

太白山锐齿栎林群落结构特征

尉文¹ 闫琰^{1*} 刘晓云¹ 张硕新^{1,2}

(¹西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100; ²陕西秦岭森林生态系统国家野外科学观测研究站, 陕西杨凌 712100)

摘要 秦岭山脉是我国乃至全球生物多样性热点地区, 植被资源丰富, 物种多样性高。为了研究秦岭植被恢复过程中的多样性维持机制, 参照 CTFS 样地建设方案, 于 2016 年秋在秦岭主峰太白山北坡的锐齿栎次生林和原始林中各建立了 1 块 100 m×150 m 固定监测样地。本文以样地中所有胸径 (DBH) ≥ 1 cm 的木本植物数据为基础, 分析了 2 块样地中群落组成及结构特征。结果表明: 锐齿栎次生林和原始林样地所监测木本植物分别为 2839 和 2840 株, 隶属于 29 科 45 属 65 种和 21 科 37 属 47 种, 其中, 偶见种和稀有种的比例分别为 38.4% 和 24.6%、40.4% 和 19.2%, 且均以北温带分布的植物种类居多, 分别占总属数的 46.6% 和 48.7%。2 块样地中, 建群种锐齿栎径级结构均呈单峰型; 水榆花楸、青榨槭、四照花和三桠乌药主要伴生种的径级结构均呈倒“J”型, 表明群落内主要树种都能很好地完成种群的生活史。双相关 $g(r)$ 函数分析表明, 在 $r=10$ m 的范围内, 2 块样地中的主要优势种在 < 2 m 的尺度中聚集程度最强; 随着尺度的增加, 聚集程度逐渐减弱, 当尺度增大到某一值时, 物种呈随机或均匀分布格局。次生林和原始林的平均角尺度分别为 0.56 和 0.58, 群落整体处于聚集分布状态, 并且次生林群落及主要优势种的平均角尺度均小于原始林, 说明次生林样地中物种的聚集程度比原始林弱; 次生林和原始林的平均大小比数均为 0.47, 整体林分处于中庸状态; 平均混交度分别为 0.70 和 0.57, 属于强度和中度混交。干扰导致群落的物种丰富度、群落稳定性和林木空间分布格局发生变化。因此, 受干扰的森林群落在植被恢复过程中, 必须考虑种间相互作用、生境异质性对物种共存的影响和群落结构的动态变化。

关键词 锐齿栎林; 物种组成; 径级结构; 空间分布格局; 空间结构指数

Community structure of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest in the Taibai Mountain, China. YU Wen¹, YAN Yan^{1*}, LIU Xiao-yun¹, ZHANG Shuo-xin^{1,2} (¹College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; ²Qinling National Forest Ecosystem Research Station, Yangling 712100, Shaanxi, China).

Abstract: Qinling Mountains are biodiversity hotspots in China, with rich vegetation resources and species diversity. To clarify the mechanism underlying biodiversity maintenance during vegetation restoration in this area, we established two permanent plots with each area of 100 m×150 m in the *Q. aliena* var. *acuteserrata* secondary forest (SF) and primary forest (PF) in the northern slope of Taibai Mountain in 2016, following the standardized protocols by CTFS (the Center for Tropical Forest Science). We analyzed community composition and structure with measuring all trees with DBH ≥ 1 cm. 2839 and 2840 trees were recorded in the SF and PF plots, respectively. Trees in those two plots belong to 29 families, 45 genera, 65 species and 21 families, 37 genera, 47 species, respectively. The proportions of occasional species and rare species were 38.4% and 24.6% in the SF plot, and 40.4% and 19.2% in the PF plot. Most of the trees were distributed in northern temperate zones, and the proportions of genera were 46.6% and 48.7% in the SF and PF plots, respectively. The diameter of *Q. aliena* var. *acuteserrata* in both plots followed a unimodal distribution (more young trees than old ones). The diameter distributions of companion species (e.g., *Sorbus alnifolia*, *Acer davidii*, *Cornus kousa*, and *Staphylea holocarpa*) were inverted “J” shapes,

本文由国家自然科学基金项目 (31700380) 和中央高校基本科研业务专项 (2452016139) 资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31700380) and the Fundamental Research Fund for the Central Universities (2452016139).

2019-12-23 Received, 2020-03-24 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yanyanemail@nwafu.edu.cn

indicating that those populations could have complete life history. In the pair correlation function $g(r)$ analyses, the aggregation of dominant species were the strongest at 0–2 m scale in the two plots when $r = 10$ m. The degree of aggregation gradually weakened with increasing scale. The population distribution patterns of the dominant species were random or uniform when the scale increased to certain value. The average uniform angle index (W) were 0.56 and 0.58 in the SF and PF, respectively. Trees in the communities followed an aggregated distribution. The average W of the community and dominant species in the SF were smaller than that in the PF, indicating weaker species aggregation in the SF. The average dominance in the SF and PF was both 0.47, indicating that the stands were in a co-dominant state. The average mingling was 0.70 and 0.57 in the SF and PF, respectively, which belonged to high and moderate mingling. Species richness, community stability and spatial distribution patterns of forest community could be affected by human disturbance. The role of interspecific interaction, effects of habitat heterogeneity on species coexistence, and variation of community structure should be considered during vegetation restoration of disturbed forest community.

Key words: *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest; species composition; diameter size structure; spatial distribution pattern; spatial structure index.

