

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2020.10058

旦增, 李炳章, 尹志坚. 珠穆朗玛峰国家级自然保护区密叶红豆杉所在群落的特征及区系分析[J]. 植物科学学报, 2020, 38(1): 58-67  
Dan Z, Li BZ, Yin ZJ. Analysis of the characteristics and floristic elements of communities containing *Taxus contorta* Griffith in Zhumulangmafeng National Nature Reserve, Tibet[J]. *Plant Science Journal*, 2020, 38(1): 58-67

# 珠穆朗玛峰国家级自然保护区密叶红豆杉 所在群落的特征及区系分析

旦增<sup>1</sup>, 李炳章<sup>2</sup>, 尹志坚<sup>3\*</sup>

(1. 西藏自治区林业调查规划研究院, 拉萨 850000; 2. 西藏自治区林木科学研究院, 拉萨 850000;  
3. 国家林业和草原局昆明勘察设计院, 昆明 650216)

**摘要:** 基于野外 15 个群落样方物种调查, 对珠穆朗玛峰国家级自然保护区密叶红豆杉 (*Taxus contorta* Griffith) 所在群落的结构、物种多样性、区系地理成分及密叶红豆杉的年龄结构进行研究。结果显示: (1) 调查样地内共有维管植物 53 科 116 属 154 种, 以蔷薇科、毛茛科、菊科、百合科等占优势; 在科、属级区系分析中, 热带成分分别占 46.2%、18.0%, 温带成分分别占 53.8%、82.0%。(2) 密叶红豆杉所在群落的建群种分别为乔松 (*Pinus wallichiana* A. B. Jackson)、云南铁杉 (*Tsuga dumosa* (D. Don) Eichler) 和喜马拉雅冷杉 (*Abies spectabilis* (D. Don) Spach), 密叶红豆杉为下层乔木的重要伴生成分或优势成分。(3) 从各群落内部比较来看, 草本层的 Margalef 指数和 Simpson 指数在 3 个群落中都最高, 说明群落的草本层物种多样性最丰富, 数量也最多; 从群落间比较来看, 乔松林灌木层和草本层的 Margalef 指数最高, 乔木层的最低。(4) 在 3 种群落中密叶红豆杉数量都呈增长趋势, 且幼苗库较充足, 在云南铁杉林和喜马拉雅冷杉林中, 密叶红豆杉从幼苗到幼树的生长过程经历了较强的环境筛选。

**关键词:** 密叶红豆杉; 植物物种多样性; 区系成分; 群落特征分析; 珠穆朗玛峰国家级自然保护区

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2020)01-0058-10

## Analysis of the characteristics and floristic elements of communities containing *Taxus contorta* Griffith in Zhumulangmafeng National Nature Reserve, Tibet

Dan Zeng<sup>1</sup>, Li Bing-Zhang<sup>2</sup>, Yin Zhi-Jian<sup>3\*</sup>

(1. Forestry Survey and Planning Institute in Tibet, Lasa 850000, China; 2. Forest Research Institute in Tibet, Lasa 850000;  
3. China Forest Exploration and Design Institute in Kunming, Kunming 650216, China)

**Abstract:** Based on a survey of 15 community sample species, we studied the age structure, community structure, species diversity, and floristic elements of communities containing *Taxus contorta* Griffith in Zhumulangmafeng National Nature Reserve, Tibet. Results showed that: (1) There were 154 vascular species belonging to 116 genera and 53 families in all plots. Families such as Rosaceae, Ranunculaceae, Asteraceae, and Liliaceae dominated in the communities. Furthermore, based on analysis of family and genus, tropical components accounted for 46.2% and 18.0% and temperate components accounted for 53.8% and 82.0%, respectively. (2) The dominant species in the communities included *Pinus wallichiana* A. B.

收稿日期: 2019-04-16, 退修日期: 2019-05-18。

基金项目: 国家林业和草原局第二次全国重点保护野生植物资源调查。

This work was supported by a grant from the Second National Key Protected Wild Plant Resources Investigation of State Forestry and Grassland Administration.

作者简介: 旦增 (1974-), 男, 学士, 主要从事林业调查规划研究 (E-mail: 346243650@qq.com)。

\* 通讯作者 (Author for correspondence. E-mail: 592363239@qq.com)。

Jackson, *Tsuga dumosa* (D. Don) Eichler, and *Abies spectabilis* (D. Don) Spach. *Taxus contorta* was the accompanying or dominant species in the secondary arbor layer. (3) The Margalef and Simpson indices were the highest in the herb layer, indicating that herbaceous plants were dominant in terms of diversity and quantity in all communities. The Margalef index values were the highest for the shrub and herb layers but the lowest for the arbor layer in the *Pinus wallichiana* communities. (4) *Taxus contorta* showed abundant seedlings in the three communities. However, the development of young seedlings into young trees was impacted by the environmental pressures experienced in the *Tsuga dumosa* and *Abies spectabilis* communities.

**Key words:** *Taxus contorta*; Plant species diversity; Floristic elements; Community characteristics analysis; Zhumulangmafeng National Nature Reserve

红豆杉属 (*Taxus* L.) 植物全世界约有 7 ~ 8 种<sup>[1]</sup>, 我国有 3 种<sup>[2]</sup>, 其中密叶红豆杉 (*Taxus contorta* Griffith) 的分类地位是 2012 年才确定的。1978 年出版的《中国植物志》(第 7 卷) 中将密叶红豆杉归入到喜马拉雅红豆杉 (*Taxus wallichiana* Zuccarini) 中。1997 年, Li 和 Fu<sup>[3]</sup> 从喜马拉雅红豆杉 7 份模式标本中将形态特殊 (叶窄直、密集、排列成彼此重叠的不规则 2 列) 的标本分离出来, 确定为新种 *Taxus fuana* Nan Li et R. R. Mill.。2012 年, Poudel 等<sup>[4]</sup> 进一步研究发现 *Taxus fuana* Nan Li et R. R. Mill. 其实是 *Taxus contorta* Griffith 的晚出同名。

