

子遗落叶阔叶树种微地形空间分异格局及 共存机制研究概述*

商侃侃^{1,2} 达良俊^{2,3* *}

(¹上海市园林科学研究所, 上海 200232; ²华东师范大学环境科学系, 上海 200062; ³浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114)

摘要 漫长历史时期的气候条件对生物多样性的现代分布格局产生了深远影响, 分析以子遗植物为优势种群落的分布格局、种群更新类型与适应策略, 可揭示气候变化下子遗植物的残存机制。本文以子遗植物的群落生态学研究为视角, 在综述子遗落叶阔叶树种的定义、分布与生境特征、种间关系、种群更新与群落维持、植物性状与生境响应的基础上, 提出在区域子遗植物多样性研究中, 应从微地形-植被关系入手, 应用微地形单元的分类体系与手法, 以微地形单元上斑块状植物群落为对象, 分析其生境特征、种群结构、群落动态以及植物性状, 揭示微地形梯度子遗植物群落的分异格局, 阐明区域内多种子遗落叶阔叶树种的共存机制; 结合植物群落谱系结构分析, 进一步阐明子遗植物群落的残存机制, 有助于丰富我国亚热带山地植物多样性研究及保护生态学理论。

关键词 生境特征; 种间关系; 更新策略; 植物性状; 残存机制

中图分类号 Q948 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2013)7-1912-08

Micro-topographic spatial differentiation pattern and coexistence mechanism of relict deciduous broadleaved trees: A review. SHANG Kan-kan^{1,2}, DA Liang-jun^{2,3* *} (¹ Shanghai Institute of Landscaping and Gardening, Shanghai 200232, China; ² Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China; ³ Tiantong National Station of Forest Ecosystem, Ningbo 315114, Zhejiang, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(7): 1912–1919.

Abstract: Climatic conditions in a long history have far-reaching effects on the modern distribution pattern of biodiversity, while analyzing the distribution pattern, regeneration type, and adaptation strategy of relict species-dominated populations can reveal their remnant mechanism under climate change. From the perspective of relict species community ecology, this paper reviewed the connotation of relict deciduous broad-leaved tree species, their distribution and habitat characteristics, inter-species relationship, population regeneration and community maintenance, plant traits, and functional response. It was proposed that in the studies on the diversity of regional relict species, it should start with the relationships between micro-landform and vegetation, and then, analyze the habitat characteristics, population structure, community dynamics, and plant traits of relict species communities at micro-topographic scale, reveal the spatial differentiation pattern among micro-landforms and the coexistence mechanism of many relict deciduous broad-leaved tree species in local area, and elucidate the remnant mechanism of relict species communities by the analysis of community phylogenetic structure, which would enrich the researches on the biodiversity of subtropical mountainous areas and the theory of protection ecology in China.

Key words: habitat characteristics; inter-species relationship; regeneration strategy; plant trait; remnant mechanism.

* 国家“十二五”科技支撑项目(2011BAD38B03)资助。

* * 通讯作者 E-mail: ljda@des.ecnu.edu.cn

收稿日期: 2013-01-11 接受日期: 2013-03-25

在生物与环境关系的视角下,探究生物多样性的形成和维持机制是现代生态学的研究目标和主要内容(Krebs, 2009)。孑遗落叶阔叶树种(以下简称孑遗树种)作为区域生物多样性的重要贡献类群,大多残存于山地常绿落叶混交林内(沈泽昊等,2000; Tang & Ohsawa, 2002; Da *et al.*, 2009),形成不连续的种群和群落斑块,成为亚热带山地植被的特色(沈泽昊等,2000);部分种类也可分布在丘陵地区和山地低海拔的常绿阔叶林中,成为林窗、沟谷等生境的优势种(达良俊等,2004; 杨永川等,2005; Da *et al.*, 2009)。而亚热带地区长期受人为活动的影响,地形地貌、河谷走向、森林水文等发生改变,致使生境片断化加剧(宋永昌和陈小勇,2007),丧失了植物赖以生存的原有生境(Brook *et al.*, 2003; Koh *et al.*, 2004),尤以低海拔地区影响最为严重(Da *et al.*, 2009),孑遗树种成为当前全球气候变化下生物多样性保护研究的热点之一(Root *et al.*, 2003; Lopez-Pujol, 2006)。

孑遗树种的生态学研究多限于单个物种,涉及其定义(Milne & Abbott, 2002; 吴征镒等,2006)、地理分布格局(张殷波和马克平,2008)、以种为单位的种群及群落生态学(贺金生等,1995; Sakai *et al.*, 1995; 金则新,2002)、基于遗传多样性的种群濒危机制(Li & Jin, 2008)和繁育技术开发(汪传佳和李晓庆,2002)等方面。有关区域内习性各异孑遗树种的分布格局及其形成和维持机制研究也开始受到关注(沈泽昊等,2000; Da *et al.*, 2009; Wei *et al.*, 2010),并将逐渐成为区域生物多样性维持与保护研究的重要方向。

