

doi:10.11707/j.1001-7488.20190217

中亚热带 2 种森林群落组成、结构及区系特征^{*}

陈金磊¹ 方 晰^{1,2} 辜 翔¹ 李雷达¹ 刘兆丹¹ 王留芳¹ 张仕吉¹

(1. 中南林业科技大学生命科学与技术学院 长沙 410004; 2. 南方林业生态应用技术国家工程实验室 长沙 410004)

摘要: 【目的】研究中亚热带演替阶段相邻的 2 种森林群落的组成、结构、区系特征,旨在丰富亚热带地区森林动态资料,为加快该地区森林生态恢复和保护生物多样性提供科学依据。【方法】采用空间代替时间方法,结合群落生态学研究方法,在湘中丘陵区选取林龄为 45~50 年处于演替中期阶段的马尾松+柯(又名石栎)+櫟木针阔混交林(PLL)和林龄为 80~90 年处于演替亚顶级阶段的柯+红淡比+青冈常绿阔叶林(LAG),分别设置 3 块 30 m × 30 m 固定样地,对胸径 ≥ 1 cm 的林木进行调查,计算群落多样性指数、特征值和相似系数等指标。【结果】PLL、LAG 树种丰富,具有占绝对优势的优势种,且在群落内空间分布比较均匀,LAG 树种丰富度和多样性指数高于 PLL,且双子叶植物明显增加; PLL、LAG 树种组成的差异主要源于乔木树种,特别是常绿阔叶乔木树种,PLL 以松科、壳斗科为主,呈现针阔混交林特征,LAG 以壳斗科、樟科、漆树科、金缕梅科和八角枫科等常绿阔叶树种为主,呈现常绿阔叶林特征; PLL、LAG 的种数和株数垂直结构层次分化明显,LAG 各层次树种比 PLL 更丰富,特别是林下 1~5 m 层和林冠 ≥ 15 m 层; PLL、LAG 的种数和株数径级结构均呈倒“J”型分布,主要集中在 1~8 cm 径级; LAG 中大径级的种数和株数多于 PLL; PLL 中,马尾松林下更新失去优势,为衰退型,柯、櫟木为增长型,表现出 PLL 向 LAG 演替; LAG 中,马尾松衰退明显,柯、青冈为增长型,杉木为稳定型; PLL、LAG 植物区系以泛热带分布型为主,具有较强热带向温带过渡的性质,LAG 热带成分科、属、种多于 PLL。【结论】PLL、LAG 树种组成、空间结构存在较大差异; 亚热带低山丘陵区地带性植被恢复应遵循群落演替动态规律,对已处于演替中期阶段的马尾松针阔混交林可采用封山育林让其自然演替,或通过人工干预(如补植常绿阔叶树种)缩短恢复时间,搭配合理的树种组成,提高林分质量; 次生林改造或“针改阔”过程中,应加强泛热带分布型植物的利用,选择起源和演化具有相似性的阔叶树种作为建群种。

关键词: 演替恢复阶段; 次生林; 群落结构; 地理成分; 中亚热带; 马尾松+柯+櫟木针阔混交林; 柯+红淡比+青冈常绿阔叶林

中图分类号: S718.54+2 文献标识码: A 文章编号: 1001-7488(2019)02-0159-14

Composition, Structure, and Floristic Characteristics of Two Forest Communities in the Central-Subtropical China

Chen Jinlei¹ Fang Xi^{1,2} Gu Xiang¹ Li Leida¹ Liu Zhaodan¹ Wang Liufang¹ Zhang Shiji¹

(1. Faculty of Life Science and Technology, Central South University of Forestry and Technology Changsha 410004;

2. National Engineering Laboratory for Applied Technology of Forest & Ecology in South China Changsha 410004)

Abstract: 【Objective】The objectives of this study were to compare the composition, structure, floristic characteristics of two forest communities at adjacent successional stages in the central-subtropical China, in order to enrich information on forest dynamics in subtropical regions, and provide scientific basis for accelerating forest ecological restoration and biodiversity conservation. 【Method】By adopting the space-for-time substitution method, and combining Phytocommunity Studies method, two different forest communities, comprising of 45–50 years old *Pinus massoniana* + *Lithocarpus glaber* + *Loropetalum chinensis* conifer-broadleaved mixed forest (PLL) and 80–90 years old *L. glaber* + *Cleyera japonica* + *Cyclobalanopsis glauca* evergreen broadleaved forest (LAG) were selected to represent middle succession stage and successional climax stage in the study region, respectively. Three permanent plots in size of 30 m × 30 m were established along the slope in two types of forest communities. All woody plants

收稿日期: 2017-10-09; 修回日期: 2018-05-20。

基金项目: 国家林业局林业公益性行业科研专项项目(201504411); 中南林业科技大学引进高层次人才科研启动基金项目(2014YJ019)。

* 方晰为通讯作者。

with diameter at breast height (DBH) larger than 1 cm were mapped, tagged, and identified to species. Community diversity indices, eigenvalue and similarity coefficient were calculated. 【Result】In both PLL and LAG communities, the tree species were abundant, a few species appeared to be in absolute dominant, and spatial distribution in the community were uniform. The species richness and species diversity index were obviously higher in LAG than those in PLL. The dicotyledonous plants increased substantially in LAG compared with PLL. The differences of community structure between PLL and LAG reflected in the species composition of trees, especially evergreen broad-leaved species. The canopy of PLL mainly consisted of trees of Pinaceae and Fagaceae, exhibiting the characteristics of conifer-broadleaved mixed forest. However the upper layers of LAG forest were more diverse and mainly composed of various evergreen broad-leaved trees, such as Fagaceae, Lauraceae, Anacardiaceae, Hamamelidaceae, and Alangiaceae, and exhibiting the characteristics of evergreen broad-leaved forest. The vertical stratification on the number of tree species and the number of individual trees was structured into two layers. The species of each layer were more diverse in LAG than in PLL, especially in the (1–5 m) layer and the canopy (higher than 15 m) layer. The DBH structure displayed an inverse “J” pattern, and the individuals were mainly concentrated in range from 1 to 8 cm of DBH in both PLL and LAG forests. The number of species and the number of individual trees of middle and large diameter classes were more in LAG than in PLL. In the PLL, *P. massoniana* was degrading due to the poor regeneration under forest, meanwhile, *L. glaber* and *L. chinensis* became dominating, reflecting succession direction from PLL to LAG. In the LAG degradation of *P. massoniana* was obvious, *L. glaber* and *C. glauca* became dominating, and *C. lanceolata* was relatively stable. The flora of the PLL and the LAG were mainly Pan tropical distribution of tropical elements, with clear transition from tropics to temperate. There were more tropical families, genera and species in the LAG than in the PLL. 【Conclusion】There were significant differences in the species composition and community structure between the PLL and the LAG. The study indicated that vegetation restoration in subtropical region should follow the succession dynamics of the community. For the *P. massoniana* conifer-broad leaved mixed forest at the middle succession stage, we should close hillsides for reforestation to allow its natural succession or use artificial intervention such as replanting of evergreen broad-leaved tree species, in order to shorten the duration of restoration, establish reasonable tree species composition and improve stand quality. By using the LAG as a basis, it was necessary to strengthen the utilization of the Pan-tropical distributed plants, and select broad-leaved tree species with similar origins and successions as the dominant species in the improvement of secondary forest or “conversion conifer forest to broadleaved forest”.

Key words: successional restoration stage; secondary forest; community structure; phytogeographical floristic composition; central-subtropical; *Pinus massoniana* + *Lithocarpus glaber* + *Loropetalum chinensis* conifer-broadleaved mixed forest; *Lithocarpus glaber* + *Cleyera japonica* + *Cyclobalanopsis glauca* evergreen broadleaved forest

群落演替过程中,群落组成、结构与功能及其驱动机制将会发生明显的变化,从而影响群落的稳定性。群落组成结构是功能群划分、群落演替趋势、植被恢复策略研究的基础,具有重要的生态学意义(漆良华等,2009)。群落共存物种数量、组成格局的形成过程即群落构建一直是生态学研究的热点(练琚渝等,2015)。过去普遍认为,随着群落演替,群落组成结构将会更加复杂和稳定(Margalef, 1963)。然而,Howard等(2003)和Chazdon(2008)研究表明,一些群落的物种丰富度在演替中期达到峰值后不再发生变化,与Diamond(1975)的预测基本一致。此外,彭少麟等(1998)还发现,群落演替是以群落结构的变化为表现特征,演替过程中物种组成的周转具有一定的规律性与可预测性。因此,

研究森林群落组成、结构随演替的变化规律,对揭示森林演替不同时期的群落构建与物种共存机制具有重要的意义(练琚渝等,2015)。此外,当前人们改造和恢复森林植被的过程,实际就是森林群落次生演替恢复的问题(仲磊等,2014)。因此,森林群落演替恢复研究仍然是现代生态学的研究重点之一。

森林群落演替研究的最好手段是建立固定样地进行长期动态研究(马克平,2008),但这样花费时间长,投入经费多,因此现有的森林群落演替研究多采用“空间差异代替时间变化”的方法(彭少麟, 1994; Li et al., 1999)。20世纪80年代以来,许多学者从群落物种组成、空间结构和多样性(彭少麟等, 1998; 张庆费等, 1999; 韩玉萍等, 2000; 丁圣彦等, 2003; 周小勇等, 2005; 袁金凤等, 2011; 赵

