

浙江天目山子遗植物群落主要种群的种间关系

商侃侃

(上海市园林科学研究所, 上海 200232)

摘要: 子遗植物是区域生物多样性保育和恢复的重要成分。通过调查浙江天目山以子遗植物为优势种的植物群落的种类组成和结构特征, 分析了主要种群的种间关联性、种间相关性和生态位宽度, 探讨树种间的相互关系及共生机制。结果表明: 所有种对中, 呈显著($P<0.05$)和极显著($P<0.01$)相关性的种对仅占 20.77%, 55.85%以上的种对呈负相关关系; 子遗落叶阔叶树种间多呈显著负相关关系, 体现空间分布上的排斥性; 蓝果树 *Nyssa sinensis*, 缺萼枫香 *Liquidambar acalycina*, 枫香 *Liquidambar formosana*, 香果树 *Emmenopterys henryi* 等长寿命子遗落叶阔叶树种, 与其他落叶树种间呈显著负相关关系, 与常绿树种间呈显著正相关关系。作为先锋树种, 子遗落叶阔叶树种在干扰后可与短寿命树种如雷公鹅耳枥 *Carpinus viminea* 和化香树 *Platycarya strobilacea* 等一起侵入到裸地。当短寿命树种逐渐消退后, 长寿命树种成为优势种, 在群落演替上实现生态位互补; 随着演替进程, 子遗落叶阔叶树种为具耐荫的常绿树种提供庇护场所, 并长期处于群落超高层, 在垂直空间上实现物种共存。图 4 表 3 参 26

关键词: 森林生态学; 子遗落叶阔叶树种; 种间联结; 种间相关; 生态位宽度; 天目山

中图分类号: S718.54 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2013)02-0206-09

Interspecific relationship of dominant populations in relict deciduous forests on Mount Tianmu, Eastern China

SHANG Kankan

(Shanghai Institute of Landscaping and Gardening, Shanghai 200232, China)

Abstract: Relict plants are an important component for protection and restoration of biodiversity in a region. To explore the symbiotic relationship and coexistence mechanism of evergreen, deciduous and coniferous trees in a relict deciduous forest of the National Nature Reserve of Mount Tianmu, Zhejiang, China, their floristic composition and community structure have been surveyed in 196 plots. The interspecific association, interspecific correlation, and niche breadth were determined using a correlation analysis and niche breadth analysis. Results indicated that species pairs with significant ($P<0.05$) and highly significant ($P<0.01$) differences accounted for 20.77%; whereas pairs that were negatively correlated comprised of 55.85%. The interspecific relationship among relict broadleaf tree species was significantly and negatively correlated with a mutually exclusive spatial distribution. The interspecific relationship between long-lived relict deciduous tree species, such as *Nyssa sinensis*, *Liquidambar acalycina*, *Liquidambar formosana*, or *Emmenopterys henryi*, and other deciduous tree species was significantly and negatively correlated, but was significantly and positively correlated with evergreen broadleaf tree species. Thus, relict deciduous tree species with tall stature were coexisted with other deciduous broadleaf tree species at succession serial and with evergreen broadleaf tree species at vertical spatial scale. [Ch, 4 fig. 3 tab. 26 ref.]

Key words: forest ecology; relict deciduous tree species; interspecific association; interspecific correlation; niche breadth; Mount Tianmu

收稿日期: 2012-03-27; 修回日期: 2012-06-13

基金项目: 上海市科技兴农项目(沪农科[2009]第 96 号); 杭州市科技局资助项目(20081433B05); 杭州市社会发展科研专项(20100933B16)

作者简介: 商侃侃, 博士, 从事森林生态学、植被工程学研究。E-mail: shangkankan@163.com

空间关联性是种群相互关系在空间格局上一种表现形式，不同的空间关联类型反映了种群间所主导的种间相互关系类型，可阐明群落内不同种群的共生关系及其对生境的适应机制^[1]。中国东部亚热带森林群落种间关系的研究，多集中在常绿阔叶林内常绿树种间的相互关系^[2-4]，也有常绿阔叶混交林内优势种间相互关系的报道^[5]，但有关孑遗落叶阔叶树种占优势的群落内种间关系研究并不多见^[6]。而孑遗落叶阔叶树种作为环境不断变化后的残存类群，在分布环境、竞争能力与抗干扰能力等方面与后期演化的优势植物间存在显著差异^[7]，探明孑遗植物群落主要种群的种间关系，可深入了解群落的组成、动态及其优势种群的共生关系，有助于指导孑遗树种特别濒危种类的保育和恢复。因此，作者通过调查浙江天目山国家级自然保护区内以孑遗落叶阔叶树种为优势种的植物群落的种类组成和结构特征，分析主要种群的空间关联性、空间相关性以及生态位宽度，拟探讨孑遗落叶阔叶树种的种间关系及其空间分异、孑遗落叶阔叶树种与其他树种的共生关系等问题。

1 材料与方法

1.1 样地设置与调查

天目山国家级自然保护区位于浙江省临安市境内，所辖地域总面积为 4 284 hm²，地理位置 30°18'30"~30°21'37" N, 119°24'11"~119°27'11" E(图 1)，植被保存完好，生物资源丰富，是开展植被研究的重要场所。在植被保存最为完整的核心区域内，采用植物社会学调查方法，沿着沟谷区域进行全面踏查，并以斑块取样法(patch sampling)选择具有代表性的典型群落样方，共计 48 个，样方面积大小为 400 m² 或 600 m²，总面积为 1.96 hm²。为了便于调查，各个样方分为 10 m×10 m 的样格，对各个样格内 1.5 m 以上木本物种进行每木调查，鉴别植物种类，记录其胸径、树高、冠幅、坐标；对 1.5 m 以下草本层，测定各个种类的最大高度，并目测其盖度。

