

气候变化背景下天目山落叶阔叶林乔木层 1996—2017 年动态研究

郑 泉¹, 王 通¹, 庞春梅², 宋思婧¹, 丁 山¹, 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】明确 1996—2017 年气候变化对天目山落叶阔叶林乔木层 [胸径 (D_{BH}) ≥ 10 cm 的植株] 的群落组成与结构、生物多样性和植物区系的影响。【方法】采用样地调查法对浙江天目山国家级自然保护区落叶阔叶林 25 个 400 m² 样地进行调查, 使用 2 期 (1996 和 2017 年) 调查数据和天目山 1996—2017 年气象数据, 对落叶阔叶林乔木层动态进行分析。【结果】①乔木层树种生活型组成发生变化, 常绿树种的株数占比从 17.5% 提高至 35.5%, 提高了 102.9%, 落叶树种的株数占比从 82.5% 下降至 64.5%, 下降了 21.8%。群落外貌已悄然发生变化。②乔木层树种更替剧烈, 整体退出 4 科 6 属 8 种, 进入 1 科 3 属 4 种, 退出和进入树种变幅达 27.3%。稀有种和偶见种的退出和进入是引起乔木层物种数量变化的原因。③乔木层中不同树种的作用发生变化, 重要值排前 17 位优势树种变幅为 47.1%, 其中, 常绿树种交让木 *Daphniphyllum macropodum* 的重要值从第 19 位的 1.88% 增加到第 3 位的 10.36%; 常绿树种重要值占比从 22.6% 提高至 36.3%。常绿树种在乔木层的作用正在不断增加。④乔木层 α 多样性稍有减少, 各类指数降幅为 -9.1%~ -3.1%。常绿树种 α 多样性指数有所增加, 变幅为 -3.0%~ 51.8%。⑤植物区系趋于热带成分。科的热带成分占比从 55.6% 提高至 58.3%; 属的热带成分占比从 25.0% 提高至 30.3%。⑥径级结构均呈倒“J”型, 群落稳定; 小径级常绿树种的株数提高了 165.3%, 中径级常绿树种的株数提高了 45.5%, 大径级无明显变化。1996 年乔木层增长型树种有 11 种, 稳定型树种有 1 种, 衰退型树种有 4 种。2017 年乔木层增长型树种有 7 种, 稳定型树种有 5 种, 衰退型树种没发生变化。短毛椴 *Tilia chingiana*、青钱柳 *Cyclocarya paliurus*、香槐 *Cladrastis wilsonii* 和色木槭 *Acer pictum* 退出增长型, 进入稳定型。台湾松 *Pinus taiwanensis*、细叶青冈 *Cyclobalanopsis shennongii*、四照花 *Cornus kousa* subsp. *chinensis*、交让木和天目槭 *Acer sinopurpurascens* 生长潜力增强。【结论】气候暖湿化背景下天目山落叶阔叶林乔木层动态变化非常显著, 落叶阔叶林乔木层外貌已从落叶树种占据优势向常绿与落叶树种均衡状态演替, 生物多样性稍有减少, 植物区系趋向于热带成分。表 7 参 39

关键词: 落叶阔叶林; 乔木层动态; 气候暖湿化; 天目山

中图分类号: S718.5 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2023)06-1250-11

Dynamic study on tree layer of deciduous broad-leaved forest in Mount Tianmu from 1996 to 2017 under climate change

ZHENG Xiao¹, WANG Tong¹, PANG Chunmei², SONG Sijing¹, DING Shan¹, 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] This study aims to investigate the effect of climate change from 1996 to 2017 on the

收稿日期: 2023-03-01; 修回日期: 2023-06-12

基金项目: 浙江省重点研发计划项目 (2017C02028); 天目山国家级自然保护区长期监测样地建设项目 (LZC-FS-2017-26001)

作者简介: 郑泉 (ORCID: 0009-0001-8479-7410), 从事森林生态学研究。E-mail: zhengxiao229@126.com。通信作者: 余树全 (ORCID: 0000-0003-2022-9921), 教授, 博士, 博士生导师, 从事森林生态、恢复生态和生态规划研究。E-mail: yushuq@zafu.edu.cn

community composition and structure, biodiversity, and flora of trees with diameter at breast height (DBH) ≥ 10 cm in the deciduous broad-leaved forest layer of Mount Tianmu. [Method] A sample plot survey was conducted on 25 sample plots of 400 m² of deciduous broad-leaved forest in the National Nature Reserve of Mount Tianmu, Zhejiang Province, China. Phase 2 (1996 and 2017) survey data and meteorological data of Mount Tianmu from 1996 to 2017 were used to analyze the dynamics of the tree layer in a deciduous broad-leaved forest. [Result] (1) The composition of life form of tree species in the tree layer changed significantly. The proportion of evergreen tree species increased from 17.5% to 35.5%, an increase of 102.9%, and the proportion of deciduous tree species decreased from 82.5% to 64.5%, which decreased by 21.8%. (2) The tree species in the tree layer changed drastically, with an exit of 8 species in 6 genera of 4 families, and entry of 4 species in 3 genera of 1 family. The exit and entry tree species reached 27.3%. The exit and entry of rare and occasional species were the keys to the change in species number in the tree layer. (3) The role of evergreen tree species in the tree layer was increasing. The variation range of the top 17 dominant tree species in the important value was 47.1%. Among them, the important value of *Daphniphyllum macropodum*, an evergreen tree species, increased from 1.88% in the 19th place to 10.36% in the 3rd place. The proportion of important values of evergreen tree species increased from 22.6% to 36.3%. (4) The α diversity of the tree layer decreased slightly, and the decline in various indices ranged from -9.1% to -3.1%. The α diversity index of evergreen tree species increased, ranging from -3.0% to 51.8%. (5) The flora tended to be tropical. The proportion of tropical components in the family increased from 55.6% to 58.3%. The proportion of tropical elements in the genus increased from 25.0% to 30.3%. (6) The diameter class structure showed an inverted J type, and the community was stable. The number of small-diameter evergreen tree species increased by 165.3%, while the number of medium-diameter evergreen tree species increased by 45.5%. There was no significant change in the large-diameter species. In 1996, there were 11 growth-type tree species, 1 stable-type tree species, and 4 declining-type tree species. In 2017, there were 7 growth-type tree species, and 5 stable-type tree species, and declining-type tree species did not change. *Tilia chingiana*, *Cyclocarya paliurus*, *Cladrastis wilsonii*, and *Acer pictum* changed from growth-type to stable-type. The growth potential of *Pinus taiwanensis*, *Cyclobalanopsis shennongii*, *Cornus kousa* ssp. *chinensis*, *Daphniphyllum macropodum* and *Acer sinopurpurascens* increased. [Conclusion] Under climate warming and humidification, the dynamic change of the tree layer in the deciduous broad-leaved forest in Mount Tianmu is very significant. The appearance of the tree layer in the deciduous broad-leaved forest has transitioned from the dominance of deciduous tree species to the balanced state between evergreen and deciduous trees, with a slight decrease in biodiversity and a trend towards tropical elements in the flora. [Ch, 7 tab. 39 ref.]

