

天目山毛竹林皆伐后群落的恢复特征

陈旭¹, 刘宗悦¹, 徐钧杰¹, 祁祥斌², 余树全¹

(1. 浙江农林大学 林业与生物技术学院, 浙江 杭州 311300; 2. 浙江天目山国家级自然保护区管理局, 浙江 杭州 311311)

摘要: 【目的】近年来, 毛竹 *Phyllostachys edulis* 的不断扩张已经对森林的物种多样性和生态系统稳定性造成严重威胁, 因此对毛竹林的更新管理研究受到广泛关注。对天目山毛竹林进行皆伐处理, 研究分析植物群落自然恢复过程中物种组成、树种特性和物种多样性的动态变化特征, 旨在促进天目山物种多样性的保护与恢复。【方法】基于天目山毛竹林皆伐后植物群落自然恢复过程中 2018—2020 年的定位监测数据, 研究分析了植物群落的科属种组成、优势种的变化、树种功能特征组成、物种多样性等恢复特征。【结果】①物种组成丰富且变化剧烈: 乔木层有 45 科、86 属、131 种, 灌木层有 65 科、137 属、224 种, 草本层有 45 科、99 属、135 种; 2020 年与 2018 年相比, 乔木层变化不大, 但灌木层和草本层物种数快速下降, 分别下降了 54.1% 和 65.5%。②乔木层优势种均为落叶树种, 并且大部分优势种的年均种群大小变化率的绝对值都高于 10%; 灌木层优势种主要为山茶科 Theaceae 和蔷薇科 Rosaceae 植物; 草本层的优势种主要为莎草科 Cyperaceae 和禾本科 Gramineae 植物; ③毛竹皆伐后群落以落叶树种为主, 其种数与株数在群落中的占比分别约为 80% 和 90%; 不同生长型及光耐受性树种的种数占比变化不大, 但中性与阴性树种的株数大幅增加, 增长率分别为 88.1%、56.2%; ④乔木层的物种多样性随时间变化无显著差异并且呈现小幅上升的趋势; 灌木层的 Shannon 指数和 Margalef 丰富度均显著降低, Pielou 均匀度显著增高 ($P < 0.05$); 草本层的 Shannon 多样性、Simpson 指数和 Margalef 丰富度均显著降低, Pielou 均匀度无显著差异。【结论】天目山毛竹林皆伐后的群落自然恢复过程中, 物种组成丰富, 物种多样性恢复效果明显, 因此, 毛竹林皆伐是恢复和保护天目山国家级自然保护区生物多样性的可行方法, 同时也可用于提高亚热带毛竹林蔓延扩张区域的生态系统稳定性。表 10 参 35

关键词: 毛竹林; 皆伐; 自然恢复; 物种组成

中图分类号: S718.54

文献标志码: A

文章编号: 2095-0756(2022)04-0705-12

Restoration characteristics of community after clear-cutting of *Phyllostachys edulis* stands in Mount Tianmu

CHEN Xu¹, LIU Zongyue¹, XU Junjie¹, QI Xiangbin², YU Shuquan¹

(1. College of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China;

2. Management Office, National Nature Reserve of Mount Tianmu, Hangzhou 311311, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] The continuous expansion of *Phyllostachys edulis* in recent years has severely threatened the species diversity and ecosystem stability of the forest. Therefore, the research on the renewal and management of *Ph. edulis* forest has attracted extensive attention. The purpose of this study is to analyze the dynamic changes of species composition, tree species characteristics and species diversity in the natural restoration process of the community through clear cutting of *Ph. edulis* stands in Mount Tianmu, so as to promote the protection and restoration of species diversity. [Method] Based on the location monitoring data

收稿日期: 2021-08-25; 修回日期: 2022-02-19

基金项目: 天目山国家级自然保护区生物多样性长期监测样地建设项目 (LZC-FS-2017-26001)

作者简介: 陈旭 (ORCID: 0000-0002-8655-5562), 从事森林生态恢复研究。E-mail: 2475068454@qq.com。通信作者: 余树全 (ORCID: 0000-0003-2022-9921), 教授, 博士生导师, 从事森林生态、恢复生态和生态规划研究。E-mail: yushq@zafu.edu.cn

from 2018 to 2020 in the natural restoration process of the community after clear cutting in Mount Tianmu, the restoration characteristics of plant community, such as composition of family, genus and species, changes of dominant species, the functional characteristic composition of tree species and species diversity were studied. [Result] (1) The species composition was rich and varied sharply: 45 families, 86 genera, and 131 species were found in the arbor layer, 65 families, 137 genera, and 224 species in the shrub layer, and 45 families, 99 genera, and 135 species in the herb layer. Compared with 2018, there was little change in the arbor layer in 2020, but the number of species in the shrub layer and herb layer decreased rapidly, by 54.1% and 65.5%, respectively. (2) The dominant species in tree layer were deciduous species, and the absolute value of the annual average population size change rate of most dominant species exceeded 10%. The dominant species in shrub layer were Theaceae and Rosaceae. The dominant species in the herb layer were Cyperaceae and Gramineae. (3) After clear cutting, community was dominated by deciduous tree species, and the proportion of species and plants in the community was about 80% and 90% respectively. The proportion of species of different growth types and light-tolerant species had little change, but the number of plants of neutral and negative species increased significantly, with growth rates of 88.1% and 56.2% respectively. (4) The species diversity of tree layer had no significant difference with time and showed a slight upward trend. Shannon index and Margalef richness of shrub layer decreased significantly, and Pielou evenness increased significantly ($P < 0.05$). Shannon diversity, Simpson Index and Margalef richness of herb layer decreased significantly, but Pielou evenness had no significant difference ($P < 0.05$). [Conclusion] In the natural restoration process of the community after clear cutting, the species composition is rich and the restoration effect of species diversity is obvious. Therefore, clear cutting of *Ph. edulis* stands is a feasible method to restore and protect biodiversity in National Nature Reserve of Mount Tianmu, and can also be used to improve the ecosystem stability of the spreading area of subtropical *Ph. edulis* stands. [Ch, 10 tab. 35 ref.]

