

大巴山两种水青冈林的群落特征分析

熊莉军（生态学）

指导老师：郭柯 研究员

水青冈林是欧洲、北美东部和日本温带地区最主要的地带性植被之一。在我国，水青冈林仅分布在亚热带山地。因此，无论其物种组成，还是其群落特征都具有明显的区域特点。然而，有关我国水青冈林群落特征的研究还相对较少。大巴山是我国水青冈林分布最集中的地区之一，保存有较大面积的原始水青冈林。本文通过样方调查和植物群落数量特征统计分析的方法，研究了当地巴山水青冈群落和米心水青冈群落的物种多样性特征和群落结构与动态。主要结果如下：

巴山水青冈群落 7 个样地中，共记录到维管束植物 77 科、142 属、217 种。乔木层以壳斗科、杜鹃花科等科为主；灌木层以蔷薇科、忍冬科以及乔木树种的幼树为主；草本层以苔草属植物及普通鹿蹄草占优势。群落区系地理成分划分为 16 个类型及亚型。不同多样性指数的大小在不同层次有所不同。阳坡、半阳坡的物种多样性高于阴坡；不同层次的物种多样性与海拔、土壤特征的回归关系不同。群落建群种和乔木层主要树种的重要值与物种多样性主要表现为负相关关系。灌木层物种多样性主要受到环境因素的影响，而乔木层和草本层物种多样性更明显地受到环境因子和群落自身特征的双重影响。

巴山水青冈群落的乔木层成层明显。根据树冠高度分布可以将其划分为两个亚层，第一亚层高度约为 19-27m，第二亚层高度约为 5-9m。高位芽植物在群落生活型谱中所占比例最高，其次是地下芽植物、地面芽植物、一年生植物和地上芽植物。巴山水青冈的株数—高度、株数—胸径分布曲线均呈现两头高、中间低的格局，中间高度和中间径级的植株数量很少。

米心水青冈群落 4 个样地中，共记录到维管束植物 74 科、140 属、197 种。乔木层以壳斗科、蔷薇科等科为主；灌木层以蔷薇科、忍冬科等占优势；草本层主要由莎草科、菊科和百合科等科组成。群落的区系地理成分一共划分为 18 个类型及亚型。除物种丰度外，物种多样性各个指数的顺序均为草本层>乔木层

>灌木层。乔木、灌木、竹子的多度和盖度（乔木的盖度以胸高面积代替）均与物种多样性密切相关。

根据树冠高度可将米心水青冈群落的乔木层划分为两个亚层，第一亚层高度约为16-22m，第二亚层高度约为5-9m。近半数乔木物种在群落中呈簇生状。生活型谱中，高位芽植物占优势，其次是地下芽植物、地面芽植物、一年生植物，没有地上芽植物。米心水青冈的实生幼苗十分匮乏，幼树以萌生树为主。其株数—高度、株数—胸径分布曲线呈递减趋势，幼龄个体数>中龄个体数>老龄个体数。

关键词 大巴山；巴山水青冈；米心水青冈；物种多样性；群落结构；动态

Community Characteristics of Two Contrasting Beech Forests in Daba Mountains, Sichuan, China

Xiong Lijun (Ecology)

Directed by Prof. Dr. Guo, Ke

Beech forest is one of the primary vegetation types in the temperate zone of Europe, eastern North America, and Japan. In China, it exists only in the subtropical mountains, where forests post distinct characteristics in community species composition, community structural and function. Daba Forest Farm in Nanjiang County of Sichuan Province is located in the remote mountainous area in the central position of beech forest, with large, contiguous old-growth beech forests. I have focused my study on the species composition, diversity, stand structure and dynamics of two dominant types: *Fagus pashanica* community and *F. engleriana*, in an effort of advancing our knowledge on beech forests.

Based on field measurements in seven plots of *F. pashanica* community, I found that vascular plants were distributed in 77 families, 142 genera and 217 species. The major families in overstory were Fagaceae, Ericaceae, etc. In the shrub layer, Rosaceae, Caprifoliaceae and samplings dominated. *Carex* and *Pyrola decorata* were the most dominant species in the herbaceous layer. The floristic components were divided into 16 types and subtypes. The order of different species diversity indices from higher to lower varied by layer. Species diversity was higher on the southern and eastern slopes than that on the northern slopes. Regression analysis indicated various relationships between diversity and landform (include soil), but a negative correlation between species diversity and importance values of the dominant species, as well as dominant species in the canopy. I also found that species diversity of shrub layer was primarily affected by environmental factors, but species diversities of overstory and herbaceous layers were jointly affected by both environmental factors and overstory canopy structure.

The vertical structure of overstory canopy of *F. pashanica* community were divided into two layers, with the top layer at 19-27 m above the ground and the lower layer at 5-9 m. The Mega-phanerophytes were most dominant life-form, followed by geophytes, hemicryptophytes, therophytes and chamaephytes. Changes in stand density with height and DBH (diameter at breast height) showed a bimodal pattern (i.e., with low density at intermediate height and DBH).

Based on field samples in four plots of *F. engleriana* community, I found vascular plant in 74 families, 140 genera and 197 species. The overstory and understory were dominated by Fagaceae and Rosaceae, respectively. The herbaceous layer included families such as Cyperaceae, Compositae, and Liliaceae. All species were divided into 18 types and subtypes. Other than species richness, Shannon-winner, Simpson and Evenness diversity indices were highest in the herbaceous layer, and lowest in the shrub layer. The abundance and the coverage of overstory trees, shrubs and bamboo were highly correlated with species diversity.

F. engleriana canopies were divided into two vertical layers based in vertical structure at 16-22 m and 5-9 m above the ground. Approximately half of the trees were clustered in the forest. The Mega-phanerophytes were the most dominant taxa group measured by life-form, followed by geophytes, hemicryptophytes, and therophytes. I did not found any chamaephyte in the forest. The seedlings and saplings of *F. engleriana* appeared rare in the understory, while the basal sprouting samplings dominated in the understory. Changes in stand density with height and DBH seemed a reversed J-shaped pattern.

Keywords Daba Mountains; *Fagus pashanica*; *Fagus engleriana*; species diversity; community structure; dynamics

关于学位论文使用授权的说明

本人完全了解中国科学院植物研究所有关保留、使用学位论文的规定，即：植物研究所有权保留送交论文的复印件，允许论文被查阅和借阅；学校可以提供目录检索以及公布论文的全部或部分内容，可以采用影印、缩印或其他复制手段保存论文。

(保密的论文在解密后遵守此规定)

学位论文作者签名：熊莉军

2007 年 6 月 5 日

经指导教师同意，本学位论文属于保密，在 年解密后适用本授权书。

指导教师签名：		学位论文作者签名：	
解 密 时 间：	年 月 日		

各密级的最长保密年限及书写格式规定如下：

内部	5 年（最长 5 年，可少于 5 年）
秘密★	10 年（最长 10 年，可少于 10 年）
机密★	20 年（最长 20 年，可少于 20 年）

学位论文原创性声明

本人郑重声明：所呈交的学位论文，是本人在导师指导下，进行研究工作所取得的成果。除文中已经注明引用的内容外，本学位论文的研究成果不包含任何他人创作的、已公开发表或者没有公开发表的作品的内容。对本论文所涉及的研究工作做出贡献的其他个人和集体，均已在文中以明确方式标明。本学位论文原创性声明的法律责任由本人承担。

学位论文作者签名：熊莉军

2007 年 6 月 5 日

第一章 前言

1.1 水青冈属植物的历史和现代分布

壳斗科 (Fagaceae) 水青冈属 (*Fagus*) 是被子植物中一个比较古老的属, 大约起源于白垩纪中晚期 (张永田和黄成就, 1988), 属于欧亚—北美间断分布类型 (李建强, 1996)。

早在第三纪时, 该属植物曾经广泛分布于包括西伯利亚和中国东北、华北在内的欧亚大陆北部, 并可能通过位于白令海峡的陆桥进入北美洲的西部, 再分布到北美洲北部的大部分地区。水青冈的化石在我国南北很多地方如辽宁、天津、山东、吉林、河北、西藏、青海、安徽、浙江、江西、江苏、上海、云南 (张永田和黄成就, 1988; 洪必恭和安树青, 1993)、黑龙江 (李景龙等, 1993) 都有发现。这些化石记录表明水青冈植物曾广泛分布在我国各地。

第三纪末到第四纪早期, 随着全球气候变冷, 北方植物向南方迁移, 原来只分布在北方但没有来得及迁移的植物灭绝了, 成功南迁的植物则存活下来, 其中包括水青冈属的一些植物 (张永田和黄成就, 1988; 洪必恭和安树青, 1993; Peters, 1997)。末次大冰期后, 水青冈属植物开始向北迅速扩展其分布区 (图 1-1)。孢粉资料显示, 水青冈属植物分布区向北扩展的速度和范围在欧洲 (200-300m/yr) 和北美洲 (约 100m/yr) 比在东亚地区的大 (Margaret, 1983; Bennett, 1985), 在日本 (本州岛: 约 230m/yr, 北海道: 约 20m/yr) 比在中国大陆的大 (Peters 1997)。在欧洲, 水青冈属植物已经扩展到北欧的瑞典和挪威; 在北美洲东部, 水青冈属植物由佛罗里达扩展到加拿大东南部; 在中国, 水青冈属植物在全新世大暖期 (6000 年前) 时可能曾经分布到渤海湾沿岸和胶东半岛一带 (许清海等 1993)。

目前全世界有 12-13 种水青冈属植物, 其中欧洲和中亚西部有 1 种 (*F. sylvatica*), 北美洲东部有 1 种 (*F. grandifolia*), 其他 10-11 种分布在东亚地区 (Shen, 1992), 其中日本分布有 3 种 (*F. crenata*; *F. japonica* and *F. englerianas*), 我国亚热带山地分布有其余 7-8 种 (张永田和黄成就 1988; Peters, 1997), 成为水青冈属植物种类最丰富的地区 (图 1-2)。我国水青冈属植物中分布最广的四种植物在各省的分布见表 1-1。

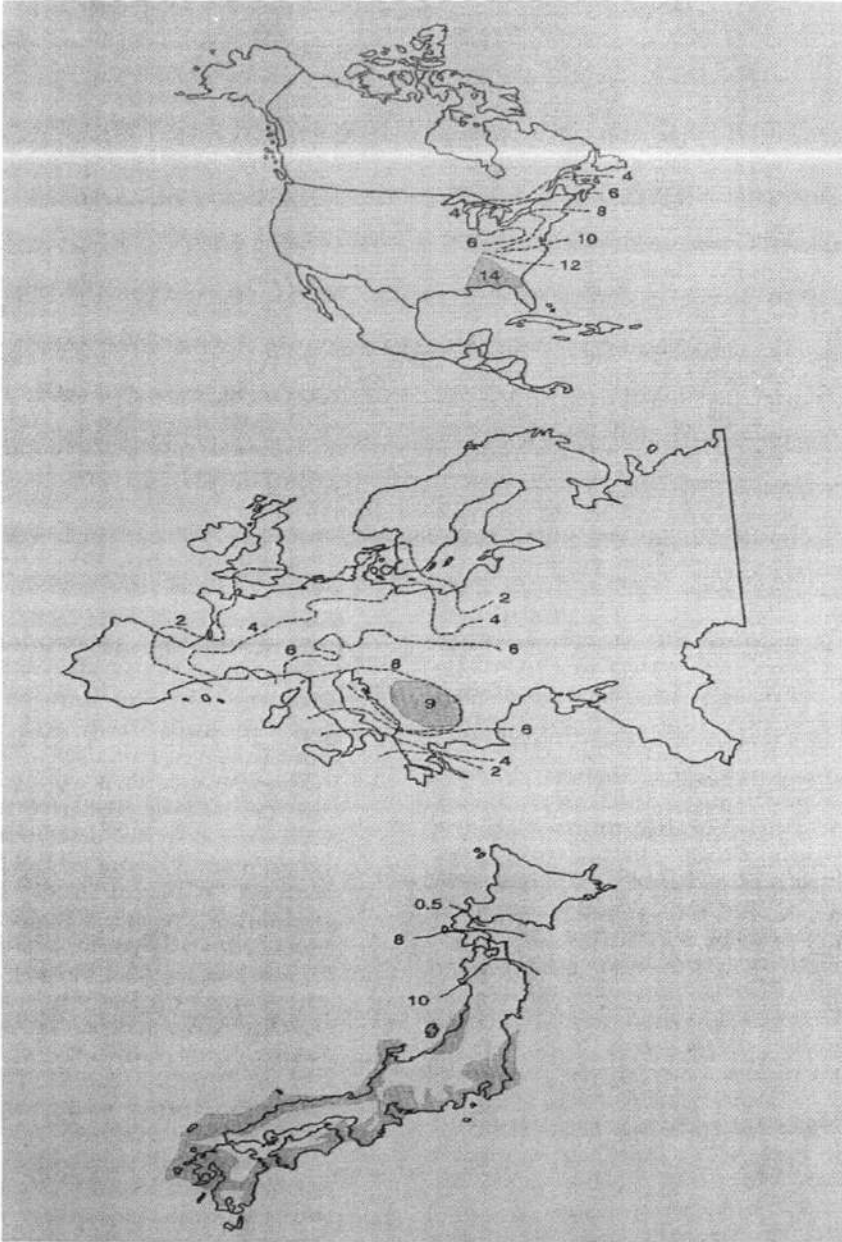


图 1-1 冰期后期水青冈属植物在欧洲、北美、日本的扩展（阴影部分表示冰期残留区，数字表示距今的以千年为单位的时间）

Fig. 1-1 Spread of *Fagus* from refugia in Europe, eastern North America and Japan after last glaciation. Glacial refugia are shaded. Numbers indicate thousands of years BP.



图 1-2 水青冈在全球的分布范围

Fig.1-2 Range of *Fagus* species in the world

表 1-1 我国四种主要水青冈的海拔（m）分布范围

Table 1-1 The altitude distribution (m) of four main beech species in China

地点 Location	长柄水青冈 <i>F. longipetiolata</i>	亮叶水青冈 <i>F. lucide</i>	米心水青冈 <i>F. engleriana</i>	巴山水青冈 <i>F. pashanica</i>
河南 Henan	-	1000-2000	1200-1750	
陕西 Shannxi	1600	1000-1900	1100-2000	1200-1900
安徽 Anhui	600-1400	1000-1900	950-1800	
湖北 Hubei	800-2100	1200-2100	1000-2600	?
江西 Jiangxi	300-1870	1000-1900	800-1200	
四川 Sichuan	600-2600	1100-2400	1000-2400	1200-1900
湖南 Hunan	200-1800	700-2200	1100-2000	
贵州 Guizhou	700-2100	800-2100	1450-2200	
广西 Guangxi	500-2800	700-2000	-	
广东 Guangdong	600-1600	600-1130	-	
云南 Yunnan	800-2600	1800-1850	1200-2500	
浙江 Zhejiang	310-1400	1000-1800	800-1000	
福建 Fujian	270-1600	984-1800	840-?	

水青冈属植物喜温凉湿润，是典型的温带树种。水青冈林是北半球温带落叶阔叶林的主要类型之一（吴征镒，1980）。*F. sylvatica* 是水青冈属植物中分布最广的物种，从意大利的 Sicily 一直到挪威的卑尔根（60° 7' N）都有分布（Fang *et al.*, 2006），主要分布在低海拔地区（Ellenberg, 1988; Peters, 1992）。在北美东部，水青冈林是温带分布最广泛的森林（Fang *et al.*, 2006）。除在低海拔地区有分布外，*F. grandifolia* 在较为潮湿的山地以及大陆南部沿海地区如墨西哥等地也有分布（Braun, 1950; Little, 1971）。水青冈林在亚洲主要分布在山地。在日本，主要分布在温带海拔 500m 左右的地区（Numata, 1974），而最北也可以分布到 42° 8' N（Fang *et al.*, 2006）；在我国，水青冈林仅在秦岭以南有不连续的分布，主要分布在海拔 1000m 以上的亚热带山地地区，在秦岭以北的典型温带地区没有分布，即便在可能适宜水青冈生长的地方如渤海湾（Cao *et al.*, 1995）也没有分布（图 1-3）。

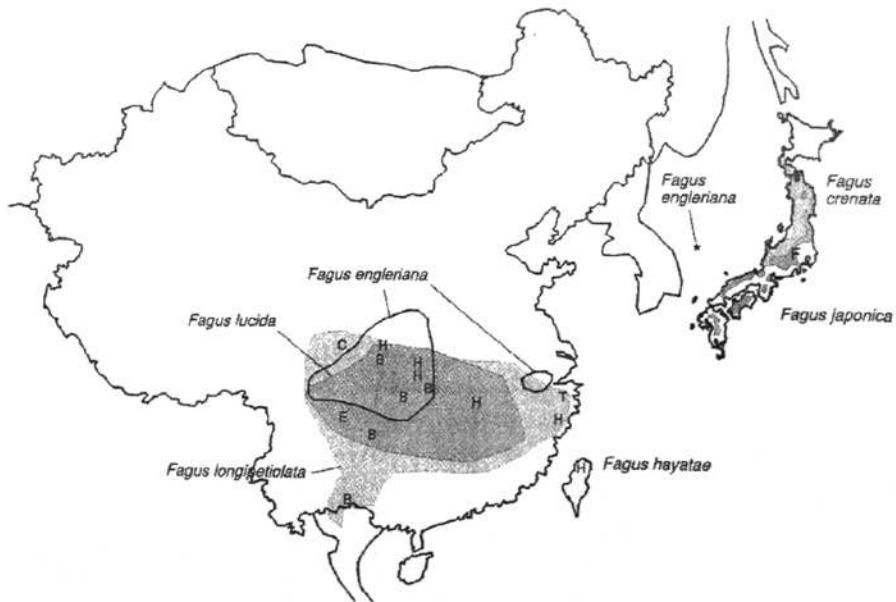


图 1-3 水青冈植物在亚洲的分布

Fig. 1-3 Range of *Fagus* species in Asia

图 1-1 至图 1-3 摘自 Peters, 1997

1.2 水青冈林地理分布格局成因的探讨

水青冈林在世界范围内的地理分布格局吸引了国内外众多学者的关注, 已有一定的文献对这一问题进行了探讨。其中, 绝大多数的文献集中于我国水青冈地理分布成因的讨论。

简焯波等(1975)最早比较分析了分布在贵州梵净山的三种水青冈的空间分布特征, 认为湿度条件对水青冈属植物的生长有密切的影响。洪必恭等(1993)也认为生长季降水量 $<700\text{mm}$ 是水青冈属植物向北分布的第一限制因子。方精云等(Fang *et al.*, 2006)认为限制中国水青冈属植物分布的最主要因子是生长季节的热量, 同时生长季的降水也限制了它们往北部的分布。曹坤芳等(Cao *et al.*, 1995)通过对全国四十个地方水青冈分布及气候资料的分析, 认为寒温带地区过于寒冷且水分不足、华北平原和黄土高原东部春季和秋季水分严重短缺导致了水青冈不能往更北的地方分布; 而热带地区相对的高热低湿以及缺乏与常绿树种的竞争力限制了水青冈进一步往南的扩展。但是长柄水青冈(*F. longipetiolata*)分布在陕西可分布到海拔1500-1600米处, 而在湘南、浙南则可分布到低达300多米的地方, 且常混生在常绿落叶林内。在欧洲、北美洲, 甚至在日本都没有这样的现象。这说明在我国分布区的北部, 水青冈不能向低海拔扩展可能不是温度太高或者竞争不过其它物种的缘故, 而是受其它因素的制约。结合欧洲、北美以及日本水青冈在温带地区的分布情况, 水青冈不能进一步向北扩展也可能不是由于气候寒冷的缘故。方精云等(1999)从地形因子角度入手探讨了我国五种水青冈的分布, 结果显示我国水青冈在地理分布上南北变化小、东西变化显著, 呈现出西高东低的分布格局, 对这种格局他们解释为“山体效应”, 是因为我国山体西高东低而呈现出这样的分布格局。郭柯(1999)认为东亚地区强盛的季风可能是导致水青冈属植物在典型温带地区缺失和分布在亚热带山地的主要原因。但是, 目前对我国水青冈属地理分布成因仍然众说纷纭, 没有统一的说法。

1.3 水青冈林的特点

水青冈属植物为高大落叶乔木, 是温带森林的重要建群种(吴征镒, 1980)。在欧洲, 水青冈常形成纯林, 偶尔有*Abies alba*、*Picea abies*以及一些栎属(*Quercus* spp.)等植物混生其中(Peters, 1997)。在北美, 水青冈常与极度耐荫的植物如

