

引用格式: 罗瑞, 陈曦, 杨轲涵. 麻栗坡常绿阔叶林壳斗科植物的共存研究[J]. 西北植物学报, 2025, 45(1): 0146-0157. [LUO R, CHEN X, YANG K H. Study on the coexistence of Fagaceae in the evergreen broad-leaved forest of Malipo[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2025, 45(1): 0146-0157.] DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.20240332

# 麻栗坡常绿阔叶林壳斗科植物的共存研究

罗瑞, 陈曦, 杨轲涵

(云南大学 生态与环境学院, 云南省植物繁殖适应与进化生态学重点实验室, 昆明 650500)

**摘要** 【目的】调查分析麻栗坡亚热带常绿阔叶林壳斗科的群落结构和群落动态, 探究栎属、石栎属、栲属的共存机制和优势性差异, 为理解壳斗科植物共存提供实例。【方法】2021年5月在麻栗坡自然保护区设置4个600 m<sup>2</sup>的样方, 用Excel 2019, SPSS 25.0软件从个体数及胸高断面分析优势类群, 制作壳斗科3属的静态生命表和存活曲线, 分析其属间差异和共存机制。【结果】(1)4个样方中壳斗科和石栎属的平均胸高断面面积占比分别为57.04%和32.82%, 为优势科属。(2)3属径级分布均呈桶型, 幼苗和大树植株占比低(17.43%), 幼树和中树植株占比高(82.57%)。(3)3属存活曲线均为Deevey-II型, 栎属、栲属物种死亡率随径级升高而增加, 但石栎属进入幼树后趋于稳定。【结论】壳斗科尤其是石栎属是麻栗坡亚热带常绿阔叶林中的优势类群。3属在群落动态、分布特征和物种多样性方面的分化是造成其共存和优势性差异的重要原因。

**关键词** 亚热带常绿阔叶林; 壳斗科; 群落结构; 群落动态; 物种共存

**中图分类号** Q948; S718.54<sup>+</sup>2 **文献标志码** A

## Study on the coexistence of Fagaceae in the evergreen broad-leaved forest of Malipo

LUO Rui, CHEN Xi, YANG Kehan

(Yunnan Key Laboratory of Plant Reproductive Adaptation and Institute of Evolutionary Ecology and Biodiversity, School of Ecology and Environmental Science, Yunnan University, Kunming 650500, China)

**Abstract** [Objective] Investigating and analyzing the structure and dynamics of Fagaceae community in the subtropical evergreen broad-leaved forest of Malipo is important for exploring the coexistence mechanism and dominance of *Quercus*, *Lithocarpus*, and *Castanopsis*. This study provided an empirical study for understanding Fagaceae coexistence. [Methods] We set four 600 m<sup>2</sup> plots in the Malipo natural reserve in May 2021. Excel 2019 and SPSS 25.0 software were used to analyze the dominant group by both individual number and basal area, and make static life table and survival curve to understand the differentiation among different genera and their coexistence mechanisms. [Results] (1) The average basal area of Fagaceae and *Lithocarpus* were 57.04% and 32.82%, which made them the dominant family and genera, respectively. (2) The diameter class distribution of the three genera was all barrel-shaped, with small proportion of seedlings and large trees (17.43%) and large proportion of small- and middle-sized trees (82.57%). (3) The survival curves of the three genera all fitted the Deevey-II type. The mortality of *Quercus* and *Castanopsis* species was increased with increasing in diameter class, whereas after becoming saplings, *Lithocarpus* species become stablized. [Conclusion] Fagaceae, especially *Lithocarpus*, is the dominant group in the ever-

收稿日期: 2024-06-07; 修改稿收到日期: 2024-09-03

基金项目: 国家自然科学基金项目(32060058)

作者简介: 罗瑞(2000—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事壳斗科石栎属群落结构及物种共存研究。E-mail: luorui\_6io3@itc.ynu.edu.cn

通信作者: 陈曦, 讲师, 硕士生导师, 主要从事壳斗科生态学。E-mail: xi.chen.ttu@gmail.com

green broad-leaved forests of Malipo. The differentiation in community dynamics, species distribution, and diversity among these three genera are important reasons for their coexistence and dominance.

**Key words** subtropical evergreen broad-leaved forest; Fagaceae; community structure; community dynamics; species coexistence

群落中植物物种共存及其驱动机理是生态学研究领域关注的关键科学问题之一<sup>[1]</sup>。目前,对非生物资源的竞争是植物共存的主要研究焦点<sup>[2]</sup>,且研究对象多集中于草本植物,但群落中乔木植物,特别是有亲缘关系的植物共存的实证研究鲜见<sup>[3]</sup>。因此,用实证研究深入理解乔木物种共存的潜在机制是促进认识森林群落结构和物种多样性形成的关键步骤<sup>[4]</sup>。

壳斗科(Fagaceae)囊括 8 属 1 000 多个种<sup>[5]</sup>,是北半球热带、亚热带及温带地区常绿或落叶阔叶林的重要林冠层树种,是壳斗目(Fagales)下最大,且具有重要经济价值的类群<sup>[6-7]</sup>。除了作为林冠层的重要树种,壳斗科植物也为众多动植物提供栖息地和食物来源,对维持森林生态系统的碳汇平衡和生物多样性有重要作用。它们也是重要的经济、粮食和能源植物,被运用于造林绿化、木材开发、食用、药用等多个领域<sup>[7-9]</sup>。栎属(*Quercus*, 469 种)、石栎属(*Lithocarpus*, 344 种)和栲属(*Castanopsis*, 143 种)基本囊括了壳斗科的物种多样性,是壳斗科的重要类群<sup>[5]</sup>。栎属主要分布于北美、欧洲和亚洲,以北温带为分布中心,部分物种分布于亚热带地区<sup>[10-11]</sup>。石栎属植物主要分布于东亚地区热带、亚热带常绿阔叶林中,以中国南部和东南亚为 2 个重要的分布中心<sup>[7,11]</sup>。栲属主要分布于东亚地区的亚热带和热带森林,常与石栎混生<sup>[11-12]</sup>。从分布来看,栎属、栲属和石栎属物种在亚热带的常绿阔叶林中共存。

目前对壳斗科群落分布和多样性了解主要来源于壳斗科多样性分布格局<sup>[13-14]</sup>、壳斗科栎属的种群结构<sup>[15]</sup>、壳斗科植物群落物种多样性和稳定性<sup>[16]</sup>以及壳斗科优势树种叶片功能性状特征及适应策略<sup>[17]</sup>等方面的一些大尺度研究。如邱丽旻等<sup>[13]</sup>研究发现中国壳斗科植物的空间分布呈连续分布或间断分布。栲属和石栎属均为间断分布,以云南南部为多样化中心;栎属在中国分布最广,以四川和云南为多样化中心<sup>[13-14]</sup>。巫翠华等<sup>[16]</sup>研究发现群落物种多样性、林分结构和更新能力是影响壳斗科植物群落稳定性的主要因素。刘文倩等<sup>[17]</sup>研究发现,壳斗科群落在叶片功能性状方面种内、种间差异显著。

总结上述研究,目前针对壳斗科重要类群在亚

热带常绿阔叶林的群落结构和群落动态研究匮乏,且缺乏有针对性地分析壳斗科类群共存及其优势性差异,是理解壳斗科的多样性以及物种共存机制的巨大阻碍。云南是中国壳斗科植物多样性的重要分布地区和多样化中心<sup>[13-14]</sup>,是开展壳斗科物种共存研究的理想区域。因此,该研究选择典型湿润亚热带常绿阔叶林云南省麻栗坡自然保护区(104°33'03"–105°18'04"E, 22°48'54"–23°34'02"N),开展壳斗科物种共存和优势性差异研究。麻栗坡自然保护区平均海拔 1 000 m,年平均气温为 17.7 °C<sup>[18]</sup>,年均降水量 1 068 mm,年均蒸发量 1 300 mm,相对湿度达 84%<sup>[18]</sup>。保护区内的植物多样性丰富,代表性植物包括云南穗花杉(*Amentotaxus yunnanensis*)、红豆杉(*Taxus chinensis*)、银杏(*Ginkgo biloba*)、伯乐树(*Bretschneidera sinensis*)和壳斗科的栎属、石栎属、栲属物种<sup>[19]</sup>。选取麻栗坡亚热带常绿阔叶林进行样方调查可以分析壳斗科种类组成及其优势性差异,并深入了解代表植物类群。同时,结合群落动态来揭示壳斗科植物类群的时空变化规律,是理解壳斗科不同属的群落结构和物种共存的关键。

