

# 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林20 hm<sup>2</sup>动态样地的物种组成与群落结构

温韩东<sup>1,2</sup> 林露湘<sup>1</sup> 杨洁<sup>1</sup> 胡跃华<sup>1</sup> 曹敏<sup>1\*</sup> 刘玉洪<sup>1,2</sup> 鲁志云<sup>1,2</sup>  
谢有能<sup>3</sup>

<sup>1</sup>中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 昆明 650223; <sup>2</sup>中国科学院哀牢山亚热带森林生态系统研究站, 云南景东 676209; <sup>3</sup>云南哀牢山无量山国家级自然保护区景东管理局, 云南景东 676209

**摘要** 中山湿性常绿阔叶林是分布在我国亚热带气候区的一种山地森林植被。为监测此类森林的动态过程, 按照Centre for Tropical Forest Science的建设标准, 于2014年在云南省景东县徐家坝附近的中山湿性常绿阔叶林中建立了一块20 hm<sup>2</sup>的森林动态样地, 测量并记录了样地中所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的树木直径及其分枝的直径, 并对其挂牌标记、定位和鉴定, 分析了其物种组成和群落结构。结果显示: 样地内共有DBH ≥ 1 cm的木本植物独立个体44 168株, 隶属于36科63属104种。重要值最大的前3个科依次是壳斗科、茶科和樟科。在属的水平上, 热带区系成分占总属数的46.0%, 温带区系成分占38.1%。重要值 ≥ 1的物种有22个, 占总个体数的84.6%。重要值最大的3个种依次是蒙自连蕊茶(*Camellia forrestii*)、云南越桔(*Vaccinium duclouxii*)和多花山矾(*Symplocos ramosissima*)。胸高断面面积之和排名前4名的物种为硬斗柯(*Lithocarpus hancei*)、木果柯(*L. xylocarpus*)、变色锥(*Castanopsis wattii*)和南洋木荷(*Schima noronhae*), 它们同时也是该群落林冠层的优势树种。样地内所有个体的径级分布呈倒“J”型, 群落有充足的增补个体, 如蒙自连蕊茶和多花山矾等。稀有种(个体数少于20的物种)共计49种, 占总物种数的47.1%。常绿木本植物在样地内分别占总重要值、总多度和总胸高断面面积的94.7%、96.2%和94.0%, 优势明显。

**关键词** 中山湿性常绿阔叶林; 哀牢山; 物种多样性; 区系特征; 径级结构

温韩东, 林露湘, 杨洁, 胡跃华, 曹敏, 刘玉洪, 鲁志云, 谢有能 (2018). 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林20 hm<sup>2</sup>动态样地的物种组成与群落结构. 植物生态学报, 42, 419–429. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0272

## Species composition and community structure of a 20 hm<sup>2</sup> plot of mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest on the Mts. Ailaoshan, Yunnan Province, China

WEN Han-Dong<sup>1,2</sup>, LIN Lu-Xiang<sup>1</sup>, YANG Jie<sup>1</sup>, HU Yue-Hua<sup>1</sup>, CAO Min<sup>1\*</sup>, LIU Yu-Hong<sup>1,2</sup>, LU Zhi-Yun<sup>1,2</sup>, and XIE You-Neng<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; <sup>2</sup>Ailaoshan Station for Subtropical Forest Ecosystem Studies, Chinese Academy of Sciences, Jingdong, Yunnan 676209, China; and <sup>3</sup>Jingdong Administration Bureau of Ailaoshan and Wuliangshan National Nature Reserves, Jingdong, Yunnan 676209, China

### Abstract

**Aims** The mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest is a montane forest vegetation type developed in the subtropical climate zones of China. However, the community structure of the forest has never been reported based on large sized plots. The present study investigated the tree species composition and community structure within a 20 hm<sup>2</sup> plot, serving as the fundamentals for analyzing the relationships between environmental factors and spatial distribution of tree species, and a basic platform for monitoring long-term forest dynamics in the future.

**Methods** We established a 20 hm<sup>2</sup> plot in a forest at Xujiaba on Mts. Ailaoshan, Jingdong County, Yunnan Province in 2014. The plot was set up in accordance to the protocols of the Center for Tropical Forest Science (CTFS). All free-standing woody plants with a diameter at breast height (DBH) ≥ 1 cm were positioned, mapped, tagged, measured and identified to species in the plot.

**Important findings** A total of 44 168 free-standing individuals with DBH ≥ 1 cm were recorded, belonging to 104 species, 63 genera and 36 families. Trees of Fagaceae, Theaceae and Lauraceae are dominant species. At the

收稿日期Received: 2017-10-29 接受日期Accepted: 2018-03-15

基金项目: 中国科学院“一三五”专项(XTBG-T01和2017XTBG-T01)和国家重大科学研究计划(2014CB954100)。Supported by the 135 Program of the Chinese Academy of Sciences (XTBG-T01 and 2017XTBG-T01), and the National Key Basic Research Program of China (2014CB954100).

\* 通信作者Corresponding author (caom@xtbg.ac.cn)

level of genus, the floristic composition was primarily represented by both tropical (46.0%) and temperate (38.1%) elements. The 22 individual species with importance value  $\geq 1$  contributed 84.6% to the total abundance. The three most abundant species were *Camellia forrestii*, *Vaccinium duclouxii* and *Symplocos ramosissima*. Four tree species (*Lithocarpus hancei*, *L. xylocarpus*, *Castanopsis wattii* and *Schima noronhae*) had the largest basal areas, and they were also the dominant canopy tree species in the plot. The DBH distribution of all individuals in the plot showed a reversed “J” pattern, indicating numerous recruiting populations. Such a pattern was applicable to *C. forrestii* and *S. ramosissima* as well. Forty-nine rare species (those with individual number fewer than 20 in the plot) accounted for 47.1% of the species total. Evergreen species dominated the life form spectrum of the plot, making up for 94.7%, 96.2% and 94.0% in terms of importance value, total abundance and total basal area, respectively.

