DOI: 10.5846/stxb201709171664

丁晖,徐辉,徐鲜钧,方炎明,陈水飞,李垚,葛晓敏,江宝兴.2011—2016年武夷山甜槠常绿阔叶林乔木层群落动态.生态学报,2018,38(20):

Ding H, Xu H, Xu X J, Fang Y M, Chen S F, Li Y, Ge X M, Jiang B X.Community dynamics of arbor layer in the *Castanopsis eyrei* evergreen broad-leaved forest in the Wuyi Mountains, Fujian Province, southeastern China in 2011—2016. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(20): - .

2011—2016年武夷山甜槠常绿阔叶林乔木层群落动态

丁 晖1,*,徐 辉2,徐鲜钧2,方炎明3,陈水飞1,李 垚3,葛晓敏1,4、江宝兴2

- 1 环境保护部南京环境科学研究所自然保护与生物多样性研究中心/武夷山国家生物多样性综合观测站/国家环境保护武夷山生态环境科学观测研究站/国家环境保护生物安全重点实验室,南京 210042
- 2 福建省武夷山生物研究所, 武夷山 354300
- 3 南京林业大学南方现代林业协同创新中心/生物与环境学院,南京 210037
- 4 南京大学生命科学学院,南京 210046

摘要:武夷山保存了典型的中亚热带原生性森林生态系统。加强武夷山常绿阔叶林研究,对支撑武夷山生态保护实践具有重要意义。2016年,对按照美国史密森热带研究所热带森林研究中心调查技术规范建立的甜槠常绿阔叶林样地进行了首轮复查,并从物种组成、群落多样性、重要值、死亡率、补员率、胸径等方面分析了其群落动态。结果表明:2016年的乔木个体为25科44属88种,较2011年增加了2科2属7种。群落的优势种组成及其优势程度变化不大,在重要值大于1的21个常见树种中,10个树种的重要值增高,11个降低。甜槠仍为建群种,其重要值略下降。乔木个体增加到3888个,年死亡率为1.31%,年补员率为2.98%。43个树种出现死亡,46个出现补员。4个常见树种的种群数量下降,16个上升。群落的平均胸径从4.82 cm增大为4.89 cm,5个常见树种的平均胸径下降,16个上升。死亡个体的平均胸径为4.47 cm,补员个体为1.67 cm。甜槠仍然将在乔木层,马银花和鹿角杜鹃在亚乔木层保持优势地位。在短期内群落结构不会出现较大的变化,但黄绒润楠、厚皮香等阴生树种和中性树种优势度的增加可能预示群落将向中生群落(顶级群落)演替。

关键词:种群更新;物种组成;群落结构;死亡率;补员率

Community dynamics of arbor layer in the *Castanopsis eyrei* evergreen broadleaved forest in the Wuyi Mountains, Fujian Province, southeastern China in 2011—2016

DING Hui^{1,*}, XU Hui², XU Xianjun², FANG Yanming³, CHEN Shuifei¹, LI Yao³, GE Xiaomin^{1,4}, JIANG Baoxing²

- 1 Research Center for Nature Conservation and Biodiversity/State Biodiversity Comprehensive Observation Station for Wuyi Mountains/State Environmental Protection Scientific Observation and Research Station for Ecological Environment of Wuyi Mountains/State Environmental Protection Key Laboratory on Biosafety, Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Environmental Protection, Nanjing 210042, China
- 2 Wuyi Mountains Biological Institute of Fujian Province, Wuyishan 354300, China
- 3 Co-Innovation Center for the Sustainable Forestry in Southern China / College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China
- $4\ School\ of\ Life\ Sciences\,,\ Nanjing\ University\,,\ Nanjing\ 210046\,,\ China$

Abstract: The Wuyi Mountains represent the primary forest ecosystem characteristic of the mid-subtropics. It is important to support biodiversity conservation in the Wuyi Mountains by strengthening research on the evergreen broad-leaved forests of

基金项目:环境保护部事业费项目;福建省公益类科研院所专项;国家环境保护标准项目

收稿日期:2017-09-17; 网络出版日期:2018-00-00

^{*} 通讯作者 Corresponding author. E-mail: nldinghui@ sina.com

these mountains. In 2016, relevant data was gathered in an existing research plot, which was established according to standard international protocols (Smithsonian Tropical Research Institute, Center for Tropical Forest Science, CTFS), in a Castanopsis eyrie-evergreen broad-leaved forest. The community dynamics of the trees was analyzed based on species composition, community diversity, importance values, mortality rate, recruitment rate, and tree DBH. The results showed that the community of trees in the plot changed from 23 families, 42 genera, and 81 species in 2011 to 25 families, 44 genera, and 88 species in 2016. There was no significant change in community-dominant species composition or in the degree of dominance in the past 5 years. For the 21 common tree species with higher importance values (>1) in 2016, the importance values of 10 species increased, and those of 11 species decreased, when compared with their importance values in 2011. Castanopsis eyrei was still the dominant species in the plot, although its importance value declined slightly. The number of individual trees had increased to 3888 by 2016, the average annual mortality was 1.31%, and the average annual recruitment rate was 2.98%. Compared with the plants living in 2011, individual trees from 43 species had died, and those from 46 species were recruited over the past 5 years. The results also indicated that the populations of 4 common tree species declined, and the populations of 16 common tree species increased from 2011 to 2016. The average DBH of all trees in this community increased from 4.82 cm to 4.89 cm. For the 21 common tree species, the average DBHs of trees from 5 species decreased, and those of the others increased. In addition, the average DBH of dead and recruited individuals were 4.47 cm and 1.67 cm, respectively. Castanopsis eyrei was still dominant in the tree layer, and both Rhododendron ovatum and R. latoucheae were still dominant in the sub-tree layer. The community structure of this C. eyrie-evergreen broad-leaved forest had not changed greatly in the short term, but the increase in the dominance of sciophytes and mesophytes, such as Machilus grijsii and Ternstroemia gymnanthera, may indicate that the succession of this C. eyrie-evergreen broad-leaved forest community will change to climax.