Key words: *Phyllostachys edulis* stands; clear cutting; natural recovery; species composition

毛竹 *Phyllostachys edulis* 是竹亚科 Bambusoideae 刚竹属 *Phyllostachys* 大型散生竹, 具有繁殖容易、生长快、产量高、材质好、用途广等特点^[1]。20 世纪 90 年代到 2010 年前, 毛竹因其竹材、竹笋具有较高的经济效益而被广泛种植, 其中浙江省毛竹林面积达 100 多万 hm^2 。但近年来, 随着毛竹种植面积增加以及劳动力成本的提高, 竹材的市场价格大幅下降, 许多地方毛竹林已无人管理, 导致毛竹扩张速度加快^[2-3]。研究显示, 1956—2014 年, 天目山毛竹林面积从 55.10 hm^2 自然蔓延扩张到 105.38 hm^2 , 涨幅近 1 倍^[4], 对天目山国家级自然保护区原生植被的蚕食现象日益严重。毛竹因其无性繁殖能力强, 可以靠地下竹鞭渗透使其具有很强的水平扩展能力, 当地下竹鞭渗透到相邻森林中, 依靠其快速的营养生长而迅速成林, 改变生境条件和群落结构, 从而对森林的物种多样性和生态系统稳定性产生严重威胁。白尚斌等^[5]的研究表明: 毛竹入侵相邻的森林群落时会导致乔木和灌木层的物种丰富度、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数显著降低。目前, 在许多地方毛竹林的无序自然蔓延扩张已造成严重生态退化, 威胁到生物多样性保护和区域生态安全, 因此, 控制毛竹林无序蔓延扩张, 开展生态修复, 受到全社会广泛关注。

森林采伐是森林生态系统管理重要手段之一, 皆伐作为一种森林经营管理措施, 会对林地上物种组成和生境条件产生强烈的影响。森林皆伐后, 乔木层已不存在, 加上采伐过程中的影响, 森林群落实际退化为以灌草为主的早期演替阶段, 地表被大量采伐剩余物所覆盖, 植物生长所需的光照、温度、水分等都发生了明显变化, 环境异质性增加, 为更多类型的植物萌发和生长提供有利条件。如河南宝天曼地区栓皮栎 *Quercus variabilis* 林皆伐后群落乔木层物种丰富度和多样性指数明显增加^[6], 福建永安市马尾松 *Pinus massoniana* 人工林皆伐迹地封育 1 a 后, 新增天然阔叶树种多达 71 种、密度高达 64 547 株· hm^{-2} ^[7]。皆伐后群落自然恢复过程中树种的功能特征组成会发生改变, 比如反映群落外貌特征的常绿树种相对落

叶树种的比例会增加^[8]；反映光耐受性的阳性树种主导地位逐渐减弱，而中性及耐荫树种的优势度明显增加^[9]，因此研究树种功能特征组成的变化可以反映群落恢复的效果。本研究通过对天目山毛竹纯林进行皆伐处理，设置固定样地进行定株定位观测，研究分析毛竹林皆伐后自然恢复过程中群落的物种组成、树种功能特征和物种多样性的动态变化，旨在为天目山国家级自然保护区生物多样性保护与恢复提供指导，为亚热带地区毛竹林无序蔓延扩张区域的生态退化修复和生物多样性保护提供借鉴。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

天目山国家级自然保护区位于浙皖两省交界处浙江省杭州市临安区境内 (30°18'30"~30°24'55"N, 119°24'11"~119°28'21"E)，面积为 4300 hm²，海拔为 300~1556 m。天目山属于中亚热带向北亚热带过渡地带，受海洋暖湿气流影响，四季分明，年平均气温为 8.8~14.8 ℃，年平均降雨日为 159.2~183.1 d，年降水量为 1390~1870 mm，分布着典型的中亚热带森林生态系统^[10]。保护区内植被的分布有着明显的垂直带谱特征：在海拔 230~850 m 分布常绿阔叶林，850~1100 m 分布常绿落叶阔叶混交林，1100~1350 m 分布落叶阔叶林，1400 m 以上为落叶矮林^[11]。毛竹林作为一种特殊的森林类型，主要分布在海拔 350~900 m。由于不允许开展森林经营活动，保护区内毛竹林完全处于自然状态下，立竹度高，林下植被生物多样性较低，零星分布有豹皮樟 *Litsea coreana* var. *sinensis*、毛花连蕊茶 *Camelia fraterna*、微毛柃 *Eurya hebeclados*、细叶青冈 *Cyclobalanopsis gracilis* 和牛鼻栓 *Fortunearia sinensis* 等。

1.2 样地设置与调查

1.2.1 样地设置 2015 年对保护区内 54 hm² 毛竹纯林进行皆伐作业，皆伐时伐除全部毛竹，对毛竹纯林中零星分布杉木 *Cunninghamia lanceolata*、金钱松 *Pseudolarix amabilis*、枫香 *Liquidambar formosana* 等高大乔木树种全部保留，林下植物尽量保留。在皆伐后 2 a 内持续清除萌发的新竹，直至不再有新竹萌发。毛竹皆伐 2 a 后植物群落进行自然更新恢复。

在皆伐后自然更新群落区块设置 11 个样地 (20 m×20 m)，其中 3 号样地有枫香 2 株、金钱松 2 株，5 号样地有枫香 2 株、杉木 5 株，8 号样地有 4 株杉木，其余样地无乔木分布。受采伐工作影响，林下植物仅有零星少量分布。在选择样地时避免人为干扰较多、动物活动频繁的地段，同时覆盖各个海拔梯度，使得选取的样方能够代表毛竹林皆伐作业的整体情况，并用全球定位系统 (GPS) 和罗盘仪测量每个样地的经度、纬度、海拔、坡度、坡向等环境因子 (表 1)。坡向采用 4 方向法表示，样地 4 个角设置长期固定标志。

表 1 样地基本情况

Table 1 Basic conditions of sample plot

样地	海拔/m	纬度(N)	经度(E)	坡度/(°)	坡向	样地	海拔/m	纬度(N)	经度(E)	坡度/(°)	坡向
1	535~545	30°19'26.4"	119°26'09.6"	31.0	半阳坡	7	527~538	30°19'15.6"	119°26'13.2"	38.0	半阳坡
2	537~547	30°19'30.0"	119°26'13.2"	30.0	阳坡	8	428~437	30°19'37.2"	119°26'20.4"	15.0	半阳坡
3	569~578	30°19'30.0"	119°26'09.6"	33.5	阳坡	9	866~876	30°20'16.8"	119°26'13.2"	35.0	阳坡
4	552~559	30°19'48.0"	119°26'45.6"	32.0	阳坡	10	832~842	30°20'16.8"	119°26'13.2"	30.0	阳坡
5	559~569	30°19'26.4"	119°26'34.8"	33.0	阳坡	11	814~825	30°20'13.2"	119°26'06.0"	35.0	半阳坡
6	581~591	30°19'19.2"	119°26'02.4"	31.0	半阳坡						

1.2.2 样地调查 在样地 4 个角与中间设置 5 个 (5 m×5 m) 小样方，共获得 55 个小样方，并于 2018—2020 年 10—11 月对每个小样方的乔木、灌木和草本进行调查。调查内容包括乔木层：对胸径 (DBH) ≥ 1 cm 的木本植物挂牌并记录其种名、胸径、树高、冠幅等；灌木层：调查种名、基径、树高、盖度等；草本层：调查种名、株数、高度、盖度等。

1.3 数据处理

1.3.1 重要值 重要值 (V_i) 是森林群落研究中被常用来衡量某个树种优势程度大小的重要指标。①乔木层的重要值 ($V_{i\text{乔}}$) = [(相对多度 + 相对显著度 + 相对高度) / 3] × 100%。②灌草层的重要值 ($V_{i\text{灌草}}$) = [(相对多

