在木本层具有较高的相似性, 而下部坡面各微地形之间, 林床具有更高的相似性。

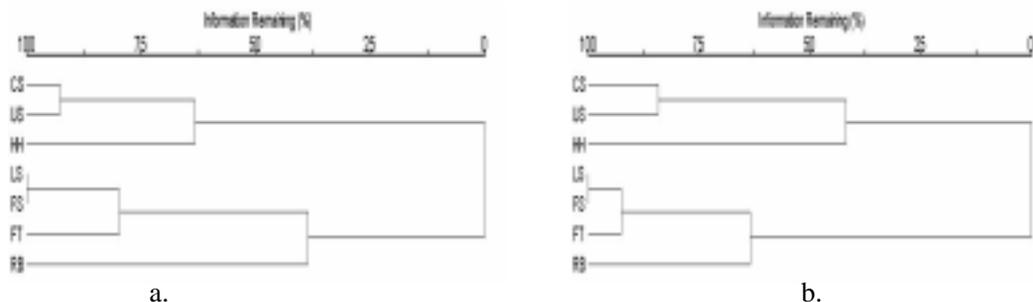


图 3-6. 微地形单元聚类图

a. 微地形单元木本层聚类图

b. 微地形单元林床聚类图

CS, 顶坡; US, 上部边坡; HH, 谷头凹地; LS, 下部边坡; FS, 麓坡;

FT, 泛滥性阶地; RB, 谷床。

Fig3-6. Dendrograms obtained by cluster analyses using the values of a similarity index.

a. Woody layer, b. Ground vegetation.

The distance measure is Sørensen (Bray-Curtis). Each dendrograms indicates similarity of species composition among the seven micro-landform units. (CS), Crest slope; (US), Upper sideslope; (HH), Head hollow; (LS), Lower sideslope; (FS), Foot slope; (FT), Flood terrace; (RB), River bed.

2.3.2.2 物种分布与微地形

木本层 120 种中,只出现在上部坡面的 28 种,只出现在下部坡面的占 23 种,共有种数为 69 种,占总种数的 57.5%。只出现在一个微地形单元的特有种(Unique species) 24 个,排除只出现 1 次的种,苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、油茶(*Camellia oleifera*)、茅栗(*Castanea seguinii*)、赤皮桐(*Cyclobalanopsis gilva*)和冬青(*Ilex purpurea*)仅出现于 US 中,天目木兰(*Magnolia amoena*)仅出现于 FT 中。

应用二项式检验来比较上部坡面和下部坡面木本层物种分布格局(表 3-1)。每个种在上部坡面和下部坡面的期望值由该种的总个体数乘以上部坡面和下部坡面各占总调查面积的比例。将期望值与实际值进行统计检验。在 120 种中,56 个种在上部坡面的密度显著高($p < 0.05$)于下部坡面,24 个种在下部坡面的密度显著高($p < 0.05$)于上部坡面。个体数量在 3 个以下的种均无显著性差异。上部坡面总的密度显著高于下部坡面。密度上部坡面显著高($p < 0.05$)于下部坡面的种归为 A 组,下部坡面显著高($p < 0.05$)于上部坡面的种归为 B 组,上部坡面和下部坡面没有显著差异的归为 C 组。A 组和 B 组均有各个生活型物种的存在。常绿针叶乔木中,杉木(*Cunninghamia lanceolata*)属于 A 组,而三尖杉(*Cephalotaxus fortunei*)属于 B 组。常绿阔叶乔木中,壳斗科的米槠(*Castanopsis carlesii*)、栲树(*C. fargesii*)、石栎(*Lithocarpus glaber*)、长叶石栎(*L. harlandii*)、云山青冈(*Cyclobalanopsis nubium*)、褐叶青冈(*C. stewardiana*)、青冈(*C. glauca*)、青栲(*C. myrsinaefolia*)等,山茶科的木荷(*Schima superba*)、樟科的红楠(*Machilus thunbergii*)和香樟(*Cinnamomum camphora*),冬青科的毛梗铁冬青(*Ilex rotunda* var. *nucricarua*)和短梗冬青(*I. buergeri*)等物种属于 A 组,而樟科的长叶木姜子(*Litsea elongata*)、华东楠(*M. leptophylla*)、紫楠(*Phoebe sheareri*)、细叶香桂(*C. subavenium*)和刨花楠(*M. pauhoi*),冬青科的大叶冬青(*I. latifolia*)属于 B 组。常绿阔叶小乔木和灌木中,山矾科的薄叶山矾(*Symplocos anomala*)、山矾(*S. sumuntia*)、四川山矾(*S. setchuensis*)、黑山山矾(*S. heishanensis*)、光叶

山矾 (*S. lancifolia*) 和老鼠矢 (*S. stellaris*), 山茶科的杨桐 (*Cleyera japonica*)、细齿柃 (*Eurya nitida*) 和厚皮香 (*Ternstroemia gymnanthera*), 金缕梅科 (*Hamamelidaceae*) 的杨梅叶蚊母树 (*Distylium myricoides*), 樟科的浙江新木姜子 (*Neolitsea aurata* var. *chekiangensis*), 蔷薇科的腺叶桂樱 (*Prunus phaeosticta*) 和光叶石楠 (*Photinia glabra*) 等物种属于 A 组, 而山茶科的细枝柃 (*E. loquaiana*)、山矾科的黄牛奶 (*S. laurina*), 卫矛科 (*Celastraceae*) 的矩叶卫矛 (*Euonymus oblongifolius*) 以及木兰科 (*Magnoliaceae*) 的披针叶茴香 (*Illicium lanceolatum*) 属于 B 组, 常绿阔叶灌木中, 山茶科的连蕊茶、窄基红褐柃 (*Eurya rubiginosa* var. *attenuata*)、隔药柃 (*E. muricata*) 和油茶, 杜鹃花科 (*Ericaceae*) 的米饭 (*Vaccinium mandarinorum*)、乌饭 (*V. sbracteatum*) 和马银花 (*Rhododendron oratum*), 蔷薇科的石斑木 (*Rhaphiolepis indica*), 交让木科 (*Daphniphyllaceae*) 的交让木 (*Daphniphyllum macropodum*) 以及桃金娘科 (*Myrtaceae*) 的赤楠 (*Syzygium buxifolium*) 属于 A 组, 而山茶科的茶 (*Camellia sinensis*) 等属于 B 组。落叶阔叶乔木中, 桦木科 (*Betulaceae*) 的雷公鹅耳枥 (*Carpinus viminea*)、安息香科 (*Styracaceae*) 的拟赤扬 (*Alniphyllum fortunei*)、木犀科 (*Oleaceae*) 的苦枥木 (*Fraxinus insularis*) 和豆科的黄檀 (*Dalbergia hupeana*) 等属于 A 组, 榆科 (*Ulmaceae*) 的西川朴 (*Celtis vandervoetiana*)、杭州榆 (*Ulmus changii*) 和糙叶树 (*Aphananthe aspera*)、槭树科 (*Acearaceae*) 的橄榄槭 (*Acer olivaceum*) 和天童锐角槭 (*A. acutum* var. *tientungense*)、胡桃科 (*Juglandaceae*) 的华东野胡桃 (*Jugans cathayensis* var. *formosana*) 和青钱柳 (*Cyclocarya paliurus*) 以及漆树科 (*Anacardiaceae*) 的南酸枣 (*Choerospondias axillaris*) 等树种属于 B 组。落叶阔叶小乔木中, 赛山梅 (*Styrax confusus*)、大青 (*Clerodendrum cyrtophyllum*)、野鸦椿 (*Euscaphis japonica*) 和山鸡椒 (*Litsea cubeba*) 属于 A 组, 而化香 (*Platycarya strobilacea*) 属于 B 组。落叶阔叶灌木中, 忍冬科 (*Caprifoliaceae*) 的荚蒾 (*Viburnum dilatatum*)、杜鹃花科的杜鹃花 (*Rhododendron simsii*) 和马鞭草科 (*Verbenaceae*) 的豆腐柴 (*Premna microphylla*) 属于 A 组, 而樟科的山胡椒 (*Lindera glauca*) 属于 B 组。

当然, 部分 A 组物种除在上部坡面分布外, 还在下部坡面具有较多的分布, 如长叶石栎、云山青冈、红楠和连蕊茶等, B 组物种, 特别是乔木树种, 基本局限分布于下部坡面。

表 3-2 上部坡面与下部坡面木本层物种分布的二项式检验

Table 3-2 Binomial test for the distribution of trees of the woody layer between the upper hillslope area (UHA) and lower hillslope area (LHA)

种组	生活型	植物名称	相对数量		总计	二项式 检验
			上部 坡面	下部 坡面		
Species group	Life form	Species	UHA	LHA	Total no. trees	Binomial test
A	ECT	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	100.0	0.0	8	**
A	EBT	米槠 <i>Castanopsis carlesii</i>	97.3	2.7	479	**
A	EBT	长叶石栎 <i>Lithocarpus harlandii</i>	69.4	30.6	327	**
A	EBT	木荷 <i>Schima superba</i>	97.8	2.2	315	**
A	EBT	红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	57.1	42.9	308	*
A	EBT	云山青冈 <i>Cyclobalanopsis nubium</i>	70.4	29.6	304	**
A	EBT	栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	97.3	2.7	110	**
A	EBT	青栲 <i>Cyclobalanopsis myrsinaefolia</i>	75.6	24.4	86	**
A	EBT	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	90.8	9.2	76	**
A	EBT	青冈 <i>C. glauca</i>	83.3	16.7	72	**
A	EBT	杨梅 <i>Myrica rubra</i>	98.3	1.7	58	**
A	EBT	褐叶青冈 <i>C. stewardiana</i>	75.5	24.5	53	**
A	EBT	短梗冬青 <i>Ilex buergeri</i>	87.2	12.8	47	**
A	EBT	毛梗铁冬青 <i>I. rotunda</i> var. <i>nucricarola</i>	75.0	25.0	28	**
A	EBT	香樟 <i>Cinnamomum camphora</i>	92.3	7.7	26	**
A	EBT	苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	100.0	0.0	17	**
A	EBT	刺叶桂樱 <i>Prunus spinulosa</i>	93.3	6.7	15	**
A	EBT	薯豆 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	81.8	18.2	11	*
A	EBT	皱柄冬青 <i>I. kengii</i>	87.5	12.5	8	*
A	EBST	薄叶山矾 <i>Symplocos anomala</i>	98.6	1.4	493	**
A	EBST	山矾 <i>S. sumuntia</i>	85.3	14.7	279	**
A	EBST	四川山矾 <i>S. setchuensis</i>	95.5	4.5	268	**
A	EBST	杨桐 <i>Cleyera japonica</i>	72.0	28.0	211	**
A	EBST	黑山山矾 <i>S. heishanensis</i>	100.0	0.0	96	**
A	EBST	光叶石楠 <i>Photinia glabra</i>	100.0	0.0	76	**
A	EBST	腺叶桂樱 <i>Prunus phaeosticta</i>	68.6	31.4	70	**
A	EBST	细齿柃 <i>Eurya nitida</i>	98.2	1.8	56	**
A	EBST	厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	100.0	0.0	48	**
A	EBST	光叶山矾 <i>S. lancifolia</i>	74.1	25.9	27	*
A	EBST	赤楠 <i>Syzygium buxifolium</i>	100.0	0.0	21	**
A	EBST	浙江新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>chekiangensis</i>	90.2	9.8	796	**

A	EBST	杨梅叶蚊母树 <i>Distylium myricoides</i>	89.4	10.6	348	**
A	EBST	石斑木 <i>Rhaphiolepis indica</i>	100.0	0.0	27	**
A	EBST	米饭 <i>Vaccinium mandarinorum</i>	100.0	0.0	22	**
A	EBST	交让木 <i>Daphniphyllum macropodum</i>	100.0	0.0	21	**
A	EBS	连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	55.1	44.9	1679	**
A	EBS	窄基红褐柃 <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i>	97.0	3.0	735	**
A	EBS	隔药柃 <i>E. muricata</i>	86.9	13.1	213	**
A	EBS	老鼠矢 <i>Symplocos stellaris</i>	97.8	2.2	180	**
A	EBS	马银花 <i>Rhododendron oratum</i>	97.2	2.8	180	**
A	EBS	油茶 <i>C. oleifera</i>	98.2	1.8	56	**
A	EBS	乌饭 <i>V. sbracteatum</i>	95.2	4.8	21	**
A	DBT	雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i>	84.9	15.1	93	**
A	DBT	拟赤扬 <i>Alniphyllum fortunei</i>	75.9	24.1	87	**
A	DBT	苦枥木 <i>Fraxinus insularis</i>	90.5	9.5	74	**
A	DBT	黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	88.9	11.1	9	*
A	DBT	毛山樱 <i>Prunus tomentosa</i>	100.0	0.0	3	*
A	DBT	野柿 <i>Diospyros kaki</i> var. <i>sylvestris</i>	100.0	0.0	3	*
A	DBST	大青 <i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>	100.0	0.0	17	**
A	DBST	赛山梅 <i>Styrax confusus</i>	71.0	29.0	69	**
A	DBST	野鸦椿 <i>Euscaphis japonica</i>	100.0	0.0	11	**
A	DBST	山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	90.0	10.0	10	**
A	DBST	茅栗 <i>Castanea seguinii</i>	100.0	0.0	3	*
A	DBS	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	97.8	2.2	45	**
A	DBS	杜鹃花 <i>Rhododendron simsii</i>	100.0	0.0	34	**
A	DBS	豆腐柴 <i>Premna microphylla</i>	87.5	12.5	8	*
B	ECT	三尖杉 <i>Cephalotaxus fortunei</i>	0.0	100.0	11	**
B	EBT	长叶木姜子 <i>Litsea elongata</i>	8.8	91.2	1239	**
B	EBT	华东楠 <i>Machilus leptophylla</i>	0.8	99.2	499	**
B	EBT	紫楠 <i>Phoebe sheareri</i>	0.0	100.0	113	**
B	EBT	细叶香桂 <i>Cinnamomum subavenium</i>	27.1	72.9	107	**
B	EBT	大叶冬青 <i>I. latifolia</i>	29.6	70.4	27	*
B	EBT	刨花楠 <i>M. pauhoi</i>	0.0	100.0	3	*
B	EBST	细枝柃 <i>Eurya nitida</i>	27.4	72.6	164	**
B	EBST	黄牛奶 <i>Symplocos laurina</i>	19.0	81.0	58	**
B	EBST	矩叶卫矛 <i>Euonymus oblongifolius</i>	9.1	90.9	44	**
B	EBST	批针叶茴香 <i>Illicium lanceolatum</i>	0.0	100.0	428	**
B	EBS	茶 <i>Camellia sinensis</i>	0.0	100.0	6	**
B	EBS	小叶女贞 <i>Ligustrum quihoui</i>	0.0	100.0	5	*
B	EBS	狗骨柴 <i>Tricalysia dubia</i>	0.0	100.0	4	*
B	DBT	橄榄槭 <i>Acer olivaceum</i>	35.6	64.4	73	**
B	DBT	南酸枣 <i>Choerospondias axiliris</i>	15.9	84.1	63	**

B	DBT	西川朴 <i>Celtis vandervoetiana</i>	0.0	100.0	43	**
B	DBT	杭州榆 <i>Ulmus changii</i>	0.0	100.0	35	**
B	DBT	青钱柳 <i>Cyclocarya paliurus</i>	0.0	100.0	31	**
B	DBT	糙叶树 <i>Aphananthe aspera</i>	0.0	100.0	23	**
B	DBT	天童锐角槭 <i>A. acutum</i> var. <i>tientungense</i>	0.0	100.0	17	**
B	DBT	华东野胡桃 <i>Jugans cathayensis</i> var. <i>formosana</i>	0.0	100.0	9	**
B	DBST	化香 <i>Platycarya strobilacea</i>	21.1	78.9	19	**
B	DBS	山胡椒 <i>Lindera glauca</i>	45.3	54.7	66	NS
C	EBT	宁波木犀 <i>Osmanthus cooperi</i>	50.0	50.0	44	NS
C	EBT	小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis gracilis</i>	51.2	48.8	43	NS
C	EBT	赤皮桐 <i>C. gilva</i>	100.0	0.0	4	NS
C	EBT	杜英 <i>Elaeocarpus decipiens</i>	33.3	66.7	3	NS
C	EBST	豹皮樟 <i>Lindera coreana</i>	45.5	54.5	55	NS
C	EBST	檣木 <i>Loropetalum chinense</i>	64.0	36.0	25	NS
C	EBS	红山茶 <i>Camellia japonica</i>	33.3	66.7	12	NS
C	EBS	胡颓子 <i>Elaeagnus glabra</i>	50.0	50.0	12	NS
C	DBT	枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	38.1	61.9	21	NS
C	DBT	油桐 <i>Vernicia fordii</i>	47.4	52.6	19	NS
C	DBT	灯台树 <i>Cornus cortroversa</i>	41.7	58.3	12	NS
C	DBT	檫木 <i>Sassafras tzumu</i>	66.7	33.3	12	NS
C	DBT	野漆树 <i>Toxicodendron succedaneum</i>	63.6	36.4	11	NS
C	DBT	四照花 <i>C. kousa</i>	28.6	71.4	7	NS
C	DBT	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	71.4	28.6	7	NS
C	DBT	白栎 <i>Quercus fabri</i>	85.7	14.3	7	NS
C	DBT	君迁子 <i>Diospyros lotus</i>	60.0	40.0	5	NS
C	DBST	青皮木 <i>Schoepfia jasminodora</i>	100.0	0.0	4	NS
C	DBS	小叶石楠 <i>Photinia parvifolia</i>	83.3	16.7	6	NS
所有种 All species			62.7	37.3	12160	**
面积 Area			9575	9030		
%			51.5	48.5		

ECT, 常绿针叶乔木; EBT, 常绿阔叶乔木; EBST, 常绿阔叶小乔木或大灌木; EBS, 常绿阔叶灌木; DBT, 落叶阔叶乔木; DBST, 落叶阔叶小乔木或大灌木; DBS, 落叶阔叶灌木。
**, 1% 水平上显著; *, 5% 水平上显著; NS, 不显著。C 组只列出了超过 4 个个体的种类。

ECT, Evergreen conifer tree; EBT, Evergreen broad-leaved tree; EBST, Evergreen broad-leaved sub-tree; EBS, Evergreen broad-leaved shrub; DBT, Deciduous broad-leaved tree; DBST, Deciduous broad-leaved sub-tree; DBS, Deciduous broad-leaved shrub.

**, Significant difference at the 1% level; *, Significant difference at the 5% level; NS, No significant difference. For species belongs to group C, only whose total number of individuals was

larger four were represented. For each species group, refer to text.

林床 176 种中, 38 种仅出现在上部坡面, 42 种仅出现在下部坡面, 共有种数为 96 种, 占总种数的 54.5%。只出现在一个微地形单元的特有种 (Unique species) 共 44 个, 排除只出现 1 次的种, 油茶、芒萁 (*Dicranopteris pedata*)、香港黄檀 (*Dalbergia millettii*)、杉木、香樟、赤皮桐、欏木 (*Loropetalum chinense*)、乌饭、檫木 (*Sassafras tzumu*) 和山鸡椒仅出现于 US 中, 扶芳藤 (*Euonymus fortunei*)、崖花海桐 (*Pittosporum illicioides*)、藤黄檀 (*Dalbergia hancei*) 和天童锐角槭仅出现于 FS 中, 井栏边草 (*Pteris multifida*) 和乌蕨 (*Sphenomeris chinensis*) 仅出现于 FT 中。

应用二项式检验来比较上部坡面和下部坡面林床物种分布格局 (表 3-2)。每个种在上部坡面和下部坡面的期望值由该种的总出现次数乘以上面坡面和下部坡面的样方数各占总样方数的比例。将期望值与实际值进行统计检验。在 176 种中, 56 个种在上部坡面的频次显著高 ($p < 0.05$) 于下部坡面, 27 个种在下部坡面的频次显著高 ($p < 0.05$) 于上部坡面。出现频次上部坡面显著高 ($p < 0.05$) 于下部坡面的种归为 A 组, 下部坡面显著高 ($p < 0.05$) 于上部坡面的种归为 B 组, 上部坡面和下部坡面没有显著差异的归为 C 组。出现次数在 4 次以下的种除香樟、欏木、交让木和三叶木通被归为 A 组外, 其余种均无显著性差异。一些在木本层被归为 A 组或 B 组的种, 在林床被归类为 C 组, 可能是因为检验所用的指标不一致的原因, 而且这些种在上部坡面和下部坡面均有较多分布, 但是, 没有在木本层被归为 A 组的物种在林床被归为 B 组, 反之亦然。从整体上看, 被分为 A 组或 B 组的种, 和实际观察相吻合。

和木本层相似, 林床 A 组和 B 组均有各个生活型物种的存在。仅在林床中出现的种类中, 常绿阔叶灌木紫金牛和虎刺分别属于 A 组和 B 组。落叶阔叶灌木中, 紫麻 (*Oreocnide frutescens*) 属于 B 组。藤本植物中, 白花野木瓜 (*Stauntonia leucantha*)、菝葜 (*Smilax china*)、土茯苓 (*Smilax glabra*)、单叶铁线莲 (*Clematis henryi*)、香港黄檀和三叶木通 (*Akebia trifoliata*) 等属于 A 组, 络石 (*Trachelospermum jasminoides*)、爬藤榕 (*Ficus sarmentosa*)、乌菘梅 (*Cayratia japonica*) 和中华常春藤 (*Hedera lepalensis* var. *sinensis*) 等属于 B 组。蕨类植物中, 狗脊 (*Woodwardia japonica*)、假红盖鳞毛蕨 (*Dryopteris paraerythrosora*)、里白 (*Diplazium glaucum*)、两色鳞毛蕨 (*Dryopteris bissetiana*)、紫萁 (*Osmunda japonica*)、渐尖毛蕨 (*Cyclosorus proximus*) 和芒萁属于 A 组, 而贯众 (*Cyrtomium balansae*)、红盖鳞毛蕨 (*D. erythrosora*)、天童复叶耳蕨 (*Arachniodes tiendongensis*)、扭瓦韦 (*Lepisorus contortus*)、盾蕨 (*Neolepisorus ovatus*) 和凤丫蕨 (*Coniogramme japonica*) 属于 B 组。多年生草本植物中, 淡竹叶 (*Lophatherum gracile*) 和短尖苔草 (*Carex brevicuspis*) 属于 A 组, 而山麦冬 (*Liriope spicata*)

庐山楼梯草 (*Elatostema stewardii*)、栗褐苔草 (*C. brunnea*)、山姜 (*Alpinia japonica*)、异叶天南星 (*Arisaema heterophyllum*)、青叶苕麻 (*Boehmeria nivea* var. *tenacissima*) 和牛膝 (*Achyranthes bidebtata*) 属于 B 组。

部分 A 组物种除在上部坡面和下部坡面均有较多分布，而 B 组物种则基本局限分布于下部坡面，在上部坡面有分布的也多分布在 HH。

表 3-3 上部坡面与下部坡面林床物种分布的二项式检验

Table 3-3 Binomial test for the distribution of trees of the ground vegetation between the upper hillslope area (UHA) and lower hillslope area (LHA)

种组 Species group	生活型 Life form	植物名称 Species	相对频次 Relative no.		总计 Total no.	二项式 Binomial test 检验
			presence (%)	presence (%)		
			上部 坡面 UHA	下部 坡面 LHA		
A	ECT	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	100.0	0.0	6	**
A	EBT	红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	59.3	40.7	54	*
A	EBT	云山青冈 <i>Cyclobalanopsis nubium</i>	65.9	34.1	41	**
A	EBT	栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	72.2	27.8	36	**
A	EBT	米槠 <i>C. carlesii</i>	77.8	22.2	36	**
A	EBT	木荷 <i>Schima superba</i>	84.8	15.2	33	**
A	EBT	短梗冬青 <i>Ilex buergeri</i>	77.4	22.6	31	**
A	EBT	褐叶青冈 <i>Cyclobalanopsis stewardiana</i>	82.4	17.6	17	**
A	EBT	宁波木犀 <i>Osmanthus cooperi</i>	82.4	17.6	17	**
A	EBT	青冈 <i>C. glauca</i>	68.8	31.3	16	*
A	EBT	杨梅 <i>Myrica rubra</i>	93.3	6.7	15	**
A	EBT	毛梗铁冬青 <i>I. rotunda</i> var. <i>nucricarua</i>	81.8	18.2	11	**
A	EBT	苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	88.9	11.1	9	**
A	EBT	香樟 <i>Cinnamomum camphora</i>	100.0	0.0	3	*
A	EBST	山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	72.1	27.9	43	**
A	EBST	浙江新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>chekiangensis</i>	76.5	23.5	34	**
A	EBST	杨桐 <i>Cleyera japonica</i>	76.7	23.3	30	**
A	EBST	四川山矾 <i>S. setchuensis</i>	91.3	8.7	23	**
A	EBST	厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	100.0	0.0	20	**
A	EBST	光叶石楠 <i>Photinia glabra</i>	100.0	0.0	18	**
A	EBST	杨梅叶蚊母树 <i>Distylium myricoides</i>	76.5	23.5	17	**
A	EBST	薄叶山矾 <i>S. anomala</i>	100.0	0.0	16	**
A	EBST	赤楠 <i>Syzygium buxifolium</i>	93.3	6.7	15	**
A	EBST	腺叶桂樱 <i>Prunus phaeosticta</i>	91.7	8.3	12	**
A	EBST	黑山山矾 <i>Symplocos heishanensis</i>	100.0	0.0	10	**
A	EBST	细齿柃 <i>Eurya nitida</i>	100.0	0.0	9	**

A	EBST	米饭 <i>Vaccinium mandarinorum</i>	85.7	14.3	7	*
A	EBST	石斑木 <i>Rhaphiolepis indica</i>	100.0	0.0	5	**
A	EBST	欏木 <i>Loropetalum chinense</i>	100.0	0.0	3	*
A	EBST	交让木 <i>Daphniphyllum macropodum</i>	100.0	0.0	3	*
A	EBS	窄基红褐柃 <i>E. rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i>	93.9	6.1	33	**
A	EBS	老鼠矢 <i>S. stellaris</i>	100.0	0.0	25	**
A	EBS	胡颓子 <i>Elaeagnus glabra</i>	69.2	30.8	13	*
A	EBS	紫金牛 <i>Ardisia japonica</i>	92.3	7.7	13	**
A	EBS	马银花 <i>Rhododendron oratum</i>	100.0	0.0	12	**
A	EBS	隔药柃 <i>Eurya muricata</i>	80.0	20.0	10	*
A	EBS	油茶 <i>Camellia oleifera</i>	100.0	0.0	4	*
A	EL	白花野木瓜 <i>Stauntonia leucantha</i>	75.6	24.4	41	**
A	EL	菝葜 <i>Smilax china</i>	61.5	38.5	26	*
A	EL	土茯苓 <i>S. glabra</i>	72.7	27.3	11	*
A	EL	单叶铁线莲 <i>Clematis henryi</i>	100.0	0.0	4	*
A	DBT	拟赤杨 <i>Alniphyllum fortunei</i>	87.5	12.5	8	**
A	DBST	赛山梅 <i>Styrax confusus</i>	81.8	18.2	11	**
A	DBST	大青 <i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>	100.0	0.0	5	**
A	DBS	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	100.0	0.0	16	**
A	DL	香港黄檀 <i>Dalbergia millettii</i>	100.0	0.0	4	*
A	DL	三叶木通 <i>Akebia trifoliata</i>	100.0	0.0	3	*
A	F	狗脊 <i>Woodwardia japonica</i>	67.4	32.6	46	**
A	F	假红盖鳞毛蕨 <i>Dryopteris paraerythrosora</i>	73.7	26.3	19	**
A	F	里白 <i>Diplopterygium glaucum</i>	94.1	5.9	17	**
A	F	两色鳞毛蕨 <i>Dryopteris bissetiana</i>	100.0	0.0	9	**
A	F	紫萁 <i>Osmunda japonica</i>	88.9	11.1	9	**
A	F	渐尖毛蕨 <i>Cyclosorus proximus</i>	100.0	0.0	5	**
A	F	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i>	100.0	0.0	4	*
A	PH	淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i>	90.9	9.1	11	**
A	PH	短尖苔草 <i>Carex brevicuspis</i>	56.5	43.5	46	*
B	ECT	三尖杉 <i>Cephalotaxus fortunei</i>	6.7	93.3	15	**
B	EBT	华东楠 <i>Machilus leptophylla</i>	4.8	95.2	42	**
B	EBT	紫楠 <i>Phoebe sheareri</i>	0.0	100.0	22	**
B	EBST	披针叶茴香 <i>Illicium lanceolatum</i>	0.0	100.0	25	**
B	EBS	茶 <i>Camellia sinensis</i>	20.0	80.0	30	**
B	EBS	虎刺 <i>Dammacanthus indicus</i>	9.1	90.9	11	**
B	DBT	杭州榆 <i>Ulmus changii</i>	0.0	100.0	5	*
B	DBT	糙叶树 <i>Aphananthe aspera</i>	0.0	100.0	4	*
B	DBT	西川朴 <i>Celtis vanderwoetiana</i>	0.0	100.0	4	*
B	DBS	紫麻 <i>Oreocnide frutescens</i>	0.0	100.0	5	*
B	EL	络石 <i>Trachelospermum jasminoides</i>	31.1	68.9	45	*

B	EL	爬藤榕 <i>Ficus sarmentosa</i>	15.4	84.6	26	**
B	EL	乌葭梅 <i>Cayratia japonica</i>	0.0	100.0	6	*
B	EL	中华长春藤 <i>Hedera lepalensis</i> var. <i>sinensis</i>	0.0	100.0	7	**
B	F	贯众 <i>Cyrtomium balansae</i>	11.8	88.2	34	**
B	F	红盖鳞毛蕨 <i>Dryopteris erythrosora</i>	14.7	85.3	34	**
B	F	天童复叶耳蕨 <i>Arachniodes tiendongensis</i>	7.1	92.9	28	**
B	F	扭瓦韦 <i>Lepisorus contortus</i>	12.0	88.0	25	**
B	F	盾蕨 <i>Neolepisorus ovatus</i>	0.0	100.0	16	**
B	F	凤丫蕨 <i>Coniogramme japonica</i>	0.0	100.0	6	*
B	PH	山麦冬 <i>Liriope spicata</i>	14.8	85.2	27	**
B	PH	庐山楼梯草 <i>Elatostema stewardii</i>	8.3	91.7	24	**
B	PH	栗褐苔草 <i>Carex brunnea</i>	18.8	81.3	16	*
B	PH	山姜 <i>Alpinia japonica</i>	0.0	100.0	13	**
B	PH	异叶天南星 <i>Arisaema heterophyllum</i>	12.5	87.5	8	*
B	PH	青叶苕麻 <i>Boehmeria nivea</i> var. <i>tenacissima</i>	0.0	100.0	5	*
B	PH	牛膝 <i>Achyranthes bidebtata</i>	0.0	100.0	4	*
C	EBT	长叶木姜子 <i>Litsea elongata</i>	50.8	49.2	61	NS
C	EBT	长叶石栎 <i>Lithocarpus harlandii</i>	54.4	45.6	57	NS
C	EBT	细叶香桂 <i>Cinnamomum subavenium</i>	48.6	51.4	35	NS
C	EBT	青栲 <i>Cyclobalanopsis myrsinaefolia</i>	51.9	48.1	27	NS
C	EBT	石栎 <i>L. glaber</i>	58.8	41.2	17	NS
C	EBT	小叶青冈 <i>C. gracilis</i>	54.5	45.5	11	NS
C	EBT	刺叶桂樱 <i>Prunus spinulosa</i>	60.0	40.0	10	NS
C	EBT	大叶冬青 <i>Ilex latifolia</i>	33.3	66.7	9	NS
C	EBT	薯豆 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	80.0	20.0	5	NS
C	EBST	黄牛奶 <i>Symplocos laurina</i>	46.7	53.3	15	NS
C	EBST	豹皮樟 <i>Lindera coreana</i>	66.7	33.3	12	NS
C	EBST	细枝柃 <i>Eurya nitida</i>	45.5	54.5	11	NS
C	EBST	矩叶卫矛 <i>Euonymus oblongifolius</i>	30.0	70.0	10	NS
C	EBS	连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	50.0	50.0	62	NS
C	EBS	红凉伞 <i>Ardisia bicolor</i>	47.5	52.5	40	NS
C	EBS	寒莓 <i>Rubus buergeri</i>	57.1	42.9	14	NS
C	EBS	朱砂根 <i>A. crenata</i>	61.5	38.5	13	NS
C	EBS	杜茎山 <i>Maesa japonica</i>	45.5	54.5	11	NS
C	EBS	百两金 <i>A. crispa</i>	14.3	85.7	7	NS
C	EBS	红山茶 <i>C. japonica</i>	16.7	83.3	6	NS
C	DBT	橄榄槭 <i>Acer olivaceum</i>	39.3	60.7	28	NS
C	DBT	苦枥木 <i>Fraxinus insularis</i>	80.0	20.0	5	NS
C	DBT	雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i>	80.0	20.0	5	NS
C	DBT	野漆树 <i>Toxicodendron succedaneum</i>	60.0	40.0	5	NS
C	DBT	刺楸 <i>Kalopanax septemlobus</i>	25.0	75.0	4	NS

C	DBS	山胡椒 <i>Lindera glauca</i>	71.4	28.6	7	NS
C	DBS	山莓 <i>Rubus corchorifolius</i>	71.4	28.6	7	NS
C	EL	南五味子 <i>Kadsura longipedunculata</i>	40.0	60.0	20	NS
C	EL	紫藤 <i>Wisteria sinensis</i>	14.3	85.7	7	NS
C	EL	鞘柄菝葜 <i>Smilax stans</i>	33.3	66.7	6	NS
C	EL	广东蛇葡萄 <i>Ampelopsis cantoniensis</i>	50.0	50.0	4	NS
C	EL	日本薯蓣 <i>Dioscoreaceae japonica</i>	50.0	50.0	4	NS
C	EL	羊角藤 <i>Morinda umbellata</i>	75.0	25.0	4	NS
C	DL	南蛇藤 <i>Celastrus orbiculatus</i>	57.1	42.9	7	NS
C	DL	短柄忍冬 <i>Lonicera pampaninii</i>	50.0	50.0	4	NS
C	PH	苦竹 <i>Pleioblastus amarus</i>	35.2	64.8	54	NS
C	PH	藏苔草 <i>Carex thibetica</i>	48.3	51.7	29	NS
C	F	边缘鳞盖蕨 <i>Microlepia marginata</i>	38.5	61.5	26	NS
C	F	斜方复叶耳蕨 <i>Arachniodes amoena</i>	56.5	43.5	23	NS
样方数 No. plots			32	40	72	
%			44.4	55.6		

ECT, 常绿针叶乔木; EBT, 常绿阔叶乔木; EBST, 常绿阔叶小乔木或大灌木; EBS, 常绿阔叶灌木; DBT, 落叶阔叶乔木; DBST, 落叶阔叶小乔木或大灌木; DBS, 落叶阔叶灌木; EL, 常绿藤本; DL, 落叶藤本; F, 蕨类; AH, 一年生草本; PH, 多年生草本。

** , ** , 1% 水平上显著; * , 5% 水平上显著; NS, 不显著。C 组只列出了出现次数超过 3 次的种类。

ECT, Evergreen conifer tree; EBT, Evergreen broad-leaved tree; EBST, Evergreen broad-leaved sub-tree; EBS, Evergreen broad-leaved shrub; DBT, Deciduous broad-leaved tree; DBST, Deciduous broad-leaved sub-tree; DBS, Deciduous broad-leaved shrub; EL, Evergreen liana; DL, Deciduous liana; F, fern; AH, Annual herb; PH, Perennial herb.

** , Significant difference at the 1% level ; * , Significant difference at the 5% level ; NS , No significant difference. For species belongs to group C , only whose total number of presence was larger 3 were represented. For each species group , refer to text.

2.3.3 不同微地形单元的优势种

5 种生活型 22 个种在 7 个微地形单元木本层中成为优势种 (表 3-3)。常绿阔叶乔木中, 木荷和米槠在上部坡面的 CS 和 US 均为优势种, 而栲树则仅为 US 的优势种, 而樟科的长叶木姜子、华东楠及冬青科的大叶冬青主要为下部坡面微地形单元的优势种, 特别是华东楠, 在下部坡面各微地形单元中均为序位靠前的优势种。云山青冈除在上部坡面各微地形单元中均为优势种外, 还在下部坡面的 LS 中成为优势种, 而长叶石栎则在除 RB 和 FT 外的 5 个微地形单元中均为优势种。常绿阔叶小乔木杨梅叶蚊母树仅在 CS 中成为优势种, 杨桐和披针叶茴香仅在下部坡面成为优势种。常绿阔叶灌木马银花仅在 CS 为优势种。落叶阔叶乔木中, 雷公鹅耳枥在上部坡面各微地形单元及下部坡面的 LS 中均为优势种。天童锐角槭、青钱柳、华东野胡桃、南酸枣、糙叶树、西川朴和枫香 (*Liquidambar formosana*) 等仅在下部坡面

微地形单元中成为优势种，橄榄槭除在下部坡面微地形单元中成为优势种外，还在上部坡面的 HH 中成为优势种。而落叶阔叶小乔木化香仅在下部坡面的 FT 中成为优势种。

表 3-4 各微地形单元木本层优势种

Table 3-4 Dominant species of woody layer among the microlandform units

优势种	微地形							
	CS	US	HH	LS	FS	FT	RB	
常绿阔叶乔木 Evergreen broad-leaved trees								
木荷 <i>Schima superba</i>	5*	1						
米槭 <i>Castanopsis carlesii</i>	3	2						
栲树 <i>C. fargesii</i>	5							
云山青冈 <i>Cyclobalanopsis nubium</i>	2	6	3	9				
长叶石栎 <i>Lithocarpus harlandii</i>	4	3	1	5	5			
长叶木姜子 <i>Litsea elongata</i>				3	6			
华东楠 <i>Machilus leptophylla</i>				2	2	1	1	
大叶冬青 <i>Ilex latifolia</i>						2		
常绿阔叶小乔木或大灌木 Evergreen broad-leaved sub-trees or big shrubs								
杨梅叶蚊母树 <i>Distylium myricoides</i>	6							
杨桐 <i>Cleyera japonica</i>				10				
披针叶茴香 <i>Illicium lanceolatum</i>				7				
常绿阔叶灌木 Evergreen broad-leaved shrubs								
马银花 <i>Rhododendron oratum</i>	7							
落叶阔叶乔木 Deciduous broad-leaved trees								
雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i>	1	4	2	11				
橄榄槭 <i>Acer olivaceum</i>		4	6	4	6			
青钱柳 <i>Cyclocarya paliurus</i>			6	4				
华东野胡桃 <i>Jugans cathayensis</i> var. <i>formosana</i>			4	8				
南酸枣 <i>Choerospondias axiliris</i>			1	1				
天童锐角槭 <i>Acer acutum</i> var. <i>tientungense</i>			8					
糙叶树 <i>Aphananthe aspera</i>				7	9			
西川朴 <i>Celtis vandervoetiana</i>				3	3			
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>					5			
落叶阔叶小乔木或大灌木								
化香 <i>Platycarya strobilacea</i>						7		

* 数字表示优势顺位值。CS，顶坡；US，上部边坡；HH，谷头凹地；LS，下部边坡；FS，麓坡；FT，泛滥性阶地；RB，谷床。

* The number indicates the sequence. (CS), Crest slope; (US), Upper sideslope; (HH), Head hollow; (LS), Lower sideslope; (FS), Foot slope; (FT), Flood terrace; (RB), River bed.