因此,基于我国亚热带常绿阔叶林地区孑遗树种长期共存的现状,从定义、分布与生境特征、种间关系、种群更新与群落维持、植物性状与生境响应等5个方面进行综述,并提出具体研究思路,旨在揭示孑遗树种的共存机制,指导该地区生物多样性的就地保育。

1 孑遗落叶阔叶树种的定义

孑遗植物,指起源久远,在新生代第三纪或更早时期曾广泛分布于北半球,后因地质和气候变化使其分布区逐渐缩小(Fryxell, 1962; Denk *et al.*, 2001; Calleja *et al.*, 2009),在生物避难所保留下来的物种(Tzedakis *et al.*, 2002; Calleja *et al.*, 2009)。依据其年龄和起源可划分为:第三纪前的、第三纪的、冰期

的、间冰期的、冰后期的5种类型(吴征镒等,2006),其中以阔叶成分为主的第三纪孑遗植物区系最为丰富。目前,第三纪孑遗植物区系主要分布在东亚、北美东南部和西部、欧洲西南部的暖湿区域,包括落叶木本、常绿木本和草本3大类群;以落叶木本种类最多,是构成第三纪植物区系的主要成分(Milne & Abbott, 2002; Calleja *et al.*, 2009)。

孑遗树种的近缘类群多已灭绝(Denk *et al.*, 2001; Calleja *et al.*, 2009),大部分为单科、单属种,保留了远古祖先的原始性状,被列为珍稀濒危物种(傅立国,1989)。长期进化过程中,孑遗树种经历气候变化后在局部区域保留了下来(Tzedakis *et al.*, 2002; Calleja *et al.*, 2009),呈不连续的间断分布和替代分布(Tang & Ohsawa, 2002; Öztürk *et al.*, 2008)。目前种群分布的范围较小,生境条件特殊,多分布在干扰频繁的沟谷、陡坡(Sakai *et al.*, 1995; Denk *et al.*, 2001; Wei *et al.*, 2010);常与后期演化的物种存在竞争关系(Tzedakis *et al.*, 2002; Pulido *et al.*, 2008),种群更新与竞争能力(如扩散等)较弱(García *et al.*, 1999; Hampe & Arroyo, 2002; García, 2003),且极易受到人类活动的影响(Hampe & Arroyo, 2002)。

2 孑遗落叶阔叶树种的分布及生境特征

孑遗树种在地理分布上呈不连续的间断分布或替代分布(Tang & Ohsawa, 2002; Öztürk *et al.*, 2008)。如北美枫香(*Liquidambar styraciflua*)、枫香(*L. formosana*)、缺萼枫香(*L. acalyicina*)、苏合枫香(*L. orientalis*)呈北美-东亚-地中海间断分布(Öztürk *et al.*, 2008);连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)和领春木属(*Euptelea*)则间断分布于中国和日本(Tang & Ohsawa, 2002);而银杏(*Ginkgo biloba*)、珙桐(*Davallia involucrata*)、水青树(*Tetracentron sinensis*)、香果树(*Emmenopterys henryi*)、蓝果树(*Nyssa sinensis*)、青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)、青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)等多数种类仅残存于我国的亚热带常绿阔叶林地区(Lopez-Pujol *et al.*, 2006),且地理分布交叉重叠,呈现局部区域内长期共存格局(沈泽昊等,2000; Da *et al.*, 2009)。

孑遗树种分布的生境特征研究多以单个种群为主,其生境条件比较特殊,常生长在干扰频繁的陡坡、山麓、河岸、沟谷等不稳定地形,或混生于坡地的常绿阔叶林内。如西班牙伊比利亚半岛(Iberian

Peninsula) 欧鼠李(*Frangula alnus* subsp. *baetica*) 主要分布在溪流边(Hampe & Arroyo, 2002)。葡萄牙桂樱(*Prunus lusitanica*) 喜生在湿润林隙和河谷边, 适应水分的生态幅较广(Pulido et al., 2008)。土耳其的苏合枫香主要分布在海拔 150~450 m 含有砾石的沟谷(Öztürk et al., 2008), 而我国的缺萼枫香生于海拔 800 m 以上陡坡、山脊处, 与常绿树种混交, 枫香则分布在低山丘陵的沟谷、坡地次生林内(商侃侃等, 2011)。珙桐主要分布在含有大量砾石碎片的河谷两侧或陡坡上(贺金生等, 1995; Tang & Ohsawa, 2002)。连香树生长在陡坡、河谷等不稳定生境(Kubo et al., 2005; Wei et al., 2010), 领春木(*Euptelea pleiospermum*) 则大都生长在有不断地表干扰的沟谷、沟壑或山麓林缘(何东等, 2009)。香果树分布在山坡谷地、深山沟谷、溪边(康华靖等, 2007; Li & Jin, 2008)。但区域内多种孑遗树种分异格局的研究报道并不多见, 仅在我国中西部山地有相关研究报道(沈泽昊等, 2000; Tang & Ohsawa, 2002; Wei et al., 2010)。

