

DOI: 10.5846/stxb201306201752

孙玉军, 马炜, 刘艳红. 与物种多样性有关的长白落叶松人工林生物量. 生态学报, 2015, 35(10): 3329-3338.

Sun Y J, Ma W, Liu Y H. Biomass of *Larix olgensis* plantations based on species diversity analyses in Heilongjiang, China. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(10): 3329-3338.

与物种多样性有关的长白落叶松人工林生物量

孙玉军^{1,*}, 马 炜², 刘艳红¹

1 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083

2 国家林业局调查规划设计院, 北京 100714

摘要:对不同龄组长白落叶松(*Larix olgensis*)人工林群落的物种多样性和生物量及二者关系研究分析。结果表明:1)随林龄增大,群落物种组成结构和多样性特征发生了很大变化。物种更迭现象明显,春榆等阔叶树重要值上升,长白落叶松优势地位逐渐下降,植被类型向针阔混交林演替。群落 Sorensen 相似性指数降低,Shannon-Winner 多样性指数呈“S”型曲线增长,Pielou 均匀度指数呈反“S”型曲线下降,Margalef 丰富度指数呈单峰曲线增长趋势;2)随林龄增大,群落生物量“S”型曲线增长趋势明显,分配序列为:乔木层>木质物残体层>灌木层>草本层,占群落生物量比例分别为 82.41%、15.10%、1.69%和 0.81%。长白落叶松生物量占据主导地位,但所占比例持续下降,属于衰退型种群,而春榆等阔叶树比例上升。林下植被层中,草本的主导地位逐渐丧失,灌木取而代之,生物量所占比例明显升高。地表木质物残体生物量比例缓慢下降;3)群落中物种多样性测度指标与生物量之间单调线性增长的关系明显,Shannon 多样性指数较之 Pielou 均匀度指数更适合作群落生物量度量指标,生物量与 Margalef 丰富度指数无明显相关性。

关键词:长白落叶松;人工林;群落结构;物种多样性;生物量

Biomass of *Larix olgensis* plantations based on species diversity analyses in Heilongjiang, China

SUN Yujun^{1,*}, MA Wei², LIU Yanhong¹

1 The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Academy of Forest Inventory and Planning, State Forestry Administration, Beijing 100714, China

Abstract: Understanding the relationship between community diversity and biomass is important for restoring the structure of a community. *Larix olgensis* is an important forest type in northeastern China and plantations of *Larix olgensis* cover large areas, but a strong need exists for studies comparing species diversity and productivity in this community. The relationships between diversity and productivity are difficult to measure because the complex, dynamic situations in plantations make diversity indices and the characteristics of the various layers of biomass of different age groups and community structures difficult to analyze. Our objective was to study the indicators of diversity and biomass as well as to study the interactions between diversity and biomass in *L. olgensis* plantations, at a forest farm in Yichun, Heilongjiang Province, China. We calculated community diversity by several indices such as Sorensen's similarity, Shannon-Wiener, Pielou evenness and Margalef richness indices. Sampling harvest and statistical estimation methods were used to analyze the biomass of three layers: arbor (*L. olgensis* and other trees), understory vegetation (shrubs and herbs), and woody debris (fine woody debris, coarse woody debris and residual woody debris piles) in ten *L. olgensis* forest stands. These stands

基金项目:林业公益性行业科研专项(200904003-1);国家自然科学基金(30940014, 30571492);引进国际先进林业科学技术计划(948)(2008-4-48)

收稿日期:2013-06-20; **网络出版日期:**2014-05-30

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sunyj@bjfu.edu.cn

included areas with different successional stages such as immature, young, mid-aged, near-mature and mature; two rectangular plots were randomly established in each stand for the collection of survey data. All survey data from these plots were collected simultaneously. Space-for-time substitution, community structure, species diversity, and biomass distribution were all analyzed independently in stands of different ages; in addition, dynamics trends of these forest characteristics were simulated with allometric regression. Our research indicated that over time, 1) species composition and biodiversity characteristics of the community changed significantly. The importance value of *Ulmus pumila* L. initially increased rapidly and the dominance of *L. olgensis* declined, indicating the community was in the process of secondary succession from coniferous to conifer-broadleaf forest. Sorensen similarity index declined, the Shannon-Wiener index showed an “S” curve growth trend, but the Pielou index showed reverse “S” curve with a downward trend, and the Margalef index showed a “hump-shaped” trend. 2) Biomass of the community showed an “S” curve growth trend with the arbor, woody debris, shrub and herb layers contributing 82.41%, 15.10%, 1.69% and 0.81% of the biomass, respectively. Initially, *L. olgensis* dominated in plantations, but the proportion of *L. olgensis* within the community continued to decline over time until the population itself declined. The shrub layer will replace the herb layer's dominant position in the understory layer and the proportion of woody debris slowly declined. 3) Analysis results showed that the diversity indices were linearly correlated to biomass; the Shannon-Wiener index was better suited than the Pielou index for measuring the regression; the relationship between the Margalef index and biomass was not clear. In this paper, we analyzed internal and external relationships of species diversity and biomass of *L. olgensis* plantations thoroughly at different stages. In particular, under specific habitat conditions, both diversity and biomass were undergoing dynamic changes, which had great significance in the use of spatial resources and to the sustainable health and stable development of the community. Thus, we concluded possible curvilinear relations of species diversity and biomass would supply scientific evidence of forest ecosystem recovery and restructuring as well as provide useful information related to plantation management.