5 种生活型 21 个种在 7 个微地形单元林床中成为优势种（表 3-4）。常绿阔叶乔木中，长叶石栎、云山青冈和木荷在 CS 中成为优势种，米槭在 US

中成为优势种，而长叶木姜子和华东楠则为下部坡面几乎所有微地形单元的优势种。常绿阔叶小乔木中，杨梅叶蚊母树和山矾在上部坡面微地形单元中成为优势种，而披针叶茴香在下部坡面微地形单元中成为优势种。常绿阔叶灌木中，窄基红褐柃在上部坡面微地形单元中成为优势种，而连蕊茶则在上部坡面各微地形单元及下部坡面的 FS 和 FT 中成为优势种。HH 的优势种中，常绿树种只有连蕊茶一种。而 RB 的优势种中，常绿树种只有华东楠一种。常绿木质藤本爬藤榕和络石均只在下部坡面的微地形单元中成为优势种。蕨类植物中，里白在 CS 和 US 中成为优势种，而狗脊在 3 个上部坡面微地形单元中均为优势种，假红盖鳞毛蕨仅在在 HH 中为优势种，盾蕨在下部坡面的 FS 中为优势种。多年生草本植物中，苦竹 (*Pleioblastus amarus*) 在除 FT 之外的 6 个微地形单元中为优势种，而山姜和庐山楼梯草仅在下部坡面微地形单元中成为优势种。木本层中的优势种生活型落叶阔叶乔木和落叶阔叶小乔木在 7 个微地形单元中均未能成为优势种。

表 3-5 各微地形单元林床优势种

Table 3-5 Dominant species of ground vegetation among the microlandform units

优势种	微地形	CS	US	HH	LS	FS	FT	RB
常绿阔叶乔木 Evergreen broad-leaved trees								
长叶石栎 <i>Lithocarpus harlandii</i>		4*						
云山青冈 <i>Cyclobalanopsis nubium</i>		6						
木荷 <i>Schima superba</i>		7						
米槠 <i>Castanopsis carlesii</i>			3					
长叶木姜子 <i>Litsea elongata</i>					2	3	4	
华东楠 <i>Machilus leptophylla</i>					3	2	1	1
常绿阔叶小乔木或大灌木 Evergreen broad-leaved sub-trees or big shrubs								
杨梅叶蚊母树 <i>Distylium myricoides</i>		10						
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>		3	6					
披针叶茴香 <i>Illicium lanceolatum</i>					4	5		
常绿阔叶灌木 Evergreen broad-leaved shrubs								
窄基红褐柃 <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuate</i>		2	5					
连蕊茶 <i>Camellia fraternna</i>		6	4	2		6	3	
常绿木质藤本 Evergreen woody lianas								
爬藤榕 <i>Ficus sarmentosa</i>						7		
络石 <i>Trachelospermum jasminoides</i>						4	5	
蕨类植物 Ferns								
里白 <i>Diplazium glaucum</i>		1	1					
狗脊 <i>Woodwardia japonica</i>		8	2	4				
假红盖鳞毛蕨 <i>Dryopteris paraerythrosora</i>				3				
盾蕨 <i>Neolepisorus ovatus</i>						8		

多年生草本 Perennial herbs

苦竹 <i>Pleuroblastus amarus</i>	9	7	1	1	1	2
山姜 <i>Alpinia japonica</i>						7
庐山楼梯草 <i>Elatostema stewardii</i>						3 2

* 数字表示优势顺位值。CS, 顶坡; US, 上部边坡; HH, 谷头凹地; LS, 下部边坡; FS, 麓坡; FT, 泛滥性阶地; RB, 谷床。

* The number indicates the sequence of the dominant species. (CS), Crest slope; (US), Upper sideslope; (HH), Head hollow; (LS), Lower sideslope; (FS), Foot slope; (FT), Flood terrace; (RB), River bed.

2.3.4 不同微地形单元的生活型分布

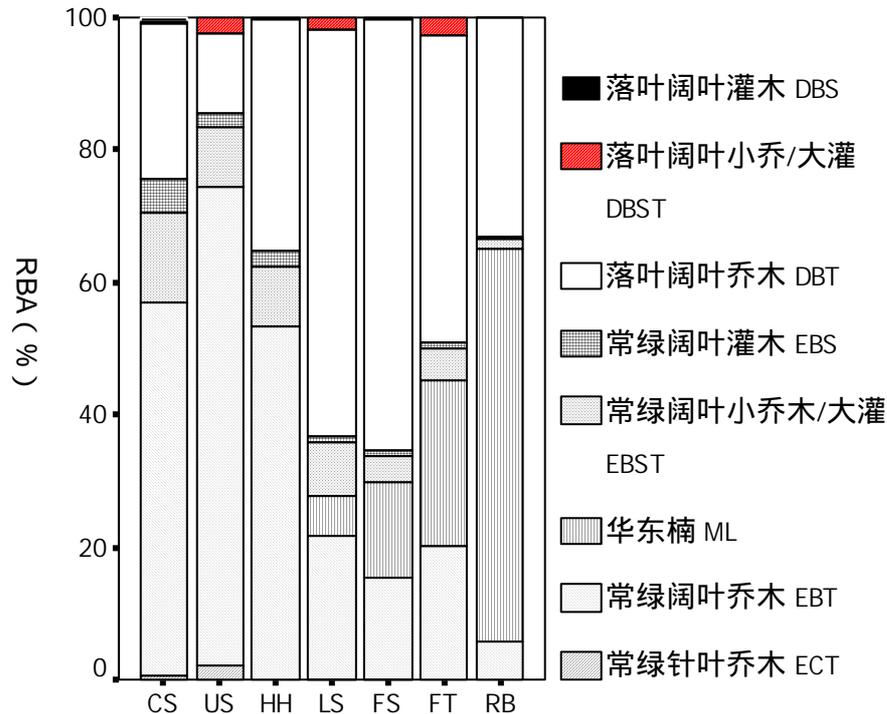


图 3-7. 各微地形单元不同生活型的相对优势度

CS, 顶坡; US, 上部边坡; HH, 谷头凹地; LS, 下部边坡; FS, 麓坡; FT, 泛滥性阶地; RB, 谷床。

Fig7. Relative dominance of different life forms among the seven micro-landform units (CS), Crest slope; (US), Upper sideslope; (HH), Head hollow; (LS), Lower sideslope; (FS), Foot slope; (FT), Flood terrace; (RB), River bed.

ECT, Evergreen conifer tree; EBT, Evergreen broad-leaved tree; ML, *Machilus leptophylla*; EBST, Evergreen broad-leaved sub-tree; EBS, Evergreen broad-leaved shrub; DBT, Deciduous broad-leaved tree; DBST, Deciduous broad-leaved sub-tree; DBS, Deciduous broad-leaved shrub

从各生活型的相对优势度在各微地形单元的分布来看,占最大比例的常绿阔叶乔木和落叶阔叶乔木都明显呈双峰分布(图 3-7)。常绿阔叶乔木分布的峰值是上部坡面的 US 和下部坡面的 RB, 而落叶阔叶乔木分布的峰值则是上部坡面的

CS 和下部坡面的 FS。下部坡面的常绿阔叶乔木所占比例由 LS 向 RB 递增，其中占主要地位的是华东楠。上部坡面 CS 和 HH 落叶阔叶乔木所占比例较高，在于 CS 第一优势种为雷公鹅耳枥，而 HH 4 个优势种中，2 个为落叶成分，即雷公鹅耳枥和橄榄槭。

2.3.5 不同微地形单元的物种多样性

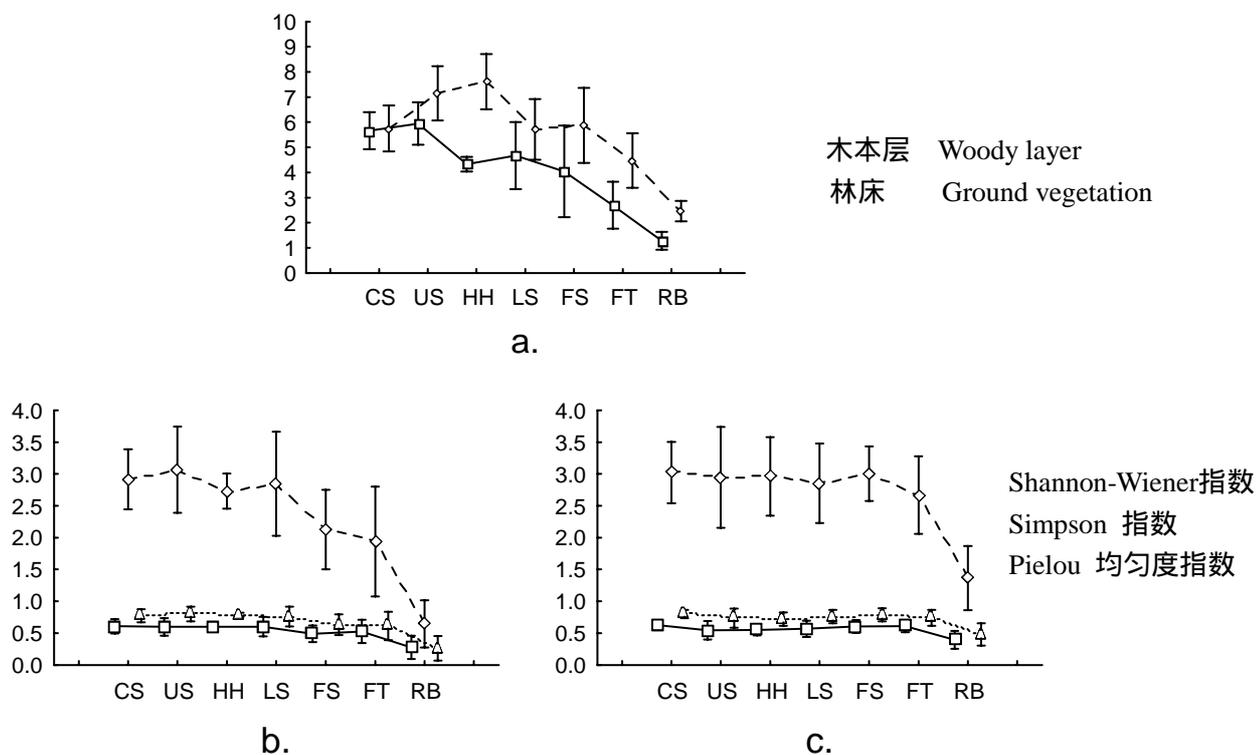


图3-8. 各微地形单元的物种多样性

a. 物种丰富度, b. 木本层多样性指数, c. 林床多样性指数

CS, 顶坡; US, 上部边坡; HH, 谷头凹地; LS, 下部边坡; FS, 麓坡; FT, 泛滥性阶地; RB, 谷床。

Fig8. Diversity among the microlandform unites

a. Species richness, b. Diversity index of woody layer, c. Diversity index of ground vegetation (CS), Crest slope; (US), Upper sideslope; (HH), Head hollow; (LS), Lower sideslope; (FS), Foot slope; (FT), Flood terrace; (RB), River bed.

从木本层的物种丰富度来看，除LS略高于HH外，上部坡面的微地形单元高于下部坡面的微地形单元，呈递减的趋势。下部坡面的FS、FT和RB显著低于上部坡面的CS和US ($p < 0.05$)，HH显著高于RB ($p < 0.05$)。下部坡面各微地形之间，RB和FT显著低于LS和FS ($p < 0.05$)。

木本层的香农-威尔指数体现了与物种丰富度相同的变化趋势，US最高，而在RB最低，从LS到RB是一个急剧降低的过程，RB显著低于其它微地形单元，FT显著低于CS、US和LS，FS显著低于US ($p < 0.05$)。辛普森指数变化趋势也基

本相同，只是HH由低于LS变为高于LS，RB仍然显著低于其它微地形单元 ($p < 0.05$)，FS显著低于US ($p < 0.05$)。均匀度指数CS、US、HH和LS具有几乎相同的值，逐渐向RB降低，RB显著低于除LS外的其它微地形单元 ($p < 0.05$)。

而林床的物种丰富度则具有明显的峰值，即从HH向CS和RB逐渐降低，RB显著低于其它微地形单元，FT显著低于US、HH和FS，FS和CS显著低于US ($p < 0.05$)。香农 - 威尔指数CS、US、HH和LS具有几乎相同的值，然后向RB急剧降低，RB显著低于其它微地形单元 ($p < 0.05$)。辛普森指数以CS为最大，而US和HH均低于下部坡面的FS、FT和LS，以RB为最低，显著低于除HH外的其它微地形单元 ($p < 0.05$)。均匀度指数体现了相似的变化规律，RB显著低于CS、FS和FT ($p < 0.05$)。

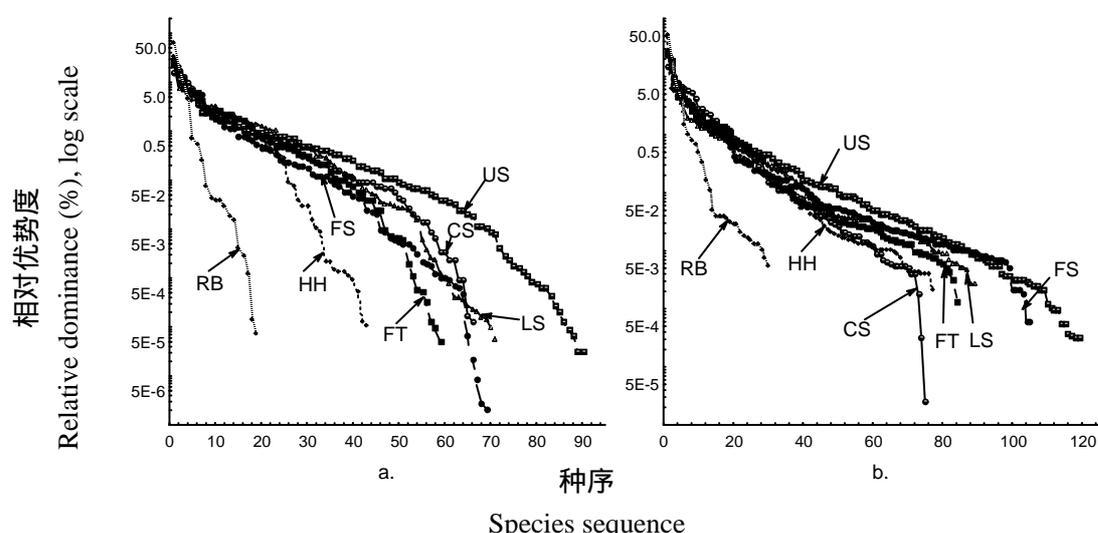


图3-9. 各微地形单元的优势度-多样性曲线

a. 木本层 b. 林床

CS，顶坡；US，上部边坡；HH，谷头凹地；LS，下部边坡；FS，麓坡；
FT，泛滥性阶地；RB，谷床。

Fig3-9. Dominance-diversity curves for microlandform units.

a. Woody layer, b. Ground vegetation

(CS), Crest slope; (US), Upper sideslope; (HH), Head hollow; (LS), Lower sideslope; (FS),
Foot slope; (FT), Flood terrace; (RB), River bed.

从木本层的优势度-多样性曲线来看，RB呈几何级数曲线 (Geometric curve) 外，HH介于几何级数曲线和随机生态位边界曲线(Random niche-boundary curve) 之间，其余微地形单元基本呈随机生态位边界曲线。RB和HH曲线最陡，即少数种具有很高的相对优势度，然后急剧下降。而US最为平缓，即具有较多的相对优势度中等的物种。上部坡面的CS和US其曲线的递降速度低于下部坡面的微地形单元。从林床的优势度-多样性曲线来看，除RB呈几何级数曲线外，其余微地形单元基本呈逻辑正态曲线 (Log-normal curve)。与木本层相比，林床具有较低

相对优势度的物种明显增多。

2.3.6 不同微地形单元的林分结构

表3-6 微地形单元林分结构比较表

Table 3-6 Comparison of stand structure among microlandform units

微地形单元 micro-landform unit	上部坡面 Upper hillslope area			下部坡面 Lower hillslope area			
	顶坡	上部边坡	谷头凹地	下部边坡	麓坡	泛滥性阶地	谷床
	CS	US	HH	LS	FS	FT	RB
最大高度 Max. Height(m)	20	25	17	30	27	25	25
潜在高度 Potential Height(m)	21.3	26.4	16.3	35.1	34.1	35.3	31.6
最大胸径 Max. DBH(cm)	48.5	52	54	87	108.5	60	104
密度 Individual density (/100 m ²)	104.5	80.7	40.2	54.3	50.4	49.0	37.8
基部面积 BA(m ² /a)	35.2	30.2	28.2	37.2	54.3	52.4	59.4

(CS), Crest slope; (US), Upper sideslope; (HH), Head hollow; (LS), Lower sideslope; (FS), Foot slope; (FT), Flood terrace; (RB), River bed.

各微地形单元间树木的大小和密度有差异，特别是上部坡面和下部坡面各微地形单元之间差异明显。上部坡面各微地形单元之间，HH除最大胸径最大之外，其余指标均为最小。下部坡面各微地形单元之间，最大树高差异不大，最大胸径FT最小，密度RB最低，而基部面积则LS最小。下部坡面微地形单元的潜在高度(Potential tree height)和最大胸径明显高于上部坡面，而上部坡面除HH外，密度高于下部坡面。基部面积上部坡面均低于下部坡面。

各微地形单元的群落高度级的最高峰值均为2-4米，上部坡面的US层次结构完整，而CS和HH明显缺乏冠层个体。下部坡面各微地形单元均具有较多的20米及以上的个体，常形成超高层，RB在6-12米的高度范围内，出现明显的断层。下部坡面各微地形单元6米以下的个体少于上部坡面的CS和US。

从胸径级频率分布图来看，上部坡面的CS和US呈较为规则的逆J型，HH呈L型，随径级的增加，密度呈指数下降，而下部坡面的4个微地形单元呈多峰型，尤以RB最为明显。比上部坡面相比，下部坡面各微地形单元均有比上部坡面更多的超过35cm的大径级个体，而小于5cm的个体则明显比CS和US少。

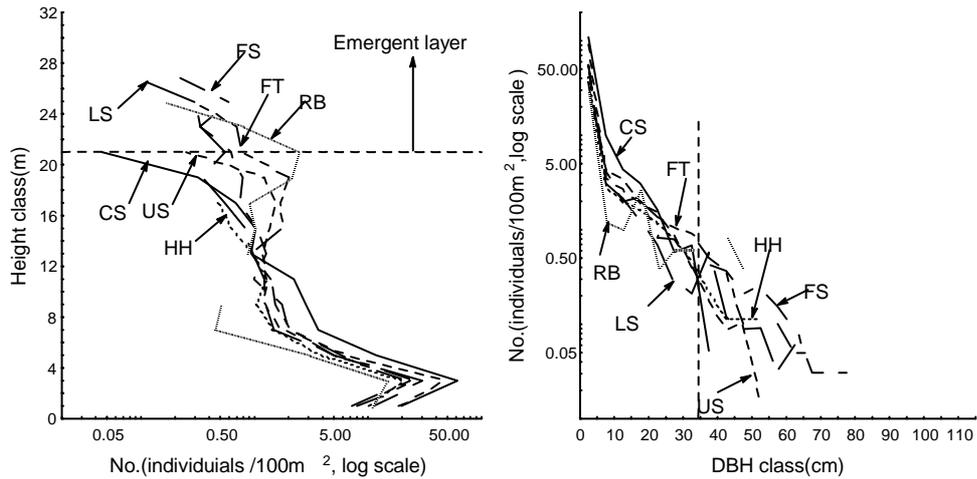


图3-10 微地形单元的大小级分布图

a. 高度级分布 b. 胸径级分布

Emergent layer, 超高层; CS, 顶坡; US, 上部边坡; HH, 谷头凹地; LS, 下部边坡; FS, 麓坡; FT, 泛滥性阶地; RB, 谷床。

Fig3-10 Size distribution of trunks in each microlandform unit

a. Height-class distribution, b. DBH-class distribution

(CS), Crest slope; (US), Upper sideslope; (HH), Head hollow; (LS), Lower sideslope; (FS), Foot slope; (FT), Flood terrace; (RB), River bed.

对上部坡面和下部坡面共有种的最大高度和胸径进行比较, 结果表明A组大部分物种的最大高度和胸径都为上部坡面大于下部坡面, B组物种的最大高度和胸径几乎都是下部坡面大于上部坡面, 而C组物种表现出了以上2种变化格局。

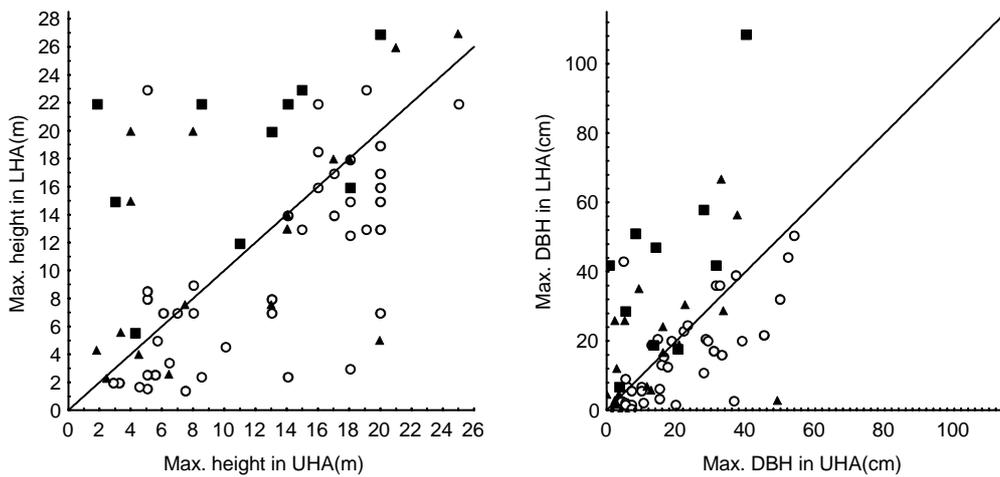


图 3-11. 69 个共有种在上部坡面和下部坡面的最大高度和胸径比较

, A 组物种; , B 组物种; , C 组物种

UHA, 上部坡面; LHA, 下部坡面

Fig3-11. Comparisons of height of the tallest individuals and the DBH of the largest individuals between the upper hillslope area (UHA) and the lower hillslope area (LHA).

Results for 69 species occurring in both slopes are shown.

, group A species ; , group B species ; , group C species.

UHA, Upper hillslope; LHA, Lower hillslope

2.3.7 树高和胸径生长的关系

树木的生长包括高度生长和胸径生长。高度生长与其生境可利用的资源,如水分和养分密切相关。而胸径则与树龄密切相关,因此,树的胸径反映了生境物理环境的稳定性或者说是保证群落内树木存活的生态过程。因此,每个物种都会表现出对地形、环境梯度以及在群落内与之共存的物种的竞争调整策略等的独特的方式。

以每个微地形单元所有的个体为基础所得到的潜在树高下部坡面各微地形单元明显比上部坡面高,均超过30米。上部坡面US最高,而HH最低,而在下部坡面,LS、FS和FT具有相似的潜在树高,RB则有较大的差距。

从DBH-H曲线来看,下部坡面各微地形单元具有基本一致的变化趋势,只是RB在大胸径级处具有较快的收敛速度。它们均高于上部坡面各单元的上方。上部坡面各微地形单元的变化趋势具有较大的差异,US处于HH和CS向下部坡面各单元过渡的位置。CS和HH树木高生长受到明显的限制。

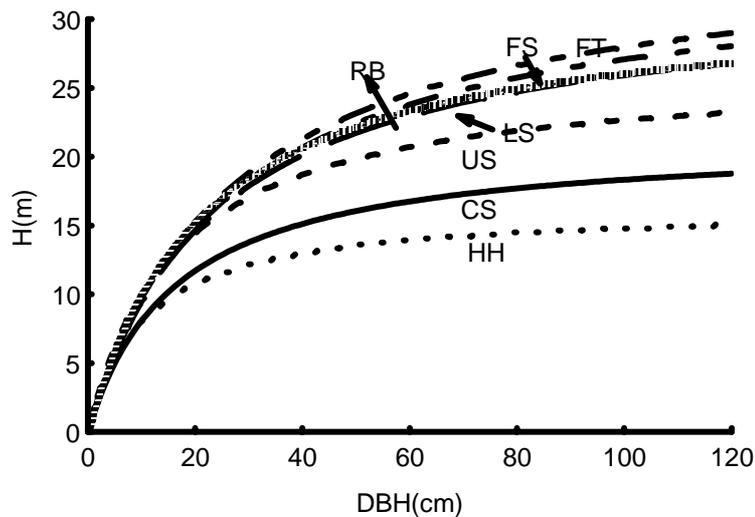


图3-12. 各微地形单元胸径-高度关系图

CS, 顶坡; US, 上部边坡; HH, 谷头凹地; LS, 下部边坡; FS, 麓坡;
FT, 泛滥性阶地; RB, 谷床。

Fig3-12. The DBH-H relation among the microlandform units

(CS), Crest slope; (US), Upper sideslope; (HH), Head hollow; (LS), Lower sideslope; (FS),
Foot slope; (FT), Flood terrace; (RB), River bed.

3、讨论

3.1 微地形单元的环境因子变化

在丘陵和山区,植被格局和结构受地形引起的生境条件,如湿度,土壤营养,沉积物的结构等差异的影响。植物与土壤之间的关系比植物与地形之间的关系更

为直接，因为植物通过土壤吸收养分和水分，因此，土壤湿度和营养是影响植被最重要的土壤因子。

上部坡面具有比下部坡面更高的水分含量，在于其土壤质地组成的差异，土壤湿度受沉积物结构的强烈控制。下部坡面微地形单元的砂粒含量比较大，持水性很差。从上部坡面来看，其水分是沿 CS 向 HH 逐渐增加的过程，HH 具有最高的粘粒含量，透水性极差，持水能力大。当然，下部坡面有比上部坡面更高的地下水位（Yanagisawa & Fujita, 1999；Tang & Ohsawa, 1997）。从有机质、总 N 和 C/N 等营养指标看，上部坡面，特别是 CS 和 US 优于下部坡面各微地形单元。总 P 虽然下部坡面高于上部坡面，但是土壤全磷含量并不能作为土壤磷素供应的指标。这是因为土壤中磷素大部分是以迟效状态存在的，而且土壤中的有效性磷量与土壤总磷量并不相关，全磷量高时，并不意味着磷素供应量充足，而土壤总磷量低于某一水平（ $<0.08\sim 0.1\%$ ）时，才可能意味着磷素供应不足。而从各微地形单元来看，其总 P 含量均远大于这个阈值。虽然从山脊到沟谷，是土壤水分从源到汇的过程（方精云, 2004；Tateno & Takeda, 2003；Yanagisawa & Fujita, 1999），但是它们和土壤的稳定性相关（Hara *et al.*, 1996）。地貌条件，如离谷底的高度及离沟道的距离等，与土壤的特征，如质地、湿度和有机质等密切相关。沟谷附近的条件与远离的立地具有本质的区别。临近冲沟的区域，夏季经受由降水引起的洪水的重复干扰，沉积和冲刷频繁发生。因此，有机质和细的沉积物被连续冲走，只有大的沉积物留在原处。其有机质、细沉积物、土壤湿度和立地的稳定性都非常之低（Nakamura, 1997）。同样，在滑坡迹地（Landslide scar），因为其矿质土（Mineral soil）通常是暴露的，土壤也非常贫瘠（Guariguata, 1990；Dalling & Tanner, 1995）。因此，以最积极的土壤侵蚀过程和最频繁的滑坡和坡塌等为特征的下部坡面微地形单元不如上部坡面稳定的微地形单元。实际上，在不稳定立地，植被格局往往与土壤条件并无很好的相关性，这可能是由于频繁的干扰导致的地表不稳定，阻碍了土壤条件对植被的影响，干扰成为比土壤更为重要的形成不同植被格局的原因（Sakai & Ohsawa, 1993）。

林下光环境高度依赖于森林的结构和物种组成（Tateno, 2003）。下部坡面的 FS、LS 和 FT 林分层次结构复杂，在冠层之上，具有超高层的存在。同时，其凹入的环境也使得更少的侧射阳光进入（Ozaki & Ohsawa, 1995）。因此，其林下光照强度低。其超过层树种的更新高度依赖于较大尺度的干扰，如滑坡等造成的大规模块体运动而形成的大的开阔地。而 CS 和 HH 冠层结构不发达，其林下光照强度大。RB 虽然也有超高层的存在，但是其中间个体的缺乏，导致林下透光性高。US 具有完整的群落结构，因此，在 7 个微地形单元中，其林下光照强度处于中等位置。

而沿山脊到沟谷的空气温湿度监测表明,各微地形单元之间,并没有明显的差异。因此,在丘陵地这样一个中尺度的地形单元内,气候可能不是形成植被格局差异的重要的因子。

3.2 微地形单元的植被格局

日本的温带和暖温带进行的大量研究表明由侵蚀前线 (Erosion front) 或者叫切割前线 (Dissection front) 分离的上部坡面和下部坡面是评价物种组成和群落结构的 2 大基本功能区域。本研究对 7 个微地形单元的,包括 CS、US 和 HH 以及 LS、FS、FT 和 RB 的分析也得到了证实。上部坡面和下部坡面物种组成、植物大小以及林分结构均有显著的差别。而这 2 大区域内的微地形之间的变化则远不如那么明显。

上部坡面和下部坡面木本层和林床均有各个生活型特征种组的存在。常绿阔叶乔木和小乔木种中,壳斗科、山茶科、冬青科和山矾科的主要种表现为上部坡面的分布格局,而樟科的主要种则表现为下部坡面的分布格局。常绿阔叶灌木中,山茶科和杜鹃花科的主要种表现为上部坡面的分布格局。落叶阔叶树种中,榆科、槭树科、胡桃科和漆树科的主要种表现为下部坡面的分布格局。

一些生活型类似的同科、同属或相近科、属的物种在小尺度空间上发生了分布上的替代。如木本层中,杉科的杉木和三尖杉科的三尖杉分别为上部坡面和下部坡面常绿针叶乔木的特征种。山茶科柃木属细齿柃、窄基红褐柃和隔药柃分布于上部坡面,细枝柃分布在下部坡面,山茶属油茶分布在上部于上部坡面,茶分布于下部坡面,樟科新木姜子属的浙江新木姜子分布于上部坡面,而长叶木姜子分布于下部坡面,润楠属红楠分布于上部坡面,而华东楠和刨花楠分布于下部坡面,冬青科毛梗铁冬青、皱柄冬青分布于上部坡面,而大叶冬青分布于下部坡面,山矾科的黄牛奶分布于下部坡面,而其余种分布于上部坡面等。林床也有类似的现象,如鳞毛蕨科鳞毛蕨属的假红盖鳞毛蕨和两色鳞毛蕨分布于上部坡面,而红盖鳞毛蕨分布下部坡面。地形的差异形成的异质的生境为这些生长在一起的生态上相似的个体物种提供了共存的条件,这是区域生物多样性得以维持的重要机制。

上部坡面木本层的优势种除橄榄槭和雷公鹅耳枥外均为常绿树种,除橄榄槭属于 B 组外的,均为 A 组物种。而下部坡面的优势种除 B 组物种外,部分 A 组物种,如长叶石栎、云山青冈和雷公鹅耳枥等也在某些微地形单元占据优势地位,只是其优势顺位已经很靠后,多达 10 个落叶树种成为优势种,而 4 个常绿树种中,仅华东楠占据了靠前的顺位。在某种程度上,上部坡面的 HH 的优势种组合与下部坡面的 LS 具有较大的相似性。林床的优势种组成与木本层较为类似,只是种组的分化更为明显,上部坡面没有 B 组物种占优势,下部坡面也没有 A 组

物种占优势。蕨类植物在上部坡面占据了较大的优势，如里白在 CS 和 US 均为第一优势种，而在下部坡面，多年生草本植物和樟科 2 个种，华东楠和长叶木姜子的幼苗占据了最大的优势，苦竹在 LS 和 FS 均占据了最大的优势地位，而华东楠则在 FT 和 RB 占据了最大的优势地位。与木本层类似，HH 的优势种也与下部坡面的 LS 接近，以苦竹占据了最大的优势地位。里白不耐直射强光，也不耐浓荫，上部坡面的部分郁闭度较低的林分为其提供了良好的生境。另外，由于其分泌物对大多数种子植物均有抑制作用（宋永昌和王祥荣，1995），因此，常成片分布，虽然其出现的频次并不高，但是却是上部坡面 2 个微地形单元的第一优势种。从其分布来看，在 HH 没有分布，而在下部坡面的 40 个样方中也仅在 LS 中出现一次，可能不耐水湿。苦竹在上部坡面的 CS 和 US 零星分布，而在 HH 以及下部坡面则常成片分布。矮生竹类常在成熟的河漫滩林地的林下层成为优势种，其稠密的叶层常阻碍别的树种的更新。而在 RB 分布较少可能因为地表较少砂土沉积，使其难以扩展其根茎(Nakamura,1997)。相反，在 FT 和 RB，华东楠成为第一优势种可能与其能在裸露的基质上繁殖有关(Taylor,1996)。

木本层的多样性上部坡面各微地形单元，特别是 CS 和 US，高于下部坡面各微地形单元。以 US 为最高，而 RB 为最低。US 是一个湿润而且极少干扰的单元（Tamura，1981；Nagamatsu & Miura，1997），而 RB 是一个干扰最为频繁的单元。在高频率干扰时多样性会下降（Huston，1994）。林床的多样性上部坡面仍高于下部坡面。但相对木本层来说，上部坡面的 HH、下部坡面的各微地形单元具有更高的多样性，林床受地表层和木本层的双重影响，而且对地表环境的异质性更为敏感。各个指数仍以 RB 为最低。与木本层类似，RB 不但物种组成简单，而且优势种数量少，所占相对优势度大。

下部坡面和上部坡面在林分结构上具有显著的差异。大量的研究表明，下部坡面比上部坡面林分结构更差（Hara *et al.*，1996；Sakai & Ohsawa,1994）。而我们的研究表明除密度低于上部坡面外，各项指标均高于上部坡面。从垂直结构看，下部坡面的结构更为丰富，往往具有超高层的存在，而上部坡面仅 US 具有零星的超高个体的存在。而下部坡面的潜在高度更是远大于上部坡面。而胸径级结构的组成上，下部坡面也比上部坡面具有更多的超大个体的存在。在下部坡面，更多的是落叶树种占据了优势种的地位，它们具有更高的高度和胸径，其个体数量虽然不多，但是足以使下部坡面具有更大的生物量（BA）。在 10 个优势落叶树种中，雷公鹅耳枥为上部坡面种，枫香和化香为区域次生植物群落的常见优势种（广布先锋种），而其余 7 种均为明显的下部坡面特征种，这些落叶阔叶树种具有长寿命的先锋种的基本特征，高大、生长快，叶寿命短，不耐荫，树冠位于冠层之上。这些种类被称为顶极先锋种(Climax pioneer)或生境先锋种(Habitat

pioneer , Ohsawa , 1999)。虽然本身是先锋种 , 但是起到顶极种的作用 , 将处于长期支配群落的地位。

下部坡面各微地形单元的胸径分布具有多峰型的特征 , 这与坡塌与小尺度浅的滑坡等干扰密切相关。RB胸径的多峰型分布最为明显 , 而且其高度也存在明显的断层 , 这可能与周期性的由降水引起的洪水淹没密切相关。而CS缺乏冠层可能和风速有关 , 通常山脊处具有最大的风速 (Ohsawa *et al.* , 1999 ; Takaoka & Sasa, 1996) , 另外分布在山脊的植物通常采用一些保护性策略以适应干旱。而HH是上部坡面干扰最强烈的微地形单元 , 但是其林下密集的苦竹又阻碍了下部坡面高大阳生乔木的入侵 , 而且HH通常靠近山脊 , 风速可能也是其树高生长的限制因子。

第四章 地形梯度上植物群落多样性研究

植物群落既是植被的组成单位，又是植被生态学研究的基本对象（宋永昌，2001）。群落是在生境和物种相互关系作用下的物种有机组合，物种组成还在不同程度上反映大尺度（历史和现实）的物种多样性的背景和影响。所以，群落多样性又被认为是生态系统多样性的代表，是讨论生物多样性的重要环节，许多理论问题由此而启端，或在此相衔接（蒋有绪等，2002）。局部地段的生境分异及由此形成的生境梯度，以及群落的生物过程，如演替等，均会对群落多样性产生影响。因此，在一个局部的区域，植被往往表现为由地形生境（Topographic habitats）决定的有序地形群落系列（Organized series of topo-communities）以及不同干扰强度和频度决定的无序群落系列的复合体（Nagamatsu & Miura, 1997; Tang & Ohsawa, 2002）。

排序和分类是植被分析的两个主要方面（宋永昌，2001）。植被研究的试验证明，将排序和分类结合使用能更好的反映群落间的生态关系。因为，排序的结果能够客观的反映群落间的关系，所以它可以和分类方法结合使用，不但可以检验分类的结果，并且能以用排序轴所包含的生态意义来帮助解释分类的结果。同分类方法结合使用，DCA 排序具有较好的效果（张金屯，1992）。

1、研究方法

以物种在 72 个样方内的相对优势度值（RD）为基础进行 DCA 排序、TWINSpan 分类及聚类分析。其中 TWINSpan 分类以及聚类分析的结果采用结合系数（Coherence coefficient）判断其吻合度（张金屯，2004）。

植物群落类型划分以 TWINSpan 分类以及聚类分析的结果为基础，以样方在 DCA 排序空间的位置对分类结果进行验证，并进行调整。

DCA 排序、TWINSpan 分类及聚类分析在 PC-ORD(Version 4.01)软件包上完成。

2、研究结果

2.1 地形梯度上植物群落的排序

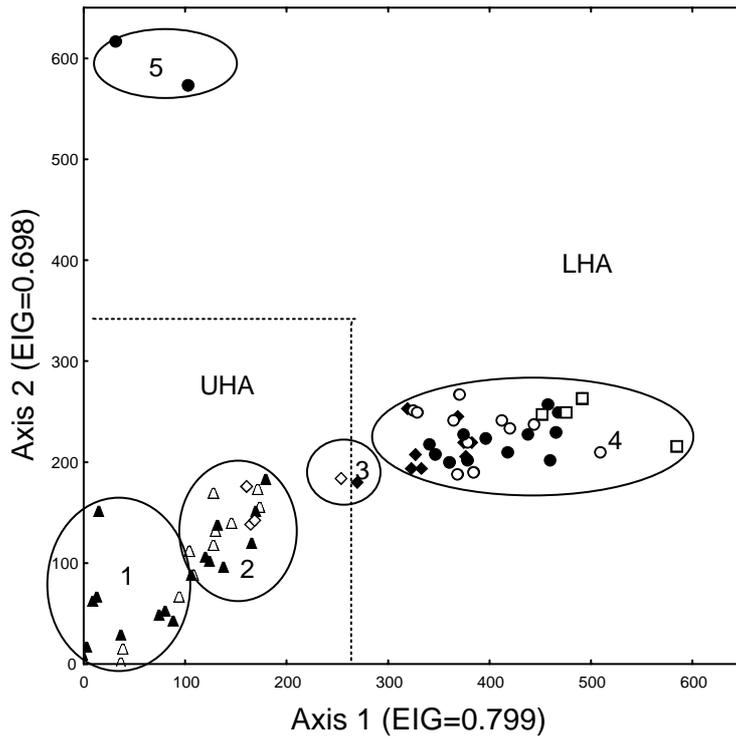


图 4-1 72 个样方的 DCA 排序图

UHA (Upper hillslope area) : 上部坡面 ; LHA(Lower hillslope area) : 下部坡面
 : 顶坡 ; : 上部边坡 ; : 谷头凹地 ; : 下部边坡 ; : 麓坡 ; : 泛滥性
 阶地 ; : 谷床

Fig4-1. DCA ordination of 72 quadrats.

