

• 森林动态监测样地专题 •

古田山24 ha森林动态监测样地常绿阔叶林群落结构和组成动态: 探讨2008年冰雪灾害的影响

金 毅¹ 陈建华² 米湘成³ 任海保³ 马克平³ 于明坚^{1*}

¹ (浙江大学生命科学院, 杭州 310058)

² (浙江师范大学生态研究所, 浙江金华 321004)

³ (中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

摘要: 常绿阔叶林是我国亚热带地区的地带性植被, 其中最为典型而且分布最广泛的是中亚热带常绿阔叶林。为探讨2008年初我国南方发生的冰雪灾害对中亚热带常绿阔叶林的影响, 以浙江省古田山国家级自然保护区24 ha森林动态监测样地内的中亚热带常绿阔叶林为例, 研究了该森林在冰雪灾害前后(2005–2010年)的群落结构及物种组成动态。结果表明, 群落径级结构变化较小, 但群落整体补员不足且死亡率较高; 多个粒度上的群落动态显示出一致的衰退特征, 但不同生境间的群落动态存在差异; 物种多度和胸高截面积多呈减小趋势, 但频度和重要值变化不明显。同时, 物种的多度、胸高截面积、频度和重要值等次序均无明显变化。这说明2008年发生的冰雪灾害对古田山中亚热带常绿阔叶林群落的短期动态产生了较大的负面影响, 且其影响程度与植物胸径和地形等因素密切相关; 同时也反映了古田山中亚热带常绿阔叶林群落结构对冰雪灾害干扰具有一定的抵抗力。

关键词: 常绿阔叶林, 群落动态, 径级结构, 冰雪灾害, 森林动态监测样地, 古田山国家级自然保护区

Impacts of the 2008 ice storm on structure and composition of an evergreen broad-leaved forest community in eastern China

Yi Jin¹, Jianhua Chen², Xiangcheng Mi³, Haibao Ren³, Keping Ma³, Mingjian Yu^{1*}

¹ College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058

² Institute of Ecology, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004

³ State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

Abstract: Subtropical evergreen broad-leaved forest (EBLF) is the zonal vegetation of the Chinese subtropical region, among which the most typical and widely distributed type is mid-subtropical EBLF. To explore how the 2008 ice-storm affected the short-term dynamics of mid-subtropical EBLF, we examined the community structure and species composition pre and post the ice storm of the 24 ha forest dynamics plot in Gutianshan. We found that although the DBH size class structure was highly consistent pre and post the ice storm, community level recruitment was low and mortality was high. Results of community dynamics analyses conducted at various grain size scales implied general depressions, despite the different rates of change between habitats. Species abundance and ABH (area at breast height) both decreased but species frequency and IV (importance value) did not change. Species in abundance, ABH, frequency and IV were highly consistent pre and post the ice storm. The results imply that the 2008 ice storm negatively impacted the short-term dynamics of the EBLF community in Gutianshan. The severity of impact was associated with stem DBH and topography. However, the community structure of this old-growth forest showed its considerable resistance to ice storm disturbance.

Key words: evergreen broad-leaved forest, community dynamics, DBH size class structure, ice storm, forest dynamics plot, Gutianshan National Nature Reserve

收稿日期: 2015-03-06; 接受日期: 2015-05-19

基金项目: 国家科技支撑计划课题(2008BAC39B02)和国家自然科学基金对外交流项目(31061160188)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: fishmj202@hotmail.com

冰雪灾害是一种常见的自然灾害, 主要发生在中高纬度地区(Lemon, 1961)。由于全球气候变化的影响, 近期的冰雪灾害发生地域发生了改变, 且频率和强度也有上升趋势(Tremblay *et al.*, 2005; 郭淑红和薛立, 2012)。单次冰雪灾害的覆盖面积可达上万平方公里, 造成了重大的生态损失(Regan, 1998)。冰雪灾害可对森林造成损害, 表现为树枝或树梢折断、树冠受损等, 严重时致树木倒伏、树干折断和翻倒, 形成林窗, 从而干扰森林动态(曼兴兴等, 2011; 吴可可等, 2011)。以往研究表明, 冰雪灾害对树木的损害程度与树木自身因素(如树干胸径以及种间差异等)以及非生物环境因素(如地形和土壤因子等)等有关(苏志尧等, 2010; 吴可可等, 2011)。因此, 分析冰雪灾害对森林群落损害程度与植物自身因素以及非生物环境因素的关系, 有助于提高对冰雪灾害损害森林特点的认识(郭淑红和薛立, 2012)。

常绿阔叶林是我国亚热带地区的地带性植被, 分布区域达2.5亿ha (24°–32° N, 99°–123° E), 其中以中亚热带的常绿阔叶林最为典型(吴征镒, 1980)。浙江省西部的古田山国家级自然保护区位于中亚热带(吴征镒, 1980), 保护区内保存着大面积完好的常绿阔叶林(于明坚等, 2001)。为了定点监测和研究典型常绿阔叶林, 中国科学院、浙江大学和浙江师范大学等单位于2005年在该保护区内按CTFS (Center for Tropical Forest Sciences)样地建设规范建成了一块具有代表性的24 ha常绿阔叶林动态监测样地(Condit, 1998; 祝燕等, 2008)。

2008年初, 一场50年一遇的冰雪灾害袭击了我国南方21个省区, 造成重大的生态和经济损失(Stone, 2008; Zhou *et al.*, 2011)。在这次冰雪灾害事件中, 古田山24 ha样地常绿阔叶林遭到严重破坏(曼兴兴等, 2011)。本文拟通过对该样地2005年第一次调查和2010年第一次复查的群落结构和物种组成等进行比较分析, 研究冰雪灾害前后短时期内常绿阔叶林群落的变化, 探讨冰雪灾害对中亚热带常绿阔叶林动态的影响与植物自身因素以及非生物环境因素的关系, 并了解该类型森林对冰雪灾害的抵抗力(resistance)。