度+相对盖度)/2]×100%。其中：相对多度是某物种株数占所有物种总株数的比值；相对显著度是某物种的胸高断面积占所有物种的胸高断面积的比值；相对高度指的是某物种的高度占所有物种总高度的比值；相对盖度是指某物种的盖度占所有物种总盖度的比值^[12]。

1.3.2 物种多样性测度方法 首先计算各个样地中每个小样方中树种的重要值，然后根据公式计算其多样性指数并算出平均值，最后将得到的3 a期间11个样地的多样性指数进行单因素方差分析，分析不同恢复时间多样性指数的差异，差异程度用Duncan的多重比较($P < 0.05$)分析。①Shannon-Wiener指数

$H = - \sum_{i=1}^n P_i \ln P_i$ 。②Simpson多样性指数： $D = 1 - \sum_{i=1}^n P_i^2$ 。③Pielou均匀度指数 $E = H/\ln S$ 。④Margalef物种丰富度指数 $R = S - 1/\ln N$ 。其中 P_i 指第*i*种植物的重要值占总个体重要值的比例， n 表示群落含有的总物种数， S 指的是物种丰富度， N 为所有物种的总个体数^[13-14]。

1.3.3 补员率与死亡率 ①死亡率 $M = (\ln N_0 - \ln S_t)/t$ 。②补员率 $R = (\ln N_t - \ln S_t)/t$ 。其中： N_0 和 N_t 分别为第1次和第2次调查时的株数， S_t 是第2次调查时的存活株数， t 为2次调查时间的间隔，本研究为1 a。种群大小变化率采用补员率和死亡率的差值来表示，即种群大小变化率=补员率-死亡率^[15]。

1.3.4 树种功能特征组成 本研究依据《天目山植物志》和《浙江省植物志》对群落的树种功能特征进行划分^[16-17]。根据叶生活型将树种划分为常绿和落叶2种类型，常绿与落叶树种占比可以反映群落外貌特征变化；根据生长特性将树种分为乔木、小乔木、灌木3种生长型；根据树种对光的耐受性及生长环境，将树种划分为阳性、中性、阴性3种类型。

1.3.5 数据处理 采用Excel 2019、SPSS 24.0、Origin等软件进行数据处理、分析与作图。

2 结果与分析

2.1 物种组成动态

2.1.1 乔木层物种组成动态 由表2可知：2018—2020年，群落恢复过程中乔木层植物共有130种，隶属于45科86属。每年科、属的数量变化不大，但物种数增加了4种，其中2018—2019年新增8种，退出7种，2019—2020年新增6种，退出3种，主要是一些偶见种，如云山八角枫 *Alangium kurzii*、海州常山 *Clerodendrum trichotomum* 从群落中退出，化香 *Platycarya strobilacea*、杭州榆 *Ulmus changii* 等在群落中新增。乔木层主要科有大戟科 Euphorbiaceae、芸香科 Rutaceae 等，以白背叶 *Mallotus apelta*、朵花椒 *Zanthoxylum molle* 等为主要优势种。

2.1.2 灌木层物种组成动态 从表2可以看出：2018—2020灌木层植物共有224种，隶属于65科137属。随着时间推移，灌木层科、属、种数量均显著下降，其年降幅分别为17.2%、27.3%、27.0%。这是因为随着密度增大、林分郁闭，群落光照条件变弱和养分竞争加剧，导致植株大量死亡减少，其中2018—2019年新增4种，退出75种，2019—2020年新增6种，退出41种。灌木层主要科有蔷薇科 Rosaceae、山茶科 Theaceae 等，并以油茶 *Camellia oleifera*、毛花连蕊茶等为主要优势种。

表2 2018—2020年群落科属种组成情况

Table 2 Composition of families, generas and species of community from 2018 to 2020

年份	乔木层			灌木层			草本层		
	科	属	种	科	属	种	科	属	种
2018	43	80	109	61	130	196	41	95	113
2019	42	79	110	46	87	125	22	49	64
2020	42	81	113	40	59	90	17	32	39
2018—2020	45	86	130	65	137	224	45	99	135

2.1.3 草本层物种组成动态 从表2可以看出：2018—2020草本层植物有135种，隶属于45科99属，随着时间推移，草本层科、属、种的数量也均显著下降，其年下降幅度分别为29.3%、33.2%、32.7%，其中2018—2019年新增19种，退出66种，2019—2020年新增8种，退出33种。草本层主要科有莎草科 Cyperaceae、禾本科 Gramineae 等，并以栗褐薹草 *Carex brunnea*、三穗薹草 *Carex tristachya*、显子草

Phaenosperma globosa 等为主要优势种。

2.2 优势种的动态变化

2.2.1 优势种组成变化 由表 3 可知：乔木层排名前 20 位的优势种重要值之和高达 80，能代表乔木层主要树种的变化。优势度最明显的种是朵花椒，其重要值大于 20，白背叶、臭椿 *Ailanthus altissima*、臭辣树 *Euodia fargesii* 等树种的优势度次之，它们的重要值均高于 5。不同优势种重要值的变化在演替过程中有很大差异，如掌叶覆盆子 *Rubus chingii*、朵花椒的重要值 3 a 内分别下降了 4.00、5.90，而白背叶、小构树 *Broussonetia kazinoki* 的重要值却分别增加了 3.16、1.43。排名前 20 位的优势种仅有油茶、小叶青冈 *Cyclobalanopsis myrsinifolia*、苦槠 *Castanopsis sclerophylla* 等为常绿树种，并且重要值均偏低。

表 3 2018—2020 年乔木层重要值排名前 20 的物种

Table 3 Top 20 species ranked by importance values in tree layers from 2018 to 2020

序号	2018年		2019年		2020年	
	种名	重要值	种名	重要值	种名	重要值
1	朵花椒	26.47	朵花椒	22.56	朵花椒	20.57
2	白背叶	9.31	白背叶	11.42	白背叶	12.47
3	臭椿	7.34	臭辣树	6.86	臭椿	7.00
4	臭辣树	7.27	臭椿	5.84	臭辣树	6.17
5	檫木	4.84	檫木	5.06	檫木	6.15
6	掌叶覆盆子	4.56	掌叶覆盆子	4.86	山鸡椒	4.94
7	山鸡椒	3.51	山鸡椒	4.41	枫香	3.70
8	糙叶树	2.84	小构树	3.01	小构树	3.39
9	棘茎楸木	2.64	糙叶树	2.20	盐肤木	2.42
10	小构树	2.46	棘茎楸木	2.15	糙叶树	2.02
11	油茶	1.83	盐肤木	2.00	油桐	1.84
12	盐肤木	1.62	窄叶紫珠	1.85	窄叶紫珠	1.75
13	楸木	1.31	油桐	1.76	油茶	1.44
14	小叶白辛树	1.24	小叶白辛树	1.32	白花泡桐	1.38
15	油桐	1.21	油茶	1.31	牛鼻栓	1.37
16	白花泡桐	1.17	白花泡桐	1.22	小叶白辛树	1.30
17	枫香	1.07	枫香	1.20	浙江柿	1.18
18	牛鼻栓	1.06	牛鼻栓	1.15	拟赤杨	0.88
19	窄叶紫珠	1.05	紫弹树	1.07	苦槠	0.87
20	小叶青冈	0.97	浙江柿	0.98	楸木	0.81
总计		83.78		82.23		81.65