**Key words** mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest; Mts. Ailaoshan; species diversity; floristic characteristics; size class structure

Wen HD, Lin LX, Yang J, Hu YH, Cao M, Liu YH, Lu ZY, Xie YN (2018). Species composition and community structure of a 20 hm<sup>2</sup> plot of mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest on the Mts. Ailaoshan, Yunnan Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 419–429. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0272

常绿阔叶林是分布在我国亚热带气候条件下的一种顶极森林植被,它是全球亚热带大陆东岸湿润气候和季风气候条件下的产物,此类植被的主要分布区在我国(吴征镒, 1980)。根据气候特征的不同,我国的常绿阔叶林分布区分为两个亚区域,即东部常绿阔叶林亚区域和西部常绿阔叶林亚区域(吴征镒, 1980)。分布于云南中部哀牢山自然保护区内的常绿阔叶林属于我国西部常绿阔叶林亚区域。其中徐家坝地区的中山湿性常绿阔叶林以木果柯(*Lithocarpus xylocarpus*)、硬斗柯(*L. hancei*)等为优势种,面积约为2 922 hm<sup>2</sup>(游承侠, 1983),是我国此类森林面积最大、森林保护相对完好的地区。该保护区地处我国青藏高原东南侧以及云南亚热带与热带北缘的过渡区,热带、亚热带、温带(亚高山)区系成分在这里交错汇集,并孕育了较多的特有成分,形成了生物多样性极为丰富和植物区系地理成分极为复杂的格局(邱学忠和谢寿昌, 1998)。鉴于该区所处地域的特殊性,前人开展了部分相关研究工作,如哀牢山中山湿性常绿阔叶林及其次生林的树种多样性(李宏文, 1983; 钱洪强, 1983; 游承侠, 1983; Young & Wang, 1989; Young *et al.*, 1992; Young & Herwitz, 1995; 何永涛等, 2000; 巩合德等, 2011),附生植物的多样性和分布格局(徐海清和刘文耀, 2005)。然而,前期的研究大多是基于较小尺度样地水平上的工作,难以在大尺度上反映森林树种组成的空间分布规律,也难以揭示树种分布与关键环境因子之间的关系,更无法检验控制当地树种分布的生态学机制的理论模型和重要假说。

为此,中国科学院西双版纳热带植物园于2014

年在哀牢山生态站(景东县徐家坝)附近的中山湿性常绿阔叶林中建立了一块面积为20 hm<sup>2</sup> (400 m × 500 m)的森林动态样地,目的在于全面分析样地中的木本植物物种组成、个体多度格局、区系成分、物种的优势度特征和径级结构,并通过与我国东部常绿阔叶林森林动态样地的比较,鉴别哀牢山中山湿性常绿阔叶林的群落结构特征,同时也为今后长期森林动态监测及深入探讨亚热带常绿阔叶林生物多样性的形成与维持机制奠定基础。

## 1 研究方法

### 1.1 研究区域概况

哀牢山中山湿性常绿阔叶林动态样地(以下简称哀牢山样地)位于哀牢山国家级自然保护区内,该保护区主要保护亚热带中山湿性常绿阔叶林生态系统和黑冠长臂猿、绿孔雀、灰叶猴等珍贵野生动物。有资料显示,哀牢山地区有野生种子植物199科956属2 242种206变种(亚种)(朱华和闫丽春, 2009)。哀牢山样地位于该保护区的徐家坝地区,海拔2 400–2 600 m。该区属于西南季风气候,旱季(11–4月)、雨季(5–10月)分明。该区10年(2002–2011)的气象观测数据显示年降水量为1 778 mm, 86%以上的降水集中在雨季。年平均气温11.3 °C,最热月(7月)气温为15.6 °C,最冷月(1月)气温为5.7 °C (Wu *et al.*, 2014)。林地土壤为山地黄棕壤,土壤有机质含量高,含氮量丰富,土壤偏酸性(pH < 5);土壤表面由凋落物层(厚3–7 cm)覆盖,土壤有机碳、全氮和全磷含量分别为12.91%、0.52%和0.06%,土壤表面的C/N为14.4, 30–50 cm深度C/N为15.3 (Liu *et al.*,

2002)。

哀牢山中山湿性常绿阔叶林乔木树种主要由壳斗科、茶科、樟科和木兰科的树种组成, 其中, 壳斗科的硬斗柯、木果柯、变色锥(*Castanopsis wattii*), 茶科的南洋木荷(*Schima noronhae*)、舟柄茶(*Hartia sinensis*)、蒙自连蕊茶(*Camellia forrestii*), 樟科的黄心树(*Machilus bombycina*)、黄丹木姜子(*Litsea elongata*), 木兰科的红花木莲(*Manglietia insignis*)、多花含笑(*Michelia floribunda*)是乔木层的主要优势种。此外, 林中藤本植物和附生植物也相当发达, 层间植物以箭竹(*Sinarundinaria nitida*)(盖度达75%左右)及木质大藤本最为常见, 附生植物以苔藓和蕨类植物为主, 形成奇特的森林景观(邱学忠和谢寿昌, 1998)。

## 1.2 样地设置和植物调查

哀牢山样地投影面积为20 hm<sup>2</sup>, 南北(X轴)长500 m, 东西(Y轴)宽400 m, 样地的具体位置为101.03°–101.03° E, 24.53°–24.54° N, 样地内最低海拔为2 472 m, 最高海拔为2 628 m, 海拔高差为156 m, 平均海拔2 550 m。样地的地形复杂, 有3沟3脊, 坡向总体上呈东西走向(东高西低)(图1)。

样地建设技术按照Center for Tropical Forest Science (CTFS)的建设标准的技术规范进行(Condit, 1998)。采用全站仪(Topcon GTS-336, Topcon Positioning Systems, Tokyo, Japan)将整个样地划分为500个20 m × 20 m的样方, 每个样方又分为16个5 m × 5 m的小样方。测量并记录每个5 m × 5 m样方内的所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物(不包括藤本植物和竹类)的空间位置, 并对其进行物种鉴定、编号挂牌, 于高度1.3 m的胸径处漆上红漆, 用测树钢

围尺测量植物的胸径, 并记录植物的编号、树种名称、胸径、空间坐标和生存状态。

## 1.3 数据处理

物种重要值(IV)的计算公式(叶万辉等, 2008)为:

$$IV = (RD + RF + RP)/3$$

其中, *RD*为相对密度, *RF*为相对频度, *RP*为相对显著度。计算*RF*的总样方数为500个(20 m × 20 m),  $RD = (\text{某种植物的个体数}/\text{全部植物的个体数}) \times 100$ ,  $RF = (\text{该种的频度}/\text{所有种的频度总和}) \times 100$ ,  $RP = (\text{样方中该种个体胸高断面积和}/\text{样方中所有个体胸高断面积的总和}) \times 100$ 。

科的重要值(*FIV*)计算公式(Linares-Palomino & Alvarez, 2005)为:

$$FIV = RA + RD + RA$$

其中*RA*为相对多样性, 是指一个科的树种数占总树种数的百分比。*RD*为相对密度, 仅计算独立个体的数量。*RA*为相对优势度, 计算*RA*用的胸高断面积包括分枝的断面积。