Key Words: *Larix olgensis*; plantation; community structure; species diversity; biomass

物种多样性与生态系统的功能过程密切相关,而生物量是生态系统功能的重要表现形式,研究这两个群落中最基本的量化特征的关系,是阐明物种多样性对生态系统功能作用的重要途径之一^[1]。国内外已有大量相关研究成果,以 Shannon-Wiener 指数等多样性测度指标来表征多样性与生物量的关系已经成为研究的焦点之一^[2-4],但目前针对草地较多^[5-6],而以人工林为对象的研究尚未见报道。当前一些文献研究的主要结论以及存在的问题主要是人工林群落植物多样性锐减或物种原本单一,导致地力衰退和生物产量下降等,严重影响了生态功能的发挥^[7-8]。为此,在生态学研究基础上,本文分析比较了 5 个不同龄组长白落叶松人工林的群落物种多样性与生物量,揭示物种多样性与生物量之间的相互关系,为人工林生态系统的恢复与重建提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 样地设置与调查

研究区域在伊春市东折棱河林场(128°55′—129°15′E, 46°31′—46°49′N),处于黑龙江省中部松嫩平原与小兴安岭过渡地带,属低山丘陵区域,森林土壤为暗棕壤,年平均气温 0.36℃左右,年积温 2050℃,年降水量 618mm,相对湿度 68%,年无霜期 100 d,年日照时数 2453 h,属北温带大陆性湿润性季风气候。在植物生长盛季(7、8 月份),根据营林措施相同以及立地条件相似的原则,选择典型的长白落叶松人工林群落设置标准地。所选林分林龄分布从 7—48a,分成 5 个龄组:Ⅰ未成造、Ⅱ幼龄林、Ⅲ中龄林、Ⅳ近熟林、Ⅴ成熟林。每个龄组设置 2 块 20m×30m 标准地,共计 10 块。为退耕还林地上再造林,初植密度为 1600 株/hm²,林分经历人工抚育管理及自然稀疏,现存密度为 520—1663 株/hm²,生长状况好。标准地分布海拔为 296—383m,坡度 5—

10°,均为阳坡,土层中厚。平均胸径、树高等基本特征因子见表1。林内乔木层中长白落叶松占绝对优势地位,有春榆、白桦等阔叶树种混生。林下灌木、草本发育良好,层次分明。林下木质物残体(DWM)为针阔叶树种的倒木、大枝、细枝叶等组成的细木质物(FWD)、粗木质物(CWD)和由于人为抚育堆积或自然风积形成的剩余堆积物(RP)。

表1 不同林龄长白落叶松人工林林分基本特征及调查因子

Table 1 Basic status of sampling sites of *Larix olgensis* plantation at different age

林龄 Age/a	I		II		III		IV		V	
	7	7	15	19	23	27	32	37	41	48
海拔 Altitude/m	300	299	308	296	354	304	376	383	312	309
坡度 Slope/(°)	9	8	7	7	10	5	6	6	10	9
坡向 Aspect/(°)	SW60	SW65	SE62	SW30	SW6	SE39	SE15	SW58	SE69	SE75
坡位 Position	中下	中下	下	中	下	中下	中上	中上	中下	中下
土层厚度 Soil depth/cm	40	36	45	46	45	43	40	37	52	55
平均胸径 DBH/cm	3.0	2.8	11.5	12.7	15.2	15.8	16.1	16.6	27.2	27.4
平均树高 Height/m	3.0	3.1	12.4	13.9	15.8	16.0	16.3	17.2	25.4	26.3
林分密度 Density/(株/hm ²)	1663	1647	1623	1560	1352	1114	936	783	576	520
枯损率 Mortality	0.62	0.67	0.88	2.33	2.60	3.80	5.83	6.72	2.53	2.78
郁闭度 Coverage	0.16	0.14	0.65	0.76	0.83	0.80	0.75	0.73	0.63	0.57

I、II、III、IV和V分别为长白落叶松人工林未成造、幼龄林、中龄林、近熟林和成熟林5个龄组;

I, II, III, IV and V referred to 5 successional stages such as immature, young, mid-aged, near-mature and mature of *Larix olgensis* plantations.

1.2 物种多样性数据获取

调查10块样地内乔木的种类、数量、高度、胸径(起测胸径5cm)等,其中7年生未成林地内树高>1.5m计为乔木。调查40块样方内灌木(乔木样地四个角)和160块样方内草本植物(灌木样地四个角)的种类、个体数(丛数)、高度和盖度等。根据相对密度、相对频度和相对显著度(乔木)或相对盖度(灌木、草本)计算各物种的重要值(IV),并选取所有样方的Sorensen相似性指数(S_s)、Shannon-Wiener指数(H')、Pielou均匀度指数(J)和Margalef丰富度指数(D)的平均值作为研究的基本测度指标^[9],以此了解群落结构和多样性特征,并综合度量人工林群落相似度和物种多样性水平。

$$(1) \text{重要值} \quad IV = (RD + RF + RD) / 3 \quad (1)$$

式中,IV为重要值,RD为相对密度,RF为相对频度,RD为乔木相对显著度或灌木的相对盖度。

$$(2) \text{Sorensen 相似性指数} \quad S_s = 2a / (b + c) \quad (2)$$

式中,a为2个群落的共有种数,b和c分别为2个群落各自拥有的物种数。

(3) 多样性指数

$$\text{Shannon-Wiener 多样性指数} \quad H' = 3.3219(\lg N - \frac{1}{N} \sum_{i=1}^s n_i \lg n_i) \quad (3)$$

$$\text{Pielou 均匀度指数} \quad J = (- \sum_{i=1}^s P_i \log_2 P_i) / \log_2 S \quad (4)$$

$$\text{Margalef 丰富度指数} \quad D = (S - 1) / \ln N \quad (5)$$

式中,S为样地中物种总数,N为样地中所有物种的个体数之和, n_i 为种*i*的个体数, p_i 为种*i*的相对值, $p_i = n_i / N$,3.3219是对数底2转化为10的转换系数。