说明：檫木 *Aralia elata*、山鸡椒 *Litsea cubeba*、糙叶树 *Aphananthe aspera*、棘茎楸木 *Aralia echinocaulis*、盐肤木 *Rhus chinensis*、油桐 *Vernicia fordii*、窄叶紫珠 *Callicarpa japonica*、楸木 *Aralia elata*、小叶白辛树 *Pterostyrax corymbosus*、白花泡桐 *Paulownia fortunei*、浙江柿 *Diospyros glaucifolia*、拟赤杨 *Alniphyllum fortunei*、紫弹树 *Celtis biondii*

灌木层排名前 20 位的优势种的重要值之和为 60.93~70.74。由表 4 可以看出：大部分优势种重要值约为 2，表明优势种的优势程度不明显，但优势种类变化明显，比如朵花椒、掌叶覆盆子、臭椿等树种被微毛柃、紫麻 *Oreocnide frutescens*、油茶等树种取代。灌木层优势度较高的种有茶 *Carex crebra*、油茶、微毛柃等常绿树种。这些优势种在 2019—2020 年的优势度明显增加，尤其茶的重要值增加了 9.25，增加了 3 倍左右。另外，豹皮樟、细叶青冈等常绿树种也出现在灌木层，并且重要值呈现逐年小幅增加趋势。

由表 5 可知：草本层排名前 20 的优势种重要值之和为 78.06~96.55，并且呈现逐年大幅上升的趋势。草本层主要优势种的种类没有改变，但重要值的生长却很明显，如栗褐薹草、显子草、三穗薹草的重要值 3 a 内分别增加了 17.92、7.80、2.81，在 2020 年这 3 种植物的重要值之和高达 59.73，这与莎草科、禾本科耐荫、耐潮湿的生长特性有关。

表4 2018—2020年灌木层重要值排名前20的物种

Table 4 Top 20 species ranked by importance values in shrub layer from 2018 to 2020

序号	2018年		2019年		2020年	
	种名	重要值	种名	重要值	种名	重要值
1	朵花椒	8.68	茶	11.21	茶	12.52
2	蓬蘽	7.07	蓬蘽	6.70	油茶	6.81
3	白背叶	6.51	毛花连蕊茶	4.31	毛花连蕊茶	5.68
4	掌叶覆盆子	3.96	油茶	3.82	紫麻	4.62
5	臭椿	3.74	微毛柃	3.43	蓬蘽	3.82
6	臭辣树	3.27	寒莓	3.13	微毛柃	3.35
7	茶	3.27	白背叶	2.69	寒莓	3.09
8	苧麻	2.84	山莓	2.47	白背叶	2.96
9	山鸡椒	2.70	苧麻	2.27	高粱泡	2.84
10	檫木	2.52	周毛悬钩子	2.18	马银花	2.81
11	窄叶紫珠	2.36	杉木	2.08	木莓	2.74
12	毛花连蕊茶	1.99	细叶青冈	2.07	细叶青冈	2.50
13	微毛柃	1.90	窄叶紫珠	1.98	窄叶紫珠	2.45
14	小构树	1.88	空心泡	1.93	空心泡	2.37
15	山莓	1.85	紫麻	1.93	豹皮樟	2.28
16	小叶青冈	1.79	菝葜	1.91	山胡椒	2.28
17	寒莓	1.77	豹皮樟	1.85	菝葜	2.14
18	紫麻	1.64	高粱泡	1.67	周毛悬钩子	1.88
19	枫香	1.62	山榿	1.67	榿木	1.83
20	糙叶树	1.53	掌叶覆盆子	1.65	格药柃	1.77
总计		62.89		60.93		70.74

说明：蓬蘽*Rubus hirsutus*、寒莓*R. buergeri*、苧麻*Boehmeria nivea*、山莓*R. Corchorifolius*、高粱泡*R. lambertianus*、周毛悬钩子*R. amphidasys*、马银花*Rhododendron ovatum*、木莓*R. swinhoi*、空心泡*R. Rosifolius*、菝葜*Smilax china*、山胡椒*Lindera glauca*、山榿*Lindera reflexa*、榿木*Loropetalum chinense*、格药柃*Eurya muricata*

2.2.2 优势种的种群动态 乔木层中的优势树种是森林群落的重要建造者，是森林群落的骨架^[18]。由表6可知：乔木层死亡率一直大于补员率的优势种有朵花椒、糙叶树，其年均种群大小变化率分别为-10.9%、-11.2%，种群数量下降；补员率一直大于死亡率的优势种有白背叶、檫木、小构树和山鸡椒，其年均种群大小变化率分别为26.7%、11.3%、32.6%、25.7%，种群数量上升；另外，有些优势种的种群数量如臭椿、臭辣树、掌叶覆盆子、棘茎柃木表现为先增后减，其中掌叶覆盆子在2019—2020年的死亡率高达359.0%。

2.3 树种功能特征的组成动态

2.3.1 叶生活型 由表7可知：2018—2020年常绿和落叶树种的种数均增加2种，并且比例变化不大；从株数变化来看，常绿树种的株数增加58株，所占比例逐年小幅上升，落叶树种的株数增加278株，所占比例逐年小幅降低。这是因为落叶树种的叶片氮、磷较高，光合作用能力较强。这些特征有助于其在光照、空间等资源充足的环境中生长发育，但随着群落的恢复，耐受低资源环境特征的常绿树种逐渐增多。

2.3.2 生长型 由表8可知：2018—2020年乔木树种的种数增加6种，小乔木、灌木均减少1种，但各生长型树种的种数占比变化不明显。从株数变化来看，乔木、灌木的株数均先增后减，其株数占比分别下降了4.4%、1.9%，小乔木的株数一直增加，其株数占比上升6.3%。

2.3.3 光的耐受性 由表9可知：不同光耐受性树种种数年均变幅为1~2株，并且占比变化不明显。从树种的株数变化来看，阳性树种在群落占据主导地位，其株数占比为87.7%~91.1%，并且呈现逐年小幅降低的趋势；中性与阴性树种株数均增加缓慢，3a间其株数占比分别增加了1.5%、1.9%。

表 5 2018—2020 年草本层重要值排名前 20 的物种

Table 5 Top 20 species ranked by importance values in herb layer from 2018 to 2020