: CS ; : US ; : HH ; : LS ; : FS ; : FT ; : RB
 (CS), Crest slope; (US), Upper sideslope; (HH), Head hollow; (LS), Lower sideslope; (FS),
 Foot slope; (FT), Flood terrace; (RB), River bed

在 DCA 序列图中 轴的量度单位是物种的标准偏差(SD ,standard deviation)。1-1.39SD 代表约有 50% 的物种改变。SD 等于 多样性单位，轴的长度越高，值就越高，物种组成转换的速度就越快。即图中两端样方的共有种越少。本研究显示第一轴的长度为 5.85，大于 5SD，表示样方间物种组成变异大，样地在序列轴上的空间分布较有意义。沿第一轴，存在一个明显的微地形梯度，即从最左端的 US 到最右端的 RB，即从中生环境到干扰最严重的环境。各样方在 DCA 二维散布图上形成了 5 个类型群，类型群 1 和类型群 2 全部位于上部坡面，其中类型群 1 主要由山体中下部的 US 样方构成，而类型群 2 则主要由山体上部的 US 和 CS 样方构成。类型群 4 和类型群 5 位于下部坡面，类型群 3 的分布跨越了上部坡面和下部坡面。除类型群 5 外，其余 4 个类型群均包括了位于不同微地形单元的样方。

2.2 地形梯度上植物群落的分类

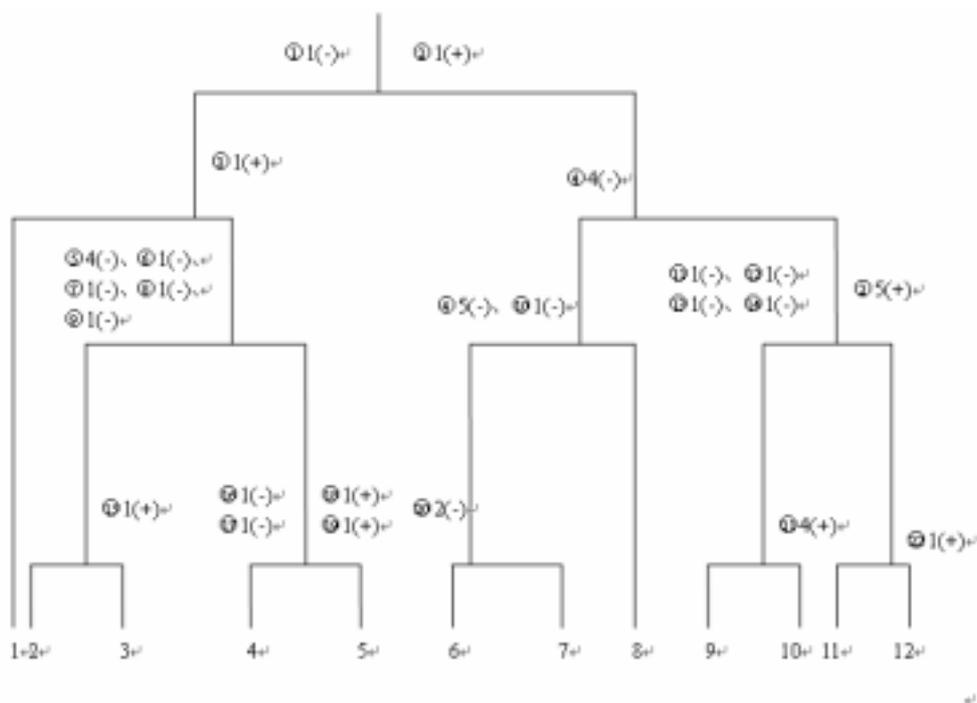


图 4-2 72 个样方的 TWINSpan 分类

1 马银花；2 华东楠；3 窄基红褐柃；4 南酸枣；5 木荷；6 石栎；7 黑山山矾；8 细齿柃；9 杨梅；10 浙江新木姜子；11 黄牛奶；12 西川朴；13 紫楠；14 橄榄槭；15 杨梅叶蚊母树；16 山胡椒；17 长叶木姜子；18 石斑木；19 杜鹃花；20 华东野胡桃；21 糙叶树；22 雷公鹅耳枥

Fig4-2. TWINSpan classification of 72 quadrats

Code of indicator species for each division are shown

1 *Rhododendron oratum* ; 2 *Machilus leptophylla* ; 3 *Eurya rubiginosa* var. *attenuata* ; 4 *Choerospondias axiliris* ; 5 *Schima superba* ; 6 *Lithocarpus glaber* ; 7 *Symplocos heishanensis* ; 8 *Eurya nitida* ; 9 *Myrica rubra* ; 10 *Neolitsea aurata* var. *chekiangensis* ; 11 *Symplocos laurina* ; 12 *Celtis vandervoetiana* ; 13 *Phoebe sheareri* ; 14 *Acer olivaceum* ; 15 *Distylium myricoides* ; 16 *Lindera glauca* ; 17 *Litsea elongata* ; 18 *Rhaphiolepis indica* ; 19 *Rhododendron simsii* ; 20 *Jugans cathayensis* var. *formosana* ; 21 *Aphananthe aspera* ; 22 *Carpinus viminea*

依据 TWINSpan 的分类结果，在 4 级划分水平上将 72 个样方被分为 12 个类型：

第 1 类：ft-13、ft-15

第 2 类：us-6、us-7、us-8、us-9、us-10

第 3 类：cs-1、cs-2、cs-3、us-1、us-2、us-3、us-4、us-5、us-17

第 4 类：cs-4、us-11、us-12、us-13、us-14、us-15、us-16、hh-1、hh-2、hh-3、hh-4、ls-9

第 5 类：cs-5、cs-6、cs-7、cs-8、cs-9、cs-10、cs-11

第 6 类 : ls-2、 fs-5

第 7 类 : ls-1、 ls-5、 ls-6、 ls-8、 fs-1、 fs-3、 fs-4、 fs-8、 fs-11

第 8 类 : ft-9、 ft-10、 ft-11、 ft-14

第 9 类 : ls-3、 ls-4、 ls-7、 ft-5、 ft-7、 fs-6、 fs-9、 ft-2

第 10 类 : fs-7、 ft-6、 rb-5

第 11 类 : fs-2、 fs-10、 ft-1、 ft-3、 ft-8、 ft-12、 rb-1、 rb-2、 rb-3、 rb-4

第 12 类 : ft-4

第 1 类和第 6-12 类全部位于下部坡面，其余类型除第 4 类的 ls-9 外，全部位于上部坡面。其中，第 1 类全部位于 FT，第 2 类全部位于 US，第 5 类全部位于 CS，第 8 类和第 12 类全部位于 FT。

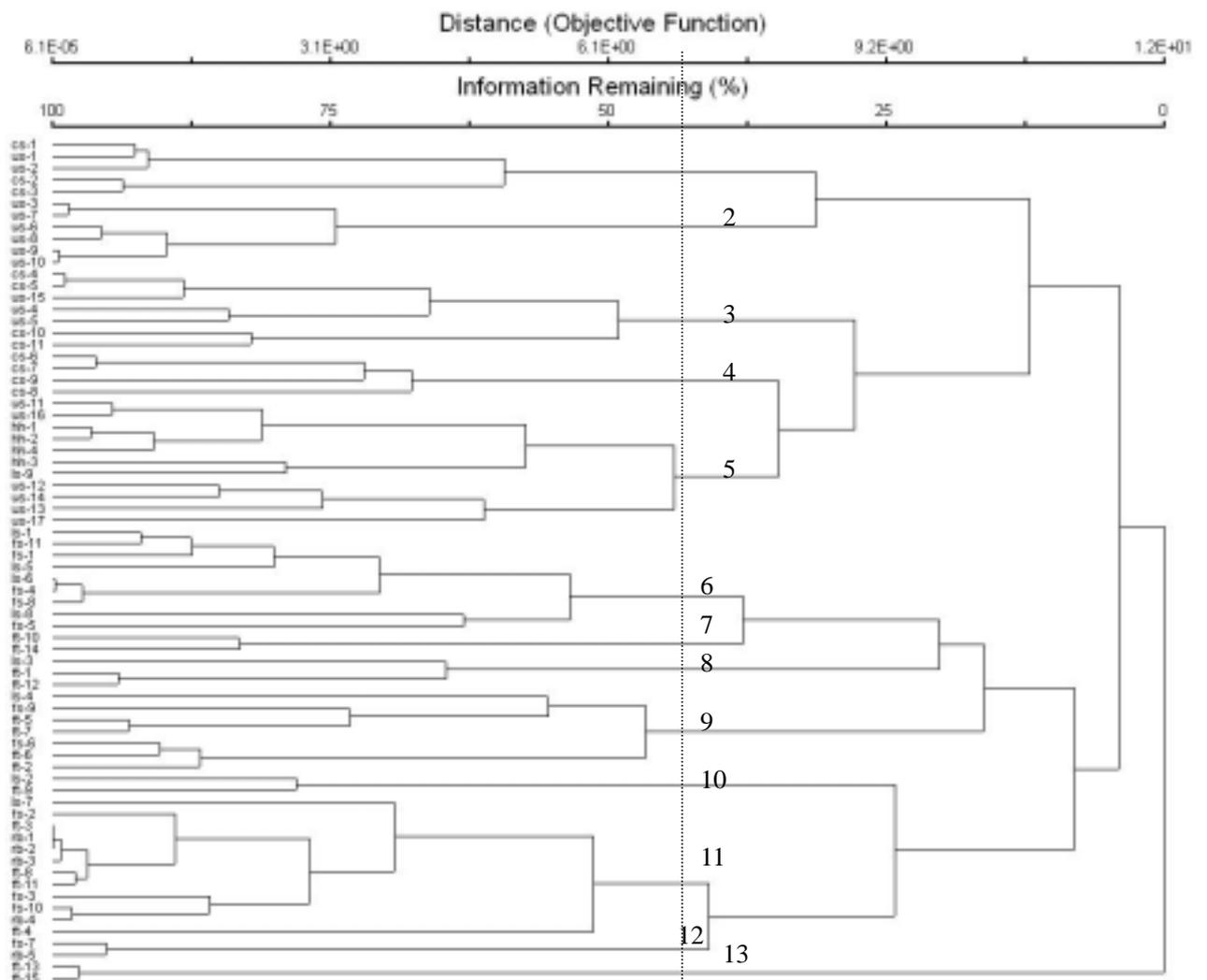


图 4-3 72 个样方的聚类分析图

距离测度选用 Sorensen (Bray-Curtis)，连接方法采用最远距离法。

Fig4-3 Dendrograms of 72 quadrats obtained by cluster analyses

The distance measure is Sørensen (Bray-Curtis) and the linkage method is farthest neighbor.

在 6.86 的距离水平上将 72 个样方划分为 13 个类型。其中，第 6-13 类全部

位于下部坡面，除第 5 类的 ls-9 外，全部位于上部坡面。各类型与 TWINSPAN 分类的结果非常类似，两种分类方法之间的结合系数(Coherence coefficient)达到 0.93。

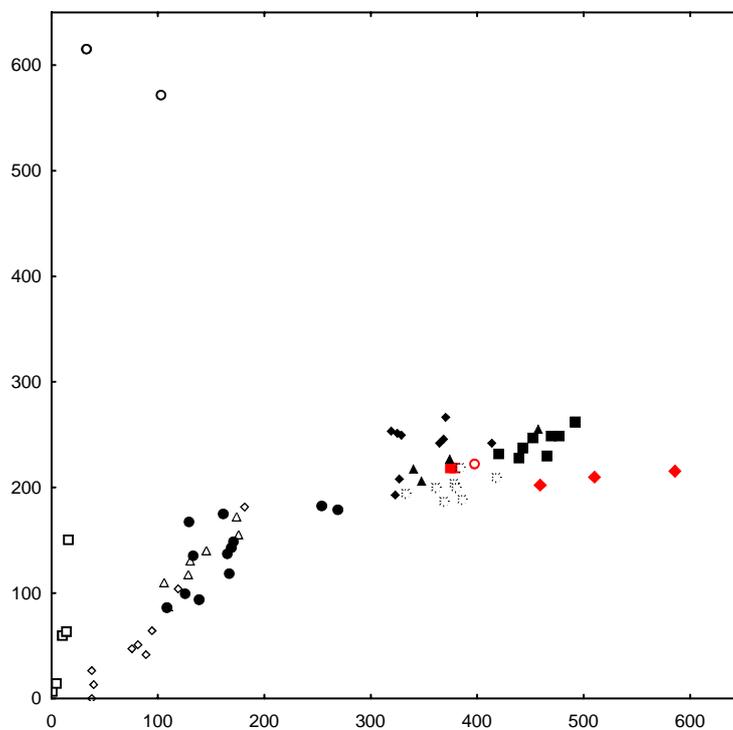


图 4-4 在 DCA 序列图上显示 TWINSPAN 分类结果

第 1 类： ；第 2 类： ；第 3 类： ；第 4 类： ；第 5 类： ；第 6 类： ；第 7 类：
 ；第 8 类： ；第 9 类：*；第 10 类： ；第 11 类： ；第 12 类：

Fig4-4 The results of TWINSPAN classification shown by DCA

Group 1： ；Group 2： ；Group 3： ；Group 4： ；Group 5： ；Group 6： ；Group
 7： ；Group 8： ；Group 9：*；Group 10： ；Group 11： ；Group 12：

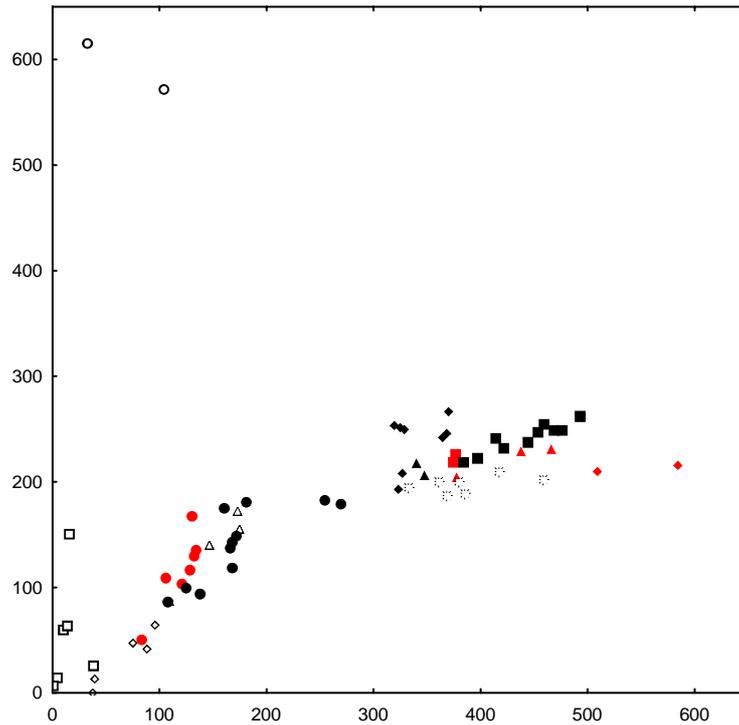


图 4-5 在 DCA 序列图上显示聚类分类结果

第 1 类： ；第 2 类： ；第 3 类： ；第 4 类： ；第 5 类： ；第 6 类： ；第 7 类：
 ；第 8 类： ；第 9 类： ；第 10 类：* ；第 11 类： ；第 12 类： ；第 13 类：

Fig4-5 The results of cluster analysis classification shown by DCA

Group 1： ；Group 2： ；Group 3： ；Group 4： ；Group 5： ；Group 6： ；Group
 7： ；Group 8： ；Group 9： ；Group 10：* ；Group 11： ；Group 12： ；Group 13：

实际上，聚类分析强调了优势种在分类中的作用，而 TWINSpan 则强调了特征种和区分种在分类中的作用。综合比较 TWINSpan 和聚类分析的结果，并参考各样方在 DCA 排序空间的排列（图 4，图 5），将 72 个样方分为如下 14 个群落类型（图 6）：

第 1 类：FT-13、 FT-15，共 2 个样方。

第 2 类：US-6、 US-7、 US-8、 US-9、 US-10，共 5 个样方。

第 3 类：CS-1、 CS-2、 CS-3、 US-1、 US-2、 US-3、 US-4，共 7 个样方。

第 4 类：CS-4、 US-5、 US-11、 US-12、 US-13、 US-14、 US-15、 US-16、 US-17、
 HH-1、 HH-2、 HH-4，共计 12 个样方。

第 5 类：CS-5、 CS-6、 CS-7、 CS-8、 CS-9、 CS-10、 CS-11，共计 7 个样方。

第 6 类：HH-3、 LS-9，共计 2 个样方。

第 7 类：ls-1、 ls-5、 ls-6、 ls-8、 fs-1、 fs-4、 fs-8、 fs-11，共计 8 个样方。

第 8 类：ft-10、 ft-14，共计 2 个样方。

第 9 类：ft-1、 ft-12，共计 2 个样方。

第 10 类 : ls-3、ls-4、ls-7、fs-6、fs-9、ft-2、ft-5、ft-7 , 共计 8 个样方。

第 11 类 : ls-2、fs-5、ft-9 , 共计 3 个样方。

第 12 类 : fs-2、fs-3、fs-10、ft-3、ft-8、ft-11、rb-1、rb-2、rb-3、rb-4 , 共计 10 个样方。

第 13 类 : ft-4 , 共计 1 个样方。

第 14 类 : fs-7、ft-6、rb-5 , 共计 3 个样方。

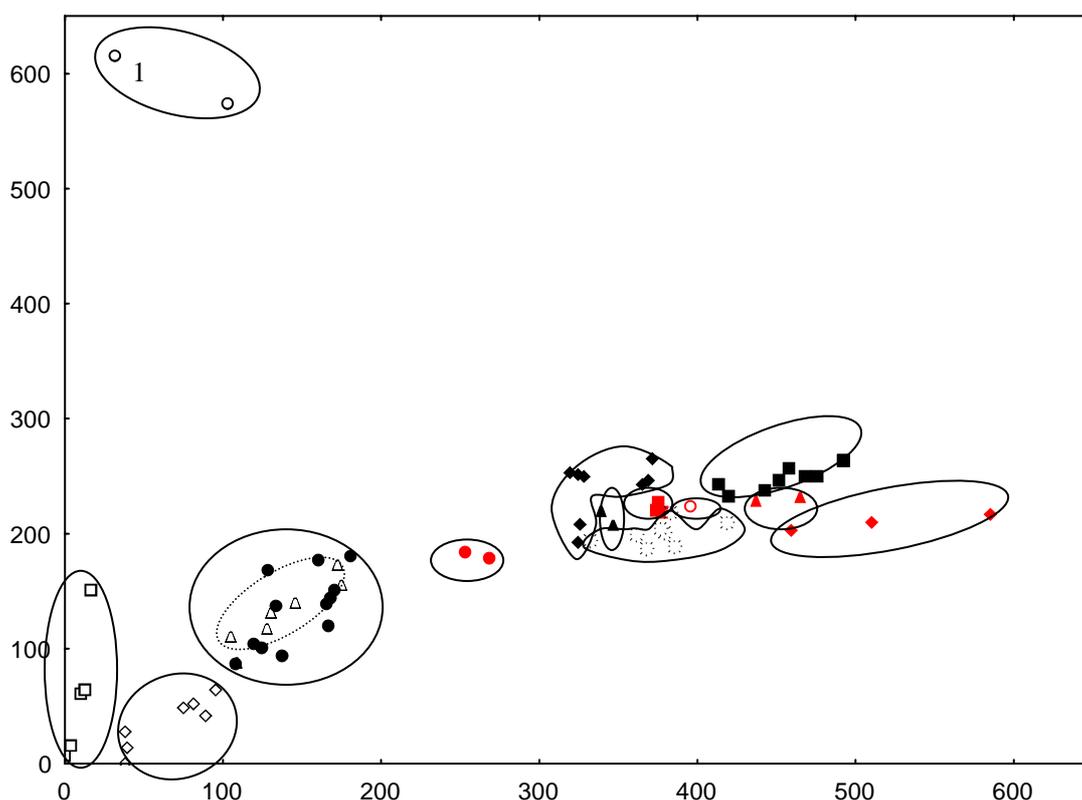


图 4-6 在 DCA 序列图上显示分类结果

第 1 类 : ; 第 2 类 : ; 第 3 类 : ; 第 4 类 : ; 第 5 类 : ; 第 6 类 : ; 第 7 类 :
; 第 8 类 : ; 第 9 类 : ; 第 10 类 : * ; 第 11 类 : ; 第 12 类 : 第 13 类 : ; 第
14 类 :

Fig4-6 The final results of community classification shown by DCA

Group 1 : ; Group 2 : ; Group 3 : ; Group 4 : ; Group 5 : ; Group 6 : ; Group
7 : ; Group 8 : ; Group 9 : ; Group 10 : * ; Group 11 : ; Group 12 : Group 13 :
; Group 14 :

2.3 主要群落类型和特征

依据上述分类结果，以优势种将各类型命名如下：

1. 大叶冬青群落 (*Ilex latifolia* Comm.)
2. 木荷-米槠-石栎群落 (*Schima superba*-*Castanopsis carlesii*-*Lithocarpus glaber* Comm.)
3. 米槠-木荷-栲树-长叶石栎群落 (*Castanopsis carlesii*-*Schima superba*-

- Castanopsis fargesii-Lithocarpus harlandii* Comm.)
4. 长叶石栎-云山青冈-雷公鹅耳枥群落 (*Lithocarpus harlandii -Cyclobalanopsis nubium-Carpinus fargesii* Comm.)
 5. 云山青冈-长叶石栎-雷公鹅耳枥群落 (*Cyclobalanopsis nubium-Lithocarpus harlandii - Carpinus fargesii* Comm.)
 6. 长叶石栎-云山青冈-橄榄槭群落 (*Cyclobalanopsis nubium-Lithocarpus harlandii- Acer olivaceum* Comm.)
 7. 南酸枣群落 (*Choerosondias axillaries* Comm.)
 8. 化香-南酸枣-华东楠群落 (*Platycarya strobilacea-Choerosondias axillaries-Machilus leptophylla* Comm.)
 9. 青钱柳-华东楠群落 (*Cyclocarya paliurus- Machilus leptophylla* Comm.)
 10. 西川朴-橄榄槭-华东楠群落 (*Celtis vandervoetiana - Aphananthe aspera-Machilus leptophylla* Comm.)
 11. 华东野胡桃群落 (*Jugans cathayensis var. formosana* Comm.)
 12. 华东楠群落 (*Machilus leptophylla* Comm.)
 13. 枫香-华东楠群落 (*Liquidambar formosana-Machilus leptophylla* Comm.)
 14. 糙叶树-橄榄槭-华东楠群落 (*Aphananthe aspera - Acer olivaceum - Machilus leptophylla* Comm.)

木荷-米槭-石栎群落、米槭-木荷-栲树-长叶石栎群落、长叶石栎-云山青冈-雷公鹅耳枥群落、云山青冈-长叶石栎-雷公鹅耳枥群落位于上部坡面，大叶冬青群落、南酸枣群落、化香-南酸枣-华东楠群落、青钱柳-华东楠群落、西川朴-橄榄槭-华东楠群落、华东野胡桃群落、枫香-华东楠群落、糙叶树-橄榄槭-华东楠群落和华东楠群落位于下部坡面，而长叶石栎-云山青冈-橄榄槭群落则是作为上部坡面和下部坡面的过渡类型，分布跨越了上部坡面和下部坡面。木荷-米槭-石栎群落、米槭-木荷-栲树-长叶石栎群落和长叶石栎-云山青冈-雷公鹅耳枥群落 3 个群落类型体现了海拔高度由低到高的梯度，其中木荷-米槭-石栎群落全部分布在 US，而后 2 种类型包括了部分 2 级 CS。云山青冈-长叶石栎-雷公鹅耳枥群落全部分布在靠近 3 级山脊的 2 级 CS。而下部坡面的群落类型中，化香-南酸枣-华东楠群落、青钱柳-华东楠群落和枫香-华东楠群落和大叶冬青群落分布在 FT，南酸枣群落分布在 LS 和 FS，西川朴-橄榄槭-华东楠群落和华东野胡桃群落在 LS、FS 和 RB 均有分布。而华东楠群落和糙叶树-橄榄槭-华东楠群落的分布在 FS、FT 和 RB，在 LS 没有分布。长叶石栎-云山青冈-橄榄槭群落作为特殊的过渡类型，分布于 HH 和 LS。从群落类型及其分布来看，上部坡面和下部坡面发生了明显的分离。以下对各群落类型的组成构造和环境特征进一步的描述。

2.3.1 木荷-米槠-石栎群落

均分布于放羊山，海拔高度 174-259m，坡度 20-30°。土层较厚，达 70cm 左右，土壤中含较多的坡积物。木荷和米槠为最主要的优势种，石栎也占据较大的优势地位。木荷在 5 个样方中均为第一优势种，优势种构成较为简单。

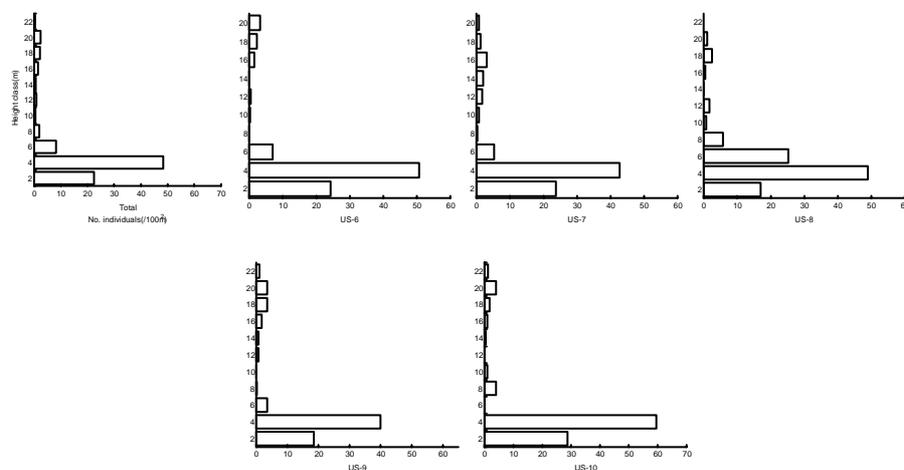


图 4-7 木荷-米槠-石栎群落的高度级图

Fig4-7 The height class distribution of *Schima superba*-*Castanopsis carlesii*-*Lithocarpus glaber* Comm.

群落木本层可以分为三层，由下至上分别为灌木层、亚乔木层和乔木层。灌木层高度为 8m 以下，个体高度级的顶点在 2~4m，主要由连蕊茶 (*Camellia fraternna*)、油茶 (*C. oleifera*)、隔药柃 (*Eurya muricata*)、窄基红褐柃 (*E. rubiginosa* var. *attenuata*)、老鼠矢 (*Symplocos stellaris*)、山矾 (*S. sumuntia*) 等灌木及木荷、米槠、石栎、栲树、青冈 (*Cyclobalanopsis glauca*)、青栲 (*C. myrsinaefolia*)、黑山山矾 (*S. heishanensis*)、杨梅 (*Myrica rubra*)、香樟 (*Cinnamomum camphora*)、拟赤扬 (*Alniphyllum fortunei*) 等乔木树种的幼树构成。第二层是亚乔木层，高度为 8-16m，个体高度级集中在 10-12m，主要由群落优势树种的木荷、米槠、石栎等的中径级个体及青冈、苦槠 (*Castanopsis sclerophylla*) 等构成。第三层是乔木层，高度为 16m 以上，主要由木荷、米槠和石栎等构成。在林冠层之上有枫香等呈点状分布的超高个体。草本层主要种类有狗脊 (*Woodwardia japonica*)、里白 (*Diplazium glaucum*)、假红盖鳞毛蕨 (*Dryopteris paraerythrosora*) 以及木本层组成树种的幼苗，其中米槠的幼苗较多，在 4 个样方中占据了优势种地位。此外，寒莓 (*Rubus buergeri*) 和杜茎山 (*Maesa japonica*) 也有较多出现。

2.3.2 米槠-木荷-栲树-长叶石栎群落

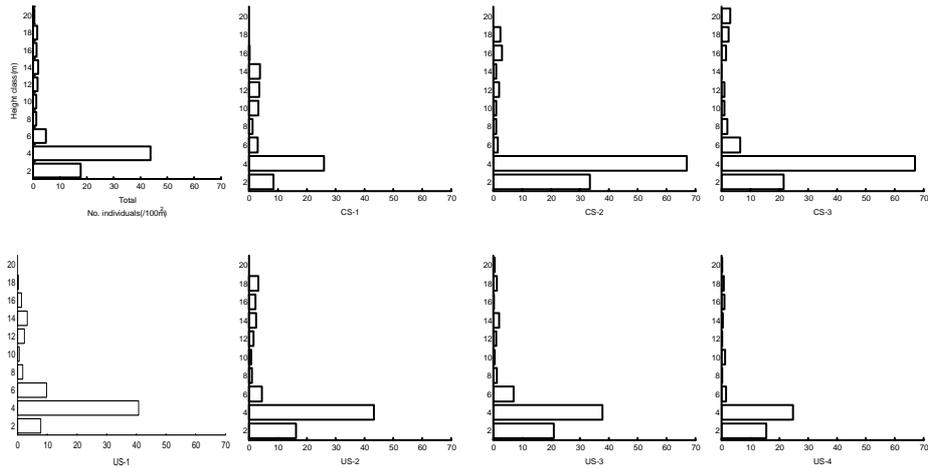


图 4-8 米槠-木荷-栲树-长叶石栎群落的高度级图

Fig4-8 The height class distribution of *Castanopsis carlesii*-*Schima superba*-*Castanopsis fargesii*-*Lithocarpus harlandii* Comm.

分布于天童山和太白山，海拔高度 335-436m，坡度 20-30°。其中 3 个为靠近 2 级山脊的顶坡，4 个为上部边坡。土层较厚，深达 1m 左右。

米槠、木荷、栲树和长叶石栎在大多数样方中为优势种，云山青冈、黑山山矾、红楠 (*Machilus thunbergii*)、小叶青冈 (*Cyclobalanopsis gracilis*)、雷公鹅耳枥和茅栗 (*Castanea seguinii*) 也在部分样方中成为优势种。米槠在各样方中均有较大的相对优势度，其中在 4 个样方中为第一优势种。

木本层可分为 3 层，灌木层高度为 8m 以下，个体高度级的顶点在 2~4m，主要由窄基红褐柃、细齿柃 (*Eurya nitida*)、连蕊茶、浙江新木姜子 (*Neolitsea aurata* var. *chekiangensis*)、薄叶山矾 (*Symplocos anomala*)、山矾、四川山矾 (*S. setchuensis*)、杨梅叶蚊母树 (*Distylium myricoides*) 等灌木或小乔木及群落优势种如木荷、米槠、长叶石栎和栲树的幼树构成。第二层是亚乔木层，高度为 8-14m，主要由群落优势树种的木荷、米槠、黑山山矾、长叶石栎和栲树构成。第三层是乔木层，高度为 14-18m，主要由木荷、栲树、米槠、雷公鹅耳枥等构成。在乔木层之上存在有由马尾松 (*Pinus massoniana*) 等超高个体的存在。草本层中，里白占据了绝对优势的地位，在各个样方中均为第一优势种。狗脊也占据了较大的相对优势度。其它出现较多的还有米槠、木荷等优势种以及小乔木或灌木树种，如杨梅叶蚊母树、连蕊茶和窄基红褐柃等的幼树与幼苗。

2.3.3 长叶石栎-云山青冈-雷公鹅耳枥群落

分布于天童山和太白山，海拔 445-555m 的山体上部 (US-5 除外，海拔 330m)，坡度 15-39°，大部分样方坡度在 35° 以上。土壤浅薄，厚度 30-50cm。其样方分布于 CS，US 和 HH。长叶石栎、云山青冈和雷公鹅耳枥在大多数样方中为优势种。其它出现较多的优势种还有木荷、米槠、栲树、红楠、短梗冬青 (*Ilex*

buengeri) 杨梅叶蚊母树、浙江新木姜子、杨桐、四川山矾。

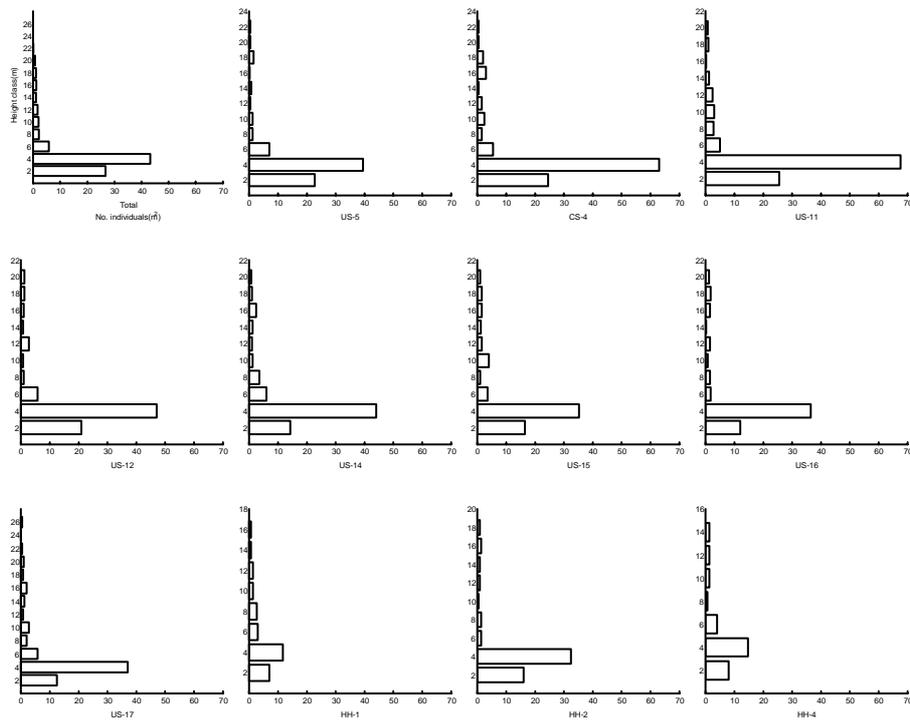


图 4-9 长叶石栎-云山青冈-雷公鹅耳枥群落的高度级图

Fig4-9 The height class distribution of *Lithocarpus harlandii* -*Cyclobalanopsis nubium*-*Carpinus fargesii* Comm.

