

DOI: 10.5846/stxb201706261149

张建宇, 王文杰, 杜红居, 仲召亮, 肖路, 周伟, 张波, 王洪元. 大兴安岭呼中地区 3 种林分的群落特征、物种多样性差异及其耦合关系. 生态学报, 2018, 38(13): - .

Zhang J Y, Wang W J, Du H J, Zhong Z L, Xiao L, Zhou W, Zhang B, Wang H Y. Differences in community characteristics, species diversity, and their coupling associations among three forest types in the Huzhong area, Daxinganling mountains. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(13): - .

大兴安岭呼中地区 3 种林分的群落特征、物种多样性差异及其耦合关系

张建宇^{1,2}, 王文杰^{1,2,*}, 杜红居^{1,2}, 仲召亮^{1,2}, 肖路^{1,2}, 周伟^{1,2}, 张波¹, 王洪元^{1,2}

1 东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 哈尔滨 150040

2 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130102

摘要: 准确理解天然林分群落特征及其与物种多样性耦合关系是提升天然林管理、达到多样性保护的关键。选择大兴安岭呼中地区典型落叶松林、杂木林、白桦落叶松林为研究对象, 分别对乔木层、灌木层和草本层特征(高度、胸径、冠幅、盖度等)进行调查并计算丰富度指数、多样性指数和均匀度指数, 旨在探究林分间差异及其耦合关系变化。结果表明: (1) 乔木层的树高、枝下高表现出杂木林>落叶松林>白桦落叶松林($P<0.05$); 落叶松林的胸径比白桦落叶松林和杂木林的高出 6% 和 11%; 灌木层的高度、盖度、地径、冠幅和草本层多度、盖度、高度在森林类型间均未表现出显著差异。(2) 3 个森林类型的乔、灌、草丰富度指数 R、Shannon-Wiener 指数及 Simpson 指数均表现出杂木林最大, 乔木层和草本层呈相同规律, 即杂木林>白桦落叶松林>落叶松林, 而灌木层表现出杂木林>落叶松林>白桦落叶松林; 白桦落叶松林和杂木林的乔木层均匀度 Pielou 指数和 Alatalo 指数约为落叶松林的 3 倍左右, 而在灌木层和草本层在森林类型间差异不显著($P>0.05$)。(3) 典范对应分析(CCA)结果表明林分群落特征和生物多样性关系存在明显森林类型间差异。总体表现为灌木特征(冠幅、地径)、草本层特征(盖度、多度和高度)对多样性均有较大影响; 白桦落叶松林和杂木林的胸径对多样性影响明显, 而落叶松林的乔木高度(树高、枝下高)对多样性影响较大。杂木林随着灌木盖度、草本高度的增加, 草本物种多样性降低、乔木多和灌木物种多样性增加; 而落叶松林相同的多样性变化多伴随草本高度增加、多度和盖度变小。灌木层物种多样性增加多与乔木和草本物种多样性降低相伴随, 在杂木林中同时伴随着乔木胸径和草本的盖度、多度增大、灌木冠幅变小, 而白桦落叶松林则伴随灌木冠幅和草本多度盖度的减小。以上结果表明, 林分群落特征与物种多样性存在耦合关系, 上述解耦合结果为通过维持良好森林结构、多样性保护具有实践意义。

关键词: 物种多样性; 林分群落特征; CCA 分析; 耦合关系

Differences in community characteristics, species diversity, and their coupling associations among three forest types in the Huzhong area, Daxinganling mountains

ZHANG Jianyu^{1,2}, WANG Wenjie^{1,2,*}, DU Hongju^{1,2}, ZHONG Zhaoliang^{1,2}, XIAO Lu^{1,2}, ZHOU Wei^{1,2}, ZHANG Bo, WANG Hongyuan^{1,2}

1 Key Laboratory of Forest Plant Ecology of Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences Changchun 130102, China

Abstract: Exploring the differences and coupling relationships of species diversity and stand characteristics could provide data with which to improve biodiversity and ecological services of natural forests. In this study, three typical communities of

基金项目: 十三五重点研发项目专题(2016YFA0600802); 科技基础性工作专项(2014FY110600)

收稿日期: 2017-06-26; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wjwang225@163.com

larch forest, shaw (mixed forest with various tree species), and birch-larch forest were selected at Huzhong in the Daxinganling mountains for measuring stand characteristics (height, diameter at breast height [DBH], crown width, coverage, and others), richness index, diversity indexes, and evenness indexes of the arbor layer, shrub layer, and herb layer. Canonical correspondence analysis (CCA) was used to uncover their differing associations among forest types, together with a multiple analysis of variance to detect the inter-forest differences. The results showed that (1) the height and clear tree bole height of the arbor layer differed with shaw > larch forest > birch-larch forest ($P < 0.05$); DBH of the larch forest was 6% and 11% higher than that in the birch-larch forest and the shaw, respectively. There were no significant differences in the shrub layer in the parameters of height, canopy coverage, ground diameter, crown width, as well as in the herb layer for species abundance, herb coverage, and herb height. (2) The maximum species richness, Shannon-Wiener index, and Simpson index of the arbor layer, shrub layer, and herb layer all occurred in the shaw relative to the larch forest and the birch-larch forest. Moreover, the herb layer showed the same pattern as in the arbor layer, i.e., shaw > birch-larch forest > larch forest; however, the shrub layer exhibited a different order, with shaw > larch forest > birch-larch forest. The species evenness of the arbor layer in the birch-larch forest and shaw were approximately three times that of the larch forest; however, there was no significant difference in the shrub layer and the herb layer ($P > 0.05$). (3) CCA showed that the correspondence associations between community characteristics and species diversity differed among the three forest types. In general, for all three forests the characteristics of the shrub (ground diameter and crown width) and herb layer (coverage, abundance, and height) had a substantial influence on plant species diversity. Plant diversity was significantly affected by tree DBH in the birch-larch forest and the shaw; however, it was highly significantly affected by tree height in the larch forest. With the increase of shrub coverage and herb height, herb diversity decreased; whereas decreasing herb diversity usually corresponded with increasing diversity of the arbor and shrub layer in the shaw. In the larch forest, herb height increase, together with decreases in abundance and coverage usually corresponded with a decrease in herb diversity, and increases in arbor and shrub diversity. An increase in shrub diversity was usually accompanied by a decrease in arbor and herb diversity, but corresponded with increases in tree DBH, herb abundance, and coverage, and decreases in shrub crown width in the shaw; however, it was accompanied by decreases in shrub crown width, as well as herb abundance and coverage in the birch-larch forest. Our findings highlighted that community characteristics were closely coupled with species diversity, and the above-mentioned decoupling results will favor diversity conservation through maintaining good forest structure in the Daxinganling Mountain Region, Northeast China.

