



•研究报告•

云南鸡足山亚热带半湿润常绿阔叶林20 ha动态监测样地木本植物生境关联与群落数量分类

张楚然^{1,2}, 李生发³, 李逢昌³, 唐志忠³, 刘辉燕³, 王丽红³, 顾荣², 邓云^{2,4*}, 张志明^{1,5}, 林露湘^{2,4}

1. 云南大学生态与环境学院西南跨境生态安全教育重点实验室, 昆明 650091; 2. 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, 云南勐腊 666303; 3. 大理市余金庵国有林场, 云南大理 671009; 4. 云南西双版纳森林生态系统国家野外科学观测研究站, 云南勐腊 666303; 5. 云南大学生态与环境学院暨云南省高原山地生态与退化环境修复重点实验室, 昆明 650091

摘要: 亚热带半湿润常绿阔叶林是中国西部中亚热带地区的地带性植被, 大理鸡足山是其连续分布面积最大的区域之一。本研究以云南鸡足山亚热带半湿润常绿阔叶林20 ha动态监测样地为研究对象, 分析了木本植物分布与生境的关联性, 并对其进行群落数量分类。结果表明: 该样地中共有43,424个DBH ≥ 1 cm的独立生长的木本植物个体, 分属31科57属92种。科的区系成分以热带为主, 占67.7%; 属的区系成分以温带为主, 占50.9%; 种的区系成分以中国特有种为主, 占42.4%。物种-生境关联分析的结果表明, 在52个目标物种中, 有44个物种至少与一种生境具有显著正关联, 有35个物种至少与一种生境具有显著负关联, 说明生境过滤在该样地的木本植物分布中具有重要作用。低海拔山谷是具有显著关联物种最多的生境, 反映了该生境对物种具有强烈的过滤作用。该样地的群落分类主要受凹凸度和海拔这两个地形因素的影响, 可分为3个群丛: (1)紫药女贞+五柱滇山茶-白柯+银木荷群丛(*Ligustrum delavayanum*+*Camellia yunnanensis*-*Lithocarpus dealbatus*+*Schima argentea* Association); (2)珍珠花+美丽马醉木-银木荷+白柯群丛(*Lyonia ovalifolia*+*Pieris Formosa*-*Schima argentea*+*Lithocarpus dealbatus* Association); (3)云南金叶子+云南越桔-白柯+银木荷群丛(*Craibiodendron yunnanense*+*Vaccinium duclouxii*-*Lithocarpus dealbatus*+*Schima argentea* Association)。本研究可为进一步开展亚热带半湿润常绿阔叶林的群落构建与物种共存研究提供科学基础。

关键词: 植物区系组成; 生境关联; 多元回归树; 群落分类; 亚热带半湿润常绿阔叶林; 鸡足山

张楚然, 李生发, 李逢昌, 唐志忠, 刘辉燕, 王丽红, 顾荣, 邓云, 张志明, 林露湘 (2024) 云南鸡足山亚热带半湿润常绿阔叶林20 ha动态监测样地木本植物生境关联与群落数量分类. 生物多样性, 32, 23393. doi: 10.17520/biods.2023393.

Zhang CR, Li SF, Li FC, Tang ZZ, Liu HY, Wang LH, Gu R, Deng Y, Zhang ZM, Lin LX (2024) Habitat association and community classification of woody plants in the 20 ha forest dynamics plot of subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forest in the Jizu Mountains, Yunnan. Biodiversity Science, 32, 23393. doi: 10.17520/biods.2023393.

Habitat association and community classification of woody plants in the 20 ha forest dynamics plot of subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forest in the Jizu Mountains, Yunnan

Churan Zhang^{1,2}, Shengfa Li³, Fengchang Li³, Zhizhong Tang³, Huiyan Liu³, Lihong Wang³, Rong Gu², Yun Deng^{2,4*}, Zhiming Zhang^{1,5}, Luxiang Lin^{2,4}

1 Key Laboratory for Transboundary Ecoscience of Southwest China of Ministry of Education, School of Ecology and Environmental Science, Yunnan University, Kunming 650091

2 Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

3 Yujin'an State-owned Forest Farm, Dali, Yunnan 671009

收稿日期: 2023-10-18; 接受日期: 2023-11-30

基金项目: 云南省基础研究专项重大项目(202101BC070002)、云南省重点研发计划(202303AC100009)、NSFC-云南联合基金(U1902203)、东南亚生物多样性研究中心(151C53KYSB20200019)和云南省科技厅科技人才与平台计划项目(202205AM070005)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dy@xtbg.org.cn

<https://www.biodiversity-science.net>

4 National Forest Ecosystem Research Station at Xishuangbanna, Mengla, Yunnan 666303

5 School of Ecology and Environmental Science & Yunnan Key Laboratory for Plateau Mountain Ecology and Restoration of Degraded Environments, Yunnan University, Kunming 650091

ABSTRACT

Aims: In western China, the subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forest in Dali is one of zonal vegetation areas, with the largest continuous distribution in the Jizu Mountains. This study surveys the species composition, habitat association, and community types within a 20 ha forest dynamics plot, in order to lay a scientific foundation for the study of community assembly mechanisms and species coexistence within the subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forests, and to provide a theoretical basis for biodiversity conservation in this kind of vegetational zone.

Methods: In 2021–2022, applying the protocol set forth by CTFS-ForestGEO, we established a 20 ha subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forest dynamics plot in the Yujin'an State-owned Forest Farm in Dali, Yunnan Province. In this plot, all free-standing woody plants with DBH ≥ 1 cm were tagged, measured, and identified at the species level. Using the collected data, we analyzed floristic composition, community classification via a multivariate regression tree, and habitat association based on the spatial point pattern method.

Results: In the allotted zone, there were 43,424 individuals with DBH ≥ 1 cm, spanning 31 families with 57 genera and specific 92 species. The areal-type of families were predominantly tropical, which accounted for 67.7% of families; the areal-type of genera were predominantly temperate, which accounted for 50.9% of genera; and the areal-type of species were predominantly endemic (to China), which accounted for 42.4% of species. Among 52 targeted species, 44 had significant positive associations with at least one habitat and 35 had significant negative associations with at least one habitat. The habitat type with the largest amount of species significantly associated was low-altitude valleys. Within the forest dynamics plot, the community type was mainly affected by convexity and altitude, and could be divided into three associations: (1) *Ligustrum delavayanum*+*Camellia yunnanensis*–*Lithocarpus dealbatus*+*Schima argentea* Association; (2) *Lyonia ovalifolia*+*Pieris Formosa*–*Schima argentea*+*Lithocarpus dealbatus* Association; (3) *Craibiodendron yunnanense*+*Vaccinium duclouxii*–*Lithocarpus dealbatus*+*Schima argentea* Association.

Conclusion: Semi-humid evergreen broad-leaved forest is the representative vegetation of the plot, which is the horizontal zonal vegetation within the subtropical zone in western China. The vast majority of species in the plot have significant association with habitat, which suggests that habitat filtering plays an important role in the distribution of woody plants in this area. Topography dominates the classification of community types.

Key words: floristic composition; habitat association; multivariate regression tree; community classification; subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forest; Jizhu Mountains

亚热带半湿润常绿阔叶林主要分布于滇中高
原海拔1,500–2,600 m的地区, 是中国西南特有的植
被类型, 可视为与中国东部典型中亚热带常绿阔叶
林相对应的西部亚热带地区的水平地带性植被(姜
汉桥, 1980; 朱华, 2021), 以滇青冈(*Quercus*
schottkyana)、白柯(*Lithocarpus dealbatus*)、高山锥
(*Castanopsis delavayi*)、元江锥(*C. orthacantha*)、黄
毛青冈(*Quercus delavayi*)和银木荷(*Schima argentea*)
为代表树种。受经济和人口快速增长的影响, 除在
一些自然保护区外, 大部分半湿润常绿阔叶林已被
破坏, 形成萌生灌丛状次生植被和次生林(朱华,
2021)。目前对亚热带半湿润常绿阔叶林的研究仍相
对缺乏, 前期的研究通常仅在较小的空间尺度上建
立临时样方对目标群落进行调查(彭明春和党承林,
1999; 李帅锋等, 2008; 李小双等, 2012), 难以揭示
物种的空间分布及其环境驱动机制并进一步探究

群落构建与物种共存机制。大型森林动态监测样地
(forest dynamics plot)是长期、固定进行生物多样性
综合研究的平台, 能够通过长期定位观测来研究森
林群落的动态发展规律(马克平, 2017)。2021–2022
年, 中国科学院西双版纳热带植物园与大理市余金
庵国有林场在大理鸡足山亚热带半湿润常绿阔叶
林连续分布的地段合作建立了一个面积20 ha的森
林动态监测样地, 用于开展亚热带半湿润常绿阔叶
林的森林生物多样性及生态系统功能维持机制的
长期定位观测研究。

一直以来, 生物多样性的维持机制都是生态学
研究的核心论题(Wright, 2002), 但目前还没有一个
普适性的理论能够用来解释生物多样性的维持。
HilleRisLambers等(2012)指出群落构建是多个尺度
的生态学过程共同作用的结果, 其中生境过滤
(habitat filtering)和生物间的相互作用是局域群落构

