

2012 届研究生博士学位论文

学校代码：10269

学 号：52090802004

華東師範大學

安徽常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的森 林植被特征及其成因

院 系：资源与环境科学学院环境科学系

专 业：生态学

研究方向：植被生态学

指导教师：达良俊教授

论文作者：宋坤

2012 年 5 月 17 日

University Code: 10269

Student ID: 52090802004

**Vegetation Characteristic of evergreen-deciduous broadleaved forest
ecotone and its formation mechanism, a study in Anhui**

A Dissertation in Ecology

To Be Submitted for The Degree of Ph.D.

By

Song Kun

Supervised by

Da Liangjun

East China Normal University

Shanghai, China

May, 2012

华东师范大学学位论文原创性声明

郑重声明：本人呈交的学位论文《_____》，是在华东师范大学攻读硕士/博士（请勾选）学位期间，在导师的指导下进行的研究工作及取得的研究成果。除文中已经注明引用的内容外，本论文不包含其他个人已经发表或撰写过的研究成果。对本文的研究做出重要贡献的个人和集体，均已在文中作了明确说明并表示谢意。

作者签名：_____

日期： 年 月 日

华东师范大学学位论文著作权使用声明

《_____》系本人在华东师范大学攻读学位期间在导师指导下完成的硕士/博士（请勾选）学位论文，本论文的研究成果归华东师范大学所有。本人同意华东师范大学根据相关规定保留和使用此学位论文，并向主管部门和相关机构如国家图书馆和“知网”送交学位论文的印刷版和电子版；允许学位论文进入华东师范大学图书馆及数据库被查阅、借阅；同意学校将学位论文加入全国博士、硕士学位论文共建单位数据库进行检索，将学位论文的标题和摘要汇编出版，采用影印、缩印或者其它方式合理复制学位论文。

本学位论文属于（请勾选）

1. 经华东师范大学相关部门审查核定的“内部”或“涉密”学位论文*，
于 年 月 日解密，解密后适用上述授权。

2. 不保密，适用上述授权。

导师签名_____

本人签名_____

年 月 日

* “涉密”学位论文应是已经华东师范大学学位评定委员会办公室或保密委员会审定过的学位论文（需附获批的《华东师范大学研究生申请学位论文“涉密”审批表》方为有效），未经上述部门审定的学位论文均为公开学位论文。此声明栏不填写的，默认为公开学位论文，均适用上述授权。

摘要

常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带（以下简称交错带）地处我国亚热带向暖温带过渡区，对气候变化敏感，长期受人为活动影响，少量自然植被残存于偏远山区。此交错带在我国东部森林带划分中一直存有争议。缺乏对交错带植被特征和成因的了解是争议起因。安徽由南至北逐渐由常绿阔叶林向落叶阔叶林过渡，一直是交错带研究的热点区域。本研究以安徽交错带为对象，通过植被调查和生境、生物性状测定，阐明不同地形上森林群落由南至北的替代格局，揭示环境因子-性状特征-物种组成内在联系，探讨交错带森林植被特征及其成因，提出处理此交错带在我国东部森林植被带划分中的方案和建议。主要结论如下：

安徽低山丘陵森林群落由南至北的替代格局在不同地形上存在差异。与下部坡面相比，上部坡面的常绿阔叶林在较低的纬度上被落叶阔叶林替代。这种地形上不对称的替代格局，决定交错带具有一定宽度。在群落水平上，随纬度增加，常绿阔叶物种丰富度降低速率较落叶阔叶物种丰富度增加速率快，因此总物种丰富度逐渐下降。

气候因子，尤其表征低温胁迫和干旱胁迫的气候因子与群落的纬向替代格局相关性最大。按相关性大小依次为：最小月均潜在蒸散量、最冷季均温、寒冷指数、年实际蒸散量、最早季降水。坡度、坡向和土壤总磷含量（SoilP）与其气候因子正交，表明它们与群落的地形分异有关。

叶氮磷含量（Nmass/Pmass）、叶面积（LA）、叶灰分含量（LAC）和叶寿命（LL）与各类环境因子相关；木材密度（WD）和0℃处理下的叶相对电导率（EL0）仅与表征能量的气候因子相关。比叶面积（SLA）和叶干物质含量（LDMC）与环境因子无相关性。除LL外，性状指标与表征低温胁迫的因子相关性最高；LL与坡度和SoilP相关性最高。总体上，纬度越高，气温越低，Nmass、Pmass、LA、LAC、WD越大，LL和EL0越小。分布较北或海拔较高的常绿乔木，如青冈、苦槠、柯、灰柯、小叶青冈，Nmass、LDMC偏大，LL、EL0偏小。

常绿阔叶林和落叶阔叶林斑块镶嵌式混交是交错带的植被特征，是交错带植被在纬度、海拔、地形各纬度上常绿阔叶林—落叶阔叶林层级过渡格局的体现。纬度和海拔越低、越靠近坡面下部，常绿阔叶成分优势地位越大；反之，落叶阔叶成分优势地位越大。在水热条件较好的地段形成以苦槠、青冈为优势种的常绿阔叶林，在水热条件较差的地段形成以栓皮栎为优势种的落叶阔叶林，在两者过渡区域形成以栓皮栎和青冈为优势种的混交林。

栓皮栎、青冈为优势种的混交林，是层级交错格局的产物。其混交模式为垂直混交，落叶成分在上层空间占优势，常绿成分在下层空间占优势。该群落可长期稳定存在，原因有两点：栓皮栎的最大高度和高生长速度远超青冈；栓皮栎和青冈分别以幼苗库和萌枝库持续更

新。该群落轻度破坏后形成以化香、黄檀和马尾松为优势种的群落，随恢复进程栓皮栎和青冈分别成为乔木上层和乔木下层的优势种。

综合上述结果，以常绿阔叶林和落叶阔叶林斑块镶嵌式混交格局存在与否作为交错带界划的依据，提出：交错带南界应为甜槠林等中生常绿阔叶林在基带上的分布北界，交错带北界应为青冈林等沟谷常绿阔叶林在基带上的分布北界。由此所划分的交错带在气候、区系和农林生产方式等方面接近亚热带常绿阔叶林区，因而建议在我国东部森林植被带划分中将其作为常绿阔叶林带的亚带处理。

关键词： 层级交错格局，植被带划分，常绿落叶阔叶混交林，RLQ 对应分析

Abstract

Evergreen-deciduous broadleaved forest ecotone (EDFE) locates in the transition area from subtropics to warm temperate zone, eastern China, and was sensitive to climate change. Under long-time anthropical disturbance, natural vegetation survived in mountain areas with small remnant area. The controversy about which bioclimatic zone EDFE should belongs to has been existed for a long time, due to little know about its vegetation characteristic and formation mechanism. Evergreen broadleaved forest (EBF) gradually transits to deciduous broadleaved forest (DBF) from south to north, in Anhui province, which has been the hot spot for EDFE studying. In this research, we conducted a vegetation survey from south to north in Anhui, with collecting habitat data and plant traits data at the same time. The following researching questions were addressed: 1) How do forest communities transit across EDFE at different landforms? 2) What kinds of environment factors drive forests transition and how plant traits responded to those environment factors at community level? 3) How do communities distribute in EDFE and why there are mixed evergreen-deciduous broadleaved forests? 4) How to determine the boundary of EDFE and which bioclimatic zone should EDFE belongs to?

There were different vegetation transition patterns for low elevation forests from south to north among landforms in Anhui. Comparing to forests on the upper slope, EBFs were replaced by DBFs at lower latitude on lower slope. This asymmetric transition patterns among landforms caused a wide range of EDFE. At plot level, richness decreasing rate of evergreen broadleaved woody plants were greater than increasing rate of deciduous ones with increasing latitude, which causing total species richness decreased from south to north.

Climate factors, especially those relating to the cold stress or drought stress, were most correlated with community transition along latitude gradient. According to correlation, minimum monthly potential evapotranspiration (PET_{min}) has the strongest explanation, followed by mean temperature of the coldest quarter (MTCQ)、coldness index (CI)、annual actual evapotranspiration (AET) and precipitation of driest quarter (PDQ). Slope, aspect and total soil phosphorus content (SoilP) were orthogonal to climate factors, suggesting them relating to the distribution pattern along landform gradient.

According to RLQ analysis, leaf nitrogen and phosphorus per unit leaf mass (N_{mass}、P_{mass}), leaf area (LA), leaf ash content (LAC) and leaf life-span (LL) were correlated with all kinds of environment factors. Wood density (WD) and leaf relative electrolyte leakage at 0°C (EL₀) were just correlated with environmental energy factors. Specific leaf area (SLA) and leaf dry matter

content (LDMC) had no significant relationship with environment factors. All traits except LL were most correlated with climate factors relating to the cold stress. LL was most correlated with SoilP. In general, with increasing latitude, Nmass, Pmass, LA, LAC, WD increased and LL, LDMC decreased due to temperature dropping. Evergreen broadleaved trees such as *Cyclobalanopsis glauca*, *Castanopsis sclerophylla*, *Lithocarpus glaber*, *Lithocarpus henryi*, *Cyclobalanopsis myrsinifolia*, which can distribute in higher latitude or higher altitude, possessed higher Nmass, LDMC and lower LL, EL0.

EDFE showed a mosaic transition pattern intermixed by EBF and DBF patches, which caused by hierarchy EBF- DBF transition at latitude, altitude and landform levels. Evergreen broadleaved species dominated on the lower slope at lower latitude and lower altitude. In contrast, deciduous broadleaved species dominated on the upper slope at higher latitude and higher altitude. Generally, EBF dominated by evergreen species such as *Cyclobalanopsis glauca* and *Castanopsis sclerophylla*, occurred at sites with greater water-energy condition. DBF dominated by deciduous species such as *Quercus variabilis*, occurred at sites with weak water-energy condition. Mixed forest dominated by *Quercus variabilis* and *Cyclobalanopsis glauca* occurred at transition area between EBF and DBF.

The mixed forest dominated by *Quercus variabilis* and *Cyclobalanopsis glauca* was an outcome of hierarchy EBF- DBF transition at multi-levels. Deciduous broadleaved tree species dominated at the upper tree layer and evergreen broadleaved tree species dominated at the lower tree layer, which raised a vertical evergreen-deciduous mixing pattern. Because *Quercus variabilis* had greater height growth rate and maximum height than *Cyclobalanopsis glauca* and both of them could maintain population by seedlings and resprouting, respectively, the mixed forest could persist for hundreds of years without disturbances. When being destroyed, it would degrade to a forest dominated by *Platycarya strobilacea*, *Dalbergia hupeana* and *Pinus massoniana*.

According to all the above results, the mosaic pattern intermixed by EBF and DBF patches was proposed as the criterion to determine boundary of EDFE. Following this criterion, the northern boundary of EDFE was the northern distribution limit of mesophytic EBFs such as *Castanopsis eyrei* forest, and the southern boundary of EDFE was the northern distribution limit of valley EBFs, such as *Cyclobalanopsis glauca* forest. Because climate, floristic composition and agriculture-forestry management strategies in EDFE were similar with those in subtropical EBF zone, EDFE could be considered as a sub region of EBF zone in eastern China.

Key words: hierarchy transition pattern, vegetation zonation, mixed evergreen-deciduous broadleaved forests, RLQ analysis

目 录

第一章 前言.....	1
1.1 交错带.....	1
1.1.1 定义及特征.....	1
1.1.2 类型及成因.....	2
1.2 中国常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带.....	3
1.2.1 植被类型.....	4
1.2.2 植被带划分.....	4
1.2.3 边界划定.....	5
1.2.4 研究方法回溯.....	6
1.3 常绿落叶阔叶混交林.....	7
1.3.1 定义.....	7
1.3.2 类型.....	8
1.3.3 成因.....	8
1.4 安徽常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带.....	9
1.4.1 边界划定.....	9
1.4.2 安徽大别山植被归属.....	10
1.5 群落形成机制.....	11
1.6 研究目的.....	12
第二章 研究区域概况.....	14
2.1 安徽省概况.....	14
2.1.1 地理位置.....	14
2.1.2 地形.....	14
2.1.3 气候.....	14
2.1.4 土壤.....	15
2.1.5 植物区系及植被特征.....	16
2.2 研究样点概况.....	17
2.2.1 牯牛降.....	17
2.2.2 大别山.....	18
2.2.3 皇藏峪.....	19
第三章 安徽常绿阔叶林至落叶阔叶林森林群落的替代格局.....	20
3.1 研究方法.....	20
3.1.1 研究区域.....	20
3.1.2 样地设置与调查.....	21
3.1.3 土壤因子测定.....	21
3.1.4 数据分析.....	22
3.2 研究结果.....	23
3.2.1 物种组成变化.....	23
3.2.2 多样性变化.....	27

3.2.3 群落类型变化.....	27
3.3 讨论.....	33
3.3.1 安徽植被由南至北群落替代格局.....	33
3.3.2 交错带多样性特征.....	34
第四章 替代格局的环境成因及性状响应.....	37
4.1 研究方法.....	38
4.1.1 样品采集与测定.....	38
4.1.2 环境因子测定与获取.....	39
4.1.3 数据分析.....	41
4.2 研究结果.....	43
4.2.1 影响群落分布的环境因子.....	43
4.2.2 环境梯度上性状的变化.....	45
4.2.3 常绿阔叶木本植物的生态种组划分.....	49
4.3 讨论.....	51
4.3.1 替代格局环境成因.....	51
4.3.2 群落水平上性状响应.....	52
4.3.3 东部常绿阔叶林分布北界成因.....	53
第五章 交错带森林群落特征及主要种更新格局.....	54
5.1 研究方法.....	54
5.1.1 混交类型划分.....	54
5.1.2 混交群落优势种更新格局.....	55
5.2 研究结果.....	56
5.2.1 常绿/落叶阔叶成分的垂直分布.....	56
5.2.2 主要优势种高度级分布.....	56
5.2.3 混交群落优势种径级结构.....	56
5.2.4 混交群落优势种 DBH-H 关系.....	63
5.2.5 混交群落优势种萌枝策略.....	64
5.3 讨论.....	64
5.3.1 交错带层级交错格局.....	64
5.3.2 混交林形成与维持机制.....	65
第六章 试论交错带在我国东部植被带中的界划及归属.....	67
6.1 交错带的界定.....	67
6.2 交错带的界线.....	68
6.3 交错带的归属.....	70
参考文献.....	72
附录.....	82
科研成果.....	85
致谢.....	86

第一章 前言

常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带是我国森林植被中分布最广的亚热带常绿阔叶林和暖温带落叶阔叶林的过渡区域。在《中国植被》一书中将其划分为“北亚热带常绿落叶阔叶混交林地带”，也被称为“过渡性常绿阔叶林带”。宋永昌将其定位为暖温带常绿落叶阔叶林混交林带（宋永昌，1999）。该交错带多为平原和丘陵，相对于同气候条件下多山的日本，地带性植被的水平分布较明显，且宽度也大。该交错带历史上是我国古代文明的繁盛区域，在长期人为活动影响下，地带性自然植被遭到不同程度的破坏。关于交错带的植被类型、常绿阔叶与落叶树种的混交方式、交错带的范围与界限，一直存在不同意见。近年来，相对于在常绿阔叶林区和落叶阔叶林区开展的植被生态学研究，有关该交错带的报道并不多见，对于交错带群落类型及其分布格局、成因和动态知之甚少。因而开展常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带群落成因论研究，揭示群落分布格局和群落替代成因，有助于解决关于该交错带的争议，同时对于研究区域植被资源的合理开发，受损、退化生态系统的恢复和重建，以及预测全球环境变化下的植被响应都具有重要意义。

1.1 交错带

1.1.1 定义及特征

生态交错带（ecotone）一词最早由 Clement（1907）提出，指由一个生境向另一个生境转变的区域或地带，是异质环境下的必然产物（Riesetal，2004）。有关生态交错带的定义很多，其中1987在巴黎SCOPE会议上提出的定义被广泛接受：生态交错带是相邻生态系统的过渡区域，它所具有的一系列特征均受到空间和时间尺度及两个相邻生态系统之间关系的影响（Gosz，1993）。

与 ecotone 一词具有类似含义的尚包括 Ecological boundary、Ecological transitional zone 等，在不同的研究领域，用词的偏好不同。尽管它们之间可能存在一定差异，但均包含了过渡之意。这里不做过多的探讨，具体可参见朱芬萌等（2007）的讨论。此外，在中文里生态过渡带常与生态交错带混用。朱芬萌等（2007）认为生态交错带是生态学专有名词，而生态过渡带是泛泛而指，并提出生态交错带不宜包括气候带、地理带之间的过渡带。作者以为这实为翻译偏好所致，两者均是对 ecotone 的意译，并且国外在报道有关气候过渡带、植被过渡带等时也都采用了 ecotone 一词。因而本文对此也不做过多的深究，均采用生态交错带一词，用以表达过渡之意。

生态交错带的一个显著特点是在时空尺度上相对于整个转换体系，结构和功能有较快的

转变率(Gosz, 1993),控制着生态系统间物质流、种群动态和生物多样性(Naiman & Decamps, 1990; Risser, 1995)。因而生态交错带往往具有较高的生物多样性,对环境的变化敏感,在调节生态系统的物质流和能量流方面具有重要作用(王庆锁等,1997a; 1997b; 李新荣,1999)。

生态交错带另一个显著特点是时空尺度上的非线性变化。带内物种和景观变化可能是混沌式的(Chotic),其内部构造及动态行为并不仅仅是相邻两个生态系统的平均。生物系统并非是多稳态的(metastable),维持其稳态的条件是有限的,若其处于临界条件下,系统可能变得不连续,并导致系统状态的骤变。相对于两个临近的稳定生态系统,生态交错带的空间景观异质性增加,出现更多的由不同物种所组成的小斑块;而远离交错带,大斑块的数量增多,状态或性质并不发生改变。但界限明显的两个生态系统并不符合这种非线性变化,如森林—savanna 交错带,该交错带可能是时间尺度上的过渡区(Neilson, 1991)。

在交错带内,物种的变化可能是阈变式的(ratchet-pulse dynamic)(Grover & Musick, 1990)。由于交错带处于临界状态下,环境条件已达阈值,极小变化可引发环境的阈变,导致现有群落被替代。因而,极端气候对交错带的影响较年均气候更为明显。尽管植物的生活史对策可在一定程度上抵御环境胁迫,但交错带这种放大气候变化影响的特征,会降低物种生活史对策的抵御作用,致使物种更迭。同时,处在交错带的物种往往都处于其分布的边界和生理耐受的临界状态,易受到人为活动的影响(Fortin *et al.*, 2000; Heilson, 1993)。

1.1.2 类型及成因

生态交错带的类型与其相邻的生态系统有关,在命名交错带时也多借用比邻生态系统的名称。生态交错带广泛存在于各种自然植被类型或生物群系(biomes)之间,其界限有时显著有时模糊,前者如水陆交错带、高山树(林)线、森林—草原交错带等,后者如森林类型之间的交错带。此外人工生态系统与自然生态系统之间也存在交错带,如城乡交错带、农牧交错带等(刘洪来等,2005; 高吉喜等,2009)。

生态交错带存在三种形式:骤变型、渐变型和镶嵌型。通常所用的交错带一词(ecotone)原本是指两个边界明显的生态系统间的过渡区(Zone of tension/stress zone),即骤变型交错带,环境骤变和植物群落与环境间正反馈机制是生态交错带界限的重要原因(Agnew *et al.*, 1993)。渐变型交错带(ecoline)是指处在环境梯度上两个生态系统间的过渡带。它相比骤变型交错带,具有较宽的过渡区域,往往联系着大尺度的植被变化(Van der Maarel, 1990)。镶嵌型交错带(Mosaic)是指两个生态系统以相互镶嵌方式完成过渡(Van der Maarel, 1990),它最符合落叶阔叶林—针叶林交错带特征(Goldblum & Rigg, 2010)。

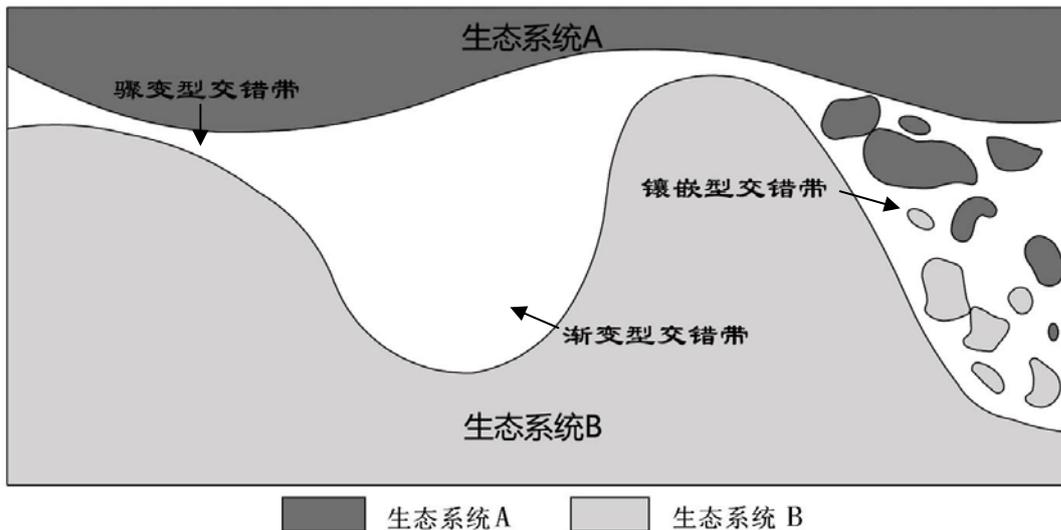


图 1-1 三种交错带类型示意图 (改自 Kent *et al.*, 1997)

Fig.1-1 A generalized diagram expressing the variable nature that might exist at community (or biome) transitions (Rewrite from Kent *et al.*, 1997)

生态交错带是多尺度上的复合体。Gosz (1993) 认为可用多尺度上的过渡层级来剖析交错带复合过程, 并提出生态交错带的层级概念 (Ecotone hierarchy)。该观点认为生态交错带是不同水平上相邻系统交互过渡的嵌合体。一个生物系统过渡区域 (Biometranstion area) 可分为群系交错带 (Biome ecotone)、景观交错带 (Landscape ecotone)、斑块交错带 (Patch ecotone)、种群交错带 (Population ecotone) 和植物交错带 (Plant ecotone), 每一个过渡层级受到不同因素的控制, 而这些控制因素往往随着过渡层级尺度的缩小局域化、复杂化(表 1-1)。

表 1-1 生态交错带的层级分类及其潜在控因

Table 1-1 Ecotone hierarchy and its probable constraints

生态交错带层级	潜在驱动因素
群系交错带	气候×地形
景观交错带	气候×地形×土壤
斑块交错带	土壤×生物向量 (Biological Vectors) ×种间关系×微地形×小气候
种群交错带	种间关系×种内关系×生境调控×种群基因×微地形×小气候
植物交错带	种间关系×种内关系×生境调控×种群基因×小气候×土壤动物×土壤微生物等

注: 引自 Gosz (1993)

Note: Citing from Gosz (1993)

1.2 中国常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带

我国有关常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的研究主要集中在植被区划和界限划定方面,, 并存有各种争议。

1.2.1 植被类型

不同学者对该交错带植被类型的认识存在差异，主要观点有以下2种：1) 含有常绿成分的落叶阔叶林；2) 常绿和落叶阔叶成分均占优势的混交林。目前多数文献和相关报道中多运用后者。

第一种观点，将该区域植被描述为：“上层以喜温暖的落叶阔叶树为主，夹以一些耐寒的常绿或半常绿阔叶树，竹类和比较中生的喜温的针叶树。中下层以常绿或半常绿阔叶林乔灌木为多，其种类接近较南的常绿樟叶林”（钱崇澍等，1956）。

第二种观点，将此类混交林称之为“落叶常绿阔叶混交林”（高沛之，1958；方精云，2001）或“常绿落叶阔叶混交林”（宋永昌，1999）。后者更能突出常绿成分在混交林中之地位，符合北亚热带（或暖温带）地带性植被之称谓，而被广泛应用；而前者因易与“含有常绿成分的落叶阔叶林”混淆，不常采用。

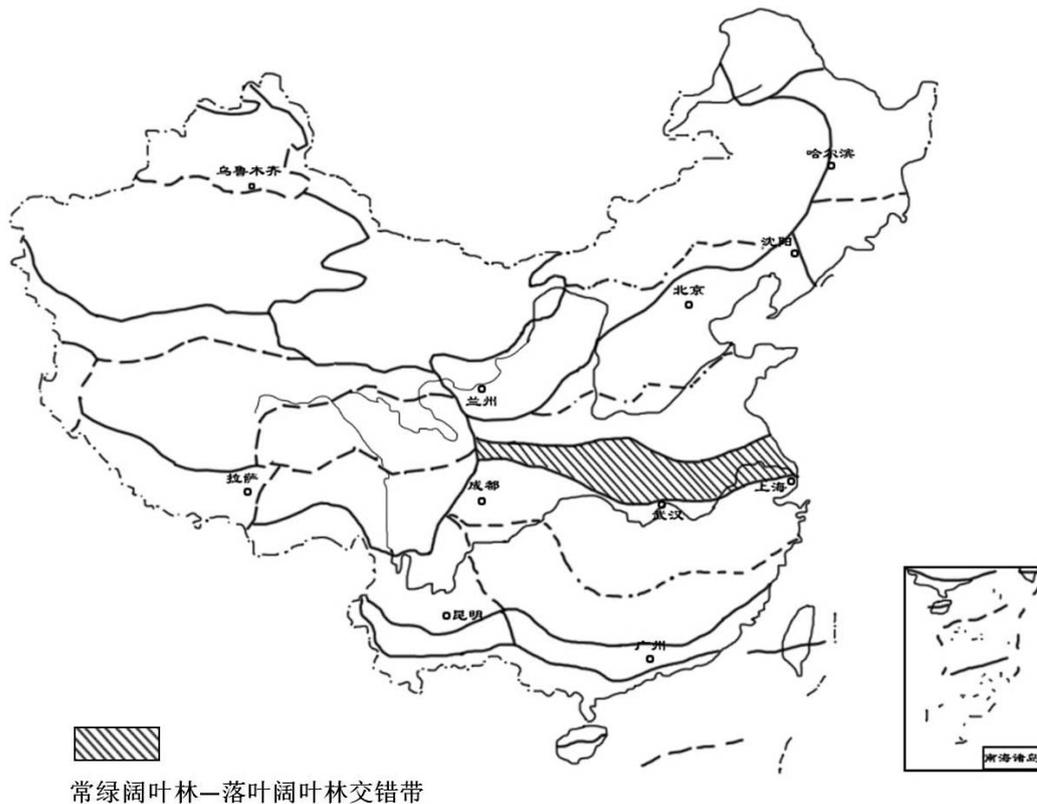


图 1-2 常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带在中国植被区划中的位置（吴征镒，1980）

Fig.1-2 Location of evergreen-deciduous broadleaved forest ecotone in vegetation zone of China

1.2.2 植被带划分

由于对植被类型认识不同，常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带在我国植被区划中所处的地位和称谓也不相同。建国初期，将该区域作为常绿落叶阔叶林混交林区，归为温带或暖温带（周光裕，1981）。侯学煜（1960）《中国的植被》一书中将其定性为东部北亚热带常绿阔叶

林带，而后1964年将其归为含有常绿乔木和灌木的落叶阔叶林带（侯学煜，1964），此后又将其称为“过渡性常绿阔叶林带”（侯学煜，1988）。尽管对其性质的定性有反复和修改，但侯学煜明确提出不存在常绿落叶阔叶混交林带。而更多的学者则倾向于《中国植被》中的划分方案，将其定性为北亚热带常绿落叶阔叶混交林带（吴征镒，1980）。

而周光裕（1981）指出我国东部植被区划中，存在三个交错带：北部暖温带落叶阔叶林区域与温带草原区域之间的森林草原地带，南部热带雨林、季雨林区域与亚热带常绿阔叶林区域之间的交错带，以及暖温带落叶阔叶林与亚热带常绿阔叶林区域之间的过渡带；前两种交错带均归为北面植被区域的一部分，而后一种则归为南部植被区域，即亚热带，是不合理的。他认为常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的植被特征和暖温带落叶阔叶林区的相似度远超过了与亚热带常绿阔叶林的相似程度，并且以常绿落叶阔叶混交林作为亚热带植被的标志不符合国际文献的提法。

此后，宋永昌（1999）在对中国东部森林植被带的划分中将其称为“暖温带常绿落叶阔叶林带”，并将其划分为南北两个亚带，北亚带为的地带性植被类型是含有亚热带成分的落叶阔叶林，南亚带的地带性植被类型是常绿落叶阔叶混交林。方精云（2001）将其称为“暖温带落叶常绿阔叶林带”，并认为该地区常绿阔叶物种处于从属地位。

1.2.3 边界划定

常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带边界的划定也存在不同观点。在《中国植被》中，该地带的北界起太行山南端，经阳东东南部到曲沃，向西以汾河为界，通过陕西省的韩城、铜川、千阳到甘肃省的天水，向东与鲁中南山地、丘陵南缘相接，至胶东半岛；南界从武都进入陕西省后，既沿秦岭山脊分水岭向东至河南省伏牛山主脉南麓再沿淮河主流经安徽凤台、蚌埠到江苏省的蒋坝、盐城后至黄海之滨（吴征镒，1980）。刘宾（1992）认为该地带的北界沿秦岭分水岭，东至伏牛山主脉南侧转向东南，沿淮河主流，通过洪泽湖南缘，经苏北灌溉总渠至黄海，与暖温带的南缘相接；南界沿大巴山脉分水岭向东南，到神农架南坡，经京山、黄陂、桐城一线到长江南岸的铜陵，沿宣朗广丘陵，宜溧山区北缘，太湖边到无锡、昆山，从崇明、横沙之间穿过，与中亚热带北界相接，西界在松潘附近，东以黄海为界。全地带包括江苏，安徽，河南，湖北，陕西，甘肃，四川七省和上海的部分地区。

宋永昌（1999）认为交错带的南界应位于北纬31°附近，此线以南才是常绿阔叶林普遍分布的地区；北界位于常绿阔叶树种分布的北界，西段在秦岭北坡，东段沿黄河主流南岸到开封以下以废黄河为界，延伸至连云港。其内南北两个亚带的界限则采用了周光裕关于暖温带落叶阔叶林区与亚热带常绿阔叶林区界限的划分意见（周光裕，1981），即东起东台海滨，向

西经高邮湖南侧，穿过淮阳山脉中部，再沿淮河南岸达正阳关；西侧则以伏牛山、秦岭南坡为界，向西至甘肃省境内的西汉水河谷。

方精云（2001）认为交错带北起秦岭淮河一线，向东逐渐北上至山东半岛和辽东半岛；南界沿长江两岸，从杭州湾经太湖、安徽宣城、铜陵经大别山南坡到武汉。

除此之外，单人骅（1963）对浙江，刘肪勋和邓愁杉（1964）、刘肪勋和黄致远（1987）、洪必恭和金济民（1984）、洪必恭等（1983）对江苏，周秀佳（1984）、张绅（1989）对上海，王映明（1985）对湖北，张金泉（1980）对河南，韩也良（1981a）、钱宏（1989）、谢中稳和吴国芳（1993）、沈显生（1999）、夏爱梅和聂乐群（2004）对安徽等各省或地区内交错带的界限进行了详细的讨论。

在划定南北界限时，往往多采用河流、分水岭以及地形地貌作为界限，这其中淮河、秦岭、大别山出现的频次最多。有时山体的南坡和北坡被作为交错带的界限，更有甚者将等高线作为界限，但均被反驳修正（周光裕，1965；刘宾，1992）。这里不做赘述。

1.2.4 研究方法回溯

讨论常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的地带性植被类型和植被区划最早是从植物区系的角度考虑，通过对比该交错带与亚热带常绿阔叶林区以及温带落叶阔叶林区的植物区系组成和特征来判定其植被带的归属和区域界限。而后随中国植被以及相关省市植被及森林专著的出版，依据区域植被类型的划分体系来判定植被带和界限的方法被广为应用。与此同时，由于植被与气候和土壤间存在良好对应关系，气候因子及衍生的生物气候学指标被逐渐应用于植被区划。此外，农林经济作物的种类和经营模式、城市绿化物种组成、孢粉等多用以辅助或佐证交错带植被类型的推定和植被划带（表1-1）。

在这些方法中，区系组成对比法以区域内所有物种为对象，而区系划分是以地理分布为依据，其研究尺度往往大于植被带划分的尺度。生活型对比法中的生活型谱系在大尺度上与植被相关，在交错带尺度上进行对比很难识别差异，且当交错带位于山地时，易受海拔因素影响，需确定取样的有效性，以避免非基带植被的影响。此外上述两种方法，多局限于比例差异的描述，缺少统计分析定量支撑。而物种差异和历史因素造成的偏差常超过交错带的空间尺度，使农林生产指示法、孢粉组合佐证法不能作为直接划分依据，仅具有辅助和佐证功能。气候因子反推法在大尺度上划分植被带具有良好效果，但在环境变化敏感的交错带，其地理分布与气候间并不一定具有对应关系。垂直带谱比较法在尺度上适合交错带植被类型划分。群落类型认定法只有明确群落成因时才为可靠。群落演替预测法适合应用于处于恢复阶段次生性植被的潜在群落类型预测，但其可靠性依赖于样地序列的选取，需时间检验。

表1-1 常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带植被类型推定和植被带划定的若干方法

Table 1-1 Several methods used for determining vegetation type and vegetation zonal in evergreen-deciduous broadleaved forest ecotone