Key Words: population regeneration; species composition; community structure; mortality rate; recruitment rate

群落演替是生态学理论的热点问题和生物多样性保护实践的重要课题。群落演替过程中,种群结构、物种多样性、优势种替代、分层性、种间关系类型、生活史特征和繁殖体寿命会发生变化,群落的能流和物质循环、群落生活与环境条件也会改变[1]。群落演替的研究方法有永久样地的重复测定和并列样地的比较研究,以及根据现有群落组成结构、历史档案记载或土壤剖面进行推断等[2]。学界认为,采用一次性调查数据或者采用空间代替时间的方法缺乏长期定位观测的资料,研究结果存在一定的局限性[3]。美国史密森热带研究所热带森林研究中心(Smithsonian Tropical Research Institute, Center for Tropical Forest Science, CTFS)调查技术规范的提出[4],以及随之兴起的森林大样地网络的建立[5·6],为深入开展群落演替研究创造了很好的条件。近年来,国内学者基于永久样地进行了不同角度的群落演替研究,内容涉及植物物种组成[7·15]、群落多样性[9,11,13,15]、种群数量[7·9,11-14]、生长型[7]、径级结构[7,9-11,13-14]、(水平)空间结构[10-11]、垂直结构[9]、幼苗更新[16]以及自然灾害的影响[17-19]等。这不仅为探讨种群动态、森林更新、物种共存机制、物种多样性维持机制、群落水平的演替格局、密度制约等生态学理论提供了有效途径,而且为有效保护森林生物多样性奠定了科学基础。

武夷山脉主峰黄岗山海拔为 2158 m,是中国大陆东南部最高峰,山脉山岭纵横,气候温润,保存了典型的中亚热带原生性森林生态系统^[20]。武夷山几乎囊括了我国中亚热带所有的植被类型,是地理演变过程中许多动植物的天然避难所,物种资源极其丰富。在 2010 年颁布的《中国生物多样性保护战略与行动计划》(2011 - 2030 年)中,武夷山被列为 35 个生物多样性保护优先区域之一。但是,由于毁林种粮、过度砍伐、采樵薪炭、战火破坏等人为干扰以及自然灾害,我国东部常绿阔叶林出现了广泛的逆行演替,表现为系统结构破坏、系统功能衰退、建群种稳定性下降、伴生的灌木和草本植物适应环境能力减弱、甚至退化为裸地^[21]。在武夷山地区,由 20 世纪 50 年代以及改革开放初期的大规模砍伐,加上大面积营造针叶林和毛竹林以及开山种茶,使常绿阔叶林受到严重破坏^[22]。20 世纪 80 年代,武夷山的生态保护工作逐步加强。1979 年,建立了福建武夷山自然保护区,并被批准为我国第一个国家重点自然保护区;1982 年,武夷山风景名胜区成为第一批国家级风景名胜区,着手对九曲溪上游和风景区范围内实行严格的生态保护。在此基础上,1999 年,武夷山成功申报世界文化与自然遗产地。近年来,武夷山还被列为国家公园体制试点和国家主体功能区建设试点示

范市,探索生态保护与经济社会发展相协调的模式和长效机制。为了加强武夷山常绿阔叶林的长期观测和深入研究,环境保护部成立了武夷山国家生物多样性综合观测站、国家环境保护武夷山生态环境科学观测研究站,这些举措对支撑武夷山生态保护实践具有重要意义。

近年来,我们对武夷山常绿阔叶林的群落特征^[23-25]、种群点格局^[26]、物种多样性的尺度效应^[27]、遗传多样性^[28]、优势树种的生态位^[29]开展了一系列研究,这些报道都是基于样地的第 1 次群落调查的结果,尚没有获得连续的观测数据。2016年,我们对面积为 0.48 ha 的武夷山 2 号固定样地进行了首轮复查。本文通过分析 5 年间的 2 次样地观测数据,报道样地群落动态。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地点位于武夷山脉的福建省武夷山市。武夷山脉地处我国东南亚热带山区的闽浙赣边界地区,是重要的自然地理分界线。武夷山脉呈东北-西南走向,长度530km。研究地点属亚热带海洋性季风气候,夏季湿热,冬季干冷,年平均气温19.2℃,平均相对湿度75%-84%,全年降水充沛,年降水量1600mm,年平均日照时数1910.2h,无霜期227-246d。红壤为地带性土壤,成土母质为精花岗岩风化物,土层可达130cm。常绿阔叶林是武夷山的地带性森林植被,分布面积很大,多分布在海拔350-1400m之间。乔木层主要由壳斗科、樟科、木兰科、杜英科、山茶科植物构成^[22,30-32]。