1 方法

1.1 研究区域概况

古田山国家级自然保护区(29°10′–29°18′ N,

118°04′–118°11′ E)位于浙江省开化县, 总面积约8,107 ha。古田山地处中亚热带常绿阔叶林地带, 其主要植被类型中亚热带常绿阔叶林主要分布于海拔350–800 m的山坡和山麓(于明坚等, 2001; 胡正华等, 2003)。

古田山处于我国亚热带季风气候区, 气候具有明显的季节特征。年平均气温15.3℃, 最高气温38.1℃ (7月), 最低气温–6.8℃ (1月), 生长期总积温5,221.5℃, 无霜期约250天, 年平均降水天数142.5天, 年均降水量1,963.7 mm, 相对湿度92.4%, 年日照总时数1,334.1 h (胡正华等, 2003)。该地土壤基本上是由母岩风化形成, 主要有红壤、黄红壤、红黄壤和沼泽土4大类(祝燕等, 2008)。地表残落物层较薄, 绝大多数土壤呈酸性, pH值5.5–6.5 (胡正华等, 2003)。

1.2 样地设置和研究方法

1.2.1 样地设置及调查

在古田山国家级自然保护区的核心区内建立了一块投影面积为24 ha的永久性森林动态监测样地(29°15.102′–29°15.344′ N, 118°07.010′–118°07.400′ E)。按CTFS样地的建设方案, 标定并调查样地内所有DBH (胸径) ≥ 1 cm的木本植物, 记录每株植物的种类、DBH和坐标等, 并挂牌标记(Condit, 1998)。该样地建立及初次调查时间为2005年, 第一次复查时间为2010年。复查内容包括对所有2005年调查挂牌个体的生长状况、种类、DBH及坐标进行复查; 对样地内所有DBH ≥ 1 cm的补员(recruitment)个体进行种类识别、DBH测量、坐标测定和挂牌标记。

1.2.2 研究方法

1.2.2.1 分径级群落动态

将DBH进行log转换并分径级, 采用Pearson相关性检验分析2005和2010年群落各径级的个体数, 采用Wilcoxon符号秩检验比较群落各径级在2005–2010年的补员、升级(upgrade)和死亡(mortality)数量, 采用Bonferroni方法调整多重比较的 P 值。在这里, 补员为某径级新增的个体; 升级为由于生长而离开某径级的个体; 死亡为某径级的死亡个体。

在获得群落各径级升级和补员数量信息的基础上, 假设各径级的个体数在2005–2010年保持不变, 计算得到稳定群落动态下的各径级预期死亡率(expected mortality rate)。然后利用观测死亡率(observed mortality rate)和预期死亡率构建相对死亡率(relative mortality rate), 用以判断观测死亡率

以及其随着径级的变化情况。观测死亡率为实际观测的死亡率;预期死亡率为补员率减去升级率;相对死亡率为观测死亡率和预期死亡率的比值。相对死亡率去掉了DBH对个体死亡率的影响,可用于比较径级间的死亡风险。

$$M_O = \frac{N_D}{N_{2005} \times T} \quad (1)$$

$$M_E = \frac{N_R - N_U}{N_{2005} \times T} \quad (2)$$

$$M_R = \frac{M_O}{M_E} = \frac{N_D}{N_R - N_U} \quad (3)$$

其中, M_O 为观测死亡率, N_D 是死亡数量, M_E 为预期死亡率, N_R 为补员数量, N_U 为升级数量, N_{2005} 是2005年的多度, T 为两次调查的间隔时间, M_R 为相对死亡率。

1.2.2.2 多个粒度上群落动态以及生境间群落动态的差异

将整个24 ha样地完全划分成不同粒度(grain; 即0.01 ha、0.04 ha、0.25 ha和1 ha)的相邻且不重叠的小块,采用Wilcoxon符号秩检验分析各个尺度上群落的生物多样性,即Shannon-Wiener指数、个体数以及胸高截面积(ABH, area at breast height)的变化趋势。采用单因素方差分析(One-way analysis of variance, One-way ANOVA)检验不同生境中群落的生物多样性、个体数和胸高截面积变化率是否存在差异及差异大小。为了控制空间自相关对方差分析结果的影响,使用Torus translation检验对生境效应的显著性进行了估计(Harms *et al.*, 2001)。

1.2.2.3 群落结构特征动态

计算各物种在2005–2010年的种多度变化率、胸高截面积变化率、频度(表示物种在0.04 ha粒度的小样方中出现的频率)变化率以及重要值(IV, importance value)变化率,采用Wilcoxon符号秩检验分析其变化趋势。

$$R_N = \frac{N_{2010} - N_{2005}}{N_{2005} \times T} \quad (4)$$

$$R_{ABH} = \frac{ABH_{2010} - ABH_{2005}}{ABH_{2005} \times T} \quad (5)$$

$$R_F = \frac{F_{2010} - F_{2005}}{F_{2005} \times T} \quad (6)$$

$$R_{IV} = \frac{IV_{2010} - IV_{2005}}{IV_{2005} \times T} \quad (7)$$

其中, R_N 为多度变化率, N_{2005} 和 N_{2010} 分别表示2005和2010年的多度, R_{ABH} 为胸高截面积变化率, ABH_{2005} 和 ABH_{2010} 分别表示2005和2010年的物种胸高截面积, R_F 为频度变化率, F_{2005} 和 F_{2010} 分别表示2005和2010年的频度, R_{IV} 为重要值变化率, IV_{2005} 和 IV_{2010} 分别表示2005和2010年的重要值, T 为两次调查的间隔时间。