物种多样性指数采用Shannon-Wiener指数(*H*)和Pielou均匀度指数(*E*)(Magurran, 1988)。

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i)$$

$$E = H/\ln S$$

其中*S*为总物种数, *p<sub>i</sub>*为属于物种*i*的个体在全个体中所占的比例。

所有数据的统计分析和作图利用Excel 2016、Sigma Plot 12.5和R3.6.1软件完成。

## 2 结果

### 2.1 物种组成

样地内共有DBH ≥ 1 cm的木本植物104种(包括3个未鉴定种), 隶属于36科63属。从科的分布水平来看, 蔷薇科植物最丰富, 共有10属14种; 樟科次之, 有5属10种; 壳斗科有3属8种; 茶科有6属7种。这4个科在科重要值中排名前4位。从属的分布水平来看, 柯属(*Lithocarpus*)和冬青属(*Ilex*)的植物最多, 均有6种; 其次为山矾属(*Symplocos*), 有5种(表1)。另外, 有55.6%的科及71.4%的属仅有一个物种分布。

在已知的101个木本植物中, 包括77个(占总数的76.2%)常绿阔叶树种、23个(占总数的22.8%)落叶阔叶树种和1个(占总数的1.0%)常绿针叶树种。其中,

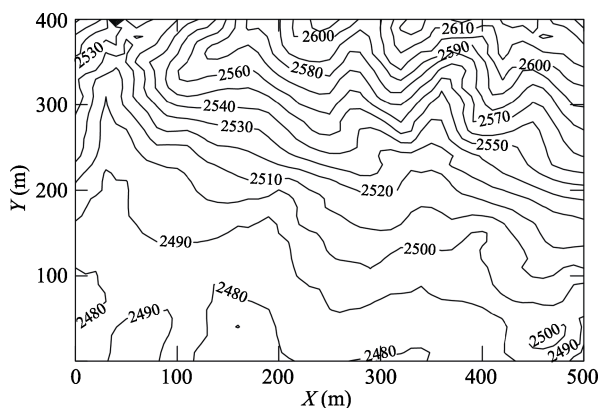


图1 哀牢山样地等高线图。

Fig. 1 The topographic map of Ailaoshan forest dynamics plot.

77个常绿阔叶树种分别占总多度、总胸高断面积和总重要值的96.2%、94.0%和94.7%; 23个落叶阔叶树种分别占总多度、总胸高断面积和总重要值的3.8%、6.0%和5.3%。独立个体数大于1 000的全部为常绿阔叶树种(表2)。落叶树种独立个体数最多的是珍珠花(*Lyonia ovalifolia*), 有446株; 其次为多花山矾(*Symplocos ramosissima*), 有322株。

2.2 多度格局

整个样地中,  $DBH \geq 1\text{ cm}$ 的独立木本植物活个体数为44 168株(如果包括分枝则为69 762株), 样地单位面积上的独立个体数量为 $2\ 208\text{株}\cdot\text{hm}^{-2}$  (不包括分枝)。从物种多度的累计分布图(图2)可以看出, 个体数最多的前16个物种占了总个体数的75.6%,

个体数最多的前33个物种占了总个体数的95.0%。整个样地中个体数超过1 000株的物种有12个(表2), 占总物种数的11.5%, 占总个体数的67.7%。其中蒙自连蕊茶个体数量最多, 达到6 387株, 占总个体数的14.5%; 随后依次为云南越桔(*Vaccinium duclouxii*), 有4 843株(11.0%); 多花山矾, 有3 000株(6.8%); 硬斗柯有2 558株(5.1%)。如果按照Hubbell和Foster (1986)的定义, 将每 $\text{hm}^2$ 个体数不多于1株的物种定义为稀有种, 1–10的为偶见种, 多于10株的为常见种, 哀牢山样地内有稀有种49个, 占总物种数的47.1%, 稀有种的多度仅占总多度的0.7%, 占总重要值的1.6%; 偶见种有22种, 占总物种数的22.1%, 偶见种的多度仅占总多度的4.4%, 占总重要值的

表1 哀牢山样地重要值前10位的科  
Table 1 Top ten families with the highest importance values in Ailaoshan forest dynamics plot

序号 Rank	科名 Family	树种数 No. of species	属数 No. of genera	个体数 No. of individuals	胸高断面积 Basal area (cm <sup>2</sup> )	相对多样性 Relative diversity	相对密度 Relative density	相对优势度 Relative abundance	科的重要值 Importance value of the family
1	壳斗科 Fagaceae	8	3	6 321	7 066 975.19	7.92	14.31	57.94	80.18
2	茶科 Theaceae	7	6	10 466	1 508 836.26	6.93	23.70	12.37	43.00
3	樟科 Lauraceae	10	5	3 833	682 608.98	9.90	8.68	5.60	24.18
4	蔷薇科 Rosaceae	14	10	2 807	407 326.40	13.86	6.36	3.34	23.56
5	山矾科 Symplocaceae	5	1	7 026	287 828.73	4.95	15.91	2.36	23.22
6	越桔科 Vacciniaceae	3	1	4 861	528 954.35	2.97	11.01	4.34	18.31
7	杜鹃花科 Ericaceae	6	3	2 501	495 485.15	5.94	5.66	4.06	15.67
8	冬青科 Aquifoliaceae	6	1	2 059	445 327.40	5.94	4.66	3.65	14.25
9	木兰科 Magnoliaceae	3	2	913	217 984.99	2.97	2.07	1.79	6.82
10	忍冬科 Caprifoliaceae	4	1	84	4 286.15	3.96	0.19	0.04	4.19
	合计 Total	66	33	40 871	11 645 613.60	65.34	92.55	95.49	253.38

表2 样地内个体数量大于1 000的树种多度及其胸高断面积  
Table 2 Abundance and basal area of the tree species with individuals >1 000 in Ailaoshan forest dynamics plot

序号 Rank	种名 Species	个体数 Abundance	分枝数 Ramifications	平均胸径 Mean of DBH (cm)	胸高断面积 Basal area (m <sup>2</sup> )
1	蒙自连蕊茶 <i>Camellia forrestii</i>	6 387	5 847	3.42	15.95
2	云南越桔 <i>Vaccinium duclouxii</i>	4 843	6 101	6.52	52.67
3	多花山矾 <i>Symplocos ramosissima</i>	3 000	272	4.41	15.37
4	硬斗柯 <i>Lithocarpus hancei</i>	2 558	4 195	16.81	288.69
5	南亚枇杷 <i>Eriobotrya bengalensis</i>	2 368	229	9.40	27.27
6	变色锥 <i>Castanopsis wattii</i>	2 008	1 140	20.28	195.83
7	山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	1 840	452	4.26	9.46
8	丛花山矾 <i>Symplocos poilanei</i>	1 551	657	2.68	2.08
9	木果柯 <i>Lithocarpus xylocarpus</i>	1 540	777	28.99	210.85
10	云南柃 <i>Eurya obliquifolia</i>	1 446	737	3.53	3.33
11	滇润楠 <i>Machilus yunnanensis</i>	1 236	338	8.58	21.88
12	舟柄茶 <i>Hartia sinensis</i>	1 118	249	13.26	29.95
	合计 Total	29 895	20 994	122.13	873.33

DBH, diameter at breast height.