建的两个基本驱动力(Diamond, 1975; Chesson, 2000)。生境过滤是指通过地形、土壤、光照、水分等生境因子对进入该生境的物种进行筛选的过程(Keddy, 1992), 其核心观点是物种在不同的生境中具有不同的适合度(米湘成等, 2022)。物种在适宜生境中多度更高, 更具竞争优势, 而在不适宜生境中多度较低甚至没有个体分布(Silvertown, 2004; Yamada et al, 2007)。物种的多度、分布和存活状态会随着非生物环境梯度的变化而变化, 这已成为检验生境过滤的条件之一(米湘成等, 2022)。生境过滤使得具有不同生态位的物种通过资源利用的差异占据不同的空间和资源以实现共存, 在异质性生境中维持了群落的物种多样性(Grubb, 1977)。在生境过滤的作用下, 物种普遍对生境存在偏好, 这可以通过物种-生境的关联性来检验, 这是一种揭示非生物环境因子在物种空间分布中的重要性的方法, 目前已被广泛应用于热带和亚热带森林物种-生境关联的研究中(Harms et al, 2001; Comita et al, 2007; Lai et al, 2009; Vincent et al, 2011)。

生境的异质性影响了物种的空间分布格局, 进而驱动群落物种组成在空间上的变化, 并形成不同的群落。群落分类是植被调查和研究最基础的内容之一, 同时也是最复杂和最具有争论性的问题之一。数量分类能够客观、准确地揭示植被、植物群落及植物与环境之间的生态关系, 已成为植被自然分类的重要手段(张峰和张金屯, 2000; 赖江山等, 2010)。常用的数量分类方法包括双向指示种分析(TWINSPAN)、群落聚类、群落排序等, 但这几种方法的分类结果都需要进行人为判别, 不完全符合自然分类的原则。同时, 大型森林动态监测样地内的样方在空间上并不独立, 具有很强的空间自相关, 因此上述常用的数量分类方法都不适用于大型森林动态监测样地。多元回归树(multivariate regression trees, MRT)是一种较新的数量分类方法, 它能够综合环境和物种数据对群落进行划分, 且分类结果经过交叉验证, 无须再进行人为确定, 避免了植被分布因具有连续性而难以划分边界的问题。此外, 多元回归树不要求样方的空间独立性, 在划分大型森林动态监测样地的连续样方时具有更大的优势(张文静等, 2015)。该方法已在古田山中亚热带常绿阔叶林24 ha动态监测样地(以下简称古田山

样地)(赖江山等, 2010)、弄岗北热带喀斯特季节性雨林15 ha动态监测样地(以下简称弄岗样地)(黄甫昭等, 2014)、云南普洱季风常绿阔叶林30 ha动态监测样地(李帅锋等, 2020)、云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地(施国杉等, 2021)等样地有广泛应用。

本研究基于大理鸡足山亚热带半湿润常绿阔叶林20 ha动态监测样地(以下简称鸡足山样地)第一次清查数据, 将回答如下科学问题: (1)亚热带半湿润常绿阔叶林具有怎样的物种组成与植物区系特征? (2)亚热带半湿润常绿阔叶林群落中木本植物与地形生境是否具有显著的关联性? 地形因子是否能够塑造亚热带半湿润常绿阔叶林不同群丛的空间分布格局? 本研究将为亚热带半湿润常绿阔叶林的群落构建与物种共存机制研究奠定基础, 并为该森林类型的生物多样性保护提供理论依据与决策支持。

1 材料与方法

1.1 研究区域及样地概况

鸡足山位于云南省大理白族自治州, 地跨宾川县、大理市和鹤庆县, 海拔1,780–3,240 m。鸡足山属于滇中高原西北部、横断山脉东南边缘, 受西南季风控制, 有明显的雨季和旱季, 每年5–10月为雨季, 11月至次年4月为旱季(彭明春和党承林, 1999)。鸡足山植被具有典型的喜马拉雅植物区系特征, 组成植被的优势种有很大一部分是中国特有种(彭明春和党承林, 1999)。目前, 大理鸡足山保留了滇中高原分布面积最大的一片亚热带半湿润常绿阔叶林。

鸡足山样地位于大理白族自治州大理市双廊镇, 东西宽400 m, 南北长500 m, 样地整体位于山体朝北的阴坡。根据从WorldClim数据库(<http://worldclim.org>) (Fick & Hijman, 2017)中提取的气象数据, 当地年均温11.2℃, 最高温20.5℃, 最低温-1.9℃, 年降水量836 mm。样地内平均海拔2,605.2 m, 最高2,707.1 m, 最低2,503.1 m, 高差204.0 m, 山脊和沟谷交错分布(图1)。样地内植物群落发育成熟, 结构完整, 原真性高, 物种组成也具有很高的代表性。参照美国史密森热带森林科学研究中心(CTFS-ForestGEO)的样地建设标准(Condit,

1998), 以样地西南角(25°59' N, 100°19' E)为原点, 用全站仪将样地划分为500个20 m × 20 m的样方(基本统计单元), 再将每个20 m × 20 m的样方进一步划分为16个5 m × 5 m的小样方(基本调查单元), 对小样方内所有独立生长的胸径(DBH) ≥ 1cm的木本植物个体的主干和分枝进行刷漆标记、编号挂牌, 并进行DBH测量、坐标测定和物种鉴定, 记录其生长状态等信息。

1.2 数据分析

1.2.1 重要值

基于相对多度和相对胸高断面积来计算物种的重要值(IV)(赖江山等, 2010):

$$IV = (\text{相对多度} + \text{相对胸高断面积})/2 \quad (1)$$

其中, 相对多度是指某一物种的个体数占所有个体数的百分比; 相对胸高断面积是指某一物种所有个体的胸高断面积(包括分枝)在所有个体胸高断面积中所占的比例。

基于相对多样性、相对密度和相对优势度来计算科重要值(Linares-Palomino & Alvarez, 2005):

$$\text{科重要值} = (\text{相对多样性} + \text{相对密度} + \text{相对优势度})/3 \quad (2)$$

其中, 相对多样性是指一个科的物种数占总物种数的百分比, 相对密度是指一个科的所有独立个体数占所有个体数的百分比, 相对优势度是指一个科的所有物种个体(包括分枝)胸高断面积占所有个体胸高断面积的百分比。

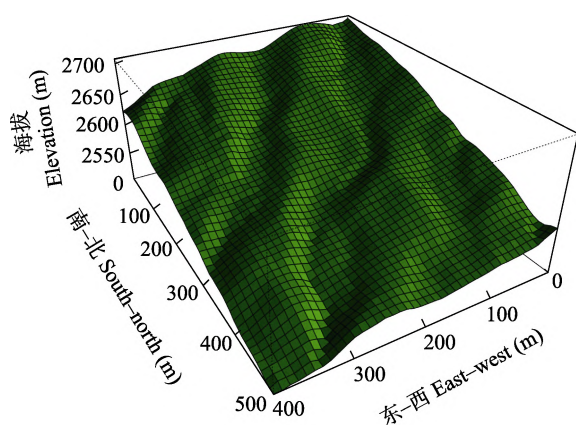


图1 云南鸡足山亚热带半湿润常绿阔叶林20 ha动态监测样地的三维地形图

Fig. 1 Three-dimensional topographic map of the 20 ha forest dynamics plot of subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forest in the Jizu Mountains, Yunnan

根据Hubbell和Foster (1986)的定义, 平均每公顷出现的个体数 ≤ 1的物种为稀有种, 则本样地的稀有种为总个体数 ≤ 20的物种。

1.2.2 植物区系特征

参照《中国被子植物科属综论》(吴征镒等, 2003)和《种子植物分布区类型及其起源和分化》(吴征镒等, 2006), 对样地中的木本植物进行科、属、种的区系类型划分, 并分析各个分布区类型所占的比例, 获得鸡足山样地木本植物的区系特征。

1.3 物种-生境关联

1.3.1 目标物种和生境划分

为保证进行物种-生境关联检验的样本量和准确性, 本研究选择样地内个体数不少于20且分布样方不少于5个的52个目标物种进行物种-生境关联的分析。地形一直被认为是影响木本植物空间分布的重要因素(Harms et al, 2001; Gunatilleke et al, 2006; Comita et al, 2007), 因此, 本研究根据海拔、坡度和凹凸度3个地形因子将整个样地所有500个20 m × 20 m的样方划分为6类生境: 高海拔山脊(海拔 ≥ 2,605.2 m, 坡度 < 22.22°, 凹凸度 > 0 m)、高海拔山坡(海拔 ≥ 2,605.2 m, 坡度 ≥ 22.22°, 凹凸度 > 0 m)、高海拔山谷(海拔 ≥ 2,605.2 m, 凹凸度 < 0 m)、低海拔山脊(海拔 < 2,605.2 m, 坡度 < 22.22°, 凹凸度 > 0 m)、低海拔山坡(海拔 < 2,605.2 m, 坡度 ≥ 22.22°, 凹凸度 > 0 m)和低海拔山谷(海拔 < 2,605.2 m, 凹凸度 < 0 m)(图2, 附录1)。