1.2 主要种群确定

对各个 10 m×10 m 样格进行乔木种群的空间关联和生态位宽度分析，共计 196 个样格。以种群实生个体(多度)作为计数单位，整理样格数据，剔除相对频率和相对优势度均小于 5 的种群，得到 32 个主要种群(表 1)。

1.3 种间关系测定

根据样方内物种存在与否，采用 χ^2 检验的 Yates 的连续校正公式定性测定种间联结。公式如下：

$$\chi^2 = \frac{n(|ad-bc|-0.5n)^2}{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}$$
 其中：n 表示总样方数；a, b, c, d 是观测值，a 为 2 个物种同时出现的样方数，b, c 分别为仅有 1 个物种出现的样方数，d 为 2 个物种均未出现的样方数。通常 $P > 0.05$ ，即 $\chi^2 < 3.841$ 时，认为 2 个种独立分布，即中性联结； $0.01 < P < 0.05$ ，即 $3.841 < \chi^2 < 6.635$ 时，为种间联结显著； $P < 0.01$ 即 $\chi^2 > 6.635$ 时，为种间联结极显著。当 $ad > bc$ 时为正联结， $ad < bc$ 则为负联结。

应用样方内实生个体(多度)的定量数据，进行 Pearson 相关系数和 Spearman 秩相关分析。计算过程在 R 软件的 spaa 统计包中进行^[8]。

1.4 生态位宽度测定

以群落分布的样方为环境资源轴，以样方内实生个体(多度)为计数指标，采用 Simpson-Yule 指数(B_i)和 Shannon-Wiener 指数(B'_i)公式，计算种群生态位宽度^[9]。计算过程在 R 软件的 spaa 统计包中进行^[8]。

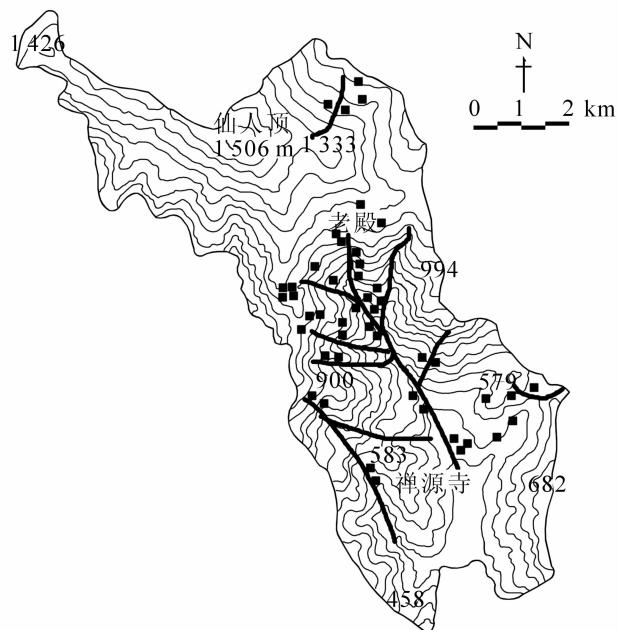


图 1 天目山国家级自然保护区核心区样地设置路线图

Figure 1 Sampling routes in the core area of National Nature Reserve of Mount Tianmu