作为解释物种共存机制的假说, 地形梯度上异质生境对植被分异格局形成的影响受到大量关注(Hara et al., 1996; 杨永川和达良俊, 2006; Wang et al., 2009; Poulos & Camp, 2010)。地形通过形态(如起伏等)的变化、地貌过程(崩塌、搬运和堆积等)控制了光、热、水和土壤养分等因素的空间再分配(Nagamatsu & Miura, 1997; Kikuchi, 2001), 形成了空间异质性生境, 为物种共存提供了条件。作为中尺度的地形单位, 丘陵、山地可进一步划分为上部坡面和下部坡面两部分, 上部坡面包括顶坡、上部边坡、谷头凹地等, 下部坡面包括下部边坡、麓坡、泛滥性阶地及谷床等微形单元(Kikuchi, 2001)。微形单元之间由于不同的地貌过程和水文条件, 其土壤形成过程、水分和养分存在明显差异(Kikuchi & Miura, 1993; Nagamatsu & Miura, 1997), 加上不同类型、规模和频度的干扰, 可形成具有不同优势种的微地形植被分异格局(Sakai & Ohsawa, 1993; Nagamatsu et al., 1997)。中国东部亚热带低山丘陵常绿阔叶林植被分异与微地形关系研究也表明, 常绿树种多占据上部边坡和下部边坡等较稳定的微形单元; 而孑遗树种除出现在常绿阔叶林的林窗外, 多分布在下部坡面的麓坡、泛滥性阶地及谷床等不稳定的微形单元, 种群和群落维持受到地表干扰和土壤条件的强烈影响(杨永川等, 2005), 是研究植被

分异与微地形关系的理想对象。因此, 从微地形-植被关系入手, 研究亚热带微地形梯度孑遗树种的分异格局及其环境解释, 是解释本地区习性各异孑遗树种大量共存的重要途径之一。

3 孑遗落叶阔叶树种之间及与其他树种的关系

孑遗树种与后期演化的物种间存在竞争关系(Pulido et al., 2008; Calleja et al., 2009), 常以共优种或次优种地位与其他阔叶树种构成混交林(贺金生等, 1995; 沈泽昊等, 2000), 在一些局部特殊生境形成以其为优势种的顶级群落(Tang & Ohsawa, 2002)。神农架山区的珙桐、水青树、连香树等共存于河岸植被带的林冠层, 领春木为灌木层主要构成种(Wei et al., 2010), 在四川峨眉山的陡坡上也存在相似的群落(Tang & Ohsawa, 2002)。三峡大老岭地区香果树与银鹊树(*Tapiscia sinensis*), 珙桐、白辛树(*Pterostyrax psilophyllus*)、领春木与青钱柳的种间呈正关联(沈泽昊等, 2000)。在日本北部 Kanumazawa 河岸林中, 由连香树、日本七叶树(*Aesculus turbinata*) 和水胡桃(*Pterocarya rhoifolia*) 构成共优种群落(Suzuki et al., 2002); 中部 Chichibu-Tama 保护区, 连香树、水胡桃和象蜡树(*Fraxinus platypoda*) 在河岸林林冠层共生(Sakio et al., 2002); 该区域的 Kiyosumi 山, 领春木(*Euptelea polyandra*)、野桐(*Mallotus japonicus*)、灯台树(*Cornus controversa*)、海仙花(*Weigela coraeensis*) 和绣球属一种(*Hydrangea involucrata*) 在滑坡迹地或斜坡上成为群落优势种(Sakai & Ohsawa, 1993)。我国四川峨眉山以珙桐为优势种的群落内也常伴生栲属、润楠属、山矾属的常绿树种(Tang & Ohsawa, 2002)。浙江天台山七子花(*Heptacodium miconioides*) 群落青钱柳与野漆树(*Toxicodendron succedaneum*) 呈显著正相关关系(金则新, 2002)。重庆大娄山区银杏、红豆杉(*Taxus chinensis*)、红椿(*Toona ciliata*) 和川黄檗(*Phellodendron chinense*) 等多种珍稀濒危植物共存(杨永川等, 2011)。说明孑遗树种间及与其他树种间具有资源利用的相似性和生态位重叠性, 表现为一定的正联结关系, 形成共优种群落。

孑遗树种多处于较为不利的群落地位, 种间竞争能力较差, 与其他树种间也常表现为竞争排斥或相互独立。日本北部 Kanumazawa 河岸林连香树为优势种, 而圆齿水青冈(*Fagus crenata*) 在缓坡上占据优势(Suzuki et al., 2002)。中部 Kiyosumi 山的领

春木与演替后期的常绿树种青冈(*Quercus glauca*)、柃木(*Eurya japonica*)和落叶树种瓜叶槭(*Acer crataegifolium*)、枹栎(*Q. serrata*)存在分布上的差异(Sakai & Ohsawa, 1993)。湖南八大公山的水青树与珙桐、白辛树为显著正关联,香果树、银鹊树与三者均无显著关联性(熊四清等,1996)。浙江天目山香果树、蓝果树、领春木、缺萼枫香、青钱柳、枫香间存在显著负关联关系,与其他落叶树种化香树(*Platycarya strobilacea*)、雷公鹅耳枥(*Carpinus viminea*)、黄檀(*Dalbergia hupeana*)也呈显著负关联关系(商侃侃,2013)。浙江天台山七子花群落七子花与其他树种的联结性不显著,种间关系上比较独立(金则新,2002)。说明孑遗树种在局部生境中,利用不同的资源或受到其他树种的竞争排斥,表现为对各自微环境相应的适应策略,导致生态位分化。

