

片断化常绿阔叶林的植物多样性

李铭红¹, 宋瑞生¹, 姜云飞², 赵谷风³, 付海龙³, 郑英茂⁴, 于明坚^{3, *}

(1. 浙江师范大学生态研究所, 金华 321004; 2. 江西省德兴市林业局, 德兴 334200;

3. 浙江大学生命科学院, 杭州 310028; 4. 浙江省九龙山国家级自然保护区管理局, 遂昌 323300)

摘要: 由于人类活动的严重干扰, 使得我国的常绿阔叶林基本上已片断化。对位于浙、闽、赣、皖交界山区的 6 个以甜槠和木荷为建群种的片断化常绿阔叶林的植物多样性进行了研究, 结果表明: (1) 6 个片断化样点共有物种 69 ~ 142 种。其中乔木层共有 24 ~ 39 种, Simpson 指数 (λ) 为 0.793 2 ~ 0.931 9, Shannon-Weiner 指数 (H') 为 2.410 8 ~ 3.201 8, Pielou 均匀度指数 (J) 为 0.667 6 ~ 0.813 2, Gleason 指数 (I_G) 为 4.5816 ~ 8.209 8; 灌木层共有 45 ~ 120 种, λ 为 0.830 9 ~ 0.955 8, H' 为 2.6257 ~ 3.7902, J 为 0.608 2 ~ 0.7903, I_G 为 10.0216 ~ 17.2782; 草本层共有 6 ~ 23 种, λ 为 0.5073 ~ 0.7639, H' 为 0.8783 ~ 1.8802, J 为 0.3822 ~ 0.5771, I_G 为 0.9646 ~ 4.2871。 (2) 乔木层和灌木层分别在物种均匀度和丰富度上占有优势, 此外, 各片断化样点之间建群种比较类似, 而林下灌木和草本种类则有明显差异。 (3) 人类干扰和片断化面积大小分别影响了乔木层和草本层的物种丰富度和多样性。 (4) 边缘效应明显, 并且主要发生在林缘 50m 的范围内。从林缘到林内单位面积物种数根据片断化面积的大小分别呈现出上升和下降的格局, 并且不同耐阴性的物种其分布密度表现出完全相反的特征。林缘 0 ~ 50m 的范围内, 木本植物死亡率呈逐渐上升趋势, 50m 以后开始下降, 林缘 100m 附近达到稳定。此外, 林缘比林内具有更为丰富的藤本植物。

关键词: 常绿阔叶林; 片断化; 植物多样性; 边缘效应

文章编号: 1000-0933(2008)03-1137-10 中图分类号: Q145+.2 文献标识码: A

Plant diversity in the six evergreen broad-leaved forest fragments in East China

LI Ming-Hong¹, SONG Rui-Sheng¹, JIANG Yun-Fei², ZHAO Gu-Feng³, FU Hai-Long³, ZHENG Ying-Mao⁴, YU Ming-Jian^{3, *}

1 Institute of Ecology, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

2 Daxing Forestry Bureau in Jiangxi Province, Daxing 334200, China

3 College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310028, China

4 Jiulongshan Nature Reserve Authority in Zhejiang Province, Suichang 323300, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(3): 1137 ~ 1146.

Abstract: The evergreen broad-leaved forest (EBLF), located in the subtropical area of East China, is one of China's unique vegetation types, and also an important center of global biodiversity. However, because of human activities such as urban development, highway construction and land reclamation, most of the formerly continuous EBLFs have been damaged and become fragmented. To understand the patterns of plant diversity in the fragmented EBLFs, we selected six isolated fragments of the typical EBLFs in the mountain ranges at the boundary of Zhejiang, Fujian, Jiangxi and Anhui Provinces in

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30200034); 浙江省自然科学基金资助项目 (505010)

收稿日期: 2007-05-25; **修订日期:** 2007-12-29

作者简介: 李铭红 (1963 ~), 男, 浙江东阳人, 硕士, 副教授, 主要从事生态系统生态学和保护生物学研究. E-mail: sky82@zjnu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fishmj202@sohu.com

致谢: 感谢中国科学院植物研究所植物生态研究中心的于飞海副研究员对写作的帮助。

Foundation item: This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (No. 30200034) and Natural Science Foundation of Zhejiang Province (No. 505010)

Received date: 2007-05-25; **Accepted date:** 2007-12-29

Biography: LI Ming-Hong, Master, Associate professor, mainly engaged in ecosystem ecology and conservation biology. E-mail: sky82@zjnu.cn

East China. The six fragments are of similar age and have similar habitat conditions and constructive species (*Castanopsis eyrei* and *Schima superba*). For each fragment, we set up one or two transects of 20 m wide and 50–155 m long (depending on the size and shape of the fragments) from the edge towards the center of the forest. Each transect was divided into 5 m × 5 m quadrats and in each quadrat all vascular species were recorded. We measured *DBH*, height and crown diameter of each individual tree and coverage, average height and number of individuals of each shrub and herb species. We found that: (1) In the six EBLF fragments, total number of plant species were 69–142; in the tree layer, species richness (S) was 24–39, Simpson index (λ) 0.7932–0.9319, Shannon-Wiener diversity index (H') 2.4108–3.2018, Pielou's evenness index (J) 0.6676–0.8132 and Gleason index (I_c) 4.5816–8.2098; in the shrub layer, S was 45–120, λ 0.8309–0.9558, H' 2.6257–3.7902, J 0.6082–0.7903 and I_c 10.0216–17.2786; in the herb layer, S was 6–23, λ 0.5073–0.7639, H' 0.8783–1.8802, J 0.3822–0.5771 and I_c 0.9646–4.2871. (2) Composition and diversity in the shrub and herb layers varied greatly among the six EBLF fragments. Generally, S , λ , and H' were the largest in the shrub layer, smallest in the herb layer and intermediate in the tree layer, whereas J was the largest in the tree layer and smallest in the herb layer. (3) Human disturbance and size (area) of the fragments were two major factors impacting plant diversity in the EBLFs, especially in the herb layer, and fragments size also affected species number per unit area. (4) Along the transects from the edge towards the center of the EBLFs, mortality rate of the woody plants gradually increased in the first 50 m distance, declined in the second 50 m, and kept stable after 100 m. Species number per unit area was significantly positively or negatively correlated with the distance from the edge to the center of the forests. The property (i. e. positive or negative) of the relationships depended on fragment size and also on whether shade-intolerant or shade-tolerant plants were considered. Moreover, abundance of lianas was markedly lower at the edge than in the interior of the EBLFs. The results support the opinion that plant species diversity was significantly affected by both distance from the edge and interaction of fragment attributes. We propose that changes in herb richness and liana abundance can be used as indicator of fragmentation degree and edge effects in the EBLFs, respectively.