Key Words: species diversity; community characteristics; coupling association; Canonical Correspondence Analysis

通过调控林分结构特征,实现物种多样性保育是森林生态系统研究的持续关注热点之一。目前,我国正处于由木材生产向森林生态建设转变的关键阶段,森林的生态效益就显得尤为重要。生态效益不是通过货币的形式直接体现的,而是通过在人类生存环境中发挥的作用以及带来的间接价值展现的^[1]。不同森林群落多样性和森林垂直结构在不同气候条件下存在差异,通过对树种混交程度调整、树种大小比例管理、垂直层数调节能够在次生林经营中模仿生态服务功能高的天然林林分,实现近自然经营^[2-3]。因此,选择典型天然林分,探讨不同林分的群落特征和物种多样性差异兼具科学意义和实践意义。

物种多样性相关表征参数包括物种丰富度指数、多样性指数及均匀度指数^[4],其中多样性指数包括对丰富度、均匀度密切相关和不敏感的 Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数^[5-6];在均匀度方面,包括基于 Shannon-Wiener 指数的均匀度指数 J_{sw} 、基于 Simpson 指数的均匀度指数 J_{si} ,同时包括与优势度关系密切的 Alatalo 均匀度指数。针对森林的林分群落特征,多区分乔木层、灌木层和草本层深入开展细致研究,以体现森林生态系统功能组植物在空间上的配置状况,也是研究生物分类、多样性、演替和合理利用的重要依据^[7]。常用的指标包括高度(树高、枝下高)、直径(地径、胸径)、冠幅大小(树冠投影大小、草本盖度)、不同树种配

比(多度等)^[8-9]。森林具有复杂的群落特征,其与物种多样性的耦合关系是林分管理的基础^[10],而 Canoco 分析中的典范对应分析(Canonical Correspondence Analysis, CCA)是解析相关耦合关系的重要工具^[11]。综合多样性相关的各种指标体系,探究其耦合关系能为制定森林生态系统经营策略、提高林分组成多样性和复杂性提供支持^[12-15]。

大兴安岭地区是我国唯一的寒温带地区,是我国重要的森林植被带,该地区具有独特生物多样性^[16]。兴安落叶松林是本区最主要的天然林分类型,而次生演替出现了大量的白桦落叶松林、杂木林,历史上本区域为我国发展提供了大量的木材资源,目前已经被划为天然林保护工程的核心区域之一。对大兴安岭地区生物多样性的研究已经在物种数量、多样性指数描述、沿海拔梯度多样性与胸径分布特征^[17]等方面获得进展。目前天然林保护区域已经由过去的择伐上层优势木获取利益^[18]转变到对林下资源的开发^[19],这种垂直作业方式的转变对植物多样性维持的影响,需要我们对群落结构与多样性关系有一个更为精确的研究。基于此,本研究选取大兴安岭地区最早成立国家级自然保护区的呼中地区作为研究对象,在对主要森林类型区分乔木层、灌木层和草本层进行细致调查基础上,研究不同森林类型间群落特征、物种多样性及其耦合关系的差异,预期为森林结构量化调整、生物多样性协同提升提供理论支撑。

1 研究地区与方法

1.1 研究区域与样地概况

研究区域位于大兴安岭呼中地区,总面积 7419.99 km²。属寒温带大陆性季风气候,昼夜温差大,年平均气温-4.3℃,最低温度-52.3℃^[20],冬季较长,无霜期 100 d 左右,夏季较短,不超过 30 d。年平均降水量 400—700 mm。土壤类型主要为棕色针叶林土,地势呈东高西低。主要树种是兴安落叶松(*Larix gmelinii*),此外还有樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、白桦(*Betula platyphylla*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)等^[21]。本次调查的森林类型主要包括白桦落叶松林、杂木林、落叶松林,这 3 个森林类型是现存森林的典型代表。其中白桦落叶松混交林,多是以白桦和落叶松为优势树种,白桦占比在 28%—49%,落叶松占比在 47%—60%之间;杂木林除了白桦和落叶松外,林分主林层还有樟子松、山杨(*Populus davidiana*)和稠李(*Padus racemosa*)等,占比 10%—30%;落叶松林以落叶松为优势树种,比例多在 90%以上。

2015 年 8—9 月展开样地调查,所选样地位于 122°83'86"—123°70'43"E;51°63'62"—52°29'67"N;海拔高度 469—982 m。调查白桦落叶松、杂木林及落叶松林分别 28 块、19 块和 29 块样地,在每个样地内设置 1 个面积为 30 m×30 m 的样方;样方调查包括样地基本情况调查、乔木层、灌木层、草本层植被调查等。乔木层调查项目包括树种、树高、枝下高、胸径,对样方内的乔木(不含胸径 2.5 cm 以下乔木)每木检尺;在乔木样方中随机选择 5 个 2 m×2 m 小样方进行灌木层物种(包括胸径小于 2.5 cm 的乔木)调查,记录灌木的种类、株数、株高、冠幅、盖度及地径,冠幅是指灌木的南北和东西方向宽度的平均值。在每个灌木层植物调查小样方内,设置一个 1 m×1 m 草本小样方(总计 5 个),调查项目包括种类、盖度、多度及高度。其中盖度是指每个种在样方内所占的面积比,多度指样方内物种个数。

1.2 物种多样性的计算

区分 3 种森林类型的乔木层、灌木层、草本层,物种多样性采用马克平等人的丰富度指数、多样性指数及均匀度指数计算公式进行计算^[22]。

丰富度指数: $R = S$

多样性指数: Shannon-wiener 指数 $H' = - \sum P_i \ln P_i$

Simpson 指数 $D = 1 - \sum P_i^2$

Pielou 均匀度指数 1: $J_{sw} = H' / \ln S$

Pielou 均匀度指数 2: $J_{si} = D / (1 - 1/S)$

$$\text{Alatalo 均匀度指数: } Ea = [1 / (\sum P_i^2) - 1] / [\exp(-\sum P_i \ln P_i) - 1]$$