## 1 材料和方法

### 1.1 样方设置与调查方法

在麻栗坡下金厂乡的亚热带常绿阔叶林中,设置大小为 30 m×20 m 的 4 个样方。分别为样方 1 (104°50'41"E, 23°10'36"N, 海拔 1 328 m)、样方 2 (104°50'55"E, 23°10'29"N, 海拔 1 100 m)、样方 3 (104°51'15"E, 23°09'26"N, 海拔 1 550 m)、样方 4 (104°49'21"E, 23°07'32"N, 海拔 1 883 m),且每个样方之间间隔至少 100 m。样方间的海拔间隔约 200 m,将样方设置在 1 000 ~2 000 m 的海拔梯度可以代表壳斗科栎属、石栎属和栲属在亚热带常绿阔叶林的分布区间<sup>[20]</sup>。将每个样方分成 16 个 5 m×5 m 的小样方,记录物种名称,测量并记录每个小样方内植株的基径或胸径及树高。幼苗仅测株高,幼树测量植株基径及树高,乔木测量植株胸径及树高;对于丛生乔木,先分别记录单株的胸径,再计算个体总胸径。

### 1.2 群落和径级结构分析

首先对样方中的植物进行物种鉴定,明晰各样

方的物种组;然后根据径级结构划分(表 1),统计样方内胸径 $\geq 2$  cm 的所有乔木数量,分别根据物种个体数和胸高断面积占比分析各样方中壳斗科的优势

度。根据径级结构(表 1)分析 4 个样方内乔木和壳斗科属(石栎属、栎属、栲属)间结构差异<sup>[21]</sup>,了解群落发展趋势和种间关系。

表 1 径级结构划分表

Table 1 Table of diameter class structure division

树高/cm Tree height	胸径/cm Diameter at breast height	径级 Diameter class	生长期 Growing period	年龄段 Age class
<50	—	I	幼苗 Seedling	幼龄期 Juvenile
$\geq 50$	<2.5	II	幼树 Sapling	幼龄期 Juvenile
$\geq 50$	[2.5,7.5)	III	中树 Mid-tree	中龄期 Medium stage
$\geq 50$	[7.5,22.5)	IV	中树 Mid-tree	中龄期 Medium stage
$\geq 50$	[22.5,45.0)	V	中树 Mid-tree	中龄期 Medium stage
$\geq 50$	$\geq 45$	VI	大树 Tree	老龄期 Old stage

注:树高低于 50 cm 的未测胸径。

Note: Tree height is less than 50 cm in unmeasured diameter at breast height.

### 1.3 静态生命表及存活曲线分析

静态生命表由特定时间点调查种群内各个年龄结构存活状况编制而成,但在野外调查过程中,试验误差可能会导致生命表中的死亡率为负值,因此在编制生命表之前对实际调查数据进行了匀滑处理<sup>[22]</sup>,将实际存活个体数( $A_x$ )转化成存活数( $a_x$ ),匀滑处理后第 I 径级的个体数为  $a_0$ ,然后分别计算存活数标准化后的个数( $l_x$ )、 $x \sim (x+1)$  径级期间标准化的死亡数( $d_x$ )、标准化后的死亡率( $q_x$ )、平均存活个体数( $L_x$ )、 $x$  径级到超过第  $x$  径级的个体总数( $T_x$ )、个体生命期望寿命( $e_x$ )、消失率( $K_x$ )和存活率( $S_x$ ),并编制壳斗科 3 属(石栎属、栎属、栲属)的静态生命表。

$$l_x = a_x / a_0 \times 1000 \quad (1)$$

$$d_x = l_x - l_{x+1} \quad (2)$$

$$q_x = d_x / l_x \times 100\% \quad (3)$$

$$L_x = (l_x + l_{x+1}) / 2 \quad (4)$$

$$T_x = \sum_x^{\infty} L_x \quad (5)$$

$$e_x = T_x / L_x \quad (6)$$

$$K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1} \quad (7)$$

$$S_x = l_x / l_{x+1} \quad (8)$$

将 4 个样方数据汇总,用 Excel 2019 以标准化存活数的对数( $\ln l_x$ )为纵坐标,以径级为横坐标绘制石栎属、栎属及栲属存活曲线。并通过 SPSS 25.0 软件,采用 Hickerson 模型<sup>[23]</sup>对以上 3 属的存活曲线通过指数和幂函数模型分别进行拟合,验证其存活状况对 Deevey-II 型及 III 型曲线的符合程度。指数方程模型为:

$$N_x = N_0 e^{-bx} \quad (9)$$

幂函数方程模型为:

$$N_x = N_0 e^{-bx} \quad (10)$$

式中: $N_x$  为  $x$  径级内存活数; $N_0$  为群体开始的个数; $b$  为死亡率。

## 2 结果与分析

### 2.1 4 个样方的群落结构和优势种分析

4 个样方在树种组成、盖度和优势种方面差异较大(表 2)。样方 1 中,灌木层、草本层总盖度约为 95%。灌木层优势种为青莨叶(*Helwingia japonica*, 18 株)和荚蒾(*Viburnum dilatatum*, 11 株)。乔木层盖度约为 80%,乔木层优势树种为青篙柴(*Tirpitzia sinensis*, 37 株)、滇丁香(*Luculia pinceana*, 28 株)。该样方中有 2 种壳斗科植物,分别为石栎(*L. glaber*, 6 株)和青冈(*Q. glauca*, 1 株)。

样方 2 中,灌木层、草本层稀疏,总盖度约为 30%。乔木层盖度约为 75%,优势树种为青篙柴(33 株)、猴面石栎(*L. balansae*, 14 株)、青冈(13 株)和五加科植物(Araliaceae, 13 株)。该样方有 4 种壳斗科植物,其中,石栎属植物 2 种,包括猴面石栎(14 株)和石栎(4 株);栎属植物 1 种,为青冈(13 株);栲属植物 1 种,为锥(*C. chinensis*, 3 株)。

样方 3 中,草本层盖度低,约为 10%。灌木层总盖度约为 80%,以茜草科植物(Rubiaceae, 14 株)为优势种。乔木层盖度约为 90%,优势树种为石栎(23 株)、多脉鼠李(*Rhamnus sargentiana*, 17 株)、青篙柴(14 株)。该样方有 3 种壳斗科植物,其中,石栎属植物 1 种,为石栎(23 株);栎属植物 1 种,为青冈(10 株);栲属植物 1 种,为锥(9 株)。