森林群落结构反映群落中各物种及其与环境间相互作用的时空配置状况,携带了群落生境变化以及演替趋势的重要信息^[1],常被作为研究物种共存机制及其群落演替规律的重要手段^[2]。传统的用于描述森林平均状态的非空间结构特征指标包括物种组成、区系特征、径级结构等^[3],反映群落所处的气候特征、环境状况和群落的动态变化。除此之外,群落的空间结构指标如林木空间分布格局、竞争指数(生长空间、大小比数)以及混交度等描述林木及其属性在空间的分布特征^[4],决定气候微环境的分布、资源的利用以及生境生态位的形成,直接或间接影响森林群落的生物多样性^[5]。综合群落非空间结构和空间结构特征,将为物种多样性形成机制及群落演替规律提供更加全面的数据支撑。近几十年来,基于国内不同气候带典型森林群落的结构特征,对群落构建过程中生物多样性的产生和维持机制已开展了大量研究^[2,6-7],但在植被恢复过程中,关于群落结构的动态特征及其构建机制的报道较少^[3,8]。

锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)林是我国暖温带地区分布最为广泛的森林群落类型之一,在保持水土和增强土壤肥力上发挥着重要的生态功能^[9]。秦岭是锐齿栎的集中分布区,多与其他阔叶树种构成以锐齿栎为主的阔叶混交林^[10]。目前,基于小尺度临时样地的调查数据,对秦岭锐齿栎群落生物多样性格局^[11]、群落结构特征^[10]以及群落更新^[12]等方面已开展了大量研究。但由于小尺度样地对分析群落中物种与环境因子间关系存在局限性^[7],无法充分解释锐齿栎群落物种间共存机理。因此,需要在较大尺度上对锐齿栎群落结构进行长

期监测,研究群落的动态变化。

秦岭太白山北坡以锐齿栎为建群种的落叶阔叶林曾受早期过渡的人为干扰,如采伐、开垦等活动,使大量原始锐齿栎林遭到破坏。近年来,在国家“天然林保护”与“退耕还林”工程的推动下,受干扰的锐齿栎林开始了向顶极群落逐渐恢复的次生演替。本文以锐齿栎次生林和原始林中胸径(DBH) ≥ 1 cm 的木本植物为基础,研究次生林和原始林在物种组成、径级结构以及林木空间结构特征的差异,并分析其原因,对于进一步探讨物种共存及群落构建机制具有重要意义,也为秦岭地区生物多样性保护和生态系统功能维持提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于陕西太白山国家级自然保护区北坡蒿坪站内(33°49′31″—34°08′11″ N, 107°41′23″—107°51′40″ E),受西北大陆气候的影响,夏季高温多雨,冬季寒冷干燥。年平均气温 7.6 °C,最冷月和最热月的月平均气温分别为-5.0 和 19.1 °C;年降水量 751.8 mm,主要集中在 7—9 月^[12]。该地区植被垂直带谱完整,随海拔自下向上依次分布落叶栎林带、桦木林带、针叶林带和高山灌丛草甸带。其中,锐齿栎林带分布于海拔 1150~1900 m 范围内,土壤为森林棕壤土,林内主要木本植物有水榆花楸(*Sorbus alnifolia*)、青榨槭(*Acer davidii*)、四照花(*Cornus kousa*)、三桠乌药(*Staphylea holocarpa*)、山梅花(*Philadelphus incanus*)和华榛(*Corylus chinensis*)等。

1.2 样地设置

查阅太白山锐齿栎林的植被分布信息,参照

表 1 太白山锐齿栎林样地概况
Table 1 Summary of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* plots in the Taibai Mountain

林型 Forest type	经纬度 Longitude and latitude	海拔 Altitude (m)	平均坡度 Mean slope (°)	凹凸度 Convexity	物种数 Number of species	个体数 Number of trees	平均胸径 Mean DBH (cm)	胸高断面面积 Basal area (m ² · hm ⁻²)
SF	34°04'63" N, 107°41'49" E	1365~1448	36.5	-3.5~8.1	65	2839	9.4	31.40
PF	34°03'45" N, 107°41'42" E	1755~1828	32.6	-3.8~5.7	47	2840	11.5	39.09

SF: 锐齿栎次生林 *Q. aliena* var. *acuteserrata* secondary forest; PF: 锐齿栎原始林 *Q. aliena* var. *acuteserrata* primary forest. 下同 The same below.

CTFS(Center for Tropical Forest Science)样地建设方案,于2016年秋季在太白山自然保护区蒿坪管理站典型锐齿栎次生林和原始林内,分别建立了1块面积为1.5 hm²(100 m×150 m)的固定监测样地,样地生境异质性高(图1),基本概况见表1。次生林于20世纪60年代被皆伐,禁伐后植被恢复良好;而原始林未经采伐。2017年夏季,对样地内所有胸径(DBH)≥1 cm的木本植物进行调查。对每棵植株的物种进行鉴定并挂牌标记,测量并记录其胸径、冠幅、活枝下高和坐标等。

1.3 数据处理

1.3.1 重要值 重要值是衡量物种在群落中地位和作用的综合指标,计算公式^[13]为:

重要值=(相对多度+相对频度+相对优势度)/3×100%

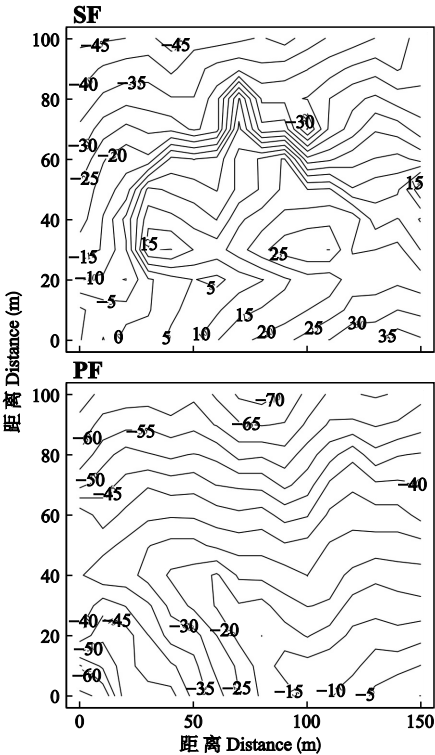


图 1 样地的等高线图
Fig.1 Topographic contour maps of the plots.

SF: 锐齿栎次生林 *Q. aliena* var. *acuteserrata* secondary forest; PF: 锐齿栎原始林 *Q. aliena* var. *acuteserrata* primary forest. 下同 The same below.

