

浙江九龙山南方铁杉(*Tsuga tchekiangensis*) 群落 结构及优势种群更新类型

张志祥^{1,2}, 刘 鹏^{1,2,*}, 刘春生^{1,2}, 廖承川³, 蔡妙珍², 黄帮文³

(1. 浙江师范大学生态研究所, 金华 321004; 2. 浙江师范大学植物学实验室, 金华 321004;

3. 九龙山国家级自然保护区管理局, 遂昌 323300)

摘要:以浙江九龙山国家级自然保护区南方铁杉(*Tsuga tchekiangensis*)群落为对象,应用永久样方法和每木调查法调查了群落种类组成和结构特征,采用 Shannon-Weiner 指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数研究群落乔木层和灌木层的物种多样性。依据径级频率分布的形状,将各树种的种群结构归纳为 5 种类型,并结合生物学、生态学特征,分别讨论其更新类型,随后对调查群落所处的演替阶段进行了诊断。结果表明:(1) 南方铁杉群落植被具有过渡性,即温带向热带过渡,且更偏向于热带分布类型;群落优势树种为猴头杜鹃(*Rhododendron simiarum*)、南方铁杉和木荷(*Schima superba*)。(2) Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数变化趋势一致,强度均为灌木层大于乔木层;乔木中层物种多样性大于乔木上层和下层。(3) 单峰型的野漆树(*Toxicodendron succedaneum*)、枫香(*Liquidambar formosana*)和鹅掌楸(*Liriodendron chinense*)等阳性高大乔木,为先锋群落优势种或林窗更新种,在演替后期比较稳定的群落中,将最终衰退消失;间歇型的猴头杜鹃、木荷、多脉冬青(*Cyclobalanopsis multiervis*)等常绿阔叶树种和南方铁杉等针叶树种,种群结构为不连续生长型,更新具有波动性和机会性,介于顶级群落先锋种和优势种之间;双峰型的鹿角杜鹃(*Rhododendron latoucheae*)为耐荫性极强的常绿阔叶乔木,为顶级群落的优势种;金字塔型的厚皮香(*Temstroemia gymnanthe*)、隔药铃(*Eurya muricata*)、马醉木(*Pieris japonica*)等和单柱型的浙江樟(*Cinnamomum chekiangense*)、尖连蕊茶(*Camellia cuspidata*)、朱砂根等(*Ardisia crenata* var. *crenata*)为顶级群落亚乔木层和灌木层的主要组成种。(4) 九龙山南方铁杉群落处于顶级阶段的前期,并未达到最终阶段,将向双峰型为优势种的群落发展。南方铁杉如不加以保护,势必为其它树种所取代,应对此群落乔木层的猴头杜鹃、木荷、鹿角杜鹃等植物进行适当地人为砍伐。

关键词:南方铁杉群落;结构特征;更新类型;演替

文章编号:1000-0933(2008)09-4547-12 中图分类号:Q145, Q948, S718.5 文献标识码:A

The structure characteristics and dominant population regeneration types of *Tsuga tchekiangensis* communities in the Jiulongshan National Natural Reserve of Zhejiang Province

ZHANG Zhi-Xiang^{1,2}, LIU Peng^{1,2,*}, LIU Chun-Sheng^{1,2}, LIAO Cheng-Chuan³, CAI Miao-Zhen², HUANG Bang-Wen³

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

2 Laboratory of Biological Science, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

3 The Administration Bureau of Jiulongshan Natural Reserve, Suichang 323300, China

基金项目:浙江省自然科学基金资助项目(399277);金华市科技资助项目(2005-1-318)

收稿日期:2007-12-16; 修订日期:2008-05-08

作者简介:张志祥(1983 ~), 男, 浙江海宁人, 硕士, 主要从事植物生态研究. E-mail: zzx0263138@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sky79@zjnu.cn

Foundation item: The project was financially supported by Natural Science Foundation of Zhejiang Province (No. 399277); the Science Technology Item of Jinhua (No. 2005-1-318)

Received date: 2007-12-16; **Accepted date:** 2008-05-08

Biography: ZHANG Zhi-Xiang, Master, mainly engaged in plant ecology. E-mail: zzx0263138@163.com

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(9): 4547 ~ 4558.

Abstract: Researches were carried out in the *Tsuga tchekiangensis* community of the Jiulongshan National Nature Reserve in Zhejiang Province. Using methods of permanent plots and technique of censusing every individual, we indentified and measured all trees in quadrats established in the community to quantify the community structure characteristics. The species diversity of tree and shrub layers were analyzed by using Shannon-Wiener index (H'), Simpson index (D), and Pielou evenness index (J_{sw}). Based on the *DBH* class frequency distribution patterns, the population age structure of the different tree species were categorized into five regeneration types: Unimodal, Sporadic, Bimodal, Pyramid and Unibar type. According to the biological and ecological characteristics, the population regeneration types of every species were then discussed. At the same time, the diagnosis of succession stage of this community was also carried out, results were obtained. (1) The vegetation and its flora obviously had transitional characteristics and presented the transitional characteristics from tropical area to temperate area. The community was comprised of 24 tree species with 3 co-dominant species: *Rhododendron simiarum*, *Tsuga tchekiangensis* and *Schima superba*. (2) The tendency of the Shannon-Wiener index, Simpson index and Pielou uniformity index were similar, and the intensity of these indexes for the shrub layer was bigger than that of the tree layer. In tree layer, the species diversity of the upper layer was the biggest. (3) Unimodal type species, such as *Toxicodendron succedaneum*, *Liquidamber formosana*, *Liriodendron chinense* etc., were shade intolerant, pioneer species or long-lived pioneer emergent trees which only regenerated on the bare ground following severe disturbances or in very large canopy gaps. Moreover, these species would disappear finally in the relatively stable community that at later succession stage. Sporadic type species, such as *Rhododendron simiarum*, *Schima superba*, *Cyclobalanopsis multiervis* etc., were late seral stage species that could regenerate in large gaps and had intermediate shade-tolerance between the pioneer species and dominant species of climax community. Bimodal type species *Rhododendron latoucheae* was climax community species that had shade-tolerance. Pyramid type species, such as *Temstroemia gymnanthe*, *Eurya muricata*, *Pieris japonica* etc., and Unibar type species, such as *Cinnamomum chekiangense*, *Camellia cuspidata*, *Ardisia crenata* var. *crenata* etc., were the dominant species in the upper tree layer and shrub layer of the climax community. (4) Succession stage analysis showed that the *Tsuga tchekiangensis* community in the Jiulongshan, Zhejiang was still at its early stage, and would develop toward the community climax with the dominant species of Bimodal. Based on the analysis above, protection measures were proposed. In allusion to the biological characteristics of different *Tsuga tchekiangensis* populations, in site conservation should be taken as the most important management countermeasure for the forest in the future. Intermediate selective cutting of the other species such as *Rhododendron simiarum*, *Schima superba* and *Rhododendron latoucheae* in the tree layer should be done. The original environment should be conserved and the shrub species in the stand should be thinned so as to create a good condition for *Tsuga tchekiangensis* populations to regenerate and develop.