可见,孑遗落叶阔叶树种之间及其与其他树种的关系因种而异,其与后期演化的树种间既具有相似的生态习性,也存在明显的竞争作用,尤其是与地带性植被主要构成种间的竞争关系,故有必要进一步阐释其不同机制。因此,在群落尺度上,通过种间关联、生态位分析等研究孑遗树种间及与其他树种的种间关系,可以深入解析树种间共生关系,揭示决定其群落分异的生物因子。

表1 亚热带森林孑遗落叶阔叶树种的种子千粒重、传播方式和无性繁殖方式

Table 1 Seed mass per 1000 grains, dispersal agent and vegetation reproduction mode of main relict deciduous broad-leaved trees in subtropical forests

孑遗落叶阔叶树种	种子千粒重(g)	散布方式	无性繁殖
喙核桃 <i>Annamocarya sinensis</i>	-	鸟类	树干基部萌枝;伐桩萌枝
伯乐树 <i>Bretschneidera sinensis</i>	591	风力	伐桩萌枝
喜树 <i>Camptotheca acuminata</i>	33	风力	树干基部萌枝
连香树 <i>Cercidiphyllum japonicum</i>	0.5~0.8	风力	树干基部萌枝;根萌蘖
青钱柳 <i>Cyclocarya paliurus</i>	200	风力	树干基部萌枝;根萌蘖
珙桐 <i>Davidia involucrata</i>	6431	重力	树干基部萌枝;伐桩萌枝
香果树 <i>Emmenopterys henryi</i>	0.2~0.3	风力	树干基部萌枝;根萌蘖
杜仲 <i>Eucommia ulmoides</i>	102~120	风力	根萌蘖;伐桩萌枝
领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	1.8	风力	树干基部萌枝;根萌蘖
银钟花 <i>Halesia macgregorii</i>	111.7~124	鸟类	树干基部萌枝
掌叶木 <i>Handeliodendron bodinieri</i>	201.6	风力	树干基部萌枝;伐桩萌枝
七子花 <i>Heptacodium miconioides</i>	-	鸟类	根萌蘖;伐桩萌枝
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	4.5~6.0	风力	树干基部萌枝
鹅掌楸 <i>Liriodendron chinense</i>	17~111	风力	伐桩萌枝
蓝果树 <i>Nyssa sinensis</i>	180~200	鸟类	树干基部萌枝
青檀 <i>Pteroceltis tatarinowii</i>	7~18.7	风力	树干基部萌枝
紫茎 <i>Stewartia sinensis</i>	8.5	风力	树干基部萌枝
银鹊树 <i>Tapiscia sinensis</i>	40~55.8	鸟类	根萌蘖
水青树 <i>Tetracentron sinensis</i>	0.1	风力	伐桩萌枝

资料来源:傅立国(1989)、杨逢春(1992)和汪传佳和李晓庆(2002);无性繁殖方式参考 Ky-Dembele 等(2007),“-”未查到相关记录。

4 孑遗落叶阔叶树种的种群更新及群落维持

植物的自然更新是增殖、扩散、延续种群以及维持群落稳定的重要生态过程。有些物种因自然更新能力较弱或受到环境压力影响,不能完成更新而被其他物种淘汰,有些物种则通过多种更新方式延续种群,维持其在群落中的地位及群落稳定(Kubo et al., 2005; Ky-Dembele et al., 2007)。不同物种甚至同一物种在不同生境和干扰下,形成不同的生活史策略(García et al., 1999);种群更新方式常以有性繁殖和无性繁殖两者权衡决定,或以种子繁殖为主(Hampe & Arroyo, 2002; Pulido et al., 2008),或以萌枝更新为主(Sakai et al., 1995; Mejias et al., 2002; Kubo et al., 2005)。

目前,孑遗树种多呈孤岛状间断分布,种群更新能力较差且对外界干扰极为敏感(García et al., 1999; Hampe & Arroyo, 2002),但多数种类保留了原始的古老性状(Lloret et al., 1999),常产生大量风散布或鸟类传布的种子,且具备不同的无性繁殖方式(表1)。珙桐的大种子多借助啮齿类动物传布,与依靠风散布的连香树、水青树、领春木相比,具有较高的幼苗成活几率和生长机会(Tang & Ohsawa, 2002)。连香树可以通过风散布的小种子扩散侵入

到较大干扰后的裸地和倒木生境 (Sakio *et al.*, 2002), 香果树、蓝果树、枫香也具有此特性, 常在林窗、林缘或倒木上呈现间歇型更新 (达良俊等, 2004; 夏爱梅等, 2004), 使更新幼苗少受母株的影响。