方法	内涵	案例
区系组成对比法	比较物种区系组成差异，确定植被类型	刘鹏，1993；
生活型谱对比法	比较典型群落的生活型谱差异，确定植被类型	沈显生，1999；
垂直带谱比较法	比较不同植被带山体植被垂直分布规律，对目标区域植被进行归类	韩也良，1981b
群落类型认定法	以区域内广泛分布的森林群落类型来推定，其中尤以常绿阔叶林分布与否认定植被带	韩也良，1981a；刘肪勋，1982；邓懋彬等，1985；沈显生，1989
农林生产指示法	参考亚热带针叶树种分布，农作物耕作制度，经果林类型、分布等划分植被带	周光裕，1965；韩也良，1981a；
孢粉组合佐证法	参考古孢粉记录，恢复原始植被物种组成，推断植被类型	蔡蔚祺等，1981
气候因子反推法	据现存植被分布与气候的关系，反推植被类型	方精云，2001
群落演替预测法	对现存次生植被优势种的种群结构、生态位进行分析，预测演替发展方向	安树青和赵儒林，1991；阎传海和张绅，1995

1.3 常绿落叶阔叶混交林

字面含义上，常绿落叶阔叶混交林是指一种常绿阔叶物种与落叶阔叶物种混生的群落。该含义极易联系到常绿阔叶林向落叶阔叶林过渡过程中常绿阔叶物种减少、落叶阔叶物种增多的现象。因而常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带作为植被带处理时，其名称多包含“常绿落叶阔叶混交林”一词。同时，植被带一般应具与之相应的地带性植被类型，常绿落叶阔叶混交林也顺理成章地被作为该交错带的地带性植被。

1.3.1 定义

吴征镒等（1980）指出常绿落叶阔叶林是“落叶阔叶林与常绿阔叶林之间的过渡类型，但是有相对的稳定性”。目前，有关常绿落叶阔叶林的明确解释，并无定论，主要存在两种观点，一类是强调落叶阔叶物种的优势地位，认为“落叶阔叶乔木常常在乔木层中占据着最高的层片，而常绿阔叶层片则是在落叶阔叶层片的下面，呈亚乔木的状态”（侯学煜，1960）；另一类则强调常绿阔叶成分与落叶阔叶成分均占优势地位，认为“其中夏绿乔木与照叶乔木灌木都在

群落外貌上占有显著的地位”（高沛之，1985），“落叶常绿阔叶混交林是乔木（森林）群落，其中常绿阔叶乔木层片与落叶阔叶乔木层片都应在群落中具有一定的建群作用”（韩也良，1981a）。这些都是传统的定性描述观点，仅刘宾（1992）提出量化概念，认为常绿落叶阔叶混交林中常绿阔叶成分的重要值在20~70%。

1.3.2 类型

在我国，常绿落叶阔叶混交林被认为是与常绿阔叶林和落叶阔叶林并列的一种植被型。《中国植被》中，将其分为3个植被亚型：落叶常绿阔叶混交林、山地常绿落叶阔叶混交林和石灰岩常绿落叶阔叶混交林。近期在宋永昌提出的中国植被分类草案中，将其分为五类：地带性常绿落叶阔叶混交林（地带性）、山地常绿落叶阔叶混交林（垂直带）、石灰岩常绿落叶阔叶混交林（土壤顶级）、河谷常绿落叶阔叶混交林（地形顶级）和次生性常绿落叶阔叶混交林（偏途顶级）（宋永昌，2011）。

将常绿落叶阔叶混交林作为一种独立的植被类型，周光裕（1996）曾提出异议。他认为我国在处理其他过渡带时均将其作为植被型的下级单位，因而单独将常绿落叶阔叶混交林作为植被型有不妥之处；并且国外并无将常绿落叶阔叶混交林作为植被分类单位的记录，很多以落叶阔叶物种作为建群种的群落，即使含有常绿成分，通常都被称为落叶阔叶林。他提出即使为凸显北亚热带地带性植被而必须将其单独作为一种类型，也应将其归为落叶阔叶林的下级单位。

1.3.3 成因

气候、土壤和干扰是形成常绿落叶阔叶林的主要原因。在阔叶林区，当这三种因素对常绿阔叶物种的分布形成限制时，则可能出现常绿落叶阔叶混交林。如在气候主导下，形成地带性常绿落叶阔叶混交林和山地常绿落叶阔叶混交林，前者是水平带上气候变化的结果，后者是垂直带上的气候变化的结果。在土壤主导下，形成石灰岩常绿落叶阔叶混交林；当干扰为主导因子时，形成次生性常绿落叶阔叶混交林；河谷常绿落叶阔叶混交林的形成则可能是土壤和干扰共同作用的结果。

需要强调的是，在阔叶林分布区，并不是常绿阔叶物种分布受限制时，一定会形成常绿落叶阔叶混交林。Goldberg（1982）的研究表明，在墨西哥的马德雷山脉（Sierra Madre）常绿阔叶林分布于土壤酸度极大、养分贫瘠的区域，而落叶阔叶林分布在土壤酸度较低、土壤肥沃的区域，两者之间极少重合，具有显著的分界线。

在我国，地带性常绿落叶阔叶混交林分布的气候条件其年均温一般在14~16℃，温暖指数（WI）一般在120~135℃·月之间，寒冷指数（CI）在-10 ~ -2℃·月之间，年潜在蒸散量

在800~950mm之间，湿润指数（Im）在0~60之间（宋永昌，1999；方精云，2001）。

1.4 安徽常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带

安徽省由南到北植被逐渐由常绿阔叶林向落叶阔叶林转变，其中江淮区域为常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的主要分布区域。和中国常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带类似，当地有关常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的研究也主要集中在植物区系、群落类型和植被区划方面。有关安徽常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的报道，常将其归为北亚热带（或暖温带），常绿落叶阔叶混交林为其地带性植被。

1.4.1 边界划定

有关省内交错带的争议主要集中在南北界限的划分。交错带的北界主要有以下几种意见，1) 以淮河流域为该区北界（钱啸虎，1963 转引自刘宾，1992；安徽植被协作组，1981；夏爱梅和聂乐群，2004），2) 经淮南市以南，定远，嘉山（现明光市），来安、天长与江苏高邮连接，该线穿过淮阳山脉中部，约北纬32.5°（周光裕，1965）；3) 西起霍丘县南部，大致沿大别山北麓，向东经合肥以北，然后以淮阳山脉的分水岭为界（韩也良，1981a）；4) 位于叶集、六安、舒城、巢湖至马鞍山一线（沈显生，1999）。在这些观点中，划定方案离现今越近，南移交错带北界的看法越多。

交错带南界在各划定方案中变化不大，主要意见有两种，主要围绕安徽大别山植被的归属异议最多：1) 南自岳西来榜、石关经舒城、潜山两县边境至桐城、铜陵、繁昌、湾沚与宣城水阳一线（安徽植被协作组，1981）；2) 叶集、六安、舒城、庐江、铜陵、宣城至广德一线（沈显生，1999；夏爱梅和聂乐群，2004）。第一种方案中大别山南坡植被划入中亚热带，地带性植被是常绿阔叶林，而北坡植被划入北亚热带，地带性植被是常绿落叶阔叶混交林（安徽植被协作组，1981）。第二种方案则将大别山整体划入亚热带常绿阔叶林区域。这与学者对大别山基带植被认识由常绿落叶阔叶混交林转变至常绿阔叶林的改变有关。

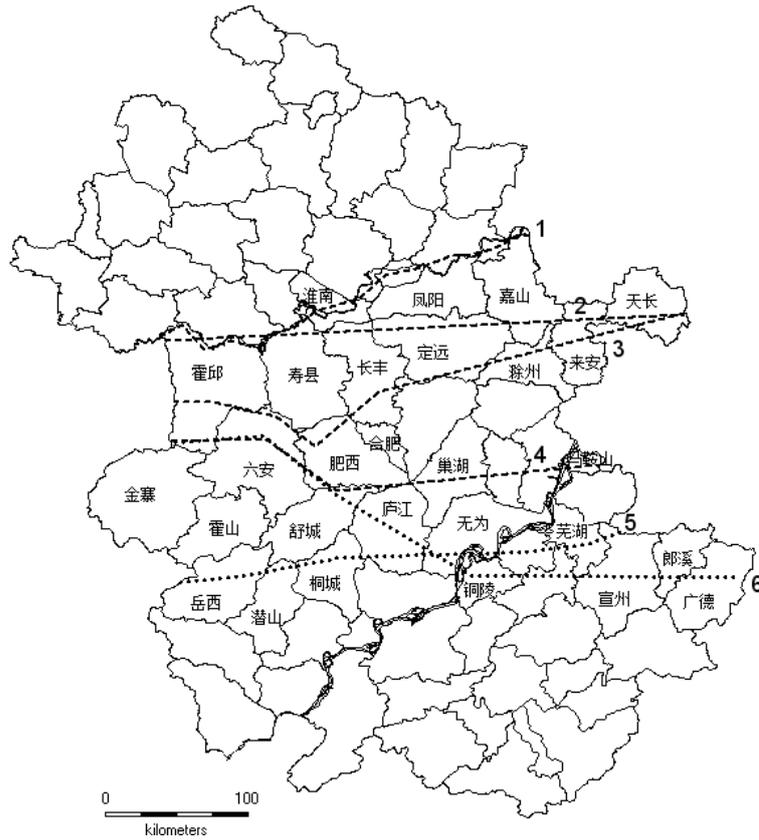


图 1-3 安徽省常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的界划方案

Fig.1-3 Several boundary schemes of evergreen-deciduous broadleaved forest ecotone in Anhui

注：北界为：1（安徽植被协作组，1981）、2（周光裕，1965）、3（韩也良，1981a）、4（沈显生，1999）；南界为：5（安徽植被协作组，1981），6（沈显生，1999）

Note: line 1- 4 indicating northern boundary, line 5-6 indicating southern boundary

1.4.2 安徽大别山植被归属

钱嘯虎于1963年报道了大别山南坡太湖县的常绿阔叶林（转引自刘宾，1992）。单人骅和刘昉勋（1964）提出“落叶阔叶-常绿阔叶混交林”是大别山南坡地区的地带性植被，北坡局部地区也有小块分布；落叶阔叶林主要分在岳西大别山主峰以北的北坡地区；在其提出的安徽大别山植被分类体系中无常绿阔叶林类型。此后韩也良提出大别山南坡垂直带基部植被应为山地常绿阔叶林带（韩也良，1981b）。邓懋彬等（1983）在大别山北坡发现了以青冈

（*Cyclobalanopsis glauca*）、苦槠（*Castanopsis sclerophylla*）为优势种的常绿阔叶林，此后邓懋彬等（1985）又在霍山、金寨两县发现以苦槠为优势种的常绿阔叶林，并提出了一份包含近70种常绿物种的名录，但仍将其划在北亚热带常绿、落叶阔叶混交林植被地带。钱宏（1988）对安徽大别山北坡植被类型进行了报道，指出以苦槠林分布于海拔130~250m山谷、水溪边和水库旁，青冈林分布于海拔200~600m的山谷或山坡下部。沈显生（1989）在大别山北坡

金寨县内天堂寨植被的垂直分布研究中指出以青冈为优势种的常绿阔叶林广泛分布于海拔200~500m河谷两侧，且此类常绿阔叶林在大别山北坡的金寨和霍山均有分布，青冈幼林也相当普遍；此外尚发现梅山水库泄洪区存有成片的青冈枯伐桩，最大直径达40cm，加之当地老龄居民证实该地区1951年修建水库之前，河谷及两侧山坡全是青冈，遮天蔽日；因而认为大别山北坡基带植被应为常绿阔叶林，并将大别山整体划入亚热带常绿阔叶林区。

刘宾（1991）报道处于大别山南坡岳西境内的陀尖山区在河谷及山坡下部留存小面积的常绿阔叶林，并认为大别山南北坡植物不存在差异。刘鹏（1993）比较了大别山不同区域的5个山头的植物区系，认为大别山南北坡植物区系联系紧密；同年又报道，大别山北坡金寨县马鬃岭自然保护区存有青冈、豹皮樟（*Litsea coreana* var. *sinensis*）、柯（*Lithocarpus glaber*）为建群种的常绿阔叶林和红毒茴（*Illicium lanceolatum*）、紫楠（*Phoebe sheareri*）为建群种的常绿阔叶林，但仍将大别山整体划入北亚热带落叶常绿阔叶混交林带（刘鹏和吴国芳，1993）。沈显生（1999）通过对比安徽由南到北4个山体的地带性植物群落生活型谱，指出皖西大别山地区的落叶阔叶林与常绿阔叶林的水平过渡带很不明显，两者镶嵌分布，形成植被复合带；并总结了先前的研究认为皖西地区的确存在常绿阔叶林，只是同皖南地区常绿阔叶林的优势树种不同而已，再次明确了之前提出的将大别山划入亚热带常绿阔叶林区的观点。此后夏爱梅和聂乐群（2004）认同了大别山区南北植物区系无差异和北坡存有以苦槠、青冈为优势种的常绿阔叶林等观点，故将其归入亚热带常绿阔叶林区。

1.5 群落形成机制

群落的形成机制假说很多，目前两大主流是：生态位理论（Silvertown, 2004）和中性理论（Hubbell, 2001）。前者认为生态位的分化促进了群落内物种共存，即生态位构建假说；而后者则认为群落是随机作用下个体生态漂变过程的产物，即扩散构建。前期，针对我国东部地区森林研究表明，木本植物存在对生境的偏好选择（Lai *et al.*, 2009; Chen *et al.*, 2010），地形造成的生境差异可导致森林群落在小尺度上分异（杨永川，2005），而干扰能促进光需求不同的物种共存（Song *et al.*, 2011）。这些都表明生态位构建假说对该地区的植物群落构建规律具有较好的解释力。

在生态位的群落构建假说中，强调物种与环境之间存在着良好的对应关系，且这种对应关系可通过物种功能性状的表达来反映。因而，Keddy（1992）提出了用于解释群落构建的环境筛理论，认为群落构建是环境对物种的筛选过程，环境条件和生物间的相互作用可被看作是多个嵌套的筛子（nested sieves），群落构建的过程既是区域物种库经过这些嵌套筛子的过滤过程，只有那些具有特定性状并符合各环境筛的特定物种才能进入小局域群落。这个过程

导致功能相似的物种被筛入相同的生态位，使群落各物种的特征趋同 (trait convergence) (Lavorel & Garnier, 2002); 而过于相似的物种间会产生竞争排斥, 从而使各物种间的相似性受限, 即极限相似性 (limiting similarity) (MacArthur & Levins, 1967)。环境筛选和物种极限相似性这两个相反的作用力, 是共同组成群落构建的两个基本驱动力, 形成群落结构并维持生物多样性 (Webb *et al.*, 2002)。

目前, 可用于木本植物群落构建机制研究的功能性状主要包括叶性状、干材性状和种子性状 (Wright *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2009)。叶片的干物质含量、叶寿命、比叶面积 (SLA)、叶片 N、P 含量以及最大光合能力与物种的抗逆性和生长速度有关; 木材的密度、导管密度和宽度以及木材机械性状与物种的抗干扰能力、耐受性以及存活率等有关; 种子的大小、内物质组成和含量与物种扩散能力、定居存活率等有关。它们在环境梯度上呈现出一定的变化规律。在相对干燥和贫瘠的坡地, 植物的叶较小、SLA 较低、种子较重, 反之亦然 (Kraft *et al.*, 2008)。

交错带的形成是由环境递变造成物种组成及聚合 (assemblage) 方式变化的结果。交错带具有快速的环境变化速率, 因而其环境筛效应显著, 处于交错带两边的物种性状也存在较大差异 (Lamb & Mallik, 2003)。因而研究环境梯度上物种性状的响应, 有助于解释交错带两侧群落替代格局。

正如安树青等 (1998) 所述, 该过渡带植被区划的争议起源于对混交林认识的差异和植被认知的缺失。要掌握该地区植被特征、认清混交林的本质, 需要对该地区的植被形成机制进行研究, 这就需要我们进一步探究植被分布与环境因子的关系, 干扰和群落动态之间的关系, 以及物种功能性状对环境和干扰的响应。

1.6 研究目的

本研究以安徽省常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带为对象, 在总结前人工作的基础上, 依据中亚热带常绿阔叶林至暖温带落叶阔叶林逐渐过渡的规律, 由南至北分别在皖南祁门县、皖西岳西县和金寨县以及皖北萧县设置研究样点, 采用样带法与斑块取样法相结合的方式在各样点水平基带设置样地, 对植被进行每木调查、对土壤等生境因子和主要物种的生物学性状进行测定, 分析不同区域群落类型在物种多样性和物种组成上的差异, 阐明不同地形单元上群落优势物种由南至北的变化规律, 进而揭示常绿阔叶林带至落叶阔叶林带群落的替代格局; 通过分析群落物种组成与环境因子的对应关系, 挖掘驱动群落变化的潜在环境因子, 并将其与物种生物学性状相结合, 从群落水平上阐明性状特征在环境梯度上的变化趋势, 揭示

环境因子-性状特征-物种组成的内在联系，探讨群落替代格局的成因；通过分析群落垂直结构上常绿阔叶成分与落叶阔叶成分的相对优势度和优势种的高度级分布，揭示交错带群落的混交模式及地形的调控作用，同时分析潜在常绿落叶阔叶混交林优势种的径级结构和生长特性、划分优势种更新类型、预测群落动态，探讨群落的稳定性和混交状态的可持续性；最终形成对安徽常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带植被特征、结构、动态及成因的认识，并尝试提出处理此交错带在我国东部森林植被带划分中的方案和建议。

第二章 研究区域概况

2.1 安徽省概况

2.1.1 地理位置

安徽简称皖，居我国东南部，介于北纬 $29^{\circ}22'$ ~ $34^{\circ}40'$ ，东经 $114^{\circ}53'$ ~ $119^{\circ}30'$ 之间。地形南北狭长，东西宽约200~300km，南北长约500km，面积13.96万 km^2 。周围同山东、江苏、浙江、江西、湖北、河南六省相邻。东界距海近处只有150~200km，最远处约320km。

2.1.2 地形

安徽省南北长而东西窄，长江、淮河横贯其中，天然地将全省分为淮北（也称皖北），江淮（也称皖中）和江南（也称皖南）三个地区。全省最大的湖泊巢湖，在江淮之间。全省由北向南，依次为淮北平原、江淮低山丘陵（包括大别山区）、长江沿岸平原和皖南低山丘陵（包括皖南山区）四个地形区。

在大地构造方面，安徽的主要部分处于淮阳古陆与江南古陆之间。成陆最早是大别山区和皖南山区的南部地区。在震旦纪，除大别山区以及皖南的祁门-歙县一带是江南古陆的北部边缘，形成复杂的東西走向的隆起带以外，大部分仍为海水浸淹。此后，以这两个地区的古陆为基础，不断向周围扩展，经历了漫长的年代和多次海陆变迁，最后才发展成为现代的状态。

2.1.3 气候

安徽处于我国东部季风区内，属季风气候类型，并有明显的过渡性特征。气候的一般特点是：季风明显，四季分明；气候温和，雨量适中；春寒多雨，秋高气爽；梅雨显著，夏雨集中。淮河以南地区，年降水量较大，热量资源丰富，冬季气温较高，属亚热带季风气候；淮河以北地区，年降水量相对地较少、热量也相对地较小，冬季寒冷，属暖温带季风气候。

(1) 气温

安徽各地的年平均气温多数在 14°C ~ 16°C 左右，一般来说，由北向南逐渐增高。淮北和大别山区较低，在 15°C 以下；沿江西部和皖南屯溪附近气温较高，在 16°C 以上；其他地区都在 $15\sim 16^{\circ}\text{C}$ 之间。除个别山地以外，南北相差 2°C 左右。月均最高气温一般发生在7月份，南北差异不大，淮北和皖南山区在 $27\sim 28^{\circ}\text{C}$ ，大别山低于 27°C ，其他地区多在 $28\sim 29^{\circ}\text{C}$ 。月均最低气温一般发生在1月份，南北相差 $4\sim 5^{\circ}\text{C}$ ，除淮北北部在 $-0.6\sim 0^{\circ}\text{C}$ 之间外，大部分地区均在 0°C 以上，其中淮北在 1°C 以下，江淮之间 $1\sim 3^{\circ}\text{C}$ ，沿江江南 $3\sim 4^{\circ}\text{C}$ ，皖南山区东部略低于 3°C 。

(2) 无霜期

全省平均无霜期约200~250天，自南向北天数逐渐减少，全省南北约差一个半月左右。淮北北部地区，无霜期在210天以下；淮南南部以及江淮之间东北部和在大别山区，平均无霜期约在210~220天之间；沿江一带，特别是其西部，为全省热量条件最好的地区，无霜期最长，可达240~250天；江淮之间大部分地区和江南各地无霜期多在220~230天。大别山区的初霜期为全省最早，一般早于10月下旬；皖南山区的终霜期为全省最晚，一般在3月下旬。

(3) 降水

全省各地年平均降水量在750~1700mm之间，雨水是其最主要形式，冬季降雪不多。地区分布总的趋势是南部多于北部，山区多于平地。北部萧县一带，平均降水量只有750~800mm；中部六安一带为1000mm左右；南部祁门一带在1600mm以上。沿江一带西部年均降水量在1200mm以上，东部在1200mm以下。黄山和大别山区是全省的两个多雨中心。黄山光明顶年平均降水量达2435mm，为全省降水量最高的地方。大别山的个别高峰，年平均降水量也在1600mm左右。

全省降水量的年季变化较大，季节分配不均。最大降水量与最小降水量的倍比，淮北北部高达6.5~7.5倍，淮北中部一般在4~6.5倍之间，江淮之间和沿江地区一般在4以下。大别山去和皖南山区则在2.8倍以下。

(4) 湿度和干燥度

本省各地全年平均相对湿度一般在70~80%之间，个别地区略微超过80%，如祁门达到80%，南陵达82%。全年平均相对湿度有南大北小的特点，淮北在70~75%；江淮之间在75~79%；江南则在80%左右。干燥度全省平均在0.6~1.2之间，北部大于南部。最南端祁门为0.6，皖南其他丘陵山区及大别山区，多在0.7~0.8左右。

(5) 日照

全省各地的年平均日照时数在1800~2500小时之间， $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的辐射总量在100-120千卡之间。其分布有南部少、北部多，山区少、平原多的特点。皖南山区和大别山区量指数均为最小。

2.1.4 土壤

安徽北部，大致起于淮河两岸，包括整个淮北平原，地带性土壤应为棕壤，土壤区划上为棕壤带；但在此带内，棕壤只见于少数低山残丘或高阶地上，面积很小，分布最广的则为沙姜黑土，其次为潮土。江淮低山丘陵主要处于北亚热带，地带性土壤为黄棕壤，土壤区划中化为黄棕壤带，其南界约在长江沿岸一带。安徽南部的大片低山丘陵区，属中亚热带气候，

气温较高，雨水充沛，土壤主要为红壤和黄壤，土壤区划为黄壤、红壤带。

2.1.5 植物区系及植被特征

安徽地跨暖温带和亚热带，其北部地区的植被属暖温带落叶阔叶林地带的南端，南部地区的植被属中亚热带常绿阔叶林地带的北缘，为我国南方成分的分布区北界，又是某些我国北方成分的分布区南界，在很大程度上属于南北区系的汇集带。

(1) 植物区系

全省维管植物约有 3100 余种（包括部分归化和引种植物），分隶于 205 科 1006 属。其中蕨类植物 34 科 7 属，约 200 余种；裸子植物 7 科 15 属 21 种（不包括引种）；被子植物 164 科 920 属，约 2800 种，约占全国维管植物科的 60.3%，属的 31.6%、种的 11.4%。种子植物区系中温带、亚热带类型占全省属（除去世界分布的广布属属外的）61%左右，热带类型仅占 38.7%，中国特有属中仍有一些是近代热带成分的属；总体上与东亚成分尤其是中国—日本区系最为密切（吴诚和，1982）。

全省尤以南部、西部山区保留着十分丰富的植物区系，其中部分是现代植物区系中代表较古老的种类，是第三纪或白垩纪以来一直残存的孑遗植物，如银杏（*Ginkgo biloba*）、鹅掌楸（*Liriodendron chinense*）、金钱松（*Pseudolarix amabilis*）、华东黄杉（*Pseudotsuga sinensis*）、香榧（*Torreya grandis*）、铁杉（*Tsuga chinensis*）、三尖杉（*Cephalotaxus fortunei*）、柳杉（*Cryptomeria japonica* var. *sinensis*）、连香树（*Cercidiphyllum japonicum*）、领春木（*Euptelea pleiosperma*）、杜仲（*Eucommia ulmoides*）、青钱柳（*Cyclocarya paliurus*）、糙叶树（*Aphananthe aspera*）等。此外，尚分布多种仅在安徽省及邻近地区分布的特有种，如大别山五针松（*Pinus dabeshanensis*）、永瓣藤（*Monimopetalum chinense*）、琅琊榆（*Ulmus chenmoui*）、醉翁榆（*Ulmus gaussonii*）、黄山五叶参（*Aralia franchetii* var. *hwangshanensis*）、都支杜鹃（*Rhododendron shanii*）等（吴诚和，1982）。

(2) 植被特征

安徽省由南至北依次出现常绿阔叶林、常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带、落叶阔叶林，地带性分布明显。在安徽植被区划中淮河以北，属南暖温带季风气候区，地带性植被为落叶阔叶林。淮河以南为亚热带季风气候区，其中大别山区岳西、桐城和铜陵、宣城、郎溪、广德一线以北属北亚热带，地带性植被为常绿落叶阔叶混交林；此线以南属中亚热带，地带性植被是常绿阔叶林。安徽自古以来，人为活动影响极为深刻，植被受到反复的严重破坏、原始植被基本上消失殆尽，仅在局部深远山区存有代表性的残存植被（安徽植被协作组，1981）。

2.2 研究样点概况

根据研究目的，由南到北分别选择牯牛降自然保护区及其周边地区（简称牯牛降）、大别山区和皇藏峪国家森林公园作为研究样点。3 样点的区域概况如下。

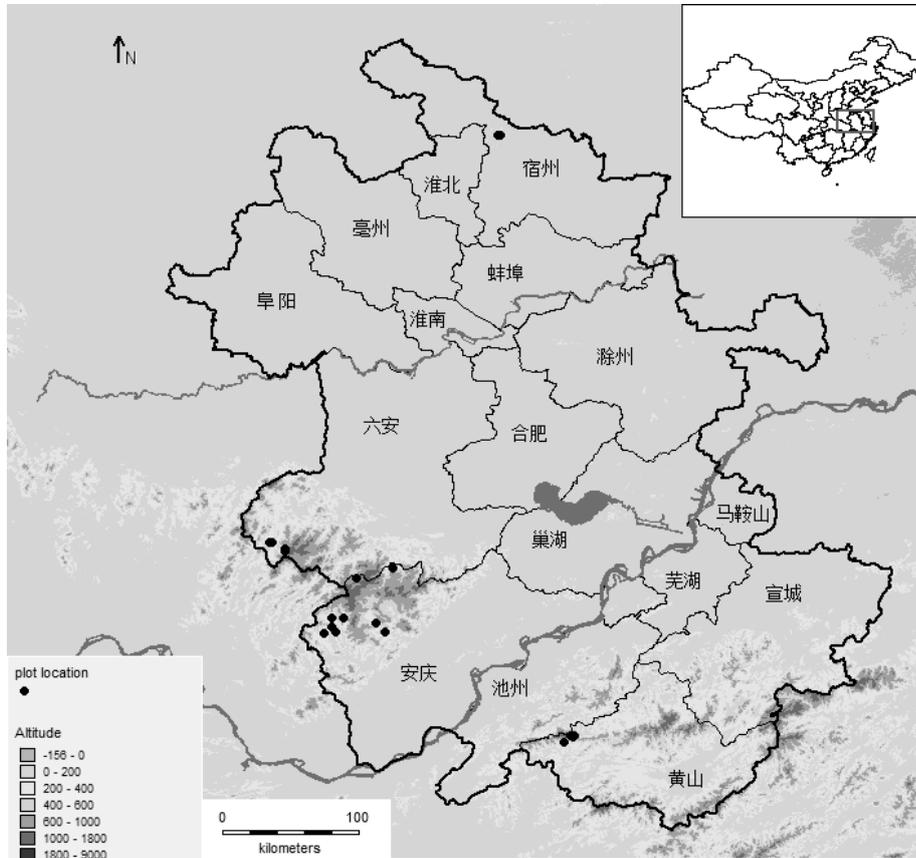


图 2-1 安徽地理位置及研究样点设置

Fig.2-1 Map of study sites in Anhui, China

2.2.1 牯牛降

牯牛降位于安徽省东南部，祁门与石台两县境内，地理坐标为 $30^{\circ}00' \sim 30^{\circ}14'N$, $117^{\circ}20' \sim 117^{\circ}37'E$ ，与黄山东西向望。该区地层古老，构造上属于扬子凹陷与江南台隆的过渡地带。“燕山运动”形成的黄山—九华山和牯牛降—大历山花岗岩侵入岩体构成了牯牛降和黄山的主体。因此，基岩以花岗岩为主的牯牛降山体陡峭，最高峰海拔 1727.6 m，相对高度达 1660 m。该区属亚热带湿润季风气候，山地气候垂直变化显著。年平均气温为 $9.2^{\circ}C$ （顶峰） $\sim 14.9^{\circ}C$ （山脚），最高月均温 $27.2^{\circ}C$ （顶峰） $\sim 29.3^{\circ}C$ （山脚），最低月均温 $-15^{\circ}C$ （顶峰） $\sim -5^{\circ}C$ （山脚）， $\geq 10^{\circ}C$ 年积温 $2679.6^{\circ}C$ （顶峰） $\sim 4897^{\circ}C$ （山脚）。山麓测站多年平均降雨量 1600~1700 mm，其中 76% 的降雨量集中在 3~8 月的雨季，南坡比北坡总雨量多 7%。土壤自低海拔地区向上依次分布为黄红壤（某些地势较陡、侵蚀或垦殖严重的地带为黄红土）、酸性棕壤、铁铝质粗骨土（硅铝质粗骨土）或石质土、暗黄棕壤（韩也良，1990；沈泽昊等，2007）。

牯牛降天然植被得到了良好的保护,并于1988年成立以森林生态系统为主要保护对象的国家级自然保护区。据1983~1988初步调查该区有维管束植物共1210余种(包括亚种及其以下单位),分属180科627属,其中木本植物539种,分属88科239属(韩也良,1990);此后又发表新记录21种(陈文豪等,2005;江胜中,2011)。保护区内属国家珍稀濒危保护的植物有18种。地带性植被为常绿阔叶林,植被的垂直分布比较明显,从山脚到山顶,依次出现的植被类型为常绿阔叶林、常绿阔叶混交林、落叶阔叶林、针阔混交林、黄山松人工纯林和少量的山地矮林和山地草甸(韩也良,1990;沈泽昊等,2007)。

2.2.2 大别山

大别位于皖、鄂、豫三省交界处,约当北纬 $30^{\circ}02'$ ~ $31^{\circ}55'$,东经 $114^{\circ}30'$ ~ $117^{\circ}05'$,其西北部与桐柏山脉相连,东西连绵500km,一向被认为是我国地理上的南、北分界线,是长江、淮河的天然分水岭。在整体上,一般把分水岭多枝尖主峰(皖岳西境内约北纬 31°)以北归入大别山北坡,以南归入南坡。大别山地层古老,早在震旦纪初期就在秦岭山脉的基础上经过大别山造山运动隆起形成,主要岩层是寒武纪前的变质岩、侵入的花岗岩及下古代的砂岩。(刘鹏,1993)。

安徽境内的大别山位于省内西南部,山脉从豫、鄂入境,作西北—东南走向,自霍山以南作东北—西南走向,因而对南侵的寒潮有一定的阻隔作用。在金寨西北部与河南交界沿线,海拔高度一般只有100m左右,但至南端的九峰尖高达1547m,向东从霍山至舒城境内,山势逐渐降低,从海拔600m降至200m,最后与平原相接。从金寨的九峰尖向东南,山势逐渐升高,至佛顶寨海拔1684m,入霍山境则有海拔1749m的多云尖,再南入岳西境内,有海拔1584米的公界尖,以及大别山主攀—海拔1755m的天柱山,再南从太湖至宿松,山势显然下降,多为海拔400m以下的丘陵,最南没于宿松境内。从岳西入潜山境内,山势也逐渐降低,自海拔1402m的白石山以东,多为600m以下的山丘(单人骅和刘肪勋,1964)。

大别山季节明显,气候湿润,雨量充沛,年平均气温 $13\sim 17^{\circ}\text{C}$,最冷月(1月)均温 $2\sim 4^{\circ}\text{C}$,最热月(7月)均温 $26\sim 29^{\circ}\text{C}$,极端最低温度 -19.5°C ,极端最高温度 42.7°C , 10°C 年积温 $4600\sim 5300^{\circ}\text{C}$,无霜期200~270天,年降雨量1000~1600mm,相对湿度80%。土壤在海拔800m以下主要为山地黄棕壤,以上为山地棕壤,在山顶还有山地草甸土,局部地区有沼泽土分布,在河漫滩地则为冲积草甸土(刘鹏,1993)。

大别山植物区系属泛北极,植物区系起源古老,特有现象明显,与华中、西南、华南、华北植物区系有密切的联系,它是西南植物区系通过华中植物区系与华东、华北植物区系发生联系和交汇的过渡区。根据刘鹏(1993)的报道该区约有维管束植物1722种,隶属于199

科 697 属。大别山植被的归属一直以来是长期争论的焦点（详见第一章），但总体上其植被类型在海拔上由低到高依次出现了，常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林、暖性针叶林、温性针叶林、高山矮林灌丛、山地草甸等（单人骅和刘肪勋，1964；安徽植被协作组，1981；沈显生，1989）。

2.2.3 皇藏峪

皇藏峪自然保护区地处安徽省萧县、淮北平原东北部的低山丘陵区，为石灰岩残丘。其最高峰平顶山海拔，南北长约，东西狭窄仅 4~5km，总面积约 85km²，是安徽淮北平原上植被保存最好的区域。

