

# 天童国家森林公园主要森林植被 过去 30 年的动态变化<sup>\*</sup>

吴洋洋<sup>1,2,3</sup> 郭纯子<sup>1,2</sup> 倪 健<sup>1,2,3\*\*</sup>

(<sup>1</sup>华东师范大学环境科学系, 上海 200241; <sup>2</sup>浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114; <sup>3</sup>中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550002)

**摘要** 在气候变化和人类干扰的双重影响下, 植被的演替和发展是生态学研究的热点之一, 也是关系到人类社会可持续发展的一个重要问题。以浙江天童国家森林公园 6 种森林植被类型(典型常绿阔叶林的 3 个亚群丛、常绿落叶阔叶混交林、常绿针叶林和毛竹林)为研究对象, 对比分析 1982 年和 2012 年其物种组成、群落结构和物种多样性等变化特点。结果表明: 30 年间群落的整体空间格局保存完好, 群落分布未发生质的变化, 主要优势植物种类变化不大; 群落中幼树所占比例上升, 小径级个体增多, 群落更新状况良好且自然更新能力增强; 乔木层物种多样性增高, 常绿成分增加, 灌木和草本层物种多样性下降。在过去 30 年里, 随着温度上升, 该地主要森林群落呈正向演替趋势, 表明天童森林群落受到了较好的保护, 也表明气候变化与常绿阔叶林的演替和发展存在一定的潜在正相关。

**关键词** 植被动态 群落结构 生物多样性 气候变化 植被响应

**文章编号** 1001–9332(2014)06–1547–08 **中图分类号** Q948.1 **文献标识码** A

**Dynamics of major forest vegetations in Tiantong National Forest Park during the last 30 years.** WU Yang-yang<sup>1,2,3</sup>, GUO Chun-zi<sup>1,2</sup>, NI Jian<sup>1,2,3</sup> (<sup>1</sup>Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China; <sup>2</sup>Tiantong National Station of Forest Ecosystem, Chinese National Ecosystem Observation and Research Network, Ningbo 315114, Zhejiang, China; <sup>3</sup>State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550002, China). -Chin. J. Appl. Ecol. , 2014 , 25( 6 ) : 1547 – 1554.

**Abstract:** The study of vegetation succession and development is not only one of the hot spots of modern ecology, but also a key issue of the sustainable development of human society, especially under the circumstances of climate change and anthropogenic disturbance. A comparison of forest communities in the Tiantong National Forest Park ( TNFP ) in Zhejiang Province, eastern China from 1982 to 2012 was performed. Six forests in the park were investigated, including the typical evergreen broadleaved forest ( EBLF, three sub-associations ), evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest ( EDBLMF ), evergreen conifer forest ( ECF ) and bamboo forest ( BF ). Data from two field investigations in 1982 and 2012, respectively, were used to analyze the changes of species composition, community structure and species diversity during the past 30 years. The spatial pattern and community structure of the forest vegetation in the TNFP did not obviously change. The spatial distribution of plant communities did not significantly shifted. The proportion of young trees and individuals in small diameters increased. The regeneration status of communities was healthy and the natural regeneration ability of communities was enhanced. The species diversity of the TNFP forests showed an increasing trend in the tree layer and a decreasing trend in the shrub and herb layers. Meanwhile, the evergreen component increased. Along with the changed climate, forest vegetation in the TNFP was developing towards the forward succession. Species diversity, especially the trees, increased with the increase of temperature. This demonstrated that, on one

\* 国家重点基础研究发展计划项目(2010CB951303) 和浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站开放项目( TT201002 )资助。

\*\* 通讯作者. E-mail: nijian@vip.skleg.cn

2013-08-25 收稿 2014-03-19 接受.

hand, forest vegetation in Tiantong had been well protected; on the other hand, there was a potential positive relationship between the EBLF succession and climate change.

**Key words:** vegetation dynamic; community structure; biodiversity; climate change; vegetation response.

DOI:10.13287/j.1001-9332.20140409.003

植被结构与功能的动态变化不仅是传统植被生态学的研究重点,也是当今全球变化生态学的聚焦热点。不同时段植被变化的研究可以阐明植物个体、群落和生态系统甚至生物群区的演替发展,同时可以建立其与气候变化和人类活动干扰的关系,从而揭示全球变化对局部和区域植被的影响及其机制,为预测生态系统-人类-环境复合体对未来全球变化的响应奠定理论基础。研究发现,气候变化已经影响到全球不同区域的植物个体、植物群落和生态系统/生物群区。它影响了植物群落的物种组成和多样性,改变群落结构和功能特征,并以高纬度/高海拔地区和植被过渡带表现最为敏感。例如,高海拔地区植物个体分布和林线上移<sup>[1-2]</sup>、森林分布格局变化<sup>[3]</sup>,威胁高山植物的生物多样性<sup>[4]</sup>;高纬度地区苔原灌木扩张<sup>[5]</sup>和林线植物生长变化<sup>[2]</sup>,地中海和北美山区植被分布上移并伴随植被类型替代<sup>[6-7]</sup>;在我国也存在类似现象<sup>[8-9]</sup>。研究还发现,在气候变化的背景下,一些植被虽然未发生物种的迁移和类型的替换,但群落结构和组成与生物多样性等发生了一定程度的改变<sup>[10-11]</sup>。上述研究大多采取不同时段植被数据的比较,比如样方记录的比较和统计分析<sup>[4,6,10-11]</sup>,以及配合新老照片、航片和植被图等的对比<sup>[3,6-7]</sup>。我国开展了类似研究,但多集中在生态过渡带以及草原和高寒植被区域,而且偏重遥感数据和树木年轮记录的分析<sup>[8-9,12-13]</sup>。由于森林植被的复杂性、气候变化影响的不确定性以及取样的困难性,对我国森林植被的长时间序列动态变化的分析还很欠缺,仅见南京地区常绿落叶阔叶混交林研究<sup>[14-16]</sup>。在气候变化影响下常绿阔叶林植被变化的长期研究尚未见报道。