丽娟等, 2013; 易好等, 2014; 练瑞渝等, 2015), 到生物量、碳吸存、养分循环和能量流动(任海等, 1999; 方运霆等, 2003; Wang et al., 2006; 阎恩荣等, 2008; Yan et al., 2009; 刘兴诏等, 2010; 孙伟军等, 2012; Jacob et al., 2014)等方面开展了亚热带森林群落演替的相关研究, 并取得了一些重要的研究成果, 为森林生态恢复与重建提供了理论指导。然而, 有关亚热带不同演替阶段森林群落树种组成、空间结构及区系特征的比较研究仍鲜有报道, 对阐明亚热带森林群落结构与生态功能过程的变化规律及其生物多样性维持机制仍有一定的局限性。

由于人口密集以及长期的人类生产活动, 致使20世纪90年代中期中国亚热带地区常绿阔叶林的面积已不足5%, 且仅存于中高海拔偏远山区、丘陵区村落附近和一些风景区内(陈伟烈等, 1995)。也由于该中亚热带地区山高坡陡、土层薄、抗侵蚀性差, 水土流失严重, 生态环境呈现出极大的潜在脆弱性(杨玉盛等, 2007), 因此迅速恢复森林植被是治理该地区生态环境的关键(侯一蕾等, 2014)。20世纪90年代以来, 中国政府实施了天然林保护、退耕还林(草)、长江中上游防护林建设等系列林业生态工程, 中亚热带地区森林恢复迅速, 形成了多种处于不同恢复阶段的森林群落。在亚热带特定的气候条件和土壤类型下, 地带性植被常绿阔叶林或人工林皆伐后, 从次生裸地开始, 植被恢复演替的通常模式是杂草丛—灌草丛—灌木丛—马尾松(*Pinus massoniana*)针叶林—马尾松针阔混交林—常绿阔叶林(Li et al., 1999; 丁圣彦等, 2003; 薛建辉, 2006; 袁金凤等, 2011)。因此, 马尾松针阔混交林是该地区退化生态系统植被恢复过程中重要的恢复阶段, 起着“承前启后”的过渡作用。而常绿阔叶林是亚热带地区演替亚顶极森林群落(张庆费等, 1999; 袁金凤等, 2011), 代表着亚热带地区森林群落的恢复演替方向, 具有稳定性、生产力较高和生物多样性丰富等特点(吴征镒, 1980; 祁承经等, 2002)。本研究在湘中丘陵区选取处于演替中期阶段的马尾松+柯(又称为石栎, *Lithocarpus glaber*) + 檵木(*Loropetalum chinensis*)针阔混交林和处于演替亚顶极阶段的柯+红淡比(*Cleyera japonica*) + 青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)常绿阔叶林, 比较处于不同演替阶段的2种森林群落树种组成、空间结构和区系特征及其动态, 以期丰富亚热带地区森林动态的资料, 为加快该地区常绿阔叶林生态恢复(如通过合理的人工干预加快正向演替)和生物多样性保护提供科学依据。

1 研究区概况

研究区位于湖南省中东部长沙县(113°17'—113°27'E, 28°23'—28°24'N), 地处幕连九山脉中支连云山山脉余脉, 属于典型低山丘陵区, 海拔100~550 m, 坡度20°~30°, 为亚热带东南季风性湿润气候, 年均气温17.0 °C, 极端最高气温40 °C(7—8月份), 极端最低气温-11 °C(1月份), 雨量充沛, 空气相对湿度较大, 年降水量1 412~1 559 mm, 年均日照1 440 h, 全年无霜期216~269天。土壤以板岩和页岩发育而成的红壤为主, 地带性植被为亚热带常绿阔叶林。由于人为干扰(采伐、火烧、放牧)频繁, 强度各异, 天然常绿阔叶林破坏比较严重, 20世纪90年代初实施封山育林, 形成了多种处于不同恢复演替阶段的植物群落(灌草丛、灌木林、针阔混交林、常绿阔叶林), 为开展中亚热带森林恢复演替研究提供了良好的场所。

2 研究方法

2.1 样地设置及调查 2016年10—11月, 选择地域相邻、环境条件基本一致的马尾松-柯-檵木针阔混交林(简称PLL)和柯-红淡比-青冈常绿阔叶林(简称LAG), 采用典型取样法(王伯荪等, 1996), 分别沿着坡面设置3块30 m×30 m固定样地。对样地内DBH≥1 cm的林木挂牌编号, 记录植物名称, 调查其所在层次、起源、胸径、树高、冠幅、活枝下高和生长健康状况。同时, 每块样地沿对角线均匀设置4个5 m×5 m样方, 调查DBH<1 cm的木本植物种类、株数、树高和基径。PLL为20世纪60年代末进行天然常绿阔叶林采伐, 自然恢复为39%马尾松, 25%柯, 11%檵木和23%其他树种组成的针阔混交林, 林龄45~50年。LAG为20世纪60年代以来无明显的人为干扰, 保存比较完好, 由69%常绿阔叶树(其中38%柯, 18%红淡比和5%青冈)和31%其他树种组成的常绿阔叶林, 群落结构相对稳定, 林龄80~90年。

2.2 物种多样性测度 采用 α 多样性测度指标统计样地木本植物多样性, 包括丰富度Margalef指数(E), 多样性Shannon-Wiener指数(H'), 优势度Simpson指数(D)和均匀度Pielou指数(J)。各指数计算公式(马克平, 1994)如下:

$$E = (S - 1)/(ln N); \quad (1)$$

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i ln P_i; \quad (2)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2; \quad (3)$$

$$J = (- \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i) / \ln S. \quad (4)$$

式中: S 为调查样地物种数; N 为样地所有物种个体总和; P_i 为 i 物种个体数占所有物种个体数比率, 即: $P_i = n_i/N$ 。

2.3 群落特征值的计算 群落各项特征值的计算公式如下:

$$RD = (D_i / \sum_{i=1}^s D_i) \times 100; \quad (5)$$

$$RM = (M_i / \sum_{i=1}^s M_i) \times 100; \quad (6)$$

$$RF = (F_i / \sum_{i=1}^s F_i) \times 100; \quad (7)$$

$$IV = (RD + RM + RF) / 3. \quad (8)$$

科或种分布型的重要值(FIV 或 AIV)计算公式为:

$$FIV(AIV) = (R\Delta + RM + RD) / 3. \quad (9)$$

式中: RD 为相对密度; RM 为相对显著度; RF 为相对频度; IV 为种的重要值; D_i 为 i 物种个体数与样地面积之比; M_i 为 i 物种胸高断面积与样地面积之比; F_i 为 i 物种在样地出现的样方数占所有样方数的比例; $R\Delta$ 为相对多样性, 是一个科或某一分布型物种数占总物种数的百分比(Linares-Palomino, 2005)。

2.4 群落的相似系数 群落相似系数是基于 2 种群落之间某些种类的存在与否, 对群落相似程度加以比较, 计算公式有多种形式(王兴华, 1987), 但通常采用 Sørensen 系数(I_s)

$$I_s = 2C / (A + B). \quad (10)$$

式中: C 为 2 种群落的共有种数; A 和 B 分别为 2 种群落的物种数。

2.5 高度级和胸径级的划分 为了反映群落结构特征, 结合样地调查情况, 以 5 m 为一个高度级, 将

树高划分为 4 个高度级: 1~5, 5~10, 10~15 和 ≥ 15 m; 以 4 cm 为一个径级, 将 DBH 划分为 10 个径级: 1~4, 4~8, 8~12, 12~16, 16~20, 20~24, 24~28, 28~32, 32~36 和 36~40 cm, 依次用 4, 8, 12, 16, 20, 24, 28, 32, 36 和 40 cm 表示。

2.6 地理分布区类型的划分 植物名录按照哈钦松系统(祁承经等, 2002)编排, 科、属、种的地理分布区类型采用吴征镒(1991)和吴征镒等(2003; 2006)的研究成果将 2 种群落样地植物分布区划分为 4 类: 1)世界分布 分布型 1; 2)广义的热带成分 分布型 2—7; 3)广义的温带成分 分布型 8—14; 4)中国特有分布 分布型 15(为方便说明问题, 本研究对分布型下的变型不再细分)。同时查阅《中国植物志》和《Flora of China》了解各树种的实际地理分布区域, 考虑种的生态习性、可能的迁移路线及其分布的主要影响因素划分种的分布区类型。

2.7 数据处理 采用 Excel 2010 软件统计分析群落组成、结构数据和制图。本研究取 0.27 hm^2 的调查数据进行各项指标(除密度、胸高断面积外)统计。