1.3.2 物种-生境关联性检验

物种-生境之间的关联性分析是通过比较物种在生境中分布的真实值与随机值的差异来进行。随机值的获得需要通过一定的随机化手段来打破目标物种对生境的潜在依赖关系。目前, 主要有两种方法可以打破这种关系, 一种是随机化物种分布与生境的相对位置的环面检验(Torus-translation)(Harms et al, 2001; Comita et al, 2007), 另一种是随机化物种个体空间位置的点格局分析方法(杨庆松等, 2020; Zuleta et al, 2020)。本研究选择随机化物种个体空间位置的点格局分析方法, 通过构建同质化泊松模型对每个物种的个体位置进行随机模拟(随机199次), 以模拟目标物种在6类生境中的随机空间分布。如果目标生境中某物种的真实相对密度大于或小于97.5%的随机相对密度, 则确定目标物种与

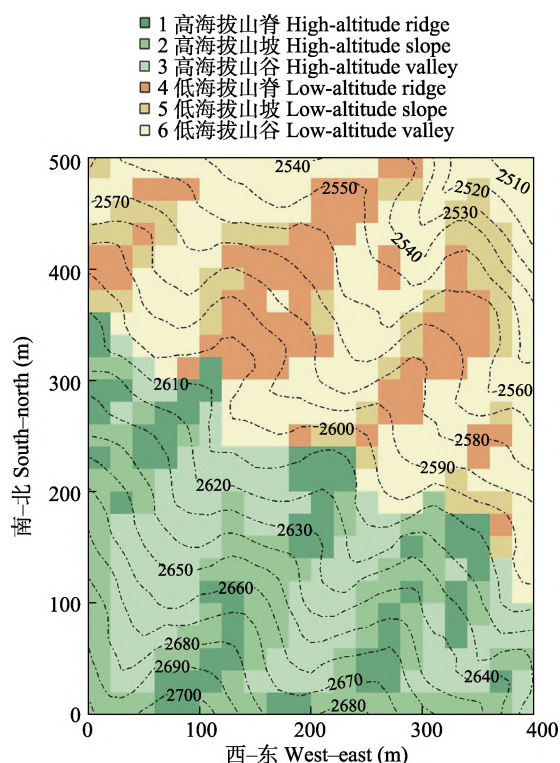


图2 云南鸡足山亚热带半湿润常绿阔叶林20 ha动态监测样地的6类生境

Fig. 2 The six habitat types in the 20 ha forest dynamics plot of subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forest in the Jizu Mountains, Yunnan

该生境存在统计学上的正关联或负关联(双尾检验的显著性水平为0.05), 否则, 认为目标物种与该生境之间没有显著关联(杨庆松等, 2020; Zuleta et al, 2020)。物种-生境关联分析由R 4.2.2软件中的spatstat包(Baddeley & Turner, 2015)和shar包(Hesselbarth, 2021)完成。

1.4 群落数量分类

1.4.1 多元回归树

本研究采用多元回归树方法对鸡足山样地的植被进行群落数量分类。该方法基于二歧式分割法, 将环境因子作为节点, 通过交叉验证来进行误差的计算, 拟合基于相对误差(RE)和交叉验证的相对误差(CVRE), 把尽可能同质的样方归为一类(De'Ath & Fabricius, 2000; De'Ath, 2002; 张文静等, 2015)。本研究选择目前常用的剪枝规则1-SE对多元回归树进行剪枝(De'Ath, 2002), 它能够同时兼顾树的大小和误差大小, 从而得到最优的群落分类结果(附录2)。将样地内92个木本植物在500个20 m × 20 m

样方内的重要值作为因变量建立物种-样方矩阵, 选择每个样方的海拔、坡度、坡向和凹凸度等地形因子作为自变量建立地形因子-样方矩阵。4个地形因子的计算参照森林动态监测样地的常用方法(Harms et al, 2001; Valencia et al, 2004)。多元回归树分析由R 4.2.2软件中的mvpart和MVPARTwrap包完成(De'Ath, 2006)。

1.4.2 群丛划分修正和命名规则

由于群落在空间分布上的连续性, 还需要对多元回归树的分类结果进行校正, 使群落类型在空间上连续(赖江山等, 2010)。具体修正方法为: 如果一个样方与周围分布的8个样方均不属于同一个群丛, 则根据周围样方所属群丛的比例大小进行修正; 若该样方处在样地边缘, 则根据其周围的5个或3个样方所属群丛的比例大小进行修正。

参考宋永昌(2001)关于群丛定义的修订和中国常绿阔叶林的群丛命名规则(宋永昌, 2004; 宋永昌等, 2013), 采用以乔木上层优势种为主、灌木或小乔木标志种为辅的命名原则。指示值最大的两个灌木或小乔木物种作为标志种放在群丛名称的前面, 重要值最大的两个上层乔木物种作为优势种放在群丛名称的后面。优势种与标志种之间用“-”连接, 两个标志种或优势种之间用“+”连接, 指示值或重要值高的排在后面。

物种指示值(Dufrêne & Legendre, 1997)采用R 4.2.2软件labdsv包中的indval函数计算(Roberts, 2006), 其范围在0-1之间, 数值越大表明该物种在群丛中的指示作用越大。

上述统计分析和作图应用R 4.2.2 (R Core Team, 2022)完成。

2 结果

2.1 物种组成

鸡足山样地独立生长的木本植物个体数为43,424 (包括分枝数则为59,316), 分属于31科57属92种, 其中常绿树种61个, 落叶树种28个, 半常绿树种3个, 分别占总物种数的66.3%、30.4%和3.3%(附录3)。该样地以银木荷和白柯为优势种。重要值排名前20的物种的个体数占样地总个体数的92.6%(表1)。鸡足山样地共有40个稀有种(DBH ≥ 1 cm的木本植物个体), 占总物种数的43.5%, 而其个体数仅占

表1 云南鸡足山亚热带半湿润常绿阔叶林20 ha动态监测样地重要值排名前20的物种
Table 1 Top 20 species with the highest importance values in the 20 ha forest dynamics plot of subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forest in the Jizu Mountains, Yunnan

序号 Rank	物种 Species	个体数 Individual no.	相对多度 Relative abundance (%)	相对胸高断面面积 Relative basal area (%)	重要值 Importance value
1	银木荷 <i>Schima argentea</i>	13,313	30.66	28.86	29.76
2	白柯 <i>Lithocarpus dealbatus</i>	4,970	11.45	36.29	23.87
3	尼泊尔栎木 <i>Alnus nepalensis</i>	516	1.19	10.87	6.03
4	响叶杨 <i>Populus adenopoda</i>	2,958	6.81	4.13	5.47
5	五柱滇山茶 <i>Camellia yunnanensis</i>	3,148	7.25	0.76	4.00
6	元江锥 <i>Castanopsis orthacantha</i>	736	1.69	4.66	3.18
7	厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	1,952	4.50	1.08	2.79
8	云南越桔 <i>Vaccinium duclouxii</i>	1,852	4.26	0.92	2.59
9	云南金叶子 <i>Craibiodendron yunnanense</i>	1,401	3.23	1.09	2.16
10	云南凹脉柃 <i>Eurya cavinervis</i>	1,571	3.62	0.44	2.03
11	紫药女贞 <i>Ligustrum delavayanum</i>	1,569	3.61	0.21	1.91
12	云南松 <i>Pinus yunnanensis</i>	248	0.57	3.24	1.91
13	蓝黑果荚蒾 <i>Viburnum atrocyaneum</i>	1,334	3.07	0.33	1.70
14	白碎米花 <i>Rhododendron spiciferum</i> var. <i>album</i>	1,295	2.98	0.10	1.54
15	山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	974	2.24	0.61	1.43
16	头状四照花 <i>Cornus capitata</i>	300	0.69	1.85	1.27
17	锥序荚蒾 <i>Viburnum pyramidatum</i>	524	1.21	0.75	0.98
18	怒江红山茶 <i>Camellia saluenensis</i>	749	1.72	0.13	0.93
19	江南越桔 <i>Vaccinium mandarinorum</i>	558	1.28	0.33	0.81
20	石灰花楸 <i>Sorbus folgneri</i>	253	0.58	0.70	0.64
总计 Total		40,221	92.62	97.33	94.98

样地总个体数的0.5% (附录3)。

山茶科、壳斗科和杜鹃花科是样地内的优势科 (表2), 其中, 山茶科是个体数最多和胸高断面面积最大的科。蔷薇科共有8属12种, 杜鹃花科共有5属14种, 是样地内物种最丰富的科; 杜鹃花属 (*Rhododendron*)包括7个物种, 是物种最丰富的属。样地内有18个科仅1属1种(附录4)。

2.2 植物区系组成特征

鸡足山样地科的区系成分以热带成分为主, 占所有科的67.7%, 其中世界广布种和泛热带分布型占比最高, 均达29.0%, 其次为东亚(热带、亚热带)及南美间断分布型, 达9.7%; 科的温带成分占比达29.0%。属的区系成分以温带成分为主, 占所有属的50.9%, 其中北温带广布型占比最高, 达36.8%, 其次为东亚及北美间断分布型, 达12.3%; 属的热带成分占比达38.6%。种的区系成分以中国特有种为主, 占总物种数的42.4%, 其次为温带成分物种, 达28.3%。样地中中国-喜马拉雅分布型和中国特有种共有53个, 占总物种数的57.6%, 体现出亚热带半