Key Words: *Tsuga tchekiangensis* community; structure characteristics; regeneration types; succession

群落的结构是指群落中各种生物在空间和时间上的配置状况。它包括形态方面的结构和生态方面的结构,前者包括垂直结构和水平结构,后者指层片结构,其特征可通过测定群落的物种多样性等特征指标得以体现。群落结构方面的材料是探究群落的分类、分布、演替和合理利用的方向所迫切需要的^[1],种群是构成群落的基本单位,其结构不仅可以反映群落中不同种群个体的组配情况和更新机制,并能客观体现群落数量动态及其发展趋势^[2],因此一直是宏观生态学研究热点之一^[3,4]。研究群落种群结构及其更新机制对阐明种群生态特性、更新对策乃至群落的形成及其稳定性与演替规律等都具有重要意义^[5~7]。

南方铁杉(*Tsuga tchekiangensis*),是我国第三纪残遗特有植物,濒危种^[8],分布广,但数量少而分散,目前尚无人工造林,被列为国家三级重点保护植物,具有很高的经济和科研价值^[9~12]。目前,有关珍稀濒危植物群落结构特征及种群更新类型的研究报道很少。本研究旨在通过对浙江九龙山国家级自然保护区南方铁杉

群落主要组成树种的种群结构及其更新情况的研究,来正确认识这些种群特别是南方铁杉种群在群落中的地位 and 作用,这不仅有助于了解南方铁杉群落的群落特性和种群动态,而且能够揭示该群落所处的演替阶段及其发展方向,以期珍稀濒危植物南方铁杉天然林的保护和经营管理提供理论依据。

1 研究地概况

本实验研究地位于浙江省遂昌县西南部的九龙山国家级自然保护区。九龙山是武夷山系仙霞岭的一个分支,主峰大九龙位于 E118°52', N28°21', 海拔 1 724 m, 为浙江省第 4 高峰,保护区面积 5 525 hm²。整个山体呈西南-东北走向,地形复杂,谷深坡陡,九脊六壑,区域性地层断裂构造组成九龙山主要山脉及山间河流的展布。九龙山属中亚热带季风气候,四季分明,日照充足,雨量充沛,相对湿度大。年均气温 16.2 ℃,极端最高气温 36.5 ℃,极端最低气温 -10.5 ℃,年降雨量 1 855.6 mm,相对湿度 80%,年日照时数 1 925 h。九龙山的土壤为中亚热带山地红黄壤,受气候、成土基岩、地形及森林植被等因子的影响,类型较为复杂,大致可分为老红壤、红壤、黄红壤、红黄壤等几个亚类,土壤成土时间长,人为影响较少,土层深厚,粘质粗松,pH 值 5.0 ~ 5.5,有机质及氮、钾等元素丰富^[13]。

2 研究方法

2.1 样地调查

在对九龙山国家级自然保护区南方铁杉分布基本情况进行实地考察的基础上,选择了 10 个具有代表性的样地,每个样地作为一个样方,面积为 20 m × 20 m。记录各样方的海拔、坡度、坡向、岩石裸露率和郁闭度等生境指标(表 1)。对样方内的乔木和灌木植物进行每木调查,鉴别植物的种类,同时测量植物胸径、高度、枝下高。以每个样方的两边为坐标轴,测定每株植物的坐标(x, y)。应用相邻格子法记录样地内的数据资料,进行灌木层植物重要值的计算。

表 1 南方铁杉各群落的基本情况

Table 1 The basic situation of 10 communities of *Tsuga tchekiangensis*

样地号 No. of plot	海拔 Altitude (m)	坡度(°) Slope angle	坡向 Direction of slope	岩石裸露率 Exposure of rock (%)	郁闭度 Canopy coverage(%)	群落类型 Type of community
Q1	1350	60	NE10°	30	95	南方铁杉、猴头杜鹃、柳杉林 The mixed stands of <i>Tsuga tchekiangensis</i> , <i>Rhododendron simiarum</i> and <i>Cryptomeria fortunei</i>
Q2	1410	45	NW15°	10	85	南方铁杉林 The pure stands of <i>Tsuga tchekiangensis</i>
Q3	1300	70	NE20°	50	70	南方铁杉林 The pure stands of <i>Tsuga tchekiangensis</i>
Q4	1620	60	NW10°	15	90	南方铁杉、猴头杜鹃林 The mixed stands of <i>Tsuga tchekiangensis</i> and <i>Rhododendron simiarum</i>
Q5	1550	70	NW10°	35	90	南方铁杉、猴头杜鹃、木荷林 The mixed stands of <i>Tsuga tchekiangensis</i> , <i>Rhododendron simiarum</i> and <i>Schima superba</i>
Q6	1400	30	SE90°	40	70	南方铁杉林 The pure stands of <i>Tsuga tchekiangensis</i>
Q7	1520	60	SW10°	10	90	南方铁杉、猴头杜鹃林 The mixed stands of <i>Tsuga tchekiangensis</i> and <i>Rhododendron simiarum</i>
Q8	1450	65	SW20°	15	97	南方铁杉、猴头杜鹃、多脉青冈林 The mixed stands of <i>Tsuga tchekiangensis</i> , <i>Rhododendron simiarum</i> and <i>Cyclobalanopsis multiervis</i>
Q9	1550	55	SW20°	20	85	南方铁杉、猴头杜鹃林 The mixed stands of <i>Tsuga tchekiangensis</i> and <i>Rhododendron simiarum</i>
Q10	1340	60	SW40°	30	85	南方铁杉、猴头杜鹃林 The mixed stands of <i>Tsuga tchekiangensis</i> and <i>Rhododendron simiarum</i>

2.2 数据处理分析

2.2.1 重要值的计算^[14]

乔木重要值 $IV = (\text{相对密度} + \text{相对频度} + \text{相对优势度}) \times 100$

灌木重要值 $IV = (\text{相对多度} + \text{相对频度} + \text{相对盖度}) \times 100$

式中,相对密度和相对多度为某种植物的个体数目与样方中全部植物的个体数目的比值;相对频度为某种植物出现的样方数占总样方数的比例,它是反映某种植物分布均匀程度的一个指标;相对优势度为某种植物的胸高断面积总和与样方内所有物种的胸高断面积总和的比值,能反映物种在群落中的优势程度。

2.2.2 多样性测度方法

采用下述方法测定南方铁杉群落物种多样性^[15~19]。公式分别为:

(1) 物种丰富度 S

(2) Shannon-Weiner 指数
$$H' = - \sum_{i=1}^s \frac{N_i(N_i - 1)}{N(N - 1)}$$

(3) Simpson 指数
$$D = 1 - \sum_{i=1}^s \frac{N_i(N_i - 1)}{N(N - 1)}$$

(4) Pielou 均匀度指数
$$J_{sw} = \frac{H'}{\ln S}$$

式中, S 为样地中的物种总数; N 为 S 个物种全部植株个体总数; N_i 为第 i 个物种的植株个体数。

2.2.3 高度结构和径级结构的划分

根据九龙山南方铁杉群落各植物种群的高度特点,划分为 16 个等级,第 1 高度级为 0 ~ 2 m,每个等级间隔 2 m,群落内最大高度级为 30 ~ 32 m。在径级结构划分时,采用空间代替时间的方法,即以立木径级代替年龄进行分析^[6, 20],划分为 12 个径级,第 1 径级为 0 ~ 5 cm,每个径级间隔 5 cm,即 5 ~ 10 cm 为第 2 径级,10 ~ 15 cm 为第 3 径级,……。另外,南方铁杉和柳杉由于出现极大胸径的个体(> 60 cm),故在不影响分析结果的情况下,把这两个树种的极大胸径个体归为第 13 径级。