Key words: deciduous broad-leaved forest; dynamic of tree layer; climate warming and humidification; Mount Tianmu

联合国政府间气候变化专门委员会 (IPCC) 第 5 次评估报告指出：在 1880—2012 年的 132 a，全球表面平均温度上升了 0.85 °C。古气候资料显示：1983—2012 年可能是过去 1 400 多年来温度最高的 29 a^[1]，且至少到 2050 年，全球平均温度仍呈现不断上升趋势。植物是生态系统的生产者，也是连接水分、土壤和大气的关键，在全球气候变化研究中起指示生物作用^[2-3]。气候是影响植物及植物分布的主导因素^[4]，如温度、降水等作为植物生长发育的必要环境因子，对植物的生长和物候等具有重要影响^[5]，气候变化必然影响植物的生长环境，进而影响植物的生长状态^[6]。相关研究表明：气候变化已对森林群落组成与结构^[7-9]、生物多样性^[10-12] 以及植物区系^[13-15] 造成明显的影响。天目山国家级自然保护区是以维护动植物多样性和森林生态系统为主的自然保护区，是联合国教科文组织人与生物圈计划的重要保护

区网络组成成员。该区的地理位置与自然环境资源条件良好,生物多样性丰富,为中国南部地区难得的“物种基因库”和“文化遗产宝库”,有高等植物 2 351 种、野生动物 5 024 种,其中以“天目”命名的生物有 172 种,誉为“天然植物园”、世界模式标本产地。

当前快速恢复和生长的中亚热带森林,有望在全球气候变化中发挥重要调节作用。建立长期固定样地,监测群落组成与结构、生物多样性和植物区系等动态特征,对中亚热带森林如何响应全球气候变化做出系统性评估,有助于制定应对未来气候变化的森林保护、经营管理措施,对森林可持续健康发展具有重要意义^[9]。从当前文献看,相关的研究地区和森林类型存在明显的不平衡和不充分。研究地区大部分在东北和西南,研究的森林类型大多是青藏高原林、寒温带落叶针叶林和温带针阔混交林;对华中、华东和华南地区研究不足,对亚热带常绿阔叶林、亚热带落叶阔叶林、热带季雨林和热带雨林研究较少。气候变化会导致山地植被的垂直地带性向高海拔迁移^[16],使得落叶阔叶林面积持续减少,甚至消失。本研究以天目山国家级自然保护区 25 个 400 m² 落叶阔叶林样方 1996 和 2017 年 2 期调查数据为基础,探究 21 a 中气候变化对天目山落叶阔叶林乔木层的动态影响,为天目山国家级自然保护区落叶阔叶林保护和该群落乔木层动态对气候变化的响应等提供基础数据支撑^[17]。

1 研究区概况

天目山国家级自然保护区位于浙江省西北部杭州市临安区境内(30°18'30"~30°24'55"N, 119°24'11"~119°28'21"E),属中亚热带向北亚热带过渡地带,面积为 4 284 hm²,最高海拔为 1 506 m^[18]。据天目山龙峰尖气象站(海拔 1 129 m)资料,该区年平均气温为 12.0 °C,年平均降水量为 1 736.4 mm。区内季风强盛,四季分明,光照适宜,雨水充沛,气候温和。

对龙峰尖气象站 1996—2017 年的气温和降水数据进行分析,发现天目山的年平均气温有明显的上升趋势,2011 年后上升的趋势逐渐明显;最热月平均气温与最冷月平均气温也呈上升趋势,且最热月平均气温上升趋势略大于最冷月平均气温;降水量也呈明显的上升趋势^[13],与中国发布的《第 3 次气候变化国家评估报告》^[19] 中气候变化趋势一致。

该区地质历史古老,土壤分布具有明显垂直地带性,随海拔升高由红壤向棕黄壤过渡,红壤分布于海拔 600 m 以下和一些山前低丘地区,黄壤分布于海拔 600~1 200 m,棕黄壤分布于海拔 1 200 m 以上^[20]。植被类型也具有明显垂直地带性,随海拔升高由常绿林向落叶林过渡。常绿阔叶林分布于海拔 850 m 以下,主要包括杉木 *Cunninghamia lanceolata*、紫楠 *Phoebe sheareri*、榿 *Torreya grandis* 和青钱柳 *Cyclocarya paliurus* 等;常绿与落叶阔叶混交林分布于海拔 850~1 100 m,主要包括细叶青冈 *Cyclobalanopsis shennongii*、杉木和柳杉 *Cryptomeria fortunei* 和青钱柳等;落叶阔叶林分布于海拔 1 100~1 380 m,主要包括大柄冬青 *Ilex macropoda*、枹栎 *Quercus serrata*、小叶白辛树 *Pterostyrax corymbosus* 和台湾松 *Pinus taiwanensis* 等;落叶矮林分布于海拔 1 380~1 506 m,主要包括秋子梨 *Pyrus ussuriensis*、小叶石楠 *Photinia parvifolia*、川榛 *Corylus heterophylla* var. *sutchuanensis* 和四照花 *Cornus kousa* subsp. *chinensis* 等^[21]。

2 研究方法

2.1 样地设置

1996 年在天目山国家级自然保护区建立 25 个 400 m² 总共 1 hm² 的长期固定监测样地。样地所属森林类型为落叶阔叶林,中心位于 30°20'42"N, 119°25'45"E,海拔 1 228.6 m。以西南角作为原点(O),东西向为横轴(x),南北向为纵轴(y)。1996 年样地建成后,对样地内胸径(D_{BH}) ≥ 10 cm 的木本植物挂牌,并记录其种名(研究区内的木本植物依据植物智 <http://www.iplant.cn/>、《浙江植物志》^[22]、《天目山植物志》^[23]),胸径,树高,枝下高,冠幅和生长状况及位置坐标等。2017 年调查方法与 1996 年相同。

