

浙江五岭坑原生常绿阔叶林群落的动态特征

周荣飞¹, 吴义松¹, 蔡焕满¹, 吴敏¹, 吴素美¹, 刘金亮², 吴友贵¹

(1. 钱江源-百山祖国家公园 庆元保护中心, 浙江 庆元 323800; 2. 温州大学 生命与环境科学学院, 浙江 温州 325035)

摘要: 为掌握原生常绿阔叶林的群落结构和物种多样性水平的动态特征, 选择浙江五岭坑现存的原生常绿阔叶林为研究对象, 对 1 个 1 hm² 和 4 个 30 m × 30 m 样方内胸径 ≥ 1 cm 树木 2012—2017 年的死亡、补员和生长情况进行统计分析。结果表明: (1) 2012—2017 年, 样地内胸径 ≥ 1 cm 的死亡树木共计 1 277 株, 隶属于 93 个物种, 分别占样地个体总数和物种总数的 12.21% 和 65.49%; 新增胸径 ≥ 1 cm 的树木 412 株, 隶属于 50 个物种, 分别占样地个体总数和物种总数的 3.94% 和 35.92%; 死亡植株个体数量与径阶之间存在极显著的指数负相关关系。(2) 年死亡率最高和最低的分别为海桐山矾 *Symplocos heishanensis* (9.27%) 和木荷 *Schima superba* (0.52%); 年补员率最高的为三花冬青 *Ilex triflora* (2.45%), 没有补员的物种有 7 个乔木树种; 相较而言, 灌木树种具有较高的死亡率和较高的补员率。(3) 胸径 ≥ 1 cm 的活立木的胸高断面面积增长比例为 4.59%, 平均胸径增长 0.55 cm; 而胸径 ≥ 5 cm 的活立木的胸高断面面积增长比例为 1.04%, 平均胸径增长 0.47 cm。以上结果说明, 浙江五岭坑亚热带原生常绿阔叶林群落个体死亡率较高, 补员率较低, 林下更新困难, 林木生长缓慢, 种群动态存在较大的种间差异。

关键词: 常绿阔叶林; 群落结构; 死亡率; 补员率; 胸径; 五岭坑

中图分类号: S718.54 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-3776 (2022) 05-0001-08

Dynamic Characteristics of Primary Evergreen Broad-leaved Forest in Wulingkeng Mountain, Zhejiang Province

ZHOU Rong-fei¹, WU Yi-song¹, CAI Huan-man¹, WU Min¹, WU Su-mei¹, LIU Jin-liang², WU You-gui¹

(1. Qingyuan Conservation Center of Qianjiangyuan-Baishanzu National Park of Zhejiang, Qingyuan 323800, China; 2. College of Life and Environmental Science of Wenzhou University, Wenzhou 325035, China)

Abstract: In August 2012, 3 sample plots with area of 100 m × 100 m were established in primary evergreen broad-leaved forest in Wulingkeng Mountain, Zhejiang province. Investigations were conducted on species, DBH, height, crown diameter, growth traits of woody plant with DBH ≥ 1 cm, and in 2017, the same investigation was carried out and with dead and new trees. The result demonstrated that 1 277 trees (up to 12.21% of the total ones) died from 2012 to 2017, belonged to 93 species and accounted for 65.49% of the total ones. There had 412 new trees with DBH ≥ 1 cm (3.94% of the total ones), belonged to 50 species (35.92% of the total ones). The number of dead trees had significant exponential negative relation with their diameter classes. The tree species with the highest annual mortality was *Symplocos heishanensis* (9.27%), while *Schima superba* had the lowest one (0.52%). The highest number of new tree was *Ilex triflora* (2.45%), and seven arbor species had no new trees during 2012 to 2017, while shrub had relative higher mortality and replacement rate than arbor species. The growth rate of the basal area of living wood with DBH ≥ 1 cm increased 4.59%, and the average DBH increased 0.55 cm. The growth rate of basal area of living wood with DBH ≥ 5 cm increased 1.04%, and the

收稿日期: 2022-04-12; 修回日期: 2022-07-22

基金项目: 百山祖国家公园科技项目资助 (2021KFLY10)

作者简介: 周荣飞, 工程师, 从事生物多样性保护研究; E-mail: qybszls@163.com。通信作者: 吴友贵, 高级工程师, 从事生物多样性保护研究; E-mail: qywyg@sina.com。

average DBH increased 0.47 cm. The results indicated that the subtropical primary evergreen broad-leaved forest had higher tree mortality and less new trees, meaning difficult understory regeneration and slow tree growth.