我国的常绿阔叶林是全球湿润亚热带森林的主体,其群落结构复杂,生物多样性丰富,生产力高。它的存在与发展对保持水土、调节气候以及维持全球碳循环平衡等都具有重要作用。而且常绿阔叶林多分布于人口稠密、经济发达地区,长期的人类活动对其结构和功能影响强烈,常导致次生演替发生。因此,常绿阔叶林响应气候变化和人类活动干扰而发生的群落结构、组成和功能的动态变化研究,对揭示常绿阔叶林的自然和人为演替过程与其机理,以及全球变化背景下世界常绿阔叶林的维持和保护具有

重要意义。本文以浙江天童国家森林公园内典型常绿阔叶林为研究对象,对比1982和2012年群落物种组成和结构的动态变化特征,为探讨气候变化对常绿阔叶林的影响奠定群落学基础。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

天童国家森林公园位于浙江省宁波市鄞州区东南部( $29^{\circ}48'N, 121^{\circ}47'E$ ),面积 $349\text{ hm}^2$ 。本地区森林植被保存良好,是浙江省东部丘陵地区地带性植被类型的代表性地段。气候为亚热带季风气候,根据鄞州区(鄞县)1951—2009年的气象记录,年均温 $16.2^{\circ}\text{C}$ ,7月均温 $28.1^{\circ}\text{C}$ ,1月均温 $4.2^{\circ}\text{C}$ , $>10^{\circ}\text{C}$ 年积温 $5166.2^{\circ}\text{C}$ ,年降水量 $1374.7\text{ mm}$ ,降雨多集中在夏季,年均相对湿度82%;年均蒸发量 $1320.1\text{ mm}$ 。成土母质主要是中生代的沉积岩及部分酸性火成岩和花岗岩残积风化物,土壤为山地黄红壤。公园内现存植被是次生常绿阔叶林<sup>[17]</sup>,局部地区有常绿落叶阔叶混交林和落叶阔叶林,并栽植有杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、马尾松(*Pinus massoniana*)和毛竹(*Phyllostachys pubescens*)林。

### 1.2 样地设置

宋永昌于1982年对天童林场的植被进行了首次详细调查,采用标准样方法,共调查样地61块,面积为该地区最小取样面积 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ (少数样地为 $15\text{ m} \times 15\text{ m}$ )<sup>[17]</sup>。将天童国家森林公园主要群落类型划分为:常绿阔叶林(3个亚群丛)、常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林、常绿针叶林、毛竹林和次生山地灌丛(图1)。

2012年7—9月采用样方法进行群落调查。由于历史资料未包含样地经纬度,故依据样地位置的文字描述,尽可能寻找位置清晰的样地开展重新调查工作。选择常绿阔叶林3个亚群丛、常绿落叶阔叶混交林、常绿针叶林和毛竹林6个代表性森林群落类型,基本涵盖了天童国家森林公园内的主要植被类型:常绿阔叶林中典型木荷-栲树群落(*Schima superba*-*Castanopsis fargesii* community,样地编号T<sub>1</sub>、T<sub>21</sub>和T<sub>26</sub>)、含苦槠的木荷-栲树群落(*S. superba*-*C. fargesii* with *C. sclerophylla* community,样地编号T<sub>29</sub>、T<sub>38</sub>和T<sub>53</sub>)和含杨梅叶蚊母树的木荷-栲树群落

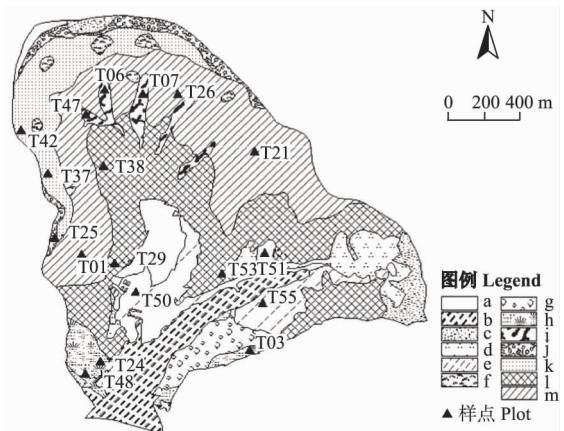


图1 天童国家森林公园植被类型<sup>[17]</sup>及样地位置

Fig.1 Vegetation types<sup>[17]</sup> and location of sampling sites in Tiantong National Forest Park.

a) 非林区 Non-forest area; b) 杜鹃-白栎群落 *Rhododendron simsii* - *Quercus fabric* community; c) 马尾松人工幼林 *Pinus massoniana* young plantation; d) 枫香-杉木群落 *Liquidambar formosana* - *Cunninghamia lanceolata* community; e) 黄毛耳草-毛竹群落 *Hedysotis auricularia* - *Phyllostachys pubescens* community; f) 长叶石栎-雷公鹅耳枥群落 *Lithocarpus henryi* - *Carpinus viminea* community; g) 化香-枫香群落 *Platycarya strobilacea* - *Liquidambar formosana* community; h) 枫香-马尾松群落 *Liquidambar formosana* - *Pinus massoniana* community; i) 披针叶茴香-南酸枣群落 *Ilicium lanceolatum* - *Choerospondias axillaris* community; j) 长叶石栎-云山青冈群落 *Lithocarpus henryi* - *Cyclobalanopsis sessilifolia* community; k) 含杨梅叶蚊母树的木荷-栲树群落 *Schima superba* - *Castanopsis fargesii* with *Distylium myricoides* community; l) 含苦槠的木荷-栲树群落 *Schima superba* - *Castanopsis fargesii* with *C. sclerophylla* community; m) 典型木荷栲树群落 *Schima superba* - *Castanopsis fargesii* community.