2.2 研究方法

对乔木层中 $D_{BH} \geq 10$ cm 的植株(不含藤本植物)数据进行处理,分析群落组成与结构、生物多样性和植物区系动态特征。

2.2.1 生活型划分方法 常绿与落叶是植物应对不同的气候条件,表现出不同的生态策略,也是群落的两大重要生活型与功能群。在区域尺度,气温、降水等被认为会影响植物的生活型。本研究根据树冠 1 a 中是否常有叶片分为常绿树种与落叶树种两大类型^[24]。

2.2.2 稀有种、偶见种和常见种划分方法 如果样地内物种个体为 N ，当 $N \leq 1$ 株· hm^{-2} 时，则该物种被定义为稀有种；当 1 株· $\text{hm}^{-2} < N \leq 10$ 株· hm^{-2} 时，该物种被定义为偶见种；当 $N > 10$ 株· hm^{-2} 时，该物种被定义为常见种^[25-26]。物种的变幅=(退出物种数+进入物种数)/原有物种数。

2.2.3 重要值的测度 重要值是全面衡量某个树种在群落中的地位和作用的指标，这些树种决定了群落的结构和外貌。树种重要值计算公式^[27]： $V_i = (F_i + S_i + D_i) / 3$ 。其中： F_i 为相对频度； S_i 为相对显著度； D_i 为相对密度。相对频度 (F_i)=(该种的频度/所有种的频度总和)×100%；相对显著度 (S_i)=(每个树种所有个体胸径断面积/所有种个体胸径断面积)×100%；相对密度 (D_i)=(每个树种所有个体数目/所有种个体数目)×100%。

2.2.4 森林类型的划分方法 过去天目山森林类型大多依据海拔高度划分，各类林型的概念没有严格区分，使用较为随意，不同的森林类型处于同一个海拔高度可能被定义为相同的森林类型。在本研究中，群落常绿树种重要值大于 75% 时定义为常绿阔叶林，群落常绿树种重要值为 25%~75% 时定义为常绿与落叶阔叶混交林，群落常绿树种重要值小于 25% 时定义为落叶阔叶林^[28]。

2.2.5 多样性的测度 多样性指数是用来定量描述某一群落物种的多样性。 α 多样性又称生境内多样性，是用来表达均质群落内物种组成状况的指标，包括物种总数以及个体在物种上的分配状况。一般用 Simpson 多样性指数、Shannon-Wiener 指数、Pielou 均匀度指数和丰富度指数来计算和分析。计算方法详见参考文献 [29]。

2.2.6 植物区系划分方法 依据参考文献 [30-31] 对植物科和属进行划分。

2.2.7 径级结构划分方法 以 10 cm 为划分区间，将乔木划分为 $10 \text{ cm} \leq D_{\text{BH}} < 20 \text{ cm}$ ， $20 \text{ cm} \leq D_{\text{BH}} < 30 \text{ cm}$ ， $30 \text{ cm} \leq D_{\text{BH}} < 40 \text{ cm}$ ， $40 \text{ cm} \leq D_{\text{BH}} < 50 \text{ cm}$ ， $50 \text{ cm} \leq D_{\text{BH}} < 60 \text{ cm}$ 和 $D_{\text{BH}} \geq 60 \text{ cm}$ 等 6 个径级^[32]。再根据样地实际情况，将乔木层分为小径级 ($10 \text{ cm} \leq D_{\text{BH}} < 20 \text{ cm}$)、中径级 ($20 \leq D_{\text{BH}} < 40 \text{ cm}$) 和大径级 ($D_{\text{BH}} \geq 40 \text{ cm}$) 等 3 个径级。

2.2.8 树种类型划分方法 根据样地内实际情况，将样地树种划分为 3 种类型树种。小径级的株数大于中径级的株数为增长型树种；小径级的株数和中径级的株数相差不大为稳定型树种；小径级的株数小于中径级的株数为衰退型树种。

2.3 数据处理

采用 Excel 2003 等进行数据处理、绘图。

3 结果与分析

3.1 生活型组成变化

从表 1 可以看出：1996—2017 年，常绿树种的株数从 109 株增加到 207 株，增加了 89.9%；常绿树种的株数占比从 17.5% 提高至 35.5%，提高了 102.9%。落叶树种的株数从 514 株减少至 375 株，减少了 27.0%；落叶树种的株数占比从 82.5% 下降至 64.5%，下降了 21.8%。样地的总株数从 623 株减少至 583 株，下降了 6.4%。增加的植株多为常绿树种，减少的植株多为落叶树种。

3.2 物种组成变化

从表 2 可以看出：1996 年乔木层有 27 科 36 属 44 种。其中稀有种 7 种，占总种数的 15.9%，偶见种 20 种，占总种数的 45.5%，常见种 17 种，占总种数的 38.6%。2017 年乔木层有 24 科 33 属 40 种。其中稀有种 7 种，占总种数的 17.5%，偶见种 21 种，占总种数的 52.5%，常见种 12 种，占总种数的 30.0%。相较于 1996 年，2017 年乔木层的稀有种、偶见种和常见种变幅分别为 171.4%、105.0% 和 41.2%。21 a 来，从乔木层退出 4 科 6 属 8 种，稀有种 2 种，偶见种 6 种；1 科 3 属 4 种进入乔木层，稀有种 3 种，偶见种 1 种；乔木层整体退出和进入 5 科 9 属 12 种，科、属和种变幅分别为 18.5%、

表 1 常绿树种和落叶树种的株数及比例变化

Table 1 Changes in the number and proportion of evergreen and deciduous tree species