Key words: evergreen broad-leaved forest; community structure; mortality; replacement rate; DBH; Wulingkeng Mountain

亚热带常绿阔叶林是世界上主要森林植被类型之一, 主要分布在中国, 以中亚热带的常绿阔叶林最为典型^[1-4]。亚热带常绿阔叶林区域约占中国国土面积的 1/4, 其结构复杂, 生物多样性丰富, 生态系统服务功能强, 对我国经济社会的可持续发展及生态安全有着重要作用。由于长期的人类干扰, 中国亚热带常绿阔叶林绝大部分退化为次生林或被改造为人工林, 老龄林或原生林几乎丧失殆尽^[1,5-7]。百山祖国家公园内的五岭坑区块海拔为 560 ~ 1 300.7 m, 海拔跨度较大, 该山地常绿阔叶林长久未受较明显的人为干扰, 是目前我国罕见的保存完好的中亚热带原生常绿阔叶林, 具有很高的研究价值。鉴于对原生常绿阔叶林的研究较少, 研究原生常绿阔叶林的动态, 有助于我们掌握原生常绿阔叶林的群落结构、动态特征、物种多样性水平及其维持机制, 对于常绿阔叶林的保护和管理具有重要的意义, 目前已有文献对五岭坑原生常绿阔叶林进行了长期监测研究^[8-11]。

本文通过对五岭坑监测样地的数据分析, 以期了解群落的木本植物死亡和补员总体情况; 主要优势种群的一年死亡率、年补员率、种群大小变化率、物种相对适合度; 群落的胸高断面积及平均胸径的变化, 为制定国家公园重要自然生态系统的原真性和完整性保护措施提供科学依据, 也能为其他单位的森林管理提供参考, 同时, 还为森林资源二类调查常绿阔叶林小班测树因子判读以及森林资源年度监测数据更新提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况

研究区位于百山祖国家公园内的五岭坑区块, 地理位置为 119°3'10" ~ 119°4'38" E, 27°32'26" ~ 27°34'1" N, 面积为 439.3 hm²。地处我国东南沿海的闽浙丘陵中山区, 以侵蚀地貌为主, 山地坡度大多在 30° 以上, 基岩为侏罗纪火成岩, 海拔 800 m 以下为红壤, 800 m 以上以黄壤为主。该地区主要气候类型为亚热带湿润季风气候, 属“南岭闽瓯中亚热带”气候区, 但由于区内相对较高的海拔且植被较为茂密, 再加上其独特的地形和水文地理环境, 气候具有特殊性, 主要特点为温暖湿润、雨量充沛、温度低、雾日多、相对湿度大^[8]。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置 2012 年 8 月, 参照 CTFS (Center for Tropical Forest Science) 样地建设方案, 在五岭坑原生常绿阔叶林的主要分布区内, 建立 3 个 1 hm² (100 m × 100 m) 的样地, 分别命名为 1、2、3 号样地。将 3 号样地划分为 400 个 5 m × 5 m 小样方, 对所有胸径 ≥ 1 cm 的木本植物进行挂牌并记录树种名称, 测量其在所在小样方 (5 m × 5 m) 内的坐标, 在距离地表 1.3 m 处用围尺测量胸径, 并目测高度、冠幅、生长状况等。若植株距离地表 1.3 m 以下有分枝, 则同样测量分枝的胸径、高度、冠幅等^[8]。调查时发现, 1 hm² 内对角 (西南和东北) 的两个 30 m × 30 m 样方 (划分为 36 个 5 m × 5 m 小样方) 的物种数占总物种数的 90%, 几乎可以反映整个 1 hm² 内的物种组成, 因此, 在保证取样充分的前提下, 为了节约调查成本, 对于 1、2 号样地, 仅选择在每个样地的西南角和东北角分别调查 30 m × 30 m 的样方, 西南角样方命名为 01, 东北角样方命名为 02 (表 1)。

表 1 五岭坑常绿阔叶林样地自然概况
Table 1 Site condition of sample plots at evergreen broad-leaved forest in Wulingkeng Mountain

样地号	样方号	样方面积/m ²	经纬度	海拔/m	坡向/(°)	坡度/(°)	平均郁闭度
1	101	900	119°3'56.52" E, 27°32'56.76" N	733	N 325	32	0.707
1	102	900	119°3'57.96" E, 27°32'41.28" N	677	N 82	27	0.716
2	201	900	119°4'2.28" E, 27°32'47.4" N	808	N 345	30	0.598
2	202	900	119°4'4.8" E, 27°32'51.36" N	847	N 17	25	0.754
3	3	10 000	119°4'13.08" E, 27°32'58.56" N	974	N 93	30	0.788

注: 坡向列中 N 表示方向为北, 其后面的数字表示磁方位角。

2017年7月,按2012年的测量方法重新测量所有的样方个体胸径、树高等指标,并调查记录新增胸径 ≥ 1 cm的个体(补员个体),记录死亡的个体。用罗盘仪测量坡向、坡度,用鱼眼相机法测定平均郁闭度,用GPS测量样地中心海拔高度^[8]。

1.2.2 数据处理与统计

(1) 数据来源 木本植物采用调查获得的树种数量和胸径数据,分析群落主要树种的补员和死亡动态及种群大小变化趋势。其中,补员个体是指在第二次调查中新出现的胸径(DBH) ≥ 1 cm的个体;死亡个体是指在复查时找到后发现已经死亡或无法找到的第一次调查时记录到的胸径 ≥ 1 cm的植株。