表1 孢遗植物群落主要树种的统计

Table 1 List of main trees in relict deciduous forests

编号	物种	生活型	科名	属名
1	柳杉 <i>Cryptomeria fortunei</i>	常绿针叶	杉科 Taxodiaceae	柳杉属 <i>Cryptomeria</i>
2	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	常绿针叶	杉科 Taxodiaceae	杉木属 <i>Cunninghamia</i>
3	榧树 <i>Torreya grandis</i>	常绿针叶	红豆杉科 Taxaceae	榧树属 <i>Torreya</i>
4	小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis mysinaefolia</i>	常绿阔叶	壳斗科 Fagaceae	青冈属 <i>Cyclobalanopsis</i>
5	细叶青冈 <i>Cyclobalanopsis gracilis</i>	常绿阔叶	壳斗科 Fagaceae	青冈属 <i>Cyclobalanopsis</i>
6	褐叶青冈 <i>Cyclobalanopsis stewardiana</i>	常绿阔叶	壳斗科 Fagaceae	青冈属 <i>Cyclobalanopsis</i>
7	交让木 <i>Daphniphyllum macropodium</i>	常绿阔叶	虎皮楠科 Daphniphyllaceae	虎皮楠属 <i>Daphniphyllum</i>
8	长叶石栎 <i>Lithocarpus henryi</i>	常绿阔叶	壳斗科 Fagaceae	石栎属 <i>Lithocarpus</i>
9	豹皮樟 <i>Litsea coreana</i> var. <i>sinensis</i>	常绿阔叶	樟科 Lauraceae	木姜子属 <i>Litsea</i>
10	紫楠 <i>Phoebe sheareri</i>	常绿阔叶	樟科 Lauraceae	楠木科 <i>Phoebe</i>
11	四川山矾 <i>Symplocos setchuensis</i>	常绿阔叶	山矾科 Symplocaceae	山矾属 <i>Symplocos</i>
12	金钱松 <i>Pseudolarix kaempferi</i>	落叶针叶	松科 Pinaceae	松属 <i>Pseudolarix</i>
13	鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	落叶阔叶	槭树科 Aceraceae	槭树属 <i>Acer</i>
14	山合欢 <i>Albizia kalkora</i>	落叶阔叶	豆科 Leguminosae	合欢属 <i>Albizia</i>
15	雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i>	落叶阔叶	桦木科 Betulaceae	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>
16	香槐 <i>Cladrastis wilsonii</i>	落叶阔叶	豆科 Leguminosae	香槐属 <i>Cladrastis</i>
17	灯台树 <i>Cornus controversa</i>	落叶阔叶	山茱萸科 Cornaceae	梾木属 <i>Cornus</i>
18	四照花 <i>Dendronanthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	落叶阔叶	山茱萸科 Cornaceae	四照花属 <i>Dendronanthamia</i>
19	黄山木兰 <i>Magnolia cylindrical</i>	落叶阔叶	木兰科 Magnoliaceae	木兰属 <i>Magnolia</i>
20	黄檀 <i>Palbergia hupeana</i>	落叶阔叶	豆科 Leguminosae	黄檀属 <i>Palbergia</i>
21	化香树 <i>Platycarya strobilacea</i>	落叶阔叶	胡桃科 Juglandaceae	化香树属 <i>latycarya</i>
22	橉木 <i>Padus buergeriana</i>	落叶阔叶	蔷薇科 Rosaceae	稠李属 <i>Padus</i>
23	短柄枹 <i>Quercus serrata</i> var. <i>brevipetiolata</i>	落叶阔叶	壳斗科 Fagaceae	栎属 <i>Quercus</i>
24	玉铃花 <i>Styrax obassius</i>	落叶阔叶	安息香科 Styracaceae	安息香属 <i>Styrax</i>
25	野漆树 <i>Toxicodendron succedaneum</i>	落叶阔叶	漆树科 Aceraceae	漆树属 <i>Toxicodendron</i>
26	榉树 <i>Zelkova schneideriana</i> *	落叶阔叶	榆科 Ulmaceae	榉树属 <i>Zelkova</i>
27	青钱柳 <i>Cyclocarya paliurus</i> *	落叶阔叶	胡桃科 Juglandaceae	青钱柳属 <i>Cyclocarya</i>
28	香果树 <i>Emmenopterys henryi</i> *	落叶阔叶	茜草科 Rubiaceae	香果树属 <i>Emmenopterys</i>
29	领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i> *	落叶阔叶	领春木科 Eupteleaceae	领春木属 <i>Euptelea</i>
30	缺萼枫香 <i>Liquidambar acalycina</i> *	落叶阔叶	金缕梅科 Hamamelidaceae	枫香树属 <i>Liquidambar</i>
31	枫香 <i>Liquidambar formosana</i> *	落叶阔叶	金缕梅科 Hamamelidaceae	枫香树属 <i>Liquidambar</i>
32	蓝果树 <i>Nyssa sinensis</i> *	落叶阔叶	蓝果树科 Nyssaceae	蓝果树属 <i>Nyssa</i>

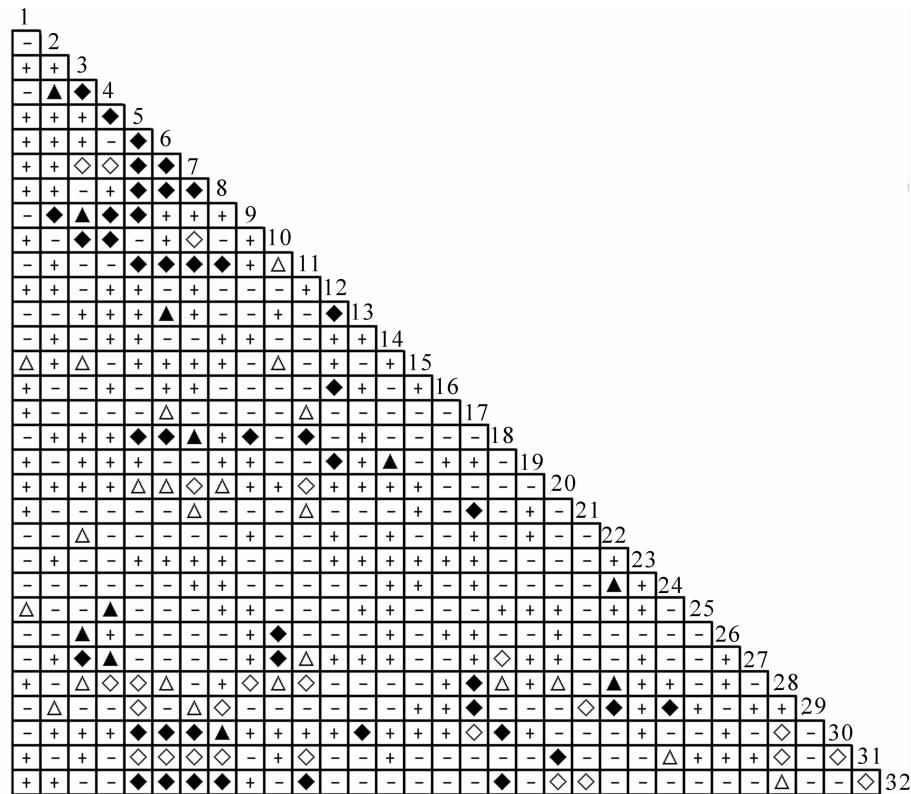
说明：*为孑遗落叶阔叶树种。

2 结果

2.1 种间联结性

根据Yates公式校正后得到的 χ^2 检验值半矩阵图，496个种对间呈正联结的219对，占总对数的44.15%；呈负联结的277对，占55.85%（图2）。极显著正联结的44对，显著正联结的11对，一般正联结的164对，分别占总对数的8.87%，2.22%和33.06%；极显著负联结的25对，显著负联结23对，

