

517-524

第16卷第5期

1996年10月

生态学报

ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol. 16, No. 5

Oct., 1996

# 四川大头茶种群生殖生态学研究

## I. 生殖年龄、生殖年龄结构及其影响因素研究

苏智先

(四川师范学院生物多样性研究中心, 南充, 637002)

钟章成、杨万勤 黎云祥

(西南师范大学生物系, 重庆, 630715)

S 792.990.2

A

**摘要** 系统地研究了缙云山大头茶(*Gordonia acuminata*)种群的生殖年龄、生殖年龄结构及其影响因子。研究表明,大头茶种群的  $Ar_{min}$ 、 $Ar_{max}$ 、 $\bar{Ar}$  和  $Apc$  值分别为 10 a、88a、34a 和 78a, 但随群落结构复杂性程度的增加其生殖年龄逐渐递增。缙云山大头茶种群的生殖年龄结构和兴文地区的相似, 均为增长型, 但前者生殖年龄结构较后者复杂, 且前者之生殖年龄结构在不同生境(甚至同一群落的不同海拔样地)中呈现不同类型。影响大头茶种群生殖年龄和生殖年龄结构的主要因子是群落生境类型、幼株积累生物总量的能力、群落透光度、土壤类型、海拔高度和坡向等。

**关键词:** 四川大头茶种群, 生殖生态, 生殖年龄, 生殖年龄结构, 影响因子。

## STUDIES ON THE REPRODUCTIVE ECOLOGY OF *GORDONIA ACUMINATA* POPULATION

### I. STUDIES ON THE REPRODUCTIVE AGE, REPRODUCTIVE AGE STRUCTURE AND THEIR AFFECTING FACTORS

Su Zhixian

(Research Center of Biological Diversity, Sichuan Normal College, Nanchong, 637002)

Zhong Zhangcheng Yang Wanqin Li Yunxiang

(Department of Biology, Southwest China Normal University, Chongqing, 630715)

**Abstract** *Gordonia acuminata* is one of the dominant tree species of subtropical evergreen broad-leaved forest in China. This paper systematically deals with the reproductive age, the reproductive age structure and the affecting factors of *Gordonia acuminata* population in Jinyun Mountain. The results show the values of  $Ar_{min}$ ,  $Ar_{max}$ ,  $\bar{Ar}$  and  $Apc$  of *Gordonia acuminata* population were 10 years, 88 years, 34 years and 78 years respectively, but the reproductive age increased with the complexity of the community structure. The reproductive age structure of *Gordonia acuminata* population in Jinyun Mountain, like that in Xingwen region, belonged

• 本研究系国家自然科学基金重点资助项目, 批准号 39330050。

收稿日期: 1996-02-10, 修改稿收到日期: 1995-12-10。

expanding type of the reproductive age structure. However, the former is more complex than the latter by having different types of reproductive age structures in the different habitats (even in plots of different altitudes within the same community). The main factors affecting the reproductive age and the reproductive age structure of *Gordonia acuminata* population are the types of community habitat, the capacity of accumulating the total biomass of young tree, the transparency of community, the type of soil, the altitude and the slope etc.

**Key words** *Gordonia acuminata* population, reproductive ecology, reproductive age, reproductive age structure, affecting factors.

植物生殖生态学的研究始于本世纪 70 年代,近 20 多年的主要精力集中于生殖对策的生理学和统计学方面的研究<sup>[1]</sup>,对生殖配置(RA)和生殖值(RA)的研究也有一定进展,且其研究对象多为草本,少为灌木,亚热带乔木种群生殖生态学的研究,尚未见报道。本文作者以我国中亚热带常绿阔叶林优势乔木树种四川大头茶(*Gordonia acuminata*)种群为研究对象,系统探索该种群的生殖过程与其生活史各阶段间的相互关系,以及生殖过程与其环境间的作用规律,从而揭示四川大头茶种群的生殖适应机理。本文仅对四川大头茶种群在不同环境条件下的生殖年龄、生殖年龄结构,以及对影响生殖成熟的时间、生殖进程、生殖年龄结构等因子进行系统分析,为研究该种群生殖适应机理提供参考资料,同时也为其它乔木种群生殖年龄和生殖年龄结构的研究,提供可靠研究方法。大头茶还是亚热带硬杂木林中的速生优质材积树种,其树干通直、木材坚硬、质地细、纹理好,是家具和建筑等的重要材料,因此,本研究对其资源的经营管理和合理持续开发利用具有重要意义。