(2) 相关关系回归分析 利用WPS表格进行死亡个体胸径(2012年初次调查时的胸径)与径级相关关系分析,计算公式和相关系数,并用 F 值和相关系数表进行显著性检验。

(3) 功能型划分 根据树种的生长型,将其分为乔木、小乔木、灌木三类;并根据树种的生长习性,将其分为常绿和落叶两类^[12]。

(4) 年死亡率、年补员率、种群大小变化率、种群适合度计算 将2012年时样地中株数大于50株的树种(即主要树种,共42个树种)作为研究对象,用标准化法计算年死亡率、年补员率、种群数量的变化和相对适合度。通过计算各个物种的年死亡率(M)和年补员率(R)参数来比较物种间的差异。

$$M = (\ln N_0 - \ln S_t) / T \quad (1)$$

$$R = (\ln N_t - \ln S_t) / T \quad (2)$$

式中, N_0 和 N_t 分别为某一树种在第一次和第二次调查时的个体数, S_t 是该树种在第一次和第二次调查时都存活的个体数, T 为两次调查的时间间隔。种群大小变化率采用年补员率和年死亡率的差值来表示,种群适合度用年补员率和年死亡率的比值来表示^[13-14]。

2 结果与分析

2.1 死亡和补员的总体情况

2012—2017年,在5个样方中,胸径 ≥ 1 cm的木本植物死亡株数为1277株,占2012年个体总数(10459株)的12.21%,隶属于93个物种,占物种总数(142种)的65.49%。死亡木本植物的最大胸径为44.8 cm,最小胸径为1.0 cm。样地内消失的胸径 ≥ 1 cm的物种有5种(垂株花 *Styrax dasycanthus*、毛果槭 *Acer nikoense*、苦槠 *Castanopsis sclerophylla*、宜昌茱萸 *Viburnum erosum* 和老鸦糊 *Callicarpa giraldii*),占物种总数的2.08%,这5种物种在2012年调查时皆为1株。

将5个样方内所有死亡树木的胸径按2 cm径阶进行整化,并绘制胸径-株数分布图(图1)。从图1中可看出,胸径为1.0~3.0 cm的死亡树木株数占

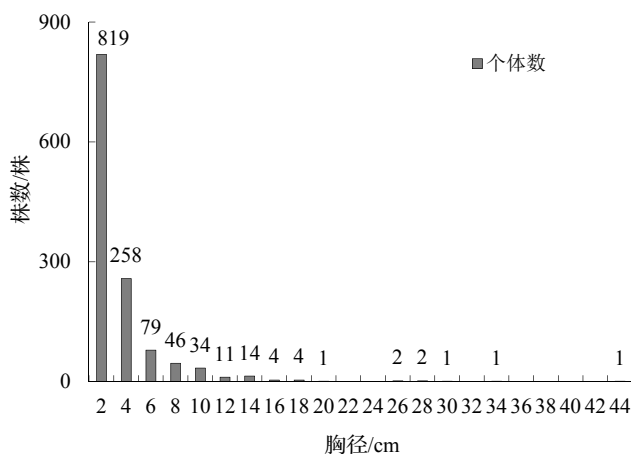


图1 死亡木本植物径级分布

Figure 1 Diameter class distribution of dead trees

绝大多数,占死亡树木总株数的64.18%;胸径为 $> 3.0 \sim 5.0$ cm的死亡树木株数占死亡树木总株数的20.14%;胸径为 $> 5.0 \sim 7.0$ cm的死亡树木株数占死亡树木总株数的6.13%。幼树(胸径1.0~7.0 cm)的死亡树木总数超过90%。死亡树木的径级呈倒“J”形分布。将同径级的死亡树木株数相加,将死亡株数(N)和径级(D ; cm)做回归分析,结果表明,死亡株数的自然对数与径级呈负线性相关(即死亡株数与径级呈指数负相关关系),经 F 检验和相关系数检验,线性回归关系均为极显著相关,其关系式可表示为: $\ln N = 5.061 - 0.157 D$, ($R^2 = 0.769$, $F = 43.90$, $P < 0.01$)。

2012—2017 年, 5 个样方合计补员 412 株, 隶属于 51 个物种, 分别占 2012 年个体总数和物种总数的 3.94% 和 35.92%。补员木本植物的最大胸径为 5.4 cm, 最小胸径为 1.0 cm。补员木本植物胸径 1.0~2.0 cm、>2.0~3.0 cm、>3.0~4.0 cm、>4.0~5.0 cm、>5.0~6.0 cm 的株数分别为 345、53、10、2、1 株。

2.2 不同功能型树种的死亡和补员分析

2012 年, 将 5 个样方中树木胸径 ≥ 1 cm 的个体按功能型分, 常绿树种和落叶树种分别为 10 316 株和 143 株; 乔木、小乔木和灌木分别为 3 847、3 776 和 2 836 株。

2017 年不同功能型树种的死亡和补员情况见图 2。由图 2 可知, 常绿树种和落叶树种的死亡比例分别为 12.22% 和 11.19%, 两者差别不大; 灌木、小乔木和乔木的死亡比例分别为 15.27%、10.75% 和 11.39%, 其中灌木的死亡比例明显高于乔木和小乔木。