与种子繁殖相比, 萌枝更新具有新生个体建立快 (Ky-Dembele *et al.*, 2007)、幼苗早期对环境胁迫抗干扰能力强及在种间竞争上占优势等优点 (Beaudet & Messier, 2008), 对种群更新、群落维持以及植被动态具有重要影响。萌枝更新又可进一步划为根萌蘖、幼苗根颈萌枝、伐桩萌枝、树干基部萌枝和压条 5 种类型, 对植物的损伤修复和种群维持各有优劣 (Lloret *et al.*, 1999; Ky-Dembele *et al.*, 2007)。领春木 (Sakai *et al.*, 1995)、香果树 (康华靖等, 2007)、连香树 (Kubo *et al.*, 2005; 何东等, 2009) 常具有根萌蘖现象, 可通过远距离的根部萌枝扩散种群; 枫香、水青树、喙核桃 (*Annamocarya sinensis*)、伯乐树 (*Bretschneidera sinensis*)、鹅掌楸 (*Liriodendron chinense*)、青檀等树种多以树干基部萌枝或伐桩萌枝为主 (表 1), 对干扰具有较强的适应能力; 连香树、领春木也常形成丰富的主干基部萌枝 (Sakai *et al.*, 1995; Sakio *et al.*, 2002; Kubo *et al.*, 2005), 导致种群集群分布。不同微地形单元上银杏具有不同的萌枝特性, 沟谷生境萌枝率显著高于下部边坡和崖锥 (杨永川等, 2011)。

在不稳定生境中, 孢遗树种既可通过种子繁殖方式定居到干扰后生境, 亦可通过无性繁殖方式补充零星的幼苗更新或干扰造成的损伤, 扩大种群数量 (Sakai *et al.*, 1995; Kubo *et al.*, 2005); 在相对稳定的森林群落中, 一旦发生干扰形成林窗, 无性繁殖也是其修复林窗、维持森林稳定的重要方式 (沈泽昊等, 2000; 夏爱梅等, 2004)。因此, 在不同微地形单元上, 分析孢遗树种的繁殖方式、更新类型和格局及其对空间异质生境的响应, 对阐明种群和群落的维持机制具有重要作用。

5 孢遗落叶阔叶树种的植物性状及生境响应

孢遗树种作为全球环境不断变化后的残留类群, 其形状和在化石中发现的植物基本相同, 保留了远古祖先的原始性状 (Lloret *et al.*, 1999); 在长期进化过程中, 树种的生物学、生态学特性发生变化, 衍生和发展了许多新的性状特征, 构成与原来群落既有区别又有相似性的群落。但有关孢遗树种及其群

落的植物性状研究集中于繁殖性状, 从生物学的角度探讨种群濒危机制 (贺金生等, 1995)。多数孢遗树种的种子产量低、品质差, 种子萌发需要经历一段较长的休眠期, 种子向幼苗转化成功机率低, 形成的幼苗数量少, 且多以无性繁殖植株为主, 导致遗传多样性进一步下降 (贺金生等, 1995; Pulido *et al.*, 2008; Calleja *et al.*, 2009); 种群水平上, 个体数量减少, 更新能力差, 长距离传播的成功率低 (García *et al.*, 1999)。从其他植物性状指标探讨其对环境的响应和适应的研究报道较少。

孢遗树种在不断环境变化下植物性状发生变化, 形成了不同的适应策略 (García *et al.*, 1999; Denk *et al.*, 2001; Hampe & Arroyo, 2002; Wei *et al.*, 2010)。格鲁吉亚 (Georgia) 温带湿润森林和湿地的第三纪孢遗植物区系研究, 通过分析植物分布和特性, 划分栎属、山核桃属、蓝果树属的种类为窄生态幅物种的机会主义策略, 多分布在非地带性群落中, 生境比较孤立; 槭属、椴属、桦属的种类常在机会主义策略的窄生态幅种之后出现, 为地带性植被的林窗种和林缘种 (Denk *et al.*, 2001)。国内一些研究也开始从植物营养性状角度探讨了孢遗树种对环境的响应, 如在亚热带地区, 随海拔升高, 香果树为适应光抑制和干旱环境, 减小了比叶面积 (康华靖等, 2008); 珙桐的比叶面积和叶氮含量则比其他伴生树种高, 可以有效利用环境中的资源, 增加对不同生境的适应性 (占玉燕, 2010); 湖北五峰后河地区 7 种孢遗树种具有与非孢遗植物类似的资源获取和利用能力, 通过彼此间不同生长策略权衡而共存 (Liao *et al.*, 2012)。

植物性状是物种长期进化过程中适应不同环境的结果, 既能客观表达植物对外部环境的适应性 (Diaz *et al.*, 1998; McIntyre *et al.*, 1999), 也能表征群落内物种竞争能力的强弱 (Sutton & Morgan, 2009), 某些植物性状的组合及其表型可塑性决定了一个物种能否在某一生境中维持下来 (孟婷婷等, 2007; Cornwell & Ackerly, 2009)。海拔通过改变温度和水分间接影响叶片的性状, 植物叶面积和叶氮含量随着海拔升高均有降低趋势 (Craine & Lee, 2003)。坡向与光照和水分密切相关, 南坡树种的叶面积变化较大, 而北坡上缺少小面积叶片的树种 (Ackerly *et al.*, 2002)。坡位则对光照条件、水热条件、土壤深度、质地和矿物质含量等都有影响, 山脊附近分布的植物常具有比叶面积小、叶片小、组织中