Key Words: evergreen broad-leaved forest; habitat fragmentation; plant diversity; edge effects

生境片段化, 可以定义为连续的大面积的栖息地变为一系列小的斑块 (patches) 的结果^[1]。这个过程可导致一系列生物或非生物环境的变化, 比如, 森林群落的物种数降低, 种子扩散和花粉传播的方式被扰乱, 生态系统的输入和输出失去平衡, 先前的核心面积 (core-area) 被不断侵蚀等等, 所有这些都威胁着生物多样性^[2]。有研究表明, 生境片段化所导致的栖息地环境的改变, 包括生物环境和非生物环境, 都会降低生物的适应性, 成为很多物种灭绝的主要威胁^[3]。所以生境片段化是生物多样性丧失的重要原因^[4], 成为保护生物学的主要研究领域。

国内对森林片段化的研究从 20 世纪 90 年代开始, 主要工作在热带森林进行^[5~7], 虽然起步较晚, 已经取得一定成果。比如对亚热带常绿阔叶林的研究表明: 片段化后林内小环境由湿凉转向干暖, 会导致草本植物和一些喜阳植物的入侵, 但片段化常绿阔叶林物种多样性指数比连续常绿阔叶林低。类似的研究结果还有: 生境片段化破坏了植物群落结构, 降低了其物种多样性和丰富度, 原群落在很大程度上被先锋树种和其它成分代替^[8]。但也有研究表明: 片段化导致外种侵入的几率增大, 片段化林地比相同面积的连续森林有更高的物种丰富度^[9]。

国外早期的研究多数在温带进行, 20 世纪 80 年代中期之后热带森林成为片段化研究的热点。研究范围很广, 包括了景观尺度^[10~12], 种群和群落尺度^[13~15], 以及可控制的小生境尺度。主要研究结果显示森林片段化后, 由于面积缩小、边缘效应等因素, 致使群落空间结构、种类组成、物种多样性、功能群结构、种群更新格局等发生一系列改变^[16,17]。耐阴植物被局限在森林内部^[18]; 从林内到林缘, 次生性和喜光物种的幼苗和幼树、杂草种类、风媒和水媒植物增加, 而成熟性、靠脊椎动物传粉的树种数量减少^[19]。并且不同片段大小及片段

的不同方向植物多样性的变化也不一^[20]。从物种多样性角度看,片断化导致局域物种灭绝和物种丰富度下降^[21]。

亚热带常绿阔叶林是世界上主要植被类型之一,并集中分布在我国、是我国亚热带地区的地带性植被、其分布区占国土面积的 1/4,它在维持区域生态平衡、亚热带地区生物多样性包括许多中国特有物种的保护等方面起着巨大的作用。在常绿阔叶林中,以中亚热带的最为典型^[22]。但由于人为砍伐,常绿阔叶林大量地被杉木林、马尾松林、次生灌丛甚至荒山所取代,使该地区的森林生态系统出现严重退化、生物多样性显著下降,片断化程度十分严重^[23]。

对浙、闽、赣、皖交界山地 6 个典型的相互隔离的常绿阔叶林片断进行了调查,整理有关生境片断化对该地区物种丰富度、多样性以及群落结构和组成的影响的相关数据,以期对常绿阔叶林及其中的特有、珍稀濒危物种的保育以及自然保护区建设提供科学依据。

1 研究地概况

研究地点位于浙、闽、赣、皖交界山地(27°32.761'~29°37.179'N,117°32.516'~119°04.035'E),该地位于我国东部沿海低山丘陵地带,属亚热带气候,年均温 15.6~18.1℃,最冷月(1月)均温 2.7~7.9℃,最热月均温 27.0~29.5℃,年降水量 1396~1849mm。母岩有白垩系的流纹岩、熔凝灰岩、凝灰岩、花岗岩等。土壤主要是红壤、红黄壤和黄壤。

2 研究方法

2.1 常绿阔叶林样地调查

本文选取了 6 个典型常绿阔叶林的片断作为研究地点,这些片断均地处浙、闽、赣、皖交界山地,其群落类型均为甜槠(*Castanopsis eyrei*)-木荷(*Schima superba*)林,群落生境相似,林龄均在 70~80a,海拔在 815m 以下,可比性强,且各片断在面积上呈一定的梯度(具体特征如表 1 所示)。其中,百山祖、九龙山虽属于自然保护区,但样地处于保护区的缓冲区域,严格上说也属常绿阔叶林片断。采用样带法进行群落学调查,样带是林缘-林内走向,林缘(canopy dripline edges)以乔冠层树种的消失为界^[24]。从林缘到林内设置 20m 宽,50~155m 长的纵、横两条或单条样带(片断宽度窄的为单条),6 个样地总共设置 10 条样带,面积为 1000~3100m²。各样带又被分割为 5m×5m 的小样方,在面积 25 m²的小样方内进行调查。乔木种类每木调查,记录种名、胸径、高度、冠幅等;灌木、草本、藤本植物记录种名、盖度、冠幅、高度、株/丛数等。此外,在群落调查之前详细测定其海拔、坡向、坡度、土壤类型等环境因子。