对于物种次序的比较,首先将物种的4个指标(即种多度、胸高截面积、频度和重要值)进行log转换,然后采用Spearman相关性检验分析物种次序在2005–2010年的变化情况。使用Spearman相关性检验分析物种次序变化是基于一个推断:若群落内物种某个特征(如多度、频度)的次序在某个时段前后完全相同,则该特征的变化最小,此时Spearman相关系数(ρ)为1;若群落内物种某个特征的次序在某个时间段前后完全逆转,则该特征的变化最大,此时Spearman相关系数为-1。即Spearman相关系数越大则特征变化越小,系数越小则特征变化越大。

本文中所有统计分析和制图均使用 R 3.1.0 软件进行(R Development Core Team, 2014)。

2 结果

2.1 分径级群落动态

2005–2010年间,古田山24 ha森林动态监测样地的常绿阔叶林群落(DBH ≥ 1 cm)各径级个体数整体呈显著减少趋势($P < 0.001$),但径级间的相对个体数变化很小,冰雪灾害前后群落的径级结构变化较小($\rho = 0.97$, $P < 0.001$)。多数径级的补员数量小于升级与死亡数量之和(图1A);相对死亡率随着径级大小的不同而变化明显,表现为在DBH = 20 cm左右时达到最大,两侧有减小趋势(图1B)。另外,由于补员数量比升级数量少,加上死亡数量较大,最小径级个体数减少幅度较大。

2.2 多个粒度上的群落动态以及生境间群落动态的差异

在检测的4个粒度上,5年内群落的生物多样性在较小粒度上呈减小趋势,在较大粒度上无明显变化;而个体数和胸高截面积在所有粒度上均显著减小($P < 0.001$; 图2)。控制空间自相关的影响后,方差分析结果显示不同生境间生物多样性及个体数

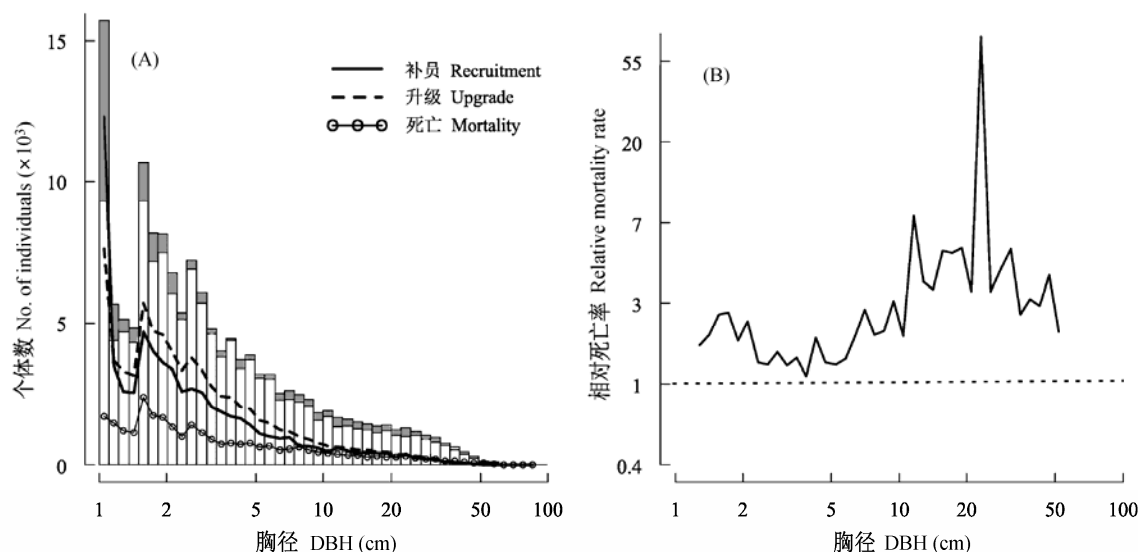


图1 2005–2010年群落径级结构动态。(A)显示了2005年及2010年的群落径级结构。柱形的白色部分为2010年各径级个体数,白色部分加上灰色部分表示2005年各径级个体数,灰色部分则表示2005–2010年间各径级个体数的减少数量。(B)显示了相对死亡率随着径级的变化情况。虚线分隔相对死亡率 > 1 和 < 1 的情况,虚线上方数值表示观测死亡率大于预期死亡率,y值越大则差异越大;虚线下方数值表示观测死亡率小于预期死亡率,y值越小则差异越大。

Fig. 1 Dynamics of DBH size class community structure between 2005 and 2010. Diagram (A) shows DBH size class community structures in 2005 and 2010. The empty part of the bar represents the number of individuals of a DBH size class in 2010, the empty plus the grey filled part represent the number of individuals of a DBH size class in 2005, and the grey filled part represents the decrease in number of individuals between 2005 and 2010. (B) shows the change in relative mortality rate with DBH size class. The dotted line divides relative mortality rate values > 1 from values < 1 . Values above the dotted line indicate observed mortality rate $>$ expected mortality rate, larger y value represent larger difference; values below the dotted line indicate observed mortality rate $<$ expected mortality rate, smaller y value represent larger difference.