生活型	1997年		2017年	
	株数/株	比例/%	株数/株	比例/%
常绿	109	17.5	207	35.5
落叶	514	82.5	375	64.5

表2 物种组成变化

Table 2 Changed in species composition

科	属	种	1996年株数/株	2017年株数/株
安息香科Styracaceae	白辛树属 <i>Pterostyrax</i>	小叶白辛树 <i>Pterostyrax corymbosus</i>	53	45
	安息香属 <i>Styrax</i>	玉铃花 <i>Styrax obassia</i>	1	2
八角枫科Alangiaceae	八角枫属 <i>Alangium</i>	毛八角枫 <i>Alangium kurzii</i>	2	0
刺篱木科Flacourtiaceae	山桐子属 <i>Idesia</i>	毛叶山桐子 <i>Idesia polycarpa</i> var. <i>vestita</i>	3	4
大戟科Euphorbiaceae	野桐属 <i>Mallotus</i>	野桐 <i>Mallotus tenuifolius</i>	8	2
		白背叶 <i>M. apeltus</i>	1	0
蝶形花科Papilionaceae	香槐属 <i>Cladrastis</i>	香槐 <i>Cladrastis wilsonii</i>	16	19
冬青科Aquifoliaceae	冬青属 <i>Ilex</i>	大柄冬青 <i>Ilex macropoda</i>	97	64
杜鹃花科Ericaceae	杜鹃花属 <i>Rhododendron</i>	杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	4	1
椴树科Tiliaceae	椴树属 <i>Tilia</i>	短毛椴 <i>Tilia chingiana</i>	20	3
	青钱柳属 <i>Cyclocarya</i>	青钱柳 <i>Cyclocarya paliurus</i>	15	3
胡桃科Juglandaceae	化香树属 <i>Platycarya</i>	化香树 <i>Platycarya strobilacea</i>	3	0
	胡桃属 <i>Juglans</i>	胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	0	1
虎耳草科Saxifragaceae	绣球属 <i>Hydrangea</i>	圆锥绣球 <i>Hydrangea paniculata</i>	2	0
虎皮楠科Daphniphyllaceae	交让木属 <i>Daphniphyllum</i>	交让木 <i>Daphniphyllum macropodum</i>	11	89
桦木科Betulaceae	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i>	35	31
		华千金榆 <i>C. cordata</i> var. <i>chinensis</i>	0	1
	青冈属 <i>Cyclobalanopsis</i>	细叶青冈 <i>Cyclobalanopsis shennongii</i>	48	63
壳斗科Fagaceae	柯属 <i>Lithocarpus</i>	褐叶青冈 <i>C. stewardiana</i>	6	6
		短尾柯 <i>Lithocarpus brevicaudatus</i>	13	17
		枹栎 <i>Quercus serrata</i>	51	40
栗属 <i>Castanea</i>	茅栗 <i>Castanea seguinii</i>	锐齿槲栎 <i>Q. aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	26	18
		茅栗 <i>Castanea seguinii</i>	9	5
苦木Simaroubaceae	苦树属 <i>Pickersma</i>	苦木 <i>Pickersma quassioides</i>	1	5
木兰科Magnoliaceae	玉兰属 <i>Yulania</i>	黄山玉兰 <i>Yulania cylindrica</i>	3	1
	黄连木属 <i>Pistacia</i>	黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>	3	0
漆树科Anacardiaceae	漆树属 <i>Toxicodendron</i>	毛漆树 <i>Toxicodendron trichocarpum</i>	2	0
		木蜡树 <i>T. sylvestre</i>	4	0
		建始槭 <i>Acer henryi</i>	1	3
槭树科Aceraceae	槭属 <i>Acer</i>	天目槭 <i>A. sinopurpurascens</i>	10	23
		稀花槭 <i>A. pauciflorum</i>	5	1
		色木槭 <i>A. pictum</i>	14	2
李属 <i>Prunus</i>	榉木 <i>Prunus buergeriana</i>	榉木 <i>Prunus buergeriana</i>	6	6
		梨属 <i>Pyrus</i>	秋子梨 <i>Pyrus ussuriensis</i>	21
蔷薇科Rosaceae	山楂属 <i>Crataegus</i>	湖北山楂 <i>Crataegus hupehensis</i>	10	2
清风藤科Sabiaceae	泡花树属 <i>Meliosma</i>	红柴枝 <i>Meliosma oldhamii</i>	0	3
忍冬科Caprifoliaceae	锦带花属 <i>Weigela</i>	半边月 <i>Weigela japonica</i> var. <i>sinica</i>	1	0
山茶科Theaceae	柃木属 <i>Eurya</i>	微毛柃 <i>Eurya hebeclados</i>	3	3
山矾科Symplocaceae	山矾属 <i>Symplocos</i>	白檀 <i>Symplocos tanakana</i>	1	1
山茱萸科Cornaceae	山茱萸属 <i>Cornus</i>	四照花 <i>Cornus kousa</i> subsp. <i>chinensis</i>	46	61
		灯台树 <i>C. controversa</i>	13	6
省沽油科Staphyleaceae	野鸦椿属 <i>Euscaphis</i>	野鸦椿 <i>Euscaphis japonica</i>	1	2
松科Pinaceae	金钱松属 <i>Pseudolarix</i>	金钱松 <i>Pseudolarix amabilis</i>	2	2
	松属 <i>Pinus</i>	台湾松 <i>Pinus taiwanensis</i>	28	29
五加科Araliaceae	刺楸属 <i>Kalopanax</i>	刺楸 <i>Kalopanax septemlobus</i>	7	5
榆科Ulmaceae	朴属 <i>Celtis</i>	天目朴树 <i>Celtis chekiangensis</i>	3	2
樟科Lauraceae	木姜子属 <i>Litsea</i>	天目木姜子 <i>Litsea auriculata</i>	0	1
	山胡椒属 <i>Lindera</i>	红果山胡椒 <i>Lindera erythrocarpa</i>	14	5

说明：株数为1表示稀有种，2~10为偶见种，>10为常见种；1996年株数为0，表示1996年没有的种；2017年株数为0，表示2017年没有的种。

25.0% 和 27.3%。

3.3 树种重要值变化

从表 3 可以看出：1996 年重要值排前 17 位占群落总重要值为 80.21%，2017 年重要值排前 11 位占群落总重要值为 80.08%。1996—2017 年优势树种数变幅达 47.1%，其中短毛槲、青钱柳、红果山胡椒和色木槭退出前 17 位，交让木、天目槭、槲木和褐叶青冈进入前 17 位。短毛槲、青钱柳和色木槭分别下降 14、14 和 16 个位次，交让木和天目槭上升 16 和 12 个位次。从重要值变化值看，重要值变化值 < -2.00% 的有 4 个树种，分别是落叶树种青钱柳、短毛槲、大柄冬青和秋子梨；-2.00% < 重要值变化值 < -1.00% 的有 2 个树种，分别是落叶树种红果山胡椒和色木槭；-1.00% < 重要值变化值 < 0 的有 5 个树种，分别是落叶树种灯台树、锐齿槲栎、刺楸、小叶白辛树和枹栎；0 < 重要值变化值 < 1.00% 的有 2 个树种，分别是落叶树种雷公鹅耳枥和常绿树种短尾柯；1.00% < 重要值变化值 < 2.00% 的有 2 个树种，分别是常绿树种台湾松和落叶树种香槐；重要值变化值 > 2.00% 的有 4 个树种，分别是落叶树种天目槭和四照花，常绿树种细叶青冈和交让木。枹栎、小叶白辛树、锐齿槲栎和雷公鹅耳枥等的株数变化不大，它们的重要值变化值为 -1.00%~1.00%；有 12 种重要值变化值 < -1.00% 或重要值变化值 > 1.00% 的物种对乔木层动态影响较大，分别是大柄冬青、台湾松、细叶青冈、四照花、秋子梨、短毛槲、青钱柳、红果山胡椒、香槐、色木槭、交让木和天目槭。从生活型总重要值看，21 a 来，常绿树种重要值占比从 22.6% 提高至 36.3%；落叶树种重要值占比从 77.4% 下降至 63.7%。可见，样地森林类型从落叶阔叶林演变为常绿与落叶阔叶混交林。