## 1 研究方法

### 1.1 样地选择

四川大头茶(以下简称大头茶)是我国亚热带常绿阔叶林中的主要优势乔木树种之一。重庆缙云山是典型的中亚热带湿润常绿阔叶林区,但因人为和自然影响,该山的常绿阔叶林群落处于不同演替阶段<sup>[2-4]</sup>。作者通过全山踏察,选择 6 类生境(常绿阔叶林、针阔混交林、大头茶纯林、大头茶人工林、竹林采伐迹地和林缘旷地)中的大头茶种群为其研究对象,以便用于大头茶种群生殖年龄、生殖年龄结构及其影响因子分析等。

### 1.2 研究方法

**1.2.1 生物因子的测定** ① 大头茶种群生殖现象的调查。作者于 1994 年 5~6 月(果期)、8 月(孕蕾期)、10 月(盛花期)分别对缙云山已选定的 6 类生境中的所有大头茶个体进行了每株调查,并对具有生殖现象(孕蕾或开花)的个体逐一标记。② 大头茶种群初次生殖年龄的计测。分别对各类生境中已标记的个体采用年轮法计测其年龄,然后按生境类型分别进行统计,各类生境中具生殖现象的年龄最小者的年龄,即为该类生境中大头茶种群的初次生殖年龄。③ 初次生殖个体的生物因子计测。分别对各类生境中的初次生殖个体进行如下指标计测:树高、冠幅、胸径、地上部分各器官的生物量、每叶面积、每叶重、现存总叶重、叶面积指数,以及所在群落的盖度等。

**1.2.2 非生物因子的测定** 对各类生境中的样地分别测定群落透光度、海拔高度、坡度、坡向、土壤类型、土壤有机质含量、土壤含水量、土壤 pH 值和土壤厚度(表 1)。

### 1.3 数据处理

表 1 缙云山 6 类生境中的四川大头茶种群及其环境资料

Table 1 The data of *Gordonia acuminata* population in six types of habitat in Jinyun Mountain and its environmental/conditions

| 生境编号<br>No. of habitat | 地理位置<br>Geographical site        | 生境类型<br>Types of habitat   | 海拔高度<br>Above sea level (m) | 坡向<br>Aspect | 坡度<br>Slope | 大头茶种群的年龄<br>Age of <i>Gordonia acuminata</i> (a) | 群落透光度<br>Transparence of community (%) | 土壤含水量<br>Moisture content of soil (%) | 土壤有机质含量<br>Organic matter content of soil (%) | 土壤 pH 值<br>pH value of soil | 调查点<br>Thickness of soil (m) |
|------------------------|----------------------------------|--|-----------------------------|--------------|-------------|--|--|---------------------------------------|---|-----------------------------|------------------------------|
| 1                      | 青龙寨<br>Qinglongzhai              | 常绿阔叶林<br>Evergreen broad-leaved forest                           | 880                         | SW80°        | 80°         | 88   | 52                                     | 11.4                                  | 2.34  | 6.2                         | 0.20                         |
| 2                      | 乌龙岗<br>Wulonggang                | 针阔混交林<br>The mixed forest of coniferous and broad-leaved species | 680                         | NE20°        | 72°         | 75   | 86                                     | 14.7                                  | 3.13  | 5.8                         | 0.51                         |
| 3                      | 杉木园<br>Shanmuyuan                | 四川大头茶林<br><i>Gordonia acuminata</i> forest                       | 870                         | SW22°        | 26°         | 70   | 37                                     | 24.6                                  | 3.27  | 6.0                         | 0.36                         |
| 4                      | 五指峰下<br>At the foot of Wuzhifeng | 四川大头茶人工林<br>Artificial forest of <i>Gordonia acuminata</i>       | 710                         | NE20°        | 11°         | 14   | 73                                     | 25.8                                  | 3.10  | 6.1                         | 1.13                         |
| 5                      | 五指峰下<br>At the foot of Wuzhifeng | 竹林采伐迹地<br>The cut-over land of bamboo forest                     | 750                         | NE25°        | 24°         | 32   | 98                                     | 26.7                                  | 3.80  | 6.2                         | 1.21                         |
| 6                      | 杉木园<br>Shanmuyuan                | 林缘旷地<br>Forest edge wilderness                                   | 840                         | SW30°        | 30°         | 27   | 87                                     | 24.5                                  | 3.41  | 6.1                         | 0.59                         |

\* 该类生境中含有 3 株以上的最大年龄。The age of the population was defined as the oldest age class which contains not less than three trees in the habitat.