群落木本层可分为三层，乔木层高度 16-20m，主要由群落的优势种长叶石栎、云山青冈、雷公鹅耳枥构成，此外，还有较多的米槠、栲树、木荷和短梗冬青等。亚乔木层 8-16m，主要由四川山矾、浙江新木姜子、宁波木犀 (*Osmanthus cooperi*) 杨桐 (*Cleyera japonica*) 等以及乔木层树种的中径级个体构成。灌木层高度 2-8m，主要由马银花 (*Rhododendron oratum*) 薄叶山矾、杨梅叶蚊母树、老鼠矢、杨桐、四川山矾、连蕊茶、腺叶桂樱 (*Prunus phaeosticta*) 等组成。部分样方在乔木层之上有檫木 (*Sassafras tzumu*) 马尾松和苦枥木 (*Fraxinus insularis*) 等超高个体。分布在 HH 的样方明显缺乏乔木层，其密度也明显低于其它样方。除 HH 的 3 个样方以及 US-11 和 US-12 草本层很密外，其余样方草本层稀疏。HH 样方中苦竹占据了绝对优势地位，而 2 个 US 样方为 CS 和 US 的过渡地带，则以里白最大优势种。其余样方的优势种多为木本层树种，特别是灌木树种的幼树，狗脊、边缘鳞盖蕨 (*Microlepia marginata*) 和假红盖鳞毛蕨等蕨类植物也有较多的出现，并在部分样方中成为优势种。

2.3.4 云山青冈-长叶石栎-雷公鹅耳枥群落

该类型全部分布在山体上部的顶坡。海拔高度 500-560m，坡度 20-41°。土壤浅薄，厚度 20-40cm。

除 CS-5 外，群落明显呈矮林状，缺乏乔木层。种类组成上与长叶石栎-云山

青冈-雷公鹅耳枥群落相似，主要优势种为云山青冈、长叶石栎和雷公鹅耳枥，此外，木荷、杨梅叶蚊母树、褐叶青冈 (*Cyclobalanopsis stewardiana*)、四川山矾、马银花、厚皮香 (*Ternstroemia gymnanthera*) 等也在部分样方中成为优势种。群落中含有较多的石斑木 (*Rhaphiolepis indica*)、杜鹃花 (*Rhododendron simsii*) 和光叶石楠 (*Photinia glabra*)，可作为群落的标志种，而米槠和栲树等却甚少出现。

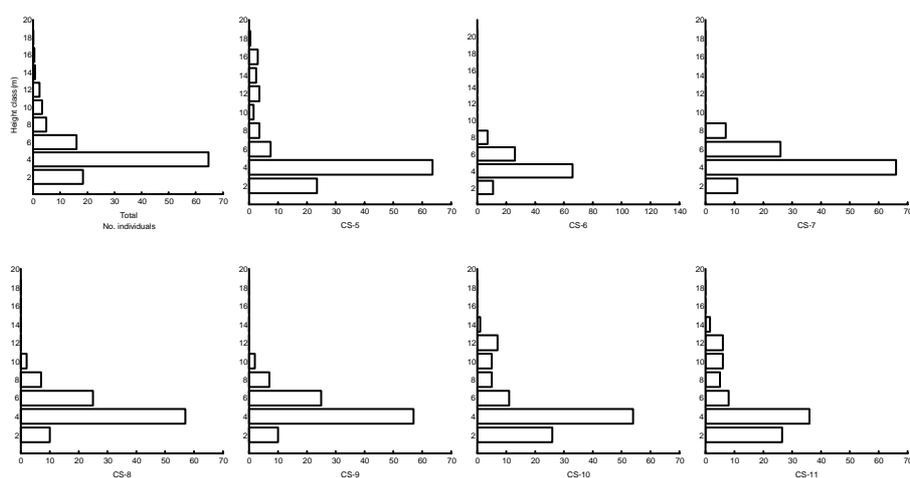


图 4-10 云山青冈-长叶石栎-雷公鹅耳枥群落的高度级图

Fig 4-10 The height class distribution of *Cyclobalanopsis nubium-Lithocarpus harlandii - Carpinus fargesii* Comm.

群落层次结构简单，6m 以上为乔木层，以下为灌木层。乔木层主要由长叶石栎和云山青冈和雷公鹅耳枥等构成，此外，木荷和杨梅叶蚊母树等也有较多的出现。灌木层主要由长叶石栎、云山青冈、马银花、褐叶青冈、米饭花 (*Vaccinium mandarinorum*)、乌饭 (*V. sbracteatum*)、薄叶山矾、杜鹃花、窄基红褐柃等组成。草本层稀疏，主要由灌木种类的幼树构成，苦竹 (*Pleioblastus amarus*) 也有较多的分布，但呈散生状。

2.3.5 长叶石栎-云山青冈-橄榄槭群落

该类型分布于 HH 和 LS。海拔高度 430m，坡度 25-45°。土壤较深，达 60cm 以上，但表层多碎石。长叶石栎、云山青冈、橄榄槭和杨桐为主要优势种。此外，黄檀 (*Dalbergia hupeana*)、野柿 (*Diospyros kaki* var. *sylvestris*)、苦枥木、油桐 (*Vernicia fordii*) 和浙江新木姜子等也在不同样方中成为优势种。华东楠的出现使其成为上部坡面群落类型和下部坡面群落类型之间的过渡类型。

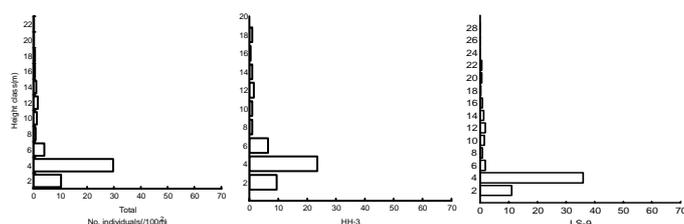


图 4-11 云山青冈-长叶石栎-橄榄槭群落的高度级图

Fig4-11 The height class distribution of *Cyclobalanopsis nubium*-*Lithocarpus harlandii*-*Acer olivaceum* Comm.

HH-3 木本层可分为 3 层，乔木层高度 16-18m，主要由长叶石栎、云山青冈、橄榄槭等组成，亚乔木层高度 6-16m，主要由云山青冈、细叶香桂 (*Cinnamomum subavenium*)、浙江新木姜子和杨桐等组成。灌木层高度为 6m 以下，主要由腺叶桂樱、连蕊茶、华东楠、山矾和薄叶山矾等组成。草本层苦竹占据绝对优势，相对优势度达到 50% 以上。而 LS-9 木本层可分为 4 层，具有苦栌木和南酸枣形成的超高层的存在。其余 3 层和 HH-3 组成一致。

2.3.6 南酸枣群落

该类型分布于 LS 和 FS，海拔高度 275-432m，坡度 10-45°，LS 坡度较大，均在 30° 以上，而 FS 通常低于 20°。LS 地表岩石盖度和长径均较小，土层较厚，可达 45cm，而 FS 地表岩石盖度为 80-90%，长径 0.5m 以上，但是局部地点土壤较厚，达到 40cm。

主要以南酸枣为优势种，华东楠、长叶石栎、长叶木姜子 (*Litsea elongata*) 和檫木等在部分样方中成为优势种。

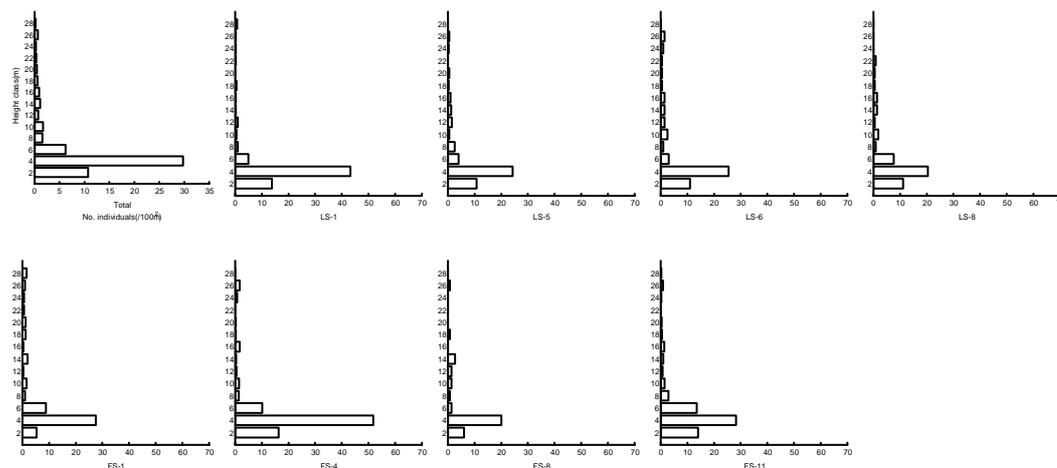


图 4-12 南酸枣群落的高度级图

Fig 4-12 The height class distribution of *Choerosondias axillaries* Comm.

群落层次结构复杂，木本层通常可分为 4 层。连续的超高层的存在是这个群落类型的特征。第一亚层高度 20 米以上，主要由南酸枣组成，此外尚有少量青钱柳、檫木等，均为落叶阔叶乔木。第二亚层高度 14-20m，主要由长叶木姜子、华东楠、长叶石栎、橄榄槭、天童锐角槭 (*Acer acutum* var. *tientungense*)、杭州榆 (*Ulmus changii*) 和油桐等组成。第三亚层高度 8-14m，主要由华东楠、长叶木姜子、红楠和批针叶茴香 (*Illicium lanceolatum*) 等组成。灌木层 8m 以下，主要由长叶木姜子、批针叶茴香、浙江新木姜子、连蕊茶和细枝柃 (*Eurya loquaiana*) 等组成。草本层很密，苦竹在局部地点占据绝对优势地位。此外，华东楠、长叶

木姜子、连蕊茶、批针叶茴香等也占据了较大的优势地位。出现较多的还有天童复叶耳蕨 (*Arachniodes tiendongensis*)、络石 (*Trachelospermum jasminoides*)、山麦冬 (*Liriope spicata*)、贯众 (*Cyrtomium balansae*) 和爬藤榕 (*Ficus sarmentosa*) 等。

2.3.7 化香-南酸枣-华东楠群落

该类型分布于 FT，海拔 202-235m，坡度 5-10°，平缓。地表岩石盖度 80%，土壤浅薄，积于石缝中。主要优势种为化香、南酸枣、华东楠和香樟。

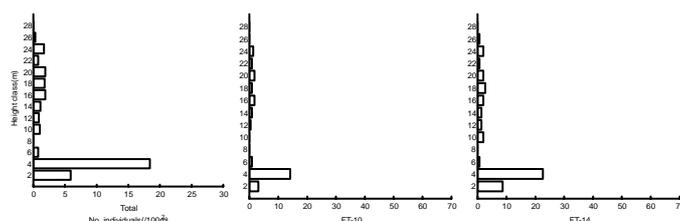


图 4-13 化香-南酸枣-华东楠群落的高度级图

Fig 4-13 The height class distribution of *Platycarya strobilacea*-*Choerospondias axillaries*-*Machilus leptophylla* Comm.

群落木本层可分为 4 层。第一亚层高度 20m 以上，为南酸枣形成的超高层。第二亚层高度 14-20m，主要由化香、华东楠、香樟组成。第三亚层高度 8-14m，主要由华东楠组成。第四亚层高度 6m 以下，主要由连蕊茶、长叶木姜子、山矾、细叶香桂和赛山梅 (*Styrax confusus*) 等组成。草本层主要优势种为华东楠、庐山楼梯草 (*Elatostema stewardii*) 和山姜 (*Alpinia japonica*) 等，其它出现较多的还有苦竹、络石、虎刺 (*Damnacanthus indicus*) 和茶 (*Camellia sinensis*) 等。

2.3.8 青钱柳-华东楠群落

该类型分布于 FT，海拔 300-410m，坡度 15°，较平缓。地表岩石盖度 80%，土壤浅薄，积于石缝中。华东楠和青钱柳占据了绝对优势地位。

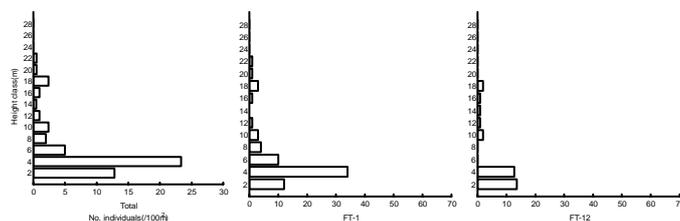


图 4-14 青钱柳-华东楠群落的高度级图

Fig 4-14 The height class distribution of *Cyclocarya paliurus*-*Machilus leptophylla* Comm.

群落木本层可分为 4 层。第一亚层高度 18m 以上，由青钱柳构成。第二亚层高度 14-18m，由华东楠构成。第三亚层高度 8-14m，主要由华东楠和长叶木姜子构成。第四亚层高度 8m 以下，主要由华东楠、长叶木姜子和连蕊茶等构成。草本层优势种为华东楠和长叶木姜子，其它出现较多的还有庐山楼梯草、连蕊茶、山姜和红盖鳞毛蕨 (*Dryopteris erythrosora*) 等。

2.3.9 西川朴-橄榄槭-华东楠群落

该类型在下部坡面除 RB 外的各个微地形单元均有分布，海拔高度 355-435m，坡度 20-35°。地表岩石盖度 75-90%，土壤浅薄。该群落类型优势种组成复杂，主要优势种为西川朴、橄榄槭和华东楠，其它出现较多的优势种还有云山青冈、天童锐角槭、杭州榆、长叶木姜子和南酸枣等。

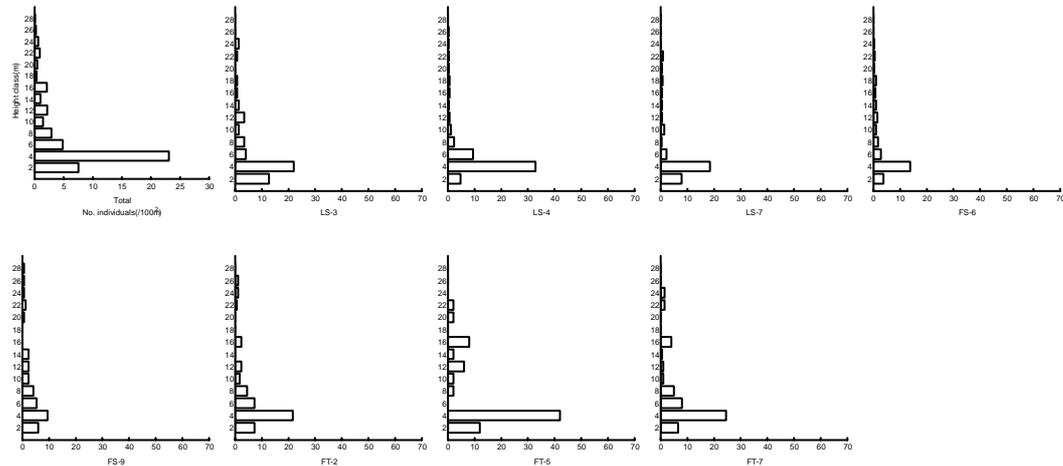


图 4-15 西川朴-橄榄槭-华东楠群落高度级图

Fig 4-15 The height class distribution of *Celtis vandervoetiana* - *Aphananthe aspera* - *Machilus leptophylla* Comm.

群落木本层可分为 4 层。第一亚层高度 22m 以上，主要为西川朴、南酸枣等形成的超高层。第二亚层高度 16-22m，主要由西川朴、橄榄槭、华东楠、杭州榆等组成。第三亚层高度 8-16m，主要由华东楠、长叶木姜子、天童锐角槭、云山青冈和杨桐等组成。第四亚层高度 8m 以下，主要由长叶木姜子、华东楠、紫楠 (*Phoebe sheareri*)、批针叶茴香、黄牛奶 (*Symplocos laurina*)、连蕊茶和细枝柃等组成。草本层苦竹占据了绝对优势地位，其它出现较多的优势种还有华东楠、长叶木姜子、紫楠、连蕊茶、络石、扭瓦韦 (*Lepisorus contortus*)、贯众、天童复叶耳蕨和红盖鳞毛蕨等。

2.3.10 华东野胡桃群落

该类型在下部坡面除 RB 外的各个微地形单元均有分布，海拔高度 275-319m，坡度 10-35°。地表岩石盖度 70%，土壤浅薄。主要优势种为华东野胡桃，紫楠、西川朴、南酸枣和枫香也占据了较大的优势地位。

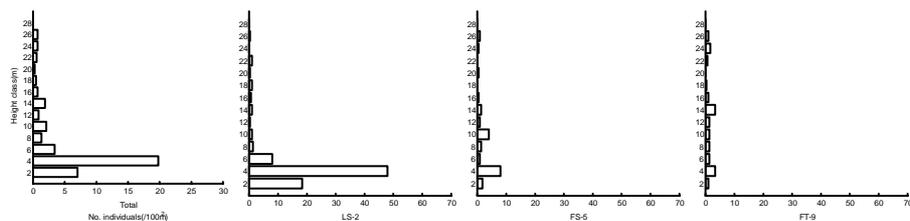


图 4-16 华东野胡桃群落高度级图

Fig 4-16 The height class distribution of *Jugans cathayensis* var. *formosana* Comm.

群落木本层可分为 4 层。第一亚层高度 20-26m，主要由华东野胡桃、西川朴、南酸枣和枫香等形成的超高层。第二亚层高度 12-20m，主要由华东楠和长叶石栎构成。第三亚层高度 8-12m，主要由紫楠、华东楠、长叶木姜子和批针叶茴香等构成。第四亚层高度 8m 以下，主要由长叶木姜子、华东楠、批针叶茴香、连蕊茶等构成。草本层主要优势种为苦竹和华东楠，其它较多的种类还有紫楠、山姜、红盖鳞毛蕨、贯众、虎刺和山麦冬等。

2.3.11 华东楠群落

该类型在下部坡面除 LS 外的各个微地形单元均有分布，海拔高度 300-413m，坡度 5-20°。地表岩石盖度 70-95%，长径 0.5m 以上，土壤浅薄，积于石缝中。

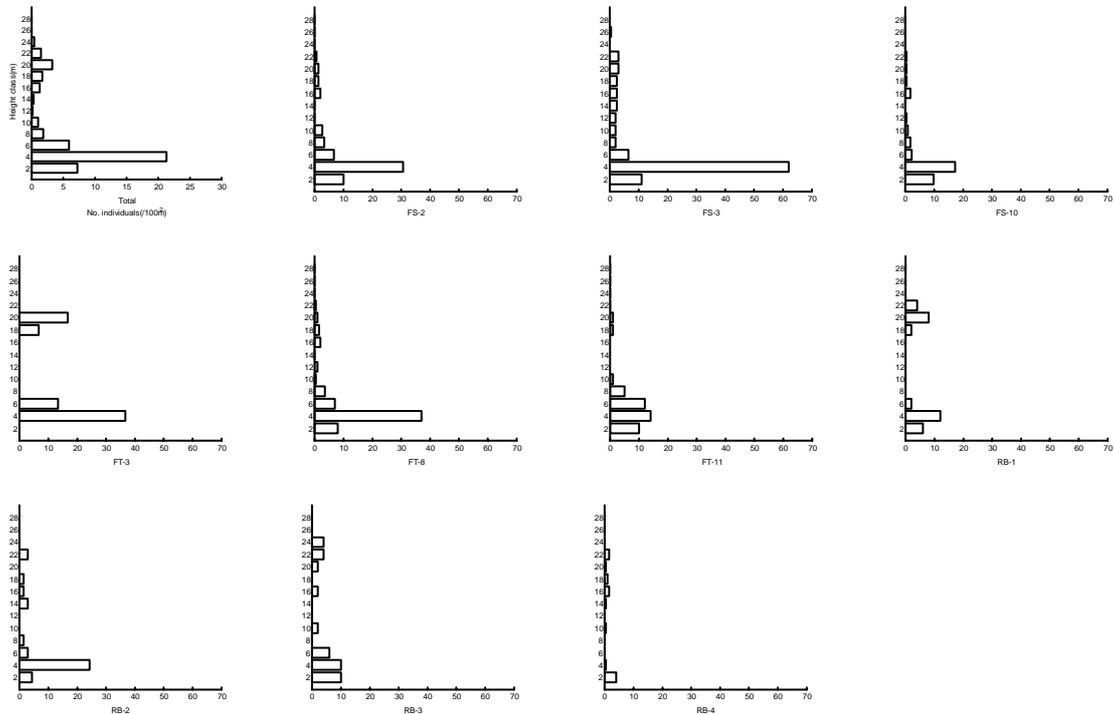


图 4-17 华东楠群落的高度级图

Fig 4-17 The height class distribution of *Machinus leptophylla* Comm.

华东楠在各个样方中均为第一优势种，落叶树种很少。群落木本层可分为 3 层。乔木层高度 14m 以上。主要由华东楠构成，此外还有较多的长叶木姜子。亚乔木层高度 8-14m，主要由华东楠、长叶木姜子、批针叶茴香等组成。灌木层 8 米以下，主要由长叶木姜子、连蕊茶和批针叶茴香等组成。该群落类型样方高度级均存在明显的断层现象。草本层华东楠为最主要的优势种。苦竹、庐山楼梯草、长叶木姜子、批针叶茴香和连蕊茶等也在部分样方中成为优势种。其它出现较多的还有络石、山姜、扭瓦韦、天童复叶耳蕨、贯众、盾蕨 (*Neolepisorus ovatus*)、茶和爬藤榕等。

2.3.12 枫香-华东楠群落

该群落分布于 FT，海拔高度 380m，坡度 5°。地表岩石盖度 95%，长径 0.5m 以上，土壤浅薄，积于石缝中。优势种为枫香和华东楠。

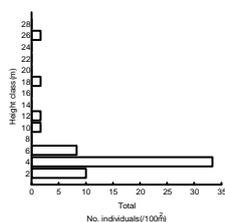


图 4-18 枫香-华东楠群落的高度级图

Fig 4-18 The height class distribution of *Liquidambar formosana-Machilus leptophylla* Comm.

群落可分为 4 层。第一亚层高度 26-28m，为枫香形成的超高层。第二亚层高度 18-20m，为华东楠构成。第三亚层 8-12m，由华东楠和橄榄槭构成。第四亚层高度 8m 以下，主要由连蕊茶和长叶木姜子构成。草本层优势种为苦竹和华东楠，其它较多的种还有中华常春藤 (*Hedera lepalensis* var. *sinensis*)、爬藤榕和络石等。

2.3.13 糙叶树-橄榄槭-华东楠群落

该群落分布于下部坡面除 LS 外的各个微地形单元，海拔高度 310-451m，坡度 15-25°。地表岩石盖度 80-95%，土壤浅薄，积于石缝中。优势种为糙叶树、橄榄槭和华东楠，西川朴也占据了较大的优势地位。

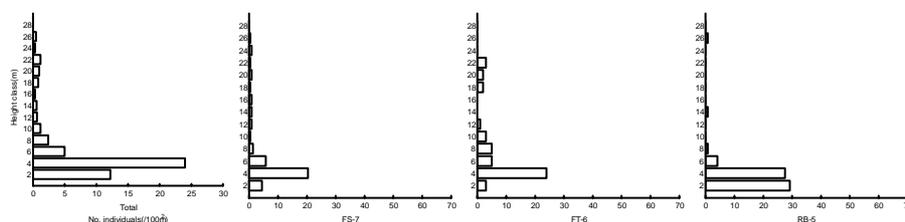


图 4-19 糙叶树-橄榄槭-华东楠群落高度级图

Fig 4-19 The height class distribution of *Aphananthe aspera - Acer olivaceum - Machilus leptophylla* Comm.

群落木本层可分为 4 层。第一亚层高度 22-26m，主要由糙叶树和西川朴形成的超高层。第二亚层高度 16-22m，主要由橄榄槭和华东楠组成。第三亚层高度 8-16m，主要由华东楠组成。第四亚层高度 8m 以下，主要由华东楠、矩叶卫矛 (*Euonymus oblongifolius*)、长叶木姜子、紫楠和连蕊茶等组成。草本层主要优势种为华东楠和苦竹，其它较多的种类还有庐山楼梯草、络石、盾蕨、贯众和连蕊茶等。

2.3.14 大叶冬青群落

分布于 FT。海拔高度 188-221m，坡度 15-25°。地表岩石盖度 90% 以上，长径超过 0.5m。

为大叶冬青单优势群落。大叶冬青主要分布于沟边的石缝中。物种组成简单，具有较高相对优势度的还有青栲、青冈、华东楠、小果冬青 (*Ilex micrococca*) 和檫木。

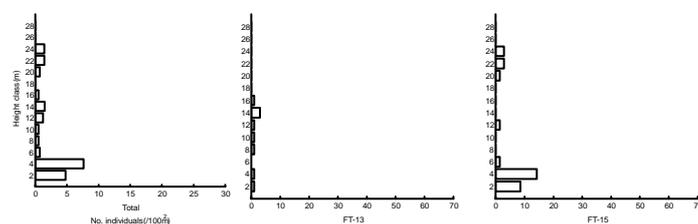


图 4-20 大叶冬青群落的高度级图

Fig4-20 The height class distribution of *Ilex latifolia* Comm.

群落层次结构简单，木本层可分为 2 层。FT-13，8m 以上为乔木层，以下为灌木层。而 FT-15 乔木层高度为 18m。乔木层主要由大叶冬青、青栲、青冈、华东楠、小果冬青和檫木等组成。灌木层主要由连蕊茶和大叶冬青的幼树组成。草本层主要种类有络石、庐山楼梯草以及华东楠和大叶冬青。

3、讨论

依据 TWINSpan 分类、聚类分析和 DCA 排序的结果划分了 14 个群落类型，它们与地形存在很好的应对关系。上部坡面和下部坡面具有完全不同的群落类型。相对而言，上部坡面和下部坡面内部，群落类型和微地形单元的应对却没有那么清晰。上部坡面的 4 个群落类型中，长叶石栎-云山青冈-雷公鹅耳枥群落仅分布于靠近三级山脊的顶坡，而木荷-米槠-石栎群落仅分布于山体下部的上部边坡，其余 2 个类型分布的生境包括了上部边坡和靠近 2 级山脊的顶坡，此 2 个类型在海拔高度上得到了分离，米槠-木荷-栲树-长叶石栎群落分布于山体中部，而长叶石栎-云山青冈-雷公鹅耳枥分布于山体上部。下部坡面的 9 个群落类型中，化香-南酸枣-华东楠群落、青钱柳-华东楠群落、枫香-华东楠群落和大叶冬青群落限制分布于 FT 外，其余 5 个类型，均包括了不同的微地形单元，3 个最主要的群落类型中，南酸枣群落分布在 LS 和 FS，华东楠群落在下部坡面除 LS 的 3 个微地形单元分布，而西川朴-橄榄槭-华东楠群落分布于除 RB 外的微地形单元。长叶石栎-云山青冈-橄榄槭群落作为过渡类型，分布横跨了上部坡面和下部坡面。实际上，上部坡面的 4 个群落类型更多的是在海拔高度上得到了分离。在亚热带丘陵地区，由于坡度、坡向、土层深度及常年风向等局部生境条件的影响，植被出现非地带性的垂直分布现象。山体上部坡度较陡，土层浅薄，顶部则耸立突出，缺乏屏障，常年多风，引起植被非地带性的垂直分布变化（刘昉勋和黄致远，1982）。而下部坡面的群落类型则是在微地形单元上得到了分离。下部坡面各微地形单元之间不同强度和频率的干扰形成了丰富的群落类型，我们在同一水平上进行的群落分类，下部坡面的类型远较上部坡面丰富。但是植被的分布格局

来看,其变化是连续的。植物群落的连续是普遍的,而间断是相对的(周纪伦等,1992;宋永昌,2001)。

上部坡面和下部坡面被认为是决定植被分布的最基本生境类型。在日本的温带地区丘陵,上部坡面分布的是 *Abies firma* 为优势种的针叶林或以 *Quercus serrata* 为优势种的落叶阔叶林,而下部坡面通常分布的是以 *Idesia polycarpa* 为优势种的落叶阔叶林,而在暖温带地区,下部坡面以 *Fraxinus spaethiana* 和 *Pterocarya rhoifolia* 等为优势种的落叶阔叶林。Kikuchi *et al.* (1993) 将日本温带地区丘陵的上部坡面划分为 3 类生境,每一类均有特定的微地形单元及相应的植物群落类型。1) 1 级、2 级 CS 和 US,发育特定地区的地带性植被;2) HH,通常为灌丛覆盖,其上缺乏乔木层或者仅有点状分布的大树;3) 3 级顶坡,发育松林。上部坡面的所有群落类型在物种组成上都具有非常相近的联系。我们的研究也得到了相似的结果。

我们所划分出的上部坡面 4 个群落类型也具有大量的共有种,只是优势种存在较大的差异。基于物种组成的相似性,我们可以将这 4 个类型划分为 2 组,即位于山体中下部的 2 个类型,木荷-米槭-石栎群落、米槭-木荷-栲树-长叶石栎群落和位于中上部的 2 个类型,长叶石栎-云山青冈-雷公鹅耳枥群落、云山青冈-长叶石栎-雷公鹅耳枥群落。前者可能存在演替上的关系,而后者物种组成基本相同,更多的是外貌上存在明显的差异。木荷-米槭-石栎群落分布地海拔较低,是人类活动易到的地方,群落次生性较强,其物种组成上,第一优势种为木荷,为演替系列顶极前期种,而且含有较多的石栎、苦槭等演替系列种,处于演替系列阶段,将最终沿着以米槭为优势种的群落方向演替(宋永昌和王祥荣,1995;丁圣彦,1999;达良俊等,2003)。分布于山体上部的 2 个类型,其优势种组成与中下部的 2 个类型发生了明显的转换。这是发育在浅薄的土壤上的 2 个特殊的群落类型。长叶石栎-云山青冈-雷公鹅耳枥群落生长在坡度大,土壤浅薄的生境,季节性台风和树木的反根(Uprooting)为雷公鹅耳枥等落叶树种的存活和更新提供了条件,群落表现出常绿阔叶落叶混交林的外貌特征。分布在 HH 的几个样方也被划为这个类型,虽然其坡度较缓,土壤也较厚,并且是上部坡面最为湿润的微地形单元,但是其分布的海拔较高,而周围 3 面均被上部边坡包围,其植被也相应体现了与周围很高的相似性。实际上,位于 HH 的几个样方也表现出了与周围的上部边坡一定的差异,如乔木层发育较差,大径级个体多呈点状分布,木本层密度低,草本层发达等,并且出现了一些下部坡面特有的种类。但是从优势种及主要伴生种的组成看,还是将其划入了长叶石栎-云山青冈-雷公鹅耳枥群落类型之中。而发育在靠近 3 级山脊的顶坡上的群落明显呈矮林状,这与其生境可利用的资源,如水分和养分等的限制以及强风吹袭密切相关。其组成种类通常在

形态或生理上通常采用一些保护性策略(Conservative strategy), 如根系发达、生长速度慢、叶小而厚以有效的适应浅薄的土壤和干旱(Ohsawa & Ozaki, 1992; Tokuchi *et al.*, 1999; Tateno & Takeda, 2003)。如长叶石栎、云山青冈和褐叶青冈等, 其叶均有很厚的蜡质层, 以减弱蒸腾作用。其优势种由于顶芽遭风吹而枯死, 因此侧芽发达, 虽然为乔木, 却表现为灌木状的外形。在冬季, 这些树种通常大量落叶, 呈半常绿状, 以芽度过不利季节(个人观察), 从而发生了生活型的转化。而且, 长叶石栎、云山青冈和雷公鹅耳枥等均具有较宽的生态幅(Ecological range), 除在上部坡面各微地形单元分布外, 还在下部坡面的部分微地形单元中成为优势种, 它们具有较强的生活型可塑性。相反, 米槠、栲树等中下部主要优势种却在这个生境少有分布, 表明其生态幅较窄, 缺乏生活型的可塑性。

许多研究表明山体顶部干旱和贫瘠限制阔叶树的生长, 而发育针叶林(Kikuchi, 1993; Tang & Ohsawa, 2002; 刘昉勋和黄致远, 1982)。在我们的研究中, 分布的是阔叶树种组成的群落。一方面, 该处仍具有相对较厚的土壤, 而其营养也并不显著低于其它微地形单元(图 3-2), 并不是阔叶树种分布的限制性因子。另一方面, 天童国家森林公园临近海边, 频繁受到台风影响。针叶树种在顶芽受损后很难恢复。而且山脊植物群落虽然呈矮林状, 但是其密度很高, 林下透光性较弱, 针叶树种难以在此更新。

而在下部坡面的 9 个群落类型, 具有很高的物种组成相似性, 只是优势种的组合发生了变化。南酸枣群落仅分布在 LS 和 FS, 在下部坡面, LS 通常具有最深的土壤, 而 FS 地表虽然通常为岩石覆盖, 但是局部地点往往土壤较深, 因此, 南酸枣的这种分布格局可能和土壤密切相关。而华东楠群落的生境却没有 LS, 显示华东楠可能更能适应砾石基质。这和日本暖温带地区分布于沟谷的 *Fraxinus spaethina* 和 *F. platypoda* 非常相似(Ann & Oshima, 1996; Sakio, 1997)。LS 林下密生苦竹, 其稠密的叶层导致的低光环境往往会阻碍别的树种的更新。而 FS、FT 和 RB 等生境砂砾或岩石运动, 如沉积等, 则为其提供了幼苗建立和补充的安全生境。华东楠生长速度快、种子产量大, 传播能力强, 萌发快, 对裸露的基质具有很好的适应性。据野外观察, 其种子雨 8 月结束后, 即开始萌发, 10 月初, 在 $0.5 \times 0.5\text{m}^2$ 范围内的开阔地, 其当年生幼苗密度达到 120 株以上, 平均株高达 10cm。因此, 华东楠可被认为是下部坡面的地形顶极种(Topography climax species)。而该类型样方高度级常有明显的断层, 可能与洪水的周期性干扰密切相关。RB 经常为降水引起的洪水淹没, 而 FT 则被大的洪水所淹没, 因此, RB 的高度级断层通常是间断的, 而 FT 的断层则是连续的。化香-南酸枣-华东楠群落、青钱柳-华东楠群落和枫香-华东楠群落限制分布于 FT, 其最大优势

种化香、青钱柳和枫香均为风传种子种类，其种子具有很高的移动性，能快速侵入新生干扰地。而 FT 间歇性地遭受暴雨形成的洪水淹没，提供了一个低的遮光压力和竞争压力的生境。大叶冬青群落虽也限制分布于 FT，但其主要分布在 FT 与 RB 的边缘，大叶冬青根系发达，具有很好的无性繁殖能力，以抵抗频繁的干扰。

在图1可以看出，无论沿DCA第一轴和第二轴，都是从中生生境到干扰最为严重的生境。从中生生境到干扰生境，植物群落类型之间的变化是有序的，而在干扰生境，植物群落的类型取决于干扰的频度和强度，而不是干扰的本身，因此，又是无序的。所以，在一个局部的区域，植被可以被认为是由地形生境决定的有序地形群落系列以及不同干扰强度和频度决定的无序群落系列的复合体 (Nagamatsu & Miura, 1997; Tang & Ohsawa, 2002)。

根据离心组织概念 (Keddy & Maclellan, 1990)，所有的物种都可以在最适的核心生境生存 (Core habitat)，但是一些物种通过对环境的更大的耐受性而在外围的生境存活。当然，核心生境的竞争强度被认为高于有压力的周边生境。山体中下部可能代表了一个无压力 (Stressless) 的核心生境。在这里，物种的存活依赖于其竞争能力的高低，而在山体的中上部的上部边坡以及下部坡面，物种的存活更多的依赖于其对恶劣生境的耐受能力。因此，物种不同的生物生态学特征及其对生境的适应策略形成了小的空间尺度内较高的群落类型多样性及物种多样性。

长叶石栎和云山青冈为分布海拔较高的物种 (浙江森林编辑委员会, 1984; 左家哺等, 2001; Da *et al*, 2003⁹)。其分布除山体上部外，还在一些下部坡面的样方中成为优势种。这可能是天童国家森林公园海拔较低，植物分布缺乏纵向的扩展空间，挤压在较小的空间范围内，而呈现出的植物分布“压缩饼干”现象。对分布沿海拔高度垂直分化的物种而言，低海拔的物种向上分布的限制因子为温度，而高海拔的物种向下分布的限制因子即为其本身的竞争能力 (Tang & Ohsawa, 1997)。长叶石栎和云山青冈在中下部上部坡面的竞争能力可能不如米槠和栲树等，因此，其在较为恶劣的生境中成为优势种也就不足为奇了。

因此，在天童国家森林公园，微地形单元及其内部的空间分化以及人为干扰等共同作用，形成了丰富的群落和物种多样性。

⁹ Da LJ *et al*. 2003. The study on vertical distribution pattern of vegetation on Mt. Tianmu, Zhejiang Province, China. In: The 12th Reports of Studies Supported by Pro Nature Foundation-Japan and NACS-J. (in Japanese)

第五章 地形梯度上植物群落的动态研究

植被动态一直是植被科学研究中的核心(宋永昌,2001)。而种群是群落的组成部分,每个种的大小分布提供了更新动态的信息,因此,静态种群结构可以用来诊断群落所处的演替阶段并预测其发展方向(达良俊等,2004;Nanami *et al.*,2004)。本章通过对各个群落类型的优势种的种群结构及种生物学特征来研究群落的动态。

1、研究方法

1.1 数据来源

米槠(*Castanopsis carlesii*)-木荷(*Schima superba*)-栲树(*C. fargesii*)-长叶石栎群落(*Lithocarpus harlandii*)选择 CS-1,US-1~US-4 等 5 个样方(2000m²)长叶石栎-云山青冈(*Cyclobalanopsis nubium*)-雷公鹅耳枥(*Carpinus fargesii*)群落选择 US-11~17 等 7 个样方(2800m²)云山青冈-长叶石栎-雷公鹅耳枥群落选择 CS-6~11 等 6 个样方(600m²),而其余群落类型选择了全部样方。

1.2 数据处理

将所选择样方合并,确定各群落类型的优势种以及计算各种种群参数。优势种的确定同第三章。

计算每个种的萌枝率(Ratio of total sprouts to total individuals,RS)。并将萌枝率分解为 2 个指标,即有萌个体数(Number of multi-stemmed individuals/number of all individuals,PMSI)和有萌个体平均萌枝数(Number of all sprouts/number of multi-stemmed individuals,NSMSI)(Nanami *et al.*,2004)。

树木生长的舒展期定义为连续 4 年或以上年轮宽度超过该种年平均生长速度的时间段。如在一定时间段内只是有 1-2 年的中断,也被认为是连续的,以排除短期的气候影响或者大年结实后的生长减慢。在计算平均值时,排除到目前为止一直处于受压状态或者一直没有受压的个体(Yoshida & Ohsawa,1996)。

2、研究结果

2.1 各群落类型优势种的种群结构

种群是构成群落的基本单位,其结构不仅对群落结构具有直接影响,并且能客观地体现出群落的发展趋势。由于个体年龄与胸径之间存在良好的相关性,在实际工作中可以采用空间代替时间的方法,即以胸径级代替年龄进行分析(Shimano,2000)。本研究也应用此方法对主要树种的种群结构进行了归类和分析。依据胸径级频率分布的形状,各树种可归纳为 4 个种群结构类型,即单峰型(Unimodal type)、间歇型(Sporadic type)、逆-J 型(Inverse-J type)和 L 型(L type)。在这里“峰”指在某一径阶范围内呈现的,具有中心顶点的,抛

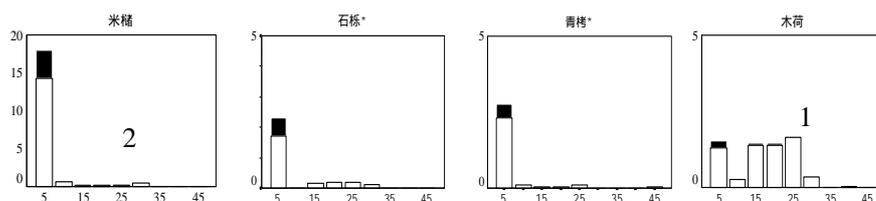
物线型的胸径级频率分布形状。

- 1) 单峰型：胸径级频率分布呈现一至数个不连续的单峰状胸径级，但缺乏小径阶的后继更新个体，从种群的发展趋势看属衰退类型。
- 2) 间歇（多峰）型：群落内个体数较多，但由于亚乔木层中的中径个体受压枯死，使得胸径级频率分布呈不连续状，有多个单峰出现，同时具有较多的小径级后继更新个体。从种群的发展趋势看属间歇性发展型。
- 3) 逆-J型：胸径级频率分布的形状类似倒逆放置的J字，个体的径阶分布为连续分布，并呈现出两个峰，即大胸径级处的小峰和小胸径级处的大峰，小径的后继个体较多。从种群的发展趋势看为成熟稳定类型。
- 4) L型：为逆-J型的衍生变型。胸径级频率呈连续分布，个体集中于小胸径阶处，无大径个体。从种群的发展趋势看为成长类型。

木荷-米槠-石栎群落 *Schima superba-Castanopsis carlesii-Lithocarpus glaber* Comm.