式中 P_i 为第 i 种的个体数占所有种个体数的比例; S 为种 i 所在样方中物种总数。

1.3 群落特征值的计算

群落特征指标包括乔木层树高、枝下高、胸径, 灌木高度、盖度、地径和冠幅, 草本多度、盖度和高度。所有林分群落特征指标均取平均值, 在 Excel 2010 中进行平均值计算, 先计算每一样方的平均值, 再计算平行样方的平均值。

1.4 数据分析

运用 SPSS 22.0 单因素方差分析 (ANOVA) 中的最小显著差法 (LSD) 比较群落特征和物种多样性指数的均值在森林类型间的差异, 显著差异水平为 $\alpha = 0.05$ 。采用 Canoco 5.0 软件进行典范对应分析法 (CCA) 探究 3 个森林类型的群落特征和物种多样性的耦合关系, 数据采用每个样地的平均值, 同时需要对物种数据进行转换, 在数据转换对话框中选择“Log transformation”, 默认的转换公式中参数为 1。将乔、灌、草三层的物种多样性分组, 箭头代表群落结构特征, 用散点代表物种多样指数, 箭头所处的象限表示群落结构与排序轴的的相关性, 斜率越大, 与排序轴的的相关性越大; 箭头的长短表示该群落结构对物种多样性分布的影响程度。

2 结果和分析

2.1 3 个林分乔木层、灌木层和草本层特征差异比较分析

不同森林类型间各群落特征也存在着差异, 分别对 3 个森林类型间乔木层、灌木层和草本层的群落特征进行比较, 结果见表 1。

表 1 3 种林分乔木层、灌木层和草本层特征值 (平均值±标准偏差)

Table 1 The community characteristic values of tree layer, shrub layer and herb layer in 3 forest types (mean ± SD)

层 Layer	特征参数 Characteristic parameter	白桦落叶松林 Birch-larch forest	杂木林 Shaw	落叶松林 Larch forest
乔木层 Arbor	树高 TH/m	11.83±2.01c	16.13±2.76a	13.48±2.77b
	胸径 TDBH/cm	13.39±3.46a	12.82±1.96a	14.21±3.44a
	枝下高 TCBH/m	5.95±1.68b	9.95±2.62a	7.06±2.74b
灌木层 Shrub	株高 SH/m	0.49±0.38a	0.66±0.21a	0.44±0.20a
	盖度 SC/%	43.52±21.57ab	24.39±15.71c	48.84±29.45a
	地径 SGD/cm	0.96±1.28a	0.63±0.12a	0.94±0.70a
草本层 Herb	冠幅 SCD/cm	15.98±8.99a	13.96±5.09a	12.95±9.91a
	多度 HA/株	31.32±18.98a	44.57±8.70a	30.05±11.04a
	盖度 HC/%	17.22±8.05a	25.98±14.95a	16.89±10.82a
	高度 HH/cm	26.68±5.86a	24.09±5.89a	26.21±6.80a

TH: tree height, 乔木树高; TDBH: tree diameter breast height, 乔木胸径; TCBH: clear tree bole height, 乔木枝下高; SH: shrub height, 灌木株高; SC: shrub coverage, 灌木盖度; SGD: shrub ground diameter, 灌木地径; SCD: shrub crown width, 灌木冠幅; HA: herb abundance, 草本多度; HC: herb coverage, 草本盖度; HH: herb height, 草本高度。同列中不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

树高、枝下高表现为杂木林最大, 白桦落叶松林最小, 即杂木林 > 落叶松林 > 白桦落叶松林, 差异达到显著水平。而乔木层的胸径呈现落叶松林 > 白桦落叶松林 > 杂木林, 但不同森林类型间差异不显著。

3 个森林类型间灌木层特征差异不显著 ($P > 0.05$), 灌木与乔木高度规律基本一致, 杂木林最大, 落叶松林和白桦落叶松林的灌木平均高度相差不大。灌木盖度与高度呈现相反的规律, 表现杂木林显著低于落叶松林和白桦落叶松林, 分别比落叶松林和白桦落叶松林的灌木平均盖度低 51.2% 和 32.7%。而灌木地径和冠幅均是白桦落叶松林最大, 但在 3 个森林类型间的差异未达到显著水平 (表 1)。

如表 1 所示, 3 个森林类型草本层群落特征指标差异不显著 ($P > 0.05$), 白桦落叶松林的草本层多度、盖度、高度都高于落叶松林, 且落叶松林的多度和盖度最小, 杂木林的高度最小。

2.2 3 种林分乔木层、灌木层和草本层物种多样性特征比较分析

不同森林类型的物种多样性间也存在着差异,表 2 分别对 3 个森林类型间乔木层、灌木层、草本层的物种多样性指数进行比较。

3 个森林类型乔木层的丰富度指数 R 、Simpson (D) 指数和 Shannon—Wiener (H') 指数均表现出杂木林的最大,落叶松林最小,且落叶松林的多样性指数 (D 、 H') 占杂木林的 17% 和 18%,且 3 个森林类型的乔木层多样性指数的差异均达到显著水平。Pielou 均匀度指数 (J_{sw} 、 J_{si}) 和 Alatalo 均匀度指数 E_a 均表现为白桦落叶松林最大,其次是杂木林,落叶松林最小,与白桦落叶松林和杂木林差异达到显著水平,具体表现白桦落叶松林是落叶松林的 2-4 倍。

3 个森林类型灌木层的多样性指数 D 、 H' 、丰富度 R 、Pielou 均匀度指数 (J_{sw} 、 J_{si})、Alatalo 均匀度指数 E_a 呈现出杂木林>落叶松林>白桦落叶松林,且 3 种森林类型间差异不显著。

比较 3 个森林类型草本的丰富度指数 R 、 D 、 H' 、Pielou 均匀度指数 (J_{sw} 、 J_{si}) 均表现出杂木林的最大,白桦落叶松林次之,并且杂木林 R 、 D 和 H' 显著大于另外两个森林类型,白桦落叶松林与落叶松林差异不显著。3 个森林类型间均匀度差异均不显著,白桦落叶松林和落叶松林基本相同,杂木林稍大。

表 2 不同森林类型多样性指数、均匀度和丰富度指数(平均值±标准偏差)

Table 2 Richness, Diversity and Evenness indexes of different vertical layers of forest types (mean ± SD)