式中:物种的相对优势度用相对胸高断面面积表示。
1.3.2 空间分布格局 采用双相关 $g(r)$ 函数分析样地中优势种的空间分布格局。 $g(r)$ 函数是由Ripley $K(r)$ 函数推演而来。 $K(r)$ 函数表达式^[14]为:

$$K(r) = \frac{1}{n^2} |A| \sum_{i \neq j} \frac{I_r(u_{ij})}{W_{ij}}$$

式中: A 、 n 分别为样地面积和个体总数; u_{ij} 为样地内个体 i 与个体 j 之间的距离。 $I_r(u_{ij})$ 为指示函数,当 $u_{ij} \leq r$ 时, $I_r(u_{ij}) = 1$; $u_{ij} > r$ 时, $I_r(u_{ij}) = 0$ 。 W_{ij} 为权重,是以 i 为圆心、 u_{ij} 为半径的圆落在面积 A 中的弧长与整个圆周的比值,用于边缘校正。

$g(r)$ 函数以圆环代替 $K(r)$ 函数中的圆,计算样地内一个个体周围以 r 为半径的一定宽度圆环内的植株个体数。相比 $K(r)$ 函数, $g(r)$ 函数能有效消除分析大尺度格局时受小尺度累积效应的影响。其表达式^[15]为:

$$g(r) = \frac{1}{2\pi r} \frac{dK(r)}{dr}$$

使用完全空间随机(CSR)零模型^[16],进行99次Monte-Carlo随机模拟,每次模拟的最大值和最小值生成的上下两条包迹线围成了99%的置信区间,以此进行结果偏离状态的显著性检验^[17]。如果观测值位于包迹线之上,种群呈聚集分布;观测值位于包迹线之内,种群呈随机分布;观测值位于包迹线之下,种群呈均匀分布。

1.3.3 空间结构指数 角尺度(uniform angle index, W)用来描述参照树周围相邻木分布的均匀性,计算公式^[18]为:

$$W_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 z_{ij}$$

式中: z_{ij} 为相邻木 j 与参照木 i 构成的夹角 α 与标准角 α_0 ($\alpha_0 = 72^\circ$) 的关系, $\alpha > \alpha_0$, $z_{ij} = 0$, 否则, $z_{ij} = 1$ 。 z_{ij} 的范围为: $0 \leq z_{ij} \leq 1$ 。 W 可能的取值为 0、0.25、0.5、0.75、1,分别表示物种的分布很均匀、均匀、随机、不均匀和很不均匀。平均角尺度(\bar{W})可反映群落水平的分布格局, $\bar{W} < 0.475$ 为均匀分布, $0.475 \leq \bar{W} \leq 0.517$ 为随机分布, $\bar{W} > 0.517$ 为聚集分布^[19]。

大小比数(dominance, U)反映树木个体的大小分化度,可评估某些树种的相对优势。计算公式^[20]为:

$$U_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 k_{ij}$$

当周围的树 j 比参考树 i 小时, $k_{ij} = 0$; 否则, $k_{ij} = 1$ 。 k_{ij} 的范围为: $0 \leq k_{ij} \leq 1$ 。 U 可能的取值为 0、0.25、0.5、0.75、1, 分别表示林木处于优势、亚优势、中庸、劣势和绝对劣势的状态。平均大小比数(\bar{U})可反映群落水平的优势木比例。描述大小比数的变量有胸径、树高、冠幅等因子,本文以胸径为变量,计算了群落中林木的胸径大小比数。

混交度(mingling, M)可以体现树种在空间的隔离程度,用于评估参考树或点周围的物种多样性,计算公式^[20]为:

$$M_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 v_{ij}$$

当周围的树 j 与参考树 i 是同一物种时, $v_{ij} = 0$; 不是同一物种时, $v_{ij} = 1$; v_{ij} 的范围为: $0 \leq v_{ij} \leq 1$ 。 M 可能的取值为 0、0.25、0.5、0.75、1, 分别表示树种的零度、弱度、中度、强度和极强混交。平均混角度(\bar{M})可判断群落的混交程度。

数据分析处理和制图均在 Excel 2016 和 R3.5.1 中完成。在分析群落空间结构指数时,为了减小边

缘效应造成的影响,在样地周边建立了 5 m 宽的缓冲带,以保证所有林木的相邻木均能处于样地之内。

2 结果与分析

2.1 物种组成和径级结构

2.1.1 物种组成 2 块样地中,建群种锐齿栎的多度、平均胸径和重要值分别为 536 和 1091 株、26.6 和 23.7 cm、10.9%和 19.9%。水榆花楸、青榨槭、四照花和三桠乌药分别作为伴生种出现在群落亚层(表 2)。

次生林样地共监测到 $DBH \geq 1$ cm 的木本植物 2839 株,隶属于 29 科 45 属 65 种。Hubbell 等^[21]将样地中每公顷个体数在 1~10 的物种定义为偶见种,每公顷个体数小于或等于 1 的物种定义为稀有种。参考该定义,次生林样地共监测到偶见种 23 种,稀有种 16 种,分别占样地中总物种数的 38.4%和 24.6%。样地中重要值排名前 5 位的物种依次为锐齿栎、水榆花楸、青榨槭、四照花和山梅花。而胸高断面面积之和排前 5 位的物种依次是锐齿栎、水榆花楸、青榨槭、三桠乌药和四照花,共占样地总胸高断面面积之和的 86.5%。

原始林样地共监测 $DBH \geq 1$ cm 的木本植物 2840 株,隶属于 21 科 37 属 47 种。偶见种和稀有种分别有 19 和 9 种,占样地中总物种数的 40.4%和

表 2 次生林样地重要值前 10 位的物种
Table 2 Top 10 species based on the importance value in plots