Acer saccharum、*Magnolia grandiflora* 和一些栎属植物混生成林。在亚洲，水青冈林的物种组成和结构相对复杂得多。中国和日本的水青冈林林下多竹子，为灌木层的优势种，其中以箬竹属 (*Indocalamus*)，箭竹属 (*Fargesia*)，寒竹属 (*Chimonobambusa*) (中国) 和赤竹属 (*Sasa*) (日本) 最多。林下茂盛的竹子严重抑制了水青冈幼苗的生长发育，成为水青冈林更新的一个重大障碍 (Hara, 1983, 1987; Cao, 1995; Peters, 1997; Guo, 1999)。

在我国，不同优势种以及不同地段分布的水青冈林的物种组成和结构差异甚大。亮叶水青冈 (*F. ludica*)、长柄水青冈林中常混生着较多的常绿树种，尤其是乔木亚层和林下层常以常绿树种占优势。米心水青冈 (*F. engleriana*) 林下常混生着冬青属 (*Ilex* spp.)、青冈属 (*Cyclobalanopsis* spp.) 以及栎属的一些常绿树种。在南部或者低海拔地区，水青冈林的冠层常混生有常绿树种，而在分布区的北部以及海拔较高的地方，冠层的常绿种类有所减小，主要处于亚冠层和林下层 (Guo, 1999)。

1.4 立题依据

大巴山是我国水青冈属植物分布相对集中的地区之一，有米心水青冈、巴山水青冈 (*F. pashanica*)、亮叶水青冈和长柄水青冈等 (杨玉坡等, 1990)。水青冈林是适应该地气候的演替顶级群落，分布面积较大，成为该地重要的用材林和水源涵养林。位于四川省南江县境内的米苍山位于大巴山西段，与秦岭紧密相连，是水青冈植物在四川分布的最北界，也是巴山水青冈最集中分布的地区之一。但是，随着社会经济的发展、林木需求量的增加，当地的水青冈林在上世纪后半期遭到大量的砍伐。在国家实施天然林全面保护的措施后，这种局面才得到根本的扭转。

南江县由于地处偏远山区，目前仍有大面积的水青冈林分布，且其原始林保存比较完整。为了保护、利用好这一资源，南江县林业局于 1987 年 1 月将位于米苍山南坡中段的大小兰沟建成了县级自然保护区，旨在保护这里的森林生态系统。鉴于这里保存相对完好的自然植被和独特的水青冈林植被类型，该保护区随后又被确定为省级自然保护区。目前，当地林业局正积极筹划以该保护区为核心，将米苍山地区申请为国家级自然保护区。然而，有关这里水青冈林群落特征的研究却还很少。

基于以上情况,对以四川北部山地水青冈林为主的群落特征进行深入的研究、积累更多的相关资料是非常必要的,也是更完整地认识我国水青冈林群落学特征和区域特性的必需。基于这一目的,本文在南江县境内大坝林场附近(大小兰沟自然保护区为于该处)选择分布较多、较广的米心水青冈和巴山水青冈两种植物群落进行样方调查,获得该地区水青冈林群落特征的第一手资料,通过群落数量特征的综合分析揭示当地水青冈林的物种组成、群落结构动态等群落学特征,弥补该地水青冈研究的缺漏和不足,为深入研究该地水青冈群落打下基础,同时也期望为展开相关的保护工作提供基础资料和理论依据。

第二章 研究区域的自然环境、研究对象及方法

2.1 研究区域概况

2.1.1 地理位置及地理意义

大巴山山体呈西-东走向。广义的大巴山包括米苍山、大巴山（狭义）、武当山和荆山，向东一直延伸到湖北，神农架为其尾脉。大巴山地处长江三峡以北的陕川鄂渝交界地带，地理位置居 $106^{\circ} - 110^{\circ} \text{ E}$, $30^{\circ} - 33^{\circ} \text{ N}$ ，跨越陕西的汉中市、四川的广元市、巴中市、达州市、湖北的十堰市、宜昌市、恩施州、重庆的万县地区等行政区域。汉水支流任河以西山地称为米苍山，地处四川省盆地北部，西与青藏高原连成一体，北与秦岭相接，以汉水为界，是大巴山的最西段。

大巴山与秦岭一起常称为秦巴山地，是我国东部南北方向和东部向西部高原及西北干旱区的最重要的生态过渡带，也是亚热带与暖温带的分界线，在我国地理上具有重要的意义。

2.1.2 地质地貌

大巴山—米苍山弧形构造带位于扬子地台北缘，弧形带轴部在阜城—城口—达川一带呈 SW 方向向四川盆地突出，并与川东北部 NE 方向的弧形带共同构成“收敛双弧”的特殊构造（乐光禹，1988）。大巴山弧形构造带地层呈线条状褶皱，由山前带向造山带内部依次出现侏罗系、三叠系、上古生界、下古生界、前寒武系（汪泽成等，2006）。大巴山主要由砂质石灰岩、石英岩组成，米苍山地段还广泛分布着花岗岩、闪光岩、辉长岩、石英岩、大理岩等抗蚀性强的岩石。

大巴山山体庞大雄伟，多浑圆状。海拔范围 500-3100m，高度差异巨大，并由北向南逐渐降低，多由海拔 500-2000m 的中山组成。山体地形破碎、沟谷纵横，河谷幽深狭窄，两岸断岩峭壁极多，地势险峻。复杂多变的地形为各种

植物的生存创造了有利条件。

2.1.3 气候

大巴山区属于北亚热带山地季风湿润气候，同时具有向暖温带气候过渡的特征。春季气温回暖较早，但不稳定；夏季受到太平洋季风的影响，降水丰富，全年约 70% 的降水集中在 5-8 月；秋季降温较快，多绵雨天；冬季由于秦岭的屏障保护作用，受到西伯利亚寒流的影响较小，相对干燥温暖。温度与降水变化随着海拔的升高、坡向的变化而有较大差异。位于海拔 1400 m 中山地带的四川省南江县大坝林场，年平均气温约 9.6℃，年均降水 1450 mm，无霜期约 170 天，从 3 月 7 号左右一直持续到 10 月 23 号（表 2-1）。

表 2-1 南江县大坝林场的主要气候参数

Table 2-1 The main climatic parameters in Daba forest farm of Nanjiang county, Sichuan, China

气候参数 Climatic parameters	一月 Jan	二月 Feb	三月 Mar	四月 Apr	五月 May	六月 Jun	七月 Jul	八月 Aug	九月 Sep	十月 Oct	十一月 Nov	十二月 Dec	年 Year
均 温 Mean temperature (°C)	-1.4	0.7	4.9	10.4	13.8	17.8	20.7	19.4	15.3	9.5	4.7	-0.2	9.6
平均最高温 Mean max. temperature (°C)	4.2	5.7	9.2	16.7	19.6	23.2	26.2	25.9	21.6	15.1	11.9	5.6	15.2
平均最低温 Mean min. temperature (°C)	-6.5	-4.0	-0.2	3.9	7.2	11.5	14.4	13.1	9.8	5.2	-0.8	-4.5	4.3
平均相对湿度 Mean relative humidity (%)	87	83	83	78	78	81	84	84	86	88	83	85	83
降 水 Rainfall (mm)	21.8	16.9	78.5	75.5	201.0	270.5	247.8	259.7	94.4	86.6	62.2	36.2	1451.1
蒸发 Evaporation (mm)	21.1	23.3	38.9	85.7	91.4	107.0	120.8	116.7	71.0	43.1	34.4	23.0	776.4

摘自 Guo, 1999

2.1.4 水文

大巴山主脊以北属汉水流域,由东向西分布的主要河流有南沙河、牧马河、泾洋河、任河、岚河、坝河、南河等,这些河流均发源于大巴山北坡。大巴山西段米苍山主脊属嘉陵江流域,由西向东主要分布有嘉陵江、东河、南江、通江、后江、前江等。除嘉陵江发源于秦岭外,其余河流均发源于大巴山脉的南坡。在米苍山一大巴山亚区的东端,北部有南水北调的水利枢纽工程一丹江口水库,南部有长江三峡水库。

2.1.5 土壤

米苍山海拔 700-1500m 的土壤主要为山地黄壤;海拔 1500-2100m 土壤为山地黄棕壤;海拔 2100m 以上的土壤为山地棕壤以及山地草甸土(朱万泽,1992)。主要由变质花岗岩、石英岩、砂质页岩以及部分石灰岩等风化而来,土壤呈酸性至微酸性反应, pH 值为 4.5-6.0。

山脚下以及沟谷里的土壤通常比山顶和山脊的土层厚。在坡度较陡的地方,由于雨水的冲刷和土壤的自然重力,土壤十分瘠薄,常可见大块的岩石露出地表。

在海拔 1400-2100m 的落叶阔叶林内,枯枝落叶层下约 30cm 厚度的土壤比较肥沃,乔木的幼树、灌木等的根系主要分布在该层。随着土层深度的增加,土壤有机质的含量逐渐减少,土壤颜色由深棕色向浅棕色、浅黄色渐次变化。

2.1.6 植被

大巴山的植物区系起源古老、物种丰富度高。根据朱万泽(1992)的研究,米苍山和大巴山(狭义)地区,木本植物共有 765 种、276 属、96 科(包括 2 变种 2 变型),其中裸子植物有 36 种、20 属、8 科,以松科(Pinaceae)最多,7 属 13 种 1 变种。其次是柏科(Cupressaceae),5 属 5 种 2 变种。此外还有最原始的罗汉松科(Podocarpaceae)和三尖杉科(Cephalotaxaceae)。被子植物有 729 种、255 属、88 科,其中蔷薇科(Rosaceae)植物最丰富,一共有 18 属 79 种,壳斗科植物其次,有 6 属 41 种。从区系地理成分上看,北温带与东亚分布最多,各占 19.9%;泛热带分布居第三位,占 16.9%;中国特有分布植物 20 属,占 7.3

%。单科植物只有杜仲科 (Eucommiaceae) 和珙桐科 (Davidiaceae) 两科。该区内国家级和省级珍稀植物物种有 49 种。

根据 Ohsawa (1990) 的划分, 常绿阔叶林在东亚、南亚的分布上限是最冷月均温不能低于 -1°C 。因此, 大巴山北侧的地带性植被为常绿—落叶阔叶混交林, 分布于海拔 1100m 以下的山地。主要优势种有黑壳楠 (*Lindera megaphylla*)、樟树 (*Cinnamomum philippinense*)、川桂 (*C. wilsonii*)、楠木 (*Phoebe zhennan*)、青冈、短柄栲栎 (*Q. serrata* var. *brevipetiolata*)、锐齿槲栎 (*Q. aliena*) 等。目前原始林已经很少见, 在平坦的地方被开垦为农地, 在山坡上被砍伐后则生长着以马尾松 (*Pinus massoniana*)、麻栎 (*Q. acutissima*)、栓皮栎 (*Q. variabilis*)、柃木 (*Alnus spp*) 等为优势种的次生林。在海拔 1100—2100m 的地段为落叶阔叶林, 优势种有锐齿槲栎、栗 (*Castanea spp*)、白桦 (*Betula platyphylla*)、红桦 (*B. albosinensis*)、鹅耳枥 (*Carpinus spp*)、米心水青冈、槭树 (*Acer spp*)、四照花 (*Dendrobenthamia spp*) 和常绿的针叶树种油松 (*P. Tabulaeformis*)、华山松 (*P. armandii*)、巴山松 (*P. henryi*)、白皮松 (*P. bungeana*) 等。海拔 2100m 以上地段有巴山冷杉 (*Abies fargesii*)、秦岭冷杉 (*A. chensiensis*)、麦吊云杉 (*Picea brachytyla*)、大果青扦 (*P. neoveitchii*) 等为主的针叶林。

在大巴山南坡, 地带性植被为常绿阔叶林, 分布上限约为 1200m。建群种有壳斗科的青冈、栲属 (*Castanopsis*) 和樟科 (Lauraceae) 的润楠属 (*Machilus*)、楠属 (*Phoebe*)、木姜子属 (*Litsea*) 等属; 主要物种有青冈、曼青冈 (*C. oxyodon*)、甜槠 (*Castanopsis eyrei*)、苦槠 (*C. sclerophylla*)、宜昌润楠 (*M. ichangensis*)、白楠 (*P. neurantha*)、黑壳楠等。同时该海拔还分布有喜温的松树林如马尾松林。海拔 1200-1400m 的中山主要为常绿阔叶林向落叶阔叶林的过渡性植被, 建群种除上述常绿植物外, 还有锐齿槲栎、米心水青冈、红桦、鹅耳枥、漆树 (*Toxicodendron vernicifluum*) 等落叶树种。此外该区特有的巴山松常形成局部块状常绿针叶林分布于海拔 1400m 左右的山地。海拔 1400-2100m 的植被类型主要是山地落叶阔叶树林, 建群种为水青冈属、栎属、桦木属 (*Betula*)、鹅耳枥属、漆树属 (*Toxicodendron*)、槭属 (*Acer*) 等, 常绿树种常混生在林冠亚层以及林下层。铁杉 (*Tsuga chinensis*) 也常在这一海拔高度与阔叶林混生。海拔 2100m 以上主要是矮林灌丛组成的植被类型。虽然这一植被类型最高可以分布到最暖月均温 10°C 左右的海拔 2500m 的地方 (Ohsawa, 1990), 但由于米苍山一大巴山亚区的山体海拔多低于该值, 因此这一植被类型的分布区比较小。主要组成

物种有杜鹃 (*Rhododendron* spp.)、冬青、山矾 (*Symplocos* spp.)、花楸 (*Sorbus* spp.)、忍冬 (*Lonicera* spp.)、蔷薇 (*Rosa* spp.) 等属的植物。2200m 以上的阴坡零散的分布着巴山冷杉林。除了上述自然植被外, 人工栽种的松树林, 如油松林、华山松林、日本落叶松林等也有相当面积的分布。

竹林在该区也是十分常见的类型。其分布面积较大, 主要由巴山木竹 (*Bashania fargesii*)、箬竹 (*I. tessellatus*)、慈竹 (*Neosinocalamus affinis*)、箬叶竹 (*I. longiauritus*) 等。茂盛的竹子一方面让当地群众拓宽了经济来源、获得了良好的经济收入, 但另一方面, 尤其是阔叶林下的竹子对生存空间的占有严重抑制了灌木层其他物种以及乔木幼苗的生长, 成为了森林更新的一个重大障碍。

2.2 研究对象

水青冈属植物是耐荫或深度耐荫的物种 (Cao, 1995; Peters, 1997)。本文选取在大巴山分布较多、较广的两种水青冈属植物——巴山水青冈和米心水青冈作为研究对象。该处水青冈群落乔木层的冠层一般高 20-27m, 林中常见物种有巴山水青冈、米心水青冈、锐齿槲栎、华千金榆 (*C. cordata* var. *chinensis*)、多种桦木等落叶植物以及杜鹃、青冈、山矾等属的常绿树种。灌木层常以箭竹和乔木层幼苗为主。草本层一般在林窗发育较好, 主要有普通鹿蹄草 (*Pyrola decorata*)、苔草 (*Carex* spp.)、重楼 (*Paris* spp.)、山酢浆草 (*Oxalis acetosella* subsp. *griffithii*) 等。常春藤 (*Hedera* spp.)、猕猴桃 (*Actinidia* spp.)、菝葜 (*Smilax* spp.) 等是林中常见的藤本植物。

2.2.1 巴山水青冈

巴山水青冈在南江县俗称“白光子”, 是 1978 年才在四川南江县发现的水青冈属的一个新种 (杨钦周, 1978), 集中于四川、湖北、陕西等省交界处。在米苍山集中分布于海拔 1300-1900m 范围内 (杨玉坡等, 1990)。其根系发达、树干通直、结构细密、经久耐用, 为四川省主要用材树种之一 (杨玉坡等, 1990)。巴山水青冈林是四川省分布面积最大、保存比较完整的常绿落叶阔叶混交林,

也是适应当地气候的相对稳定的演替顶极群落（杨玉坡等，1990）。但由于不规范的砍伐活动，巴山水青冈林的面积正在急剧缩小。

2.2.2 米心水青冈

米心水青冈在南江俗称“麻光子”，是我国分布最广（张永田和黄成就，1988）、分布边界最北、垂直高度最高的水青冈属植物，向北直达秦岭南坡，向南至福建省汀县，向西至四川二郎山和大凉山东坡，向东间断分布于安徽黄山、河南伏牛山和浙江南部及天目山（杨玉坡等，1990）。集中分布于我国东部地区的黄山、天目山、陕西汉中、湖北西部、四川东部及东北部、云南东北部（洪必恭和安树青，1993）。在米苍山，该种主要分布于南坡海拔 1400-2000m 的地带（杨玉坡等，1990），部分地区高达 2600m。米心水青冈林一般为成熟林或半成熟林，林下多箬竹。

2.3 研究方法

2.3.1 样地选择和设置

在米苍山南坡大坝林场附近 1400-1700m 的海拔范围内，选取自然生长良好的巴山水青冈林，依具体的地形设置 10m×30m-20m×50m 大小不等的样地；在海拔 1500-1800m 的海拔范围内，选取自然生长良好的米心水青冈林，依具体地形设置 20m×20m-20m×50m 大小不等的样地。每个样地再划分成 10m×10m 的样方。巴山水青冈群落共设置了 7 个样地 39 个样方，米心水青冈群落共设置了 4 个样地 28 个样方。

2.3.2 样方调查

以 10m×10m 的样方为单位，对 39 个巴山水青冈样方和 28 个米心水青冈样方内高度=3m 的乔木进行逐木统计，详细记录物种名称、树高、枝下高、冠幅、胸径及在样方中的坐标位置。根据样地的大小在每个样地内选择 2—5 个不等数量的样方进行灌木层和草本层的调查，巴山水青冈群落 7 个样地内总共调查了 21 个 10m×10m 的样方，米心水青冈群落 4 个样地内调查了 12 个 10m×10m 的样

方。调查时将每个样方划分成 4 个 5m×5m 的小格子分别统计，然后汇总为该样方的数据。灌木和高度小于 3m 的乔木小树作为灌木层植物进行统计，记录了每个物种的名称、株丛数、最大高度和平均高度、种的分盖度，并综合估计了灌木层的总盖度。草本层调查指标同灌木层一样，唯株(丛)数是在每个 10m×10m 样方内划分的 5 个以上 1m×1m 小样方的调查数据基础上统计的。

2.3.3 环境数据

样方调查前，在每个样地中间测量实际的海拔高度、坡度、坡向等地理指标，并记录样地所在的具体坡位（上、中、下）。调查后在样地内挖土壤剖面，根据土壤发生学分层取腐殖质、淋溶层和淀积层 3 层的土样，同时测量每层的土壤厚度。土样密封带回实验室分析。

第三章 大巴山巴山水青冈群落的物种多样性特征

秦巴山地是我国中东部重要山系，西与青藏高原连成一体，成为我国东部南北方向和东部向西部高原及西北干旱区的最重要的生态过渡带，也是亚热带与暖温带的分界线。同时，该地区也是生物区系复杂交错区，植物种类繁多，特有分布的种子植物极其丰富（唐志尧等，2004b；许冬焱等，2004），是当前生物多样性研究的重点区域之一。

巴山水青冈（张永田等，1988）集中于四川、湖北、陕西省交界处，海拔1300-1900m 范围内（杨玉坡等，1990）。其根系发达、树干通直、结构细密、经久耐用，为四川省主要用材树种之一（杨玉坡等，1990）。巴山水青冈林是四川省分布面积最大、保存比较完整的常绿落叶阔叶混交林，也是适应当地气候的相对稳定的演替顶极群落（杨玉坡等，1990）。但是，由于其地理分布范围比较狭窄，相关研究和文献报道较少（李建强等，2003；李俊清，1996；李俊清等，1999），而关于其群落物种多样性特征的资料更是匮乏。本文通过对大巴山巴山水青冈群落的调查和分析，揭示其物种组成与多样性特征，为进一步了解、研究巴山水青冈林的特性与科学管理、区域生物学特性提供资料和依据。

3.1 研究地点与方法

3.1.1 研究地自然概况

见第二章

3.1.2 样地设置与调查

见第二章

3.1.3 土壤分析

采用国家标准方法（中华人民共和国国家标准，1988）测量以下指标：半

微量开氏法测量全氮；重铬酸钾外加热法测量全碳，然后换算成土壤有机质；高氯酸—浓硫酸法全磷；电位法测量 pH 值；比重法测量粒级组成。

3.1.4 数据处理

重要值计算 重要值 (IV) = (相对密度 (RDE) + 相对优势度 (RDO) + 相对频度 (RFE)) / 3, 计算单个样方时, 重要值 = (相对密度 + 相对优势度) / 2。其中, 相对密度 = 样方内某种植物的密度 / 样方内所有物种密度的总和; 相对优势度 = 样方内某种植物的胸高面积 / 样方内所有物种胸高面积总和; 相对频度 = 某种植物的频度 / 所有植物的总频度。