湿润常绿阔叶林作为中国西部中亚热带地带性植被的独特性和代表性(表3)。

2.3 物种-生境关联检验

52个目标物种中有45个物种至少与一种生境呈现显著的正关联或负关联, 其中, 有44个物种至少与一种生境呈正关联, 有35个物种至少与一种生境呈负关联, 有7个物种对任何一种生境都没有显著关联(表4)。低海拔生境中正关联的物种更多, 而高海拔生境中负关联的物种更多。低海拔山谷是有显著关联物种最多的生境, 同时也是正关联物种最多的生境(表4)。

五柱滇山茶(*Camellia yunnanensis*)、头状四照花(*Cornus capitata*)等物种与山谷呈显著正相关, 而与其他生境呈显著负相关(表5, 图3)。云南金叶子(*Craibiodendron yunnanense*)、尼泊尔栎木(*Alnus nepalensis*)、银木荷等物种更偏好分布于山坡和山脊生境(表5, 图3)。白柯等物种与高海拔生境呈显著正相关; 江南越桔(*Vaccinium mandarinorum*)、白碎米花(*Rhododendron spiciferum* var. *album*)、云南越

表2 云南鸡足山亚热带半湿润常绿阔叶林20 ha动态监测样地重要值排名前10的科

Table 2 Top 10 families with the highest importance values in the 20 ha forest dynamics plot of subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forest in the Jizu Mountains, Yunnan

序号 Rank	科名 Family	属数 No. of genera	种数 No. of species	相对多样性 Relative diversity (%)	相对密度 Relative density (%)	相对优势度 Relative dominance (%)	重要值 Importance value
1	山茶科 Theaceae	4	5	5.38	47.74	31.26	28.13
2	壳斗科 Fagaceae	4	10	10.75	13.70	41.99	22.15
3	杜鹃花科 Ericaceae	5	14	15.05	14.81	3.14	11.00
4	蔷薇科 Rosaceae	8	12	12.90	1.46	1.13	5.17
5	桦木科 Betulaceae	1	1	1.08	1.19	10.87	4.38
6	杨柳科 Salicaceae	2	2	2.15	6.81	4.14	4.37
7	忍冬科 Caprifoliaceae	2	5	5.38	4.74	1.11	3.74
8	樟科 Lauraceae	3	4	4.30	2.80	0.68	2.59
9	木樨科 Oleaceae	2	3	3.23	3.65	0.22	2.37
10	松科 Pinaceae	1	2	2.15	0.91	3.47	2.18
总计	Total	32	58	62.37	97.82	98.00	86.08

表3 云南鸡足山亚热带半湿润常绿阔叶林20 ha动态监测样地科、属、种的区系组成

Table 3 Areal types of families, genera and species in the 20 ha forest dynamics plot of subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forest in the Jizu Mountains, Yunnan

序号 Rank	分布区类型 Areal-types	科数 No. of families	属数 No. of genera	种数 No. of species
1	世界广布 Widespread	9 (29.0%)	2 (3.5%)	1 (1.1%)
2	泛热带(热带广布) Pan Tropical	7 (22.6%)	4 (7.0%)	5 (5.4%)
	2-1 热带亚洲-大洋洲和热带美洲 Tropical Asia-Australasia & Tropical America	1 (3.1%)	2 (3.5%)	2 (2.2%)
	2-2 热带亚洲-热带非洲-热带美洲 Tropical Asia-Tropical Africa-Tropical America	1 (3.1%)	1 (1.8%)	1 (1.1%)
3	东亚(热带、亚热带)及南美间断 East Asia (Tropical & SubTropical) & Tropical South America disjuncted	3 (9.7%)	3 (5.3%)	3 (3.3%)
4	旧世界热带 Old World Tropical	—	1 (1.8%)	1 (1.1%)
	4-1 热带亚洲、非洲和大洋洲间断分布 Tropical Asia, Tropical Africa & Tropical Australasia disjuncted	—	1 (1.8%)	1 (1.1%)
5	热带亚洲至热带大洋洲 Tropical Asia to Tropical Australasia Oceania	—	2 (3.5%)	1 (1.1%)
6	热带亚洲至热带非洲 Tropical Asia to Tropical Africa	—	—	—
7	热带亚洲(即热带东南亚至印度-马来, 太平洋诸岛) Tropical Asia (Tropical Southeastern Asia to Indo-Malaya & Tropical Southwest Pacific Island)	—	4 (7.0%)	2 (2.2%)
	7-1 爪哇(或苏门答腊)、喜马拉雅间断或星散分布到我国西南、华南 Java or Sumatra, Himalaya to South & Southwest of China	—	1 (1.8%)	1 (1.1%)
	7-3 缅甸、泰国至我国西南分布 Myanmar, Thailand to Southwest of China	—	1 (1.8%)	1 (1.1%)
	热带成分(2-7)小计 Tropical elements (2-7) subtotal	21 (67.7%)	22 (38.6%)	19 (20.7%)
8	北温带广布 North Temperate	2 (6.5%)	12 (21.0%)	8 (8.7%)
	8-4 北温带和南温带间断分布 North Temperate & South Temperate disjuncted	6 (19.4%)	8 (14.0%)	3 (3.3%)
	8-5 欧亚和南美洲间断分布 Eurasia & Temperate South America disjuncted	1 (3.1%)	1 (1.8%)	—
9	东亚及北美间断分布 East Asia & North America disjuncted	—	7 (12.3%)	2 (2.2%)
10	旧世界温带 Old World Temperate	—	1 (1.8%)	—
11	温带亚洲 Temperate Asia	—	—	—
	温带成分小计(8-11) Temperate elements (8-11) subtotal	9 (29.0%)	29 (50.9%)	26 (28.3%)
12	东亚 East Asia	1 (3.1%)	2 (3.5%)	4 (4.4%)
	14SH 中国-喜马拉雅 Sino-Himalaya	—	2 (3.5%)	14 (15.2%)
	14SJ 中国-日本 Sino-Japan	—	1 (1.8%)	3 (3.3%)
13	中国特有 Endemic to China	—	1 (1.8%)	39 (42.4%)
总计	Total	100%	100%	100%

表4 云南鸡足山亚热带半湿润常绿阔叶林20 ha动态监测样地物种-生境关联性检验结果

Table 4 Results of species-habitat association tests in the 20 ha forest dynamics plot of subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forest in the Jizu Mountains, Yunnan

生境类型 Habitat types	显著正关联物种数 No. of significant positive association species (%)	显著负关联物种数 No. of significant negative association species (%)	显著正/负生境关联的总物种数 Total no. of significant positive/ negative association species (%)
高海拔山脊 High-altitude ridge	10 (19.2%)	15 (28.9%)	25 (48.1%)
高海拔山坡 High-altitude slope	8 (15.4%)	17 (32.7%)	25 (48.1%)
高海拔山谷 High-altitude valley	9 (17.3%)	16 (30.8%)	24 (46.2%)
低海拔山脊 Low-altitude ridge	11 (21.2%)	12 (23.1%)	23 (44.2%)
低海拔山坡 Low-altitude slope	12 (23.1%)	11 (21.2%)	23 (44.2%)
低海拔山谷 Low-altitude valley	16 (30.8%)	11 (21.2%)	27 (51.9%)
总计 Total	44 (84.6%)	35 (67.3%)	45 (86.5%)

表5 云南鸡足山亚热带半湿润常绿阔叶林20 ha动态监测样地目标物种与6种生境的关联性

Table 5 The associations between targeted species and the six habitat types in the 20 ha forest dynamics plot of subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forest in the Jizu Mountains, Yunnan