序号	2018年		2019年		2020年	
	种名	重要值	种名	重要值	种名	重要值
1	栗褐薹草	15.44	显子草	19.41	栗褐薹草	33.36
2	显子草	8.8	栗褐薹草	18.24	显子草	16.6
3	青绿薹草	8.21	金星蕨	6.38	三穗薹草	9.77
4	三穗薹草	6.96	三穗薹草	6.25	黑足鳞毛蕨	5.95
5	博落回	5.43	青绿薹草	4.85	博落回	5.69
6	密叶薹草	4.91	博落回	4.41	青绿薹草	4.42
7	黑足鳞毛蕨	3.97	珠穗薹草	4.32	金星蕨	3.04
8	皱叶狗尾草	3.18	黑足鳞毛蕨	3.98	舌叶薹草	2.53
9	五节芒	2.97	舌叶薹草	3.25	阔叶箬竹	2.45
10	苦竹	2.88	海金沙	2.68	五节芒	2.16
11	微糙三脉紫菀	2.08	麦冬	2.63	海金沙	2.14
12	海金沙	1.76	苦竹	1.94	阔鳞鳞毛蕨	1.72
13	求米草	1.69	微糙三脉紫菀	1.78	蕨	1.52
14	蕨	1.65	阔鳞鳞毛蕨	1.49	绵穗苏	1.46
15	白头婆	1.62	蕨	1.3	粉被薹草	0.99
16	金星蕨	1.46	阔叶箬竹	1.26	林下凸轴蕨	0.67
17	舌叶薹草	1.36	粉被薹草	1.25	狗脊蕨	0.6
18	吉祥草	1.24	短穗竹	1.12	疏花野青茅	0.59
19	庐山香科科	1.23	五节芒	1.09	野苘蒿	0.46
20	野苘蒿	1.21	泽兰	0.92	珠穗薹草	0.43
总计		78.06		88.56		96.55

说明：青绿薹草*Carex breviculmis*、金星蕨*Parathelypteris glanduligera*、黑足鳞毛蕨*Dryopteris fuscipes*、博落回*Macleaya cordata*、密叶薹草*Carex crebra*、珠穗薹草*Carex ischnostachya*、皱叶狗尾草*Setaria plicata*、舌叶薹草*Carex ligulata*、五节芒*Miscanthus floridulus*、阔叶箬竹*Indocalamus latifolius*、苦竹*Pleioblastus amarus*、海金沙*Lygodium japonicum*、微糙三脉紫菀*Aster ageratoides*、求米草*Oplismenus undulatifolius*、白头婆*Eupatorium japonicum*、麦冬*Ophiopogon japonicus*、蕨*Pteridium aquilinum*、绵穗苏*Comanthosphace ningpoensis*、粉被薹草*Carex pruinosa*、林下凸轴蕨*Metathelypteris hattorii*、狗脊蕨*Woodwardia japonica*、吉祥草*Reineckea carnea*、短穗竹*Brachystachyum densiflorum*、疏花野青茅*Deyeuxia effusiflora*、庐山香科科*Teucrium pernyi*、野苘蒿*Crassocephalum crepidioides*、泽兰*Aconitum gymnantrum*、阔鳞鳞毛蕨*Dryopteris championii*

表 6 优势种的种群动态

Table 6 Dynamics of dominant species

物种	N_0	N_1	S_1	M_1	R_1	M_1-R_1	N_2	S_2	M_2	R_2	M_2-R_2
朵花椒	339	318	294	14.2	7.8	-6.4	273	231	32.0	16.7	-15.3
白背叶	181	286	162	11.1	56.8	45.7	309	268	6.5	14.2	7.7
臭椿	128	147	112	13.4	27.2	13.8	144	116	23.7	21.6	-2.1
臭辣树	132	157	113	15.5	32.9	17.4	142	134	15.8	5.8	-10.0
檫木	87	100	79	9.7	23.6	13.9	109	87	13.9	22.5	8.6
掌叶覆盆子	93	145	15	182.5	226.9	44.4	15	4	359.0	132.2	-226.8
山鸡椒	70	110	65	7.4	52.6	45.2	117	102	7.6	13.7	6.1
糙叶树	35	29	26	29.7	10.9	-18.8	28	26	10.9	7.4	-3.5
小构树	48	85	47	2.1	59.3	57.2	92	68	22.3	30.2	7.9
棘茎楸木	40	45	37	7.8	19.6	11.8	16	13	124.2	20.8	-103.4

说明： N_0 为2018年株数(株)； N_1 为2019年株数(株)； S_1 为2019年存活株数(株)； N_2 为2020年株数(株)； S_2 为2020年存活株数(株)； M_1 为2018—2019年死亡率(%)； M_2 为2019—2020年死亡率(%)； R_1 为2018—2019年补员率(%)； R_2 为2019—2020年补员率(%)

表7 2018—2020年群落树种叶生活型的组成情况

Table 7 Composition of leaf life forms of tree species from 2018 to 2020

年份	叶生活型	种数和比例		株数和比例		年份	叶生活型	种数和比例		株数和比例	
		种数/种	比例/%	株数/株	比例/%			种数/种	比例/%	株数/株	比例/%
2018	落叶树种	88	80.7	1 520	92.2	2019	常绿树种	21	19.1	172	8.1
	常绿树种	21	19.3	128	7.8		2020	落叶树种	90	79.6	1 798
2019	落叶树种	89	80.9	1 963	91.9			常绿树种	23	20.4	186

表8 2018—2020年群落树种生长型的组成情况

Table 8 Composition of tree species growth form of community from 2018 to 2020

年份	生长型	种数和比例		株数和比例		年份	生长型	种数和比例		株数和比例		
		种数/种	比例/%	株数/株	比例/%			种数/种	比例/%	株数/株	比例/%	
2018	乔木	57	52.3	928	56.3	2019	灌木	27	24.6	391	18.3	
	小乔木	28	25.7	477	28.9		2020	乔木	63	55.7	1 030	51.9
	灌木	24	22.0	243	14.8			小乔木	27	23.9	699	35.2
2019	乔木	58	52.7	1 058	49.6		灌木	23	20.4	255	12.9	
	小乔木	25	22.7	686	32.1							

表9 2018—2020年群落树种光耐受性的组成情况

Table 9 Composition of light tolerance of tree species from 2018 to 2020

年份	生长型	种数和比例		株数和比例		年份	生长型	种数和比例		株数和比例		
		种数/种	比例/%	株数/株	比例/%			种数/种	比例/%	株数/株	比例/%	
2018	阳性植物	81	74.3	1 501	91.1	2019	阴性植物	12	10.9	161	7.5	
	中性植物	16	14.7	42	2.5		2020	阳性植物	82	72.6	1 741	87.7
	阴性植物	12	11.0	105	6.4			中性植物	17	15.0	79	4.0
2019	阳性植物	83	75.5	1 904	89.2		阴性植物	13	12.4	164	8.3	
	中性植物	15	13.6	70	3.3							

2.4 物种多样性的动态变化

2.4.1 乔木层物种多样性的动态变化 由表10可知：乔木层各多样性指数均无显著差异，并且呈现逐年小幅上升的趋势，具体表现为 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、Pielou 均匀度指数、Margalef 丰富度指数在 2018—2020 年的年均增幅分别为 3.8%、1.3%、0.4%、7.9%。这表明在群落早期恢复过程中乔木层的物种组成与分布较为稳定。