表 2 4 个样方物种多度及其胸高断面面积

Table 2 Species abundance and basal area of four quadrats

样方 Quadrat	物种 Species	多度 Abundance	胸高断面面积/cm <sup>2</sup> Basal area	
样方 1 Quadrat 1	青荚叶 <i>Helwingia japonica</i>	18	7.26	
	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	11	452.54	
	石海椒 <i>Reinwardtia indica</i>	4	0.00	
	紫金牛 <i>Ardisia japonica</i>	4	0.00	
	紫麻 <i>Oreocnide frutescens</i>	2	24.91	
	花椒 <i>Zanthoxylum bungeanum</i>	2	18.91	
	九节 <i>Psychotria asiatica</i>	2	39.25	
	青篱柴 <i>Tirpitzia sinensis</i>	37	698.00	
	滇丁香 <i>Luculia pinceana</i>	28	290.17	
	五加科物种 <i>Araliaceae sp.</i>	17	84.89	
	樟科物种 <i>Lauraceae sp.</i>	7	392.74	
	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	6	3 785.38	
	血桐 <i>Macaranga tanarius var. tomentosa</i>	2	86.55	
	多脉鼠李 <i>Rhamnus sargentiana</i>	1	0.00	
	青冈 <i>Quercus glauca</i>	1	176.63	
	其他 Other	14	129.35	
	样方 2 Quadrat 2	茜草科物种 <i>Rubiaceae sp.</i>	10	209.82
		花椒 <i>Zanthoxylum bungeanum</i>	4	0.00
		海桐 <i>Pittosporum tobira</i>	3	3.14
青荚叶 <i>Helwingia japonica</i>		3	0.00	
九节 <i>Psychotria rubra</i>		2	3.80	
紫金牛 <i>Ardisia japonica</i>		1	0.00	
青篱柴 <i>Tirpitzia sinensis</i>		33	926.61	
猴面石栎 <i>Lithocarpus balansae</i>		14	3 038.15	
青冈 <i>Quercus glauca</i>		13	5 125.21	
五加科物种 <i>Araliaceae sp.</i>		13	2481.32	
棋子豆 <i>Archidendron robinsonii</i>		11	1 345.45	
大戟科物种 <i>Euphorbiaceae sp.</i>		6	591.42	
滇丁香 <i>Luculia pinceana</i>		6	42.40	
杜英 <i>Elaeocarpus decipiens</i>		5	559.56	
多脉鼠李 <i>Rhamnus sargentiana</i>		4	63.74	
马肾果 <i>Aglaia edulis</i>		4	47.74	
石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>		4	2 675.61	
楝科物种 <i>Meliaceae sp.</i>		3	519.34	
枇杷 <i>Eriobotrya japonica</i>		3	658.47	
润楠 <i>Machilus nanmu</i>		3	546.74	
锥 <i>Castanopsis chinensis</i>		3	2 291.57	
毛尖树 <i>Actinodaphne forrestii</i>		2	786.88	
漆树科物种 <i>Anacardiaceae sp.</i>		2	69.46	
大果冬青 <i>Ilex macrocarpa</i>		1	459.26	
短绢毛波罗蜜 <i>Artocarpus petelotii</i>		1	128.61	
女贞 <i>Ligustrum lucidum</i>		1	7.07	
桑科物种 <i>Moraceae sp.</i>		1	0.00	
鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>		1	73.86	
血桐 <i>Macaranga tanarius var. tomentosa</i>		1	0.00	
鹧鸪花 <i>Heynea trijuga</i>		1	135.71	
其他 Other	3	416.91		
清风藤 <i>Sabia japonica</i>	3	80.24		

续表 2 Continued table 2

样方 Quadrat	物种 Species	多度 Abundance	胸高断面积/cm <sup>2</sup> Basal area
样方 3 Quadrat 3	茜草科物种 Rubiaceae sp.	14	88.06
	青葙叶 <i>Helwingia japonica</i>	7	6.28
	光叶铁仔 <i>Myrsine stolonifera</i>	4	7.07
	莢蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	2	0.00
	紫麻 <i>Oreocnide frutescens</i>	1	0.00
	滇牡丹 <i>Paeonia delavayi</i>	1	0.00
	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	23	1 623.72
	多脉鼠李 <i>Rhamnus sargentiana</i>	17	26.41
	青篱柴 <i>Tirpitzia sinensis</i>	14	134.4
	女贞 <i>Ligustrum lucidum</i>	10	0.00
	青冈 <i>Quercus glauca</i>	10	1 476.59
	锥 <i>Castanopsis chinensis</i>	9	492.01
	楝 <i>Melia azedarach</i>	6	116.87
	五加科物种 Araliaceae sp.	6	0.00
	毛尖树 <i>Actinodaphne forrestii</i>	3	8.55
	漆树科物种 Anacardiaceae sp.	3	160.52
	润楠 <i>Machilus nanmu</i>	3	91.29
	桑科物种 Moraceae sp.	3	96.77
	山茶萸科物种 Cornaceae sp.	3	7.54
	短绢毛波罗蜜 <i>Artocarpus petelotii</i>	2	316.06
	化香树 <i>Platycarya strobilacea</i>	1	34.19
	槭树科物种 Aceraceae sp.	1	125.75
	柿 <i>Diospyros kaki</i>	1	0.00
鸚鵡花 <i>Heynea trijuga</i>	1	46.39	
样方 4 Quadrat 4	甜茶 <i>Rubus chingii</i> var. <i>suavissimus</i>	7	266.23
	吊钟花 <i>Enkianthus quinqueflorus</i>	12	184.94
	八角 <i>Illicium verum</i>	37	44.56
	马醉木 <i>Pieris japonica</i>	19	586.72
	冬青 <i>Ilex chinensis</i>	14	228.99
	截果石栎 <i>Lithocarpus truncatus</i>	12	488.66
	润楠 <i>Machilus pingii</i>	10	714.49
	多穗石栎 <i>Lithocarpus polystachyus</i>	8	53.87
	十齿花 <i>Dipentodon sinicus</i>	7	421.98
	锥 <i>Castanopsis chinensis</i>	5	1 496.25
	柿 <i>Diospyros kaki</i>	4	185.46
	三角槭 <i>Acer buergerianum</i>	3	8.32
	滇润楠 <i>Machilus yunnanensis</i>	2	918.58
	槭树科物种 Aceraceae sp.	2	168.49
	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	2	15.58
	山茶科物种 Theaceae sp.	2	254.25
	黄毛润楠 <i>Machilus chrysotricha</i>	1	37.37
	合果木 <i>Paramichelia baillonii</i>	1	356.15
	木兰科物种 Magnoliaceae sp.	1	220.77
	桑科物种 Moraceae sp.	1	0.00
	盐麸木 <i>Rhus chinensis</i>	1	174.28
	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	1	28.26
	其他 Other	1	51.00

样方 4 中,灌木层总盖度较低,约 10%,包括吊钟花 (*Enkianthus quinqueflorus*)、马醉木 (*Pieris japonica*) 等。乔木层总盖度约 95%,优势种为八角 (*Illicium verum*, 37 株)、冬青 (*Ilex chinensis*, 14 株) 和截果石栎 (*L. truncatus*, 12 株)。该样方有 4 种壳斗科植物,其中,石栎属植物 3 种,分别是截果石栎 (12 株)、多穗石栎 (*L. polystachyus*, 8 株)、石栎 (1 株); 栲属植物 1 种,为锥 (5 株)。壳斗科物种在 4 个样方中均有出现。其中,石栎属植物在 4 个样方中均有分布,栲属植物在样方 2、3、4 中均有分布,栎属植物在样方 1、2、3 中均有分布。

调查发现,从树木个体数量和总胸高断面积 2 个方面分析的优势度结果并不一致。从树木个体数量分析,4 个样方中的壳斗科树木总个体远少于非壳斗科树木总个体 (表 3)。4 个样方中壳斗科植株个体数

分别为 7, 34, 42, 26 株,分别占各样方总个体数的 4.49%、20.60%、28.97%、16.99%,平均占比为 17.76%。尤其样方 1 中壳斗科植株数量较其他 3 个样方更低。因此壳斗科物种在植物个体方面的优势并不明显。

从胸高断面积占比分析 (表 4), 4 个样方中壳斗科植物胸高断面积分别为 3 962 cm<sup>2</sup>、13 131 cm<sup>2</sup>、3 592 cm<sup>2</sup>、2 333 cm<sup>2</sup>, 占各样方乔木总胸高断面积的 64.04%、56.39%、73.94%、33.79%, 平均占比为 57.04%, 是 4 个样方的优势类群。其中, 样方 1 中石栎属和栎属植物的胸高断面积分别占样方中乔木胸高断面积的 61.18% 和 2.86%, 石栎属优势明显。样方 2、3 中, 石栎属和栎属的胸高断面积占比相对栲属稍高。样方 2 中, 石栎属、栎属、栲属植物的胸高断面积分别占各样方中乔木胸高断面积的 24.54%、22.01% 和 9.84%。