层 Layer	物种多样性指数 Species diversity index	白桦落叶松林 Birch-larch forest	杂木林 Shaw	落叶松林 Larch forest
乔木层 Arbor	丰富度 Richness R	2.29±0.54b	3.67±0.50a	1.68±0.61c
	Simpson 指数 D	0.40±0.13b	0.53±0.13a	0.09±0.12c
	Shannon-Wiener 指数 H'	0.61±0.13b	0.92±0.13a	0.17±0.12c
	Pielou 指数 1 J_{sw}	0.77±0.25a	0.71±0.19ab	0.23±0.25c
	Pielou 指数 2 J_{si}	0.74±0.61a	0.74±0.48ab	0.19±0.68c
	Alatalo 指数 E_a	0.82±0.22a	0.79±0.09ab	0.33±0.28c
灌木层 Shrub	丰富度 Richness R	5.04±1.45a	5.22±1.20a	5.21±2.23a
	Simpson 指数 D	0.27±0.18a	0.41±0.22a	0.32±0.19a
	Shannon-Wiener 指数 H'	0.53±0.21a	0.79±0.20a	0.58±0.19a
	Pielou 指数 1 J_{sw}	0.34±0.27a	0.50±0.26a	0.38±0.26a
	Pielou 指数 2 J_{si}	0.35±0.23a	0.52±0.18a	0.41±0.27a
	Alatalo 指数 E_a	0.54±0.16a	0.61±0.13a	0.59±0.29a
草本层 Herb	丰富度 Richness R	7.43±5.32b	15.11±7.32a	6.50±5.32b
	Simpson 指数 D	0.52±0.38b	0.72±0.40a	0.48±0.33b
	Shannon-Wiener 指数 H'	1.12±0.24b	1.75±0.11a	1.00±0.27b
	Pielou 指数 1 J_{sw}	0.59±0.25a	0.66±0.09a	0.59±0.31a
	Pielou 指数 2 J_{si}	0.63±0.23a	0.79±0.25a	0.62±0.23a
	Alatalo 指数 E_a	0.58±0.21a	0.62±0.12a	0.60±0.26a

T-R:Richness index of tree, 乔木丰富度; T-D: Simpson index of tree, 乔木 Simpson 指数; T- H' : Shannon-wiener index of tree, 乔木 Shannon-wiener 指数; T- J_{sw} : Pielou index 1 of tree, 乔木 Pielou 指数 1; T- J_{si} : Pielou index 2 of tree, 乔木 Pielou 指数 2; T- E_a : Alatalo index of tree, 乔木 Alatalo 指数; S-R: Richness index of shrub, 灌木丰富度; S-D: Simpson index of shrub, 灌木 Simpson 指数; S- H' : Shannon-wiener index of shrub, 灌木 Shannon-wiener 指数; S- J_{sw} : Pielou index 1 of shrub, 灌木 Pielou 指数 1; S- J_{si} : Pielou index 2 of shrub, 灌木 Pielou 指数 2; S- E_a : Alatalo index of shrub, 灌木 Alatalo 指数; H-R: Richness index of herb, 草本丰富度; H-D: Simpson index of herb, 草本 Simpson 指数; H- H' : Shannon-wiener index of herb, 草本 Shannon-wiener 指数; H- J_{sw} : Pielou index 1 of herb, 草本 Pielou 指数 1; H- J_{si} : Pielou index 2 of herb, 草本 Pielou 指数 2; H- E_a : Alatalo index of herb, 草本 Alatalo 指数。同列中不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

2.3 3 种林分的群落特征与物种多样性的耦合关系分析

2.3.1 白桦落叶松混交林群落特征与物种多样性的相关性

解释变量对响应变量的影响可以由解释变量与响应轴的相关性来表征(表 3)。树高 TH、灌木冠幅 SCD、

灌木地径 SGD、灌木高度 SH、草本多度 HA、草本盖度 HC 与第一轴呈正相关,胸径 TDBH、枝下高 TCBH、灌木盖度 SC 呈负相关。在第二轴的方向上,只有灌木盖度 SC 与第二轴负相关,其余指标均呈正相关。结合林分群落特征与前两轴相关性(表 3),前两轴解释了群落特征-多样性关系的 83.17%,Cauch 的研究表明前三个特征向量的贡献率占总贡献率的 40%以上,则排序效果是满意的^[23]。可以看出与第一轴相关性大的是灌木冠幅 SCD、草本盖度 HC、草本多度 HA,其中与灌木冠幅 SCD 的相关性最大,为 0.3098。而与第二轴相关性较大的有胸径 TDBH、草本盖度 HC、草本多度 HA、枝下高 TCBH,相关系数为 0.1807—0.2669(表 3)。

白桦落叶松林不同垂直结构的物种多样性指标受群落特征影响大小不一致。由图 1A 得知,随着灌木冠幅 SCD 和草本盖度 HC、多度 HA 的增加(CCA 1 轴),灌木多样性降低,而乔木和草本多样性有增加趋势,特别是乔木层植物的多样性指数和均匀度增加明显。当乔木胸径 TDBH 增大、灌木盖度 SC 减小时(CCA 2),各层的多样性指数(D')较小,而均匀度(E_a)增大。

物种多样性特征在 CCA1 轴方向上具有明显分异,而在 CCA2 轴上分异不明显。随着 CCA1 轴增加,草本和乔木物种多样性有增加趋势明显,而其降低往往对应着灌木物种多样性的整体降低(图 1A)。

表 3 群落特征 CCA 排序特征值及与前两轴相关系数

Table 3 Eigenvalue and correlation coefficients of CCA ordination first two axis with community characteristics

群落特征 Community characteristics	白桦落叶松林 Birch-larch forest		杂木林 Shaw		落叶松林 Larch forest		
	CCA1	CCA2	CCA1	CCA2	CCA1	CCA2	
乔木层 Arbor	树高 TH	0.041	0.039	-0.114	-0.305	-0.050	0.164
	胸径 TDBH	-0.034	0.267	0.031	-0.714	-0.010	0.114
	枝下高 TCBH	-0.005	0.181	-0.109	-0.067	0.235	0.068
灌木层 Shrub	株高 SH	0.221	0.132	-0.180	0.058	-0.063	-0.081
	盖度 SC	-0.035	-0.150	0.625	0.114	-0.232	-0.030
	地径 SGD	0.238	0.081	0.075	0.094	0.288	0.036
	冠幅 SCD	0.310	0.044	-0.219	0.200	-0.255	-0.153
草本层 Herb	多度 HA	0.079	0.048	0.542	-0.159	-0.063	0.449
	盖度 HC	0.290	0.262	-0.050	-0.274	0.294	-0.353
	高度 HH	0.277	0.255	-0.052	-0.356	0.218	-0.310
特征参数 Characteristic parameter							
特征值 Eigenvalues	0.026	0.012	0.031	0.006	0.043	0.011	
累积贡献率 Explained variation(cumulative)	18.33	26.51	78.93	95.20	30.37	38.45	
多样性-林分特征相关系数 Pseudo-canonical correlation	0.614	0.565	0.998	0.986	0.756	0.708	
多样性-林分特征累积贡献率 Explained fitted variation (cumulative)	57.52	83.17	79.65	96.08	66.00	83.56	