(*S. superba* - *C. fargesii* with *Distylium myricoides* community 样地编号 T<sub>25</sub>、T<sub>37</sub> 和 T<sub>42</sub>) 分布范围较广, 在海拔 100 ~ 500 m 的山坡上皆有分布; 群落高度在 15 ~ 20 m, 分层明显, 可分为乔木层、灌木层、草本层以及层间植物。常绿落叶阔叶混交林主要为披针叶茴香-南酸枣群落 (*Ilicium lanceolatum* - *Choerospondias axillaris* community 样地编号 T<sub>6</sub>、T<sub>7</sub> 和 T<sub>47</sub>) 常位于沟谷, 落叶成分增加且多占据林木层; 群落高度为 18 ~ 25 m, 分层明显。常绿针叶林主要为枫香-马尾松群落 (*Liquidambar formosana* - *Pinus massoniana* community 样地编号 T<sub>3</sub>、T<sub>24</sub> 和 T<sub>48</sub>) , 主要分布在低海拔山麓, 山脊偶有分布, 为次生类型, 并处于不同的演替阶段; 群落高度为 18 ~ 25 m, 分层明显。毛竹林的主要群落类型黄毛耳草-毛竹群落 (*Hedysotis auricularia* - *Phyllostachys pubescens* community, 样地编号 T<sub>50</sub>、T<sub>51</sub> 和 T<sub>55</sub>) 为人工林, 边缘混生有枫香、木荷、苦槠等; 乔木层纯为毛竹, 高 10 ~ 13 m。

每种森林类型选择 3 个样地, 每个样地采用 20 m × 20 m 样方, 共 18 个样地(图 1)。记录样地海拔、地理位置、地形、坡度、坡向、人类活动等, 每块样地

分乔木层、灌木层(样方面积 5 m × 5 m)、草本层(样方面积 2 m × 2 m) 3 层进行调查。乔木层记录树高 ≥ 1.3 m 的植株种类、枝下高、高度、胸径、基径和冠幅; 灌木层记录植物种类、高度、基径和盖度; 草本层记录植物种类、高度和盖度。将 1982 年调查的层间植物归为灌木层或草本层。

### 1.3 数据处理

为反映 30 年前后亚热带常绿阔叶林群落的动态, 比较了物种重要值(IV)、群落径级结构和物种多样性指数 3 个指标的差异: IV<sub>乔木</sub> = 相对多度 + 相对显著度 + 相对高度; IV<sub>灌木</sub> = 相对多度 + 相对盖度 + 相对高度; 相对重要值(RIV) = 重要值/3; 相对多度 = 某个种的株数 / 全部种的总株数 × 100%; 乔木层相对显著度 = 某个种的断面积 / 全部种的总断面积 × 100%; 灌木层和草本层相对盖度 = 某个种的盖度 / 全部种的总盖度 × 100%; 相对高度 = 某个种的高度 / 全部种的总高度 × 100%。

根据胸径大小将木本植物的径级划分为 4 级: 胸径 ≤ 5 cm 为小径级; 5 ~ 20 cm 为中径级; 20 ~ 40 cm 为大径级; > 40 cm 为巨径级。

有 8 块样地两次调查取样面积不同, 造成物种株数差异。为了消除取样面积影响, 以单位面积株数来表示物种丰富度。

采用 Shannon 指数(H) 和 Simpson 指数(D) 分析物种多样性的变化<sup>[18]</sup>, 计算公式如下:

$$H = - \sum_{i=1}^n P_i \ln P_i$$

$$D = - \sum_{i=1}^n P_i^2$$

式中:  $P_i$  为种  $i$  的相对重要值。

## 2 结果与分析

### 2.1 天童常绿阔叶林优势种重要值

从表 1 可以看出, 在常绿阔叶林 3 种群落类型 (典型木荷-栲树群落、含苦槠的木荷-栲树群落和含杨梅叶蚊母树的木荷-栲树群落) 中, 虽然乔木层建群种仍为木荷和栲树, 但其重要值随时间推移小幅下降, 其他常绿树种比例上升。演替过程中, 马尾松逐渐淡出群落, 灌木层主要优势种仍为连蕊茶 (*Camellia fraterna*), 但小灌木箬竹 (*Indocalamus tessellatus*) 重要值明显上升, 其他物种重要值有不同程度的下降, 箬竹超越连蕊茶成为该群丛的首要共优种; 扒树幼苗重要值超过木荷幼苗。草本层主要优势种仍为里白 (*Dicranopteris glauca*) 和狗脊 (*Woodwardia*

表1 1982和2012年天童常绿阔叶林各层优势种及相对重要值

Table 1 Dominant species and relative importance value in different layers of Tiantong evergreen broadleaved forests from 1982 to 2012