逆-J型(Inverse-J type)

间歇型(Sporadic type)



米槠-木荷-栲树-长叶石栎群落

Castanopsis carlesii-Schima superba-Castanopsis fargesii-Lithocarpus harlandii Comm.

逆-J型

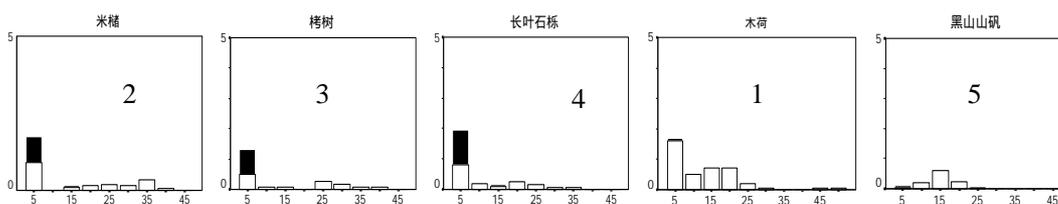
间歇型

单峰型

(Inverse-J type)

(Sporadic type)

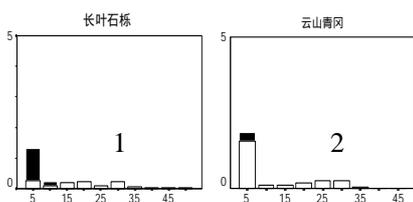
(Unimodal)



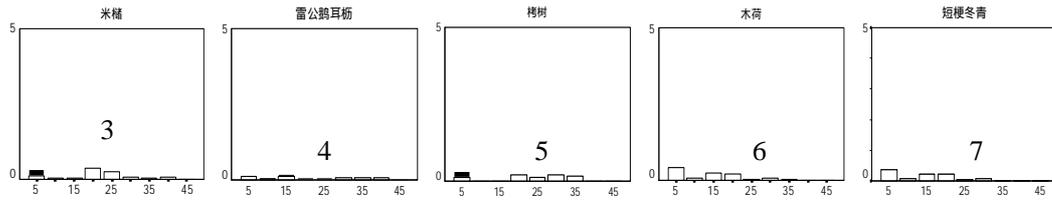
长叶石栎-云山青冈-雷公鹅耳枥群落

Lithocarpus harlandii-Cyclobalanopsis nubium-Carpinus fargesii Comm.

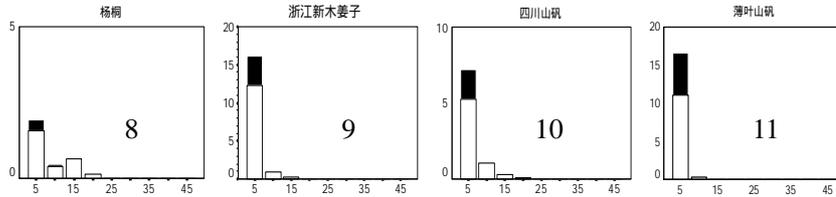
逆-J型(Inverse-J type)



间歇型(Sporadic type)



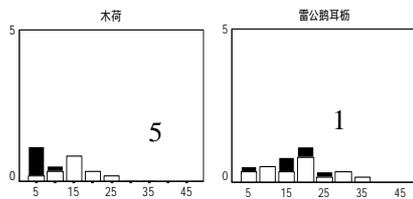
L 型(L type)



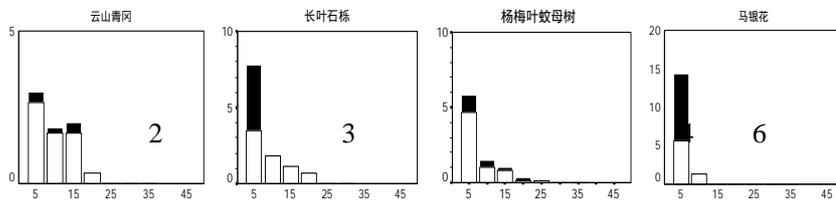
云山青冈-长叶石栎-雷公鹅耳枥群落

Cyclobalanopsis nubium-Lithocarpus harlandii- Carpinus fargesii Comm.

间歇型(Sporadic type)



L 型(L type)

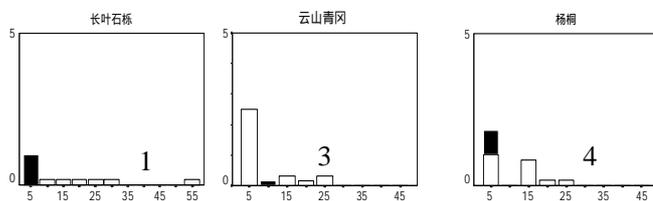


长叶石栎-云山青冈-橄榄槭群落

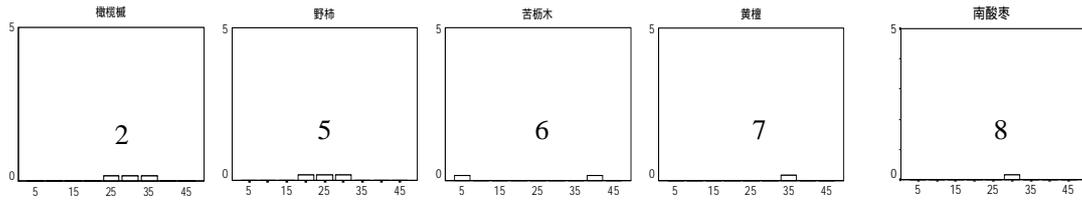
Cyclobalanopsis nubium-Lithocarpus harlandii-Acer olivaceum Comm.

逆-J 型(Inverse-J)

间歇型(Sporadic type)

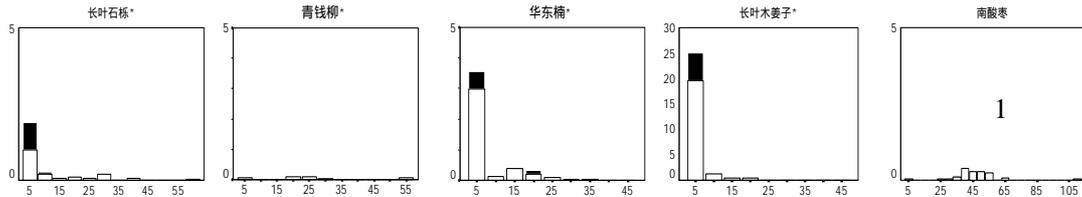


单峰型(Unimodal type)



南酸枣群落 *Choerosondias axillaries* Comm.

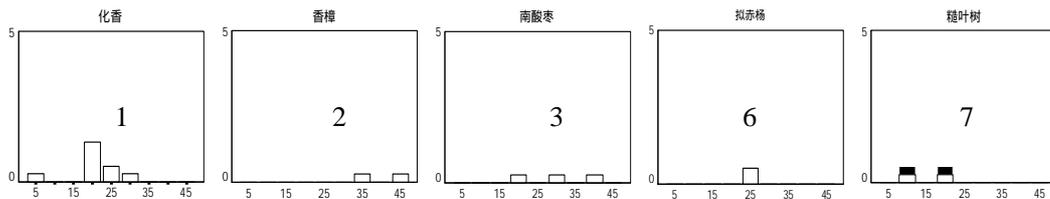
逆-J 型 (Inverse-J type) 间歇型 (Sporadic type) L 型 (L type) 单峰型 (Unimodal type)



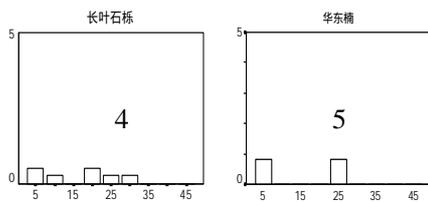
化香-南酸枣-华东楠群落

Platycarya strobilacea-Choerosondias axillaries-Machilus leptophylla Comm.

单峰型(Unimodal type)

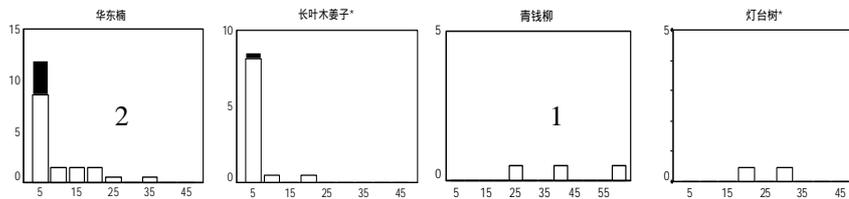


间歇型(Sporadic type)



青钱柳-华东楠群落 *Cyclocarya paliurus- Machilus leptophylla* Comm.

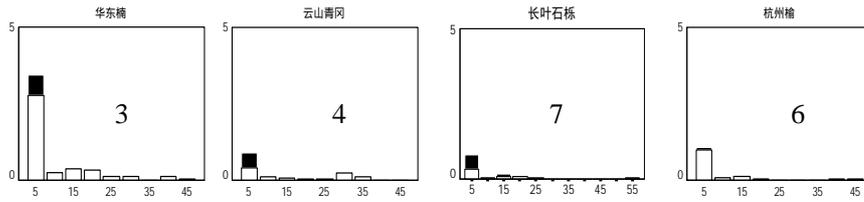
逆-J 型(Inverse-J type) L 型(L type) 单峰型(Unimodal type)



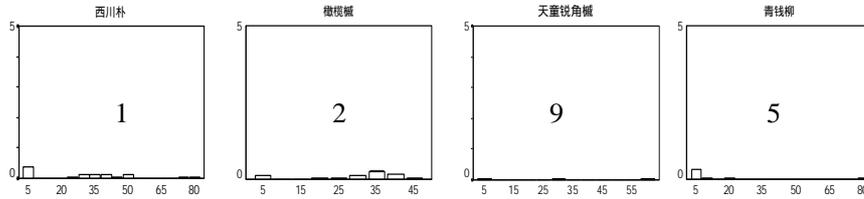
西川朴-橄榄槭-华东楠群落

Celtis vandervoetiana-Aphananthe aspera-Machilus leptophylla Comm.

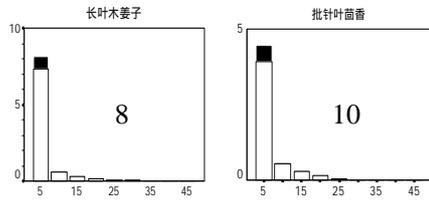
逆-J 型(Inverse-J type)



间歇型(Sporadic type)

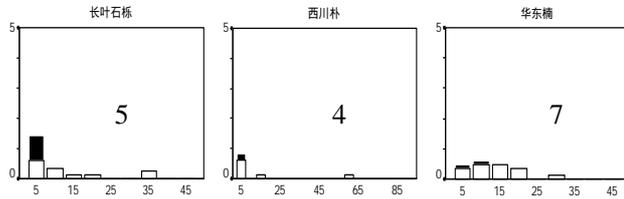


L 型(L type)

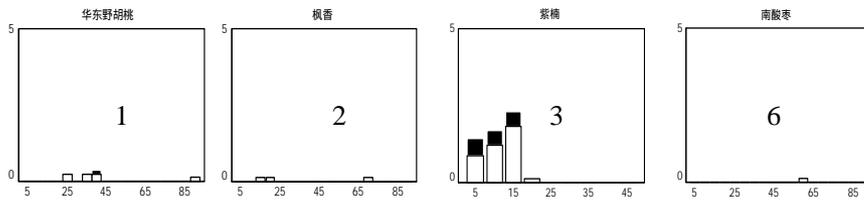


华东野胡桃群落 *Jugans cathayensis* var. *formosana* Comm.

逆-J 型(Inverse-J type) 间歇型(Sporadic type)

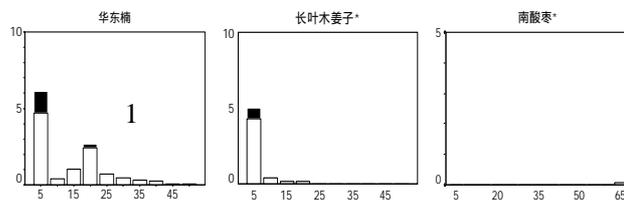


单峰型(Unimodal type)



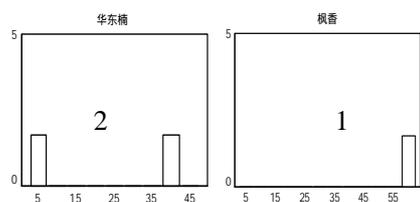
华东楠群落 *Machilus leptophylla* Comm.

间歇型 (Inverse-J type) L 型 (L type) 单峰型 (Unimodal type)



枫香-华东楠群落 *Liquidambar formosana-Machilus leptophylla* Comm.

间歇型(Sporadic type) 单峰型(Unimodal type)



糙叶树-橄榄槭-华东楠群落

Aphananthe aspera-Acer olivaceum-Machilus leptophylla Comm.

逆-J 型

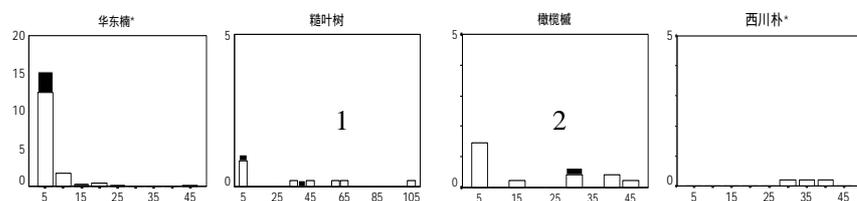
间歇型

单峰型

(Inverse-J type)

(Sporadic type)

(Unimodal type)



大叶冬青群落 *Ilex latifolia* Comm.

间歇型(Inverse-J type)

单峰型(Unimodal type)

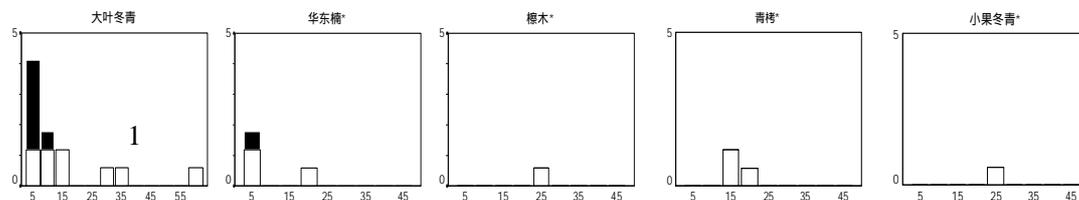


图 5-1 各群落优势种胸径级频率分布图

横轴为胸径级 (m), 纵轴为茎干数 (/100m²); 白色表示主干, 黑色表示萌枝; 数字表示优势度序位; *表示 RBA 超过 5% 的非优势种。

Fig5-1. Tree diameter (DBH) size class frequency distribution for dominant species among the communities.

Abscissa indicates the DBH class and the y-axis indicates the number of stems(/100 m²). White indicates main stems and black indicates sprouts. The number indicates the sequence of dominance. * indicates the non-dominant species whose RBA exceed 5%.

从上图可以看出, 局限分布于上部坡面的几个群落类型中, 木荷-米槭-石栎 (*Lithocarpus glaber*) 群落的 2 个优势种, 木荷和米槭的种群结构分别为间歇型和逆-J 型, 而 2 个非优势主要种, 石栎和青栲 (*Cyclobalanopsis myrsinaefolia*) 均为逆-J 型。而在米槭-木荷-栲树-长叶石栎群落中, 米槭和木荷的种群结构类型没有改变, 增加的优势种栲树和长叶石栎属于逆-J 型, 而黑山山矾 (*Symplocos heishanensis*) 属于单峰型。在长叶石栎-云山青冈-雷公鹅耳枥群落中, 11 个优势种分属 3 个种群结构类型, 长叶石栎和云山青冈逆-J 型, 木荷和短梗冬青 (*Ilex*

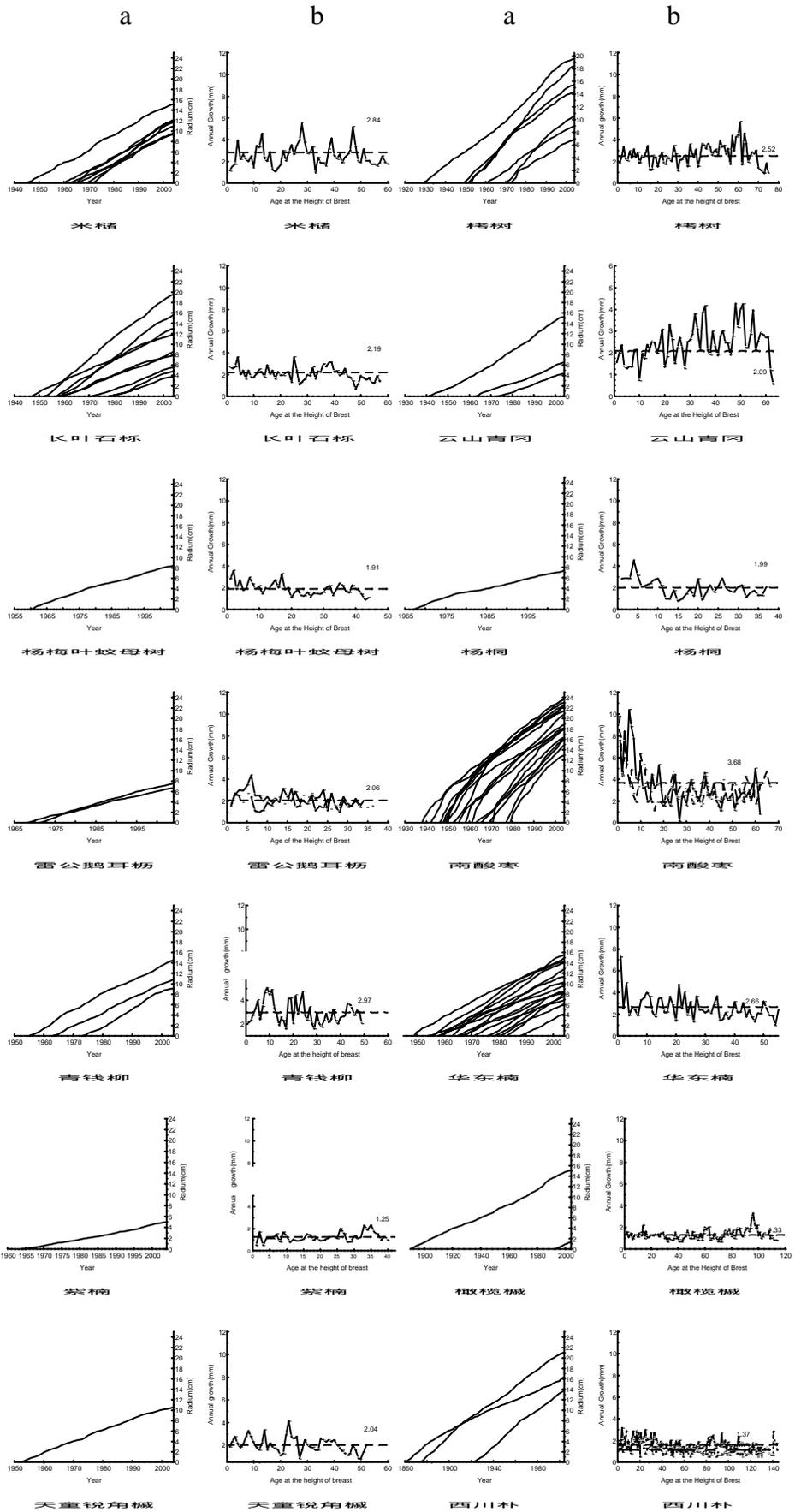
buergeri)、米楮、雷公鹅耳枥和栲树属于间歇型,而杨桐(*Cleyera japonica*)、浙江新木姜子(*Neolitsea aurata* var. *chekiangensis*)、四川山矾(*S. setchuensis*)和薄叶山矾(*S. anomala*)属于L型。在云山青冈-长叶石栎-雷公鹅耳枥群落中,木荷和雷公鹅耳枥属于间歇型,云山青冈、长叶石栎、杨梅叶蚊母树(*Distylium myricoides*)、马银花(*Rhododendron oratum*)属于L型。

跨上部坡面和下部坡面分布的长叶石栎-云山青冈-橄榄槭(*Acer olivaceum*)群落中,8个优势种分属3个种群结构类型,长叶石栎和云山青冈属于逆-J型,杨桐属于间歇型,而橄榄槭、苦枥木(*Fraxinus insularis*)、野柿(*Diospyros kaki* var. *sylvestris*)、黄檀(*Dalbergia hupeana*)和南酸枣(*Choerospondias axillaris*)属于单峰型。

局限于下部坡面分布的9个群落类型中,南酸枣群落的优势种南酸枣属单峰型,而非优势主要种中,长叶石栎属于逆-J型,华东楠(*Machilus leptophylla*)和青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)为间歇型,长叶木姜子(*Litsea elongata*)属于L型。化香(*Platycarya strobilacea*)-南酸枣-华东楠群落中,长叶石栎和华东楠为间歇型,而化香、香樟(*Cinnamomum camphora*)、南酸枣、拟赤杨(*Alniphyllum fortunei*)和糙叶树(*Aphananthe aspera*)为单峰型。青钱柳-华东楠群落中,青钱柳为单峰型,而华东楠为逆-J型,2个非优势种,长叶木姜子为L型,灯台树(*Cornus cortroversa*)为单峰型。西川朴(*Celtis vandervoetiana*)-橄榄槭-华东楠群落中,华东楠、云山青冈、长叶石栎和杭州榆(*Ulmus changii*)为逆-J型,而西川朴、橄榄槭、天童锐角槭(*Acer acutum* var. *tientungense*)和青钱柳为间歇型,长叶木姜子和批针叶茴香(*Illicium lanceolatum*)为L型。华东野胡桃(*Jugans cathayensis* var. *formosana*)群落中,长叶石栎为逆-J型,西川朴和华东楠为间歇型,华东野胡桃、枫香(*Liquidambar formosana*)、紫楠(*Phoebe shearerii*)和南酸枣为单峰型。华东楠群落中,华东楠属逆-J型,2个非优势种,长叶木姜子为L型,南酸枣为单峰型。枫香-华东楠群落中,枫香为单峰型,而华东楠为间歇型。糙叶树-橄榄槭-华东楠群落中,华东楠为逆-J型,而糙叶树和橄榄槭为间歇型,西川朴为单峰型。大叶冬青群落中,大叶冬青为间歇型,而非优势种中,华东楠为间歇型,檫木(*Sassafras tzumu*)、青栲和小果冬青(*Ilex micrococca*)为单峰型。

2.2 主要优势种的生物学特性

2.2.1 胸径生长格局



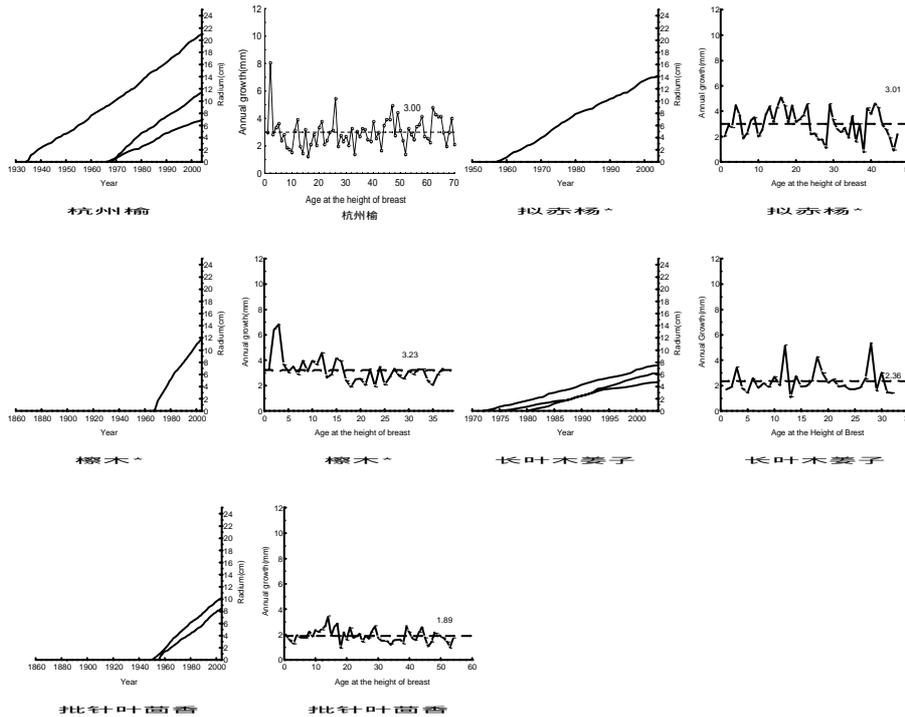


图 5-2 主要优势种的胸径生长格局

a. 总体累积生长曲线, b. 最大树龄和最大胸径个体连年生长曲线
b 中虚线表示平均生长速度

Fig5-2. The growth pattern of the main dominant species

a. Accumulative growth curves , b. Annual growth of the oldest and the largest individuals

The broken line in b indicates the average annual growth

从上图可以看出，上部坡面群落类型的优势种，米楮、栲树和云山青冈胸径生长在初期均有较长的受压期（Suppressed period），其累积生长曲线呈明显的凹型，具有相似的平均生长速度。以连续 4 年年生长超过平均生长定义舒展期（Released period），则米楮的舒展期在 23 年，云山青冈在 30 年，而栲树则在 42 年以后。长叶石栎与其它 3 个种相比，表现出不同的生长格局，其初期有一个生长的高峰。长叶石栎和云山青冈的年平均生长速度低于米楮和栲树。2 个小乔木种类杨梅叶蚊母树和杨桐，以及落叶阔叶乔木雷公鹅耳枥均在初期具有较高的生长速度。

而下部坡面的几个优势种中除紫楠、长叶木姜子和批针叶茴香外，其累积生长曲线均表现为凸型，即初期具有较高的生长速度。其首个舒展期通常位于胸径生长的起始阶段。南酸枣的胸径生长基本表现出逐渐降低的过程，在所有种中具有最快的平均生长速度。青钱柳初期生长速度较快，但 40 年后仍有舒展期存在。而华东楠在 30 年以后已没有明显的舒展期。橄榄槭和西川朴生长缓慢，分别在在 60 年和 80 年后仍有舒展期的存在。天童锐角槭在 40 年后生长速度明显减慢。杭州榆生长速度较快，40 年后具有较长的舒展期。紫楠生长缓慢，具

有很长的受压期，舒展期在 30 年后，长叶木姜子的没有明显的舒展期的存在，而批针叶茴香则生长缓慢，在早期生长稍快，而后逐渐减慢。2 个非优势主要种，檫木和拟赤杨均生长很快，均为初期快而后逐渐减慢，尤以檫木最为明显。

2.2.2 种子特性

表 5-1 主要优势种的种子特征

Table5-1 Characteristics of the main dominant species

植物名称 Species	果实性状 Fruit morphology	千粒重 (kg) Weight(kg/1000)	散布方式** Dispersal type
米槠 <i>Castanopsis carlesii</i>	坚果 nut		重力 gravity
栲树 <i>C. fargesii</i>	坚果 nut	0.625	重力 gravity
长叶石栎 <i>Lithocarpus harlandii</i>	坚果 nut	2.821	重力 gravity
石栎* <i>L. glaber*</i>	坚果 nut	1.838	重力 gravity
云山青冈 <i>Cyclobalanopsis nubium</i>	坚果 nut		重力 gravity
青栲* <i>C. myrsinaefolia*</i>	坚果 nut		重力 gravity
木荷 <i>Schima superba</i>	小蒴果 small capsule	0.0058	风力 wind
雷公鹅耳枥 <i>Carpinus fargesii</i>	小坚果 small nut		风力 wind
杨桐 <i>Cleyera japonica</i>	小蒴果 small capsule		风力 wind
杨梅叶蚊母树 <i>Distylium myricoides</i>	蒴果 capsule		重力 gravity
黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	荚果 legume		风力 wind
短梗冬青 <i>Ilex buergeri</i>	核果 sap fruit	0.001	鸟类 frugivore
浙江新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>chekiangensis</i>	核果 sap fruit	0.054	鸟类 frugivore
四川山矾 <i>Symplocos setchuensis</i>	核果 sap fruit		鸟类 frugivore
薄叶山矾 <i>S. anomala</i>	核果 sap fruit		鸟类 frugivore
马银花 <i>Rhododendron oratum</i>	小蒴果 small capsule		风力 wind
苦枥木 <i>Fraxinus insularis</i>	翅果 key fruit		风力 wind
橄榄槭 <i>Acer olivaceum</i>	翅果 key fruit		风力 wind
天童锐角槭 <i>A. acutum</i> var. <i>tientungense</i>	翅果 key fruit		风力 wind
西川朴 <i>Celtis vandervoetiana</i>	核果 sap fruit		鸟类 frugivore
杭州榆 <i>Ulmus changii</i>	翅果 key fruit		风力 wind
糙叶树 <i>Aphananthe aspera</i>	翅果 key fruit		风力 wind
野柿 <i>Diospyros kaki</i> var. <i>sylvestris</i>	浆果 berry	0.152	鸟类 frugivore
华东野胡桃 <i>Jugans cathayensis</i> var. <i>formosana</i>	核果 stone fruit		重力 gravity
青钱柳 <i>Cyclocarya paliurus</i>	小坚果 small nut	0.2	风力 wind
化香 <i>Platycarya strobilacea</i>	小坚果 small nut		风力 wind
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	小蒴果 small capsule	0.005	风力 wind
南酸枣 <i>Choerospondias axiliris</i>	核果 sap fruit	2.273	重力 gravity
拟赤杨* <i>Alniphyllum fortunei*</i>	小坚果 small nut	0.00063	风力 wind
灯台树* <i>Cornus cortroversa*</i>	核果 sap fruit		鸟类 frugivore
小果冬青* <i>I. micrococca</i>	核果 sap fruit	0.00049	鸟类 frugivore
檫木* <i>Sassafras tzumu*</i>	核果 sap fruit	0.0714	鸟类 frugivore

香樟 <i>Cinnamomum camphora</i>	核果 sap fruit	0.128	鸟类 frugivore
华东楠 <i>Machilus leptophylla</i>	核果 sap fruit	1.042	鸟类 frugivore
紫楠 <i>Phoebe sheareri</i>	核果 sap fruit	0.581	鸟类 frugivore
长叶木姜子* <i>Litsea elongata</i> *	核果 sap fruit		鸟类 frugivore
批针叶茴香* <i>Illicium lanceolatum</i> *	聚合果 aggregate fruit		重力 gravity
大叶冬青 <i>Ilex latifolia</i>	核果 sap fruit		鸟类 frugivore

*表示 RBA 超过 5% 的非优势种。 **表示基本散布方式

* indicates the non-dominant species whose RBA exceed 5%. ** indicates the primary dispersal type.

从上表可以看出，上部坡面群落类型的主要种，米槠、栲树、长叶石栎、石栎、云山青冈和青栲等壳斗科树种的种子均为重力散布类型，此外，还能通过啮齿类动物进行二次散布。雷公鹅耳枥和木荷种子为风力散布。而下部坡面群落类型的主要优势种主要以鸟类散布和风力散布类型为主，南酸枣和华东野胡桃果实较大，主要靠重力和动物散布。

2.3 主要优势种的更新方式及途径

木本植物具有 2 种更新模式，即通过幼苗进行有性繁殖和通过萌枝进行无性繁殖。依据萌枝率可将主要优势种的更新类型划分为 3 类，即幼苗更新型 (Seedling type)、萌枝更新型 (Sprouting type) 和复合型 (Composite type, both sprouting and seedlings)。常绿阔叶乔木中，木荷、黑山山矾、云山青冈和短梗冬青为幼苗更新型，长叶石栎、石栎、米槠、栲树、青栲、华东楠、紫楠、长叶木姜子和大叶冬青为复合型，其中长叶石栎在各个群落类型中均具有很高的萌枝率。常绿阔叶小乔木种均为复合型。落叶阔叶乔木中，雷公鹅耳枥、橄榄槭、西川朴和糙叶树为复合型，其余种类均为幼苗更新型。群落水平的萌枝率云山青冈-长叶石栎-雷公鹅耳枥群落远高于其它群落类型，其优势种也具有最高的萌枝率 (表 5-2)。

表 5-2 各群落类型优势种及群落水平的萌枝特征

Table 2 Sprouting characters of the dominant species and all species among the communities

Species	No. stems (Total)			No. stems (DBH 5)			NSMSI	PMSI
	Main stems	Sprouts	RS	Main stems	Sprouts	RS		
木荷-米槠-石栎群落								
米槠	315	78	0.25	286	74	0.26	1.81	0.14
木荷	125	7	0.05	126	4	0.04	1.40	0.04
石栎*	47	12	0.26	34	12	0.35	1.50	0.17
青栲*	53	9	0.17	46	9	0.20	1.13	0.15
总体**	1690	251	0.15	1506	255	0.17	1.48	0.10
米槠-木荷-栲树-长叶石栎群落								
米槠	38	19	0.50	18	18	1.00	1.05	0.32
木荷	77	4	0.05	32	2	0.06	2	0.05
栲树	23	16	0.70	11	15	1.36	1.06	0.39
长叶石栎	32	26	0.81	16	13	0.81	2	0.47
黑山山矾	23	2	0.09	1	1	1.00	2	0.04
总体	1219	560	0.46	1048	551	0.53	1.02	0.14

长叶石栎-云山青冈-雷公鹅耳枥群落

长叶石栎	35	34	0.97	7	30	4.29	1.89	0.51
云山青冈	70	8	0.11	44	8	0.18	1.33	0.09
米楮	24	8	0.33	3	6	2.00	1.14	0.29
雷公鹅耳枥	13	7	0.54	-	3	-	1.40	0.38
栲树	15	4	0.27	2	4	2.00	1.33	0.2
木荷	30	1	0.03	12	1	0.08	1.00	0.03
杨桐	77	12	0.16	44	10	0.23	1.33	0.12
短梗冬青	27	-	-	-	-	-	-	-
浙江新木姜子	380	107	0.28	345	105	0.30	1.18	0.24
四川山矾	184	54	0.29	147	54	0.37	1.15	0.26
薄叶山矾	318	157	0.49	308	155	0.50	1.34	0.37
总体	2333	718	0.31	1999	686	0.34	3.29	0.09

云山青冈-长叶石栎-雷公鹅耳枥群落

雷公鹅耳枥	16	7	0.44	2	1	0.50	2.33	0.19
云山青冈	38	5	0.13	16	2	0.13	1.00	0.13
长叶石栎	43	26	0.60	21	26	1.24	1.73	0.35
杨梅叶蚊母树	41	12	0.29	28	7	0.25	1.50	0.20
木荷	11	7	0.64	1	6	6.00	3.5	0.18
马银花	42	53	1.26	34	52	1.53	1.82	0.69
总体	550	258	0.47	416	233	0.56	1.68	0.28

长叶石栎-云山青冈-橄榄槭群落

长叶石栎	6	6	1	-	6	-	2.00	0.50
橄榄槭	3	-	-	-	-	-	-	-
云山青冈	20	1	0.05	15	-	-	1.00	0.05
杨桐	13	5	0.38	6	5	0.83	1.67	0.23
野柿	3	-	-	-	-	-	-	-
苦枥木	2	-	-	1	-	-	-	-
黄檀	1	-	-	-	-	-	-	-
南酸枣	1	-	-	-	-	-	-	-
总体	311	82	0.26	264	80	0.30	54	0.17

南酸枣群落

南酸枣	42	2	0.05	1	-	-	2.00	0.02
华东楠*	112	21	0.19	86	17	0.20	1.62	0.12
长叶石栎*	51	28	0.55	29	26	0.90	2.33	0.24
长叶木姜子*	626	162	0.26	564	156	0.28	1.26	0.26
青钱柳*	9	-	-	2	-	-	-	-
总体	2184	399	0.18	1523	383	0.25	1.35	0.14

化香-南酸枣-华东楠群落

化香	9	-	-	1	-	-	-	-
香樟	2	-	-	-	-	-	-	-
南酸枣	3	-	-	-	-	-	-	-
长叶石栎	7	-	-	2	-	-	-	-
华东楠	6	-	-	3	-	-	-	-
拟赤杨	2	-	-	-	-	-	-	-
糙叶树	2	2	1.00	-	-	-	2.00	0.50
总体	130	12	0.09	90	9	0.10	1.20	0.08

青钱柳-华东楠群落

青钱柳	3	-	-	-	-	-	-	-
华东楠	29	7	0.24	18	7	0.39	1.00	0.24
灯台树*	2	-	-	-	-	-	-	-

长叶木姜子*	19	1	0.05	17	1	0.06	1.00	0.05
总体	106	15	0.14	83	15	0.18	1.07	0.13
西川朴-橄榄槭-华东楠群落								
西川朴	25	2	0.08	9	1	0.11	1.00	0.08
橄榄槭	19	3	0.16	3	-	-	1.00	0.16
华东楠	99	16	0.16	66	15	0.23	1.60	0.10
云山青冈	26	11	0.42	10	11	1.10	1.57	0.27
青钱柳	11	-	-	8	-	-	-	-
杭州榆	32	3	0.09	24	2	0.08	1.00	0.09
长叶石栎	15	13	0.87	8	11	1.34	3.25	0.27
长叶木姜子	200	21	0.11	174	19	0.11	1.24	0.09
天童锐角槭	3	1	0.33	1	-	-	1.00	0.33
披针叶茴香	177	15	0.08	93	13	0.14	1.25	0.07
总体	1013	192	0.19	776	178	0.23	1.56	0.12
华东野胡桃群落								
华东野胡桃	7	1	0.14	-	-	-	1.00	0.14
枫香	3	-	-	-	-	-	-	-
紫楠	33	13	0.39	7	5	0.71	1.63	0.24
西川朴	7	2	0.29	5	2	0.40	2.00	0.14
长叶石栎	12	7	0.58	5	7	1.40	3.50	0.17
南酸枣	1	-	-	-	-	-	-	-
华东楠	15	2	0.13	3	1	0.33	1.00	0.12
总体	346	60	0.17	263	49	0.19	1.36	0.13
华东楠群落								
华东楠	133	22	0.17	60	18	0.30	1.69	0.10
长叶木姜子*	64	9	0.14	55	9	0.16	1.13	0.13
南酸枣*	1	-	-	-	-	-	-	-
总体	1977	392	0.20	1496	356	0.24	1.49	0.12
枫香-华东楠群落								
枫香	1	-	-	-	-	-	-	-
华东楠	2	-	-	1	-	-	-	-
总体	35	6	0.17	30	6	0.20	1.50	0.11
糙叶树-橄榄槭-华东楠群落								
糙叶树	9	2	0.22	4	1	0.25	1.00	0.22
橄榄槭	13	1	0.08	7	-	-	1.00	0.08
华东楠	72	15	0.21	59	13	0.22	1.50	0.14
西川朴	3	-	-	-	-	-	-	-
总体	196	64	0.33	152	58	0.38	1.56	0.21
大叶冬青群落								
大叶冬青	9	6	0.67	2	5	2.5	2.00	0.33
青栲*	3	-	-	-	-	-	-	-
华东楠*	3	1	0.33	2	1	0.50	1.00	0.33
小果冬青*	1	-	-	-	-	-	-	-
檫木*	1	-	-	-	-	-	-	-
总体	28	8	0.29	13	6	0.46	1.60	0.18

*表示 RBA 超过 5% 的非优势种。 **：包含所有物种。

* indicates the non-dominant species whose RBA exceed 5%. **：Other species included.