3 结果与分析

3.1 群落树种组成及其多样性 对 2 种群落固定样地 DBH ≥ 1 cm 的林木统计结果(表 1)表明, PLL 和 LAG 树种比较丰富, 具有占绝对优势的优势种, 多度集中于少数几个种, 主要树种优势明显, 且在群落中空间分布比较均匀。PLL 树种较 LAG 少, 但株数、密度高于 LAG; LAG 的 E 、 H' 、 D 和 J 分别比 PLL 高 1.39, 0.39, 0.04 和 0.06; 2 种群落的相似系数(I_s)为 0.57, 具有 14 个科和 18 个种相同。以上表明 PLL 物种丰富度和多样性低于 LAG, 但 2 种群落物种组成具有一定的相似性。

表 1 2 种群落的基本特征

Tab. 1 Basic characteristics of two communities

群落类型 Community type	面积 Area/ hm^2	株数 Individual number	密度 Density/ (individual· hm^{-2})	物种数 Species number	Margalef 指数 Margalef index (E)	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index (H')	Simpson 指数 Simpson index (D)	Pielou 指数 Pielou index (J)	相似系数 Similarity coefficient (I_s)
PLL	0.27	1 673	6 196	27	3.50	1.91	0.76	0.58	0.57
LAG	0.27	1 292	4 785	36	4.89	2.29	0.80	0.64	

从表 2 可以看出, PLL 固定样地 DBH ≥ 1 cm 的木本植物有 27 种, 隶属 14 科 24 属, 其中裸子植物 2 科 2 属 2 种, 双子叶植物 12 科 22 属 25 种, 无单子叶植物; LAG 有 36 种, 隶属 21 科 29 属, 其中裸子

植物 2 科 2 属 2 种, 双子叶植物 18 科 26 属 33 种, 单子叶植物仅 1 种。与 PLL 相比, LAG 的科、属、种均有所增加, 主要是双子叶植物的增加。

表2 群落中DBH≥1 cm树种组成及生活型组成

Tab. 2 Tree species of DBH more than 1 cm and life-form composition of tree species of two communities

项目 Item	科 Family	PLL			LAG		
		属 Genus	种 Species	科 Family	属 Genus	种 Species	
裸子植物 Gymnosperm	2	2	2	2	2	2	2
双子叶植物 Dicots	12	22	25	18	26	33	
单子叶植物 Monocotyledon	—	—	—	1	1	1	
乔木树种	常绿 Evergreen	6	6	7	8	13	
Arbor species	落叶 Deciduous	6	9	9	11	11	
灌木树种	常绿 Evergreen	6	8	9	7	7	
Shrub species	落叶 Deciduous	2	2	5	5	5	
常绿树种 Evergreen species	7	13	16	8	13	19	
落叶树种 Deciduous species	7	11	11	13	16	17	

按照 Whittaker 生长型系统标准(宋永昌, 2001)对2种群落植物生活型进行划分,结果(表2)表明,2种群落乔木数量均占明显的优势,无藤本植物。LAG 乔木种数高于 PLL,前者有 24 种,占总种数的 66.67%,后者有 16 种,占 59.26%,LAG 比 PLL 增加了 8 种,其中常绿乔木增加了 6 种,落叶乔木增加了 2 种。LAG 灌木有 12 种,仅比 PLL 多 1 种,但优势低于 PLL。PLL 常绿树种和落叶树种分别有 16 和 11 种,分别占其群落总种数的 59.26% 和 40.74%,LAG 分别有 20 和 16 种,分别占 55.55% 和 44.45%。表明 PLL 和 LAG 树种组成的差异主要是乔木树种组成,特别是常绿阔叶乔木树种组成。

科的重要值可反映群落组成优势成分和区系表征成分(赵丽娟等, 2013)。从表3可以看出,2种群落树种占优势的是松科(Pinaceae)、壳斗科(Fagaceae)、山茶科(Theaceae)、山矾科(Symplocaceae)、金缕梅科(Hamamelidaceae)、樟科(Lauraceae)和杉科(Taxodiaceae)。

如表3所示,PLL 松科重要值、相对密度、相对显著度均最大,其次是壳斗科,再次是山茶科、杜鹃花科(Ericaceae)、金缕梅科和山矾科等,松科和壳斗科相对显著度之和达 91.20;尽管山茶科、杜鹃花科和金缕梅科个体数量多,相对密度较大,但多为小径级,胸高断面积小,相对显著度较小,为群落下层优势种或伴生种。LAG 壳斗科重要值最大,占绝对优势,其次是山茶科,再次是山矾科、杉科、松科和樟科等;尽管山茶科、山矾科、杜英科(Elaeocarpaceae)、杜鹃花科、桑科(Moraceae)和冬青科(Aquifoliaceae)个体数量较多,相对密度较大,但多为小径级,胸高断面积小,相对显著度较小,为群落下层优势种或伴生种;而樟科、漆树科(Anacardiaceae)、金缕梅科和八角枫科(Alangiaceae)相对密度较小,但大径级植株较多,相

对显著度较大,为群落上层优势种或伴生种;壳斗科、樟科、漆树科、金缕梅科和八角枫科相对显著度之和可达 74.66。表明 PLL 上层树种单一,以松科、壳斗科为主,特别是松科优势显著,呈现出针阔混交林特征。而 LAG 以壳斗科、樟科、漆树科、金缕梅科和八角枫科常绿阔叶树为主,呈现出常绿阔叶林特征。

从表3可以看出,PLL、LAG 中,种数>2 的有 4 科(分别占其群落总科数的 28.57% 和 19.05%),表现为较少的科含有较多树种,表明 2 种群落区系组成中优势科作用显著。2 种群落重要值前 10 的科差异不大,但同一科的重要值排序不同。从 PLL 到 LAG,松科、金缕梅科重要值分别从第 1、第 5 位退到第 5、第 10 位,杜鹃花科、茜草科(Rubiaceae)和冬青科已不在前 10 位;而壳斗科、山茶科、山矾科、樟科分别从第 2,3,6 和 9 位上升到第 1,2,3 和 6 位,重要值前 10 新增了漆树科、杜英科和八角枫科。表明演替过程中,常绿乔木逐渐占据针叶、落叶乔木的位置。

种的重要值直接反映种在群落中的地位和作用,优势种对群落结构和环境形成起着决定性的作用。从表4可以看出,PLL 马尾松密度、胸高断面积、重要值最大,占绝对优势;其次是柯,为乔木层次优势种,枫香(*Liquidambar formosana*)密度较低,但多为大径级,相对显著度较高,重要值仍居于前 10,为乔木层伴生种,而櫟木、映山红(*Rhododendron pulchrum*)、连蕊茶(*Camellia cuspidata*)、山矾(*Symplocos sumuntia*)、红淡比、满山红(*Rhododendron mariesii*)、乌饭子(*Vaccinium bracteatum*)密度、相对频度较高,但多为小径级,为灌木层优势种。LAG 柯密度、胸高断面积、重要值最大,占绝对优势,尽管青冈密度小,但多为大径级,也是乔木层次优势种,杉木(*Cunninghamia*

lanceolata)、马尾松、南酸枣 (*Choerospondias axillaris*)、檫木 (*Sassafras tzumu*) 为乔木层伴生种; 红淡比株数虽多, 相对频度较高, 但多为小径级, 胸高断面积较小, 相对显著度较低, 与格药柃 (*Eurya muricata*)、四川山矾 (*Symplocos setchuensis*) 和日本杜英 (*Elaeocarpus japonicus*) 同为灌木层优势种。

PLL、LAG 重要值居于前 10 的种重要值之和分别为 88.89 和 77.14, 2 种群落的优势种存在一定的

差异。PLL 重要值居于前 10 的种在 LAG 只出现 3 种, 且马尾松的密度、胸高断面积、重要值明显下降。PLL 重要值前 3 位的马尾松、柯和檫木, 在 LAG 除柯重要值增加外, 马尾松和檫木重要值明显下降, 且檫木已不在前 10 位(表 4)。表明马尾松、檫木在 LAG 的优势明显减弱, 常绿阔叶乔木及耐荫树种(青冈、格药柃、山矾、日本杜英)的增加是 PLL 演替的一个重要标志。