种群的生殖年龄( $A_r$ )系指种群内具有生殖能力个体的年龄。生殖年龄包括最小生殖年龄( $A_{r_{min}}$ )(初次生殖年龄或生殖成熟年龄)、最大生殖年龄( $A_{r_{max}}$ )(即一生中最后一次生殖时的年龄)和平均生殖年龄( $\bar{A}_r$ )。种群的平均生殖年龄用下式进行计算:

$$\bar{A}_r = \sum_{i=1}^n A_i/n \quad (1)$$

式(1)中, $\bar{A}_r$ 为种群中具生殖能力个体的平均年龄, $A_i$ 为种群中第*i*个生殖个体的年龄, $n$ 为种群中生殖个体的总数。

种群的周限生殖年龄( $A_p$ )系指种群在其生活周期内的最长生殖期限年龄。用下式进行计算:

$$A_p = A_{r_{max}} - A_{r_{min}} \quad (2)$$

种群的生殖年龄结构按各类生境中的生殖个体分龄级进行统计,即可得到各类生境中大头茶种群的生殖年龄结构。

## 2 研究结果

### 2.1 大头茶种群的生殖年龄

**2.1.1 不同群落生境中大头茶种群的生殖年龄** 大头茶为多年生多次结实乔木。缙云山大头茶种群生殖成熟的平均年龄为 10 a,但不同群落生境中大头茶种群生殖成熟的年龄( $A_{r_{min}}$ )各异(表 2)。常绿阔叶林中大头茶种群的  $A_{r_{min}}$  值为 12 a,针阔混交林中大头茶种群的  $A_{r_{min}}$  值为 9 a,在大头茶纯林、大头茶人工林、竹林采伐迹地和林缘旷地中,大头茶种群的  $A_{r_{min}}$  值分别为 13 a、10 a、8 a、9 a。

表 2 不同群落生境中大头茶种群的生殖年龄

Table 2 The reproductive age of *Gordonia acuminata* population at different kinds of community habitat in Jinyun Mountain

| 生境号 No. of habitat | I  | II | III | IV | V  | VI |
|--------------------|----|----|-----|----|----|----|
| $A_{r_{min}}$      | 12 | 9  | 13  | 10 | 8  | 9  |
| $A_{r_{max}}$      | 88 | 75 | 70  | 14 | 34 | 27 |
| $\bar{A}_r$        | 59 | 42 | 45  | 10 | 17 | 16 |
| $A_p$              | 76 | 66 | 58  | 4  | 26 | 18 |

大头茶种群的  $A_{r_{max}}$  值随群落演替阶段不同而异(表 2)。大头茶种群的  $A_{r_{max}}$  值在群落演替初期(V和VI号生境中)较低,仅有 30 a 左右;在群落演替的中期(II、III类生境中),其  $A_{r_{max}}$  值达 70 a 以上;在其顶极群落中,大头茶种群的  $A_{r_{max}}$  值可达 88 a 以上,在缙云山青龙寨还发现有大头茶的百岁大树(单株)。

大头茶种群的  $\bar{A}_r$  值和  $A_p$  值与群落的复杂性程度密切相关。在群落结构复杂的常绿阔叶林中,大头茶种群的平均生殖年龄( $\bar{A}_r$ )值接近老龄期(60 a 以上),该类群落中处于生殖阶段的个体趋于老化;针阔混交林和大头茶纯林中,其  $\bar{A}_r$  值处于中龄生殖期(30~50 a);IV~VI类生境中的  $\bar{A}_r$  值还处于幼龄生殖期(<20 a),大多数生殖个体均不足 20 a。大头茶种群的周限生殖年龄在不同生境中差异较大(人工群落IV除外),常绿阔叶林为 76 a,针阔混交林为 66 a,大头茶纯林 58 a,而竹林采伐迹地和林缘旷地中的大头茶种群之  $A_p$  值分别为 26 a 和 18 a。群落演替等级愈高,大头茶种群的  $A_p$  值也愈大。