该区位于北纬 34°00′~34°06′，东经 117°03′~117°06′属暖温带季风气候区。年均气温 14.5℃，极端最低气温-24℃，极端最高气温 41℃，≥10℃年积温为 4800℃，年降雨量 800-900mm，主要集中在夏季，无霜期约 210 天。地带性土壤为棕壤，还有黑色石灰土，中性至微碱性。其林下地形分为浅沟、缓坡和陡坡类。浅沟中有大量冲积碎石，缓坡土层厚，陡坡土层薄，裸露岩石多。其土壤湿度沿浅沟→缓坡→陡坡递减（谢中稳等，1995）。

皇藏峪共有野生种子植物 90 科、328 属、563 种，以温带成分占明显优势。其区系分区隶属于泛北极植物区，中国—日本森林植物亚区。该区自然植被是落叶阔叶林，主要的森林植被群落有栓皮栎林、槲栎林、青檀林、黄连木林、梧桐林、刺槐林等（谢中稳等，1995）。

第三章 安徽常绿阔叶林至落叶阔叶林森林群落的替代格局

交错带植被是两个相邻植被类型相交的产物，研究交错带植被的特征应当以相邻植被类型中的一个为起点，经交错带，向另一个植被类型进行梯度分析，探究其群落的替代格局。要解决我国常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的各种争议，需要在亚热带常绿阔叶林带至暖温带落叶阔叶林带这一梯度上开展群落的替代研究。安徽处于亚热带常绿阔叶林带向暖温带落叶阔叶林带过渡区域上，其南部为典型的常绿阔叶林区，北部为典型的落叶阔叶林区，是常绿落叶阔叶林交错带植被区划和南北界界定的研究热点区域（韩也良，1981a；沈显生,1999；夏爱梅和聂乐群，2004）。

由于我国东部森林受到长期人为破坏，残存自然植被多分布于山区。山地植被分布受到地形因素影响，在不同坡位、坡向会形成不同的群落类型。因而研究水平地带上的群落替代规律势必需要考虑地形因素的作用。亚热带低山丘陵常绿阔叶林多分布于水土条件较好的坡地上，而在大型沟谷和泛滥性阶地上落叶成分逐渐增多（杨永川，2005），大别山区北坡常绿阔叶林多斑块状分布与山谷或水库周边（沈显生，1989）。因而本研究由安徽南部向北部选取水平基带上的典型群落类型，在纬度和地形两个维度上开展群落替代格局研究，以阐明安徽常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带植被的特征。

多数研究认为交错带的物种多样性比两个相邻区域要高，被认为是交错带特征之一（Zölyomi, 1987; Petts, 1990）。也有研究表明交错带由于生境不稳定，物种多样性也可能较低（van der Maarel, 1990）。常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带由于汇集了来自亚热带和暖温带的植物区系，其多样性较为丰富。大别山位处该交错带之上，有关该区域植物区系的研究表明其是我国南北部植物区系交汇之处，也是我国东西部植物交汇之处，此外尚有特有种分布（沈显生，1986；钱宏，1989；谢中稳和吴国芳，1993；谢中稳和蔡永立，1994）。而以往有关水平地带性植被的研究表明随着纬度增加物种多样性逐渐减低（Wang *et al.*, 2011），这与以上结论似有矛盾。因而本研究将探讨安徽常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带在水平基带上是否具有较高的物种多样性。

3.1 研究方法

3.1.1 研究区域

由南到北分别于安徽祁门县、岳西县、金寨县和萧县开展植被调查。在祁门县，调查样点集中在牯牛降自然保护区及其周边地区（以下简称牯牛降）；在岳西县，调查样点分布于何店、包家、菖蒲、店前、冶溪、河图、黄尾乡（镇）；在金寨县，调查样点集中于吴家乡

境内；在萧县，调查样点集中于皇藏峪国家森林公园（以下简称皇藏峪）。其中祁门县内的调查样点属亚热带北缘常绿阔叶林区，萧县的调查样点属暖温带落叶阔叶林区，岳西县和金寨县内的调查样点位于常绿阔叶落叶阔叶林交错带，属大别山区。研究区域的具体自然概况请见第二章。

3.1.2 样地设置与调查

根据研究目的，样地的选择需要满足以下条件：（1）样地位于山地垂直带基带；（2）群落林相完整，无明显人为干扰或少人为干扰；（3）群落优势种为演替中后期物种。依据上述条件，牯牛降样地分布于海拔 500m 以下；岳西县和金寨县样地主要分布于 500m 以下；皇藏峪样地分布于 300m 以下。

于 2010 年 4 月至 2011 年 12 月，在上述区域内采用斑块取样和样带法相结合的方式设置样地。牯牛降设置样带 3 条，面积分别为：40m×80m、20m×60m、20m×80m；斑块取样 3 个样方，面积分别为：15m×15m，20m×20m，20m×30m。岳西县斑块取样 11 个样方，面积均为 20m×20m，其中 2 个样方向四周扩展至 40 m×40 m，1 个样方向四周扩展至为 30m×40m。金寨县斑块取样 6 个样方，面积为 20m×20m；另设置一条 10m×50m 的样带。皇藏峪斑块取样 4 个样方，面积分别为 20m×20m，20m×30m，40m×60m，50m×50m。总体上，亚热带常绿阔叶林区取样面积为 0.7225ha，暖温带落叶阔叶林区取样面积为 0.59ha，常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带取样面积为 1.05ha。

除于金寨县设置的样带外，所有样带均划分为 20m×20m 的样方，每个样方划分为 10m×10m 的样格；斑块取样的样方，划分为 10m×10m（在面积为 15m×15m 的样地中，划分为 5m×5m）的样格进行。对每个样格内所有木本植物进行每木调查，鉴别植物种类，对于高度大于或等于 1.5m 的个体测定每株植物的胸径(DBH,cm)、高度(H,m)、枝下高(HB,m)、叶下高(HL,m)；对高度低于 1.5m 的木本植物测定每株植物的高度(H,m)。对林下草本及藤本植物以样方为单元，采用法瑞学派调查法进行调查，鉴定植物名称，记录最大高度和多盖度等级。岳西县的 3 个扩展样方，除其中心 20m×20m 的面积依照上述调查方法外，其余样格仅对其胸径大于 2cm 的个体进行每木调查。此外每一样地记录海拔、坡度、坡向和坡位等立地条件，其中坡位结合杨永川（2005）、商侃侃（2011）的划分方法简单划分为：上部边坡、下部边坡、谷坡和泛滥性阶地。

3.1.3 土壤因子测定

2011 年 10~12 月，于牯牛降 3 个样带的 15 个样方和岳西、金寨 17 个样方中，采用梅花布点法采集 0~20cm 的土样，对其 pH、全氮、总磷和有机质进行了测定。

3.1.4 数据分析

(1) 优势种的确定

木本植物的相对优势度采用相对重要值 (Relative important value, RIV) 表征 (宋永昌, 2000):

$$RIV = [\text{相对胸高断面积 (RDBA)} + \text{相对密度 (RD)} + \text{相对频度 (RF)}] / 3$$

各层次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 为前位树种 (Top species, T) 的相对优势度, 木本植物用相对重要值来表征, 草本及藤本植物用相对体积当量 (RVEV, Relative volume equivalent-value, %) 表征每个种的优势度。x 为优势种 (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) (u) 的百分比。N 为种总数。如果群落只有一个优势种, 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 3 个优势种, 则理想百分比为 33.3%, 依次类推。当 d 最小时, 前位种的种数即为群落优势种数。

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 (%)。

(2) 多样性分析

采用 Richness、Gleason、Margalef、Simpson、Shannon、Pielou 指数, 以样方为单位度量多样性:

$$Richness = S$$

$$Gleason = S / \ln A$$

$$Margalef = (S - 1) / \ln N$$

$$Simpson = \sum_i^s \left(\frac{N_i}{N} \right)^2$$

$$Shannon = \sum_i^s \frac{N_i}{N} \times \ln \left(\frac{N_i}{N} \right)$$

$$Pielou = \sum_i^s \frac{N_i}{N} \times \ln \left(\frac{N_i}{N} \right) / \ln(S)$$

其中 S 为物种总数，A 为样方面积，N 为总个体数， N_i 表示第 i 个物种的个体数。

为探究常绿阔叶林-交错带-落叶阔叶林的物种多样性变化，将调查点分为 3 类：牯牛降、大别山（包含岳西和金寨）、皇藏峪进行差异性检验。差异性检验采用 t-test 和方差分析（ANOVA）的多重比较分析（Tukey's Method）。

（3）聚类

以样方为单位，采用相对重要值作为群落多度（Abundance）信息，进行聚类分析。其中距离参数采用欧几里德距离（Euclid distance），聚类方法采用离差平方和法（Ward method）。

3.2 研究结果

3.2.1 物种组成变化

本次研究共调查到木本植物 199 种，已鉴定物种 195 种，分属 55 科，113 属。种数和属数多的科依次为樟科（Lauraceae）、壳斗科（Fagaceae）、蔷薇科（Rosaceae）、山茶科（Theaceae）、蝶形花科（Fabaceae）和榆科（Ulmaceae），分别含 7 属 18 种、5 属 16 种、7 属 13 种、5 属 10 种、5 属 9 种、5 属 9 种。

本次研究共调查到草本及攀援植物 150 种，已鉴定物种 120 种。其中草本植物 64 种，分属 25 科，50 属，种数多的科依次为菊科（Compositae）、百合科（Liliaceae）、堇菜科（Violaceae）和蓼科（Polygonaceae），分别含 12 属 12 种、5 属 7 种、1 属 7 种、3 属 6 种；藤本植物 39 种，分属 19 科，28 属，种数多的科依次为菝葜科（Smilacaceae）和葡萄科（Vitaceae），分别含 1 属 6 种和 3 属 5 种；蕨类植物 13 种，分属 9 科，12 属，种数多的科依次为鳞毛蕨科（Dryopteridaceae）、凤尾蕨科（Pteridaceae）和金星蕨科（Thelypteridaceae），分别含 3 属 3 种、1 属 2 种和 2 属 2 种；竹类 2 种。未鉴定物种以菊科、禾本科（Gramineae）、莎草科（Cyperus）以及蕨类植物为主。

（1）科属组成变化

已鉴定木本植物中，牯牛降含 42 科、79 属、122 种，大别山含 43 科 77 属 114 种，皇藏峪含 23 科 32 属 36 种。牯牛降与大别山同有 34 科，占两地总科数的 67%；大别山与皇藏峪同有 18 科，占两地总科数 37.5%；牯牛降与皇藏峪同有 16 科，占两地总科数 33%。牯牛降与大别山同有 60 种，占两地总种数 34%；大别山与皇藏峪同有 12 种，占两地总种数 9%；牯牛降与皇藏峪同有 13 科，占两地总科数 9%。

由南到北，木本植物的优势科发生了显著变化。牯牛降优势科依次为樟科、壳斗科和山茶科，大别山优势科依次为壳斗科、蝶形花科和樟科，皇藏峪优势科依次为蔷薇科和榆科（图 3-1）。

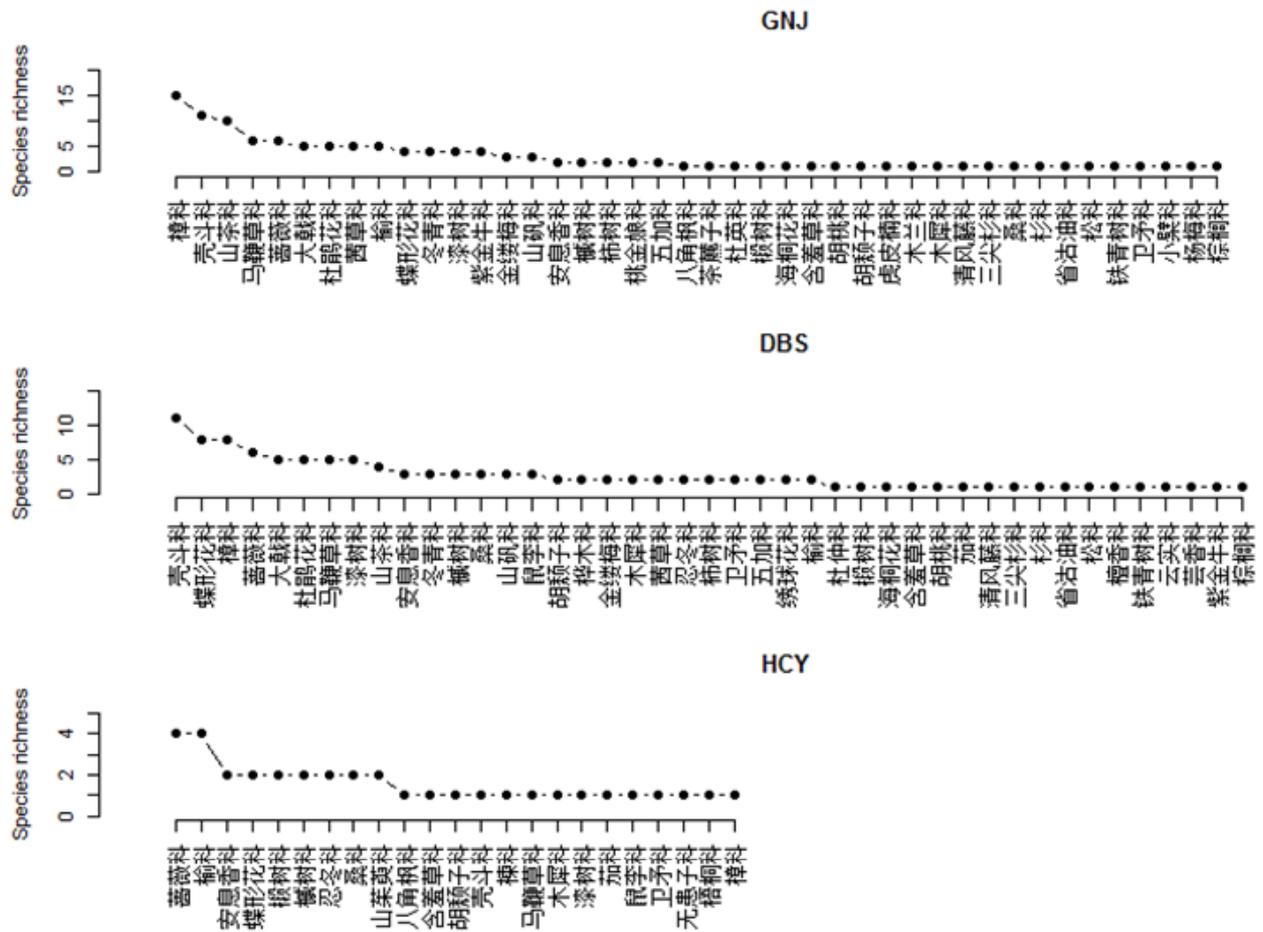


图 3-1 牯牛降、大别山和皇藏峪木本植物科的多度曲线

Fig.3-1 Family rank abundance curve of woody plants at GNJ, DBS and HCY

注：GNJ-牯牛降，DBS-大别山，HCY-皇藏峪。下同

Note: GNJ means sites in Gu niujiang mountain, DBS means sites in Da Bieshan mountain, HCY mean Huang Cangyu mountain.

The same below

(2) 常绿/落叶成分变化

种库水平上，由南到北，木本植物在种类数量方面，常绿阔叶树种所占比例逐渐降低，由牯牛降 49%降至大别山 25%；落叶阔叶树种所占比例逐渐增加，由牯牛降 48%增加至大别山 72%；牯牛降与大别山两地所包含的针叶树种均为常绿针叶树，数量无显著变化；皇藏峪无常绿阔叶树种和常绿针叶树种分布（图 3-2）。

样方水平上，常绿阔叶树种的平均数量由牯牛降 22 种降至大别山 6 种，由南到北显著减少；落叶阔叶树种平均数量由牯牛降 13 种增加至大别山 20 种和皇藏峪 21 种，而大别山与皇藏峪之间无显著差别 ($p>0.05$)（图 3-3）。与之相似，常绿阔叶树种在样方中的相对优势度由牯牛降 69%降至大别山 51%，落叶阔叶树种相对优势度由牯牛降 22%上升至大别山 45%，常绿针叶树在样方中的相对优势度由牯牛降 9%降至大别山 4%（图 3-4）。

总体上，在本次调查海拔范围内（100m~600m），同一地区内常绿阔叶树种和落叶阔叶树种相对优势度均没有随海拔梯度呈现明显变化趋势；但随样点北移，地带性植被中常绿阔叶树种成分逐渐降低落叶阔叶成分逐渐增加（图 3-5）。处在过渡带上的大别山与处于常绿阔叶林带的牯牛降相比，在样方水平上常绿阔叶树种丰富度降幅约为 75%，远低于相对优势度 25%降幅；在样方水平上落叶阔叶树种丰富度增幅约为 50%，远低于相对优势度 100%增幅。处在落叶阔叶林带的皇藏峪相之与处在过渡带上的大别山，地带性植被中已无常绿阔叶成分，落叶阔叶树种相对优势度增加 1 倍，但丰富度无显著增加。

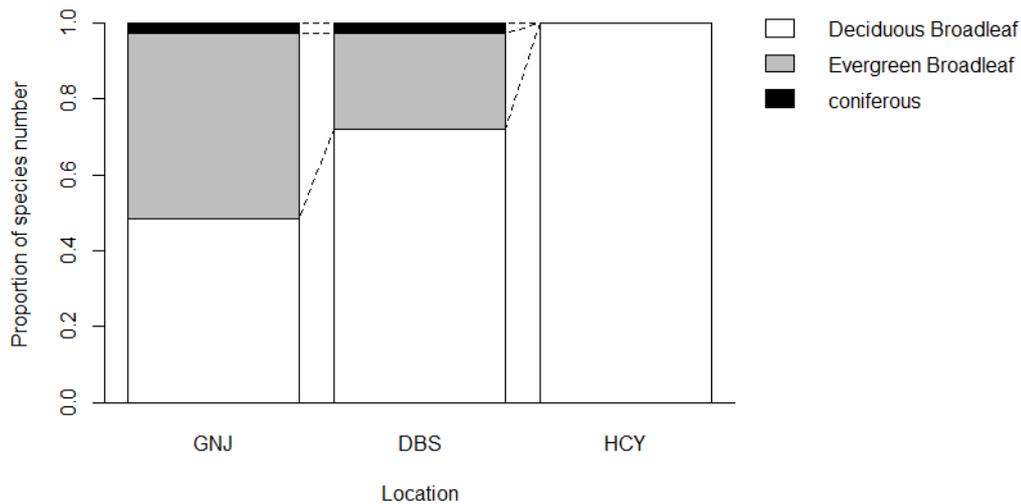


图 3-2 牯牛降、大别山和皇藏峪不同叶性质木本植物种类数量比例的变化

Fig.3-2 Comparing percentage of woody plants with different leaf habits among GNJ, DBS and HCY

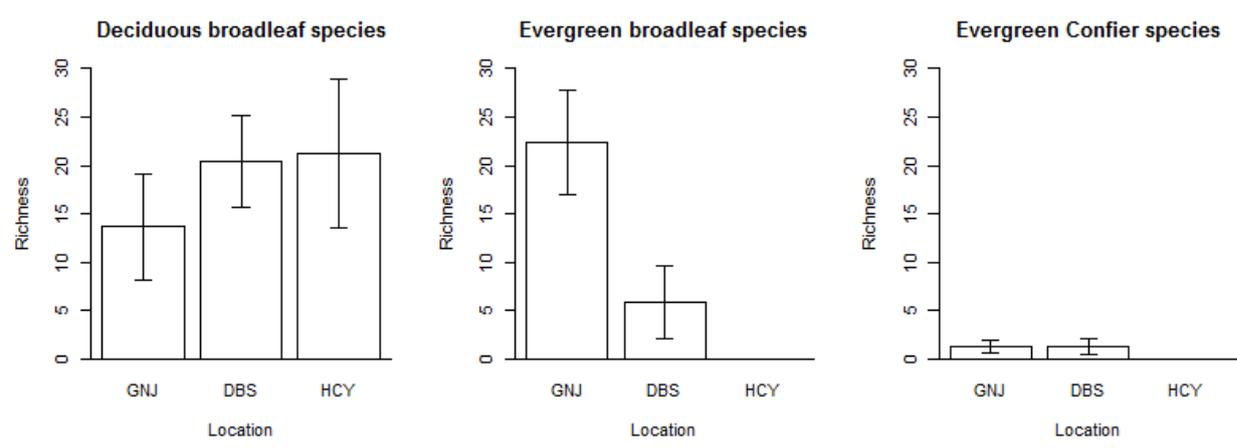


图 3-3 牯牛降、大别山和皇藏峪不同叶性质木本植物种类数量对比

Fig.3-3 Comparing richness of woody plants with different leaf habits among GNJ, DBS and HCY

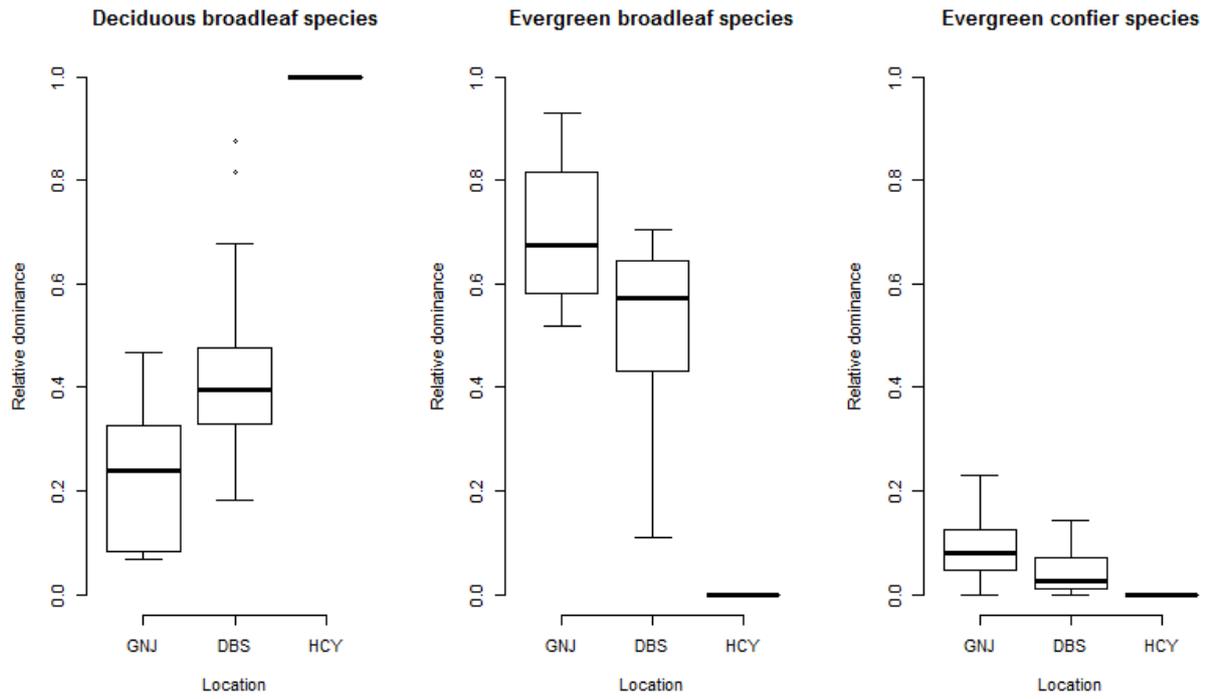


图 3-4 牯牛降、大别山和皇藏峪不同叶性质木本植物相对优势度对比

Fig.3-4 Comparing RIV of woody plants with different leaf habits among GNJ, DBS and HCY

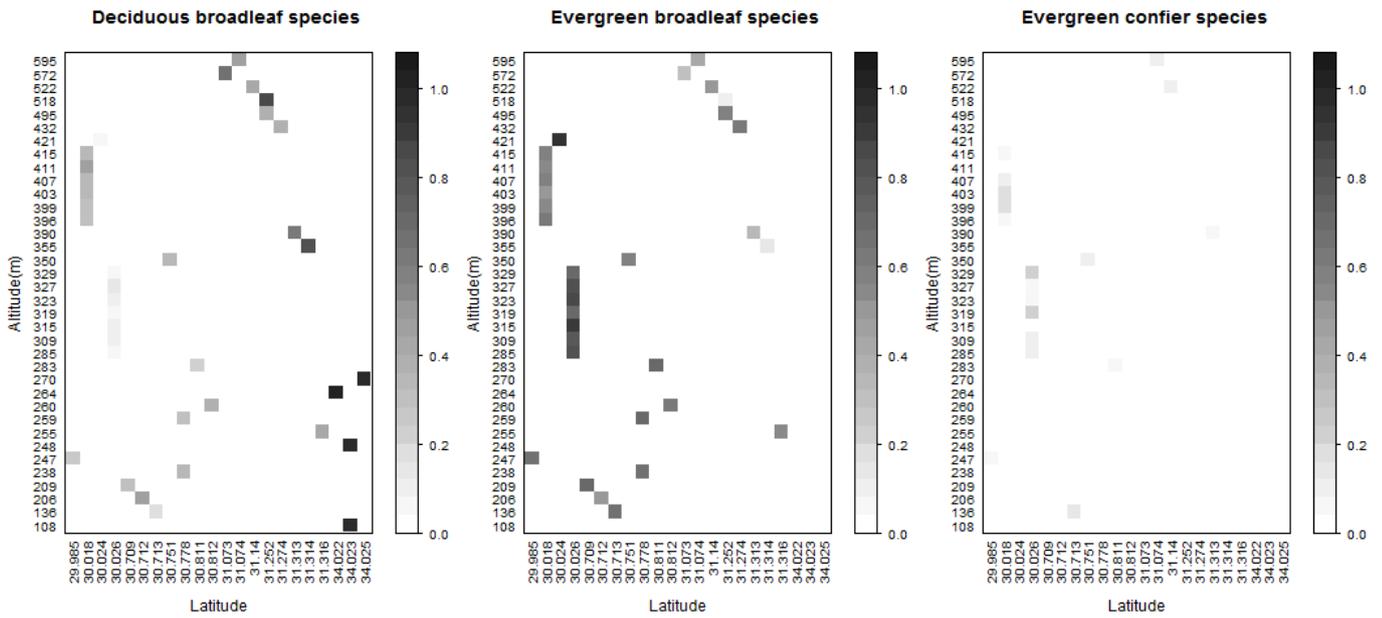


图 3-5 不同叶性质木本植物相对优势度在纬度和海拔梯度上的变化

Fig.3-5 RIV variation of woody plants with different leaf habits across altitude and latitude

注：颜色的深浅表示相对优势度的高低

Note: higher relative domination with more dark grey

3.2.2 多样性变化

由南到北，样方水平上的多样性总体上呈现下降趋势。物种丰富度由牯牛降 37 种显著降低至大别山 27 种；Gleason 呈显著下降之势，指数由高到低依次为：牯牛降 6.2、大别山 4.5、皇藏峪 3.0；Margalef 指数呈显著下降之势，指数由高到低依次为：牯牛降 5.7、大别山 4.3、皇藏峪 3.0；Simpson 指数由牯牛降 0.86 显著地降低至大别山 0.69；Shannon 指数由牯牛降 2.6 显著降低至大别山 1.9；Pielou 指数由牯牛降 0.71 显著降低至大别山 0.57（图 3-6）。

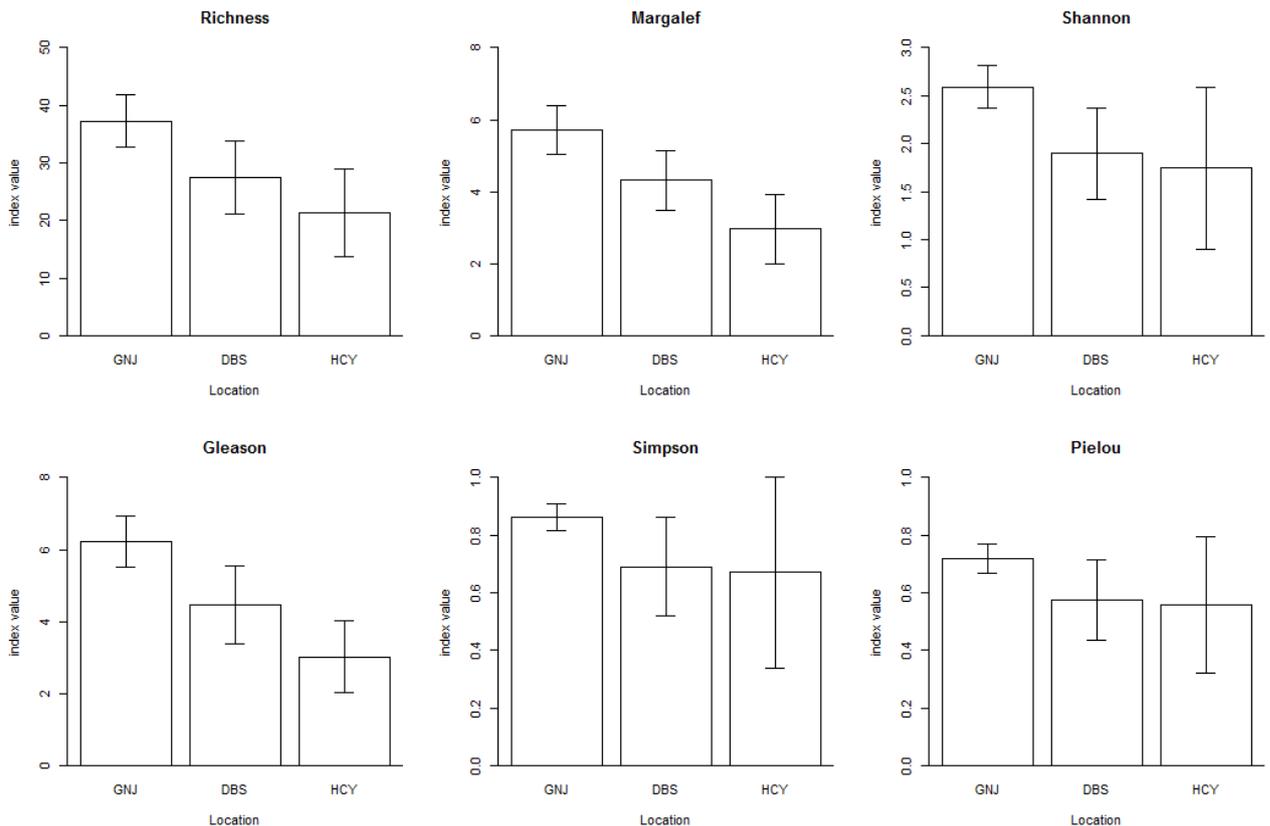


图 3-6 牯牛降、大别山和皇藏峪木本植物多样性指数的对比

Fig.3-6 Comparing biodiversity indice of woody plants among GNJ, DBS and HCY

3.2.3 群落类型变化

(1) 群落类型划分

根据聚类分析结果（图 3-7），结合群落结构特征，将本次调查样方分为 11 种群落类型：

1) 甜槠群落 (p19; p30-36)

群落密闭，总盖度为 80~90%；分层结构明显，林冠一般在 16m 以上，林木层可分 2~3 亚层，林木层优势种为甜槠 (*Castanopsis eyrei*)，少量马尾松 (*Pinus massoniana*) 超出林冠形成超高层 (Emerging layer)，伴有柯 (*Lithocarpus glaber*)、野漆 (*Toxicodendron succedaneum*) 和赤杨叶 (*Alniphyllum fortunei*)，在坡度较大、岩石裸露的下部坡面常伴有青冈

(*Cyclobalanopsis glauca*); 灌木层主要种类为赤楠 (*Syzygium buxifolium*)、连蕊茶 (*Camellia cuspidata*)、格药柃 (*Eurya muricata*)、乌药 (*Lindera aggregata*)、厚皮香 (*Ternstroemia gymnanthera*)、老鼠矢 (*Symplocos stellaris*) 和天竺桂 (*Cinnamomum japonicum*) 等; 草本层稀疏, 种类贫乏, 常见狗脊 (*Woodwardia japonica*)、芒萁 (*Dicranopteris pedata*)、淡竹叶 (*Lophatherum gracile*)、禾叶山麦冬 (*Liriope graminifolia*) 等; 藤本植物有: 菝葜 (*Smilax china*)、木通 (*Akebia quinata*)、土茯苓 (*Smilax glabra*)、络石 (*Trachelospermum jasminoides*)、南五味子 (*Kadsura longipedunculata*)、薜荔 (*Ficus pumila*) 等。

该群落分布于牯牛降, 海拔 250m~500m, 主要位于上部边坡, 土壤 pH 值 4.2~5.2。

2) 甜槠+马尾松+枫香树群落 (p22-29)

群落密闭, 总盖度为 80~85%; 分层结构明显, 林冠一般在 18m 以上, 林木层可分为 2 层, 林木层优势种为甜槠、马尾松、枫香树 (*Liquidambar formosana*), 伴有红楠 (*Machilus thunbergii*)、灰柯* (*Lithocarpus henryi*)、小叶青冈 (*Cyclobalanopsis myrsinifolia*)、麻栎 (*Quercus acutissima*)、南酸枣 (*Choerospondias axillaris*)、杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 等; 在土壤偏湿的下部坡面灰柯、南酸枣和小叶青冈占有一定优势地位, 在偏干的上部坡面麻栎占有一定优势地位, 砂石含量较大的顶坡伴有糯米椴 (*Tilia henryana* var. *subglabra*)。灌木层极为稀疏, 盖度约为 5%, 主要种类为茶 (*Camellia sinensis*)、山胡椒 (*Lindera glauca*)、油茶 (*Camellia oleifera*)、格药柃、豹皮樟 (*Litsea coreana* var. *sinensis*)、老鼠矢、马银花 (*Rhododendron ovatum*)、白马骨 (*Serissa serissoides*) 等。草本层稀疏, 常见狗脊、鳞毛蕨 (*Dryopteridaceae* sp.)、禾叶山麦冬、阔叶箬竹 (*Indocalamus latifolius*)、苔草 (*Carex* sp.)、兔儿伞 (*Syneilesis aconitifolia*)、杏香兔儿风 (*Ainsliaea fragrans*)、多花黄精 (*Polygonatum cyrtoneura*) 以及低矮灌木朱砂根 (*Ardisia crenata*) 等。藤本植物有: 菝葜、南蛇藤 (*Celastrus orbiculatus*)、雀梅藤 (*Sageretia thea*)、蔓胡颓子 (*Elaeagnus glabra*)、土茯苓、薜荔、乌莓 (*Cayratia japonica*)、鹰爪枫 (*Holboellia coriacea*)、蛇葡萄 (*Ampelopsis glandulosa*) 等。