表 3 2 种群落科的特征值

Tab. 3 Family eigenvalues of two communities

群落类型 Community type	科 Family	物种数 Species number	密度/ Density/ individual·hm ⁻²	胸高断面积 Basal area at breast height/ (m ² ·hm ⁻²)	相对频度 Relative frequency (RF)	相对密度 Relative density (RD)	相对显著度 Relative dominance (RM)	重要值 Important value (IV)
PLL	松科 Pinaceae	1	2 459	20.016	15.17	39.69	81.15	45.34
	壳斗科 Fagaceae	4	1 663	2.479	11.24	26.84	10.05	16.04
	山茶科 Theaceae	4	496	0.448	19.66	8.01	1.82	9.83
	杜鹃花科 Ericaceae	4	500	0.286	20.22	8.07	1.16	9.82
	金缕梅科 Hamamelidaceae	2	726	0.886	12.36	11.72	3.59	9.22
	山矾科 Symplocaceae	1	156	0.152	0.56	2.51	0.62	3.66
	杉科 Taxodiaceae	1	70	0.276	7.87	1.14	1.12	1.69
	茜草科 Rubiaceae	1	48	0.016	3.37	0.78	0.07	1.40
	樟科 Lauraceae	3	30	0.067	1.69	0.48	0.27	0.81
	冬青科 Aquifoliaceae	2	15	0.006	1.69	0.24	0.02	0.65
	柿科 Ebenaceae	1	11	0.012	1.69	0.18	0.05	0.64
	豆科 Leguminosae	1	7	0.005	1.12	0.12	0.02	0.42
	大戟科 Euphorbiaceae	1	11	0.013	0.56	0.18	0.05	0.26
	桃金娘科 Myrtaceae	1	4	0.002	0.56	0.06	0.01	0.21
	小计 Subtotal	27	6 196	24.664	100.00	100.00	100.00	100.00
	壳斗科 Fagaceae	4	2 041	12.794	17.90	42.65	50.60	37.05
	山茶科 Theaceae	2	1 144	1.619	13.23	23.92	6.40	14.52
	山矾科 Symplocaceae	4	248	0.275	13.23	5.19	1.09	6.50
	杉科 Taxodiaceae	1	274	1.931	5.06	5.73	7.64	6.14
	松科 Pinaceae	1	259	1.598	5.45	5.42	6.32	5.73
LAG	樟科 Lauraceae	3	70	2.618	4.67	1.47	10.35	5.50
	漆树科 Anacardiaceae	1	74	2.501	3.50	1.55	9.89	4.98
	杜英科 Elaeocarpaceae	1	111	0.402	6.23	2.32	1.59	3.38
	金缕梅科 Hamamelidaceae	2	89	0.475	5.06	1.86	1.88	2.93
	八角枫科 Alangiaceae	1	78	0.491	4.28	1.63	1.94	2.62
	杜鹃花科 Ericaceae	2	89	0.039	5.06	1.86	0.15	2.36
	桑科 Moraceae	1	104	0.033	3.89	2.17	0.13	2.06
	冬青科 Aquifoliaceae	4	74	0.079	4.28	1.55	0.31	2.05
	禾本科 Gramineae	1	33	0.373	0.78	0.70	1.47	0.98
	马鞭草科 Verbenaceae	1	30	0.005	1.95	0.62	0.02	0.86
	茜草科 Rubiaceae	1	22	0.003	1.56	0.46	0.01	0.68
	柿科 Ebenaceae	2	15	0.024	1.17	0.31	0.09	0.52
	大戟科 Euphorbiaceae	1	11	0.008	1.17	0.23	0.03	0.48
	桃金娘科 Myrtaceae	1	7	0.001	0.78	0.15	0.00	0.31
	蔷薇科 Rosaceae	1	7	0.015	0.39	0.15	0.06	0.20
	豆科 Leguminosae	1	4	0.002	0.39	0.08	0.01	0.16
	小计 Subtotal	36	4 785	25.286	100.00	100.00	100.00	100.00

表4 2种群落重要值排前10位植物种类的特征值

Tab. 4 Species eigenvalues of top 10 important value of two communities

群落类型 Community type	种 Species	密度 Density/ (individual·hm ⁻²)	胸高断面积 Basal area at breast height / (m ² ·hm ⁻²)	相对显著度 Relative dominance (RM)	相对频度 Relative frequency (RF)	重要值 Important value (IV)
PLL	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	2 459	20.016	81.15	15.17	45.34
	柯 <i>Lithocarpus glaber</i>	1 581	2.440	9.89	6.18	13.87
	櫟木 <i>Loropetalum chinensis</i>	685	0.551	2.24	8.99	7.43
	映山红 <i>Rhododendron pulchrum</i>	178	0.116	0.47	8.99	4.11
	连蕊茶 <i>Camellia cuspidate</i>	189	0.145	0.59	8.43	4.02
	山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	156	0.152	0.62	7.87	3.66
	红淡比 <i>Cleyera japonica</i>	222	0.251	1.02	5.06	3.22
	满山红 <i>Rhododendron mariesii</i>	167	0.075	0.30	5.62	2.87
	乌饭子 <i>Vaccinium bracteatum</i>	144	0.085	0.35	5.06	2.58
	枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	41	0.334	1.36	3.37	1.79
LAG	小计 Total of above	5 822	24.166	97.99	74.74	88.89
	其他 Other	374	0.498	2.01	25.26	11.11
	小计 Subtotal	6 196	24.664	100	100	100
	柯 <i>Lithocarpus glaber</i>	1 844	7.131	28.20	10.51	25.75
	红淡比 <i>Cleyera japonica</i>	900	1.463	5.79	8.56	11.05
	青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	170	4.672	18.48	4.67	8.90
	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	274	1.931	7.64	5.06	6.14
	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	259	1.598	6.32	5.45	5.73
	南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	74	2.501	9.89	3.50	4.98
	檫木 <i>Sassafras tzumu</i>	44	2.269	8.97	3.11	4.34
PLL	格药柃 <i>Eurya muricata</i>	244	0.156	0.62	4.67	3.47
	四川山矾 <i>Symplocos setchuensis</i>	144	0.150	0.59	6.61	3.41
	日本杜英 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	111	0.402	1.59	6.23	3.38
	其他 Other	718	3.013	11.92	41.63	22.86
	小计 Subtotal	4 785	25.286	100	100	100

稀有种是群落生境异质性的重要反映,稀有种越多,群落生境异质性越高(叶万辉等,2008;赵丽娟等,2013)。仅在1个样方出现的种为稀有种,在2个样方以上(含2个)出现的种为常见种(祝燕等,2008)。PLL 常见种有19个,占总种数的70.37%,胸高断面积达24.563 m²·hm⁻²,占总胸高断面积的99.59%,稀有种有8个,占总种数的29.63%,胸高断面积仅为0.101 m²·hm⁻²,仅有1株的稀有种有3种:赤楠(*Syzygium buxifolium*)、毛栗(*Castanea mollissima*)和冬青(*Ilex chinensis*)。LAG 常见种有30个,占总种数的83.33%,胸高断面积共25.240 m²·hm⁻²,占总胸高断面积的99.82%,稀有种有6个,占总种数的16.67%,胸高断面积仅为0.046 m²·hm⁻²,仅有1株的稀有种有3种:短梗冬青(*Ilex buergeri*)、黄檀(*Dalbergia hupeana*)和榕叶冬青(*Ilex ficoidea*)。可见,PLL、LAG 均以常见种占绝对优势,PLL 稀有种略多于LAG,生境异质性较高。

3.2 群落结构 1) 垂直结构 从图1可以看出,PLL、LAG 科、种数量均随高度级增加呈指数函数下降,且LAG 科、种数量均较PLL 丰富,特别是林下

1~5 m 和林冠层(≥15 m)更明显。

由图1,2 和表5 可知,4个高度级中,两个群落均以常绿乔木数量占优势。≥15 m 林冠层 PLL 有3科3种44株,全为常绿乔木,主要为马尾松,LAG 有9科12种57株,其中常绿乔木33株,除马尾松、杉木外,还有柯、青冈等。10~15 m 高度级中,PLL 有7科8种185株,全为常绿乔木,仍以马尾松为主,有少量柯和櫟木,LAG 有10科14种168株,以常绿乔木为主,有少量落叶乔木,柯、青冈数量比第1层明显增加,马尾松、杉木数量也有所增加。5~10 m 高度级中,PLL 有12科21种847株,以常绿乔木为主,有少量落叶乔木和常绿灌木,马尾松、柯数量比第2层(10~15 m) 明显增加,LAG 有15科22种269株,以常绿乔木为主,柯、青冈数量比第2层(10~15 m) 明显增加,而马尾松数量下降为单株,杉木数量变化不大。1~5 m 林下层,PLL 有12科24种596株,常绿乔木约占40%~50%,马尾松、柯数量比第3层(10~15 m) 明显下降,特别是马尾松数量仅为第3层的16.28%,而櫟木数量明显增加,LAG 有20科29种796株,常绿乔木和常绿灌木占

90%，仅有少量落叶乔木和落叶灌木，柯、青冈数量比第3层(10~15 m)明显增加，且在数量上占绝对的优势。此外，各高度级中，2种群落的落叶乔木个体数量较少，均处于伴生地位，PLL主要有檫木、枫香等，随着高度级增加明显减少，LAG主要有白栎(*Quercus fabri*)、檫木、枫香、毛八角枫(*Alangium kurzii*)和南酸枣等，随着高度级增加没有明显变化。林下1~10 m层次中，2种群落灌木数量明显增加，特别是常绿灌木，常绿灌木数量明显多于落叶灌木，主要有格药柃、红淡比、连蕊茶、油茶、栀子

(*Gardenia jasminoides*)和乌饭子等，为灌木层优势种，落叶灌木主要有满山红、异叶榕(*Ficus heteromorpha*)、映山红和木姜子(*Litsea pungens*)等，为灌木层伴生种。综上表明：随着高度级减少，2种群落树种组成增加，优势树种也随之变化，PLL常绿阔叶树种逐渐增多，呈现出向常绿阔叶林演替的趋势，PLL马尾松优势明显，但不是绝对优势，属于衰退型；LAG马尾松衰退更为明显，柯和青冈属于增长型种群，杉木为稳定型种群。