常绿树种和落叶树种的补员比例分别占 3.96% 和 2.10%, 常绿树种的补员比例高于落叶树种; 灌木、小乔木和乔木的补员比例分别为 6.14%、3.73% 和 2.52%, 灌木的补员比例明显高于乔木和小乔木, 小乔木的补员比例高于乔木。

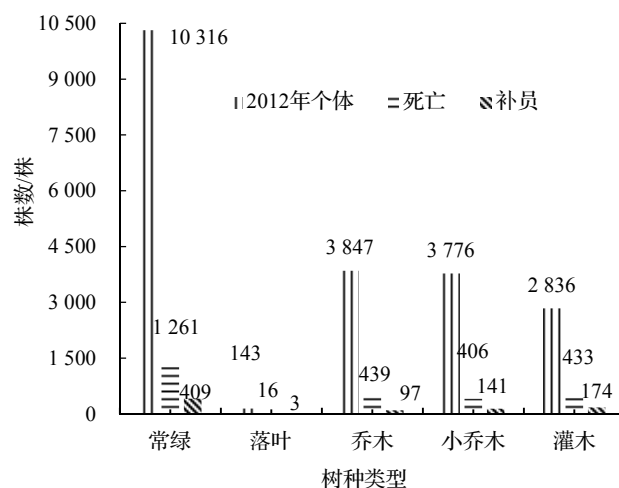


图 2 死亡和补员木本植物的生活型分布

Figure 2 Different life form distribution of dead and new trees

表 2 常绿阔叶林 42 个主要树种的年死亡率、年补员率、年变化率和适合度

Table 2 The annual mortality, new trees, population change rate and suitability of 42 main tree species in the sample plots

类型	树种	株数/株				死亡率 /%	补员率 /%	种群变 化率/%	适合度
		2012 年	2017 年	死亡	补员				
乔木	甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	903	764	159	20	3.87	0.53	-3.34	0.14
	厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	574	573	24	23	0.85	0.82	-0.03	0.96
	鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i>	403	377	37	11	1.93	0.59	-1.33	0.31
	木荷 <i>Schima superba</i>	236	230	6	0	0.52	0	-0.52	0
	短尾柯 <i>Lithocarpus brevicaudatus</i>	219	191	37	9	3.70	0.97	-2.74	0.26
	褐叶青冈 <i>Cyclobalanopsis stewardiana</i>	204	198	12	6	1.21	0.62	-0.60	0.51
	虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhamii</i>	165	155	10	0	1.25	0	-1.25	0
	香桂 <i>Cinnamomum subavenium</i>	130	125	11	6	1.77	0.98	-0.78	0.56
	树参 <i>Dendropanax dentiger</i>	125	124	5	4	0.82	0.66	-0.16	0.80
	米槠 <i>Castanopsis carlesii</i>	94	76	18	0	4.25	0	-4.25	0
	台湾冬青 <i>Ilex formosana</i>	90	86	6	2	1.38	0.47	-0.91	0.34
	红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	81	69	13	1	3.50	0.29	-3.21	0.08
	铁冬青 <i>I. rotunda</i>	75	70	7	2	1.96	0.58	-1.38	0.30
	日本杜英 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	74	72	4	2	1.11	0.56	-0.55	0.51
	黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	69	66	5	2	1.50	0.62	-0.89	0.41
	硬壳柯 <i>Lithocarpus hancei</i>	71	62	9	0	2.71	0	-2.71	0
	毛锥 <i>Castanopsis fordii</i>	63	54	10	1	3.46	0.37	-3.08	0.11
	石木姜子 <i>Litsea elongata</i> var. <i>faberi</i>	57	57	2	2	0.71	0.71	0	1.00
	紫果槭 <i>Acer cordatum</i>	56	54	3	1	1.10	0.37	-0.73	0.34
小乔木	赤楠 <i>Syzygium buxifolium</i>	758	755	47	44	1.28	1.20	-0.08	0.94
	浙江新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>chejiangensis</i>	582	560	48	26	1.72	0.95	-0.77	0.55
	杨梅叶蚊母树 <i>Distylium myricoides</i>	500	403	98	1	4.36	0.05	-4.31	0.01

表 2 (续)