变化无明显差异,胸高截面积的变化率存在显著差异,但生境类型所解释的方差较小(表1)。

2.3 群落结构动态

2005–2010年间,群落内的物种多度和胸高截面积均显著减小($P < 0.001$),但频度和重要值无明显变化($P > 0.05$;图3)。物种多度次序($\rho = 0.94$, $P < 0.001$)、胸高截面积次序($\rho = 0.99$, $P < 0.001$)、频度次序($\rho = 0.97$, $P < 0.001$)以及重要值次序($\rho = 0.97$, $P < 0.001$)变化不大(图4)。同时,相对于常见种(2005年种多度 ≥ 24 个)的多度次序($\rho = 0.98$, $P < 0.001$),稀有种(2005年种多度 < 24 个)的多度次序($\rho = 0.51$, $P < 0.001$)较不稳定,一些稀有植物的多度有明显增大趋势(图4A)。

2005–2010年间,群落内有5个物种消失,即朱砂根(*Ardisia crenata*)、四照花(*Cornus kousa* subsp. *chinensis*)、厚壳树(*Ehretia acuminata*)、茶茱萸(*Viburnum setigerum*)、青灰叶下珠(*Phyllanthus glaucus*);同时有5个物种出现,即小构树(*Broussonetia kazinoki*)、醉鱼草(*Buddleja lindleyana*)、山油

麻(*Trema cannabina* var. *dielsiana*)、粗糠柴(*Mallotus philippensis*)、三尖杉(*Cephalotaxus fortunei*),多为阳性植物。

3 讨论

冰雪灾害是亚热带常绿阔叶林动态的重要驱动因素之一(Cao & Peters, 1997),可对森林冠层造成严重损害(Hopkin *et al.*, 2003; Lafon, 2004; 曼兴兴等, 2011)。冰雪灾害可导致林冠层明显改变(Hopkin *et al.*, 2003; Lafon, 2004)和大量林窗形成(金毅等, 未发表数据)。冰雪灾害后,森林结构和林内环境条件通常会发生显著变化(Proulx & Greene, 2001; Rhoads *et al.*, 2002; Lafon, 2004),从而影响森林动态。

3.1 分径级群落动态

在2005–2010年间,虽然古田山24 ha样地内常绿阔叶林群落径级结构变化较小,但是各径级均呈现补员数量低于丢失数量,导致个体数呈减少的趋势。具体而言,除最小径级补员数量不足以抵消由

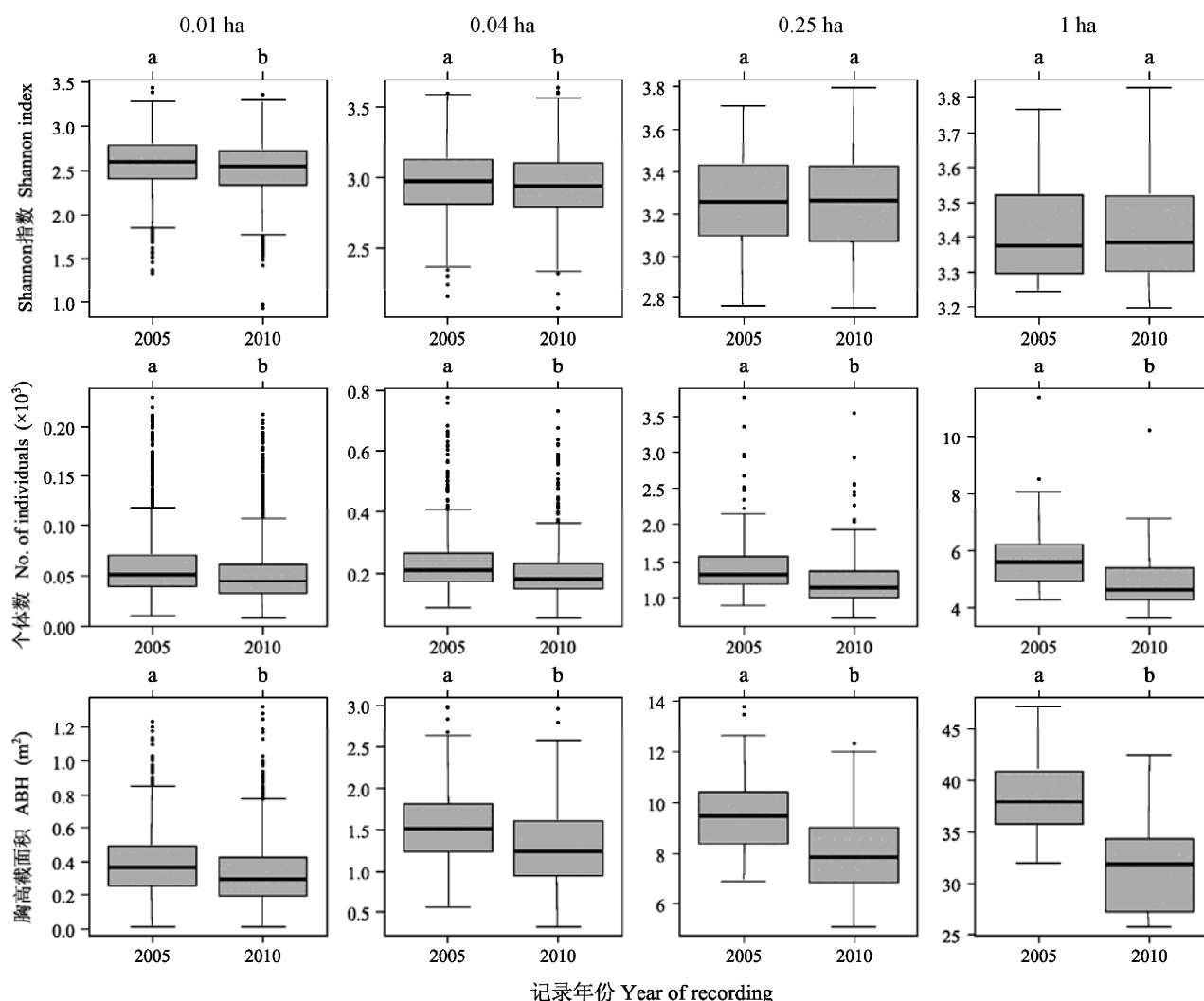


图2 2005年与2010年多个粒度群落生物多样性、个体数及胸高截面积的比较。箱形表示上下四分位数范围及中位数(粗线);箱形上下方横线分别为上下四分位数加减1.5倍四分位距。图中不同字母表示组间差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 2 Comparisons of the biodiversity, number of individuals and area at breast height (ABH) of multiple grain sized assemblages between 2005 and 2010. Box represents the interquartile range and the median (the thick line); the two whiskers up and below the box represent the upper quantile plus 1.5 times interquartile range and the lower quantile minus 1.5 times interquartile range, respectively. Different letters represent significant difference ($P < 0.05$).

