

• 研究报告 •

百山祖常绿阔叶林灌草层物种组成和分布的10年动态

黄云霞 徐 萱 张莉莎 宋 玥 骆争荣*

(丽水学院生态学院, 浙江丽水 323000)

摘要: 森林群落的动态受多方面因素的影响。林下的草本植物和木本植物幼苗幼树对于森林的更新及动态具有重要作用。为了解百山祖常绿阔叶林群落下层植物物种组成和分布的动态变化, 我们分析了2003–2013年间百山祖5 ha森林动态样地灌草层物种(包括DBH < 1 cm的木本植物和所有草本植物)在物种重要值、 α 多样性以及物种分布等方面的变化。结果表明: (1) 10年间, 群落灌草层植物个体数减少了28.7%, 其中草质藤本植物个体数下降比例最大(76.9%), 而乔木的幼苗和幼树下降比例最小(14.4%); (2) 整个灌草层的物种数明显下降, 同时乔木的幼苗和幼树及直立灌木的均匀度均下降, 而草本植物均匀度有所上升; (3) 除短尾柯(*Lithocarpus brevipendulus*)、叶萼山矾(*Symplocos phyllocladus*)、显脉野木瓜(*Stauntonia conspicua*)和福建悬钩子(*Rubus fujianensis*)等植物重要值逆势上扬外, 直立灌木物种重要值10年间的变化值与其在2003年时的重要值呈显著正相关, 而其余各类生活型植物都显示, 初始重要值越高的物种在10年后下降幅度越大; (4) 物种分布与生境类型的相关性变化复杂, 除与山谷生境正相关的物种数量增加外, 研究期间与生境存在显著相关性的物种数都有所减少; (5) 10年来仅陡坡处物种多样性指数没有显著下降。总体来说, 百山祖常绿阔叶林灌草层群落仍未达到顶极状态, 2003–2013年间正缓慢向顶极群落演替。群落内部的种间和种内竞争应是当前群落动态的主导因素。

关键词: 森林动态; 物种组成; 生境相关; 灌草层; 气候变暖

Ten-years period of grass and small woody plant dynamics in a 5-ha evergreen forest plot in Baishanzu, Zhejiang Province

Yunxia Huang, Xuan Xu, Lixiang Zhang, Yue Song, Zhengrong Luo*

College of Ecology, Lishui University, Lishui, Zhejiang 323000

Abstract: Forest dynamics are directly driven by multiple factors, including changes in understory grasses and small woody plants. Yet the dynamics of these small woody plants and grasses as well as underlying ecological forces are still not fully understood, particularly in evergreen forests. Here, we analyzed ten year (from 2003 to 2013) shifts in species importance values, diversity, habitat associations, and distributions of understory small woody plants and grasses (including herbs, herbal lianas and woody plants with diameter at breast height (DBH) < 1 cm) in a 5-ha subtropical forest plot in Baishanzu, Zhejiang, China. Results showed that the number of individuals decreased by 28.7% overall, 76.9% in herbal lianas, and 14.4% in seedlings or saplings of tree species. Species richness of shrubs and grasses decreased notably, while evenness decreased in small woody plant communities and increased in herb communities. Except for *Lithocarpus brevipendulus*, *Symplocos phyllocladus*, *Stauntonia conspicua*, *Rubus fujianensis*, whose importance values increased conversely, correlations between changes of importance values during the ten-years period and initial importance values were positive among erective shrub species and negative among species of other life forms. Shifts in species-habitat associations were complex, as the number of species with significant habitat-associations decreased during the ten year period, except for the increasing richness of species with positive gully associations. Only species diversity in

收稿日期: 2016-04-01; 接受日期: 2016-10-19

基金项目: 浙江省大学生科技创新活动计划暨新苗人才计划(2014R429009)、“十二五”浙江省高校重点学科生态学(XJXK02)和凤阳山-百山祖国家级自然保护区委托课题

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: extra@lsu.edu.cn

steep slope habitats did not decrease significantly. These findings suggest the small woody plants and grasses of the Baishanzu evergreen forest have not yet reached climax status, and were developing to the climax over 2003 to 2013. Internal community-level processes, such as intraspecific and interspecific competitions, should be dominant factors that drive the forest dynamics.

Key words: forest dynamics; species composition; habitat association; shrub and grass layer; climate warming

森林动态一直是森林生态研究的热点问题之一(Clements, 1916; Gleason, 1926; Condit et al, 1999; Enquist & Enquist, 2011)。Clements (1916)认为在稳定的气候条件下, 由于群落内部不同植物之间以及植物与环境之间相互作用, 群落的物种组成会有序地变化发展。就森林的自然演替而言, 往往是耐阴植物逐渐取代阳性速生树种。Zhang等(2015)对加拿大西部无干扰自然森林半个世纪的动态研究表明, 北半球北方针叶林的长期动态变化主要受群落内部植物间竞争的驱动。但事实上, 气候并非稳定不变。已有研究表明, 在较大时间尺度上, 森林群落结构的变化也受到气候变迁的影响(Bush & Colinvaux, 1990; McIntyre et al, 2015; Zhang et al, 2015)。而在短期内的极端气候事件如炎热高温、冰雪灾害、季节性旱涝急转等也会对森林结构造成很大影响。例如, 1983年因厄尔尼诺现象引起的严重干旱极大地提高了中美洲Barro Colorado岛上森林树木的死亡率(Condit et al, 1995), 使所有喜湿物种的种群规模快速下降(Condit et al, 1996)。2008年发生在中国南方的严重冰雪灾害也导致古田山森林群落的树木受到了严重损伤(曼兴兴等 2011), 森林树木的种子产量和种子雨组成也发生了较大变化(Du et al, 2012)。因此, 某些严重的气候事件将打断森林群落的有序变化, 甚至引起短期退化。

由于树木大多寿命很长, 世代更替缓慢, 因此对森林的动态研究较为困难。先前多通过树木年轮或者主要树种的径级结构来间接反映森林动态及其与气候的关系(如Peterson & Peterson, 2001; White, 2011)。近年来, 随着国际上大型森林动态样地研究的兴起, 越来越多的学者开始通过比较同样地内森林物种组成的时间动态来研究森林的动态变化(Condit et al, 1999, 2004; Enquist & Enquist, 2011; 汪殷华等, 2011)。由于这些森林监测样地大多仅调查了胸径(DBH) ≥ 1 cm的个体, 而对小规格植物的研究数据则显得较为缺乏; 现在已有很多学者开始关注林下木本植物的幼苗或幼树来弥补这

一不足(如Connell & Green, 2000; McLaren et al, 2016)。由于取样面积不足, 这类研究中很多种类还是会被遗漏, 以致生态学界对森林幼苗和幼树动态变化的了解仍不够全面。同时, 草本和藤本植物在森林群落中具有特殊的功能, 它们可以改变林下微环境、影响森林更新^①, 其动态变化可更全面地反映森林物种组成和分布的变化。