1.2 样地概况及调查方法

2011 年 7—10 月,参照 CTFS 调查技术规范建立了武夷山 2 号样地,并开展了第一次植被群落调查(本文修正了杨青等(2014)对外业时间的报道,与该文其他出入之处,不再——注明)^[25]。样地位于福建省武夷山市洋庄乡大安村大安源,为黄岗山以东约 7 km 处。样地所在山体呈西北-东南走向,样地位于山脊及两侧。样地面积 0.48 hm²(120 m×40 m),基准点地理坐标为 27°52′54″ N,117°50′43″ E,海拔约 630—680 m,方位角为北偏西约 45°。先将整个样地划分若干个大样方(20 m×20 m),再将每个大样方细分为 16 个小样方(5 m×5 m)。对样方内胸径(DBH) ≥ 1 cm 的乔木个体(包括分枝和萌枝),记录其种类、相对位置、胸径、树高、枝下高等。采取系统抽样法,调查灌木、草本和层间植物种类、数量、平均高度和盖度(灌木、草本)、基径和长度(层间植物)等指标。2016 年 10 月进行复查,对于新出现的 DBH≥1 cm 的乔木个体(即补员个体,recruitment individuals)及灌木、草本和层间植物,调查方法同 2011 年;对既有的 DBH≥1 cm 的乔木个体,只调查其胸径和生长状态。

第一次调查表明,样地 DBH ≥ 1 cm 的乔木个体(包括分枝和萌枝)3577 个,隶属 23 科 42 属 81 种。主要为壳斗科、杜鹃花科、杜英科和山茶科植物,甜槠(Castanopsis eyrei)为建群种,优势树种还包括马银花(Rhododendron ovatum)、鹿角杜鹃(Rhododendron latoucheae)等。

1.3 数据分析方法

检索 Flora of China (http://www.floraofchina.org/)和《中国植物志》(http://frps.eflora.cn/)在线数据库,核对样地出现的物种及其分类地位。计算乔木层各物种的重要值^[33],用物种丰富度(S)、Shannon-Wiener 多样性指数(H')、Margalef 丰富度指数(D)和 Pielou 均匀度指数(J)测度样地的群落多样性^[34],用死亡率(M)、补员率(R)和种群大小变化率(A)分析种群和群落变化^[35]。用 Microsoft Excel 2013 统计和作图。

2 结果

2.1 树种组成和群落多样性

2016 年的乔木个体为 25 科 44 属 88 种,较 2011 年增加了 2 科 2 属 7 种。其中,有 1 个物种退出乔木层,没有科属退出,2 科 2 属 8 种等进入乔木层(表 1)。Margalef 丰富度指数的变化较大,增高了 7.7%。Shannon-Wiener 多样性指数略有上升、Pielou 均匀度指数略有下降(表 2)。

表 1 乔木层物种组成的变化

Table 1 Change of species composition of arbor layer in the *Castanopsis eyrei* evergreen broad-leaved forest in the Wuyi Mountains, Fujian Province, southeastern China in 2011—2016

退出乔木层的类群 Disappeared taxa in the arbor layer				进入乔木层的类群 Newly emergent taxa in the arbor layer			
≇ I F3	属	种	科 Family	属	—————————————————————————————————————		
科 Family	Family Genera	Species		Genera	Species		
无 Not applicable	无	石楠 (Photinia serratifolia)	大戟科 (Euphorbiaceae)、 金缕梅科 (Hamamelidaceae)	乌桕属 (Sapium)、 蕈树属 (Altingia)	山乌柏(Sapium discolor)、大叶冬青(Ilex latifolia)、细柄蕈树(Altingia gracilipes)、硬斗柯(Lithocarpus hancei)、光叶石楠(Photinia glabra)、密花山矾(Symplocos congesta)、宜昌荚蒾(Viburnum erosum)、建润楠(Machilus oreophila)		

表 2 乔木层群落多样性的变化

Table 2 Change of community diversity of arbor layer in the *Castanopsis eyrei* evergreen broad-leaved forest in the Wuyi Mountains, Fujian Province, southeastern China in 2011—2016

年份 Year	个体数 Number of individuals	物种丰富度 Species richness	Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener index	Margalef 丰富度指数 Margalef index	Pielou 均匀度指数 Pielou index
2011	3577	81	3.02	9.78	0.69
2016	3888	88	3.06	10.53	0.68

2.2 主要树种重要值变化

在重要值大于 1 的 21 个常见树种中,10 个树种的重要值增高。增加较多的为细齿叶柃(Eurya nitida)、厚皮香(Ternstroemia gymnanthera)和黄绒润楠(Machilus grijsii),分别增高 17.42%、16.32%、11.43%。11 个树种的重要值降低,降低较多的为江南越桔(Vaccinium mandarinorum)和杨桐(Adinandra millettii),分别减少11.27%和 12.84%(图 1)。甜槠仍为建群种,其重要值从 2011 年的 27.41 下降为 2016 年的 26.23。2016 年,优势种马银花、鹿角杜鹃的重要值分别为 11.16 和 10.23,较 2011 年下降了 0.73%、0.34%。