于个体生长进入更大径级而减少的数量之外,绝大多数径级的补员数量充分,但是较高的死亡率逆转了各径级的增长趋势。从相对死亡率的分布及其随径级的变化趋势来看,与稳定动态的群落相比,本样地观察到的死亡率过高;而且大径级个体死亡率过高的趋势较小径级个体更加明显(图1B)。同时,古田山24 ha样地内冰雪灾害后的群落调查结果表明,随着径级($DBH \geq 8$ cm)的增大,植株个体受损的情况也更严重(曼兴兴等, 2011)。本研究发现,大径级个体的非正常死亡风险较小径级个体大,这与以往研究发现的冰雪灾害对森林冠层的破坏尤其

严重的结论一致(Hopkin *et al.*, 2003; Lafon, 2004)。这可能是由于古田山森林在冰雪灾害前冠层较为完整(祝燕等, 2008),对于冰雪的截留能力较强,在减弱了冰雪对于林内较小径级个体损害的同时,较大径级的冠层个体遭受了较严重的损害。本研究结果与以往一些研究发现的冰雪灾害对植株的损害随胸径的增大而减小并不矛盾(Amateis & Burkhardt, 1996; 张建国等, 2008),因为植株对冰雪灾害的抵抗力的确会随胸径的增大而增加,但森林的垂直结构特点决定了不同径级植株受到的冰雪灾害损害是有差异的,即大径级植株截留了冰雪而对其树冠

表1 不同生境群落之间生物多样性、个体数及胸高截面积变化率的单因素方差分析结果
Table 1 One-way analysis of variance results of the rates of change in biodiversity, number of individuals and area at breast height (ABH) among different habitat assemblages

	自由度 Degrees of freedom	总方差 Sum of squares	均方差 Mean square	F值 F-value	P值 P-value	P值(Torus) P-value (Torus)
(A) 生物多样性变化率 Rate of change in biodiversity (per 0.04 ha)						
生境 Habitat	4	0.002	0.0005	0.752	0.557	0.541
残差 Residuals	595	0.40	0.0007			
(B) 个体数变化率 Rate of change in number of individuals (per 0.04 ha)						
生境 Habitat	4	0.14	0.04	3.58	0.007	0.795
残差 Residuals	595	5.92	0.01			
(C) 胸高截面积变化率 Rate of change in ABH (per 0.04 ha)						
生境 Habitat	4	1.58	0.39	16.49	< 0.001	< 0.001
残差 Residuals	595	14.24	0.02			

“P值(Torus)”为通过Torus translation检验控制了空间自相关的P值。
“P-value (Torus)” represents P-value estimated by Torus translation test that has controlled for spatial autocorrelation.

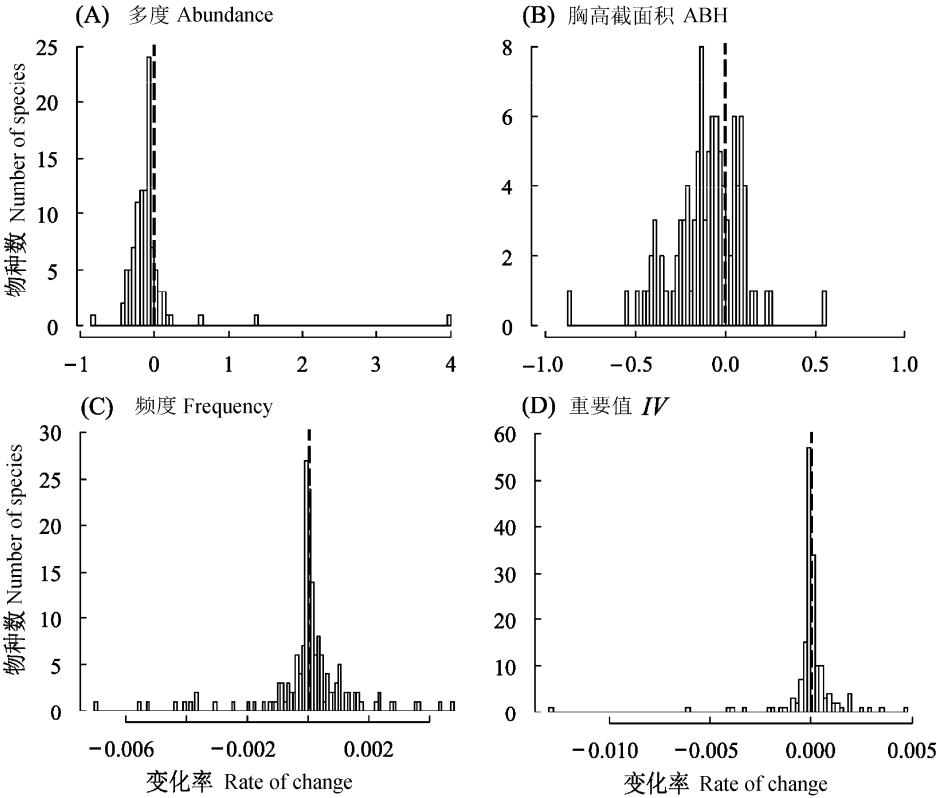


图3 2005–2010年间物种多度、胸高截面积、频度及重要值的变化率。竖直虚线右侧变化率为正值，左侧为负值。
Fig. 3 Rates of change in species abundance, area at breast height (ABH), frequency and importance value (IV) between 2005 and 2010. The right side of the vertical dotted line indicates positive rate of change, the left side indicates negative rate of change.