物种多样性计算 本文采用 α 多样性指数。 α 多样性用于描述局域群落的物种多样性, 一般受到小环境和生物之间作用的影响。本文采用以下几个指数: 物种丰富度, S ; 香农指数, $H' = -\sum P_i \ln P_i$; 辛普森指数, $D = 1 - \sum P_i^2$; 均匀度指数, $J_{sw} = (-\sum P_i \ln P_i) / \ln S$ 。公式中, S 为样方中的物种数; $P_i = N_i / N$, 为第 i 个物种的相对密度, N 为所有植物的个体数, N_i 为第 i 个物种的个体数。计算公式主要参考《陆地生物群落调查观测与分析》(董鸣等, 1996)。

在分析多样性与环境因素关系时, 为避免面积变化给多样性指数带去的影 响, 各个指数均采用小样方多样性指数的平均值。

多度统计 将各个层次不同物种的植株数取自然对数后, 再统计每一倍程 (octave) 内包含的物种数。

统计分析 用单因素方差分析比较不同坡向上物种多样性的差异; 回归分析方法探讨海拔、土壤、建群种与乔木层主要树种重要值与物种多样性之间的关系。所有统计分析均在 SPSS13.0 统计软件下完成。

3.2 结果

3.2.1 群落植物种类成分分析

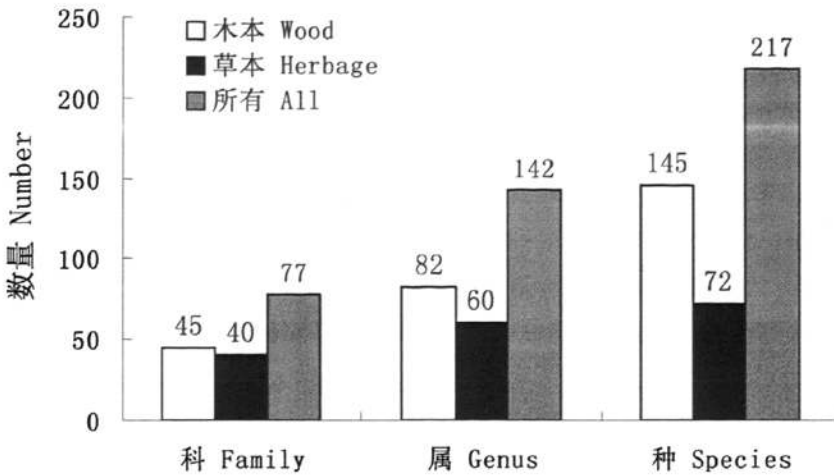


图 3-1 巴山水青冈群落内的物种组成

Fig.3-1 Species composition of *F. pashanica* community

在调查的总面积为 3900m² 的 39 个样方中，记录到维管束植物 217 种，隶属 142 个属，77 个科。其中木本植物有 45 科、82 属、145 种，占总科、属、种的 58%、58%、67%；草本植物有 40 科、60 属、72 种，占总科、属、种的 52%、42%、33%（图 3-1）。分类系统上，蕨类植物有 9 科、10 属、11 种；裸子植物仅有 3 科、3 属、3 种；被子植物有 65 科、129 属、203 种，其中单子叶植物 6 科、18 属、24 种，双子叶植物 59 科、111 属、179 种。

群落乔木层有 21 科、32 属、50 种，主要由壳斗科（3 属 9 种）、杜鹃花科（Ericaceae）（5 属 6 种）、蔷薇科（Rosaceae）（2 属 6 种）、山矾科（Symplocaceae）（1 属 4 种）等科的植物组成，这四个科的物种占乔木层全部物种的 50%。灌木层有 44 科、81 属、142 种，其中种数较多的有蔷薇科（10 属 19 种）、忍冬科（Caprifoliaceae）（3 属 11 种）、壳斗科（3 属 9 种）、槭树科（Aceraceae）（1 属 7 种）等科。草本层植物物种组成比较分散，没有明显的优势科、属，但从数量上看，莎草科（Cyperaceae）苔草属植物和普通鹿蹄草占有绝对优势，分别占草本层植株数的 56% 和 27%。

3.2.2 群落物种的地理成分组成

根据吴征镒的中国种子植物属的分布区类型(1991)及勘误表(1993),对样地中的 132 个种子植物属进行地理成分分析,一共分为 16 个分布类型及变型(表 3-1)。其中温带分布成分(主要包括北温带分布、东亚—北美间断分布、东亚分布和旧世界温带分布)处于主导地位,一共有 87 属,占群落总属数的 65.91%;这一成分的物种有 132 种,占群落所有物种的 64.08%,表明该群落的温带特征显著。热带、亚热带成分一共有 31 属 51 种,分别占总属数、总种数的 23.48%、24.76%,在群落组成中也占有重要地位。中国特有分布一共有 5 属,分别为箭竹属、青钱柳属(*Cyclocarya*)、山白树属(*Cyclocarya*)、藤山柳属(*Clematoclethra*)、串果藤属(*Sinofranchetia*)。

表 3-1 巴山水青冈群落种子植物的区系成分

Table 3-1 The areal-types of genera of seed plants in *F. pashanica* community

分布区类型 Areal-types	属数 Number of genus	占总属数的 百分比 % in total genera	种数 Number of species	占总种数的 百分比 % in total species
1.世界分布 Cosmopolitan	9	6.82	17	8.25
2.泛热带分布 Pantropic	13	9.84	26	12.62
3.亚热带和热带美洲间断分布 Trop. Asia & Trop. Amer. Disjuncted	3	2.27	6	2.91
4.旧世界热带分布 Old World Tropics	3	2.27	3	1.46
6.亚热带至热带非洲分布 Trop. Asia to Trop. Africa	2	1.52	2	0.97
7.亚热带(印度—马来西亚)分布 Trop. Asia (Indo—Malesia)	10	7.58	14	6.80
8.北温带分布 North Temperate	40	30.30	72	34.95
8-4.北温带和南温带(全温带)间断分布 N. Temp. & S. Temp. disjuncted	5	3.79	7	3.40
9.东亚和北美洲间断分布 E. Asia & N. Amer. Disjuncted	13	9.84	18	8.74
9-1.东亚和墨西哥间断分布 E. Asia and Mexico disjuncted	1	0.76	1	0.49
10.旧世界温带分布 Old World Temperate	4	3.03	4	1.94

续表 3-1

分布区类型 Areal-types	属数 Number of genus	占总属数的 百分比 % in total genera	种数 Number of species	占总种数的 百分比 % in total species
10-1. 地中海区、西亚和东亚间断 Mediterranea. W. Asia & E. Asia. disjuncted	2	1.52	2	0.97
14. 东亚分布 E. Asia	12	9.09	17	8.25
14-1. 中国—喜马拉雅分布 Sino—Himalaya (SH)	4	3.03	4	1.94
14-2. 中国—日本分布 Sino—Japan (SJ)	6	4.55	7	3.40
15. 中国特有分布 Endemic to China	5	3.79	6	2.91
合计 Total	132	100	206	100

3.2.3 群落的物种多样性

3.2.3.1 物种—多度分布

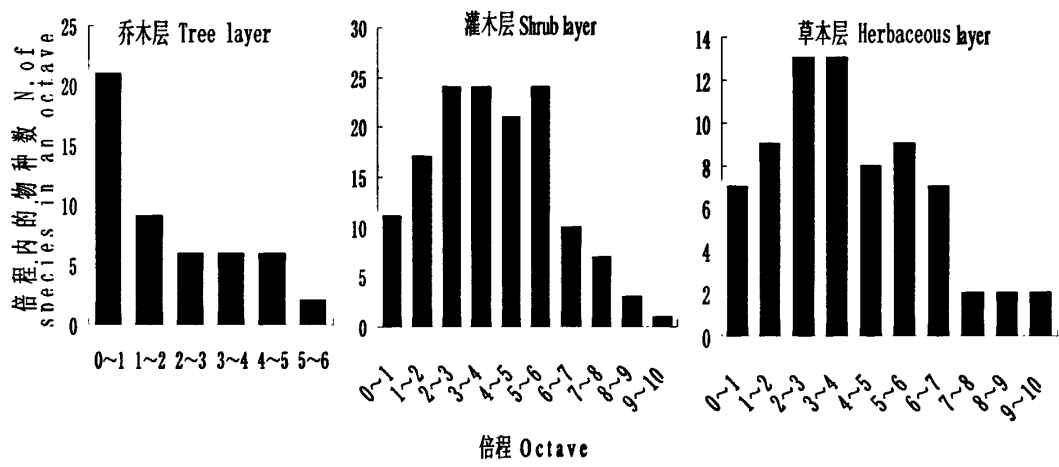


图 3-2 巴山水青冈群落的物种—多度分布

Fig.3-2 Distribution of species richness-logarithm of plant number in *F. pashanica* community

物种—多度在不同生活型中有不同的分布格局（图 3-2）。在乔木层，物种—多度呈对数倒“J”型分布，数量多的物种是群落的优势种，种数最少，而数

量很少的物种占了乔木层物种数的一半。在灌木层与草本层中，物种一多度呈近似对数正态分布，峰值偏向植株数较少的一边，植株数较少和中等数量的物种很多，是灌木层与草本层物种的主要组成成分，对群落的物种组成也有着重要的影响。

3.2.3.2 物种多样性

从表 3-2 可以看出，群落物种丰富度的顺序为灌木层>草本层>乔木层，灌木层的物种数占群落总物种数的 65%；香农指数与辛普森指数顺序为灌木层>乔木层>草本层；均匀度指数的顺序为乔木层>灌木层>草本层。虽然采用的均匀度指数是通过香农指数计算而来，但其变化与香农指数并不一致（黄建辉等，1997）。草本层的物种以生态幅较广的苔草属植物和喜阴的普通鹿蹄草占绝对优势，其他植物的密度很小。因此虽然草本层物种丰富度较高，但其他多样性指数及均匀度指数都较低。

表 3-2 巴山水青冈群落物种多样性指数

Table 3-2 Species diversity indices in *F. pashanica* community

层次 Layers	物种数 N. of species	香农指数 Shannon-Wiener index	辛普森指数 Simpson index	均匀度指数 Evenness index
乔木层 Tree layer	50	1.55±0.69	0.70±0.02	0.81±0.02
灌木层 Shrub layer	142	2.48±0.17	0.80±0.04	0.67±0.04
草本层 Herbaceous layer	72	1.18±0.20	0.47±0.07	0.48±0.07

3.2.4 物种多样性与环境因子的关系

3.2.4.1 物种多样性与海拔的关系

海拔变化对群落不同层次的物种多样性指数的影响各不相同。乔木层的物种数与海拔呈显著的抛物线关系，中等海拔上乔木层物种丰富度最高。灌木层香农指数、均匀度指数与草本层辛普森指数、均匀度指数同海拔有显著的负相关，均随着海拔的升高而单调递减（ $R^2=0.2$ ， $P=0.01-0.03$ ）。其余多样性指数

与海拔的回归关系不显著。

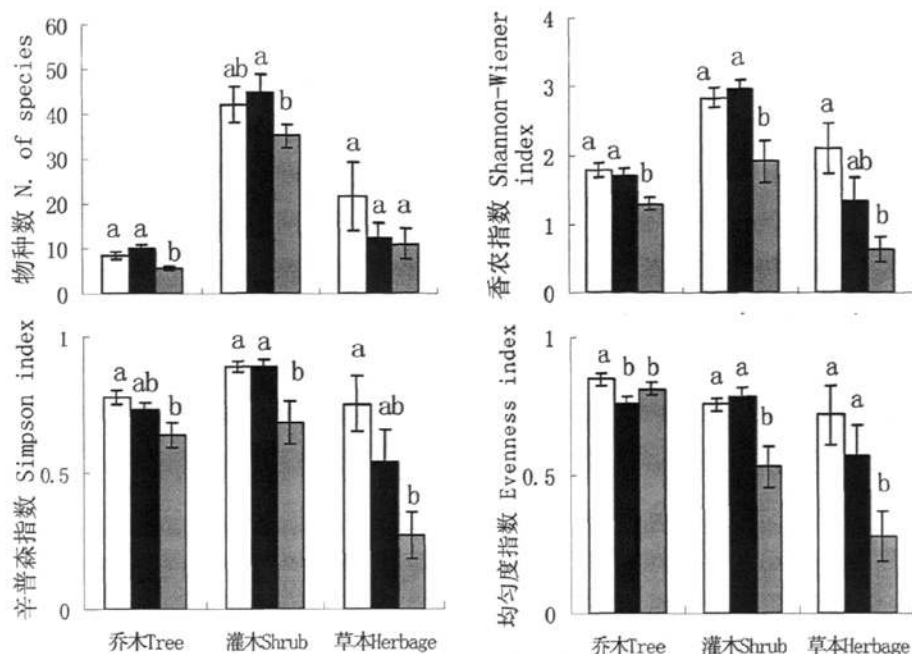


图 3-3 不同坡向的物种多样性比较

Fig.3-3 Comparison of species diversity in different slope aspects

□ 东坡 Eastern slope ■ 南坡 Southern slope ▨ 北坡 Northern slope

3.2.4.2 物种多样性与坡向的关系

本文调查的样方有3个坡向：东坡、南坡、北坡。由图3-3可以看出，东坡的乔、灌、草三层除灌木层和草本层物种丰富度与北坡无显著差异外 ($P>0.05$)，其余多样性指数均显著高于北坡 ($P<0.05$)。南坡除了乔木层的辛普森指数、均匀度指数以及草本层的物种丰富度、香农指数与辛普森指数与北坡无显著差异外 ($P>0.05$)，其余的也均显著高于北坡 ($P<0.05$)。东坡与南坡仅乔木的均匀度指数存在显著性差异 ($P<0.05$)。群落物种多样性对坡向较为敏感，其敏感度是灌木层>乔木层>草本层。

3.2.4.3 物种多样性与土壤的关系

经过逐步回归分析,得到土壤特征与不同生活型物种丰度和香农指数的回归方程见表 3-3。乔木层的香农指数与第二层厚度回归显著,表现出乔木层的物种多样性受土层厚度的影响。灌木层的物种数与香农指数与土壤第一层有机质回归关系显著,表现为受土壤有机肥力的影响。草本层香农指数与土壤第一层厚度回归显著。

表3-3 物种多样性与土壤的回归关系

Table 3-3 The regression relationship of species diversity indices and soil characteristics

物种多样性指数			回归方程
Species diversity indices			Regression equation
乔木层 Tree layer	Tree	香农指数 (H) Shannon-Wiener index	$Y = 0.025DSL + 1.064$ ($R^2 = 0.856$, $P = 0.024$)
		物种数(S) Number of species	$Y = -0.424OFL + 44.86$ ($R^2 = 0.869$, $P = 0.021$)
灌木层 Shrub layer	Shrub	香农指数 (H) Shannon-Wiener index	$Y = -0.08OFL + 3.646$ ($R^2 = 0.798$, $P = 0.041$)
		物种数(S) Number of species	
草本层 Herbaceous layer	Herbaceous	香农指数 (H) Shannon-Wiener index	$Y = 0.172DFL + 2.16$ ($R^2 = 0.778$, $P = 0.048$)

DSL: 土壤第二层厚度 Depth of second layer; OFL: 土壤第一层有机质 Organic matter in first layer; DTL: 土壤第一层厚度 Depth of third layer

3.2.5 群落建群种及乔木层主要树种与群落物种多样性的关系

香农指数同群落建群种和乔木层主要树种重要值的关系见图 3-4。巴山水青冈重要值同群落和草本层的香农指数 H 呈显著负相关 (图 3-4A, G), 同乔木层香农指数呈极显著的抛物线关系 (图 3-4C)。乔木层主要树种的重要值同群落、乔木、草本的香农指数均呈极显著负相关 (图 3-4B,D,H)。灌木层的香农指数与巴山水青冈以及其他优势种的重要值都没有显著相关关系 (图 3-4E、F) ($P \geq 0.05$)。

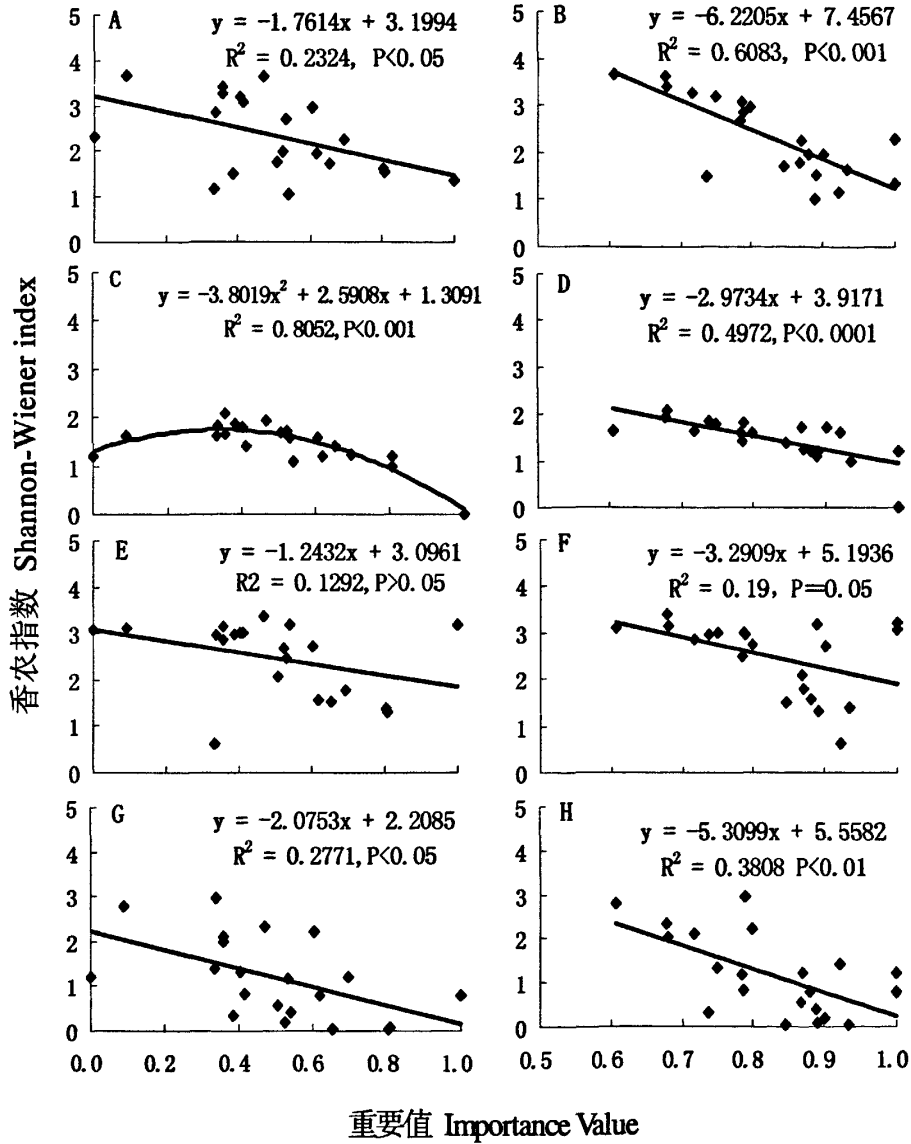


图 3-4 群落建群种(左)和乔木层主要树种(右)的重要值分别与群落(A、B)、乔木层(C、D)、灌木层(E、F)和草本层(G、H)的香农指数的关系

Fig.3-4 Correlation of dominant species' and main species' importance values to Shannon-Wiener index of community (A, B), tree layer (C, D), shrub layer (E, F) and herbaceous layer (G, H). Freedom degree $n=21$.