物种名 Species	高海拔山脊 High-altitude ridge	高海拔山坡 High-altitude slope	高海拔山谷 High-altitude valley	低海拔山脊 Low-altitude ridge	低海拔山坡 Low-altitude slope	低海拔山谷 Low-altitude valley
白柯 <i>Lithocarpus dealbatus</i>	+	+	+	—	—	—
白碎米花 <i>Rhododendron spiciferum</i> var. <i>album</i>	—	—	—	+	+	n.s.
刺叶高山栎 <i>Quercus spinosa</i>	—	—	n.s.	n.s.	—	+
粗梗稠李 <i>Prunus napaulensis</i>	—	n.s.	+	—	—	n.s.
大白杜鹃 <i>Rhododendron decorum</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
大叶越桔 <i>Vaccinium petelotii</i>	n.s.	n.s.	—	n.s.	+	n.s.
多依 <i>Docynia indica</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
高盆樱桃 <i>Prunus cerasoides</i>	n.s.	—	n.s.	n.s.	n.s.	+
瓜馥木 <i>Fissistigma oldhamii</i>	—	—	n.s.	n.s.	n.s.	+
光亮山矾 <i>Symplocos lucida</i>	+	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
猴面柯 <i>Lithocarpus balansae</i>	n.s.	—	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	n.s.	—	—	n.s.	+	—
槲树 <i>Quercus dentata</i>	n.s.	+	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
花椒箬 <i>Zanthoxylum scandens</i>	+	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
华山松 <i>Pinus armandii</i>	+	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	—
江南越桔 <i>Vaccinium mandarinorum</i>	—	—	—	n.s.	+	+
蓝黑果荚蒾 <i>Viburnum atrocyaneum</i>	—	—	—	+	—	+
雷公藤 <i>Tripterygium wilfordii</i>	—	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	+
柳叶润楠 <i>Machilus salicina</i>	n.s.	n.s.	+	n.s.	—	n.s.
马缨杜鹃 <i>Rhododendron delavayi</i>	n.s.	+	n.s.	+	n.s.	—
猫儿刺 <i>Ilex pernyi</i>	n.s.	n.s.	+	—	n.s.	n.s.
毛葡萄 <i>Vitis heyneana</i>	n.s.	n.s.	n.s.	—	n.s.	+
毛瑞香 <i>Daphne kiusiana</i> var. <i>atrocaulis</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	+
美丽马醉木 <i>Pieris formosa</i>	n.s.	+	—	—	—	—
南烛 <i>Vaccinium bracteatum</i>	+	n.s.	—	n.s.	n.s.	n.s.
尼泊尔桤木 <i>Alnus nepalensis</i>	+	+	n.s.	+	—	—
拟蚬壳花椒 <i>Zanthoxylum laetum</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
怒江红山茶 <i>Camellia saluenensis</i>	—	—	n.s.	n.s.	+	+

表5 (续) Table 5 (continued)

物种名 Species	高海拔山脊 High-altitude ridge	高海拔山坡 High-altitude slope	高海拔山谷 High-altitude valley	低海拔山脊 Low-altitude ridge	低海拔山坡 Low-altitude slope	低海拔山谷 Low-altitude valley
软条七蔷薇 <i>Rosa henryi</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	+
山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	+	—	n.s.	—	+	n.s.
珊瑚树 <i>Viburnum odoratissimum</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	+
石灰花楸 <i>Sorbus folgneri</i>	n.s.	n.s.	n.s.	+	n.s.	—
鼠李叶花楸 <i>Sorbus rhamnoides</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
水红木 <i>Viburnum cylindricum</i>	n.s.	n.s.	n.s.	+	n.s.	n.s.
头状四照花 <i>Cornus capitata</i>	—	—	+	—	—	+
尾叶樟 <i>Camphora foveolata</i>	n.s.	n.s.	+	n.s.	n.s.	n.s.
五柱滇山茶 <i>Camellia yunnanensis</i>	—	—	+	—	—	+
响叶杨 <i>Populus adenopoda</i>	—	—	—	—	—	+
野花椒 <i>Zanthoxylum simulans</i>	n.s.	+	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
异叶梁王茶 <i>Metapanax davidii</i>	—	n.s.	+	n.s.	n.s.	n.s.
银木荷 <i>Schima argentea</i>	+	+	—	+	+	—
元江锥 <i>Castanopsis orthacantha</i>	+	n.s.	—	n.s.	+	n.s.
云南凹脉柃 <i>Eurya cavinervis</i>	—	n.s.	+	—	+	n.s.
云南杜鹃 <i>Rhododendron yunnanense</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
云南金叶子 <i>Craibiodendron yunnanense</i>	+	—	—	+	n.s.	—
云南松 <i>Pinus yunnanensis</i>	n.s.	n.s.	—	+	n.s.	—
云南小檗 <i>Berberis yunnanensis</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
云南越桔 <i>Vaccinium duclouxii</i>	—	—	—	+	+	n.s.
云南樟 <i>Camphora glandulifera</i>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i>	n.s.	+	—	+	—	—
锥序荚蒾 <i>Viburnum pyramidatum</i>	—	—	—	—	+	+
紫药女贞 <i>Ligustrum delavayanum</i>	—	—	—	—	—	+

+表示显著正关联, —表示显著负关联, n.s.表示无显著关联。
+, Significant positive association; —, Significant negative association; n.s., No significant association.

桔 (*Vaccinium duclouxii*)、蓝黑果荚蒾 (*Viburnum atrocyaneum*)等物种与低海拔生境呈显著正相关(表5, 图3)。

2.4 群落分类和群丛命名

通过多元回归树对鸡足山样地的500个样方进行分类, 经过交叉验证后可分为3类(附录5)。第一次分割以凹凸度-0.39 m为节点, 将500个样方划分为两组, 第一组含215个样方, 第二组含285个样方; 第二次分割以海拔2,648 m为节点, 将285个样方再划分为两组, 分别含70个和215个样方。3类群丛根据地形因子可概括为: 低凹凸度(凹凸度 < -0.39 m)的群丛1 (215个样方), 高凹凸度(凹凸度 ≥ -0.39 m)、高海拔(海拔 ≥ 2,648 m)的群丛2 (70个样方)与高凹凸度(凹凸度 ≥ -0.39 m)、低海拔(海拔 < 2,648 m)的群丛3 (215个样方)。根据样地的具体情况进行修

正后, 上述3类群落的样方数分别为217、70和213个(图4)。

依据鸡足山样地3类群丛的物种指示值和重要值的计算结果对其进行命名(附录6, 附录7)。3个群丛的命名和物种组成情况如下:

群丛1: 紫药女贞(*Ligustrum delavayanum*)+五柱滇山茶-白柯+银木荷群丛。该群丛主要分布在凹凸度较低的沟谷里, 主要包括82个物种, 分属27科51属, 其中常绿树种占全部树种的68.3%, 落叶树种占28.1%。乔木上层的优势种为银木荷和白柯, 灌木或小乔木的指示种为五柱滇山茶和紫药女贞。

群丛2: 珍珠花(*Lyonia ovalifolia*)+美丽马醉木(*Pieris Formosa*)-银木荷+白柯群丛。该群丛主要分布在高海拔山脊和山坡, 主要包括55个物种, 分属22科38属, 其中常绿树种占全部树种的70.9%, 落叶

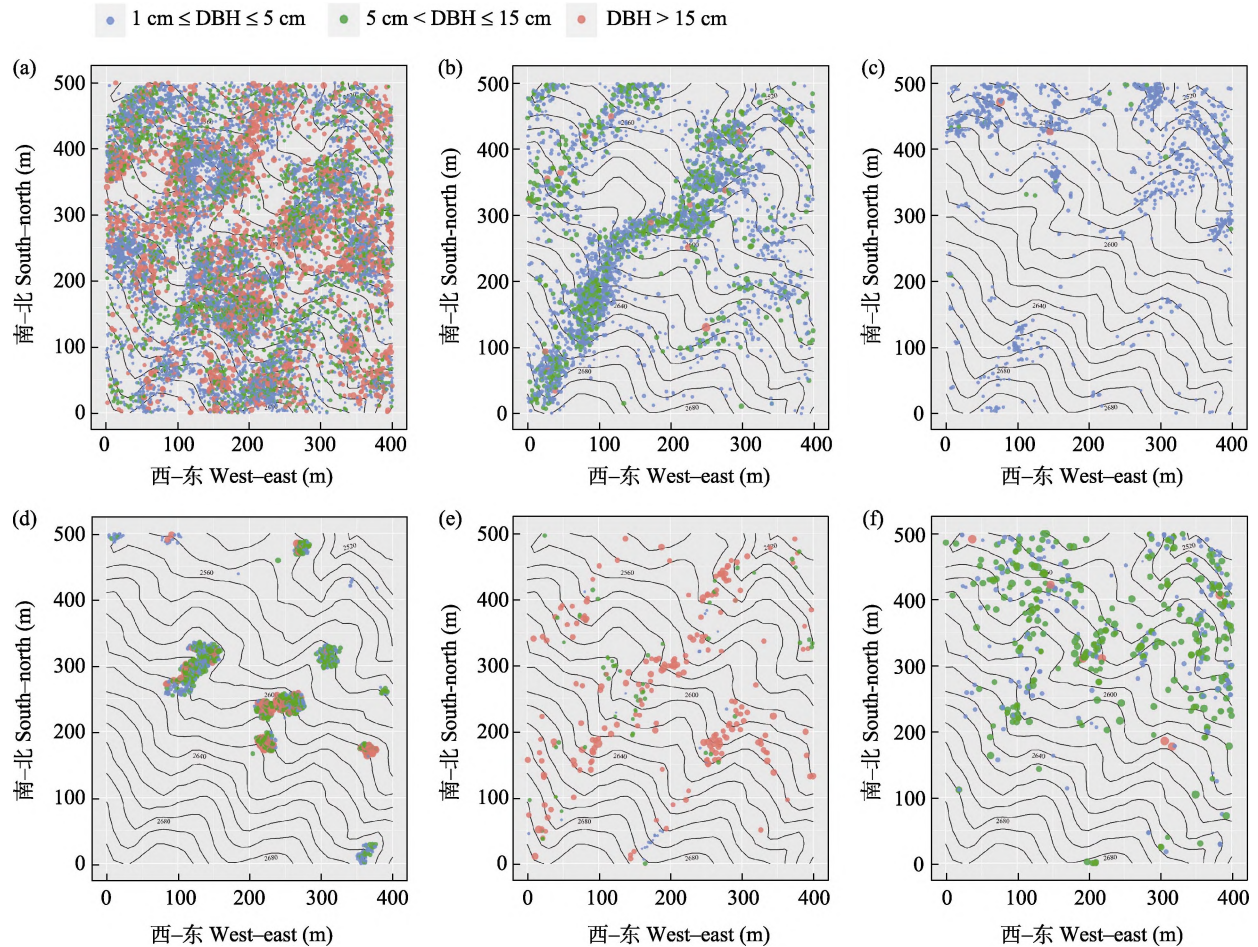


图3 云南鸡足山亚热带半湿润常绿阔叶林20 ha动态监测样地代表性物种的空间分布图。(a)银木荷; (b)五柱滇山茶; (c)白碎米花; (d)云南金叶子; (e)头状四照花; (f)江南越桔。(a)和(d)是偏好山脊生境的物种; (b)和(e)是偏好山谷生境的物种; (d)和(f)是偏好低海拔生境的物种。