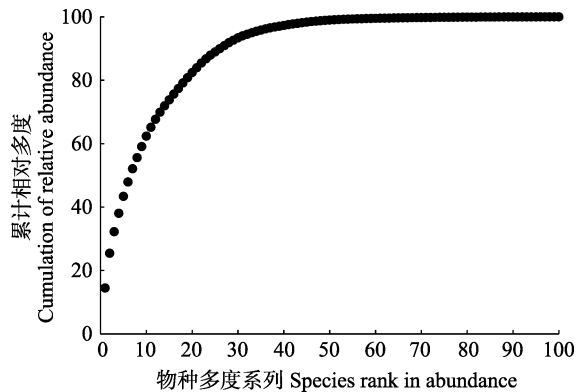


图2 哀牢山样地物种多度累计分布图。  
Fig. 2 Cumulative distribution curve of species abundance in Ailaoshan forest dynamics plot.

7.8%; 个体数量仅为1株的有13种, 占物种总数的12.5%。

样地内104个物种中, 有85种有分枝现象, 占总数的81.7%。分枝数最多的是云南越桔, 其次是蒙自连蕊茶和硬斗柯(表2)。在重要值 $\geq 1$ 的物种中, 硬斗柯的分枝率(分枝数/独立个体数)最高, 为1.64, 其次是云南越桔和蒙自连蕊茶, 分别为1.26和0.92。因此在重要值 $\geq 1$ 的物种中, 这3个种的分枝数和分枝率都处于前3位。77种常绿阔叶树种的平均分枝率为0.51, 而23种落叶阔叶树种的平均分枝率为0.37。

就树种多样性而言, 如果取样地面积为20 hm<sup>2</sup>, 得到群落的Shannon-Wiener指数为 $3.32 \pm 0.11$ , Pielou均匀度指数为 $0.72 \pm 0.02$ 。

2.3 属的区系特征

根据吴征镒等(2006)属的分布区类型的划分,

分析了哀牢山样地内63个属的分布区类型(表3)。热带成分的属有29个, 占46.03%; 温带成分的属24个, 占38.10%。热带成分分布最多的是热带亚洲成分, 有12属, 占19.05%; 其次是泛热带和东亚及热带南美间断分布, 各有7属, 各占11.11%。温带成分分布最多的是北温带成分, 有14属, 占22.22%; 其次是东亚及北美间断成分, 有8个属, 占12.70%。由此可以看出, 哀牢山样地内热带成分的属略高于温带成分, 反映了该区系具有从热带向温带的过渡性质。

2.4 优势科和优势种分析

对样地内所有科的统计结果显示, 样地内重要值最大的科为壳斗科, 含有3个属8个种, 共有6 321个个体, 其胸高断面积也最大, 达到706.7 m<sup>2</sup>, 占总胸高断面积的57.9%; 茶科是样地内个体数最多的科, 有10 466个个体, 占总个体数的23.7%, 其重要值仅次于壳斗科; 重要值第3的科为樟科; 蔷薇科是样地内物种最丰富的科, 有14个种和10个属, 重要值排名第4。重要值排名前10位的科包含了样地内近92.5%的个体数和63.5%的树种数(表3)。

样地内重要值 $\geq 1$ 的树种有22种, 这些树种的个体数和胸高断面积分别占样地总个体数和总胸高断面积的84.6%和88.4%。重要值排名前3位的物种为蒙自连蕊茶、云南越桔和多花山矾, 均是小乔木层树种, 其胸高断面积仅占样地总胸高断面积的6.9% (表4)。胸高断面积大于1 m<sup>2</sup>·hm<sup>-2</sup>的物种有11个, 排名前4位的物种为硬斗柯(14.4 m<sup>2</sup>·hm<sup>-2</sup>)、木果柯(10.5 m<sup>2</sup>·hm<sup>-2</sup>)、变色锥(9.8 m<sup>2</sup>·hm<sup>-2</sup>)和南洋木荷(4.9 m<sup>2</sup>·hm<sup>-2</sup>), 胸高断面积和占样地总胸高断面积

表3 哀牢山样地种子植物属的分布区类型统计  
Table 3 Distribution patterns of genera of seed plants in Ailaoshan forest dynamics plot

序号 Rank	分布区类型 Areal-type	属数 No. of genera	百分比 Percentage
1	世界广布 Widespread	3	4.76
2	泛热带 Pantropic	7	11.11
3	东亚(热带、亚热带) 及热带南美间断 East Asia (Tropical & Subtropical) & Tropical South America disjuncted	7	11.11
4	热带亚洲至热带大洋洲 Tropical Asia to Tropical Australasia Oceania	2	3.17
5	热带亚洲至热带非洲 Tropical Asia to Tropical Africa	1	1.59
6	热带亚洲(热带东南亚至印度-马来, 太平洋诸岛) Tropical Asia (Tropical Southeast Asia to Indo-Malaya & Tropical Southwest Pacific Islands)	12	19.05
热带成分(2-6)小计 Tropical elements (2-6) sub-total		29	46.03
7	北温带 North Temperate	14	22.22
8	东亚及北美间断 East Asia & North America disjuncted	8	12.70
9	旧世界温带 Old World Temperate	2	3.17
温带成分(7-9)小计 Tropical elements(7-9) sub-total		24	38.10
10	东亚 East Asia	7	11.11
	合计 Total	63	100.00

表4 哀牢山样地重要值前10位的树种

Table 4 Top ten tree species with the highest importance values in Ailaoshan forest dynamics plot

序号 Rank	种名 Species	个体数 No. of individuals	相对密度 Relative density	相对频度 Relative frequency	相对显著度 Relative prominence	重要值 Importance value
1	蒙自连蕊茶 <i>Camellia forrestii</i>	6 387	14.46	5.11	0.01	6.53
2	云南越桔 <i>Vaccinium duclouxii</i>	4 843	10.96	4.27	0.04	5.09
3	多花山矾 <i>Symplocos ramosissima</i>	3 000	6.79	4.14	0.01	3.65
4	硬斗柯 <i>Lithocarpus hancei</i>	2 558	5.79	4.58	0.24	3.53
5	变色锥 <i>Castanopsis wattii</i>	2 008	4.55	4.87	0.16	3.19
6	南亚枇杷 <i>Eriobotrya bengalensis</i>	2 368	5.36	3.98	0.02	3.12
7	木果柯 <i>Lithocarpus xylocarpus</i>	1 540	3.49	4.58	0.17	2.75
8	山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	1 840	4.17	3.62	0.01	2.60
9	滇润楠 <i>Machilus yunnanensis</i>	1 236	2.80	4.48	0.02	2.43
10	丛花山矾 <i>Symplocos poilanei</i>	1 551	3.51	3.06	0.00	2.19
	合计 Total	27 331	61.88	42.69	0.68	35.08