3.3 讨论

物种多样性是多个生态过程的结果,它受到多个环境因子如海拔、土壤、坡度、坡向、坡位、湿度、地形、外界干扰(Brown, 2001; Sollins, 1998; Stohlgren 等, 1998; 唐志尧, 2004a、b; 彭闪江等, 2003; 贺金生等, 1997)等的综合影响(Grime, 1979; Huston, 1994; 唐志尧等, 2004b)。但是,在不同尺度上和不同的群落中,起主要作用的环境因素又各不相同(贺金生等, 1997; 唐志尧等, 2004a; 刘世梁等, 2003; 沈泽昊等, 2001; 朱彪等, 2004)。巴山水青冈群落中,不同的环境因子对不同生活型的物种多样性的影响也不同。相比起土壤、海拔,坡向对乔木层、草本层物种多样性有着更大的影响,而土壤、坡向对灌木层物种多样性都有着较大的影响。

不同生活型植物对环境因素的适应不尽相同,乔、灌、草物种多样性随环境的变化也呈不同的变化趋势。对东灵山等 4 个地区森林的研究(黄建辉等, 1997)以及对祁连山植被的研究(王国宏, 2002)均显示出这种特征。就物种多样性对环境变化的敏感度而言,有草本层>灌木层>乔木层(王国宏, 2002),灌木层与乔木层表现出较为一致的趋势(谢晋阳等, 1994; 赵淑清等, 2004)。但是,在巴山水青冈群落中,灌木层受到坡向、土壤的影响最大,草本层受到的影响最小。在该群落中,对环境因素变化最敏感的是灌木层,其次是乔木层和草本层。

一般的,群落内物种多样性指数有草本层>灌木层>乔木层(马克平等, 1995; 黄建辉等, 1997; 吴晓莆等, 2004),但巴山水青冈群落中,除物种丰富度外,乔木层和灌木层的物种多样性指数均高于草本层,这可能与草本层受到群落自身特征的显著影响有关。乔木、灌木层对草本的发育有着抑止作用(谢晋阳等, 1994),林木对地面遮荫越严重,草本层的物种多样性就越低(贺金生等, 1997; 黄建辉等, 1997)。

巴山水青冈群落中,建群种和乔木层主要树种的重要值与群落以及乔灌草三层的香农指数主要呈负相关关系。乔木层的优势种与亚优种树种株数越多、植株越粗壮,对资源的占用就越多,其他树种的生存空间和可利用的资源就越狭窄和有限,其生长和繁殖就越受限,物种多样性就越低。通过与乔木层主要树种重要值关系的分析可以看出,物种多样性指数对群落自身特征变化的敏感度为乔木层>草本层>灌木层(图 3-4)。群落乔木层和草本层物种多样性受到

环境和群落自身特征的双重影响，而灌木层物种多样性则更多的受到环境因素的影响。

在过去的研究中，群落自身特征对多样性的影响往往被忽略，但空间与环境因子的交互并不能完全解释群落的多样性格局，群落自身的特征在其中也起到很大的作用（王国宏等，2001；谢晋阳等，1994）。本次调查结果也表明，群落乔木层对群落的多样性有着很重要的影响，应该成为多样性研究中不可或缺的因素。分析中若加入群落本身对多样性的调节，可能将更全面的探讨和解释植物群落的多样性特征。

第四章 大巴山巴山水青冈群落结构与动态分析

群落的垂直结构是群落的重要形态特征,是群落中植物之间以及植物与环境之间相互关系的体现(宋永昌,2001)。不同层次的植物通过高度的差异、生活型的分化和不同的资源利用方式而共存于同一群落中。群落的垂直结构不仅关系到群落的外貌,同时也反映出群落的生境条件以及群落对环境资源的利用效率(孙儒泳等,2002)。不同层次的物种在群落中的地位和作用不同,乔木层的垂直结构影响着林下层植物的生长发育和分布格局,建群种决定着群落的环境、外貌以及群落的生存、消亡等(宋永昌,2001)。群落结构受制于个体大小级的分布(Shackleton,1993),对建群种的个体大小级的研究有助于解释植物群落的空间分布格局(Brown and Bredenkamp,2004)。

对年龄结构的研究是掌握群落发展动态的重要手段(Wallenius *et al.*,2002)。在实际工作中,由于树木年龄获取的困难性,空间代替时间的静态调查成为一个常用的方法,最常用的两种方法为胸径结构和树高结构(Bradshaw and Rayner,1997; Mawson and Long,1994; Koichi *et al.*,2003; Brown and Bredenkamp,2004)。本文以分布范围较窄的巴山水青冈(*Fagus pashanica*)群落作为研究对象,分析、探讨了其群落乔木层的垂直结构、生活型构成以及建群种巴山水青冈的动态特征,填补巴山水青冈林这一方面的研究缺漏,充实巴山水青冈的研究资料,为合理规划、保护巴山水青冈林提供参考依据。

4.1 研究地与方法

4.1.1 研究地自然概况

参见第二章

4.1.2 样地设置与调查

参见第二章

4.1.3 数据处理

重要值的计算 计算公式参见第三章

乔木层垂直结构的划分 对 1—7 号巴山水青冈样地以及 7 个样地汇总后的高度 $\geq 3\text{m}$ 的植株按照每 2m 的间隔进行划分,然后分别统计各高度段的植株数与冠幅和(m^2)。统计冠幅时,先计算出每棵树的树高与枝下高的差,然后用记录的枝下高加上该差值的 1/2 后的数值作为每棵树实际的冠幅下限高度,再根据 2m 的间隔将冠幅按照正态比例分配到不同的高度上,最后将各个高度实际分得的冠幅求和作为该高度的冠幅和。根据植株数与冠幅和随高度的变化趋势划分乔木层垂直结构。

生活型的划分 主要参考《植被生态学》(宋永昌, 2001)中介绍的 Raunkiaer (1934) 分类系统,将植物生活型分为 5 大类型。在处理高位芽中的藤本植物时,参照 Braun—Blanquet (1964) 系统,将之单独列为藤本高位芽植物。

巴山水青冈种群结构划分 按照高度与径级(diameter at breast height, DBH)两种方式划分,具体如下:(1) 根据高度划分: $H < 3\text{m}$ 的植株为第一级,以后高度每增加 2 米划分为 1 级,一共划分了 16 个等级。(2) 根据胸径划分:对高度 $\geq 3\text{m}$ 的植株进行径级划分。DBH $\leq 5\text{cm}$ 记为第 1 级,以后每增加 5cm 划分为一个等级,一共划分了 17 个等级。

4.2 结果

4.2.1 群落乔木层树种的重要值比较

巴山水青冈林乔木层高度 22-27m,郁闭度一般为 0.9 左右。乔木层 50 个树种的重要值见表 4-1。可以看出,巴山水青冈在群落中占有明显优势,其重要值远远高出其他物种,尤其是相对优势度,高达 77.05%,为群落的建群种。优势度较高还有锐齿槲栎和米心水青冈,分别为 5.53%和 2.28%。但是,由于它们

的株数较少，在群落中的重要值并不高。相反，粉白杜鹃（*Rhododendron hypoglaucum*）、猫儿刺（*Ilex pernyi*）、短柱柃（*Eurya brevityla*）、多脉青冈（*Cyclobalanopsis multinervi*）、总状山矾（*Symplocos botryantha*）等常绿树种由于高度 $\leq 7\text{m}$ 的植株很多，相对密度很大，因而重要值也较大。

表 4-1 巴山水青冈群落乔木层树种的重要性比较

Table 4-1 Comparison of importance of species in overstory of *F. pashanica* community

物种 Species	多度(株) Abundance	相对密度 (%) Relative density	相对优势 度(%) Relative dominance	相对频度 (%) Relative frequency	重要值(%) Importance value
巴山水青冈 <i>Fagus pashanica</i>	200	16.13	77.05	12.85	35.34
粉白杜鹃 <i>Rhododendron hypoglaucum</i>	152	12.26	1.92	3.13	5.77
猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	112	9.03	0.83	6.60	5.49
短柱柃 <i>Eurya brevityla</i>	106	8.55	0.89	6.94	5.46
多脉青冈 <i>Cyclobalanopsis multinervis</i>	139	11.21	1.22	3.47	5.30
吊钟花 <i>Enkianthus quinqueflorus</i>	80	6.45	0.65	7.99	5.03
总状山矾 <i>Symplocos botryantha</i>	97	7.82	0.62	4.86	4.43
华西四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>huaxiensis</i>	47	3.79	0.69	7.99	4.15
锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i>	14	1.13	5.53	2.43	3.03
合轴荚蒾 <i>Viburnum sympodiale</i>	25	2.02	0.09	4.86	2.32
米心水青冈 <i>Fagus engleriana</i>	15	1.21	2.28	3.47	2.32
宜昌荚蒾 <i>Viburnum erusom</i>	29	2.34	0.02	4.51	2.29
紫茎 <i>Stewartia sinensis</i>	34	2.74	0.15	3.82	2.24
四川山矾 <i>Symplocos botryantha</i>	61	4.92	0.33	1.39	2.21
薄叶山矾 <i>Symplocos anomala</i>	24	1.94	0.07	3.13	1.71
毛背花楸 <i>Sorbus aronioides</i>	5	0.40	1.51	1.74	1.22
曼青冈 <i>Cyclobalanopsis oxyodon</i>	16	1.29	0.13	1.74	1.05
其余 33 种 Other 33 species	84	6.77	6.02	19.08	10.64

4.2.2 群落乔木层的垂直结构

根据图 4-1 可以看出,不同样地以及样地汇总后的株数—高度分布趋势相近,高度 $\leq 5\text{m}$ 的植株最多,其次是高度在 $5-7\text{m}$ 之间的植株,这两个高度的植株一共有 964 株,占有所有植株的 77.74%;中间层次 $11-19\text{m}$ 的植株数最少,其中一些高度间隔的植株数甚至为 0,所有样地中该高度间隔的植株数只有 47 株,占有所有植株数的 3.79%;高度在 $19-27\text{m}$ 之间的植株数相对有所增加,一共有 136 株,占样地所有植株数的 10.97%。全部样地中,高度 $>27\text{m}$ 的植株并不多,只有 26 株。

图 4-2 为群落乔木层的冠幅—高度分布图。不同样地以及样地汇总后的冠幅分布趋势也比较一致,同时与株数—高度分布的趋势也相似,呈现出两头高、中间低的格局,在 $9-13\text{m}$ 之间的冠幅和最低,从 $>13\text{m}$ 的高度开始增加。高度 $\geq 19\text{m}$ 的植株虽然数量不是最多,但由于每株树的冠幅都很大,有的单株的冠幅甚至达到了 400m^2 。加之这些大树的枝下高位置都很高,冠幅分布较为集中,因而该高度层次的冠幅和非常大。除样地 2 外(图 4-2 B),其他样地的冠幅分布图在以 22m 为中心的高度处有一个明显的峰值。 $>27\text{m}$ 高度的冠幅和数值很小。虽然高度 $\leq 9\text{m}$ 的植株的单株冠幅比较小,但由于该高度的数量很多,因而该高度的冠幅和并不低。高度介于 $9-13\text{m}$ 之间的树,由于上层的遮荫,生长受到严重抑制,从 9m 以下的小树能成功进入到该中间层的植物并不多,加上空间限制,冠幅不能得到充分伸展,从而导致了该高度层次的冠幅和极度小的格局。

结合株数—高度分布图(图 4-1)和冠幅—高度分布图(图 4-2)可以看出,本次调查的巴山水青冈群落的乔木层成层明显,垂直结构可以划分为二个亚层。第一亚层的高度 $>13\text{m}$,最高 35m ,冠层高度集中在 $19-27\text{m}$,一共有 194 株 16 种,平均胸径为 32.89cm ,全部为落叶树种。巴山水青冈在该亚层占有绝对优势,株数最多,有 151 株,重要值最大,达 72.30%;锐齿槲栎、毛背花楸(*Sorbus aronioides*)和米心水青冈在该亚层也占据一定地位,重要值分别为 7.83%、4.93%和 3.98%。第二亚层的高度在 $3-13\text{m}$ 之间,一共有 1046 株 37 种,平均胸径

4.14cm, 该亚层高度 $\geq 10\text{m}$ 的植株仅有 15 株, 冠幅集中在 9m 以下的高度。常绿树种有 723 株、15 种, 分别占该亚层植株树和物种数的 69.12%和 40.54%, 占据优势地位。重要值位于前六位的物种中, 仅有居于第五位的吊钟花 (*Enkianthus quinqueflorus*) 一种落叶树种, 粉白杜鹃、多脉青冈、短柱枞、猫儿刺、总状山矾等常绿树种的重要值分别位于该亚层的前四位和第六位。巴山水青冈在该亚层只有 49 株, 重要值为 6.39%, 退居第八位。

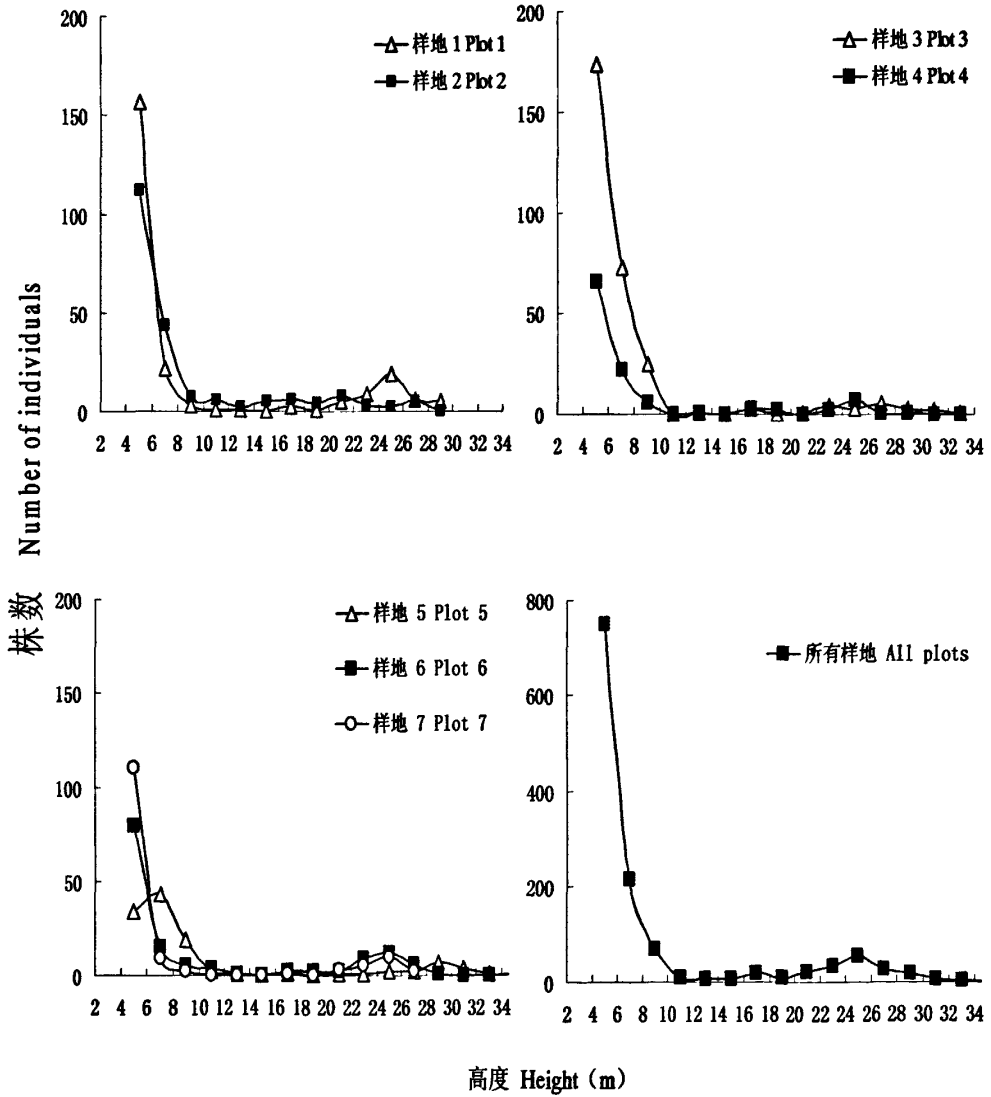


图 4-1 巴山水青冈乔木层个体高度分布

Fig.4-1 Individual distribution of overstory in *F. pashanica* community

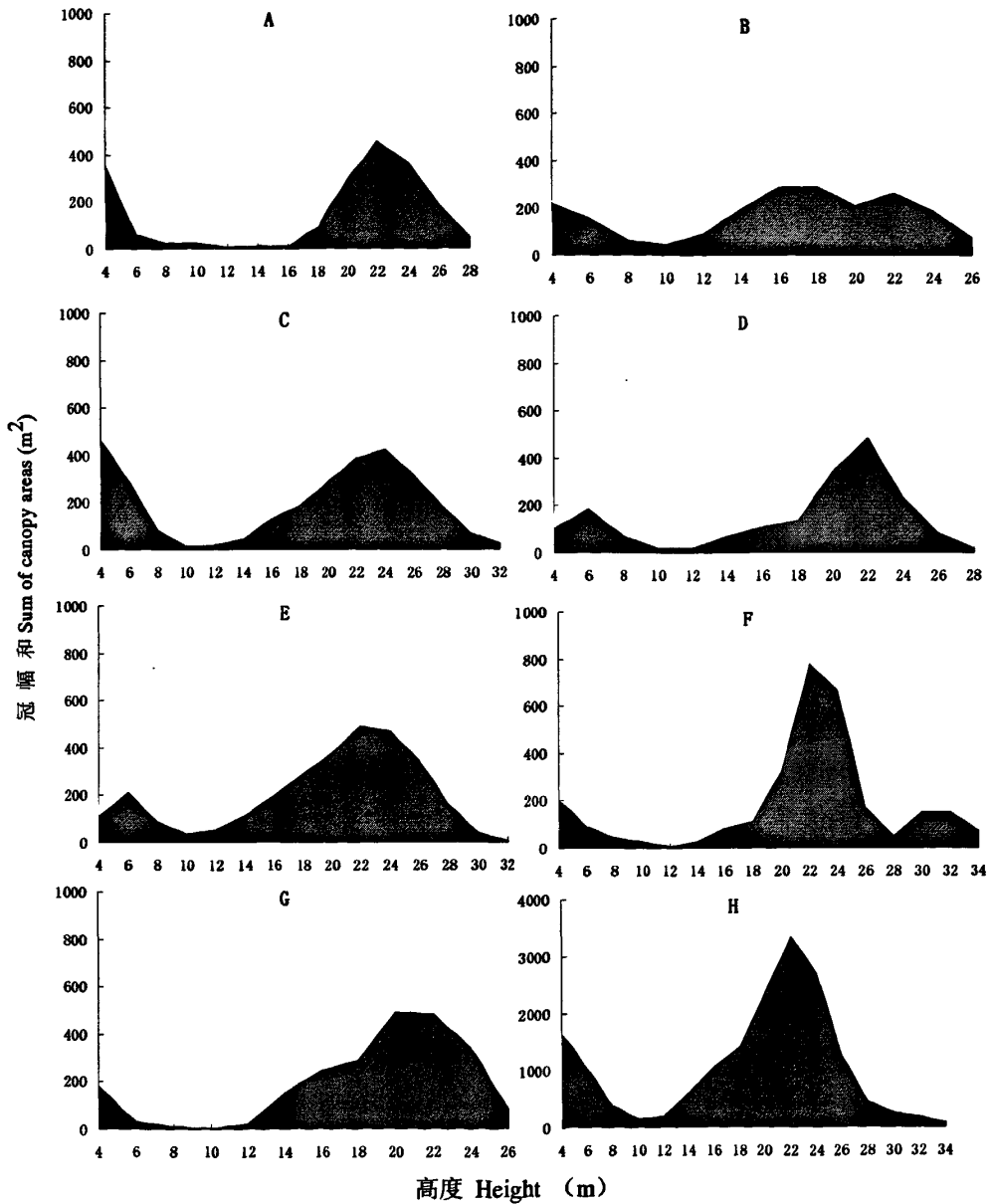


图 4-2 巴山水青冈群落乔木层冠幅分布

Fig.4-2 Canopy distribution of overstory in *F. pashanica* community

A: 样地 1 Plot 1; B: 样地 2 Plot 2; C: 样地 3 Plot 3; D: 样地 4 Plot 4; E: 样地 5 Plot 5; F: 样地 6 Plot 6; G: 样地 7 Plot 7; H: 所有样地 All plots