表 3 前 17 位树种重要值变化

Table 3 Changed in the top 17 tree species of important values

位次	种名	1996年 重要值/%	2017年 重要值/%	位次 变化	重要值 变化值/%	生活型	位次	种名	1996年 重要值/%	2017年 重要值/%	位次 变化	重要值 变化值/%	生活型
1	大柄冬青	10.19	7.89	-4	-2.30	落叶	11	青钱柳	2.55	0.51	-14	-2.04	落叶
2	台湾松	9.99	11.07	1	1.08	常绿	12	短尾柯	2.35	2.63	0	0.28	常绿
3	枹栎	8.97	8.95	-1	-0.02	落叶	13	红果山胡椒	2.30	1.07	-5	-1.23	落叶
4	小叶白辛树	7.00	6.83	-3	-0.17	落叶	14	香槐	2.24	3.81	4	1.57	落叶
5	细叶青冈	6.87	10.49	3	3.62	常绿	15	色木槭	2.07	0.41	-16	-1.66	落叶
6	锐齿槲栎	5.64	4.79	-3	-0.85	落叶	16	灯台树	2.03	1.11	-1	-0.92	落叶
7	四照花	5.04	7.38	1	2.34	落叶	17	刺楸	1.93	1.12	1	-0.81	落叶
8	雷公鹅耳枥	4.75	5.01	0	0.26	落叶	19	交让木	1.88	10.36	16	8.48	常绿
9	秋子梨	3.69	1.33	-5	-2.36	落叶	23	天目槭	1.36	3.50	12	2.14	落叶
10	短毛槲	2.60	0.53	-14	-2.07	落叶							

说明：重要值变化值=2017年重要值-1996年重要值。

3.4 α多样性变化

3.4.1 乔木层 α多样性变化 从表 4 可以看出：21 a 来，乔木层物种 Simpson 多样性指数从 0.94 下降至 0.92；Shannon-Wiener 指数从 3.13 下降至 2.88；Pielou 均匀度指数从 0.83 下降至 0.78。丰富度指数从 44 下降至 40。

3.4.2 各生活型 α多样性变化 从表 4 可以看出：21 a 来，常绿树种 Simpson 多样性指数从 0.99 下降至 0.96；Shannon-Wiener 指数从 0.56 提高至 0.85；Pielou 均匀度指数从 0.31 提高至 0.47；丰富度指数未发生变化。落叶树种 Simpson 多样性指数从 0.95 提高至 0.96；Shannon-Wiener 指数从 2.57 下降至 2.12；Pielou 均匀度指数从 0.71 下降至 0.57。丰

表 4 乔木层 α多样性变化

Table 4 Changed of α diversity in tree layer

生活型	Simpson指数		Shannon-Wiener指数		Pielou指数	
	1997年	2017年	1997年	2017年	1997年	2017年
常绿	0.99	0.96	0.56	0.85	0.31	0.47
落叶	0.95	0.96	2.57	2.12	0.71	0.57
乔木	0.94	0.92	3.13	2.88	0.83	0.78

富度指数从38下降至34。

3.5 植物区系变化

从表5可以看出：在科水平上热带成分占优势，表现出样地内植物科的区系起源于热带性质。21 a来，科的世界分布占比从14.8%下降至12.5%；科的热带成分占比从55.6%提高至58.3%；科的温带成分占比从29.6%下降至29.2%。在属水平上温带成分占优势，表现出样地内植物属的区系起源于温带性质。21 a来，属的热带成分占比从25.0%提高至30.3%；属的温带成分占比从72.2%下降至66.7%；属的中国特有占比从2.8%提高至3.0%。

3.6 径级结构变化

从表6可以看出：1996年小径级乔木有404株，中径级有178株，大径级有41株。2017年小径级乔木有384株，中径级有155株，大径级有18株。21 a来，各径级常绿树种的株数变化分别为81、15和2株；各径级落叶树种的株数变化分别为-101、-38和1株。小径级的变化率最大，常绿树种的株数提高了165.3%，落叶树种的株数下降了28.5%，常绿树种的株数变化剧烈。小径级个体竞争加剧且常绿树种竞争能力不断加强；中径级常绿树种的株数提高了45.5%，落叶树种的株数下降了26.2%；变化率最低的是大径级，常绿树种的株数提高了7.4%，落叶树种的株数提高了7.1%。1996和2017年，乔木层径级结构均呈倒“J”型，小径级个体能保证乔木层的更新，大径级个体又能维持乔木层的稳定性，说明群落更新能力良好。

表7是根据样地中实际株数≥20株和影响乔木层动态的16种乔木树种所绘制的径级结构表。可以看出：1996年乔木层增长型树种有11种，分别是落叶树种大柄冬青、小叶白辛树、四照花、雷公鹅耳枥、短毛椴、青钱柳、红果山胡椒、香槐、色木槭和天目槭，常绿树种交让木；稳定型树种有1种，常绿树种细叶青冈；衰退型树种有4种，分别是常绿树种台湾松，落叶树种枹栎、锐齿槲栎和秋子梨。2017年乔木层增长型树种有7种，短毛椴、青钱柳、香槐和色木槭退出；稳定型树种有5种，短毛椴、青钱柳、香槐和色木槭进入；衰退型树种未发生变化。21 a来，各树种的生长潜力除台湾松、细叶青冈、四照花、交让木和天目槭增强外其余树种均有一定程度的减弱。

表5 科和属的发布区类型占比变化

Table 5 Changed in the proportion of distribution types of families and genera

项目	年份	世界分布/%	热带成分/%	温带成分/%	中国特有/%
科	1996	14.8	55.6	29.6	-
	2017	12.5	58.3	29.2	-
属	1996	-	25.0	72.2	2.8
	2017	-	30.3	66.7	3.0

说明：-表示没有分布的科或属。

表6 1996和2017年径级结构

Table 6 Diameter structure in 1996 and 2017

径级/cm	1996年株数/株		2017年株数/株	
	常绿	落叶	常绿	落叶
[10, 20)	49	355	130	254
[20, 30)	19	104	31	75
[30, 40)	14	41	17	32
[40, 50)	14	11	12	141
[50, 60)	8	2	12	1
≥60	5	1	0	5