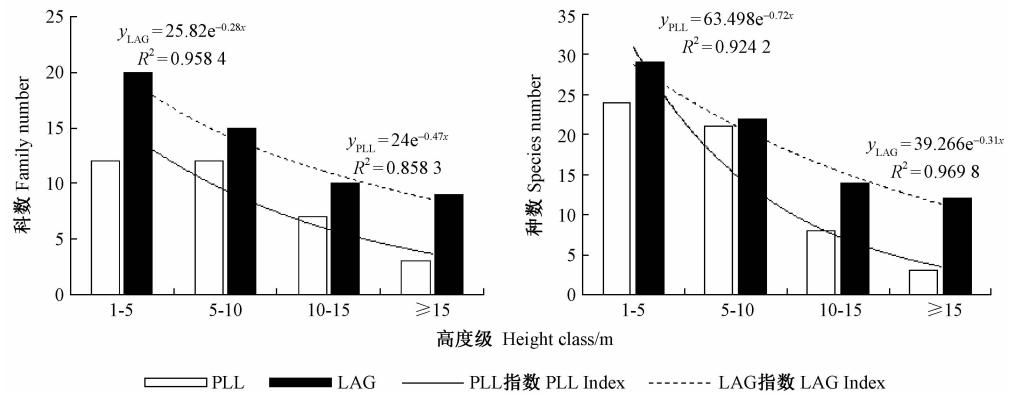


图1 2种群落各高度级科、种组成

Fig.1 Composition of family and species at different height classes of two communities

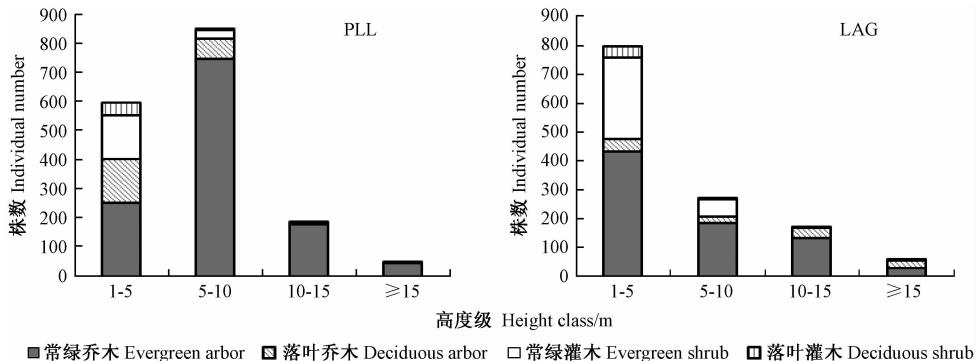


图2 2种群落各高度级生活型株数组成

Fig.2 Individuals composition of life-forms at different height classes of two communities

表5 2种群落主林冠层树种各高度级株数

Tab. 5 Individuals number of the main forest canopy at different height classes of two communities

群落类型 Community type	种 Species	1~5 m	5~10 m	10~15 m	≥15 m
PLL	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	63	387	172	41
	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	10	7	1	1
	柯 <i>Lithocarpus glaber</i>	109	316	2	0
	檫木 <i>Loropetalum chinensis</i>	122	61	2	0
LAG	柯 <i>Lithocarpus glaber</i>	296	120	70	10
	青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	44	13	11	2
	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	1	1	30	14
	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	21	29	19	5

2) 径级结构 从图3可以看出,随着径级增加,2种群落DBH ≥ 1 cm的种、株数呈指数函数下降,呈倒“J”型分布,LAG种的变化比PLL明显,而PLL株数的变化比LAG明显;同一径级,LAG种数高于PLL,特别是在8~28 cm径级。表明2种群落幼苗种、株数比例大,林下更新良好,随着径级增大,种、株数明显减少。

如图3可知,PLL中DBH<8 cm的种数为27,株数为1 276,分别占总种数和总株数的100%和76.27%,而LAG有32种,1 030株,分别占88.89%和79.72%;PLL中DBH ≥ 20 cm的种数为2,株数

为17,分别占总种数和总株数的7.40%和1.02%,LAG有11种,60株,分别占30.56%和4.64%;PLL中DBH为1~4 cm株数为768株,占总株数的45.91%,其中马尾松、柯和櫟木分别为53,228和161株,分别占该径级总株数的6.90%,29.69%和20.96%,而LAG有763株,占59.06%,其中柯有315株,占该径级总株数的41.28%。综上所述,PLL、LAG的种、株数主要集中在1~8 cm径级,在自然演替过程中,PLL林下柯、櫟木优势明显高于马尾松,马尾松幼苗逐渐减少甚至消失,LAG林下柯幼苗更新良好。

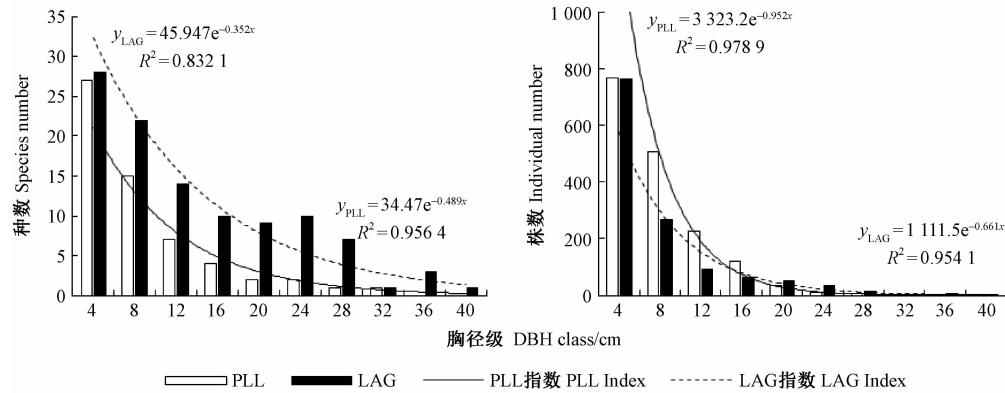


图3 2种群落植物种数及株数的径级分布

Fig.3 DBH class distribution of plant species numbers and individual number of two communities

3.3 群落科、属、种的地理成分 由表6可知,PLL、LAG中,科的地理成分分别有5和6个分布型。PLL中71.43%的科为广义热带成分,其中以泛热带分布型居多,占全部10个广义热带成分科的60%;此外,世界分布占7.14%,广义温带分布型占21.43%。LAG中66.67%的科为广义热带成分,其中以泛热带分布型居多(占全部14个广义热带成分科的50%),世界分布占19.05%,广义温带分布型占14.29%。2种群落均没有中国特有分布型。综上表明,PLL、LAG的科以广义热带成分的泛热带分布型为主,具有较强热带向温带过渡的性质,从PLL向LAG演替,热带分布型、世界分布型增加,温带分布型不变。

属的地理成分相对复杂一些,LAG有11个分布型,比PLL多2个分布型(热带分布型和中国-喜马拉雅分布型)。PLL中45.83%的属为广义热带成分和50%的属为广义温带成分,分别以泛热带分布型(占全部11个广义热带成分属的54.55%)和东亚至北美洲间断分布型(占全部12个广义温带成分属的41.67%)居多,其余为中国特有分布型(占4.17%),没有世界分布型。LAG中广义热带成

分(55.17%)和广义温带成分(41.38%)均有较高比例,前者以泛热带分布型(占全部16个广义热带成分属的62.50%)为主,后者以北温带分布和东亚至北美洲间断分布型(均占全部12个广义温带成分属的33.33%)为主,其余为中国特有分布型(占3.45%),没有世界分布型(表6)。综上表明,在属的水平上,2种群落以广义热带成分和广义温带成分为主,也具有较强的热带向温带过渡的性质,随着群落演替,热带分布型属及其比例增加,温带分布型和中国特有分布型不变,但比例下降。

从表6可以看出,PLL的种广义热带成分(44.44%)和广义温带成分(51.85%)均有较高比例,前者以泛热带分布型(占全部12个广义热带成分种的58.33%)为主,后者以北温带分布(占全部14个广义温带成分种的35.71%)和东亚至北美洲间断分布型(占全部14个广义温带成分种的35.71%)为主,其余为中国特有分布型(占3.70%),没有世界分布型。LAG中63.89%的种为广义热带成分,以泛热带分布型(占全部23个广义热带成分种的73.91%)为主,其余为广义温带成分(占33.33%)和中国特有分布型(占2.78%),没有