4.2.3 群落的物种生活型组成

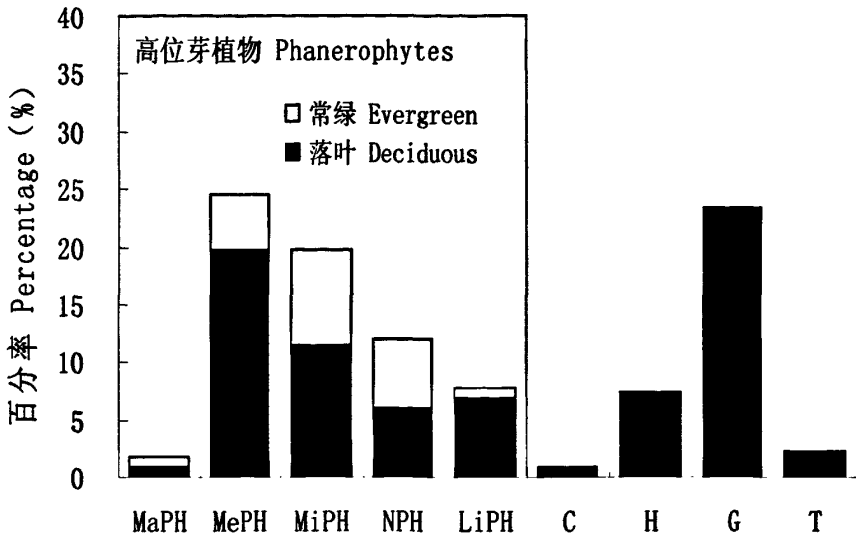


图 4-3 巴山水青冈群落的生活型谱

Fig.4-3 Life-form spectrum of *F. pashanica* community

MaPH: 大高位芽植物 Mega-phanerophyte; MePh: 中高位芽植物 Meso-phanerophyte;
 MiPh: 小高位芽植物 Micro-phanerophyte; NPH: 矮高位芽植物 Nano-phanerophyte;
 LiPh: 藤本高位芽植物 Liane phanerophyte; C: 地上芽植物 Chamaephyte; H: 地面
 芽植物 Hemicryptophyte; G: 地下芽植物 Geophyte; T: 一年生植物 Therophyte

在调查的总面积为 3900m² 的 39 个样方中，生活型谱（图 4-3）中所占比例最高的是高位芽植物，有 143 种，占群落总种数的 65.90%。其次是地下芽（51 种）和地面芽植物（16 种），分别占群落总种数的 23.50%、7.37%。一年生植物（5 种）和地上芽植物（2 种）在群落中所占比例很小，分别为 2.31% 和 0.92%。在高位芽植物中，中高位芽植物所占的比例最大，有 53 种，占 37.06%，其中常绿树种 10 种，落叶树种 43 种；小高位芽植物次之，有 43 种，占 30.07%，其中常绿树种 18 种，落叶树种 25 种；矮高位芽植物 26 种，占 18.18%，

常绿和落叶植物分别有 13 种；藤本高位芽植物也有较多的数量，有 17 种，占 11.89%，其中常绿树种仅 2 种；最少的是大高位芽植物，仅有 4 种，占 2.80%，常绿和落叶植物分别有 2 种。在所有高位芽植物中，常绿树种一共有 45 种，占 31.47%；落叶树种有 98 种，占 68.53%。草本类植物以根茎地下芽植物占优势，有 46 种，占草本植物种数的 63.89%。

4.2.4 种群的动态

4.2.4.1 巴山水青冈树高的大小级

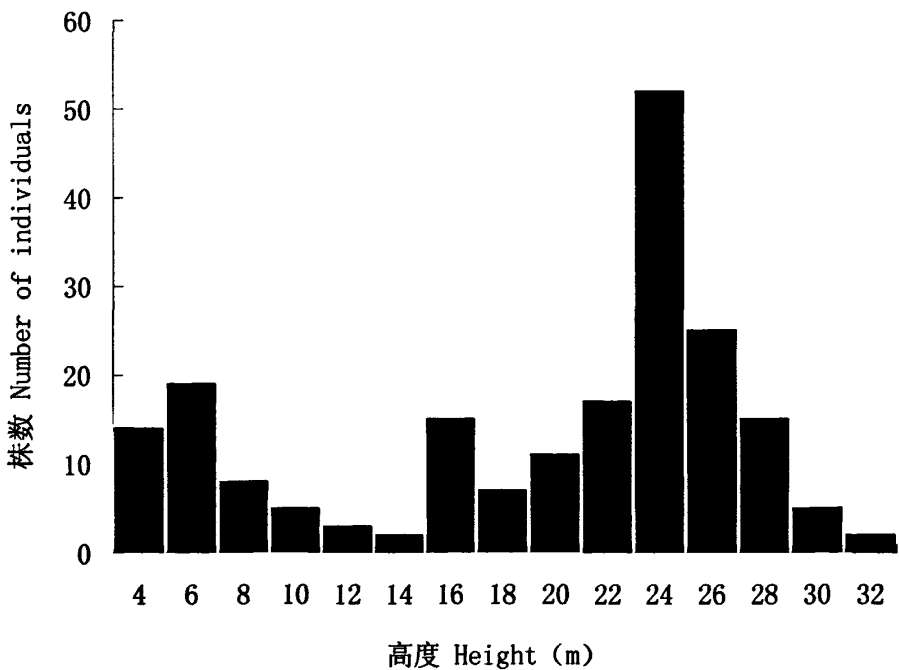


图 4-4 巴山水青冈高度大小级分布

Fig.4-4 Individual distribution along *F. pashanica*'s height in community

在进行灌木层调查的 21 个样方中,统计到高度 $<3\text{m}$ 的巴山水青冈的幼苗和幼树一共有 3149 株,可见巴山水青冈群落的幼苗与幼树储备十分丰富。在 39 个样方中,高度 $\geq 3\text{m}$ 的巴山水青冈有 200 株,最高为 33m。如图 4-4 所示,高度介于 21-29m 的植株最多,有 109 株,占 54.5%,其中又以 23-25m 的高度为核心,该高度有 52 株,占全部株数的 26%,占 21-29m 高的株数的 47.71%。高度在 3-9m 高的株数有 41 株,占全部株数的 20.5%。高度在 9-15m 之间的中树只有 10 株,只占全部株数的 5%。从图 4-4 可以看出,巴山水青冈幼苗储备丰富十分丰富,但中间层次的树木很少,原因可能巴山水青冈在从幼苗、幼树阶段进入到中间层次时,受到某些因素的限制而大量死亡,或者幼苗、幼树阶段受到冠层的遮荫抑制,初生生长十分缓慢,长期滞留在较矮的高度上,难以进入中间层次。因此这一阶段很可能成为巴山水青冈进入到群落冠层的一个最关键的阶段。群落中高度超过 30m 的大树仅有 7 株,占 3.5%,这些大树都出现在北坡上,可能因为阴坡光照的不足促使了比较喜光的巴山水青冈的初生生长。

4.2.4.2 巴山水青冈的径级结构

高度 $\geq 3\text{m}$ 的巴山水青冈株数—径级分布如图 4-5 所示。胸径 $\leq 5\text{cm}$ 的小树最多,有 31 株。胸径 $\leq 15\text{cm}$ 的植株一共有 64 株,占全部株数的 32%。胸径在 20-25cm 之间的植株有 22 株,在 30-45cm 之间的株数一共有 90 株,而胸径 $> 60\text{cm}$ 的植株很少,只有 9 株,胸径在 30-45cm 之间的植株的平均高度为 25.4m,除一株的高度为 18m 外,其余的高度均在 20m 以上。从株数—径级分布图看,种群的幼年个体比较丰富,但中间龄级的个体较少,对上层大树的补充量不足。

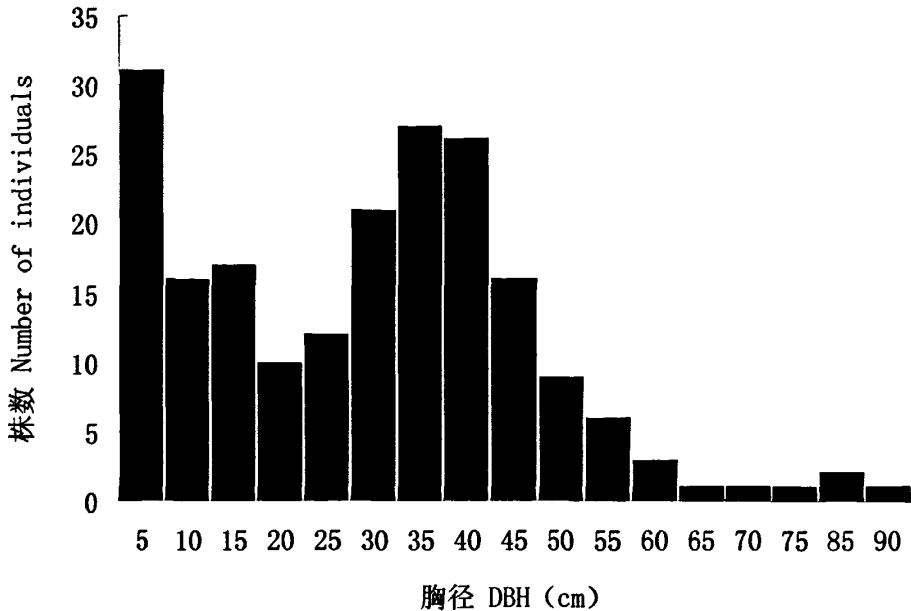


图 4-5 巴山水青冈胸径大小级

Fig. 4-5 Individual distribution along *F. pashanica*'s DBH in community

4.3 讨论

巴山水青冈群落乔木层成层明显，主要可以分为二个亚层，乔木层第一亚层高度 19-27m，全部由落叶树种组成；第二亚层高度 5-9m，以常绿树种为主，占据优势地位。因此可以判断，该群落为以巴山水青冈为建群种、常绿树种混生于林下的山地湿润常绿落叶阔叶混交林（宋永昌，2001）。

植物生活型构成是对环境梯度的响应（Jiang *et al.*, 1999），随着海拔的上升，生活型逐渐由高位芽植物向地面、地下芽植物转变（郭柯等，1998）。在水热条件较好的地区，植物主要以高位芽、藤本和常绿树种占优势（王国宏和周广胜，2001），而到高寒地区以及冷湿地区则以地面芽和地下芽植物占优势（刘守江等，2003）。在亚热带的森林群落中，植物以高位芽植物占优势（雷泞菲等，2002；陈世品，2003），这与暖温带森林的生活型谱构成有所不同（高贤明和陈灵芝，1998）。虽然水青冈植物属于温带树种（吴征镒，1982），但分布地局限于亚热带山地，从生活型谱的组成来看，高位芽植物在群落中占据优势地位，群落生

活型谱构成仍然属于亚热带森林生活型谱特征。

种群动态受个体更新、死亡等的影响 (Wallenius *et al.*, 2002)。种群内部植物的胸径和高度结构的差异是物种生物学特性、物种竞争以及环境因子综合作用的结果 (谢宗强等, 1999)。对年龄结构的研究不仅可以分析过去的发展历程, 还能预测未来的发展趋势 (Ishikawa and Ito, 1989; Stewart and Rose, 1990)。动态分析中, 常采用胸径代替年龄的方法 (毕晓丽等, 2001)。从图 4-5 可以看出, 巴山水青冈的幼龄个体和成龄个体都比较丰富, 但是中间龄级的个体数量不足, 胸径 < 5cm 的 31 个个体只有 10 株成功进入到胸径 15-25cm 代表的龄级, 死亡率达到 67.74%。而从图 4-4 可以看出, 巴山水青冈中间层次的个体更是极度缺乏, 高度 < 3m 的幼苗和幼树共有 3149 株, 高度在 5-7m 之间的幼树有 33 株, 而高度在 13-15m 更新层之间的植株仅有 5 株, 从幼苗到更新层的死亡率高达 99.84%。很明显, 巴山水青冈的天然更新不甚乐观, 幼苗难以通过环境的筛选而成功进入到群落的更新层, 该阶段成为巴山水青冈群落动态的关键阶段。但是对于许多物种而言, 幼苗具有极度的耐荫性, 能够长期在林下荫蔽环境中生存, 而林窗的形成能够使它们迅速进入到更新层甚至林冠层 (Poulson and Platt, 1989; Canham, 1985, 1988)。巴山水青冈群落中有丰富的幼苗储备, 群落一旦遭到破坏, 形成的大量的林窗解除了林下幼树生长的抑制因子, 大量的幼苗得以进入到更新层, 群落有可能在较短时间内恢复起来。

第五章 大巴山米心水青冈群落的物种多样性特征

水青冈林是典型的温带落叶阔叶林，广泛分布于北半球温带地区。水青冈属在全世界一共有 12-13 种，中国有 7-8 种(Guo, 1999; 张永田和黄成就, 1988)，其中米心水青冈分布到最北界，生态位也较宽（沈泽昊和方精云, 2001），因此米心水青冈成为水青冈属中最可能向北扩散分布的物种。国内外许多学者对米心水青冈进行了研究（Cao *et al.*, 1995; Guo, 1999, 2004; 贺金生等, 1998; 郭柯, 2003），关于群落物种多样性特征的研究却少见报道。但是，米心水青冈群落的物种组成特征、地理区系成分以及群落结构和林下占优势的竹子（Guo, 1999）对其物种多样性的影响等方面的研究关系着对米心水青冈群落的了解、恢复和保护。对此，本文进行了其群落物种多样性的研究，希望能够为米心水青冈的研究提供参考资料。

5.1 研究地与方法

5.1.1 研究地自然概况

参见第二章

5.1.2 样方设置与调查

参见第二章

5.1.3 数据处理

物种多样性计算 参见第三章

多度统计 参见第三章

灰色关联分析 灰关联系数和灰关联度的计算参照岳尧海等（2004）的计算方法。

5.2 结果

5.2.1 群落植物物种成分分析

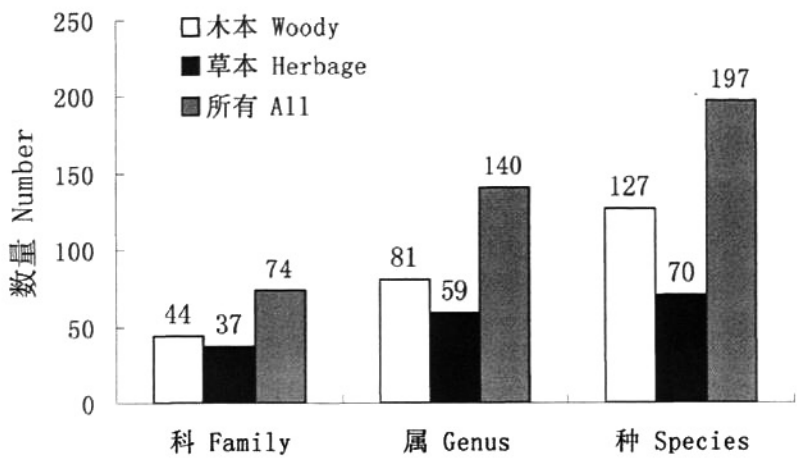


图 5-1 米心水青冈群落内的物种组成

Fig.5-1 Species composition of *F. engleriana* community

在调查的总面积为 2800m² 的 4 个米心水青冈群落中，一共记录到维管束植物 74 科、140 属、197 种。其中，木本植物有 44 科、81 属、127 种，占群落总科、属、种的 59%、58%、64%；草本植物有 37 科、59 属、70 种，占群落总科、属、种的 50%、42%、36%（图 5-1）。分类系统上，该群落蕨类植物有 10 科、10 属、12 种；裸子植物 3 科、3 属、3 种；被子植物 61 科，127 属，182 种，其中单子叶植物有 6 科、18 属、26 种，双子叶植物 55 科、109 属、156 种。

群落乔木层有 25 科、38 属、63 种，主要由壳斗科（3 属 6 种）、蔷薇科（4 属 7 种）、杜鹃花科（4 属 6 种）、桦木科（*Betulaceae*）（2 属 5 种）、槭树科（1 属 4 种）等科植物组成，这五个科的植物的物种数占乔木层全部物种数的 44%。灌木层有 43 科、80 属、116 种，物种数较多的科有蔷薇科（11 属 16 种）、忍冬科（3 属 9 种）、杜鹃花科（4 属 6 种）等科。草本层有 37 科、59 属、70 种，物种数较多的科有莎草科（1 属 6 种）、菊科（*Compositae*）（5 属 5 种）、百合科

(Liliaceae) (5 属 5 种) 等科。

5.2.2 群落物种的地理成分组成

根据吴征镒的中国种子植物属的分布区类型 (1991) 及勘误表 (1993), 对样地中的 130 个种子植物属进行地理成分分析, 一共划分为 18 个分布类型及变型 (表 5-1)。其中温带分布成分 (主要包括北温带分布、东亚-北美间断分布、东亚分布、温带亚洲分布和旧世界温带分布) 一共有 85 属 119 种, 占群落总属数、总种数的 65.38%、64.32%, 在群落中处于主导地位, 表明该群落的温带特征显著。热带、亚热带成分一共有 31 属 45 种, 分别占总属数、总种数的 23.85%、24.32%, 在群落组成中也占有重要地位。世界广布种有 10 属 17 种, 占总属数、总种数的 7.69%、9.19%, 在群落中的作用不甚明显。中国特有分布一共有 4 属, 分别为箭竹属、青钱柳属、山白树属、藤山柳属。

表 5-1 米心水青冈群落种子植物的区系成分

Table 5-1 The areal-types of genera of seed plants in *F. engleriana* community

分布区类型 Areal-types	属数 Number of genus	占总属数的百 分比 % in total genera	种数 Number of species	占总种数的百 分比 % in total species
1.世界分布 Cosmopolitan	10	7.69	17	9.19
2.泛热带分布 Pantropic	11	8.46	21	11.35
3.亚热带和热带美洲间断分布 Trop. Asia & Trop. Amer. Disjuncted	4	3.08	6	3.24
4.旧世界热带分布 Old World Tropics	4	3.08	4	2.16
5.热带亚热带至热带大洋洲分布 Tropical Asia & Trop. Australasia	1	0.77	1	0.54
6.亚热带至热带非洲分布 Trop. Asia to Trop. Africa	2	1.54	2	1.08
7.亚热带 (印度-马来西亚) 分布 Trop. Asia (Indo-Malesia)	9	6.92	11	5.95
8.北温带分布 North Temperate	35	26.91	57	30.82
8-4.北温带和南温带 (全温带) 间断 分布 N. Temp. & S. Temp. disjuncted	6	4.62	11	5.95

续表 5-1

分布区类型 Areal-types	属数 Number of genus	占总属数的百 分比 % in total genera	种数 Number of species	占总种数的 百分比 % in total species
9.东亚和北美洲间断分布 E. Asia & N. Amer. Disjuncted	17	13.07	21	11.35
10. 旧世界温带分布 Old World Temperate	4	3.08	4	2.16
10-1.地中海区、西亚（或中亚）和东 亚间断分布 Mediterranean. W. Asia (or C. Asia) & E. Asia disjuncted	1	0.77	1	0.54
10-3. 欧亚和南部非洲(有时也在大洋 州)间断分布 Eurasia & S. Africa (Sometimes also Australisia) disjuncted	1	0.77	1	0.54
11.温带亚洲分布 Temp. Asia	1	0.77	1	0.54
14.东亚分布 E. Asia	13	10	14	7.57
14-1. 中国 - 喜马拉雅分布 Sino-Himalaya (SH)	3	2.31	4	2.16
14-2.中国-日本分布 Sino-Japan (SJ)	4	3.08	5	2.70
15.中国特有分布 Endemic to China	4	3.08	4	2.16
合计 Total	130	100	185	100

5.2.3 群落的物种多样性

5.2.3.1 物种—多度对数分布

不同层次的物种—多度的分布趋势不同（图 5-2）。乔木层物种数随着植株数对数的增加呈现递减趋势；灌木层呈近似正态分布，物种数较多的倍程大致在 3-6；草本层的物种数随植株数对数的增加变化趋势不规则，呈现一种随机状态。

5.2.3.2 群落物种多样性

从表 5-2 可以看出，群落物种丰富度的顺序为灌木层>草本层>乔木层，灌木层的物种数占群落总物种数的 65%；除物种丰富度外，香农指数、辛普森指数和均匀度指数三个指数顺序均为草本层>乔木层>灌木层，表现出一致的变化趋势。