一般负联结 229 对，分别总对数的占 5.04%，4.64% 和 46.17%（图 2）。多数种对间联结性未达到显著水平，种间联结较为松散，对生境具有不同的生态适应性和相互分离的生态位。



正联结： $\blacklozenge P \leq 0.01$, $\blacktriangle 0.01 < P \leq 0.05$, $+$ $0.05 < P$;
负联结： $\lozenge P \leq 0.01$, $\triangle 0.01 < P \leq 0.05$, $- 0.05 < P$ 。

图 2 子遗植物群落 32 个种群种间关联的 χ^2 检验半矩阵图

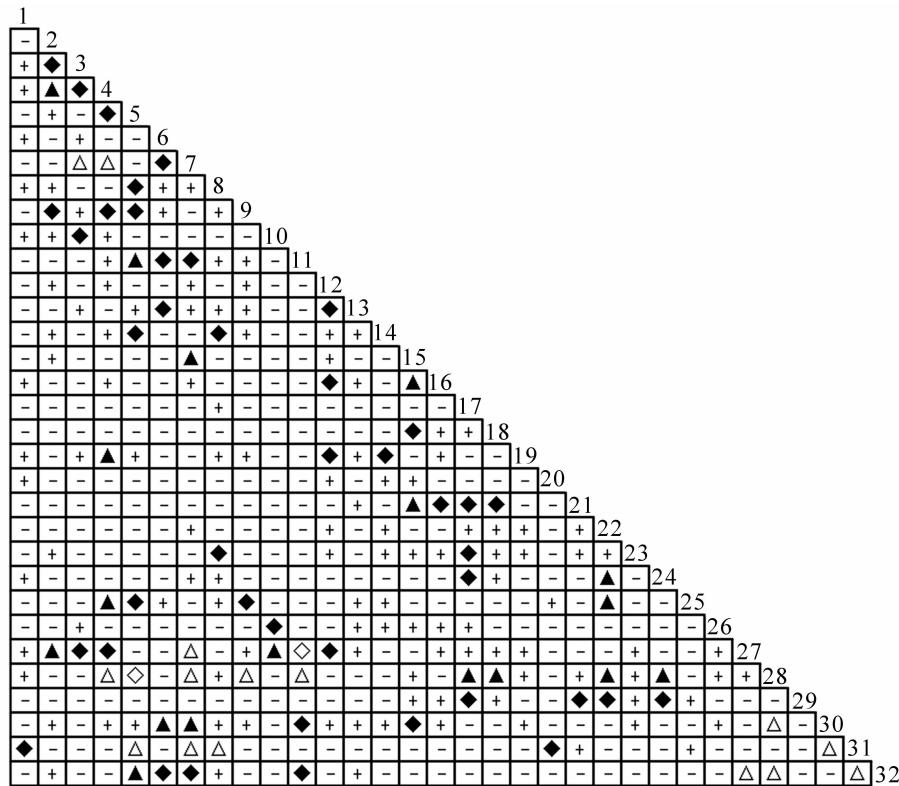
Figure 2 Semi-matrix of χ^2 test correction association of 32 populations in relict deciduous forests

2.2 种间相关性

Pearson 相关系数检验结果表明：种对间呈正相关的 183 对，占总对数的 36.90%；呈负相关的 313 对，占 63.10%。极显著正相关的 42 对，显著正相关的 18 对，一般正相关的 123 对，分别占总对数的 8.47%，3.63% 和 44.15%；极显著负相关的 2 对，显著负相关的 15 对，一般负相关的 296 对，分别占总对数的 0.40%，3.02% 和 59.68%（图 3）。

Spearman 秩相关系数检验结果表明：种对间呈正相关的 218 对，占总对数的 43.95%；呈负相关的 278 对，占 56.05%。极显著正相关的 49 对，显著正相关的 20 对，一般正相关的 149 对，分别占总对数的 9.88%，4.03% 和 41.73%；极显著负相关的 33 对，显著负相关的 38 对，一般负相关的 207 对，分别占总对数的 6.65%，7.66% 和 41.73%（图 4）。Spearman 秩相关系数检验结果显示，显著与极显著的种对数皆高于 Pearson 相关系数检验结果，与 χ^2 检验结果较接近，说明 Spearman 秩相关系数更能准确的定量反映种间相互关系，弥补 χ^2 检验和 Pearson 相关系数的不足。