该群落分布于牯牛降, 海拔 400m 左右, 主要位于上部边坡, 土壤 pH 值 4.6~5.4。相比上述甜槠群落, 本群落生境条件偏干。

3) 柯群落 (p5)

群落密闭, 总盖度为 85%; 分层结构明显, 林冠一般在 15m 以上, 林木层仅 1 层, 林木层优势种为柯, 伴生马尾松。灌木层盖度为 15% 左右, 主要灌木种类为连蕊茶、乌药、梔子 (*Gardenia jasminoides*)、檵木 (*Loropetalum chinense*)、大青 (*Clerodendrum cyrtophyllum*)、榕叶冬青、山矾 (*Symplocos sumuntia*)、江南越橘 (*Vaccinium mandarinorum*) 等, 并含有大量

* 有学者认为亚热带北缘的灰柯鉴定有误, 应为港柯 (*Lithocarpus harlandii*)

柯幼苗以及小叶栎、枫香树等幼苗。草本层发达，盖度 80%以上，主要种类为：狗脊、阔鳞鳞毛蕨 (*Dryopteris championii*)、金星蕨 (*Parathelypteris glanduligera*)、芒萁、五节芒 (*Miscanthus floridulus*)、淡竹叶等。藤本植物有：菝葜、土茯苓、南五味子、鸡矢藤 (*Paederia foetida*)、紫藤 (*Wisteria sinensis*)。

该群落分布于大别山岳西境内，海拔 135m，位于上部边坡，土壤 pH 值 4.5。该群落林下受人为干扰，处于恢复前期。

4) 苦槠群落 (p2; p6; p8; p10)

群落总盖度为 70~85%；分层结构明显，林冠一般在 13m 以上，林木层可分为 1~2 层，林木层优势种为苦槠 (*Castanopsis sclerophylla*)，伴有青冈、樟 (*Cinnamomum camphora*)、枫香树、黄檀 (*Dalbergia hupeana*)、麻栎、小叶栎 (*Quercus chenii*)、短柄枹 (*Quercus serrata*)、槲栎 (*Quercus aliena*)、化香树 (*Platycarya strobilacea*)、柿 (*Diospyros kaki*)、马尾松、杉木等。灌木层较密闭，盖度 30~35%，主要种类为杜鹃花 (*Rhododendron simsii*)、山胡椒、榕叶冬青 (*Ilex ficoidea*)、白马骨、红果山胡椒 (*Lindera erythrocarpa*)、胡颓子、冻绿 (*Rhamnus utilis*)、枸骨冬青 (*Ilex cornuta*)、牡荆 (*Vitex negundo* var. *cannabifolia*)、野鸦椿 (*Euscaphis japonica*) 等。草本层稀疏，常见阔鳞鳞毛蕨、金星蕨、渐尖毛蕨 (*Cyclosorus acuminatus*)、贯众 (*Cyrtomium fortunei*)、半边旗 (*Pteris semipinnata*)、山麦冬 (*Liriope spicata*)、淡竹叶、阔叶箬竹、五节芒、三脉紫菀 (*Aster ageratoides*) 等。藤本植物有：菝葜、野蔷薇 (*Rosa multiflora*)、络石、紫藤、鸡矢藤、小叶葛藟 (*Vitis flexuosa* var. *parvifolia*)、单叶铁线莲 (*Clematis henryi*)、大花威灵仙 (*Clematis courtoisii*) 等。

该群落分布于大别山岳西境内，海拔 200m~350m 左右，位于上部边坡，土壤 pH 值 4.6~5.6。

5) 苦槠+青冈群落 (p1; p7; p9)

群落密闭，盖度为 80~90%；分层结构明显，林冠一般在 15m 以上，林木层可分为 2 层，林木一层优势种苦槠，林木二层优势种为青冈，伴生枫香树、马尾松、杉木、黄连木 (*Pistacia chinensis*)、柿、樟等。灌木层盖度为 15%~45%，主要种类为枸骨冬青、山胡椒、杜鹃花、盐肤木、牡荆、胡颓子、白檀 (*Symplocos paniculata*)、野桐 (*Mallotus tenuifolius*)、青花椒 (*Zanthoxylum schinifolium*) 等。草本层稀疏，主要种类为海金沙 (*Lygodium japonicum*)、贯众、阔鳞鳞毛蕨、渐尖毛蕨、井栏凤尾蕨 (*Pteris multifida*)、苔草、山麦冬、细叶蓼 (*Polygonum taquetii*)、三枝九叶草 (*Epimedium sagittatum*)、接骨草 (*Sambucus javanica*) 等。藤本植物有：野蔷薇、菝葜、三叶木通 (*Akebia trifoliata*)、三裂蛇葡萄 (*Ampelopsis delavayana*)、山葡萄 (*Vitis amurensis*)、络石、紫藤、小叶葛藟、藤黄檀 (*Dalbergia hancei*) 等。

该群落分布于大别山岳西境内，海拔 200m~300m，位于下部边坡，土壤 pH 值 4.8~5.2。该群落常与苦槠群落同时存在，后者多位于坡面上部。

6) 苦槠+红楠群落 (p20; p21)

群落密闭，总盖度为 85~90%；分层结构明显，林冠一般在 16m 以上，林木层可分 1~2 亚层，林木层优势种为苦槠和红楠，伴有朴树、黄连木、马尾松、杉木等。灌木层盖度 5%~15%，主要种类为连蕊茶、宁波木犀 (*Osmanthus cooperi*)、赤楠、杜茎山 (*Maesa japonica*)、海金子 (*Pittosporum illicioides*)、虎刺 (*Damnacanthus indicus*)、石岩枫 (*Mallotus repandus*)、杜鹃花、野桐、苦茶槭 (*Acer ginnala* subsp. *Theiferum*)、山胡椒、胡颓子等。草本层盖度 10%~30%，主要种类为狗脊、鳞毛蕨、海金沙、牛膝 (*Achyranthes bidentata*)、山姜 (*Alpinia japonica*)、短毛金线草 (*Antenoron filiforme* var. *neofiliforme*)、黄独 (*Dioscorea bulbifera*)、多须公 (*Eupatorium chinense*)、接骨草、旱金莲 (*Tropaeolum majus*)、淡竹叶、山麦冬、祁阳细辛 (*Asarum magnificum*)，以及矮小灌木朱砂根等。藤本植物有：络石、爬山虎、菝葜、鞘柄菝葜 (*Smilax stans*)、乌菝葜、常春藤 (*Hedera sinensis*)、南蛇藤、冠盖藤 (*Pileostegia viburnoides*)、扶芳藤 (*Euonymus fortunei*)、薜荔等。

该群落分布于牯牛降，海拔 250m，属泛滥性阶地。该群落为祁门历溪乡的水口林，林下长期受人为干扰。

7) 栓皮栎+青冈群落 (p3; p4; p15; p16)

群落密闭，总盖度为 75~85%；分层结构明显，林冠一般在 13m 以上，林木层可分 2 亚层，林木一层优势种为栓皮栎 (*Quercus variabilis*)，林木二层优势种为青冈，常伴有短柄枹、榭栎、茅栗 (*Castanea seguinii*)、化香树、黄檀、枫香树、野漆、马尾松、杉木、枳椇 (*Hovenia acerba*) 等。灌木层盖度 20~35%，主要种为红果山胡椒、野鸦椿、宜昌荚蒾 (*Viburnum erosum*)、米面蓊 (*Buckleya lanceolata*)、冻绿、山胡椒、中华绣线菊 (*Spiraea chinensis*)、茶、油茶、格药铃等。草本层较稀疏，主要种有：日本蹄盖蕨 (*Athyrium niponicum*)、紫萁 (*Osmunda japonica*)、贯众、三脉紫菀、茜草 (*Rubia cordifolia*)、兔儿伞、山麦冬、悬铃叶苧麻 (*Boehmeria tricuspidis*) 等。藤本植物有：菝葜、紫藤、三裂蛇葡萄、三叶木通、南蛇藤、常春藤、单叶铁线莲等。

该群落分布于大别山，海拔 350m~600m，多位于下部边坡或较为湿润的上部坡面，土壤 pH 值 4.5~5.5。

8) 青冈群落 (p11; p14; p17)

群落密闭，总盖度为 75~85%；分层结构明显，林冠一般在 9m 以上，林木层可分 1~2 亚层，优势种为青冈，伴有枫香、野漆、短柄枹、榭栎、黄檀、茅栗、马尾松等。灌木层较密，

盖度 20~40%，主要种为，杜鹃花、山胡椒、红果山胡椒、苦茶槭、白马骨、胡颓子、木半夏 (*Elaeagnus multiflora*) 等，并含有少量栓皮栎幼树。草本层盖度 5~15%，主要种为：华东复叶耳蕨 (*Arachniodes sporadosora*)、狗脊、禾叶山麦冬、杜衡 (*Asarum forbesii*)，以及低矮灌木紫金牛 (*Ardisia japonica*) 等。藤本植物有：菝葜、络石、南蛇藤、蛇葡萄、单叶铁线莲、紫藤、三叶木通、忍冬 (*Lonicera japonica*) 等。

该群落分布于大别山，海拔 250m~550m，多位与下部边坡或谷坡，土壤 pH 值 4.7~5.2。

9) 小叶青冈群落 (p13)

群落密闭，总盖度为 85%；分层结构明显，林冠一般在 10m 以上，林木层可分 2 亚层，优势种为小叶青冈，伴有茅栗、毛豹皮樟 (*Litsea coreana* var. *lanuginosa*)。灌木层较密，除茶、山胡椒、杜鹃花、青皮木 (*Schoepfia jasminodora*)、野鸦椿、胡颓子、红果山胡椒等灌木外，含有丰富的小叶青冈、黄连木幼树以及少量栓皮栎幼树。草本层稀疏，盖度 5%，主要种为：天门冬、三脉紫菀、禾叶山麦冬、蕙兰 (*Cymbidium faberi*)、淫羊藿 (*Epimedium brevicornu*)、杜衡、杏香兔儿风，以及低矮灌木紫金牛等。藤本植物有：尼泊尔常春藤 (*Hedera nepalensis*)、菝葜、南五味子、忍冬、三叶木通、络石、单叶铁线莲、常春藤。

该群落分布于大别山，海拔 500m 左右，位与沟谷一侧的谷坡，土壤 pH 值 4.8。

10) 栓皮栎群落 (p12; p37; p39)

群落密闭，总盖度为 85%；分层结构明显，林冠一般在 16m 以上，林木层仅 1 层，优势种为栓皮栎，其中大别山的样方林木层仅栓皮林，皇藏峪的样方林木层尚伴有黄连木、梧桐 (*Firmiana simplex*)、南京椴 (*Tilia miqueliana*)、黄檀等。灌木层较密，盖度在 30%左右，其中大别山的样方主要种为红果山胡椒、山胡椒、冻绿、杜鹃花、青皮木以及小叶青冈的幼树等；皇藏峪的样方中主要种为扁担杆 (*Grewia biloba*)、山胡椒、五角枫 (*Acer pictum* subsp. *Mono*)、小叶女贞 (*Ligustrum quihoui*)、小叶鼠李 (*Rhamnus parvifolia*)、卫矛、郁香忍冬 (*Lonicera fragrantissima*)、以及朴树 (*Celtis sinensis*)、柘 (*Maclura tricuspidata*)、栎树 (*Koelreuteria paniculata*)、榔榆 (*Ulmus parvifolia*)、大叶朴 (*Celtis koraiensis*)、桑 (*Morus alba*)、青檀 (*Pteroceltis tatarinowii*) 的幼树。草本层盖度不一，其中大别山的样方草本稀疏主要种为蕨 (*Pteridiaceae* sp)、三脉紫菀、牛膝、禾叶山麦冬等；皇藏峪的样方草本发达，盖度达 30%~50%，主要种为求米草 (*Oplismenus undulatifolius*)、野燕麦 (*Avena fatua*)、野大豆 (*Glycine soja*)、野菊 (*Chrysanthemum indicum*)、艾蒿 (*Artemisia argyi*)、兔儿伞、堇菜几种 (*Viola* spp.) 等。常见藤本植物有：菝葜、三叶木通、络石等。

该群落在大别山，分布于海拔 500m，在皇藏峪分布于海拔 100~300m，均位于上部边坡，其中大别山样方中的土壤 pH 值为 4.8。

11) 青檀 (p38; p40)

群落密闭，总盖度为 80%；分层结构明显，林冠一般在 16m 以上，林木层可分为 1~2 层，优势种为青檀，伴有南京椴、梧桐、黄连木。灌木层稀疏，主要种为小叶女贞、山胡椒、五角枫、陕西荚蒾 (*Viburnum schensianum*)、郁香忍冬等。草本层稀疏，主要种为求米草、薯蓣 (*Dioscorea polystachya*)、艾蒿、马兜铃 (*Aristolochia debilis*)、半夏 (*Pinellia ternata*) 等。藤本植物有络石、扶芳藤、忍冬、菝葜、木通等。

该群落分布于皇藏峪，海拔 250m 左右，位与沟谷及两侧谷坡。

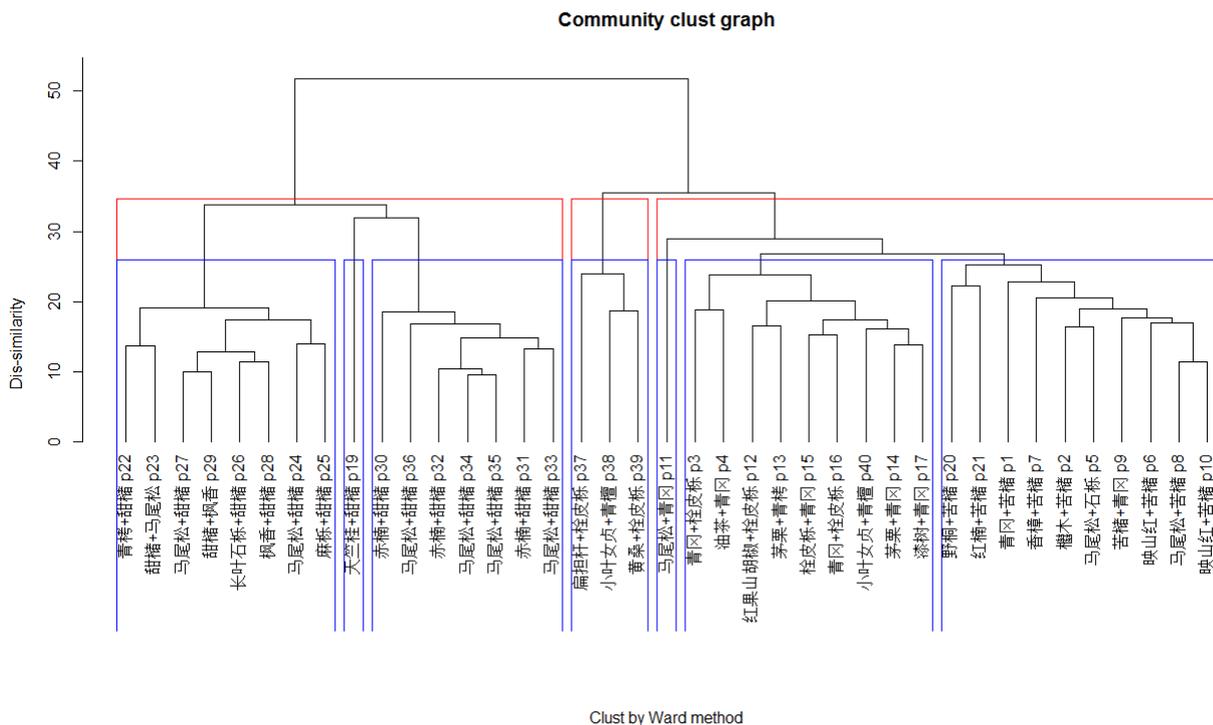


Fig.3-7 Dendrogram of 39 quarters clustered by Ward methods

(2) 优势种地形分异

由南到北群落优势种发生了显著变化 (表 3-1)。甜槠是皖南牯牛降山丘陵常绿阔叶林主要优势种，马尾松、枫香、麻栎等是其主要伴生种；苦槠在低海拔可成为优势种；灰柯、红楠在特殊地形条件上占据一定优势地位。苦槠、青冈和柯是大别山南麓低海拔群落的优势种，其中青冈主要在下部坡面和谷坡中成为优势种；随纬度北移和海拔升高，群落优势种逐渐转变为栓皮栎和青冈 (或小叶青冈)，其中栓皮栎在上部坡面成为优势种，短柄枹和槲栎为其主要伴生种；栓皮栎和青檀是皖北皇藏峪群落优势种，其中栓皮栎分布于上部坡面、青檀分布于谷坡、梧桐和南京椴分布于下部坡面。

表 3-1 不同地形上群落优势种的变化

Table 3-1 Dominate species at different landforms from southern sites to northern sites

	坡位	甜楮	苦楮	青冈	栓皮栎	青檀	马尾松	红楠	柯	小叶青冈	枫香树	麻栎	灰柯	南酸枣	短柄枹	榭栎	青桐	南京椴	
牯牛降 250~500m	US	1					2				3	4							
	LS	1					2						3	4					
	VS																		
	FT		1					2											
大别山南坡 150~350m	US		1						2										
	LS		1	2															
	VS		2	1															
	FT																		
大别山南坡 500m 以上, 大别山北坡 250~600m	US			2	1										3	4			
	LS			1															
	VS			1						2									
	FT																		
皇藏峪 100~300m	US				1														
	LS				2	1											3	4	
	VS					1													
	FT																		

注：表中数字代表优势的顺序；US：上部坡面，LS：下部坡面，VS：谷坡，FT：泛滥性阶地。

Note: number show the domination order of species.US: upper sideslope, LS: lower sideslope, VS: valley sideslope, FT: Flood terrace

3.3 讨论

3.3.1 安徽植被由南至北群落替代格局

在本研究基础上，通过收集汇总前人发表的资料（标注*的文献），分别对皖南山区、大别山区和皖北山区低山常见森林类型进行了梳理。各区域森林类型分布在海拔和地形上均发生了分异（图 3-8）。在皖南山区随海拔升高，坡面上部群落优势种由苦楮逐渐转变为甜楮；坡面下部及沟谷群落优势种由红楠林经青冈逐渐转变为灰柯，在中山一带细叶青冈

（*Cyclobalanopsis gracilis*）成为优势种，其间偶见以小叶青冈、栲（*Castanopsis fargesii*）、秀丽锥（*Castanopsis jucunda*）、钩锥（*Castanopsis tibetana*）为优势种的群落，此外落叶优势树种逐渐由黄连木、赤杨叶转变为南酸枣（未在图 3-8 中体现）。大别山区随海拔升高，坡面上部群落优势种由苦楮逐渐转变为栓皮栎，此外尚有以柯为优势种的群落分布于海拔 200m 以

下；坡面下部及沟谷群落优势种以青冈为主，偶见以小叶青冈为优势种的群落，在中山一带茅栗和细叶青冈逐渐成为优势种。皖北山区随海拔升高，坡面上部群落优势种由栓皮栎逐渐转变为榿栎，下部坡面及沟谷群落优势种由黄连木逐渐转变为梧桐和青檀。

因而，本研究在分析低山森林群落的纬向替代格局时，分为坡面上部和坡面下部及沟谷两个次序进行优势种比较。坡面上部群落类型，在海拔 300m 以下，由南至北呈现出苦槠→苦槠→栓皮栎；在海拔 300m 以上，由南至北呈现出甜槠→栓皮栎→栓皮栎；可见上部坡面群落的替代在高海拔比低海拔发生的早。坡面下部群落类型，在海拔 200m 以下由南至北呈现出红楠、青冈→青冈→黄连木，海拔 200m 以上由南至北呈现出灰柯、青冈→青冈→青檀。由此可知，不同地形上群落的替代格局存在差异，相之与下部坡面，上部坡面常绿阔叶林在更低纬度被落叶阔叶林替代。这种地形上不对称的常绿阔叶林-落叶阔叶林替代格局，致使交错带植被呈现出常绿、落叶混交景观格局，及镶嵌式过渡格局。此类交错带景观在落叶阔叶林与针叶阔叶林之间的交错带上也是广泛存在的（Goldblum & Rigg, 2010）。森林和草原交错带也会因地形地貌的差异产生森林与草原镶嵌分布的格局（黄永梅，2001）。

依据上述替代格局，可以推测在大别山区与皖北山区之间，即江淮流域的山地，基带森林类型优势种应为栓皮栎和青冈，前者主要分布于坡面上部，后者主要分布于坡面下部（图 3-8）。但目前现存植被中，即便是在淮河以南低山丘陵也难以见到常绿乔木，仅分布有少量常绿灌木如小叶女贞、胡颓子和竹叶花椒（*Zanthoxylum armatum*）以及少量常绿木质藤本，如络石、薜荔等（安徽植被协作组，1981）。邓懋彬等（1985）指出大别山青冈分布区的最低寒冷指数（CI）为 $-15.1^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$ ，最小温暖指数为 $94.1^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$ 。本研究中青冈群落分布区对应的 CI 值平均约为 $-6^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$ ，WI 值平均约 $117^{\circ}\text{C}\cdot\text{月}$ 。淮河流域的气候是完全可以满足这些热量指标的。但本研究中青冈群落分布区对应的年降水量最低约为 1350mm，湿润指数最低约为 60mm，是淮河流域所不能满足的。此外，淮河流域山体较大别山而言，无显著的气候调节作用，集水和保水性较差，水湿条件季度性差异大，不利于常绿物种的生长。即便是与大别山北坡处于同纬度的皖东地区，也少见青冈群落。因而，在安徽青冈乃至其他常绿乔木分布的北限受地形地貌的影响。事实上这一现象在我国常绿阔叶林分布北界是普遍存在的。

3.3.2 交错带多样性特征

生物多样性一直是交错带研究焦点。多数研究认为交错带物种多样性高于相邻两个区域（Gosz, 1993）；也有研究驳斥了这种观点，认为交错带环境波动性大，物种多样性较低（Van der Maarel, 1990）。目前，多数人则认为交错带生物多样性的 高低依赖于各种条件，并不是交错带的内在特征（Lloyd *et al.*, 2000; Walker *et al.*, 2003）。本研究中随纬度北移，群

落水平上物种多样性呈下降趋势，这与我国东部森林区木本植物随纬度变化趋势一致 (Wang *et al.*, 2011)。处于交错带上的大别山区具有丰富的植物区系组成，主要与大别山山体面积大、海拔高、生境类型丰富有关，其包含的特征种也均分布在高海拔。在大别山基带，群落水平上的物种多样性很大程度上取决于基带植被种库大小。生态学代谢理论预测区域物种多样性的对数与绝对温度的倒数呈线性相关 (Gillooly *et al.*, 2001; Brown *et al.*, 2004; 王志恒等, 2009)，我国东部树木的多样性与温度的关系是符合这一理论的 (Wang *et al.*, 2009)，因而随着纬度升高区域的种库逐渐减小。

常绿阔叶物种和落叶阔叶物种在群落替代过程中呈现出完全不同的“多样性—优势度”格局。常绿阔叶物种由南至北多样性降幅起初大于优势度降幅，但经交错带之后多样性的降幅骤然小于优势度降幅；落叶阔叶物种由南至北多样性增幅一直小于优势度增幅，并且经交错带之后优势度增幅较多样性增幅更为明显。可见常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的一个显著特点是：南界以常绿和落叶阔叶物种的多样性变化较为显著；北界以常绿和落叶阔叶物种优势度变化较为显著。这反映出在本交错带上，纬度增加对常绿阔叶物种的影响主要是限制分布，并从限制不占优势的偶见种开始，而后限制广布的优势种；纬度降低对落叶阔叶物种的影响主要是降低优势地位（丰度降低），以及限制不占优势的偶见种分布。

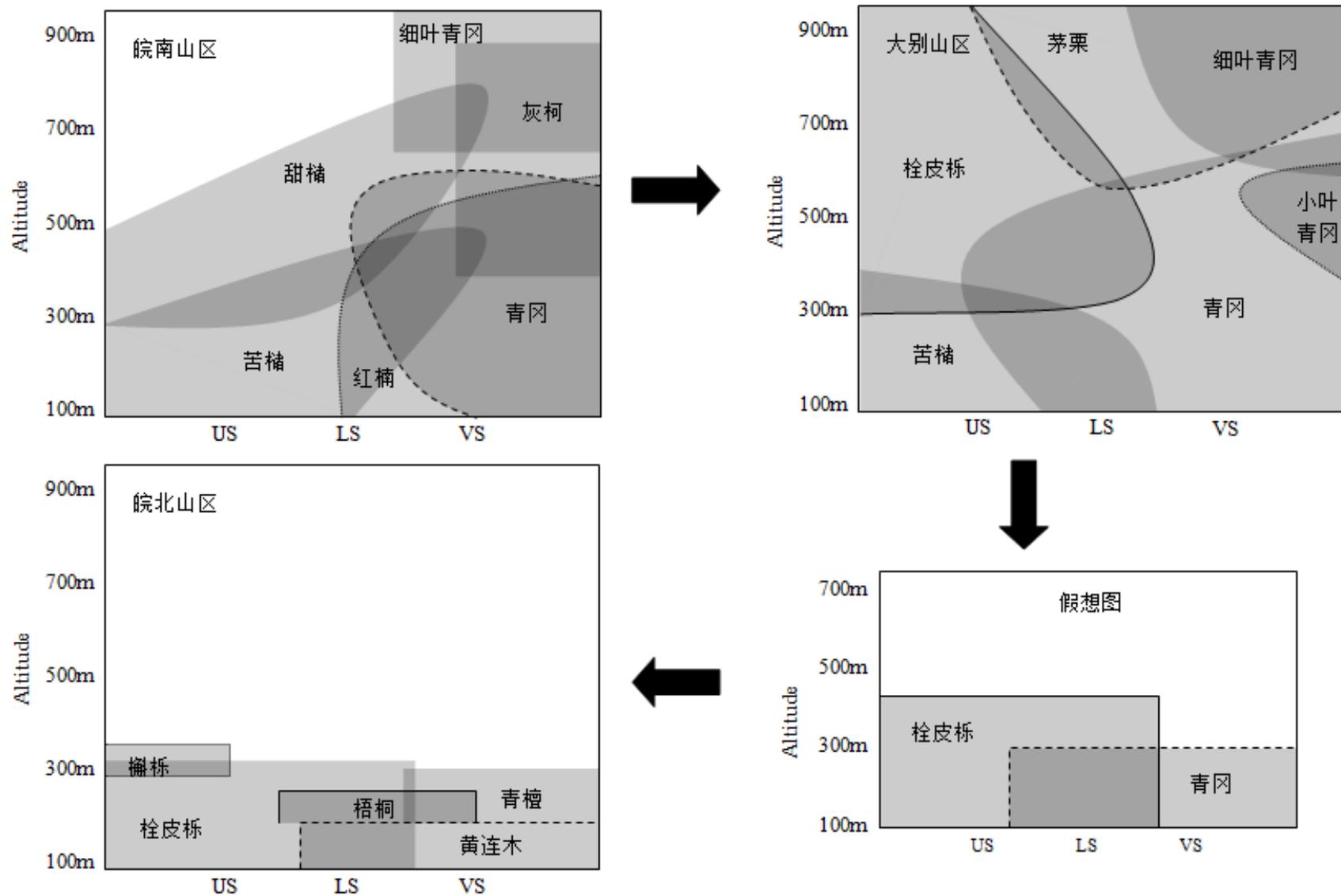


图 3-8 安徽森林群落不同地形上由南至北的替代格局

Fig.3-8 Transition pattern of forest communities from south to north in Anhui province

注：细叶青冈： *Cyclobalanopsis gracilis*

第四章 替代格局的环境成因及性状响应

群落类型的替代依赖环境的变化。探究群落分布格局的成因需分析物种与环境间的关系。陆域尺度上植被分布格局被证实与气候有着密切关联，其中温度和降水是两个主要因素。我国植被分布与气候之间同样具有良好的对应关系，只是不同学者采用的度量指标不同（Fang & Yoda, 1990; 方精云, 1991; 张新时等, 1993; 倪健, 1998）。利用已有植被分布与环境间的关系，来判定植被类型间的界限是一种常用方法。常绿阔叶林带至落叶阔叶林带各类植被的界限确定多参考寒冷指数、温暖指数、最冷月平均温度、年平均生物温度、年降水量、湿润度指数以及潜在蒸散量等（Kira, 1991; Ohsawa, 1991; 宋永昌, 1999; 方精云, 2001）。常绿阔叶林和落叶阔叶林各群落类型的地理分布研究表明群落的分布与气候之间存在关联（洪必恭和李绍珠, 1981; 倪健, 1995）。局域尺度上地形与植被关系的研究证实群落分布与地形分异导致的异质立地条件有关，其中与土壤因素尤为相关（杨永川, 2005; 商侃侃, 2011）。因而探究安徽常绿阔叶林至落叶阔叶林群落替代格局需同时考虑大尺度上的气候因素和局域尺度上的地形因素。

由环境变化导致的植物性状（亦或功能性状）变化是解释群落替代格局的一种有效手段（Shipley, 2010）。基于生态位理论的各种假说，如环境筛假说（Keddy, 1992）认为性状与环境之间存在关联，特定的环境存在与之相适应的性状，环境改变导致性状变化，具有与之相应性状的物种才能生存。事实上这种假说是对Grime的C-S-R策略（Grime, 1979）等传统假说的扩展。探究性状与环境间的关系，并利用其解释群落成因的研究在全球各地均有开展，并被证实是有效的（Lavorel & Garnier, 2002; Kraft *et al.*, 2008; Cornwell & Ackerly, 2009; Pavoine *et al.*, 2011; Wesuls *et al.*, 2012）。对我国植物性状的研究表明，大尺度上叶寿命、叶灰分含量、叶氮磷含量、叶矿物质含量、木材密度及相关物理性状等与气候因子之间存在密切关联（Han *et al.*, 2005; Zhang *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2011a; Zhang *et al.*, 2011b; Han *et al.*, 2012); 局域尺度上，叶面积、单位质量叶面积、叶氮磷含量、光合速率等在不同地形上存在差异（宝乐和刘艳红, 2009; 丁佳等, 2011; 张奇平, 2011）。此外，常绿阔叶树种及常绿阔叶林的分布北界与其耐受性有关，叶干物质含量可较好的指示物种的胁迫耐受性（Cornelissen *et al.*, 2003）。因此本研究通过探究物种性状与环境的关系，来阐释安徽常绿阔叶林至落叶阔叶林梯度上的群落替代格局。

4.1 研究方法

4.1.1 样品采集与测定

在安徽牯牛降、大别山样地采集常见木本植物进行性状研究。参照Cornelissen (2003)编写的植物功能性状测定手册, 选取成熟个体发育良好、未分枝的当年枝和完全展开的当年叶测量。

(1) 叶寿命 (Leaf life-span, yr): 对每一枝条在主轴方向上, 通过芽鳞痕判读不同分支的年龄, 读取每一年龄分枝上的叶片数量, 直至老枝上不再有叶片出现。通过构建叶片的静态生命表, 来估算每一枝条上叶片的预期寿命。每一个体取 3-5 个枝条, 取平均值为个体叶寿命。

(2) 叶面积(Leaf area, cm^2): 采集的叶片保存在密封袋中, 减少水分散失。并于采集当天用扫描仪对平展的叶片进行扫描, 编号保存。采用 ImageJ 软件 (Abramoff *et al.*, 2004) 对扫描图像进行处理, 读取叶片的数量和面积。

(3) 叶干物质含量 (Leaf dry matter content, %): 测定叶面积后, 以个体为单位测定叶片总鲜重, 在 70°C 下烘干 48~72h 至恒重后称干重质量。叶干重与叶鲜重的比值为叶干物质含量。

(4) 比叶面积 (Specific leaf area, cm^2/g): 以个体为单位, 将叶片总叶面积除以总干重算得。

(5) 叶片 N、P 含量 (N、P content): 烘干样品称重后, 以个体为单位, 用粉碎机碾磨粉碎后, 采用高氯酸-硫酸消化法进行消化处理后, 于流动分析仪 (Skalar) 测定 N/P 含量。分别采用单位质量上的氮磷含量和单位面积上的氮磷含量来表征。

(6) 木材密度 (Wood density, g/cm^3): 于牯牛降样地周边, 采集常见林下灌木主干, 测定其树干密度。每个物种选取胸径大于 2cm 的个体 3~5 株, 从基部采集长度约 10cm 的主干, 采用排水法测定体积后, 与 70°C 下烘干 48~72h 至恒重后称干重, 干重与体积之比为木材密度。

物种性状均以成熟个体均值表征。本研究共采集 42 种木本植物的叶片和 25 种的主干, 测定了上述性状。同时收集相关发表文献中的数据进行补充, 将上述 9 种性状指标扩展至 11 种。最终获得 124 种木本植物的不完整性状数据库。若物种某一性状指标有多条记录, 取平均值表征。具体指标见表 4-1。