2.3.2 杂木林群落结构与物种多样性相关性

在解释变量(森林群落特征)对响应变量(物种多样性)的解释方面,前两轴能够解释多样性变化的 95.20%。解释变量(森林群落特征)沿着第一轴从右至左分别为灌木盖度 SC、草本高度 HH、胸径 TDBH、灌木地径 SGD 与第一轴呈正相关,枝下高 TCBH、树高 TH、灌木高度 SH、冠幅 SCD、草本盖度 HC、多度 HA 与第一轴呈负相关。沿着第二轴,灌木的群落特征都分布在正方向,而乔木层和草本的群落特征指标都分布在负方向上。其中,灌木的盖度 SC 和草本高度 HH 与第一轴的相关性最高,相关系数分别为 0.6245 和 0.5416,灌木冠幅 SCD 和高度 SH,乔木树高 TH 和枝下高 TCBH 与响应轴的负相关系数较高,为 -0.1092—-0.2185(表 3)。

杂木林的乔木层特征对物种多样性的影响为抑制作用,草本呈现相同的规律,即群落特征与物种多样性多呈负相关关系。随着灌木盖度 SC、草本高度 HH 的增加(CCA1 轴),草本多样性降低,而乔木层和灌木层物

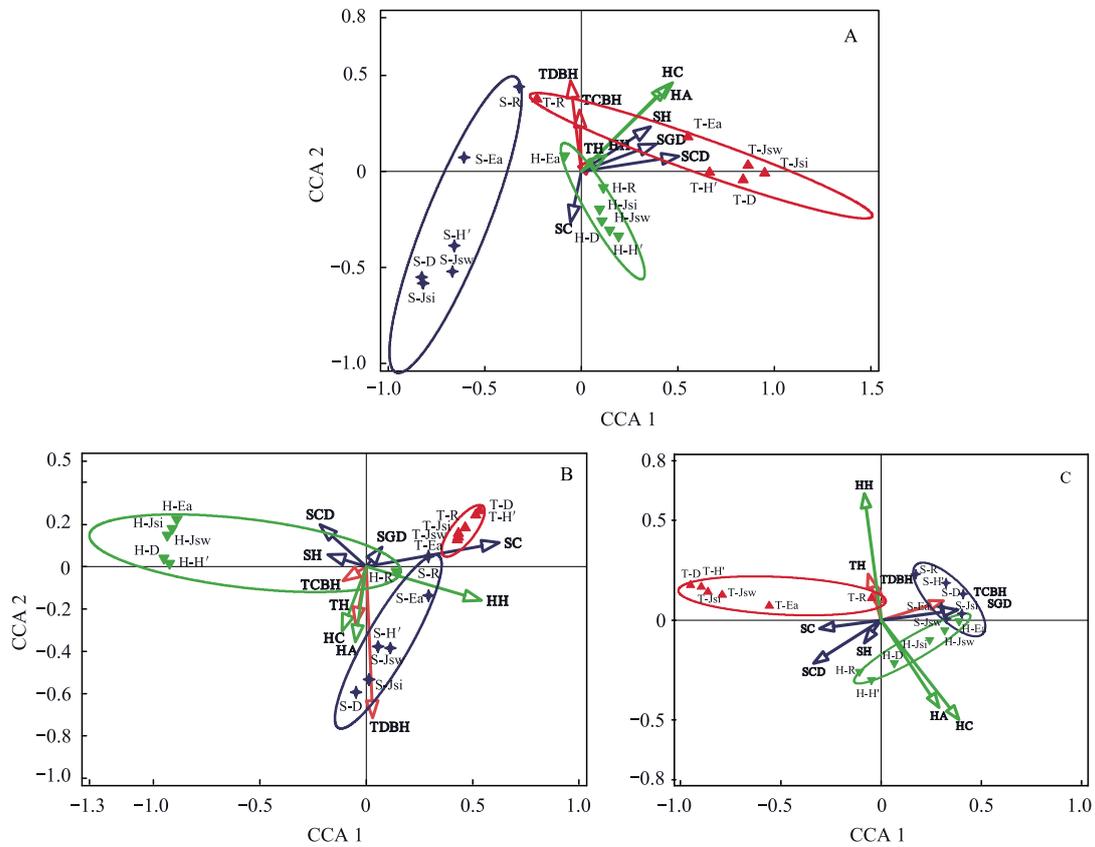


图 1 林分群落特征对多样性影响的 CCA 二维排序图

Fig.1 The two-dimensional CCA ordination diagram of effect of community characteristics on diversity indices

A, 白桦落叶松林。B, 杂木林。C, 落叶松林。箭头表示林分特征,为解释变量;实心质点表示多样性指数,为响应变量。TH; tree height, 乔木树高;TDBH; tree diameter breast height, 乔木胸径;TCBH; clear tree bole height, 乔木枝下高;SH; shrub height, 灌木株高;SC; shrub coverage, 灌木盖度;SGD; shrub ground diameter, 灌木地径;SCD; shrub crown width, 灌木冠幅;HA; herb abundance, 草本多度;HC; herb coverage, 草本盖度;HH; herb height, 草本高度。T-R: Richness index of tree, 乔木丰富度;T-D: Simpson index of tree, 乔木 Simpson 指数;T-H': Shannon-wiener index of tree, 乔木 Shannon-wiener 指数;T-Jsw: Pielou index 1 of tree, 乔木 Pielou 指数 1;T-Jsi: Pielou index 2 of tree, 乔木 Pielou 指数 2;T-Ea: Alatalo index of tree, 乔木 Alatalo 指数;S-R: Richness index of shrub, 灌木丰富度;S-D: Simpson index of shrub, 灌木 Simpson 指数;S-H': Shannon-wiener index of shrub, 灌木 Shannon-wiener 指数;S-Jsw: Pielou index 1 of shrub, 灌木 Pielou 指数 1;S-Jsi: Pielou index 2 of shrub, 灌木 Pielou 指数 2;S-Ea: Alatalo index of shrub, 灌木 Alatalo 指数;H-R: Richness index of herb, 草本丰富度;H-D: Simpson index of herb, 草本 Simpson 指数;H-H': Shannon-wiener index of herb, 草本 Shannon-wiener 指数;H-Jsw: Pielou index 1 of herb, 草本 Pielou 指数 1;H-Jsi: Pielou index 2 of herb, 草本 Pielou 指数 2;H-Ea: Alatalo index of herb, 草本 Alatalo 指数。