林型 Forest type	物种 Species	多度 Abundance	平均胸径 Mean DBH (cm)	胸高断面面积 Basal area (m ² · hm ⁻²)	重要值 Importance value
SF	锐齿栎 <i>Q. aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	536	26.6	23.02	10.89
	水榆花楸 <i>S. alnifolia</i>	414	7.1	2.29	8.05
	青榨槭 <i>A. davidii</i>	338	5.1	1.03	7.43
	四照花 <i>C. kousa</i>	317	3.6	0.34	7.28
	山梅花 <i>P. incanus</i>	197	2.9	0.13	4.51
	三桠乌药 <i>L. obtusiloba</i>	138	5.8	0.48	3.99
	膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	105	4.9	0.27	2.49
	陕西卫矛 <i>Euonymus schensianus</i>	91	2.3	0.03	2.29
	卫矛 <i>E. alatus</i>	72	2.6	0.03	1.93
	毛樱桃 <i>Cerasus tomentosa</i>	73	4.6	0.15	1.87
PF	锐齿栎 <i>Q. aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	1091	23.7	36.34	19.92
	青榨槭 <i>A. davidii</i>	398	3.5	0.62	9.00
	三桠乌药 <i>L. obtusiloba</i>	247	3.7	0.28	6.67
	水榆花楸 <i>S. alnifolia</i>	272	5.0	0.60	6.51
	四照花 <i>C. kousa</i>	135	4.3	0.33	3.47
	华榛 <i>C. chinensis</i>	159	3.7	0.18	3.38
	山梅花 <i>P. incanus</i>	100	3.1	0.11	3.06
	陕西卫矛 <i>E. schensianus</i>	70	2.1	0.02	2.25
	野山楂 <i>Crataegus cuneata</i>	52	2.9	0.05	1.35
	膀胱果 <i>S. holocarpa</i>	30	3.1	0.02	0.86

19.2%。重要值排名前 5 位的树种依次是锐齿栎、青榨槭、三桠乌药、水榆花楸和四照花。而胸高断面积之和排前 5 位的物种依次为锐齿栎、青榨槭、水榆花楸、四照花和三桠乌药,共占样地总胸高断面积之和的 97.6%。

次生林样地物种丰富度、稀有种的比例都高于原始林,而偶见种的比例小于原始林。次生林样地所有植株的平均胸径和胸高断面积之和均小于原始林样地,而次生林锐齿栎的平均胸径大于原始林。重要值排名前 5 位的树种的胸高断面积之和和占样地总胸高断面积之和的比例在次生林中是 86.5%,而在原始林中为 97.6%,表明原始林群落内主要树种的优势度高于次生林。

2.1.2 区系特征 参考吴征镒等^[22-23]植物科、属区系分类标准,次生林样地 DBH≥1 cm 的木本植物共有 29 科,属于 6 个分布型(表 3)。其中,属热带和温带分布的科分别有 15 个和 9 个,占样地中物种总科数的 51.7%和 31.0%。样地中属泛热带分布的科最多,共 10 个,占样地中物种总科数的 34.5%;其次是属北温带分布的科,共 7 个,占物种总科数的

24.1%。样地中 45 个属的植物隶属于 11 个分布型。属于热带和温带分布的属分别有 10 个和 33 个,占样地中物种总属数的 22.2%和 73.3%。其中,北温带分布的属最多,共 22 属,占物种总属数的 48.9%;东亚分布和泛热带分布分别有 6 个属和 5 个属,占物种总属数的 13.3%和 11.1%。此外,样地中含中国特有属 1 个。

原始林样地 21 个科的植物隶属于 6 个分布型。属热带和温带分布的科分别有 9 个和 8 个,占样地中物种总科数的 42.9%和 38.1%。其中,属北温带分布的科最多,共 7 个,占物种总科数的 33.3%;其次是泛热带分布的科,共 6 个,占物种总科数的 28.6%。样地中 37 个属的植物隶属于 9 个分布型。属于热带和温带分布的属分别有 7 个和 29 个,占物种总属数的 18.9%和 78.4%。其中,北温带分布的属最多,共 19 个,占样地中物种总属数的 51.4%;东亚和北美洲间断分布、泛热带分布和东亚分布各有 4 个属,占物种总属数的 10.8%。

2 块样地中植物区系组成差异明显,次生林中热带树种比例较原始林高,而温带区系树种的比例低于原始林。

2.1.3 径级结构 由图 2 可以看出,2 块样地中,建群种锐齿栎径级分布均呈单峰型,主要集中在 15~39 cm 范围内,所有个体以及水榆花楸、青榨槭、四照花、三桠乌药 4 个主要伴生种的径级分布均呈倒“J”型,表明 2 块样地群落更新良好。次生林样地中 DBH<5 cm 的小径级个体多于原始林样地,而原始林中锐齿栎在胸径为 11~35 cm 范围内的个体明显多于次生林,表明原始林比次生林更加稳定。

2.2 空间结构特征

2.2.1 空间分布格局 利用双相关 $g(r)$ 函数分析了 2 块样地中的主要优势种在 $r=10\text{ m}$ 范围内的空间分布格局。由图 3 可以看出,次生林中主要优势种锐齿栎、水榆花楸、青榨槭、四照花和三桠乌药分别在 0~4.5、0~4.5、0~7.5、0~5.3 和 0~5 m 的尺度上聚集分布,原始林的主要优势种锐齿栎、水榆花楸、青榨槭、四照花和三桠乌药分别在 0~3、0~6.5、0~5、0~8 和 0~6 m 的尺度上呈聚集分布格局,其中在 0~2 m 尺度上的聚集程度都最强。随着尺度的增加,2 块样地中主要优势种的聚集程度均减小,当尺度增大到某一值时,物种均呈随机或均匀分布格局。

2.2.2 空间结构指数 次生林和原始林的平均角尺度分别为 0.56 和 0.58,2 个样地的群落整体处于聚集分布状态(表 4)。由图 4 可以看出,群落中大部

表 3 太白山锐齿栎样地 DBH≥1 cm 木本植物区系类型
Table 3 Distribution area types of woody plants with DBH ≥1 cm in *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest plots in Taibai Mountain

分布区类型 Distribution area type	SF		PF	
	科 Family	属 Genera	科 Family	属 Genera
世界 Cosmopolitan	5	1	4	1
泛热带 Pantropic	10	5	6	4
东亚(热带、亚热带)和热带南美间断 Trop. & Subtr. E. Asia & (S.) Trop. Amer. disjuncted	4	1	2	1
旧世界热带 Old World Tropics	1	1	1	1
热带亚洲至热带大洋洲 Trop. Asia to Trop. Australasia Oceania	-	2	-	-
热带亚洲至热带非洲 Trop. Asia to Trop. Africa	-	-	-	-
热带亚洲(即热带东南亚至印度-马来,太平洋诸岛) Trop. Asia (Trop. SE. Asia+Indo-Malaya+Trop. S. & SW. Pacific Isl.)	-	1	-	1
北温带 N. Temp.	7	22	7	19
东亚及北美间断 E. Asia & N. Amer. disjuncted	-	3	-	4
旧世界温带 Old World Temp.	-	2	-	2
温带亚洲 Temp. Asia	-	-	-	-
地中海区、西亚至中亚 Medit., W. to C. Asia	-	-	-	-
中亚 C. Asia	-	-	-	-
东亚 E. Asia	2	6	1	4
中国特有 Endemic to China	-	1	-	-
总计 Total	29	45	21	37