3 结果与分析

3.1 群落种类组成

在 10 个南方铁杉样地群落中,共有维管束植物 24 种,隶属于 14 科,20 属(见表 2),其中山茶科植物最多,为 4 属 5 种,杜鹃花科其次,为 3 属 4 种,松科为 2 属 2 种,壳斗科为 1 属 3 种,其余 10 科均为 1 属 1 种。根据吴征镒和王荷生^[21]的中国种子植物区系地理成分划分方案,在 14 科中,属于热带分布的有 9 科,占 64.29%;温带分布的科占 28.57%。从 20 属的地理成分类型分析,热带类型的有 13 属占 65.00%,温带类型 6 属占 30.00%。由此可见,九龙山南方铁杉群落植被具有过渡性,即温带向热带过渡,且更偏向于热带分布类型。

表 2 南方铁杉群落的植物区系成分

Table 2 Floristic composition of *Tsuga tchekiangensis* community

序号 No.	科名 Family	属数 Number of genera	种数 Number of species	主要分布区 Distribution species
1	山茶科 Theaceae	4	5	泛热带 Pantropic
2	杜鹃花科 Ericaceae	3	4	泛热带 Pantropic
3	松科 Pinaceae	2	2	北温带 North Temperate
4	壳斗科 Fagaceae	1	3	泛热带 Pantropic
5	樟科 Lauraceae	1	1	热带、亚热带 Tropic & Subtropic
6	漆树科 Anacardiaceae	1	1	泛热带 Pantropic
7	杉科 Taxodiaceae	1	1	北温带 North Temperate
8	槭树科 Tiliaceae	1	1	北温带 North Temperate
9	木兰科 Magnoliaceae	1	1	热带、亚热带 Tropic & Subtropic
10	紫金牛科 Myrsinaceae	1	1	热带、亚热带 Tropic & Subtropic
11	金缕梅科 Hamamelidaceae	1	1	泛热带 Pantropic
12	蔷薇科 Rosaceae	1	1	世界 World
13	冬青科 Aquifoliaceae	1	1	泛热带 Pantropic
14	红豆杉科 Taxaceae	1	1	北温带 North Temperate
总计 Total		20	24	

从生活型区分来看,南方铁杉群落中共出现针叶树种 4 种,常绿阔叶树种 15 种,落叶阔叶树种 5 种。针叶树种有乔木树种南方铁杉、黄山松(*Pinus taiwanensis*)、柳杉(*Cryptomeria fortunei*)和白豆杉(*Pseudotaxus chienii*);常绿阔叶树种以杜鹃花科、山茶科、壳斗科为主,占总种数的 62.50%,杜鹃花科有猴头杜鹃(*Rhododendron simiarum*)、鹿角杜鹃(*Rhododendron latoucheae*)、马醉木(*Pieris japonica*)、隔药铃(*Eurya muricata*)和扁枝越桔(*Vaccinium japonicum* var. *sinicum*);山茶科有木荷(*Schima superba*)、红花油茶(*Camellia chekiang-oleosa*)、尖连蕊茶(*Camellia cuspidata*)和厚皮香(*Temstroemia gymnanthe*);壳斗科有多脉青冈(*Cyclobalanopsis multiervis*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)和贵州青冈(*Cyclobalanopsis argyrotrema*)。落叶阔叶树种占总种数的 20.83%,多为高大的阳性树种,如金缕梅科的枫香(*Liquidamber formosana*)、漆树科的野漆树(*Toxicodendron succedaneum*)、木兰科的鹅掌楸(*Liriodendron chinense*)等。

3.2 群落的垂直结构

植株的高度级频率分布反映了树种在森林中的各种特征(如耐荫性、更新类型等)以及群落的分层结构^[8]。由图 1 可以看出,除草本层外,林木层大致可以分为 4 层,由下至上依次为灌木层(0~2 m)、乔木下层(2~6 m)、乔木中层(6~14 m)、乔木上层(14~32 m)。灌木层个体数量占有较大优势,主要有蔷薇科的石灰花楸(*Sorbus folgneri*)、紫金牛科的朱砂根(*Ardisia crenata* var. *crenata*)、红豆杉科的白豆杉、杜鹃花科的扁枝越桔等灌木及南方铁杉、猴头杜鹃、木荷等乔木的幼苗和幼树组成。乔木下层个体高度级的顶点在 4~6 m,主要有杜鹃花科的马醉木和鹿角杜鹃、山茶科的厚皮香和红花油茶、樟科的浙江樟(*Cinnamomum chekiangense*)等树种组成。乔木中层个体高度级的顶点为 8~10 m,种类较为单一,主要有猴头杜鹃和木荷组成。乔木上层为林冠层,个体高度级的顶点在 14~16 m,主要有木荷、黄山松、南方铁杉、枫香、多脉青冈等组成。

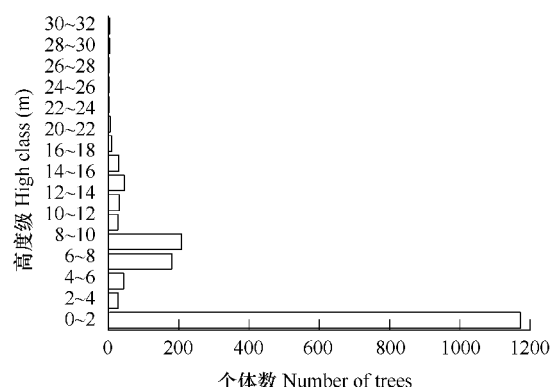


图 1 样地中全部种类的高度频率分布图

Fig. 1 The height class frequency distribution for all the tree species in the community

3.3 群落数量特征

3.3.1 乔木种群数量特征

对群落内乔木树种进行统计(表 3),重要值最高的为猴头杜鹃(121.221),远远高于其它树种的重要值;位居第 2 位的南方铁杉的重要值为 49.346;第 3 位的木荷和第 4 位的多脉青冈的重要值分别为 38.063 和 18.011,且两个种群的重要值之差为 20.062,大于多脉青冈的重要值,表明九龙山南方铁杉群落的优势树种为猴头杜鹃、南方铁杉和木荷。

3.3.2 灌木种群数量特征

对南方铁杉群落的灌木种群数量特征进行分析(表 4),灌木种群中,南方铁杉的重要值最高,达到 68.770,在灌木种群中处于绝对优势地位;猴头杜鹃的重要值也较高,为 32.896,且和三角枫的重要值之差达到 10.089,表明南方铁杉群落灌木优势种群主要为南方铁杉和猴头杜鹃;三角枫(*Acer buergerianum*)、木荷、鹿角杜鹃、白豆杉、红花油茶的重要值分别为 22.807、20.280、20.173、17.208、13.561,相比南方铁杉和猴头杜鹃数值较小,但这 5 个种群的重要值之和达 94.029,与前 2 个种群的重要值(101.666)相差仅 7.457,表明这 5 个种群在南方铁杉灌木种群中也具有一定的地位。