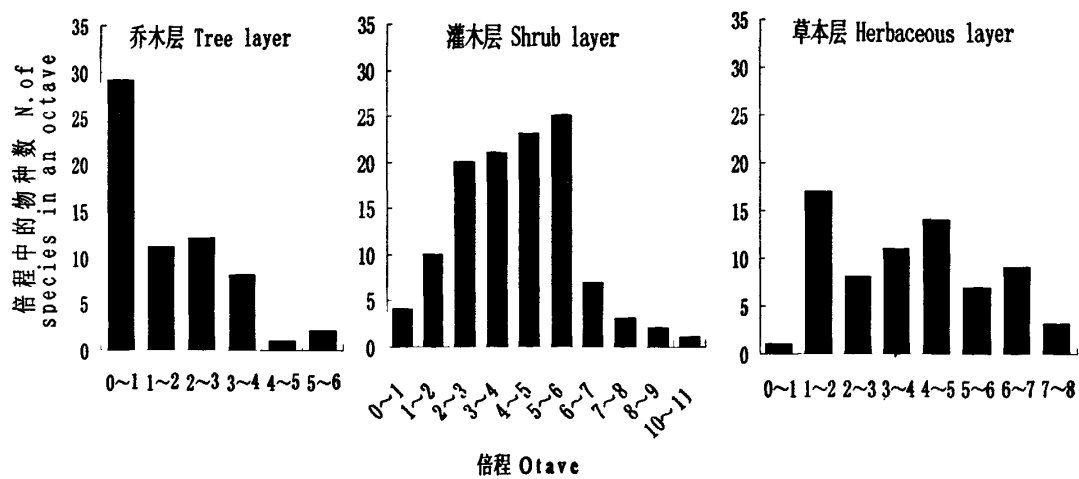


图 5-2 米心水青冈群落的物种—多度对数分布

Fig.5-2 Distribution of species richness vs logarithm of individuals in *F. engleriana* community

表 5-2 米心水青冈群落物种多样性指数

Table 5-2 Species diversity indices in *F. engleriana* community

层次 Layers	物种数 N. of species	香农指数 Shannon-Wiener index	辛普森指数 Simpson index	均匀度指数 Evenness index
乔木层 Tree layer	63	1.64±0.12	0.676±0.04	0.72±0.03
灌木层 Shrub layer	116	1.62±0.36	0.54±0.10	0.46±0.09
草本层 Herbaceous layer	70	2.18±0.15	0.84±0.02	0.83±0.03

5.2.4 乔木层、灌木层与不同生活型物种多样性的灰色关联度分析

用以进行灰色关联度分析的乔木层与灌木层的指标见表 5-3。将上述指标与群落乔木、灌木、草本的物种数和香农指数进行灰色关联度分析，结果见表 5-4。可以看出，所有分析的指标均与物种多样性相关，与不同生活型的物种多样性

的灰色关联度大致相当，不同指标影响作用较为一致，没有处于绝对主导地位的影响因子。

但是，具体看来，就不同生活型而言，灰色关联度较大的因素又各不相同。对乔木层物种丰度较大的有灌木层盖度、灌木层多度、乔木层多度。对乔木层香农指数较大的有灌木层盖度、灌木层多度和竹子盖度。

对灌木层物种丰度影响较大的有米心水青冈的多度和胸高面积、乔木层所有树种和主要树种的胸高面积。对灌木层香农指数影响较大的有米心水青冈、乔木层所有树种和主要树种三者的多度和胸高面积。灌木层主要受到乔木层的影响，竹子对其的影响反而较小。

草本层物种丰度主要受到米心水青冈的多度和胸高面积、乔木层主要树种和所有树种的胸高面积。而香农指数受到乔木、灌木以及竹子多度与盖度的影响。从灰色关联度指数看来，这些因素的影响力非常接近，草本层的物种多样性格局是乔木与灌木层共同影响的结果

表 5-3 米心水青冈群落内乔、灌木层用以进行灰色关联度分析的指标

Table 5-3 The indices used in grey correlation degree analysis of tree layer and shrub layer in *F. engleriana* community

样方号 Sample plots	米心水青冈 <i>F. engleriana</i>		乔木层主要树种 Main species in overstory		乔木层所有树种 All species in overstory		灌木层 Shrub layer		竹子 Bamboo	
	多度 Abundance	胸高面积 Basal area	多度 Abundance	胸高面积 Basal area	多度 Abundance	胸高面积 Basal area	多度 Abundance	盖度 Coverge (%)	多度 Abundance	盖度 Coverge (%)
1	35	2142.93	64	4044.89	91	4398.05	595	30.7	0	0
2	40	2858.67	40	2858.67	56	3156.12	1216	14.5	0	0
3	11	860.64	11	860.64	30	988.73	1950	87.2	1050	67.5
4	2	5.67	18	113.04	40	159.52	1660	93.7	300	3.7
5	19	1884.91	19	1884.91	26	1971.25	921	38.1	85	1.3
6	3	510.48	8	640.81	16	647.64	2742	94.5	2500	90
7	14	1607.38	27	1691.59	42	1875.16	2460	101.9	2000	85
8	0	0	13	515.69	14	554.31	3128	98.3	3000	95
9	0	0	30	1258.32	45	1326.77	2224	110.6	500	30
10	3	1074.44	19	1317.63	35	1508.50	2226	104.9	280	10
11	5	463.71	27	561.67	53	595.15	2443	98.9	2100	88
12	14	1226.22	62	1258.48	74	1462.70	2352	98.6	2000	85

大巴山两种水青冈林的群落特征分析

表 5-4 不同生活型物种多样性与乔木层、灌木层的灰色关联度

Table 5-4 Grey correlation degree (r) of species diversity of different life style with tree layer and shrub layer

影响因素 Affecting factors		乔木层 Tree layer		灌木层 Shrub layer		草本层 Herbaceous layer	
		物种丰度	香农指数	物种丰度	香农指数	物种丰度	香农指数
		S	H	S	H	S	H
米心水青 冈 <i>F. engleriana</i>	多 度 Abundance	0.62	0.59	0.72	0.73	0.67	0.62
	胸高面积 Basal area	0.62	0.59	0.70	0.72	0.65	0.65
乔木层主 要树种 Main species in overstory	多 度 Abundance	0.62	0.61	0.64	0.70	0.59	0.59
	胸高面积 Basal area	0.62	0.61	0.67	0.71	0.64	0.66
乔木层所 有树种 All species in overstory	多 度 Abundance	0.67	0.62	0.65	0.69	0.57	0.59
	胸高面积 Basal area	0.62	0.61	0.67	0.71	0.64	0.65
灌木层 Shrub layer	多 度 Abundance	0.69	0.72	0.55	0.51	0.54	0.634
	盖度 Coverge (%)	0.72	0.77	0.56	0.52	0.55	0.66
竹 子 Bamboo	多 度 Abundance	0.61	0.64	0.59	0.55	0.59	0.63
	盖度 Coverge (%)	0.62	0.66	0.58	0.56	0.58	0.64

5.3 讨论

水青冈属植物是典型的温带树种(吴征镒, 1980), 曾广泛分布到我国东北三省和华北地区(李景文, 1993; 洪必恭和安树青, 1993), 由于第四纪冰期的影响, 目前我国水青冈属植物龟缩在亚热带山地, 在典型的温带地区没有分布(Cao *et al.*, 1995; Guo, 1999)。但是从米心水青冈群落地理成分组成看来, 群落仍然是温带群落性质, 温带成分在群落中处于主导地位, 决定着群落的物种组成、结构和外貌。但是群落中的热带和亚热带常绿成分也有较多的数量, 这与群落分布在亚热带地区有关。地理成分组成反映出该群落是温带落叶成分与热带、亚热带常绿成分共存的混交林。

对群落不同生活型物种多样性而言, 一般有草本层>灌木层>乔木层(马克平等, 1995; 黄建辉等, 1997; 吴晓莆等, 2004)。但是, 米心水青冈群落中, 灌木层除物种丰度高于乔木层外, 其他多样性指数均低于乔木层。有学者认为, 林下大量的竹子抑制了灌木层的发育, 进而导致了灌木层的物种多样性很低(岳明等, 1999)。经过灰色关联度分析, 米心水青冈群落虽然存在大量的竹子, 但是竹子对灌木层物种多样性的影响并不大, 主要是乔木层的多度和盖度(胸高面积)抑制了灌木层的发育, 进而影响了灌木层的物种多样性。

乔木层在影响、抑制灌木层发育的同时, 也受到灌木层的影响。灌木层可能是通过影响乔木层植物幼苗的生长而影响乔木层的物种丰度和多样性格局。乔木层树种的多度与盖度对其乔木层物种多样性的影响较小, 小于灌木层的影响, 与预期的结果并不相同, 这似乎在表明群落乔木层的物种多样性更多的取决于乔木层幼苗的生长情况。但是, 真实情况是否如此, 需要进一步分析幼苗的情况才能给予证明。草本层一般在群落中处于附属地位, 草本层生长的微环境取决于乔木层和灌木层的生长情况, 林木对地面遮荫越严重, 草本层的物种多样性就越低(黄建辉等, 1997; 贺金生和陈伟烈, 1997)。因此其物种多样性格式是两者共同的影响的结果。

第六章 大巴山米心水青冈群落结构与动态分析

米心水青冈是水青冈属三种多主干的树种之一（贺金生等，1998），簇生生长是米心水青冈在群落中的主要生长方式。米心水青冈在受到伤害时，会从基部产生大量的萌生植株；在未受到伤害的情况下，也会在基部产生萌枝。成丛生长的米心水青冈对林下遮荫严重，其实生幼苗在天然林冠下十分少见（郭柯，2003），萌生成为米心水青冈的主要更新方式（贺金生等，1998）。本文以其群落的结构、动态及其簇生性为研究内容，希望揭示该地区米心水青冈群落的结构动态，并为比较不同水青冈群落特征提供资料。

6.1 研究地与方法

6.1.1 研究地自然概况

参见第二章

6.1.2 样方设置与调查

参见第二章

6.1.3 数据处理

重要值的计算 计算公式参见第三章

乔木层垂直结构划分 参见第四章

生活型的划分 参见第四章

米心水青冈种群结构划分 划分方法参见第四章。米心水青冈的高度共划分了 14 个等级，胸径共划分了 12 个等级。

6.2 结果

6.2.1 群落乔木层树种的重要值比较

米心水青冈群落乔木层高度 20-24m, 郁闭度 0.85 左右。群落乔木层 63 个树种的重要值见表 6-1。可以看出, 米心水青冈在群落中占有明显优势, 其重要值远远高出其他物种, 尤其是相对优势度, 高达 69.52%, 表明米心水青为群落的建群种。宜昌荚蒾 (*Viburnum erusom*)、华西四照花 (*D. japonica* var. *huaxiensis*)、锐齿槲栎、吊钟花等落叶树种的相对密度 (或优势度) 及重要值也较大。在重要值位于前 20 位的树种中, 只有 5 种常绿树种, 其中以多脉青冈和猫儿刺的重要值较大, 在群落中占有一定地位。

表 6-1 米心水青冈群落乔木层树种的重要性比较

Table 6-1 Comparison of importance of species in overstory of *F. engleriana* community

物种 Species	多度 (株) Adundance	相对密度 (%) Relative density	相对优势度 (%) Relative dominance	相 对 频 度 (%) Relative frequency	重要值 (%) Importance value
米 心 水 青 冈 <i>Fagus engleriana</i>	381	31.32	69.52	8.82	36.89
宜昌荚蒾 <i>Viburnum erusom</i>	169	14.33	0.22	5.88	6.81
华 西 四 照 花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>huaxiensis</i>	122	10.35	1.07	6.25	5.89
锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i>	18	1.53	7.64	3.68	4.28
多脉青冈 <i>Cyclobalanopsis multinervis</i>	43	3.65	1.87	4.41	3.31
吊 钟 花 <i>Enkianthus quinqueflorus</i>	47	3.99	2.62	3.31	3.30
猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	38	3.22	0.99	4.78	3.00
合 轴 荚 蒾 <i>Viburnum sympodiale</i>	38	3.22	0.22	5.15	2.86
狭翅桦 <i>Betula chinensis</i>	9	0.76	4.14	2.57	2.49
秀雅杜鹃 <i>Rhododendren concinuum</i>	34	2.88	0.14	3.68	2.23

续表 6-1

物种 Species	多度 (株) Adundance	相对密度 (%) Relative density	相对优势 度 (%) Relative dominance	相对 频 度 (%) Relative frequency	重要值 (%) Importance value
泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	30	2.54	0.22	3.68	2.15
川 陕 鹅 耳 枥 <i>Carpinus fargesiana</i>	17	1.44	1.67	2.94	2.02
短柱枞 <i>Eurya brevityla</i>	29	2.46	0.28	2.57	1.77
湖 北 鹅 耳 枥 <i>Carpinus hupeana</i>	12	1.02	1.20	2.57	1.60
白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	16	1.36	0.11	3.31	1.59
湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	16	1.36	0.50	2.57	1.48
总 状 山 矾 <i>Symplocos botryantha</i>	21	1.78	0.41	2.21	1.47
桦 叶 荚 蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	15	1.27	0.03	2.94	1.41
三 桠 乌 药 <i>Lindera obtusiloba</i>	8	0.68	1.29	1.84	1.27
中华槭 <i>Acer sinense</i>	8	0.68	0.57	1.84	1.03
其余 43 种 Other 43 species	108	10.16	5.29	25.00	13.15

6.2.2 群落乔木层的垂直结构

根据图 6-1 可以看出,株数一高度的分布在样地 1、2 以及 4 个样地汇总后,植株数随着高度的增加先减少后略有增加,在样地 3、4 中趋势相对一致,基本呈现单调递减的趋势。所有样地中,高度≤5m 的植株最多。该高度的植株共有 624 株,占有植株数的 52.93%。高度>19m 的大树也比较多,所有样地中一共有 132 株,占有株数的 11.20%。

图 6-2 为群落乔木层的冠幅一高度分布图。可以看出,除样地 1 外,不同样地及样地汇总后的冠幅分布趋势比较一致,呈现出两头高、中间低的格局,在 9-11m 之间的冠幅和最低,从>11m 的高度开始增加。样地 1 乔木层的冠幅峰值在 16m 左右,样地 2 的冠幅峰值在 22m 附近,样地 3 的峰值在 18-20m 左右,样地 4 的峰值在 14m 左右。可以看出 1、4 两样地的冠层高度较矮。虽然在冠幅峰值高度的植株数并不太多,但由于每株树的冠幅都很大,有的单株的冠幅甚至达到了近 500m²。加上米心水青冈多萌枝成丛生长,其枝下高位置相对较

矮,很多上层大树的冠幅集中在该高度上,从而导致了较大的冠幅和。高度介于 9-13m 之间的树,由于上层的遮荫,生长受到严重抑制,从 9m 以下的小树能成功进入到该中间层的植物并不多,加上空间限制,冠幅不能得到充分伸展,因而该高度间隔上的冠幅和非常小。

结合株数—高度分布图(图 6-1)和冠幅—高度分布图(图 6-2)可以看出,本次调查的米心水青冈群落汇乔木层的垂直结构可以划分为二个亚层。第一亚层高度>11m,最高 28m,冠层高度集中在 16-22m。一共有 276 株 19 种,平均胸径为 22.15cm,其中常绿树种有 3 种。米心水青冈有 215 株,其相对多度、相对优势度和重要值分别为 77.90%、75.66%和 62.49%,均处于第一位,占据绝对优势地位。锐齿槲栎、狭翅桦、三桠乌药(*L. obtusiloba*)、湖北鹅耳枥(*C. hupeana*)在样地中的重要值也较大,位居第 2-5 位。该亚层三种常绿树种的重要值之和为 3.70%,地位很不明显。第二亚层高度在 3-11m 之间,平均胸径 3.67cm,一共有 903 株 55 种,其中常绿树种有 14 种,占 25.45%。米心水青冈在该亚层有 166 株,其相对多度、相对优势度和重要值分别为 18.38%、23.04%和 17.23%,位居第一位。但是其相对优势度和重要值仅比位居第二位的吊钟花的分别高 0.58%和 6.66%,可见在该亚层米心水青冈的绝对优势地位丧失。该亚层前 20 位树种的重要值之和为 85.91%,其中常绿树种有 7 种,重要值之和为 21.85%,常绿树种在该亚层也占据比较重要的位置。