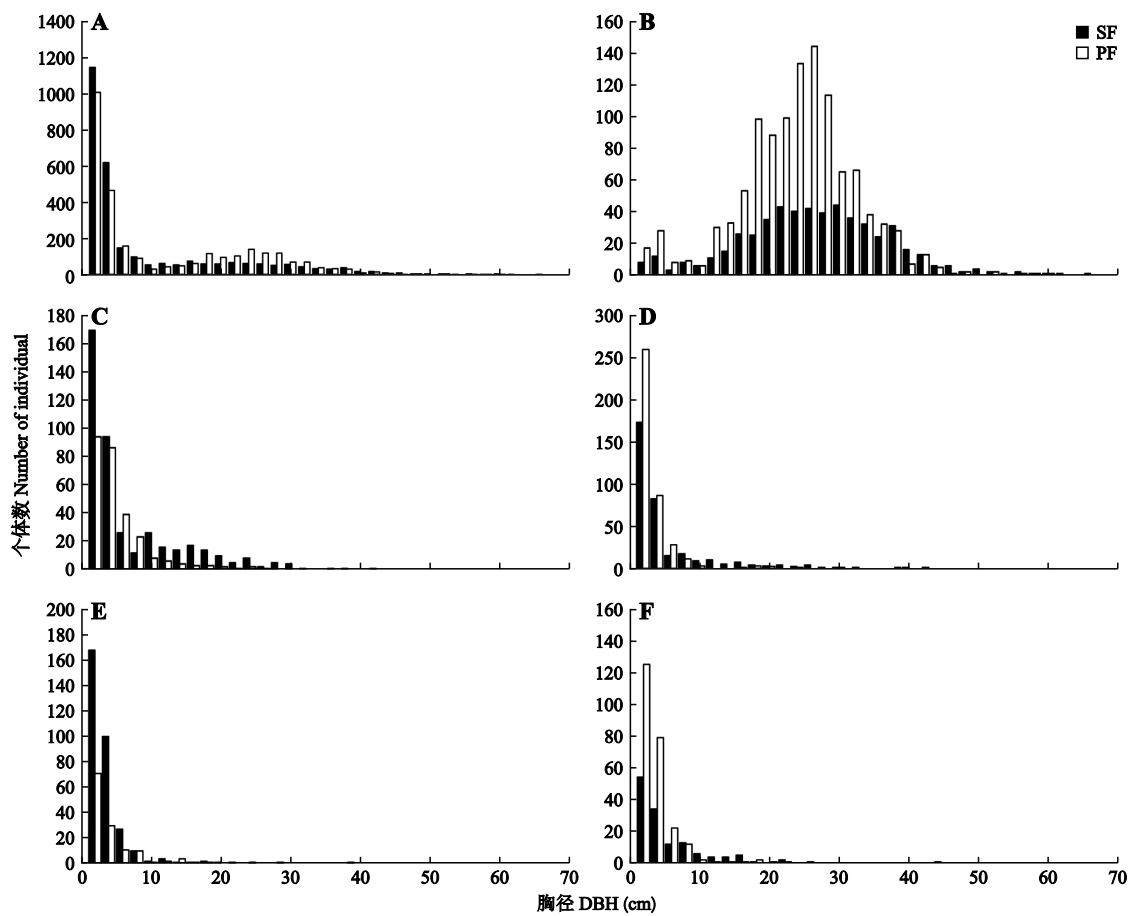


图2 各样地主要树种径级分布

Fig.2 DBH class distribution of main tree species in each plot

A: 所有个体 All individuals; B: 锐齿栎 *Quercus aliena* var. *acuteserrata*; C: 水榆花楸 *Sorbus alnifolia*; D: 青榨槭 *Acer davidii*; E: 四照花 *Cornus kousa*; F: 三桠乌药 *Lindera obtusiloba*. 下同 The same below.

表4 锐齿栎林空间结构指数

Table 4 Spatial structure index of the *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest

物种 Species	SF			PF		
	W	U	M	W	U	M
锐齿栎 <i>Q. aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	0.55	0.17	0.73	0.57	0.26	0.48
水榆花楸 <i>S. alnifolia</i>	0.58	0.48	0.60	0.60	0.54	0.53
青榨槭 <i>A. davidii</i>	0.55	0.51	0.7	0.58	0.64	0.64
四照花 <i>C. kousa</i>	0.57	0.56	0.66	0.66	0.55	0.57
三桠乌药 <i>L. obtusiloba</i>	0.52	0.54	0.76	0.61	0.59	0.57
所有物种 All species	0.56	0.47	0.7	0.58	0.47	0.57

W: 角尺度 Uniform angle index; U: 大小比数 Dominance; M: 混交度 Mingling.

分的个体处于随机分布 ($W=0.5$) 状态,分布频率均达到 0.5 以上,同时,均匀分布 ($W=0, W=0.25$) 的频率小于聚集分布 ($W=0.75, W=1$) 的频率,仅有的几株林木的分布非常均匀。次生林群落的平均角尺度和主要优势种的角尺度均小于原始林,说明次生林群落的聚集程度比原始林弱。

2 块样地林木的平均大小比数均为 0.47,整体林分处于中庸状态,同时,属于绝对劣势等级的分布频率均最小,分别为 0.16 和 0.15。在各个等级中,2

块样地的大小比数分布频率均相差不大。除四照花外,其余主要优势种的大小比数均为次生林小于原始林,表明次生林的优势种间竞争作用比原始林更强。

次生林和原始林平均混交度分别为 0.70 和 0.57,属于强度和中度混交。随着混交等级的升高,次生林中相对频率值的增加大于原始林,强度及以上水平的比例分别为 0.67 和 0.46,同时,次生林主要优势种的混交度均大于原始林,表明次生林的隔