的65.1%。表明这4个种在该群落中占据了绝对优势，是该类森林的优势树种。尽管蒙自连蕊茶的重要值在样地内排第一，但由于蒙自连蕊茶处于群落林冠下层，多为小乔木，数量多但平均胸径小(平均胸径为3.42 cm)，远低于处于群落林冠上层的硬斗柯(平均胸径为16.81 cm)、木果柯(平均胸径为28.99 cm)、变色锥(平均胸径为20.28 cm)和南洋木荷(平均胸径为30.72 cm)等树种，后4种对群落环境的影响也远远大于前者。总体来看，样地的森林群落类型是以硬斗柯、木果柯、变色锥和南洋木荷等壳斗科与茶科植物为优势树种的亚热带中山湿性常绿阔叶林。

2.5 种-面积曲线

从种-面积曲线(图3)来看，在取样面积小于2.5 hm<sup>2</sup>的初始阶段，物种数随着取样面积的增加而迅速上升；当取样面积超过2.5 hm<sup>2</sup>时，物种数随着取样面积增加的速度减缓。当取样面积达到7.5 hm<sup>2</sup>时，已涵盖样地总物种数的80%左右；当取样面积

达到15.4 hm<sup>2</sup>时，涵盖了样地95%的物种数，取样面积从15.4 hm<sup>2</sup>增加到20 hm<sup>2</sup>时，仅增加了6个物种(5%)。从个体数-面积曲线来看，随着取样面积的增加，个体数随取样面积同步增加，呈直线上升趋势，说明个体密度在样地中的分布基本还是均匀的。

2.6 径级结构

样地内所有木本植物(DBH ≥ 1 cm)的总胸高断面积为1 220 m<sup>2</sup>，平均每hm<sup>2</sup>胸高断面积为61.0 m<sup>2</sup>·hm<sup>-2</sup>，平均胸径为9.19 cm。胸径最大的个体是变色锥，为171.0 cm。全部个体的径级分布呈现明显的倒“J”型，随着DBH等级的增加，个体数量逐渐减少(图4A)。从径级结构可以看出，DBH < 10 cm的个体数量最多，有29 602株，占总个体数量的67.0%。而DBH ≥ 10 cm、≥ 30 cm、≥ 50 cm和≥ 100 cm的个体数分别占总个体数的33.0%、9.1%、2.2%和0.1%。在DBH ≥ 100 cm的39株植物中，变色锥有15株，硬斗柯有11株，木果柯有10株，南洋木荷、尖

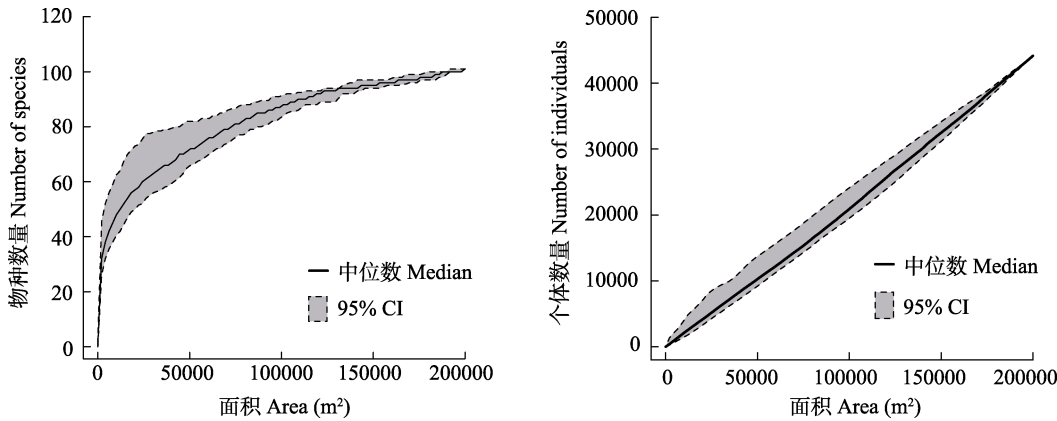


图3 哀牢山样地种-面积曲线和个体数-面积曲线。CI，置信区间。

Fig. 3 Species-area curve and individual-area curve in Ailaoshan forest dynamics plot. CI, confidence interval.



叶桂樱(*Laurocerasus undulata*)和珍珠花各有1株。

对样地内主要树种的径级结构的分析结果(图4)表明, 各树种的径级结构可以归纳为4种类型: (1)倒“J”型分布, 此类物种为小乔木层(次林层)的优势种, 径级结构的形状类似于倒置的“J”型, 以 $1\text{ cm} \leq DBH \leq 5\text{ cm}$ 的个体数最多, 并随着 $DBH$ 的增加个体数量逐渐下降, 表明物种有足够数量的幼树和幼苗, 能够实现种群的自我更新, 代表种为蒙自连蕊茶和多花山矾(图4C、4D); (2)“泊松”型分布, 如云南越桔(图4B), 它们也多是次林层的优势物种, 因树种的生理限制, 几乎没有大径级; (3)单峰型(正态型)分布, 此类物种为主林层的优势物种, 其径级结构类似于正态分布或偏正态分布, 结构稳定, 个体主要集中在中径级( $15\text{ cm} \leq DBH \leq 40\text{ cm}$ ), 小径级与大径级相对较少, 代表种为硬斗柯、木果柯和南洋木荷(图4E、4F、4H); (4)双峰型分布, 此类物种也为主林层的优势物种, 径级结构有两个峰值, 如变色锥(图4G), 在 $1\text{ cm} \leq DBH \leq 5\text{ cm}$ 与 $25\text{ cm} \leq DBH \leq 30\text{ cm}$ 间出现两个峰值, 中径级的个体数较少。

## 2.7 垂直结构

样地中胸径 $\geq 1\text{ cm}$ 木本植物的垂直结构可分为3个层次, 即林冠层(高度 $\geq 15\text{ m}$ )、亚冠层( $5\text{ m} \leq$  高度 $< 15\text{ m}$ )、灌木层(高度 $< 5\text{ m}$ )。林冠层主要由硬斗柯、木果柯、变色锥和南洋木荷等组成; 亚冠层由蒙自连蕊茶、云南越桔、薄叶马银花(*Rhododendron leptothrium*)等组成; 灌木层则以多花山矾、云南栎(*Eurya obliquifolia*)、长柱十大功劳(*Mahonia duclouxiana*)为优势种。此外, 箭竹(此次未列入清查范围)在局部片区的灌木层也能形成密集的覆盖。总体看来, 各层次的优势种均为常绿植物, 表现出典型的常绿阔叶林特征。