1.3 生物量数据获取

根据每木调查结果在每块样地外选出2—3株标准木伐倒,共计标准木28株,分别利用“分层切割”法、“分层挖掘法”测定地上和地下根系生物量^[10]。将林木各器官样品在105℃烘干,得到含水率,并计算各器官干物质重即生物量。根据单株木各器官生物量估算模型分径级推算各器官和林分生物量。根据陈传国等人

研究成果推算其它树种生物量^[11]。采用“全部收获法”直接测定林下植被层(灌木、草本)以及木质物残体层中细木质物样方的生物量。木质物残体层粗木质物和剩余堆积物均根据两头直径、长度等因子计算的蓄积量来推算生物量^[12]。将采集的林木等各层器官样品在 105°C 烘干,得到干物质重即生物量。单株木根据各器官生物量模型估算各器官和林分生物量,林下植被层和木质物残体层生物量则根据抽样比例进行推算。

2 结果与分析

2.1 群落物种组成及结构特征

“物种-重要值表”中列出长白落叶松人工林群落主要的乔木、灌木和草本(表 2),可以看出不同龄组群落结构发生了明显的变化,优势种组成的差异直观地反映了群落的恢复、发育状况和结构多样性特征^[13-14]。乔木层中,以长白落叶松数量多,为建群种,均为人工的,其他物种为天然起源,尽管两者建群方式不同,不能定论衰退种群,但物种的分异已经有所表现。从表 2 来看 I 龄组落叶松的重要值为 83.06,而 II 龄组为 48, III 和 IV 龄组稳定在 69 左右, V 龄组略有下降(57.65)。而其它次优势和伴生树种属旺盛增长种群,随着时间推移逐渐进入了林冠层,重要值呈现增大的趋势。灌木层中,不同龄组灌木植物的重要值变化明显,早期以柳叶绣线菊、金花忍冬和野蔷薇等小型灌木为主,中期出现软木条荚蒾和毛榛,最终形成以东北山梅花、珍珠梅和毛榛为主的较为稳定的灌木种群。草本层中,宽叶山蒿等阳生性草本较早侵入并迅速发育。随着林分郁闭,林下光照减少,加之土壤阴湿,草本层逐渐演变为以白花碎米荠、蕨类、水金凤、酢浆草等湿生性优势种为主。其中苔草始终占据相对优势的地位,形成一定的种群规模。

表 2 不同龄组人工林群落主要物种的重要值

Table 2 Importance value and number of species of plantation in different age-groups

层次 Layers	物种名 Species	I	II	III	IV	V
乔木层 Arbor layer	物种数	4	5	8	13	9
	长白落叶松 <i>Larix olgensis</i>	83.06	48.00	68.31	69.53	57.65
	蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i> Fisch.	5.84				
	五角槭 <i>A. mono</i> Maxim.	5.63		9.71		
	水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i> Rupr		13.00			
	春榆 <i>Ulmus pumila</i> L.		21.00		5.46	14.08
	白桦 <i>Betula platyphylla</i>			5.37	12.91	
	鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i> var. <i>komarovii</i>					7.80
灌木层 Shrub layer	物种数	4	7	14	12	9
	柳叶绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i> L.	53.81				
	野蔷薇 <i>Rosa multiflora</i> Thunb	16.19				
	金花忍冬 <i>Lonicera Chrysantha</i> Turcz	30.00	18.29			
	软木条荚蒾 <i>Viburnum sargentii</i> koehne		31.43	27.30		
	毛榛 <i>Corylus mandshurica</i> Maxim		11.52	25.87	11.75	12.94
	珍珠梅 <i>Sorbaria kirilowii</i> (Reql) Maxim			26.83	18.61	15.90
	东北山梅花 <i>Philadelphus schrenkii</i> Rupr.				14.44	17.28
草本层 Herb layer	物种数	41	34	24	21	20
	宽叶山蒿 <i>Artemisia stolonifera</i> (Maxim.) Komar.	17.93				
	粗茎鳞毛蕨 <i>Dryopteris crassirhizoma</i> Nakai.	4.98	6.06			9.31
	蚊子草 <i>Filipendula palmata</i> (Pall.) Maxim.	10.18	6.49	8.96	8.12	
	白花碎米荠 <i>Cardamine leucantha</i> (Tausch) O. E. Schulz	3.38	18.52	6.42	12.11	
	突脉苔草 <i>Carex lanceolata</i> Boott	28.92	15.21	32.02	14.71	19.42
	水金凤 <i>Impatiens nolitangere</i> L.		10.58	6.80	15.90	12.32
	泽芹 <i>Sium suave</i> Walt			9.99	9.19	9.44
	酢浆草 <i>Oxalis corniculata</i> L.					15.91