世界分布型。综上表明,2种群落的种也具有较强的热带向温带过渡的性质,随着群落演替,热带分布

型种及其比例增加,温带分布型种及其比例减少。

表 6 2种群落科、属、种的分布型

Tab.6 Areal-types of family, genus, and species of two communities

分布型 Areal-type	PLL			LAG		
	科 Family	属 Genus	种 Species	科 Family	属 Genus	种 Species
1.世界分布 Cosmopolitan	1 (7.14%)			4 (19.05%)		
2.泛热带分布 Pantropic	6 (42.86%)	6 (25.00%)	7 (25.92%)	7 (33.33%)	10 (34.48%)	17 (47.22%)
3.热带亚洲至热带美洲间断分布 Tropical Asia & tropical America disjuncted	2 (14.26%)	2 (8.33%)	1 (3.70%)	4 (19.05%)	2 (6.90%)	2 (5.56%)
4.旧世界热带分布 Old world tropics		1 (4.17%)	1 (3.70%)	1 (4.76%)	2 (6.90%)	2 (5.56%)
5.热带亚洲至热带大洋洲间断分布 Tropical Asia & tropical Australasia					1 (3.45%)	1 (2.78%)
6.热带亚洲至热带非洲分布 Tropical Asia to tropical Africa disjuncted	2 (14.26%)			2 (9.52%)		
7.热带亚洲分布 Tropical Asia		2 (8.33%)	3 (11.11%)		1 (3.45%)	1 (2.78%)
8.北温带分布 North temperate	3 (21.43%)	3 (12.50%)	5 (18.52%)	3 (14.29%)	4 (13.79%)	4 (11.11%)
8-4.北温带和南温带间断分布 North Temperate & South Temperate disjuncted		2 (8.33%)	2 (7.41%)		1 (3.45%)	1 (2.78%)
9.东亚至北美洲间断分布 East Asia & North America disjuncted		5 (20.83%)	5 (18.52%)		4 (13.79%)	4 (11.11%)
14.东亚分布 East Asia		2 (8.33%)	2 (7.41%)		2 (6.90%)	2 (5.56%)
14SH.中国-喜马拉雅分布 Sino-Himalaya, SH					1 (3.45%)	1 (2.78%)
15.中国特有分布 Endemic to China		1 (4.17%)	1 (3.70%)		1 (3.45%)	1 (2.78%)
总计 Total	14 (100%)	24 (100%)	27 (100%)	21 (100%)	29 (100%)	36 (100%)

4 讨论

研究表明,群落植物多样性与个体密度呈正相关(蒋有绪等, 2002; 王震洪等, 2006)。但也有研究发现,随着群落演替,由于树种多样性增大,单个树种株数减小,密度下降,反映了密度制约机制对群落物种共存的维持作用,即优势种多度受限制,使得竞争能力较弱的物种能够生存,物种多样性增加(Wright, 2002)。本研究中,从 PLL 演替到 LAG,由于林冠遮挡,林中下层光照强度减弱,有利于耐荫树种柯、红淡比和青冈的幼苗生长和迁入,株数增加,而较旱生和喜光树种株数明显下降,甚至消失(表 4)。因此,与 PLL 相比,LAG 的 α 多样性指数增大,株数减少,密度下降。此外,LAG 的 Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数高于北亚热带神农架常绿阔叶林(田自强等, 2004),与同纬度浙江天台山、古田山常绿阔叶林(金则新, 2002; 胡正华等, 2003)相当,低于鼎湖山常绿阔叶林(彭少麟等, 1983),符合亚热带常绿阔叶林物种多样性随着纬度升高而下降的趋势(贺金生等, 1997)。

群落演替是以群落结构变化为主要特征,而且首先是种类结构的变化(彭少麟等, 1998)。随着群落演替,种类结构的变化主要体现在乔木层树种组成上(袁金凤等, 2011)。本研究中,PLL、LAG 物种

组成和种群结构均存在较大差异。从 PLL 到 LAG,无论是科、属、种还是 α 多样性指数均有所增加,其中乔木树种增加 4 科、4 属和 8 种,常绿阔叶乔木树种增加 1 科、2 属和 6 种,灌木树种增加 3 科、2 属和 1 种,表明群落树种组成的差异主要是乔木树种组成的差异,特别是常绿阔叶乔木树种。PLL 重要值居于前 10 的各科中,其主要树种马尾松、柯、山矾、红淡比和枫香的胸高断面积、重要值较高(表 3,4),在群落中占有重要地位,影响着群落的未来发展方向,而櫟木、映山红、连蕊茶、满山红和乌饭子的密度、重要值较高,但主要分布在林冠下层,胸高断面面积非常低,对群落未来发展影响不大。从 PLL 到 LAG,树种增加,而总株数减少,下降了 22.88%,但总胸高断面积增加了 2.52%,这种变化可以通过树种径级分布得到解释。由于 PLL 林下幼苗、幼树丰富,植株密度较大,但大径级植株比例却不高,而 LAG 大径级植株比例增加,小径级植株比例相对减少,因而胸高断面积略为增大。在群落演替进程中,林地环境改变,土壤质量提高和空间异质性下降,马尾松和枫香等喜光、耐旱、耐瘠薄树种逐渐被淘汰,而柯、红淡比、山矾和青冈等耐荫、喜湿、喜肥的常绿阔叶树种不断迁入,常绿阔叶树种逐渐增多,不断向冠层补充,并在林冠层占优势,树种组成、结构发生变化。从群落的垂直结构和径级结构看,从 PLL 到

LAG, 乔木层优势种从以松科马尾松、壳斗科柯为主, 演变为壳斗科柯和青冈、山茶科红淡比和格药柃, 樟科樟树常绿阔叶树为主, 常绿阔叶乔木逐渐占据针叶、落叶乔木的位置。群落样地调查也发现, LAG 常绿阔叶树种的数量、相对显著度、重要值均高于 PLL; DBH<1 cm 的木本植物中, PLL 种数、株数均低于 LAG, 且无马尾松幼苗。再从植物区系看, 从 PLL 到 LAG, 科表现为泛热带分布型、世界分布型增加, 温带分布型不变, 属表现为泛热带分布型及其比例增加, 温带分布型和中国特有分布型不变, 但其比例下降, 种为泛热带分布型及其比例增加, 温带分布型及其比例减少(表 6)。表明 PLL 马尾松逐渐衰退, 已储备了常绿阔叶林的多种主要树种, 正向 LAG 演替, 且进入常绿阔叶林(LAG)阶段后, 林下更新良好, 树种组成结构稳定。此外, 本研究的结果与缙云山森林次生演替序列(郭全邦等, 2000)、黑石顶针阔混交林的演替过程(昝启杰等, 2000)基本一致。也由于亚热带常绿阔叶林以双子叶植物为主, 其次为单子叶植物, 再次为裸子植物和蕨类植物(陈卫娟, 2006)。因此, 随着群落演替, 双子叶植物明显增加。

群落演替过程中, 优势树种的替代导致群落组成结构的显著变化(张家城等, 2000)。树高和胸径分布是群落结构的主要特征, 可预测群落结构形成与演替趋势(漆良华等, 2009)。本研究中, 随着高度级增加 PLL 和 LAG 科、种数量呈指数函数下降, 在林下 1~10 m 层, PLL、LAG 株数分别占群落总株数的 86.25% 和 82.24%, 表明 2 种群落林下更新良好, 同时竞争强烈, 仅有部分树种的少数个体能成为林冠层的优势个体, 且 LAG 各层的科、种较 PLL 丰富, LAG 垂直结构层次分化比 PLL 更明显。PLL、LAG 的种、株数的径级分布均呈倒“J”型, 表明群落结构主要由径级<8 cm 的小乔木种群组成。PLL 林下马尾松数量明显下降, 呈现出衰退特征, 而柯、櫟木株数明显增多, 优势显著增强, 随着演替将成为未来群落的优势种; 而 LAG 林下柯、青冈优势明显, 呈现出顶极群落林下更新特点。研究表明, 在自然条件下, 亚热带低山丘陵地区退化生态系统从灌木丛到常绿阔叶林之间的间隔并不长, 也许只有 30~50 年, 甚至更短(袁金凤等, 2011)。本研究中, 虽然 PLL 的耐荫常绿乔木树种仍然比 LAG 少 6 种, 但 PLL 和 LAG 的相似系数(I_s)达 0.57, 具有 14 个科和 18 个种相同, 储备了与 LAG 相近的主要物种, 随着马尾松慢慢退出群落, 常绿阔叶林优势树种逐渐增多和向林冠补充, 从而成为常绿阔叶林。因此, 在

地带性植被恢复过程中, 对已处于针阔混交林阶段的群落, 遵循群落演替动态规律, 可采取封山育林让其自然演替或通过适当的人工干预, 补植一定数量的泛热带分布型常绿阔叶树种, 缩短恢复时间, 建立合理的群落结构, 提高林分质量。与 LAG 相比, 在低质次生林改造或“针改阔”过程中, 应加强泛热带分布型植物的利用, 选择起源和演变相似的树种作为建群种, 促进针叶林向阔叶林的演替进程。

由于环境条件的时空变化和植物类群适应性的差异, 植物群落类型丰富多样, 分析植物群落科、属、种组成及其地理成分可为探讨群落区系性质、起源提供科学依据(宋永昌, 2001)。本研究中, 2 种群落科、属、种均以热带成分泛热带分布型为主, 具有较强的热带向温带的过渡性质, 具有亚热带植物区系明显的过渡特征, 是一个在东亚季风气候条件下由热带向温带过渡的特殊类型, 与宋永昌等(1995)的研究结果基本一致。可能是由于研究地处于大陆东部中亚热带地区, 水热条件优越, 有利于植物生长, 群落物种丰富, 成层结构明显。PLL、LAG 广义热带分布型共有的科、属、种分别为 10, 8 和 9 个, 广义温带分布型共有的科、属、种分别为 3, 10 和 9 个, 表明 2 种群落植物区系组成、地理分布、起源和演变具有一定相似性。