3.4 群落物种多样性

中亚热带森林中,生物量和所占空间均是乔木层最大,灌木层相对较小,但其物种多样性则表现为不同趋势。在此群落中,乔木层和灌木层树种虽然相等,但个体数量存在很大差异,灌木层个体数量远大于乔木层,几乎为乔木层的两倍。表 5 所示是九龙山南方铁杉群落乔层木和灌木层中物种多样性的变化。Shannon-

表 3 群落乔木种群的重要值

Table 3 Importance values of tree populations in the community

种类 Species	相对密度 Relative density	相对频度 Relative frequency	相对优势度 Relative dominance	重要值 Important value
猴头杜鹃 <i>Rhododendron simiarum</i>	0.564	0.189	0.459	121.221
南方铁杉 <i>Tsuga tchekiangensis</i>	0.107	0.168	0.218	49.346
木荷 <i>Schima superba</i>	0.105	0.139	0.137	38.063
多脉青冈 <i>Cyclobalanopsis multiervis</i>	0.044	0.079	0.057	18.011
柳杉 <i>Cryptomeria fortunei</i>	0.031	0.044	0.032	10.760
黄山松 <i>Pinus taiwanens</i>	0.020	0.041	0.026	8.698
三角枫 <i>Acer buergerianum</i>	0.013	0.036	0.010	5.956
厚皮香 <i>Temstroemia gymnanthe</i>	0.013	0.037	0.008	5.771
马醉木 <i>Pieris japonica</i>	0.012	0.037	0.005	5.406
红花油茶 <i>Camellia chekiang-oleosa</i>	0.013	0.037	0.003	5.338
隔药铃 <i>Eurya muricata</i>	0.011	0.039	0.003	5.302
鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i>	0.015	0.026	0.007	4.777
多脉冬青 <i>Ilex polynura</i>	0.012	0.030	0.004	4.574
浙江樟 <i>Cinnamomum chekiangense</i>	0.011	0.030	0.002	4.359
枫香 <i>Liquidamber formosana</i>	0.007	0.019	0.013	3.930
尖连蕊茶 <i>Camellia cuspidata</i>	0.007	0.020	0.001	2.807
野漆树 <i>Toxicodendron succedaneum</i>	0.005	0.015	0.006	2.494
青冈栎 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	0.007	0.012	0.006	2.425
鹅掌楸 <i>Liriodendron chinense</i>	0.001	0.003	0.003	0.760
总计 Total	1	1	1	300

表 4 群落灌木种群的重要值

Table 4 Importance values of shrub populations in the community

种类 Species	相对多度 Relative abundance	相对频度 Relative frequency	相对盖度 Relative coverage	重要值 Important value
南方铁杉 <i>Tsuga tchekiangensis</i>	0.343	0.226	0.119	68.770
猴头杜鹃 <i>Rhododendron simiarum</i>	0.174	0.138	0.018	32.896
三角枫 <i>Acer buergerianum</i>	0.031	0.047	0.150	22.807
木荷 <i>Schima superba</i>	0.063	0.105	0.034	20.280
鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i>	0.029	0.041	0.132	20.173
白豆杉 <i>Pseudotaxus chienii</i>	0.046	0.062	0.064	17.208
红花油茶 <i>Camellia chekiang-oleosa</i>	0.025	0.032	0.078	13.561
多脉青冈 <i>Cyclobalanopsis multiervis</i>	0.060	0.051	0.020	13.086
朱砂根 <i>Ardisia crenata</i> var. <i>crenata</i>	0.030	0.055	0.045	13.036
浙江樟 <i>Cinnamomum chekiangense</i>	0.026	0.044	0.052	12.227
隔药铃 <i>Eurya muricata</i>	0.028	0.029	0.060	11.742
扁枝越桔 <i>Vaccinium japonicum</i> var. <i>sinicum</i>	0.044	0.033	0.017	9.381
尖连蕊茶 <i>Camellia cuspidata</i>	0.015	0.016	0.053	8.383
石灰花楸 <i>Sorbus folgneri</i>	0.009	0.020	0.051	7.946
厚皮香 <i>Temstroemia gymnanthe</i>	0.026	0.035	0.017	7.848
贵州青冈 <i>Cyclobalanopsis argyrotrema</i>	0.015	0.020	0.031	6.588
马醉木 <i>Pieris japonica</i>	0.022	0.026	0.015	6.381
青冈栎 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	0.005	0.006	0.031	4.136
柳杉 <i>Cryptomeria fortunei</i>	0.010	0.015	0.011	3.550
总计 Total	1	1	1	300

Wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数变化趋势相同,强度均为灌木层大于乔木层。*LSD* 差异显著性检验结果表明乔木层和灌木层 Shannon-Wiener 指数存在显著差异($P < 0.05$),Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数差异不显著($P > 0.05$)。从乔木不同层次的物种多样性特征来看:Shannon-Weiner 指数和 Pielou 均匀度指数均表现为乔木中层 > 乔木上层 > 乔木下层,且乔木中层显著大于乔木上层和下层($P < 0.05$),样地中猴头杜鹃、木荷、柳杉、多脉青冈等许多种类在中层分布均匀且数量较多,因而造成了乔木中层 Shannon-Weiner 指数和 Pielou 均匀度指数较高。Simpson 指数则与前两个指数存在一定差异,为乔木上层 > 乔木中层 > 乔木下层,乔木各层之间差异显著。总体来看,南方铁杉群落乔木层和灌木层的物种丰富度、多样性和均匀度均偏低。

表 5 南方铁杉群落乔木层和灌木层的物种多样性

Table 5 Species diversity of tree layer and shrub layer of *Tsuga tchekiangensis* community

层次 Layer	植株数 No. of individuals	物种数 No. of species	多样性指数 Diversity indices		均匀度指数 Evenness indices
			H'	D	J_{sw}
乔木层 Tree layer	652	19	1.487 ± 0.218b	0.655 ± 0.087c	0.645 ± 0.066c
乔木上层 Tree upper layer	64	3	0.297 ± 0.073d	1.012 ± 0.181c	0.367 ± 0.136e
乔木中层 Tree middle layer	519	14	0.996 ± 0.002a	0.677 ± 0.090b	0.998 ± 0.004c
乔木下层 Tree lower layer	59	10	0.132 ± 0.041cd	0.443 ± 0.069a	0.159 ± 0.052e
灌木层 Shrub layer	1255	19	1.993 ± 0.328a	0.794 ± 0.105c	0.798 ± 0.106c

表格中标注不同字母 a, b, c, d, e 表示不同层次间多样性指数的差异显著($P < 0.05$) Table capped with different letters a, b, c, d and e indicate that the differences of diversity indices between layers are significant at 0.05 levels