2.4.2 灌木层物种多样性的动态变化 灌木层 Shannon-Wiener 指数和 Margalef 丰富度指数在 2018—2019 年显著降低 ($P < 0.05$)，降低值分别为 0.35、2.97。Pielou 均匀度逐年显著增高 ($P < 0.05$)，每年的增值分别为 0.05、0.06。这说明某些先锋种类独占优势的程度趋于逐渐减弱，物种的分布更趋于均匀。Simpson 指数无显著差异。

2.4.3 草本层物种多样性的动态变化 草本层的 Shannon-Wiener 指数和 Margalef 丰富度指数每年均显著降低 ($P < 0.05$)，其年均降幅分别为 16.2%、26.9%。这表明群落中的先锋阳性草本植物逐渐受到灌木和乔木的遮荫而逐渐退出群落。Simpson 指数在 2018—2019 年无显著差异，在 2019—2020 年显著降低 ($P < 0.05$)，降幅为 7.5%。Pielou 均匀度指数无显著差异。

3 讨论

3.1 群落物种组成丰富

群落科、属、种和物种多样性指数的动态变化表明：毛竹林皆伐后群落自然恢复过程中物种组成丰

表 10 物种多样性的变化

Table 10 Change of species diversity

林层	Shannon-Wiener指数			Simpson指数		
	2018年	2019年	2020年	2018年	2019年	2020年
乔木层	2.30±0.46 a	2.44±0.49 a	2.47±0.45 a	0.82±0.09 a	0.84±0.09 a	0.85±0.07 a
灌木层	3.28±0.36 a	2.93±0.17 b	2.84±0.18 b	0.93±0.04 a	0.92±0.03 a	0.92±0.02 a
草本层	2.63±0.35 a	2.11±0.26 b	1.78±0.27 c	0.88±0.05 a	0.82±0.05 a	0.76±0.08 b
林层	Pielou均匀度			Margalef丰富度		
	2018年	2019年	2020年	2018年	2019年	2020年
乔木层	0.72±0.12 a	0.73±0.10 a	0.75±0.10 a	4.95±1.59 a	5.43±1.58 a	5.72±1.45 a
灌木层	0.81±0.05 c	0.86±0.03 b	0.91±0.03 a	9.15±2.19 a	6.19±0.90 b	5.96±1.17 b
草本层	0.78±0.06 a	0.81±0.04 a	0.79±0.09 a	4.56±1.18 a	2.95±0.86 b	2.11±0.61 c

说明：不同字母表示不同年份间物种多样性差异显著($P < 0.05$)

富。本研究乔木层植物共有 45 科 86 属，与同区域的科属数量相比偏高^[19]。物种多样性指数体现了群落的结构类型、生境差异以及植被的恢复程度。由于恢复演替过程中生物与环境、生物与生物间复杂的相互作用，不同物种会出现死亡或新增，物种多样性随之发生变化。本研究乔木层物种多样性指数均呈现小幅增加的趋势，与白尚斌等^[5]去除针阔混交林中的毛竹时多样性指数的变化一致，同时与亚热带常绿阔叶林在演替过程中物种多样性的变化趋势一致^[8]。灌木层的 Shannon-Wiener 指数和 Margalef 丰富度指数逐年下降，这与岷江冷杉林 *Abies fabri* 皆伐后群落次生演替前期的变化趋势一致，但草本层的 Simpson 指数变化与其相反^[20]。毛竹林皆伐后群落的灌木、草本的多样性指数较毛竹纯林来说明显增加^[21]，因此为恢复天目山国家级自然保护区的物种多样性，首先要控制毛竹林的蔓延，然后进一步对毛竹林进行皆伐处理，同时注意清理竹笋、竹鞭，防止毛竹再生。

群落乔木层、灌木层、草本层均有只含 1 个种的单种属，同时含有 4 种以上的属，说明本研究区生境具有过渡性，不同属的物种都能生长^[22]；另一方面，皆伐可以增加生境异质性^[23]。通常认为不同树种能在同一区域共存，是由于这些树种的一些生态位有差异，且能协同进化形成更新特征的集聚性共存机制。这种共存机制由生物和非生物环境资源的空间异质性决定，空间异质性使树种各自占据适生的空间而协同存在于同一区域^[24]。

3.2 物种更替速率

森林群落的演替过程以各优势种群的动态为其表现特征。群落乔木层优势种重要值排名前 10 位的树种均为落叶阳性树种。这是因为在次生林早期演替阶段，幼苗的新增主要依靠种子传播。毛竹皆伐前种子通过风媒、水媒、动物传播等方式进入研究区形成地下种子库，所以皆伐后群落阳性落叶树种以及耐荫性较强的中性、阴性树种均萌发。由于皆伐后研究区的地面光照强度增加、温度升高、湿度降低，为群落中阳生性树种的生长发展提供了机会，以至发展成为群落的优势种^[18]。

乔木层大部分优势种的死亡率与补员率均偏高，说明群落物种更新速率较快，演替强度大。这可能是因为毛竹各器官通过化感作用释放的物质使林木种子萌发困难，根系难以伸长，在毛竹皆伐后，大量种子得以萌发^[25]。同时，林木个体为了争夺更多养分，林木间自然稀疏现象明显加剧^[26]。除了乔木层优势种更替速率较快外，灌草层的物种更替强度也很大，主要表现在株数的大幅下降和某些优势种重要值的显著增加。从常绿树种的重要值变化来看，2018 年常绿树种的重要值总计为 6.89，2020 年重要值为 7.12。这与沈琪等^[27]关于浙江省生态公益林植被恢复过程中树种重要值变化趋势的研究结果一致，并且常绿树种重要值增值较低，说明自然恢复为常绿阔叶林的速率慢。

3.3 群落结构和外貌特征的变化

群落外貌是植物群落对各种生境因素综合反应的体现。常绿和落叶树种在耐旱性、耐荫性、受干扰后的恢复能力等方面存在差异，其株数动态变化反映了群落的外貌特征^[28]。调查结果表明：群落常绿树种与落叶树种株数占比变化不大，说明群落外貌在短期内无变化。常绿树种的种数占总物种数的

19.1%~20.4%，相对天童山^[29]、古田山^[30]常绿树种物种数占比偏低。群落恢复过程中常绿树种的种数和株数均缓慢增加，与天目山常绿落叶阔叶混交林乔木层群落动态研究结果一致^[31]。这是因为随着群落恢复，林分逐渐郁闭，为常绿树种的萌发、生长提供有利条件^[32]。