国内外对密叶红豆杉的研究报道较少。2008 年, Shah 等<sup>[5]</sup> 基于对巴基斯坦红豆杉属植物的分子鉴定, 更新了包括密叶红豆杉在内的 3 个种的地理分布范围。2014 年, Poudel 等<sup>[6]</sup> 从遗传多样性、种群数量变化历史和保护管理等方面对巴基斯坦密叶红豆杉进行了研究。2006 年, 檀丽萍等<sup>[7]</sup> 报道了包括密叶红豆杉在内的我国红豆杉属植物的分布, 并指出密叶红豆杉的紫杉醇含量相对较低。2018 年, Yu 等<sup>[8]</sup> 研究了喜马拉雅山区密叶红豆杉和喜马拉雅红豆杉在不同环境下代谢物含量的差异。目前, 国内对南方红豆杉 (*Taxus wallichiana* var. *mairei* (Lemee & H. Leveille) L. K. Fu & Nan Li) 和东北红豆杉 (*Taxus cuspidata* Siebold & Zuccarini) 种群和群落生态学的研究较多<sup>[9-14]</sup>, 但有关密叶红豆杉所处群落生态学方面的研究国内外还未见报道。

密叶红豆杉在国外主要分布于印度北部、克什米尔、尼泊尔和巴基斯坦; 在我国仅分布于西藏自

治区日喀则市的吉隆县境内<sup>[15]</sup>, 且分布面积 90% 以上都位于珠穆朗玛峰国家级自然保护区内。密叶红豆杉被我国列为国家 I 级重点保护植物且被列为极小种群物种, 是我国红豆杉属植物中分布区最小、资源蕴藏量最少的种类。2016 年, 西藏自治区第二次全国重点保护野生植物资源调查项目启动, 借助该项目, 我们对珠穆朗玛峰国家级自然保护区内分布的密叶红豆杉及其所处群落进行了详细调查。基于本次调查资料, 我们首次对密叶红豆杉的年龄结构及其所处群落的物种多样性、结构、区系地理成分等进行了研究, 这对深入掌握其所处群落的生态学特性, 以及在其分布地更好地开展保护、恢复、可持续利用等保护生物学研究都具有重要意义。

## 1 研究地区自然概况

珠穆朗玛峰国家级自然保护区位于中国西藏自治区与尼泊尔联邦民主共和国交界处, 位于 27°48' ~ 29°12'N、84°27' ~ 88°21'E 之间, 总面积约 3 381 900 hm<sup>2</sup>, 行政上为西藏自治区日喀则市的吉隆、聂拉木、定日、定结 4 县所辖。它是西藏自治区建立最早的国家级自然保护区, 也是世界上海拔最高的自然保护区, 主要保护对象为世界上独一无二的极高山生态系统、高原景观、地质遗迹, 以及西藏的历史文化。

由于横贯于保护区南部的喜马拉雅山脉对印度洋暖湿气流的阻挡, 使保护区气候在水平方向产生了明显的区域分异。山脉南翼为印度洋暖湿气流的迎风面, 降水丰沛, 具有海洋性季风气候特征, 发育着湿润的山地森林生态系统; 山脉北翼由于喜马

拉雅山脉显著的屏障作用，导致北翼气候旱化，呈现出大陆性高原气候特点，发育形成了半干旱灌丛和草原生态系统<sup>[16]</sup>。

与整个青藏高原相同，保护区内受气候、地质、地貌、水文等诸多因素的影响，土壤主要呈现出发育比较原始的特征。土壤成土过程主要表现为：以草原土壤成土过程为主；森林土壤形成过程只分布在保护区南部的喜马拉雅山脉南坡及山脉下切河谷谷地。从南至北、从低到高分别出现有：黄棕壤、棕壤、暗棕壤、高山寒漠土、亚高山草甸土、高山草甸土、高山草原土等土系，在河、湖周边还发育出沼泽土、草甸土和风沙土。

2 研究方法

2.1 调查方法

本次调查位于珠穆朗玛峰国家级自然保护区内的日喀则市吉隆县吉隆镇的卓唐村、吉普村、朗久村和多布村 4 个行政村，海拔 2719~3301 m，植被以乔松林、云南铁杉林、喜马拉雅冷杉林等为主。2016 年 8 月在保护区内，根据密叶红豆杉所处群落及其海拔、坡向、人为干扰情况的不同，设置 15 个(每个群落设置 5 个)20 m × 30 m 的样方(群落样方分布见图 1，群落样方信息见表 1)，再将每个样方分为 24 个 5 m × 5 m 的小样方开展群

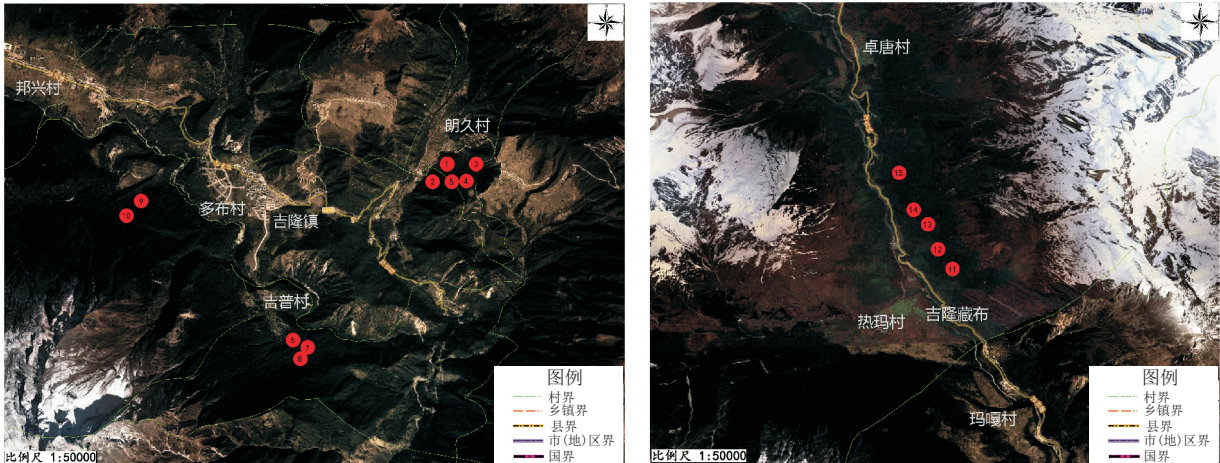


图 1 密叶红豆杉所在群落样方设置分布图  
Fig. 1 Plot distribution of communities containing *Taxus contorta*

表 1 密叶红豆杉所在群落样方信息  
Table 1 Plot information of communities containing *Taxus contorta*