RS (Ratio of total sprouts to total individuals), 萌枝率; PMSI, 有萌个体率 (Number of multi-stemmed individuals/number of all individuals); NSMSI (Number of all sprouts/ number of multi-stemmed individuals), 有萌个体平均萌枝数。

3、讨论

3.1 主要种的种群结构

树种的生物学、生态学特征决定了其在不同演替阶段群落中的地位和作用

是主导还是从属，在更新、演替过程中是替代还是被替代。而树种的种群结构类型则是其所处地位和作用、以及发展过程和趋势的综合表现。

优势种是在群落中居于主导地位的种类，因此，优势种的动态对群落的维持具有决定意义。各群落类型的优势种被归为不同的种群结构类型。单峰型种类绝大部分是不耐荫的先锋种，也有些种类是长寿命的构成群落超高层的组分的先锋种。个体径级分布集中反映了在立地遭受严重的干扰之后同时更新。间歇型类型，是主要的冠层组分之一。其随机性的胸径级频率分布反映了其个体的间歇型补充格局。这些种类具有中等程度耐荫或者耐荫的特性，幼苗的耐荫性较好，但中、高大个体的耐荫性有一定程度的降低。它们通常是中等程度干扰（如小尺度的林窗形成）后发生的次生演替过程的先锋种。这个类型的种类其特性在某种程度上介于先锋种与顶极种之间。大多数的间歇型类型种类可以被认为是顶极林林冠组成种中尚未分化完全的顶级性先锋种。同时，它们也是顶极微演替（Climax micro-succession）过程中易变的成分（Ohsawa, 1991）。逆-J型物种均为耐荫的顶极种，通常和部分间歇型种类一起构成林冠层。这两个类型之间的主要差异在于前者有大量年幼的个体，而后者相对缺乏。L型与单柱型种类耐荫性强，种群结构稳定，是顶级群落亚乔木层和灌木层的主要组成种。逆-J型和L型均可被认为是能长久存在于群落中的种群。这几个种组是群落不同层次结构的主要组分，反映了维持群落的物种更新过程的多样性。

上部坡面的4个群落类型中，处于前位的优势种均为逆-J型和间歇型类型。而即使为间歇型的种类，如木荷、雷公鹅耳枥等，其更新仍然是连续的，具有较多的小径级个体。在跨上部坡面和下部坡面分布的长叶石栎-云山青冈-橄榄槭群落类型中，其优势种中具有多个单峰型物种的存在。而下部坡面的9个类型，榆科物种，如西川朴、糙叶树和杭州榆以及槭树科的橄榄槭和天童锐角槭等多为间歇型类型，其余落叶阔叶乔木种，如南酸枣、青钱柳、华东野胡桃、枫香等均为单峰型，常绿阔叶乔木树种，华东楠和长叶石栎为逆-J型和间歇型，而长叶木姜子等则为L型。

一些物种在不同的群落类型表现出多样性的结构类型。如米槠和栲树在山体中下部的群落类型中为逆-J型，而在山体上部的群落类型中为间歇型。山体中下部土壤深厚而且平缓，可被认为是物种分布的核心区域，在这里，竞争是物种存在的主导因子。而在山体上部，土壤浅薄，坡度较陡，物种对生境的耐受能力是其存在的主导因子。顶极性物种通常生态幅度较窄，对逆境的适应能力不如先锋树种（Whitmore, 1990）。米槠和栲树为典型的中亚热带常绿阔叶林顶极性物种，其竞争能力强而适应性较弱。雷公鹅耳枥在山体上部的2个群落类型中更新良好也是明显的证据。

而某些物种在其占优势的各个群落类型中均为同样的结构类型。如木荷在占优势的各个群落类型中均为间歇型。木荷被认为是中亚热常绿阔叶林的顶极性先锋种，其间歇型结构显示该种对小规模干扰的敏感性，即种群在遭受小规模干扰后导致某一径级株数的大量增加。天童地区临近海边，易受台风影响，林窗形成频繁。木荷种子为风力散布，其种子具有高度移动性，并且具有休眠性，能通过林窗快速完成更新并修复自己的种群结构，使种群结构趋于稳定(蔡飞，1993)。而木荷具有较宽的生态幅度，耐瘠薄土壤(蔡飞，1993)，使得其在山体上部的2个群落类型中更新良好。长叶石栎、云山青冈除在云山青冈-长叶石栎-雷公鹅耳枥群落中为L型外，在其占优势地位的各个群落类型中均为逆-J型。其在云山青冈-长叶石栎-雷公鹅耳枥群落中为L型主要是严酷的生境限制了它们的生长。长叶石栎能在多个群落类型中成为优势种并连续更新，表明其具有很宽的生态幅度，具有很强的无性繁殖能力，并具有生活型的可塑性。南酸枣的单峰型种群结构表明其更新需要大规模的干扰。根据我们在天童国家森林公园进行的不同程度的砍伐试验，皆伐地上出现大量的南酸枣幼苗，而在皆伐且去表土的立地和间伐地上基本没有南酸枣幼苗(个人观察)。这表明南酸枣的更新需要大的开敞地(Open site)的形成。在自然条件下，这样的生境只有大的块体运动(Mass movement)能形成。南酸枣种子具有休眠性，在合适的生境形成后能够快速的恢复。其具有典型先锋种的特征，能快速生长至林冠层。华东野胡桃可能与其具有相似的特征。而其它落叶阔叶树种均为风力或鸟类散布种子类型，具有强度的移动性，能快速侵入新生干扰地，如林窗以及小尺度的坡塌等，如枫香、檫木和化香等均为常见的林窗侵入种，并不特定地与地表干扰相关。而槭树科的橄榄槭、天童锐角槭，榆科的西川朴、糙叶树等均为长寿命的先锋种(Da, 1992; Cao & Ohkubo, 1999; Sakai *et al.*, 1999)，未见于该地区的次生演替过程，表明它们与下部坡面不稳定的立地环境密切相关。其更新多为不连续的间歇型，有小径级个体的存在，也有一定的萌枝能力。榆科的种类，如 *Ulmus japonica*，其种子萌发和幼苗建立典型地限制于裸露的基质，如无凋落物覆盖的沉积泥沙或沙砾(Sakai *et al.*, 1999)，这样的生境没有草本层和凋落物层的遮光压力(Sakio, 1997)。同样，华东楠也表现出对砾石环境的特殊适应能力。其具有一定的耐荫性，可通过幼苗库和萌枝维持其种群，其种群结构也表现为连续。因此，华东楠可被视为下部坡面的地形顶极种(Topography climax species)。长叶木姜子和批针叶茴香具有很强的耐荫性，通过幼苗和萌枝旺盛地更新，但其本身为小乔木或大灌木，种群结构表现为L型，主要分布于亚乔木层和灌木层，是下部坡面各群落类型的主要伴生种。

3.2 主要种的更新特征

无性生长与幼苗之间的协调是植物生活史策略进化的中心 (Peterson , 2000)。实生苗和萌枝在不同种之间维持种群的重要性不相同 ,对有些物种而言 ,萌枝形成对种群的维持非常重要。萌枝通常比实生苗有更高的存活率 ,因为它们对环境压力有更高的耐受性 (Satoshi, 2004) ,在实生苗难以建立和存活的残酷或不稳定环境下 ,萌枝具有存活的优势。在群落遭受干扰而产生波动后 ,如果该群落中具有较强萌枝能力的物种所占比例大 ,那么这些物种具有短期内迅速恢复原来结构的优势 ,因此在干扰胁迫下 ,该群落具有较大的自我平衡调节能力和恢复力 ,因而具有较强的稳定性。萌枝更新和干扰强度、演替阶段和浓荫环境 (Heavy shading conditions) 密切相关。地表干扰和盛行强风有利于萌枝更新的物种 ,如长叶石栎 ,其强大的萌生能力 ,使得其在多个群落类型 ,特别是位于不稳定生境 (如上体上部的 US、CS、HH 和 LS 等) 中的类型 ,占据优势种地位的。通过萌枝进行自我替代 (Self-replace) 是该种非常常见的现象 (个人观察)。

干扰频率是群落水平上相对萌生频率的决定因子。云山青冈-长叶石栎-雷公鹅耳枥群落在所有群落类型中具有最高的萌枝率。其优势种也在出现的所有群落类型之中具有最高的萌枝率。盛行强风有利于萌枝更新的物种 (Bellingham , 1991) ,萌枝是木本植物在干扰期间恢复损失的生物量的有效方式 (Peterson , 2000) ,该群落类型的物种通过萌枝补偿植株矮小化造成的生物量的损失。萌枝植物倾向于生长在干旱贫瘠、环境恶劣的地区 (Ojeda , 1998) ,如马银花等。

一些明显未受损伤的树种形成与干扰无关的萌枝库 (Sprout bank) ,它们通常为自己的萌枝替代 ,最终导致生活史的延长 (Bellingham et al , 1996 ; Ohkubo et al , 1988)。如米槠和栲树等 ,萌枝可能是其对地上生物量损失后做出补偿的古老生态特征 (Valiente-Banuet et al.,1998)。当然 ,它们也有旺盛的幼苗库 ,能通过萌枝和幼苗库进行更新 ,这是耐荫顶极种的普遍特征 (Fernández-Palacios & Arévalo , 1998)。

木荷、黑山山矾等常绿阔叶树种 ,南酸枣、青钱柳、枫香和化香等落叶阔叶乔木树种的萌枝能力较低 ,可能与其将更多的资源投资于有性生殖过程有关。这样的物种大部分为先锋树种 (Fernández-Palacios & Arévalo , 1998)。在投资于萌枝进行的现世代的更新和投资于在同一位置或更远的立地上通过实生苗进行的后世代的更新之间 ,有一个生活史的资源协调 (Peterson , 2000)。对于萌枝植物来说 ,过早的将营养物质储存在地下器官还要付出其它方面的代价 ,那就是非萌枝植物会将有限的物质投资到后来的快速高生长上 ,从而快速占据垂

直空间资源，在争夺光线的竞争中具有极大的优势。而萌枝植物则由于其着眼未来的投资策略，低生长、慢成熟等使其在竞争光线时缺乏优势 (Midgley, 1996; Kruger *et al.*, 1997; Fladung, 2003)。也有报道木荷具有较强的萌枝能力 (王希华等, 2004)，但其研究针对灌丛，光并不是限制性因子。通常在演替前期植物的萌枝特征对群落的形成具有重要作用，但随着群落逐步走向成熟，萌枝的重要性已不太显著，而物种更多依靠种子进行更新。木荷的这种生活史对策的多样性可能是其广泛适应性的重要基础。

3.3 各群落类型的维持机制

演替为某一地段上一个群落被另一个群落代替的过程 (宋永昌, 2000)。而群落优势种在群落中占据主导地位，因此，群落的演替过程可以理解为是优势种的替代过程。而群落的优势种可归类为不同的种群结构类型，并与相应的更新类型相对应，通过群落优势种种群结构类型的确认可为群落演替阶段的诊断以及发展趋势的推测提供新途径 (达良俊等, 2004)。

对于稳定的山体中下部而言，已有的研究指出该地的演替系列为灌丛、马尾松林、马尾松-木荷林、木荷-马尾松林、木荷-栲树林和栲树林，从次生演替的初始阶段发展到稳态植物群落需 80-100 年时间 (丁圣彦, 1999; 宋永昌等, 1995)。宋永昌和王祥荣指出，天童国家森林公园东坡栲树多而西坡米槠多。在北半球地区，东北坡最湿润而西南坡最干燥 (Day, 1974)。因此，米槠可能比栲树更为耐干旱。而我们的研究中，无论是西南坡样地还是东北坡样地，米槠均大大超过栲树。由于上述演替系列建立于生态站周围的凹坡上 (图 2-2)，可能并不能代表该地中生生境的演替过程。而同样作为中国东部常绿阔叶林主要优势种的米槠可能是该地中生生境最顶极的物种。木荷-米槠-石栎群落第一优势种为木荷，其更新是波动性的，表现出来的是顶级先锋种的特征，而其下位的米槠则是连续更新，如无干扰的情况下，木荷将逐渐从群落中衰退，逐渐向以米槠为最大优势种的群落发展。但木荷在群落各个演替阶段中均具有较高的光合作用速率，而呼吸作用速率又较低，物质累积较多 (丁圣彦, 1999)，加之其种子为风力散布，生长速度快，能快速占领林窗并迅速恢复其种群。天童地区为台风频繁的区域，林窗形成频繁。因此，木荷将长期存在于群落之中。对于长叶石栎-云山青冈-雷公鹅耳枥群落而言，其前位优势种长叶石栎和云山青冈均为连续更新，而在山体中下部的优势种米槠则在此表现出间歇型更新的格局，无法取代长叶石栎和云山青冈的位置，因此，该类型为陡坡立地上的地形顶极群落类型，已达到顶极阶段。如无干扰，雷公鹅耳枥等落叶树种将逐渐退出。但该群落所处立地坡度较大，土壤浅薄，由台风和小尺度的坡塌以及树木反根 (Uprooting) 形成的林窗频繁，为雷公鹅耳枥等落叶树种提供了更新的机

会。而云山青冈-长叶石栎-雷公鹅耳枥群落各优势种更新良好。该群落类型低矮，光照强，为落叶阔叶树种如雷公鹅耳枥等提供了很好的更新机会和场所。而常绿阔叶树种长叶石栎、云山青冈等具有很好的生活型可塑性，发生了生长型的转化以适应这个特殊的生境。因此，该群落类型为山脊生境的地形顶极群落类型。长叶石栎-云山青冈-橄榄槭群落中，落叶阔叶树种更新困难，而长叶石栎、云山青冈等更新连续，如无大的干扰，落叶阔叶树种将逐渐退出群落，而形成长叶石栎和云山青冈等占绝对优势的群落类型。

而在下部坡面不稳定立地，物种成为优势种，必要条件并不是耐荫性，而是个体的寿命。长寿命的先锋种可以和短寿命的先锋种同时侵入新生干扰地。如果立地长期稳定，当短寿命的先锋种逐渐消退后，它们便得以成为优势种 (Sakai *et al.* , 1998)，同时由于这些种在群落中长期位于超高层，处于支配地位，又起着与顶极种相同的作用，因此被成为顶极性先锋种 (达良俊, 1992)。南酸枣群落第一优势种南酸枣为单峰型种群结构，更新困难，而下位的种，华东楠、长叶石栎等均为连续更新类型，如无大的干扰，如滑坡、泥石流等形成的大的开敞地，群落将逐渐向华东楠、长叶石栎等为优势种的群落发展。华东楠群落中，优势种华东楠更新连续，因此，群落将长期得以维持。大叶冬青群落其优势种大叶冬青更新连续，强大的有性和无性繁殖繁殖能力使其具有保持这种优势的能力。西川朴-橄榄槭-华东楠群落中，前位优势种西川朴和橄榄槭均为间歇型类型种群结构，中径级个体的缺损，表明其耐荫性较差，而其生长速度又非常缓慢 (图5-2)，在稳定情况下，将逐渐被连续更新的华东楠、云山青冈和长叶石栎等取代。化香-南酸枣-华东楠群落中，优势种除长叶石栎和华东楠外，均为单峰型种群结构，在稳定情况下，将逐渐发展为以长叶石栎和华东楠等为优势种的群落类型。青钱柳-华东楠群落中，优势种青钱柳和华东楠种群结构分别为单峰型和逆-J型，在稳定情况下，将逐渐向以华东楠为优势种的群落类型发展。枫香-华东楠群落中，枫香和华东楠种群结构类型分别为单峰型和间歇型，在稳定情况下，将逐渐向以华东楠为优势种的群落类型发展。华东野胡桃群落中，紫楠和华东楠种群结构虽然为单峰型，但是其在较小的径级处有大量的个体，表明其更新旺盛，处于发展期，在稳定情况下，它们将与逆-J型的长叶石栎一起，逐渐替代前位优势种，如华东野胡桃和枫香等。糙叶树-橄榄槭-华东楠群落中，在稳定情况下，连续更新的华东楠将逐渐替代间断性更新的前位优势种，糙叶树和橄榄槭。总体而言，下部坡面各群落类型优势种中，壳斗科物种，长叶石栎和云山青冈，类似于 *Quercus crispula*，种子萌发需要较厚的凋落物覆盖的土壤 (Sakai *et al.* , 1998)。枫香、化香和香樟为典型的林窗侵入种，更新并不特别需要地表干扰。其余种均为局限分布于下部坡面的种 (表3-1)，其更新大多依赖于地表干扰和不稳定的基质。缺

乏草本植物和凋落物遮光胁迫的新生干扰地，为其提供种子萌发和幼苗、幼树建立的安全生境，而林窗形成干扰（Gap formation disturbance）则是其幼树成长进入冠层的途径（Sakio, 1997; Sakai *et al.*, 1998），因此，不同类型、强度和频度的干扰在其生活史不同阶段具有不同的作用。作为下部坡面各群落类型重要顶极种的华东楠、长叶石栎和云山青冈其分布在微地形单元上具有差异（表3-5），在土壤相对较厚的LS和部分FS样方，长叶石栎和云山青冈将是重要的顶极种，相反，在土壤浅薄，以砾石基质为主的FT、RB和部分FS，华东楠则将是最重要的顶极种。但是，实际上长寿命的先锋种通过长期存留，很可能在其生活史期间会出现适合这些物种更新的干扰，从而保证其有效的更新。

不同地形部位具有不同类型和强度的干扰，从而形成不同的演替格局。就上部坡面中生环境而言，由单株冠层个体枯死形成小林窗并由此导致的逐树替代（Tree by tree）可能是群落更新的主要机制（Shimuzu, 1984; Enoki, 2003）。而对特殊生境，如上部坡面的山体上部以及下部坡面等，外源性干扰，如海风、地表干扰等比林窗干扰更为重要，因为重复的干扰阻碍了顶极树种的定居，从而形成特殊的地形群落。

第六章 多优势种常绿阔叶林主要种的结构及空间格局

树木的空间格局是森林的重要特征，可以用来分析冠层替代、更新、干扰后的森林动态变化以及树种之间的生物学特征，如竞争、扩散或成树-幼树关系等(Arévalo & Fernández-Palacios, 2003)，因此，一直是生态学研究的热点问题之一。各种生态学现象通常与其研究的尺度密切相关(Manabe *et al.*, 2000; James *et al.*, 2003)。物种空间分布格局类型的确定具有尺度依赖性，在小尺度上为集群分布的种在大尺度上可能为随机分布或均匀分布(王本洋和余世孝, 2005)。同样，物种以及同种不同发育阶段同生群之间空间关联也会随研究尺度的改变而改变(Manabe *et al.*, 2000)。因此，在评价植被的结构和动态时，观察和分析的尺度非常重要。

前面各章研究了微地形的空间分化是形成物种和群落多样性的决定因子之一。而在微地形单元乃至群落内部，还存在更小尺度地形的分化(Yoshida & Ohsawa, 1996; 1999; Yamada *et al.*, 2000; Enoki, 2003)。群落内部空间的分化是大量的物种，尤其是生态等值种(Equivalent species)得以共存的重要条件之一(Daubenmire, 1968)。因此，本章以一个多优势种常绿阔叶林群落为例，从群落本身的属性，即内部主要种的结构及其在不同尺度下的空间格局和空间关联出发，探讨物种空间分化及其共存。

1、研究方法

1.1 数据来源

选择米槠(*Castanopsis carlesii*)-木荷(*Schima superba*)-栲树(*C. fargesii*)-长叶石栎(*Lithocarpus harlandii*)群落的CS-1, US-1~US-4等5个样方，共计2000m²。

1.2 数据处理

以大小级指数(Size distribution index, SDI)计算偏离种群胸径分布范围中点值的系数(Coefficient of skewness)并以此来估计种群更新的连续性(Satoshi *et al.*, 2004)。计算公式为：

$$SDI = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (x_i - 0.5)^3, \text{ 其中 } x_i = d_i / D$$

N为样方内某一种群的总个体数， x_i 为第*i*个个体胸径的标准化变化范围(0-1)，即第*i*个个体胸径与样方内该种群最大个体的胸径(D)的比值。种群结构为L型或逆-J型的种群小径级个体数量多，其SDI为负值，相对较小，而种群结构为单峰型的种群缺乏小径级个体，其SDI为正值，并相对较大。

物种的空间分布格局采用 $m-m$ 法(Iwao, 1972)。采用连续增加的样格大小

(Mesh size) 计算单个种群的 $m^* - m$ 关联。其中 m^* 和 m 分别代表平均拥挤程度和平均密度。

$$m^* = \frac{\sum_{i=1}^q x_i(x_i - 1)}{\sum_{i=1}^q x_i}, \quad m = \frac{\sum_{i=1}^q x_i}{q}$$

其中 x_i 和 q 分别代表第 i 个样格的种群个体数和样格的数量。当种群为随机分布时, m^*/m 等于 1, 当种群为集群分布时, m^*/m 大于 1, 当种群为均匀分布时, m^*/m 小于 1。当个体聚集时, 可以从 m^*/m 曲线的变化上分离出平均聚块大小, 当曲线下降最陡时, 样方大小相当于个体群的大小, 当 m^*/m 扁平时, 样方大于个体群所占的面积。

利用 ρ 指数判断基本单位的随机、集群和均匀分布格局。计算公式为:

$$\rho = \left(\frac{m_i^* - m_{i-1}^*}{m_i - m_{i-1}} \right)$$

其中 $i=1, 2, 3, \dots$, 代表样格的级次。当样格子级为最小时 ($i=1$),

$$\rho_1 = \frac{m_1^*}{m_1}$$

。只计算个体数量超过 3 个的层次的空间格局。

利用 Iwao 的 ω 指数 (Iwao, 1977) 测定物种与层次之间的分布关联格局。Iwao 的 ω 指数反映了独立种群或物种之间的空间关联程度。指数的变化范围为最大值+1 (完全重叠), 通过 0 (独立出现) 到最小值-1 (完全排除)。计算公式为:

$$\omega_{(+)} = \frac{\gamma - \gamma_{(ind)}}{1 - \gamma_{(ind)}} \quad \gamma \geq \gamma_{(ind)}$$

$$\omega_{(-)} = \frac{\gamma - \gamma_{(ind)}}{\gamma_{(ind)}} \quad \gamma \leq \gamma_{(ind)}$$

$$\gamma = \frac{\begin{pmatrix} m_{yx}^* & m_{xy}^* \\ m_x & m_y \end{pmatrix}}{\begin{pmatrix} m_x + 1 & m_y + 1 \\ m_x & m_y \end{pmatrix}}, \quad \gamma_{(ind)} = \frac{1}{\begin{pmatrix} m_x + 1 & m_y + 1 \\ m_x & m_y \end{pmatrix}}$$

其中, m_x 和 m_x^* 分别为种 X 的平均密度和平均拥挤程度, m_y 和 m_y^* 分别为种

Y 的平均密度和平均拥挤程度, m_{xy}^* 为种 Y 对种 X 的平均拥挤程度, m_{yx}^* 为种 X 对种 Y 的平均拥挤程度。

以 5m × 5m, 10m × 10m 和 20m × 20m 的样方作为单位大小来计算 ω 指数, 以评价种间和种内不同层次的个体群之间空间关联性的尺度依赖。

2 研究结果

2.1 群落物种组成及结构特征

群落中共出现 62 个种, 其中常绿针叶乔木 1 种, 常绿阔叶树种 45 种, 落叶阔叶树种 16 种。总体基部面积为 26.8m²ha⁻¹。群落多样性指数(Shannon-Wiener index)为 3.68(bit)。群落为多种共优势类型, 优势种分别为米槠、木荷、栲树、长叶石栎和黑山山矾 (*Symplocos heishanensis*), 累积 RBA 达到了 69.9%, 均为常绿阔叶乔木。RBA 超过 1% 的种有 13 个, 3 个为落叶阔叶树种, 即雷公鹅耳枥 (*Carpinus viminea*)、茅栗 (*Castanea seguinii*) 和檫木 (*Sassafras tzumu*), 其余 10 个为常绿阔叶树种。在本研究中, 选择这 10 个常绿阔叶树种为研究对象, 累积 RBA 值达到 81.9% (表 6-1)。同时这些种也是中国东部常绿阔叶林的主要组成树种。在这 10 个种中, 连蕊茶 (*Camellia fraternna*) 个体数最多, 达 299 棵, 其次为浙江新木姜子 (*Neolitsea aurata* var. *chekiangensis*), 为 208 棵, 而在优势种中, 木荷个体数最多, 为 77 棵。同时, 木荷也具有最大胸径和平均胸径, 分别为 49.5cm 和 18.5±7.9cm。SDI 黑山山矾最大, 为 0.003, 其余均为负值。

表 6-1 群落主要常绿树种的种群参数

Table6-1 Population parameters of main evergreen tree species in the community

植物名称	种名缩写	个体数	大小级指数	最大胸径 (cm)	平均胸径 (cm)	相对优势度 (%)
Species	Species code	No.	SDI	Max. DBH	Mean DBH	RBA
米槠*	CAC	38	-0.029	35.5	16.7 ± 15.0	21.6
木荷*	SCS	77	-0.048	49.5	18.5 ± 7.9	21.1
栲树*	CAF	23	-0.038	37	13.2 ± 12.9	11.3
长叶石栎*	LIH	32	-0.047	33.5	9.2 ± 9.6	9.6
黑山山矾*	SYH	23	0.003	23	12.7 ± 4.3	6.2
浙江新木姜子	NEC	208	-0.026	10.5	4.9 ± 1.6	3.57
小叶青冈	NYG	7	-0.019	33.7	12.5 ± 11.7	2.79
云山青冈	NYN	14	-0.045	29.5	7.4 ± 8.6	2.53
连蕊茶	CAF	299	-0.011	4.5	3.0 ± 0.45	1.63
红楠	MAT	22	-0.074	29.5	3.2 ± 6.0	1.47

表示优势种。 indicates the dominant species.

CAC: *Castanopsis carlesii*; SCM: *Schima superba*; CAF: *C. fargesii*; LIH: *Lithocarpus harlandii*; SYH: *Symplocos heishanensis*; CYG: *Cyclobalanopsis gracilis*; CYN: *C. nubium*; NEC: *Neolitsea aurata* var. *chekiangensis*; MAT: *Machilus thunbergii*; CAF: *Camellia fraternna*

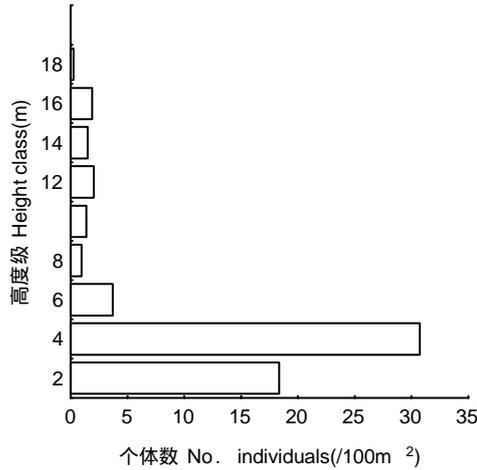


图 6-1 样地全部种类的高度级频率分布图

Fig6-1. Tree height-class frequency distribution for all the species in the community

由图 6-1 可以看出，所调查的群落除草本层外，林木层可以分为三层，由下至上分别为灌木层（第 1 层）、亚乔木层（第 2 层）和乔木层（第 3 层）。第 1 层为 8m 以下，高度级顶点在 2~4m，第 2 层为 8~14m 以下，个体高度级的顶点为 10~12m，第 3 层为 14m 以上，个体高度级的顶点为 14~16m。各个种在空间层次上表现出不同的特征。米槠和栲树均为第 1 层个体数最多，而第 3 层个体数最少。木荷、长叶石栎和云山青冈均为从第 1 层向第 3 层递减。黑山山矾第 1 层个体数最多。小叶青冈、红楠、浙江新木姜子和连蕊茶均没有第 3 层。小叶青冈第 2 层个体数超过第 1 层，而红楠和浙江新木姜子均只有 1 个个体进入第 3 层。连蕊茶全部个体集中于第 1 层（表 6-2）。

2.2 种群空间分布格局

不同种之间以及同种不同层次之间表现出复杂多样的分布格局（表 6-2）。以总个体数考虑，米槠、木荷和长叶石栎为随机分布，但是米槠和木荷基本成分为个体群，而长叶石栎为单个个体。栲树、小叶青冈、黑山山矾、浙江新木姜子和连蕊茶为集群分布，但是其基本成分各有不同。栲树和小叶青冈为个体，黑山山矾、浙江新木姜子和连蕊茶为个体群。云山青冈和红楠为均匀分布，但前者的基本成分为个体群，而后者为单个个体。个体分布格局在不同的层次之间也有很大的差别。米槠、木荷、小叶青冈、云山青冈、红楠、浙江新木姜子和连蕊茶的第 1 层表现为与相应种的总个体相同的分布格局，栲树第 1 层虽仍为集群分布，但是分布的基本成分发生了转变，为个体群，长叶石栎和黑山山矾分别表现为以个体群和个体为基本成分的均匀分布。而从第 2 层向第 3 层或第 1 层，集群分布的逐渐转变为随机或均匀分布，而基本成分则由个体群变为个体。

不同种之间以及同种不同层次之间个体群大小同样具有很大的变化。就基本聚块大小而言，米槠、木荷的第 1 层，栲树的第 2 层，黑山山矾和浙江新木姜子

的总体最小，为 25m² 而栲树和小叶青冈的整体最大，为 200m²。3 个种具有次级聚块，面积分别为 100 m² 和 200 m²。

表 6-2 主要种的空间分布格局

Table 2 The pattern of spatial distribution of individuals 1.5 of height for major tree species

物种 Species	层次 Layer	个体数 No.	分布格局 Distribution pattern	基本成分 Basic units	聚块大小 Clump size(m ²)	
					基本 Basic	次级 Secondary
米槠 [*] CAC	Total	38	Random	Colony	50	-
		18	Random	Colony	25	-
		8	Random	Individual	-	-
		12	Random	Individual	-	-
木荷 [*] SCS	Total	77	Random	Colony	50	-
		35	Random	Colony	25	-
		30	Uniform	Individual	-	-
		12	Uniform	Individual	-	-
栲树 [*] CAF	Total	23	Aggregated	Individual	200	-
		12	Aggregated	Colony	50	-
		3	Random	Individual	-	-
		8	Uniform	Colony	25	-
长叶石栎 [*] LIH	Total	32	Random	Individual	-	-
		16	Uniform	Colony	50	-
		13	Aggregated	Individual	50	-
		3	Uniform	Individual	-	-
黑山山矾 [*] SYH	Total	23	Aggregated	Colony	25	100
		3	Uniform	Individual	-	-
		18	Aggregated	Colony	25	100
		2	-	-	-	-
小叶青冈 CYG	Total	7	Aggregated	Individual	200	-
		3	Aggregated	Individual	200	-
		4	Aggregated	Individual	200	-
云山青冈 CYN	Total	14	Uniform	Colony	50	-
		10	Uniform	Colony	50	-
		3	Random	Individual	-	-
		1	-	-	-	-
红楠 MAT	Total	22	Uniform	Individual	-	-
		21		Same as total		
		1	-	-	-	-
浙江新木姜子 NEC	Total	208	Aggregated	Colony	25	200
		207		Same as total		
		1	-	-	-	-
连蕊茶 CAF	Total	299	Aggregated	Colony	50	200
		299		Same as total		

种名缩写见表 1。Aggregated：集群；Random：随机；Uniform：均匀。Colony：个体群；Individual：单株个体。

Species codes see Table 1.

2.3 种群空间关联

空间关联()在不同的物种、层次以及空间尺度上发生变化(表 6-3)。第层的个体分布通常与下层个体负关联。这种趋势在 25m^2 尺度上的米楮、木荷和栲树等树种最为明显。在这一尺度下,有些处于不同层次的同种同生群之间也倾向于彼此排除,如栲树,各个层次之间完全排除。在主要的冠层组成种中,米楮和木荷在各个尺度上都表现出了较好的正关联,而栲树与米楮和木荷之间,在较小尺度(25m^2 , 100m^2)上表现出强烈的负关联。而 2 个林下种,浙江新木姜子和连蕊茶,在小尺度上表现为其它物种独立出现,而在较大尺度上,表现为较好的正关联。随着空间尺度的增加,总体趋势表现为负关联减少而正关联增加。如在 25m^2 、 100m^2 和 400m^2 上表现出较小值(<-0.30)的种对分别为 109、64 和 43,完全排除的种对数量减少最为明显,而表现出较大值(>0.30)的种对分别为 4、26 和 59。

表 6-3 以 指数度量的不同层次群体的空间关联性

Table6-3 Spatial association among cohorts in different layers by using λ -index at different scales.