利用群落相似性指数 S_s 对 5 个龄组群落进一步进行比较(表 3),发现乔木、林下植被及群落 S_s 指数均表现为随林龄间隔增大而降低。其中 I 龄组与其它龄组群落的 S_s 指数在 0.000—0.421 之间,表现为极不或中等不相似, I 与 II、III 龄组幼中龄林的乔木则表现为中等相似。II 与 IV、V 龄组近熟和成熟林的 S_s 指数在 0.375—0.473 之间,表现为中等不相似。III 与 V 龄组的 S_s 指数在 0.545—0.609 之间,表现为中等不相似。其它各相邻龄组的 S_s 指数在 0.517—0.692 之间,均表现为中等相似。总体而言,乔木层表现为中等相似,群落和林下植被则表现为中等不相似,群落各层物种组成存在相似性和差异性。

表 3 不同龄组长白落叶松人工林群落相似系数比较

Table 3 Sorensen similarity index of community at different age-groups

层次 Layers	I—II	I—III	I—IV	I—V	II—III	II—IV	II—V	III—IV	III—V	IV—V
乔木层 Arbor layer	0.667	0.500	0.353	0.273	0.615	0.444	0.429	0.571	0.588	0.636
灌木层 Shrub layer	0.364	0.222	0.250	0.000	0.571	0.421	0.375	0.692	0.609	0.571
草本层 Herb layer	0.400	0.400	0.387	0.341	0.517	0.473	0.407	0.578	0.545	0.634
群落整体 Community	0.421	0.379	0.358	0.230	0.543	0.457	0.405	0.609	0.571	0.619

2.2 群落物种多样性分析

由 2.1 可知不同龄组群落内部物种组成及构成方式存在差异,因此通过 Shannon-Winner 多样性指数 (H')、Pielou 均匀度指数 (J) 和 Margalef 丰富度指数 (D) 对群落物种多样性特征进行定量研究。从图 1 可以看出,乔木 H' 值造林初期较低,此后因长白落叶松优势地位的逐步衰退以及其它阔叶树的成长, H' 值呈逐步上升的趋势,但长白落叶松的优势度导致 H' 值整体偏低。乔木 J 值基本保持稳定状态,说明人工林均匀分布的格局变化较小。而 D 值则表现出单峰曲线变化,与物种组成及林木枯损变化相符。相比乔木,林下灌木和草本的 H' 值和 D 值普遍较高,且变化趋势相同,其中灌木层中, I 龄组虽然有最高的 J 值,但由于物种数目