样方编号 No. of plots	分布 Distribution	群落类型 Community	经纬度 Longitude and latitude	海拔(m) Altitude	坡向 Slope aspect
JL-001	吉隆, 吉隆镇, 朗久村	乔松林	28°23'58.20"N, 85°21'42.98"E	2886	东北
JL-002	吉隆, 吉隆镇, 朗久村	乔松林	28°23'53.92"N, 85°21'37.68"E	2891	南
JL-003	吉隆, 吉隆镇, 朗久村	乔松林	28°23'58.74"N, 85°21'51.26"E	2983	西南
JL-004	吉隆, 吉隆镇, 朗久村	乔松林	28°23'50.61"N, 85°21'56.16"E	3100	西南
JL-005	吉隆, 吉隆镇, 朗久村	乔松林	28°23'48.57"N, 85°21'50.42"E	3042	东北
JL-006	吉隆, 吉隆镇, 吉普村	云南铁杉林	28°21'54.06"N, 85°19'57.13"E	2818	东北
JL-007	吉隆, 吉隆镇, 吉普村	云南铁杉林	28°21'52.69"N, 85°20'8.26"E	2719	东南
JL-008	吉隆, 吉隆镇, 吉普村	云南铁杉林	28°21'49.12"N, 85°20'2.59"E	2832	东南
JL-009	吉隆, 吉隆镇, 多布村	云南铁杉林	28°23'56.56"N, 85°17'53.86"E	2936	东
JL-010	吉隆, 吉隆镇, 多布村	云南铁杉林	28°23'48.40"N, 85°17'51.57"E	2924	北
JL-011	吉隆, 吉隆镇, 卓唐村	喜马拉雅冷杉林	28°27'59.97"N, 85°14'8.20"E	3226	西南
JL-012	吉隆, 吉隆镇, 卓唐村	喜马拉雅冷杉林	28°28'9.13"N, 85°14'2.62"E	3301	西南
JL-013	吉隆, 吉隆镇, 卓唐村	喜马拉雅冷杉林	28°28'16.16"N, 85°13'54.12"E	3229	西南
JL-014	吉隆, 吉隆镇, 卓唐村	喜马拉雅冷杉林	28°28'27.40"N, 85°13'49.74"E	3277	东南
JL-015	吉隆, 吉隆镇, 卓唐村	喜马拉雅冷杉林	28°28'49.53"N, 85°13'34.42"E	3232	南



落学调查。记录胸径 > 2.5 cm 木本植物的种名、株数、胸径、高度和冠幅；胸径 ≤ 2.5 cm 木本植物的种名、株数、高度；草本植物的种名、株数、高度、盖度；藤本植物的种名。

2.2 数据处理

2.2.1 重要值计算<sup>[17]</sup>

重要值(IV) = 相对多度(RA) + 相对频度(RF) + 相对显著度(RD)。式中：相对频度 = 该种植物出现的样地数/所调查的样地总数；相对多度 = (某种植物的个体数/同生活型植物个体总数) × 100；相对频度 = (该种的频度/所有种的频度总和) × 100；相对显著度 = (该种所有个体胸高断面积之和/所有种个体胸高断面积总和) × 100。

2.2.2 物种多样性测定<sup>[18]</sup>

本研究采用 Margalef 指数、Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数 4 个 α 多样性测定指数，对密叶红豆杉所处群落物种多样性进行测定。各指标计算公式如下：

Margalef 丰富度指数： $E = (S-1) / \ln N$ ;

Simpson 优势度指数： $D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$ ;

Shannon-Wiener 多样性指数： $H' = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$

Pielou 均匀度指数： $J_{sw} = (-\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i) / \ln S$ 。

式中：S 为物种总数，N 为个体总数， $P_i$  为种 i 的个体数 n 占有物种个体数的比率，即  $P_i = n_i / N$ 。

3 结果与分析

3.1 所处群落植物区系分析

通过对样地内的标本进行系统鉴定，统计得到样地内维管束植物共有 53 科 116 属 154 种<sup>1)</sup>(包括种下等级，下同。科属种概念依据《Flora of China》)，其中，蕨类植物 6 科 12 属 17 种，裸子植物 3 科 6 属 8 种，被子植物 44 科 98 属 129 种。53 科中，蔷薇科(Rosaceae, 13 种)、毛茛科(Ranunculaceae, 11 种)、菊科(Asteraceae, 8 种)、百合科(Liliaceae, 6 种)、杜鹃花科(Ericaceae, 6 种)、禾本科(Poaceae, 6 种)、虎耳草科(Saxifragaceae, 6 种)、水龙骨科(Polypodiaceae, 5 种)和五加科(Araliaceae, 5 种)9 个科共包含了 49 属、66 种，分别占总属数的 42.2%、总种数的 42.9%，它们是密叶红豆杉所在群落的优势组成。

根据吴征镒等<sup>[19, 20]</sup>对中国种子植物科分布区类型的划分原则与方法，可将密叶红豆杉所在群落中的 47 科种子植物划分为 5 个类型和 4 个变型(表 2)。

表 2 珠穆朗玛峰国家级自然保护区密叶红豆杉所在群落种子植物科的区系成分分析  
Table 2 Floristic analysis (areal type) of spermatophyte families in communities containing *Taxus contorta* in Zhumulangmafeng National Nature Reserve

分布区类型 Distribution type	科数 No. families	占有科的比例* Percentage of total families (%)
1 世界分布 Cosmopolitan	21	—
2 泛热带 Pantropic	8	30.8
2-2 热带亚洲-热带非洲-热带美洲(南美洲) Tropical Asia to Tropical Africa to Tropical America (South America)	1	3.9
3 东亚(热带、亚热带)及热带南美间断 East Asia (Tropical & Subtropical) & Tropical South America disjuncted	3	11.6
8 北温带 North Temperate	5	19.2
8-4 北温带和南温带间断分布 North Temperate & South Temperate disjuncted	6	23.1
8-5 欧亚和南美洲温带间断 Eurasia & Temperate South America disjuncted	1	3.8
9 东亚及北美间断 East Asia & North America disjuncted	1	3.8
13 中亚 Central Asia	—	—
13-2 中亚东部至喜马拉雅和中国西南部 Eastern Central Asia to Himalaya & Southwestern China	1	3.8
合计 Total	47	100.0

\* 除世界分布(Cosmopolitan excluded)。

1) 如需查阅“珠穆朗玛峰国家级自然保护区含密叶红豆杉所在群落调查样方物种名录”请登录《植物科学学报》网站(<http://www.plant-science.cn>)查看本期文章附录。