群落类型 Community Type	乔木层 Tree layer		灌木层 Shrub layer		草本层 Herb layer	
	1982	2012	1982	2012	1982	2012
A	栲树 30.23 木荷 14.16 米槠 13.36 麻栎 4.18 枫香 3.58	栲树 28.92 木荷 11.27 连蕊茶 11.11 浙江新木姜子 4.99 细枝柃 4.90	连蕊茶 14.15 栲树 5.69 木荷 5.51 细叶香桂 5.24 櫟木 5.17	连蕊茶 16.68 虎刺 7.21 灰柯 5.90 薄叶润楠 5.68 红楠 4.64	里白 20.75 狗脊 19.30 两色鳞毛蕨 13.24 假异鳞毛蕨 9.05 箬竹 6.00	里白 63.29 狗脊 36.71 — — —
B	木荷 26.02 马尾松 12.25 栲树 5.78 杨梅 5.77 白栎 4.73	木荷 22.67 栲树 17.64 连蕊茶 7.90 苦槠 4.49 山茶 3.99	连蕊茶 14.06 櫟木 10.45 杨梅叶蚊母树 5.57 老鼠矢 4.71 木荷 4.23	箬竹 26.57 连蕊茶 15.51 苦竹 6.89 虎刺 6.52 石栎 3.45	狗脊 30.50 里白 17.82 淡竹叶 9.92 芒萁 8.40 中华鳞毛蕨 6.02	里白 41.23 狗脊 21.96 五节芒 5.52 赤车 3.76 金星蕨 3.42
C	杨梅叶蚊母树 13.26 木荷 12.20 云山青冈 11.00 蚊母树 8.75 冬青 8.22	木荷 15.79 浙江新木姜子 11.13 红褐柃 8.36 大叶冬青 8.23 杨梅叶蚊母树 6.06	细枝柃 6.30 薄叶山矾 6.10 杨梅叶蚊母树 5.27 米槠 4.90 细叶香桂 4.56	连蕊茶 13.48 浙江新木姜子 10.02 红褐柃 7.84 细枝柃 7.48 交让木 6.38	里白 54.11 狗脊 41.42 镜子薹草 4.46 — —	里白 50.39 中华鳞毛蕨 30.18 狗脊 19.43 — —
D	南酸枣 43.80 薄叶润楠 12.58 黄丹木姜子 8.89 灰柯 4.63 油桐 4.07	黄丹木姜子 25.24 南酸枣 10.65 连蕊茶 7.08 红毒茴 6.39 灰柯 6.23	连蕊茶 7.67 薄叶润楠 7.61 苦竹 7.15 箬竹 6.61 黄丹木姜子 6.25	黄丹木姜子 23.26 苦竹 21.66 连蕊茶 14.65 薄叶润楠 10.02 红毒茴 5.42	纸莎草 7.91 寒莓 7.67 扁穗莎草 6.38 狗脊 5.13 天南星 5.12	石韦 19.51 狗脊 14.87 赤车 12.63 镜子薹草 11.90 麦冬 11.26
E	马尾松 43.70 木荷 9.78 枫香树 6.78 赤皮青冈 5.35 花榈木 5.08	深山含笑 33.80 木荷 11.01 枫香 9.82 栲树 4.97 老鼠矢 4.23	山矾 7.30 櫟木 6.29 老鼠矢 6.04 连蕊茶 4.13 木荷 3.59	苦竹 10.75 天竺桂 8.00 连蕊茶 7.90 天仙果 6.13 山鸡椒 6.08	淡竹叶 13.44 芒萁 11.37 狗脊 10.79 两色鳞毛蕨 10.44 芒 5.46	狗脊 36.81 里白 33.03 五节芒 12.16 蹄叶橐吾 7.63 中华鳞毛蕨 6.64
F	毛竹 100 — — — —	毛竹 97.56 枫香 2.44 — 虎刺 4.00 油茶 3.54	毛竹 10.15 鸡血藤 8.81 白栎 5.95 虎刺 4.00 油茶 15.75	枫香 22.04 油茶 15.75 毛竹 9.17 苦枥木 5.47 苦槠 5.00	蹄叶橐吾 8.43 绵穗苏 7.85 薏草 5.54 三脉紫菀 4.63 红花酢浆草 4.32	狗脊 33.46 扶芳藤 15.90 蕨 12.65 油点草 10.26 绵穗苏 6.84

A: 典型木荷-栲树群落 *S. superba*-*C. fargesii* community; B: 含苦槠的木荷-栲树群落 *S. superba*-*C. fargesii* with *C. sclerophylla* community; C: 含杨梅叶蚊母树的木荷-栲树群落 *S. superba*-*C. fargesii* with *D. myricoides* community; D: 披针叶茴香-南酸枣群落 *I. lanceolatum*-*C. axillaris* community; E: 枫香-马尾松群落 *L. formosana*-*P. massoniana* community; F: 黄毛耳草-毛竹群落 *H. auricularia*-*P. pubescens* community.

japonica),且在3种群落中都形成了以里白为优势种、狗脊为共优种的格局。

常绿落叶阔叶混交林的披针叶茴香-南酸枣群落中,优势种南酸枣重要值跌至第2位,共优种黄丹木姜子(*Litsea elongata*)的重要值由第3位上升至第1位,取代南酸枣成为优势种;其他主要物种类型未发生显著变化,只是重要值次序有所改变。灌木层优势种连蕊茶被黄丹木姜子取代,排名第3位的苦竹(*Pleioblastus amarus*)重要值上升至第2位,其他物种种类变化不大,重要值次序有升有降。草本层石韦(*Pyrrosia lingua*)取代细叶莎草(*Cyperus papyrus*)成为优势种,其他物种重要值次序有波动,但变化均不显著。

在常绿针叶林的枫香-马尾松群落中,优势种马尾松消失,深山含笑(*Michelia maudiae*)成为优势种,排名次之的木荷和枫香的重要性未发生变化,其余优势种种类变化不大,但重要值次序发生更迭。灌木层主要优势种类未发生明显变化,但各物种重要

值顺序变动较大,原先的优势种山矾(*Symplocos sumuntia*)被苦竹取代,天竺桂(*Cinnamomum japonicum*)和连蕊茶的重要值分别上升至第2、3位,其余各种亦有升有降。草本层狗脊取代淡竹叶(*Lophatherum gracile*)成为优势种,且与排名第2的里白重要值相差无几,但二者重要值皆明显大于其他物种,占据了草本层的大部分空间,成为共优种。

在毛竹林的黄毛耳草-毛竹群落中,乔木层出现新种枫香,但优势种未变。灌木层枫香幼苗取代毛竹幼苗成为优势种,毛竹重要值下降至第3位,油茶(*Camellia oleifera*)重要值上升至第2位。草本层中,狗脊取代蹄叶橐吾(*Ligularia fischeri*)成为优势种,与1982年调查相比,构成草本层的主要物种种类变化不大,仅是重要值次序上有变动。

总之,天童国家森林公园内的亚热带常绿阔叶林经过近30年的演替,各群落基本组成未出现较大波动,群落划分仍然符合当年常绿阔叶林类型的划分标准。

## 2.2 常绿阔叶林群落物种多样性

在过去 30 年间,除了毛竹群落,其他 5 种群落单位面积乔木层物种丰富度均呈上升趋势(图 2)。灌木层除含苦槠的木荷-栲树群落每 100 m<sup>2</sup>增加 6 种外,其余 4 种群落物种丰富度均下降。草本层,除了典型木荷-栲树群落未发生明显变化外,其余 5 种群落的草本层物种丰富度均显著上升。在过去 30 年间,单位面积上 5 个群落的乔木层和草本层物种数占群落总物种数的比例均上升,而灌木层比例下降(图 3)。