表 3 4 个样方壳斗科和非壳斗科个体数及其占比

Table 3 Number and proportion of Fagaceae and non-Fagaceae in four quadrats

样方 Quadrat	个体数 Individual number			个体数占比/% Individual proportion	
	石栎属 <i>Lithocarpus</i>	栎属 <i>Quercus</i>	栲属 <i>Castanopsis</i>	壳斗科 Fagaceae	非壳斗科 Non-Fagaceae
样方 1 Quadrat 1	6	1	0	4.49	95.51
样方 2 Quadrat 2	18	13	3	20.60	79.39
样方 3 Quadrat 3	23	10	9	28.97	71.03
样方 4 Quadrat 4	21	0	5	16.99	83.01
平均值 Average	17	6	4.25	17.76	82.23

表 4 4 个样方壳斗科和非壳斗科胸高断面积及其占比

Table 4 Basal area and proportion of Fagaceae and non-Fagaceae in four quadrats

分类指标 Classification indicator	样方 1 Quadrat 1		样方 2 Quadrat 2		样方 3 Quadrat 3	
	胸高断面积/cm <sup>2</sup> Basal area	占比/% Proportion	胸高断面积/cm <sup>2</sup> Basal area	占比/% Proportion	胸高断面积/cm <sup>2</sup> Basal area	占比/% Proportion
石栎属 <i>Lithocarpus</i>	3 785	61.18	5 714	24.54	1 624	33.43
栎属 <i>Quercus</i>	177	2.86	5 125	22.01	1 476	30.38
栲属 <i>Castanopsis</i>	0	0.00	2 292	9.84	492	10.13
壳斗科 Fagaceae	3 962	64.04	13 131	56.39	3 592	73.94
非壳斗科 Non-Fagaceae	2 225	35.96	10 157	43.61	1 266	26.06
分类指标 Classification indicator	样方 4 Quadrat 4		平均值 Mean			
	胸高断面积/cm <sup>2</sup> Basal area	占比/% Proportion	胸高断面积/cm <sup>2</sup> Basal area	占比/% Proportion		
石栎属 <i>Lithocarpus</i>	837	12.12	2 990	32.82		
栎属 <i>Quercus</i>	0	0.00	1 694	13.81		
栲属 <i>Castanopsis</i>	1 496	21.67	1 070	10.41		
壳斗科 Fagaceae	2 333	33.79	5 755	57.04		
非壳斗科 Non-Fagaceae	4 572	66.21	4 555	42.96		

注:壳斗科指石栎属、栎属和栲属之和。

Note: Fagaceae represents the sum of *Lithocarpus*, *Quercus*, and *Castanopsis*.

样方3中,石栎属、栎属、栲属植物的胸高断面面积分别占各样方中乔木胸高断面面积的33.43%、30.38%和10.13%。样方4中,石栎属、栲属植物胸高断面面积分别占样方中乔木胸高断面面积的12.12%和21.67%。总体来看,石栎属、栎属、栲属的平均胸高断面面积分别占4个样方群落中总乔木胸高断面面积的32.82%、13.81%、10.41%,石栎属较其他2属优势更明显(表4)。

## 2.2 样方内乔木和壳斗科的径级结构

4个样方乔木径级结构分布结果(图1)显示,4个样方中乔木的幼苗(I径级)和大树(VI径级)较少,分别为34株和1株;幼树(II径级)和中树(III、IV、V径级)个体多,占比分别为45.88%和48.47%。其中,样方1、3、4乔木群落均呈现中间高两边低的单峰型径级,群体年龄相对较小,幼苗(I径级)植株少,而幼树(II径级)个体多,分别为79,91,65株,占各样方总个体数的50.64%、62.76%、42.48%,中树(III、IV、V径级)个体较多,占比达26.90%~51.63%,无大树(VI径级)。而样方2群落呈不连续分布的间歇型径级,群体含有年龄较大的中大树,大树(VI径级)1株,中树(III、IV、V径级)植株多,占比达69.09%,幼树(II径级)个体较多,占比达29.70%,而幼苗(I径级)更新不足,仅1株。

麻栗坡4个样方中壳斗科植物群落的径级结构各不相同(图2)。样方1、2、4中壳斗科幼苗(I径级)稀缺,共3株;幼树(II径级)植株个体稀少,分别

为2,5,8株;中树(III、IV、V径级)个体较多,分别为5,27,16株,占比达61.54%~79.41%;大树(VI径级)仅样方2有1株。样方3中壳斗科幼苗(I径级)、幼树(II径级)的个体较多,分别为15,18株,占样方3壳斗科总个体数的78.57%,中树(III、IV、V径级)植株少,共9株,占比达21.43%,无大树(VI径级),呈增长型结构。总体来看,4个样方中壳斗科植物幼苗(I径级)共18株,占比16.51%,幼树(II径级)共33株,占比30.28%,中树植株多,共57株,占比达52.29%,大树(VI径级)仅1株。麻栗坡4个样方植株数量总体上表现出中树>幼树>幼苗>大树,呈现稳定型结构。

## 2.3 石栎属、栎属、栲属的静态生命表和存活曲线

由石栎属、栎属、栲属的静态生命表(表5)可知,随着径级的增大,石栎属的存活个体数( $l_x$ )和存活率( $S_x$ ,除I径级外)均逐级降低。幼苗(第I径级)死亡率( $q_x$ )最高,为0.38,从第II径级的死亡率( $q_x$ )逐级递增。生命期望寿命值( $e_x$ )在第I—II径级上升,II径级最高,为2.83,从第III径级逐级下降。经匀滑处理后,栎属和栲属各径级的存活植株匀滑后的个体数相同,栎属和栲属静态生命表的变化趋势一致。栎属和栲属植物存活个体数和生命期望寿命值在第I径级最高,随着径级的增大,栎属和栲属物种的存活个体数( $l_x$ )、存活率( $S_x$ )和生命期望寿命值( $e_x$ )均逐级降低,而死亡率( $q_x$ )和消失率( $K_x$ )逐级升高,在第V径级时达到峰值。