常绿阔叶林在我国植被体系和生态保护中具有重要意义(吴征镒, 1980)。本世纪初我国陆续在不同省份建立了许多森林动态监测样地, 其中在亚热带常绿阔叶林区域建立了3个20 ha以上的样地(Feng et al, 2016)。百山祖的5 ha森林动态监测样地是2003年参照美国Smithsonian热带森林研究中心(CTFS)的基本规范建立的(徐敏等, 2007)。除常规监测DBH (1.3 m处直径) ≥ 1 cm的木本植物外, 该样地特别对DBH < 1 cm的木本植物幼苗、幼树, 以及草本植物(包括草质藤本, 以下统称为“灌草层”)进行了调查。

本研究重点分析了2003–2013年间百山祖常绿阔叶林灌草层的物种组成、 α 多样性和物种空间分布变化及其与地形生境的关系, 拟探讨群落结构和格局变化的规律及主要驱动力, 为气候变化条件下我国东部常绿阔叶林生物多样性保护提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究地自然概况

研究样地位于浙江省凤阳山–百山祖国家级自然保护区百山祖主峰北坡(27°40'54" N, 119°03'53" E), 海拔1,400–1,600 m的中山地带。由于人为干扰相对较少, 该地段至今保留着一些成熟的亚热带东部中山典型常绿阔叶林。样地坡度大多在20°–35°。地表凋落物层较厚, 土壤类型为黄壤, pH值4.5–6.5。

样地所在区域属于中亚热带季风气候, 受夏季风影响较大, 雨热同期, 一年中有明显的季节变

^① 朱慧玲 (2015) 幼苗对物种多样性的影响及不同生活史阶段的生境过滤作用. 硕士学位论文, 中山大学, 广州.

化。据百山祖镇车根气象观测站(海拔1,090 m) 2006–2015年自动监测资料显示,最近10年该地区年平均温度13.3℃,极端最高温34.0℃,极端最低温-11.8℃,年均降水量2,294.2 mm,年均无霜期293.2 d,日均温高于10℃的年均生长期积温4,134.9℃。年均温和极端高、低温均较1982–2001年间有明显升高。

1.2 样地设置与调查

百山祖样地为250 m × 200 m (5 ha)的矩形。整个样地参照美国Smithsonian热带森林研究中心(CTFS)的规范建立(Condit, 1998):以水平距离20 m为单位在样地内划分方形网格(最后1列为20 m × 10 m),测量相邻网格点之间的高差;用皮尺将网格(样方)划分成16个水平投影为5 m × 5 m的小样方;在对DBH ≥ 1 cm的乔灌木个体进行挂牌、定位、鉴定并测量DBH的同时,以5 m边长的小样方为单位,调查样地内所有的草本植物和DBH < 1 cm的木本植物的种类和个体数量。由于部分草本和灌木为丛生构型,给定量计数带来困难,在实际操作中,对这些灌木和草本植物以丛为单位进行计数。根据实际情况,一般当同种草本植物基部间距达到15 cm以上,灌木基部间距达到30 cm以上即视为不同草/灌木。

2003年8月完成第1次全面调查。2013年,参照2003年的方法,再次对样地内所有的草本植物和DBH < 1 cm的木本植物个体进行了调查。

1.3 数据处理和统计方法

(1)生活型分类。根据样方内植物的特点,将所有植物分为乔木、直立灌木、蔓性(藤状)灌木、木质藤本、草质藤本、草本蕨类和其他草本植物等类型。其他草本植物大多为多年生,极少物种为一年生,本研究不作进一步细分。

(2)群落数量特征。由于没有实测灌草层植物的DBH或盖度,本研究根据物种在样地内的多度和频度(5 m × 5 m小样方为单位)数据计算样地2003年和2013年各物种的重要值,所用公式如下:

$$IV_i = \left(\frac{F_i}{\sum F_i} + \frac{N_i}{\sum N_i} \right) \times 100\% / 2 \quad (1)$$

式中 IV_i 为第*i*种的重要值, N_i 为第*i*种的株(丛)数, F_i 为第*i*种的频度。

为探究不同因素在群落动态中可能的作用,利用散点图直观显示各生活型物种在2003年时的重

要值与其10年变化量的关系,并用一元线性回归进一步分析了这种关系的性质和显著性。

为了解10年来群落株(丛)数的变化,我们计算了灌草层和不同类群植物株(丛)数的变化率,计算公式如下:

$$C = (N_t - N_0) / N_0 \times 100\% \quad (2)$$

式中 C 为株(丛)数变化率, N_0 和 N_t 分别为2003和2013年的株(丛)数。

为比较10年间物种均匀度的变化,我们计算了Camargo均匀度指数(Camargo, 1993):

$$E' = 1 - \frac{\sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S \left| \frac{N_i}{N} - \frac{N_j}{N} \right|}{2S} \quad (3)$$

式中 E' 为Camargo均匀度指数, N_i 和 N_j 分别为第*i*种和第*j*种的株(丛)数, N 为全部种的总株(丛)数(即 $\sum N_i$), S 为所关注生活型类群或整个灌草层的所有物种数。 E' 的取值范围为0–1,数值越大表示群落内物种多度分布越均匀。该指数最大的特点在于其大小与物种数量 S 无关,仅与种间的多度分布差异有关,因此能较好地反映各物种数量分布的均匀程度。

(3)物种分布的生境变化。为了解植物在群落内的空间分布变化,我们比较了2003年和2013年所有灌草层物种的分布与生境的关系。样地的生境类型划分参照王伟等(2011)的研究结果,即以10 m × 10 m样方为单位,根据地形参数和DBH ≥ 1 cm的物种组成信息将生境类型分为:沟谷、陡坡、缓坡和山脊。山脊生境指明显凸起的地形(凹凸度 ≥ 3.36),主要间断分布在山脊线上,该处一般相对干旱。缓坡指下陡上缓的山坡(凹凸度0.063–3.36),主要分布在山岗向山谷的过渡带或两个小山岗间的缓坡上。陡坡指地形凹陷或微凸且坡度较陡的山坡(凹凸度 ≤ 0.063,坡度 ≥ 35.6°),主要分布在山谷向缓坡或山脊延伸的陡峭山坡,该生境面积比例较小,土层和落叶层一般较薄,部分样方石壁裸露、常年渗水。山谷指地形凹陷坡度较缓的溪谷(凹凸度 ≤ 0.063,坡度 < 35.6°),该处溪流经过,凉爽湿润,由于水流冲刷,土层很薄,石块裸露。为排除空间自相关的影响,用圆筒转换检验法(torus translation)分别检验了2003年和2013年样地灌草层内所有物种与4类生境的相关性及显著性(Harms et al, 2001),该方法的详细计算过程参见相关文献(Harms et al, 2001; 王伟等, 2011)。