30 年间,无论是 Shannon 多样性指数还是 Simpson 多样性指数,6 种群落物种多样性均为灌木层最大,乔木层次之,草本层最小(表 2)。除黄毛耳

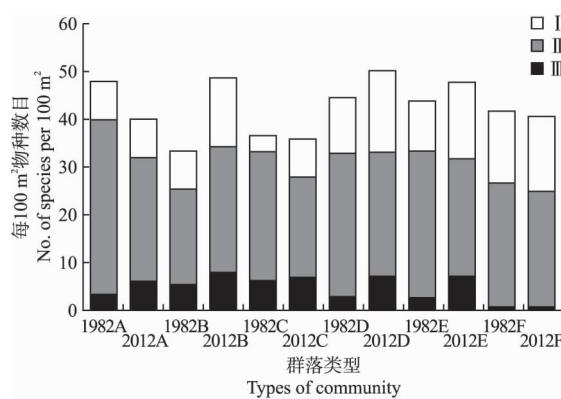


图 2 1982 和 2012 年天童常绿阔叶林物种丰富度

**Fig. 2** Species richness of Tiantong evergreen broadleaved forests in 1982 and 2012.

A: 典型木荷-栲树群落 *S. superba*-*C. fargesii* community; B: 含苦槠的木荷-栲树群落 *S. superba*-*C. fargesii* with *C. sclerophylla* community; C: 含杨梅叶蚊母树的木荷-栲树群落 *S. superba*-*C. fargesii* with *D. myricoides* community; D: 披针叶茴香-南酸枣群落 *I. lanceolatum*-*C. axillaris* community; E: 枫香-马尾松群落 *L. formosana*-*P. massoniana* community; F: 黄毛耳草-毛竹群落 *H. auricularia*-*P. pubescens* community. I: 乔木层 Tree layer; II: 灌木层 Shrub layer; III: 草本层 Herb layer. 下同 The same below.

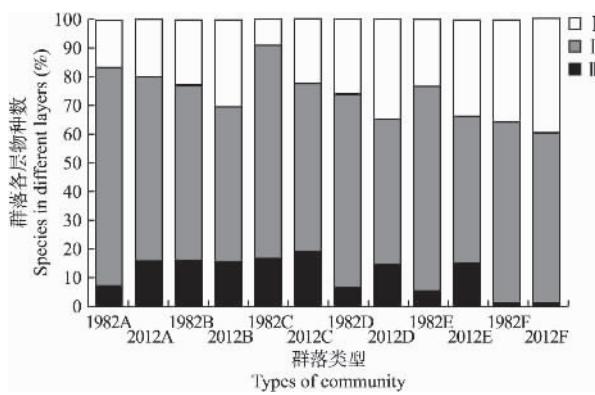


图 3 天童常绿阔叶林各层物种丰富度比例

**Fig. 3** Percentage of species richness at different layers of Tiantong evergreen broadleaved forests.

草-毛竹群落外,其余 5 种群落乔木层 2 种多样性指数均上升,而 6 种群落灌木层和草本层的多样性指数均降低。

## 2.3 常绿阔叶林生长型

经过 30 年的演替,常绿种的比例在 6 种群落中呈现出不同的变化趋势(图 4)。对于常绿阔叶林的典型木荷-栲树群落和含苦槠的木荷-栲树群落,常绿种的比例分别上升 4.0% 和 16.3%;而含杨梅叶蚊母树的木荷-栲树群落,常绿种的比例下降 4.6%。披针叶茴香-南酸枣常绿阔叶混交林常绿种的比例

表 2 1982 和 2012 年天童常绿阔叶林各层物种多样性

**Table 2** Species diversity at different layers of Tiantong evergreen broadleaved forests in 1982 and 2012

群落类型 Community type	冠层 Layer	Shannon 指数 Shannon index		Simpson 指数 Simpson index	
		1982		2012	
		1982	2012	1982	2012
A	I	2.11 ± 0.53	2.59 ± 0.16	0.79 ± 0.15	0.87 ± 0.05
	II	3.20 ± 0.25	3.13 ± 0.17	0.93 ± 0.04	0.94 ± 0.01
	III	1.97 ± 0.29	0.62 ± 0.12	0.83 ± 0.03	0.43 ± 0.11
B	I	2.28 ± 0.46	2.62 ± 0.18	0.84 ± 0.07	0.87 ± 0.04
	II	2.89 ± 0.32	2.30 ± 0.77	0.92 ± 0.02	0.78 ± 0.21
	III	1.67 ± 0.43	1.59 ± 0.54	0.74 ± 0.10	0.72 ± 0.15
C	I	2.36 ± 0.24	2.64 ± 0.18	0.86 ± 0.04	0.90 ± 0.00
	II	3.13 ± 0.21	2.64 ± 0.25	0.95 ± 0.01	0.90 ± 0.03
	III	0.81 ± 0.11	0.50 ± 0.17	0.52 ± 0.04	0.32 ± 0.15
D	I	1.94 ± 0.23	2.61 ± 0.54	0.76 ± 0.05	0.87 ± 0.09
	II	3.12 ± 0.13	2.17 ± 0.06	0.93 ± 0.01	0.85 ± 0.02
	III	2.88 ± 0.11	1.63 ± 0.35	0.92 ± 0.01	0.76 ± 0.07
E	I	1.69 ± 0.42	2.50 ± 0.13	0.72 ± 0.13	0.84 ± 0.04
	II	3.47 ± 0.15	3.13 ± 0.15	0.96 ± 0.01	0.95 ± 0.01
	III	2.63 ± 0.63	1.26 ± 0.29	0.90 ± 0.06	0.69 ± 0.10
F	I	-	-	-	-
	II	3.09 ± 0.46	2.69 ± 0.12	0.93 ± 0.02	0.90 ± 0.01
	III	2.95 ± 0.61	1.21 ± 0.16	0.93 ± 0.04	0.66 ± 0.03

I: 乔木层 Tree layer; II: 灌木层 Shrub layer; III: 草本层 Herb layer.