类型	树种	株数/株				死亡率 /%	补员率 /%	种群变化率/%	适合度
		2012 年	2017 年	死亡	补员				
	浙江红山茶 <i>Camellia chekiangoleosa</i>	214	207	14	7	1.35	0.69	-0.67	0.51
	薄叶山矾 <i>Symplocos anomala</i>	190	176	17	3	1.87	0.34	-1.53	0.18
	显脉冬青 <i>Ilex editicostata</i>	160	149	14	3	1.83	0.41	-1.42	0.22
	三花冬青 <i>I. triflora</i>	131	130	16	15	2.61	2.45	-0.15	0.94
	凤凰润楠 <i>Machilus phoenicis</i>	129	109	27	7	4.70	1.33	-3.37	0.28
	黄杞 <i>Engelhardia roxburghiana</i>	101	82	19	0	4.17	0	-4.17	0
	细枝柃 <i>Eurya loquaiana</i>	93	93	6	6	1.33	1.33	0	1.00
	厚叶冬青 <i>I. merrilliana</i>	76	73	5	2	1.36	0.56	-0.81	0.41
	尾叶冬青 <i>I. wilsonii</i>	76	69	7	0	1.93	0	-1.93	0
	海桐山矾 <i>Symplocos heishanensis</i>	62	40	23	1	9.27	0.51	-8.77	0.05
	山矾 <i>S. sumuntia</i>	50	46	4	0	1.67	0	-1.67	0
	具毛常绿荚蒾 <i>Viburnum sempervirens</i> var. <i>trichophorum</i>	589	583	70	64	2.53	2.33	-0.20	0.92
灌木	峨眉鼠刺 <i>Itea omeiensis</i>	469	362	122	15	6.03	0.85	-5.18	0.14
	马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	411	391	34	14	1.73	0.73	-1.00	0.42
	乌药 <i>Lindera aggregata</i>	392	322	89	19	5.15	1.22	-3.93	0.24
	窄基红褐柃 <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i>	360	357	40	37	2.36	2.19	-0.17	0.93
	石斑木 <i>Rhaphiolepis indica</i>	138	124	25	11	4.00	1.86	-2.14	0.46
	江南越桔 <i>Vaccinium mandarinorum</i>	110	100	14	4	2.72	0.82	-1.91	0.30
	格药柃 <i>Eurya muricata</i>	111	104	8	1	1.50	0.19	-1.30	0.13
	短尾越桔 <i>Vaccinium carlesii</i>	62	51	14	3	5.12	1.21	-3.91	0.24

2.3 主要树种的变化

胸径≥1 cm 个体数量大于 50 株的有 42 种(树种), 其中乔木树种 19 种、小乔木树种 14 种、灌木树种 9 种。它们的年死亡率、年补员率、种群数量变化率和相对适合度见表 2。年死亡率最大的为黑山山矾(9.27%), 此外, 年死亡率大于 5% 的树种还有矩叶鼠刺、乌药和短尾越桔 3 种灌木。年死亡率最小的为木荷(0.52%), 年死亡率低于 1% 的还有厚皮香、树参和石木姜子, 这 4 个树种均为乔木树种。主要树种的平均年死亡率按功能型分, 灌木(3.46%)>小乔木(2.82%)>乔木(1.98%)。

补员率最高的为三花冬青(2.45%), 此外, 补员率大于 1% 的还有 3 个小乔木树种(赤楠、凤凰润楠、细枝柃)和 5 个灌木树种(具毛常绿荚蒾、乌药、窄基红褐柃、石斑木、短尾越桔)。没有补员的物种有 7 种乔木树种(木荷、虎皮楠、少叶黄杞、米楮、尾叶冬青、硬壳柯、山矾)。主要树种的平均年补员率按功能型分, 灌木(1.27%)>小乔木(0.70%)>乔木(0.48%)。

除了细枝柃和石木姜子的种群数量没有发生变化外, 其余 40 种的种群数量均在减少, 其中海桐山矾种群的变化率最大, 为-8.77%, 种群变化率低于-4% 的还有 4 种, 分别为杨梅叶蚊母树、少叶黄杞、米楮、矩叶鼠刺。主要树种的平均种群变化率按功能型分, 灌木(-2.19%)>小乔木(-2.11%)>乔木(-1.50%)。

种群适合度最大的为细枝柃和石木姜子(1.00), 种群适合度大于 0.9 的还有 5 种, 分别为赤楠、厚皮香、三花冬青、具毛常绿荚蒾和窄基红褐柃。没有补员的 7 种树种的种群适合度为 0。主要树种的平均适合度按功能型分, 灌木(0.42%)>小乔木(0.36%)>乔木(0.35%)。

从功能型上看, 主要树种的年死亡率、年补员率、种群变化率、适合度的平均值都表现出: 灌木>小乔木>乔木。

2.4 胸高断面积和平均胸径的变化

将 5 个样方中胸径≥1 cm 树木的胸高断面积和平均胸径变化情况进行统计, 结果见表 3。由表 3 可知, 胸

径 ≥ 1 cm 树木的胸高断面积增长比例为 4.59%，其中，树木胸高断面积增长比例最大的为 101 样方（6.82%）。102、201 和 202 号样方的树木胸高断面积增长比例都较小。102 号样方是由于树木的枯死比例较高（19.78%），在一定程度上影响了树木的胸高断面积增长比例。201 号样方则是因为死亡树木胸径偏大，死亡个体胸径 ≥ 10 cm 的有 12 株。202 号样方虽然树木的死亡率较低，但样地内死亡树木有径阶 26 cm、28 cm、30 cm 各 1 株，仅这 3 株大树的死亡，就使面积 900 m² 样地的胸高断面积减少了 5.70%。