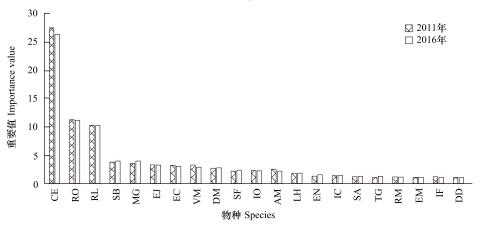


图 1 乔木层常见树种重要值的变化

Fig.1 Change of importance values of the common tree species for arbor layer in the *Castanopsis eyrei* evergreen broad-leaved forest in the Wuyi Mountains, Fujian Province, southeastern China in 2011—2016

CE:甜槠, Castanopsis eyrei;RO:马银花, Rhododendron ovatum;RL:鹿角杜鹃, Rhododendron latoucheae;SB:赤楠, Syzygium buxifolium;MG:黄绒润楠, Machilus grijsii;EJ:薯豆, Elaeocarpus japonicus;VM:江南越桔, Vaccinium mandarinorum;EC:华杜英, Elaeocarpus chinensis;DM:交让木, Daphniphyllum macropodum;AM:杨桐, Adinandra millettii;IO:娥眉鼠刺, Itea omeiensis;SF:福建山矾, Symplocos fukienensis;LH,港柯, Lithocarpus harlandii;IC:冬青, Ilex chinensis;EN:细齿叶柃, Eurya nitida;SA:薄叶山矾, Symplocos anomala;IF:福建冬青, Ilex fukienensis;RM:满山红, Rhododendron mariesii;EM:格药柃, Eurya muricata;TG:厚皮香, Ternstroemia gymnanthera;DD:树参, Dendropanax dentiger

2.3 群落更新

2011—2016 年, DBH ≥ 1 cm 的乔木个体从 3577 个增加到 3888 个,增长 8.7%。共死亡 227 个个体,补员 538 个个体。群落的年死亡率为 1.31%, 年补员率为 2.98%, 种群大小变化率为 1.67%。

43 个树种出现死亡,占 2011 年总树种的 53.09%。数量较多的树种及其个体数分别为马银花(40)、鹿角杜鹃(29)、甜槠(24)、黄绒润楠(18)、江南越桔(17) 和娥眉鼠刺(Itea omeiensis)(12)。46 个树种出现补员(不计新出现的树种),占总树种的 56.79%。数量较多的树种及其个体数分别为马银花(94)、鹿角杜鹃(81)、黄绒润楠(59)、赤楠(Syzygium buxifolium)(29) 和甜槠(28)。34 个树种同时出现死亡和补员,占总树种的41.98%。

在21个常见树种中,年死亡率介于0(厚皮香、格药柃(Eurya muricata))和2.51%(江南越桔)之间,年补员率介于0(福建冬青)和7.39%(细齿叶柃)之间。4个树种的种群数量下降,其种群大小变化率介于-1.29%和-0.52%之间,种群减少最大的树种为江南越桔。16个种群数量上升,其种群大小变化率介于0.24%和6.15%之间,种群增长最大的细齿叶柃(表3)。娥眉鼠刺的种群数量保持不变。

表 3 常见树种的种群变化

Table 3 Change of population of the common tree species for arbor layer in the *Castanopsis eyrei* evergreen broad-leaved forest in the Wuyi Mountains, Fujian Province, southeastern China in 2011—2016

物种 Species	年死亡率 Annual mortality rate /%	年补员率 Annual recruitment rate /%	种群大小 变化率 Rate of population size change/%	物种 Species	年死亡率 Annual mortality rate /%	年补员率 Annual recruitment rate /%	种群大小 变化率 Rate of population size change/%
甜槠 Castanopsis eyrei	1.51	1.76	0.25	福建山矾 Symplocos fukienensis	0.70	4.27	3.57
马银花 Rhododendron ovatum	1.14	2.59	1.45	港柯 Lithocarpus harlandii	1.95	3.52	1.57
鹿角杜鹃 Rhododendron latoucheae	0.88	2.37	1.49	冬青 Ilex chinensis	1.95	5.37	3.42
赤楠 Syzygium buxifolium	0.67	3.60	2.93	细齿叶柃 Eurya nitida	1.24	7.39	6.15
黄绒润楠 Machilus grijsii	2.28	6.67	4.39	薄叶山矾 Symplocos anomala	0.40	2.62	2.22
薯豆 Elaeocarpus japonicus	0.28	1.10	0.82	福建冬青 Ilex fukienensis	0.52	0.00	-0.52
华杜英 Elaeocarpus chinensis	1.81	1.03	-0.78	满山红 Rhododendron mariesii	1.98	4.13	2.15
江南越桔 Vaccinium mandarinorum	2.51	1.22	-1.29	格药柃 Eurya muricata	0.00	2.78	2.78
交让木 Daphniphyllum macropodum	1.05	1.81	0.76	厚皮香 Ternstroemia gymnanthera	0.00	5.16	5.16
杨桐 Adinandra millettii	1.32	0.27	-1.05	树参 Dendropanax dentiger	0.68	1.33	0.65
娥眉鼠刺 Itea omeiensis	2.07	2.07	0.00				