Fig. 3 The spatial distribution maps of representative species in the 20 ha forest dynamics plot of subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forest in the Jizu Mountains, Yunnan. (a) *Schima argentea*; (b) *Camellia yunnanensis*; (c) *Rhododendron spiciferum* var. *album*; (d) *Craibiodendron yunnanense*; (e) *Cornus capitata*; (f) *Vaccinium mandarinorum*. (a) and (d) are species that prefer ridge habitats; (b) and (e) are species that prefer valley habitats; (d) and (f) are species prefer low-altitude habitats.

树种占29.1%。乔木上层的优势种为白柯和银木荷, 灌木或小乔木的指示种为美丽马醉木和珍珠花。

群丛3: 云南金叶子+云南越桔-白柯+银木荷群丛。该群丛主要分布在低海拔山脊和山坡, 主要包括72个物种, 分属23科44属, 其中常绿树种占全部树种的70.8%, 落叶树种占27.8%。乔木上层的优势种为银木荷和白柯, 灌木或小乔木的指示种为云南越桔和云南金叶子。

3 讨论

亚热带半湿润常绿阔叶林作为中国西部亚热带典型地带性植被, 其优势的区系成分(中国-喜马拉雅

拉雅植物区系)与东部亚热带常绿阔叶林优势的区系成分(中国-日本植物区系)相比, 表现出明显的物种替代现象, 如云南松(*Pinus yunnanensis*)代替了马尾松(*P. massoniana*), 滇青冈代替了青冈(*Quercus glauca*), 黄毛青冈代替了赤皮青冈(*Q. gilva*), 高山锥代替了苦槠(*Castanopsis sclerophylla*), 尼泊尔桤木代替了桤木(*Alnus cremastogyne*)等(吴征镒, 1979)。鸡足山样地中滇青冈、尼泊尔桤木、云南松等物种均反映了这种地理替代现象。由于鸡足山样地位于滇中高原西部、横断山脉东南边缘, 受喜马拉雅隆升的影响, 海拔高, 降水少, 蒸发强, 物种数和个体数都显著少于东部典型亚热带常绿阔叶

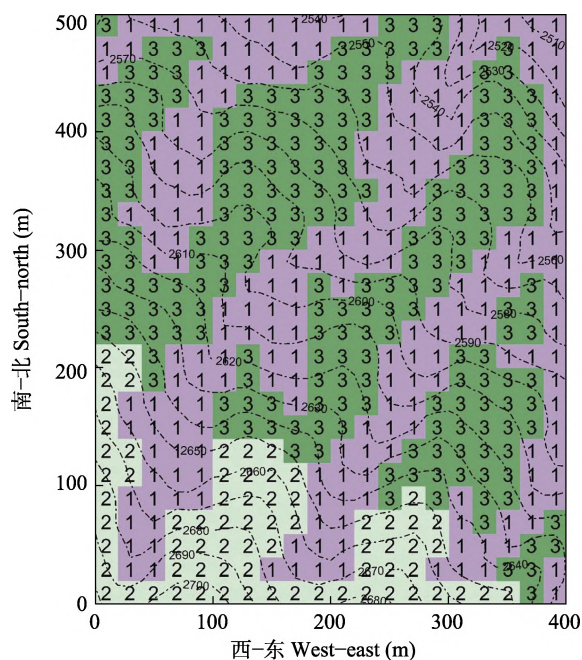


图4 云南鸡足山亚热带半湿润常绿阔叶林20 ha动态监测样地3个群丛的空间分布图(1-3分别表示群丛1、2、3)

Fig. 4 The spatial distribution maps for the three associations in the 20 ha forest dynamics plot of subtropical semi-humid evergreen broad-leaved forest in the Jizu Mountains, Yunnan (1-3, Association 1-3)

林, 例如鼎湖山亚热带常绿阔叶林20 ha动态监测样地(叶万辉等, 2008)、古田山样地(祝燕等, 2008)和天童亚热带常绿阔叶林20 ha动态监测样地(以下简称天童样地)(杨庆松等, 2011), 而与同样位于中国西部的哀牢山亚热带中山湿性常绿阔叶林20 ha动态监测样地则相当(温韩东等, 2018)(附录8)。与同为中亚热带的古田山样地和天童样地相比, 鸡足山样地纬度更低, 落叶树种比例更低, 但海拔更高、降水更少, 表现出以泛热带科和温带属为主的区系特征, 与八大公山中亚热带山地常绿落叶阔叶混交林25 ha动态监测样地(卢志军等, 2013)的区系特征相似, 体现出由亚热带向暖温带过渡的特征(附录8)。

建群种对群落外貌、内部生境及功能发挥都具有决定性作用, 基于建群种可以解释植被分布规律及其影响因素(宋永昌, 2001)。鸡足山样地3个群丛的上层乔木优势种均为银木荷和白柯, 属于西部亚热带半湿润常绿阔叶林植被亚型下的木荷-石栎群系组(*Schima-Lithocarpus* Formation Group)(宋永昌, 2004)。地形和降水的差异是导致半湿润常绿阔叶林

建群种分化的主要因素, 因为季风环流带来的降水差异会对半湿润常绿阔叶林建群树种的分布产生一定影响(康娅, 2022^①)。鸡足山样地整体位于阴坡, 蒸发量相较于阳坡更少, 生境更加湿润。周杰(2018)^②对滇中高原地区半湿润常绿阔叶林建群种生境分异的研究结果表明, 白柯群落生境最湿润, 其次是元江锥群落, 高山锥群落相对较为干燥, 且元江锥更倾向分布在阴坡, 高山锥更倾向分布在阳坡, 这可能是鸡足山样地中白柯和元江锥数量较多, 而高山锥数量较少的原因(附录3)。银木荷在东西部中亚热带常绿阔叶林中均有分布(刘玉成和缪世利, 1992; 罗连等, 2019), 属热带亚洲分布型, 其在云南省内的无量山国家级自然保护区和元江国家级自然保护区中的亚热带半湿润常绿阔叶林中均占有重要地位(彭华和吴征镒, 2001; 李帅锋等, 2008)。在鸡足山样地中, 银木荷种群个体数量多, 尤其是小径级个体, 说明其种群更新良好, 作为鸡足山样地的重要建群种, 与白柯、元江锥等上层优势种共同塑造了群落环境和群落结构。

地形是生境异质性的主要驱动力, 由此带来的光、热、水、肥的变化深刻影响着物种与生境之间的关联性(Harms et al, 2001; Valencia et al, 2004; Gunatilleke et al, 2006)。鸡足山样地海拔高差204 m, 有86.5%的物种与地形生境具有显著关联性, 高于斯里兰卡Sinharaja热带雨林动态监测样地的79%(高差151 m)(Gunatilleke et al, 2006)和巴拿马BCI热带雨林动态监测样地的33%(高差38 m)(Condit et al, 2000), 与弄岗样地的85.1%(高差190 m)(Guo et al, 2016)和古田山样地的86.7%(高差253 m)(Lai et al, 2009)接近, 略低于天童样地的90.0%(高差298 m)(杨庆松等, 2020)。总的来说, 在海拔高差越大的样地, 与地形生境具有显著关联性的物种比例越高, 这表明海拔在生境过滤中扮演了重要角色。例如, 五柱滇山茶和头状四照花只与山谷生境显著正关联, 而与其他生境显著负关联, 表明其偏好更湿润的生境, 具有喜湿耐阴而不耐旱的生境选择特征; 与之相反的是银木荷、云南金叶子等物种与山谷生境显著负关联, 而与山脊生境显著正关联, 表明其

① 康娅 (2022) 云南半湿润常绿阔叶林分布与群落特征研究. 硕士学位论文, 云南大学, 昆明。

② 周杰 (2018) 滇中半湿润常绿阔叶林建群种生境分异的多尺度研究. 硕士学位论文, 云南大学, 昆明。

偏好排水好、光照好的生境, 具有喜阳耐旱的生境选择特征。白碎米花、江南越桔、云南越桔等物种只与低海拔生境显著正关联, 表明其具有相对喜温而不耐寒的生境选择特征; 而白柯等物种只与高海拔生境显著正关联, 表明其具有相对更耐寒且耐旱的生境选择特征。鸡足山样地中有7个物种与任一生境都没有显著关联, 这可能是由于它们对海拔、坡度和凹凸度3个地形因子划分的生境具有广泛的适应性。