(4)典范对应分析(canonical corresponding anal-

ysis, CCA)。典范对应分析是一种结合植被与环境因子数据的多元直接梯度排序方法。为了研究群落2003–2013年的物种分布变化及其与环境因子的关系,我们以两次调查总个体数超过50的灌草层物种在10 m × 10 m小样方的株(丛)数作为典范对应分析的因变量矩阵;将样方地形数据(相对高度、凹凸度和坡度)和2003年调查的每样方内DBH ≥ 1 cm的乔灌木胸高断面积作为解释因子,其具体计算过程参见Legendre和Legendre (2012)的相关论著。其中,胸高断面积用以反映上层乔灌木的郁闭程度对灌草层植物的影响;样方的相对高度为样方4个顶点相对高度的平均值;凹凸度为样方的相对高度减去周围与该样方至少共享一个顶点的8个样方的平均相对高度;坡度为由该样方任意3个顶点组成的平面与水平面间的二面角的平均值 (Valencia et al, 2004)。

(5)不同生境的物种多样性。为了探究群落内部物种多样性的变化,我们比较了各生境类型中2003年与2013年两次调查的灌草层物种多样性的差异。Shannon-Wiener指数能较好地反映稀有种的变化,而Simpson指数能较好地反映优势种的变化(马克平和刘玉明, 1994),故我们采用Shannon-Wiener指数(H)和Simpson指数(D)作为 α 多样性的测度。计算公式如下(Legendre & Legendre 2012):

$$H = -\sum_{i=1}^S \left(\frac{N_i}{N} \ln \left(\frac{N_i}{N} \right) \right) \quad (4)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S \frac{N_i(N_i-1)}{N(N-1)} \quad (5)$$

式中, N_i 为种 i 的株(丛)数, N 为全部种的总株(丛)数, S 为该区域包含的物种数。 H 和 D 的数值越大表示多样性越高。

利用成对 t 检验考察各种生境类型中灌草层物种多样性10年变化的显著性。由于多样性数据存在空间自相关性,用常规的 t 检验分析多样性变化存在高估自由度的问题(Dutilleul, 1993)。故本文采用空间自相关系数来矫正有效样本量(或自由度)。Dale和Fortin (2002)提出,可以用以下公式矫正有效样本量:

$$n' = \frac{n^2}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \text{Cor}(x_i, x_j)} \quad (6)$$

式中, x 为2003年和2013年间某样方的某物种多样性指数的差异, $\text{Cor}(x_i, x_j)$ 为 x_i 和 x_j 之间的自相关系数

矩阵, n 为观测样本量, n' 即为有效样本量。由于自相关一般仅在较近距离发生,本研究仅考虑二阶自相关系数(即直接相邻样方间的自相关),其余全部按0处理。

所有数据统计处理都在R软件中完成(R Core Team, 2016)。

2 结果

2.1 群落数量特征

从2003年到2013年,该样地内灌草层植物数量从85,723株(丛)下降到61,097株(丛),变化率为-28.7%。个体数下降比例最大的是草质藤本植物,减少了76.9%;其次是其他草本植物,下降了37.6%;个体数下降比例最小、相对稳定的是乔木的幼苗和幼树,下降比例为14.4%。就植物个体下降的数量来看,直立灌木最多,10年间减少了14,349株(丛),是乔木幼苗幼树减少量的10.63倍;其次是草本蕨类植物和其他草本植物,10年间分别减少了5,010个和2,459个个体。总体来看,木本植物(-17,111个, -29.64%)比草本植物(-7,489个, -26.83%)下降的数量和比例都更大(表1)。

个体数量严重减少的同时,整个灌草层的物种数和均匀度也明显下降(表1)。10年间,群落灌草层物种总数从180种(60科117属)减少到166种(60科113属)。有22种植物从本群落的灌草层中消失,其中草本蕨类植物2种,其他草本植物5种,木质藤本植物2种,乔木3种,直立灌木9种,藤状灌木1种,样地灭绝率分别为33.3% (2/6)、13.5% (5/37)、11.8% (2/17)、10.3% (3/29)、11.4% (9/79)和10.0% (1/10)。另有8种植物在过去10年进入群落灌草层,其中草本蕨类植物2种,其他草本植物3种,木质藤本植物1种,直立灌木2种,新物种相对于本生活型中原有物种的迁入率分别为33.3%、8.1%、5.9%和2.5%。在减少的22个物种中有17种在样地中完全消失,其余5个物种仍有DBH ≥ 1 cm的个体存在。此外,整个灌草层的Camargo均匀度指数从2003年的0.127下降为2013年的0.114。就不同生活型来说,各类草本植物(包括草质藤本、草本蕨类和其他草本植物)均匀度都有所上升,蔓性灌木的均匀度也有所上升,而木质藤本植物和直立灌木、乔木幼苗幼树的均匀度下降,以木质藤本植物的均匀度下降幅度最大。

从10年间灌草层各物种重要值变化来看,去除

表1 2003–2013年百山祖常绿阔叶林灌草层各生活型的数量变化特征
Table 1 Shifts in numerical characteristics of different life forms in the shrub and grass layer of the Baishanzu evergreen broad-leaved forest between 2003 and 2013

生活型 Life form	个体数 No. of individuals		物种数 No. of species		Camargo指数 Camargo index	
	2003	2013	2003	2013	2003	2013
乔木 Tree species	9,402	8,052	29	26	0.224	0.173
直立灌木 Erective shrubs	43,352	29,003	79	72	0.167	0.135
蔓性灌木 Spreading shrubs	3,431	2,453	10	9	0.176	0.229
木质藤本 Woody lianas	1,630	1,170	17	16	0.191	0.130
草质藤本 Herbaceous lianas	26	6	2	2	0.692	1.000
草本蕨类 Herbaceous ferns	21,333	16,323	6	6	0.198	0.225
其他草本 Other herbs	6,549	4,090	37	35	0.145	0.192
总计 Total	85,723	61,097	180	166	0.127	0.114

异常值后, 直立灌木的重要值差异与其初始重要值呈极显著正相关关系(斜率 $\beta = 0.128$, $P < 0.01$); 而对于其他各类生活型植物来说, 2003年重要值越高的物种其下降越多(图1), 其中蔓性灌木和其他草本植物重要值10年间的差异和其初始重要值显著负相关(斜率分别为 -0.139 和 -0.283 , $P < 0.01$); 去除异常值后, 乔木和木质藤本重要值10年间的差异与其初始重要值显著负相关(斜率分别为 -0.138 和 -0.429 , $P < 0.05$)。但草本蕨类植物重要值的变化与其初始重要值没有显著线性关系(图1f)。

不管哪种生活型植物, 10年来重要值排在第1位的物种都没有发生变化, 但不同生活型的优势种重要值的变化趋势不一。乔木幼苗和幼树中, 优势种的重要值排序基本不变, 最优种短尾柯(*Lithocarpus brevipendulus*)的相对株(丛)数和相对频度在10年间都大幅增长, 重要值呈现逆势上扬(图1a)。同时, 多脉青冈(*Cyclobalanopsis multinervis*)的相对株(丛)数下降但相对频度上升; 木荷(*Schima superba*)的相对株(丛)数和相对频度在10年间都略有下降(表2)。在直立灌木中, 主要优势种连蕊茶(*Camellia cuspidata*)、新木姜子(*Neolitsea aurata*)和四川山矾(*Symplocos setchuensis*)的相对株(丛)数和相对频度都略有上升。重要值排序变化最大的是叶萼山矾(*Symplocos phylloclalyx*), 从2003年的第15位上升到2013年的第3位, 相对多度和相对频度都有较大幅度增长; 同时, 薄叶山矾(*S. anomala*)重要值减小, 排序从2003年的第3位下降到2013年的第14位, 尤其是相对多度大幅下降(表2)。这两个物种的重要值都呈现出逆势变化(图1b)。