Species	CAC	SCM	CAF	LIH	SYH	CYG	CYN	NEC	MAT												
Layer																					
a. 5m × 5m																					
CAC	-1.00																				
	-0.63	0.09																			
	0.05	-0.14	0.21																		
SCM	-0.11	0.27	-0.33	-0.16																	
	0.07	0.19	0.16	-0.81	-0.11																
	0.17	-1.00	-1.00	-0.81	0.07	-1.00															
CAF	-1.00	-1.00	0.26	0.05	-0.11	-1.00	-1.00														
	0.01	-1.00	-0.17	-0.14	-0.33	-1.00	-1.00	-1.00													
	-0.72	0.03	-0.17	0.09	0.13	-1.00	0.40	-1.00	-1.00												
LIH	-0.65	-1.00	-0.48	-0.12	-0.18	0.00	-0.49	-1.00	0.06	0.03											
	0.03	-1.00	0.09	0.04	-0.11	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00											
	0.03	-1.00	0.09	-0.24	-1.00	-1.00	-1.00	0.31	0.33	-1.00	-1.00	-1.00									
SYH	-0.51	0.01	-0.62	-0.49	0.18	0.23	0.17	-1.00	-0.44	0.02	0.16	-1.00	-1.00								
	-1.00	-1.00	-1.00	0.01	0.03	0.14	-1.00	-1.00	0.19	-1.00	0.13	-1.00	-1.00	0.07							
CYG	-1.00	-1.00	-1.00	-0.24	0.09	-1.00	0.08	-1.00	-1.00	0.06	0.09	-1.00	-1.00	0.36	-1.00						
	0.18	-1.00	-1.00	0.14	0.13	-1.00	0.32	-1.00	-1.00	0.02	0.05	-1.00	-1.00	0.01	-1.00	-1.00					
CYN	-0.11	-1.00	-1.00	-1.00	-0.47	-1.00	-0.33	-1.00	0.00	-0.50	0.03	-1.00	-1.00	-1.00	0.15	-1.00	0.10	-1.00			
	0.03	-1.00	-1.00	-1.00	0.09	-1.00	-1.00	-1.00	0.14	-1.00	0.08	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	-1.00	0.10				
NEC	0.12	-0.08	0.09	0.15	0.05	-0.39	-0.19	-0.10	0.03	0.01	0.07	0.09	0.05	0.05	-0.03	0.05	0.13	-0.50	0.05		
MAT	0.01	0.08	-0.04	0.02	0.23	-0.05	-0.05	0.03	-1.00	-0.76	-0.41	-1.00	-1.00	0.01	-1.00	-0.37	-0.22	0.09	0.10	-0.17	
CAF	-0.06	-0.05	0.18	0.09	-0.10	0.29	-0.38	0.01	0.12	-0.09	-0.18	0.08	-0.02	0.02	0.07	-0.55	-0.39	-0.28	-0.55	-0.09	0.09
b. 10m × 10m																					
CAC	-0.76																				
	0.26	0.34																			
	0.40	0.24	0.31																		
SCM	-0.07	0.20	-0.17	-0.03																	
	-0.17	0.02	0.38	-0.48	-0.22																
	0.11	-0.38	0.15	-0.05	-0.11	-0.87															
CAF	-1.00	-1.00	0.03	0.33	0.14	-1.00	0.03														
	-0.44	-1.00	-0.58	-0.43	-0.25	0.18	-0.79	-0.17													
	0.24	0.15	0.30	0.00	0.17	-0.79	0.67	-0.17	-0.84												
LIH	-0.57	-0.23	-0.49	-0.51	0.16	-0.23	-0.61	0.17	0.18	-0.04											
	0.03	0.19	0.20	-0.24	-0.33	0.42	-0.44	-1.00	-1.00	-0.58	-0.49										
SYH	-0.63	-1.00	-0.44	-0.05	0.34	-0.44	-1.00	0.22	0.19	-0.58	0.17	0.22									

3 讨论

3.1 群落物种组成及群落性质

在冲绳岛 (Okinawa Island, 26° 49' N, 128° 5' E, 250-330m a.s.l) 北部以 *Castanopsis sieboldii* 和 *Schima wallichii* 为优势种的老龄常绿阔叶林 BA (基部面积, 下同) 达到 45.7 m²ha⁻¹ (DBH 10cm), 前者的相对优势度 (RBA) 达到 49% (Enoki, 2003)。在武夷山 (27° 42' 30" N, 117° 44' 51" E, 700m a.s.l) 以米楮和甜楮 (*C. eyrei*) 为优势种的常绿阔叶林 BA 值为 29.3 m²ha⁻¹ (DBH 3cm) 2 个优势种的相对优势度分别为 29.5% 和 14.6%, 其最大胸径分别为 74.2cm 和 75.4cm (方燕红, 2005)。在奄美大岛 (Amami Island, 28° 19' 52" N, 129° 27' 06" E, 320m a.s.l), *C. sieboldii* ssp. *lutchuensis* 和 *S. wallichii* 为优势种的常绿阔叶林 BA 值为 70.14 m²ha⁻¹ (H 1.3cm), 前者的相对优势度达到 46.36% (Hara *et al.*, 1996)。而在对马岛 (Tsushima Island) 的龙良山森林保护区 (Tatera Forest Reserve, 34° 25' N, 129° 20' E) 以 *C. cuspidate* var. *sieboldii* 和 *Distylium racemosum* 为优势种的常绿阔叶林其 BA 值达到 63.9 m²ha⁻¹ (DBH 5cm), 2 个优势种的积累相对优势度达到 71%, 最大个体的 DBH 达到 209.8cm (*C. cuspidate* var. *sieboldii*) (Manabe *et al.*, 2000)。就我们研究的以米楮和木荷为最大优势种的群落而言, BA 值仅为 26.8m²ha⁻¹ (H 1.5cm), 第二优势种木荷具有与第一优势种米楮相当的相对优势度值, 分别为 21.6% 和 21.1%。最大胸径为落叶阔叶乔木雷公鹅耳枥的 52cm, 而常绿阔叶乔木中, 最大为木荷, 49.5cm, 米楮的最大胸径为 35.5cm, 栲树为 37cm。每个生境的物质生产, 具有一种相对固定的能力, 此种潜力取决于全部土壤和大气因子的生态总和 (Daubenmire, 1968)。冲绳岛、武夷山和奄美大岛比天童国家森林公园 (29° 48' N, 121° 47' E, 390m a.s.l) 纬度更低, 水热条件更为优越, 而龙良山森林保护区虽然更为偏北, 但是其年平均降水量比天童国家森林公园却更为丰富, 达到 2140.2mm, 且其林龄也远大于研究的群落。实际上, 天童国家森林公园已经是米楮和栲树等树种的分布北缘, 只是濒临沿海, 再加上东、西、北三面环山, 南面开向宽谷平原的特殊“椅状”地形, 形成了温暖湿润的小气候, 才使得该地发育大面积的以米楮和栲树等为优势种的群落 (宋永昌和王祥荣, 1995)。此外, 生物量会随演替的进程而发生变化 (宋永昌和王祥荣, 1995)。天童国家森林公园地处丘陵地区, 人为干扰频繁, 上世纪 50 年代该地的森林遭受过大规模砍伐。从优势种的年龄看, 米楮最大年龄为 60 年, 木荷为 63 年, 栲树为 75 年¹⁰, 表明群落年龄相对还比较年轻。而群落第一优势种虽为米楮, 但是作为演替系列种的木荷还具有很高的相对优势度, 而且优势种达 5 个之多, 说明所研究的群落还处于演替顶极阶段的前期 (达

¹⁰ 米楮和栲树年龄为通过树芯实测, 木荷年龄为通过回归方程获得 (丁圣彦, 1999)。

良俊等, 2004), 将继续沿以米楮为绝对优势种的方向发展。

3.2 种群分布格局

集群分布是植物种群最普遍的分布样式。在各种森林生态系统中, 许多树木趋向于斑块状分布 (Patchily distributed) (Putz ; 1983 ; Nakashizuka , 1989 ; Taylor *et al.* , 1996 ; Akashi , 1996 ; Manabe & Yamamoto , 1997 ; Manabe *et al.* , 2000 ; Arévalo & Fernández-Palacios, 2003)。在自然情况下, 这是树木生长、存活以及竞争等的适宜微环境条件分异的结果。同时, 处于生活史周期不同发育阶段的同生群, 如幼苗、幼树以及成树等, 往往表现为不同的分布格局 (Yoshida & Ohsawa , 1996 ; Sakio , 1997 ; Nishimura *et al.* , 2002)。

对亚热带常绿阔叶林主要优势种的分布格局的研究表明, 大多数的壳斗科物种, 如甜楮、米楮、栲树、红栲 (*C. hystrix*) 和青冈 (*Cyclobanopsis glauca*) 等种类整体上均为集群分布, 而对于不同发育阶段而言, 从幼苗向成树, 则逐渐由集群分布转变为随机分布 (陈小勇等, 1996 ; 张庆费等, 1997 ; 蔡飞和宋永昌, 1997 ; 金则新, 1999 ; 洪伟等, 2001 ; 闫淑君等, 2002)。木荷也有相似的分布格局 (蔡飞和宋永昌, 1997)。实际上, 物种的分布格局是多样的, 分布的基本成分包括单株个体和个体群, 单株个体的分布格局可能是集群、随机或者均匀的, 而基本成分为个体群时, 在个体群内部个体的分布可能是随机的, 或者是均匀的, 而个体群的分布也可能是随机的、均匀的或者集群的 (Iwao, 1972)。因此, 物种是多级复合分布的 (周国法和徐汝梅, 1998)。

米楮和木荷均表现为以个体群为基本成分的随机分布格局。但是它们的成因可能是不一样的。米楮的这种分布格局与它的种子散布格局有关。米楮的种子为较大的坚果, 多是聚集在母株周围。而个体群的随机分布则表明它们在这个地段上的广泛适应性。木荷的这种格局可能与林窗更新密切相关, 木荷的幼苗往往是在光照较好的地段聚集 (蔡飞和宋永昌, 1997)。但是林窗的形成是随机的。而随着发育阶段的向前推进, 由于种内和种间竞争造成的自疏或它疏, 使得其分布的基本成分转变为单株个体, 分布格局维持随机或向均匀转变。而栲树、黑山山矾和小叶青冈的大径级群体 (第 层或第 层) 为以个体群为基本成分的均匀分布或以个体为基本成分的集群分布格局, 表明它们的分布可能局限于限制性的生境之中。而长叶石栎和云山青冈的分布格局表明它们幼树的广泛适应性而中径或大径级个体分布的局限性。红楠幼树也表现出了很好的适应性。浙江新木姜子和连蕊茶作为小乔木和灌木, 长期生活在林下, 可能是多个世代的混合体。而个体群的基本聚块大小在不同物种以及同种不同层次之间发生变化, 表明最适微环境条件不但在种间有差异, 在同种的不同发育阶段之间也有差异。

3.3 种群空间关联及尺度依赖

物种不同层次同生群之间和种间群体的空间关联是不同的。这些关联可能是不同的适宜微环境条件和群体之间竞争的结果。群体之间的正关联可能是因为具有相似的微环境条件，而同时它们之间的竞争又比较弱。空间关联随尺度的变化而变化，表明控制格局的关键因子可能随尺度而变化的 (Manabe *et al.*, 2000)。

在 25m^2 尺度，个体间的空间关联可能反映了对冠层位置的竞争关系，因为米楮、木荷、栲树等的位于乔木层的树冠一般都在 25m^2 左右 (个人观察)。树冠的生长通常要避免相互覆盖，因此导致了在这个尺度下的负关联。对于一些耐荫性弱的种类，如黑山山矾，它们处于亚乔木层或灌木层的个体很难在乔木层树冠之下生存，因此，在树冠之下可能要排除很长时间。在这个尺度下，最大的负关联往往出现在乔木层与亚乔木层和灌木层之间。

在较小尺度上 (25m^2 , 100m^2)，米楮和木荷具有较好的正关联，而它们与栲树都具有明显的负关联，说明它们之间在生境上发生了分离。对于天然植物群落而言，可以有两个或更多的优势种生活在一起，因为物种之间不会具有完全相同的需求与忍耐力 (Daubenmire, 1968)。作为生态等值种，米楮与栲树之间生境的分离，使得在某一地段上，具有相似耐荫性的这 2 个种，有可能分享顶极的地位。而在小尺度上对自身处于下层的个体具有强排除影响的米楮、栲树和长叶石栎等，均具有很好的萌枝能力 (图 6-1)。在竞争进行激烈的群落中，营养繁殖这个特性具有积极的生存价值，使得它们的种群得以维系，并更能维持在群落中的优势地位。随尺度的增加，个体之间的正关联表现得更强，这可能是微环境条件的变化为具有不同需求的物种提供了共存所需的更多的微生境 (Manabe *et al.*, 2000)。

3.4 种群结构及更新

群落的 5 个优势种中，除黑山山矾外，SDI 均为负值，且相对较小，表明这些种的更新是连续的。米楮、木荷和栲树是主要的冠层组成种，米楮和木荷在空间层次上也是连续的，而栲树则在第 1 层上表现出一定程度的缺损 (表 6-2)。米楮的第 1 层与第 2 层在各个尺度上均不排除，表明该种有极强的耐荫性。而木荷的第 1 层与第 2 层之间在各个尺度空间上是排除的，虽然这种排除并不强烈，而与米楮和栲树在小尺度 (25m^2) 上是强烈排除的，在较大尺度上，是弱排除的 (表 6-3)。木荷对林窗的形成非常敏感，能快速占据林窗并疾速生长，其亚乔木层个体并不以受压个体而存在，而是与乔木层个体发生了水平分布上的分离。栲树也是较为耐荫的种类 (钟章成, 1988; 丁圣彦, 1999; 达良俊等, 2004)，但在本群落中，其冠层个体的分布局限于限制性的生境之中，第 1 层的缺损，可能是该种的中径级个体受压能力并不很强，仅就其少量的第 1 层的个体而言，其分布也

是与米槠、木荷和其自身的第 层个体在较小的尺度上 (25m², 100m²) 是排除的。但是较多的幼树以及较强的萌枝能力,能保证该种群在群落中的稳定存在(图 6-2)。长叶石栎和云山青冈从第 层到第 层,数量逐次减少,仅有少量个体进入第 层,可能其耐荫性较强,但竞争能力较弱。小叶青冈个体集中于第 层和第 层,其集群分布表明其分布在限制性生境之中。和云山青冈和长叶石栎一样,为高海拔分布的树种(浙江森林编委会, 1993)¹¹,在低海拔处分布往往表现出较弱的竞争力,在激烈的竞争中,往往表现出矮化的特征 (Daubenmire, 1968)。由于其有一定的耐荫性,将会在群落中长期存在。黑山山矾为典型的先锋种,主要个体集中于第 层,并在这个层次上大量死亡(达良俊等, 2004),其集群分布也表明其在分布空间的局限性,与木荷的第 层和第 层具有较强的正关联,表明它们在生境适应上的一致性,其更新主要依赖于林窗而成。由于其幼树的缺损,在稳定条件下,将被逐渐排除。红楠个体集中于第 层,该种幼树具有一定耐荫性,但是中径级个体耐荫性较弱。由于该种果实为浆果状核果,种子由鸟类传播,因此,可能长期存在于第 层中,表现为灌木种的特征。浙江新木姜子和连蕊茶为典型的顶极林下伴生种 (达良俊等, 2004),数量巨大,将长期存在于群落之中。

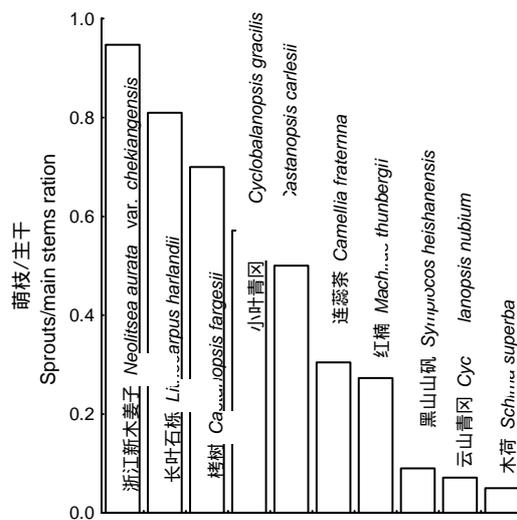


图 6-2. 主要种的萌枝率

Fig6-2 Ratio of sprouts to main stems for the main species

萌枝能力、耐荫性、高度和种子扩散被认为是影响群落内部物种共存机制的四维尺度 (Loehle, 2000)。就我们研究的 10 个种而言,米槠、栲树、长叶石栎、小叶青冈、浙江新木姜子、连蕊茶和红楠均具有很强的萌枝能力(图 2),同时,它们又具有幼苗库的存在。而木荷以风力传播种子,红楠、浙江新木姜子和黑山山矾以鸟类传播种子,因此,其种子具有很强的移动性,具有较大几率到

¹¹ Da LJ *et al.* 2003. The study on vertical distribution pattern of vegetation on Mt. Tianmu, Zhejiang Province, China. In: The 12th Reports of Studies Supported by Pro Nature Foundation-Japan and NACS-J.(in Japanese)

达相对的未经占领的生境 (Daubenmire , 1968)。这些物种除黑山山矾外 , 均具有一定程度的耐荫性。而物种之间生境分化也是群落物种多样性建立在的一个重要基础 (Whitakker , 1970 ; Timan , 1994 ; Tokeshi , 1999 ; Yoshida & Ohsawa , 1996 ; 1999 ; Yamada *et al.* , 2000 ; Enoki , 2003)。上述物种通过占据不同的水平和垂直空间 , 并采取不同的生活史对策 , 在群落中得以共存 , 导致了群落高的生物多样性的形成和维持。

第七章 总结

植物群落的本质特征之一是群落中的植物和环境之间存在一定的相互关系(宋永昌, 2001)。在区域至全球尺度上, 地带性气候条件是决定植物种、生活型或植被类型分布的主导因素, 而在同一气候区, 地形是影响植被格局的最重要的因子之一(Hara *et al.*, 1996a)。植被结构的差异和特定的地形构造密切相关。地形通过地貌过程, 对植被产生直接作用(Kikuchi, 2001)。同时, 地形又是为植物群落提供生境多样性的最重要的环境梯度之一, 地形的差异形成的异质的生境为物种提供了共存的条件(Graham *et al.*, 2000)。因此, 植被群落类型多样性和物种多样性格局与地形格局密切相关。地形与植被的关系的研究已逐渐成为小尺度空间生物多样性的形成和维持机制研究的重要手段和途径(Tang & Ohsawa; Kikuchi, 2001; 大澤, 2001; Enoki, 2003)。

中亚热带地区是中国陆地生物多样性的关键地区之一, 地带性植被为以壳斗科、山茶科、樟科等为优势种的典型常绿阔叶林。其东部地区以低山丘陵为主要地貌类型, 除少数中山外, 垂直高度引起的水热条件分异不大, 植被的垂直地带性分布规律不明显, 但是由于局部生境条件的影响, 植被的分异现象明显(刘昉勋和黄致远, 1982)。同时, 低山丘陵是与人类的生活关系最为密切的地区(邹豹君, 1982), 所以也是人为影响最强的地区。因此, 其植被在人为干扰和生境的双重梯度上表现出很高的多样性和复杂性。而湿润的丘陵地区本身是主要被水侵蚀(包括水的间接影响, 如滑坡等)而形成的包含各种干扰频率的生境复合体, 是一个从小流域角度来研究植被与地形的关系的理想单元(Sakai & Ohsawa, 1994)。本研究选择浙江东部低山丘陵地区具有典型代表意义的天童国家森林公园, 引入日本丘陵地区地形分类体系, 从小地形、微地形等不同尺度研究了地形梯度上植被的分异及其形成与维持机制。主要结论如下:

1) 综合 Tamura (1969, 1974, 1980, 1987a, 1987b)、Nagamatsu & Miura (1997) 和 Kikuchi (2001) 的地形分类方法, 共确认了 7 个微地形单元, 即顶坡 (Crest slope, CS)、上部边坡 (Upper sideslope, US)、谷头凹地 (Head hollow, HH)、下部边坡 (Lower sideslope, LS)、麓坡 (Foot slope, FS)、泛滥性阶地 (Flood terrace, FT) 和谷床 (Rive bed, RB)。7 个微地形单元之间通过侵蚀前线 (Erosion line) 划分为 2 个小地形单元, 即上部坡面 (Upper hillslope area, UHA) 和下部坡面 (Lower hillslope area, LHA)。由这 2 个小地形单元构成了丘陵地这个中尺度地形单元, 从而构成完整的丘陵地多级地形分类体系。

2) 除 RB 外的 6 个微地形单元土壤均为粉壤土, 土壤含水率的变化体现了土壤质

地组成的变化，以HH为最高，上部坡面向CS逐渐降低，而下部坡面向FT逐渐降低。从有机质、总N和C/N等营养指标看，上部坡面，特别是CS和US优于下部坡面各微地形单元，HH带有过渡性质。下部坡面各微地形单元除RB外，光照强度均低于上部坡面。沿山脊到沟谷一条样带上4个点的温湿度监测表明没有明显的差异。

3) 基于植物组成相似性的微地形单元聚类分析可以将7个微地形单元划分为2组，即上部坡面（CS、US和HH）及下部坡面（LS、FS、FT及RB），这与在日本温带、暖温带和亚热带进行的工作结论一致，表明这种地形分类体系具有普遍性。基于物种的分布格局，可以划分出3个特征种组，即上部坡面分布型、下部坡面分布型和无统计偏差型，壳斗科、山茶科、冬青科和山矾科等亚热带常绿阔叶林主要成分属于上部坡面分布型，而樟科、榆科、槭树科、胡桃科和漆树科等的种类，尤其是子遗植物，属于下部坡面分布型。一些生活型类似的同科、同属或相近科、属的物种在小尺度空间上发生了分布上的替代。上部坡面木本层的优势种基本为上部坡面分布型物种，而下部坡面的优势种除下部坡面分布型物种外，部分分布较广的上部坡面分布型物种也在某些微地形单元占据优势地位。林床的优势种组成与木本层较为类似，只是种组的分化更为明显，下部坡面没有上部坡面型物种占优势。物种多样性上部坡面微地形单元高于下部坡面微地形单元，以物种丰富度和Shannon-Wiener指数变化最为明显，相比木本层，林床这2个指数更高。

4) 下部坡面和上部坡面在林分结构上具有显著的差异。日本进行的大量的研究表明，下部坡面比上部坡面林分结构更差（Hara *et al.*, 1996；Sakai & Ohsawa, 1994）。而本次研究中，下部坡面除密度低于上部坡面外，各项指标均高于上部坡面。相比较而言，本研究地区拥有更为丰富的长寿命的生境先锋种（Habitat pioneer）。而上部坡面各微地形单元之间林分结构的差异变化是一致的。

5) 依据TWINSPAN和聚类分析结果，并结合DCA排序，将72个样方划分为14个群落类型。局限分布于上部坡面的有4个，局限分布于下部坡面的9个，另有一个为过渡类型。它们与地形存在很好的应对关系。与基于物种组成的微地形单元聚类分析结果一致，上部坡面和下部坡面发育不同的群落类型。表明上部坡面和下部坡面是决定植被和物种分布的最基本生境类型。而过渡类型的存在表明植被是连续与间断的统一体。同一微地形单元内存在不同的群落类型，对上部坡面的微地形单元而言，局部生境条件的变化，人为干扰等是主要原因，而对于下部坡

面而言,不同强度和频率的地表干扰是其主要成因。下部坡面的类型远较上部坡面丰富,除不同强度和频率的地表干扰外,其优势种主要依靠鸟类和风力传播种子的对策使其具有更多的机会性。

6) 上部坡面群落类型主要优势种中除木荷和雷公鹅耳枥等更新主要依赖于林窗的形成,壳斗科物种多能通过幼苗库和萌枝库得到较好的更新。而山体下部的群落类型中,除枫香和化香等少数林窗侵入种外,其余种更新大多依赖于地表干扰和不稳定的基质。对上部坡面中生环境而言,在理想状态下,由单株冠层个体枯死形成小林窗并由此导致的逐树替代是群落更新和维持的主要机制,木荷将被逐渐排除,最终形成由米槠和栲树等为优势种的群落类型。但天童地区临近海边,易受台风影响,林窗形成频繁,木荷将长期存在。而山体上部的US立地,在理想状态下,雷公鹅耳枥将被排除,形成由长叶石栎和云山青冈等为优势种的群落类型,但该立地类型坡度较大,土壤浅薄,由台风和小尺度的坡塌以及树木反根形成的林窗频繁,为雷公鹅耳枥等落叶树种提供了更新的机会。对于分布于山脊的特殊群落类型,由于其低矮,光照强,为落叶阔叶树种如雷公鹅耳枥等提供了很好的更新机会和场所。而常绿阔叶树种长叶石栎、云山青冈等具有很好的生活型可塑性,发生了生长型的转化以适应这个特殊的生境。因此,该群落类型为山脊生境的地形顶极群落类型。而对下部坡面的特殊生境,在稳定情况下,在土壤相对较厚的立地,将形成长叶石栎、云山青冈和华东楠共优势的群落,而在土壤浅薄的砾石基质,将形成华东楠单优势的群落,但频繁的地表干扰,加之长寿命的先锋种通过长期存留,很可能在生活史期间会出现适合这些物种更新的干扰。从而使得特殊的地形群落得以维持。

7) 除微地形单元的分化外,群落内部空间的分化,特别是更小尺度地形的分化,也是物种得以共存的重要条件。以中生环境的含较多作为生态等值种(Equivalent species)米槠与栲树的群落为对象研究其主要种的空间格局表明,不同种之间以及同种不同层次之间表现出复杂多样的分布格局,但多数种整体上表现为集群分布或基本分布成分为个体群。空间关联在不同种之间、同种不同层次之间以及不同空间尺度上发生了分化,随尺度的增加,正关联增加而负关联减少。作为生态等值种的米槠与栲树在 $<100\text{m}^2$ 尺度上具有明显的负关联,说明它们之间在生境上发生了分离。

受限于本人的能力与精力,许多想法并未能实现,而且文中尚有不少的疏漏之处。地形作为环境因子的综合,本身非常复杂,目前的研究现状也是定性的分

析多于定量的研究。在本研究作出了探索的基础上，如果今后有条件，希望在如下方面开展进一步的研究：(1)不同微地形单元干扰事件及其对种群生长的影响的长期生态学研究。包括干扰对立地条件（土壤的侵蚀、水分及营养动态、光照等）的改变以及相应的种群的补充和死亡格局等。(2)各种频率和大小的干扰对生活史不同阶段个体的影响及个体的对策研究。物种以何种生活史对策响应频率、程度和类型不同的干扰？(3)物种的生理行为，如资源利用策略等研究。物种在生理上如何响应由地形变化引起的资源再分配？

附录 1：样方调查记录的植物名录

科/种名	学名
紫萁科	Osmundaceae
紫萁	<i>Osmunda japonica</i>
里白科	Gleicheniaceae
里白	<i>Diplazium glaucum</i>
芒萁	<i>Dicranopteris pedata</i>
碗蕨科	Dennstaedtiaceae
边缘鳞盖蕨	<i>Microlepia marginata</i>
鳞始蕨科	Lindsaeaceae
乌蕨	<i>Sphenomeris chinensis</i>
凤尾蕨科	Pteridaceae
井栏边草	<i>Pteris multifida</i>
裸子蕨科	Hemionitidaceae
凤丫蕨	<i>Coniogramme japonica</i>
金星蕨科	Thelypteridaceae
渐尖毛蕨	<i>Cyclosorus proximus</i>
乌毛蕨科	Blechnaceae
狗脊	<i>Woodwardia japonica</i>
鳞毛蕨科	Dryopteridaceae
斜方复叶耳蕨	<i>Arachniodes amoena</i>
天童复叶耳蕨	<i>A. tiendongensis</i>
贯众	<i>Cyrtomium balansae</i>
假红盖鳞毛蕨	<i>Dryopteris paraerythrosora</i>
红盖鳞毛蕨	<i>D. erythrosora</i>
两色鳞毛蕨	<i>D. bissetiana</i>
水龙骨科	Polypodiaceae
扭瓦韦	<i>Lepisorus contortus</i>
攀援星蕨	<i>Microsorium brachylepis</i>
盾蕨	<i>Neolepisorus ovatus</i>
松科	Pinaceae
马尾松	<i>Pinus massoniana</i>
杉科	Taxodiaceae

杉木	<i>Cunninghamia lanceolata</i>
三尖杉科	Cephalotaxaceae
三尖杉	<i>Cephalotaxus fortunei</i>
杨梅科	Myricaceae
杨梅	<i>Myrica rubra</i>
胡桃科	Juglandaceae
青钱柳	<i>Cyclocarya paliurus</i>
华东野胡桃	<i>Jugans cathayensis</i> var. <i>formosana</i>
化香	<i>Platycarya strobilacea</i>
桦木科	Betulaceae
雷公鹅耳枥	<i>Carpinus viminea</i>
壳斗科	Fagaceae
茅栗	<i>Castanea seguinii</i>
米楮	<i>Castanopsis carlesii</i>
栲树	<i>C. fargesii</i>
苦楮	<i>C. sclerophylla</i>
赤皮栲	<i>Cyclobalanopsis gilva</i>
青冈	<i>C. glauca</i>
小叶青冈	<i>C. gracilis</i>
青栲	<i>C. myrsinaefolia</i>
云山青冈	<i>C. nubium</i>
褐叶青冈	<i>C. stewardiana</i>
石栎	<i>Lithocarpus glaber</i>
长叶石栎	<i>L. harlandii</i>
白栎	<i>Quercus fabri</i>
榆科	Ulmaceae
糙叶树	<i>Aphananthe aspera</i>
西川朴	<i>Celtis vandervoetiana</i>
杭州榆	<i>Ulmus changii</i>
桑科	Moraceae
小构树	<i>Broussonetia kazinoki</i>
薜荔	<i>Ficus pumila</i>
爬藤榕	<i>F. sarmentosa</i>

荨麻科	Urticaceae
青叶苕麻	<i>Boehmeria nivea</i> var. <i>tenacissima</i>
悬铃木叶苕麻	<i>B. platanifolia</i>
庐山楼梯草	<i>Elatostema stewardii</i>
蝎子草	<i>Girardinia cuspidata</i>
紫麻	<i>Oreocnide frutescens</i>
铁青树科	Olacaceae
青皮木	<i>Schoepfia jasminodora</i>
蓼科	Polygonaceae
金线草	<i>Antenoron filiforme</i>
苋科	Amaranthaceae
牛膝	<i>Achyranthes bidebtata</i>
毛茛科	Ranunculaceae
单叶铁线莲	<i>Clematis henryi</i>
紫背天葵	<i>Semiaquilegia adoxoides</i>
木通科	Lardizabalaceae
木通	<i>Akebia quinata</i>
三叶木通	<i>A. trifoliata</i>
鹰爪枫	<i>Holboellia coriacea</i>
白花野木瓜	<i>Stauntonia leucantha</i>
小檗科	Berberidaceae
南天竹	<i>Nandina domestica</i>
木兰科	Magnoliaceae
披针叶茴香	<i>Illicium lanceolatum</i>
南五味子	<i>Kadsura longipedunculata</i>
天目木兰	<i>Magnolia amoena</i>
樟科	Lauraceae
天竺桂	<i>Cinnamomum japonicum</i>
细叶香桂	<i>C. subavenium</i>
香樟	<i>C. camphora</i>
豹皮樟	<i>Lindera coreana</i>
山胡椒	<i>L. glauca</i>
山橿	<i>L. reflexa</i>
山鸡椒	<i>Litsea cubeba</i>

长叶木姜子	<i>L. elongata</i>
华东楠	<i>Machilus leptophylla</i>
刨花楠	<i>M. pauhoi</i>
红楠	<i>M. thunbergii</i>
浙江新木姜子	<i>Neolitsea aurata</i> var. <i>chekiangensis</i>
紫楠	<i>Phoebe sheareri</i>
檫木	<i>Sassafras tzumu</i>
海桐花科	Pittosporaceae
崖花海桐	<i>Pittosporum illicioides</i>
金缕梅科	Hamamelidaceae
杨梅叶蚊母树	<i>Distylium myricoides</i>
牛鼻栓	<i>Fortunearia sinensis</i>
枫香	<i>Liquidambar formosana</i>
欏木	<i>Loropetalum chinense</i>
蔷薇科	Rosaceae
光叶石楠	<i>Photinia glabra</i>
小叶石楠	<i>P. parvifolia</i>
毛叶石楠	<i>P. villosa</i>
腺叶桂樱	<i>P. phaeosticta</i>
刺叶桂樱	<i>P. spinulosa</i>
毛山樱	<i>P. tomentosa</i>
石斑木	<i>Rhaphiolepis indica</i>
寒莓	<i>Rubus buergeri</i>
山莓	<i>R. corchorifolius</i>
覆盆子	<i>R. coreanus</i>
宫颈悬钩子	<i>R. flosculosas</i>
豆科	Leguminosae
合欢	<i>Albizia julibrissin</i>
藤黄檀	<i>Dalbergia hancei</i>
黄檀	<i>D. hupeana</i>
香港黄檀	<i>D. millettii</i>
花榈木	<i>Ormosia henryi</i>
紫藤	<i>Wisteria sinensis</i>
大戟科	Euphorbiaceae

白背叶	<i>Mallotus apeltus</i>
野桐	<i>M. japonicus</i>
青灰叶下珠	<i>Phyllanthus glaucus</i>
油桐	<i>Vernicia fordii</i>
交让木科	Daphniphyllaceae
交让木	<i>Daphniphyllum macropodum</i>
漆树科	Anacardiaceae
南酸枣	<i>Choerospondias axiliris</i>
野漆树	<i>Toxicodendron succedaneum</i>
冬青科	Aquifoliaceae
短梗冬青	<i>Ilex buergeri</i>
台湾冬青	<i>I. hyloloma</i>
皱柄冬青	<i>I. kengii</i>
大叶冬青	<i>I. latifolia</i>
小果冬青	<i>I. micrococca</i>
冬青	<i>I. purpurea</i>
毛梗铁冬青	<i>I. rotunda</i> var. <i>nucricaroa</i>
香冬青	<i>I. suaveolens</i>
尾叶冬青	<i>I. wilsonii</i>
卫矛科	Celastraceae
南蛇藤	<i>Celastrus orbiculatus</i>
卫矛	<i>Euonymus alatus</i>
扶芳藤	<i>E. fortunei</i>
矩叶卫矛	<i>E. oblongifolius</i>
省沽油科	Staphylacaceae
野鸦椿	<i>Euscaphis japonica</i>
槭树科	Acearaceae
天童锐角槭	<i>Acer acutum</i> var. <i>tientungense</i>
橄榄槭	<i>A. olivaceum</i>
鼠李科	Rhamnaceae
拐枣	<i>Hovenia acerba</i>
雀梅藤	<i>Sageretia theesans</i>
葡萄科	Vitaceae
广东蛇葡萄	<i>Ampelopsis cantoniensis</i>

乌菟梅	<i>Cayratia japonica</i>
杜英科	Elaeocarpaceae
杜英	<i>Elaeocarpus decipiens</i>
薯豆	<i>E. japonicus</i>
山茶科	Theaceae
连蕊茶	<i>Camellia fraterna</i>
红山茶	<i>C. japonica</i>
油茶	<i>C. oleifera</i>
茶	<i>C. sinensis</i>
杨桐	<i>Cleyera japonica</i>
细枝柃	<i>Eurya loquaiana</i>
隔药柃	<i>E. muricata</i>
细齿柃	<i>E. nitida</i>
窄基红褐柃	<i>E. rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i>
木荷	<i>Schima superba</i>
厚皮香	<i>Ternstroemia gymnanthera</i>
胡颓子科	Elaeagnaceae
胡颓子	<i>Elaeagnus glabra</i>
木半夏	<i>E. multiflora</i>
八角枫科	Alangiaceae
八角枫	<i>Alangium chinense</i>
桃金娘科	Myrtaceae
赤楠	<i>Syzygium buxifolium</i>
五加科	Araliaceae
中华长春藤	<i>Hedera lepalensis</i> var. <i>sinensis</i>
刺楸	<i>Kalopanax septemlobus</i>
山茱萸科	Cornaceae
灯台树	<i>Cornus cortroversa</i>
四照花	<i>C. kousa</i>
杜鹃花科	Ericaceae
马银花	<i>Rhododendron oratum</i>
杜鹃花	<i>R. simsii</i>
米饭花	<i>Vaccinium mandarinorum</i>
乌饭	<i>V. sbracteatum</i>

紫金牛科	Myrsinaceae
红凉伞	<i>Ardisia bicolor</i>
朱砂根	<i>A. crenata</i>
紫金牛	<i>A. japonica</i>
百两金	<i>A. crispa</i>
杜茎山	<i>Maesa japonica</i>
柿树科	Ebenaceae
野柿	<i>Diospyros kaki</i> var. <i>sylvestris</i>
君迁子	<i>D. lotus</i>
老鸦柿	<i>D. rhombifolia</i>
山矾科	Symplocaceae
光叶山矾	<i>Symplocos lancifolia</i>
薄叶山矾	<i>S. anomala</i>
黑山山矾	<i>S. heishanensis</i>
黄牛奶	<i>S. laurina</i>
四川山矾	<i>S. setchuensis</i>
老鼠矢	<i>S. stellaris</i>
山矾	<i>S. sumuntia</i>
安息香科	Styracaceae
拟赤杨	<i>Alniphyllum fortunei</i>
赛山梅	<i>Styrax confusus</i>
木犀科	Oleaceae
苦枥木	<i>Fraxinus insularis</i>
小叶女贞	<i>Ligustrum quihoui</i>
宁波木犀	<i>Osmanthus cooperi</i>
夹竹桃科	Apocynaceae
络石	<i>Trachelospermum jasminoides</i>
马鞭草科	Verbenaceae
紫珠	<i>Callicarpa bodinieri</i>
大青	<i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>
浙江大青	<i>C. kaichianum</i>
豆腐柴	<i>Premna microphylla</i>
茜草科	Rubiaceae
虎刺	<i>Damnacanthus indicus</i>

羊角藤	<i>Morinda umbellata</i>
茜草	<i>Rubia argyi</i>
狗骨柴	<i>Tricalysia dubia</i>
忍冬科	Caprifoliaceae
短柄忍冬	<i>Lonicera pampaninii</i>
荚蒾	<i>Viburnum dilatatum</i>
葫芦科	Cucurbitaceae
绞股蓝	<i>Gynostemma pentaphyllum</i>
菊科	Compositae
三脉叶马兰	<i>Aster ageratoides</i>
大吴风草	<i>Farfugium japonicum</i>
禾本科	Gramineae
淡竹叶	<i>Lophatherum gracile</i>
求米草	<i>Oplismenus undulatifolius</i>
苦竹	<i>Pleioblastus amarus</i>
莎草科	Cyperaceae
藏苔草	<i>Carex thibetica</i>
栗褐苔草	<i>C. brunnea</i>
短尖苔草	<i>C. brevicuspis</i>
棕榈科	Palmae
棕榈	<i>Trachycarpus fortunei</i>
天南星科	Araceae
异叶天南星	<i>Arisaema heterophyllum</i>
鸭趾草科	Commelinaceae
鸭趾草	<i>Commelina communis</i>
百合科	Liliaceae
鞘柄菝葜	<i>Smilax stans</i>
土茯苓	<i>S. glabra</i>
菝葜	<i>S. china</i>
七叶一枝花	<i>Paris polyphylla</i>
山麦冬	<i>Liriope spicata</i>
薯蓣科	Dioscoreaceae
日本薯蓣	<i>Dioscoreaceae japonica</i>

姜科

Zingiberaceae

山姜

Alpinia japonica

*：学名及顺序以《华东五省一市植物名录》（张美珍和赖明洲，1993）为标准。

附录 2：个人简历

学历：

1. 1996-2000。华东师范大学环境科学系，本科
2. 2000-2002。华东师范大学环境科学系，硕士研究生
3. 2002-2005。华东师范大学环境科学系，博士研究生

参加项目：

1. 长江流域生物多样性大尺度格局及其形成机制研究（973 项目）
2. 中国东部亚热带常绿阔叶林与温带落叶阔叶林交错带的生态学研究（教育部优青项目）
3. 受损常绿阔叶林退化机制研究（国家自然科学基金重点项目）
4. 长江三角洲主要城市自然植被多样性及其维持机制研究（国家自然科学基金项目）
5. 上海现代城市森林规划（科技部、上海市重大项目）
6. 天目山珍稀植物群落保护生态学研究（日本自然保护协会海外项目）

发表论文：

1. 杨永川，达良俊，秦祥堃。上海大金山岛种子植物区系的研究。武汉植物学研究，2002,20(6):433~437。
2. 杨永川，达良俊，季昉。上海江湾机场植物群落多样性研究。上海环境科学，2003(9):615~618。
3. 杨永川，达良俊，陈克霞。上海之“肾”-江湾湿地生物多样性调查。中国城市林业，2003,2:13~16。
4. 杨永川，达良俊。上海乡土树种资源及其在城市绿化建设中的应用。浙江林学院学报，2005,3。(出版中)
5. 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。植物生态学报(接受)
6. 达良俊，杨永川，宋永昌。浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要种群特征及其更新类型。植物生态学报，2004,28(3):376-384。
7. 达良俊，杨永川。上海城市近自然森林的恢复。城市森林生态研究进展，何兴元主编。中国林业出版社，2002,136-139。
8. 达良俊，杨永川，陈鸣。生态型绿化法在上海‘近自然’群落建设中的应用。中国园林，2004,3:38-40。
9. 达良俊，杨永川，陈燕萍。上海大金山岛植物群落多样性研究。中国城市林业，2004,3。
10. 刘冬燕，赵建夫，马利民，杨永川。粒径分级叶绿素 a 对富营养水体生物修复的响应。生态学报，2004,24(11):2477-2483。
11. 刘冬燕，赵建夫，张亚雷，杨永川。富营养水体生物修复中浮游植物的群落特征。水生生物学报，2005,29(2):177-183。

投稿：

1. 杨永川，达良俊，陈波。浙江天童国家森林公园米槠-木荷群落主要种的结构和空间格局研究。植物生态学报
2. 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研究。生态学报

学术交流：

1. 2002 年 11 月 20-22 日，杭州。第五届全国生物多样性保护与持续利用研讨会。
2. 2002 年 12 月 7-21 日，日本。日本自然保护协会海外资助项目汇报会。
3. 2003 年 10 月 23-25 日，海南。全国首届产业生态学与循环经济学术讨论会。

参考文献

- Aiba SJ, Kohyama T(1997). Crown architecture and life-history traits of 14 tree species in a warm-temperate rain forest: significance of spatial heterogeneity. *Journal of Ecology*, 85: 611-624.
- Akashi N(1996). The spatial pattern and canopy-understory association of trees in a cool-temperate mixed forest in western Japan. *Ecological Research*, 11: 311-319.
- Ann SW, Oshima Y(1996). Structure and regeneration of *Fraxinus spaethiana*-*Pterocarya rhoifolia* forests in unstable valleys in the Chichibu Mountains, Central Japan. *Ecological Research*, 11: 363-370.
- Antos JA, Roberta P(2002). Structure and dynamics of a nearly steady-state subalpine forest in south-central British Columbia, Canada. *Oecologia*, 130: 126-135.
- Arévalo JR, Fernández-Palacios JM(2003). Spatial patterns of trees and juveniles in a laurel forest of Tenerife, Canary Islands. *Plant Ecology*, 165:1-10.
- Bond, WJ, and Midgley JJ(2001). Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(1):45-51.
- Bellingham, PJ, Tanner EVJ and Healey JR(1994). Sprouting of trees in Jamaican montane forest, after a hurricane. *Journal of Ecology*, 81: 747-758.
- Bellingham PJ, Kohyama T and Aiba S(1996). The effects of a typhoon on Japanese warm temperate rainforests. *Ecological Research*, 11(3): 229-247.
- Bellingham PJ(2000). Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos*, 409-416.
- Cai F(蔡飞)(1993). A Study on the *Schima superba* Forest in the Eastern Mid-Subtropical Zone of China(中国中亚热带东部木荷林的研究). PhD dissertation, East China Normal University, Shanghai. (in Chinese with English abstract)
- Cai F(蔡飞), Chen AL(陈爱丽) and Chen QC(陈启瑞)(1997). Study on the structure and dynamics of populations of *Cyclobalanopsis glauca* in Jiande County, Zhejiang Province. *Forest Research(林业科学研究)*, 11:99-106. (in Chinese with English abstract)
- Cai F(蔡飞), Song YC(宋永昌)(1997). A study on the structure and dynamics of *Schima superba* population on Wuyi Mountain. *Acta Phytoecologica Sinica(植物生态学报)*, 21(2): 138-148.(in Chinese with English abstract)
- Cao KF, Ohkubo T(1999). Suppression and release during canopy recruitment in *Fagus crenata* and *Acer mono* in two old-growth beech forests in Japan. *Plant Ecology*, 145: 281-290.