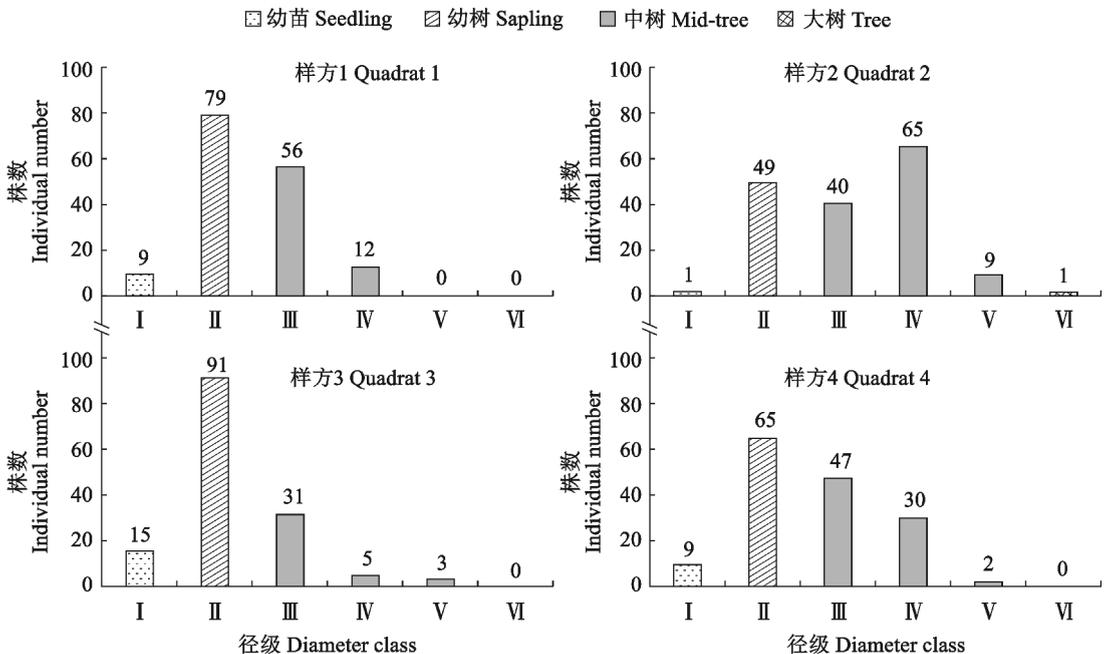


图1 4个样方乔木径级结构分布

Fig. 1 Diameter class distribution of trees in four quadrats

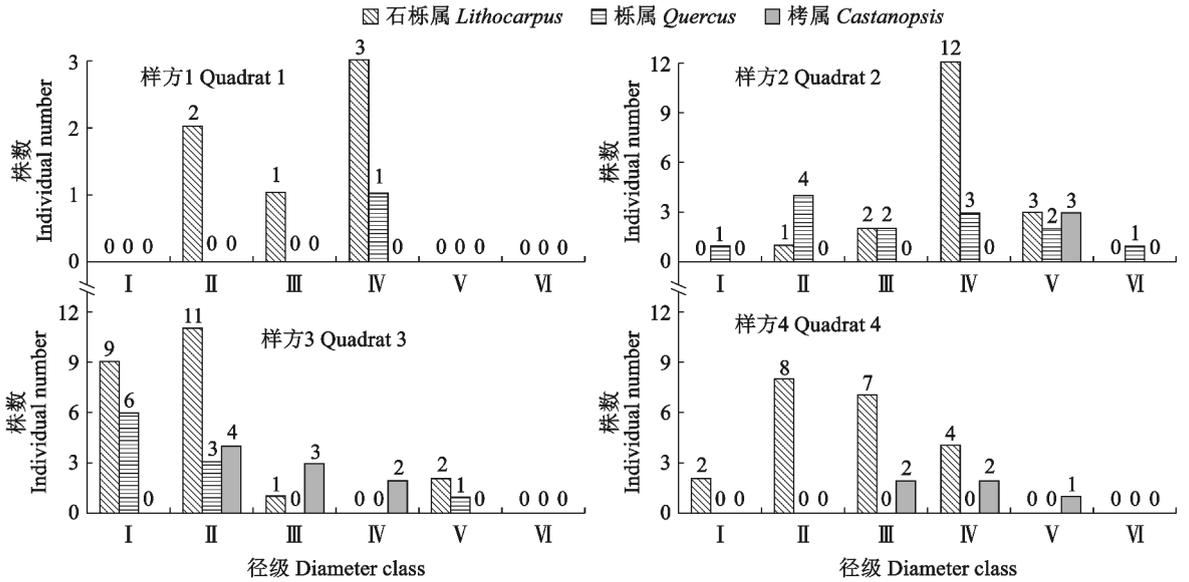


图 2 4 个样方壳斗科径级结构分布

Fig. 2 Diameter class distribution of Fagaceae trees in four quadrat

表 5 壳斗科石栎属、栎属及栲属植物静态生命表

Table 5 Static life table of *Lithocarpus*, *Quercus* and *Castanopsis* in Fagaceae

物种 Species	生长期 Growing period	径级 Diameter class	$A_x$	$a_x$	$l_x$	$\ln l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$T_x$	$e_x$	$K_x$	$S_x$
石栎属 <i>Lithocarpus</i>	幼苗 Seedling	I	11	29	1 000	6.91	379	0.38	810	2 569	2.57	0.48	0.62
	幼树 Sapling	II	22	18	621	6.43	103	0.17	569	1 759	2.83	0.18	0.83
	中树 Mid-tree	III	11	15	517	6.25	103	0.20	466	1 190	2.30	0.22	0.80
	中树 Mid-tree	IV	19	12	414	6.02	103	0.25	362	724	1.75	0.29	0.75
	中树 Mid-tree	V	5	9	310	5.74	103	0.33	259	362	1.17	0.41	0.67
	大树 Tree	VI	0	6	207	5.33	—	—	103	103	0.50	—	—
栎属 <i>Quercus</i>	幼苗 Seedling	I	7	7	1 000	6.91	143	0.14	929	3 215	3.22	0.15	0.86
	幼树 Sapling	II	7	6	857	6.75	143	0.17	786	2 286	2.67	0.18	0.83
	中树 Mid-tree	III	2	5	714	6.57	143	0.20	643	1 500	2.10	0.22	0.80
	中树 Mid-tree	IV	4	4	571	6.35	142	0.25	500	857	1.50	0.29	0.75
	中树 Mid-tree	V	3	3	429	6.06	286	0.67	286	357	0.83	1.10	0.33
	大树 Tree	VI	1	1	143	4.96	—	—	71	71	0.50	—	—
栲属 <i>Castanopsis</i>	幼苗 Seedling	I	0	7	1 000	6.91	143	0.14	929	3 215	3.22	0.15	0.86
	幼树 Sapling	II	4	6	857	6.75	143	0.17	786	2 286	2.67	0.18	0.83
	中树 Mid-tree	III	5	5	714	6.57	143	0.20	643	1 500	2.10	0.22	0.80
	中树 Mid-tree	IV	4	4	571	6.35	142	0.25	500	857	1.50	0.29	0.75
	中树 Mid-tree	V	4	3	429	6.06	286	0.67	286	357	0.83	1.10	0.33
	大树 Tree	VI	0	1	143	4.96	—	—	71	71	0.50	—	—

注:  $A_x$ . 样方实际存活个体数;  $a_x$ . 存活个体数匀滑处理后的个体数;  $l_x$ . 标准化后的存活个体数;  $\ln l_x$ . 标准化存活个体数的自然对数;  $d_x$ .  $x \sim x+1$  径级期间标准化的死亡数;  $q_x$ . 标准化后的死亡率;  $L_x$ . 平均存活个体数;  $T_x$ .  $x$  径级到超过第  $x$  径级的个体总数;  $e_x$ . 个体生命期望寿命;  $K_x$ . 消失率;  $S_x$ . 存活率。

Note:  $A_x$ , actual number of survival within a quadrat.  $a_x$ , number of survival after smooth transformation.  $l_x$ , number of survival after standardization.  $\ln l_x$ , number of survival after natural logarithm standardization.  $d_x$ , standardized death number from  $x$  to  $x+1$  diameter class.  $q_x$ , standardized mortality rate.  $L_x$ , the average number of surviving individuals.  $T_x$ , total number of individuals from  $x$  diameter class to over  $x$  diameter class.  $e_x$ , individual life expectancy.  $K_x$ , extinction rate.  $S_x$ , survival rate.