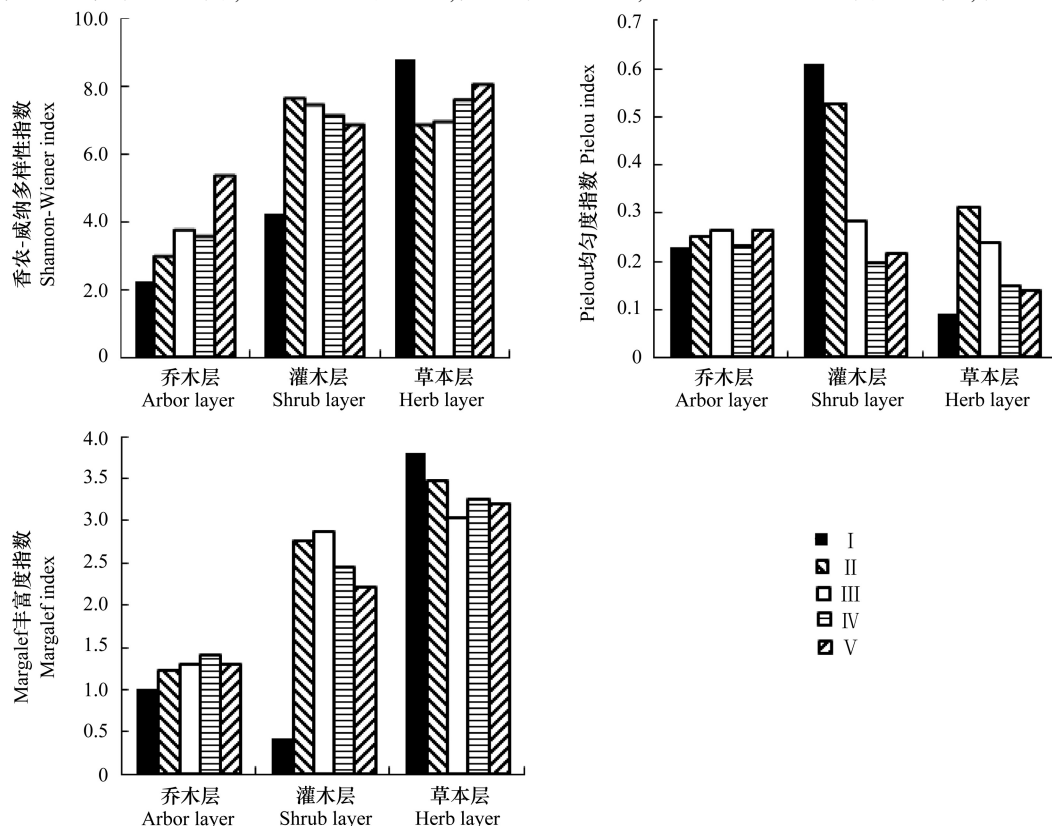


图 1 不同层次物种多样性指数变化

Fig.1 Changes on diversity index of different layers

少, H' 值和 D 值均为最低。Ⅱ龄组的 H' 值、 D 值和 J 值基本为最大, 之后 H' 值和 D 值表现为平缓的梯度下降, 而 J 值急剧下降后在Ⅳ、Ⅴ龄组保持一个稳定水平。可见, 灌木层物种先增后减、植株相对密度变小、分布越来越不均匀。草本层物种最为多样和丰富, 但受乔木及灌木的双重影响, 表现出更为复杂的变化趋势。其中草本 H' 值和 D 值均以Ⅰ龄组最大, Ⅱ、Ⅲ龄组时则迅速降低, 表现为“U”型变化, 说明草本侵入较早且建群种数量多, 林分郁闭后草本层及时表现出物种减少、相对密度变大、优势种突出的特征。而Ⅳ、Ⅴ龄组时林分密度下降, 草本层可利用空间增大, H' 值和 D 值略有上升。 J 值呈明显的单峰曲线变化趋势, 与林分郁闭度变化规律相似。研究表明, Ⅰ龄组与其它龄组差异显著, Ⅱ和Ⅲ龄组、Ⅳ和Ⅴ龄组变化趋势较为一致。Ⅲ龄组中龄林向Ⅳ龄组近熟林的过渡时期植物多样性变化大, 处于人工林经营调控的关键时期。

由图2群落水平上的多样性变化趋势可以看出, 群落 H' 值与乔木相似, Ⅴ龄组最高, Ⅰ龄组最低, 呈“S”型曲线上上升趋势。 D 值在Ⅴ龄组最低, 仅有 5.836, 而Ⅲ龄组最大, 为 7.180, 与乔木和灌木相似, 为明显的单峰曲线变化。由于乔木分布相对均匀, 林下灌木的聚集性生长决定了 J 值反“S”型曲线的下降趋势。可见, 多样性测度指标的变化反映了光热、水土环境的差异和逐步改变, 也正体现了群落的演替趋势。随着植被的发育更新对群落的养分循环、土壤性质和养分状况等产生影响, 促使环境中资源空间分配合理, 物种竞争排除增加, 又促进了植被生长, 群落总体多样性指数因而上升^[15]。研究表明, 该区域长白落叶松人工林群落平均物种数为 45.5, 平均 H' 值为 1.733, 平均 D 值为 6.4439, 平均 J 值为 0.128。

2.3 群落生物量及其变化

通过群落多样性分析可知, 在不同发育阶段群落的结构、功能与稳定性不同, 然而简单地从多样性来描述是不够的。将多样性结合生物量的分布格局和数量比例, 可以反映出更丰富的群落动态变化情况。根据调查, 长白落叶松人工林群落生物量主要包括乔木、林下植被和木质物残体 3 大方面, 可细分为长白落叶松、其它树种、灌木、草本、粗木质物、剩余堆积物和细木质物 5 个层次的生物量(表4), 不同龄组的生物量变化具有一定的规律性(图3)。首先, 林木随年龄增大出现生理学差异, 表现出明显的速生特性, 乔木生物量呈“S”型稳步增加, 与 H' 值变化相吻合。乔木层占群落总生物量的比例在Ⅰ龄组时期仅为 32.6%, 此后则稳定在 82.4% 左右, Ⅴ龄组时达 87.7%。同时长白落叶松占乔木层和群落生物量的比例逐步下降, Ⅴ龄组时仅为 46.2%, 其它树种则达到 40.5%, 进一步反映了长白落叶松种群衰退的趋势。其次, 林下植被中灌木层生物量随林龄增大呈持续增大的趋势, 草本层则先降后升, 与林分的郁闭度和密度负相关, 呈先降后升的“U”形变化规律, 与群落 D 值单峰曲线变化相反^[16]。其中, 草本生物量与 H' 值和 D 值关系紧密, Ⅰ龄组草本种类多且长势良好, 占林下生物量比例高达 99.4%。Ⅱ龄组林木冠层发育及较高的林分密度造成草本物种减少, 影响了生物量, 导致林下植被层生物量减少^[4]。随着林分密度持续下降, 生存空间和条件的利好促使灌木生长旺盛, 林下植被生产力回升, 占群落生物量比例稳定在 2.5% 左右。林下植被生物量灌木层则与多样性指数关系不

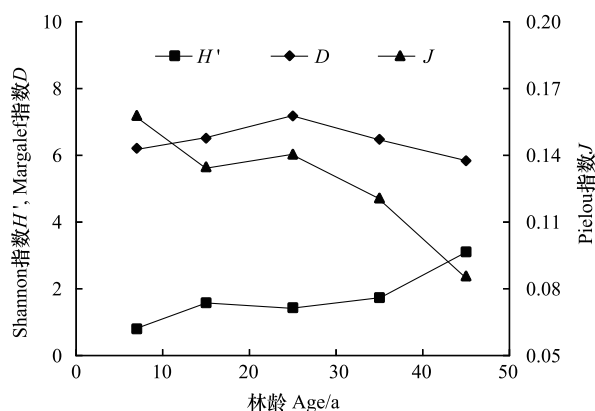


图2 不同林龄群落物种多样性、均匀度、丰富度变化

Fig.2 Diversity index of communities in different age-groups

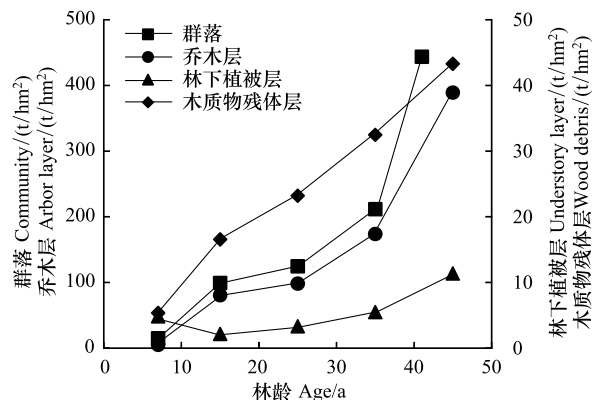


图3 不同林龄林分各层生物量变化

Fig.3 Biomass of community layers in different age-groups

大,主要种植株的迅速生长直接促使生物量增大。再次,地表木质物残体层生物量随乔木和灌草生物量增加呈单调增长趋势, H' 值对其有较好的指示作用。由于木质物通过植被生长发育过程中新陈代谢形成,细木质物生物量在地表生物量中占据主导地位,剩余堆积物次之,倒木等粗木质物最少,占群落生物量比率不足 1%。