表 1 片断化常绿阔叶林样地的基本特征

Table 1 The characteristics of fragmented evergreen broad-leaved forest

样地号 Plots No.	I	II	III	IV	V	VI
地点 Site	祁门查湾 Zhawan	开化张湾 Zhangwan	庆元百山祖 Baishanzu	德兴梧风洞 Wufengdong	婺源珍珠山 Zhenzhushan	遂昌九龙山 Jiulongshan
经纬度 Latitude & Longitude	28°49' N 117°40' E	29°06' N 118°07' E	27°40' N 119°15' E	28°50' N 117°47' E	29°10' N 117°30' E	28°21' N 118°52' E
海拔 Elevation(m)	280	550	780	491	510	814
样地面积(hm ²) Plot area	80	20	150	1.7	22	50
周围景观 Surrounding landscape	采伐迹地 Cut-over land	采伐迹地 Cut-over land	农田 Cropland	农田 Cropland	采伐迹地 Cut-over land	幼林 Juvenile forest
坡向 Aspect	N W 75°	N E 20°	S W 70°	N W 40°	S E 45°	S E 15°
坡度 Slope	32.5°	35.0°	20.0°	29.0°	30.0°	37.5°
土壤类型 Soil type	黄壤 Yellow soil	红壤 Red soil	黄红壤 Yellow-red soil	红壤 Red soil	红壤 Red soil	黄红壤 Yellow-red soil

2.2 植物多样性测度方法

计算不同样带长度样地的物种丰富度时,采用稀疏标准化法(Rarefaction technique),此外根据物种多样

性测度指数应用的广泛程度以及对群落物种多样性状况的反映能力,本文采用物种丰富度指数(Gleason 指数)、多样性指数(Simpson 指数,Shannon-Wiener 指数)和 Pielou 均匀度指数等指标进行研究^[25]。各指数的公式分别为:

$$(1) E(S_n) = S - \frac{\sum_{i=1}^s \binom{N-N_i}{n}}{\binom{N}{n}}$$

式中, $E(S_n)$ 为稀疏标准化样方物种数目的预期值, n 为稀疏标准化的样方数, N 为拟稀疏标准化的总样方数, N_i 为拟稀疏标准化的样方中第*i*物种所占的样方数。

$$(2) \text{Simpson 指数} \quad \lambda = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2$$

$$(3) \text{Shannon-Wiener 指数} \quad H' = -\sum_{i=1}^s P_i \ln P_i$$

式中, $P_i = N_i/N$, N_i 指样方中第*i*物种的个体数,并且 $\sum N_i = N$

$$(4) \text{Pielou 均匀度指数 } J = H' / \ln S$$

$$(5) \text{Gleason 指数 } I_G = S / \ln A$$

式中, S 为物种数目, A 为样方面积(m^2)。

3 结果与分析

3.1 片断化群落的物种丰富度

采用稀疏标准化法计算了各片断化常绿阔叶林样地中 40 个样方(面积为 1000m^2)大小的物种丰富度(如表 2 所示):物种数为 69~142 种,其中乔木物种为 24~39 种,灌木物种为 27~64 种,草本物种为 6~23 种,藤本物种为 6~14 种。可以看出,木本植物种类较为丰富,平均占各样地物种总数的 75% 以上,而草本和藤本物种种类则相对贫乏。此外,各样地都有一定数量的蕨类植物。虽然乔木种数和灌木种数并无显著差异($P=0.33$),但是高度 3m 以下的乔木幼树和幼苗都划归灌木层,所以灌木层种类相当丰富,6 个样地分别为 65、45、72、120、54 种和 63 种,远大于乔木层。

表 2 片断化常绿阔叶林群落的植物物种组成

Table 2 Plant species composition in the six fragmented evergreen broad-leaved forests

样地号 Plots No.	乔木种数 No. of tree	灌木种数 No. of shrub	草本种数 No. of herb	藤本种数 No. of liana	物种总数 No. of species
I	24	34	11	14	83
II	28	27	9	12	76
III	39	36	6	8	89
IV	39	64	23	16	142
V	27	26	10	6	69
VI	37	36	10	12	95

3.2 片断化群落各层的多样性特征分析

植物生长型是表征群落外貌特征和垂直结构的重要指标,其中乔木层、灌木层和草本层是对植物进行多样性分析的重要研究对象,也是植物群落在空间结构上的 3 个最主要的层次。在物种丰富度上各样地表现一致,全部表现为灌木层 > 乔木层 > 草本层,但在均匀度上却表现为乔木层 > 灌木层 > 草本层(如表 3 所示)。

同时使用 Simpson 指数和 Shannon-Weiner 指数来表示群落的物种多样性,两个指数反映出的结果是一致的(如表 3 所示)。所调查的绝大多数样地(5/6)在物种多样性方面都表现为灌木层 > 乔木层 > 草本层,因为灌木层包括了很多乔木层的幼苗,在物种多样性上会比乔木层高,但优势并不显著($P > 0.05$)。出现唯一例

外的是 V 号样地(婺源珍珠山),该样地在物种多样性方面表现为乔木层 > 灌木层 > 草本层,并且灌木层的物种多样性指数是所调查的 6 个样地中最低的。通过对该样地的环境因素、历史资料进行整理研究发现,人为干扰是其出现异常的一个重要原因,该样地两条样带中样带 1 的南缘和样带 2 的西北缘遭到不同程度砍伐,生存环境受到较大破坏。后果之一就是该样地木本植物死亡率明显偏高,分别是其余 5 个样地死亡率的 168.46%, 260.10%, 289.50%, 962.88% 和 162.64%,而木本植物的死亡率和灌木层的多样性密切相关(Pearson 相关性系数 r_s 为 -0.902 , $P = 0.014$, $n = 6$,如表 4 所示)。各常绿阔叶林样地建群种比较类似,但林下灌木和草本种类相差明显,而且优势树种的优势度(重要值)在很大程度上影响了该群落的多样性指数高低。