其中,世界分布科有毛茛科、堇菜科(Violaceae)、虎耳草科、石竹科(Caryophyllaceae)、蓼科(Polygonaceae)、柳叶菜科(Onagraceae)、蔷薇科等 21 科;泛热带分布科有樟科(Lauraceae)、凤仙花科(Balsaminaceae)、大戟科(Euphorbiaceae)、荨麻科(Urticaceae)、卫矛科(Celastraceae)等 9 科,占总科数(除世界分布科,下同)的 34.7%;东亚(热带、亚热带)及热带南美间断分布科有木通科(Lardizabalaceae)、冬青科(Aquifoliaceae)和五加科 3 科,占总科数的 11.6%;北温带分布科有松科(Pinaceae)、杜鹃花科、忍冬科(Caprifoliaceae)、五福花科(Adoxaceae)、百合科等 12 科,占总科数的 46.1%;东亚及北美间断分布科只有五味子科(Schisandraceae) 1 科,占总科数的 3.8%;中亚分布科有星叶草科(Circaeasteraceae) 1 科,占总科数的 3.8%。可见,热带性质的科(分布型 2~3 及其变型)有 12 科,占全部科数(除世界分布科)的 46.3%,温带性质的科(分布型 8~13 及其变型)有 14 科,占全部科数

的 53.7%,显示出密叶红豆杉所在群落植物区系与世界各洲热、温带植物区系的历史联系。

根据吴征镒等<sup>[20-23]</sup>对中国种子植物属的分布区类型划分原则和方法,可将密叶红豆杉所在群落种子植物 104 属划分为 10 个类型和 6 个变型(表 3)。其中,世界分布的属有银莲花属(*Anemone*)、薹草属(*Carex*)、铁线莲属(*Clematis*)、老鹳草属(*Geranium*)、早熟禾属(*Poa*)、蓼属(*Polygonum*)、拟鼠曲草属(*Pseudognaphalium*)等 15 属;泛热带分布的属有须芒草属(*Andropogon*)、野古草属(*Arundinella*)、南蛇藤属(*Celastrus*)、山蚂蝗属(*Desmodium*)、大戟属(*Euphorbia*)、冬青属(*Ilex*)等 10 属,占总属数(除世界分布属,下同)的 11.2%;旧世界热带分布的属有楼梯草属(*Elatostema*)和茉莉属(*Jasminum*) 2 属,占总属数的 2.3%;热带亚洲和热带大洋洲分布属有糯米团属(*Gonostegia*) 1 属,占总属数的 1.1%;热带亚洲至热带非洲分布的属有毛鳞菊属(*Melanoseris*)和马蓝属(*Strobilanthes*) 2 属,占总属数的

表 3 珠穆朗玛峰国家级自然保护区密叶红豆杉所在群落种子植物属的区系成分分析

Table 3 Floristic analysis (areal type) of spermatophyte genera in communities containing *Taxus contorta* in Zhumulangmafeng National Nature Reserve

分布区类型 Distribution type	属数 No. genera	占有属的比例* Percentage of total genera (%)
1 世界分布 Cosmopolitan	15	—
2 泛热带分布 Pantropic	9	10.1
2-1 热带亚洲-大洋洲和热带美洲(南美洲或/和墨西哥) Tropical Asia-Australasia & Tropical America (South America or/and Mexico)	1	1.1
4 旧世界热带分布 Old World Tropics	2	2.3
5 热带亚洲至热带大洋洲分布 Tropical Asia to Tropical Australasia Oceania	1	1.1
6 热带亚洲至热带非洲分布 Tropical Asia to tropical Africa	2	2.3
7 热带亚洲(印度马来西亚)分布 Tropical Asia	1	1.1
8 北温带分布 Northern temperate	25	28.1
8-3 北温带和南温带间断(泛温带) North Temperate & South Temperate disjuncted	21	23.6
9 东亚和北美间断分布 East Asia & North America disjuncted	10	11.2
10 旧世界温带分布 Old World temperate	2	2.3
10-3 欧亚和南部非洲(有时还有大洋洲)间断 Eurasia & South Africa (sometimes also Australia) disjuncted	1	1.1
12 地中海、西亚至中亚分布 Mediterranean and western to central Asia	—	—
12-3 地中海至温带-热带亚洲,大洋洲和南美洲间断 Mediterranea to Temperate-Tropical Asia, Australasia and South America disjuncted	1	1.1
13 中亚 Central Asia	—	—
13-2 中亚东部至喜马拉雅和中国西南部 Eastern Central Asia to Himalaya & Southwestern China	1	1.1
14 东亚分布(东喜马拉雅-日本) Eastern Asia	5	5.6
14-SH 中国-喜马拉雅 Sino-Himalaya	7	7.9
合计 Total	104	100.0

\* 除世界分布(Cosmopolitan excluded)。

2.3%；热带亚洲(印度马来西亚)分布的属有羽叶参属(*Pentapanax*) 1 属，占总属数的 1.1%；北温带分布的属有冷杉属(*Abies*)、枫属(*Acer*)、龙芽草属(*Agrimonia*)、香青属(*Anaphalis*)、点地梅属(*Androsace*)、天南星属(*Arisaema*)等 46，占总属数的 51.7%；东亚和北美间分布的属有落新妇属(*Astilbe*)、勾儿茶属(*Berchemia*)、七筋菇属(*Clintonia*)、绣球属(*Hydrangea*)、山胡椒属(*Lindera*)、珍珠花属(*Lyonia*)等 10 属，占总属数的 11.2%；旧世界温带分布的属有蟹甲草属(*Parasenecio*)、扭柄花属(*Streptopus*)和百脉根属(*Lotus*)3 属，占总属数的 3.4%；地中海、西亚至中亚分布的属有常春藤属(*Hedera*) 1 属，占总

属数的 1.1%；中亚分布的属有星叶草属(*Circaea*) 1 属，占总属数的 1.1%；东亚分布(东喜马拉雅-日本)的属有 12 属，占总属数的 13.5%。可见，密叶红豆杉所在群落种子植物区系热带性质的属(分布型 2~7 及其变型)有 16 属，占全部属数(不包括世界分布属)的 18.0%，温带性质的属(分布型 8~14 及其变型)有 73 属，占全部属数的 82.0%，表明其植物区系地带性质为温带。