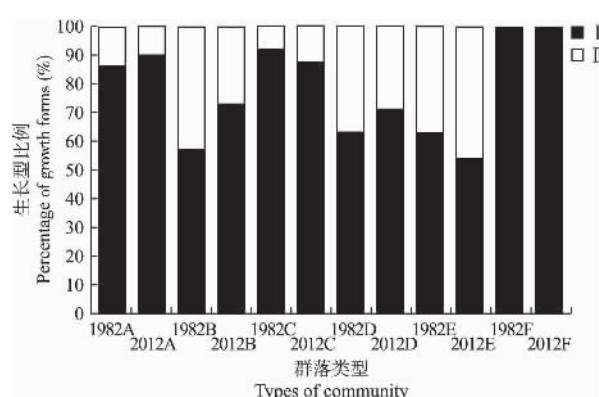


图 4 1982 和 2012 年天童常绿阔叶林木本植物常绿与落叶种的比例

**Fig. 4** Percentage of evergreen and deciduous woody species in Tiantong evergreen broadleaved forests in 1982 and 2012.

I: 常绿种 Evergreen species; II: 落叶种 Deciduous species.

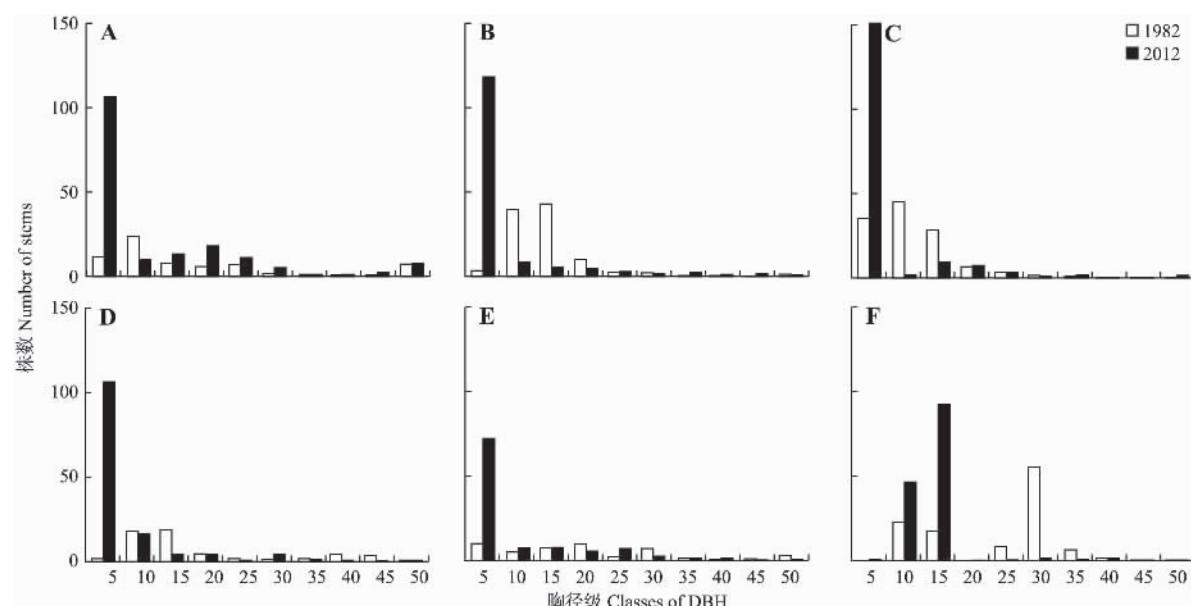


图5 1982和2012年天童常绿阔叶林胸径级分布

Fig. 5 Diameter of the breast height (DBH) classes of Tiantong evergreen broadleaved forests in 1982 and 2012.

上升8.1%,而枫香-马尾松针阔混交林群落常绿种的比例下降8.4%。

#### 2.4 常绿阔叶林群落径级结构

除毛竹人工林外,其余5种群落类型植株数量均比1982年调查时增加,幼树所占比例上升;而毛竹人工林中植株数量减小,幼树比例下降(图5)。

3种常绿阔叶林群落的大径级植株数量均增加,中小径级植株减少;而常绿阔叶落叶混交林和针阔混交林的披针叶茴香-南酸枣群落和枫香-马尾松群落,其大径级植株数量下降,小径级和中小径级植株上升。人工毛竹林的中小径级植株大幅增加,中径级植株(主要是毛竹)大幅减少。

### 3 讨论

天童国家森林公园内由于采取围栏和禁伐等措施,较好地保护了其森林植被未受较大人为干扰,尤其是乔木层。对本地区气象数据的分析表明,近60年来天童周边地区温度总体呈上升趋势( $0.26^{\circ}\text{C} \cdot 10 \text{ a}^{-1}$ )特别是近30年来(20世纪90年代以来),增温幅度明显加大,降水变化不显著,呈略微下降趋势(图6)。

1982—2012年天童国家森林公园植物群落的整体空间格局保存完好,2012年各群落类型的优势种组成仍符合1982年的划分方式,并与近期同区域的调查研究结果基本一致<sup>[19-20]</sup>。常绿阔叶林中,除含杨梅叶蚊母树的木荷-栲树群落外,典型木荷-栲树群落和含苦槠的木荷栲树群落的建群种未发生明

显变化,而优势种重要值改变,优势种马尾松逐步退出群落<sup>[21]</sup>,说明常绿阔叶林物种组成受气候变化影响不大。这可能是因为其物种组成种类复杂、多样性高,且群落异质性强,削弱了气候变化对其的影响<sup>[22]</sup>;含杨梅叶蚊母树的木荷-栲树群落中,木荷取代杨梅叶蚊母树成为建群种,主要是由于群落演替所致<sup>[23]</sup>。常绿针叶林中,阳性先锋优势树种马尾松逐渐消失,这与宋永昌和王祥荣<sup>[17]</sup>的预测一致,马尾松将随着演替的发展被逐渐替代,只有小部分个