表 3 片断化常绿阔叶林群落各层次的物种多样性、均匀度和丰富度

Table 3 Species diversity, evenness and richness indices in different layers in the six fragmented evergreen broad-leaved forests

样地号 Plots No.	层次 Layers	Simpson 指数 Simpson index	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	均匀度指数 Evenness index	Gleason 指数 Gleason index
I	乔木层 TL	0.7932	2.4108	0.6676	4.5816
	灌木层 SL	0.9210	2.9676	0.6611	10.8512
	草本层 HL	0.5356	1.0891	0.4383	1.4468
II	乔木层 TL	0.9190	3.0193	0.7535	6.4886
	灌木层 SL	0.9317	3.1674	0.6582	14.3676
	草本层 HL	0.5816	1.3799	0.3822	4.2871
III	乔木层 TL	0.9115	3.0418	0.7557	6.8724
	灌木层 SL	0.9309	3.1887	0.7122	10.8512
	草本层 HL	0.5294	0.8783	0.4224	0.9646
IV	乔木层 TL	0.9095	2.9362	0.8132	5.7118
	灌木层 SL	0.9558	3.7902	0.7903	17.2782
	草本层 HL	0.7639	1.8802	0.5771	3.7127
V	乔木层 TL	0.9181	2.7819	0.7956	4.7538
	灌木层 SL	0.8309	2.6257	0.6082	10.0216
	草本层 HL	0.6378	1.6348	0.5770	2.1842
VI	乔木层 TL	0.9319	3.2018	0.7642	8.2098
	灌木层 SL	0.9444	3.2762	0.7299	11.0708
	草本层 HL	0.5073	1.0978	0.3875	2.1147

通过物种多样性与各样地的环境特征进行相关性分析(如表 4 所示)发现,人为干扰(以人类活动区域的距离远近划分等级: <200m 为强, 200 ~ 500m 为中, > 500m 为较轻)的强度可以强烈地影响到乔木层的物种丰富度,距离人类活动区域越近的片断乔木层物种丰富度越低(Pearson 相关系数 $r_s = -0.87$, $P < 0.05$),并且乔木层丰富度和物种多样性同时受片断周围景观类型的影响,采伐迹地或农田包围的片断多样性指数较低,而恢复幼林包围的片断则物种丰富度和多样性都较高(如表 3 所示)。灌木层物种多样性与木本植物的死亡率密切相关,其多样性指数越高,木本植物死亡率越低($r_s = 0.90$, $P < 0.01$)。而片断化程度最重要特征之一的片断面积,对草本层的影响最为显著,片断面积越小,草本层的丰富度和多样性指数越高(r_s 分别为 -0.86 和 -0.82 , $P < 0.05$)。

3.3 边缘效应

在林缘 50m 的范围内,6 个片断物种丰富度随着林缘距离的增加呈现出 3 种不同的变化规律(如图 1): 第一, I 号、IV 号和 VI 号片断物种丰富度随林缘距离的增加而增加(I 号片断从林缘 50m 开始),并且结果显著($P < 0.05$)。其中面积最小(1.7hm²)的 IV 号片断(德兴梧风洞)单位面积物种数增加最为明显(斜率最大)(如图 1D 所示,线性回归方程为 $y = 0.78x + 137.80$, $R^2 = 0.43$, $P = 0.04$)。第二, II 号和 V 号片断物种丰富度随林缘距离的增加有增加的趋势,但并不显著($P > 0.05$, 如图 1B 和 1E 所示),而且这两个片断面积相

当,分别为 20hm² 和 22hm²。第三,面积最大的 III 号片断(庆元百山祖 150hm²)物种丰富度随着林缘距离的增加逐渐降低,但降低的速率逐渐放缓,最后趋于稳定。

表 4 物种多样性指数与样地特征之间的相关性

Table 4 Correlation coefficients (Spearman's r_s) between species diversity and forest-fragments attributes										
	TH'	TG	SH'	SG	HH'	HG	WPMD	HPAC	FA	DI
TH'	1									
TG	0.89 *	1								
SH'	0.42	0.39	1							
SG	0.21	0.02	0.82 *	1						
HH'	-0.05	-0.41	0.26	0.64	1					
HG	0.27	0.03	0.43	0.81	0.69	1				
WPMD	-0.29	-0.28	-0.90 **	-0.79	-0.09	-0.38	1			
HPAC	0.43	0.32	0.42	0.64	0.15	0.78	-0.58	1		
FA	-0.03	0.20	-0.18	-0.56	-0.86 *	-0.82 *	-0.05	-0.29	1	
DI	-0.65	-0.87 *	-0.15	0.36	0.57	0.40	0.42	-0.19	-0.34	1

* 差异显著 Significant difference($0.01 < P < 0.05$); ** 差异极显著 Extreme significant difference($P < 0.01$); TH': 乔木层 Shannon-Wiener 指数 Tree layer Shannon-wiener indices; TG: 乔木层 Gleason 指数 Tree layer Gleason indices; SH': 灌木层 Shannon-Wiener 指数 Shrub layer Shannon-wiener indices; SG: 灌木层 Gleason 指数 Shrub layer Gleason indices; HH': 草本层 Shannon-Wiener 指数 Herb layer Shannon-wiener indices; HG: 草本层 Gleason 指数 Herb layer Gleason indices; WPMD: 木本植物死亡率 Woody plant mortality density; HPAC: 草本植物平均盖度 Herbaceous plant average coverage; FA: 片断面积 Fragment area; DI: 干扰强度 Disturbance intensity