表7 16种树种径级结构变化

Table 7 Changed in diameter structure of sixteen tree species

树种	1996年株数/株				2017年株数/株				树种	1996年株数/株				2017年株数/株			
	小径级	中径级	大径级	类型	小径级	中径级	大径级	类型		小径级	中径级	大径级	类型	小径级	中径级	大径级	类型
大柄冬青	87	10	-	增长型	56	8	-	增长型	青钱柳	12	3	-	增长型	3	3	-	稳定型
小叶白辛树	38	15	-	增长型	31	14	-	增长型	香槐	11	5	-	增长型	8	11	-	稳定型
四照花	45	1	-	增长型	59	2	-	增长型	色木槭	13	1	-	增长型	2	2	-	稳定型
雷公鹅耳枥	29	6	-	增长型	21	10	-	增长型	细叶青冈	25	22	1	稳定型	32	28	3	稳定型
红果山胡椒	14	-	-	增长型	5	-	-	增长型	台湾松	-	3	25	衰退型	2	3	24	衰退型
交让木	8	3	-	增长型	78	10	1	增长型	枹栎	10	39	2	衰退型	5	29	6	衰退型
天目槭	9	1	-	增长型	16	7	-	增长型	锐齿槲栎	6	15	-	衰退型	2	4	-	衰退型
短毛椴	17	3	-	增长型	2	1	-	稳定型	秋子梨	5	13	8	衰退型	3	8	7	衰退型

说明：-表示该径级中没有该树种。

4 讨论

4.1 气候变化对物种组成影响

天目山国家级自然保护区自1956年开始采取禁伐等保护措施。在研究期间乔木层没有发生过人为干扰。1996年调查发现天目山各垂直带谱中分布的森林类群,除少量外,大多数均处于较稳定的状态,已达到了演替顶极,成为顶极群落^[33],群落物种组成和结构相对稳定。对研究区1996—2017年气象数据分析发现:天目山国家级自然保护区气候呈现暖湿化趋势。从各树种径级结构变化可知:喜湿润和荫蔽的树种,如细叶青冈、交让木和四照花等生长潜力逐渐增强,其他喜光植物,如青钱柳、短毛槲和秋子梨等,即使是增长型树种,生长潜力逐渐减弱,进而从乔木层退出。在此背景下,从2期研究数据可以看出:天目山落叶阔叶林是多种群的复杂群落。1996年有27科36属44种,稀有种、偶见种和常见种分别为7、20和17种;2017年有24科33属40种,稀有种、偶见种和常见种分别为7、21和12种。21a来,稀有种和偶见种占比从61.4%提高至70.0%。稀有种退出6种,进入6种;偶见种退出10种,进入11种;常见种退出6种,进入1种。整体从乔木层退出4科6属8种,稀有种2种均为喜光树种,偶见种6种均为喜光植物;1科3属4种进入乔木层,稀有种3种,其中2种为喜荫湿树种,偶见种1种为喜荫湿树种。乔木层种的变幅为27.3%,发现喜光的稀有种和偶见种的退出和喜荫湿的稀有种和偶见种的进入是引起乔木层物种数量变化的原因,也是对天目山气候暖湿化的一种响应。楼一恺等^[34]发现:稀有种和偶见种对森林群落生物多样性的维持和构建具有重要作用,可为森林群落应对气候变化提供更多的适应机会,有助于森林群落应对外界的干扰,所以给予稀有种和偶见种一定的保护和生存空间,对森林群落的可持续发展具有重要意义。

4.2 气候变化对生物多样性、结构与外貌影响

对乔木层 α 多样性综合分析发现:乔木层 α 多样性无明显变化,甚至稍有减少,常绿树种 α 多样性显著增加,表明群落处于常绿生活型占比增加的演替阶段。吴洋洋等^[35]发现:气温升高,群落生物多样性和常绿成分均增加,认为气候变化与其演替和发展存在一定潜在正相关。多数研究表明:增温会降低植物群落物种多样性^[10-11],因此,该群落中乔木层 α 多样性的变化,是否可以理解为是植物对该区域气候暖湿化的一种响应,有待进一步对比研究与探讨。

乔木层 α 多样性只能用来测度均质群落内物种总数及个体在物种上的分配状况,无法具体体现乔木层动态情况。乔木层结构的改变能影响群落演替方向,乔木层不同常绿树种和落叶树种的组成占比能反映群落外貌特征,乔木层结构和外貌改变体现了有关生境的变化。影响乔木层动态的物种有12种,再结合它们的径级结构分析发现:大径级的台湾松喜光,在湿润环境中生长良好,重要值上升,树种衰退减弱,生长潜力增强。中径级植物株数较多且大多位于林分上层,能够显著影响林下光照条件。秋子梨共有21株,在中径级,株数从15株下降至4株,重要值下降。马腾^[36]对野生秋子梨的研究表明:随着气候变化,秋子梨的生境改变导致大龄植株生长状况较差,种群自然更新能力弱;细叶青冈、香槐、交让木和天目槭株数稍有增加,这4种植物均为喜荫湿树种,生长较好。小径级乔木郁闭度较大,光照不充足。细叶青冈、四照花和天目槭株数明显增加,重要值上升,是增长型树种且生长潜力逐渐增强,因为这3种植物均适宜在森林偏下层生长,对光照无强烈要求。交让木从8株提高至78株,占小径级总数的20.3%,交让木是增长型树种,其重要值从1.88%提高至10.36%,增长潜力急剧加强。而样地环境不利于喜光的大柄冬青、短毛槲、青钱柳、红果山胡椒和色木槭林下幼树更新,它们的株数和重要值均下降,即使是增长型树种,生长潜力逐渐减弱,且它们的成熟个体到达生理年龄时,与其他种群间竞争加剧,对光照、养分和土壤等的需求增加,导致成熟个体死亡率较高^[37]。同时,短毛槲和青钱柳种子休眠期较长,萌发率低。气候暖湿化和自身的生理特性使得林下短毛槲、青钱柳和色木槭等幼树严重缺乏,更新困难。台湾松、细叶青冈和交让木生长潜力增强导致常绿树种的株数占比从17.5%提高至35.5%,除四照花和天目槭外,其余落叶树种生长潜力逐渐减弱,乔木层外貌从落叶树种占优势向常绿与落叶树种均衡状态发展。