**2.1.2 同一群落生境中大头茶种群的生殖年龄** 大头茶种群在同一群落的  $A_{r_{min}}$  值也因各

个体所处小环境不同而呈现一定规律性。大头茶种群的  $Ar_{min}$  值与生存群落的盖度成线性关系, 而群落的盖度与群落透光度成正比。现以乌龙岗针阔混交林中的 3 号样地(GM<sub>3</sub>)为例, 阐明群落透光度( $T_c$ )与大头茶种群生殖成熟年龄  $Ar_{min}$  间的关系(图 1), 其关系模型如下:

$$Ar_{min} = 21.4338 - 0.1479 T_c \quad (0 \leq T_c \leq 100) \quad r_{T_c} = -0.9453 \quad r_{D,0.01} = 0.8340 \quad (3)$$

经检验,  $Ar_{min}$  与  $T_c$  间具极显著的负相关关系。

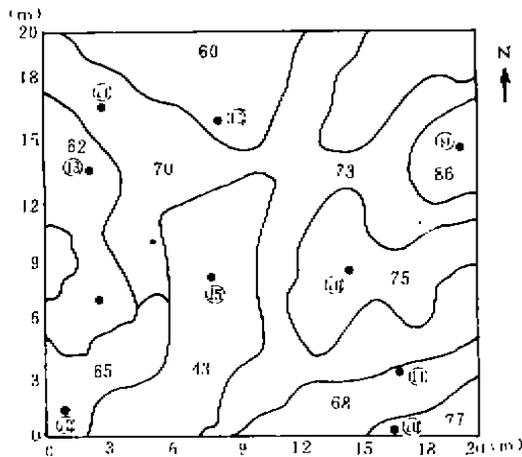


图 1 群落透光度与大头茶种群  $Ar_{min}$  值的关系

Fig. 1 The relationship of transparency of community and  $Ar_{min}$  of *Gordonia acuminata* population

"O" 以内的数字为大头茶的  $Ar_{min}$  值,

"O" 以外的数字是群落透光度,

All of the numbers in the circle are the  $Ar_{min}$  of *Gordonia acuminata*. The numbers which is out of the circle are the transparency of the community

同一群落类型中, 由于海拔高度和地形的不同, 大头茶种群的  $Ar_{max}$  也呈现显著差异。如常绿阔叶林的 3 个样地海拔高度分别为 880 m、840 m 和 820 m, 其土壤厚度和土壤有机质含量也随海拔高度增加, 各样地中大头茶种群的  $Ar_{max}$  值也随海拔降低而递增, 分别为 70 a、85 a、90 a。又如针阔混交林的 4 个样地海拔高度依次为: GM<sub>1</sub>730 m、GM<sub>2</sub>720 m、GM<sub>3</sub>680 m、GM<sub>4</sub>670 m, 土壤厚度和土壤有机质含量也依次增加, 各样地中大头茶种群的  $Ar_{max}$  值也随海拔降低而增加, 即 GM<sub>1</sub>50 a、GM<sub>2</sub>55 a、GM<sub>3</sub>58 a、GM<sub>4</sub>78 a。 $A_{pc}$  值也与海拔高度、土壤厚度和土壤有机质含量密切相关, GM<sub>1</sub>、GM<sub>2</sub>、GM<sub>3</sub> 和 GM<sub>4</sub> 样地中的  $A_{pc}$  值分别为 41 a、46 a、49 a 和 69 a。

同一群落相同海拔高度的不同坡向, 其  $Ar_{min}$  和  $Ar_{max}$  也有较大差异。研究表明,  $Ar_{min}$  值总是阳坡小于阴坡, 而  $Ar_{max}$  则相反。