3.2 群落垂直结构

3.2.1 建群种分析

对密叶红豆杉所处群落的乔木层重要值分析结果显示(表 4)，群落的建群种分别为：乔松(*Pinus wallichiana* A. B. Jackson)、云南铁杉

表 4 密叶红豆杉所在群落乔木层树种的重要值  
Table 4 Importance values of tree layer species in communities containing *Taxus contorta*

群落 Community	物种 Species	相对频度 RF	相对多度 RA	相对显著度 RD	重要值 IV
乔松林 Comm. <i>Pinus wallichiana</i> A. B. Jackson	乔松 <i>Pinus wallichiana</i> A. B. Jackson	13.89	30.38	17.40	61.67
	长叶云杉 <i>Picea smithiana</i> (Wallich) Boissier	13.89	8.03	13.32	35.25
	高山栎 <i>Quercus semecarpifolia</i> Smith	11.11	7.32	14.29	32.72
	垂枝柏 <i>Juniperus recurva</i> Buchanan-Hamilton ex D. Don	11.11	7.24	13.32	31.68
	喜马拉雅冷杉 <i>Abies spectabilis</i> (D. Don) Spach	8.33	3.49	17.40	29.23
	毛叶槭 <i>Acer stachyophyllum</i> Hiern	11.11	7.69	7.49	26.30
	密叶红豆杉 <i>Taxus contorta</i> Griffith	13.89	7.09	3.82	24.80
	川滇花楸 <i>Sorbus vilmorinii</i> C. K. Schneider	8.33	5.95	6.14	20.42
云南铁杉林 Comm. <i>Tsuga dumosa</i> (D. Don) Eichler	糙皮桦 <i>Betula utilis</i> D. Don	8.33	4.21	6.80	19.34
	云南铁杉 <i>Tsuga dumosa</i> (D. Don) Eichler	11.36	30.30	13.30	54.96
	乔松 <i>Pinus wallichiana</i> A. B. Jackson	11.36	14.02	14.17	39.55
	高山栎 <i>Quercus semecarpifolia</i> Smith	9.09	9.47	16.95	35.51
	密叶红豆杉 <i>Taxus contorta</i> Griffith	11.36	9.85	12.45	33.67
	长叶云杉 <i>Picea smithiana</i> (Wallich) Boissier	9.09	6.82	12.45	28.36
	树形杜鹃 <i>Rhododendron arboreum</i> Smith	9.09	8.33	4.48	21.91
	篦齿槭 <i>Acer pectinatum</i> Wallich ex G. Nicholson	9.09	5.68	5.53	20.31
	喜马拉雅冷杉 <i>Abies spectabilis</i> (D. Don) Spach	9.09	3.79	6.70	19.58
	羽叶参 <i>Pentapanax fragrans</i> (D. Don) T. D. Ha	6.82	4.92	4.48	16.23
	川滇花楸 <i>Sorbus vilmorinii</i> C. K. Schneider	6.82	3.79	4.48	15.09
	糙皮桦 <i>Betula utilis</i> D. Don	6.82	3.03	5.00	14.84
喜马拉雅冷杉林 Comm. <i>Abies spectabilis</i> (D. Don) Spach	喜马拉雅冷杉 <i>Abies spectabilis</i> (D. Don) Spach	11.36	28.26	15.34	54.97
	高山栎 <i>Quercus semecarpifolia</i> Smith	11.36	17.39	12.23	40.99
	密叶红豆杉 <i>Taxus contorta</i> Griffith	11.36	12.50	10.35	34.22
	深灰槭 <i>Acer caesium</i> Wallich ex Brandis	9.09	6.52	9.47	25.08
	长叶云杉 <i>Picea smithiana</i> (Wallich) Boissier	6.82	8.15	9.47	24.44
	树形杜鹃 <i>Rhododendron arboreum</i> Smith	11.36	8.70	3.84	23.89
	糙皮桦 <i>Betula utilis</i> D. Don	9.09	4.89	8.63	22.61
	川滇花楸 <i>Sorbus vilmorinii</i> C. K. Schneider	9.09	6.52	6.34	21.95
	羽叶参 <i>Pentapanax fragrans</i> (D. Don) T. D. Ha	6.82	3.26	8.63	18.71
	垂枝柏 <i>Juniperus recurva</i> Buchanan-Hamilton ex D. Don	6.82	2.17	8.63	17.62
	吴茱萸五加 <i>Gamblea ciliata</i> var. <i>evodiifolia</i> (Franchet) C. B. Shang <i>et al.</i>	6.82	1.63	7.06	15.51

Notes: RF-Relative frequency; RA-Relative abundance; RD-Relative dominance; IV-Importance value.

(*Tsuga dumosa* (D. Don) Eichler) 和喜马拉雅冷杉(*Abies spectabilis* (D. Don) Spach), 密叶红豆杉并不是建群种, 而是下层乔木的重要组成。在海拔相对较高的喜马拉雅冷杉群落中, 密叶红豆杉在群落中的重要值最大(与其他两个群落相比), 说明该群落中密叶红豆杉受干扰程度最小, 长势最好, 已成为下层乔木的优势种。

### 3.2.2 各群落垂直结构

#### 3.2.2.1 乔松林(Comm. *Pinus wallichiana* A. B. Jackson)

密叶红豆杉所处的乔松林为暖性常绿针叶林。乔木层共有 7 科 9 属 9 种植物, 盖度 55%, 其中, 上层乔木除乔松外, 长叶云杉(*Picea smithiana* (Wallich) Boissier)、高山栎(*Quercus semecarpifolia* Smith) 和垂枝柏(*Juniperus recurva* Buchanan-Hamilton ex D. Don) 分布较多; 下层乔木有毛叶槭(*Acer stachyophyllum* Hiern)、密叶红豆杉(*Taxus contorta* Griffith) 和川滇花楸(*Sorbus vilmorinii* C. K. Schneider) 等。灌木层有 16 科 22 属 24 种植物, 盖度 65%, 分布较多的有峨眉蔷薇(*Rosa omeiensis* Rolfe)、米饭花(*Lyonia ovalifolia* (Wallich) Drude)、树形杜鹃(*Rhododendron arboreum* Smith)、锡金小檗(*Berberis sikkimensis* (C. K. Schneider) Ahrendt) 等。草本层有 24 科 36 属 39 种植物, 盖度 50%, 分布较多的有毛蕨(*Pteridium revolutum* (Blume) Nakai)、半育鳞毛蕨(*Dryopteris sublacera* Christ)、石芒草(*Arundinella nepalensis* Trinius)、草玉梅(*Anemone rivularis* Buchanan-Hamilton ex de Candolle)、大籽蒿(*Artemisia sieversiana* Ehrhart ex Willdenow) 等。