N 含量少、种子质量大、根系发达、树干密度高等性状特征(Han *et al.*, 2005; 杨永川和达良俊, 2006; Kraft *et al.*, 2007); 沟谷型植物常采用开拓策略(exploitative strategy), 叶片氮含量具有比中、高坡位高的特点, 通常为生长速度快、不耐荫的先锋种, 可以有效地从肥沃土壤吸收大量的 N 以满足其较高的生长率(杨永川和达良俊, 2006)。

现代群落生态学的发展, 将植物系统发生、植物性状和群落物种共存机制相结合, 从进化的时间尺度和区域到局部的空间尺度两个方面, 解释一个群落的形成和维持机制。使用 DNA 序列的进化关系来代表物种间的亲缘关系, 不仅能更加有效地衡量群落物种组成, 还可以分析群落谱系结构, 即利用物种的系统发育状况来推测历史因素对现有群落的影响(Webb, 2000; Webb *et al.*, 2002)。在物种长期的进化过程中, 环境过滤和竞争排斥限制了群落内物种的长期共存, 两者在不同尺度上发挥着不同作用(Emerson & Gillespie, 2008)。亲缘关系近的具有相似生理耐受能力和进化生态位保守性的物种, 环境筛选作用下往往使这些物种保留下来; 而竞争排斥作用则使得享有相似性状的物种为争夺相同资源而出现分化, 形成新种或者某一物种被淘汰(Ackerly & Cornwell, 2007; Kraft *et al.*, 2007)。孑遗植物群落经历环境不断变化后残留下来, 物种的生物生态学特性发生变化, 形成了与原来群落既有区别、又有相似性的特殊群落, 是研究环境筛选理论和进化生态位保护原则的理想对象。

因此, 以植物性状研究为途径和手段, 研究分析微地形上孑遗树种及其群落的性状特征, 揭示种群的适应对策; 从进化角度深入地分析群落物种组成现状和原因, 可进一步解释其分异格局的成因, 阐明其适应机制和残存机制。

6 孑遗落叶阔叶树种的群落学研究趋势

孑遗树种为一类残存的古老植物类群, 经历环境不断变化后物种的生物生态学特性发生变化, 形成了与原来群落既有区别、又有相似性的特殊群落。常分布在干扰频繁的不稳定生境中, 竞争能力与抗干扰能力等方面与后期演化的植物间存在显著差异, 优势种更新困难, 在区域生物多样性特别是我国亚热带山地常绿落叶阔叶混交林的形成和维持方面起重要作用。开展相关的群落生态学研究, 可解释区域内孑遗植物群落的物种共存及残存机制, 以期

对孑遗树种尤其是珍稀濒危种类的保育和恢复提供实践指导, 有助于丰富我国亚热带山地植物多样性及保护生态学理论研究。

综上所述, 认为未来孑遗树种的群落生态学研究应从以下几个方面开展:

(1) 从微地形-植被关系入手, 在孑遗树种集中分布地区, 采用微地形单元分类体系和植物群落斑块取样方法, 划分微地形单元类型, 调查树种分布、生境特征和群落结构, 分析其分布与微地形的相关性, 揭示微地形梯度孑遗树种分异格局, 并从生境因子角度阐明其成因。

(2) 以微地形单元上的斑块群落为对象, 调查分析群落主要构成种的种群年龄结构, 揭示不同微地形单元上的种群更新方式及更新类型, 阐明其在不同干扰体系下的更新对策及响应机制。

(3) 以植物性状为桥梁, 分析微地形单元上群落主要构成种的植物性状特征以及群落内植物的性状多样性, 比较不同种群的性状差异以及同一种群在不同生境中的性状分异, 阐明微地形单元上物种分布与植物性状的关系及其群落形成机制。

(4) 在测定植物性状的基础上, 构建植物群落的谱系结构, 分析环境因子对群落谱系结构的影响, 探讨环境变化下孑遗树种及其群落的残存机制。

参考文献

- 达良俊, 杨永川, 宋永昌. 2004. 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型. 植物生态学报, **28**(3): 376–384.
- 傅立国. 1989. 中国珍稀濒危植物. 北京: 科学技术出版社.
- 何东, 魏新增, 李连发, 等. 2009. 神农架山地河岸带连香树的种群结构与动态. 植物生态学报, **33**(3): 469–481.
- 贺金生, 林洁, 陈伟烈. 1995. 我国珍稀特有植物珙桐的现状及其保护. 生物多样性, **3**(4): 213–221.
- 金则新. 2002. 浙江天台山七子花群落优势种群结构及种间联结性研究. 植物研究, **22**(1): 76–83.
- 康华靖, 陈子林, 刘鹏, 等. 2007. 大盘山自然保护区香果树种群结构与分布格局. 生态学报, **27**(1): 389–396.
- 康华靖, 陈子林, 刘鹏, 等. 2008. 大盘山香果树(*Emmopteryx henryi*)种内及其与常见伴生种之间的竞争关系. 生态学报, **28**(7): 3456–3463.
- 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 2007. 植物功能性状与环境和生态系统功能. 植物生态学报, **31**(1): 150–165.
- 商侃侃. 2013. 浙江天目山孑遗植物群落主要种群的种间关系. 浙江农林大学学报, **30**(2): 206–214.
- 商侃侃, 王婕, 余倩, 等. 2011. 天目山第三纪孑遗植