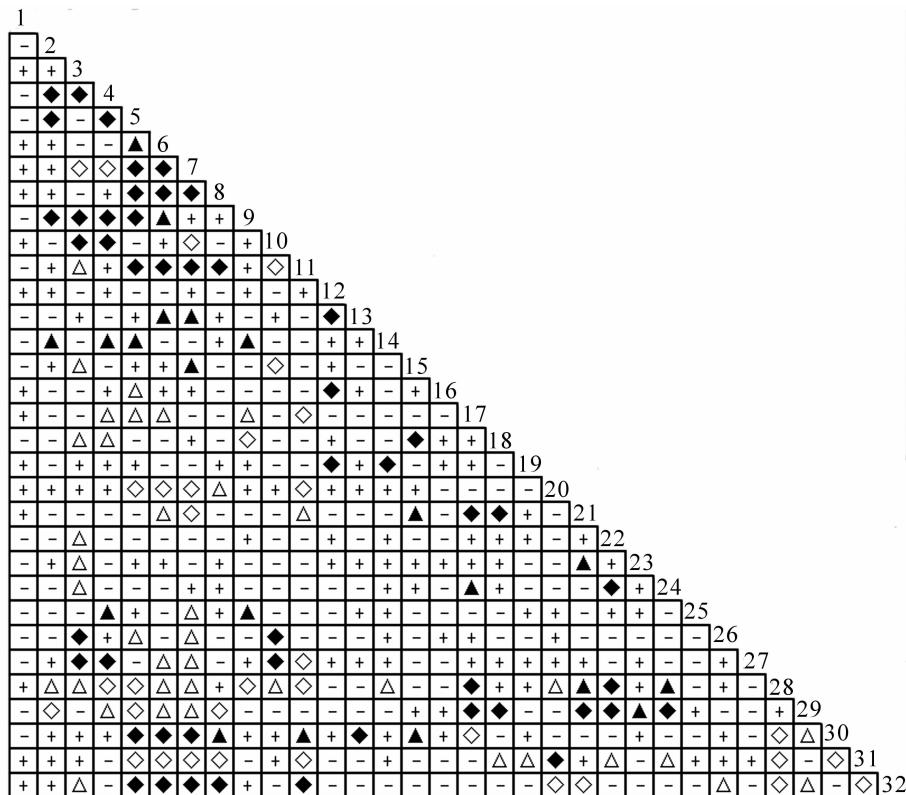
子遗落叶阔叶树种间存在显著或极显著负相关的种对有榉树 *Zelkova schneideriana* 与蓝果树 *Nyssa sinensis*；香果树 *Emmenopterys henryi* 与缺萼枫香 *Liquidambar acalycina*，枫香 *Liquidambar formosana*，蓝果树；领春木 *Euptelea pleiospermum* 与缺萼枫香，蓝果树；缺萼枫香与枫香；枫香与蓝果树等 8 对（表 1，图 4）。子遗落叶阔叶树种与常绿树种间的关联性因种而异，存在显著或极显著正相关的有 15 对，如缺萼枫香与小叶青冈 *Cyclobalanopsis mysinaefolia*，褐叶青冈 *Cyclobalanopsis stewardiana*，交让木 *Daphniphyllum macropodum*，长叶石栎 *Lithocarpus henryi*，四川山矾 *Symplocos setchuenensis*；蓝果树与小叶青冈，褐叶青冈，交让木，长叶石栎，四川山矾等；存在显著或极显著负相关的有 26 对，如青钱柳 *Cyclocarya paliurus* 与褐叶青冈，交让木，四川山矾；领春木与杉木 *Cunninghamia lanceolata*，细叶青冈



正联结: ♦ $P \leq 0.01$, ▲ $0.01 < P \leq 0.05$, + $0.05 < P$;
负联结: ◊ $P \geq 0.05$, △ $0.01 < P \leq 0.05$, - $-0.05 < P$ 。

图3 孢遗植物群落32个种群种间关联Pearson相关系数半矩阵图

Figure 3 Semi-matrix of Pearson correction correlations of 32 populations in relict deciduous forests



正联结: ♦ $P \leq 0.01$, ▲ $0.01 < P \leq 0.05$, + $0.05 < P$;
负联结: ◊ $P \geq 0.05$, △ $0.01 < P \leq 0.05$, - $-0.05 < P$ 。

图4 孢遗植物群落32个种群种间关联Spearman秩相关系数半矩阵图

Figure 4 Semi-matrix of Spearman rank correction correlations of 32 populations in relict deciduous forests

Cyclobalanopsis gracilis, 小叶青冈, 褐叶青冈, 交让木, 长叶石栎; 枫香与小叶青冈, 褐叶青冈, 交让木, 长叶石栎, 四川山矾等(表1, 图4)。孑遗落叶阔叶树种与其他落叶阔叶树种间, 存在显著或极显著正相关的有13对, 如香果树与灯台树 *Cornus controversa*, 化香树 *Platycarya strobilacea*, 玉铃花 *Styrax obassius*, 槐木 *Padus buergeriana*; 领春木与灯台树, 四照花, 化香树, 槐木, 短柄枹 *Quercus serrata* var. *brevipetiolata*, 玉玲花; 缺萼枫香与鸡爪槭 *Acer palmatum*, 香槐 *Cladrastis wilsonii*等; 存在显著或极显著负相关的有8对, 如香果树与山合欢 *Albizia kalkora*, 黄檀 *Palbergia hupeana*; 缺萼枫香与灯台树; 枫香与四照花, 黄山木兰, 槐木, 玉玲花; 蓝果树与黄檀, 化香树等8对(表1, 图4)。

2.3 生态位宽度

2种生态位宽度公式的测定结果表明: 32个主要种群在资源状态下均存在差异, 常绿树种的生态位宽度相对较大(表2)。以Shannon-Wiener指数为例, 常绿树种杉木、小叶青冈、长叶石栎和落叶树种青钱柳的生态位宽度最大, 其 B_i 值达4.0以上; 落叶树种香槐、榉树、领春木的生态位宽度最小, 其 B_i' 值均在2.5以下; 其他25个树种的生态位宽度值为2.5~4.0, 其中4个孑遗落叶阔叶树种的生态位宽度大小顺序为蓝果树、缺萼枫香、香果树和枫香, 其 B_i 值分别为3.797, 3.622, 3.337和3.228(表1~2)。