表 4-1 植物性状指标概览

Table 4-1 Traits used for the description of woody plants

性状指标 Traits	缩写 Abbreviation	单位 Unit	范围 Range	样本数 n	数据来源 Data source
叶寿命 Leaf Life-span	LL	Year	0.542-3.300	72	自测; 王希华等, 2000; 朱旭斌等, 2006; 田玉鹏等, 2007; 周自宗等, 2008; Zhang <i>et al.</i> , 2010
叶面积 Leaf area	LA	cm ²	1.295-302.523	68	自测; 张奇平, 2011
叶干物质含量 Leaf dry matter content	LDMC	%	15.80-51.6	71	自测; 冯秋红, 2008; 张奇平, 2011
比叶面积 Specific leaf area	SLA	cm ² /g	61.94-410.75	75	自测; 黄建军和王希华, 2003; 冯秋红, 2008; 吴丽丽等, 2010; 张奇平, 2011
单位质量叶氮含量 N content per dry mass	Nmass	mg/g	5.685-35.628	87	自测; 黄建军和王希华, 2003; 高三平等, 2007; 冯秋红, 2008; 阎恩荣等, 2010; 张奇平, 2011;
单位质量叶磷含量 P content per dry mass	Pmass	mg/g	0.168-2.772	98	Zhang <i>et al.</i> , 2011b; Han <i>et al.</i> , 2012;
单位面积叶氮含量 N content per area	Narea	mg/cm ²	0.08- 0.239	43	自测; 冯秋红, 2008
单位面积叶磷含量 P content per area	Parea	mg/cm ²	0.002-0.015	43	
叶灰分含量 Leaf ash content	LAC	mg/g	17.93-244.1	44	Han <i>et al.</i> , 2012
相对叶电导率 (0℃处理下) Relative Electrolyte leakage at 0℃	EL0	%	0.06-0.51	32	仲强等, 2011
木材密度 Wood density	WD	g/cm ³	0.383-0.966	51	Zhang <i>et al.</i> , 2011a

4.1.2 环境因子测定与获取

本研究共采用 24 个环境因子指标。其中 23 个指标为定量数据, 包含了与气候有关的 16 个指标、与土壤有关的 4 个指标, 及与地形有关的 3 个指标, 为海拔 (Alt)、坡度 (Aspect) 和坡向 (Slope); 定性数据为微地形单元, 划分为 4 类: 上部坡面 (US)、下部坡面 (LS)、谷坡 (VS) 和泛滥性阶地 (FS)。

(1) 气候数据来源

气候数据来自世界气候数据网站(<http://www.worldclim.org/>), 其分辨率为 $0.0083 \times 0.0083^\circ$ (在赤道附近约为 $1\text{km} \times 1\text{km}$) (Hijmans *et al.*, 2005)。该数据使用 1950-2000 年全球已有的气候站点数据进行插值, 其中温度站点约有 7000 个, 降水站点约有 20000 个。以往的数据插值通

常是在二维地理空间，即经度和纬度空间中进行的，忽略了海拔对气候的影响。与这些插值方法不同，该数据库采用三维地理空间插值，即经度、纬度和海拔。因此，相比以往的气候数据，该数据库更准确 (Hijmans *et al.*, 2005)。本研究利用此数据库，应用 R 软件提取样点相应经纬度坐标的主要气候要素，并计算了相关的气候指标。

(2) 主要气候指标及计算

本研究采用了 16 种气候指标，可将其划分为 3 种类型：1) 反映能量的指标，有年均温、最冷季均温、最暖季均温、温暖指数、寒冷指数、年生物温度、年潜在蒸散量、最小月均潜在蒸散量；2) 反映水湿条件的指标，有年降水量、最早季降水、湿润指数、年实际蒸散量、年均水分亏缺；3) 反映气候季节变化的指标，有年温差、月均温标准偏差、月降水变异系数 (Wang *et al.*, 2011)。气候指标的定义和计算公式如下：

- 年均温 (Mean annual temperature, MAT)：每月的均温值。
- 最冷季均温 (Mean temperature of the coldest quarter, MTCQ)：一般为研究区域冬季的均温值。
- 最暖季均温 (Mean temperature of the warmest month, MTWQ)：一般为研究区域夏季的均温值。
- 年温差 (Temperature annual range, ART)：一年内最高温与最低温的温差。
- 月均温标准偏差 (Temperature seasonality, TSN)：一年内每月平均温度的标准偏差 (standard deviation)。
- 温暖指数 (Warmth index, WI)：由月均温 (T) 在 5°C 以上的月份计算得到 (Kira, 1945)，即： $WI = \sum (T - 5)$ (T 为 >5°C 的月均温)。
- 寒冷指数 (Coldness index, CI)：与有效积温相反，指示冬季累计温度的大小，由月均温 (T) 在 5°C 以下的月份计算得到 (Kira, 1991)，即： $CI = -\sum (5 - T)$ (T 为 <5°C 的月均温)。
- 年生物温度 (Annual biotemperature, ABT)：与温暖指数(WI)相似，是有效积温的简易替代指标，由月均温(T)在 0~30°C 之间的月份计算得到 (Holdridge, 1947)，即： $ABT = (\sum T) / 12$ (T 为 0<T<30°C 的月均温)。
- 年降水量 (Mean annual precipitation, MAP)：一年以内各月降水量之和。
- 最早季降水 (Precipitation of driest quarter, PDQ)：一年中降水量最少季度的各月降水量之和。在本研究中实际上反映一个冬季降水量的多少。
- 月降水变异系数 (Precipitation seasonality, PSN)：一年内每月降水的变异系数 (Coefficient of variation)。

- 湿润指数 (Moisture index, Im): 湿润指数 (Im) 和年实际蒸散量 (AET) 是 Thornthwaite 气候分类系统中两个重要指标。Im 反映了一个地区的水分气候状况, 它的计算是基于 Thornthwaite 的水分平衡法 (Thornthwaite, 1948)。具体算法见 Fang & Yoda (1990)。
- 年潜在蒸散量 (Potential evapotranspiration, PET): 是 Thornthwaite 气候分类系统中的重要指标, 表示在理想状态下, 由地表(植被、土壤和水表面)向大气蒸发和蒸腾的最大可能水量, 反映一个地区环境能量的多少。PET 的计算采用 Thornthwaite & Hare (1955) 提出的方法, 具体计算方法也可参见 Fang & Yoda (1990)。
- 最小月均潜在蒸散量 (Minimum monthly PET, PET_{min}): 潜在蒸散量最小月份的数值。
- 年实际蒸散量 (Annual actual evapotranspiration, AET): 与潜在可能蒸散量 (PET) 不同, AET 反映一个地区在一年内, 由地表(植被、土壤和水表面)向大气移动的实际水量, 其大小受能量和水分的双重控制。当水分充足时, AET 受能量控制; 而当水分不足时, 则主要受水分控制。因此, 一般认为, AET 反映了一个地区的水热相互作用。在中国, AET 与水分的相关性更强。
- 年均水分亏缺 (Annual water deficit, AWD): 为年实际蒸散量与年潜在蒸散量之差, 表征由于水分亏缺而减少的蒸散量 (Stephenson, 1990)。

(3) 土壤因子测定

2011 年 10~12 月, 于牯牛降 3 个样带的 15 个样方和岳西、金寨 17 个样方中, 采用梅花布点法采集 0~20cm 的土样, 对其 pH、全氮 (SoilN)、总磷 (SoilP) 和有机质 (SOMC) 进行了测定。皇藏峪样点的土壤数据引自于法展等 (2007), 该文中所选取的群落类型和样地位置与本研究一致。牯牛降样地中未测定的 3 样方, 分别根据其海拔、微地形单元及其群落类型, 赋以相同类型样地的平均值。

4.1.3 数据分析

(1) 群落排序及环境因子相关分析—NMDS 分析

采用非度量多维标度排序 (Nonmetric multidimensional scaling, NMDS) 进行群落排序。该方法有效地减少了拱形效应, 不受线性关系的影响, 可较好的显示原始数据的样式。排序后拟合环境因子与排序结果的关系, 用决定系数 (Squared correlation coefficient, R^2) 来表征拟合效果; 并运用置换检验 (Permutation test), 随机置换环境变量, 检验其显著性, 置换次数为 999 次。将筛选出的显著环境因子, 与样地在第一、二主轴上的得分进行相关分析, 以推断环境因子对群落替代贡献的大小。

(2) 植物性状与环境因子的对应分析—RLQ 分析

分析性状与环境的关系需要一种可以直接分析性状特征-物种组成-环境因子三者之间关系的方法。如何去实现这一过程被描述为“fourth-corner problem” (Legendre *et al.*, 1997)。最近有两种方法被逐渐应用于此类问题的分析之中: RLQ, 一种三表排序法 (three table ordination) (Dolédec *et al.*, 1996) 和 fourth-corner 分析法, 一种用来直接度量单个性状与单个环境因子之间关系的方法 (Legendre *et al.*, 1997; Dray & Legendre, 2008)。

本研究采用 RLQ 方法分析植物性状与环境因子之间关系。RLQ 方法中需要用到三个数据表: 物种组成表 (L-table), 物种为行, 样地为例; 环境变量表 (R-table), 环境变量为行, 样地为列; 物种性状表 (Q-table), 性状变量为行, 物种为列。该方法通过物种组成表将环境变量表与物种性状表进行关联。较其他排序方法而言, 它对输入变量的数量不敏感。进行 RLQ 分析的主要步骤为:

1) 将上述 3 张表进行独立的排序。物种组成表(L)采用对应分析(Correspondence analysis, CA)进行排序; 环境变量表和物种性状表由于可能存在多种数据类型(数值数据、分类数据、有序数据、二进制数据及循环数据等), 因而需要针对不同情况采用不同的因子分析方法(factorial analysis)。一般来说对于数值数据(numeric), 常采用主成分分析法(Principal component analysis, PCA); 对于分类数据或混杂数据, 可采用 hill & smith 的 PCA 法(Pavoine *et al.*, 2011)。

2) 环境变量表和物种性状表可能存在数据缺失的情况。因而在进行因子分析之前, 对缺失数据进行插值。目前已有多种处理缺失数据的 PCA 方法, 其中对于缺失数据的插值有概率主成分分析(Probabilistic PCA, PPCA)、Bayesian 主成分分析(Bayesian PCA, BPCA)、非线性替代偏最小平方法主成分分析(Non-linear iterative partial least squares PCA, Nipals PCA)及逆向非线性主成分分析(Inverse non-linear PCA)等。根据 Stacklies 等人(2007)的研究, Nipals PCA 要求缺失数据量小于 5%, 其他方法可容忍较多的缺失数据, 其中 BPCA 一般情况下具有较高的估值精度。

3) 进行因子分析时, 环境变量表要以物种组成表排序(CA)结果中各样方在判别轴上的得分, 对其列进行加权; 物种性状表要以物种组成表排序(CA)结果中各物种在判别轴上的得分, 对其列进行加权。

4) 运用 fourth-corner 方法检验物种性状与环境因子相关性的显著度(Dray & Legendre, 2008)。将环境因子与 RLQ 主轴上的物种得分(表征综合性状的梯度)进行相关分析, 其显著性采用两种零模型进行置换检验(model2 和 model4, 详见 Dray & Legendre, 2008), 置换次数为 999; 并根据 Dray & Legendre (2008) 的推荐, 合并两模型的检验结果, 降低犯第一

类误差 (Type I error) 的概率。同样将性状指标与 RLQ 主轴上的样方得分 (表征环境梯度) 进行相关分析, 显著性检验同上。此外, 运用 fourth-corner 方法配对计算性状与环境因子的关系, 其显著性检验同上。

本研究, 依据性状数据表中的物种, 从原始数据表中筛选、构成 39 样方×124 种的物种组成矩阵, 并采用 CA 法进行排序; 环境变量表中的环境因子为上述 NMSD 排序分析后, 选取与群落排序具有良好对应关系的变量, 形成 39 样方×19 个环境因子的数据矩阵, 为数值型数据, 因而采用 PCA 进行因子分析; 物种性状表存在缺失数据, 因而采用 BPCA 分析。

(3) 常绿阔叶木本植物性状的排序与生态种组的划分

常绿阔叶林至落叶阔叶林群落替代格局中一个显著特征是常绿木本植物成份的逐渐减少和优势种类的替代, 这与物种性状有着密切关系。本研究单独对常绿阔叶木本植物进行单独的 RLQ 分析, 将物种在主轴上的得分进行聚类分析, 以划分生态种组。由于皇藏峪样方无常绿物种, 分析时未纳入物种组成表和环境变量表; 此外为保证聚类的可靠性, 物种性状表由本次实测的 35 种常绿木本植物及 8 个性状指标组成。聚类分析前将数据标准化至 0~1 之间, 聚类的距离采用 Bray-Curtis 距离, 聚类方法采用 Ward-method。

所有的统计分析均在 R 软件中完成, 其中 NMDS 分析应用 vegan 程序包 (Oksanen *et al.*, 2010), RLQ 分析应用 ade4 程序包 (Dray & Dufour, 2007), BPCA 分析应用 pcaMethods 程序包 (Stacklies *et al.*, 2007)。

4.2 研究结果

4.2.1 影响群落分布的环境因子

NMDS 排序结果显示, 胁迫系数 (stress vaule) 小于 0.2, 具有较高的可靠性。牯牛降样地聚集于排序轴左上端, 皇藏峪样地集中于排序轴右上端, 与上一章节的聚类结果有很好的互证性。第一轴基本上反应了样地由南到北的分布状况。处于过渡带上的大别山样地在第一轴 1 上分布宽泛, 呈现出逐渐过渡的特点 (图 4-1)。

24 个环境指标中有 18 个与排序结果有显著关系。地形因子中坡向和坡度呈显著相关, 土壤因子中 pH 和土壤 P 含量呈显著相关, 气候指标中除最暖季均温 (MTWQ) 外均呈显著相关 (表 4-2)。气候指标中除年温差 (ART)、月降水变异系数 (PSN)、月均温标准偏差 (TSN) 与第一轴呈正相关外, 其他指标均呈负相关。与排序第一轴相关系数 (r) 超过 0.75 的气候指标依次为: 最小月均潜在蒸散量 (PETmin)、最冷季均温 (MTCQ)、寒冷指数 (CI)、年实际蒸散量 (AET) 与最早季降水 (PDQ), 其中前 3 个指标均表征低温胁迫, 后 2 个指标表征干旱胁迫。尽管年均温 (MAT)、年生物温度 (ABT)、年降水量 (MAP)、湿润指

数 (Im)、年均水分亏缺 (AWD)、温暖指数 (WI) 与潜在蒸散量 (PET) 等表征年平均水平的气候因子与第一轴也具有较高相关性，但不及表征气温胁迫的因子高。

与第二轴相关性最高的前 8 个指标依次为：年均水分亏缺 (AWD)、月降水变异系数 (PSN)、坡度 (Slope)、月均温标准偏差 (TSN)、土壤 P 含量 (SoilP)、坡向 (Aspect)、年实际蒸散量 (AET)、年降水量 (MAP) 与 pH。除 TSN 外，其他均为表征水湿条件和立地条件的因子。

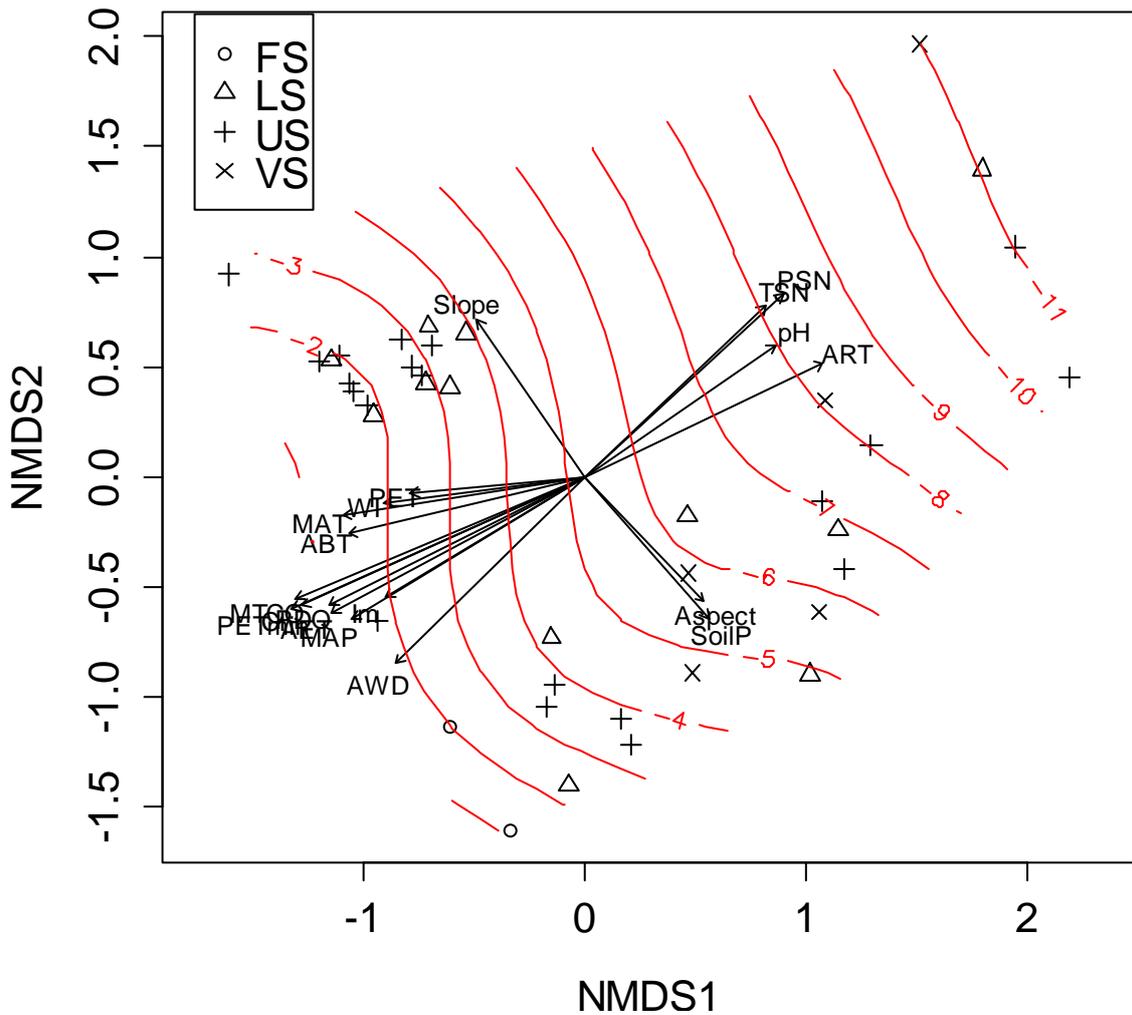


图 4-1 NMDS 排序结果

Fig. 4-1 Ordination plot by using NMDS methods

注：不同的符号表示不同微地形单元，其含义请见方法；图中的等值线表示寒冷指数。

Note: symbols mean the micro-topography and surface fitting by CI shown by the isoline

表 4-2 环境因子与 NMDS 主轴的相关性

Table4-2 Pearson correlations of environmental variables with axes 1 and 2 of the NMDS analysis. Pearson Correlations for numeric data, spearman Correlations for ordinal data

	Axis1	Axis2	Pr(>r)	
Alt	-0.009	0.199	0.536	
Aspect	0.389	-0.338	0.005	**
Slope	-0.364	0.441	0.003	**
Micro-topography	0.297	0.195	0.098	
TSN	0.574	0.428	0.002	**
ART	0.683	0.241	0.001	***
MAT	-0.717	-0.083	0.001	***
MTWQ	-0.368	0.092	0.055	
MTCQ	-0.879	-0.285	0.001	***
MAP	-0.698	-0.330	0.001	***
PSN	0.652	0.475	0.001	***
PDQ	-0.778	-0.303	0.001	***
Im	-0.625	-0.299	0.002	**
ABT	-0.706	-0.135	0.001	***
WI	-0.598	-0.060	0.002	**
CI	-0.869	-0.314	0.001	***
PET	-0.517	-0.038	0.008	**
PETmin	-0.898	-0.322	0.001	***
AET	-0.786	-0.333	0.001	***
AWD	-0.622	-0.488	0.001	***
SoilN	0.283	0.025	0.216	
SoilP	0.409	-0.382	0.001	***
pH	0.606	0.326	0.001	***
SOMC	0.056	-0.169	0.551	

注: *P < 0.05; **P < 0.01; ***P = 0.001; 下同

Note: *P < 0.05; **P < 0.01; ***P = 0.001. The same below.

4.2.2 环境梯度上性状的变化

RLQ 分析的前两个主轴的解释率分别为 95.64%和 2.98%，因而分析环境因子和性状与主轴关系时，仅选用第一轴进行 fourth-corner 分析。NMDS 分析中筛选出的环境因子均与 RLQ 第一轴显著相关，且相关系数的大小排序与 NMDS 一致，表明 RLQ 第一轴主要代表了胁迫性环境因子的综合梯度（表 4-3）。性状中与 RLQ 第一轴呈显著相关的，按相关系数大小依次为：单位质量叶磷含量（Pmass）、单位质量叶氮含量（Nmass）、叶面积（LA）、叶灰分含量

(LAC)、叶寿命 (LL)、木材密度 (WD)、单位面积叶磷含量 (Parea) 及 0℃时叶相对电导率 (EL0) (表 4-4)。其中除叶寿命 (LL) 和 0℃时叶相对电导率 (EL0) 呈负相关外, 其他性状呈正相关。比叶面积 (SLA) 和叶干物质含量 (LDMC) 未达显著水平。

表 4-3 环境因子与 RLQ 第一主轴的相关性

Table 4-3 Pearson correlations (r) of environmental variables with axes 1 of the RLQ according to the fourth-corner statistic (combination of models 2 and 4, after Dray & Legendre 2008).

环境因子	因子贡献率	相关系数	显著度	
Environment Index	Contribution to total inertia [%]	r	p value	
Aspect	2.03	0.185	0.045	*
Slope	3.11	-0.247	0.020	*
TSN	2.52	0.240	0.033	*
ART	3.87	0.311	0.008	**
MAT	7.75	-0.446	0.001	***
MTCQ	9.44	-0.502	0.001	***
MAP	4.40	-0.340	0.004	**
PSN	3.68	0.299	0.020	*
PDQ	5.77	-0.392	0.002	**
Im	2.89	-0.271	0.024	*
ABT	7.38	-0.436	0.001	***
WI	6.04	-0.393	0.001	***
CI	9.05	-0.492	0.001	***
PET	5.04	-0.354	0.001	***
PETmin	9.62	-0.507	0.001	***
AET	7.74	-0.450	0.001	***
AWD	3.43	-0.287	0.023	*
SoilP	3.45	0.283	0.005	**
pH	2.79	0.257	0.031	*

表 4-4 植物性状与 RLQ 第一主轴的相关性

Table 4-4 Pearson correlations (r) of traits with axes 1 of the RLQ according to the fourth-corner statistic (combination of models 2 and 4, after Dray & Legendre 2008).

性状	因子贡献率	相关系数	显著度	
Traits	Contribution to total inertia [%]	r	p value	
WD	11.47	0.332	0.016	*
LL	10.79	-0.330	0.01	**
LAC	12.00	0.353	0.013	*
EL0	6.22	-0.244	0.049	*
LDMC	3.03	-0.167	0.149	
LA	12.91	0.365	0.01	**
SLA	5.69	0.245	0.064	.
Nmass	14.45	0.390	0.006	**

Pmass	14.61	0.392	0.004	**
Narea	1.28	0.032	0.399	
Parea	7.56	0.282	0.041	*

性状指标中除 LDMC、SLA 和 Narea 外，其他指标与环境因子之间存在显著相关性（图 4-2）。表征能量的气候指标与 Pmass、Nmas、LA、LAC、LL、WD、EL0、Parea 均呈显著相关；其中表征胁迫性的指标 PETmin、MTCQ 和 CI 与性状相关性最大。表征水湿条件的气候指标，除 AET 外主要与 Pmass、Nmass、LA、LAC 呈显著相关；本研究区域 AET 和 PET 基本一致，其对水湿条件的指示性不如其他指标强，因而 AET 与性状的关系和 PET 与性状的关系接近。表征立地条件的地形和土壤指标主要与 Pmass、Nmass、LL 呈显著相关，其中土壤磷含量（Pmass）与性状关系最大。性状指标中 WD、EL0、Parea 似乎只与能量有关的环境因子相关，而与表征水湿的环境因子及立地条件无关。

	能量指标 Environmental energy							水湿指标 Water availability					季节变化 Climatic seasonality			地形 Topography		土壤 Soil feature	
	PETmin	MTCQ	CI	MAT	ABT	WI	PET	AET	PDQ	MAP	Im	AWD	ART	TSN	PSN	Aspect	Slope	pH	SoilP
Nmass	-0.394	-0.398	-0.384	-0.364	-0.347	-0.315	-0.287	-0.349	-0.299	-0.256	-0.205	-0.206	0.239	0.172	0.218	0.164	-0.182	0.199	0.241
Pmass	-0.389	-0.388	-0.376	-0.324	-0.312	-0.272	-0.243	-0.344	-0.325	-0.287	-0.244	-0.258	0.269	0.220	0.265	0.128	-0.196	0.263	0.206
LA	-0.373	-0.356	-0.359	-0.279	-0.284	-0.242	-0.210	-0.321	-0.316	-0.291	-0.242	-0.263	0.260	0.232	0.269	0.070	-0.227	0.192	0.158
LAC	-0.355	-0.343	-0.347	-0.279	-0.284	-0.246	-0.216	-0.318	-0.296	-0.269	-0.224	-0.249	0.237	0.211	0.253	0.060	-0.221	0.187	0.172
LL	0.299	0.317	0.302	0.313	0.294	0.275	0.250	0.280	0.239	0.186	0.161	0.138	-0.192	-0.103	-0.155	-0.191	0.314	-0.203	-0.301
WD	-0.356	-0.354	-0.342	-0.371	-0.361	-0.348	-0.325	-0.316	-0.220	-0.175	-0.099	-0.096	0.154	0.074	0.103	0.233	-0.052	0.063	0.246
ELO	0.289	0.271	0.268	0.246	0.249	0.229	0.212	0.243	0.179	0.161	0.096	0.128	-0.130	-0.112	-0.131	-0.112	-0.073	-0.054	-0.060
Parea	-0.290	-0.275	-0.278	-0.235	-0.243	-0.217	-0.198	-0.256	-0.222	-0.193	-0.151	-0.169	0.171	0.141	0.175	0.077	-0.208	0.142	0.146
LDMC	0.173	0.175	0.173	0.130	0.131	0.108	0.096	0.174	0.133	0.122	0.113	0.166	-0.098	-0.121	-0.167	0.048	0.004	-0.146	-0.014
SLA	-0.238	-0.248	-0.235	-0.221	-0.206	-0.183	-0.164	-0.214	-0.195	-0.168	-0.147	-0.143	0.161	0.119	0.151	0.099	-0.109	0.158	0.145
Narea	-0.027	-0.041	-0.022	-0.098	-0.073	-0.087	-0.085	-0.004	0.005	0.021	0.049	0.110	0.003	-0.080	-0.107	0.211	-0.059	-0.060	0.146

图 4-2 环境因子与性状之间的相关性

Fig. 4-2 Pearson correlations (r) of environmental variables with traits according to the fourth-corner statistic (combination of models 2 and 4, after Dray & Legendre 2008)

注：白色表示无显著关系，灰色表示显著相关

Note: white for non significant, grey for significant relationships

4.2.3 常绿阔叶木本植物的生态种组划分

运用 RLQ 物种在主轴上的得分进行聚类分析,可将常绿阔叶木本植物划分为 6 类生态种组 (图 4-3):

- 1) 第一类种组 (group1) 为: 柯、青冈、苦槠、小叶青冈和灰柯, 其叶 N 含量高、叶寿命短、比叶面积小、叶面积偏大、叶干物质含量偏高。
- 2) 第二类种组 (group2) 为: 薄叶润楠、红楠、虎皮楠、紫楠、宁波木樨、树参、海金子和薯豆, 其叶 P 含量高、叶寿命居中、比叶面积居中、叶面积大。
- 3) 第三类种组 (group3) 为: 豹皮樟、江南越橘、格药柃、乌药, 其叶 N、P 含量居中、叶寿命居中、比叶面积大、叶面积小。
- 4) 第四类种组 (group4) 为: 轮叶桃浦、油茶、大叶冬青、欏木、南烛、赤楠、甜槠、老鼠矢、鼠刺, 其叶 N、P 含量偏低、叶寿命居中、比叶面积偏大, 叶面积偏小。
- 5) 第五类种组 (group5) 为: 黄丹木姜子、红淡比和石楠, 其叶 N、P 含量低、叶寿命大、比叶面积小、叶面积偏大。
- 6) 第六类种组 (group6) 为: 厚皮香、马银花、连蕊茶、山矾、天竺桂、杨梅叶蚊母树, 其叶 N、P 含量低、叶寿命大、比叶面积居中, 叶面积小。

物种在 RLQ 排序图中的位置与聚类结果一致, 佐证了本种组划分的合理性 (图 4-4)。分布较北并占优势地位的常绿阔叶物种集中于第一类种组, 在常绿阔叶木本植物中其叶 N、P 含量偏高而叶寿命偏短, 符合上述的性状-环境的对应关系。

比较祁门、岳西和金寨 3 地的成熟青冈个体, 其性状指标由南到北除叶干物质含量和叶片磷含量有所变化外, 其他指标并无差别 (表 4-5), 与样方水平上的性状由南到北的变化规律并不一致。

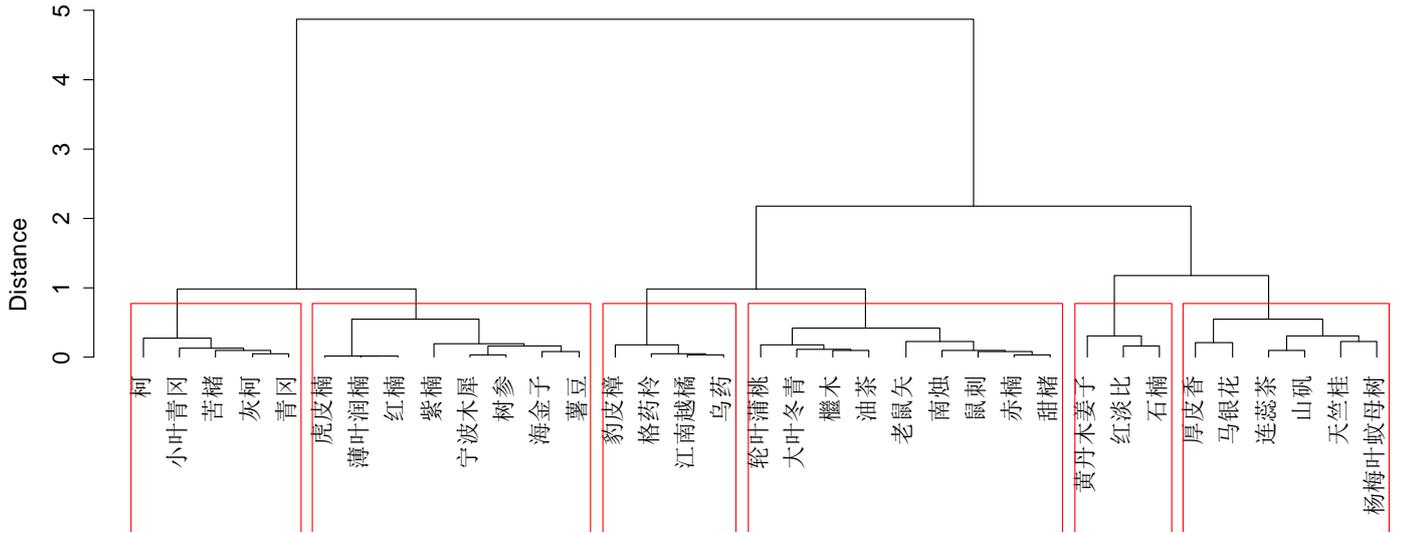
表 4-5 由南到北青冈性状指标的比较

Table 4-5 Comparing traits of *Cyclobalanopsis glauca* from south sites to north sites

	LDMC	LL	LA	SLA	Nmass	Pmass	Narea	Parea
QM	0.4745a	1.1617	39.943	81.437	15.130	0.757a	0.1915	0.0095a
YX	0.4720a	0.8558	37.292	79.633	17.554	0.4229b	0.2306	0.0055b
JZ	0.5122b	1.0467	37.817	80.888	17.864	0.4733b	0.2229	0.0058b

注: 样品采集点: 祁门-QM, 岳西-YX, 金寨-JZ

Note: Sampling site: Qimeng county-GNJ, Yuexi county-YX, Jinzhai county-JZ



Clust by Ward method with bray distance

图 4-3 基于性状特征的 35 种常绿阔叶木本植物聚类图

Fig 4-3 Dendrogram of 35 evergreen broadleaf woody species based on eight traits

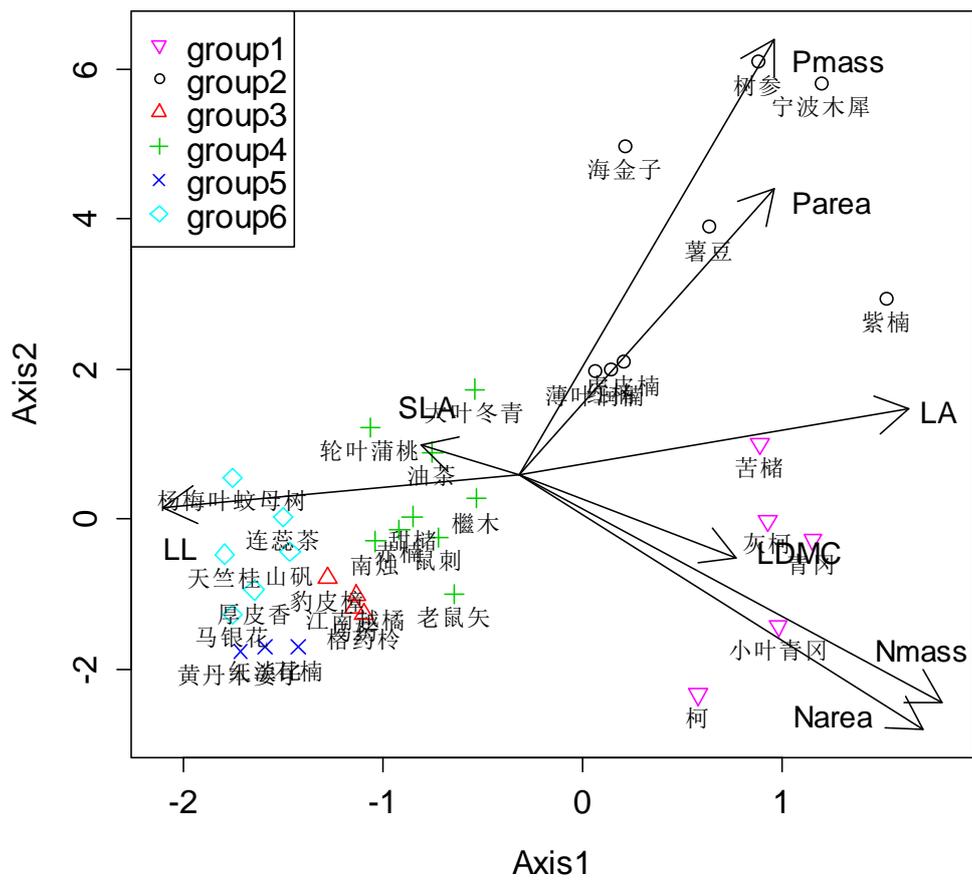


图 4-4 35 种常绿阔叶木本植物在 RLQ 分析中的排序图

Fig. 4-4 Species scores of 35 evergreen broadleaf woody species of the first two axes of the RLQ