种多样性特征增加明显,灌木多样性的增加趋势明显低于乔木层。随着乔木胸径 TDBH 越大、灌木冠幅 SCD 表小(CCA2),灌木层物种多样性增加趋势明显,而乔木层和草本层物种多样性有减小趋势(图 1B)。

乔、灌、草物种多样性特征在群落特征排序轴上存在分异现象。在 CCA1 轴上,草本多样性降低,而木本多样性特征增加;而在 CCA2 轴上,由灌木物种多样性占主导地位向草本和木本植物多样性占主体改变(图 1B)。

2.3.3 落叶松林群落结构与物种多样性相关性

在解释变量(群落特征指标)对响应变量(物种多样性)的解释方面,前两轴累积贡献了 38.45%。第一轴与乔木枝下高 TCBH、灌木地径 SGD、草本层多度 HA 和盖度 HC 呈正相关,与其余特征呈负相关。对于第二轴,乔木层特征指标和草本高度 HH、灌木地径 SGD 与第二轴呈正相关。解释变量沿着第一轴,由右至左,灌木地径 SGD、枝下高 TCBH、灌木的盖度 SC 和冠幅 SCD 与第一轴的相关性较高,相关系数介于 -0.2546—

0.2877。针对第二轴,草本层的特征与第二轴的相关性最高,相关系数最高达到0.449(表3)。

随着乔木枝下高TCBH和灌木地径SGD的增大、灌木冠幅SCD减小(CCA1),乔木多样性越低,而灌木和草本层多样性增大;而草本越高、多度和盖度越小(CCA2),乔木和灌木层多样性越大,而草本层多样性越低。枝下高TCBH较胸径TDBH和树高TH而言,对下层植被的多样性影响明显(图1C)。

落叶松林乔、灌、草物种多样性特征在群落特征排序轴上存在分异现象。CCA1轴上明显分出木本多样性特征组,分布在最左边,而草本和灌木多样性特征,分布在CCA1轴右边,二者分异不明显。在CCA2轴上,乔、灌、草多样性特征分异不明显(图1C)。

3 讨论

3.1 不同林分间群落特征和物种多样性的差异

3种森林类型(杂木林、落叶松纯林和白桦落叶松林)中乔木层群落特征存在显著差异,而草本层和灌木层的各群落特征值无显著差异(表1),这与范文娟、刘建泉、石晓东等人对不同森林类型研究结果一致^[24-26]。具体来看,乔木层高度(树高和枝下高)呈杂木林>落叶松林>白桦落叶松林的规律。出现这种林分群落特征差异应该与树种特征以及森林采伐有关,特别是白桦落叶松混交,能够通过自然整枝能力,加重种间竞争和种内竞争^[27-29],提高林分高度生长^[30-31]。当地长期对演替顶级和主要树种落叶松的采伐,导致个体大的树种,如落叶松,大量减少^[32]。草本层与灌木层中的群落特征指标中只有灌木盖度表现出杂木林显著低于落叶松林和白桦落叶松林,其他特征值在3个森林类型中均无显著差异。造成这种现象的原因可能是在群落演化过程中,群落内部各层次之间形成的这种共存格局并没有发生较大差异^[33]。

森林植被物种多样性是群落数量特征的一个体现,我们的研究表明,在3种森林类型中,乔灌草多样性均表现出草本层>灌木层>乔木层,这与洪任辉和李凤英等人的研究结果一致^[34-35]。乔木层和草本层多样性指数D、H⁺及丰富度指数R在不同森林类型间存在明显差异,尤其是杂木林的乔木层和草本层的丰富度指数R为落叶松林的1.5—2.5倍(表2),这与赵淑清等对大兴安岭呼中地区白卡鲁山植物群落结构及其多样性研究结果一致^[17]。物种多样性依赖于空间异质性、演替阶段及演替过程对生境的改造作用^[36],使生态系统承载力发生改变,是本项目研究中所发现的多物种共存格局,而不同林型间差异明显的原因。

前人研究还表明,在北方森林群落生态系统多样性的大小通常取决于草本多样性的大小^[37-38],我们的研究也证实了草本层物种多样性在整体多样性中占有较大的比重。目前,针对大兴安岭地区关于森林空间结构的相关研究也有报道,蒋蕾对大兴安岭天然白桦林群落结构特征及其物种多样性进行了研究,发现白桦混交林具有较高的物种多样性^[39];研究大兴安岭主要森林类型林分空间结构发现白桦林出现明显的聚集分布^[40];李晓娜等研究了“天然林保护工程”对大兴安岭呼中森林年龄结构和景观格局的影响^[41];李月辉等人阐述了大兴安岭林区道路对植物多样性的影响距离^[42]。相比前人的研究,我们的研究重点探讨不同森林类型群落特征与多样性耦合关系,是对该地区林分群落特征和物种多样性相关理论研究的补充。

3.2 森林群落特征与多样性耦合关系及其对多样性保护的启示

除了上述群落特征和物种多样性在不同林分间存在明显差异外,我们发现不同森林类型间存在明显的共同特征,即:乔木层、灌木层和草本层的物种多样性特征具有明显的分异特征,三者之间存在明显的负相关关系:一层的物种多样性增加多意味其他层次物种多样性的降低(图1);此外,3个森林类型中均表现为灌木冠幅、草本层盖度和多度对多样性具有较大影响。汪媛燕和王磊等人的研究表明盖度、多度对物种丰富度具有较大影响^[43-44],张佳等^[45]研究表明灌木冠幅对草本多样性有影响。而研究表明:在3种林型中,灌木层冠幅,草本层多度,盖度与第一轴或者第二轴相关性较其他群落结构特征高,在排序图中可以看出,上述群落结构特征所对应的箭头长度也相对较长,说明对群落物种多样性影响较大(图1,表3)。且群落特征与多样性特征的耦合关系,在不同森林类型间具有明显的差异,主要表现在:白桦落叶松混交林中,灌木和草本群落特征与木本Shannon-Wiener多样性指数、Simpson多样性指数及其对应的Pielou均匀度指数呈正相关,但是