下的小径级植株产生了庇护作用(苏志尧等, 2010)。
此外, 最小径级的补员数量明显不足, 同时因胸径增长而进入更大径级的个体数量很大(图1A), 这是导致最小径级个体数量衰减的重要原因。导致

这种情况的因素可能是森林冠层在冰雪灾害中易受到严重破坏, 使灾后林内的光照水平提高, 小径级植株生长加快, 较多地升级到大径级阶段(Proulx & Greene, 2001; Rhoads *et al.*, 2002)。小径级幼苗的

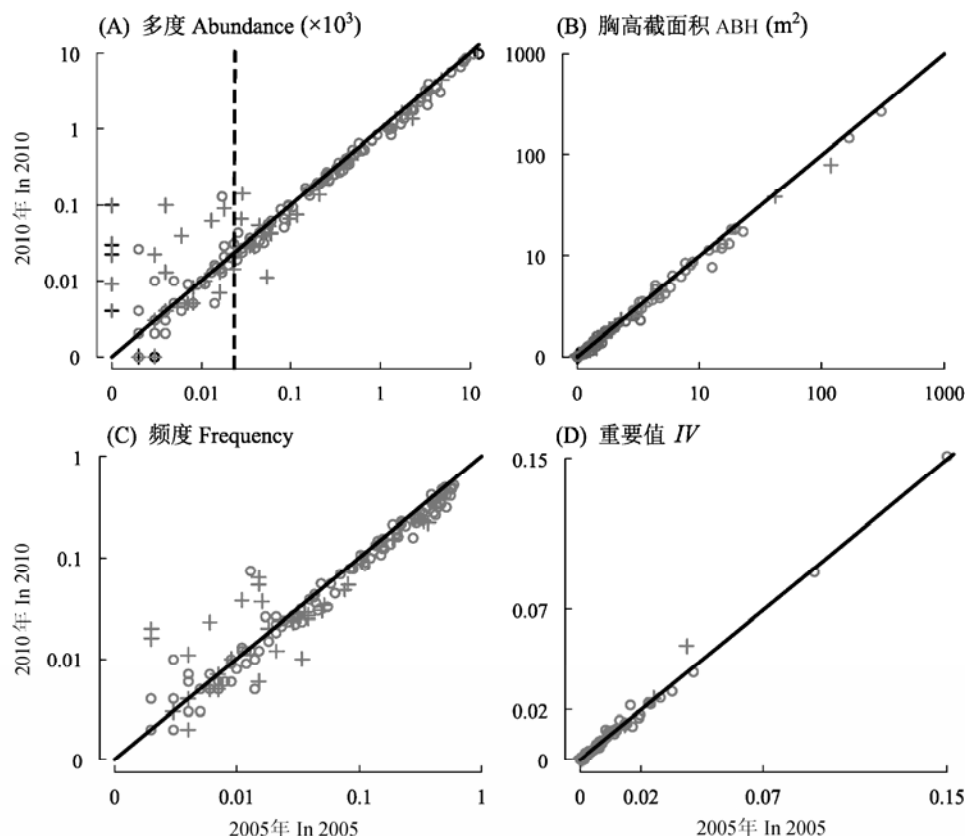


图4 2005年与2010年间物种多度、胸高截面积、频度以及重要值的相关性。○, 耐阴种, +, 阳性种。实线分隔2005–2010年间数值增大与减小的物种, 实线上方为增大种, 下方为减小种。(A)中, 虚线左侧为稀有种, 右侧为常见种。

Fig. 4 Correlations of species abundance, area at breast height (ABH), frequency and importance value (IV) between 2005 and 2010. ○, shade-tolerant species; +, shade-intolerant species. The solid line divides species increased in value from species decreased in value between 2005 and 2010. Values above the solid line indicate increase and below indicate decrease. In (A), on the left side of the dotted line are rare species and on the right side are common species.

升级速度超过了森林的补员速度, 导致小径级幼苗数量相对不足, 从而出现最小径级补员少而升级多的局面(DeSteven *et al.*, 1991)。另一方面, 冰雪灾害造成的大树枝干折断等因素造成的物理性破坏和遮挡阳光, 在短期内会导致大量幼苗死亡, 可能进一步加剧了小径级的补员不足(Darwin *et al.*, 2004; Vowels, 2012)。

3.2 多个粒度上的群落动态以及生境间群落动态的差异

2005–2010年间, 在多个粒度上古田山森林群落呈一致的衰退趋势(图2)。这从空间层面反映了群落动态的均匀性, 同时也提示群落动态很可能受到大尺度的外部因素影响。针对不同生境群落变化率的单因素方差分析结果显示, 生境间的动态差异小于局部聚群间的差异(表1)。因为古田山24 ha常绿阔叶林内5种生境间的地形条件和群落组成均差异很

大(Chen *et al.*, 2010), 生境间动态的差异有可能同时来源于生境条件(如地形)的差异对群落动态的直接影响, 以及生境条件通过影响冰雪灾害的破坏程度而对群落动态产生的间接影响等(Warrillow & Mou, 1999; 何俊等, 2011; 曼兴兴等, 2011; 郭淑红和薛立, 2012)。曼兴兴等(2011)发现, 古田山森林群落中 $DBH \geq 8$ cm的个体损伤程度以低海拔山谷最严重, 而高海拔山脊最轻。由此推测, 本研究发现的古田山不同生境间森林群落动态的差异可能部分来源于地形条件的影响, 这与2008年冰雪灾害对我国其他地区森林的损害特点一致(杨灌英等, 2008; 张建国等, 2008)。