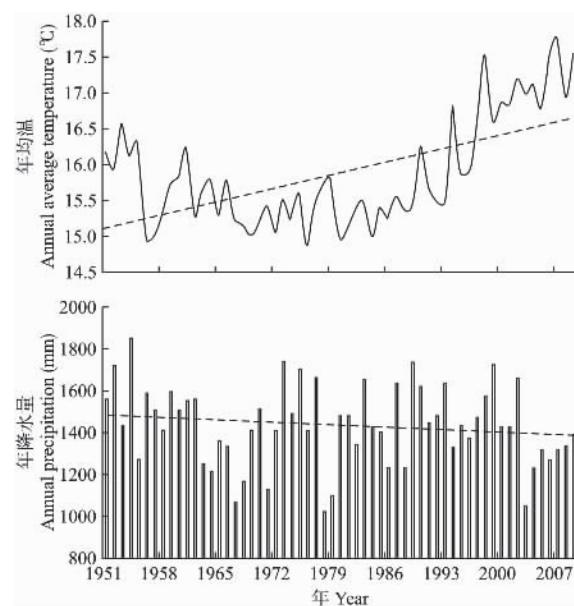


图6 1951—2009年天童周边地区气温和降水量的变化

Fig. 6 Changes of temperature and precipitation in the Tiantong surrounding areas from 1951 to 2009.

体残留于冠层,但由于群落内无更新个体,最终将全部从群落中消失。而深山含笑取代退化的马尾松成为建群种则是由于景区开发,人工引种的深山含笑侵入群落所致。毛竹人工林接受半自然的人工经营管理,因此建群种未发生变化,但样地内出现枫香,表明一些稍耐阴、耐干旱瘠薄土壤的物种进入群落,是否会促使毛竹纯林在自然状态下向混交林演替尚不确定<sup>[24]</sup>。

群落生长型的变化显示,常绿种在 6 种群落中的比例均大于落叶种,且常绿树种比例仍有上升趋势,这一方面是由于群落演替所致,另一方面是温度上升使得群落物种组成趋于热性;落叶种比例较高的 3 种群落多分布在海拔较低的山麓地带,这与人类活动相对频繁有关<sup>[25]</sup>。

除毛竹林外,其余 5 种群落类型幼树所占比例上升,说明群落的自然更新能力增强,呈进展演替趋势<sup>[26]</sup>;幼苗数量均比 1982 年调查时大幅增加,常绿阔叶林大径级植物均表现为增加趋势,中小径级植株均表现为减少趋势,说明群落稳定向前发展;常绿落叶阔叶混交林和常绿针叶林大径级植株有一定下降,但小径级和中小径级植株数量均增加,说明群落的林木层正在经历进展演替,一些落叶大树将被常绿树种所取代;毛竹人工林中小径级植株大量增加,1982 年调查时中径级植株(主要是毛竹)大量减少。这可能是因为 30 年中,经过若干次的砍伐 2012 年调查处于最近一次砍伐的恢复中期,群落内毛竹尚未达到 1982 年调查时的高度。这一点从为数众多的毛竹幼苗可以得到验证。总体上,温度的升高伴随着演替进展共同作用于群落更新过程,使得群落更新能力进一步提高。

乔木层物种丰富度上升,灌木层下降,草本层也上升。乔木层和灌木层物种的变化均符合演替的一般规律<sup>[27]</sup>,然而气候变化对物种丰富度的影响在生境脆弱区是比较明显的<sup>[4]</sup>。草本层显然是群落中最易受影响的。从某种意义上来说,草本层物种丰富度的增加可能是气候变化所造成的,但由于草本植物年际波动较大,导致其变化的原因比较复杂。

两次调查中,群落各层物种多样性指数均为灌木层 > 乔木层 > 草本层,符合亚热带森林生态系统的一般规律<sup>[27~28]</sup>。在过去的 30 年间,该地森林群落物种多样性指数变化出现了较为一致的规律:乔木层多样性升高,灌木和草本层多样性降低。同时,物种组成的变化也较快,物种数、个体数都存在明显变化<sup>[10~11]</sup>。总体上看,群落中物种个体数(种群大小)

的变化要大于物种数或物种多样性指数的变化<sup>[16]</sup>。在群落演替过程中,物种数及物种多样性指数虽有波动,但不足以说明其有显著的上升或下降趋势,而其物种构成上的变化趋势却很明显:落叶种逐渐减少,常绿种不断侵入,并在群落中占优势地位。主要群落中常绿树种对落叶树种的比例增加,预示着群落更趋于向该地区地带性植被常绿阔叶林演替<sup>[29]</sup>。

总之,在气候变化影响下,天童国家森林公园内森林植被趋于正向演替。随着温度上升,群落内物种多样性(尤其是乔木多样性)增加,常绿成分增加,并且群落更新状况良好。这表明自成立国家森林公园以来,一方面天童的森林群落受到了较好的保护,另一方面气候变化与常绿阔叶林的演替和发展存在一定的潜在正相关<sup>[30]</sup>。然而,在中国东部地区气候变化的同时常伴随着强烈的人类活动干扰,以及非气候因子的影响,如二氧化碳的增肥效应、大气氮沉降等。这些变化在某种程度上可能会掩盖气候变化的影响,多因子作用下植物的响应方式和变化方向将更加复杂。这将有待于更深入的研究和探索。

**致谢** 感谢宋永昌先生对基础数据的贡献与悉心指导,感谢王希华老师协助安排野外工作和数据收集与共享,感谢张金龙、杨庆松和杨晓东等在数据分析中给予的帮助。

## 参考文献

- [1] Grabherr G, Gottfried M, Pauli H. Climate effects on mountain plants. *Nature*, 1994, **369**: 448
- [2] Walther GR, Post E, Convey P, et al. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 2002, **416**: 389~395
- [3] Kharuk VI, Ranson KJ, Im ST, et al. Spatial distribution and temporal dynamics of high-elevation forest stands in southern Siberia. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, **19**: 822~830
- [4] Pauli H, Gottfried M, Reiter K, et al. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: Observations (1994~2004) at the GLORIA master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology*, 2007, **13**: 147~156
- [5] Sturm M, Racine C, Tape K. Climate change: Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature*, 2001, **411**: 546~547
- [6] Peñuelas J, Boada M. A global change-induced biome shift in the Montseny Mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, 2003, **9**: 131~140
- [7] Zier JL, Baker WL. A century of vegetation change in the San Juan Mountains, Colorado: An analysis using repeat photography. *Forest Ecology and Management*, 2006, **228**: 251~262
- [8] Yuan J-W (袁婧薇), Ni J (倪健). Plant signals and ecological evidences of climate change in China.