往往与灌木多样性呈现负相关。乔木层和与草本层的特征与自身物种多样性间是正关联的,而灌木层的特征(除盖度)与自身物种多样性是负关联的(图 1,表 3)。在杂木林中,灌木盖度越高,草本个体越高大,灌木冠幅越小,多意味着更高的乔木均匀度和丰富度、更低的草本多样性均匀度和丰富度;群落特征与自身物种多样性在乔木层、灌木层和草本层中基本均表现为负关联的,起主要作用的指标是乔木的胸径、树高,灌木的盖度和冠幅、草本的高度(图 1,表 3)。在落叶松纯林内,乔木多样性和均匀度越高,意味着灌木和草本多样性和均匀性越低,伴随着更大的灌木盖度、冠幅、更小的灌木直径和草本盖度和多度(图 1,表 3)。研究区域位于我国东北地区国有林区的核心区域,也是天然林保护的重点区域,对这些群落特征与多样性关系的认识,有助于更加科学的进行天然林保护,特别是植物多样性的保护。

白桦落叶松和杂木林乔木层胸径对多样性的影响显著,就这两个林分来讲,如果通过传统的择伐大树的措施(降低乔木层胸径),将有可能导致草本层和乔木层多样性、均匀度、丰富度的提高,而降低灌木层的多样性和均匀度。与此不同,落叶松林的多样性与乔木层枝下高存在紧密相关关系,在落叶松林管理过程中,整枝和调整密度等措施有可能通过影响枝下高来提升灌木多样性、均匀度和丰富度和草本均匀度^[46]。

此外,对于白桦落叶松林来讲,伴随着乔木层多样性的增加,多表现灌木层多样性的降低;相关林分结构调整,如降低草本多度、盖度以及灌木大小等措施,对于增加乔木均匀度、多样性有益,但是可能会出现灌木层的均匀度、丰富度和多样性的降低。有别于白桦落叶松林,杂木林乔木层和灌木层物种多样性的增加,多伴随草本层物种多样性的降低。落叶松林乔木层物种多样性的增加,伴随着灌木层和草本层物种多样性的降低。这些林分间的差异在未来这一林分经营以及评价应该充分注意。

目前北药开发对林下草本植物资源的影响较大,对草本资源的利用强度越来越大^[47]。研究结果发现,灌木层冠幅、草本层多度和盖度对乔灌草物种多样性均存在紧密关系,在落叶松林内,高草本多度、盖度和低的草本高度多伴随着高的草本物种多样性和低的乔木、灌木的物种多样性;而杂木林内,则会出现高的灌木物种多样性;而在白桦落叶松林中则出现于杂木林相反的趋势。我们的结果对于其草本植物资源大开发,如何影响林分乔灌草多样性、均匀度和丰富度,提供了基础数据支持。

4 结论

大兴安岭呼中地区 3 种典型的林分(杂木林、白桦落叶松林、落叶松林)间具有显著不同的群落结构和物种多样性特征,而且乔木层、灌木层和草本层表现不尽一致。乔木层的树高、枝下高不同森林类型中表现出杂木林>落叶松林>白桦落叶松林,差异达到显著水平,而灌木层和草本层林分特征在森林类型间的差异均未达到显著水平($P>0.05$)。各层结构的丰富度和多样性指数均在杂木林中最大,且在乔木层和草本层达到了显著水平,灌木层物种多样性在森林类型间差异均不显著。

通过分析群落特征和物种多样性之间的耦合关系表明二者之间存在相互影响关系,在不同森林类型中表现不尽一致。3 个森林类型中,共同的特征是灌木冠幅、草本层盖度和多度对物种多样性具有较大影响。此外,杂木林的乔木胸径和草本高度对物种多样性作用明显,而落叶松林的乔木枝下高、灌木地径和草本高度是影响与物种多样性的主要因子。对于不同森林类型林分群落特征和物种多样性耦合关系的解析,有助于科学评价,以及采用必要森林经营管理措施,达到植物多样性有效保护。

参考文献(References):

- [1] 吕忠全. 森林资源统计模型理论和方法的研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2007.
- [2] Maltamo M, Kangas A, Uutera J, Tornaiainen T, Saramäki J. Comparison of percentile based prediction methods and the Weibull distribution in describing the diameter distribution of heterogeneous Scots pine stands. *Forest Ecology and Management*, 2000, 133(3): 263-274.
- [3] 汪殿蓓, 暨淑仪, 陈飞鹏, 邢福武, 彭少麟. 深圳南山区天然森林群落多样性及演替现状. *生态学报*, 2003, 23(7): 1415-1422.
- [4] 郑元润. 大青沟森林植物群落物种多样性研究. *生物多样性*, 1998, 6(3): 191-196.
- [5] 许晴, 张放, 许中旗, 贾彦龙, 尤建民. Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数若干特征的分析及“稀释效应”. *草业科学*, 2011, 28(4): 527-531.