#### 3.2.2.2 云南铁杉林(Comm. *Tsuga dumosa* (D. Don) Eichler)

密叶红豆杉所处的云南铁杉林为温性针叶林。乔木层共有 8 科 11 属 11 种植物, 盖度 80%, 其中, 上层乔木除云南铁杉外, 乔松、高山栎、长叶云杉分布也较多; 下层乔木有树形杜鹃、篦齿槭(*Acer pectinatum* Wallich ex G. Nicholson)、密叶红豆杉、喜马拉雅冷杉、羽叶参(*Pentapanax fragrans* (D. Don) T. D. Ha)、川滇花楸等。灌木层有 12 科 17 属 18 种植物, 盖度 65%, 华西箭竹(*Fargesia nitida* (Mitford) P. C. Keng ex T. P.

Yi) 占绝对优势, 其他分布较多的有峨眉蔷薇、唐古特忍冬(*Lonicera tangutica* Maximowicz)、曲萼茶藨子(*Ribes griffithii* J. D. Hooker & Thomson)、锡金小檗、圆锥山蚂蝗(*Desmodium elegans* Candolle) 等。草本层有 19 科 25 属 27 种植物, 盖度 45%, 分布较多的有糙野青茅(*Deyeuxia scabrescens* (Grisebach) Munro ex Duthie)、喜马拉雅蹄盖蕨(*Athyrium fimbriatum* Hooker ex T. Moore)、喜马拉雅水龙骨(*Polypodiodes hendersonii* (Beddome) Fraser-Jenkins)、金冠鳞毛蕨(*Dryopteris chrysocoma* (Christ) C. Christensen)、钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana* Royle)、草地早熟禾(*Poa pratensis* Linnaeus) 等。

#### 3.2.2.3 喜马拉雅冷杉林(Comm. *Abies spectabilis* (D. Don) Spach)

密叶红豆杉所处的喜马拉雅冷杉林为寒温性针叶林。乔木层共有 9 科 11 属 11 种植物, 盖度 80%, 其中, 上层乔木除喜马拉雅冷杉外, 高山栎、长叶云杉、垂枝柏等分布较多; 下层乔木以密叶红豆杉为优势, 其他还有深灰槭(*Acer caesium* Wallich ex Brandis)、树形杜鹃、糙皮桦(*Betula utilis* D. Don)、川滇花楸、羽叶参等。灌木层有 13 科 16 属 20 种植物, 盖度 65%, 以华西箭竹占优势, 其他分布较多的有钟花杜鹃(*Rhododendron campanulatum* D. Don)、高山柏(*Juniperus squamata* Buchanan-Hamilton ex D. Don)、峨眉蔷薇、多枝小檗(*Berberis multicaulis* T. S. Ying)、宽萼溲疏(*Deutzia wardiana* Zaikonnikova) 等。草本层有 19 科 32 属 35 种植物, 盖度 40%, 分布较多的有偏翅唐松草(*Thalictrum delavayi* Franchet)、大籽蒿、大叶冷水花(*Pilea martini* (H. Leveille) Handel-Mazzetti)、三角叶假冷蕨(*Athyrium subtriangulare* (Hooker) Beddome)、秀丽蔓草(*Carex munda* Boott) 等。

### 3.3 物种多样性分析

Margalef 物种丰富度指数、Simpson 优势度指数、Shannon-Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数是表征群落特性的重要指标, 在反映植物群落的生境差异、干扰程度、群落的结构类型、演替阶段和稳定性程度等方面均具有重要意义<sup>[24]</sup>。

从各群落内部比较来看(表 5), 在乔松林中, Margalef 指数、Simpson 指数和 Shannon-Wiener



指数的大小都是：草本层 > 灌木层 > 乔木层，Pielou 指数的大小是：灌木层 > 草本层 > 乔木层；在云南铁杉林中，Margalef 指数的大小是：草本层 > 灌木层 > 乔木层，Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数的大小是：草本层 > 乔木层 > 灌木层，Pielou 指数的大小是：乔木层 > 草本层 > 灌木层；喜马拉雅冷杉林中，Margalef 指数和 Shannon-Wiener 指数的大小是：草本层 > 灌木层 > 乔木层，Simpson 指数和 Pielou 指数的大小是：草本层 > 乔木层 > 灌木层。3 个群落中，草本层的 Margalef 指数和 Simpson 指数都最高，说明 3 个群落的草本层物种多样性最为丰富，数量也最多。

从群落间比较来看(表 5)，乔松林的灌木层和草本层 Margalef 物种丰富度指数最高，乔木层最低，这主要是因为乔松林在 3 个群落中离村庄最近，人类活动干扰较大，上层乔木较少，群落郁闭度低，林下阳光较为充足，导致下层灌木和草本较为发育。

3.4 密叶红豆杉年龄结构

植物的年龄结构不仅反映该种群的现状，而且能反映该种群的发展趋势<sup>[25]</sup>。密叶红豆杉为保护植物，不宜用生长锥钻取木芯来测定其生长年龄，而许多研究表明林木的直径生长和年龄成正相关<sup>[26]</sup>，因而本研究采用立木级结构代替年龄结构

来分析密叶红豆杉的种群动态。

通过对样方内的所有密叶红豆杉立木进行调查，根据立木指标分成 5 级<sup>[24]</sup>(Ⅰ级： $BHD < 2.5\text{ cm}$ ， $H < 33\text{ cm}$ ；Ⅱ级： $BHD < 2.5\text{ cm}$ ， $H \geq 33\text{ cm}$ ；Ⅲ级： $2.5\text{ cm} \leq BHD < 7.5\text{ cm}$ ；Ⅳ级： $7.5\text{ cm} \leq BHD < 22.5\text{ cm}$ ；Ⅴ级： $BHD \geq 22.5\text{ cm}$ 。 $BHD$  为胸径， $H$  为树高)进行统计，具体分级情况见表 6，其立木级结构见图 2。