但是, 从所有 $DBH \geq 1$ cm的个体来看, 各生境间群落胸高截面积的变化存在差异, 但群落生物多样性和个体数变化的差异不明显, 这与古田山样地雪灾后的群落($DBH \geq 8$ cm)调查结果并不矛盾

(曼兴兴等, 2011)。因为从整个群落($DBH \geq 1 \text{ cm}$)来看, 大径级个体($DBH \geq 8 \text{ cm}$)只占个体数的小部分(图1), 但其对群落胸高截面积的贡献远大于其对群落个体数的贡献。因此, 大径级个体的死亡对于群落胸高截面积的影响比其对群落个体数以及生物多样性动态的影响更明显, 所以不同生境间大径级个体受损程度的差异可能造成群落胸高截面积动态的差异, 却较难反映到群落个体数和生物多样性动态上(表1)。

3.3 群落结构动态

对生物多样性水平较高的古田山常绿阔叶林来说, 在2005–2010年间, 群落内大部分物种的多度和胸高截面积均减小(图3A, B), 种群呈现广泛的衰退现象, 这不太可能是由森林内部因素(如病虫害、演替等)造成的, 更可能来自于2008年初发生的冰雪灾害的破坏(曼兴兴等, 2011)。

但是, 物种的频度和重要值变化不明显(图3C, D), 而且物种的多度、胸高截面积、频度和重要值的次序均无明显改变(图4), 这在一定程度上反映了种间优势关系在冰雪灾害前后的稳定性, 表明冰雪灾害在短期内并未对该森林群落的结构特征产生很大破坏。虽然以往研究发现, 冰雪灾害对不同物种较大径级个体的损害情况存在差异(曼兴兴等, 2011), 可改变大径级群落的结构特征(曼兴兴等, 2011), 但由于小径级植株占大多数, 所以难以改变整个群落的结构特征。

另外, 一些稀有种的多度在2005–2010年间明显增大(图4A), 且这些种多为阳性植物(如掌叶覆盆子(*Rubus chingii*)、檫木(*Sassafras tzumu*)、臭辣树(*Tetradium glabrifolium*)), 新增的5种植物也多为阳性植物, 表明干扰有利于该森林中的阳性物种生长。但由于阳性物种和耐阴物种之间的多度变化率并不存在显著差异($P = 0.615$, Wilcoxon符号秩检验), 目前尚不能确认阳性植物对于干扰后环境的利用能力比耐阴物种强, 这有待于对该森林动态进行中长期监测。

4 结论

2005–2010年间, 古田山24 ha中亚热带常绿阔叶林群落的径级结构及结构特征变化较小, 说明该森林对于冰雪灾害具有较强的抵抗力。但是, 较高的死亡率导致该森林群落绝大多数径级个体数量

减少, 且群落在多个粒度上呈广泛的衰退。总体而言, 群落及物种水平均呈现补员不足。

根据对该森林动态的分析, 并结合以往研究结果, 推测冰雪灾害对于森林群落的破坏特点有: (1) 对大径级植株的损害较严重(Proulx & Greene, 2001; 曼兴兴等, 2011); (2) 损害可波及大多数物种, 且其严重性在不同物种间可能存在差异(曼兴兴等, 2011), 但在群落尺度上, 种间差异的影响可能并不明显; (3) 损害的空间分布广泛, 且其严重性可能受地形等因素的限制(Boerner *et al.*, 1988; Lafon, 2004; 何俊等, 2011)。

对古田山24 ha森林动态监测样地的中长期监测有助于了解冰雪灾害对中亚热带常绿阔叶林更新动态及群落组成的中长期影响, 更完整地认识该类型森林在冰雪灾害后的群落更新和恢复特点及其对冰雪灾害的抵抗能力, 以协助制定有效的应对措施, 保护中亚热带常绿阔叶林生物多样性和生态系统功能的可持续性。

致谢: 在2010年古田山24 ha样地复查过程中, 中国科学院、浙江大学以及浙江师范大学等单位的师生付出了辛勤的劳动, 古田山国家级自然保护区管理局提供了大力支持, 唐头和苏庄等村的村民给予了热心的协助, 在这里一并表示感谢!

参考文献

- Amateis RL, Burkhart HE (1996) Impact of heavy glaze in a loblolly pine spacing trial. *Southern Journal of Applied Forestry*, **20**, 151–155.
- Boerner REJ, Runge SD, Cho DS, Kooser JG (1988) Localized ice storm damage in an Appalachian Plateau watershed. *American Midland Naturalist*, **119**, 199–208.
- Cao KF, Peters R (1997) Species diversity of Chinese beech forests in relation to warmth and climatic disturbances. *Ecological Research*, **12**, 175–189.
- Chen L, Mi XC, Comita LS, Zhang LW, Ren HB, Ma KP (2010) Community-level consequences of density dependence and habitat association in a subtropical broad-leaved forest. *Ecology Letters*, **13**, 695–704.
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots*. Springer-Verlag, Berlin.
- Darwin AT, Ladd D, Galdins R, Contreras TA, Fahrig L (2004) Response of forest understory vegetation to a major ice storm. *Journal of the Torrey Botanical Society*, **131**, 45–52.
- DeSteven D, Kline J, Matthiae PE (1991) Long-term changes in a Wisconsin *Fagus-Acer* forest in relation to glaze storm disturbance. *Journal of Vegetation Science*, **2**, 201–208.
- Guo SH (郭淑红), Xue L (薛立) (2012) Effects of ice-snow