- 物缺萼枫香的群落特征及其生态学意义. 华东师范大学学报(自然科学版), (3): 134–144.
- 沈泽昊, 金义兴, 赵子恩, 等. 2000. 亚热带山地森林珍稀植物群落的结构与动态. 生态学报, 20(5): 800–807.
- 宋永昌, 陈小勇. 2007. 中国东部常绿阔叶林生态系统退化机制与生态恢复. 北京: 科学出版社.
- 汪传佳, 李晓庆. 2002. 珍稀濒危物种繁育技术. 北京: 中国农业出版社.
- 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.
- 夏爱梅, 达良俊, 朱虹霞, 等. 2004. 天目山柳杉群落的结构及其更新类型. 浙江林学院学报, 21(1): 44–50.
- 熊四清, 朱忠保, 朱林峰, 等. 1996. 八大公山珍稀濒危树种的种间联结及其迁地保护混交树种选择的研究//中国科学院生物多样性委员会. 生物多样性与人类未来——第二届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集. 北京: 中国林业出版社: 95–103.
- 杨逢春. 1992. 天目山自然保护区自然资源综合考察报告. 杭州: 浙江科学技术出版社: 241–246.
- 杨永川, 达良俊, 由文辉. 2005. 浙江天童国家森林公园微地形与植被结构的关系. 生态学报, 25(11): 2830–2840.
- 杨永川, 达良俊. 2006. 丘陵地区地形梯度上植被格局的分异研究概述. 植物生态学报, 30(3): 504–513.
- 杨永川, 穆建平, Tang CQ, 等. 2011. 残存银杏群落的结构及种群更新特征. 生态学报, 31(21): 6396–6409.
- 占玉燕. 2010. 湖北后河保护区珙桐的叶功能性状研究. 北京: 北京林业大学.
- 张殷波, 马克平. 2008. 中国国家重点保护野生植物的地理分布特征. 应用生态学报, 19(8): 1670–1675.
- Ackerly DD, Cornwell WK. 2007. A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10: 135–145.
- Ackerly DD, Knight CA, Weiss SB, et al. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: Contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130: 449–457.
- Beaudet M, Messier C. 2008. Beech regeneration of seed and root sucker origin: A comparison of morphology, growth, survival, and response to defoliation. *Forest Ecology and Management*, 255: 3659–3666.
- Brook BW, Sodhi NS, Ng P. 2003. Catastrophic extinctions follow deforestation in Singapore. *Nature*, 424: 420–423.
- Calleja JA, Garzon MB, Sainz OH. 2009. A Quaternary perspective on the conservation prospects of the Tertiary relict tree *Prunus lusitanica* L. *Journal of Biogeography*, 36: 487–498.
- Cornwell WK, Ackerly DD. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79: 109–126.
- Craine JM, Lee WG. 2003. Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. *Oecologia*, 134: 471–478.
- Da LJ, Kang MM, Song K, et al. 2009. Altitudinal zonation of human-disturbed vegetation on Mt. Tianmu, eastern China. *Ecological Research*, 24: 1287–1299.
- Denk T, Frotzler N, Davitashvili N. 2001. Vegetational patterns and distribution of relict taxa humid temperate forests and wetlands of Georgia (Transcaucasia). *Biological Journal of the Linnean Society*, 72: 287–332.
- Diaz S, Cabido M, Casanoves F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9: 113–122.
- Emerson BC, Gillespie RG. 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 619–630.
- Fryxell P. 1962. The ‘relict species’ concept. *Acta Biotheoretica*, 15: 105–118.
- García D, Zamora R, Hódar JA, et al. 1999. Age structure of *Juniperus communis* L. in the Iberian Peninsula: Conservation of remnant populations in Mediterranean mountains. *Biological Conservation*, 87: 215–220.
- García MB. 2003. Demographic viability of a relict population of the critically endangered plant *Borderea chouardii*. *Conservation Biology*, 17: 1672–1680.
- Hampe A, Arroyo J. 2002. Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree. *Biological Conservation*, 107: 263–271.
- Han WX, Fang JY, Guo DL, et al. 2005. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168: 377–385.
- Hara M, Hirata K, Fujihara M, et al. 1996. Vegetation structure in relation to micro-landform in an evergreen broad-leaved forest on Amami Ohshima Island, South-West Japan. *Ecological Research*, 11: 325–337.
- Kikuchi T. 2001. Vegetation and Landforms. Tokyo: University of Tokyo Press.
- Kikuchi T, Miura O. 1993. Vegetation patterns in relation to micro-scale landforms in hilly land regions. *Vegetatio*, 106: 147–154.
- Koh LP, Dunn RR, Sodhi NS, et al. 2004. Species coextinctions and the biodiversity crisis. *Science*, 305: 1632–1634.
- Kraft NJB, Cornwell WK, Webb CO, et al. 2007. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *American Naturalist*, 170: 271–283.
- Krebs CJ. 2009. Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. San Francisco: Benjamin/Cummings Press.
- Kubo M, Sakio H, Shimano K, et al. 2005. Age structure and dynamics of *Cercidiphyllum japonicum* sprouts based on growth ring analysis. *Forest Ecology and Management*, 213: 253–260.
- Ky-Dembele C, Tigabu M, Bayala J, et al. 2007. The relative importance of different regeneration mechanisms in a selec-