表 4 不同龄组人工林群落生物量分配

Table 4 Distribution of different age-group communities of *Larix olgensis* plantation

项目 Items	龄组 Samples	乔木 Arbot/(t/hm ²)		林下层 Understory/(t/hm ²)		木质物残体层 Wood debris/(t/hm ²)		
		长白落叶松 <i>Larix olgensis</i>	其它树种 Other trees	灌木 Shrub	草本 Herbr	粗木质物 CWD	剩余堆积物 RP	细木质物 FWD
生物量	I	4.158	0.756	0.027	4.808	5.258	0.005	0.054
Biomass	II	64.925	15.545	0.796	1.353	15.49	0.045	1.042
	III	77.727	20.421	2.405	0.92	18.435	0.118	4.642
	IV	106.636	67.058	4.121	1.357	25.18	0.324	6.964
	V	209.087	179.861	9.206	2.147	28.679	1.011	13.596
占各层次生物 量比例 Pl	I	84.62	15.38	0.56	99.44	0.10	1.01	98.89
	II	80.68	19.32	37.04	62.96	0.27	6.30	93.43
	III	79.19	20.81	72.32	27.68	0.51	20.01	79.48
	IV	61.39	38.61	75.23	24.77	1.00	21.45	77.55
	V	53.76	46.24	81.09	18.91	2.34	31.41	66.25
占群落总生 物量比例 Pc	I	27.55	5.01	0.18	31.86	0.03	0.36	35.01
	II	65.47	15.68	0.08	2.08	0.05	1.05	15.59
	III	62.35	16.38	1.93	0.74	0.09	3.72	14.79
	IV	50.39	31.68	1.95	0.64	0.15	3.29	11.90
	V	47.14	40.55	2.08	0.48	0.22	3.06	6.47

FWD: 细木质物 Fine Woody Debris, CWD: 粗木质物 Coarse Woody Debris, RP: 剩余堆积物 Residue Pile; Pl : 各类生物量占各层次生物量比例 Proportion of layer, Pc : 各类生物量占群落总生物量比例 Proportion of community

研究得到郁闭林分的群落生物量序列为:乔木层>木质物残体层>灌木层>草本层,占群落生物量的比例分别为 82.41%、15.10%、1.69%和 0.81%。可见,乔木层生物量占据主导地位,对群落生物量影响重大,木质物残体层的贡献次于乔木层,而林下植被层比例明显偏小,与国内相关研究结果相似^[17]。I 龄组由于林木处于生长初级阶段,干物质积累缓慢;加之前地类是采伐迹地,且造林时间短,剩余木质物残体较多,木质物残体层生物量多于乔木,草本层生物量也远高于灌木,与郁闭林分群落生物量差异显著。可见,群落各层植物利用空间资源日趋分明且合理,高生产力物种的增多促使群落生物量随林龄增加而增加^[15]。同时,长白落叶松所占比例显著降低,其它树种和灌木比例上升,草本层、地表木质物层比例缓慢下降。这直接反映了人工林群落有机物质生产与积累的水平,也说明生物量与人工林立地条件及群落生物学、生态学特性有较大的相关性。

2.4 群落多样性与生物量相关性及回归模型

采用相关系数分析不同的多样性指数与生物量的相关性(表 5),对相关系数高的配对作进一步回归分析,得到相关模型(表 6)。研究表明,随林龄增加,乔木层树种增多, H' 值呈逐步上升的趋势,同时除长白落叶松外其它树种生长加快,生物量显著增加(在 V 龄组时占群落生物量的比例达到 40.5%),二者关系最密切,相关系数均高于 0.95,模型预测乔木生物量(AB)随 H' 值增大呈线性增加,正效应明显。然而,乔木层仍维持以长白落叶松为主体的均匀分布格局, J 值较平稳、 D 值单峰曲线变化的趋势与生物量线性增加的相关性较低。灌木层生物量(SB)只与 J 值的关系密切,且二者呈负相关,但 J 值对灌木层地上部分及整体生物量的预测效果差,相关系数基本在 0.5 以下地下生物量相对较稳定,可用 J 值适当预测。草本层生物量(HB)和 H' 值及 D 值都显著相关,利用它们得到的回归模型较为理想。

表 5 不同龄组人工林群落中植物多样性指数与生物量的相关系数

Table 5 Correlative coefficient of species diversity and biomass (*B*) at different age-group communities

多样性指数 Diversity Index	乔木层 Arbor layer			灌木层 Shrub layer			草本层 Herb layer			群落 Community			
	AGB	BGB	AB	AGB	BGB	SB	AGB	BGB	HB	AGB	OGB	BGB	CB
<i>H'</i>	0.959	0.956	0.959	0.271	0.503	0.320	0.849	0.986	0.907	0.982	0.919	0.987	0.982
<i>J</i>	0.463	0.502	0.469	-0.713	-0.966	-0.777	-0.606	-0.871	-0.693	-0.988	-0.948	-0.985	-0.989
<i>D</i>	0.582	0.534	0.576	0.228	0.480	0.280	0.899	0.630	0.847	-0.534	-0.285	-0.554	-0.517