5 个样方中胸径 ≥ 1 cm 树木的平均胸径增长范围为 0.44 ~ 1.21 cm，平均增长 0.55 cm，增长比例为 6.78%。其中，树木平均胸径增长最大的为 102 号样方，增长了 1.21 cm，增长比例为 11.53%。虽然 102 号样方树木有近 20% 的死亡比例，但枯死木主要集中在较小的径级，小径级树木死亡多反而提高了活立木平均胸径增长比例。另外，102 号样方中的树木少，在较大死亡比例的情况下，树木之间在空间、营养等方面的竞争相对不激烈，保留木得以较快生长，这也与样方中树木平均胸径增长较快存在一定的关系。201、202 和 3 号样方树木胸径的平均增长较小（0.44 ~ 0.52 cm），其中 202 号样方中树木平均胸径增长仅为 0.44 cm，这还是因为多株大树死亡的原因，较大地减少了“密而小”小样方树木的平均胸径。3 号样方中的死亡个体胸径 ≥ 10 cm 的树木有 29 株，其中胸径最大树木达到 44.8 cm（甜槠），从而较大地影响了样方树木的平均胸径。

表 3 样方活立木的胸高断面积和平均胸径变化情况
Table 3 Changes of basal area and average DBH of living wood in the sample plots

样方号	胸径 ≥ 1 cm								
	株数/株		胸高断面积			平均胸径			
	2012 年	2017 年	2012 年/m ²	2017 年/m ²	增长/%	2012 年/cm	2017 年/cm	差值/cm	增长/%
101	751	655	2.96	3.16	6.82	7.09	7.84	0.75	10.58
102	364	298	3.15	3.21	1.88	10.49	11.7	1.21	11.53
201	853	752	3.34	3.39	1.74	7.06	7.58	0.52	7.37
202	900	807	3.25	3.30	1.82	6.78	7.22	0.44	6.49
3	7 591	7 082	42.12	44.25	5.07	8.40	8.92	0.52	6.19
合计或平均	10 459	9 594	54.81	57.32	4.59	8.17	8.72	0.55	6.78

样方号	胸径 ≥ 5 cm								
	株数/株		胸高断面积			平均胸径/cm			
	2012 年	2017 年	2012 年/m ²	2017 年/m ²	增长/%	2012 年/cm	2017 年/cm	差值/cm	增长/%
101	228	219	2.66	2.90	8.93	12.18	12.99	0.81	6.73
102	138	122	3.03	3.11	2.59	16.71	18.02	1.31	7.72
201	238	228	3.00	3.09	0.86	12.68	13.13	0.45	3.79
202	201	197	2.92	2.97	0.86	13.60	13.85	0.25	1.99
3	2 051	1 952	38.91	39	0.23	15.54	15.95	0.41	2.64
合计或平均	2 856	2 718	50.51	51.03	1.04	15.00	15.47	0.47	3.12

为了给森林资源二类调查常绿阔叶林小班测树因子判读提供参考，计算 5 个样方中胸径 ≥ 5 cm 的活立木胸高断面积、平均胸径等变化情况，结果见表 3。由表 3 可知，5 个样方中胸径 ≥ 5 cm 的活立木胸高断面积增长比例为 1.04%，其中，活立木胸高断面积增长比例最大的为 101 号样方（8.93%），增长比例最小的为 3 号样方（0.23%），201 号样方和 202 号样方活立木胸高断面积的增长比例较小（均为 0.86%）。5 个样方中胸径 ≥ 5 cm 的活立木的平均胸径增长范围为 0.25 ~ 1.31 cm，平均增长 0.47 cm，增长比例为 3.12%。相较于胸径 ≥ 1 cm 的活立木，胸径 ≥ 5 cm 活立木的平均胸径增长范围更大，增长比例更小。其中，活立木平均胸径增长最大的为 102 号样方，增长了 1.31 cm；增长最小的为 3 号样方，增长了 0.25 cm。

3 讨论与结论

3.1 讨论

3.1.1 原生常绿阔叶林的死亡率和补员率 群落内个体的死亡原因较为复杂，除了种群自身的生长规律外，还

有种间竞争、环境因素、病虫害和人为干扰等诸多原因^[15-17]。自然稀疏是指在个体密度高的植物群落中,随着群落的生长,个体密度逐渐降低,直至达到平衡的现象,自然稀疏是群落的自我调节机能之一,通过密度调控把个体适应、种群数量动态、生物群落演替与生态系统稳定性联系起来^[18-20],只有通过死亡才能降低群落的密度,为存活个体提供足够的生长空间,维持生物量的增长,为了使群落获得长期的稳定性,死亡比例必须逐渐升高,并最终超过出生比例,正是受到“密度制约效应”和“非对称竞争”的影响,群落大小才会具有稳定的平衡状态^[21]。群落具有较高的枯死比例,表明该群落具有较强的自我调控能力,具有一定的稳定性^[18]。林冠层乔木的死亡对于群落结构的形成与维持起着重要作用,它能为某些动植物提供独特的生境,并影响群落的径级、年龄结构、林隙特征和不同层次植被的发育等^[22]。