不同生长型及光耐受性树种的动态变化反映了群落的结构特征，不同生长型树种所占比例可以反映群落的垂直结构。群落恢复过程中，不同生长型树种的种数与株数占比从大到小均为乔木、小乔木、灌木，说明乔木层物种丰富度与多度随着高度的增加而增加。光耐受性是植物更新需求和生态位分化的重要指标之一^[33]，在演替初期主要体现在林冠下层的物种更新。本研究中阳性树种株数占比下降3.3%，中性树种上升1.4%，阴性树种上升1.9%，表现为阳性树种逐步由耐荫树种取代。这与汪殷华等^[34]关于古田山常绿阔叶林主要树种更新动态的变化规律基本一致。同样，灌木层的优势种表现出耐荫种替代阳性树种，草本层的优势种如莎草科的栗褐薹草以及禾本科的显子草等耐潮湿、耐荫种的优势度显著增加。这是因为乔木作为群落的主要物种，在改变群落水分、养分、光照等环境条件中发挥着极其重要的作用。随着林分郁闭度上升，耐荫植物开始在林下萌发并扩张^[35]。

4 结论

天目山毛竹林皆伐后的群落自然恢复过程中，物种组成丰富，物种多样性恢复效果明显，因此，毛竹林皆伐是恢复和保护天目山国家级自然保护区生物多样性的可行方法，可为亚热带毛竹林蔓延扩张区域生态退化修复和生物多样性保护提供参考。

5 参考文献

- [1] 谭宏超, 谭汝强, 张翼飞. 3种皆伐方式对毛竹林更新生长的影响[J]. 世界竹藤通讯, 2017, 15(3): 52-55.
TAN Hongchao, TAN Ruqiang, ZHANG Yifei. Effect of three clear-cutting patterns on the regeneration and growth of *Phyllostachys pubescens* [J]. *World Bamboo Rattan*, 2017, 15(3): 52-55.
- [2] 蔡亮, 张瑞霖, 李春福, 等. 基于竹鞭状态分析的抑制毛竹林扩散的方法[J]. 东北林业大学学报, 2003, 31(5): 68-70.
CAI Liang, ZHANG Ruilin, LI Chunfu, et al. A method to inhibit the expansion of *Phyllostachys pubescens* stands based on the analysis of underground rhizome [J]. *J Northeast For Univ*, 2003, 31(5): 68-70.
- [3] 吴家森, 姜培坤, 王祖良. 天目山国家级自然保护区毛竹扩张对林地土壤肥力的影响[J]. 江西农业大学学报, 2008, 30(4): 689-692.
WU Jiasen, JIANG Peikun, WANG Zuliang. The effects of *Phyllostachys pubescens* expansion on soil fertility in National Nature Reserve of Mount Tianmu [J]. *Acta Agric Univ Jiangxi*, 2008, 30(4): 689-692.
- [4] 王铮屹, 戴其林, 柏宸, 等. 天目山皆伐毛竹林自然更新群落类型与多样性分析[J]. 浙江农林大学学报, 2020, 37(4): 710-719.
WANG Zhengyi, DAI Qilin, BAI Cheng, et al. Types and diversity of natural regeneration community after clear cutting of *Phyllostachys edulis* forests in Mount Tianmu, China [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2020, 37(4): 710-719.
- [5] 白尚斌, 周国模, 王懿祥, 等. 天目山保护区森林群落植物多样性对毛竹入侵的响应及动态变化[J]. 生物多样性, 2013, 21(3): 288-295.
BAI Shangbin, ZHOU Guomo, WANG Yixiang, et al. Plant species diversity and dynamics in forests invaded by Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) in Tianmu Mountain Nature Reserve [J]. *Biodiversity Sci*, 2013, 21(3): 288-295.
- [6] 史作民, 刘世荣, 程瑞梅. 宝天曼地区栓皮栎林恢复过程中高等植物物种多样性变化[J]. 植物生态学报, 1998, 22(5): 415-421.
SHI Zuomin, LIU Shirong, CHENG Ruimei. Changes in plant species diversity in a restoration sequence of variabilis forest in Baotianman Mountain [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 1998, 22(5): 415-421.
- [7] 王金池, 黄如楚, 黄清麟, 等. 马尾松人工林皆伐1年后新增天然阔叶幼树初报[J]. 林业资源管理, 2019(6): 115-120.
WANG Jinchi, HUANG Ruchu, HUANG Qinglin, et al. A preliminary report on the new growth of natural broad-leaved saplings one year after the clear-cutting of *Pinus massoniana* plantation [J]. *For Resour Manage*, 2019(6): 115-120.
- [8] 丁晖, 徐辉, 徐鲜钧, 等. 2011—2016年武夷山甜槠常绿阔叶林乔木层群落动态[J]. 生态学报, 2018, 38(20): 7391-7399.

- DING Hui, XU Hui, XU Xianjun, *et al.* Community dynamics of arbor layer in the *Castanopsis eyrei* evergreen broad-leaved forest in the Wuyi Mountains, Fujian Province, southeastern China in 2011–2016 [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, **38**(20): 7391 – 7399.
- [9] HE Fangliang, DUNCAN R P. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest [J]. *J Ecol*, 2000, **88**(4): 676 – 688.
- [10] 管杰然, 商天其, 伊力塔, 等. 天目山常绿落叶阔叶混交林优势种生物量变化及群落演替特征[J]. *生态学报*, 2017, **37**(20): 6761 – 6772.
GUAN Jieran, SHANG Tianqi, YI Lita, *et al.* Biomass change and community succession characteristics of dominant species in evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests in Tianmu Mountain [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, **37**(20): 6761 – 6772.
- [11] 周秀佳, 马炜梁, 刘永强. 西天目山森林植被类型及其分布规律[J]. *生态学杂志*, 1987, **6**(3): 17 – 20.
ZHOU Xiujia, MA Weiliang, LIU Yongqiang. Forest vegetation type of west Tianmu Mountain and their characteristics of distribution [J]. *Chin J Ecol*, 1987, **6**(3): 17 – 20.
- [12] 徐悦, 钱逸凡, 伊力塔, 等. 普陀山森林群落结构与生物多样性研究[J]. *浙江林业科技*, 2013, **33**(5): 74 – 80.
XU Yue, QIAN Yifan, YI Lita, *et al.* Study on forest community structure and biodiversity in Putuoshan Island [J]. *J Zhejiang For Sci Tech*, 2013, **33**(5): 74 – 80.
- [13] MACARTHUR R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability [J]. *Ecology*, 1955, **36**(3): 533 – 536.
- [14] 白聪, 乔秀红, 毕润成, 等. 五鹿山国家级自然保护区森林群落演替分析[J]. *广西植物*, 2013, **33**(3): 421 – 427.
BAI Cong, QIAO Xiuhong, BI Runcheng, *et al.* Succession analysis of forest communities in Wulu Mountain National Nature Reserve [J]. *Guihaia*, 2013, **33**(3): 421 – 427.
- [15] CONDIT R, ASHTON P S, MANOKARAN N, *et al.* Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots [J]. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*, 1999, **354**: 1739 – 1748.
- [16] 丁炳扬. 天目山植物志[M]. 杭州: 浙江大学出版社, 2010.
DING Bingyang. *Flora of Tianmu Mountain* [M]. Hangzhou: Zhejiang University Press, 2010.
- [17] 浙江植物志编辑委员会. 浙江植物志[M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1993.
Editorial Committee of Zhejiang Flora. *Flora of Zhejiang* [M]. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Press, 1993.
- [18] 张家城, 陈力. 亚热带多优势种森林群落演替现状评判研究[J]. *林业科学*, 2000, **36**(2): 116 – 121.
ZHANG Jiacheng, CHEN Li. A study on judgment and evaluation of succession situation for forest community with several dominant tree species in subtropical zone in China [J]. *Sci Silv Sin*, 2000, **36**(2): 116 – 121.
- [19] 翁东明, 郭瑞, 张宏伟, 等. 浙江省自然保护区落叶阔叶林群落物种组成与结构比较研究[J]. *浙江大学学报(理学版)*, 2014, **41**(5): 600 – 610.
WENG Dongming, GUO Rui, ZHANG Hongwei, *et al.* Species composition and community structure of deciduous broad-leaved forests in National Nature Reserves of Zhejiang Province [J]. *J Zhejiang Univ Sci Ed*, 2014, **41**(5): 600 – 610.
- [20] 缪宁, 周珠丽, 史作民, 等. 岷江冷杉林皆伐后次生群落结构和物种多样性的演替动态[J]. *生态学报*, 2014, **34**(13): 3661 – 3671.
MIAO Ning, ZHOU Zhuli, SHI Zuomin, *et al.* Successional dynamics of community structure and species diversity after clear-cutting of faxon fir (*Abies faxoniana*) forest stands [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, **34**(13): 3661 – 3671.
- [21] 林倩倩, 王彬, 马元丹, 等. 天目山国家级自然保护区毛竹林扩张对生物多样性的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2014, **42**(9): 43 – 47.
LIN Qianqian, WANG Bin, MA Yuandan, *et al.* Effects of *Phyllostachys pubescens* forest expansion on biodiversity in Tianmu Mountain National Nature Reserve [J]. *J Northeast For Univ*, 2014, **42**(9): 43 – 47.
- [22] 万慧霖, 冯宗炜. 庐山常绿阔叶林物种组成及其演替趋势[J]. *生态学报*, 2008, **28**(3): 1147 – 1157.
WAN Huilin, FENG Zongwei. Species composition and succession trend of evergreen broad-leaved forest in Lushan Mountain, Jiangxi Province, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2008, **28**(3): 1147 – 1157.
- [23] COLLINS S L, BARBER S C. Effects of disturbance on diversity in mixed grass prairie [J]. *Vegetatio*, 1985, **64**: 87 – 94.
- [24] 韩有志, 王政权. 森林更新与空间异质性[J]. *应用生态学报*, 2002, **13**(5): 615 – 619.