表2 孑遗植物群落32个种群的生态位宽度值

Table 2 Niche breadth value of 32 populations in relict deciduous forests

群落编号	B_i	B_i'	群落编号	B_i	B_i'
1	3.371	0.128	17	3.000	0.078
2	4.130	0.262	18	2.864	0.073
3	3.428	0.122	19	2.944	0.093
4	3.767	0.189	20	2.914	0.060
5	4.018	0.208	21	2.725	0.054
6	3.566	0.139	22	2.872	0.077
7	3.836	0.175	23	2.552	0.055
8	4.270	0.300	24	2.981	0.085
9	3.902	0.207	25	3.076	0.092
10	2.847	0.067	26	2.426	0.042
11	3.416	0.124	27	4.121	0.253
12	2.965	0.091	28	3.337	0.122
13	3.110	0.101	29	2.184	0.030
14	2.902	0.084	30	3.622	0.152
15	3.628	0.173	31	3.228	0.097
16	2.458	0.053	32	3.797	0.193

3 讨论与结论

3.1 孑遗落叶阔叶树种的生态位分化

种间联结和相关是不同种群在空间分布上的相互关联性, 通常是由群落生境差异影响了物种分布而引起的^[10], 可反映物种间生态关系及共存几率。本研究中孑遗落叶阔叶树种间无显著正相关关系, 多为显著负相关关系, 且多数种对相互独立, 说明孑遗落叶阔叶树种因具有相似的生态习性可形成共优种群落, 也因分布的生境差异和种间竞争关系而存在分布差异。如神农架山区的珙桐 *Davida involucrata*, 水青树 *Tetracentron sinensis*, 连香树 *Cercidiphyllum japonicum*等孑遗落叶阔叶树种共存于河岸植被带的林冠层, 领春木为灌木层主要构成种^[11]。在四川峨眉山陡坡上也存在相似的群落^[12]。三峡大老岭地区孑遗落叶阔叶树种香果树与银鹊树 *Tapiscia sinensis*, 珙桐, 白辛树 *Pterostyrax psilophyllus*, 领春木与青钱柳的种间呈正关联^[13]。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^[14]。浙江大盘山自然保护区香果树与七子花 *Heptacodium miconioides* 具有一定的生态位重叠, 种间竞争作用大, 致使种内竞争加剧^[15]。而枫香、缺萼枫香在中国的亚热带山地呈海拔上的替代分布^[16]。因此, 孢遗落叶阔叶树种常因占据的地形条件比较特殊^[7,11,17], 分布在种间竞争较弱的区域^[12], 形成以孢遗落叶阔叶树种为优势种的群落, 种间存在正相关关系。同时, 孢遗落叶阔叶树种因分布的生境差异和种间竞争关系, 形成一种特殊的生境偏好, 导致生态位的分化而共存。

3.2 孢遗落叶阔叶树种与其他树种的共生关系

不同植物种群经过竞争、适应和选择构成群落^[9], 种间复杂的关系决定了群落的结构特征和动态^[18]; 同时随着群落的动态变化, 种间关系也发生改变^[19]。本研究中, 孢遗落叶阔叶树种与其他树种的关系因种而异, 香果树、领春木与其他落叶树种多呈显著或极显著的正相关关系, 青钱柳多呈较弱的正相关; 蓝果树、缺萼枫香、枫香多呈显著或极显著的负相关。与常绿树种的关系则总体上呈相反格局, 香果树、领春木、枫香多呈显著或极显著的负相关; 缺萼枫香、蓝果树多呈显著或极显著的正相关(图2)。

在日本南部的Kanumazawa河岸林中, 由孢遗落叶阔叶树种连香树在沟谷中占据优势, 常绿树种圆齿青冈 *Fagus crenata* 在缓坡上占据优势^[20]; Chichibu-Tama保护区的领春木与野桐 *Mallotus japonicus*, 灯台树 *Cornus controversa*, 海仙花 *Weigela coraeensis* 在滑坡迹地或斜坡上成为群落共优势种, 与常绿树种青冈 *Quercus glauca*, 桧木 *Eurya japonica* 和落叶树种瓜叶槭 *Acer crataegifolium*, 抱栎 *Quercus serrata* 存在分布上差异^[21]。在中国东部亚热带地区, 常绿树种多分布在土壤肥沃、生境稳定的立地条件下, 成为群落优势种, 构成地带性植被类型^[22]。其中: 小叶青冈、褐叶青冈、交让木等分布在高海拔地区, 紫楠 *Phoebe sheareri* 为典型沟谷分布的物种, 长叶石栎则具有较宽生态幅^[22-23], 而孢遗落叶阔叶树种多分布在沟谷和常绿阔叶林的林窗中。本研究中香果树、领春木生态位宽度值较小, 与生态位较窄、多分布于沟谷中的落叶树种间呈显著正相关, 说明它们在分布上具有相似的生态需求; 香果树、领春木、枫香与具有较宽生态位的常绿树种间呈显著负相关, 这与它们分布的海拔和微地形单元差异有关^[23-24]。因此, 孢遗落叶阔叶树种与其他树种分异和共存是各自长期适应微环境的结果, 也是其竞争能力较弱的表现^[7], 选择分布在干扰频繁、竞争较弱的不稳定生境^[12]。