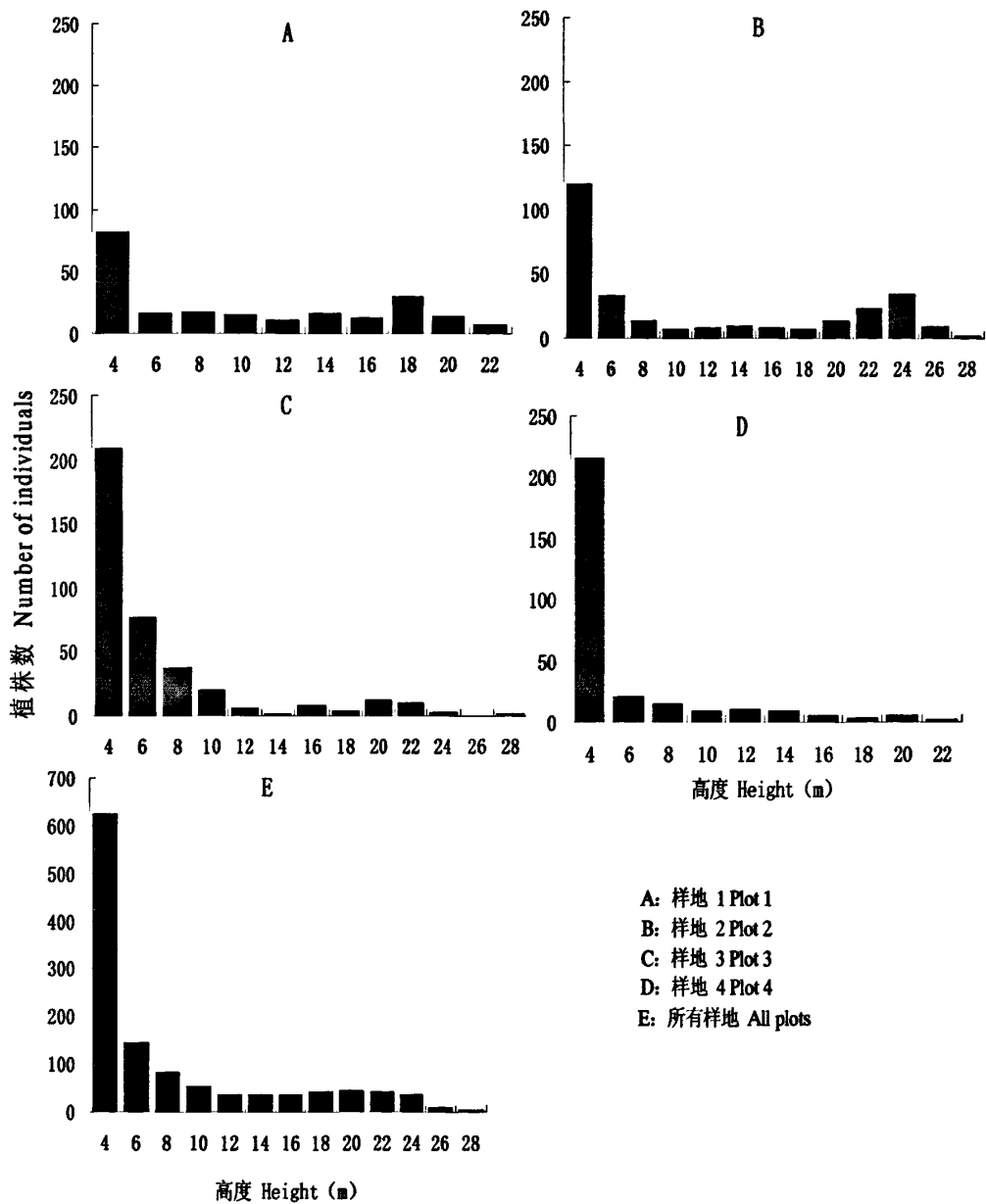


图 6-1 米心水青冈群落乔木层物种树高分布

Fig.6-1 Individual distribution of overstory in *F. engleriana* community

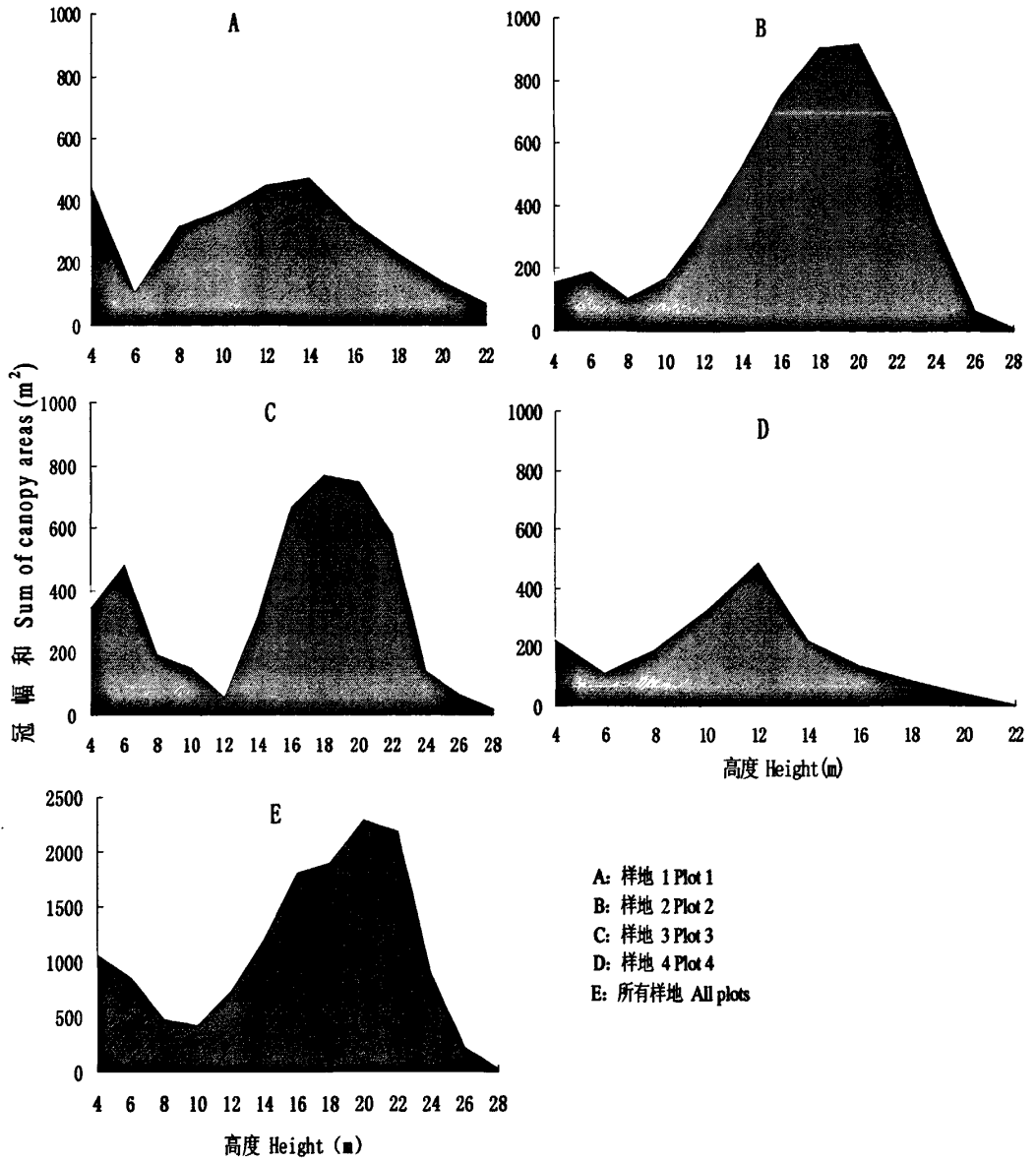


图 6-2 米心水青冈群落乔木层物种冠幅分布

Fig.6-2 Canopy distribution of overstory in *F. engleriana* community

6.2.3 群落中物种的簇生性

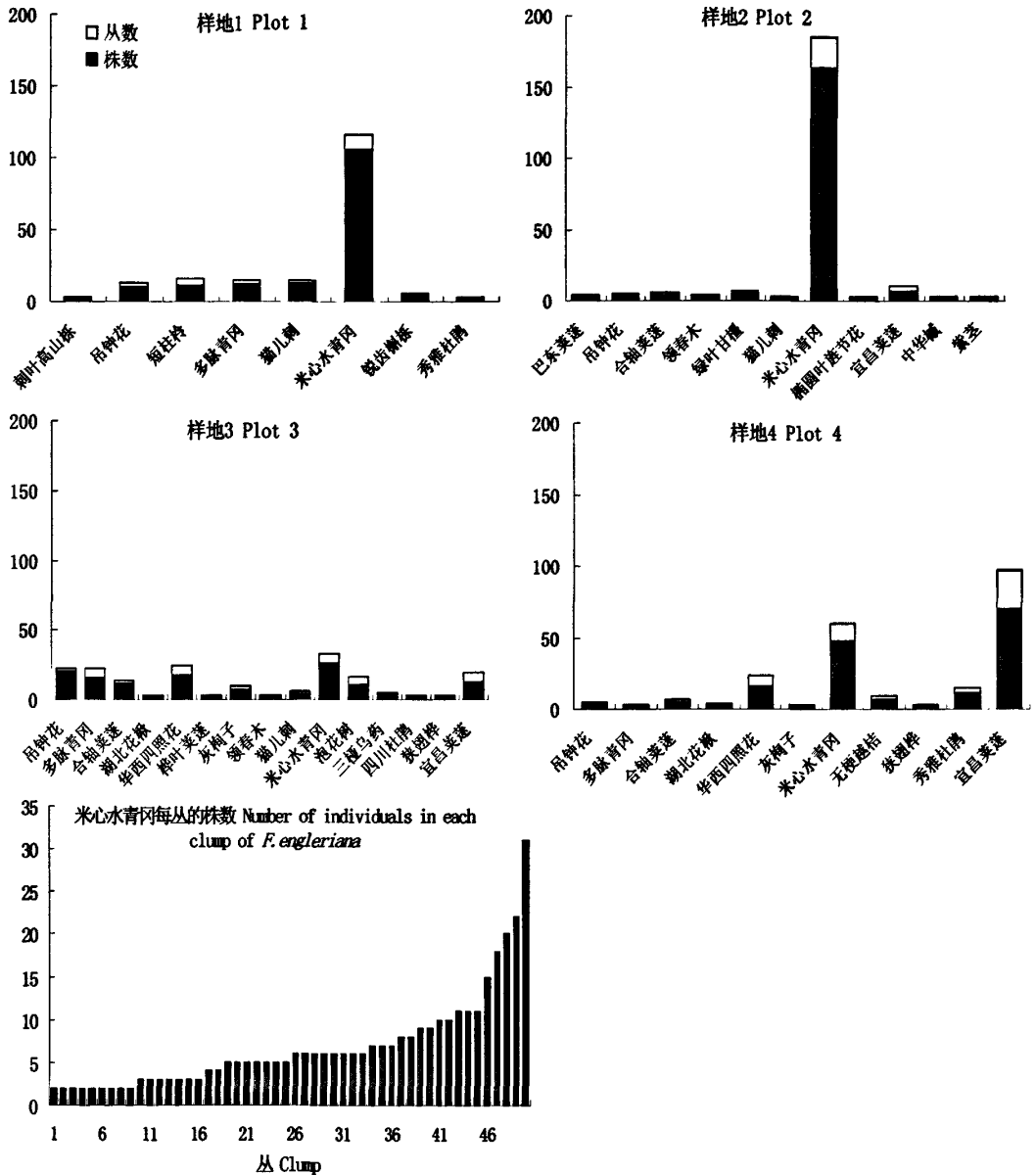


图 6-3 米心水青冈群落的株丛结构

Fig.6-3 Clumpy characteristics of trees in *F. engleriana* community

在本次调查的 4 个样地中, 乔木层 63 个物种中有 25 个物种呈现成丛生长的状态, 占乔木层物种的 39.68%。4 个样地中簇生生长的植株共有 167 丛、668 株 (图 6-3), 植株数占群落中高度 $\geq 3\text{m}$ 的所有植株数的 56.66%, 一半以上的植株体现了簇生性质。呈簇生长的米心水青冈有 50 丛、344 株, 占米心水青冈全部株数的 90.29%。米心水青冈的大树几乎全部簇生, 很少见到单株生长, 有的丛多达 31 株。

6.2.4 群落的生活型组成

在调查的总面积为 2800m^2 的 28 个样方中, 生活型谱 (图 6-4) 中所占比例最高的是高位芽植物, 有 126 种, 占群落总种数的 63.96%; 其次是地下芽 (50 种) 和地面芽植物 (14 种), 分别占群落总种数的 25.38%、7.11%; 一年生植物 (7 种) 在群落中所占比例很小, 分别为 3.55%; 群落中没有地上芽植物。在高位芽植物中, 中高位芽植物所占的比例最大, 有 47 种, 占 37.30%, 其中常绿树种 8 种, 落叶树种 39 种; 其次是小高位芽植物, 有 39 种, 占 30.95%, 其中常绿树种 16 种, 落叶树种 23 种; 矮高位芽植物有 3 种, 占 18.25%, 常绿树种 8 种, 落叶植物 15 种; 藤本高位芽植物也有较多的数量, 一共有 12 种, 占 9.52%, 其中常绿树种仅 2 种; 最少的是大高位芽植物, 仅有 5 种, 占 3.97%, 常绿树种 2 种, 落叶植物 3 种。在所有高位芽植物中, 常绿树种一共有 36 种, 占 28.57%; 落叶树种有 90 种, 占 71.43%。草本类植物以根茎地下芽植物占优势, 有 43 种, 占草本植物种数的 60.56%。

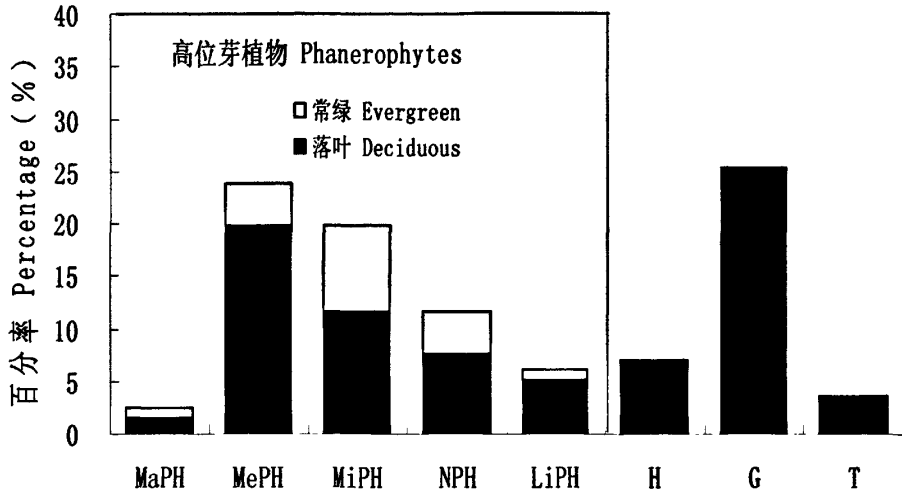


图 6-4 米心水青冈群落的生活型谱

Fig.6-4 Life-form spectrum of *F. engleriana* community

MaPH: 大高位芽植物 Mega-phanerophyte; MePh: 中高位芽植物 Meso-phanerophyte; MiPh: 小高位芽植物 Micro-phanerophyte; NPH: 矮高位芽植物 Nano-phanerophyte; LiPh: 藤本高位芽植物 Liane phanerophyte; H: 地面芽植物 Hemicryptophyte; G: 地下芽植物 Geophyte; T: 一年生植物 Therophyte

6.2.5 种群的动态

6.2.5.1 米心水青冈树高大小级结构

在调查灌木层的 12 个样方中, 高度<3m 的米心水青冈实生幼苗仅 71 株, 米心水青冈群落的实生幼苗与幼树缺乏。在 28 个样方中, 高度>3m 的巴山水青冈有 381 株, 高度介于 3-9m 的小树最多 (图 6-5), 有 144 株, 占 37.80%, 但这些小树多为大树的萌生苗长成, 实生的小树很少, 仅有 21 株, 占 14.58%。高度大于 17m 的大树数量也较多, 有 137 株, 占 35.96%。高度在 9-17m 之间的植株仅有 102 株, 占 26.77%。

6.2.5.2 米心水青冈的径级结构

米心水青冈的径级分布图大致呈现递减的趋势 (图 6-6)。胸径<5cm、介于 5-10cm 以及 10-15cm 之间的植株分别有 101 株、73 株、42 株, 占全部的 26.51

%、19.16%、11.02%。而胸径>45cm 的植株仅有 3 株，45-50cm、50-55cm、55-60cm 的植株均只有一株，各占全部株数的 0.26%。

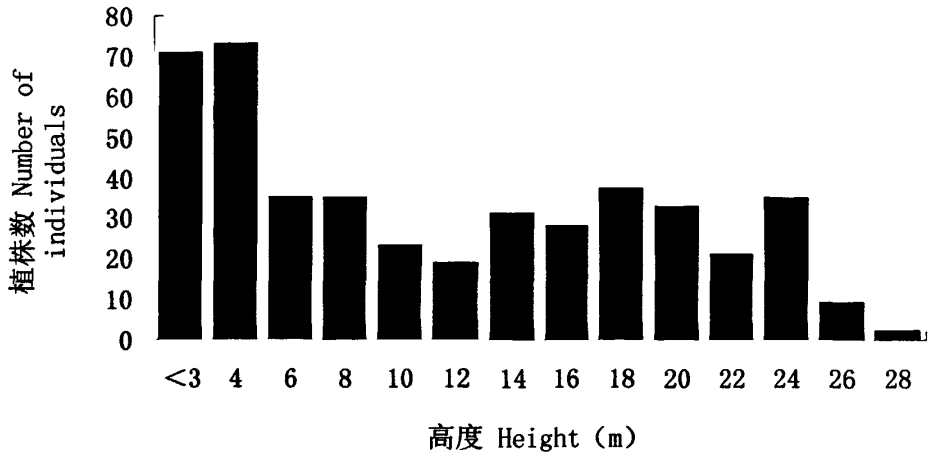


图 6-5 米心水青冈高度大小级

Fig.6-5 Individual distribution along *F. engleriana*'s height in community

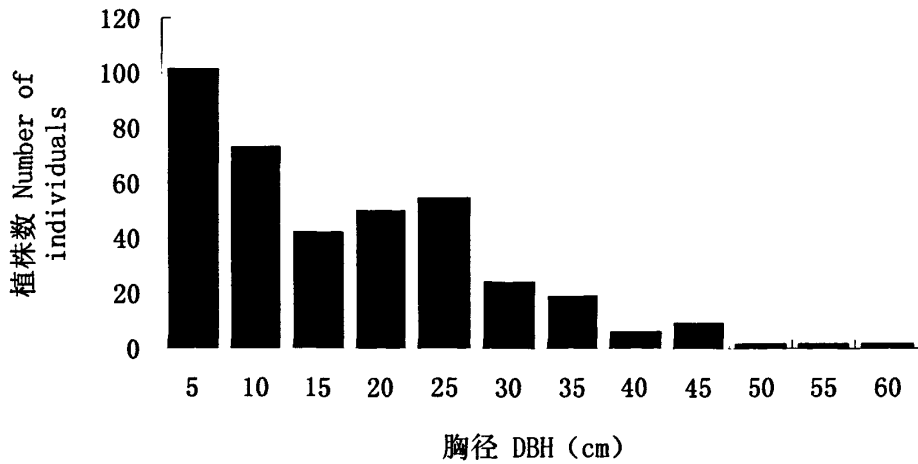


图 6-6 米心水青冈胸径大小级

Fig.6-6 Individual distribution along *F. engleriana*'s DBH in community

6.3 讨论

米心水青冈群落乔木层成层较明显，主要可以分为两个亚层。乔木层第一亚层的高度较低，这与米心水青冈林分布地点比较阴暗潮湿、米心水青冈多成丛生长而导致的枝下高较低有关。常绿树种在米心水青冈林内的地位较弱。

成丛生长是米心水青冈林一个非常显著的特点。本次调查的米心水青冈群落中，90%的米心水青冈植株以簇生状态生长，而其他主要以单主干生长的树种如短柱枥、华西四照花、宜昌荚蒾、合轴荚蒾 (*V. sympodiale*)、吊钟花、三桠乌药等在该群落中也出现大量的多丛树干，这可能是为了在以簇生生长为主的米心水青冈群落中增加生存力和竞争力所致。但是，具体的原因何在，这些簇生生长的物种之间有着怎样的关系，还有待于进一步的研究和证实。

米心水青冈的幼苗极度耐荫，能够在林下存活几年至几十年，但是早期的定居阶段需要充足的光线才能在林下存活下来（郭柯，2003）。米心水青冈林内的实生幼苗和幼树储备严重不足，可能是因为本次调查的样地内上层树冠遮荫严重而林内又缺少枯死树木形成林窗，林内光照严重不足，实生幼苗不能成功定居林内。贺金生等（1998）对神农架地区的米心水青冈萌枝过程的研究表明，萌生幼苗的大量存在弥补了实生幼苗的不足，成为米心水青冈的主要更新方式。从图 6-6 可以看出，米心水青冈群落的径级结构呈现递减趋势，表明该群落随着年龄级的增加，植株数量逐渐减少，年龄结构呈“金字塔”型，为增长型，种群能够在该地稳定的发展。

第七章 结论与讨论

水青冈林是北半球温带湿润区最主要的地带性植被之一，其地理分布属于欧亚—北美间断分布。水青冈属植物在欧洲、北美和日本主要分布在温带的低海拔地区。在我国水青冈属植物则仅分布在秦岭以南的亚热带山地，在典型的温带地区没有分布。我国水青冈林分布的特殊性决定了其群落物种组成、结构、功能、动态等方面具有明显的区域特性。大巴山是我国水青冈林分布最集中的地区之一，仍保存有较大面积的原始森林。但是，少有文献对该地的水青冈林群落结构进行报道。

本文通过选取自然生长良好的巴山水青冈群落和米心水青冈群落进行样方调查，揭示了两种水青冈林的物种组成、群落结构与动态，展现了该区域水青冈林的群落特征。对巴山水青冈群落共调查了7个样地39个样方，其中对灌、草层调查了21个样方；对米心水青冈群落共调查了4个样地28个样方，其中对灌、草层调查了12个样方。在此基础上分析探讨了两种水青冈林的物种组成、物种多样性及与环境和群落自身特征的关系、群落的垂直结构、生活型组成、区系地理成分、种群动态等内容。

巴山水青冈群落7个样地中，一共记录到维管束植物217种，隶属142个属、77个科。群落以双子叶植物占优势，分别占有所有科属种的71.43%、78.17%、82.49%，而裸子植物匮乏，仅3科3属3种。乔木层树种以壳斗科、杜鹃花科等科植物为主；灌木层以蔷薇科、忍冬科以及乔木树种的幼树为主；莎草科苔草属植物及普通鹿蹄草在草本层占优势。群落区系地理成分可划分为16个类型及变型，其中温带成分处于主导地位，热带、亚热带成分次之，中国特有分布共5属。物种数—多度对数在乔木层呈倒“J”型，在灌木层和草本层呈近似正态分布。该群落的各项多样性指数在草本层中最低，香农指数和辛普森指数在灌木层最高，均匀度指数在乔木层最高。不同的环境因子对群落多样性产生不同的影响。乔木层的物种数对海拔高度的曲线呈显著的抛物线型；灌木层香农指数、均匀度指数与草本层辛普森指数、均匀度指数同海拔显著负相关，均随着海拔的升高而单调递减（ $R^2=0.2$ ， $P=0.01-0.03$ ）。群落物种多样性对坡向较为敏感，其敏感度是灌木层>乔木层>草本层；阳坡、半阳坡的物种多样性高于阴坡。乔木层

和草本层物种多样性与土壤厚度的回归关系显著,而灌木层物种多样性与土壤第一层有机质的回归关系显著。群落建群种和乔木层主要树种重要值与物种多样性主要表现为负相关关系。

巴山水青冈群落的乔木层成层明显,根据树冠高度分布可以明显划分为两个亚层。第一亚层冠层高度集中在19-27m,平均胸径32.89cm,全部由落叶树种组成,巴山水青冈处于绝对优势地位。第二亚层高度约5-9m,平均胸径4.14cm,以常绿树种为主,占据优势地位,巴山水青冈重要值退居第八位。高位芽植物在群落生活型谱中所占比例最高,达到65.90%;其次是地下芽植物、地面芽植物、一年生植物和地上芽植物。高位芽植物中,中高位芽植物所占比例最大。草本层主要以根茎地下芽植物为主。巴山水青冈高度<3m的幼苗、幼树储备十分丰富,但高度在7-15m之间以及胸径在10-25cm之间的树较少,株数—高度分布、株数—胸径分布均呈现两头高、中间低的格局。