2.4 胸径变化

群落的平均胸径从 4.82 cm 上升为 4.89 cm, 增长 1.45%。在 21 个常见树种中, 赤楠、细齿叶柃、冬青(*Ilex chinensis*)等 5 个树种的平均胸径下降 0.83%—14.02%, 甜槠、马银花、鹿角杜鹃等 16 个树种的平均胸径上升 1.69%—20.61%(表 4)。

227 个死亡个体的平均胸径为 $4.47\,\mathrm{cm}$ 。胸径小于 $3\,\mathrm{cm}$ 的死亡个体占 57.71%,小于 $5\,\mathrm{cm}$ 的个体占 79.74%,小于 $9\,\mathrm{cm}$ 的个体占 90.31%。538 个补员个体的平均胸径为 $1.67\,\mathrm{cm}$,绝大多数补员个体的胸径小于 $5\,\mathrm{cm}$ 。胸径大于 $5\,\mathrm{cm}$ 的个体仅 $3\,\mathrm{kk}$,均为毛竹($Phyllostachys\ edulis$) (表 5)。

在 21 个常见树种中, 薯豆(Elaeocarpus japonicus) 和甜槠死亡个体的平均胸径大于 10 cm, 平均胸径为 5— 10 cm 的有 4 种, 其他树种的均小于 5 cm。常见树种补员个体的平均胸径介于 1—2 cm 之间, 大于 2 cm 的, 仅 树参(Dendropanax dentiger)—种(表 6)。

表 4 常见树种的胸径变化

Table 4 Change of DBH of the common tree species for arbor layer in the *Castanopsis eyrei* evergreen broad-leaved forest in the Wuyi Mountains, Fujian Province, southeastern China in 2011—2016

物种	平均胸径 Average DBH /cm		胸径增长率 Increase	物种	平均胸径 Average DBH /cm		胸径增长率 Increase
Species	2011	2016	rate of DBH/%	Species	2011	2016	rate of DBH/%
甜槠 Castanopsis eyrei	15.43	15.72	1.86	杨桐 Adinandra millettii	6.46	6.56	1.69
马银花 Rhododendron ovatum	3.22	3.35	3.88	港柯 Lithocarpus harlandii	3.35	3.57	6.78
鹿角杜鹃 Rhododendron latoucheae	2.83	3.05	7.69	细齿叶柃 Eurya nitida	4.16	3.57	-14.02
赤楠 Syzygium buxifolium	4.21	4.17	-0.83	冬青 Ilex chinensis	6.16	5.62	-8.75
黄绒润楠 Machilus grijsii	1.99	2.10	5.25	薄叶山矾 Symplocos anomala	2.41	2.75	14.07
薯豆 Elaeocarpus japonicus	10.26	10.87	5.91	厚皮香 Ternstroemia gymnanthera	5.44	5.01	-8.05
华杜英 Elaeocarpus chinensis	5.79	6.61	14.05	满山红 Rhododendron mariesii	2.72	2.62	-3.59
江南越桔 Vaccinium mandarinorum	3.30	3.45	4.62	格药柃 Eurya muricata	2.66	2.87	7.53
交让木 Daphniphyllum macropodum	7.46	8.11	8.80	福建冬青 Ilex fukienensis	6.12	6.58	7.48
福建山矾 Symplocos fukienensis	2.89	3.49	20.61	树参 Dendropanax dentiger	7.20	8.04	11.76
娥眉鼠刺 Itea omeiensis	2.77	3.23	16.41				

胸径增长率=100×(2016年平均胸径-2011年平均胸径)/2011年平均胸径

表 5 群落死亡个体和补员个体的胸径

Table 5 The DBH of dead and recruitment individuals of community in arbor layer in the *Castanopsis eyrei* evergreen broad-leaved forest in the Wuyi Mountains, Fujian Province, southeastern China in 2011—2016

 胸径径级	死亡个体 Dea	d individuals	补员个体 Recruitment individuals		
DBH Size-class DBH/cm	个体数 Number of individuals	平均胸径 Average DBH/cm	个体数 Number of individuals	平均胸径 Average DBH /cm	
1—3	131	1.94	515	1.55	
3—5	50	3.89	20	3.52	
5—7	16	5.89	1	6.50	
7—9	8	7.67	0	NA	
9—11	4	9.46	1	10.30	
11—13	5	11.54	0	NA	
≥13	13	24.10	1	14.50	

表 6 常见树种死亡个体和补员个体的胸径

Table 6 The DBH of dead and recruitment individuals of the common tree species in arbor layer in the *Castanopsis eyrei* evergreen broad-leaved forest in the Wuyi Mountains, Fujian Province, southeastern China in 2011—2016