通过对表 6 及图 2 的分析可知：(1)在 3 个群落中密叶红豆杉Ⅰ级幼苗的占比都最大(乔松林中占比 30.9%，云南铁杉林中占比 37.1%，喜马拉雅冷林中占比 37.5%)，且幼苗、幼树的比例大于中龄、成龄树的比例，说明群落总体呈增长趋势，且幼苗库较为充足；(2)在云南铁杉林和喜马拉雅冷杉林中，从Ⅰ级幼苗到Ⅱ级幼树数量上有一个明显的下降，说明密叶红豆杉从幼苗到幼树的生长过程经历了选择强度较高的环境筛，大多数幼苗不能顺利通过，生长为幼树。这主要由于密叶红豆杉种子形态特征与种子扩散特征使其不能进行长距离传播，大多只能聚集于母树下，而母树下往往不适宜种子萌发或幼苗进一步的生长发育<sup>[11]</sup>。同时，幼苗的聚集还会加剧对有限环境资源的竞争，增加幼苗转变成幼树的死亡率。(3)相比之下，乔松林下的密叶红豆杉幼苗、幼树数量最少，这与该群落分

表 5 珠穆朗玛峰国家级自然保护区密叶红豆杉所在群落的物种多样性指数  
Table 5 Species diversity indices of communities containing *Taxus contorta* in  
Zhumulangmafeng National Nature Reserve

群落 Community	层次 Layer	Margalef richness index (E)	Simpson index (D)	Shannon-Wiener index (H')	Pielou evenness index (J <sub>sw</sub> )
乔松林 Comm. <i>Pinus wallichiana</i> A. B. Jackson	乔木层 Tree layer	1.58	0.84	2.03	0.92
	灌木层 Shrub layer	3.84	0.94	3.00	0.94
	草本层 Herb layer	5.53	0.95	3.42	0.93
云南铁杉林 Comm. <i>Tsuga dumosa</i> (D. Don) Eichler	乔木层 Tree layer	1.79	0.85	2.14	0.89
	灌木层 Shrub layer	2.48	0.58	1.60	0.56
	草本层 Herb layer	3.83	0.89	2.76	0.84
喜马拉雅冷杉林 Comm. <i>Abies spectabilis</i> (D. Don) Spach	乔木层 Tree layer	1.92	0.85	2.10	0.88
	灌木层 Shrub layer	2.82	0.81	2.37	0.79
	草本层 Herb layer	4.99	0.96	3.43	0.97

表 6 密叶红豆杉立木分级情况  
Table 6 *Taxus contorta* size classes

群落 Community	个体总数 Total	Ⅰ级 Class I	Ⅱ级 Class II	Ⅲ级 Class III	Ⅳ级 Class IV	Ⅴ级 Class V
乔松林 Comm. <i>Pinus wallichiana</i> A. B. Jackson	81	25	19	18	14	5
云南铁杉林 Comm. <i>Tsuga dumosa</i> (D. Don) Eichler	105	39	15	28	15	8
喜马拉雅冷杉林 Comm. <i>Abies spectabilis</i> (D. Don) Spach	128	48	18	35	17	10



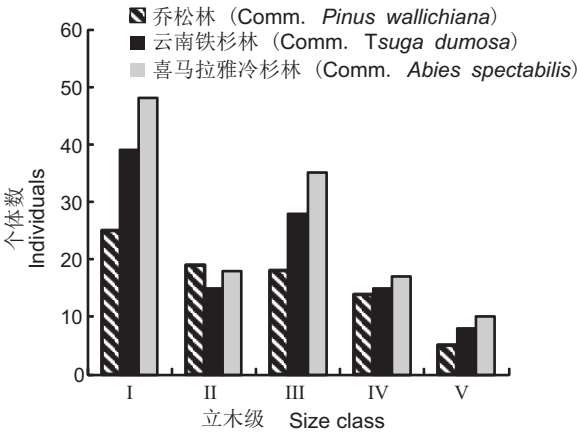


图 2 密叶红豆杉的立木级结构

Fig. 2 Structure of *Taxus contorta* size class

布区域与人类的生产生活区重叠最多、人为干扰最大有关。然而，从图 2 可见，乔松林中密叶红豆杉幼苗向幼树转化的成活率却相对较高。这是由于密叶红豆杉虽属于喜荫树种，但苗期适当的光照却能促进幼苗的生长发育，幼树阶段更是需要较强的光照<sup>[11]</sup>，而人为干扰相对较大、郁闭度较低的乔松林恰恰为密叶红豆杉幼苗期的生长提供了良好的光照条件。

4 结论

(1)在珠穆朗玛峰国家级自然保护区，密叶红豆杉所处群落的物种组成较为丰富，以蔷薇科、毛茛科、菊科、百合科、杜鹃花科、禾本科、虎耳草科、龙骨科和五加科 9 科植物占优势。区系分析表明，密叶红豆杉所处群落植物区系与世界各地热、温带植物区系历史联系广泛，其植物区系地带性质为温带。

(2)密叶红豆杉在其所处的天然群落中都不是建群种，建群种分别为乔松、云南铁杉和喜马拉雅冷杉，密叶红豆杉为下层乔木的重要伴生或优势成分。

(3)在群落物种多样性分析中，从各群落内比较来看，草本层的 Margalef 指数和 Simpson 指数在 3 个群落中都最高，说明群落的草本层物种多样性最丰富、数量最多。从群落间比较来看，乔松林的灌木层和草本层 Margalef 物种丰富度指数最高，而乔木层最低，这与该群落分布区域与人类的生产生活区重叠最大、人为干扰最大有关。

(4)通过对密叶红豆杉的立木级结构分析可

知，在 3 个群落中密叶红豆杉数量都呈增长趋势，且幼苗库较为充足。由于幼苗间的竞争及光照等因素影响，云南铁杉林和喜马拉雅冷杉林中密叶红豆杉幼苗向幼树的转化成活率较低，都低于乔松林，说明其在生长过程中经历了较强的环境筛选。

参考文献:

[ 1 ] Klaus Kubitzki. The Families and Genera of Vascular Plants; Vol. 1[M]. Berlin: Springer-Verlag, 1990: 351.

[ 2 ] Fu LG, Li N, Mill RR. Flora of China; Vol. 4: Taxaceae [M]. Beijing: Science Press, 1999: 89.

[ 3 ] Li N, Fu LG. Notes on gymnosperms I. taxonomic treatments of some Chinese conifers [J]. *Novon*, 1997, 7: 261–264.