木质藤本植物重要值排序相对稳定, 但第1优势种显脉野木瓜(*Stauntonia conspicua*)的相对株(丛)

数和相对频度都有较大幅度上升, 重要值出现逆势上扬(图1c); 而其余2个优势种钻地风(*Schizophragma integrifolium*)和南五味子(*Kadsura longipedunculata*)的相对株(丛)数和相对频度10年间均有不同程度下降(表2)。就蔓性灌木来说, 优势度最高的2个种中, 尖叶菝葜(*Smilax arisanensis*)的相对株(丛)数和相对频度都明显下降, 而福建悬钩子(*Rubus fujianensis*)的相对株(丛)数和相对频度明显上升, 其重要值呈现逆势上扬(图1d); 同时, 巴东胡颓子(*Elaeagnus difficilis*) (2003年排第3位)的地位到2013年已被暗色菝葜(*Smilax lanceifolia* var. *opaca*)取代(表2)。

草本蕨类植物是本样地灌草层草本植物的主体, 10年来占优的一直是华东瘤足蕨(*Plagiogyria japonica*)、美观复叶耳蕨(*Arachniodes speciosa*)和林下凸轴蕨(*Metathelypteris hattorii*), 其中华东瘤足蕨和美观复叶耳蕨在10年间优势度有所下降, 而林下凸轴蕨的个体数量和优势度明显上升(表2)。草质藤本植物种类稀少, 物种重要性排位变化不明显。在其他草本植物中, 山麦冬(*Liriope spicata*)的重要值从第3位下降到第11位; 而求米草(*Oplismenus undulatifolius*)重要值从2003年的第18位上升到第3位。

其他几种优势植物的重要值排序虽没有变化, 但其相对多度和相对频度都有不同程度的升降, 尤其是麦冬(*Ophiopogon japonicus*), 其相对株(丛)数和相对频度下降幅度较大(表2)。另外, 异药花(*Fordiophyton faberi*)和赤车(*Pellionia radicans*)的个体数量也出现了不同程度的上升。

2.2 物种分布生境的变化

2003年和2013年各物种与生境的相关性分析表明, 与各类生境呈负相关的物种数有所减少

表2 2003–2013年百山祖常绿阔叶林灌草层主要物种重要值(IV)的变化
Table 2 Shifts in importance value (IV) of dominant species in the shrub and grass layer of the Baishanzu evergreen broad-leaved forest between 2003 and 2013

物种 Species	株数 Number of individuals		频度 Frequency		重要值排序 Rank of IV	
	2003	2013	2003	2013	2003	2013
木质藤本植物(前3位) Woody lianas (Top 3)						
显脉野木瓜 <i>Stauntonia conspicua</i>	994 (60.98%)	914 (78.12%)	474 (59.62%)	524 (77.86%)	1	1
钻地风 <i>Schizophragma integrifolium</i>	264 (16.19%)	148 (12.65%)	119 (14.97%)	68 (10.10%)	2	2
南五味子 <i>Kadsura longipedunculata</i>	167 (10.25%)	21 (1.79%)	83 (10.44%)	16 (2.38%)	3	3
乔木(前3位) Tree species (Top 3)						
短尾柯 <i>Lithocarpus brevicaudatus</i>	3,430 (36.48%)	4,366 (54.22%)	1,288 (26.62%)	1,536 (38.79%)	1	1
多脉青冈 <i>Cyclobalanopsis multinervis</i>	1,716 (18.25%)	1,200 (14.90%)	885 (18.28%)	747 (18.86%)	2	2
木荷 <i>Schima superba</i>	980 (10.42%)	621 (7.71%)	468 (9.67%)	362 (9.18%)	3	3
直立灌木(前5位) Erective shrubs (Top 5)						
连蕊茶 <i>Camellia cuspidata</i>	5,894 (13.59%)	4,384 (19.38%)	1,561 (13.18%)	1,558 (16.07%)	1	1
新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i>	5,856 (13.51%)	4,318 (14.89%)	1,517 (12.81%)	1,501 (15.22%)	2	2
薄叶山矾 <i>Symplocos anomala</i>	4,560 (10.52%)	1,691 (0.62%)	973 (5.22%)	875 (1.43%)	3	14
叶萼山矾 <i>Symplocos phyllocalyx</i>	795 (1.83%)	4,426 (15.26%)	142 (1.20%)	1,117 (11.33%)	15	3
四川山矾 <i>Symplocos setchuensis</i>	4,032 (9.30%)	2,912 (10.04%)	990 (5.36%)	1,000 (10.14%)	4	4
厚叶红淡比 <i>Cleyera pachyphylla</i>	4,824 (11.13%)	2,114 (7.29%)	525 (4.43%)	592 (6.00%)	5	5
蔓性/攀援灌木(前3位) Spreading shrubs (Top 3)						
尖叶菝葜 <i>Smilax arisanensis</i>	2,752 (80.21%)	1,667 (67.96%)	1,129 (81.46%)	852 (72.63%)	1	1
福建悬钩子 <i>Rubus fujianensis</i>	434 (12.65%)	579 (23.60%)	133 (9.60%)	159 (13.55%)	2	2
巴东胡颓子 <i>Elaeagnus difficilis</i>	95 (2.77%)	36 (1.47%)	50 (3.61%)	32 (2.73%)	3	5
暗色菝葜 <i>Smilax lanceifolia</i> var. <i>opaca</i>	34 (0.99%)	66 (2.69%)	20 (1.44%)	47 (4.01%)	5	3
草本蕨类植物(前3位) Herbaceous ferns (Top 3)						
华东瘤足蕨 <i>Plagiogyria japonica</i>	20,106 (94.25%)	14,477 (88.69%)	1,683 (84.02%)	1,621 (79.27%)	1	1
美观复叶耳蕨 <i>Arachniodes speciosa</i>	746 (3.50%)	479 (2.93%)	162 (8.09%)	80 (3.91%)	2	3
林下凸轴蕨 <i>Metathelypteris hattorii</i>	286 (1.34%)	1,143 (7.00%)	96 (4.79%)	289 (14.13%)	3	2
草质藤本 Herbaceous lianas						
鸡屎藤 <i>Paederia foetida</i>	21 (80.77%)	3 (50.00%)	11 (68.75%)	2 (66.67%)	1	1
三叶崖爬藤 <i>Tetrastigma hemsleyanum</i>	5 (19.23%)	3 (50.00%)	5 (31.25%)	1 (33.33%)	2	2
其他草本植物(前5位) Other herbs (Top 5)						
藁草属多种 <i>Carex</i> spp.	2,415 (36.88%)	1,570 (38.39%)	715 (45.60%)	412 (40.95%)	1	1
麦冬 <i>Ophiopogon japonicus</i>	2,683 (40.97%)	763 (18.65%)	508 (32.40%)	152 (15.11%)	2	2
山麦冬 <i>Liriope spicata</i>	185 (2.82%)	27 (0.66%)	46 (2.93%)	15 (1.49%)	3	11
求米草 <i>Oplismenus undulatifolius</i>	36 (0.55%)	637 (15.57%)	5 (0.32%)	22 (2.18%)	18	3
异药花 <i>Fordiophyton faberi</i>	111 (1.69%)	333 (8.14%)	36 (2.30%)	50 (4.97%)	4	4
赤车 <i>Pellionia radicans</i>	139 (2.12%)	240 (5.87%)	23 (1.47%)	42 (4.17%)	5	5

括号内数字为相对多度或相对频度。Data in the brackets are relative abundance or relative frequency.

