

DOI: 10.5846/stxb201709101629

李尚益,方晰,陈金磊,李雷达,辜翔,刘兆丹,张仕吉.人为干扰对中亚热带森林生物量及其空间分布格局的影响.生态学报,2018,38(17): - .
Li S Y, Fang X, Chen J L, Li L D, Gu X, Liu Z D, Zhang S J. Effects of different degrees of anthropogenic disturbance on biomass and spatial distribution in
Subtropical forests in Central Southern China. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(17): - .

人为干扰对中亚热带森林生物量及其空间分布格局的影响

李尚益¹, 方 晰^{1,2,*}, 陈金磊¹, 李雷达¹, 辜 翔¹, 刘兆丹¹, 张仕吉¹

1 中南林业科技大学生命科学与技术学院, 长沙 410004

2 湖南会同杉木林生态系统国家野外科学观测研究站, 会同 438107

摘要:为揭示不同程度的人为干扰对中亚热带森林生物量及其空间分布格局的影响机制,在湘中丘陵区 4 种处于不同程度的人为干扰、地域相邻的植物群落: 榿木-南烛-满山红灌草丛(LVR)、榿木-杉木-白栎灌木林(LCQ)、马尾松-石栎-榿木针阔混交林(PLL)、石栎-红淡比-青冈常绿阔叶林(LAG)设置固定样地,结合植物群落调查,采用收获法和建立主要树种各器官生物量相对生长方程,测定和估算群落生物量。结果表明:(1)随着人为干扰程度减弱,群落总生物量呈显著的指数函数增长($P < 0.05$),地上部分、地下部分生物量表现为异速生长,LAG 与 PLL 乔木层生物量差异不显著($P > 0.05$),4 个群落灌木层生物量及其各器官、地上部分、地下部分生物量均呈先增加后下降的变化特征,草本层生物量及其地上部分、地下部分生物量先下降再增高,凋落物层现存量总体上呈增加趋势;(2)不同程度的人为干扰,群落生物量的空间分布格局不同,LVR 群落灌木层、草本层生物量相当,LCQ 群落灌木层生物量占明显优势,草本层生物量下降,PLL 和 LAG 群落乔木层生物量占绝对优势,灌木层、草本层和凋落物层生物量占群落总生物量低于 10%;(3)群落总生物量与树种多样性指数呈显著的正相关($P < 0.05$),与土壤有机碳、全氮、水解氮、有效磷含量呈显著的正相关($P < 0.05$),表明不同程度的人为干扰造成群落树种多样性、土壤养分含量的变化,是导致群落生物量变化的主要因素。

关键词:湘中丘陵区;灌草丛;灌木林;针阔混交林;常绿阔叶林;物种多样性

Effects of different degrees of anthropogenic disturbance on biomass and spatial distribution in Subtropical forests in Central Southern China

LI Shangyi¹, FANG Xi^{1,2,*}, CHEN Jinlei¹, LI Leida¹, GU Xiang¹, LIU Zhaodan¹, ZHANG Shiji¹

1 School of Life Science and Technology, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

2 Huitong National Field Station for Scientific Observation and Research of Chinese Fir Plantations Ecosystem in Hunan Province, Huitong 438107, China

Abstract: This study sought to assess the effects and underlying mechanisms of anthropogenic disturbance on biomass and spatial distribution pattern in subtropical forests in central southern China. Four types of forests were chosen in a hilly area of the central Hunan Province, China, including: 1) *Loropetalum chinense-Vaccinium bracteatum*.-*Rhododendron mariesii*. scrub-grass-land (LVR), 2) *Loropetalum chinense-Cunninghamia lanceolata-Quercus fabri* shrubbery (LCQ), 3) *Pinus massoniana-Lithocarpus glaber-Loropetalum chinense* coniferous-broad leaved mixed forest (PLL) and 4) *Lithocarpus glaber-Cleyera japonica-Cyclobalanopsis glauca* evergreen broad-leaved forest (LAG), which all suffered different degrees from human disturbances. According to the community characteristics, three or four standard plots were established and the standing biomass for the herb, shrub, and tree layers were investigated. Total harvesting method and allometric equations of biomass were established for the dominant tree species. The results showed that: (1) the total biomass increased

基金项目:林业公益性行业科研专项资助(201504411);国家林业局林业软科学研究项目资助(2014—R11)