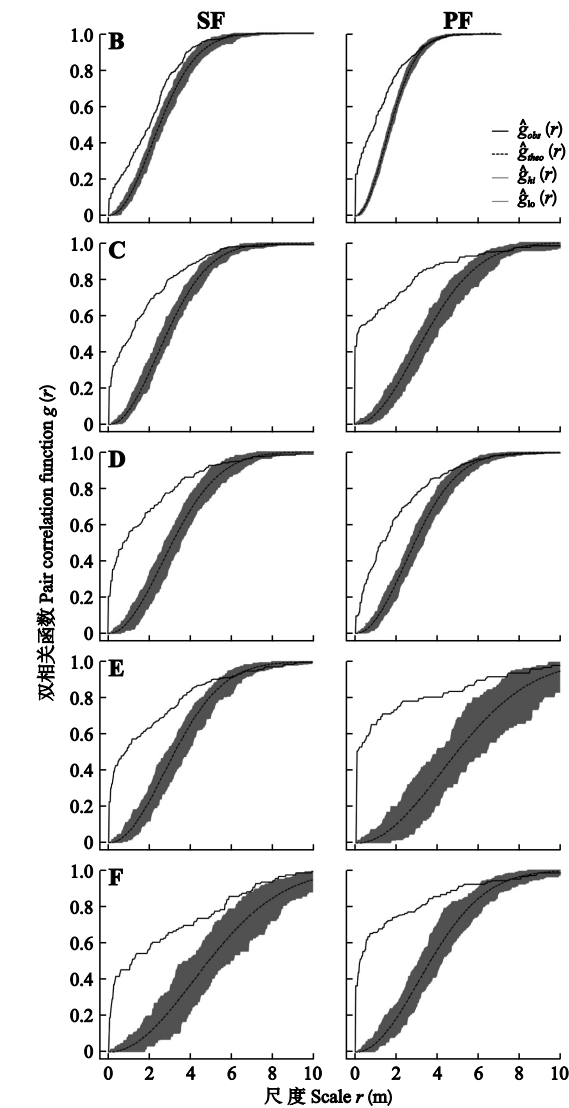


图3 各样地主要树种点格局分析
Fig.3 Spatial point pattern analysis of main tree species in each plot.

$g_{obs}(r)$: 双相关 $g(r)$ 函数的观测值 Observed value of the pair correlation function $g(r)$; $g_{theo}(r)$: 双相关 $g(r)$ 函数的理论值 Theoretical value of the pair correlation function $g(r)$; $g_{hi}(r)$ 、 $g_{lo}(r)$: 99%置信区间的上限和下限 Upper and lower of the 99% confidence interval, respectively.

离程度较高,群落物种较丰富。而零度混交的频率为次生林小于原始林,表明次生林中与周围相邻4个植株为同一物种的植株少于原始林。由此可知,相对于原始林,次生林内种间竞争激烈,淘汰率较高^[24]。

3 讨 论

物种丰富度不仅取决于群落中的物种数,还应考虑群落中树种在空间的隔离程度^[25]。本研究,锐齿栎次生林和原始林样地中所容纳的植株个体数一样多,但次生林样地中各物种所属科、属、种数量以及稀有种比例均高于原始林样地,次生林的平均混交度大于原始林。这一方面是由于次生林样地的生境比原始林样地复杂,而生境异质性的提高增加了生态位,使得更多的物种得以共存^[26]。另一方面是由于次生林样地曾受到采伐干扰,导致群落中稀有种比例增加^[6],同时,该干扰样地处于干扰后自然恢复的中期阶段,种间竞争激烈,此阶段的物种多样性最丰富^[27]。除此之外,优势树种的生态位在群落演替过程中逐渐被拓宽,以此来确立在群落中的优势地位。这将导致一些更新或竞争力弱的物种被淘汰^[28],相对于次生林,原始林的演替时间较长,因此,原始林中物种丰富度低于次生林。次生林中重要值前5位的树种的胸高断面面积之和所占的比重小于原始林,同时,次生林主要优势种(除四照花)的大小比数比原始林小。这表明原始林中主要树种的优势度高于次生林。2块样地中热带和温带区系物种比例有所差异,除群落动态外,生境中海拔的差异也是导致物种区系分布的重要因素。池秀莲等^[29]研究发现,太白山年平均气温随着海拔的升高以 $0.44\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot 100\text{ m}^{-1}$ 的速率直线下降,原始林样地海拔比次生林样地高,使得原始林中热带区系物种比例小而温带区系物种比例高。

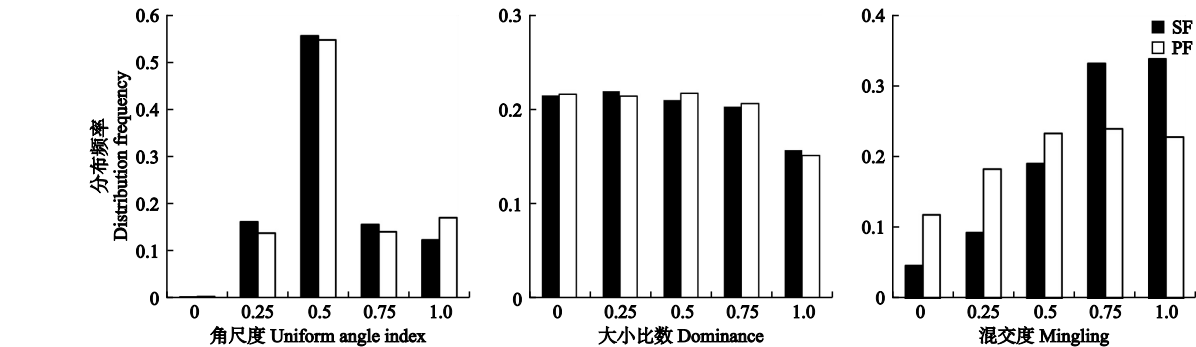


图4 锐齿栎林林木空间结构的频率分布
Fig.4 Frequency distribution of individual spatial structure in *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest.