(表3)。2003年与山谷生境呈显著负相关的物种有东方古柯(*Erythroxylum sinense*)、显脉野木瓜、温州冬青(*Ilex wenchowensis*)、短尾柯、小叶石楠(*Photinia parvifolia*)、四川山矾和茶菱蕨(*Viburnum setigerum*)等7个物种; 到2013年, 除原有的显脉野木瓜、温州冬青、短尾柯和四川山矾等4种外, 窄基红褐柃(*Eurya rubiginosa* var. *attenuata*)也与山谷存在显著负相关。与陡坡呈负相关的物种由2003年的福建假卫矛(*Microtropis fokienensis*)变为2013年的木荷; 而

庆元华箬竹(*Sasa qingyuanensis*)与缓坡呈现的负相关仅在2003年被检测到。另外, 在2003年有鸦椿卫矛(*Euonymus euscaphis*)、异叶榕(*Ficus heteromorpha*)、中国绣球(*Hydrangea chinensis*)和麦冬等4个种与山脊呈显著负相关, 到2013年则仅剩中国绣球和麦冬仍与山脊呈负相关。

2003–2013年, 与山谷呈正相关的物种由原来的南五味子、异药花、周毛悬钩子(*Rubus amphidasys*)、盾叶莓(*R. peltatus*)和楮头红(*Sarcopyramis*

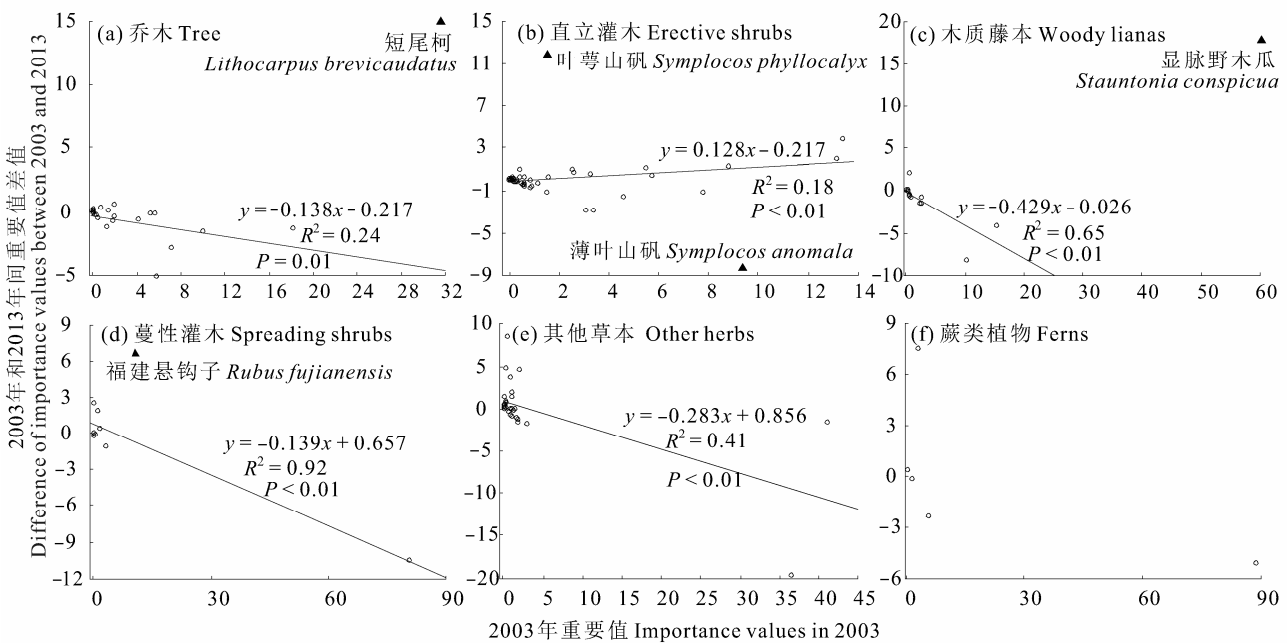


图1 不同生活型物种2003年的重要值与其10年间变化的关系。黑色三角形表示异常值，其旁边标注了对应物种的学名，实线表示不含异常值的回归直线。
Fig. 1 Relationships between importance values of species with different life forms in 2003 and its changes from 2003 to 2013. Solid triangles indicate oddities labeled with the corresponding species names nearby. Solid lines display linear regression curves for data without or excluding oddities.

表3 百山祖常绿阔叶林灌草层2003和2013年间与生境相关的物种在各类生境中的分布
Table 3 Number of species with remarkable association to each habitat type of the Baishanzu evergreen broad-leaved forest in 2003 and 2013

生境 Habitat	与生境负相关的物种数 Number of species positively associated with habitats			与生境正相关的物种数 Number of species negatively associated with habitats		
	2003	2013	差异 Difference	2003	2013	差异 Difference
山谷 Gull	7	5	-2	5	11	6
陡坡 Steep slope	1	1	0	1	1	0
缓坡 Mild slope	1	0	-1	7	4	-3
山脊 Ridge	4	2	-2	4	4	0

表4 百山祖常绿阔叶林各类生境的平均胸高断面面积与2003-2013年灌草层植物密度和多样性的变化
Table 4 Average basal area and changes in density and diversity in each habitat in the Baishanzu evergreen broad-leaved forest between 2003 and 2013

生境 Habitat	胸高断面面积 Basal area (m²/quadrat)	密度 Density (ind./m²)		Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index		Simpson指数 Simpson index	
		2003	2013	2003	2013	2003	2013
山谷 Gull	1.36	1.54	1.08	2.44	2.29	0.86	0.84
陡坡 Steep slope	1.74	2.04	1.74	2.49	2.41	0.85	0.84
缓坡 Mild slope	1.82	1.80	1.25	2.41	2.25	0.85	0.84
山脊 Ridge	1.97	1.83	1.28	2.38	2.27	0.84	0.85