- Cao M(曹敏), Fu XH(付先惠), Yang YG(杨一光), Tang Y(唐勇), He YT(2000). Patch dynamics in tropical forests and maintenance of tree species diversity. *Biodiversity Science(生物多样性)*, 8(2): 172-179. (in Chinese with English abstract)
- Chen XY(陈小勇), Zhang QF(张庆费), Wu HQ(吴化前), Song YC(宋永昌)(1996). A study on the structure and spatial distribution pattern of *Cyclobalanopsis glauca* populations in western Huangshan. *Acta Ecologica Sinica(生态学报)*, 16(3): 325-327. (in Chinese with English abstract)
- Chen XY(陈小勇), Li N(厉宁), Shen L(沈浪)(2001). The mating system of *Ardisia crenata* var. *bicolor*(Myrsinaceae), a subtropical understory shrub, in Tiantong National Park, Zhejiang Province. *Acta Phytocologica Sinica(植物生态学报)*, 25(2): 161-165.(in Chinese with English abstract)
- Chen ZS, Hsieh CF, Jiang FY, Hsieh TH, Sun IF(1997). Relations of soil properties to topography and vegetation in a subtropical rain forest in southern Taiwan. *Plant Ecology*, 132: 229-241.
- Da LJ, Ohsawa M(1992). Abandoned pine-plantation succession and influence of pine mass-dieback in the urban landscape of Chiba, Central Japan. *Japanese Journal of Ecology*, 42:81-93.(in Japanese with English abstract)
- Da LJ(达良俊), Yang YC(杨永川), Song YC(宋永昌)(2003). Study on the population structure and regeneration types of main species of evergreen broadleaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang province, eastern China. *Acta Phytocologica Sinica(植物生态学报)*, 29(2):197-201. (in Chinese with English abstract)
- Da LJ(1992). Structure and dynamics of forest vegetation in man-dominated landscape in warm-temperate region. PhD dissertation. Chiba university, Chiba. (in Japanese with English abstract)
- Daubenmire R (Translated by Chen QC(陈庆诚)) (1968). *Plant Communities-A Textbook of Plant Synecology*. People Education Press, Beijing, 249-298. (in Chinese).
- Ding QY(丁钦岩)(1994). *Mathematics Ecology of Insects(昆虫数学生态学)*. Science Press, Beijing.
- Ding SY(丁圣彦)(1999). *Comparative ecology of successive seral of evergreen broad-leaved forest*. Kaifeng: Henan University Press.(in Chinese with English abstract)
- Ding SY(丁圣彦), Song YC(宋永昌)(2004). *Research advances in vegetation*

- dynamic of evergreen broad-leaved forest. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 24(8): 1770-1779. (in Chinese with English abstract)
- Duan RY(段仁燕), Wang XA(王孝安)(2005). Intraspecific and interspecific competition in *Larix Chinensis*. *Acta Phytocologica Sinica*(植物生态学报), 29(2):242-250. (in Chinese with English abstract)
- Editorial Committee for Forests of Zhejiang(浙江森林编委会)(1993). *Forests of Zhejiang*(浙江森林). China Forest Press, Beijing. (in Chinese)
- Editorial Committee for Vegetation of China(中国植被编委会)(1980). *Vegetation of China*(中国植被). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Enoki T(2003). Microtopography and distribution of canopy trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest in the northern part of Okinawa Island, Japan. *Ecological Research*, 18: 103-113.
- Fang JY(方精云)(2004). Exploring altitudinal pattern of plant diversity of China's mountains. *Biodiversity Science*(生物多样性), 12(1): 1-4. (in Chinese with English abstract)
- Fang JY(方精云), Shen ZH(沈泽昊), Cui HT(崔海亭)(2004). Ecological characteristics of mountains and research issues of mountain ecology. *Biodiversity Science*(生物多样性), 12(1): 10-19. (in Chinese with English abstract)
- Fang YH(方燕红)(2005). Species composition and diversity of evergreen broad-leaved forest of *Castanopsis carlesii* and *C. eyrei* in Wuyishan National Reserve, Fujian, China. *Biodiversity Science*(生物多样性), 13(2): 148-155. (in Chinese with English abstract)
- Fernández-Palacios JM, Arévalo JR (1998). Regeneration strategies of tree species in the laurel forest of Tenerife (The Canary Islands). *Plant Ecology*, 137: 21-29.
- Fladung M, Nowitzki O, Ziegenhagen B, Kumar S(2003). Vegetative and generative dispersal capacity of field released transgenic aspen trees. *Trees*, 17: 412-416.
- Graham B, Martin JL and Marcia J(2000). Waterway, Environmental heterogeneity and species diversity of forest sedges. *Journal of Ecology*, 88: 67-87.
- Grubb PJ(1977). The maintenance of species richness in plant communities: the importance of generation niche. *Biological Review*, 52, 107-145.
- Hara M, Hirata K and Fujihara M and Oono K (1996). Vegetation structure in relation to micro-landform in an evergreen broad-leaved forest on Amami Ohshima Island, South-West Japan. *Ecological Research*, 11: 325-337.
- Hara M, Hiroshi K and Oono K(1996). Relationship between micro-landform and

- vegetation structure in an evergreen broad-leaved forest on Okinawa Island, S-W. Japan. Nat. Hist. Res, 4(1): 27-35.(in English with Japanese abstract)
- He JS(贺金生), Chen WL(陈伟烈), Li LH(李凌浩)(1998). Community diversity of the main types of the evergreen broad-leaved forest in the eastern part of the middle subtropical China. Acta Photoecologica Sinica(植物生态学报), 22(4): 303-311. (in Chinese with English abstract)
- Higo M, Shinohara A, Kodama S(1995). The regeneration behavior of major component species in the secondary forest dominated by *Pinus densiflora* and *Quercus serrata* in central Japan. Forest ecology and management, 76:1-10.
- Hong W(洪伟), Liu J(柳江), Wu CZ(吴承祯)(2001). A study on structure and spatial distribution pattern of *Castanopsis hystrix* population. Scientia Silvae Sinicae(林业科学), 37(1): 6-10. (in Chinese with English abstract)
- Horton RE(1945). Erosional development of streams and their drainage basins: hydrophysical approach to quantitative morphology. Bulletin of the Geological Society of America, 56: 275-370.
- Huang ZA(黄宗安)(1996). Spatial pattern of main dominant population in *Machilus thunbergii* community. Journal of Fujian College of Forestry(福建林学院学报), 16(1): 49-52. (in Chinese with English abstract)
- Hunter JC, Parker VT(1993). The disturbance regime of an old-growth forest in coastal California. Journal of Vegetation Science, 4: 19-24.
- Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences (中国科学院南京土壤研究所)(1978). Physico-chemical Analysis of Soils(土壤理化分析). Shanghai Science and Technology Press, Shanghai.(in Chinese). Science and Technology Press,1978.132-502.(in Chinese)
- Isobe H and Kikuchi T(1989). Differences in shoot form and age of *Aucuba japonica* Thunb. Corresponding to the micro-landforms on a hill slope. Ecology Review, 21: 277-281.
- Itow S(1972). Application of the $m-m^*$ method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. Research on population ecology , 14 : 97-128.(in English with Japanese abstract)
- Itow S(1977). Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowing. Research on population ecology , 18 : 243-260.(in English with Japanese abstract)
- James M, Le M, Chen JQ(陈吉泉)(2003). Placing our hypotheses and results in time

and space. *Acta Phytocologica Sinica*(植物生态学报), 27(1):1-10. (in English with Chinese abstract)

Jiang YX(蒋有绪), Wang BS(王伯荪), Zang RG(臧润国), Jin JH(金建华), Liao WB(廖文波)(2002). Tropical forests biodiversity and its forming mechanism of in Hainan Island(海南岛热带林生物多样性及其形成机制). Science Press, Beijing, 363-368.(in Chinese)

Jin ZX(金则新)(1999). Studies of population and dynamics of *Castanopsis eyrei* at Tiantai Mountain of Zhejiang Province. *Chinese Journal of Ecology*(生态学杂志), 18(6):10~15. (in Chinese with English abstract)

Jin ZX(金则新)(1996). A study on distribution of *Gordonia acuminata* population. *Guihaia*, 16(3): 233-238. (in Chinese with English abstract)

Johnston MH(1992). Soil-vegetation relationships in a tabonuco forest community in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Tropic Ecology*, 8: 253–263.

Kawano K, Nakamura Y, Song YC(1999). Photosociologically comparative study of the evergreen broad-leaved forest around Tiantong, in Zhejiang Province, eastern China and western Japan. *Eco-Habitat: JISE Research*, 23-33.

Kamijo T, Okutomi K(1995). Seedlings establishment of *Castanopsis cuspidate* var. *sieboldii* and *Persa(Machilus) thunbergii* on lava and scoria of the 1962 eruption on Miyake-jima Island, the Izn Island. *Ecological Research*, 10:235-242.

Keddy PA(1991). Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities. *Oikos*, 265-290.

Kikuchi T(1990). A DCA analysis of floristic variation of plant communities in relation to micro-landform variation in a hillside area. *Ecological Review*, 22(1): 25-31.

Kikuchi T(1991). Differentiation in vegetation related to micro-scale landforms with special reference to the lower sideslope. *Ecological Review*, 22(2): 61-70.

Kikuchi T, Miura O(1993). Vegetation patterns in relation to micro-scale landforms in hilly land regions. *Vegetatio*, 106: 147-154.

Kikuchi T(2001). *Vegetation and Landforms(地形植生志)*. University of Tokyo Press, Tokyo, 2-93.(in Japanese)

Kitazawa T, Ohsawa M(2002). Pattern of species diversity in rural herbaceous communities under different management regimes, Chiba, central Japan. *Biological Conservation*, 104: 239-249.

Kohyama T(1993). Size-structure tree population in gap-dynamics forest-the forest

- architecture hypothesis for the stable coexistence of species. *Journal of Ecology*, 81: 131-143.
- Kohyama T(2003). Tree species differentiation in growth, recruitment, and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology*, 91: 797-806.
- Kruger LM, Midgley JJ and Cowling RM(1997). Resprouters vs reseeders in South African forest trees: a model based on forest canopy height. *Functional Ecology*, 11(1):101-105.
- Leak WB(1991). Secondary forest succession in New Hampshire, USA. *Forest Ecology and Management*, 43: 69–86.
- Legendre P, Legendre L(2000). *Numerical Ecology*, 2nd edition. Elsevier, Netherlands.
- Li JX(李俊祥), Song YC(宋永昌)(1993). Landscape classification and mapping with remotely sensed data for Tiantong National Forest Park in Zhejiang Province. *Chinese Journal of Ecology*, 22 (4) :102-105.(in Chinese with English abstract)
- Li XD(李兴东), Song YC(宋永昌)(1993). The markov process modeling of secondary succession in broadleaved evergreen forest in the eastern part of Zhejiang Province, China. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica (植物生态学与地植物学丛刊)* , 17(4): 345-351. (in Chinese with English abstract)
- Li ZJ(李振基), Liu CD(刘初钿), Yang ZW(杨志伟), He JY(何建源), Lin P(林鹏)(2000). Studies on the species diversity of the closed stable forest and the disturbed forest of *Castanopsis eyrei* in Wuyishan National Reserve. *Acta Phytocologica Sinica(植物生态学报)*, 24(1): 64-68. (in Chinese with English abstract)
- Liang SC(梁士楚)(1992). A preliminary study on the structure and dynamics of *Pubescent hornbeam* population in karst mountain of Guiyang. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica(植物生态学与地植物学丛刊)*, 16(2):108-117.(in Chinese with English abstract)
- Liao QC(廖启政), Chou CH(周昌弘), Wu JT(吴俊宗)(2003). Regeneration patterns of yellow cypress on down logs in mixed coniferous-broadleaf forest of Yuanyang Lake Nature Preserve, Taiwan. *Bot. Bull. Acad. Sin.*, 44: 229-238. (in English with Chinese abstract)
- Liu FX(刘昉勋), Huang ZY(黄致远)(1982). The fundamental features of zonal vegetation in Jiangsu Province and its distribution pattern. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica(植物生态学与地植物学丛刊)*, 6(3):236-246. (in Chinese with

English abstract)

Loehle, C(2000). Strategy space and the disturbance spectrum: a life-history model for tree species coexistence. *The American Naturalist*, 156(1): 14-33.

Manabe T, Yamamoto SI(1997). Spatial distribution of *Eurya japonica* in an old-growth evergreen broad-leaved forest, SW Japan. *Journal of Vegetation Science*, 8: 761-772.

Manabe T, Nishimura N, Miura M, Yamamoto S(2000). Population structure and spatial patterns for trees in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan. *Plant Ecology*, 151:181-197.

May RM(Translated by Sun RY(孙儒泳), Chen CD(陈昌笃), Zhou JL(周纪伦) *et al.*) (1976). *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Science Press, Beijing.

Midgley JJ(1996). Why the world's vegetation is not totally dominated by resprouting plants: because resprouters are shorter than reseeders. *Ecography*, 19: 92-95.

Miura M, Manabe T, Nishimura N, Yamamoto SI(2001). Forest canopy and community dynamics in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest, south-western Japan: a 7-year study of a 4-ha plot. *Journal of Ecology*, 89: 841-849.

Miura M, Yamamoto SI(2003). Structure and dynamics of a *Castanopsis cuspidata* var. *sieboldii* population in an old-growth, evergreen, broad-leaved forest: The importance of sprout regeneration. *Ecological Research*, 18: 115-129.

Miura O, Kikuchi T(1978). Preliminary investigation on vegetation and micro-landforms at a valley head in the hills. In: *Papers on plant ecology to the memory of Dr. Kuniji Yoshioka*. Society of Plant Ecology, Tohoku, Sendai, 466-477.

Murakami Y, Nakamura Y and Song YC(1999). Scrub and grassland vegetation in rural landscape area of Tiantong National Forest Park. *Eco-Habitat: JISE Research*, 45-63.

Nagamatsu D, Miura O(1997). Soil disturbance regime in relation to micro-scale landforms and its effects on vegetation structure in a hilly area in Japan. *Plant Ecology*, 133: 191-200.

Nagamatsu D, Seida K and Sakai A(2002). Seedling establishment of deciduous trees in various topographic positions. *Journal of Vegetation Science*, 13: 35-44.

Nagamatsu D, Yoshihiko H and Mochida Y(2003). Influence of micro-landforms on forest structure, tree death and recruitment in a Japanese temperate mixed forest. *Ecological Research*, 18: 533-547.

Nakamura Y, Murakami Y, Kawano K, Song YC, Wang XH, Cai F(1999). The

vegetation of forest landscape in Tiantong National Forest Park. *Eco-Habitat: JISE Research*, 35-44.

Nakamura Y, Murakami Y, Kawano K, Song YC, Wang XH(1999). Landscape and its ecological division in Tiantong National Forest Park. *Eco-Habitat: JISE Research*, 65-72.

Nakamura F, Yajima T and Kikuchi SI (1997) . Structure and composition of riparian forests with reference to geomorphic site conditions along the Tokachi River, northern Japan. *Plant Ecology*, 133: 209-219.

Nanami S, Kawaguchi H, Tateno R, Li CH, Katagiri S(2004). Sprouting traits and population structure of co-occurring *Castabopsis* species in an evergreen broad-leaved forest in southern China. *Ecological Research*, 19: 341-348.

Newbery DM, Campbell EJF and Proctor J(1996). Primary lowland dipterocarp forest at Danum Valley, Sabah, Malaysia. Species composition and patterns in the understorey. *Vegetatio*, 122: 193–220.

Nishimura N, Hara T, Miura M, Manabe T, Yamamoto S(2002). Tree competition and species coexistence in a warm-temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan. *Plant Ecology*, 164:235-248.

Ohkubo T, Kaji M and Hayama T(1988). Structure of primary Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) forests in the Chichibu mountains, central Japan, with special reference to regeneration process. *Ecological Research*, 3:101-116.

Ohsawa M(1984). Difference of vegetation zones and species strategies in the subalpine region of Mt. Fuji. *Vegetatio*, **57**:15~52.

Ohsawa M(1991a). Structure comparison of tropical montane rain forests along latitudinal and altitudinal gradients in south and East Asia. *Vegetatio*, **97**:1~10.

Ohsawa M(1991b). Montane evergreen broadleaved forests of the Bhutan Himalaya. In: Ohsawa M. *Life Zone Ecology of the Bhutan Himalaya* . Chiba University. 89~156.

Ohsawa M, Ozaki K(1992). Hierarchical analysis of vegetation / environment pattern for East Asian extra-tropical evergreen broad-leaved forests. *Japanese Journal of Biometeor*, 29: 93-103.

Ohsawa M, Wildpret W and Acro MD(1999). A comparative study on evergreen broad-leaved forests and trees of the Canary Islands and Japan. *Laboratory of Ecology, Chiba University*, 67~87.

Ohsawa M(大澤雅彦) (2001). The conversation of communities in man-made

landscape area(身近な植物群落の保護). Kodansha International, Tokyo, 24-25.(in Japanese)

Ohtsuka T, Sakura T and Ohsawa M(1993). Early herbaceous succession along a topographical gradient on forest clear-felling sites in mountainous terrain, central Japan. *Ecological Research*, 8: 329-340.

Ojeda F(1998). Biogeography of seeder and resprouter *Erica* species in the Cape Floristic Region-where are the resprouters? *Biological Journal of the Linnean Society*, 63: 331-347.

Ozaki K and Ohsawa M(1995). Successional change of forest pattern along topographical gradients in warm-temperate mixed forests in Mt. Kiyosumi, central Japan. *Ecological Research*, 10:223-234.

Peng SL(彭少麟)(1996). The dynamics of community in Southern subtropical forest. Science Press, Beijing.

Peterson CJ(2000). Damage and recovery of tree species after two different tornadoes in the same old growth forest: a comparison of infrequent wind disturbances. *Forest Ecology and management*, 42:205-217.

Sakai A, Ohsawa M(1993). Vegetation pattern and microtopography on a landslide scar of Mt Kiyosumi, Central Japan. *Ecological Research*, 8: 47-56.

Sakai A, Ohsawa M(1994). Topographical pattern of the forest vegetation on a river basin in a warm-temperate hilly region, Central Japan. *Ecological Research*, 9: 269-280.

Sakai T, Tanaka H, Shibata M, Suzuki W, Nomiya H, Kanazashi T, Iida S, Nakashizuka T(1999). Riparian disturbance and community structure of a *Quercus-Ulmus* forest in central Japan. *Plant Ecology*, 140: 99-109.

Sakio H(1997). Effects of natural disturbance on the regeneration of riparian forests in a Chichibu Mountains, Central Japan. *Plant Ecology*, 132: 181-195.

Shen ZH(沈泽昊), Zhang XS(张新时)(2000a). The spatial pattern and topographic interpretation of the forest vegetation at Dalaoling region in the Three Gorges. *Acta Phytocologica Sinica(植物生态学报)*, 42(10): 1089-1095. (in Chinese with English abstract)

Shen ZH(沈泽昊), Zhang XS(张新时), Jin YX(金义兴)(2000b). An analysis of the topographical pattern of the chief woody species at Dalaoling Mountain in the Three Gorges region. *Acta Phytocologica Sinica(植物生态学报)*, 24(5): 581-589. (in Chinese with English abstract)

- Shen ZH(沈泽昊), Zhang XS(张新时), Jin YX(金义兴)(2000c). Spatial pattern analysis and topographical interpretation of species diversity in the forests of Dalaoling in the region of the Three Gorges. *Acta Botanica Sinica*(植物学报), 42(6):620-627. (in Chinese with English abstract)
- Shen ZH(沈泽昊)(2002). A multi-scale study on the vegetation-environment relationship of a mountain forest transect. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 22(4): 461-470. (in Chinese with English abstract)
- Shen ZH(沈泽昊), Lü N (吕楠), Zhao J(赵俊)(2004). The topographic pattern of seed rain of a mountain mixed evergreen and deciduous forest community. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 24(9):1981-1987. (in Chinese with English abstract)
- Shmida A, Ellner S (1984). Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio*, 58, 29-55
- Shimano K(2000). A power function for forest structure and regeneration pattern of pioneer and climax species in patch mosaic forest. *Plant Ecology*, 146: 207-220.
- Shimizu Y (1984). Regeneration of the subtropical evergreen broad-leaved forest at Chichijima in the Bonin (Ogasawara) islands with reference to an environmental gradient and canopy gaps. *Japanese Journal of Ecology*, **34**: 87-100. (in Japanese with English abstract)
- Shumiya T, Ohtsuka T and Ohsawa M (1999). Micro-landform and soil conditions along topographical transect in Anaga cloud forest. In: Ohsawa M, Wildpret W and Del AM (eds.) *Anaga Cloud Forest-A comparative study on evergreen broad-leaved forests and trees of the Canaries and Japan*. Chiba University, Chiba, Japan, 55-68.
- Silvertown J(2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 605-611.
- Song YC(宋永昌), Zhang S(张绅), Wang XP(王献溥), Liu JL(刘金林), Gu YJ(顾咏洁), HU SS(胡舜士)(1982). Community analysis of the evergreen broad-leaf forest on Mountain Wuyanling in Zhejiang Province. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*(植物生态学与地植物学丛刊), 6(1):14-35.(in Chinese with English abstract)
- Song YC(1988). The essential characteristics and main types of broad-leaved evergreen forest in China. *Phytocoenologia*, 16(1): 105-123.
- Song YC (宋永昌), Wang XR (王祥荣)(1995). *Vegetation and flora of Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province*. Shanghai Science and Technology Document Press, Shanghai. (in Chinese)
- Song YC, Wang XH(1999). An ecological overview of vegetation and landscape of

- Tiantong National Forest Park. Eco-Habitat: JISE Research, 17-22.
- Song YC(宋永昌)(2001). Vegetation Ecology(植被生态学). East China Normal University Press, Shanghai, 142. (in Chinese)
- Song YC(宋永昌)(2004). Tentative classification scheme of evergreen broad-leaved forests of China. Acta Phytocologica Sinica(植物生态学报), 28(4): 435-448. (in Chinese with English abstract)
- Strahler, AN(1952). Hypsometric (Area-altitude) analysis of erosional topography. Bull. Geol. Soc. Am, 63: 1117-1142.
- Strahler, AN(1957). Quantitative analysis of watershed geomorphology. Transcriptions of the American Geophysical Union, 38: 913-920.
- Sun SC(孙赛初), Cai RH(蔡壬侯)(1989). Analysis on vegetation and structure of main phyto-communities in Tiantong. Journal of Ecology, 8(6):10-20. (in Chinese with English abstract)
- Takaoka S, Sasa K(1996). Landform effects on fire behavior and post-fire regeneration in the mixed forests of northern Japan. Ecological Research, 11: 339-349.
- Takyu M and Ohsawa M(1997). Distribution and regeneration strategies of major canopy dominants in species-rich subtropical/warm-temperate rain forests, southwestern Japan. Ecological Research, 12: 139-151.
- Takyu M, Aiba SI and Kitayama K(2002). Effects of topography on tropical lower montane forests under different geological conditions on Mount Kinabalu, Borneo. Plant Ecology, 159: 35-49.
- Tamura T(1969). A series of micro-landform units composing valley heads in the hills near Sendai. Science Report of the Tohoku University, 7th Series (Geography), 19: 111-127.
- Tamura T(1974). Micro-landform units composing a valley head area and their geomorphic significance. Annals of the Tohoku geographical Association, 26: 189-199. (in Japanese with English abstract)
- Tamura T, Takeuchi K(1980). Land characteristics of the hills and their modification by man-with special reference to a few cases in the Tama Hills, west of Tokyo-Essays in Geography of Tokyo, Geographical Reports of Tokyo Metropolitan University, 14/15: 49-94.
- Tamura T(1987a). Landform-soil features of the humid temperate hills. Pedologist, 31: 135-146. (in Japanese)

- Tamura T, Miyagi T(1987b). Landslides after the forest fire in the Tomiya Hills, north of Sendai. In: Iizumi, S(ed.), Ecology of forest fire: Fire behavior in forest area and fire effects on ecosystem. Forest Fire Group, Tohoku University, Sendai, 331-340.
- Tang CQ and Ohsawa M(1997). Zonal transition of evergreen, deciduous, and coniferous forests along the altitudinal gradient on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology*, 133: 63–78.
- Tang CQ and Ohsawa M(1999). Coexistence mechanisms of evergreen, deciduous and coniferous trees in a mid-montane mixed forest on Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology*, 161: 215–230.
- Tang CQ and Ohsawa M(2002). Tertiary relic deciduous forests on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China. *Folia Geobotanica*, 37: 93-106.
- Tanner EVJ, Kapos V and Franco W(1992). Nitrogen and phosphorus fertilization effects on Venezuelan montane forest trunk growth and litterfall. *Ecology*, 73: 78–86.
- Tateno R, Takeda H(2003). Forest structure and tree species distribution in relation to topography-mediated heterogeneity of soil nitrogen and light at the forest floor. *Ecological Research*, 18:559-571.
- Taylor AH., Qin ZS, Liu J(1996). Structure and dynamics of subalpine forests in the Wang Lang Natural Reserve, Sichuan, China. *Plant Ecology*, 124(1): 25- 38.
- Tilman, D (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75, 2-16.
- Tokeshi M(1999). Species Coexistence: ecological and evolutionary perspectives. Blackwell Science, Oxford.
- Tokuchi N, Takeda H and Yoshida K(1999). Topographical variations in a plant-soil system along a slope on Mt Ryuoh, Japan. *Ecological Research*, 14: 361-369.
- Valiente-Banuet AN, Flores-Hernández MN VerdÚ and Dávila P(1998). The chaparral vegetation in Mexico under nonmediterranean climate: the convergence and Madrean-Tethyan hypotheses reconsidered. *American Journal of Botany*, 85:1398-1408.
- Volkov I, Banavar JR, Hubbell SP(2003). Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, 424: 1035-1037.
- Wang BS(王伯荪)(1984). Plant Communities(植物群落学). Higher Education Press, Beijing.(in Chinese)
- Wang BY(王本洋), Yu SX(余世孝)(2005). Multi-scale analyses of population distribution patterns. *Acta Phytocologica Sinica(植物生态学报)*, 29(2):235-241. (in

Chinese with English abstract)

Wang XH(王希华), Song YC(宋永昌)(1999). Dynamics of population and biomass at early natural recovery stage of vegetation on abandoned quarry of Tiantong National Park. Chinese Journal of Applied Ecology, 10(5): 545-548. (in Chinese with English abstract)

Wang X H(王希华), Yan X(严晓), Yan ER(闫恩荣) and Jin Y(金毅)(2004). Primary study on sprout regeneration of several dominant species of evergreen broad leaved forest after logging in Tiantong. Journal of Wuhan Botanical Research(武汉植物学研究), 22(1): 52-57. (in Chinese with English abstract)

Whitmore TC(1989). Canopy gaps and the major groups of forest trees. Ecology, 70(3) : 536-538.

Whittaker RH(1970). Community and Ecosystem. Macmillan, New York.

Yamada T, Itoh A, Kanzaki M, Yamakura T, Suzuki E and Ashton PS(2000). Local and geographical distributions for a tropical tree genus, *Scaphium* (Sterculiaceae) in the Far East. Plant Ecology, 148: 23–30.

Yan SJ(闫淑君), Hong W(洪伟), Wu CZ(吴承祯), Bi XL(毕晓丽), Lan B(蓝斌)(2002). The structure and distribution pattern of dominant population in *Castanopsis carlesii* community. Journal of Tropical and Subtropical Botany(热带亚热带植物学报), 10(1): 15-21. (in Chinese with English abstract)

Yanagisawa N, Fujita N(1999). Different distribution patterns of woody species on a slope in relation to vertical root distribution and dynamics of soil moisture profiles. Ecological Research, 14: 165-177.

Yoshida N, Ohsawa M(1996). Differentiation and maintenance of topo-community patterns with reference to regeneration dynamics in mixed cool temperate forests in the Chichibu Mountains, Central Japan. Ecological Research, 11: 351-362.

Zhang DJ(张笃见), Ye XY(叶晓娅), You WH(由文辉)(1999). Evergreen broad-leaved forest floor in Tiantong, Zhejiang Province. Acta Photoecologica Sinica(植物生态学报), 23(6):544-556. (in Chinese with English abstract)

Zhang JT(张金屯)(2004). Numerical Ecology(数量生态学). Science Press, Beijing.(in Chinese)

ZHANG MZ(张美珍), LAI MZ(赖明洲)(1993). List of Plant Species in Five Provinces and One Metropolis in Eastern China(华东五省一市植物名录). Shanghai Scientific Diffusive Press, Shanghai. (in Chinese)

Zhang M(张谧), Xiong GM(熊高明), Chen ZG(陈志刚), Fang DY(樊大勇), Xie

ZQ(谢宗强)(2004). The topography heterogeneity of *Fagus engleriana-Cyclobanopsis oxyodon* community in Shennongjia region. *Acta Ecologica Sinica(生态学报)*, 24(12):2686-2692. (in Chinese with English abstract)

Zhang M(张谧), Xiong GM(熊高明), Chen ZG(陈志刚), Fang DY(樊大勇), Xie ZQ(谢宗强) (2005). The application of digital elevation models in community biodiversity research with an example from a *Fagus engleriana-Cyclobanopsis oxyodon* community in Shennongjia area. *Acta Photoecologica Sinica(植物生态学报)*, 29(2):197-201. (in Chinese with English abstract)

Zhang QF(张庆费), Chen XY(陈小勇), Wu HQ(吴化前), Song YC(宋永昌)(1997). Structure and distribution pattern of *Castanopsis eyrei* population on Huangshan Mountain, Anhui Province. *Journal of Plant Resource and Environment*, 6(4): 35-39. (in Chinese with English abstract)

Zhao ZH(赵则海), Zu YG(祖元刚), Yang FJ(杨逢建), Cong PD(丛沛洞)(2003). Study on the sampling technique of interspecific association of ligneous plant in *Quercus liaotungensis* forest in Dongling Mountain. *Acta Photoecologica Sinica(植物生态学报)*, 27(3):396-403. (in Chinese with English abstract)

Zhong ZC(钟章成)(1988). Ecological study on evergreen broad leaved forest. Southwest China Normal University Press, Chongqing.(in Chinese)

Zhou GF(周国法), Xu RM(徐汝梅)(1998). Study on the spatial distribution pattern formation. *Acta Ecologica Sinica(生态学报)*, 18(5):516-522. (in Chinese with English abstract)

Zhou JL(周纪伦), Zheng SZ(郑师章), Yang C(杨持)(1993). *Plant Population Ecology(植物种群生态学)*. Higher Education Press, Beijing.(in Chinese)

Zou BJ(邹豹君)(1982). *Principles of Little Geomorphology(小地貌学原理)*. The Commercial Press, Beijing. (in Chinese)

Zuo JF(左家哺), Zhu X(朱巽), Tian WZ(田伟政), Peng DW(彭代文), LI MH(李明红)(2001). Study on original forest community in Nanyue of Hunan Province . *Lithocarpus henryi* Forest. *Journal of Wuhan Botanical Research(武汉植物学研究)*, 19(5): 377-384. (in Chinese with English abstract)

后 记

九年的大学生活即将结束了，早就在盼望这一天的到来，可是真的来了，却又觉得很眷恋。从九年前的懵懂而来，到学成而归，美丽的校园，可爱的老师，还有友善的朋友，这里留下了太多的印记。

五年的研究生生活，导师由文辉教授和达良俊教授给予了悉心的指导。从论文的选题、野外取样、论文撰写到修改，无一不凝聚着导师的心血。两位导师渊博的学识、严谨的治学态度以及宽厚的胸怀深深的感染了我，是我走向新工作岗位的楷模。五年里，达良俊教授为我提供了许多锻炼与学习的机会，同时在生活中也给予了不尽的关怀，使我顺利度过了许多的困难与挫折，我将永远铭记在心。

深深感谢本系宋永昌教授、陈小勇教授、王希华副教授、李德志副教授、顾咏洁副教授、李俊祥副教授、戚仁海老师、王秀芝老师和徐启新老师，日本横滨国立大学菊池多贺夫教授、东京大学大泽雅彦教授和兵库县立大学藤原道郎副教授，本校地理系蔡永立教授、生物系李宏庆副教授和上海科技馆秦祥堃研究员，在我的学习过程中给予的诸多的帮助和指导。本系钱晓海老师在仪器使用上提供了方便。几位师兄师姐，重庆大学袁兴中教授和闫水玉副教授，杭州师范学院陈波副教授，同济大学刘冬燕博士也给了我许多的帮助。野外工作得到了杨同辉、方和俊和宋坤师弟以及宋垚彬学弟的鼎力协助，并肩作战的日子是野外枯燥生活最温馨的回忆。实验室工作在宋坤师弟的统率下，由研究室其他师弟师妹和本科低年级学弟学妹共同完成。同窗张宏伟硕士、吴健硕士、车越博士、易兰博士、王正寰博士、闫恩荣博士经常互相鼓励，天童国家森林公园的王阿昌场长和王良衍场长，在野外工作中为我提供了许多的便利和热心的照顾。对他们表示诚挚的谢意。

我可能与天童特别有缘，在完成野外工作的这一年（2004），曾在3天之内连续碰上野猪与竹叶青，甚至在11月中旬还有幸目睹一条竹叶青从脚旁滑过。野外工作的艰辛和独自面对它们相比，显得是那么微不足道。那时的惊惶与无助以及事后的孤独，已经深深印在心里。但是，我没有后悔选择这个专业，正如侯学煜老先生所言，大自然是一部天书。在自然界中去探索，哪怕只有一点点的发现，也会给自己带来很多的快乐。再次衷心感谢达良俊教授，把我引入生态学这门学科并放到自然界中去自由探索，从而有机会经历丰富的心路历程。

感谢我的家人，这么多年一直默默的支持着我。特别感谢柘敏小姐，为了全力支持我，独自承担了太多的重担，真的无法用语言表达，但是点点滴滴铭记在心头。