	平均胸径 Av	erage DBH/cm		平均胸径 Average DBH/cm	
物种	死亡个体	补员个体	物种	死亡个体	补员个体
Species	Dead	Recruitment	Species	Dead	Recruitment
	individuals	individuals		individuals	individuals
甜槠 Castanopsis eyrei	11.23	1.68	杨桐 Adinandra millettii	7.92	1.15
马银花 Rhododendron ovatum	2.92	1.64	港柯 Lithocarpus harlandii	4.14	1.81
鹿角杜鹃 Rhododendron latoucheae	2.79	1.69	细齿叶柃 Eurya nitida	5.22	1.49
赤楠 Syzygium buxifolium	4.83	1.53	冬青 Ilex chinensis	4.24	1.63
黄绒润楠 Machilus grijsii	2.02	1.57	薄叶山矾 Symplocos anomala	2.30	1.72
薯豆 Elaeocarpus japonicus	26.40	1.90	厚皮香 Ternstroemia gymnanthera	NA	1.39
华杜英 Elaeocarpus chinensis	6.17	1.89	满山红 Rhododendron mariesii	2.21	1.62
江南越桔 Vaccinium mandarinorum	3.35	1.55	格药柃 Eurya muricata	NA	1.48
交让木 Daphniphyllum macropodum	5.34	1.67	福建冬青 Ilex fukienensis	2.40	NA
福建山矾 Symplocos fukienensis	2.02	1.90	树参 Dendropanax dentiger	2.42	2.18
娥眉鼠刺 Itea omeiensis	3.40	1.42			

3 讨论

3.1 群落多样性的变化

群落乔木层的物种丰富度(S)增高是 Shannon-Wiener 多样性指数上升的原因。Margalef 丰富度指数呈较大幅度的增长,这主要归就于进入乔木层的物种远多于退出乔木层的物种,使物种丰富度明显增长。群落的优势种组成及其优势程度变化不大。21 个常见树种重要值的平均变幅为 5.91%,仅有 7 个树种高于该均值。甜槠、马银花、鹿角杜鹃、赤楠等建群种或优势种的重要值略有变化。黄绒润楠是重要值和增幅都较大的物种。种群下降较大的原因主要是较低的补员率,如杨桐、华杜英(Elaeocarpus chinensis)、福建冬青。此外,江南越桔因其较高的死亡率也造成种群较大幅度下降。种群上升较大的原因包括较高的补员率,如细齿叶柃、冬青。一些树种具有较高的补员率且较低的死亡率,如厚皮香。黄绒润楠的死亡率和补员率都较高,但其种群上升仍较大。补员个体的大量出现造成了 5 个常见树种种群平均胸径下降。这些物种的补员率介于3.60%—7.39%,均值为 5.13%,明显高于其他常见树种的均值(2.21%)。常见物种种群平均胸径普遍增高首先是由于其种群保持相对稳定,其次是存活个体本身的胸径增大。

3.2 优势树种生态特性的变化

群落演替过程中,物种数量和种类变化很大,光耐受性是植物更新需求和生态位分化的重要指标之一^[36]。在南亚热带栲树(Castanopsis fargesii)次生林中,黄绒润楠与栲树、木荷(Schima superba)、青冈(Cyclobalanopsis glauca)、苦槠(Castanopsis sclerophylla)等优势树种有着强正联结关系,黄绒润楠的耐荫能力较强,在演替的过程中,优势度增大^[37]。在杉木(Cunninghamia lanceolata)人工林的成龄林阶段,其灌木层才开始出现黄绒润楠。幼龄林、成龄林、过熟林中的黄绒润楠重要值(排位)分别为0,16.33(7),13.05(10)^[38],呈先显著增大再略下降的趋势。厚皮香适合生长于阳坡半阴环境^[39]。本研究中,厚皮香的重要值增长了16.32%,居常见树种的第二位。鼎湖山森林群落演替的规律是阳生植物为主的常绿阔叶林-中生植物为主的常绿阔叶林-中生群落(顶级群落)^[40]。广西大青山南亚热带次生林,中生及阴生树种从无到有,并占据了较大的生态位宽度^[41]。本研究中,建群种甜槠为中性树种,其重要性变化不大,黄绒润楠、厚皮香等阴生树种和中性树种优势度的增加。这些都可能预示群落向中生群落演替。

3.3 更新和演替规律

群落的死亡率和补员率是反映群落更新动态的直接指标。巴拿马 BCI 样地所有胸径≥1.0 cm 个体的年死亡率和年补员率分别为 2.64%和 2.87%,马来西亚 Pasoh 样地为 1.46%和 1.65%,日本 4 hm²暖温带常绿阔叶林样地为 1.45%和 2.44%,古田山 5 hm²样地为 2.02%和 5.09%,百山祖 5 hm²的样地为 1.45%和 0.62%,天目山 1 hm²常绿落叶阔叶混交林为 1.51%和 1.86%,鼎湖山 20 hm²亚热带常绿阔叶为 1.97%和 3.17% [9,35,42-43]。本研究中,群落的年死亡率为 1.31%,年补员率为 2.98%。与上述样地相比,武夷山 2 号样地的年死亡率最低,而年补员率仅次于古田山样地和鼎湖山样地,具有较高的更新率,更新速度较快。死亡个体的平均胸径为 4.47 cm,约分别为 2011 年和 2016 年群落平均胸径的 91%和 93%。死亡个体中胸径小于 3、5、9 cm 的个体比例也均高于 2011 年的整个群落中相应径级个体的比例,这些规律反映出古田山样地中许多物种所呈现的死亡率的径级依赖性(size dependent) [7]。