由石栎属、栎属及栲属植物种群存活曲线(图3)可知,麻栗坡壳斗科石栎属从 I 到 II 径级下降幅度较大,幼苗死亡率高;而从幼树到大树(II 到 VI 径级)下降幅度较为平缓,植株生长稳定并顺利进入大树阶段,且中树到大树阶段(III 到 IV 径级)的死亡率较另外 2 属更低。栎属和栲属的存活曲线完全重叠, I 到 V 径级下降较为平缓,植株生长平稳,能保证稳定的存活个体数;但是 V 到 VI 径级下降幅度较大,表明大树阶段是瓶颈期,死亡率高。采用指数函数和幂函数 2 种数学模型方程对存活曲线进行检验,石栎属、栎属、栲属 3 属的指数函数模型拟合结果均达到显著水平( $P < 0.05$ ),且指数方程的  $R^2$  值和  $F$  值均大于幂方程,表明指数方程拟合效果最优(表 6)。由拟合方程可以看出麻栗坡壳斗科石栎属、

栎属、栲属 3 属存活曲线均符合 Deevey- II 型,同一类群的不同径级阶段其死亡率和存活率类似。

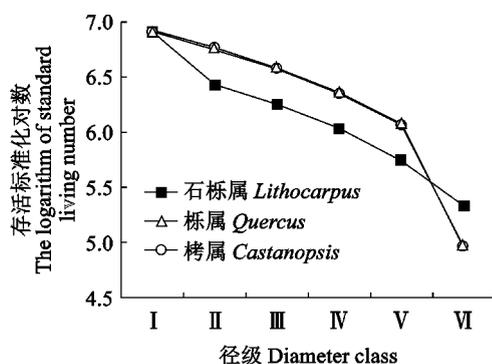


图 3 壳斗科石栎属、栎属及栲属植物种群存活曲线  
Fig. 3 Population survival curves of *Lithocarpus*, *Quercus*, and *Castanopsis* in Fagaceae

表 6 麻栗坡壳斗科石栎属、栎属、栲属种群存活曲线检验模型

Table 6 The test model of survival curves of *Lithocarpus*, *Quercus*, and *Castanopsis* in Fagaceae

物种 Species	拟合模型 Fitting model	拟合方程 Fitted equation	$R^2$	$F$	$P$	存活曲线类型 Survival curve type
石栎属 <i>Lithocarpus</i>	$N_x = N_0 e^{-bx}$	$N_x = 7.204e^{-0.048x}$	0.98	188.77	0.000	Deevey-II
	$N_x = N_0 x^{-b}$	$N_x = 7.031x^{-0.131}$	0.91	42.43	0.003	
栎属 <i>Quercus</i>	$N_x = N_0 e^{-bx}$	$N_x = 7.621e^{-0.058x}$	0.79	15.42	0.017	Deevey-II
	$N_x = N_0 x^{-b}$	$N_x = 7.285x^{-0.143}$	0.61	6.27	0.066	
栲属 <i>Castanopsis</i>	$N_x = N_0 e^{-bx}$	$N_x = 7.621e^{-0.058x}$	0.79	15.42	0.017	Deevey-II
	$N_x = N_0 x^{-b}$	$N_x = 7.285x^{-0.143}$	0.61	6.27	0.066	

注:  $P > 0.05$ , 则认为拟合结果整体无统计学意义;  $P < 0.05$ , 说明拟合模型整体有统计学意义。当指数方程的  $R^2$  值和  $F$  值均大于幂方程时, 指数方程拟合效果最优。

Note:  $P > 0.05$  indicates the fitting results had no statistical significance.  $P < 0.05$  indicates the fitted model is statistical significance. When  $R^2$  and  $F$  of the exponential equation are bigger than the power-exponent equation, the exponential equation has the best fitting effect.

## 3 讨论

### 3.1 麻栗坡壳斗科植物群落结构特征

调查发现,从树木个体数量和总胸高断面积两方面分析的优势度结果并不一致。胸高断面积是通过胸径大小推算而来,而木本植物的胸径是森林群落调查中最重要、也最易测定且精确度较高的指标<sup>[24-25]</sup>。胸径不仅可用来表示群落的大小、活力,也可描述群落径级分布特征,在一定程度上还可反映群落的可持续性<sup>[25]</sup>、森林动态变化等<sup>[26]</sup>。因此,相对于个体数判定群落优势种,采用总胸高断面积占比是分析优势度的更优指标。从胸高断面积占比分析,4 个样方中壳斗科植株平均胸高断面积占比最大,为麻栗坡常绿阔叶林群落的优势类群(表 4)。

在调查的 4 个样方中,石栎属、栎属、栲属植物共

存现象明显。其中,石栎属植株平均胸高断面积占比最大,为麻栗坡壳斗科群落结构中的优势属,包括石栎、猴面石栎、截果石栎、多穗石栎 4 个物种。石栎属树木个体数量和总胸高断面积均占比最大,是该群落的主要优势类群(表 2)。3 属的群落动态特性分化是其共存和其优势性差异的重要原因。从存活曲线(图 3)和静态生命表(表 5)来看,栎属和栲属虽然在前期(I—V 径级),特别是幼苗到幼树阶段(I—II 径级)可以保持群落的稳定发展,但是从中树到大树的瓶颈(V—VI 径级)效应阻碍了它们成为壳斗科代表的优势类群。而石栎属虽然在幼苗到幼树阶段较其他 2 属有更高的死亡率,但是在后期(II—VI 径级)发展稳定,可以顺利长成大树,成为壳斗科优势性的代表。

除了群落动态特性分化,壳斗科 3 属植物的分布格局和物种多样性差异也可能造成其共存和优势性

差异。栎属以北温带为分布中心,亚热带地区是其南端的分布边缘<sup>[10]</sup>。栲属虽然同是热带亚热带分布<sup>[12]</sup>,但栲属的物种多样性远不及石栎属。而麻栗坡样方调查结果也显示石栎属的物种数量比栎属栲属更为丰富(表 2)。物种丰富度指数与多样性指数是群落稳定性的重要指标<sup>[16]</sup>。物种组成单一的群落抵抗干扰能力差且种内竞争强,而物种丰富的群落抵御病虫害和入侵物种的能力强,且在受到干扰后的恢复能力也强<sup>[27]</sup>。因此一般认为,群落结构越复杂,群落稳定性越强,生态服务功能越高<sup>[16]</sup>。麻栗坡植物群落中包含多种石栎属植物,而栎属、栲属植物物种组成单一。因此,从这方面来看,具有丰富物种的石栎属群落较物种组成相对单一的其他 2 属也更为稳定,优势性强。

4 个样方在海拔上的分化可能是造成其优势树种组成和优势度分化的重要原因。4 个样方海拔分别是 1 100 m、1 328 m、1 550 m、1 883 m 的植物群落,概括了麻栗坡常绿阔叶林海拔 1 000~2 000 m 内到壳斗科物种组成和优势性变化,也是麻栗坡常绿阔叶林群落结构随海拔梯度变化而改变的体现。未来的研究可以在同一海拔梯度设置重复样方或者增加样地面积,以更好地概括本地区的环境异质性、物种多样性和群落特点。从本文研究结果也可以看出,麻栗坡的常绿阔叶林地区是研究壳斗科植物共存于植物多样性的代表性地区。但可能由于地处偏僻,本地常绿阔叶林相关的基础研究如群落研究、土壤类型、干扰等较为欠缺,是综合区域特点对群落结构和动态做分析的巨大阻碍。因此,在类似麻栗坡这些偏远但植物多样性丰富的地区开展充分的基础科学研究是理解和保护物种多样性的重要和必要步骤。

径级结构是反映群落数量结构特征和动态生长趋势的重要指标。麻栗坡壳斗科群落植株径级结构完整,各径级内皆有个体存活。群落中植株个体数量表现为大树<幼苗<幼树<中树。与前人研究结果不相同,赵丽娟等<sup>[28]</sup>研究发现石栎-青冈群落的胸径分布呈倒“J”形,树木个体数量随径级增加呈递减趋势。而麻栗坡壳斗科植物群落结构总体呈桶形,幼树、中树植株个体数占比较高,幼苗与大树个体少,占比低。麻栗坡壳斗科植物群落中大树稀少,说明群落中大树阶段的生长可能遇到瓶颈,一方面可能是由于大树植株对土壤养分、水分及光照等资源的竞争能力下降,另一方面可能受人类活动及自然灾害的干扰<sup>[29]</sup>。幼苗是天然群落更新过程中最重要和敏感的阶段,决定了种群的更新状况<sup>[30]</sup>,其存活和生长与各种生物和非生物因素密切相关。植物邻体、食草动