孢遗落叶阔叶树种和其他树种种间关系复杂, 除上述与树种本身的生境需求有关外, 还可能受群落演替过程中种群变化的影响^[19]。在演替序列中, 鼎湖山常绿阔叶林顶极种黄果厚壳桂 *Cryptocarya concinna* 和厚壳桂 *Cryptocarya chinensis* 在不同阶段性群落中生态位宽度不断变化, 与演替先锋种马尾松的种间联结值也逐渐下降, 与阳生性树种的生态位重叠值和种间联结值也由高向低转变^[19]。与其他落叶树种一样, 孢遗落叶阔叶树种也具有演替先锋种的特性, 可以同时侵入到新生林窗或滑坡迹地上^[21,25]。其中: 多数种类为长寿命的高大乔木, 如枫香、蓝果树等, 在天目山地区最大胸径可达1m以上, 高度达40m; 而化香树、雷公鹅耳枥、黄檀等落叶树种的寿命较短(表3)。如果立地长期稳定, 当短寿命的先锋种

表3 天目山主要树种的最大胸径和高度统计^[26]

Table 3 Maximum DBH and height of main trees in Mount Tianmu

树种	最大胸径/cm	最大高度/m
柳杉	226	50
杉木	102	34
榧树	113	32
小叶青冈	103	39
细叶青冈	84	28
交让木	50	8
长叶石栎	61	28
紫楠	33	14
落叶树种		
金钱松	116	58
鸡爪槭	45	16
雷公鹅耳枥	70	26
四照花	43	6
黄山木兰	74	22
黄檀	57	22
化香树	82	27
樛木	100	30
短柄枹	72	27
榉树	108	34
青钱柳	89	34
香果树	80	31
缺萼枫香	124	36
枫香	126	40
蓝果树	96	35

逐渐消退后，长寿命树种便得以成为优势种，两者种间关系则呈负相关，如蓝果树与黄檀、蓝果树与化香树。

随着演替发展，孑遗落叶阔叶树种为常绿树种提供了庇荫场所，并可长期处于群落的超高层，与常绿树种在干扰后生境长期共存^[24-25]，种间关系呈正关联，如缺萼枫香与小叶青冈、蓝果树与小叶青冈。仅分布在中国西南地区的珙桐也常可首先占据滑坡迹地，发展进入群落的超高层^[12]，与常绿树种间存在显著正关联^[13-14]。在东部常绿阔叶林地区枫香与常绿树种米槠 *Castanopsis carlesii*，红楠 *Machilus thunbergii*，马银花 *Rhododendron ovatum* 也存在类似关系^[3,24]。因此，同为群落演替先锋种的落叶树种，孑遗落叶阔叶树种与其他落叶树种的负相关关系，是由于两者寿命差异导致种群在演替动态上存在生态位互补关系；而与树种间因对环境条件具有相同或相似适应性而呈现正相关关系不同，孑遗落叶阔叶树种与常绿树种的正相关关系可能是由于其长期处于群落的超高层，使树种在垂直空间上存在生态位分化所致。

参考文献：

- [1] MURRELL D J, PURVES D W, LAW R. Uniting pattern and process in plant ecology [J]. *Trends Ecol Evol*, 2001, **16** (10): 529 – 530.
- [2] 汤孟平, 周国模, 施拥军, 等. 天目山常绿阔叶林优势种群及其空间分布格局[J]. 植物生态学报, 2006, **30** (5): 743 – 752.
TANG Mengping, ZHOU Guomo, SHI Yongjun, et al. Study of dominant plant populations and their spatial patterns in evergreen broadleaved forest in Tianmu Mountain, China [J]. *Acta Phyt Sin*, 2006, **30** (5): 743 – 752.
- [3] 王祥荣, 宋永昌. 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林种间相关的研究[J]. 应用生态学报, 1994, **5** (2): 113 – 119.
WANG Xiangrong, SONG Yongchang. Interspecific correlation of evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park of Zhejiang Province [J]. *Chin J Appl Ecol*, 1994, **5** (2): 113 – 119.
- [4] 金则新. 浙江天台山常绿阔叶林优势种群结构及种间联结性研究[J]. 广西植物, 2002, **22** (3): 203 – 208.
JIN Zexin. Studies of dominant population structure and interspecific association of the evergreen broad-leaved forest in Tiantai Mountain [J]. *Guizhaia*, 2002, **22** (3): 203 – 208.
- [5] 郭志华, 卓正大, 陈洁, 等. 庐山常绿阔叶、落叶阔叶混交林乔木种群种间联结性研究[J]. 植物生态学报, 1997, **21** (5): 424 – 432.
GUO Zhihua, ZHUO Zhengda, CHEN Jie, et al. Interspecific association of trees in mixed evergreen and deciduous broadleaved forest in Lushan Mountain [J]. *Acta Phytoco Sin*, 1997, **21** (5): 424 – 432.
- [6] 金则新. 浙江天台山七子花群落优势种群结构及种间联结性研究[J]. 植物研究, 2002, **22** (1): 76 – 83.
JIN Zexin. A study of dominant population structure and interspecific association of *Heptacodium miconioides* community in Tiantai Mountain of Zhejiang Province [J]. *Bull Bot Res*, 2002, **22** (1): 76 – 83.
- [7] PULIDO F, VALLADERES F, CALLEJA J A, et al. Tertiary relict trees in a Mediterranean climate: abiotic constraints on the persistence of *Prunus lusitanica* at the eroding edge of its range [J]. *J Biogeo*, 2008, **35** (8): 1425 – 1435.
- [8] ZHANG Jinlong, DING Qiong, HUANG Jihong. *Miscellaneous Functions for Analysing Species Association and Niche Overlap* [DB/OL]. 2012-02-01 [2010-10-12]. <http://cran.r-project.org/package=spaa.2010>.
- [9] 宋永昌. 植被生态学[M]. 上海: 华东师范大学出版社, 2001.
- [10] 王伯荪. 植物群落学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1987.
- [11] WEI Xinzeng, JIANG Mingxi, HUANG Handong, et al. Relationships between environment and mountain riparian plant communities associated with two rare tertiary-relict tree species, *Euptelea pleiospermum* (Eupteleaceae) and *Cercidiphyllum japonicum* (Cercidiphyllaceae) [J]. *Flora*, 2010, **205**: 841 – 852.
- [12] TANG C Q, OHSAWA M. Tertiary relic deciduous forests on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China [J]. *Folia Geobot*, 2002, **37**: 93 – 106.
- [13] 沈泽昊, 金义兴, 赵子恩, 等. 亚热带山地森林珍稀植物群落的结构与动态[J]. 生态学报, 2000, **20** (5): 800 – 807.
SHEN Zehao, JIN Yixing, ZHAO Zien, et al. The structure and dynamics of the rareplant communities in subtropi-