3.5 种群年龄结构

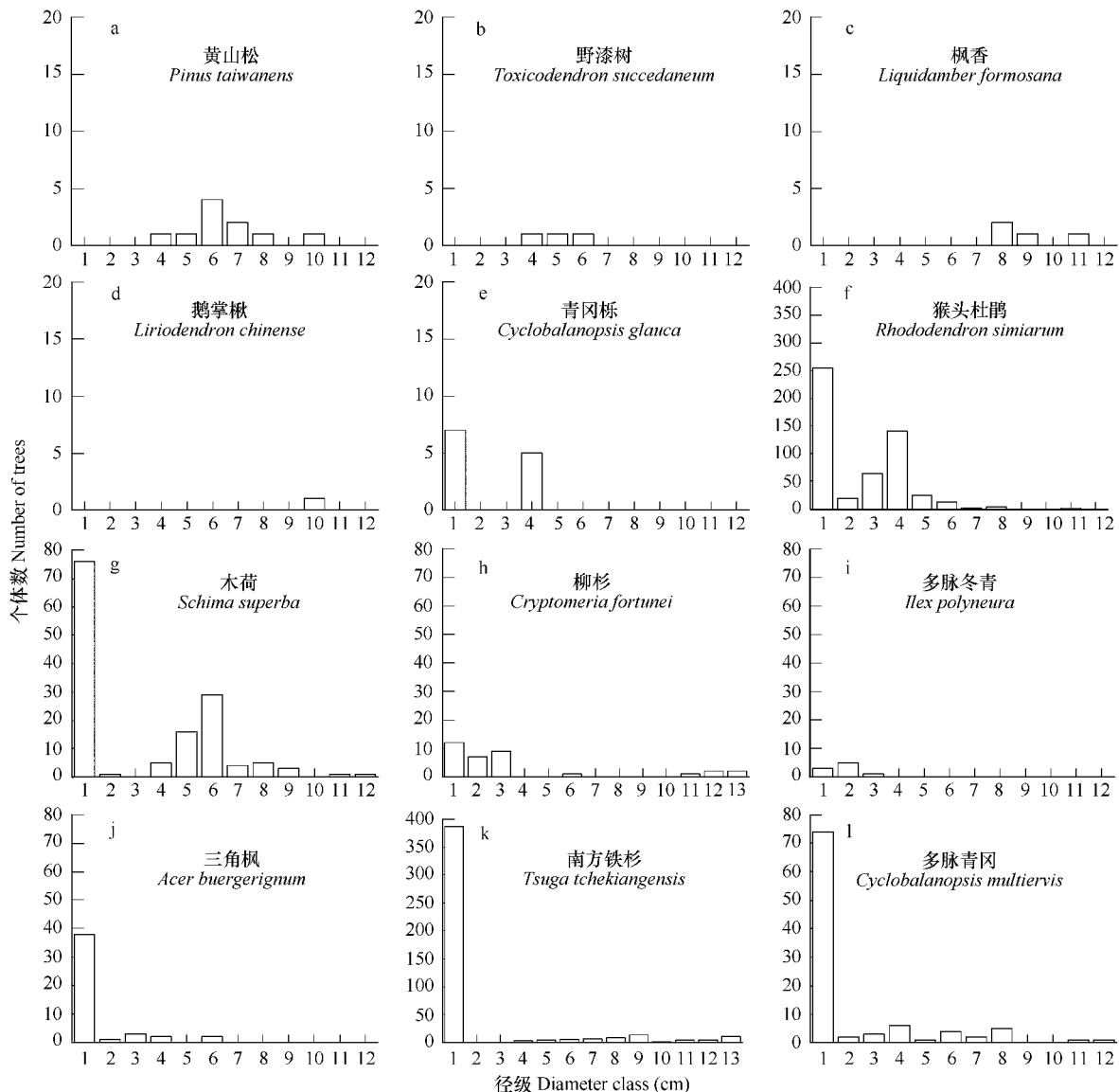
种群年龄结构是种群内不同年龄个体数量的分布情况,能客观的体现种群的发展和演变趋势^[22]。依据径级频率分布的形状,24 个树种可归纳为 5 个种群结构类型,即单峰型(Unimodal type)、间歇型(Sporadic type)、双峰型(Bimodal type)、金字塔型(Pyramid type)和单柱型(Unibar type)(图 2)。各类型的代表树种和主要特征如下:(1)单峰型树种有落叶阔叶乔木树种野漆树、枫香和鹅掌楸、常绿阔叶树种青冈栎以及针叶乔木树种黄山松,这些种群只有少数大径级个体出现,径级频率分布呈现一至数个不连续的单峰状径级,但缺乏小径级的后续更新个体,从种群的发展趋势看属于衰退类型。(2)间歇型也称多峰型,其主要树种有常绿阔叶乔木树种猴头杜鹃、木荷、多脉冬青、多脉青冈和针叶乔木树种南方铁杉、柳杉等。这些种群在南方铁杉群落内个体数较多,且主要集中在小径级阶段,幼树或中径级个体死亡率较高,数量相对较少,但种群又具有一定数量的成年个体,径级频率分布存在不连续现象,有多个单峰出现,种群发展趋势呈间歇性发展。(3)双峰型也称逆-J 字型,代表树种为鹿角杜鹃一种常绿阔叶乔木树种。个体的径级分布为连续分布,并呈现出小径级处的大峰和大径级处的小峰两个峰,该树种具有一定的小径级个体储备以保证其种群的更新,故从种群的发展趋势看为稳定型种群类型。(4)金字塔型的树种为厚皮香、隔药铃、马醉木和红花油茶 4 种常绿亚乔木树种。个体径级频率呈连续性分布,个体主要集中在小径级阶段,一般无大径级个体出现,种群发展趋势为增长型。(5)单柱型的树种有浙江樟、尖连蕊茶、朱砂根、扁枝越橘等常绿阔叶灌木树种和针叶灌木树种白豆杉以及落叶阔叶树种石灰花楸。这些树种只有在小径级存在个体分布,无明显的增加趋势,对短期内群落的发展影响不大。

4 结论与讨论

群落组成树种的数量、空间配置不同,形成了群落树种不同的结构格局,其物种多样性在垂直结构上亦不同^[23]。物种多样性作为测定群落结构水平的指标,可以较好地反映群落的结构特征。从该群落层次多样性格局来看,灌木层 > 乔木层。形成的原因一方面由于乔木层树种种类相对固定,且猴头杜鹃数量占据统治地位,另一方面灌木层除了灌木树种外,还包括了绝大多数乔木树种的幼苗、幼树,这都造成灌木层的多样性指数高于乔木层。黄世国等^[24]的研究结果也显示:正常发展的亚热带森林中,林冠下面能够容纳较多的物种,

从而具有较高的物种多样性,这符合亚热带森林生态系统普遍的规律。群落中乔木树种高度大都处于 6 ~ 14m 之间,位于乔木中层,乔木上层和下层个体却相对较少,这可能与南方铁杉群落的树种组成和演替阶段有关,群落中存在较多的猴头杜鹃,造成群落郁闭度较大,乔木下层植物生长受限。另外,此群落中物种丰富度、多样性和均匀度均较低,可见此群落为不稳定的群落,还处于某个演替发育阶段。彭少麟^[25]的研究认为:一个较成熟的亚热带森林群落往往具有较高的物种多样性和均匀度。