物、微生物等生物因子<sup>[31]</sup>,以及光照、水分、地形、土壤等环境因子<sup>[32]</sup>,干扰等因子都会影响幼苗的更新和建立<sup>[28]</sup>。因此,以下 3 个原因可能造成麻栗坡壳斗科植物群落中幼苗缺乏的现象:第一,生物因子如昆虫和脊椎动物对种子和幼苗的捕食,是影响存活种子数量、种子萌发、幼苗建立的主要因素<sup>[33]</sup>。麻栗坡天然森林群落中,壳斗科富含营养的坚果果实是众多动物如昆虫、啮齿动物、大型哺乳类动物的重要食物来源,种子萌发机会低。在结实歉年,由于可利用食物资源有限,不足以满足动物捕食需求,大量种子被捕食,种子萌发机会低;在结实丰年,捕食者种群数量有限,不足以消耗所有种子,能保证部分种子存活,促进植物种群的更新。但壳斗科树种一般间隔 2~6 年出现 1 次结实大年<sup>[34]</sup>,且幼苗很可能被动物取食,因此在非结实大年幼苗更新和建立普遍受限。第二,环境和植物生物学特性结合的作用。壳斗科植物生长缓慢,天然更新能力较弱<sup>[35]</sup>。在麻栗坡亚热带常绿阔叶林林冠下,物种丰富,且草本层、灌木层分层明显,植株密度高,光照不足,造成其幼苗建苗率低。第三,环境条件的改变、人类和动物活动的干扰也会影响幼苗生长<sup>[29]</sup>。虽处保护区内,但是观察发现在样方调查过程中,不乏麻栗坡本地村民在林中活动。人类和动物的踩踏行为也可能造成幼苗建立失败。由于目前对麻栗坡地区相关研究较为局限,本研究没有综合考虑土壤水分、养分、地形因子和生物量等对麻栗坡林下幼苗罕见的影响,后续可增加麻栗坡地区相关研究,在综合多方面因素的前提下对麻栗坡林下幼苗罕见的现象进行系统分析。

### 3.2 壳斗科石栎属、栎属、栲属的群落动态趋势

静态生命表和存活曲线不仅能反映群落现实状况,还能体现出群落与环境之间的相互关系。石栎属、栎属、栲属的存活曲线符合 Deevey-II 型,表明 3 属各径级死亡率相似,总体上处于动态稳定状态。但石栎属和其他 2 属在不同阶段的动态特性分化明显。石栎属在幼苗至幼树阶段存活曲线下降幅度最大。前人研究显示,石栎在种子萌发到幼苗阶段,植株间竞争强度大,且幼苗受到邻近大树对空间资源和养分的不对称竞争,导致幼苗个体有极高的死亡率<sup>[36-37]</sup>。石栎属植物的期望寿命在幼树阶段达到最高,也很可能是幼苗阶段的高死亡率为幼树生长进行了铺垫,为幼树生长保证了空间资源和营养物质和高存活率。而栎属、栲属存活曲线在幼苗至中树阶段下降程度均较平缓,但中树到大树过渡阶段下降趋势加快,可能是因为随着植株长大,对空间资

源和养分的需求增加,与同层级物种之间的竞争作用加强,导致幼树向大树过渡阶段死亡率逐级增加<sup>[38]</sup>。栎属、栲属植株的死亡率随径级的增大而增加,这一结果也受到其他研究的支持<sup>[39-40]</sup>。

## 4 结 论

(1)从平均胸高断面面积占比分析,麻栗坡常绿阔叶林植物群落中,壳斗科(57.04%)为优势科。石栎属、栎属和栲属普遍共存,其中以石栎属(32.82%)为壳斗科的优势类群。

(2)麻栗坡壳斗科植物群落结构径级分布总体呈桶型,幼树、中树植株个体占比高(82.57%),幼苗与大树个体占比低(17.43%)。幼苗缺乏的主要原

因可能是动物对种子和幼苗的捕食、环境与植物生物学特性相互作用和干扰,而大树少可能与生长瓶颈、竞争和干扰相关。

(3)3属各阶段死亡率相似,其存活曲线均符合动态稳定 Deevey-II型。但石栎属植物和其他2属在不同阶段的动态特性分化明显。栎属、栲属物种死亡率随径级升高而增加,但石栎进入幼树后呈现稳定趋势。总体来看,3属在群落动态特性、分布特征和物种多样性3方面的分化是3属共存现象和其优势性差异的重要原因。

本研究为理解同科植物共存提供了具体案例和思路,也为亚热带常绿阔叶林的壳斗科物种多样性和物种保育提供了重要参考。

## 参考文献:

- [1] PINSKY M L. Species coexistence through competition and rapid evolution[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(7): 2407-2409.
- [2] CRAINE J M, DYBZINSKI R. Mechanisms of plant competition for nutrients water and light[J]. *Functional Ecology*, 2013, 27(4): 833-840.
- [3] BARTOMEUS I, GODOY O. Biotic controls of plant coexistence[J]. *Journal of Ecology*, 2018, 106(5): 1767-1772.
- [4] HART S P, USINOWICZ J, LEVINE J M. The spatial scales of species coexistence [J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1(8): 1066-1073.
- [5] POWO. Plants of the world online[DB/OL]. Published on the Internet; Facilitated by the royal botanic gardens, kew, [2024-04-30]. <http://www.plantsoftheworldonline.org/>.
- [6] FRODIN D G, GOVAERTS R. World checklist and bibliography of Fagales (Betulaceae, Corylaceae, Fagaceae and Tico-dendraceae)[M]. *Royal Botanic Gardens*, 1998.
- [7] CHEN X, KOHYAMA T S, CANNON C H. Associated morphometric and geospatial differentiation among 98 species of stone oaks (*Lithocarpus*)[J]. *PLoS One*, 2018, 13(6): e0199538.
- [8] SHANG A, LIU H Y, LUO M, et al. Sweet tea (*Lithocarpus polystachyus* Rehd.) as a new natural source of bioactive dihydrochalcones with multiple health benefits[J]. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2022, 62(4): 917-934.
- [9] 周伟, 吴宝成, 宋春风, 等. 中国柯属(壳斗科)植物资源与开发利用[J]. *中国野生植物资源*, 2016, 35(4): 60-62.  
ZHOU W, WU B C, SONG C F, et al. Resources and exploitation of *Lithocarpus* (Fagaceae) in China [J]. *Chinese Wild Plant Resources*, 2016, 35(4): 60-62.
- [10] DENG M, ZHOU Z K, LI Q S. Taxonomy and systematics of *Quercus* subgenus *Cyclobalanopsis* [J]. *International Oaks*, 2013, 24: 48-60.
- [11] PETIT R J, CARLSON J, CURTU A L, et al. Fagaceae trees as models to integrate ecology, evolution and genomics [J]. *New Phytologist*, 2013, 197(2): 369-371.
- [12] CANNON C H, BRENDEL O, DENG M, et al. Gaining a global perspective on Fagaceae genomic diversification and adaptation[J]. *New Phytologist*, 2018, 218(3): 894-897.
- [13] 邱丽甯, 路丹桂, 李雅丽, 等. 中国壳斗科植物属的分布区定量研究[J]. *西北植物学报*, 2019, 39(2): 343-348.  
QIU L C, LU D G, LI Y L, et al. Quantitative analysis of geographical distributions in all genera of Fagaceae in China[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, 39(2): 343-348.
- [14] 邱丽甯, 吴晓媛, 柳涛. 中国壳斗科植物属的空间多样性及差异[J]. *西北植物学报*, 2016, 36(10): 2103-2108.  
QIU L C, WU X Y, LIU T. Spatial diversities and differences of all genera in Fagaceae of China[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, 36(10): 2103-2108.
- [15] 陈科屹, 张会儒, 雷相东. 不同群落蒙古栎种群空间格局的地统计学分析[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(5): 1542-1550.  
CHEN K Y, ZHANG H R, LEI X D. Geostatistical analysis on the spatial pattern of *Quercus mongolica* population in different communities[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(5): 1542-1550.
- [16] 巫翠华, 蔡建军, 李华, 等. 紫柏山壳斗科植物群落物种多样性和稳定性研究[J]. *中南林业科技大学学报*, 2021, 41(8): 108-115.  
WU C H, CAI J J, LI H, et al. Studies on species diversity and stability of the Fagaceae community in the Zibai mountain [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2021, 41(8): 108-115.
- [17] 刘文倩, 李家湘, 龚俊伟, 等. 柯-青冈常绿阔叶林优势树种叶片性状变异及适应策略[J]. *生态学报*, 2022, 42(17): 7256-7265.  
LIU W Q, LI J X, GONG J W, et al. Variation in leaf functional traits and adaptation strategies of dominant tree species in a *Lithocarpus glaber-Cyclobalanopsis glauca* evergreen broad-leaved forest[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(17): 7256-7265.
- [18] 符瀚, 袁佛根, 刘倩, 等. 麻栗坡栲桂种群调查及叶精油分析研究[J]. *南方林业科学*, 2022, 50(5): 36-39.