## 2.2 大头茶种群的生殖年龄结构

### 2.2.1 不同群落生境中大头茶种群的生殖年龄结构

将 6 类生境中大头茶种群的生殖年龄资料分别整理, 以 1 年为一个龄级, 把各龄级的现存个体数作总和标准化后用年龄比表示。以龄级为横坐标, 年龄比为纵坐标, 作出缙云山 6 类生境中大头茶种群生殖年龄结构图(图 2a)和第 II 类生境中 4 个样地内大头茶种群的生殖年龄结构(图 2b)。图 2a 所示 6 类生境中, 其生殖年龄结构可分为 6 类: ① 初始增长型, 种群生殖个体的年龄在 20 a 以下(图 2a, IV); ② 增长型, 生殖个体不大于 30 a, 且个体数量较大(图 2a, VI); ③ 稳定型, 种群中幼龄、中龄和老龄生殖个体共存, 且以中龄和幼龄生殖个体为主(图 2a, I); ④ 衰退型(或下降型), 种群中生殖个体以中龄型占优势, 幼龄生殖个体太少(图 2a, III); ⑤ 衰老型, 种群中大多数生殖个体大于 30 a, 60 a 以上的大树超过 30%, 20 a 以下的生殖个体小于 10%(图 2a, II); ⑥ 残存型, 生殖个体大于 30 a, 且无幼龄生殖个体, 仅有的生殖个体孤存于生境中(图 2a, V)。从图 2 中还可看出, 虽然各类生境中大头茶种群的幼树(未进入生殖生长的个体)很多, 但发育为生殖个体的比例却随生境特点而异。

### 2.2.2 相同群落中大头茶种群的生殖年龄结构

在针阔混交林生境中大头茶种群的生殖

年龄结构属于稳定型,但该类群落的不同样地因海拔高度和小地形的差异,其生殖年龄结构类型各异(图 2,b)。GM<sub>1</sub> 样地和 GM<sub>2</sub> 样地中大头茶种群的生殖年龄结构属下降型;GM<sub>3</sub> 样地中的生殖年龄结构为增长型,大多数生殖个体小于 30 a,且 20 a 以下的生殖个体居多;GM<sub>4</sub> 样地中大头茶种群的生殖年龄结构属稳定型,老龄、中龄和幼龄生殖个体的比例接近。

**2.2.3 不同土壤生境中大头茶种群的生殖年龄结构** 1994 年 8 月,作者对四川兴文县石灰岩区域内的大头茶种群生殖年龄及其生殖年龄结构进行统计。该区位于 28°20', 105°5' E,与缙云山(29°49' N, 106°20' E)相比,纬度相差 1°29', 经度相差 1°15'。海拔高度(调查区内)为 780~860 m,与缙云山相近,其大头茶种群生殖成熟的年龄约为 8~12 a,  $\bar{A}_r$  为 10 a,但因该区域内人为破坏十分严重,大头茶种群的  $A_{r_{max}}$  大为降低(小于 50 a),生殖年龄结构简单,生殖个体的大多数年龄在 10~30 a 之间, >40 a 的个体极少,而小于 10 a 的非生殖个体数量特别大,整个种群的生殖年龄结构为增长型(图 3a)。缙云山大头茶种群的生殖年龄结构较复杂,最小生殖个体 10 a 左右,最大的生殖个体可达百年,整个种群的生殖年龄结构为典型的生长型,且处于营养生长的幼年个体数量也较大(图 3b),可见缙云山的生态环境适合大头茶种群的生息繁衍,故大头茶种群已成为常绿阔叶林和针阔混交林中的主要优势乔木成分之一。

## 2.3 影响大头茶种群生殖年龄及生殖年龄结构的因子

**2.3.1 生物因子** 影响大头茶种群生殖年龄及其年龄结构的生物因子很多,主要包括大头茶本身的生态生物学特性、种群密度、种间竞争和群落盖度等。

大头茶种群的生态生物学特性制约其生殖年龄和生殖年龄结构。研究表明,大头茶从种子种群发展到生殖成熟的种群需要经过以下阶段:① 萌发阶段(主要受土壤筛作用),② 幼苗阶段(光因子筛的作用占优势,90%以上的实生幼苗被淘汰),③ 幼株形成阶段(种内种间竞争成为主导因子),④ 由营养生长阶段进入生殖生长阶段。1994 年调查表明,一株年龄为 50 a 的大头茶每年可产生上万粒成熟种子,这些种子经过以上阶段后,仅有很少的种子后代能进入生殖生长阶段。通过对不同生境中初次生殖个体进行生态生物学特性分析表明,进入生殖生长阶段的个体,在环境因素稳定的条件下,其生殖成熟的年龄( $y$ )与其个体的胸径( $x_1$ )、胸围( $x_2$ )和株高( $x_3$ )呈显著回归关系,与地上部分积累的生物学量总和( $x_4$ )呈极显著回归关系,其回归模型如下:

$$Y_1 = 2.6598x_1 - 0.4596 \quad r_1 = 0.9519 \quad r_{0.05} = 0.8780 \quad (4)$$

$$Y_2 = 0.8314x_2 - 0.0792 \quad r_2 = 0.9024 \quad r_{0.05} = 0.8780 \quad (5)$$

$$Y_3 = 1.5362x_3 + 2.3537 \quad r_3 = 0.8391 \quad r_{0.05} = 0.8780 \quad (6)$$

$$Y_4 = 4.8902 + 0.0011x_4 \quad (2000 \leq x_4 \leq 8000) \quad r_4 = 0.9662 \quad r_{0.01} = 0.9590 \quad (7)$$