5 结论

随高度级增加, PLL、LAG 的科、种数量呈指数函数下降, 种数和株数的径级分布均呈倒“J”型, 林下更新良好, 同时竞争强烈; PLL 和 LAG 的科、属、种均以热带成分的泛热带分布型为主, 具有较强的热带向温带的过渡性质, 植物区系组成、地理分布、起源和演变有一定相似性。

PLL 和 LAG 树种组成的差异主要源于乔木树种, 特别是常绿阔叶乔木树种组成。自然条件下, PLL 向 LAG 演替。演替过程中, 树种种数增加, 林分密度下降, 胸高断面积增加, 垂直结构和径级结构分化更明显, 泛热带分布型的科、属、种增加, 温带分布型比例下降。LAG 优势种林下更新良好, 树种组成结构稳定。因此, 亚热带地区植被恢复过程中, 应遵循群落演替动态规律, 对已处于针阔混交林阶段的群落, 可选择封山育林让其自然演替或合理人工, 补植泛热带分布型的常绿阔叶树种, 缩短恢复时间, 建立合理的群落结构。在低质次生林改造或“针改阔”过程中, 以 LAG 为参照, 应加强泛热带分布型植物的利用, 选择起源和演变相似的阔叶树种作为建群种, 促进针叶林向阔叶林的演替进程。

参 考 文 献

- 陈卫娟.2006.中亚热带常绿阔叶林植物区系地理研究.上海:华东师范大学硕士学位论文.
- (Chen W J. 2006. Floristic phytogeography of evergreen broad-leaved forest (EBLF) in mid-subtropical China. Shanghai: MS thesis of East China Normal University. [in Chinese])
- 陈伟烈,贺金生.1995.中国亚热带地区的退化生态系统:类型、分布、结构特征及恢复途径//陈灵芝,陈伟烈.中国退化生态系统.北京:中国科学技术出版社,61-93.
- (Chen W L, He J S. 1995. China's subtropical degraded ecosystem: type distribution structure characteristics and the way to recovery//Chen L Z, Chen W L. Degraded ecosystems in China. Beijing: Science and Technology of China Press, 61-93. [in Chinese])
- 丁圣彦,宋永昌.2003.演替研究在常绿阔叶林抚育和恢复上的应用.应用生态学报,14(3): 423-426.
- (Ding S Y, Song Y C. 2003. Application of succession study in tending and restoration of evergreen broadleaved forest. Chinese Journal of Applied Ecology, 14(3): 423-426. [in Chinese])
- 方运霆,莫江明,彭少麟,等.2003.森林演替在南亚热带森林生态系统碳吸存中的作用.生态学报,23(9): 1685-1694.
- (Fang Y T, Mo J M, Peng S L, et al. 2003. Role of forest succession on carbon sequestration of forest ecosystems in lower subtropical China. Acta Ecologica Sinica, 23(9): 1685-1694. [in Chinese])
- 郭全邦,刘玉成,李旭光.1999.缙云山森林次生演替序列群落的物种多样性动态.应用生态学报,10(5): 521-524.
- (Guo Q B, Liu Y C, Li X G. 1999. Dynamics of species diversity in secondary succession series of forest communities in Jinyun Mt.. Chinese Journal of Applied Ecology, 10 (5): 521 - 524. [in Chinese])
- 韩玉萍,李雪梅,刘玉成.2000.缙云山常绿阔叶林次生演替序列群落物种多样性动态研究.西南师范大学学报:自然科学版,25(1): 62-68.
- (Han Y P, Li X M, Liu Y C. 2000. A study on the dynamics of species diversity of the secondary successional communities of evergreen broad-leaved forests on Jinyun Mountain. Journal of Southwest China University: Natural Science, 25(1): 62-68. [in Chinese])
- 贺金生,陈伟烈.1997.陆地植物群落物种多样性的梯度变化特征.生态学报,17(1): 93-101.
- (He J S, Chen W L. 1997. A review of gradient changes in species diversity of land plant communities. Acta Ecologica Sinica, 17 (1): 93-101. [in Chinese])
- 侯一蕾,赵正,温亚利,等.2014.湘西山区林业生态建设与经济发展的相互制约分析.林业科学,50(12): 131-138.
- (Hou Y L, Zhao Z, Wen Y L, et al. 2014. Analysis on the interaction Relationship between forestry ecological construction and economic development in Xiangxi Mountains. Scientia Silvae Sinicae, 50 (12): 131-138. [in Chinese])
- 胡正华,于明坚,索福喜.2005.古田山国家自然保护区常绿阔叶林植物物种多样性研究.林业科学,21(3): 134-137.
- (Hu Z H, Yu M J, Suo F X. 2005. The plant species diversity of the evergreen broad-leaved forest in Gutian Mountain National Nature Reserve. Scientia Silvae Sinicae, 21(3): 134-137. [in Chinese])
- 蒋有绪,王伯荪,臧润国.2002.海南岛热带林生物多样性及其形成机制.北京:科学出版社.
- (Jiang Y X, Wang B S, Zang R G.. 2002. Biodiversity and formation mechanisms of tropical forest in Hainan Island in China. Beijing: Science Press. [in Chinese])
- 金则新.2002.浙江天台山常绿阔叶林次生演替序列群落物种多样性.浙江林学院学报, 19 (2): 133-137.
- (Jin Z X. 2002. On species diversity of secondary successional community of evergreen broad-leaved forests at Mount Tiantai of Zhejiang. Journal of Zhejiang Forestry College, 19 (2): 133 - 137. [in Chinese])
- 练瑜愉,陈灿,黄忠良,等.2015.鼎湖山南亚热带常绿阔叶林不同成熟度群落特征的比较.生物多样性,23(2): 174-182.
- (Lian J Y, Chen C, Huang Z L, et al. 2015. Community composition and stand age in a subtropical forest, southern China. Biodiversity Science, 23(2): 174-182. [in Chinese])
- 刘兴诏,周国逸,张德强,等.2010.南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中N、P的化学计量特征.植物生态学报,34(1): 64-71.
- (Liu X Z, Zhou G Y, Zhang D Q, et al. 2010. N and P stoichiometry of plant and soil in lower subtropical forest successional series in southern China. Journal of Plant Ecology, 34 (1): 64 - 71. [in Chinese])
- 马克平.2008.大型固定样地:森林生物多样性定位研究的平台.植物生态学报,32(2): 237.
- (Ma K P. 2008. Large scale permanent plots: important platform for long term research on biodiversity in forest ecosystem. Journal of Plant Ecology, 32(2): 237 [in Chinese])
- 彭少麟.1994.植物群落演替研究Ⅱ:动态研究方法.生态科学,(2): 117-119.
- (Peng S L. 1994. Studies on succession of plant community Ⅱ : methods for dynamics research (summary). Ecological Science, (2): 117- 119. [in Chinese])
- 彭少麟,方炜,任海,等.1998.鼎湖山厚壳桂群落演替过程的组成和结构动态.植物生态学报,22(3): 245-249.
- (Peng S L, Fang W, Ren H, et al. 1998. The dynamics on organization in the successional process of Dinghushan *Cryptocarya* community. Acta Phytocologica Sinica, 22(3): 245-249. [in Chinese])
- 彭少麟,王伯荪.1983.鼎湖山森林群落分析Ⅰ.物种多样性.生态科学,(1): 11-17.
- (Peng S L, Wang B S. 1983. Analysis on the forest communities of Dinghushan I .Species Diversity. Ecological Science, (1): 11 - 17. [in Chinese])
- 祁承经,喻勋林.2002.湖南种子植物总览.长沙:湖南科学技术出版社.
- (Qi C J, Yu X L. 2002. Seed plants the overview of Hunan. Changsha: Hunan Science and Technology Publishing House. [in Chinese])
- 漆良华,张旭东,周金星,等.2009.中亚热带侵蚀黄壤坡地润楠次生林的群落结构特征.华中农业大学学报,28(2): 226-232.
- (Qi L H, Zhang X D, Zhou J X, et al. 2009. Community structures of *machilus pingii* secondary forestry after vegetation restoration on erosion yellow soil slope region in the Middle Subtropics. Journal of Huazhong Agricultural University, 28(2): 226-232. [in Chinese])
- 任海,彭少麟.1999.鼎湖山森林生态系统演替过程中的能量生态