本研究中,群落具有较高的死亡率和较低的补员率,这与百山祖中山常绿阔叶林群落具有基本相同的特征^[13],对于具体原因,本文没有深入研究。但这可能是暂时的,因为较高的死亡率,尤其是大树的死亡,会在原来较密的森林里形成较大的“林窗”,为周围的种子萌发、幼苗生长创造条件,必将迎来新一轮的较高补员率,只不过“林窗效应”在短期内未能显现,需要较长的时间,可能出现在第二次或第三次复查中。相反,较高的补员率,随着树木的生长,因营养、空间等可利用资源有限,“密度制约效应”显现,非对称竞争加剧,也必将有新一轮的较高死亡率。因而,可以辩证地理解,死亡率和补员率是相对的,同时也是互为条件的。补员是森林更新的基础,只有新的个体补员,才能实现森林更新。同时,死亡是森林更新的条件,只有老的个体不断死亡,才能为新的个体生长提供后续生长条件。树木的死亡和更新是自然现象,作为森林生态系统类型的自然保护区,一般不需要采取特殊的措施进行干预,但要减少人为干扰,除了科研监测人员外,严禁其他人员进入。

3.1.2 不同径级个体的死亡率 该常绿阔叶林群落死亡树木的径级呈倒“J”形分布,与活立木存在基本相同的分布^[8]。幼树(胸径 1.0~7.0 cm)的死亡总数超过 90%,这与百山祖常绿阔叶林、武夷山米槠林、海南岛霸王岭热带季雨林在中小径级时的死亡率较高的结论相吻合^[15,23-24]。这可能是因为幼树的大量存在会造成激烈的种内种间竞争,随着径级的增大,个体数量快速减少,即“活的多死的也多”。还可能是由于上层树木的优势不断的积累和放大,处于劣势的下层林木个体密度较大,光照不足,种内种间竞争强度较大,所以导致较高的死亡数量,这也表明群落内有较强的自疏和它疏作用^[18,20]。然而,常晓敏等研究认为对于不同径级的林木,各影响因子对树木死亡的影响权重不同,胸径<10 cm 时,林木相对断面积对树木死亡的影响最大^[16]。灌木树种补员率较高,而乔木树种补员率较低,这也说明灌木树种耐荫性强,在林下能够更好地更新,这是森林下层恢复力高的表现^[25]。

3.1.3 对森林蓄积量调查的参考 胸高断面积是计量群落生物量的主要依据之一^[12],而平均胸径是衡量森林群落的一个重要指标,同时也是计算林分蓄积量、林木生物量的依据之一。在森林资源二类调查中,经常采用估算树种组成、平均胸径、林分平均树高、单位面积胸径 ≥ 5 cm 的树木株数的方法来测算林分蓄积量。以上测树因子估算尤其是平均胸径估算往往具有较大的难度,对于没有丰富经验的工作人员来说,只有通过通过各种类型的森林中建立若干标准地,通过数据分析,来对标准地所在森林的测树因子加以确定,在此基础上对类似森林的测树因子进行估算。森林中除了活立木胸径在增大外,还有树木死亡和树木进径(胸径<5 cm 者长成胸径 ≥ 5 cm)影响着林分的平均胸径。死亡树木分布如果大径级比例较高,则会使平均胸径有减少的趋势,如本研究的 201、202 和 3 号样方;相反,死亡树木分布如果小径级比例较高,则使平均胸径有增加的趋势,如本研究的 102 号样方。

一般除了人为干扰(如采伐)、自然灾害(如台风、病虫害发生)导致大树被清除(或者死亡),天然异龄林不会有较大比例的进径,因而进径对平均胸径的影响不会像死亡树木的影响那么大。标准地是判读林分测树因子的参考,选择标准地时不仅其树高、胸径要有代表性,树木死亡情况也要有代表性。对于空间尺度不大的样地来说,需要综合考虑树木死亡对林分平均胸径的影响,做标准地时需要对树木的死亡情况加以分析,这样才能更加准确地判读整个林分的测树因子,这在具体实践中要引起注意。当一个生态系统的活生物量与总生物量开始围绕一个平均值波动时,即达到稳态^[12,26]。一个成熟稳定的常绿阔叶林,其生长相对较缓慢,在本研究中,5 年间,无论是对胸径 ≥ 1 cm 还是胸径 ≥ 5 cm 树木的统计,其平均胸径增长仅在 (0.50 ± 0.05) cm 左右,

这也为森林资源年度监测数据更新提供了参考。

3.2 结论

2012—2017 年,在浙江五岭坑原生常绿阔叶林群落 5 个样方中胸径 ≥ 1 cm 的树木死亡 1 277 株,占 2012 年个体总数(10 459 株)的 12.21%,隶属于 93 个物种,占物种总数(142 种)的 65.49%。死亡植株个体数量与径阶之间存在极显著的指数负相关关系。从功能型上看,灌木的死亡比例和补员比例明显高于乔木和小乔木,小乔木的补员比例高于乔木。主要树种的年死亡率、年补员率、种群变化率、适合度的平均值都表现出:灌木 > 小乔木 > 乔木。胸径 ≥ 1 cm 的活立木胸高断面面积增长比例为 4.59%,平均胸径增长 0.55 cm;而胸径 ≥ 5 cm 的活立木胸高断面面积增长比例为 1.04%,平均胸径增长 0.47 cm。以上研究结果说明,该亚热带原生常绿阔叶林群落个体死亡率较高,补员率较低,林下更新困难,林木生长缓慢,种群动态存在较大的种间差异。