- Arid Land Geography* (干旱区地理), 2007, 30(4): 465–473 (in Chinese)
- [9] Ni J. Impacts of climate change on Chinese ecosystems: Key vulnerable regions and potential thresholds. *Regional Environmental Change*, 2011, 11(suppl.): 49–64
- [10] Gent ML, Morgan JW. Changes in the stand structure (1975–2000) of coastal Banksia forest in the long absence of fire. *Austral Ecology*, 2007, 32: 239–244
- [11] Dolanc CR, Thorne JH, Safford HD. Widespread shifts in the demographic structure of subalpine forests in the Sierra Nevada, California, 1934 to 2007. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22: 264–276
- [12] Piao SL, Fang JY, Zhou LM, et al. Interannual variations of monthly and seasonal normalized difference vegetation index (NDVI) in China from 1982 to 1999. *Journal of Geophysical Research*, 2003, 108: 4401–4413
- [13] Liang JJ, Zhou M, Verbyla DL, et al. Mapping forest dynamics under climate change: A matrix model. *Forest Ecology and Management*, 2011, 262: 2250–2262
- [14] An S-Q (安树青), Li S-F (李升峰), Wang Z-F (王峥峰), et al. Dynamic change of the forest in Spirit Valley, Nanjing. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1997, 39(7): 661–666 (in Chinese)
- [15] An S-Q (安树青), Chen X-L (陈兴龙), Li G-Q (李国旗), et al. Studies on the changes of species abundance structures of the forest in Spirit Valley, Nanjing. *Journal of Nanjing University (Natural Science)* (南京大学学报·自然科学版), 1999, 35(2): 156–161 (in Chinese)
- [16] Xu C (徐驰), Liu M-S (刘茂松), Zhang M-J (张明媚), et al. Fifty years of forest change in Nanjing Spirit Valley. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2004, 28(5): 601–608 (in Chinese)
- [17] Song Y-C (宋永昌), Wang X-R (王祥荣). Vegetation and Flora of Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province. Shanghai: Shanghai Scientific and Technological Literature Publishing House, 1995 (in Chinese)
- [18] Pielou EC. Ecological Diversity. New York: Wiley, 1975
- [19] Zhao L (赵亮). Study on the Basic Characteristics and the Spatial Pattern of Dominant Species in Degraded Evergreen Broad-leaved Forest Communities in Tiantong. Master Thesis. Shanghai: East China Normal University, 2010 (in Chinese)
- [20] Yang Q-S (杨庆松), Ma Z-P (马遵平), Xie Y-B (谢玉彬), et al. Community structure and species composition of an evergreen broad-leaved forest in Tiantong's 20 hm<sup>2</sup> dynamic plot, Zhejiang Province, eastern China. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2011, 19(2): 215–223 (in Chinese)
- [21] Ding S-Y (丁圣彦), Song Y-C (宋永昌). Declining causes of *Pinus massoniana* in the processes of succession of evergreen broad-leaved forest. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1998, 40(8): 755–760 (in Chinese)
- [22] Virtanen R, Luoto M, Rämä T, et al. Recent vegetation changes at the high-latitude tree line ecotone are controlled by geomorphological disturbance, productivity and diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19: 810–821
- [23] Ding S-Y (丁圣彦). The causes of *Castanopsis fargesii* and *Schima superba* being dominant species of series of evergreen broad-leaved forest in Zhejiang Tiantong. *Journal of Henan University (Natural Science)* (河南大学学报·自然科学版), 2001, 31(1): 79–83 (in Chinese)
- [24] Wu Z-M (吴志民). Study on Plant Diversity of Moso Bamboo Stands and Its Protection Strategies. PhD Thesis. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2012 (in Chinese)
- [25] Xie Y-B (谢玉彬), Ma Z-P (马遵平), Yang Q-S (杨庆松), et al. Coexistence mechanisms of evergreen and deciduous trees based on topographic factors in Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2012, 20(2): 159–167 (in Chinese)
- [26] Da L-J (达良俊), Yang Y-C (杨永川), Song Y-C (宋永昌). Population structure and regeneration types of dominant species in an evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, eastern China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2004, 28(3): 376–384 (in Chinese)
- [27] Jin Z-X (金则新). On species diversity of secondary successional community of evergreen broad-leaved forests at Mount Tiantai of Zhejiang. *Journal of Zhejiang Forestry College* (浙江林学院学报), 2002, 19(2): 133–137 (in Chinese)
- [28] Peng S-L (彭少麟), Wang B-S (王伯荪). Analysis on forest communities of Dinghushan. I. Species diversity. *Ecologic Science* (生态科学), 1983(1): 11–17 (in Chinese)
- [29] An S-Q (安树青), Zhao R-L (赵儒林). Analysis of characteristics of secondary forest vegetation in the north subtropical zone of China. *Journal of Nanjing University (Natural Science)* (南京大学学报·自然科学版), 1991, 27(2): 323–331 (in Chinese)
- [30] Bai F (白帆). Forest Structure, Vascular Plant Species Biodiversity and Carbon Storage Change for 43 Years on the North Slope of Changbai Mountains Nature Reserve, China. Master Thesis. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2007 (in Chinese)

作者简介 吴洋洋 男, 1987年生, 硕士研究生。主要从事全球变化生态学研究。E-mail: wuyang2468@gmail.com

责任编辑 孙菊