海拔和凹凸度是鸡足山样地群丛划分的主要因素。海拔变化直接影响气温和土壤水分, 而凹凸度则通过影响土壤水分和养分的可利用性间接影响群落的物种组成和分布。海拔在中国西南的热带季节雨林(施国杉等, 2021)、亚热带季风常绿阔叶林(李帅锋等, 2020)、喀斯特热带季节性雨林(黄甫昭等, 2014)和中国东部的亚热带常绿阔叶林(赖江山等, 2010)中都是群丛划分的主导因子之一。在鸡足山样地中, 群丛1主要分布在沟箐中(凹凸度: -0.39 m 至 -7.58 m), 水分可利用性较高, 是物种数最多的一类群丛, 其中灌木物种最多, 并包括了鸡足山样地内的全部9种木质藤本, 以及光叶柯(*Lithocarpus mairei*)、领春木(*Euptelea pleiosperma*)、珊瑚树(*Viburnum odoratissimum*)等其他群丛内无分布或分布较少的物种(附录6, 附录7)。而且群丛1中热带分布型的物种比例更高。群丛2主要分布在海拔 $\geq 2,648\text{ m}$ 、凹凸度 $> -0.39\text{ m}$ 的高海拔山脊和山坡, 是面积和物种最少的一类群丛, 其物种组成也与另外两类群丛有较大差异。群丛2的乔木上层优势种以白柯为主, 元江锥在该群丛中是重要的优势种和指示种(附录6, 附录7)。群丛2的落叶树种比例高于另外两个群丛, 并以温带分布型为主, 可能与其海拔更高、温度更低有关。群丛3主要分布在海拔 $< 2,648\text{ m}$ 、凹凸度 $> -0.39\text{ m}$ 的山脊和山坡, 排水和光照好, 主要以乔木树种为主。银木荷在群丛3中既是指示种又是优势种(附录6, 附录7), 且在群丛3中的重要值远大于群丛1。鸡足山样地各个群丛的物种组成和植物区系成分存在明显差异, 表明地形异质性驱动的水分和养分可利用性以及光照和温度的变化是其群落分类的主要驱动力。群丛作为植被分类的基本单位, 草本层在其分类和命名中的作用不可忽视(宋永昌, 2004)。但由于鸡足山样

地是按照CTFS-ForestGEO大型森林动态监测样地的标准进行建设的, 第一次清查数据只包括 $\text{DBH} \geq 1\text{ cm}$ 的独立生长的木本植物个体, 暂时还没有对草本层进行调查, 且目前已建成的大型森林动态样地对群丛进行分类的时候一般都没有考虑草本层(赖江山等, 2010; 黄甫昭等, 2014; 施国杉等, 2021)。将来对草本层进行调查后, 可进一步对鸡足山样地群丛分类进行完善。

综上, 鸡足山样地以银木荷和白柯这两个亚热带半湿润常绿阔叶林的代表物种为乔木上层优势种, 其主要区系特征为具有较高比例的中国特有种和中国-喜马拉雅分布种, 是西部中亚热带地带性植被的典型代表。鸡足山样地中有86.5%的物种都表现出明显的地形生境偏好, 表明生境过滤在该样地木本植物空间分布格局的形成中有重要作用。

致谢: 大理市林业和草原局与大理市余金庵国有林场在样地建设过程中给予了大力支持并提供了坚实的后勤保障, 在此表示衷心感谢。感谢大理大学李继红老师和张彩彩老师在物种鉴定工作中给予的帮助, 感谢中国科学院西双版纳热带植物园的姚志良和施国杉对数据分析的指导。感谢马郎、马玖、姜凌生、李亚雄、周耀堃、张兰、马小花、刘立玲、唐乐辉、郭萍、潘逸、黄永诚、仁建朝、陈寸银、陈寸祥、阮品荣、杨加红等参与样地建设工作。

参考文献

- Baddeley A, Turner R (2005) spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software*, 12(6), 1–42.
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343–366.
- Comita LS, Condit R, Hubbell SP (2007) Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology*, 95, 482–492.
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and Comparison with Other Plots*. Springer, Berlin.
- Condit R, Ashton PS, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell SP, Foster RB, Itoh A, LaFrankie JV, Lee HS, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288, 1414–1418.
- De'Ath G (2002) Multivariate regression trees: A new

- technique for modeling species–environment relationships. *Ecology*, 83, 1105–1117.
- De'Ath G (2006) mvpart: Multivariate partitioning. R package version 1.2–4. <http://cran.r-project.org/>. (accessed on 2023-09-15)
- De'Ath G, Fabricius KE (2000) Classification and regression trees: A powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology*, 81, 3178–3192.
- Diamond JM (1975) Assembly of species communities. In: *Ecology and Evolution of Communities* (eds Cody M, Diamond JM), pp. 342–444. Harvard University Press, Cambridge.
- Dufrene M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67, 345–366.
- Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302–4315.
- Gunatilleke CVS, Gunatilleke IAUN, Esufali S, Harms KE, Ashton PMS, Burslem DFRP, Ashton PS (2006) Species–habitat associations in a Sri Lankan Dipterocarp Forest. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 371–384.
- Guo YL, Wang B, Mallik AU, Huang FZ, Xiang WS, Ding T, Wen SJ, Lu SH, Li DX, He YL, Li XK (2016) Topographic species–habitat associations of tree species in a heterogeneous tropical karst seasonal rain forest, China. *Journal of Plant Ecology*, 10, 450–460.
- Grubb PJ (1977) The maintenance of species–richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107–145.
- Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 89, 947–959.
- Hesselbarth MH (2021) shar: An R package to analyze species–habitat associations using point pattern analysis. *Journal of Open Source Software*, 6, 3811.
- HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM (2012) Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 227–248.
- Huang FZ, Wang B, Ding T, Xiang WS, Li XK, Zhou AP (2014) Numerical classification of associations in a northern tropical karst seasonal rain forest and the relationships of these associations with environmental factors. *Biodiversity Science*, 22, 157–166. (in Chinese with English abstract) [黄甫昭, 王斌, 丁涛, 向悟生, 李先琨, 周爱萍 (2014) 弄岗北热带喀斯特季节性雨林群丛数量分类及与环境的关系. *生物多样性*, 22, 157–166.]
- Hubbell SP, Foster RB (1986) Commonness and rarity in a neotropical forest: Implications for tropical tree conservation. In: *Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity* (ed. Soule ME), pp. 205–231. Sinauer Press, Sunderland, UK.
- Jiang HQ (1980) Distributional features and zonal regularity of vegetation in Yunnan. *Acta Botanica Yunnanica*, 2, 22–32. (in Chinese with English abstract) [姜汉桥 (1980) 云南植被分布的特点及其地带规律性. *云南植物研究*, 2, 22–32.]
- Keddy PA (1992) Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157–164.
- Lai JS, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2010) Numerical classification of associations in subtropical evergreen broad-leaved forest based on multivariate regression trees—A case study of 24 hm² Gutianshan forest plot in China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 761–769. (in Chinese with English abstract) [赖江山, 米湘成, 任海保, 马克平 (2010) 基于多元回归树的常绿阔叶林群丛数量分类——以古田山24公顷森林样地为例. *植物生态学报*, 34, 761–769.]
- Lai JS, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2009) Species–habitat associations change in a subtropical forest of China. *Journal of Vegetation Science*, 20, 415–423.
- Li SF, Du F, Wang J, Yang YM (2008) Community characteristics and flora of semi-humid evergreen broad-leaved forest in Yuanjiang Nature Reserve. *Journal of West China Forestry Science*, 37(1), 57–63. (in Chinese with English abstract) [李帅锋, 杜凡, 王娟, 杨宇明 (2008) 元江自然保护区半湿润常绿阔叶林的群落学及种子植物区系特征. *西部林业科学*, 37(1), 57–63.]
- Li SF, Lang XD, Huang XB, Wang YH, Liu WD, Xu CH, Su JR (2020) Association classification of a 30 hm² dynamics plot in the monsoon broad-leaved evergreen forest in Pu'er, Yunnan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 236–247. (in Chinese with English abstract) [李帅锋, 郎学东, 黄小波, 王艳红, 刘万德, 徐崇华, 苏建荣 (2020) 云南普洱30 hm²季风常绿阔叶林动态监测样地群丛数量分类. *植物生态学报*, 44, 236–247.]
- Li XS, Song L, Chen JW, Yuan CM, Zhang L (2012) Seedling regeneration of the primary semi-humid evergreen broad-leaved forest and its secondary succession communities in Xishan, Kunming. *Guihaia*, 32, 475–482. (in Chinese with English abstract) [李小双, 宋亮, 陈军文, 袁春明, 张良 (2012) 昆明西山半湿润常绿阔叶林及其次生演替群落的更新特征. *广西植物*, 32, 475–482.]
- Linares-Palomino R, Alvarez SIP (2005) Tree community patterns in seasonally dry tropical forests in the Cerros de Amotape Cordilera, Tumbes, Peru. *Forest Ecology and Management*, 209, 261–272.
- Liu YC, Miao SL (1992) The study on secondary succession of evergreen broad-leaved forests on Jinyun Mountain, The dynamics of communities and dominant populations. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 16, 26–35. (in Chinese with English abstract) [刘玉成, 缪世利 (1992) 缙云山常绿阔叶林次生演替优势种群动态. *植物生态学与地植物学学报*, 16, 26–35.]
- Lu ZJ, Bao DC, Guo YL, Lu JM, Wang QG, He D, Zhang KH,