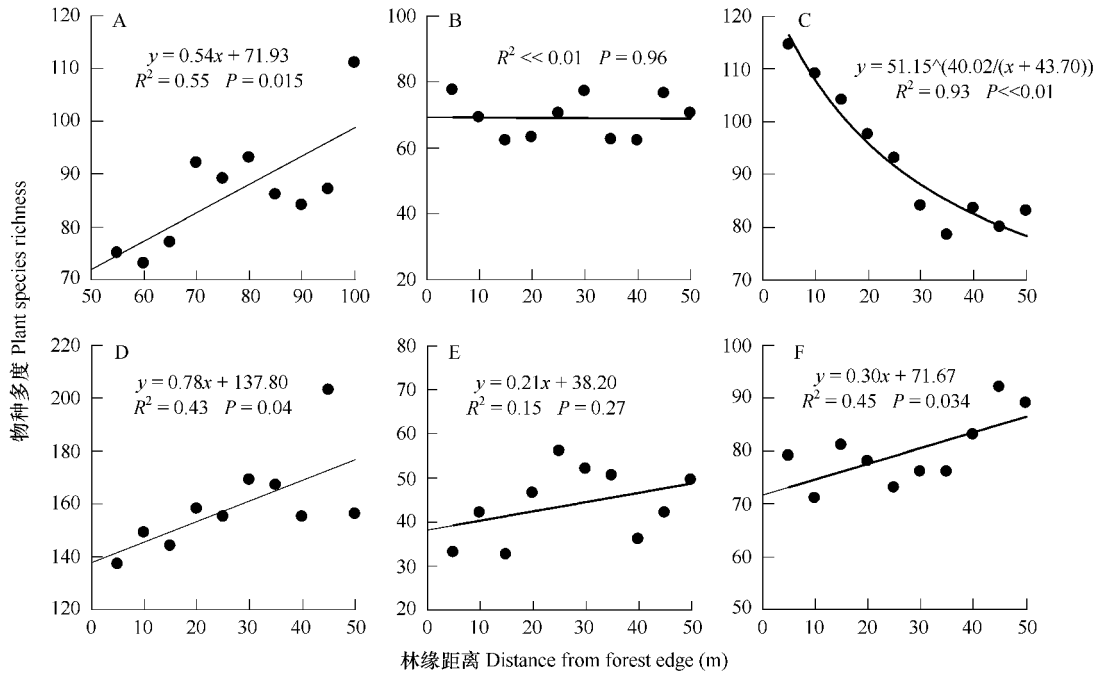


图 1 不同样地物种丰富度和林缘距离的关系

Fig. 1 Relationship between plant species richness and distance from forest edge to the center of the forest fragments

A: 祁门查湾 Fragment I; B: 开化张湾 Fragment II; C: 庆元百山祖 Fragment III; D: 德兴梧风洞 Fragment IV; E: 婺源珍珠山 Fragment V; F: 遂昌九龙山 Fragment VI

物种丰富度随着林缘距离的变化是不同生活型的植物对生境选择的结果。对阳性植物、阴性植物以及藤本植物的边缘效应进行了研究发现:枫香(*Liquidambar formosana*)、短柄枹(*Quercus serrata* var. *brevipetiolata*)、满山红(*Rhododendron mariesii*)、山胡椒(*Lindera glauca*)、里白(*Hicriopteris glauca*)、芒萁(*Dicranopteris*

dichotama) 等阳性物种在林缘一定范围内(20m 以内)具有较高的丰富度,但随着林缘距离的增加,物种分布密度逐渐下降(如图 2A),落逐渐被栲树(*Castanopsis fargesii*)、梔子(*Gardenia jasminoides*)、朱砂根(*Ardisia crenata*)等耐阴和阴性植物占据主导地位(如图 2B,图中中文名将耐阴和阴性植物合并)。此外,藤本植物对林缘距离也表较敏感,和阳性物种一样,藤本植物密度会随着林缘距离的增加而降低($y = -38.59x + 3143.78, R^2 = 0.08, P < 0.05$, 如图 2C)。

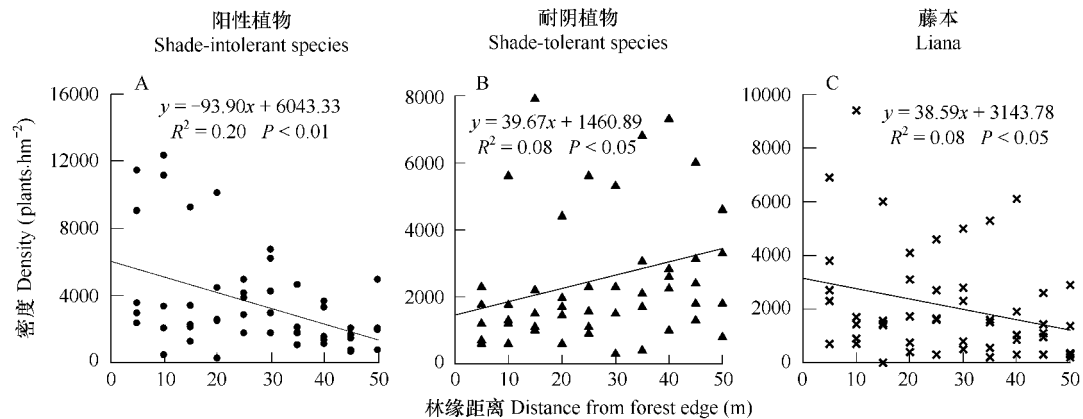


图 2 不同耐光性及藤本植物密度与林缘距离的关系

Fig. 2 Relationships between densities of different photostability plants and lianas with the distance from forest edge