4.3 讨论

4.3.1 替代格局环境成因

本研究表明气候因子对NMDS排序和RLQ排序结果的解释率要高于土壤和地形因子，其中表征气候胁迫的因子与第一主轴相关性最高，并且表征能量和温度的气候因子作用要大于表征降水的气候因子。这说明本交错带南北两侧群落的替代主要受气候因素尤其是极端气候因素的影响，其中低温影响最大，如最小月均潜在蒸散量（PET_{min}）、最冷季均温（MTCQ）、寒冷指数（CI）。我国乃至东亚植被由常绿阔叶林向落叶阔叶林的转变与冬季温度密切相关，如我国常绿阔叶林分布的北界与寒冷指数（CI）-2℃吻合（宋永昌，1999），对东亚植被的研究亦表明常绿阔叶林分布与寒冷指数（CI）密切关联（Ohsawa, 1991）。此外，我国东部木本植物多样性与气候的关系符合寒冷忍耐假说（Freezing-tolerance hypothesis），冬季冷气候是主要解释因子，并且冬季冷气候对热带物种的限制作用比温带物种要强（Wang *et al.*, 2011）。因而本研究中群落由南至北常绿阔叶物种的物种多样性较落叶阔叶物种的变化大。

降水、地形及土壤因素与第二排序轴相关性较温度因素大。其中以体现干旱胁迫的水湿因子为主，如年均水分亏缺（AWD）及月降水变异系数（PSN），表明除低温胁迫外，干旱胁迫对群落替代亦有影响。由于我国东部温度与降水具共线性（Wang *et al.*, 2011），因而降水因子对交错带两侧植被替代格局的解释力不如温度。但很多有关常绿阔叶林分布格局均体现了水湿条件的作用，如：沿海区域常绿物种或常绿阔叶林可以分布更北；在常绿阔叶林分布北界，即常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带内，常绿阔叶物种或常绿阔叶林多局限于峡谷两侧或水库附近；常绿阔叶林在日本及朝鲜半岛的分布均比我国偏北；上述区域的生境均偏湿，具有补偿效应（邓懋彬等，1985）。Stephenson（1990）证明水分亏缺和年实际蒸散量可有效区分北美植被类型，并指出在考虑两指标年均量的同时，还应考虑两者季节的同步性。

此外，本研究表明坡度（Slope）、坡向（Aspect）和土壤总磷含量（SoilP）与其他环境因子正交。除此3因子外，其他环境因子在NMDS排序图中与样方的纬向分布一致。说明此3因子在局域尺度上调控群落分布。坡度和坡向等地形因素与温度、蒸散量和水文均有关联，在亚热带和热带地区地形因素对水分的调控显得尤为突出（Balvanera *et al.*, 2011）。坡度越大流失的水分越多、辐射越多水分蒸散量越大、土壤含沙量越高土壤持水性越差（宋永昌，2001），土壤水分含量就越小。不同地形单元上的水分差异也较明显，沟谷区域较湿润，顶坡较干旱（杨永川，2005）。因而地形尤其是坡度和坡向在局域尺度上可以改变气候条件形成的水热关系，致使群落在地形上产生分异格局（Stephenson, 1998）。此外我国土壤磷含量偏低，南部地区低于北部地区（Han *et al.*, 2005），成为群落分布的限制性因子。而本研究结果表明土壤

磷含量并未在纬向上对植被的分布产生影响，但在局域尺度上与群落分布有关。这可能与地形变化导致的土壤磷含量差异比其在纬度梯度上的差异大有关。

4.3.2 群落水平上性状响应

本研究中多数性状指标与表征综合环境梯度的 RLQ 第一主轴呈显著相关，而在以往研究中具有良好生态指示性的比叶面积 (SLA) 以及体现抗逆性的叶干物质含量 (LDMC) 并未与环境因子呈现显著相关。全球尺度上的研究表明 SLA 与温度和降水均存在相关性，但相关性很弱，且这种相关性仅在常绿物种中得以体现，而落叶物种不显著 (Wright *et al.*, 2004); 此外，SLA 与土壤养分含量的关系要强于其与气候的关系，且气候因素中降水是主要因素，而降水又是通过控制土壤 P 含量来影响 SLA (Niinemets, 2001; Ordoñez *et al.*, 2009)。本交错带正是从常绿物种为主的植被向落叶为主的植被过渡，加之主要的环境驱动因子是与温度相关的气候因子，因而 SLA 在环境梯度上无显著变化，种内南北个体的 SLA 也无差异 (表 4-5)。

LDMC 虽与环境因子关系不显著，但青冈南北个体间 LDMC 存在显著差异，纬度越高 LDMC 越大。对法国南部地中海植物叶性状的研究表明，样地水平上 LDMC 与平均最低温度呈负相关 (Roche *et al.*, 2004)。但此研究中样地水平上 LDMC 是所研究的 10 种物种的算术平均值，而非群落水平上的加权平均值，因而其结果主要体现了物种水平上 LDMC 对平均最低温度的响应，这与本研究中青冈所呈现的格局是一致的。落叶物种主要通过落叶来避免低温伤害，对低温的响应主要表现为叶寿命变短，而与 LDMC 关系不大。因而总体上，由南至北群落替代过程中 LDMC 并无显著变化。

单位质量的叶 N、P 含量 (N_{mass}、P_{mass})、叶面积 (LA)、叶灰分含量 (LAC) 和叶寿命 (LL) 与各类环境因子间均相关，尤以表征低温胁迫与干旱胁迫的气候因子相关性最高。总体上气温越低、降水越少，N_{mass}、P_{mass}、LA 和 LAC 越大，LL 越小。这与以往在全国尺度上的研究是一致的 (Han *et al.*, 2005; Zhang *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2011b; Han *et al.*, 2012)。究其原因一方面是生活型的变化，落叶阔叶物种比常绿阔叶物种更倾向将资源分配与光合有关的组织 (Takashima *et al.*, 2004); 另一方面土壤养分与气候协同变化，为落叶阔叶物种提供了养分。木材密度 (WD) 和 0°C 处理下的叶相对电导率 (EL0) 仅与表征能量的气候因子有关，前者呈负相关，后者呈正相关。而全国尺度上的研究表明在科水平上，WD 与年降水呈显著正相关，在剔除谱系影响后与年均温呈正相关，认为年降水比年均温更好地解释了 WD 变化 (Zhang *et al.*, 2011a); 其他地区的研究也与其相似 (Wiemann & Williamson, 2002; Patiño *et al.*, 2009; Martínez-Cabrera *et al.*, 2009)。这可能与本研究样地分布范围小、

性状数据为群落水平上加权结果有关。相对电导率是衡量植物耐冻性的重要生理指标 (Cornelissen *et al.*, 2003)。EL0 反映了 0℃ 条件下植物叶片的受损程度, 值越大叶片受损越严重, 抗寒性越差 (仲强等, 2011)。尽管本研究中 EL0 均是常绿物种的数据, 但落叶物种在进化上无需采用提高叶片抗寒性的策略来适应低温, 其叶片的 EL0 应当更大, 因而总体上亦将与表征能量的气候因子呈负相关。

除气候因子外, 土壤总磷含量 (SoilP) 和坡度 (Slop) 与上述多数性状相关, 但正负方向不同。SoilP 与植物叶 N、P 含量及矿物质含量呈正相关已被广泛证实 (Han *et al.*, 2005; Han *et al.*, 2012), 而高 N、P 含量的物种常是消耗型物种, 其叶寿命偏短 (Wright *et al.*, 2004)。本研究中坡度与 SoilP 无显著相关 ($P>0.05$), 因而坡度可能表征土壤水分, 坡度越大土壤水分含量越低, 物种倾向于采用保守性策略。

4.3.3 东部常绿阔叶林分布北界成因

常绿阔叶林向落叶阔叶林过渡的实质是越来越多的阔叶树种冬季落叶, 可简单理解为阔叶树种叶寿命由大于1年向短于1年转变。落叶被认为是阔叶树种适应胁迫的一种策略, 低温胁迫和干旱胁迫均可导致阔叶树种落叶。我国多以低温胁迫作为解释常绿阔叶林向落叶阔叶林转变的原因, 本研究的结果也证明低温胁迫与群落南北替代格局最为相关。

低温一方面对阔叶树种的叶片产生生理伤害, 另一方也会造成木质部导管或管胞发生气穴化 (Cavitation) 而导致栓塞 (Embolism), 形成生理性缺水 (万贤崇和孟平, 2007)。目前并无研究指出低温对我国常绿阔叶物种分布的限制起源于何种生理机制。但通过对比常绿阔叶物种水平分布北界和垂直分布上界的热量条件发现, 青冈、苦槠、柯、樟、紫楠、红楠和木荷 (*Schima supbar*) 分布上界的温暖指数和寒冷指数要低于分布北界 (洪必恭和李绍珠, 1981)。方精云 (2001) 对比我国东部常绿阔叶林水平分布北界和垂直分布上界的温湿度条件, 发现垂直分布上界的常绿阔叶林热量条件较水平分布北界的常绿阔叶林要差, 而前者降水量则较后者多, 说明我国东部常绿阔叶林分布的北界受水分条件制约而非温度制约。

本研究针对常绿阔叶物种划分的生态种组中第一类种组: 柯、青冈、苦槠、小叶青冈和灰柯, 均属壳斗科, 是我国东部分布最北或最高的常绿阔叶物种, 其干物质含量偏高和相对电导率偏低 (仲强等, 2011), 表征此类物种具有一定的抗寒性。但其叶片氮含量高、叶寿命短, 与叶氮含量低、叶寿命长的耐旱性树种特征不符 (Hallik *et al.*, 2009), 因而其分布多限于沟谷等水湿条件较好的地形上。因此, 正如前一章所述, 以青冈为优势种的常绿阔叶群落难以分布至江淮流域的丘陵地区。乔木树种中, 甜槠、大叶冬青在叶性状上较青冈偏向于耐旱性树种的特征, 其分布的北界应更能体现低温胁迫的作用。

第五章 交错带森林群落特征及主要种更新格局

确定常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带森林群落的性质是解决有关交错带各种争论的一种途径。这就需要深入探究交错带内各种森林群落之间的关系。宋永昌先生认为一个植被区内的各种群落类型之间存在密切关联，其构成的生物群落集（biocoenosis assemblage）是划分植被带的依据（宋永昌，1999）。在其对本交错带生物群落集的描述中主要运用气候-地形顶级和演替-退化阶段两个维度将各类型群落进行了关联（宋永昌，1999）。除此之外，很少有学者对交错带内的生物群落集进行研究和探讨。正因如此，在对安徽大别山南北坡植被归属的探讨中，曾有学者以发现常绿阔叶林分布为由，先后将大别山南坡和北坡植被界定为常绿阔叶林区（详见第一章）。之后有学者认为此类常绿阔叶林多分布于水库周边或山谷等环境较好之处，否定了此类看法（刘鹏，1993）。因而研究交错带森林群落的性质需要从生物群落集的角度入手。

缺少对交错带森林群落地形分异格局和群落动态特征的了解是长期困扰该区域森林群落性质归属的重要原因。分布于平原、山麓和低山坡地上的顶级群落类型，最能反映地带性植被特征（刘宾，1992）。以往对本交错带的描述多认为其地带性顶级植被是常绿落叶阔叶混交林（吴征镒，1980；安徽植被协作组，1981），并对其常绿和落叶阔叶成分的比例及其在垂直结构上的分布做了相关的探讨和界定（侯学煜，1960；高沛之，1985；韩也良，1981a；刘宾，1992）。但并未有研究探究其在地形上的分布，以检验其是否为特殊立地条件下的产物。此外，检验常绿落叶阔叶混交林是否为顶级植被，需对群落的动态进行分析。以往的研究表明处于演替后期的顶级群落其优势种是可自我维持的，表现为连续的更新格局，如逆J型或L型的径级结构（达良俊等，2004）。因而本研究在地形尺度上阐明常绿、落叶阔叶成分及主要优势种的垂直分布格局，分析群落优势种的径级结构，探究其更新格局，从而探讨交错带内混交林的性质。

5.1 研究方法

本章节选取安徽岳西县和金寨县的样地进行数据处理和分析。具体的样地设置和调查方法，以及优势种的判定方法请见第三章。地形的划分同第三章，依据其在坡面上所处的位置，由下到上分为：谷坡（VS）、下部边坡（LS）和上部边坡（US）。

5.1.1 混交类型划分

广义上，凡是群落内存有常绿阔叶物种和落叶阔叶物种的群落都可将其视为混交群落，按其垂直结构分布，可划分为4种：

模式 1: 常绿阔叶物种在各垂直空间上占据优势;

模式 2: 落叶阔叶物种在各垂直空间上占据优势;

模式 3: 落叶阔叶物种占据上层空间, 常绿阔叶物种占据下层空间, 即垂直混交

模式 4: 常绿阔叶和落叶阔叶在各垂直空间上均占据一定地位, 即水平混交

其中模式 1 符合典型的常绿阔叶林, 模式 2 符合典型的落叶阔叶林, 模式 3 和模式 4 是最接近混交林概念的两种形式。通过分析群落垂直空间上的常绿阔叶、落叶阔叶成分的相对优势度可以反映群落的混交模式。同时比较不同地形上群落垂直空间的组成差异, 分析地形对混交模式的影响。

此外, 对比主要物种在各地形上的垂直结构, 分析地形对物种分布的影响, 探究混交模式的成因。高度级以 2m 为单元进行划分。

5.1.2 混交群落优势种更新格局

首先, 通过上述分析选择混交模式接近模式 3 和模式 4 的群落, 分析优势种的胸径级结构, 对其更新类型进行划分。更新类型的划分参考达良俊等 (2004) 的方法, 划分为单峰型 (Unimodal type)、间歇型 (Sporadic type)、逆-J 字型 (Inverse-J type)、L 字型 (L type) 和单柱型 (Unibar type)。胸径级以 5cm 为单元进行划分。

其次, 对比处于不同发育阶段的混交群落, 分析群落内主要物种胸径级的变化趋势, 推断群落动态过程。混交群落的发育阶段以群落内最大的前 5 个胸径的平均值来表征。

此外, 通过分析优势种的胸径-高度关系 (DBH-H) 和萌枝策略, 揭示其更新策略。DBH-H 的关系运用 logistic 函数进行拟合, 并在不同地形之间进行比较。萌枝策略采用 3 个指标来表征 (Nanami *et al.*, 2004):

萌枝率 (RS) = 萌枝数/实生个体数

有萌个体率 (PMSI) = 有萌个体数/实生个体

有萌个体平均萌枝数 (NSMSI) = 萌枝数/有萌个体数

以样方为单位计算优势种的 3 个指标, 并在各地形之间进行比较, 采用方差分析 (ANOVA) 和多重比较分析 (Tukey's Method) 进行差异性检验; 同时, 以青冈为对象, 采用线性回归分析各样方 3 个指标与相对重要值的关系。

高度级和胸径级的个体数统计均以样方为单位, 面积为 400m²。统计分析均在 R 软件中完成。

5.2 研究结果

5.2.1 常绿/落叶阔叶成分的垂直分布

总体而言群落分布的海拔越高、接近上部坡面，落叶阔叶成分越多常绿阔叶分层越少（图 5-1）。

海拔 100m~350m 范围内，常绿、落叶阔叶成分的比例随地形变化不明显，常绿成分在各垂直空间上占主导地位；落叶成分主要分布于 20m 以上的超高层和灌木层，优势落叶物种为枫香；常绿针叶物种多出现于超高层；总体上群落的垂直结构分布属于模式 1。

海拔 350m~500m 范围内，群常绿成分的比例由谷坡向上部边坡逐渐减少，常绿物种逐渐退出上层空间；相反，落叶阔叶成分逐渐增加，并占据群落上层空间；群落的垂直结构分布由模式 1 逐渐转变为模式 3。

海拔 500m 以上，常绿成分仅存于下层空间，且由谷坡向上部边坡大幅减少；落叶阔叶成分在各地形上均占据上层空间，且在上部边坡群落的下层空间中占有优势地位；群落的垂直结构分布由模式 3 逐渐转变为模式 2。

5.2.2 主要优势种高度级分布

栓皮栎是主要的落叶阔叶优势物种，青冈和苦槠是主要的常绿阔叶优势物种。栓皮栎主要分布于海拔 350m 之上，由谷坡至上部边坡栓皮栎种群的高大个体数量逐渐增多，但各高度级上的个体数量稀少，差异不大（图 5-2）。青冈在各海拔梯度上均有分布，在谷坡和下部边坡其种群密度较大，高度级分布连续，幼小个体数量充足，总体上呈 L 型；在上部边坡其种群密度较低，高大个体较少，高度级分布呈间歇型（图 5-3）。苦槠主要分布于海拔 350m 以下，在上部边坡其种群密度较大，高度级分布连续，多呈逆 J 型或 L 型；下部边坡和谷坡的种群密度较小，高度级分布呈间歇型（图 5-4）。

5.2.3 混交群落优势种径级结构

样方 3、样方 4、样方 11 和样方 15 符合模式 3，样方 6 符合模式 4。其中样方 6 和样方 11 的落叶阔叶优势种为枫香，其更新不可持续，可归为次生常绿落叶阔叶混交林，顾而在此不对其进行分析。

样方 3、4、15 的前位优势种物种除青冈外，均为落叶阔叶物种。青冈的径级分布呈现 L 型或逆 J 型更新格局，幼苗充足、径级分布连续，种群可持续更新；栓皮栎的径级分布呈现间歇型更新格局，幼龄个体数量稀少；化香、短柄枹和黄檀多呈现 L 型的更新格局；马尾松的径级分布呈现单峰型更新格局（图 5-5）。

依据群落内 5 个最大胸径的平均值大小,将上述 3 样方的发育程度由年轻至成熟排序为:样方 4、样方 15、样方 3。随着群落发育成熟,栓皮栎和青冈的大径级个体逐渐增多,栓皮栎径级分布的间隔逐渐增大,青冈逐渐由 L 型更新格局转为逆 J 型更新格局;其他落叶阔叶物种,化香、短柄枹和黄檀的大径级个体逐渐减少,其中化香由间隙型更新格局转为 L 型更新格局;马尾松的小径级个体减少,仅留有大径级个体,为典型的单峰型更新格局(图 5-5)。

由此可以推断,栓皮栎、青冈群落在发育中前期青冈占据较大优势地位,并伴有马尾松、黄檀等先锋物种;随群落成熟,栓皮栎的优势地位逐渐增加,青冈在下层空间占据优势地位,先锋物种逐渐退出群落。同时由于栓皮栎的间歇型更新格局,一旦大径级个体死亡,该群落可能会退回群落前期状态。尽管如此,从 3 个阶段个体的胸径大小差异可以推断该群落已维持很长时间的混交状态,在无干扰的情况下可继续维持下去。

图 5-1 交错带群落垂直结构上常绿阔叶 (EB) /落叶落叶 (DB) /常绿针叶 (EC) 成分的相对胸高端面积

Fig5-1 Vertical distribution of RBA of EB/DB/EC for forest community in ecotone

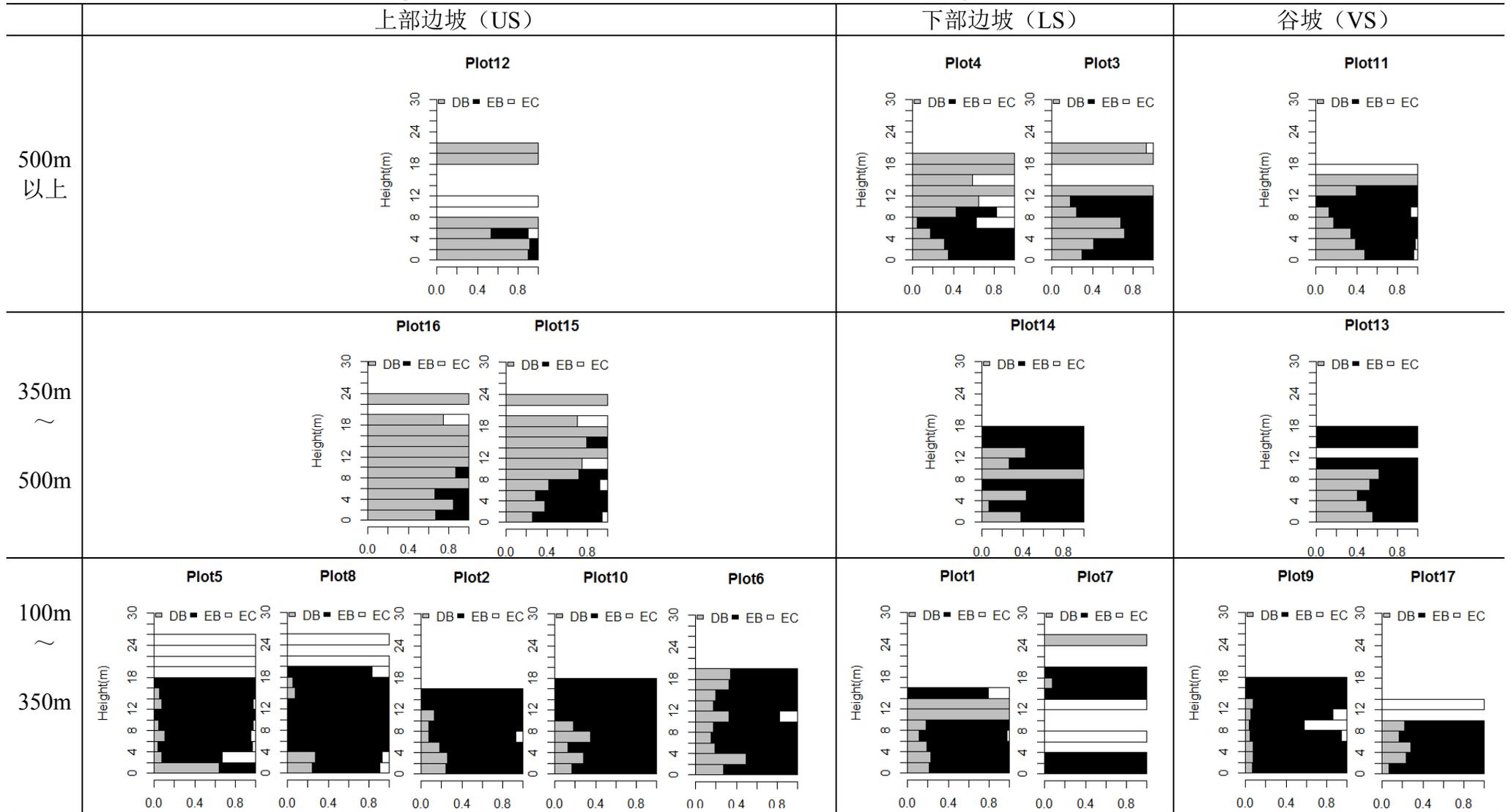


图 5-2 不同地形上栓皮栎的垂直结构

Fig.5-2 Height frequency distribution of *Quercus variabilis* at three landforms

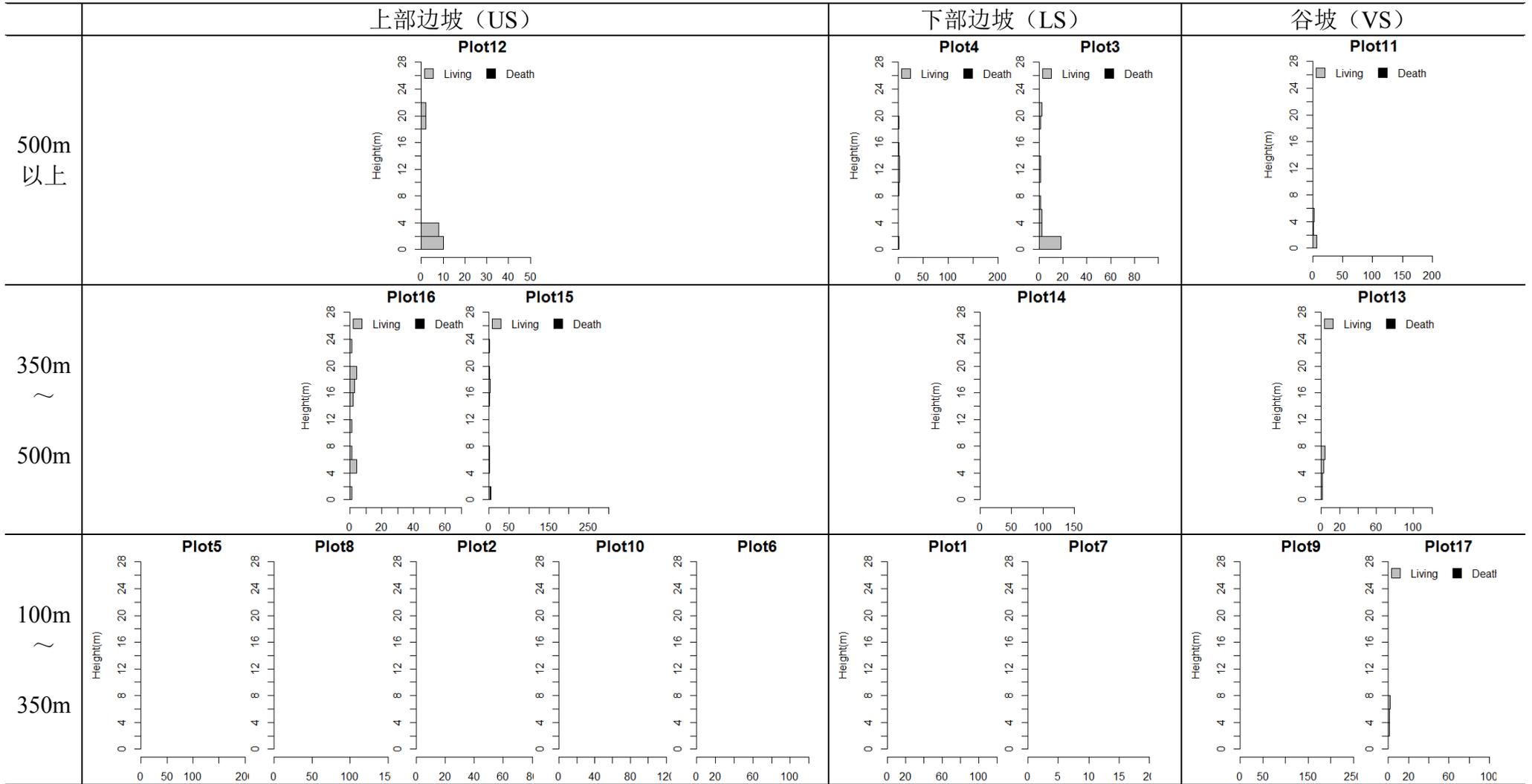
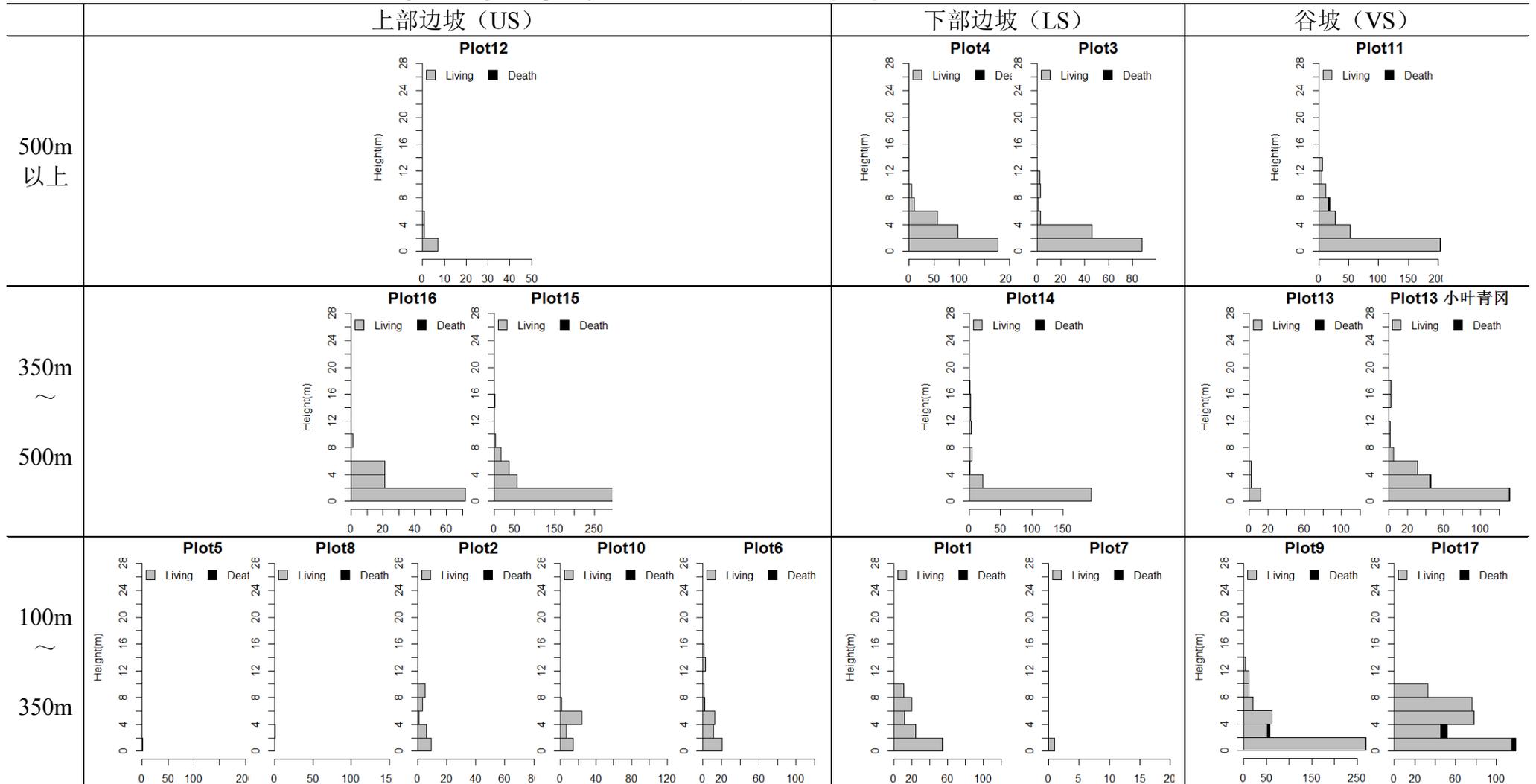


图 5-3 不同地形上青冈的垂直结构

Fig.5-3 Height frequency distribution of *Cyclobalanopsis glauca* at three landforms



注: Plot13 的优势种为小叶青冈;

Note: The dominate species in Plot 13 is *Cyclobalanopsis myrsinifolia*

图 5-4 不同地形上苦楮的垂直结构

Fig.5-4 Height frequency distribution of *Castanopsis sclerophylla* at three landforms