[ 4 ] Poudel RC, Möller M, Gao LM, Ahrends A, Baral SR, Liu J, *et al.* Using morphological, molecular and climatic data to delimitate yews along the Hindu Kush-Himalaya and adjacent regions[J]. *PLoS One*, 2012, 7: 1–15.

[ 5 ] Shah A, Li DZ, Möller M, Gao LM, Michelle L, *et al.* Delimitation of *Taxus fuana* Nan Li & R. R. Mill (Taxaceae) based on morphological and molecular data[J]. *Taxon*, 2008, 57(1): 211–222.

[ 6 ] Poudel RC, Möller M, Li DZ, Shah A, Gao LM. Genetic diversity, demographical history and conservation aspects of the endangered yew tree *Taxus contorta* ( syn. *Taxus fuana* ) in Pakistan[J]. *Tree Genet Genomes*, 2014, 10 (3): 653–665.

[ 7 ] 檀丽萍, 陈振峰. 中国红豆杉资源[J]. 西北林学院学报, 2006, 21(6): 113–117.

Tan LP, Chen ZF. *Taxus* resources in China[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2006, 21(6): 113–117.

[ 8 ] Yu CN, Luo XJ, Zhan XR, Hao J, Zhang L, Song YB, *et al.* Comparative metabolomics reveals the metabolic variations between two endangered *Taxus* species ( *T. fuana* and *T. yunnanensis* ) in the Himalayas [J]. *BMC Plant Biol*, 2018, 18(1): 197.

[ 9 ] 岳红娟. 南方红豆杉天然群落种子雨、土壤种子库及种群年龄结构特征的研究[D]. 福州: 福建师范大学, 2009.

[ 10 ] 刘佳庆, 李宁, 熊天石, 邓青珊, 时光黎, 鲁长虎. 濒危植物南方红豆杉不同种群的结构和动态变化[J]. 热带亚热带植物学报, 2014, 22(5): 479–485.

Liu JQ, Li N, Xiong TS, Deng QS, Shi GL, Lu CH. Structure and dynamic changes of different populations of rare plant *Taxus chinensis* var. *mairei*[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2014, 22(5): 479–485.

[ 11 ] 朱慧男. 秦岭太白山南方红豆杉种群特征及其生境因子关系研究[D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2016.

[ 12 ] 周志强, 胡丹, 刘彤. 天然东北红豆杉种群生殖力与开花结实特性[J]. 林业科学, 2009, 45(5): 80–86.

- Zhou ZQ, Hu D, Liu T. Fecundity and characteristics of flowering and fruiting of natlral *Taxus cuspidata* population [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2009, 45(5): 80–86.
- [13] 刘彤, 胡林林, 郑红, 周志强. 天然东北红豆杉土壤种子库研究[J]. 生态学报, 2009, 29(4): 1869–1876.
- Liu T, Hu LL, Zheng H, Zhou ZQ. Researchs on soil seed bank of Japanese yew[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(4): 1869–1876.
- [14] 尹雪, 穆立蕾, 李中跃, 韩明浩. 3 种鸟类对东北红豆杉的取食方式及传播[J]. 东北林业大学学报, 2016, 44(1): 81–88.
- Yin X, Mu LQ, Li ZY, Han MH. Fruits foraging patterns and seed dispersal effect of three kinds of birds on *Taxus cuspidata*[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2016, 44(1): 81–88.
- [15] 马飞. 珠峰自然保护区植被覆盖变化及沼泽湿地潜在退化风险评价[D]. 成都: 成都理工大学, 2011.
- [16] 陈颖锋. 珠穆朗玛峰自然保护区植被覆盖变化研究[D]. 成都: 成都理工大学, 2012.
- [17] 孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟. 基础生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2002: 141–176.
- [18] 马克平. 生物群落多样性的测度方法[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1994: 141–165.
- [19] 吴征镒, 周浙昆, 李德铎, 彭华, 孙航. 世界种子植物科的分布区类型系统[J]. 云南植物研究, 2003, 25(3): 245–257.
- Wu ZY, Zhou ZK, Li DZ, Peng H, Sun H. The areal-types of the World families of seed plants [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2003, 25(3): 245–257.
- [20] 吴征镒, 周浙昆, 孙航, 李德铎, 彭华. 种子植物分布区类型及其起源和分化[M]. 昆明: 云南科技出版社, 2006: 1–531.
- [21] 吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型[J]. 云南植物研究, 1991(增刊IV): 1–139.
- Wu ZY. The areal-types of Chinese genera of seed plants [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1991(增刊IV): 1–139.
- [22] 吴征镒. “中国种子植物属的分布区类型”的增订和勘误[J]. 云南植物研究, 1993, 15(增刊IV): 141–178.
- Wu ZY. Add and correction of the areal-types of Chinese genera of seed plants[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 15(增刊IV): 141–178.
- [23] 吴征镒, 孙航, 周浙昆, 李德铎, 彭华. 中国种子植物区系地理[M]. 北京: 科学出版社, 2010.
- [24] 胡晓敏, 董安强, 王发国, 陈林, 翟俊文, 陈志明, 邢福武. 广东南岭大东山浙江润楠群落物种多样性与区系地理成分分析[J]. 植物科学学报, 2011, 29(3): 265–271.
- Hu XM, Dong AQ, Wang FG, Chen L, Zhai JW, Chen ZM, Xing FW. Species diversity and floristic components of *Machilus chekiangensis* community in Dadongshan, Nanling National Nature Reserve, Guangdong [J]. *Plant Science Journal*, 2011, 29(3): 265–271.
- [25] 陈宗游, 柴胜丰, 谭萍, 蒋运生, 杨丽涛. 濒危植物合柱金莲木伴生群落特征[J]. 广西科学院学报, 2016, 32(1): 6–14.
- Chen ZY, Chai SF, Tan P, Jiang YS, Yang LT. Traits of concomitant communities of the endangered plant *Sinia rhodoleuca* [J]. *Journal of Guangxi Academy of Sciences*, 2016, 32(1): 6–14.
- [26] 杨惠滨, 国庆喜. 地形与竞争因子对红松胸径与年龄关系的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(20): 6487–6495.
- Yang HB, Guo QX. Influence of topography and competitive factors on the relationship between DBH and of Korean Dine[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(20): 6487–6495.

(责任编辑: 张 平)