- damage on forests. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **32**, 5242–5253. (in Chinese with English abstract)
- Harms K, Condit R, Hubbell S, Foster R (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, **89**, 947–959.
- He J (何俊), Zhao XH (赵秀海), Zhang CY (张春雨), Jia YZ (贾玉珍), Fan J (范娟), Mao SY (毛双燕), Zhang ZB (张自斌), Liao CK (廖承开) (2011) Ice and snow disasters to the evergreen broad-leaved forest in the Jiulianshan Nature Reserve in Jiangxi, China. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), **17**, 180–185. (in Chinese with English abstract)
- Hopkin A, Williams T, Sajan R, Pedlar J, Nielsen C (2003) Ice storm damage to eastern Ontario forests: 1998–2001. *Forestry Chronicle*, **79**, 47–53.
- Hu ZH (胡正华), Yu MJ (于明坚), Ding BY (丁炳扬), Fang T (方腾), Qian HY (钱海源), Chen QC (陈启瑞) (2003) Types of evergreen broad-leaved forests and their species diversity in Gutian Mountain National Nature Reserve. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), **9**, 341–345. (in Chinese with English abstract)
- Lafon CW (2004) Ice-storm disturbance and long-term forest dynamics in the Adirondack Mountains. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 267–276.
- Lemon PC (1961) Forest ecology of ice storms. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **88**, 21–29.
- Man XX (曼兴兴), Mi XC (米湘成), Ma KP (马克平) (2011) Effects of an ice storm on community structure of an evergreen broad-leaved forest in Gutianshan National Nature Reserve, Zhejiang Province. *Biodiversity Science* (生物多样性), **19**, 197–205. (in Chinese with English abstract)
- Proulx OJ, Greene DF (2001) The relationship between ice thickness and northern hardwood tree damage during ice storms. *Canadian Journal of Forest Research*, **31**, 1758–1767.
- R Development Core Team (2014) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Regan M (1998) Canadian ice storm. *World Meteorological Organization*, **47**, 250–256.
- Rhoads AG, Hamburg SP, Fahey TJ, Siccama TG, Hane EN, Battles J, Cogbill C, Randall J, Wilson G (2002) Effects of an intense ice storm on the structure of a northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, **32**, 1763–1775.
- Stone R (2008) Ecologists report huge storm losses in China's forests. *Science*, **319**, 1318–1319.
- Su ZY (苏志尧), Liu G (刘刚), Ou YD (区余端), Dai ZH (戴朝晖), Li ZK (李镇魁) (2010) Storm damage in a montane evergreen broad-leaved forest of Chebaling National Nature Reserve, South China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **34**, 213–222. (in Chinese with English abstract)
- Tremblay M, Messier C, Marceau DJ (2005) Analysis of deciduous tree species dynamics after a severe ice storm using SORTIE model simulations. *Ecological Modelling*, **187**, 297–313.
- Warrillow MP, Mou P (1999) Ice storm damage to forest tree species in the ridge and valley region of southwestern Virginia. *Journal of the Torrey Botanical Society*, **126**, 147–158.
- Wu KK (吴可可), Peng SL (彭少麟), Chen LY (陈蕾伊), Xu YW (徐雅雯), Zhu LR (朱丽蓉), Lin ZG (林真光) (2011) Characteristics of forest damage induced by frozen rain and snow in South China: a review. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), **30**, 611–620. (in Chinese with English abstract)
- Wu ZY (吴征镒) (1980) *Vegetation of China* (中国植被). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Vowels KM (2012) Ice storm damage to upland oak-hickory forest at Bernheim Forest, Kentucky. *Journal of the Torrey Botanical Society*, **139**, 406–415.
- Yang GY (杨灌英), Xu XL (徐小林), Yang LS (杨朗生), He XB (何兴炳) (2008) Bamboo forest damage caused by snow storm in Sichuan Province in 2008 and silvicultural reestablishment measures. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **44**(11), 96–100. (in Chinese with English abstract)
- Yu MJ (于明坚), Hu ZH (胡正华), Yu JP (余建平), Ding BY (丁炳扬), Fang T (方腾) (2001) Forest vegetation types in Gutianshan Nature Reserve in Zhejiang. *Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Science Edition)* (浙江大学学报(农业和生命科学版)), **27**, 375–380. (in Chinese with English abstract)
- Zhang JG (张建国), Duan AG (段爱国), Tong SZ (童书振), Sun HG (孙洪刚), Deng ZF (邓宗富), Zhang SG (张守攻) (2008) Harm of frost and snow suppress to near mature stands of *Cunninghamia lanceolata* plantations. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **44**(11), 18–22. (in Chinese with English abstract)
- Zhou BZ, Gu LH, Ding YH, Shao L, Wu ZM, Yang XS, Li CZ, Li ZC, Wang XM, Cao YH, Zeng BS, Yu MK, Wang MY, Wang SK, Sun HG, Duan AG, An YF, Wang X, Kong WJ (2011) The Great 2008 Chinese storm: its socioeconomic-ecological impact and sustainability lessons learned. *Bulletin of the American Meteorological Society*, **92**, 47–60.
- Zhu Y (祝燕), Zhao GF (赵谷凤), Zhang LW (张俪文), Shen GC (沈国春), Mi XC (米湘成), Ren HB (任海保), Yu MJ (于明坚), Chen JH (陈建华), Chen SW (陈声文), Fang T (方腾), Ma KP (马克平) (2008) Community composition and structure of Gutianshan forest dynamics plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, East China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), **32**, 262–273. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 王希华 责任编辑: 黄祥忠)