* P < 0.05

nepalensis)等5种增加到软枣猕猴桃(*Actinidia arguta*)、老鸦糊(*Callicarpa giraldii*)、草绣球(*Cardiandra moellendorffii*)、巴东胡颓子、翅柃(*Eurya alata*)、异药花、求米草、山麦冬、麦冬、云和假糙苏(*Paraphlomis lancidentata*)和水丝梨(*Sycopsis sinensis*)等11种。除异药花外，其余呈正相关的物种与10

年前均不一样。此外,与缓坡呈显著正相关的物种2003年有树参(*Dendropanax dentiger*)、鸦椿卫矛、银钟花(*Halesia macgregorii*)、显脉野木瓜、短尾柯、四川山矾和毛漆树(*Toxicodendron trichocarpum*)等7种,到2013年仅剩显脉野木瓜、短尾柯、光亮山矾以及温州冬青等4种(表3)。

2.3 典范对应分析

典范对应分析结果表明,样方凹凸度对灌草层物种分布影响最大,其次是样方内DBH ≥ 1 cm的上部树木的总胸高断面积,样方坡度和相对高度对灌草层植物分布影响较小(图2)。从物种分布10年变化来看,在排序平面上,2003–2013年期间总体物种分布沿着坡度和相对高度增大的方向发生了轻微的移动;同时在总胸高断面积轴上又存在向中间聚集的趋势。

2.4 不同生境的物种多样性

比较两次调查中各类生境小样方的物种多样性发现:山谷、缓坡和山脊3类生境的Shannon-Wiener指数都显著下降;而在陡坡处,10年间Shannon-Wiener多样性指数变化不显著。从Simpson指数来看,仅有山谷处的物种多样性显著下降,而其他生境的物种多样性变化不明显(表4)。

3 讨论

通过比较百山祖常绿阔叶林5 ha样地2003年和2013年灌草层的物种组成和分布,我们发现这10年间的动态总体上体现出稳中有变的特点。虽然灌草层个体数量和物种多样性都大幅下降,且除直立灌木外,大多数生活型类群的优势种重要值10年来下降明显,但各生活型的优势种地位仍基本不变,少数优势种的重要值还逆势上扬;与生境存在显著相关性的物种数量较少,且10年间进一步减少。这一动态过程是受多种因素影响的。

3.1 群落自身过程的作用

群落上层的郁闭度是决定百山祖常绿阔叶林灌草层植物分布的最重要因素。本研究结果表明,10年间百山祖常绿阔叶林灌草层的植物个体数减少了近30%,大量个体死亡,同时群落总体物种多样性也快速下降。这一现象与针对该群落DBH ≥ 1 cm木本植物的动态监测和局部幼苗动态监测结果一致(陈小荣等, 2013; 施露露等, 2014)。这种大规模减员现象可能与上层郁闭后竞争增强有关。

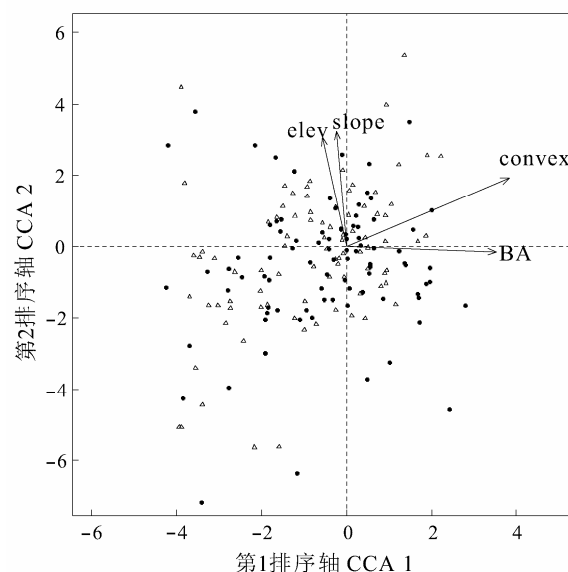


图2 灌草层内主要物种与生境因子间的典范对应分析排序图。黑点表示2003年的物种, 三角形表示2013年的物种。图中elev, slope, convex和BA分别表示10 m \times 10 m样方的相对高度、坡度、凹凸度和其中胸径1 cm以上所有植物的胸高断面积。

Fig. 2 Ordination of the main species and four habitat factors in the canonical correspondence analysis (CCA). Black points indicate species living in 2003, while hollow triangles indicate species living in 2013. The marks of elev, slope and convex mean elevation, slope and convexity of 10 m \times 10 m quadrates which plants was allocated in, while BA means basal area of all plants with DBH ≥ 1 cm in the quadrates.

通过比较国内主要森林动态监测样地的数据,可以发现百山祖常绿阔叶林胸径1 cm以上的植物主干和分枝密度为8,763.8/ha, 高于海南尖峰岭热带森林样地(8,077.3/ha), 更远高于同在浙江省的古田山(5,862.5/ha)和天童山(4,730.2/ha)常绿阔叶林(李步杭, 个人交流)。这说明百山祖常绿阔叶林内植物间的竞争比较激烈。而灌草层植物由于个体较小, 争夺资源的能力相对较差, 在群落自疏过程中首先受到影响。在这10年中, 随着群落郁闭度不断增加, 林下变得更加阴暗。同时, 整个群落冠层对降水的截留和大树对土壤水分的蒸散导致地表干旱。因此, 巴东胡颓子、华东瘤足蕨这样的耐阴性较差的物种和山麦冬、麦冬、南五味子等喜潮湿环境的植物重要性下降较快, 周毛悬钩子、山莓(*Rubus corchorifolius*)、掌叶覆盆子(*R. chingii*)等群落演替早期阶段的喜光物种甚至从群落中消失, 而短尾柯、显脉野木瓜、叶萼山矾、福建悬钩子这样的耐竞争物种的重要值却逐渐上升。

在这一机制影响下,灌草层植物更趋向于分布在林冠郁闭度较小的生境中。CCA分析结果表明,群落内物种的分布重心有向更陡峭和胸高断面积适中的生境中移动的趋势。分析发现,不管是2003年还是2013年,陡坡处灌草层植物平均个体数最高且样方平均胸高断面积适中,且10年间个体减少的数量和比例都最低(表4)。这是由于陡坡生境郁闭度相对较低,灌草层植物受到上层植物竞争的影响相对较小,且雨季一般不会受流水冲刷,因此,陡坡处的灌草层植物能够较好地保存。正因如此,在样地植物多样性整体下降的情况下,陡坡处的Shannon-Wiener指数和Simpson指数下降趋势均不显著。

理论上,在群落演替过程中物种间竞争加剧的情况下,优势物种的重要值将进一步上升,而非优势物种重要值下降。而本文的研究结果则表明,仅直立灌木的重要值在10年间的变化符合这一预期,对于其余各类生活型植物来说,大部分优势种的重要值在过去10年中下降明显。这说明种间竞争对包含种类最丰富的直立灌木的物种组成结构影响较大,而种内竞争对其他生活型植物种类的影响很大,从而使其他各类木本植物次优势种的地位和草本植物优势种的地位有所下降。总体上,群落内部过程将进一步推动整个群落向顶极群落发展。在此过程中不耐竞争的稀有种将受优势种排挤,植物物种多样性将进一步下降(Connell, 1978)。但同时,乔木类第1优势种短尾柯、木质藤本类第1优势种显脉野木瓜的重要值逆势上扬。这说明对于主要木本植物(乔木、直立灌木和木质藤本)来说,最优种已经基本确立。尤其是百山祖常绿阔叶林的建群种——短尾柯的幼苗幼树在灌草层中的优势地位的进一步巩固,有利于群落的稳定。