参考文献:

- [1] 吴征镒. 中国植被[M]. 北京: 科学出版社, 1980: 306–363.
- [2] 宋永昌. 中国常绿阔叶林[M]. 北京: 科学出版社, 2013: 3–12.
- [3] 曹华, 张川英, 龚笑飞, 等. 遂昌县次生常绿阔叶林主要物种的生态位特征及种间联结[J]. 浙江林业科技, 2021, 41(05): 15–21.
- [4] JIN Y, RUSSO S E, YU M. Effects of light and topography on regeneration and coexistence of evergreen and deciduous tree species in a Chinese subtropical forest[J]. J Ecol, 2018, 106(4): 1634–1645.
- [5] 宋永昌, 陈小勇, 王希华. 中国常绿阔叶林研究的回顾与展望[J]. 华东师范大学学报: 自然科学版, 2005(1): 8.
- [6] WANG X H, KENT M, FANG, X F. Evergreen broad-leaved forest in Eastern China: Its ecology and conservation and the importance of resprouting in forest restoration[J]. For Ecol Manag, 2007, 245: 76–87.
- [7] SHANG K K, ZHANG Q P, DA L J, et al. Effects of natural and artificial disturbance on landscape and forest structure in Tiantong National Forest Park, East China[J]. Landsc Ecol Engin, 2014, 10: 163–172.
- [8] 周荣飞, 吴友贵, 叶珍林, 等. 百山祖保护区低山常绿阔叶林的群落特征和 α 多样性[J]. 西北林学院学报, 2014, 29(3): 62–66.
- [9] 吴友贵, 许大明. 天然阔叶林蓄积量调查的误差分析与控制[J]. 西北林学院学报, 2015, 30(2): 191–195.
- [10] 叶珍林, 周荣飞, 吴友贵, 等. 浙江五岭坑常绿阔叶林优势种群的生态位特征[J]. 生态科学, 2015, 34(4): 37–42.
- [11] 许大明, 叶珍林, 吴义松, 等. 浙江五岭坑常绿阔叶林冬青属植物的生态位特征[J]. 福建林业科技, 2015, 42(4): 23–28, 75.
- [12] 宋永昌. 植被生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2017: 148–152.
- [13] 陈小荣, 陈园园, 骆争荣, 等. 百山祖中山亚热带常绿阔叶林群落 5 年动态特征[J]. 浙江农林大学学报, 2013, 30(6): 821–829.
- [14] 汪殷华, 米湘成, 陈声文, 等. 古田山常绿阔叶林主要树种 2002–2007 年间更新动态[J]. 生物多样性, 2011, 19(2): 178–189.
- [15] 吴友贵, 许大明, 兰荣光, 等. 百山祖常绿阔叶林优势种群枯死木的结构特征[J]. 植物研究, 2015, 35(3): 436–442.
- [16] 常晓敏, 余新晓, 贾国栋, 等. 基于随机森林的不同径级树木死亡影响因子研究[J]. 生态学报, 2019, 39(21): 8003–8009.
- [17] 刘畅. 内蒙古大兴安岭不同森林类型树木死亡研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2016.
- [18] 周永斌, 殷有, 殷鸣放, 等. 白石砬子国家级自然保护区天然林的自然稀疏[J]. 生态学报, 2011, 31(21): 6469–6480.
- [19] 郑泽煜, 张灵, 千怀遂. 海拔梯度上森林植物群落自然稀疏规律[J]. 热带地理, 2017, 37(03): 392–399.
- [20] 张璐, 唐建军, 叶宝兴, 等. 植物群落密度调控研究进展[J]. 生态学报, 2010, 30(2): 455–461.
- [21] 张大勇, 王少鹏. 二十一世纪的理论生态学[J]. 生物多样性, 2020, 28(11): 1301–1303.
- [22] ZHANG Y J, MEINZER F C, HAO G Y, et al. Size-dependent mortality in a Neotropical savanna tree: the role of height-related adjustments in hydraulic architecture and carbon allocation[J]. Plant Cell Environ, 2009, 32: 1456–1466.
- [23] 刘万德, 臧润国, 丁易, 等. 海南岛霸王岭热带季雨林树木的死亡率[J]. 植物生态学报, 2010, 34(8): 946–956.
- [24] 郭连金, 徐卫红. 武夷山米槎种群结构及谱分析[J]. 植物研究, 2012, 32(1): 105–109.
- [25] 党承林, 王崇云, 王宝荣, 等. 植物群落的演替与稳定性[J]. 生态学杂志, 2002, 21(2): 30–35.
- [26] 杨持. 生态学: 第 2 版[M]. 北京: 高等教育出版社, 2008.