大头茶种群的种内种间竞争也是影响其生殖年龄和生殖年龄结构的重要因素,尤其是在幼株生长发育阶段,其密度越大,幼株形成率越低,进入生殖阶段的个体越少,即使进入生殖期后,其生殖能力也较密度低的生境中形成的同龄生殖个体差,如 GM<sub>3</sub> 样地中大头茶种群的生殖力比 GM<sub>4</sub> 同龄个体低得多。从种间竞争来看,常绿阔叶林内的种间竞争比针阔混交林强得多,故常绿阔叶林中大头茶种群的生殖力比针阔混交林低得多,其生殖年龄前者也比后者大。

群落盖度( $x_5$ )与大头茶种群生殖成熟年龄( $A_{r_{min}}$ )有显著回归关系,其模型如下:

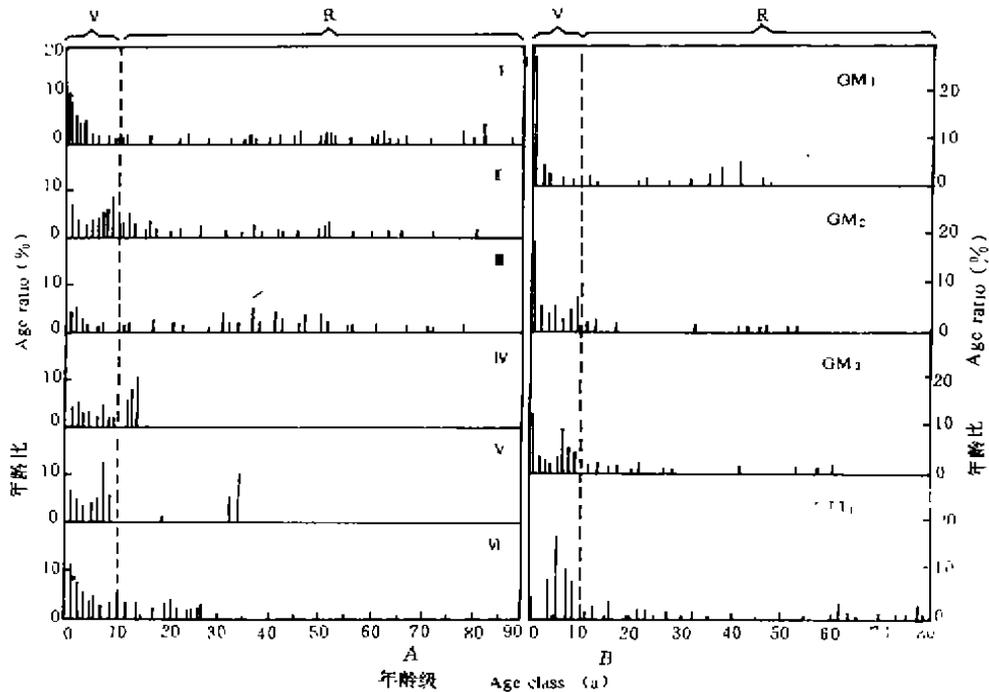


图 2 缙云山大头茶种群的生殖年龄结构

(a) 6 类生境的大头茶种群生殖年龄结构, The reproductive age structure of *Gordonia acuminata* population in six types of habitat. (b) 针阔混交林中 4 个样地内大头茶种群的生殖年龄结构, The reproductive age structure of *Gordonia acuminata* population at the four plots in mixed forest of coniferous and broad-leaved tree species. "V" 营养生长阶段, "V" Means vegetative growth period. "R" 生殖生长阶段, "R" Means reproductive growth period

$$Y_5 = 7.3239 + 0.0756x_5 \quad (0 \leq x_5 \leq 100) \quad r_5 = 0.93989 \quad r_{0.05} = 0.8780 \quad (8)$$