树种的生物学、生态学特征决定了该物种在不同演替阶段群落的地位和作用是主要还是从属,在群落演替过程中是替代还是被替代。而树种的种群结构类型则是其所处地位和作用、以及发展过程和趋势的综合表现。因此,根据种群结构类型的特征,可确定各树种的更新类型并推测群落的变化趋势^[6,7]。单峰型的野漆树、枫香、鹅掌楸、青冈栎和黄山松虽然分别为落叶、常绿阔叶和针叶高大乔木,生活型有所不同,但均为阳性树种,具有相似的生态特性。黄成林等^[26]的研究显示:黄山松是强阳性树种,耐瘠薄、干旱,且种子散布能力强,更新容易,能作为先锋种侵入裸岩和草甸,但在郁闭度较大的群落中无法很好地实现自我更新。贺善安和郝日明^[27]对鹅掌楸的研究表明在森林覆盖率大的生境中不利于鹅掌楸幼龄树的林窗更新。野漆树和枫香的幼苗耐荫性也较差。青冈栎虽为常绿阔叶树种,但其幼苗更新需要光照条件,在底荫的情况下同样生长不良^[28]。这些种类虽然为样地内群落乔木层的主要组成种,但几乎以单株形式分布于群落中,因耐荫性差,只有在有单株或数株个体枯死、倒伏形成小面积林窗内才能获得更新机会。因此,单峰型树种多为先锋种或林



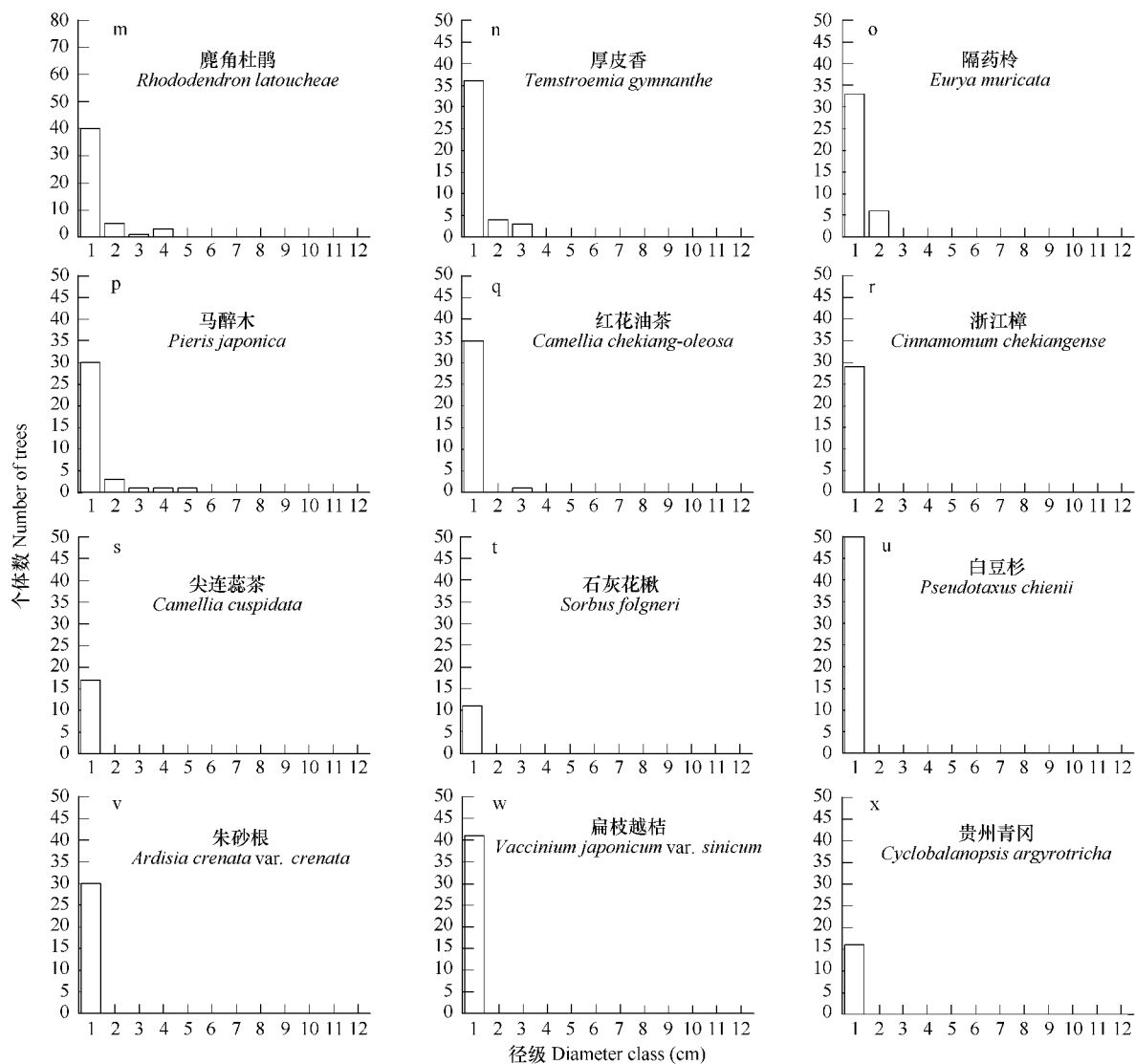


图2 南方铁杉群落内各种群的径级频率分布图

Fig. 2 Diameter class frequency distribution for each tree species in the *Tsuga tchekiangensis* community

: a ~ e: 单峰型 Unimodal type, f ~ l: 间歇型 Sporadic type, m: 双峰型 Bimodal type, n ~ q: 金字塔型 Pyramid type, r ~ x: 单柱型 Unibar type

窗更新种,在演替后期比较稳定的群落中,将最终衰退消失。野外调查显示群落内这些树种只有少量大径级个体出现,缺乏幼苗和幼树。由于林内郁闭度比较大,如果群落中不出现重大干扰或林窗,随着演替进行,这些树种的成年个体不断死亡,数量逐渐减少,最后势必被其它种群挤出此群落。

间歇型的猴头杜鹃、木荷、多脉冬青、多脉青冈为常绿阔叶树种,是主要的林冠层构成种,种群结构为不连续生长型。从生态特性方面来看,这些树种具有中等程度耐荫或者耐荫的特性,幼苗的耐荫性较好。钱莲文等^[29]对长苞铁杉林林隙内外更新层主要树种的生态位进行研究,结果显示猴头杜鹃的非林隙生态位宽度位序居前,而在林隙内有所下降,表明其幼苗具有一定的耐荫性。闫淑君等^[30]的研究显示木荷幼苗在底荫群落中生长良好,能够实现自我更新。多脉青冈常组成小片纯林,在幼苗期也可忍受一定程度的庇荫,光适应性较强^[31]。随着种群年龄的增加,间歇型个体的耐荫性存在一定程度的降低,经常出现在干扰适度、面积较大的林隙内或林缘部。木荷由于独特的生物学特性,成年个体生长喜光,在较大的林隙中仍有较好的更新^[32]。从演替过程中的位置来看,间歇型的一些种类具有介于先锋种与顶级种之间的性质,如针叶树种南方铁杉也属于间歇型,但由于南方铁杉生长缓慢,且树种寿命可达千年^[10],可以延续至顶级群落并成为优势种。木荷、猴