米心水青冈群落的4个样地中,一共记录到维管束植物197种,隶属140属、74科。双子叶植物有55科、109属、156种,分别占总科属种的74.32%、77.86%、79.19%,裸子植物仅3科3属3种。乔木层以壳斗科、蔷薇科物种为主;灌木层以蔷薇科、忍冬科、杜鹃花科占优势;草本层主要由莎草科、菊科和百合科组成。群落的区系地理成分一共划分为18个类型及变型,其中温带成分最多,热带、亚热带成分其次,世界广布种较少,中国特有分布有4属。物种数—多度对数在乔木层呈现递减趋势,在灌木层呈近似正态分布,在草本层变化不规则。除物种丰富度外,群落物种多样性各个指数的顺序均为草本层>乔木层>灌木层。群落乔木层树种的多度和胸高面积、灌木层和竹子的多度、盖度与乔木层、灌木层和草本层的物种多样性密切相关。

根据树冠高度分布,米心水青冈群落的乔木层可以划分为两个亚层。第一亚层高度集中在16-22m,平均胸径22.15cm,有3种常绿树种,米心水青冈优势地位明显。第二亚层高度约5-9m,平均胸径3.67cm,常绿树种14种,米心水青冈重要值仍然居于第一位,常绿树种处于附属地位。米心水青冈群落中,植株多呈簇生状生长。乔木层63个树种中,25种树有成丛生长的现象,占乔木层树种的39.68%。簇生生长的植株一共有167丛、668株,株数占群落中高度 $\geq 3\text{m}$ 的所有植株数的56.66%,一半以上的植株体现了簇生性质。成丛生长的米心水青冈有50丛、344株,株数占米心水青冈全部株数的90.29%。生活型谱中高位芽植物占优势,占63.96%;其次是地下芽植物、地面芽植物、一年生植物,没有

地上芽植物。高位芽植物中，以中高位芽所占比例最高。草本植物以根茎地下芽植物为主。米心水青冈的实生幼苗、幼树十分匮乏，幼树以萌生树为主。其株数—高度、株数—胸径分布呈递减趋势，幼龄个体数>中龄个体数>老龄个体数，种群处于增长阶段。

两种水青冈群落的物种组成相近。分类系统上，蕨类与裸子植物都非常少，被子植物数量最多，其中又以双子叶植物占优势。区系地理成分均以温带成分占优势，其次是热带、亚热带成分，这与其他地区的水青冈如八大公山的亮叶水青冈（曹铁如等，1993）群落在区系地理成分组成上也是一样的。

物种多样性受到多个生态因子的影响，不同生活型植物对环境因素的响应不同。水青冈群落中，物种多样性除受到环境因素的影响外，还受到群落自身结构特征的影响。虽然水青冈植物属于温带树种，但在我国局限于亚热带山地，从生活型谱的组成来看，高位芽植物在群落中占据优势地位，两种水青冈群落的生活型谱构成与暖温带森林的生活型谱构成有所不同，均属于亚热带森林生活型谱构成。

相比之下，巴山水青冈较为喜光耐干旱，群落多分布在较干燥明亮的山脊以及坡度较大的地方；米心水青冈较为喜湿耐阴凉，群落多分布在阴暗潮湿的沟谷地段。由于光线的限制，米心水青冈群落的冠层高度比巴山水青冈群落低。

在种群动态和更新方式上，两水青冈群落存在较大的差别。巴山水青冈群落的中间高度和中间径级的植株很少，而进入冠层的大树植株数很多。动态上，可能是在林上层的大树成批死亡，形成大林窗后，林下的巴山水青冈幼苗生长的光抑制被解除，从而成批的进入冠层，新形成的冠层又抑制了林下幼苗的生长，因此中间高度的植株数特别少。与巴山水青冈不同，米心水青冈群落的株数—高度、株数—径级曲线呈递减趋势，种群动态呈“金字塔”型，更新良好，这与张謇等（2003）对神农架地区米心水青冈种群动态研究的结果一致。在更新上，巴山水青冈群落以实生幼苗为更新方式，群落实生幼苗的储备十分丰富；而米心水青冈群落的实生幼苗严重匮乏，以萌生幼苗为主，贺金生等（1997）认为，以萌生幼苗更新的方式是米心水青冈在群落中的主要更新方式。

参考文献

1. Bennett K D, 1985. The spread of *Fagus grandifolia* across eastern North America during the last 18000 years. *Journal of Biogeography*, 12: 147-164.
2. Bradshaw F J and Rayner M E, 1997. Age structure of the karri forest. I. Defining and mapping structural development stages. *Australian Forestry*, 60: 178-187.
3. Braun-Blanquet J, 1964. *Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde*. 3rd edn. Springer-Verlag, Wien (in German)
4. Braun E L, 1950. *Dediduous forests of eastern North America*. Blakiston Comp., Philadelphia, PA.
5. Brown J H, 2001. Mammals on mountainsides, elevational patterns of diversity. *Global Ecology & Biogeography*, 10: 101-109.
6. Brown L R and Bredenkamp G J, 2004. The use of structural species size classes in the description of the woody vegetation of a nature reserve. *Afr. J. Ecol.*, 42: 252-269.
7. Canham C D, 1985. Suppression and release during canopy recruitment in *Acer saccharum*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 112 (2): 134-145.
8. Canham C D, 1989. Growth and canopy architecture of shade-tolerant tree species. *Ecology*, 70 (3): 548-550.
9. Cao K F, 1995. *Fagus* dominance in Chinese montane forests: natural regeneration of *Fagus lucida* and *Fagus hayatae* var. *pashanica*. Doctoral Thesis, Wageningen Agricultural University, Wageningen, The Netherlands.
10. Cao K F, Peters R, Oldeman, R A A, 1995. Climatic range and distribution of Chinese *Fagus* species. *Journal of Vegetation Science*, 6: 317-324.
11. Ellenberg H, 1988. *Vegetation ecology of Central Europe*. English transt. by G.K.Strutt. Cambridge University Press, Cambridge.
12. Fang J Y and Martine J H, 2006. Climatic limits for the present distribution of beech (*Fagus*) species in the world. *Journal of Biogeography*, 33: 1804-1819.
13. Grime J P, 1979. *Plant strategies and Vegetation Processes*. Chichester, Wiley.
14. Guo K, 1999. Seedling performance of dominant tree species in Chinese beech forest. Ph. D.Dissertation. Utrecht, the Netherlands: Utrecht University.
15. Guo K and Marinus J A W, 2004. Responses of *Fagus engleriana* seedlings to light and nutrient availability. *Acta Botanica Sinica*, 46 (5): 533-541.
16. Hara M, 1983. A study of the regeneration process of a Japanese beech forest. *Ecol.Rev.* 20: 115-129.
17. Hara M, 1985. Forest response to gap formation in a climax beech forest. *Jap.J.Ecol.* 35: 337-343.

18. Huston M A, 1994. Biological diversity, the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, New York.
19. Ishikawa Y and Ito K, 1989. Age structure of woody species populations in relation to seed rain, germination and establishment along the river Dalälven, Sweden. *Vegetation*, 82: 25-34.
20. Jiang G M, Tang H P and Yu M, 1999. Response of photosynthesis of different plant functional types to environmental changes along Northeast China Transect. *Tree*, 14: 72-82.
21. Koichi T, Daisuke M, Shigeru U *et al.*, 2003. Stand structure and dynamics during a 16-year period in a sub-boreal conifer-hardwood mixed forest, northern Japan. *Forest Ecology and Management*, 174: 39-50.
22. Little J E L, 1972. Atlas of United States trees. Vol.1, conifers and important hardwoods. USDA For.Serv.Miscell.Publ.no.1146.U.S.Govt.Print.Off., Washington, DC.
23. Mawson P R and Long J L, 1994. Size and age parameters of nest trees used by four species of parrot and one species of cockatoo in south-west Australian. *Emu*, 94: 149-155.
24. Margaret B D, 1983. Quaternary history of deciduous forest of eastern North America and Europe. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 70: 555-563.
25. Numata M, 1974. The Flora and Vegetation of Japan. Kodensha, Tokyo, Amsterdam and London.
26. Ohsawa M, 1990. An interpretation of latitude patterns of forest limits in South and East Asian mountains. *Ecology*, 78: 326-339.
27. Peters R, 1992. Ecology of beech forests in the Northern Hemisphere. Doctoral Thesis, Wageningen Agricultural University, Wageningen.
28. Peters R, 1997. Beech Forests. Kluwer Academic Publishers.
29. Poulson T L, Plant W J, 1989. Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology*, 70 (3): 553-555.
30. Raunkiaer C, 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press.
31. Shackleton C M, 1993. Demography and dynamics of the dominant woody species in a communal and protected area of the eastern Transvaal Lowveld. *S. Afr. J. Bot.*, 59: 569-574.
32. Shen C F, 1992. A Monograph of the genus *Fagus* Tourn. ex L. (*Fagaceae*). Dissertation, City University of New York, USA.
33. Sollins P, 1998. Factors influencing species composition in tropical low land rain forest, does matter? *Ecology*, 79 (1): 23-30.
34. Stewart G H and Rose A B, 1990. The significance of life history strategies in the developmental history of mixed beech (*Nothofagus*) forest, New Zealand. *Vegetation*, 1990, 87: 101-114.
35. Stohlgren T J, Bachand R R, Onami Y *et al.*, 1998. Species-environment relationships and vegetation patterns, effects of spatial scale and tree life-stage. *Plant Ecology*, 135 (2): 215-228.
36. Wallenius T, Kuuluvainen T, Heikkilä R *et al.*, 2002. Spatial tree age structure and fire history

- in two old-growth forests in eastern Fennoscandia. *Silva Fennica*, 36: 185-199.
37. 毕晓丽, 洪伟, 吴承祯等, 2001. 武夷山米槠种群生命表分析. *热带亚热带植物学报*, 9 (3): 243-347.
 38. 曹铁如, 祁承经, 喻勋林等, 1993. 八大公山亮叶水青冈林及其植物区系的研究. *中南林业学院学报*, 13 (1): 8-16.
 39. 陈世品, 2003. 福建青冈林不同恢复阶段植物生活型特征的研究. *江西农业大学学报*, 25 (2): 222-225.
 40. 董鸣, 王义凤, 孔繁志等, 1996. 陆地生物群落调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社
 41. 方精云, 郭庆华, 刘国华, 1999: 我国水青冈属植物的地理分布格局及其与地形的关系. *植物学报*, 41 (7): 766-774.
 42. 高贤明, 陈灵芝, 1998. 植物生活型分类系统的修订及中国暖温带森林植物生活型谱分析. *植物学报*, 40 (6): 553-559.
 43. 郭柯, 2003. 山地落叶阔叶林优势树种米心水青冈幼苗的定居. *应用生态学报*, 14 (2): 161-164.
 44. 郭柯, 郑度, 李渤生, 1998. 喀喇昆仑山—昆仑山山地植物的生活型组成. *植物生态学报*, 22 (1): 51-59.
 45. 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): 91-99.
 46. 贺金生, 陈伟烈, 刘峰, 1998. 神农架地区米心水青冈萌枝过程的研究. *植物生态学报*, 22 (5): 385-391.
 47. 洪必恭, 安树青, 1993. 中国水青冈属植物地理分布初探. *植物学报*, 35 (3): 229-233.
 48. 黄建辉, 高贤明, 马克平等, 1997. 地带性森林群落物种多样性的比较研究. *生态学报*, 17 (6): 611-618.
 49. 简焯波, 应俊生, 马成功等, 1975. 贵州梵净山水青冈林在地理分布上的意义. *植物分类学报*, 13 (7): 5-18.
 50. 乐光禹, 1988. 大巴山造山带及其前陆盆地的构造特征和构造演化. *矿物岩石*, 18 (增刊): 8-15.
 51. 雷泞菲, 苏智先, 宋会兴等, 2002. 缙云山常绿阔叶林不同演替阶段植物生活型谱比较研究. *应用生态学报*, 13 (3): 267-270.
 52. 李建强, 1996. 山毛榉科植物的起源和地理分布. *植物分类学报*, 34 (4): 376-396.
 53. 李建强, 王恒昌, 李晓东等, 2003. 基于细胞核 rDNAITS 片段的水青冈属的分子发育系统. *武汉植物学研究*, 21 (1): 31-36.
 54. 李景文主编, 1993. 黑龙江森林. 北京: 中国林业出版社.
 55. 李俊清, 1996. 中国水青冈种内种间遗传多样性的初步研究. *生物多样性*, 4 (2): 63-68.
 56. 李俊清, 吴刚, 刘雪萍, 1999. 四川南江两种水青冈种群遗传多样性初步研究. *生态学报*, 19 (1), 42-49.
 57. 刘世梁, 马克平, 傅伯杰等, 2003. 东灵山地地形土壤因子与植物群落关系研究. *植物生态学报*, 27 (4): 496-502.

58. 刘守江, 苏智先, 张璟霞等, 2003. 陆地植物群落生活型研究进展. 四川师范学院学报 (自然科学版), 24 (2): 155-159.
59. 马克平, 黄建辉, 于顺利等, 1995. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究: II 丰富度, 均匀度和物种多样性指数. 生态学报, 15 (3): 268-277.
60. 彭闪江, 黄忠良, 徐国良等, 2003. 生境异质性对鼎湖山植物群落多样性的影响. 广西植物, 23 (5): 391-398.
61. 沈泽昊, 方精云, 2001. 基于种群分布地形格局的两种水青冈生态位比较研究. 植物生态学报, 25 (4): 392-398.
62. 沈泽昊, 方精云, 刘增力等, 2001. 神农架南坡植物群落多样性的海拔梯度格局. 植物生态学报, 25 (6): 721-732.
63. 沈泽昊, 金义兴, 张全发, 1995. 米心水青冈林采伐地的早期植被恢复和土壤环境动态. 植物生态学报, 19 (4): 375-383.
64. 宋永昌, 2001. 植被生态学. 华东师范大学出版社.
65. 孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟等, 2002. 基础生态学. 高等教育出版社.
66. 唐志尧, 方精云, 2004a. 植物物种多样性的垂直分布格局. 生物多样性, 12 (1): 20-28.
67. 唐志尧, 方精云, 张玲, 2004b. 秦岭太白山木本植物物种多样性的梯度格局及环境解释. 生物多样性, 12 (1), 115-122.
68. 王国宏, 杨利民, 2001. 祁连山北坡中段森林植被梯度分析及环境解释. 植物生态学报, 25 (6): 733-740.
69. 王国宏, 2002. 祁连山北坡中段植物群落多样性的垂直分布格局. 生物多样性, 10 (1): 7-14.
70. 王国宏, 周广胜, 2001. 甘肃木本植物区系生活型和果实类型构成式样与水热因子的相关分析. 植物研究, 21 (3): 448-455.
71. 汪泽成, 赵文智, 徐安娜等, 2006. 四川盆地北部大巴山山前带构造样式与变形机制. 现代地质, 20 (3): 429-435.
72. 吴晓莆, 朱彪, 赵淑清等, 2004. 东北地区阔叶红松林的群落结构及其物种多样性的比较. 生物多样性, 12 (1): 174-181.
73. 吴征镒主编, 1980. 中国植被. 科学出版社.
74. 吴征镒, 1991. 中国种子植物属的分布区类型. 云南植物研究, 增刊IV: 1-139.
75. 吴征镒, 1993. “中国种子植物属的分布区类型”的增订和勘误. 云南植物研究, 增刊IV: 141-178.
76. 谢晋阳, 陈灵芝, 1994. 暖温带落叶阔叶林的物种多样性特征. 生态学报, 14(4): 337-344.
77. 谢宗强, 陈伟烈, 路鹏等, 1999. 濒危植物银杉的种群统计与年龄结构. 生态学报, 19 (4): 523-528.
78. 许冬焱, 徐锦海, 2004. 大巴山自然保护区植被及其特征. 生态科学, 23 (2): 137-140.
79. 许清海, 吴忱, 王子惠等, 1993. 25000 年以来渤海湾西岸古环境探讨. 植物生态学报, 17 (1): 20-32.
80. 杨钦周, 1978. 四川水青冈一新种. 植物分类学报, 16 (4): 100-101.
81. 杨玉坡主编, 1990. 四川森林. 中国林业出版社.

82. 岳明, 任毅, 党高弟等, 1999. 佛坪国家级自然保护区植物群落物种多样性特征. 生物多样性, 7 (4): 263-269.
83. 岳尧海, 周小辉, 杨贤成等, 2004. 夏玉米产量性状与产量的灰色关联度分析. 玉米科学, 12 (4): 21-22, 25.
84. 张溢, 熊高明, 赵常明等, 2003. 神农架地区水青冈—曼青冈群落的结构与格局研究. 植物生态学报, 27 (5): 603-609.
85. 张永田, 黄成就, 1988. 壳斗科植物摘录. 植物分类学报, 26 (2): 111-119.
86. 赵淑清, 方精云, 宗占江等, 2004. 长白山北坡植物群落组成、结构及物种多样性的垂直分布. 生物多样性, 24 (1): 164-173.
87. 中华人民共和国国家标准, 1988. 森林土壤与植物分析方法. 科学出版社.
88. 朱彪, 陈安平, 刘增力等, 2004. 广西猫儿山植物群落物种组成、群落结构及树种多样性的垂直分布格局. 生物多样性, 12 (1): 44-52.
89. 朱万泽, 1992. 大巴山木本植物区系的研究. 西南林学院学报, 12 (1): 1-9.

致 谢

时光荏苒，岁月如梭。往日背着行囊踏上求学路途的情景还历历在目，而此刻，却又要别离了这里。回首三年的硕士生涯，充满了快乐与艰辛、欢笑与泪水。三年的时间只是人生漫漫长途一挥间，但这三年的学习和研究工作让我收获了很多，也让我思考了很多。这三年的学习和生活将带给我终生的影响，也将成为我记忆里最难忘却的片段。今天，我能够顺利完成硕士阶段的学习，与老师、同学、工作地点的人们以及我家人的帮助和关心是分不开的。

首先我要感谢我的导师郭柯研究员。感谢他对我生活上的关心！感谢他在实验设计、野外工作、室内数据整理与分析、论文撰写的整个工作中的悉心指导！同时也十分感谢导师对我的缺点和不足之处的发现和指正，让我在三年后的今天，有了很大的改进和提高。

论文野外数据的收集和物种的鉴定得到了赵常明博士的大量帮助，在这里对他表示深深的感谢！同时，也要感谢师弟刘长成对野外工作的帮助，感谢胡建莹同学对土壤实验的帮助！感谢植物所系统中心的李振宇、陈文俐、张宪春、张树仁、向巧英等老师和昆明植物所的武素功老师对部分标本的鉴定，使我的论文得以顺利完成。

感谢李镇清老师对我数据分析中问题的耐心讲解；感谢谢宗强老师、李镇清老师对我论文的指导。尤其要感谢谢宗强老师，在我独自出差到湖北的时候，给了我很大的帮助和照顾。感谢陈吉泉老师对论文英文摘要耐心、细致的修改。

感谢植物园的景新明老师、林坚老师为我提供室内实验设备和实验地方！实验设备的存放多次麻烦到刘永刚老师，在此一并感谢！

感谢北京师范大学的李姝玮同学帮助我编写统计程序，为我节省了很多的时间。

在我多次的野外工作中，得到了当地领导、工作人员和百姓的大量帮助。感谢四川省南江县大坝林场领导和职工，特别是退休职工岳威远的帮助；感谢神农架生态工作站贾先平一家对我生活上的照顾和工作上的帮助；感谢广西师范大学梁士楚老师的帮助！

感谢植物所人事教育处张惠苗老师、吴海燕老师、赵剑锋老师和蔺占兵老师以及生态中心侯淑琴老师的帮助和照顾。特别感谢倪健老师对我生活上的帮助！

最后，我要感谢的是我的家人。感谢他们对我生活上无微不至的关心，感谢他们对我学习上的鼓励和支持。有了他们的关心、理解和支持，才有了我今天的成绩。

熊莉军

2007年4月于北京香山

个人简历与论文情况

个人信息

中文姓名：熊莉军

英文姓名：Xiong Lijun

性 别：女

出生日期：1982.08.10

电 邮：lixiong@126.com

主要研究方向：植被生态学

学习经历

2004-2007 中科院植物研究所 攻读生态学硕士学位

2000-2004 云南大学生命科学学院生态学专业 获生物物理学学士学位

参与科研工作

1. 国家自然科学基金项目“东亚大陆水青冈分布与季风气候的关系”
2. 科技部十五重点攻关项目“可持续发展资源信息共享数据库建设”

论文情况

1. 熊莉军, 郭柯, 赵常明, 刘长成. 四川大巴山巴山水青冈 (*Fagus pashanica*) 群落的植物物种多样性特征. 生物多样性. (接受)
2. 熊莉军, 郭柯, 赵常明, 刘长成. 四川大巴山米心水青冈 (*Fagus engleriana*) 群落的物种多样性特征. 生态学报. (审稿)