种群大小变化率大于 5%的种群被认为是快速变动的种群^[35],16个树种种群大小变化率高于 5%,占 2011 年总树种数的 19.75%。绝大部分树种的种群增加,也有 2个树种的种群减少。在常见树种中,只有细齿叶柃、厚皮香的种群大小变化率大于 5%。说明武夷山 2号样地中非常见树种的种群增长较为明显,而常见树种,特别是优势种的种群较为稳定。BCI 样地只有 10%的物种种群变化高于 5%, Pasoh 样地仅为 2%,百山祖样地没有种群变化超过 5%的物种,古田山样地则高达 23.26%^[7,42]。与 BCI 样地、Pasoh 样地和百山祖样地相比,武夷山 2号样地的种群更新速率普遍较快,更加接近纬度、植被类型相似的古田山样地。古田山样地较高的更新速率与地形环境和较高的生境异质性有关^[7]。虽然武夷山 2号样地面积较小,但由于样地地形复杂、

高差较大,不同位置的坡向、坡位和坡度存在较大差异,形成了较高的生境异质性,这可能是该样地种群更新速率高的原因。尽管群落中种群变化高于5%的物种比例较高,但若干年内,甜槠仍然将在乔木层,马银花和鹿角杜鹃在亚乔木层保持优势地位。不能排除仍会有更多的物种进入群落以及非常见种继续保持更新速率的优势,这将对群落的物种组成产生较大的影响,但对优势种的优势程度影响不大,在短期内群落结构不会出现较大的变化。

致谢:武夷山市洋庄乡大安村民委员会提供试验场地,南京林业大学朱弘、周晓丽、陈成、胡荣、李璇、李小东、钱厚童、孙婷、王璐、王亚楠、吴秀萍、许宝坤、章慧明、朱恒超、邹旭等同学,环境保护部南京环境科学研究所周旭研究实习员、陈婷婷同学参加野外调查,在此谨表衷心感谢!

参考文献 (References):

- [1] 宋永昌, 王希华, 阎恩荣. 中国常绿阔叶林: 分类·生态·保育. 北京: 科学出版社, 2013.
- [2] 宋永昌. 植被生态学. 上海: 华东师范大学出版社, 2001: 250-282.
- [3] 朱华, 许再富, 王洪, 李保贵. 西双版纳片断热带雨林 30 多年来植物种类组成及种群结构的变化. 云南植物研究, 2001, 23(4): 415-427.
- [4] Condit R. Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and A Comparison with other Plots. Berlin: Springer Science & Business Media, 1998.
- [5] 马克平. 中国生物多样性监测网络建设: 从 CForBio 到 Sino BON. 生物多样性, 2015, 23(1): 1-2.
- [6] 米湘成, 郭静, 郝占庆, 谢宗强, 郭柯, 马克平. 中国森林生物多样性监测: 科学基础与执行计划. 生物多样性, 2016, 24(11): 1203-1219.
- [7] 汪殷华, 米湘成, 陈声文, 李铭红, 于明坚. 古田山常绿阔叶林主要树种 2002—2007 年间更新动态. 生物多样性, 2011, 19(2): 178-189.
- [8] 王慧杰,常顺利,张毓涛,谢锦,何平,宋成程,孙雪娇.天山雪岭云杉森林群落的密度制约效应.生物多样性,2016,24(3):252-261.
- [9] 游诗雪, 张超, 库伟鹏, 朱弘, 赵明水, 余树全. 1996—2012 天目山常绿落叶阔叶混交林乔木层群落动态. 林业科学, 2016, 52(10): 1-9.
- [10] 赵中华, 刘文桢, 石小龙, 李安民, 郭小龙, 张弓乔, 惠刚盈. 小陇山锐齿栎天然林结构动态分析. 林业科学研究, 2015, 28(6): 759-766.
- [11] 冀艳利. 古田山 24ha 样地木本植物物种多样性及优势种群更新动态研究[D]. 金华: 浙江师范大学, 2016.
- [12] 倪瑞强. 长白山典型针阔混交林群落结构与动态研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2014.
- [13] 张高磊, 杜凡, 王欢, 李敏敏, 孟凡荣. 西双版纳山地雨林乔木层树种 20 年动态研究. 生态学报, 2015, 35(12): 4053-4062.
- [14] 宁杨翠,郑小贤,蒋桂娟,杜燕,罗梅.长白山天然云冷杉异龄林林分结构动态变化研究.西北林学院学报,2012,27(2):169-174.
- [15] 陈新鹏. 武夷山针阔混交林群落动态研究[D]. 福州. 福建农林大学, 2009.
- [16] 刘何铭,马遵平,杨庆松,方晓峰,林庆凯,宗意,阿尔达克·阿庆,王希华.天童常绿阔叶林定居幼苗存活和生长的关联.生物多样性,2017,25(1):11-22.
- [17] 金毅, 陈建华, 米湘成, 任海保, 马克平, 于明坚. 古田山 24ha 森林动态监测样地常绿阔叶林群落结构和组成动态: 探讨 2008 年冰雪灾害的影响. 生物多样性, 2015, 23(5): 610-618.
- [18] 葛结林,熊高明,邓龙强,赵常明,申国珍,谢宗强.湖北神农架山地米心水青冈—多脉青冈混交林的群落动态.生物多样性,2012,20 (6):643-653.
- [19] 区余端,王楚彪,苏志尧.常绿阔叶林地表植被多样性自然干扰后的时空动态.中南林业科技大学学报,2015,35(10):18-25.
- [20] 何东进, 洪伟, 胡海清, 吴承祯, 陈先珍. 武夷山风景名胜区景观空间格局变化及其干扰效应模拟. 生态学报, 2004, 24(8): 1602-1610.
- [21] 宋永昌, 陈小勇. 中国东部常绿阔叶林生态系统退化机制与生态恢复. 北京: 科学出版社, 2007.
- [22] 武夷山市志编纂委员会. 武夷山市志. 北京: 中国统计出版社, 1994.
- [23] 丁晖, 方炎明, 杨青, 陈晓, 袁发银, 徐辉, 何立恒, 严靖, 陈婷婷, 余朝健, 徐海根. 武夷山中亚热带常绿阔叶林样地的群落特征. 生物 多样性, 2015, 23(4): 479-492.
- [24] 丁晖,杨云方,徐海根,方炎明,陈晓,杨青,伊贤贵,徐辉,温小荣,徐鲜均.武夷山典型常绿阔叶林物种组成与群落结构.生态学报,2015,35(4):1142-1154.
- [25] 杨青,丁晖,方炎明,陈晓,徐海根,李蒙. 武夷山大安源甜槠常绿阔叶林群落物种组成及多样性分析. 植物资源与环境学报,2014,23 (1):44-50.