除此之外,密度制约效应在森林群落动态中常具有明显作用(Connell & Green, 2000)。本研究的结果表明,尽管2013年百山祖常绿阔叶林中仍有部分物种出现了新的生境相关,但从整体上看,除了与山谷正相关的物种数量增加外,10年间与生境存在显著相关性的物种数都有所减少。这说明对这些灌草层植物来说,过去10年的大量减员更多地发生在原先种群密度较高的一些区域。生活在合适的生境虽然给植物的生存提供了优良的资源环境,但是聚集在这些生境也给植物带来了新的风险——种内竞争激烈和更容易被天敌捕食(Augspurger, 1984)。

Luo等(2012)对百山祖常绿阔叶林优势树种各生活史阶段的密度制约效应研究发现,百山祖常绿阔叶林的密度制约效应主要存在于植物生活史的早期阶段。这种针对幼小植物个体的密度制约效应使各物种在空间上的分布更趋均匀,从而使原先的生境相关性逐步消失。

3.2 气候因子的影响

气候变化因素对百山祖常绿阔叶林物种组成和分布的10年动态变化具有重要影响。本研究结果表明,群落内物种的分布重心有向高海拔生境中移动的趋势。此外,虽然涉及的物种不同,但是总体上与山谷具有显著正关联的物种数量大幅增加。我们通过比较1982–2001年和2006–2013年两个时期百山祖保护区的气象资料发现,2006–2013年间的年均温比上一时期升高了0.5℃,极端高、低温都出现上升。更为重要的是,由于气候变暖,百山祖保护区的年均无霜期显著增加,由早先的187.0 d增加到近期的293.2 d。冬季蓄冷不足将对很多植物的花芽分化造成严重影响,从而影响植物的繁育(Bernier, 1981)。对于森林野生植物来说,向高海拔山地移动是适应气候变暖的有效策略之一(Hannah, 2010)。

3.3 草本植物和木本植物的差异

由于生活史特征存在很大差异,在森林群落动态中,草本植物和木本植物的表现差异较大。一般认为草本是比较木本更进化的性状,对环境变化的适应能力也更强。我们的研究表明,相较于木本植物,10年间草本植物各生活型间株(丛)数的下降比例差异很大,且物种周转率较高(局部灭绝率和迁入率都高),重要值排序变化较大。这很大程度上与草本植物普遍生活史周期较短有关。由于生活史短,不适应新环境的草本植物很快会随世代结束而局域灭绝,而新迁入灌草层的植物也会在一、二年内完成生活史,快速繁殖扩大种群,从而形成较高的草本物种周转率。在多样性方面,草本植物和木本植物也存在较大差异。本研究结果显示,在灌草层群落多样性整体下降的情况下,虽然草本植物种类也减少了,但其减少率(4.44%)仅是木本植物(8.89%)的一半。另外,木本植物中仅有蔓性灌木的均匀度指数略有上升,但各类草本植物的均匀度却均有所上升。这说明草本植物种类组成的动态变化可能比我们先前了解的更复杂。因此,在森林的长期动态监测中,有必要重视草本植物的监测。

3.4 动态监测的重要性

虽然受到很多挑战,但考虑到必要性和方便性,先前很多研究都使用空间替代时间的方法(或叫静态方法)来揭示森林的演替规律(Pickett, 1989; Johnson & Miyanishi, 2008)。Lai等(2009)和王伟等(2011)分别对古田山和百山祖DBH ≥ 1 cm的木本植物不同径级的生境相关性进行了分析,结果都表明多数物种的生境相关性会随着径级的不同发生改变。而本研究结果表明,与不同生境有显著正相关和/或负相关的38种次中,仅有11种次的生境相关性在10年间未改变。这说明即便属于同一发育阶段,很多植物的生境相关也发生了动态变化。因此,不能简单地将植物的生境相关性会随着径级的不同发生改变归因于植物生境偏好随生活史阶段改变而改变。

先前利用时间替代空间的研究普遍认为,在亚热带森林演替过程中,随着演替的进行,一般草本植物多样性逐渐下降(胡正华和于明坚, 2006; 谭珊珊, 2012^①)。然而本研究结果表明,短期内虽然百山祖常绿阔叶林草本植物种类略有减少,但各类草本植物的均匀度均有所上升。这说明在森林演替过程中草本植物多样性并非简单的下降,其中间过程可能要复杂得多。

以上这些动态和静态研究结果的差异表明,在今后关于森林的长期研究中,需要更加注重通过动态监测收集数据,尽量将静态分析和动态监测结合起来(Pickett, 1989; Johnson & Miyanishi, 2008; Luo et al, 2012)。

致谢: 感谢凤阳山-百山祖国家级自然保护区百山祖管理处、浙江大学生命科学学院、台州学院生命科学学院、温州大学生环学院、丽水学院生态学院参加2003年或2013年百山祖样地建设和调查的所有老师和同学。

参考文献

- Augspurger CK (1984) Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps and pathogens. *Ecology*, 65, 1705–1712.
- Bernier G, Kinet J, Sachs RM (1981) *The Physiology of Flowering*. CRC Press, Boca Raton.
- Bush MB, Colinvaux PA (1990) A pollen record of a complete glacial cycle from lowland Panama. *Journal of Vegetation Science*, 1, 105–118.
- Camargo JA (1993) Must dominance increase with the number of subordinate species in competitive interaction? *Journal of Theoretical Biology*, 161, 537–542.
- Chen XR, Chen YY, Luo ZR, Ding BY (2013) A 5-year study of mid-mountain subtropical evergreen broadleaved forest in Baishanzu, East China. *Journal of Zhejiang A & F University*, 20, 821–829. (in Chinese with English abstract) [陈小荣, 陈圆圆, 骆争荣, 丁炳扬 (2013) 百山祖中山中亚热带常绿阔叶林群落5年动态特征. *浙江农林大学学报*, 20, 821–829.]
- Clements FE (1916) *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution, Washington.
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Springer-Verlag, Berlin.
- Condit R, Aguilar S, Hernandez A, Perez R, Lao S, Angehr G, Hubbell SP, Foster RB (2004) Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Nino dry season. *Journal of Tropical Ecology*, 20, 51–72.
- Condit R, Ashton PS, Manokaran N, LaFrankie JV, Hubbell SP, Foster RB (1999) Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 354, 1739–1748.
- Condit R, Hubbell SP, Foster RB (1995) Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monograph*, 65, 419–439.
- Condit R, Hubbell SP, Foster RB (1996) Changes in a tropical forest with a shifting climate: results from a 50 ha permanent census plot in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 12, 231–256.
- Connell JH (1978) Tropical rain forests and coral reefs as open non-equilibrium systems. In: *Population Dynamics: the 20th Symposium of the British Ecological Society* (ed. Anderson RM), pp. 141–163. Blackwell Scientific Publications, London.
- Connell JH, Green PT (2000) Seeding dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. *Ecology*, 81, 568–584.
- Dale MRT, Fortin MJ (2002) Spatial autocorrelation and statistical tests in ecology. *Ecoscience*, 9, 162–167.
- Du YJ, Mi XC, Liu XJ, Ma KP (2012) The effects of ice storm on seed rain and seed limitation in an evergreen broadleaved forest in east China. *Acta Oecologica*, 39, 87–93.
- Dutilleul P (1993) Modifying the t-test for assessing the correlation spatial processes. *Biometrics*, 49, 305–314.
- Enquist BJ, Enquist CAF (2011) Long-term change within a neotropical forest: assessing differential functional and floristic responses to disturbance and drought. *Global Change Biology*, 17, 1408–1424.
- Feng G, Mi XC, Yan H, Li YF, Svenning JC, Ma KP (2016) CForBio: a network monitoring Chinese forest biodiversity. *Science Bulletin*, 61, 1163–1170.