- cal mountain of China [J]. *Acta Eco Sin*, 2000, **20** (5): 800 – 807.
- [14] 熊四清, 朱忠保, 朱林峰, 等. 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[C]//中国科学院生物多样性委员会. 生物多样性与人类未来——第2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, 1998: 95 – 103.
- [15] 康华靖, 陈子林, 刘鹏, 等. 大盘山香果树 *Emmenopterys henryi* 种内及其与常见伴生种之间的竞争关系[J]. 生态学报, 2008, **28** (7): 3456 – 3463.
KANG Huajing, CHEN Zilin, LIU Peng, et al. Intra-specific competition of *Emmenopterys henryi* and its accompanying species in the Dapanshan National Nature Reserve of Zhejiang Province [J]. *Acta Eco Sin*, 2008, **28** (7): 3456 – 3463.
- [16] 商侃侃, 王婕, 余倩, 等. 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[J]. 华东师范大学学报: 自然科学版, 2011 (3): 134 – 144.
SHANG Kankan, WANG Jie, YU Qian, et al. Tertiary relict plant *Liquidambar acalycina* Chang on Mt. Tianmu in Eastern China: characteristics of the community and the ecological significance [J]. *J East China Norm Univ Nat Sci*, 2011 (3): 134 – 144.
- [17] SAKAI A, OHSAWA T, OHSAWA M. Adaptive significance of sprouting of *Euptelea polyandra*, a deciduous tree growing on steep slopes with shallow soil [J]. *J Plant Res*, 1995, **108**: 377 – 386.
- [18] REJMANEK M, LEPS J. Negative associations can reveal interspecific competition and reversal of competitive hierarchies during succession [J]. *Oikos*, 1996, **76**: 161 – 168.
- [19] 彭少麟, 方炜. 鼎湖山植被演替过程优势种群动态研究(Ⅲ)黄果厚壳桂和厚壳桂种群[J]. 热带亚热带植物学报, 1994, **2** (4): 79 – 87.
PENG Shaolin, FANG Wei. Studies on the dynamics of dominant populations of Dinghushan forest during successions (Ⅲ) *Cryptocarya chinensis* and *Cryptocarya concinna* populations [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 1994, **2** (4): 79 – 87.
- [20] SUZUKI W, OSUMI K, MASAKI T, et al. Disturbance regimes and community structures of a riparian and an adjacent terrace stand in the Kanumazawa Riparian Research Forest, northern Japan [J]. *For Ecol Mana*, 2002, **157** (1/3) : 285 – 301.
- [21] SAKAI A, OHSAWA M. Vegetation pattern and microtopography on a landslide scar of Mt. Kiyosumi, central Japan [J]. *Ecol Res*, 1993, **8**: 47 – 56.
- [22] DA Liangjun, KANG Minming, SONG Kun, et al. Altitudinal zonation of human-disturbed vegetation on Mt. Tianmu, Eastern China [J]. *Ecol Res*, 2009, **24** (6): 1287 – 1299.
- [23] 杨永川, 达良俊, 由文辉. 浙江天童国家森林公园微地形与植被结构的关系[J]. 生态学报, 2005, **25** (11): 2830 – 2840.
YANG Yongchuan, DA Liangjun, YOU Wenhui. Vegetation structure in relation to micro-landform in Tiantong National Forest Park, Zhejiang, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2005, **25** (11): 2830 – 2840.
- [24] 达良俊, 杨永川, 宋永昌. 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[J]. 植物生态学报, 2004, **28** (3): 376 – 384.
DA Liangjun, YANG Yongchuan, SONG Yongchang. Population structure and regeneration types of dominant species in an evergreen broadleaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, Eastern China [J]. *Acta Phytoco Sin*, 2004, **28** (3): 376 – 384.
- [25] 夏爱梅, 达良俊, 朱虹霞, 等. 天目山柳杉群落结构及其更新类型[J]. 浙江林学院学报, 2004, **21** (1): 44 – 50.
XIA Aimei, DA Liangjun, ZHU Hongxia, et al. Community structure and regeneration pattern of *Cryptomeria fortunei* in Mount Tianmu of Zhejiang, China [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2004, **21** (1): 44 – 50.
- [26] 楼涛, 赵明水, 杨淑贞, 等. 天目山国家级自然保护区古树名木资源[J]. 浙江林学院学报, 2004, **21** (3): 269 – 274.
LOU Tao, ZHAO Mingshui, YANG Shuzhen, et al. Resources of precious and ancient trees in Mount Tianmu [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2004, **21** (3): 269 – 274.