- [26] 杨云方, 丁晖, 徐海根, 方炎明, 陈晓, 伊贤贵, 徐辉, 杨青, 温小荣, 徐鲜均. 武夷山典型常绿阔叶林 4 个主要植物种群点格局分析. 生态与农村环境学报, 2013, 29(2): 184-190.
- [27] 陈婷婷,徐辉,马方舟,陈水飞,徐海根,方炎明,杨青,徐鲜钧,丁晖.武夷山亚热带常绿阔叶林物种多样性的尺度效应.生态与农村环境学报,2016,32(5):750-756.
- [28] 周晓丽, 杨青, 丁晖, 方炎明, 徐海根, 陈晓. 福建武夷山甜槠不同世代种群遗传多样性的 SSR 分析. 植物研究, 2014, 34(5): 671-677.
- [29] 陈晓. 武夷山常绿阔叶林若干优势树种的生态位分析. 森林与环境学报, 2016, 36(3): 337-341.
- [30] 林益明,杨志伟,李振基.武夷山常绿林研究.厦门:厦门大学出版社,2001.
- [31] 韩渊丰. 华南地区自然环境及其开发利用. 北京: 高等教育出版社, 1992.
- [32] 傅抱璞, 虞静明, 卢其尧. 山地气候资源与开发利用. 南京: 南京大学出版社, 1996.
- [33] 孙儒泳,李庆芬,牛翠娟,娄安如.基础生态学.北京:高等教育出版社,2002.
- [34] 张金屯. 数量生态学(第二版). 北京: 科学出版社, 2011.
- [35] Condit R, Ashton P S, Manokaran N, LaFrankie J V, Hubbell S P, Foster R B. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences, 1999, 354(1391): 1739-1748.
- [36] King D A, Davies S J, Noor N S M. Growth and mortality are related to adult tree size in a Malaysian mixed dipterocarp forest. Forest Ecology and Management, 2006, 223(1/3): 152-158.
- [37] 周洋, 郑小贤. 福建三明栲树次生林树种间联结性研究. 中南林业科技大学学报, 2016, 36(1): 101-106.
- [38] 贾亚运,周丽丽,吴鹏飞,刘雨晖,马祥庆.不同发育阶段杉木人工林林下植被的多样性.森林与环境学报,2016,36(1):36-41.
- [39] 徐涛,王跃华,司马永康,马绍宾.昆明地区不同居群厚皮香植物群落特征及繁殖特性的初步研究.云南林业科技,2003,32(4):29-33.
- [40] 周小勇, 黄忠良, 欧阳学军, 李炯, 官丽莉, 徐国良, 张池. 鼎湖山季风常绿阔叶林原锥栗-厚壳桂-荷木群落演替. 生态学报, 2005, 25 (1): 37-44.
- [41] 康冰,刘世荣,温远光,张跃进,姜在民,常建国.广西大青山南亚热带次生林演替过程的种群动态.植物生态学报,2006,30(6):931-940.
- [42] 陈小荣, 陈圆圆, 骆争荣, 丁炳扬. 百山祖中山中亚热带常绿阔叶林群落 5 年动态特征. 浙江农林大学学报, 2013, 30(6): 821-829.
- [43] Ma L, Lian J Y, Lin G J, Cao H L, Huang Z L, Guan D S. Forest dynamics and its driving forces of sub-tropical forest in South China. Scientific Reports, 2016, 6: 22561.