4.3 气候变化对植物区系影响

科的分布区类型在1996和2017年均呈现热带成分占优势,表明样地植物科起源于热带性质。属的

分布区类型在 1996 和 2017 年均呈现温带成分占优势,表明样地植物属起源于温带性质。属的分布区类型能够比较具体地反映植物在演变过程中的分化情况和区域特点,从而比科更能反映植物区系的特征^[31]。但由于大多数乔木树种的个体是非常少的,只有少数种类有较多个体,在演替过程中,个体少的树种一旦死亡就较易导致它们所属的科和属消失^[38],所以稀有种和偶见种的退出和进入能较大影响乔木层植物科和属的组成。笔者认为:用植株数量结合属分布区类型可更精确表达样地植物区系变化。可以看出:样地植物的热带成分占比从 28.7% 提高至 41.0%,温带成分占比从 68.9% 下降至 58.5%,中国特有占比从 2.4%,下降至 0.5%。气候暖湿化导致适应热带地区生存的树种株数越多,不适应热带地区生存的树种退出乔木层,表明样地的植物区系趋于热带成分。多数气候变化模型预测和观测研究^[39]中均表明:气候暖湿化使得树种适宜生境范围呈明显向高海拔地区扩展的趋势。

5 结论

1996—2017 年,天目山落叶阔叶林乔木层物种数量变化剧烈,其中稀有种、偶见种和常见种变幅分别为 171.4%、105.0% 和 41.2%,总体 4 科 6 属 8 种退出,1 科 3 属 4 种进入。乔木层整体种的变幅为 27.3%。稀有种和偶见种的退出和进入能较大影响植物区系组成。笔者认为:用植物株数结合属分布区类型会更精确表达样地植物区系变化。分析结果表明:样地的植物区系趋于热带成分。从乔木层多样性看,乔木层 α 多样性无明显变化,常绿树种 α 多样性增加。进一步分析发现:随着气候暖湿化,常绿树种台湾松在大径级中生长较好;落叶树种秋子梨生境改变,在小、中径级生长状况较差;常绿树种交让木和细叶青冈,落叶树种四照花、香槐和天目槭,在小径级生长良好;落叶树种大柄冬青、短毛槲、青钱柳、红果山胡椒和色木槭在小径级更新困难。乔木层外貌从落叶树种占优势向常绿与落叶树种均衡状态发展。

6 参考文献

- [1] 戴思薇,倪颖.基于IPCC第五次评估报告的气候变化与可持续发展分析[J].江苏第二师范学院学报(自然科学版),2014,30(11):12-14.
DAI Siwei, NI Ying. Analysis of climate change and sustainable development based on the IPCC Fifth Assessment Report [J]. *Journal of Jiangsu Second Normal University (Natural Sciences)*, 2014, 30(11): 12-14.
- [2] 孙红雨,王长耀,牛铮,等.中国地表植被覆盖变化及其与气候因子关系——基于NOAA时间序列数据分析[J].遥感学报,1998,2(3):204-210.
SUN Hongyu, WANG Changyao, NIU Zheng, et al. Analysis of the vegetation cover change and the relationship between NDVI and environmental factors by using NOAA time series data [J]. *National Remote Sensing Bulletin*, 1998, 2(3): 204-210.
- [3] 李霞,李晓兵,王宏,等.气候变化对中国北方温带草原植被的影响[J].北京师范大学学报(自然科学版),2006,42(6):618-623.
LI Xia, LI Xiaobing, WANG Hong et al. Impact of climate change on temperate grassland in northern China [J]. *Journal of Beijing Normal University (Natural Science)*, 2006, 42(6): 618-623.
- [4] 方精云.我国森林植被带的生态气候学分析[J].生态学报,1991,11(4):377-387.
FANG Jingyun. Ecoclimatological analysis of the forest zones in China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1991, 11(4): 377-387.
- [5] 张远东,张笑鹤,刘世荣.西南地区不同植被类型归一化植被指数与气候因子的相关分析[J].应用生态学报,2011,22(2):323-330.
ZHANG Yuandong, ZHANG Xiaohe, LIU Shirong. Correlation analysis on normalized difference vegetation index (NDVI) of different vegetations and climatic factors in southwest China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(2): 323-330.
- [6] PARMESAN C, YOHE G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems [J]. *Nature*, 2003, 421(6918): 37-42.
- [7] SAXE H, CANNELL M G R, JOHNSEN Ø, et al. Tree and forest functioning in response to global warming [J]. *New Phytologist*, 2002, 149(3): 369-399.