径级结构能反映群落的稳定性和生长发育状况。2 块样地中大部分树种的径级分布呈倒“J”型,与大多数地区的研究结果一致^[2,6-7],表明整个群落更新状态良好。而建群种锐齿栎径级结构在 2 个样地中均呈单峰分布,且小径级个体多于大径级个体,表明样地中锐齿栎处于稳定增长状态。相比次生林,原始林样地所有植株中胸径 < 5 cm 的幼龄个体较少,同时,原始林样地所有植株个体又在 17~29 cm 的中径级范围内出现一个峰值,表明原始林群落结构较次生林更稳定。此外,次生林的混交度比原始林高,物种丰富,种间竞争激烈,也说明次生林群落动态变化大^[24]。相对于次生林,原始林演替时间较长,因此原始林样地所有林木的平均胸径、胸高断面积之和以及主要树种的优势度均高于次生林。这符合森林群落演替规律^[8]。然而在本研究中,建群种锐齿栎的平均胸径为原始林小于次生林。有研究发现,当胸径(DBH) > 1 cm 时,植株的存活或生长受到密度制约的影响^[30],同时,同种个体间的密度制约效应比异种个体对物种生长的影响更大^[31]。由此可知,原始林中锐齿栎个体间的密度制约效应抑制植株的生长,导致原始林中锐齿栎平均胸径较小。原始林中锐齿栎的密度是次生林的 2 倍,因此,锐齿栎的胸高断面积为原始林大于次生林。

影响种群分布格局的因素和过程十分复杂。一般而言,种子落在母株周围的更新个体的聚集导致种群的紧密聚集^[32],而锐齿栎萌生更新方式是导致其种群在 0~4.5 和 0~3 m 尺度上聚集的主要因素。尽管青榨槭是通过风力传播种子,但由于样地中生境异质性较高,减弱了青榨槭种子的扩散距离,使其在 0~7.5 和 0~5 m 尺度中呈聚集分布。除此之外,生境异质性较高的群落中扩散限制作用较强,导致群落中密度制约效应和种间竞争排斥作用加强,使得群落中主要优势种的分布随尺度的增加而趋向于随机或均匀^[33]。次生林中主要优势种以及所有物种的聚集程度均小于原始林。一方面是由于采伐干扰影响物种生存环境,导致种群聚集程度下降。另一方面,种群分布格局也会随群落演替发展而发生变化。在群落演替初期,受种子传播距离限制的影响,个体往往呈现聚集分布的格局;随着演替的进程,树木对光、温、水等资源的需求加大,竞争作用加强,同时,密度制约因素作用下的自然稀疏效应使母树周围个体数量递减。这都使得种群的聚集程度下降^[34]。原始林的演替时间长于次生林,因此,群落

中的密度制约效应和竞争作用使得次生林的物种聚集程度略小于原始林。

综上所述,群落内各物种的更新对策、种间相互作用、密度制约效应和生境异质性等都会影响群落的组成和结构,进而影响群落内部物种多样性的格局。因此,在植被恢复过程中,要充分考虑种间关系、生境异质性对群落组成和结构的影响。

参考文献

- [1] Shugart HH, Saatchi S, Hall FG. Importance of structure and its measurement in quantifying function of forest ecosystems. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2010, **115**: 333-345
- [2] 刘海丰, 李亮, 桑卫国. 东灵山暖温带落叶阔叶次生林动态监测样地: 物种组成与群落结构. 生物多样性, 2011, **19**(2): 232-242 [Liu H-F, Li L, Sang W-G. Species composition and community structure of the Donglingshan forest dynamic plot in a warm temperate deciduous broad-leaved secondary forest, China. *Biodiversity Science*, 2011, **19**(2): 232-242]
- [3] 李建, 李晓宇, 曹静, 等. 长白山次生针阔混交林群落结构特征及动态. 生态学报, 2020, **40**(4): 1195-1206 [Li J, Li X-Y, Cao J, et al. Community structure and dynamics of secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(4): 1195-1206]
- [4] 汤孟平. 森林空间结构研究现状与发展趋势. 林业科学, 2010, **46**(1): 117-122 [Tang M-P. Advances in study of forest spatial structure. *Scientia Silvae Sinicae*, 2010, **46**(1): 117-122]
- [5] Ni RQ, Baiketuerhan Y, Zhang CY, et al. Analysing structural diversity in two temperate forests in northeastern China. *Forest Ecology and Management*, 2014, **316**: 139-147
- [6] 叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 等. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林 20 公顷样地群落特征研究. 植物生态学报, 2008, **32**(2): 274-286 [Ye W-H, Cao H-L, Huang Z-L, et al. Community structure of a 20 hm² lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2008, **32**(2): 274-286]
- [7] 温韩东, 林露湘, 杨洁, 等. 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林 20 hm² 动态样地的物种组成与群落结构. 植物生态学报, 2018, **42**(4): 419-429 [Wen H-D, Lin L-X, Yang J, et al. Species composition and community structure of a 20 hm² plot of mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest on the Mt. Ailaoshan, Yunnan Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2018, **42**(4): 419-429]
- [8] 张晓红, 张会儒, 卢军, 等. 长白山蒙古栎次生林群落结构特征及优势树种空间分布格局. 应用生态学