**2.3.2 非生物因子** 在生物因子相对稳定条件下, 非生物因子中, 以光照强度和土壤类型对大头茶生殖年龄与生殖年龄结构影响较大。土壤类型的影响见 2.2.3 所述。若以光照强度(%)为  $x_6$ , 大头茶种群生殖成熟年龄为  $Y_6$ , 其相关模型为:

$$Y_6 = 14.9891 - 0.0722x_6 \quad (0 \leq x_6 \leq 100) \quad r_6 = 0.9389 \quad r_{0.05} = 0.8780 \quad (9)$$

另外, 海拔高度、坡向和地形也是影响大头茶种群  $Ar_{min}$ 、 $Ar_{max}$  和  $A_{pc}$  的重要生态因子。

### 3 结论及讨论

种群的生殖年龄包括种群的最小生殖年龄( $Ar_{min}$ )、最大生殖年龄( $Ar_{max}$ )、平均生殖年龄( $\bar{Ar}$ )和周限生殖年龄( $A_{pc}$ )。缙云山大头茶种群的生殖年龄分别为:  $Ar_{min} = 10$  a、 $Ar_{max} = 90$  a、 $\bar{Ar} = 34$  a、 $A_{pc} = 80$  a。但不同群落生境中其生殖年龄各异, 其基本规律是: 群落演替阶段越接近顶极群落类型, 大头茶种群的生殖年龄越大, 反之则小。相同群落生境中大头茶种群的生殖年龄也因其小环境不同而发生变化。缙云山大头茶种群的生殖年龄结构较兴文地区大头茶种群的生殖年龄结构复杂, 但两者之生殖年龄结构均属增长型。前者的年

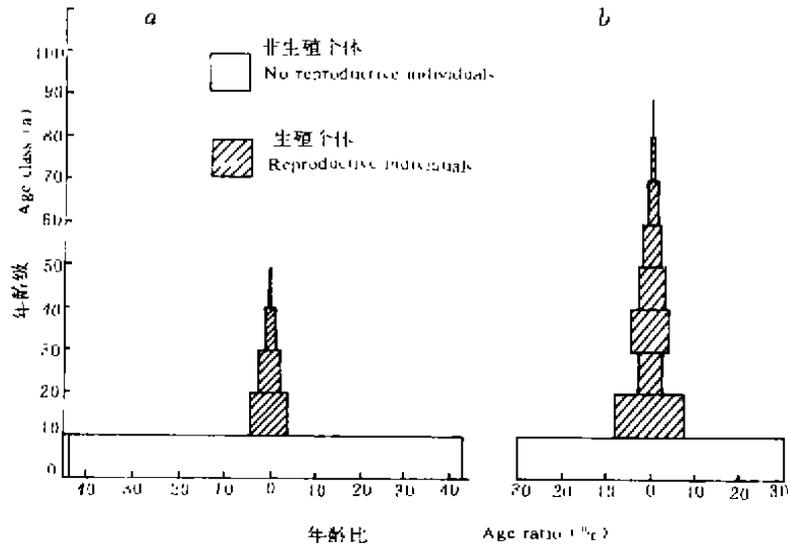


图3 不同土壤生境中大头茶种群的生殖年龄结构

Fig. 3 The reproductive age structure of *Gordonia acuminata* population in the different kinds of soil habitat

龄结构在不同生境中出现了不同类型,即使同一群落类型的不同海拔高度样地中,其生殖年龄结构也各不相同。

大头茶种群的生殖年龄相当复杂,其影响因子也很多,但以生物群落类型及其结构复杂性程度、大头茶幼株积累生物总量的能力、群落盖度或群落透光度、海拔高度、土壤类型、地形和坡向等因子影响较大。

### 参 考 文 献

- 1 Willson M. F., *Plant reproductive ecology*. John Wiley and sons Inc. N. Y. 1983
- 2 刘玉成等. 缙云山自然保护区区系组成成分分析, 常绿阔叶林生态学研究. 重庆: 西南师范大学出版社, 1988. 157~166
- 3 李旭光等. 缙云山大头茶生物生产量研究, 常绿阔叶林生态学研究. 重庆: 西南师范大学出版社, 1988. 234~252
- 4 钟章成. 常绿阔叶林生态学研究. 重庆: 西南师范大学出版社, 1988. 142~156