边缘效应不仅影响了植物的丰富度,同时也影响了植物个体的分布密度。从群落主体木本植物的分布可以看出:距离林缘较近处的木本植物分布密度较低(如图 3A),随林缘距离的增加密度逐渐增大。同时由于对资源竞争的加剧,木本植物的死亡率也逐渐增加(如图 3B)。此外,I 号片断(祁门查湾)的样带设置是从林缘距离 50m 开始的,其特征完全不同(如图 3C),林缘距离 50~100m 木本植物密度保持稳定($P > 0.05$),但其死亡个体密度呈显著下降趋势($y = -13.33x + 324.56, R^2 = 0.68, P = 0.0032$)。

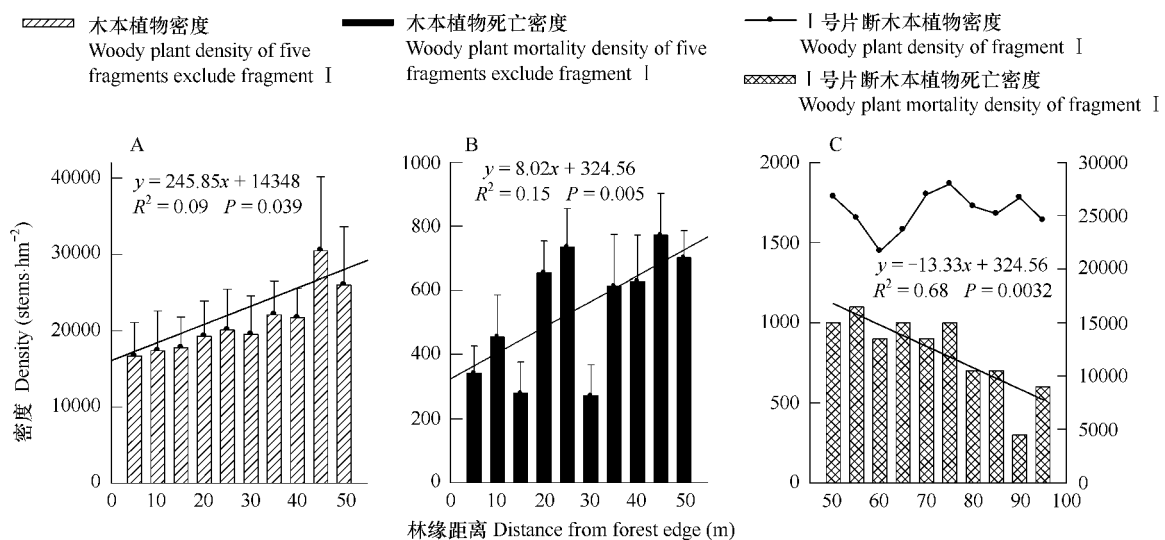


图 3 木本植物及其死亡率(平均值 ± 标准误)和林缘距离的关系

Fig. 3 Relationships between densities (Mean ± SE) of woody plant and its mortality with the distance from forest edge

4 讨论

4.1 物种多样性及其影响因素

各常绿阔叶林片断中单位面积乔木种数和灌木种数没有显著差异,但从群落各层分析,灌木层种类最为

丰富,其次为乔木层和草本层,并且各层之间物种丰富度差异极显著($P < 0.01$)。因为灌木层包含了高度 3m 以下的乔木幼树和幼苗,所以其物种丰富度较高。

就物种多样性指数而言,除 V 号片断(婺源珍珠山)外,其余片断全部表现为灌木层 > 乔木层 > 草本层(如表 3 所示),但灌木层和乔木层之间差异不显著($t = -1.405, P > 0.05$, 双尾检验)。而 V 号片断灌木层偏低的原因,一方面是因为其灌木层主要由优势度非常明显的几种植物组成,优势种的相对多度普遍高于乔木层,仅油茶(*Camellia oleifera*)一种个体数就占灌木层的 40.97%,而该样地建群种之一的甜槠只占乔木层的 20.13%;另一方面是其距离人类活动区域较近,相比较而言,该片断的受到采伐最为严重,破坏了群落的整体结构。本研究结果显示,建群种的优势度在很大程度上影响着群落的物种多样性高低,如 I 号和 V 号片断的建群种个体数占乔木层个体总数的 40% 以上,而其各层次的物种丰富度和物种多样性较低(如表 2 和表 3 所示)。

片断面积的大小是影响常绿阔叶林物种多样性差异的一个重要因素,对草本层物种多样性的影响最为显著,片断面积越小,草本层种类越多,物种多样性指数越高,反之越低(r_s 分别为 -0.86 和 -0.82 , P 分别为 0.03 和 0.04 , 如表 4 所示),因此草本层的多样性指数可以作为生境片断化程度的监测指标之一。此外,面积最小的 IV 号样点(德兴梧风洞)灌木层和草本层的物种丰富度和多样性较高,特别是灌木层,在 6 个片断中是最高的,但其乔木层各指数都较低。而面积较大的 III 号和 VI 号样点,乔木层物种丰富度和多样性占有优势,而草本层比其它样点明显偏低(如表 3 所示)。从乔木、灌木、草本和藤本植物丰富度上也可以看出,面积较小的 II 号和 IV 号片断,具有更多的物种,虽然这些物种可能大部分都是阳性种类,说明受到面积减小与边缘效应的双重影响。

人类干扰以及由此造成的周围不同生境类型对乔木层的物种丰富度和多样性有着重要影响(如表 3, 表 4 所示),人类活动距离越近,乔木层物种丰富度越低,而乔木层丰富度又与其物种多样性密切相关($r_s = 0.89$, $P = 0.02$, 如表 4 所示)。而且周围景观不同,各片断化样地的物种多样性也显示出一定的差异,周围为采伐迹地和农田的片断草本层植物较为丰富,但其它层次的物种多样性则看不出受周围景观显著的影响(如表 3 所示)。