AGB: 地上生物量 Above-ground biomass, BGB: 地下生物量 Below-ground biomass, AB: 乔木生物量 Arbor biomass, SB: 灌木层生物量 Shrub biomass, HB: 草本层生物量 Herb biomass, OGB: 地表生物量 Over-ground biomass, CB: 群落生物量 Community biomass

表 6 人工林群落中植物多样性指数与生物量的相关关系分析

Table 6 The relationships between species diversity and biomass of *Larix olgensis* communities

层次 Layers	组分 Components	回归方程 Regression equations	<i>R</i> ²	Sig.
乔木层 Arbor layer	地上生物量 AGB	AGB = 105.021 <i>H'</i> - 248.168	0.919	0.002 *
	地下生物量 BGB	BGB = 17.116 <i>H'</i> - 40.797	0.914	0.011
	乔木生物量 AB	AB = 122.137 <i>H'</i> - 288.964	0.919	0.001 **
灌木层 Shrub layer	地上生物量 AGB	AGB = -11.556 <i>J</i> + 6.724	0.508	0.077
	地下生物量 BGB	BGB = -3.373 <i>J</i> + 2.030	0.934	0.007 *
	灌木生物量 SB	SB = -14.930 <i>J</i> + 8.755	0.604	0.034
草本层 Herb layer	地上生物量 AGB	AGB = 1.310 <i>D</i> ² - 19.155 <i>D</i> + 70.543	0.979	0.021
	地下生物量 BGB	BGB = -0.524 <i>H'</i> - 3.260	0.971	0.002 *
	草本生物量 HB	HB = 1.416(<i>H'</i>) ² - 20.271 <i>H'</i> + 73.612	0.993	0.007 *
群落 Community	地上生物量 AGB	AGB = 149.545 <i>H'</i> - 126.664	0.976	0.002 *
	地表生物量 OGB	OGB = -509.740 <i>J</i> + 89.396	0.898	0.014
	地下生物量 BGB	BGB = 24.715 <i>H'</i> - 20.680	0.975	0.002 *
	群落生物量 CB	CB = 190.070 <i>H'</i> - 150.570	0.978	0.001 **

* 为显著, * * 为极显著

群落水平上,各组分生物量与 *H'* 值之间总的趋势成正相关,与 *J* 值成负相关,与 *D* 值之间则没有明显的相关性,采用 *H'* 值来研究二者间的关系更适宜。所得到的地上生物量 (AGB)、地下生物量 (BGB) 及各层整体生物量模型较好,生物量变化趋势随 *H'* 值的增加而增加。地表生物量 (OGB) 预测模型稍差,生物量随 *J* 值增大而减小。研究发现,群落各层次生物量与不同多样性指数关系紧密,与 *H'* 拟合的线性模型拟合较理想,且可信水平显著,可以得出研究区域内群落生物量 (CB) 随 *H'* 值增大而增加的发展趋势,随林龄增大可能到达下降阶段,而成为单峰形曲线格局。可见,多样性作为环境压力和群落竞争的指示,可以间接地反映生物量,二者之间的关系和具体采用的预估指标有关,在群落各层及整体水平上的趋势是不同的,单纯用某项指标来预测生物量是不充分的^[18-19]。

3 讨论

植物多样性与生物量的关系是当前研究热点,探讨二者的一般模式及其影响因素,是对生物多样性研究范围的扩展。群落多样性和生物量的变化主要取决于生境变化及植物的适应性,而生境变化又是通过植物的多样性特征和本身的生长发育反映出来^[20]。在人工抚育和自然稀疏作用下,适当降低林分密度让乔木保持均衡生长,同时促进林下植被更新发育,符合“中度干扰”假说。适当保留地表木质残体层有利于稳定土壤养分平衡,促进植物碳库向土壤碳库的转化^[7,21]。在适当人为抚育、调控下,乔灌木搭配的植被恢复模式有助于长白落叶松人工林演替成多样性高、生物量多且稳定性强的针阔混交林,对加速人工林生态效益的发挥具有重要意义。

目前,群落多样性与生物量间关系的影响至今还没有一致的结论,它们之间的相互关系和作用机制还不

完全清楚。从生态学的角度讲,一般模型预测存在局限性,不能仅从植物群落内部来分析,还必须结合相应的环境因子测定进行深入研究。本文的研究结果与其它国内外相关报道不是完全相符^[15],究其原因主要有:1) 本文综合而非单一使用物种丰富度、均匀度和多样性指数等多样性度量指标;2) 本文考虑了人为干扰等扰动因子对多样性和生物量产生的平行变化的影响;3) 本文以完整的地上、地表和地下生物量作为生物量度量指标,不同于只用地地上现存量作为生物量的指标;4) 多数研究者以草地、某一个群落或区域为研究对象,而本文系统探讨了5个不同龄组人工林的群落特征与生物量。总之,受各自动态变化的影响,人工林群落多样性与生物量的关系极其复杂,在短期内、小范围内很难反映,必须建立固定样地,进行综合、长期、定量的试验研究。