## 3 比较和讨论

哀牢山样地与天童山样地、古田山样地、鼎湖山样地同属于亚热带常绿阔叶林植被型, 但哀牢山样地属于西部常绿阔叶林区域的山地类型, 天童山样地和古田山样地属于东部常绿阔叶林区域中亚热带常绿阔叶林地带, 而鼎湖山样地属于南亚热带常绿阔叶林地带(吴征镒, 1980)。通过对比4块样地的研究结果, 能够更全面地反映亚热带常绿阔叶林的共性与差异, 同时也能较好地反映各自的群落学

特征。

哀牢山样地的物种数低于天童山样地、古田山样地和鼎湖山样地(叶万辉等, 2008; 祝燕等, 2008; 杨庆松等, 2011, 以下讨论中所涉及此3块样地的数据均来自于这3篇文章, 不再标注), 我们分析可能与哀牢山样地海拔高度明显高于这3个样地有关。如果不算分枝数量, 哀牢山样地的总个体数也低于另外3个样地, 也就是说, 哀牢山样地无论是物种数还是总个体数都没有另外3个样地高(表5)。

从稀有种所占比例来看, 哀牢山样地高于天童山样地和古田山样地, 但是低于鼎湖山样地(表5)。如果只看样地内总个体数为1株的植物, 哀牢山样地有13种, 与天童山样地(13种)相同, 介于古田山样地(11种)和鼎湖山样地(27种)之间。这一方面显示哀牢山样地分布纬度偏南, 致使稀有种比例高于天童山样地和古田山样地, 另一方面, 若与纬度相近的鼎湖山样地相比较, 其较高的海拔导致了稀有种的比例下降, 低于鼎湖山样地。

落叶树种中, 哀牢山样地无论是物种数量还是所占比例都低于天童山和古田山样地(表5), 可能与哀牢山样地的低纬度特性导致其常绿树种数量和比例上升有关。但总体来说, 落叶树种的个体数量在3个样地中所占的比例都相对较低, 哀牢山样地为3.8%、天童山样地为8.8%、古田山样地为14.1%, 说明常绿树种无论在物种或者个体数量(比例)上均占据绝对优势, 这表现出典型亚热带常绿阔叶林的共性特征。

从物种属的分布区类型看, 哀牢山样地有63个属, 热带成分占46.0%, 温带成分占38.1%, 这与古田山样地(热带成分占53.9%, 温带成分占43.1%)和天童山样地(热带成分占52.1%, 温带成分占42.6%)属的区系特征相似, 区别于鼎湖山样地以热带成分(89.9%)为主的特征。说明哀牢山样地与古田山样地和天童山样地一样, 具有热带区系和温带区系的相互交融, 反映了样地内植物区系具有从热带向温带过渡的特征。此外, 哀牢山样地的海拔高度显著高于其他3个样地, 这似乎也导致了其热带成分比例低于其他3个样地, 并且其物种数量也趋于减少。但联系哀牢山样地中的落叶树种比例显著低于天童山样地和古田山样地的事实, 这似乎又表现了该样地强烈的热带性质。从种-面积曲线来看, 哀牢山样地与鼎湖山样地很相似, 取样面积小于 $2.5\text{ hm}^2$ , 物种

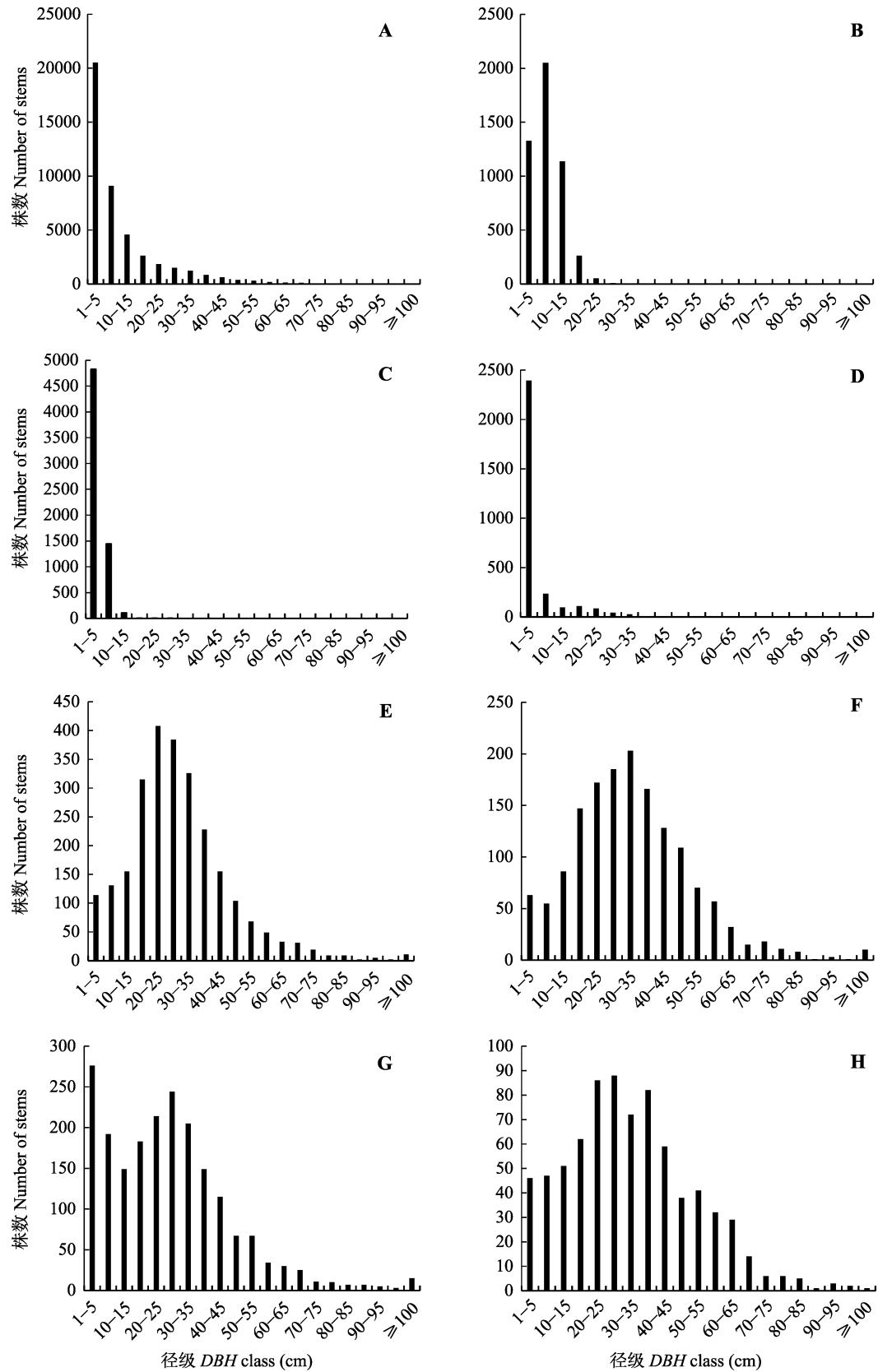


图4 哀牢山样地所有个体和主要树种的径级结构图。A, 所有个体。B, 云南越桔。C, 蒙自连蕊茶。D, 多花山矾。E, 硬斗柯。F, 木果柯。G, 变色锥。H, 南洋木荷。

**Fig. 4** Diameter at breast height (DBH)-class distribution of all individuals and dominant species in Ailaoshan forest dynamics plot. A, All individuals. B, *Vaccinium duclouxii*. C, *Camellia forrestii*. D, *Symplocos ramosissima*. E, *Lithocarpus hancei*. F, *Lithocarpus xylocarpus*. G, *Castanopsis wattii*. H, *Schima noronhae*.