头杜鹃等树种适应环境的能力较强,能在一定演替阶段内长期存在,是演替系列群落的优势种^[29]。因此,大多数的间歇型树种可以认为是林冠组成种中尚未分化完全的顶级性先锋种。

双峰型的麂角杜鹃为耐荫性极强的常绿阔叶乔木,群落中除有大量的幼年个体外,还有一定数量的大径级个体。由于种子萌发和幼苗生长对光照要求不是很严格,种群的更新相对于其它树种较容易,种群处于增长状态。袁建国等^[32]研究的石垌林场长绿阔叶林种群生态位特征表明:麂角杜鹃的在亚热带长绿阔叶林中的生态位宽度很大,与林内其它树种的生态位重叠也较大。故双峰型的麂角杜鹃是亚热带长绿阔叶林顶级群落的优势种和主要组成种。

金字塔型的厚皮香、隔药铃、马醉木和红花油茶四种常绿亚乔木或大灌木树种耐荫性强,种群结构稳定,是顶级群落亚乔木层和灌木层的主要组成种。单柱型的浙江樟、尖连蕊茶、朱砂根、扁枝越桔等为具有耐荫性的常绿阔叶灌木,是顶级群落或演替系列群落灌木层的重要树种。同为单柱型的针叶树种白豆杉生长缓慢,种子萌发率低,在郁闭度 0.6~0.8 时生长良好,但在庇荫环境中难以与阔叶树种竞争^[33],最终必然被其它灌木树种所取代。

种群特征及其更新类型的研究,是阐明群落主要组成种在群落中的功能地位、演替过程中作用的重要途径,也可成为诊断群落演替阶段的一种方法^[6]。综合本次调查结果,群落优势种猴头杜鹃、南方铁杉和木荷均为间歇型,猴头杜鹃、木荷为我国亚热带常绿阔叶林的主要优势种,南方铁杉在九龙山高海拔地区林地中优势度明显,但这 3 个树种与种群结构为双峰型的麂角杜鹃相比,其更新是不连续和波动的,表现出来的是顶级群落的先锋种的特征^[2]。因此,本群落只是处于顶级阶段的前期,并未达到最终阶段。群落将逐渐向双峰型为优势种的群落发展,另外,群落内当前树种也可能被其它树种所入侵取代。

作为国家三级濒危保护植物,加强对南方铁杉群落的保护,具有很高的学术价值和保护意义^[9,12]。在本群落中,南方铁杉生长旺盛,含有成年个体,而且存在一定数量的幼苗、幼树,具有一定的更新率,但种群年龄结构属于间歇型,如不加以保护,南方铁杉势必为其它树种所取代。因此对南方铁杉群落的适当人为干扰显得尤为重要。由于南方铁杉以种子进行繁殖^[11],且只有在环境适宜的斑块中才能萌发。另外,南方铁杉花粉无气囊,多数散布距离不远,散布能力小,自然迁移能力很低^[8,34],造成南方铁杉种群在幼苗阶段强烈的聚集分布。在未来的保护中,应对天然林进行适度的人为干扰(择伐、间伐),特别注意间伐乔木层和灌木层树种如猴头杜鹃、木荷、麂角杜鹃等,适当扩大林窗面积,以降低林地郁闭度,促进南方铁杉种子萌发成幼苗,加强群落通风条件,促进其花粉萌发。在后续研究中,也有必要进一步加强南方铁杉种群生态学和繁殖生态学等的研究,揭示其种间关系、种子萌发特性、遗传多样性等特点,为南方铁杉天然林的有效保护及科学管理提供依据。

References:

- [1] Qu Z X. Plant Ecology. Beijing: Higher Education Press, 1984. 2—155.
- [2] Wu X P, Zheng Y, Ma K P. Population distribution and dynamics of *Quercus liaotungensis*, *Fraxinus rhynchophylla* and *Acer mono* in Dongling Mountain, Beijing. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44 (2): 212—223.
- [3] Arista M. The structure and dynamics of an *Abies pinsapo* forest in southern Spain. *Forest Ecology and Management*, 1995, 74: 81—89.
- [4] Kang H J, Chen Z L, Liu P, *et al.* Study on the population structure and distribution pattern of *Emmenopterys henryi* in Dapanshan Natural Reserve of Zhejiang Province. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27 (1): 389—396.
- [5] Liu J M. The reproductive and regenerative countermeasures of the main woody species in Maolan Karst forest. *Scientia Silvae Sinicae*, 2000, 36 (5): 114—122.
- [6] Da L J, Yang Y C, Song Y C. Population structure and regeneration types of dominant species in an evergreen broadleaved forest in Tiantong national forest Park, Zhejiang province, eastern China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28 (3): 376—384.
- [7] He H B, Zhang H J, Jia G X. Population structure and spatial distribution pattern of *Ammopiptanthus mongolicus* in Dengkou County, Inner Mongolia autonomous region. *Scientia Silvae Sinicae*, 2006, 42 (10): 13—18.
- [8] Guo L J, Hong S R, Xia H Y. Analysis on the number dynamic of *Tsuga tchekiangensis* population in Wuyishan Nature Reserve. *Journal of*

Shangrao Normal College, 2006, 26(6): 74—78.