- Xu YZ, Liu HB, Meng HJ, Huang HD, Wei XZ, Liao JX, Qiao XJ, Jiang MX, Gu ZR, Liao CL (2013) Community composition and structure of Badagongshan (BDGS) Forest Dynamic Plot in a mid-subtropical mountain evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest, Central China. *Plant Science Journal*, 31, 336–344. (in Chinese with English abstract) [卢志军, 鲍大川, 郭屹立, 路俊盟, 王庆刚, 何东, 张奎汉, 徐耀粘, 刘海波, 孟红杰, 黄汉东, 魏新增, 廖建雄, 乔秀娟, 江明喜, 谷志容, 廖春林 (2013) 八大公山中亚热带山地常绿落叶阔叶混交林物种组成与结构. *植物科学学报*, 31, 336–344.]
- Luo L, Song HZ, Liu ZC, Wang HW, Liao WB, Tang L (2019) *Schima argentea* communities in the middle Luoxiao Mountains. *Guihaia*, 39, 986–996. (in Chinese with English abstract) [罗连, 宋含章, 刘忠成, 王浩威, 廖文波, 汤历 (2019) 罗霄山脉中段地区银木荷群落研究. *广西植物*, 39, 986–996.]
- Ma KP (2017) Forest dynamics plot is a crosscutting research platform for biodiversity science. *Biodiversity Science*, 25, 227–228. (in Chinese) [马克平 (2017) 森林动态大样地是生物多样性科学综合研究平台. *生物多样性*, 25, 227–228.]
- Mi XC, Wang XG, Shen GC, Liu XB, Song XY, Qiao XJ, Feng G, Yang J, Mao ZK, Xu XH, Ma KP (2022) Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network (CForBio): Twenty years of exploring community assembly mechanisms and prospects for future research. *Biodiversity Science*, 30, 22504. (in Chinese with English abstract) [米湘成, 王绪高, 沈国春, 刘徐兵, 宋晓阳, 乔秀娟, 冯刚, 杨洁, 毛子昆, 徐学红, 马克平 (2022) 中国森林生物多样性监测网络: 二十年群落构建机制探索的回顾与展望. *生物多样性*, 30, 22504.]
- Peng H, Wu ZY (2001) The floristic characteristics and its significance in conservation of semi-humid evergreen broad-leaved forests in Mt. Wuliangshan. *Acta Botanica Yunnanica*, 23, 278–286. (in Chinese with English abstract) [彭华, 吴征镒 (2001) 无量山半湿润常绿阔叶林的区系特征及保护生物学意义. *云南植物研究*, 23, 278–286.]
- Peng MC, Dang CL (1999) The study on community diversity of both *Castanopsis orthacantha* and *C. delavayi* communities at Jizu Mountains, Yunnan. *Journal of Yunnan University (Natural Science Edition)*, 21, 156–159. (in Chinese) [彭明春, 党承林 (1999) 云南鸡足山元江栲群落和高山栲群落的群落多样性研究. *云南大学学报(自然科学版)*, 21, 156–159.]
- R Core Team (2022) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>. (accessed on 2023-09-15)
- Roberts DW (2006) Labdsv: Laboratory for Dynamics Synthetic Vegetation Phenomenology. R package version 1.2-2. <http://cran.r-project.org/>. (accessed on 2023-09-15)
- Shi GS, Liu F, Chen D, Deng Y, Lin LX (2021) Species composition and community classification of the 20-ha tropical seasonal rainforest dynamics monitoring plot in the Naban River, Yunnan. *Biodiversity Science*, 29, 10–20. (in Chinese with English abstract) [施国杉, 刘峰, 陈典, 邓云, 林露湘 (2021) 云南纳板河热带季节雨林20 ha动态监测样地的树种组成与群落分类. *生物多样性*, 29, 10–20.]
- Silvertown J (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 605–611.
- Song YC (2001) *Vegetation Ecology*, 2nd edn. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [宋永昌 (2001) *植被生态学*(第二版). 高等教育出版社, 北京.]
- Song YC (2004) Tentative classification scheme of evergreen broad-leaved forests of China. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 435–448. (in Chinese with English abstract) [宋永昌 (2004) 中国常绿阔叶林分类试行方案. *植物生态学报*, 28, 435–448.]
- Song YC, Wang XH, Yan ER (2013) *Evergreen Broad-leaved Forest in China: Classification, Ecology, Conservation*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [宋永昌, 王希华, 阎恩荣 (2013) *中国常绿阔叶林: 分类、生态、保育*. 科学出版社, 北京.]
- Valencia R, Foster RB, Villa G, Condit R, Svenning JC, Hernández C, Romoleroux K, Losos E, Magård E, Balslev H (2004) Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: Large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, 92, 214–229.
- Vincent G, Molino JF, Marescot L, Barkaoui K, Sabatier D, Freycon V, Roelens JB (2011) The relative importance of dispersal limitation and habitat preference in shaping spatial distribution of saplings in a tropical moist forest: A case study along a combination of hydromorphic and canopy disturbance gradients. *Annals of Forest Science*, 68, 357–370.
- 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 hm² plot of mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest on the Mts. Ailaoshan, Yunnan Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 419–429. (in Chinese with English abstract) [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 hm²动态监测样地的物种组成与群落结构. *植物生态学报*, 42, 419–429.]
- Wright JS (2002) Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1–14.
- Wu ZY (1979) The regionalization of Chinese flora. *Acta Botanica Yunnanica*, 1, 1–20. (in Chinese) [吴征镒 (1979) 论中国植物区系的分区问题. *云南植物研究*, 1, 1–20.]
- Wu ZY, Lu AM, Tang YC, Chen ZD, Li DZ (2003) *The Families and Genera of Angiosperms in China: A Comprehensive Analysis*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒, 路安民, 汤彦承, 陈之端, 李德铎 (2003) *中国被子植物科属综论*. 科学出版社, 北京.]

- Wu ZY, Zhou ZK, Sun H, Peng H (2006) The Areal Types of Seed Plants and Their Origin and Differentiation. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [吴征镒, 周浙昆, 孙航, 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.]
- Yamada T, Zuidema PA, Itoh A, Yamakura T, Ohkubo T, Kanzaki M, Tan S, Ashton PS (2007) Strong habitat preference of a tropical rain forest tree does not imply large differences in population dynamics across habitats. *Journal of Ecology*, 95, 332–342.
- Yang QS, Liu HM, Zhu TT, Zhang SH, Wang XH (2020) Interspecies associations and species-habitat associations in the evergreen broad-leaved forest of Tiantong National Forest Park, Zhejiang. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, (2), 110–119. (in Chinese with English abstract)[杨庆松, 刘何铭, 朱彤彤, 张首和, 王希华 (2020) 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林种间关联和种-生境关联. 华东师范大学学报(自然科学版), (2), 110–119.]
- 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 broad-leaved forest in Tiantong's 20 ha dynamics plot, Zhejiang Province, eastern China. *Biodiversity Science*, 19, 215–223. (in Chinese with English abstract) [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 hm² lower subtropical evergreen broad-leaved forest plot in Dinghushan, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 274–286. (in Chinese with English abstract) [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.]
- Zhang F, Zhang JT (2000) Research progress of numerical classification and ordination of vegetation in China. *Journal of Shanxi University (Natural Science Edition)*, 23, 278–282. (in Chinese with English abstract) [张峰, 张金屯 (2000) 我国植被数量分类和排序研究进展. 山西大学学报(自然科学版), 23, 278–282.]
- Zhang WJ, Zhang QD, Wang J, Feng F, Bi RC (2015) A comparison of multivariate regression tree and two-way indicator species analysis in plant community classification. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 586–592. (in Chinese with English abstract) [张文静, 张钦弟, 王晶, 冯飞, 毕润成 (2015) 多元回归树与双向指示种分析在群落分类中的应用比较. 植物生态学报, 39, 586–592.]
- Zhu H (2021) Vegetation geography of evergreen broad-leaved forests in Yunnan, southwestern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 224–241. (in Chinese with English abstract) [朱华 (2021) 云南常绿阔叶林的植被地理研究. 植物生态学报, 45, 224–241.]
- 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 dynamics plot in mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, East China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 262–273. (in Chinese with English abstract) [祝燕, 赵谷风, 张佰文, 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.]
- Zuleta D, Russo SE, Barona A, Barreto-Silva JS, Cardenas D, Castaño N, Davies SJ, Detto M, Sua S, Turner BL, Duque A (2020) Importance of topography for tree species habitat distributions in a terra firme forest in the Colombian Amazon. *Plant and Soil*, 450, 133–149.

(责任编辑: 王绪高 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

<https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2023393>