- HAN Youzhi, WANG Zhengquan. Spatial heterogeneity and forest regeneration [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2002, **13**(5): 615 – 619.
- [25] 白尚斌, 周国模, 王懿祥, 等. 毛竹入侵对常绿阔叶林主要树种的化感作用研究[J]. 环境科学, 2013, **34**(10): 4066 – 4072.
- BAI Shangbin, ZHOU Guomo, WANG Yixiang, *et al.* Allelopathic potential of *Phyllostachys edulis* on two dominant tree species of evergreen broad-leaved forest in its invasive process [J]. *Environ Sci*, 2013, **34**(10): 4066 – 4072.
- [26] 魏强, 凌雷, 张广忠, 等. 兴隆山森林群落不同演替阶段优势乔木种群结构特征[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2015, **39**(5): 59 – 66.
- WEI Qiang, LING Lei, ZHANG Guangzhong, *et al.* Structure characteristics of dominant tree species population in different succession stages of forest community in Xinglong Mountain [J]. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed*, 2015, **39**(5): 59 – 66.
- [27] 沈琪, 张骏, 朱锦茹, 等. 浙江省生态公益林植被恢复过程中物种组成及多样性的变化[J]. 生态学报, 2005, **25**(9): 2131 – 2138.
- SHEN Qi, ZHANG Jun, ZHU Jinru, *et al.* Changes of species composition and diversity in the restoration processes of ecological public-welfare forests in Zhejiang, East China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2005, **25**(9): 2131 – 2138.
- [28] 谢玉彬, 马遵平, 杨庆松, 等. 基于地形因子的天童地区常绿树种和落叶树种共存机制研究[J]. 生物多样性, 2012, **20**(2): 159 – 167.
- XIE Yubin, MA Zunping, YANG Qingsong, *et al.* Coexistence mechanisms of evergreen and deciduous trees based on topographic factors in Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China [J]. *Biodiversity Sci*, 2012, **20**(2): 159 – 167.
- [29] 杨庆松, 马遵平, 谢玉彬, 等. 浙江天童 20 ha 常绿阔叶林动态监测样地的群落特征[J]. 生物多样性, 2011, **19**(2): 215 – 223.
- YANG Qingsong, MA Zunping, XIE Yubin, *et al.* Community structure and species composition of an evergreen broad-leaved forest in Tiantong's 20 ha dynamic plot, Zhejiang Province, eastern China [J]. *Biodiversity Sci*, 2011, **19**(2): 215 – 223.
- [30] 祝燕, 赵谷风, 张俐文, 等. 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[J]. 植物生态学报, 2008, **32**(2): 262 – 273.
- ZHU Yan, ZHAO Gufeng, ZHANG Liwen *et al.* Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, east China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2008, **32**(2): 262 – 273.
- [31] 游诗雪, 张超, 库伟鹏, 等. 1996—2012 天目山常绿落叶阔叶混交林乔木层群落动态[J]. 林业科学, 2016, **52**(10): 1 – 9.
- YOU Shixue, ZHANG Chao, KU Weipeng, *et al.* Community dynamics of arbor layer in the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forests during 1996–2012 in Tianmu Mountain [J]. *Sci Silv Sin*, 2016, **52**(10): 1 – 9.
- [32] 丁圣彦, 宋永昌. 演替研究在常绿阔叶林抚育和恢复上的应用[J]. 应用生态学报, 2003, **14**(3): 423 – 426.
- DING Shengyan, SONG Yongchang. Application of succession study in tending and restoration of evergreen broadleaved forest. [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2003, **14**(3): 423 – 426.
- [33] KING D A, DAVIES S J, NOOR N S M. Growth and mortality are related to adult tree size in a Malaysian mixed dipterocarp forest [J]. *For Ecol Manage*, 2006, **223**(1/3): 152 – 158.
- [34] 汪殷华, 米湘成, 陈声文, 等. 古田山常绿阔叶林主要树种 2002—2007 年间更新动态[J]. 生物多样性, 2011, **19**(2): 178 – 189.
- WANG Yinhua, MI Xiangcheng, CHEN Shengwen, *et al.* Regeneration dynamics of major tree species during 2002–2007 in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Gutianshan National Nature Reserve in East China [J]. *Biodiversity Sci*, 2011, **19**(2): 178 – 189.
- [35] DUNCAN R S, CHAPMAN C A. Tree-shrub interactions during early secondary forest succession in Uganda [J]. *Restoration Ecol*, 2003, **11**: 198 – 207.