表5 哀牢山样地与其他3个东部常绿阔叶林动态样地特征的比较  
Table 5 Comparison on the major characteristics between Ailaoshan forest dynamics plot and other three evergreen broad-leaved forest dynamics plots in eastern China

样地名称 Name of plot	经纬度 Longitude, Latitude	平均海拔 Average altitude (m)	年平均气温 Mean annual air temperature (°C)	年降水 Annual precipitation (mm)	样地面积 Area of plot (hm <sup>2</sup> )	物种数量 No. of species	个体数量 No. of free standing stems	稀有种数量/比例 No. and percentage of rare species	落叶树种数量/比例 No. and percentage of deciduous tree species	平均每公顷的胸高断面面积 Average area of stems at breast height per hm <sup>2</sup> (m <sup>2</sup> ·hm <sup>-2</sup> )	数据来源 Reference
哀牢山 Ailaoshan	101.03°–101.03° E, 24.53°–24.54° N	2 550	11.3	1 778	20	104	44 168	49/47.1%	23/22.8%	61.0	本研究 This study
天童山 Tiantong-shan	121.86°–122.03° E, 29.99°–30.06° N	447			20	152	94 603	55/36.2%	69/42.8%		Yang <i>et al.</i> , 2011
古田山 Gutianshan	118.12°–118.23° E, 29.28°–29.35° N	581	15.3	1 964	24	159	140 700	59/37.1%	79/49.7%	36.9	Zhu <i>et al.</i> , 2008
鼎湖山 Dinghushan	112.51°–112.56° E, 23.16°–23.19° N	350	20.9	1 985	20	210	71 617	110/52.3%		30.2	Ye <i>et al.</i> , 2008

鼎湖山样地的经纬度为鼎湖山国家级自然保护区的经纬度。  
The longitude and latitude of dinghushan forest dynamics plot is the Dinghushan National Nature Reserve.

数随着取样面积的增加而迅速上升; 取样面积达到 2.5 hm<sup>2</sup>之后, 增速减缓, 直至取样面积接近20 hm<sup>2</sup>时才趋于稳定。综合上述分析结果来看, 哀牢山样地的物种组成、稀有种、落叶成分、属的分布区类型主要受到纬度、海拔高度的影响, 这两者的协同作用导致了现在的分布样式。它同时体现了西部常绿阔叶林与东部常绿阔叶林的共性特征(如常绿树种占绝对优势), 也体现了山地抬升之后产生的隔离效应和温度降低导致的热带性质减弱效应(如物种数量少、在属的水平上热带成分比例偏低)。

径级结构是植物群落稳定性和生长发育状况的重要指标(叶万辉等, 2008)。哀牢山样地内DBH ≥ 1 cm的树木平均每hm<sup>2</sup>的胸高断面面积显著高于古田山样地和鼎湖山样地, 并且哀牢山样地的个体数量还低于后两者的个体数量(表5), 这反映了哀牢山样地森林群落的成熟性和原始性。

哀牢山样地有85种植物有分枝现象, 占总数的81.7%。从个体数量来看, 分枝率为57.9%。在重要值≥1的物种中, 硬斗柯的分枝率最高, 其次是云南越桔和蒙自连蕊茶。这三者的重要值分别占据了所有树种重要值的第4、第2、第1位。天童山样地有112种植物有萌枝现象, 占总数的73.7%。个体分枝率为40.1%。萌枝率最高的分别是长叶石栎、马银花、薄叶山矾, 而这3个树种的重要值分别排在第5、第

14、第13位。鼎湖山样地的个体分枝率为12.6%。总体来说, 哀牢山样地的分枝率更高一些。关于分枝率高的原因, 推测主要取决于两个因素: 一是树种自身的生物学特性; 二是群落历史上受干扰的强度、频度和干扰方式。但目前还很难找到直接的科学证据, 有待今后深入探讨。

2008年中国科学院西双版纳热带植物园曾经在哀牢山的相同地点、相同群落类型中建立了一个6 hm<sup>2</sup>的森林动态样地(巩合德等, 2011)。与这个6 hm<sup>2</sup>样地的研究结果相比, 现在建立的20 hm<sup>2</sup>样地在物种组成和物种多度格局等方面都存在较大差异。从物种组成来看, 6 hm<sup>2</sup>样地DBH ≥ 1 cm的木本植物包括了68种, 20 hm<sup>2</sup>大样地包括了104种。在6 hm<sup>2</sup>样地中, 重要值排前两名的树种是林冠层树种硬斗柯和变色锥, 而在20 hm<sup>2</sup>样地中, 重要值排前两名的树种变成了亚冠层树种(蒙自连蕊茶和云南越桔), 原因是后两者在20 hm<sup>2</sup>大样地内的植株数量更多, 似乎暗示20 hm<sup>2</sup>的样地面积能够更加完整地反映哀牢山中山湿性常绿阔叶林的树种多样性和群落结构特征。原6 hm<sup>2</sup>样地的研究得出了哀牢山常绿阔叶林为多优种林, 优势树种不明显的结论(巩合德等, 2011), 但基于20 hm<sup>2</sup>样地的研究表明, 此类森林的优势树种是明显的, 其林冠层优势树种即为硬斗柯、木果柯、变色锥和南洋木荷。

**致谢** 中国科学院西双版纳热带植物园袁牢山生态站的武传胜博士和罗康博士在数据处理和分析过程中给予了非常重要的指点, 在此表示衷心的感谢。同时也对云南西双版纳森林生态系统国家野外科学观测研究站的邓云博士在样地建设和论文写作中的帮助表示感谢。样地建设过程中还得到了景东县自然保护区的大力支持。另外, 袁牢山生态站的员工李达文、纪金华、罗鑫、杨文争、罗成昌、罗奇、李新德、周玲、鲁海和罗文菊等参加了样地的野外调查工作和后勤支持工作, 在此一并感谢。