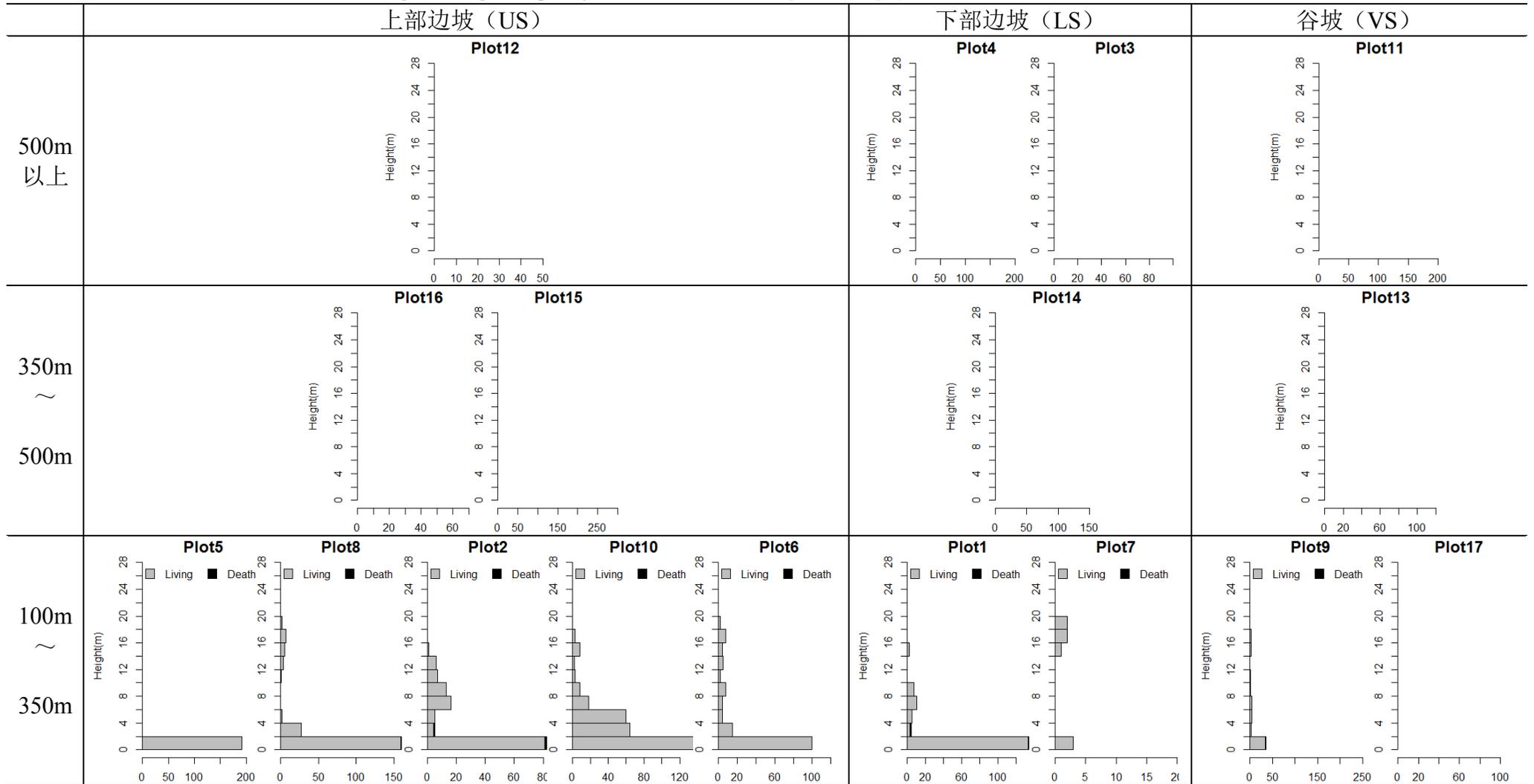
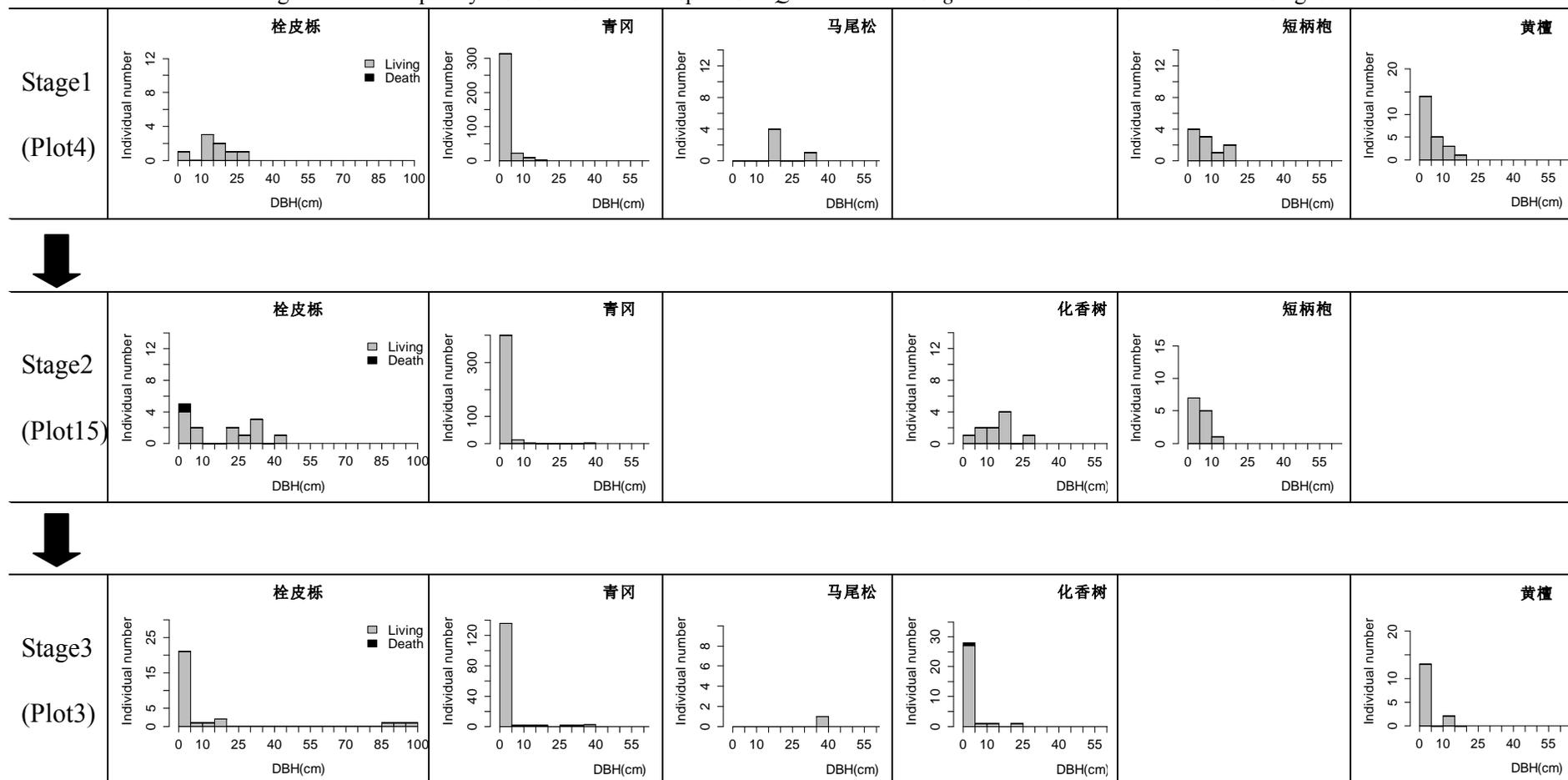


图 5-5 不同发育阶段栓皮栎+青冈群落主要物种的径级结构

Fig.5-5 DBH frequency distribution of main species in *Q. variabilis* + *C. glauca* communities at three stand stages



5.2.4 混交群落优势种 DBH-H 关系

栓皮栎和青冈的 DBH-H 关系显示，栓皮栎最大高度显著大于青冈，栓皮栎成熟个体高度可超过 20m，而青冈成熟个体高度低于 16m；青冈在幼龄时期的高生长速度要大于栓皮栎（图 5-6）。栓皮栎和青冈的最大高度均在谷坡最小，上部边坡与下部边坡之间无差异（图 5-7）。由此可见，成熟的栓皮栎、青冈群落必然形成垂直混交模式。

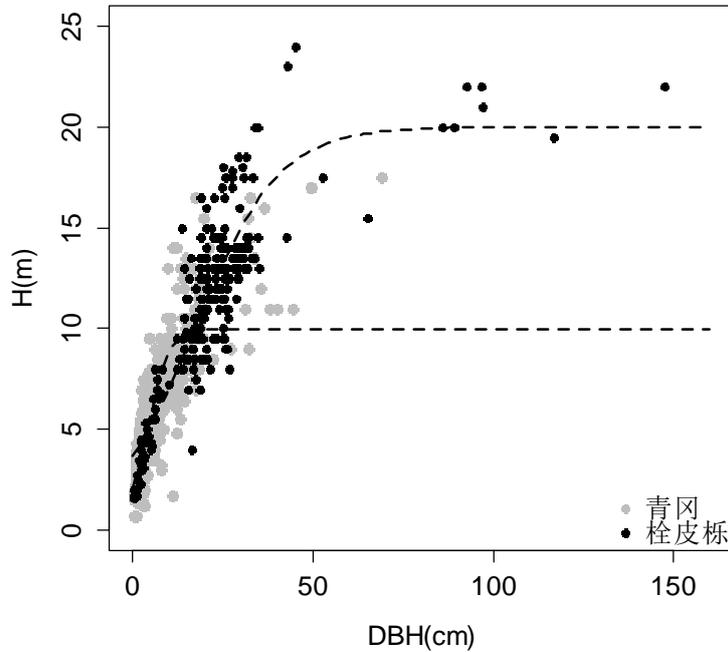


图 5-6 栓皮栎和青冈 DBH-H 关系的比较

Fig.5-6 Comparing DBH-height relationships of *Q. variabilis* & *C. glauca*

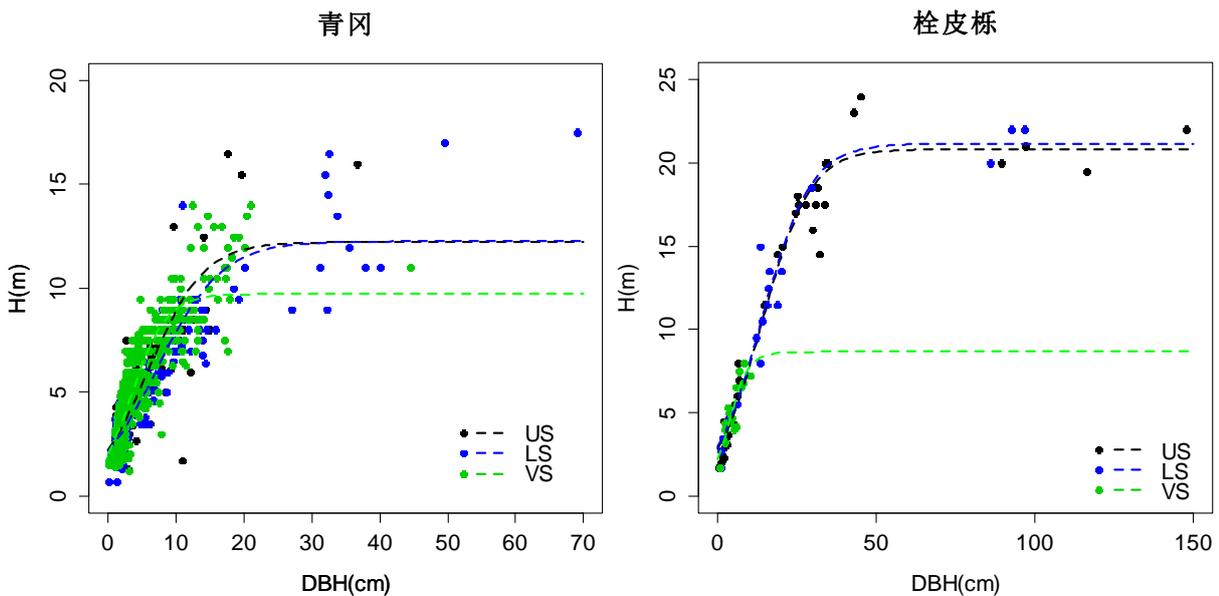


图 5-7 栓皮栎和青冈在 3 种地形上 DBH-H 关系的比较

Fig.5-7 Comparing DBH-height relationships of *Q. variabilis* & *C. glauca* at three landforms

5.2.5 混交群落优势种萌枝策略

栓皮栎各项萌枝指标远低于青冈（表 5-1）。各样方栓皮栎的有萌个体（PMSI）比例很低，有萌个体萌枝数量一般不超过 2 株，主要以实生苗进行更新。各样方中青冈有萌个体比例较高，最高可超过 50%，有萌个体萌枝数量可多达数十株。

不同地形上青冈各项萌枝指标的差异均不显著，各指标中有萌个体萌枝数（NSMSI）与重要值有显著的相关性（表 5-2）。这表明萌枝更新对青冈种群维持具有重要作用，无论在何种地形上均保持这一更新策略。

表 5-1 栓皮栎与青冈萌枝策略的比较

Table 5-1 Comparing sprout strategy of *Quercus variabilis* and *Cyclobalanopsis glauca*

	RS	PMSI	NSMSI
栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>	0.06±0.10a	0.05±0.10a	1.33±0.76a
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	0.82±0.58b	0.31±0.23b	2.05±0.98b

表 5-2 青冈萌枝策略在不同地形上的比较及其与重要值的关系

Table 5-2 Comparing sprout strategy of *Cyclobalanopsis glauca* among three landforms and its correlation with relative important value (RIV)

	上部边坡 (US) Upper sideslop	下部边坡 (LS) Lower sideslop	谷坡 (VS) Valley sideslop	与重要值的关系 (R ²) Correlation with RIV (R ²)
RS	0.63±0.66a	0.82±0.68a	0.79±0.57a	0.05 ^{ns}
PMSI	0.28±0.23a	0.33±0.29a	0.35±0.21a	0.07 ^{ns}
NSMSI	1.47±1.15a	2.23±1.41a	1.95±0.77a	0.32 [*]

注：ns：不显著；*：p<0.05

Note: ns means no significant, * means p value<0.05

5.3 讨论

5.3.1 交错带层级交错格局

研究结果表明常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带植被呈现多层次的交错格局。在海拔梯度上，随海拔升高逐渐由常绿阔叶林向落叶阔叶林转变，形成海拔梯度上的交错带；此交错带内，从沟谷至顶坡逐渐由常绿阔叶林向落叶阔叶林转变，形成地形上的交错带。结合第一章研究结果可知，随纬度北移也逐渐由常绿阔叶林向落叶阔叶林转变，形成水

平带上交错带。因而在景观水平上，常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带呈现出镶嵌式的过渡格局，在水热条件较好的地段形成以苦槠、青冈为优势种的常绿阔叶林，在水热条件较差的地段形成以栓皮栎为优势种的落叶阔叶林，而在两者过渡区域形成以栓皮栎和青冈为优势种的混交林。并且此镶嵌格局中常绿斑块—落叶斑块的相对量随纬度北移而反转。

此种层级交错格局和镶嵌式景观与地貌地形有着直接关联。山体的海拔效应以及地形的环境分异效应，为各类型群落共存提供了生境。其他类型的交错带，如落叶阔叶林—针叶林交错带 (Goldblum & Rigg, 2010)、森林—草原交错带 (黄永梅, 2001)、高山树线 (Broll *et al.*, 2007)，也因地形影响在局部地区呈现类似的镶嵌式景观。如没有地形影响，常绿阔叶林交错带的界限可能会更明显，或者层级交错格局会更简单。

5.3.2 混交林形成与维持机制

以栓皮栎和青冈为优势种的群落，是最接近常绿落叶阔叶混交林概念的群落类型。栓皮栎占据群落上层空间，青冈占据群落下层空间，形成垂直结构上的混交。栓皮栎不耐积水，过高的土壤含水量不利于幼苗生长 (马莉薇等, 2010)，因而多分布与透水性较好的坡面，青冈则多分布于沟谷或水分条件较好的下部边坡。因此两者混交群落主要分布于下部边坡，是沟谷向坡地过渡区域上的一种群落类型。栓皮栎的最大树高远大于青冈 (图 5-6)，两者混交群落如无干扰，其混交模式为垂直混交。以往认为此混交林可能是我国东部常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带地带性群落类型 (吴征镒, 1980; 刘宾, 1992)。尽管此群落在交错带北缘分布海拔较低，但从其优势种组成的亲缘性及群落垂直结构来看，与分布于我国东部的山地常绿落叶混交林，如茅栗-细叶青冈林 (钱宏, 1988; 沈显生, 1989; Da *et al.*, 2009)，是极为相似的。

栓皮栎种子无休眠期 (张文辉和卢志军, 2002)，从扩散至丧失活力时间不超过 1 年，且土壤种子库主要集中在枯枝落叶层，易被取食或腐烂，因而土壤种子库持续时间短 (吴敏等, 2011)，不是其主要的更新策略。但栓皮栎最早可在 7~9 年开花结实，15~20 年普遍开花结实，在干扰生境中提早生殖 (吴明作等, 2001)，种子雨持续时间可达 80 天，比其他栎属物种长 (吴敏等, 2011)，因而其林下幼苗可得到持续的补充。栓皮栎幼苗随年龄增加，个体数量大幅减少，林冠郁闭的群落中中径级个体死亡率大 (张文辉等, 2003)；林窗中的实生幼苗数量和大龄个体数量均多于林下，生长速度也较快 (马莉薇等, 2010)，说明栓皮栎种群的更新与林窗有关。因而栓皮栎的径级结构多呈现间歇型 (图 5-5)。栓皮栎具有一定的萌枝能力，但主要表现为伐桩萌生，且砍伐 2 年后

伐桩萌发能力和萌苗生长量均呈降低趋势（薛瑶芹等，2011），表明其持续萌枝能力不强。因而在干扰不强的群落中，栓皮栎萌枝库很小。综上无干扰生境中栓皮栎的更新策略以幼苗库为主。

青冈具有极强的萌枝能力，本研究约 30% 的个体具有萌枝，有萌个体的平均萌枝数量约 2 株，萌枝占枝干数量的 80% 以上，这与以往的研究是类似的（达良俊等，2004）。并且青冈具有持续萌枝能力，成熟个体亦能产生大量的萌枝幼苗。萌枝对青冈在群落中的优势地位具有显著贡献（表 5-2）。青冈较栓皮耐阴，幼龄个体寿命长，因而幼树更新连续，种群径级结构多呈现 L 型或逆 J 型。此外，青冈等常绿物种在常绿落叶阔叶林混交林种子雨中所占的比例不超过 1%（Shen *et al.*, 2007）。由此可见青冈的更新策略以萌枝库为主。

栓皮栎与青冈的混交群落可以长时间稳定存在。根据张文辉等（2003）的研究 DBH 为 30cm 的栓皮栎年龄约 100 年左右，可推断 stage1 群落已发育近百年；stage3 群落栓皮栎最大 DBH 已达 100cm，其群落年龄可能比 stage1 群落大 200 年以上。此外，stage3 群落也存有胸径在 15~20cm 的个体，高度已达 13m，而群落中青冈最大高度仅 11m，因而老龄栓皮栎的死亡，并不致使群落向常绿阔叶林方向发展。该混交群落受破坏后可能形成以化香、黄檀和马尾松为优势种的群落，随恢复进程乔木上层优势种逐渐被栓皮栎取代，乔木下层优势种被青冈取代。

第六章 试论交错带在我国东部植被带中的界划及归属

常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带在我国东部森林植被带的划分中一直存有争议。究其原因，一方面是对过渡带植被特征理解不同，另一方面是对常绿落叶阔叶混交林概念理解的差异。本章节在总结上述研究结果的基础上，首先从植被特征上界定常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带，再依据其植被特征划分交错带界限，最后讨论其植被带归属。

6.1 交错带的界定

以往对常绿阔叶林—落叶阔叶林交错植被特征的共识是：此交错带为常绿阔叶林与落叶阔叶林过渡区，常绿阔叶物种和落叶阔叶物种组成的“常绿落叶阔叶混交林”（以下简称混交林）是其地带性植被。但学者对“混交林”的理解存在偏差，南方学者多承认常绿阔叶物种在“混交林”中的优势地位，认为“混交林”代表了北亚热带的气候特征，因而此交错带归为北亚热带；北方学者多认为常绿阔叶物种在“混交林”中不具优势地位，应属落叶阔叶林，因而此交错带归为暖温带。也有宋永昌（1999）、方精云（2001）融合两种观点，将交错带范围扩大，分两个亚带，其南亚带的地带性植被相当于常绿、落叶阔叶物种均占优势地位的“混交林”，北亚带的地带性植被相当于常绿阔叶物种不占优势地位的“混交林”。但无论何种观点，均以“混交林”作为交错带的植被特征，并据此进行植被带划分。

在研究结果中，常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的植被特征是常绿阔叶林和落叶阔叶林斑块镶嵌式混交（以下简称斑块式混交），是多尺度上的常绿阔叶林向落叶阔叶林层级过渡格局（以下简称层级交错格局）的产物。混交林是层级交错格局的产物，是常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带森林外貌的一种，并不能代表全部。因而，斑块式混交才是常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的界定标准，如区域内地带性植被景观呈现斑块式混交则应归为交错带。故常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的植被类型应当包含常绿阔叶林、落叶阔叶林和常绿落叶阔叶混交林。交错带由南端至北端，常绿阔叶林斑块大小和数量逐渐减小、落叶阔叶林斑块大小和数量逐渐增加；而混交林则少见于交错带两端，频见于交错带中心区。

常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带是否会仅存有“混交林”？笔者认为这种情况出现的可能性不大。原因有三点：其一，以往所描述的常绿阔叶物种仅为灌木种类，占据下层空间，落叶乔木占据上层空间的“混交林”，在外貌上与落叶阔叶林相同，且常绿成分的生态功能远不如落叶成分，应归为落叶阔叶林。其二，常绿、落叶物种在优势层片均

占据优势地位的“混交林”，在此过渡带内是海拔或地形上常绿阔叶林向落叶阔叶林过渡的产物。其三、几乎无地形起伏的平原地区，能发育相对均质的植被类型，但发育“混交林”的可能性不大，原因可能是自然条件下平原地区土壤肥沃，更利于落叶林的发育（Givnish *et al.*, 2002），即便有常绿乔木分布，其潜在物种如青冈、苦槠的最大高度也远低于潜在落叶物种如麻栎的最大高度，且常绿乔木的生存也依赖于落叶树种的庇护，与中海拔的山地常绿落叶阔叶林相仿，外貌上呈现落叶阔叶林。这也可以通过平原地区残存植被和次生植被中难觅“混交林”踪影得到佐证。

6.2 交错带的界线

在概念上，交错带南界为常绿阔叶林的北界，北界为落叶阔叶林的南界。在实际界划的操作过程中，依据上述对常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的界定，可将界划表述为：交错带南界应为基带植被全被常绿阔叶林覆盖区域的北界，其北界应为基带植被全被落叶阔叶林覆盖区域的南界。

由于交错带多处于山区丘陵地带，地形变化大，不能单纯的将垂直基带等同于最低海拔，应适当考虑地形起伏带来的海拔差异。考虑到皖南山地属常绿阔叶林带的事实，本文以全地貌分布常绿阔叶林的平均最低海拔作为参考点，将基带定义为海拔 500m 以下区域。

本研究结果表明，安徽由南至北，基带植被中常绿阔叶林被落叶阔叶林替代，最先发生在边坡上部，表现为甜槠林被落叶阔叶林替代，因而以甜槠林在垂直基带上的分布北界作为交错带南界；基带植被中常绿阔叶林被落叶阔叶林替代，最后发生在坡面下部，表现为青冈林被落叶阔叶林替代，因而以青冈林在垂直基带上的分布北界作为交错带北界。据此，通过查阅以往有关安徽省森林植被的文献记录，结合本次调查，将安徽省常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的南界划定为西起宿松县北端、经太湖县南端、池州市、青阳县、泾县、宣州市南部至宁国板桥与浙江相接，此线约北纬 30.5；北界位于叶集、六安、舒城、巢湖至马鞍山一线（图 6-1），与沈显生（1999）一致。交错带最宽区域位于皖西，南北相差约 1.5 个纬度，皖东地区南北相差约 1 个纬度。

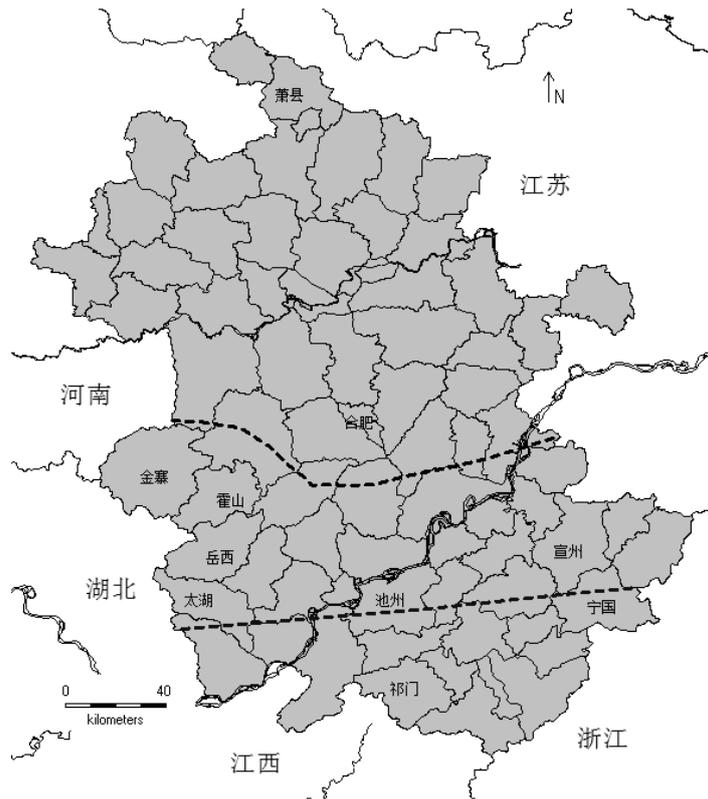


图 6-1 安徽常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的南北界划

Fig.6-1 Boundary of evergreen-deciduous broadleaf forest ectone in Anhui province

我国常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带亦可参照上述方法界划。中国东部森林植被类型较安徽丰富，交错带南界的划定除参考甜槠林的分布外，还应考虑米槠 (*Castanopsis carlesii*)、短刺米槠 (*Castanopsis carlesii* var. *spinulosa*) 等中生常绿阔叶林的分布北界；交错带北界的划定除参考青冈林的分布外，还应考虑曼青冈 (*Cyclobalanopsis oxyodon*) 等沟谷常绿阔叶林的分布北界。

依照此方法，参考上述物种的地理分布*和各省市的森林、植被专著中的记录，本研究将我国常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的南界划定为西起都江堰以北，经利川、张家界、湛江、龙门、沿大别山南麓至青阳、宁国一线，出临安至东海沿岸；交错带北界西起陇南、经汉中、安康、襄阳、沿大别山北麓至巢湖、马鞍山一线，出南京至东海（图 6-2）。此交错带在西部地区较宽，约跨 3 个纬度；东部较窄，宽约 1~1.5 个纬度。本方案中交错带的南北宽度与中国植被（吴征镒，1980）和刘宾（1992）较为相似，但南界和北界均有南移。

*数据来自：中国数字植物标本馆（Chinese Virtual Herbarium）www.cvh.org.cn



图 6-2 中国常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带的南北界划

Fig.6-1 Boundary of evergreen broadleaf forest-deciduous broadleaf forest ectone in China

6.3 交错带的归属

以往植被区划均将常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带作为植被带或等同分区单位来处理（吴征镒，1980；侯学煜，1988；宋永昌，1999；方精云，2001）。笔者认为应当将其作为植被带的下一级单位来处理，属亚热带常绿阔叶林带。原因如下：

首先，从植被类型来看，交错带内并无一植被类型可以全地貌覆盖，而是常绿阔叶林和落叶阔叶林的斑块式混交，“混交林”是层级交错格局的产物，并不能充分代表交错带的植被特征。

其次，从植物区系来看，交错带内低山丘陵的植物区系与常绿阔叶林带成份并无显著区别。以安徽为列，隶属交错带内的大别山，与皖南各山地之间的区系组成和分布极为相似（夏爱梅，2004），地带性群落的生活型谱组成相近（沈显生，1999），特有种（以大别山为主）均分布于高海拔，与地带性气候无关。

再次，从地区环境条件来看，交错带的热量可满足常绿阔叶林的发育，局部受地形影响，水湿条件也可达到常绿阔叶林发育的需求；此外，交错带内的农林生产方式与中亚热地区相似，如交错带北部双季稻为一年两熟，南部为一年三熟；常见经济造林物种

有马尾松、杉木、毛竹(*Phyllostachys edulis*)、檫木(*Sassafras tzumu*)、香椿(*Toona sinensis*)及茶、油桐(*Vernicia fordii*)、油茶、乌桕、棕榈(*Trachycarpus fortunei*)等。

此外，交错带南北宽度一般在3个纬度以内，东部地区最宽不超过1.5个纬度，因而将其作为植被亚带来处理更合乎情理；并且将其归为常绿阔叶林带，也符合青冈林和苦槠林可以在交错带内广泛分布的事实。

综上，本研究提出的界划方案，是以斑块式混交的存在与否为依据的，并非以“混交林”为依据。这一方面这符合交错带的植被特征，另一方面也避免了因对“混交林”认识不统一而产生的界划争议。而由此所划分出来的交错带比以往的界划方案均要偏南。将交错带作为植被亚带处理，归为亚热带常绿阔叶林，一方面符合交错带较窄、偏南的特点，另一方面也有助于国外同行理解我国东部森林植被的划分体系。

植被的一个显著特征是它的动态发展(宋永昌, 1999)。常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带历史上就曾因气候变化南迁北移(刘宾, 1992)。目前全球气候似呈变暖趋势，交错带究竟如何响应，除考虑温度因素外还需考虑水热平衡(water-energy balance)。加里福利亚维管束植物随气温增加垂直带分布下移的现象既由温度增加而导致的水分亏缺所致(Crimmins *et al.*, 2011)。我国东部气候变暖引发的干旱已对亚热带常绿阔叶林产生了影响，并可能持续下去(Wu *et al.*, 2009)，最终可能致使常绿阔叶林—落叶阔叶林交错带南移。此外，交通建设、水利建设、旅游开发等活动，能改变地貌水文，引发局域性干旱，导致交错带内残存常绿阔叶林的衰退。

参考文献

- Abramoff MD, Magalhaes PJ, Ram SJ. 2004. Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11: 36-42.
- Agnew ADQ, Wilson JB, Sykes MT. 1993. A vegetation switch as the cause of a forest/mire ecotone in New Zealand. *Journal of Vegetation Science*, 4: 273-278.
- Anis LL, Eogleson PS. 1994. A water use model for locating the boreal/deciduous ecotone in North America. *Vegetation*, 82: 55-58.
- Balvanera P, Quijas S, Pérez-Jiménez A. 2011. Distribution patterns of tropical dry forest trees along a mesoscale water availability gradient. *Biotropica*, 43: 414-422.
- Broll G, Holtmeier FK, Anschlag K, Brauckmann HJ, Wald S, Drees B. 2007. Landscape mosaic in the treeline ecotone on Mt Rodjanoaivi, subarctic Finland. *Fennia*, 185: 89-105.
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85: 1771-1789.
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12: 351-366.
- Chen L, Mi X, Comita LS, Zhang L, Ren H, Ma K. 2010. Community-level consequences of density dependence and habitat association in a subtropical broad-leaved forest. *Ecology Letters*, 13: 695-704.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335-380.
- Cornwell WK, Ackerly DD. 2009. Community assembly and shifts in the distribution of functional trait values across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79: 109-126.
- Crimmins SM, Dobrowski SZ, Greenberg JA, Abatzoglou JT, Mynsberge AR. 2011. Changes in climatic water balance drive downhill shifts in plant species' optimum elevations. *Science*, 331: 324-327.
- Da LJ, Kang MM, Song K, Shang KK, Yang YC, Xia AM, Qi YF. 2009. Altitudinal zonation of human-disturbed vegetation on Mt. Tianmu, Eastern China. *Ecological Research*, 24:1287-1299.
- Dolédec S, Chessel D, terBraak CJF, Champely S. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, 3: 143-166.
- Dray S, Dufour AB. 2007. The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22: 1-20.

- Dray S, Legendre P. 2008. Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology*, 89: 3400-3412.
- Fang JY, Yoda K. 1990. Climate and vegetation in China (III), Water balance and distribution of vegetation. *Ecological Research*, 5: 9-23.
- Fortin MJ. 2000. Issue related to the detection of boundaries. *Landscape Ecology*, 15: 453-476.
- Gillooly JF, Brown JH, West GB, Savage VM, Charnov EL. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293: 2248-2251.
- Givnish TJ. 2002. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica*, 36: 703-743.
- Goldberg DE. 1982. The distribution of evergreen and deciduous trees relative to soil type: an example from the Sierra Madre, Mexico, and a general model. *Ecology*, 63: 942-951.
- Goldblum D, Rigg LS. 2010. The deciduous forest-boreal forest ecotone. *Geography compass*, 417: 701-717.
- Gosz JR. 1993. Ecotone hierarchies. *Ecological Application*, 3: 369-376.
- Grime JP. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, New York.
- Grover HD, Musick HB. 1990. Shrubland encroachment in southern New Mexico, USA: an analysis of desertification processes in the American Southwest. *Climate change*, 16: 165-190.
- Hallik L, Niinemets Ü, Wright IJ. 2009. Are species shade and drought tolerance reflected in leaf-level structural and functional differentiation in Northern Hemisphere temperate woody flora? *New Phytologist*, 184: 257-274.
- Han W, Chen Y, Zhao FJ, Tang L, Jiang R, Zhang F. 2012. Floral, climatic and soil pH controls on leaf ash content in China's terrestrial plants. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 376-382.
- Han W, Fang J, Guo D, Zhang Y. 2005. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168: 377-385.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.
- Holdridge LR. 1947. Determination of world plant formations from simple climate data. *Science*, 105: 367-368.
- Hubbell SP. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Keddy PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of*

Vegetation Science, 3: 157-164.

Kent M, Gill WJ, Weaver RE, Annitage RP. 1997. Landscape and plant community boundaries in biogeography. *Progress in Physical Geography*, 21: 315-353.

Kira T. 1945. *A new classification of climate in eastern Asia as the basis for agricultural geography*. Horticultural Institute, Kyoto University, Kyoto. (In Japanese)

Kira T. 1991. Forest ecosystems of East and Southeast Asia in global perspective. *Ecological research*, 6: 185-200.

Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322: 580-582.

Lai JS, Mi XC, Ren HB, Ma KP. 2009. Species-habitat associations change in a subtropical forest of China. *Journal of Vegetation Science*, 20: 415-423.

Lamb EG, Mallik AU. 2003. Plant species traits across a riparian-zone/forest ecotone. *Journal of Vegetation Science*, 14: 853-858.

Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16: 545-556.

Legendre P, Galzin R, HarmelinVivien ML. 1997. Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology*, 78: 547-562.

Lloyd KM, McQueen AAM, Lee BJ, Wilson RCB, Walker S, Wilson JB. 2000. Evidence on ecotone concepts from switch, environmental and anthropogenic ecotones. *Journal of Vegetation Science*, 11: 903-910

Loehle C. 2000. Forest ecotone response to climate change: sensitivity to temperature response fractional forms. *Canadian Journal of Forest Research*, 30: 1632-1645

MacArthur R, Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377-385.