- tively cut savanna-woodland in Burkina Faso, West Africa. *Forest Ecology and Management*, **243**: 28–38.
- Li JM, Jin ZX. 2008. Genetic structure of endangered *Emmepoteris henryi* Oliv. based on ISSR polymorphism and implications for its conservation. *Genetica*, **133**: 227–234.
- Liao JX, Chen J, Jiang MX, et al. 2012. Leaf traits and persistence of relict and endangered tree species in a rare plant community. *Functional Plant Biology*, **39**: 512–518.
- Lloret F, Verdu M, Flores-Hernandez N, et al. 1999. Fire and resprouting in Mediterranean ecosystems: Insights from an external biogeographical region, the mexical shrubland. *American Journal of Botany*, **86**: 1655–1661.
- Lopez-Pujol J, Zhang FM, Ge S. 2006. Plant biodiversity in China: Richly varied, endangered, and in need of conservation. *Biodiversity and Conservation*, **15**: 3983–4026.
- McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, et al. 1999. Disturbance response in vegetation towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, **10**: 621–630.
- Mejias JA, Arroyo J, Ojeda F. 2002. Reproductive ecology of *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) in relict Mediterranean populations. *Botanical Journal of Linnean Society*, **140**: 297–311.
- Milne RI, Abbott RJ. 2002. The origin and evolution of tertiary relict floras. *Advance of Botanical Research*, **38**: 281–314.
- Nagamatsu D, Miura O. 1997. Soil disturbance regime in relation to micro-scale landforms and its effects on vegetation structure in a hilly area in Japan. *Plant Ecology*, **133**: 191–200.
- Öztürk M, Celik A, Güvensen A, et al. 2008. Ecology of tertiary relict endemic *Liquidambar orientalis* Mill. forests. *Forest Ecology and Management*, **256**: 510–518.
- Poulos HM, Camp AE. 2010. Topographic influences on vegetation mosaics and tree diversity in the Chihuahuan Desert Borderlands. *Ecology*, **91**: 1140–1151.
- Pulido F, Valladares F, Calleja JA, et al. 2008. Tertiary relict trees in a Mediterranean climate: Abiotic constraints on the persistence of *Prunus lusitanica* at the eroding edge of its range. *Journal of Biogeography*, **35**: 1425–1435.
- Root TL, Price JT, Hall KR, et al. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**: 57–59.
- Sakai A, Ohsawa M. 1993. Vegetation pattern and microtopography on a landslide scar of Mt Kiyosumi, Central Japan. *Ecological Research*, **8**: 47–56.
- Sakai A, Ohsawa T, Ohsawa M. 1995. Adaptive significance of sprouting of *Euptelea polyandra*, a deciduous tree growing on steep slopes with shallow soil. *Journal of Plant Research*, **108**: 377–386.
- Sakio H, Kubo M, Shimano K, et al. 2002. Coexistence of three canopy tree species in a riparian forest in the Chichibu Mountains, Central Japan. *Folia Geobotanica*, **37**: 45–61.
- Sutton FM, Morgan JW. 2009. Functional traits and prior abundance explain native plant extirpation in a fragmented woodland landscape. *Journal of Ecology*, **97**: 718–727.
- Suzuki W, Osumi K, Masaki T, et al. 2002. Disturbance regimes and community structures of a riparian and an adjacent terrace stand in the Kanumazawa Riparian Research Forest, northern Japan. *Forest Ecology and Management*, **157**: 285–301.
- Tang CQ, Ohsawa M. 2002. Tertiary relic deciduous forests on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China. *Folia Geobotanica*, **37**: 93–106.
- Tzedakis PC, Lawson IT, Frogley MR, et al. 2002. Buffered tree population changes in a Quaternary refugium: Evolutionary implications. *Science*, **297**: 2044–2047.
- Wang Z, Ye WH, Cao HL, et al. 2009. Species-topography association in a species-rich subtropical forest of China. *Basic Applied of Ecology*, **10**: 648–655.
- Webb CO. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *American Naturalist*, **156**: 145–155.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeek MA, et al. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 475–505.
- Wei XZ, Jiang MX, Huang HD, et al. 2010. Relationships between environment and mountain riparian plant communities associated with two rare tertiary-relict tree species, *Euptelea pleiospermum* (Eupteleaceae) and *Cercidiphyllum japonicum* (Cercidiphyllaceae). *Flora*, **205**: 841–852.

作者简介 商侃侃,男,1982年生,博士,工程师,研究方向为森林生态学和城市生态学。E-mail: shangkankan@163.com

责任编辑 张敏