- 特征.生态学报,19(6):817-822.
- (Ren H, Peng S L. 1999. The characteristics of ecological energetics of the forest ecosystem in the successional process in Dinghushan, Guangdong China. *Acta Ecologica Sinica*, 19(6): 817-822. [in Chinese])
- 宋永昌.2001.植被生态学.上海:华东师范大学出版社,59.
- (Song Y C. 2001. Vegetation ecology. Shanghai: East China Normal University Press, 59. [in Chinese])
- 宋永昌,王祥荣.1995.浙江天童山国家森林公园的植被与区系.上海:上海科学技术文献出版社,208.
- (Song Y C, Wang R X. 1995. Vegetation and flora of Tiantong national forest park Zhejiang Province. Shanghai: Shanghai Science and Technical Literature Press, 208. [in Chinese])
- 孙伟军,方晰,项文化,等.2012.湘中丘陵区不同演替阶段森林土壤活性有机碳库特征.生态学报,33(24):7765-7773.
- (Sun W J, Fang X, Xiang W H, et al. 2012. Active pools of soil organic carbon in subtropical forests at different successional stages in Central Hunan, China. *Acta Ecologica Sinica*, 33(24): 7765-7773. [in Chinese])
- 田自强,陈玥,赵常明,等.2004.中国神农架地区的植被制图及植物群落物种多样性.生态学报,24(8):1611-1621.
- (Tian Z Q, Chen Y, Zhao C M, et al. 2004. Mapping of vegetation and analysis on its biodiversity in Shennongjia region China. *Acta Ecologica Sinica*, 24(8): 1611-1621. [in Chinese])
- 王伯荪,余世孝,彭少麟,等.1996.植物群落学实验手册.广州:广东高等教育出版社,1-996.
- (Wang B S, Yu S X, Peng S L, et al. 1996. Phytocoenology laboratory manual. Guangzhou: Guangdong Higher Education Press, 1-996. [in Chinese])
- 王兴华.1987.关于群落的相似系数.杭州大学学报:自然科学版,(3):259-264.
- (Wang X H. 1987. On coefficients of community similarity. *Journal of Hangzhou University: Natural Science*, (3): 259 - 264. [in Chinese])
- 王震洪,段昌群,杨建松.2006.半湿润常绿阔叶林次生演替阶段植物多样性和群落结构特征.应用生态学报,17(9):1583-1587.
- (Wang Z H, Duan C Q, Yang J S. 2006. Plant biodiversity and community structure of semi-humid evergreen broad leaved forests at different secondary succession stages. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 17(9): 1583-1587. [in Chinese])
- 吴征镒.1980.中国植被.北京:科学出版社.
- (Wu Z Y. 1980. China's vegetation. Beijing: Science Press. [in Chinese])
- 吴征镒.1991.中国种子植物属的分布区类型.云南植物研究,13(增刊IV):1-139.
- (Wu Z Y. 1991. The areal-types of Chinese genera of seed plant. *Acta Botanica Yunnanica*, 13(Suppl. IV), 1-139. [in Chinese])
- 吴征镒,周浙昆,李德铢,等.2003.世界种子植物科的分布区类型系统.云南植物研究,25(3):245-257.
- (Wu Z Y, Zhou Z K, Li D Z, et al. 2003. The areal-types of the world families of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica*, 25(3): 245-257. [in Chinese])
- 吴征镒,周浙昆,孙航,等.2006.种子植物分布区类型及其起源和分化.昆明:云南科技出版社,1-531.
- (Wu Z Y, Zhou Z K, Sun H, et al. 2006. The areal-types of seed plants and their origin and differentiation. Kunming: Yunnan Science and Technology Press, 1-531. [in Chinese])
- 薛建辉.2006.森林生态学.北京:中国林业出版社,163.
- (Xue J H. 2006. Forest ecology. Beijing: China Forestry Press, 163. [in Chinese])
- 阎恩荣,王希华,周武.2008.天童常绿阔叶林演替系列植物群落的N:P化学计量特征.植物生态学报,32(1):13-22.
- (Yan E R, Wang X H, Zhou W. 2008. N:P Stoichiometry in secondary succession in evergreen broad leaved forest, Tiantong, East China. *Journal of Plant Ecology*, 32(1): 13-22 [in Chinese])
- 杨玉盛,谢锦升,盛浩,等.2007.中亚热带山区土地利用变化对土壤有机碳储量和质量的影响.地理学报,62(11):1123-1131.
- (Yang Y S, Xie J S, Sheng H, et al. 2007. The impact of land use/cover change on soil organic carbon stocks and quality in mid-subtropical mountainous area of southern China. *Acta Geographica Sinica*, 62(11): 1123-1131. [in Chinese])
- 叶万辉,曹洪麟,黄忠良,等.2008.鼎湖山南亚热带常绿阔叶林20公顷样地群落特征研究.植物生态学报,32(2):274-286.
- (Ye W H, Cao H L, Huang Z L, et al. 2008. Community structure of a 20 hm² lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China. *Journal of Plant Ecology*, 32(2): 274-286. [in Chinese])
- 易好,邓湘雯,项文化,等.2014.湘中丘陵区南酸枣阔叶林群落特征及更新研究.生态学报,34(12):3463-3471.
- (Yi H, Deng X W, Xiang W H, et al. 2014. The characteristics and regeneration of the *Choerospondias axillaries* broad-leaved community in the hilly region of central Hunan Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 34(12): 3463-3471. [in Chinese])
- 袁金凤,胡仁勇,慎佳泓,等.2011.4种不同演替阶段森林群落物种组成和多样性的比较研究.植物研究,31(1):61-66.
- (Yuan J F, Hur R Y, Shen J H, et al. 2011. Comparison of species composition and diversity of four successional forest communities in Zhejiang Province, East China. *Bulletin of Botanical Research*, 31(1): 61-66. [in Chinese])
- 曾启杰,李鸣光,王伯荪,等.2000.黑石顶针阔叶混交林演替过程中群落结构动态.应用生态学报,11(1):1-4.
- (Zan Q J, Li M G, Wang B S, et al. 2000. Dynamics of community structure in successional process of needle and broad-leaved mixed forest in Heishiding of Guangdong. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 11(1): 1-4. [in Chinese])
- 张家城,陈力.2000.亚热带多优势种森林群落演替现状评判研究.林业科学,36(2):116-121.
- (Zhang J C, Chen L. 2000. A study on judgment and evaluation of succession situation for forest community with several dominant tree species subtropical zones in China. *Scientia Silvae Sinicae*, 36(2): 116-121. [in Chinese])
- 张庆费,宋永昌,由文辉.1999.浙江天童植物群落次生演替与土壤肥力的关系.生态学报,19(2):174-178.
- (Zhang Q F, Song Y C, You W H. 1999. Relationship between plant community secondary succession and soil fertility in Tiantong, Zhejiang Province. *Acta Ecologica Sinica*, 19(2): 174 - 178. [in Chinese])

- Chinese])
- 赵丽娟,项文化,李家湘,等.2013.中亚热带石栎-青冈群落物种组成、结构及区系特征.林业科学,49(12): 10-17.
- (Zhao L J, Xiang W H, Li J X, et al. 2013. Floristic composition, structure and phytogeographic characteristics in a *Lithocarpus glaber* - *Cyclobalanopsis glauca* forest community in the Subtropical Region. *Scientia Silvae Sinicae*, 49(12): 10-17. [in Chinese])
- 仲 磊,刘菊莲,丁文勇,等.2014.浙江省不同演替阶段的低海拔次生林植物功能群结构的比较研究.浙江大学学报:理学版,41(5): 593-599.
- (Zhong L, Liu J L, Ding W Y, et al. 2014. Comparative research of the structures of plant functional groups in different successional stages of lowland secondary forests in Zhejiang Province. *Journal of Zhejiang University: Science Edition*, 41(5): 593-599 [in Chinese])
- 周小勇,黄忠良,欧阳学军,等.2005.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,25(1): 37-43.
- (Zhou X Y, Huang Z L, Quyang X J, et al. 2005. Succession of the original *Castanopsis chinensis* — *Cryp tocarya chinensis* — *Schina superba* community of monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghushan Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 25 (1) : 37 - 43. [in Chinese])
- 祝 燕,赵谷风,张俪文,等.2008.古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地—一群落组成与结构.植物生态学报,32(2): 262-273.
- (Zhu Y, Zhao G F, Zhang L W, et al. 2008. Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, east China. *Journal of Plant Ecology*, 32(2): 262-273. [in Chinese])
- Chazdon R, Carson W. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession//Carson W P, Schnitzer S A. Tropical forest community. West Sussex, UK: Wiley-Blackwell, 384-408.
- Diamond J M. 1975. Assembly of species communities//Cody M L, Diamond J M. *Ecology and evolution of communities*. Cambridge: Harvard University Press, 342-444.
- Howard L F, Lee T D. 2003. Temporal patterns of vascular plant diversity in southeastern New Hampshire forests. *Forest Ecology and Management*, 185: 5-20.
- Jacob A, Hertel D, Leuschner C. 2014. Diversity and species identity effects on fine root productivity and turnover in a species-rich temperate broad-leaved forest. *Functional Plant Biology*, 41(7): 678-689.
- Li X, Wilson S D, Song Y. 1999. Secondary succession in two sub-tropical forests. *Plant Ecology*, 143(1): 13-21.
- Linares-Palomino R. 2005. Tree community patterns in seasonally dry tropical forests in the Gerros de Amotape Gordillera, Tumbes, Peru. *Forest Ecology and Management*, 209(3): 261-272.
- Margalef R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *The American Naturalist*, 97(897): 357-374.
- Wang D P, Ji S Y, Chen F P, et al. 2006. Diversity and relationship with succession of naturally regenerated southern sub-tropical forests in Shenzhen, China and its comparison with hezonal climax of HongKong. *Forest Ecology and Management*, 222(1-2): 384-390.
- Wright S J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130(1): 1-14.
- Yan J, Zhang D, Zhou G, et al. 2009. Soil respiration associated with forest succession in subtropical forests in Dinghushan Biosphere Reserve. *Soil Biology&Biochemistry*, 41(5): 991-999.

(责任编辑 于静娴)