和连续常绿阔叶林相比,片断化常绿阔叶林群落在乔木层和灌木层物种多样性指数上比古田山自然保护区连续常绿阔叶林群落^[26](面积为 8308hm^2)要低。但在草本层物种多样性上出现分歧,面积较小的 II 号、IV 号和 V 号片断(如表 3 所示)草本层物种多样性比连续森林高,而面积较大的片断草本层物种多样性指数比连续森林还低。这种格局和重庆市缙云山的片断化常绿阔叶林研究^[27]是一致的,并且两地的片断化群落在乔木层和灌木层物种多样性指数上没有显著差异($P > 0.05$),都表现为灌木层 > 乔木层 > 草本层,只是浙江省片断化常绿阔叶林的草本层物种多样性偏低(1.33 ± 0.15 比 2.03 ± 0.08 , $t = 3.82$, $df = 9$, $P = 0.004$, 双尾检验)。

4.2 边缘效应

单位面积物种数目从林缘到林内呈现出 3 种不同的变化格局(如图 1 所示),这是边缘效应在群落恢复不同阶段的表现。片断化过程中,群落的边缘最先也最容易遭到破坏,直接导致了物种丰富度的降低,并且距离林缘越近遭到破坏的程度越重,所以,片断化群落恢复的初期,边缘物种丰富度较低,而高级阶段边缘物种丰富度较高。这次调查 6 个片断的群落年龄都在 70 ~ 80a 左右,各群落历史上均遭受不同程度的干扰和破坏,直至最后的完全片断化,在恢复过程中,由于群落受干扰的年代,所处的地理位置,周围的生态景观等各不相同,所以处于不同的演替恢复阶段。其中 III 号片断(庆元百山祖)由于面积最大(150hm^2),人为干扰较轻,恢复时间较长,相比其它片断其乔木种数最多而草本种数最少(如表 1, 表 2),所以处于恢复的高级阶段。I 号、IV 号和 VI 号干扰年代较近,其中 I 号位于查湾林场内,干扰较大;IV 号片断面积最小,只有 1.7hm^2 ,而 VI 号片断边缘是岩石和河流,恢复难度较大,所以这 3 个片断都处于群落恢复的初级阶段。II 号和 IV 号片断的恢复初级和高级之间,处于恢复的中间阶段。

片断化森林的边缘效应表现形式多种多样,影响到群落结构和功能的很多方面^[28]。本次研究的 6 个片断化常绿阔叶林样地都存在着不同程度的边缘效应,并且主要发生在距离林缘 50m 的范围之内。亚马孙热带雨林的边缘效应研究也发现群落周围的环境状况至少可以渗透(penetrate)到林内 40~60m 的范围^[29],而对森林生态系统有显著的影响的边缘效应也主要在 50m 以内^[30,31]。如不同耐光性及藤本植物随着林缘距离的密度变化(如图 2),以及木本植物对边缘效应的反应(如图 3)。其中木本植物密度在林缘 50m 范围内随着林缘距离的增加而增加(如图 3A),同时其死亡率也随着林缘距离的增加而增加(如图 3B)。其中 I 号片断(祁门查湾)样线是从林缘 50m 开始,发现林缘 50m 以后,木本植物密度没有明显增加($P > 0.05$),而其死亡率却显著降低($P < 0.01$,如图 3C)。这种变化格局和亚马逊热带雨林中木本植物密度的变化相一致^[32],而热带雨林的木本植物死亡率的降低出现在林缘 100m 附近。木本植物死亡率变化的原因在于,距离林缘越近,草本和藤本植物密度越大,木本植物密度越小^[33,34],随着林缘距离的增加,木本植物密度加大,竞争加剧,其死亡率也随之升高。此外,阳性木本植物随着林缘距离的增加,群落郁闭度增大,其死亡率上升;最后,随着林缘距离的增加,边缘效应逐渐减弱,木本植物密度达到动态平衡,其死亡率随之下降。

综上所述,草本植物的物种丰富度和藤本植物的相对密度高低可以作为片断化程度和边缘效应的两个判断指标,而边缘效应的不同表现格局则可以作为片断化群落生态恢复阶段的主要特征。尽管如此,由于在片断化研究中方法缺乏一致性,对边缘的确定标准描述不足,对边缘效应重要性的了解不够深入,以至于进行了大量的研究但仍然不能总结出边缘效应的一般模式,因此,今后应更加重视这方面的研究工作,才能更好地为森林管理和自然保护区的建设服务。

References:

- [1] Bender D J, Contreras T A, Fahrig L. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology*, 1998, 79: 517—533.
- [2] Tilman D, May R M, Lehman C L, *et al.* Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 1994, 371: 65—66.
- [3] Leach M K, Givnish T J. Ecological determinants of species loss in remnant prairies. *Science*, 1996, 273: 1555—1558.
- [4] Jiang Z G, Ma K P, Han X G. *Conservation Biology*. Hangzhou: Zhejiang Scientific and Technological Press. 1997.
- [5] Ma Y X, Liu Y H, Zhang K Y. On microclimate edge effects of tropical rain forest fragments in Xishuangbanna. *Acta Phytocologica Sinica*, 1998, 22 (3): 250—255.
- [6] Zhu H, Xu Z F, Wang H, *et al.* Effects of fragmentation on the structure, species composition and diversity of tropical rain forest in Xishuangbanna, Yunnan. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(5): 560—568.
- [7] Liu W J, Tang J W, Bai K J. Microclimate edge effects within and between *Shorea chinensis* forest fragments in Xishuangbanna. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(5): 616—622.
- [8] Chen X Y, Chen B, Jiang Y F. Effects of fragmentation on the species composition of evergreen broad-leaved forests. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, 2003, 3: 69—74.
- [9] Wilcove D S, McLellan C H, Dobson A P. Habitat fragmentation in the temperate zone. In: Soule M E ed. *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 1986, 237—256.
- [10] Gibbs M P, Faaborg J. Estimating the viability of ovenbird and Kentucky warbler populations in forest fragments. *Conservation Biology*, 1990, 4: 193—196.
- [11] Blake J G. Nested subsets and the distribution of birds on isolated woodlots. *Conservation Biology*, 1991, 5: 58—66.
- [12] McCoy E D, Mushinsky H R. Effects of fragmentation on the richness of vertebrates in the Florida scrub habitat. *Ecology*, 1994, 75: 446—457.
- [13] Adler F R, Nuernberger B. Persistence in patchy irregular landscapes. *Theoretical Population Biology*, 1994, 45: 41—75.
- [14] With K A, Crist T O. Critical thresholds in species' responses to landscape structure. *Ecology*, 1995, 76: 2446—2459.
- [15] Laurance W F. Do edge effects occur over large spatial scales? *Tree*, 2000, 15(4): 134—135.
- [16] Jaboury G, and Moray M. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecology*, 2001, 153: 335—345.
- [17] Fox B J, *et al.* Vegetation changes across edges of rainforest remnants. *Biology Conservation*, 1997, 82: 1—13.
- [18] Williams-Linera G, *et al.* Microenvironment and floristics of different edges in a fragmented rainforest. *Conservation Biology*, 1998, 12(5): 1091

—1102.

- [19] Turner I M. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33: 200—209.
- [20] Chen L Z. Chinese biodiversity: present situation and conservation means. Beijing: Science and Technology Press, 1993.
- [21] Editorial Committee of State Report on Biodiversity of China Committee. State Report on Biodiversity of China. Beijing: China Environmental Science Press, 1997.
- [22] Ma K P, Huang J H, Yu S L, *et al.* Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China II. Species richness, evenness and species diversities. *Acta Ecologica Sinica*, 1995, 15: 268—277.
- [23] Li Y Y, Shao M A. The change of plant diversity during natural recovery process of vegetation in Ziwoing area. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24: 252—260.
- [24] Murcia C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 1995, 14(2): 58—62.
- [25] Li Z S, Tang J W, Zheng Z, *et al.* A study on plant diversity of tropical montane rain forest in Xishuangbanna, Yunnan. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28: 833—843.
- [26] Hu Z H, Yu M J, Suo F X. The plant species diversity of the EBLF in Gutian Mountain National Nature Reserve. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 21(3): 134—137.
- [27] Yan M, Zhong Z C, Fang X. Habitat fragmentation impacts on biodiversity of evergreen broad-leaved forest in Jinyun Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25: 1642—1648.
- [28] Laurance W F, Nascimento H E M, Laurance S G, *et al.* Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology*, 2006, 87(2): 469—482.
- [29] Kapos V. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 1989, 5(2): 173—185.
- [30] Laurance W F, Ferreira L V, Merona J M R, *et al.* Rain Forest Fragmentation and the Dynamics of Amazonian Tree Communities. *Ecology*, 1998, 79(6): 2032—2040.
- [31] Laurance W F, Salicrup D P, Delamonica P, *et al.* Rain Forest Fragmentation and the Structure of Amazonian Liana Communities. *Ecology*, 2001, 82(1): 105—116.
- [32] Esseen P, Renhorn K. Edge effects on an epiphytic lichen in fragmented forests. *Conservation Biology*, 1998, 12: 1307—1317.
- [33] Kapos V, Ganade G, Matsui E, *et al.* $\delta^{13}\text{C}$ as an indicator of edge effects in tropical rainforest reserves. *Journal of Ecology*, 1993, 81: 425—532.
- [34] Qu C M, Han X G, Su B. Edge effects of fragmented forests: implications for design and management of nature reserves. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(1): 160—167.

参考文献:

- [4] 蒋志刚, 马克平, 韩兴国. 保护生物学. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1997.
- [5] 马友鑫, 刘玉洪, 张克映. 西双版纳热带雨林样地小气候边缘效应初步研究. *植物生态学报*, 1998, 22(3): 250—255.
- [6] 朱华, 许再富, 王洪, 等. 西双版纳样地热带雨林的结、物种组成及其变化的研究. *植物生态学报*, 2000b, 24(5): 560—568.
- [7] 刘文杰, 害瑶维, 白坤甲, 等. 西双版纳片断化望天树林小气候边缘效应比较研究. *植物生态学报*, 2001, 25(5): 616—622.
- [8] 陈小勇, 陈波, 蒋屹峰. 片断化对常绿阔叶林种类组成的影响. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 2003, 3: 69—74.
- [20] 陈灵芝主编. 中国的生物多样性: 现状及保护对策. 北京: 科学技术出版社, 1993.
- [22] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 等. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究: II 丰富度、均匀度和物种多样性指数. *生态学报*, 1995, 15: 268—277.
- [23] 李裕元, 邵明安. 子午岭植被自然恢复过程中植物多样性的变化. *生态学报*, 2004, 24: 253—260.
- [25] 李宗善, 唐建维, 郑征, 等. 西双版纳热带山地雨林的植物多样性研究. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 833—843.
- [26] 胡正华, 于明坚, 索福喜. 古田山自然保护区常绿阔叶林植物物种多样性研究. *中国农学通报*, 2005, 21(3): 134—137.
- [27] 闫明, 钟章成, 方兴. 缙云山生境片断化对常绿阔叶林生物多样性的影响. *生态学报*, 2005, 25: 1642—1648.
- [34] 渠春梅, 韩兴国, 苏波. 片断化森林的边缘效应与自然保护区的设计管理. *生态学报*, 2000, 20(1): 160—167.