- FU C, YUAN F G, LIU Q, *et al.* Investigation on *Cinnamomum tamala* population and analysis of leaf essential oil in Malipo [J]. *South China Forestry Science*, 2022, 50(5): 36-39.
- [19] 方火生, 卢家龙. 麻栗坡老君山省级自然保护区调研报告 [J]. 文山师范高等专科学校学报, 2005, 18(4): 320-325.
- FANG H S, LU J L. Findings report on Lao Jun Mountain nature preserve in Malipo county [J]. *Journal of Wenshan Teachers' College*, 2005, 18(4): 320-325.
- [20] 李缓. 中国亚热带常绿阔叶林壳斗科群落的物种组成及其地理分异[D]. 合肥:安徽农业大学, 2019.
- [21] 江波, 周先容, 尚进, 等. 中国特有植物巴山榿树的种群结构与动态[J]. 生态学报, 2018, 38(3): 1016-1027.
- JIANG B, ZHOU X R, SHANG J, *et al.* Population structure and dynamics of *Torreya fargesii* Franch., a plant endemic to China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(3): 1016-1027.
- [22] 江洪. 云杉种群生态学[M]. 北京:中国林业出版社, 1992.
- [23] HETT J M, LOUCKS O L. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock [J]. *The Journal of Ecology*, 1976, 64(3): 1029.
- [24] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 等. 植物群落清查的主要内容和、方法和技术规范[J]. 生物多样性, 2009, 17(6): 533-548.
- FANG J Y, WANG X P, SHEN Z H, *et al.* Methods and protocols for plant community inventory [J]. *Biodiversity Science*, 2009, 17(6): 533-548.
- [25] 李建, 李晓宇, 曹静, 等. 长白山次生针阔混交林群落结构特征及群落动态[J]. 生态学报, 2020, 40(4): 1195-1206.
- LI J, LI X Y, CAO J, *et al.* Community structure and dynamics of secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Changbai Mountains [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(4): 1195-1206.
- [26] WU X M, ZHOU S Y, XU A J, *et al.* Passive measurement method of tree diameter at breast height using a smartphone [J]. *Computers and Electronics in Agriculture*, 2019, 163: 104875.
- [27] 张明霞, 王得祥, 彭舜磊, 等. 秦岭松栎混交林群落的稳定性[J]. 生态学报, 2015, 35(8): 2564-2573.
- ZHANG M X, WANG D X, PENG S L, *et al.* Community stability analysis for the oak-pine mixed forest in Qinling Mountains [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(8): 2564-2573.
- [28] 赵丽娟, 项文化, 李家湘, 等. 中亚热带石栎-青冈群落物种组成、结构及区系特征[J]. 林业科学, 2013, 49(12): 10-17.
- ZHAO L J, XIANG W H, LI J X, *et al.* Floristic composition, structure and phytogeographic characteristics in a *Lithocarpus glaber-Cyclobalanopsis glauca* forest community in the subtropical region [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2013, 49(12): 10-17.
- [29] 王雨婷, 刘旭婧, 唐驰飞, 等. 神农架极小种群植物庙台槭群落特征及种群动态[J]. 植物生态学报, 2024, 48(1): 80-91.
- WANG Y T, LIU X J, TANG C F, *et al.* Community characteristics and population dynamics of *Acer miaotaiense*, an extremely small population species in Shennongjia, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2024, 48(1): 80-91.
- [30] 包崇寅, 孙永玉, 李敏敏, 等. 不同生境濒危植物龙棕种群结构及其动态特征[J]. 西北植物学报, 2024, 44(3): 479-490.
- BAO C Y, SUN Y Y, LI M M, *et al.* Population structure and dynamic characteristics of the endangered plant *Trachycarpus nanus* in different habitats [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2024, 44(3): 479-490.
- [31] SEIWA K, MASAKA K, KONNO M, *et al.* Role of seed size and relative abundance in conspecific negative distance-dependent seedling mortality for eight tree species in a temperate forest [J]. *Forest Ecology and Management*, 2019, 453: 117537.
- [32] PYLES M V, PRADO-JUNIOR J A, MAGNAGO F L S, *et al.* Loss of biodiversity and shifts in aboveground biomass drivers in tropical rainforests with different disturbance histories [J]. *Biodiversity and Conservation*, 2018, 27(12): 3215-3231.
- [33] VANDER WALL S B. The evolutionary ecology of nut dispersal [J]. *The Botanical Review*, 2001, 67(1): 74-117.
- [34] HIGAKI M. Prolonged diapause and seed predation by the acorn weevil, *Curculio robustus*, in relation to masting of the deciduous oak *Quercus acutissima* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2016, 159(3): 338-346.
- [35] 周伟, 夏念和. 我国壳斗科植物资源:尚待开发的宝库. 林业资源管理 [J]. 2011(2): 93-96, 100.
- ZHOU W, XIA N H. The Chinese Fagaceae resources: A treasury imperative for development [J]. *Forest Resources Management*, 2011(2): 93-96, 100.
- [36] 张中惠, 郭建斌, 王彦辉, 等. 六盘山辽东栎林种群结构和空间分布格局 [J]. 浙江农林大学学报, 2021, 38(6): 1091-1099.
- ZHANG Z H, GUO J B, WANG Y H, *et al.* Population structure and spatial distribution pattern of *Quercus wutaishanica* in Liupan Mountains [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2021, 38(6): 1091-1099.
- [37] 刘文聪, 田希, 杨涛, 等. 云南鸡足山半湿润常绿阔叶林优势树种的种群结构与更新特征 [J]. 生物多样性, 2023, 31(11): 75-85.
- LIU W C, TIAN X, YANG T, *et al.* Population structure and regeneration characteristics of dominant tree species in a semi-humid evergreen broad-leaved forest in the Jizu Mountains, Yunnan [J]. *Biodiversity Science*, 2023, 31(11): 75-85.
- [38] 董灵波, 马榕, 田栋元, 等. 大兴安岭天然林不同演替阶段共优势种种群结构与动态 [J]. 应用生态学报, 2022, 33(8): 2077-2087.
- DONG L B, MA R, TIAN D Y, *et al.* Structure and dynamics of co-dominant species in different succession stages of natural forests in Daxing'an Mountains, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(8): 2077-2087.
- [39] 赵丽娟, 项文化. 常绿阔叶林石栎和青冈种群生活史特征与空间分布格局 [J]. 西北植物学报, 2014, 34(6): 1259-1268.
- ZHAO L J, XIANG W H. Life history and spatial patterns of *Lithocarpus glaber* and *Cyclobalanopsis glauca* populations in evergreen broad-leaved forest [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, 34(6): 1259-1268.
- [40] 樊登星, 余新晓. 北京山区栓皮栎林优势种群点格局分析 [J]. 生态学报, 2016, 36(2): 318-325.
- FAN D X, YU X X. Spatial point pattern analysis of *Quercus variabilis* and *Pinus tabuliformis* populations in a mountainous area of Beijing [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(2): 318-325.