- [9] Zheng W J. Taxonomic and phytogeographic studies on Chinese tree species. *Scientia Silvae Sinicae*, 1981, (04): 453—455.
- [10] Chen Y Z. Plant and animal resources in natural reserve of Wuyishan Mountain. *Resource Science*, 1994, (03): 65—67.
- [11] Huang X G, Xie Q. A preliminary study on the structure and dynamics of the *Tsuga tchekiangensis* population on Maorshan Mountain. *Journal of Guangxi Normal University*, 2000, 18(2): 86—90.
- [12] Feng L, Hong W, Wu C Z, *et al.* Study on the dynamics of the endangered plant population of *Tsuga tchekiangensis*. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2003, 21(5): 401—405.
- [13] Zhang F G. A Study on the natural resources of Jiulongshan Nature Reserve in Zhejiang Province. Beijing: China Forestry Publishing House, 1996. 1—15.
- [14] Shi X H, Xu X B, Zhang W H. Study on the niche of the main populations in *Abies chensiensis* community. *Bulletin of Botanical Research*, 2007, 27(3): 345—349.
- [15] Ma K P, Liu Y M. Measurement of biodiversity I. Measurement of α -biodiversity (lower). *Chinese Biodiversity*, 1994, 2(4): 231—239.
- [16] Sun R Y, Li Q F, Niu C J, *et al.* Basic Ecology(1st edition). Beijing: Higher Education Press, 2002. 141—147.
- [17] Zhang J T. Mathematical ecology. Beijing: Sciences Press, 2004. 243—266.
- [18] Pielou E C. An Introduction to Mathematical Ecology. New York: Wiley Interscience, 1969.
- [19] Magurran A E. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton: New Jersey, 1988.
- [20] Zhang W H, Wang Y P, Kang Y X, *et al.* Spatial distribution pattern of *Larix chinensis* population in Taibai Mt. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(2): 207—212.
- [21] Wu Z Y, Wang H S. Chinese nature geography. Plant geography(upper volume). Beijing: Science Press, 1983.
- [22] Hao C Y, Liu P, Wu Z W. Study on *Heptacodium miconioides* population structure and spatial distribution pattern in the central Zhejiang Province. *Forest Research*, 2006, 19(6): 778—784.
- [23] Fan H B. Structure features of *Castanopsis kawakamii* community. *Scientia Silvae Sinicae*, 2000, 36(2): 6—12.
- [24] Peng S L. Forest community dynamics in south subtropics. Beijing: Science Press, 1996.
- [25] Huang S G, Lin S Z, Cao G Q, *et al.* Primary study on the characteristics of species diversity in Chinese-fir and broad-leaved mixed forests in different habitats. *Biodiversity Science*, 2001, 9(2): 162—167.
- [26] Huang C L, Wu Z M, Cheng X H. Study on major plant community types and successional rules of *Pinus taiwanensis* community in Mt. Huangshan, China. *Journal of Anhui Agricultural University*, 1999, 26(4): 388—393.
- [27] He S N, Hao R M. Study on the natural population dynamics and the endangering habitat of *Liriodendron chinense* in China. *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, 23(1): 87—95.
- [28] Hu G, Liang S C, Zhang Z H, *et al.* Quantitative analysis of *Cyclobalanopsis glauca* community on Karst hills of Guilin. *Journal of Northwest Forest University*, 2007, 22(5): 32—36.
- [29] Qian L W, Wu C Z, Hong W, *et al.* The niche of the dominant species in the regeneration layer of *Tsuga longibracteata* forest gaps and non-gaps. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 2005, 34(3): 330—333.
- [30] Yan S J, Hong W, Wu C Z. Gap phase regeneration in mid-subtropical evergreen broad-leaved forest in Wanmulin, Fujian. *Scientia Silvae Sinicae*, 2004, 40(6): 25—31.
- [31] Li X Z, Peng F, Xu Y C, *et al.* Diurnal variation of leaf gas exchange in *Cyclobalanopsis multinervis* and *Michelia foveolata* seedlings under different shadings. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2005, 22(4): 380—384.
- [32] Ai J G, Wu G H, Chen J Y, *et al.* Niche characteristics of plant population in evergreen broad-leaved forest in Shiyang forest centre. *Journal of Zhejiang University (Agric. & Life Sci.)*, 2006, 32(5): 576—584.
- [33] Lin S S, Shen R J, Guo W, *et al.* Study on the communities of *Pinus taiwanensis*, *Pseudotsuga chienii* and *Rhododendron simiarum* in Sanqing Mountain, Jiangxi. *Ecology and Environment*, 2007, 16(3): 912—919.
- [34] Li W Y. Quaternary vegetation and environment in China. Beijing: Science Press, 1998. 142—154.

参考文献:

- [1] 曲仲湘. 植物生态学. 北京: 高等教育出版社, 1984. 2~155.
- [4] 康华靖, 陈子林, 刘鹏, 等. 大盘山自然保护区香果树种群结构与空间分布格局. *生态学报*, 2007, 27(1): 389~396.
- [5] 刘济明. 茂兰喀斯特森林主要树种的繁殖更新对策. *林业科学*, 2000, 36(5): 114~122.
- [6] 达良俊, 杨永川, 宋永昌. 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型. *植物生态学报*, 2004, 28(3): 376~384.

- [7] 何恒斌, 张惠娟, 贾桂霞. 磴口县沙冬青种群结构和空间分布格局的研究. 林业科学, 2006, 42(10): 13~18.
- [8] 郭连金, 洪森荣, 夏华炎. 武夷山自然保护区濒危植物南方铁杉种群数量动态分析. 上饶师范学院学报, 2006, 26(6): 74~78.
- [9] 郑万钧. 中国树种分类分布的研究. 林业科学, 1981, 17(04): 453~455.
- [10] 陈易之. 武夷山自然保护区动、植物资源. 资源科学, 1994, (03): 65~67.
- [11] 黄宪刚, 谢强. 猫儿山南方铁杉种群结构和动态的初步研究. 广西师范大学学报(自然科学版), 2000, 18(2): 86~90.
- [12] 封磊, 洪伟, 吴承祯, 等. 珍稀濒危植物南方铁杉种群动态研究. 武汉植物学研究, 2003, 21(5): 401~405.
- [13] 张方钢. 浙江九龙山自然保护区自然资源研究. 北京: 中国林业出版社, 1996. 1~15.
- [14] 史小华, 许晓波, 张文辉. 秦岭冷杉群落主要种群生态位研究. 植物研究, 2007, 27(3): 345~349.
- [15] 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法 I. α 多样性的测度方法(下). 生物多样性, 1994, 2(4): 231~239.
- [16] 孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟, 等. 基础生态学(第一版). 北京: 高等教育出版社, 2002. 141~147.
- [17] 张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2004. 77~96.
- [20] 张文辉, 王延平, 康永祥, 等. 太白山太白红杉种群空间分布格局研究. 应用生态学报, 2005, 16(2): 207~212.
- [21] 吴征镒, 王荷生. 中国自然地理. 植物地理(上册). 北京: 科学出版社, 1983.
- [22] 郝朝运, 刘鹏, 邬周伟. 浙江中部七子花种群结构与空间分布格局的研究. 林业科学研究, 2006, 19(6): 778~784.
- [23] 樊后保. 格氏栲群落的结构特征. 林业科学, 2000, 36(2): 6~12.
- [24] 黄世国, 林思祖, 曹光球, 等. 不同生境中杉阔混交林物种多样性特征初步研究. 生物多样性, 2001, 9(2): 162~167.
- [25] 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学. 北京: 科学出版社, 1996.
- [26] 黄成林, 吴泽民, 陈晓红. 黄山山顶面区主要植物群落类型及黄山松群落演替规律的探讨. 安徽农业大学学报, 1999, 26(4): 388~393.
- [27] 贺善安, 郝日明. 中国鹅掌楸自然种群动态及其致危生境的研究. 植物生态学报, 1999, 23(1): 87~95.
- [28] 胡刚, 梁士楚, 张忠华, 等. 桂林岩溶石山青冈栎种内与种间竞争的数量关系. 西北林学院学报, 2007, 22(5): 32~36.
- [29] 钱莲文, 吴承祯, 洪伟, 等. 长苞铁杉林林隙内外更新层主要树种生态位. 福建农林大学学报(自然科学版), 2005, 34(3): 330~333.
- [30] 闫淑君, 洪伟, 吴承祯. 福建万木林中亚热带常绿阔叶林林隙更新研究. 林业科学, 2004, 40(6): 25~31.
- [31] 李晓征, 彭峰, 徐迎春, 等. 不同遮荫下多脉青冈和金叶含笑幼苗叶片的气体交换日变化. 浙江林学院学报, 2005, 22(4): 380~384.
- [32] 袁建国, 吴谷汉, 陈锦宇, 等. 石垌林场省级森林公园常绿阔叶林种群生态位特征. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2006, 32(5): 576~584.
- [33] 林石狮, 沈如江, 郭微, 等. 江西三清山台湾松+白豆杉-猴头杜鹃植物群落研究. 生态环境, 2007, 16(3): 912~919.
- [34] 李文漪. 中国第四纪植被与环境. 北京: 科学出版社, 1998. 142~154.