- [6] Magurran A E. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton: Princeton University Press, 1988.
- [7] 王泺鑫, 韩海荣, 程小琴, 康峰峰. 辽河源自然保护区油松群落结构及物种多样性. *生态学杂志*, 2016, 35(2): 314-320.
- [8] Moer M. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *Forest Science*, 1993, 39(4): 756-775.
- [9] 郝占庆, 张健, 李步杭, 叶吉, 王绪高, 姚晓琳. 长白山次生杨桦林样地: 物种组成与群落结构. *植物生态学报*, 2008, 32(2): 251-261.
- [10] 黎芳, 潘萍, 宁金魁, 赖国桢, 欧阳勋志, 徐辉, 郭丽玲, 吴自荣, 易祖滨. 飞播马尾松林分空间结构对林下植被多样性的影响. *东北林业大学学报*, 2016, 44(11): 31-35, 40-40.
- [11] 苏日古嘎, 张金屯, 张斌, 程佳佳, 田世广, 张钦弟, 刘素军. 松山自然保护区森林群落的数量分类和排序. *生态学报*, 2010, 30(10): 2621-2629.
- [12] 郑景明, 罗菊春. 长白山阔叶红松林结构多样性的初步研究. *生物多样性*, 2003, 11(4): 295-302.
- [13] 郭志华, 臧润国, 蒋有绪. 生物多样性的形成、维持机制及其宏观研究方法. *林业科学*, 2002, 38(6): 116-124.
- [14] Lindenmayer D B, Franklin J F, Fischer J. General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 2006, 131(3): 433-445.
- [15] Bordelon M A, McAllister D C, Holloway R. Sustainable forestry oregon style. *Journal of Forestry*, 2000, 98(1): 26-34.
- [16] 贾应舍, 于占华, 斯日格楞. 内蒙古大兴安岭林区生物多样性和自然保护区分析. *内蒙古林业调查设计*, 2008, 31(4): 105-108.
- [17] 赵淑清, 方精云, 朴世龙, 宗占江, 吴晓蕾, 古陶. 大兴安岭呼中地区白卡鲁山植物群落结构及其多样性研究. *生物多样性*, 2004, 12(1): 182-189.
- [18] 陈亚南. 落叶松云冷杉林空间结构多样性及择伐模型的研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2016.
- [19] 刘燕, 支玲, 刘佳. 国有林场森林资源管理绩效评价——以福建省将乐国有林场为例. *林业科学*, 2015, 51(5): 117-126.
- [20] 周道玮, 张正祥, 靳英华, 王平, 王学志. 东北植被区划及其分布格局. *植物生态学报*, 2010, 34(12): 1359-1368.
- [21] 胡海清, 魏书精, 孙龙. 1965—2010年大兴安岭森林火灾碳排放的估算研究. *植物生态学报*, 2012, 36(7): 629-644.
- [22] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 陈灵芝. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究——II 丰富度、均匀度和物种多样性指数. *生态学报*, 1995, 15(3): 268-277.
- [23] Gauch H G J. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1982.
- [24] 范文娟. 子午岭森林群落草本植物的结构特征研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010.
- [25] 刘建泉, 屈永才, 王学福, 王零, 朱高, 郭泽勇. 青海云杉群落空间结构特征研究. *干旱区资源与环境*, 2009, 23(7): 121-125.
- [26] 石晓东, 韩有志. 庞泉沟自然保护区寒温带针叶林的种群结构与分布格局. *植物科学学报*, 2008, 26(5): 489-494.
- [27] 欧阳勋志, 廖为明, 彭世揆. 天然阔叶林景观质量评价及其垂直结构优化技术. *应用生态学报*, 2007, 18(6): 1388-1392.
- [28] 苏文会, 朱晓武, 范少辉, 曾宪礼, 刘广路. 采伐对森林生态系统的影响综述. *林业资源管理*, 2017, (3): 35-40.
- [29] 张会儒, 唐守正. 森林生态采伐理论. *林业科学*, 2008, 44(10): 127-131.
- [30] Hao Z Q, Zhang J, Song B, Ye J, Li B H. Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 2007, 252(1/3): 1-11.
- [31] Li L, Huang Z L, Ye W H, Cao H L, Wei S G, Wang Z G, Lian J Y, Sun I F, Ma K P, He F L. Spatial distributions of tree species in a subtropical forest of China. *Oikos*, 2009, 118(4): 495-502.
- [32] Guo Y L, Lu J M, Franklin S B, Wang Q G, Xu Y Z, Zhang K H, Bao D C, Qiao X J, Huang H D, Lu Z J, Jiang M X. Spatial distribution of tree species in a species-rich subtropical mountain forest in central China. *Canadian Journal of Forest Research*, 2013, 43(9): 826-835.
- [33] Wang Q G, Bao D C, Guo Y L, Lu J M, Lu Z J, Xu Y Z, Zhang K H, Liu H B, Meng H J, Jiang M X, Qiao X J, Huang H D. Species associations in a species-rich subtropical forest were not well-explained by stochastic geometry of biodiversity. *PLoS One*, 2014, 9(5): e97300.
- [34] 洪仁辉, 薛杨, 王小燕, 李敦禧, 林之盼, 宿少锋. 文昌 8 个森林群落结构与物种多样性研究. *热带农业科学*, 2015, 35(10): 51-56.
- [35] 李凤英, 纪桂琴, 石福臣. 凉水国家级自然保护区森林群落结构及物种多样性分析. *南开大学学报: 自然科学版*, 2009, 42(3): 38-45.
- [36] 鱼腾飞, 冯起, 司建华, 席海洋, 陈丽娟. 黑河下游额济纳绿洲植物群落物种多样性的空间异质性. *应用生态学报*, 2011, 22(8): 1961-1966.
- [37] 李俊涛, 谭晓京, 蔡体久, 罗传文, 马玉心. 凉水国家级自然保护区森林群落林下物种多样性. *北京林业大学学报*, 2007, 27(S2): 266-271.
- [38] Rey B, Jose M. Patterns of diversity in the strata of boreal montane forest in British Columbia. *Journal of Vegetation Science*, 1995, 6(1): 95-98.
- [39] 蒋蕾, 刘兆刚. 大兴安岭天然白桦林群落结构特征及其物种多样性. *森林工程*, 2014, 30(4): 12-17.
- [40] 董灵波, 刘兆刚, 李凤日, 蒋蕾. 大兴安岭主要森林类型林分空间结构及最优树种组成. *林业科学研究*, 2014, 27(6): 734-740.
- [41] 李晓娜, 朱莉莉, 贺红土, 郭瑞超, 李旭辉. “天然林保护工程”对大兴安岭呼中森林的中长期影响. *北方园艺*, 2015, (24): 195-200.
- [42] 李月辉, 胡远满, 常禹, 李秀珍, 布仁仓, 胡长河, 王春林. 大兴安岭林区道路对植物多样性的影响域. *应用生态学报*, 2010, 21(5): 1112-1119.
- [43] 汪媛燕, 王立, 满多清. 民勤绿洲荒漠过渡带群落特征及其物种多样性研究. *四川农业大学学报*, 2014, 32(4): 355-361.
- [44] 王磊, 高贤明, 孙书存. 岷江上游人工油松林群落空间结构: 物种丰富度和盖度. *林业科学*, 2004, 40(6): 8-12.
- [45] 张佳, 李生宇, 靳正忠, 雷加强. 防护林下草本植物层片物种多样性与环境因子的关系. *干旱区研究*, 2011, 28(1): 118-125.
- [46] 雷相东, 陆元昌, 张会儒, 张则路, 陈晓光. 抚育间伐对落叶松云冷杉混交林的影响. *林业科学*, 2005, 41(4): 78-85.
- [47] 钟昌福, 王玉芳, 王岩, 邱立红. 大兴安岭国有林区北药开发的思考. *福建林业科技*, 2006, 33(4): 243-245.