- 报, 2019, **30**(5): 1571–1579 [Zhang X-H, Zhang H-R, Lu J, *et al.* Community structure characteristics and spatial distribution of dominant species of secondary *Quercus mongolica* forest in Changbai Mountain, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(5): 1571–1579]
- [9] Wan P, Zhang GQ, Zhao ZH, *et al.* Short-term effects of different forest management methods on soil microbial communities of a natural *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest in Xiaolongshan, China. *Forests*, 2019, **10**(2): 161
- [10] 赵永华, 雷瑞德, 贾夏, 等. 秦岭锐齿栎群落种类组成与区系分析. 生态学报, 2003, **22**(5): 15–19 [Zhao Y-H, Lei R-D, Jia X, *et al.* Component species and flora of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* community in Mts. Qinling. *Chinese Journal of Ecology*, 2003, **22**(5): 15–19]
- [11] 范得芳, 王得祥, 柴宗政, 等. 环境因子对秦岭锐齿栎群落物种分布及多样性的影响. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2016, **44**(10): 59–67 [Fan D-F, Wang D-X, Chai Z-Z, *et al.* Effects of environmental factors on species distribution and diversity of community in Qinling Mountains. *Journal of Northwest A&F University: Natural Science*, 2016, **44**(10): 59–67]
- [12] 任学敏, 朱雅, 陈兆进, 等. 太白山锐齿栎林乔木更新特征及其影响因子. 林业科学, 2019, **55**(1): 11–21 [Ren X-M, Zhu Y, Chen Z-J, *et al.* Regeneration of arbor trees and its contributing factors in an oak forest in Taibai Mountain, China. *Scientia Silvae Sinicae*, 2019, **55**(1): 11–21]
- [13] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 等. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. 生物多样性, 2009, **17**(6): 533–548 [Fang J-Y, Wang X-P, Shen Z-H, *et al.* Methods and protocols for plant community inventory. *Biodiversity Science*, 2009, **17**(6): 533–548]
- [14] Ripley BD. The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability*, 1976, **13**: 255–266
- [15] Wiegand T, Moloney KA. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 2004, **104**: 209–229
- [16] Rajala T, Illian J. A family of spatial biodiversity measures based on graphs. *Environmental and Ecology Statistics*, 2012, **19**: 545–572
- [17] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析. 植物生态学报, 1998, **22**(4): 344–349 [Zhang J-T. Analysis of spatial point pattern for plant species. *Acta Phytocologica Sinica*, 1998, **22**(4): 344–349]
- [18] 惠刚盈, Gadow KV, Albert M. 角尺度: 一个描述林木个体分布格局的结构参数. 林业科学, 1999, **35**(1): 39–44 [Hui G-Y, Gadow KV, Albert M. The neighbourhood pattern: A new structure parameter for describing distribution of forest tree position. *Scientia Silvae Sinicae*, 1999, **35**(1): 39–44]
- [19] 惠刚盈, Gadow KV, 胡艳波, 等. 林木分布格局类型的角尺度均值分析方法. 生态学报, 2004, **24**(6): 1225–1229 [Hui G-Y, Gadow KV, Hu Y-B, *et al.* Characterizing forest spatial distribution pattern with the mean value of uniform angle index. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, **24**(6): 1225–1229]
- [20] Gadow KV, Hui GY. Sustainable forestry in temperate regions: Characterizing forest spatial structure and diversity. Proceeding of an International Workshop Organized at the University of Lund, Sweden, 2002: 20–30
- [21] Hubbell SP, Foster RB. Commonness and rarity in a neotropical forest: Implications for tropical tree conservation// Soulé ME, ed. Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity. Sunderland: Sinauer Press, 1986: 205–231
- [22] 吴征镒, 周浙昆, 李德铎, 等. 世界种子植物科的分布区类型系统. 云南植物研究, 2003, **25**(3): 245–257 [Wu Z-Y, Zhou Z-K, Li D-Z, *et al.* The areal-types of the world families of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica*, 2003, **25**(3): 245–257]
- [23] 吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型. 云南植物研究, 1991(suppl. IV): 1–139 [Wu Z-Y. The areal-types of the China genera of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica*, 1991(suppl. IV): 1–139]
- [24] 毛沂新, 张慧东, 王睿照, 等. 辽东山区原始阔叶红松林主要树种空间结构特征. 应用生态学报, 2019, **30**(9): 2933–2940 [Mao Y-X, Zhang H-D, Wang R-Z, *et al.* Spatial structure characteristics of the main tree species in a mixed broadleaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest in a mountainous area of eastern Liaoning Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(9): 2933–2940]
- [25] Hui GY, Zhao XH, Zhao ZH, *et al.* Evaluating tree species spatial diversity based on neighborhood relationships. *Forest Science*, 2011, **57**: 292–300
- [26] Zhou T, Chen BM, Liu G, *et al.* Biodiversity of Jinggangshan Mountain: The importance of topography and geographical location in supporting higher biodiversity. *PLoS One*, 2015, **10**(3): e0120208
- [27] Pulsford SA, Lindenmayer DB, Driscoll DA. A succession of theories: Purging redundancy from disturbance theory. *Biological Reviews*, 2016, **91**: 148–167
- [28] Wang DP, Ji SY, Chen FP, *et al.* Diversity and relationship with succession of naturally regenerated southern subtropical forests in Shenzhen, China and its comparison with the zonal climax of Hong Kong. *Forest Ecology and Management*, 2006, **222**: 384–390
- [29] 池秀莲, 唐志尧. 面积、温度及分布区限制对物种丰富度海拔格局的影响: 以秦岭太白山为例. 植物生态学报, 2011, **35**(4): 362–370 [Chi X-L, Tang Z-Y. Effects of area, temperature and geometric con-

straints on elevational patterns of species richness: A case study in the Mountain Taibai, Qinling Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, **35** (4): 362–370]

[30] Zhu Y, Mi XC, Ren HB, *et al.* Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos*, 2010, **119**: 109–119

[31] 刘晓静, 任思远, 李鹿鑫, 等. 宝天曼国家级自然保护区落叶阔叶林密度制约效应对树木存活的影响. 生物多样性, 2016, **24**(6): 639–648 [Liu X-J, Ren S-Y, Li L-X, *et al.* Detecting density dependence on tree survival in a deciduous broadleaved forest in Baotianman National Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 2016, **24**(6): 639–648]

[32] Lin YC, Chang LW, Yang KC, *et al.* Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation. *Oecologia*, 2011, **165**: 175–184

[33] 涂洪润, 李娇凤, 刘润红, 等. 桂林岩溶石山榿木种群空间格局及其关联性. 应用生态学报, 2019, **30** (8): 2621–2630 [Tu H-R, Li J-F, Liu R-H, *et al.* Spatial distribution patterns and association of *Loropetalum chinense* population in karst hills of Guilin, Southwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(8): 2621–2630]

[34] Wright JS. Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 2002, **130**: 1–14

作者简介 尉文, 女, 1993年生, 硕士研究生. 主要从事森林生态研究. E-mail: yw2358200052@126.com

责任编辑 孙菊

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