## 参考文献

- Condit R (1998). *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Springer-Verlag, Berlin.
- Gong HD, Yang GP, Lu ZY, Liu YH (2011). Diversity and spatial distribution patterns of trees in an evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains, Yunnan. *Biodiversity Science*, 19, 143–150. [巩合德, 杨国平, 鲁志云, 刘玉洪 (2011). 哀牢山常绿阔叶林树种多样性及空间分布格局. 生物多样性, 19, 143–150.]
- He YT, Cao M, Tang Y, Yang GP (2000). A comparative study on tree species diversity of evergreen broad-leaved forest, central Yunnan. *Journal of Mountain Science*, 18, 322–328. [何永涛, 曹敏, 唐勇, 杨国平 (2000). 滇中地区常绿阔叶林树种多样性比较研究. 山地学报, 18, 322–328.]
- Hubbell SP, Foster RB (1986). Commonness and rarity in a neotropical forest: Implications for tropical tree conservation In: Soule ME ed. *Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Press, Sunderland, UK. 205–231.
- Li HW (1983). Ecological characteristics of vegetation in Xujiaba Region of Ailao Mts. In: Wu ZY, Qu ZX, Jiang HQ eds. *Research of Forest Ecosystem on Ailao Mountains, Yunnan*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. 63–73. [李宏文 (1983). 哀牢山徐家坝地区植被概况. 见: 吴征镒, 曲仲湘, 姜汉桥主编. 云南哀牢山森林生态系统研究. 云南科技出版社, 昆明. 63–73.]
- Linares-Palomino R, Alvarez SIP (2005). Tree community patterns in seasonally dry tropical forests in the Cerros de Amotape Cordillera, Tumbes, Peru. *Forest Ecology and Management*, 209, 261–272.
- Liu WY, Fox JED, Xu ZF (2002). Biomass and nutrient accumulation in montane evergreen broad-leaved forest (*Lithocarpus xylocarpus* type) in Ailao Mountains, SW China. *Forest Ecology and Management*, 158, 223–235.
- Magurran AE (1988). *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Qian HQ (1983). The analysis of structure of evergreen broad-leaf forest in Xujiaba Region in Ailao Mts. In: Wu ZY, Qu ZX, Jiang HQ eds. *Research of Forest Ecosystem on Ailao Mountains, Yunnan*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. 118–150. [钱洪强 (1983). 哀牢山徐家坝地区常绿阔叶林结构分析. 见: 吴征镒, 曲仲湘, 姜汉桥主编. 云南哀牢山森林生态系统研究. 云南科技出版社, 昆明. 118–150.]
- Qiu XZ, Xie SC (1998). *Study on the Forest Ecosystem in Ailao Mountains, Yunnan, China*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. [邱学忠, 谢寿昌 (1998). 哀牢山森林生态系统研究. 云南科技出版社, 昆明.]
- Wu CS, Zhang YP, Xu XL, Sha LQ, You GY, Liu YH, Xie YN (2014). Influence of interactions between litter decomposition and rhizosphere activity on soil respiration and on the temperature sensitivity in a subtropical montane forest in SW China. *Plant and Soil*, 381, 215–224.
- Wu ZY (1980). *The Vegetation of China*. Science Press, Beijing. [吴征镒 (1980). 中国植被. 科学出版社, 北京. 836–837.]
- Wu ZY, Zhou ZK, Sun H, Li DZ, Peng H (2006). *The Areal-Types of Seed Plants and Their Origin and Differentiation*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. [吴征镒, 周浙昆, 孙航, 李德铎, 彭华 (2006). 种子植物分布区类型及其起源和分化. 云南科技出版社, 昆明.]
- Xu HQ, Liu WY (2005). Species diversity and distribution of epiphytes in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountain, Yunnan. *Biodiversity Science*, 13, 137–147. [徐海清, 刘文耀 (2005). 云南哀牢山山地湿性常绿阔叶林附生植物的多样性和分布. 生物多样性, 13, 137–147.]
- Yang QS, Ma ZP, Xie YB, Zhang ZG, Wang ZH, Liu HM, Li P, Zhang N, Wang DL, Yang HB, Fang XF, Yan ER, Wang XH (2011). Community structure and species composition of an evergreen broadleaved forest in Tiantong's 20 ha dynamic plot, Zhejiang Province, eastern China. *Biodiversity Science*, 19, 215–223. [杨庆松, 马遵平, 谢玉彬, 张志国, 王樟华, 刘何铭, 李萍, 张娜, 王达力, 杨海波, 方晓峰, 阎恩荣, 王希华 (2011). 浙江天童20 ha常绿阔叶林动态监测样地的群落特征. 生物多样性, 19, 215–223.]
- Ye WH, Cao HL, Huang ZL, Lian JY, Wang ZG, Li L, Wei SG, Wang ZM (2008). Community structure of a 20 hm<sup>2</sup> lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 274–286. [叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 练琚愉, 王志高, 李林, 魏识广, 王章明 (2008). 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林20公顷样地群落特征研究. 植物生态学报, 32, 274–286.]
- You CX (1983). Classification of vegetation in Xujiaba Region in Ailao Mts. In: Wu ZY, Qu ZX, Jiang HQ eds. *Research*

- of Forest Ecosystem on Ailao Mountains, Yunnan*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. 74–117. [游承侠 (1983). 哀牢山徐家坝地区的植被分类. 见: 吴征镒, 曲仲湘, 姜汉桥主编. 云南哀牢山森林生态系统研究. 云南科技出版社, 昆明. 74–117.]
- Young SS, Carpenter C, Wang ZJ (1992). A study of the structure and composition of an old growth and secondary broad-leaved forest in the Ailao Mountains of Yunnan, China. *Mountain Research and Development*, 12, 269–284.
- Young SS, Herwitz SR (1995). Floristic diversity and co-occurrences in a subtropical broad-leaved forest and two contrasting regrowth stands in central-west Yunnan Province, China. *Vegetatio*, 119, 1–13.
- Young SS, Wang ZJ (1989). Comparison of secondary and primary forest in the Ailao Shan region of Yunnan, China. *Forest Ecology and Management*, 28, 281–300.
- Zhu H, Yan LC (2009). *List of Seed Plants in the Ailao Mts. of Yunnan Province, China*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. [朱华, 闫丽春 (2009). 云南哀牢山种子植物. 云南科技出版社, 昆明.]
- Zhu Y, Zhao GF, Zhang LW, Shen GC, Mi XC, Ren HB, Yu MJ, Chen JH, Chen SW Fang T, Ma KP (2008). Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, East China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 262–273. [祝燕, 赵谷风, 张俪文, 沈国春, 米湘成, 任海保, 于明坚, 陈建华, 陈声文, 方腾, 马克平 (2008). 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地——群落组成与结构. 植物生态学报, 32, 262–273.]
- 责任编辑: 郝占庆 责任编辑: 王 葳



扫码加入读者圈  
听语音, 看问答