Martínez-Cabrera HI, Jones CS, Espino S, Schenk HJ. 2009. Wood anatomy and wood density in shrubs: responses to varying aridity along transcontinental transects. *American Journal of Botany*, 96: 1388-1398.

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

Neilson RP .1991. Climatic constraints and issues of scale controlling regional biomes. In: Holland MM, Naiman RJ & Risser PG (eds), *Ecotones: Role of landscape boundaries in the management and restoration*

of changing environments, Chapman and Hall, New York, pp. 31-51.

Neilson RP. 1993. Transient ecotone response to climate change: some conceptual and modeling approaches. *Ecological Application*, 3: 385-395.

Niinemets Ü. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82: 453-469.

Ohsawa M. 1991. Structural comparison of tropical montane rain forests along latitudinal and altitudinal gradients in south and east Asia. *Vegetatio*, 97: 1-10.

Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PP, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H. 2011. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-2. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Ordoñez JC, Van Bodegom PM, Witte JPM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18: 137-149.

Patiño S, Lloyd J, Paiva R, Baker TR, Quesada CA, Mercado LM, Schmerler J, Schwarz M, Santos AJB, Aguilar A, Czimczik CI, Gallo J, Horna V, Hoyos EJ, Jimenez EM, Palomino W, Peacock J, Peña-Cruz A, Sarmiento C, Sota A, Turriago JD, Villanueva B, Vitzthum P, Alvarez E, Arroyo L, Baraloto C, Bonal D, Chave J, Costa ACL, Herrera R, Higuchi N, Killeen T, Leal E, Luizão F, Meir P, Monteagudo A, Neil D, Núñez-Vargas P, Peñuela MC, Pitman N, Priante Filho N, Prieto A, Panfil SN, Rudas A, Salomão R, Silva N, Silveira M, Soares de Almeida S, Torres-Lezama A, Vásquez-Martínez R, Vieira I, Malhi Y, Phillips OL. 2009. Branch xylem density variations across the Amazon Basin. *Biogeosciences*, 6: 545-568.

Pavoine S, Vela E, Gachet S, de Bélair G, Bonsall MB. 2011. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology*, 99: 165-175.

Petts GE. 1990. The role of ecotones in aquatic landscape management. In: Naiman RJ & Décamps H (eds), *The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones*, UNESCO, Paris, pp.103-140.

Poorter L, Bongers F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87: 1733-1743.

Risser PG. 1995. The status of the science examining ecotones. *Bioscience*, 45: 318-325.

Roche P, Diaz-Burlinson N, Gachet S. 2004. Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: which traits are more reliable? *Plant Ecology*, 174: 37-48.

Shen ZH, Tang YY, Lu N, Zhao J, Li DX, Wang GF. 2007. Community dynamics of seed rain in mixed

- evergreen broad-leaved and deciduous forests in a subtropical mountain of central China. *Journal of Integrative Plant Biology*, 49: 1294-1303.
- Shipley B. 2010. *From plant traits to vegetation structure. Chance and selection in the assembly of ecological communities*. Cambridge University Press, Cambridge UK .
- Silvertown J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 605-611.
- Song K, Yu Q, Shang KK, Yang TH, Da LJ. 2011. The spatio-temporal pattern of historical disturbances of an evergreen broadleaved forest in East China: A dendroecological analysis. *Plant Ecology*, 212: 1313-1325.
- Stacklies W, Redestig H, Scholz M, Walther D, Selbig J. 2007. *pcaMethods*-a Bioconductor package providing PCA methods for incomplete data. *Bioinformatics*, 23:1164-1167.
- Stephenson N. 1998. Actual evapotranspiration and deficit: biologically meaningful correlates of vegetation distribution across spatial scales. *Journal of Biogeography*, 25: 855-870.
- Stephenson NL. 1990. Climatic control of vegetation distribution: The role of the water balance. *The American Naturalist*, 135: 649-670.
- Takashima T, Hikosaka K, Hirose T. 2004. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant, Cell & Environment*, 27: 1047-1054.
- Thornthwaite CW. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review*, 38: 55-94.
- Van der Maarel E. 1990. Ecotones and ecolines are different. *Journal of vegetation science*, 1: 135-138.
- Walker S, Wilson JB, Steel JB, Rapson G, Smith B, King WM, Cottam YH. 2003. Properties of ecotones: Evidence from five ecotones objectively determined from a coastal vegetation gradient. *Journal of Vegetation Science*, 14: 579-590.
- Wang ZH, Brown J, Tang ZY, Fang JY. 2009. Temperature Dependence, Spatial Scale, and Tree Species Diversity in Eastern Asia and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 13388-13392.
- Wang ZH, Fang JY, Tang ZY, Lin X. 2011. Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 278: 2122-2132.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 475-505.
- Wesuls D, Oldeland J, Dray S. 2012. Disentangling plant trait responses to livestock grazing from spatio-temporal variation: the partial RLQ approach. *Journal of Vegetation Science*, 23: 98-113.

- Wiemann MC, Williamson GB. 2002. Geographical variation in wood specific gravity: effects of latitude, temperature, and precipitation. *Wood and Fiber Science*, 34: 96-107.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JH, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R. 2004. The world-wide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821-827.
- Wu X, Liu H, Ren J, He S, Zhang Y. 2009. Water-dominated vegetation activity across biomes in mid-latitude eastern China. *Geophysical Research Letters*, 36, L04402, doi:10.1029/2008GL036940.
- Yarrow MM, Marin VH. 2007. Toward conceptual cohesiveness: a historical analysis of the theory and utility of ecological boundaries and transition zones. *Ecosystems*, 10: 462-476.
- Zhang L, Luo T, Zhu H, Daly C, Deng K. 2010. Leaf life span as a simple predictor of evergreen forest zonation in China. *Journal of Biogeography*, 37: 27-36.
- Zhang SB, Slik JWF, Zhang JL, Cao KF. 2011a. Spatial patterns of wood traits in China are controlled by phylogeny and the environment. *Global Ecology and Biogeography*, 20: 241-250.
- Zhang SB, Zhang JL, Slik JWF, Cao KF. 2011b. Leaf element concentrations of terrestrial plants across China are influenced by taxonomy and the environment. *Global Ecology and Biogeography*. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00729.x.
- Zòlyomi B. 1987. Coenotone, ecotone and their role in preserving relic species. *Acta Botanica Hungarica*, 33: 3-18.
- 安徽植被协作组. 1981*. 安徽植被. 合肥: 安徽科学技术出版社.
- 安树青, 张久海, 谈健康, 朱学雷, 赵儒林. 1998. 中国北亚热带次生森林植被研究述评. *武汉植物学* 研究, 16(3): 268-272.
- 安树青, 赵儒林. 1990. 紫金山次生森林植被特征分析. *植物生态学与地植物学学报*, 14(1): 13-22.
- 宝乐, 刘艳红. 2009. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较. *生态学报*, 29(7): 3692-3703.
- 蔡蔚祺, 邓懋彬, 蔡守坤. 1981. 中亚热带常绿阔叶林植被地带在江苏境内界线的意见. *地理学报*, 36(4): 450-453.
- 陈文豪, 舒舍, 沈能祥. 2005. 牯牛降国家级自然保护区被子植物新记录. *现代农业科技*, (8): 68.
- 达良俊, 杨永川, 宋永昌. 2004. 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型. *植物生态学报*, 28(3): 376-384.
- 单人骅, 刘肪勋. 1964*. 安徽省大别山区的植被及其地理分布纪要. *植物生态学与地植物学丛刊*,

2(1): 93-101.

单人骅, 刘昉勋. 1963. 浙江省植被分区草案. 植物生态学与地植物学丛刊, 1(1~2):160.

邓懋彬, 魏宏图, 姚淦. 1983*. 皖西霍山县白马尖植物区系和植被. 植物生态学报, 7(2):113-121.

邓懋彬, 魏宏图, 姚淦. 1985*. 大别山区霍山、金寨两县的常绿植物与常绿阔叶林. 植物生态学报, 9(2): 142-149.

丁佳, 吴茜, 闫慧, 张守仁. 2011. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响. 生物多样性, 19(2): 158-167.

方精云. 1991. 我国森林植被带的生态气候学分析. 生态学报, 11(4): 377-397.

方精云. 2001. 也论我国东部植被带的划分. 植物学报, 43(5): 522-533.

冯秋红. 2008. 南北样带温带区栎属树种功能性状及其与环境因子的关系. 北京: 中国林业科学研究院硕士论文.

高吉喜, 吕世海, 刘军会, 乔青, 王艳萍, 田美荣. 2009. 中国生态交错带. 北京: 中国环境科学出版社.

高沛之. 1958. 杭州的落叶常绿阔叶混交林. 植物生态学报, 1(1): 36-65.

高三平, 李俊祥, 徐明策, 陈熙, 戴洁. 2007. 天童常绿阔叶林不同演替阶段常见种叶片 N、P 化学计量学特征. 生态学报, 27(3): 947-952.

韩也良. 1981a. 安徽省境内亚热带常绿阔叶林的北界问题. 植物生态学与地植物学丛刊, 5(1): 54-57.

韩也良. 1981b*. 对安徽大别山南坡植被垂直带谱基带的讨论. 安徽师范大学学报(自然科学版), (2): 110-125.

韩也良主编. 1990*. 牯牛降科学考察集. 北京: 中国展望出版社.

洪必恭, 金济民. 1984. 划分江苏植被带界线的新尝试. 南京大学学报, 20(2): 314-320.

洪必恭, 李绍珠. 1981. 江苏主要常绿阔叶树种的分布与热最关系的初步研究. 生态学报, 1(2): 105-111.

洪必恭, 赵儒林, 高兆杉. 1983. 江苏南部各自然保护区主要植被类型的特点与北亚热带植被的南界. 南京大学学报, (1): 113-118.

侯学煜. 1988. 中国自然地理—植物地理(下)中国植被地理. 北京: 科学出版社.

侯学煜. 1960. 中国的植被. 北京: 北京人民教育出版社.

侯学煜. 1964. 论中国植被分区的原则、依据和系统单位. 植物生态学与地植物学丛刊, 2(2): 153-179.

黄建军, 王希华. 2003. 浙江天童 32 种常绿阔叶树叶片的营养及结构特征. 华东师范大学学报(自然科学版), (1): 92-97.

黄永梅, 刘鸿雁, 崔海亭. 2001. 内蒙古高原东南缘森林草原过渡带景观的若干特征. 植物生态学报,

25(3): 257-264.

江胜中. 2011. 牯牛降新发现 9 种野生动植物及其形态和习性初探. 安徽林业科技, 37(4): 37-40.

李新荣. 1999. 俄罗斯平原针—阔林过渡带森林群落组成结构与物种多样性的研究. 生物多样性, 7(4): 291-296.

刘宾. 1991. 安徽省大别山陀尖山区植物区系的研究. 武汉植物学研究, 9(3): 239-246

刘宾. 1992. 中国常绿落叶阔叶混交林的研究. 上海: 华东师范大学博士论文.

刘肪勋, 邓愁杉. 1964. 论江苏省三个植被带的特征及其分界问题植物. 生态学与地植物学丛刊, 2(2): 256-261.

刘肪勋, 黄致远. 1987. 再论江苏省中亚热常绿阔叶林地带的北界问题. 植物生态学与地植物学学报, 6(1): 77-80.

刘肪勋. 1982. 江苏省地带性植被的基本特点与分布规律. 植物生态学与地植物学丛刊, 6(3): 236-246.

刘洪来, 王艺萌, 窦潇, 徐敏云, 王堃. 2009. 农牧交错带研究进展. 生态学报, 29(8): 4420-4425.

刘鹏, 吴国芳. 1993*. 马鬃岭自然保护区植被的研究. 浙江师大学报(自然科学版), 16(2): 75-80.

刘鹏. 1993. 大别山植物区系及南坡和北坡相关性研究. 广西植物研究, 13(3): 225-233..

马莉薇, 张文辉, 薛瑶芹, 马闯, 周建云. 2010. 秦岭北坡不同生境栓皮栎实生苗生长及其影响因素. 生态学报, 30(23): 6512-6520.

倪健. 1998. 植被—气候分类指标及其应用. 生态学杂志, 17(2): 33-44.

倪健. 1995. 中国亚热带常绿阔叶林优势种及常见种分布与气候的相关分析. 上海: 华东师范大学博士论文.

钱崇澍, 吴征镒, 陈昌笃. 1956. 中国植被区划草案. 中国自然区划草案: 85-142.

钱宏. 1988*. 安徽大别山北坡森林植被及其合理经营. 安徽农学院学报, (3): 35-42.

钱宏. 1989. 安徽大别山北坡植物区系与邻近地区植物区系关系探讨. 武汉植物学研究, 7(1): 39-48.

商侃侃. 2011. 中国东部亚热带微地形上孑遗落叶阔叶树种分异格局及其成因与维持机制. 上海: 华东师范大学博士论文.

沈显生. 1986. 安徽大别山天堂寨山区植物区系的研究. 植物学报, 28(6): 657-663.

沈显生. 1989*. 安徽大别山天堂寨山区植被研究. 武汉植物学研究, 7(8): 131-139.

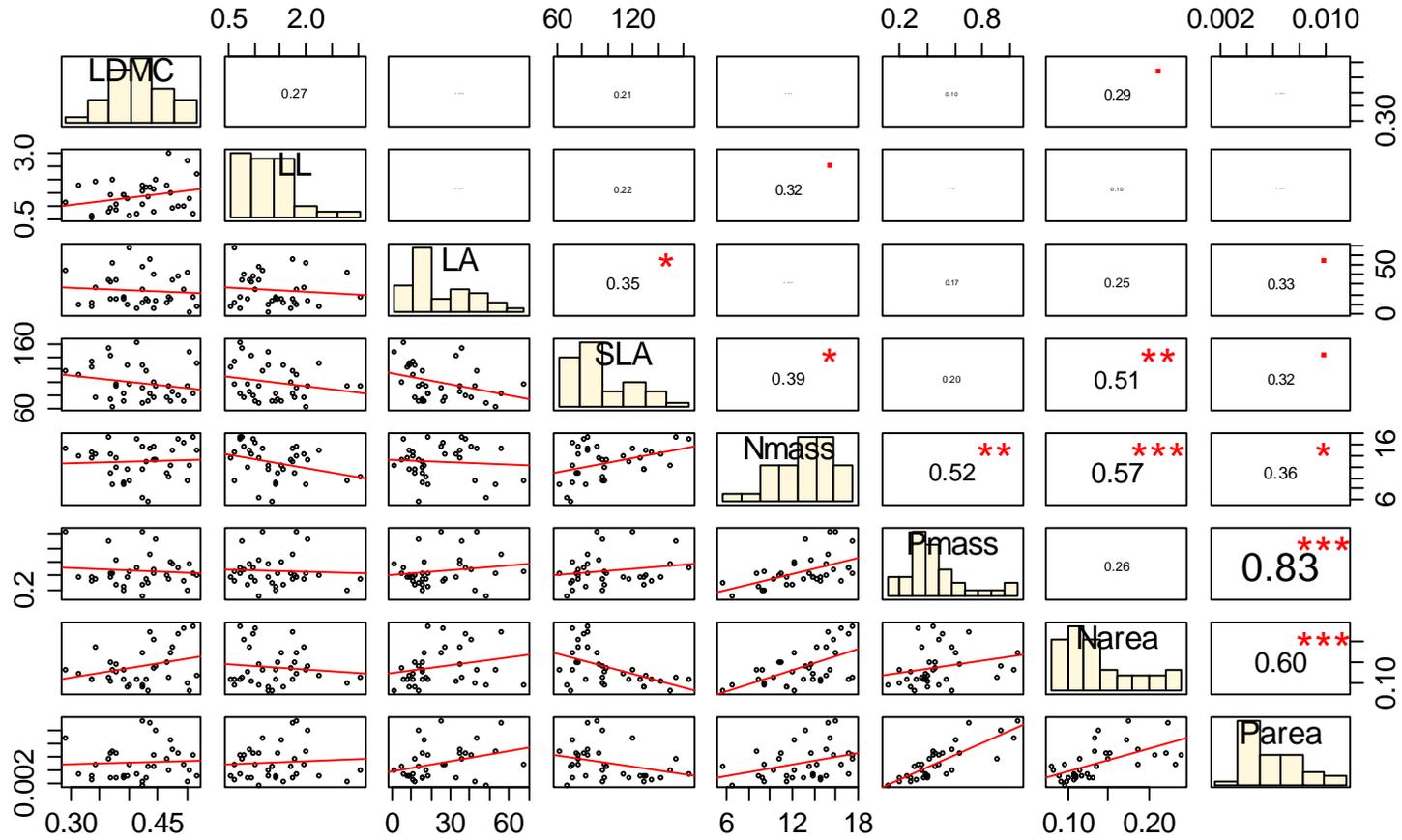
沈显生. 1999. 从地带性植物群落生活型谱讨论安徽植被带的划分. 安徽大学学报(自然科学版), 23(3): 103-108.

沈泽昊, 胡志伟, 赵俊, 王会. 2007*. 安徽牯牛降的植物多样性垂直分布特征—兼论山顶效应的影响. 山地学报, 25(2): 16-168.

- 宋永昌. 1999. 中国东部森林植被带划分之我见. 植物学报, 41(5): 541-552.
- 宋永昌. 2001. 植被生态学. 上海: 华东师范大学出版社.
- 宋永昌. 2011. 对中国植被分类系统的认知和建议. 植物生态学报, 35(8): 882-892.
- 田玉鹏, 蔡永立, 王宏伟, 刘志国, 丘云兴, 陈兆凤. 2007. 福建梅花山51种常绿阔叶植物叶片寿命特征及其影响因素. 亚热带植物科学, 36(2): 4-8.
- 万贤崇, 孟平. 2007. 植物体内水分长距离运输的生理生态学机制. 植物生态学报, 31(5): 804-813.
- 王庆锁, 冯宗炜, 罗菊春. 1997a. 生态交错带与生态流. 生态学杂志, 16(6): 52-58.
- 王庆锁, 王襄平, 罗菊春, 冯宗炜, 李经天, 马玉华, 苏玉华. 1997b. 生态交错带与生物多样性. 生物多样性, 5(2): 126-131.
- 王希华, 张婕, 张正祥. 2000. 浙江天童国家森林公园主要常绿阔叶树种叶子寿命的研究. 植物生态学报, 24(5): 625-629.
- 王映明. 1985. 湖北植被区划(上). 武汉植物学研究, 3(1): 61-73.
- 王志恒, 唐志尧, 方精云. 2009. 生态学代谢理论: 基于个体新陈代谢过程解释物种多样性的地理格局. 生物多样性, 17(6): 625-634.
- 吴诚和. 1982. 安徽植物区系的探讨. 植物学报, 24(5): 468-476.
- 吴丽丽, 康宏樟, 庄红蕾, 刘春江. 2010. 区域尺度上栓皮栎叶性状变异及其与气候因子的关系. 生态学杂志, 29(12): 2309-2316.
- 吴敏, 张文辉, 周建云, 马闯, 马莉薇. 2011. 秦岭北坡不同生境栓皮栎种子雨和土壤种子库动态. 应用生态学报, 22(11): 2807-2814.
- 吴明作, 刘玉萃, 姜志林. 2001. 栓皮栎种群生殖生态与稳定性机制研究. 生态学报, 21(2): 225-230
- 吴征镒. 1980. 中国植被. 北京: 科学出版社.
- 夏爱梅, 聂乐群. 2004. 安徽植被带的划分. 武汉植物学研究, 22(6): 523-528.
- 谢中稳, 蔡永立, 周良骆, 张福林. 1995. 安徽皇藏峪自然保护区的植物区系和森林植被. 武汉植物学研究, 13(4): 310-316.
- 谢中稳, 蔡永立. 1994*. 安徽省鹞落坪自然保护区植物区系基本特征的研究. 安徽农业大学学报, 21(4): 507-512.
- 谢中稳, 吴国芳. 1993. 安徽大别山多枝尖山区植物区系的研究. 华东师范大学学报(自然科学版), (1): 102-110.
- 薛瑶芹, 张文辉, 周建云, 杨保林, 周民建. 2011. 秦岭南坡不同生境条件下栓皮栎伐桩萌芽特性. 林业科学, 47(7): 57-64.
- 阎传海, 张绅, 宋永昌. 1995. 南京地区森林植被性质的初步研究. 植物生态学报, 19(3): 280-285.

- 阎恩荣, 王希华, 郭明, 仲强, 周武. 2010. 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的 C:N:P 化学计量特征. 植物生态学报, 34 (1): 48-57.
- 杨永川. 2005. 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. 上海: 华东师范大学博士论文.
- 张金泉. 1980. 河南省植被区划. 河南师范大学学报, (2): 16-42.
- 张奇平. 2011. 天目山主要树种叶性状在海拔梯度和微地形上的分异格局. 上海: 华东师范大学硕士论文.
- 张绅. 1989. 关于上海境内中亚热带常绿阔叶林北界的一点意见. 植物生态学与地植物学, 13(1): 93-95.
- 张文辉, 卢志军, 李景侠, 刘国彬. 2003. 秦岭北坡栓皮栎种群动态的研究. 应用生态学报, 14(9): 1427-1432.
- 张文辉, 卢志军. 2002. 栓皮栎种群的生物生态学特性和地理分布研究. 西北植物学报, 22(5): 1093-1101.
- 张新时, 杨奠安, 倪文革. 1993. 植被的PE (可能蒸散) 指标与植被气候分类 (三). 植物生态学报, 17(2): 97-109.
- 仲强, 康蒙, 郭明, 王希华, 王良衍, 阎恩荣. 2011. 浙江天童常绿木本植物的叶片相对电导率及抗寒性. 华东师范大学学报 (自然科学版), (4): 45-52.
- 周光裕. 1965. 淮河流域植被的过渡性特点及南北分界线的探讨. 植物生态学与地植物学丛刊, 3(1): 131-137.
- 周光裕. 1981. 试论中国暖温带落叶阔叶林区域的边界. 植物生态学与地植物学丛刊, 5(4): 302-307.
- 周光裕. 1996. 中国的落叶阔叶林—兼论常绿落叶阔叶混交林的归属问题. 宁波大学学报, 9(3): 93-102.
- 周秀佳. 1984. 上海的主要植被类型及其分布. 植物生态学与地植物学丛刊, 8(3): 188-198.
- 周自宗, 袁莉, 王震洪. 2008. 贵阳市常绿树种叶子寿命的研究. 生态科学, 27(3): 148-153.
- 朱芬萌, 安树青, 关保华, 刘玉虹, 周长芳, 王中生. 2007. 生态交错带及其研究进展. 生态学报, 27(7): 3032-3042.
- 朱旭斌, 孙书存. 2006. 南京地区落叶栎林木本植物叶物候研究. 植物生态学报, 30 (1): 25-32.

附录

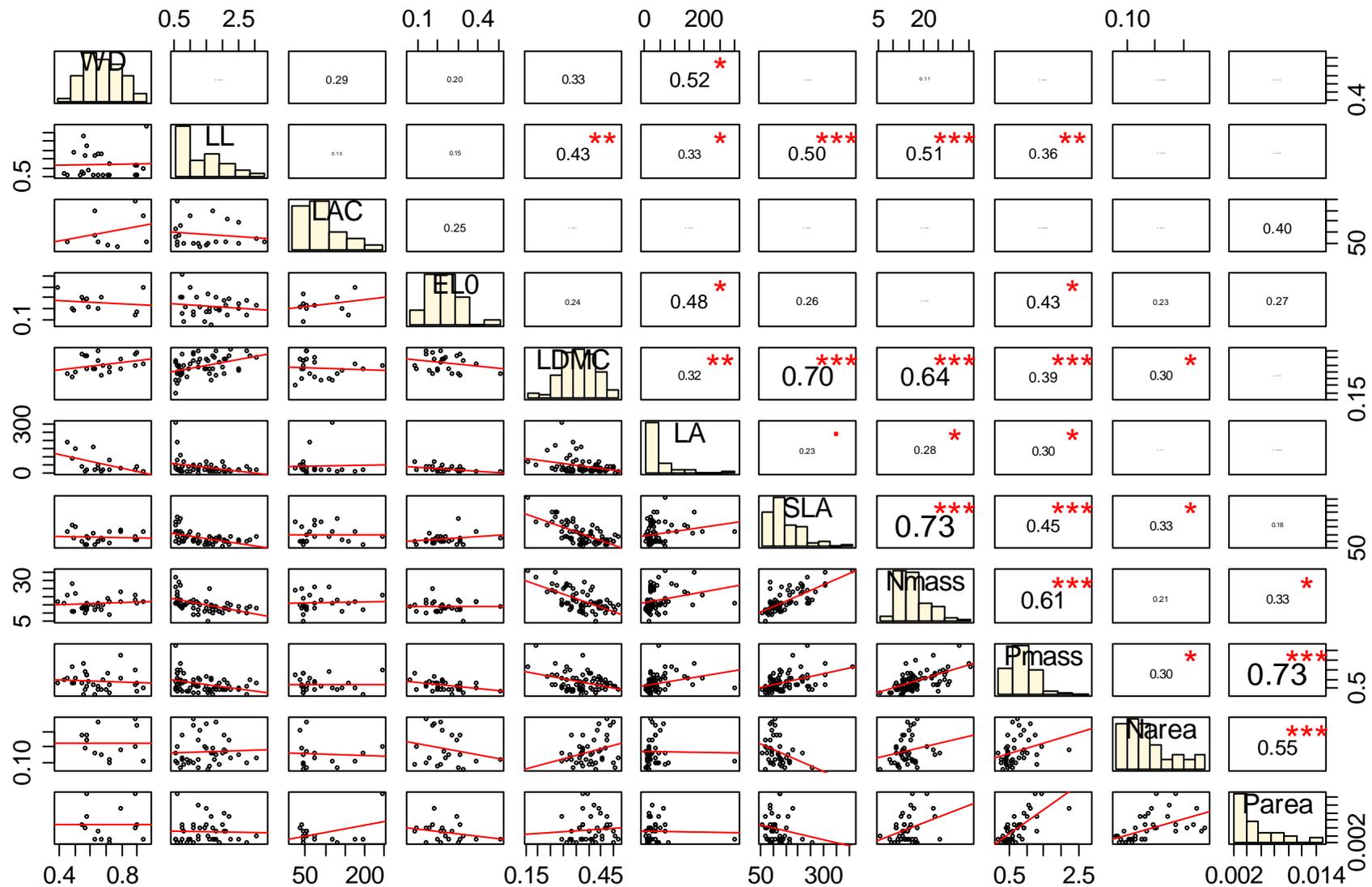


附图 1 常绿木本植物叶性状间的关系（自测数据）

Fig.S1 Correlation among leaf traits of evergreen broadleaved woody plants basing on the measured data

注：对角线上部面板为 Pearson 相关性系数。*：P < 0.05；**：P < 0.01；***：P = 0.001。下同

Note: Pearson correlation coefficients were shown in upper panel. *：P < 0.05；**：P < 0.01；***：P = 0.001. The same below.



附图 2 木本植物叶性状间的关系（汇总数据）

Fig.S2 Correlation among leaf traits of woody plants basing on the measured data and collected data

附表 1 环境因子间的 Pearson 相关系数

Table S1 Pearson correlation coefficients between different environmental factors

	PETmin	MTCQ	CI	MAT	ABT	WI	PET	MTWQ	AET	PDQ	MAP	Im	AWD	ART	TSN	PSN	Aspect	Slope	Alt	SoilN	SoilP	pH
MTCQ	0.98																					
CI	0.99	0.99																				
MAT	0.81	0.88	0.84																			
ABT	0.82	0.88	0.87	0.98																		
WI	0.71	0.78	0.76	0.97	0.98																	
PET	0.63	0.71	0.69	0.94	0.96	0.99																
MTWQ	0.43	0.54	0.48	0.87	0.83	0.90	0.93															
AET	0.94	0.97	0.97	0.89	0.92	0.84	0.78	0.59														
PDQ	0.84	0.76	0.80	0.39	0.43	0.27	0.16	-0.11	0.69													
MAP	0.80	0.72	0.76	0.32	0.37	0.20	0.09	-0.19	0.65	0.99												
Im	0.62	0.53	0.57	0.08	0.09	-0.09	-0.20	-0.40	0.41	0.92	0.93											
AWD	0.74	0.68	0.71	0.27	0.29	0.12	0.02	-0.20	0.64	0.91	0.93	0.91										
ART	-0.73	-0.65	-0.68	-0.22	-0.25	-0.08	0.03	0.28	-0.54	-0.98	-0.98	-0.97	-0.91									
TSN	-0.67	-0.58	-0.63	-0.13	-0.17	0.01	0.11	0.37	-0.51	-0.94	-0.97	-0.97	-0.96	0.97								
PSN	-0.73	-0.67	-0.70	-0.25	-0.27	-0.09	0.01	0.23	-0.61	-0.92	-0.94	-0.94	-0.98	0.94	0.97							
Aspect	-0.30	-0.29	-0.30	-0.37	-0.34	-0.33	-0.30	-0.33	-0.20	-0.17	-0.13	-0.07	0.05	0.15	-0.02	-0.03						
Slope	0.22	0.16	0.21	0.00	0.02	-0.06	-0.10	-0.16	0.11	0.35	0.36	0.39	0.29	-0.39	-0.33	-0.31	-0.12					
Alt	-0.13	-0.21	-0.18	-0.52	-0.53	-0.63	-0.69	-0.75	-0.29	0.34	0.38	0.59	0.38	-0.48	-0.48	-0.40	0.17	0.39				
SoilN	-0.26	-0.22	-0.23	-0.19	-0.23	-0.21	-0.19	-0.10	-0.19	-0.23	-0.21	-0.13	-0.06	0.21	0.13	0.09	0.18	0.04	0.08			
SoilP	-0.31	-0.33	-0.31	-0.49	-0.47	-0.49	-0.48	-0.49	-0.29	-0.11	-0.04	0.08	0.13	0.03	-0.13	-0.11	0.48	-0.05	0.19	0.44		
pH	-0.70	-0.68	-0.69	-0.35	-0.36	-0.22	-0.13	0.05	-0.65	-0.80	-0.80	-0.77	-0.88	0.79	0.81	0.87	0.10	-0.29	-0.24	-0.02	-0.06	
SOMC	-0.03	-0.02	-0.03	-0.20	-0.22	-0.27	-0.28	-0.29	-0.03	0.13	0.16	0.26	0.30	-0.17	-0.27	-0.30	0.28	0.11	0.30	0.63	0.30	-0.31

科研成果

1. **Song K**, Yu Q, Shang KK, Yang TH, Da LJ. 2011. The spatio-temporal pattern of historical disturbances of an evergreen broadleaved forest in East China: A dendroecological analysis. *Plant Ecology*, 212(8): 1313-1325. doi: 10.1007/s 11258-011-9907-1
2. **宋坤**,孙文,达良俊. 2011.米楮-木荷林优势种群的年龄结构及其更新策略.生态学报, 31(19):5839-5850
3. Xia TY, Wang JY, **Song K**, Da LJ. 2011.Variations in Air Quality during Rapid Urbanization in Shanghai, China. *Landscape and Ecological Engineering*. doi: 10.1007/s11355-011-0174-z
4. Yang TH, **Song K**, Da LJ, et al. 2010.The Biomass and Aboveground Net Primary Productivity of *Schima superba*–*Castanopsis carlesii* Forests in East China. *Science China (Life Sciences)*, 53(7): 811–821, doi: 10.1007/s11427-010-4021-5
5. Da LJ, Kang MM, **Song K**, et al. 2009. Altitudinal zonation of human-disturbed vegetation on Mt. Tianmu, Eastern China. *Ecological Research*, 24(6):1287-1299. doi 10.1007/s11284-009- 0613-6
6. 戚裕锋,杨徐烽,张奇平,**宋坤**等. 2010. 浙江天童受损常绿阔叶林实验生态学研究(V): 不同干扰下植被恢复初期主要树种五年的恢复和更新. 华东师范大学学报(自然科学版), (3): 10-25

致谢

本文是在我的导师达良俊教授的悉心指导下完成的。

在论文选题、室内外作业和论文撰写过程中，深受导师“立足本国生态学问题”思想和“格局-过程-机制”方法论的指引。论文的顺利完成离不开导师提供的平台支撑。在攻读博士学位三年的时间中，达良俊教授在学业上悉心指导，在生活上无私关照。在此特表谢意。

本文得到安徽师范大学韩也良先生的大力帮助，得以及时开展野外工作。野外调查过程中，牯牛降自然保护区祁门站站长吴建中、鷓落坪自然保护区汪文革和皇藏峪国家森林公园纵华肖等均提供大力支持，尤其感谢汪文革协助鉴定标本。还要感谢祁门安陵镇赤岭村、岳西县何店、包家、菖蒲、店前、洽溪、河图、黄尾和金寨县吴家店林业站及村民的支持。

室内外工作得到教研室众多同学的帮助。余倩、孙文、商侃侃、王婕、刘丽华等参与野外调查；余倩和刘丽华等参与室内实验中；郭雪艳帮助鉴定标本。隆茜副教授帮助查阅文献。郭雪艳、陈晓双、杨晓东、葛萍审阅修改论文。

论文数据处理得到王志恒博士（University of Copenhagen）和 Dirk Wesuls 博士（University of Hamburg）的帮助，并特别感谢苗炳祥在 R 语言上的指导。此外感谢 Planta 论坛蕨类植物学板块各位网友在蕨类植物鉴定上提供的帮助。

特别感谢宋永昌先生在论文立题、资料查阅、数据分析、论文撰写过程中得给予的指导。感谢我系王希华教授、由文辉教授、陈小勇教授、李德志教授、阎恩荣副教授、邓泓副教授等老师提供的帮助。感谢重庆大学杨永川副教授与我分享观点。感谢博士期间各位同学的相伴。本文受到天童国家野外台站经费的资助。

最后，由衷感谢父母多年来对我的关心支持，感谢妻子生活上无微不至的照顾和对我事业坚定不移的支持。

2012年5月
华东师范大学