- [8] KOVACH R P, MUHLFELD C C, WADE A A, *et al.* Genetic diversity is related to climatic variation and vulnerability in threatened bull trout [J]. *Global Change Biology*, 2015, **21**(7): 2510 – 2524.
- [9] 吴宇. 中亚热带森林碳库和植物群落对气候变化的响应——以桑植县为例[D]. 武汉: 中国科学院大学, 2020.
WU Yu. *The Response of Carbon Pools and Plant Communities to Climate Change in a Mid-subtropical Forest: a Case Study in the Sangzhi County* [D]. Wuhan: University of Chinese Academy of Sciences, 2020.
- [10] KLEIN J A, HARTE J, ZHAO Xinquan. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau [J]. *Ecology Letters*, 2004, **7**(12): 1170 – 1179.
- [11] WALKEL M D, WAHREN C H, HOLLISTER R, *et al.* Plant community responses to experimental warming across the tundra biome [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2006, **103**(5): 1342 – 1346.
- [12] BAI Cheng, YOU Shixue, KU Weipeng, *et al.* Life form dynamics of the tree layer in evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest during 1996–2017 in Tianmu Mountains, eastern China [J/OL]. *Silva Fennica*, 2020, **54**(2): 54[2023-02-01]. doi: 10.14214/sf.10167.
- [13] 柏宸. 天目山常绿落叶阔叶混交林乔木层群落动态[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2019.
BAI Cheng. *Community Dynamics of Tree Layer in Evergreen and Deciduous Broad-leaved Mixed Forest in Tianmu Mountain* [D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2019.
- [14] 王生位. 热带东非植物多样性及区系研究[D]. 武汉: 中国科学院大学, 2020.
WANG Shengwei. *Plant Diversity and Floristic Research in Tropical East Africa* [D]. Wuhan: University of Chinese Academy of Sciences, 2020.
- [15] 张晓晨, 杨均科, 彭玺, 等. 宝华山种子植物区系特征及动态预测[J]. 中南林业调查规划, 2022, **41**(1): 43 – 50.
ZHANG Xiaochen, YANG Junke, PENG Xi, *et al.* Floristic Characteristics and dynamic prediction of seed plants in Baohuashan [J]. *Central South Forest Inventory and Planning*, 2022, **41**(1): 43 – 50.
- [16] 李峰, 周广胜, 曹铭昌. 兴安落叶松地理分布对气候变化响应的模拟[J]. *应用生态学报*, 2006, **17**(12): 2255 – 2260.
LI Feng, ZHOU Guangsheng, CAO Mingchang. Responses of *Larix gmelinii* geographical distribution to future climate change: a simulation study [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, **17**(12): 2255 – 2260.
- [17] 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]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2016, **52**(10): 1 – 9.
- [18] 方国景, 汤孟平. 天目山常绿阔叶林优势种群胸径的空间连续性分析[J]. 浙江农林大学学报, 2014, **31**(5): 663 – 667.
FANG Guojing, TANG Mengping. Spatial continuity for DBH in dominant populations of an evergreen broadleaved forest in National Nature Reserve of Mount Tianmu, China [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2014, **31**(5): 663 – 667.
- [19] 《第3次气候变化国家评估报告》编写委员会. 第3次气候变化国家评估报告[M]. 北京: 科学出版社, 2015.
Committee for the Preparation of the Third National Assessment Report on Climate Change. *Third National Assessment Report on Climate Change* [M]. Beijing: Science Press, 2015.
- [20] 陈冬基. 西天目山自然保护区森林垂直带的定量分析[J]. 浙江林学院学报, 1992, **9**(1): 17 – 26.
CHEN Dongji. Quantitative analysis of forest vertical forest zones in the Nature Reserve of Mount West Tianmu [J]. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 1992, **9**(1): 17 – 26.
- [21] 丁炳扬, 潘承文. 天目山植物学实习手册[M]. 杭州: 浙江大学出版社, 2003.
DING Bingyang, PAN Chengwen. *Practice Handbook of Botany in Tianmushan* [M]. Hangzhou: Zhejiang University Press, 2003.
- [22] 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.
Zhejiang Flora Editing Committee. *Zhejiang Flora* [M]. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Press, 1993.
- [23] 丁炳扬. 天目山植物志[M]. 杭州: 浙江大学出版社, 2009.
DING Bingyang. *Flora of Tianmushan* [M]. Hangzhou: Zhejiang University Press, 2009.
- [24] GIVNISH T J. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox [J/OL]. *Silva Fennica*, 2002, **36**(3)[2023-02-01]. doi: 10.14214/sf.535.
- [25] HUBBELL S P. *Plant Ecology* [M]. New Jersey: Princeton University Press, 1986.
- [26] HE Fangliang, LEGENDRE P, LAFRANKIE J V. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest

- [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1997, **8**(1): 105 – 114.
- [27] 夏艳菊, 张静, 邹顺, 等. 南亚热带森林群落演替过程中结构多样性与碳储量的变化[J]. 生态环境学报, 2018, **27**(3): 424 – 431.
XIA Yanju, ZHANG Jing, ZOU Shun, *et al.* Dynamics of structural diversity and carbon storage along a successional gradient in South subtropical forests [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2018, **27**(3): 424 – 431.
- [28] 郭柯, 方精云, 王国宏, 等. 中国植被分类系统修订方案[J]. *植物生态学报*, 2020, **44**(2): 111 – 127.
GUO Ke, FANG Jingyun, WANG Guohong, *et al.* A revised scheme of vegetation classification system of China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, **44**(2): 111 – 127.
- [29] MAGURRAN A E. *Ecological Diversity and Its Measurement* [M]. New Jersey: Princeton University Press, 1988.
- [30] 吴征镒. 《世界种子植物科的分布区类型系统》的修订[J]. 云南植物研究, 2003, **17**(5): 535 – 538.
WU Zhengyi. Revision of *the Areal-types of the World Families of Seed Plants* [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2003, **17**(5): 535 – 538.
- [31] 吴征镒, 周浙昆, 李德铎, 等. 中国种子植物区系地理[M]. 北京: 科学出版社, 2010.
WU Zhengyi, ZHOU Zhekun, LI Dezhu, *et al.* *Floristics of Seed Plants from China* [M]. Beijing: Science Press, 2010.
- [32] 孟宪宇. 测树学[M]. 3版. 北京: 中国林业出版社, 2006.
MENG Xianyu. *Forest Mensuration* [M]. 3th ed. Beijing: China Forestry Publishing House, 2006.
- [33] 周重光. 天目山森林生物多样性的生态学特征及其保续[J]. 浙江林业科技, 1996, **16**(5): 1 – 7.
ZHOU Chongguang. The ecological characteristics of forest biodiversity of Tianmu mountain and its sustainability [J]. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 1996, **16**(5): 1 – 7.
- [34] 楼一恺, 范忆, 戴其林, 等. 天目山常绿落叶阔叶林群落垂直结构与群落整体物种多样性的关系[J]. 生态学报, 2021, **41**(21): 8568 – 8577.
LOU Yikai, FAN Yi, DAI Qilin, *et al.* Relationship between vertical structure and overall species diversity in an evergreen deciduous broad-leaved forest community of Tianmu Mountain Natural Reserve [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(21): 8568 – 8577.
- [35] 吴洋洋, 郭纯子, 倪健. 天童国家森林公园主要森林植被过去30年的动态变化[J]. 应用生态学报, 2014, **25**(6): 1547 – 1554.
WU Yangyang, GUO Chunzi, NI Jian. Dynamics of major forest vegetations in Tiantong National Forest Park during the last 30 years [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, **25**(6): 1547 – 1554.
- [36] 马腾. 中国野生秋子梨群体特征及遗传多样性评价[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2011.
MA Teng. *The Research on Population Characters and Evaluated Genetic Diversity of China Wild Pyrus ussuriensis Maxim* [D]. Changsha: Central South University of Forestry & Technology, 2011.
- [37] 程红梅. 大蜀山短毛楸种群生命表与生存分析[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2010, **36**(3): 341 – 347.
CHENG Hongmei. Life table and survival analysis of *Tilia breviflora* population in Dashu Mountain [J]. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)*, 2010, **36**(3): 341 – 347.
- [38] 张高磊, 杜凡, 王欢, 等. 西双版纳山地雨林乔木层树种20年动态研究[J]. 生态学报, 2015, **35**(12): 4053 – 4062.
ZHANG Gaolei, DU Fan, WANG Huan, *et al.* Study on tree layer dynamic in Xishuangbanna montane rain forest based on 20 years' monitoring [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(12): 4053 – 4062.
- [39] 李剑泉, 李智勇, 易浩若. 森林与全球气候变化的关系[J]. 西北林学院学报, 2010, **25**(4): 23 – 28.
LI Jianquan, LI Zhiyong, YI Haoruo. Interaction relation between forest and global climate change [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2010, **25**(4): 23 – 28.