4 结论

本文针对长白落叶松人工林不同林龄群落进行研究,认为植被的变化主要表现为植物种多样性增大和群落生物量增加两个方面。

(1) 群落物种多样性变化 随林龄增加,长白落叶松人工林群落物种组成减少,优势种逐渐不明显,结构趋于复杂,逐渐演变成针阔混交林,且不同龄组的群落存在一定相似性和差异性。人工林群落物种组成和优势种发生强烈的生态更迭作用,乔木层中长白落叶松优势地位减弱,林下植被层中灌木更新生长迅速,草本层逐渐演变为以湿生性为主。群落 H' 值呈“S”型曲线上升趋势, J 值呈反“S”型曲线的下降趋势, D 值则为明显的单峰曲线变化,说明群落仍处于演替阶段,要达到一定的稳定程度还需较长的时间。

(2) 群落生物量变化 长白落叶松人工林未成林地群落生物量低下。随林龄增大群落生物量增加,各层生物量序列为:乔木层>木质物残体层>灌木层>草本层,占群落生物量的比例分别为 82.41%、15.10%、1.69% 和 0.81%。群落生物量内部格局变化明显,长白落叶松所占比例则显著降低,其它阔叶树树种和灌木比例上升,草本层、地表木质物残体层比例缓慢下降。经过一定时间发展形成的植物复合体稳定,能有效利用光热和水分等环境条件,生产力明显增加,生物量潜力大。

(3) 本研究依据得到的不同多样性指数与生物量的相关性,认为在研究对象为人天混种群,乔木树种混交比例不同,且忽略人为干扰历史(如抚育间伐)的情况下,多样性与生物量基本呈单调的线性增长关系,Shannon 多样性指数较之 Pielou 均匀度指数更适合作为群落生物量的度量指标,生物量与 D 值之间无明显指示作用。

参考文献(References):

- [1] Hooper D U, Vitousek P M. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277(5530): 1302-1305.
- [2] Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira M C, Diemer M, Dimitrakopoulos P G, Finn J A, Freitas H, Giller P S, Good J, Harris R, Höglberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Körner C, Leadley P W, Loreau M, Minns A, Mulder C P H, O'Donovan G, Otway S J, Pereira J S, Prinz A, Read T J, Scherer-Lorenzen M, Schulze E D, Siamantziouras A S D, Spehn E M, Terry A C, Troumbis A Y, Woodward F I, Yachi S, Lawton J H. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 1999, 286(5442): 1123-1127.
- [3] 常学礼, 鲁春霞, 高玉葆. 科尔沁沙地不同沙漠化阶段植物物种多样性与沙地草场地上生物量关系研究. *自然资源学报*, 2003, 18(4): 475-482.
- [4] Bunker D E, DeClerck F, Bradford J C, Colwell R K, Perfecto I, Phillips O L, Sankaran M, Naeem S. Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science*, 2005, 310(5750): 1029-1031.
- [5] Sternberg M, Gutman M, Perevolotsky A, Ungar E D, Kigel J. Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: a functional group approach. *Journal of Applied Ecology*, 2000, 37(2): 224-237.
- [6] 李海英, 彭红春, 王启基. 高寒矮嵩草草甸不同退化演替阶段植物群落地上生物量分析. *草业学报*, 2004, 13(5): 26-32.
- [7] 盛炜彤, 范少辉. 人工林长期生产力保持机制研究的背景、现状和趋势. *林业科学研究*, 2004, 17(1): 106-115.
- [8] 温远光, 刘世荣, 陈放, 和太平, 梁宏温, 陈婷. 桉树工业人工林植物物种多样性及动态研究. *北京林业大学学报*, 2005, 27(4): 17-22.
- [9] 刘灿然, 马克平. 生物群落多样性的测度方法. *生态学报*, 1997, 17(6): 601-610.
- [10] 孙玉军, 张俊, 韩爱惠, 王雪军, 王新杰. 兴安落叶松(*Larix gmelini*) 幼龄林生物量与碳汇功能. *生态学报*, 2007, 27(5): 1756-1762.
- [11] 陈传国, 朱俊凤. 东北主要林木生物量手册. 北京: 中国林业出版社, 1989.

- [12] David C, Linda S. Estimating down deadwood from FIA forest inventory variables in Maine. *Environmental Pollution*, 2002, 116(S1): 525-530.
- [13] 杨利民, 周广胜, 李建东. 松嫩平原草地群落物种多样性与生产力关系的研究. *植物生态学报*, 2002, 26(5): 589-593.
- [14] 于晓梅, 屈红军. 东北林区落叶松人工林群落演替趋势. *东北林业大学学报*, 2009, 37(6): 18-22.
- [15] Tilman D, Reich P B, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 2001, 294(5543): 843-845.
- [16] 林开敏, 洪伟, 俞新妥, 黄宝龙. 杉木人工林林下植物生物量的动态特征和预测模型. *林业科学*, 2001, 37(S1): 99-105.
- [17] 吴鹏飞, 朱波, 刘世荣, 王小国. 不同林龄桉-柏混交林生态系统的碳储量及其分配. *应用生态学报*, 2008, 19(7): 1419-1424.
- [18] Wilsey B J, Potvin C. Biodiversity and ecosystem function: the importance of species evenness in an old field. *Ecology*, 2000, 81: 887-892.
- [19] 王国杰, 汪诗平, 郝彦宾, 蔡学彩. 水分梯度上放牧对内蒙古主要草原群落功能群多样性与生产力关系的影响. *生态学报*, 2005, 25(7): 1649-1656.
- [20] Hooper D U, Vitousek P M. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monograph*, 1998, 68(1): 121-149.
- [21] Hudiburg T, Law B, Turner DP, Campbell J, Donato D, Duane M. Carbon dynamics of Oregon and Northern California forests and potential land-based carbon storage. *Ecological Applications*, 1998, 19(1): 163-180.