① 谭珊珊 (2012) 百山祖自然保护区植物群落结构和物种多样性分析. 硕士学位论文, 浙江大学, 杭州.

- Gleason HA (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botany Club*, 53, 7–26.
- Hannah L (translated by Zhao B, Ming HB) (2010) *Climate Change Biology*. Higher Education Press, Beijing. [赵斌, 明泓博 (译) (2014) 气候变化生物学. 高等教育出版社, 北京.]
- Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 89, 947–959.
- Hu ZH, Yu MJ (2006) Species diversity in four successional communities of evergreen broad-leaved forest in Gutian Mountain, Zhejiang Province. *Chinese Journal of Ecology*, 25, 603–606. (in Chinese with English abstract) [胡正华, 于明坚 (2006) 浙江古田山常绿阔叶林演替序列研究: 群落物种多样性. 生态学报, 25, 603–606.]
- Johnson EA, Miyanishi K (2008) Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*, 11, 419–431.
- Lai JS, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2009) Species-habitat associations change in a subtropical forest of China. *Journal of Vegetation Science*, 20, 415–423.
- Legendre P, Legendre L (2012) *Numerical Ecology*, 3rd edn. Elsevier, Amsterdam.
- Luo ZR, Mi XC, Chen XR, Ye ZL, Ding BY (2012) Density dependence is not very prevalent in a heterogeneous subtropical forest. *Oikos*, 121, 1239–1250.
- Ma KP, Liu YM (1994) Measurement of biotic community diversity. I. α diversity (part 2). *Chinese Biodiversity*, 2, 231–239. (in Chinese) [马克平, 刘玉明 (1994) 生物群落多样性的测度方法 I. α 多样性的测度方法(下). 生物多样性, 2, 231–239.]
- Man XX, Mi XC, Ma KP (2011) Effects of an ice storm on community structure of an evergreen broadleaved forest in Gutianshan National Nature Reserve, Zhejiang Province. *Biodiversity Science*, 19, 197–205. (in Chinese with English abstract) [曼兴兴, 米湘成, 马克平 (2011) 雪灾对古田山常绿阔叶林群落结构的影响. 生物多样性, 19, 197–205.]
- McIntyre PJ, Thorne JH, Dolanc CR, Flint AL, Flint LE (2015) Twentieth-century shifts in forest structure in California: denser forests, smaller trees and increased dominance of oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 1458–1463.
- McLaren K, Monroe S, Wilson B (2016) The Arctic oscillation, climatic variability and biotic factors influenced seedling dynamics in a Caribbean moist forest. *Ecology*, 97, 2416–2435.
- Peterson DW, Peterson DL (2001) Mountain hemlock growth responds to climatic variability at annual and decadal time scales. *Ecology*, 82, 3330–3345.
- Pickett STA (1989) Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. In: *Long-term Studies in Ecology: Approaches and Alternatives* (ed. Likens GE), pp. 110–135. Springer-Verlag, Berlin.
- R Core Team (2016) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>. (accessed on 2016-03-15)
- Shi LL, Luo ZR, Xia JT, Zhao WJ, Wu YG, Ding BY (2014) Woody seedling dynamics and the correlation between habitat and regeneration mortality in a subtropical evergreen broad-leaved forest in China. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 6510–6518. (in Chinese with English abstract) [施璐璐, 骆争荣, 夏家天, 赵文娟, 吴友贵, 丁炳扬 (2014) 亚热带中山常绿阔叶林木本植物幼苗数量动态及其与生境的相关性. 生态学报, 34, 6510–6518.]
- Valencia R, Foster RB, Villa G, Condit R, Svenning JC, Hernández C, Romoleroux K, Losos E, Magård E, Balslev H (2004) Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, 92, 214–229.
- Wang W, Luo ZR, Zhou RF, Xu DM, Ai JG, Ding BY (2011) Habitat associations of woody plant species in Baishanzu subtropical broad-leaved evergreen forest. *Biodiversity Science*, 19, 134–142. (in Chinese with English abstract) [王伟, 骆争荣, 周荣飞, 许大明, 袁建国, 丁炳扬 (2011) 百山祖常绿阔叶林木本植物的生境相关性分析. 生物多样性, 19, 134–142.]
- Wang YH, Mi XC, Chen SW, Li MH, Yu MJ (2011) Regeneration dynamics of major tree species during 2002–2007 in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Gutianshan National Nature Reserve in East China. *Biodiversity Science*, 19, 178–189. (in Chinese with English abstract) [汪殷华, 米湘成, 陈声文, 李铭红, 于明坚 (2011) 古田山常绿阔叶林主要树种2002–2007年间更新动态. 生物多样性, 19, 178–189.]
- White PB, van de Gevel SL, Grissino-Mayer HD, Laforest LB, Dewees GG (2011) Climatic response of oak species across an environmental gradient in the southern Appalachian mountains, USA. *Tree-Ring Research*, 67, 27–37.
- Wu ZY (1980) *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1980) 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- Xu M, Luo ZR, Yu MJ, Ding BY, Wu YG (2007) Floristic composition and community structure of mid-montane evergreen broad-leaved forest in north slope of Baishanzu Mountain. *Journal of Zhejiang University (Agricultural & Life Science)*, 33, 450–457. (in Chinese with English abstract) [徐敏, 骆争荣, 于明坚, 丁炳扬, 吴友贵 (2007) 百山祖北坡中山常绿阔叶林的物种组成和群落结构. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 33, 450–457.]
- Zhang J, Huang SM, He FL (2015) Half-century evidence from western Canada shows forest dynamics are primarily driven by competition followed by climate. *Proceedings of the national Academy of Sciences, USA*, 112, 4009–4014.

(责任编辑: 沈泽昊 责任编辑: 黄祥忠)