收稿日期:2017-09-10; 网络出版日期:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fangxizhang@sina.com

exponentially with decreased anthropogenic disturbances ($P < 0.05$), while the aboveground and belowground biomass showed allometric patterns. Among different layers, the biomass in the arbor layer in LAG and PLL were not significantly different ($P > 0.05$), while the biomass for the shrub layer, either for different organs or the aboveground and belowground parts, increased first and then decreased in the forest stages. The biomass for the herb layer showed the opposite trend, declining first and then increasing. The standing litter crops increased gradually with declining degrees of disturbance. (2) With different degrees of human disturbance, the spatial allocation pattern of standing biomass showed high variety. The shrub and herb layers were in the dominant position in LVR community, and the biomass of the shrub layer in LCQ community showed higher contributions, while that of the herb layer declined. In PLL and LAG community, however, the biomass of the arbor layer had an absolute advantage, while the biomass in shrub, herb, and litter layers accounted for less than 10%. (3) The correlation analysis showed that total biomass was significantly positively correlated with species diversity index, contents of soil organic carbon, total nitrogen, hydrolytic nitrogen, and available phosphorus, suggesting that the change of community tree species diversity and soil nutrient content were the main causes affecting the change of community biomass during different degrees of anthropogenic disturbances.

Key Words: hilly area of Hunan Province; scrub-grass-land; shrubbery; coniferous-broad leaved mixed forest; evergreen broad-leaved forest; species diversity

森林生物量是研究和评价森林生态系统结构与功能过程最基本的参数,不仅能揭示森林生态系统能量平衡、养分循环和生产力等功能过程的变化规律^[1-3],而且能反映生态系统功能的强弱,对研究森林生态系统碳循环过程和全球气候变化具有重要意义^[4-7]。20世纪70年代初,在国际生物学计划(International Biological Programme, IBP)和人与生物圈计划(Man and the Biosphere Programme, MAB)^[8]推动下,森林生物量研究迅速发展,研究方法和技术多样,生物量估算准确度不断提高,特别是20世纪90年代国际地圈—生物圈计划(International-Geosphere-Biosphere Programme, IGBP)的实施以及国际社会对全球气候变化的关注,森林生物量研究再次成为现代生态学研究热点。目前,森林生物量研究已在个体、种群、群落、生态系统、景观、区域、生物圈等多个尺度上进行了研究^[9-10],基于样地调查^[11-12]、遥感技术^[6]、激光雷达技术^[2]和生态过程模型^[13]对不同地理种源^[11-13]、发育阶段^[11,14]和自然地带^[15-17]的生态系统生物量的估算,也有围绕气候、环境、资源等人类社会生产实践的生态系统生物量动态变化研究^[18-19]。但基于样地调查数据,对不同程度的人为干扰和保护对森林生物量影响的研究仍少见报道。

中国亚热带地区水热条件优越,森林类型多样和物种丰富^[20],是中国重要的农林业生产基地,也是中国森林受人类干扰最早和最为严重的地区之一。常绿阔叶林是该地区的地带性植被类型,是亚热带陆地生态系统的重要组成部分^[21-22],但由于人为干扰严重,取而代之的是大面积的次生林、次生灌丛和灌草丛等^[23],群落结构趋于简单,抗外界干扰能力下降、涵养水源和土壤肥力质量减弱等特征。研究森林生态系统结构和功能过程对不同程度人为干扰程度的响应,无疑对揭示森林生态系统在人为干扰下的退化机制,探讨退化植被恢复和重建具有理论和实践双重意义。目前国内多数研究将重点放在不同程度的人为干扰和保护对群落结构和物种多样性^[24-28],土壤肥力质量和蓄水能力^[29-31]等方面的研究,在人为干扰对森林生物量影响方面的研究,也主要集中在人为经营管理措施(如采伐、抚育间伐、造林、施肥等)对人工林生物量影响的研究^[32-35],而对处于不同程度人为干扰程度的次生林、次生灌丛和灌草丛生物量的比较研究很少,对揭示人为干扰对森林生态系统结构与功能过程的影响机制仍缺乏相关数据。为此,本研究以湘中丘陵区4种处于不同程度人为干扰的植物群落: 榿木(*Loropetalum chinense*)-南烛(*Vaccinium bracteatum*)-满山红(*Rhododendron mariesii*)灌草丛、榿木-杉木(*Cunninghamia lanceolata*)-白栎(*Quercus fabri*)灌木林、马尾松(*Pinus massoniana*)-石栎(*Lithocarpus glaber*)-榿木针阔混交林和石栎-红淡比(*Cleyera japonica*)-青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)常绿阔叶林为对象,研究不同程度的人为干扰后森林群落生物量的空间分布格局及其影响因素,为探讨人为干扰后的森林生态恢复机制,为准确地反映人类活动与森林生态功能过程的关系,以及为促进中亚热带森林植被恢复与保护、环境与经济

可持续发展提供科学依据。

1 研究地概况

研究地设置在湖南省长沙县(113°17′—113°27′E, 28°23′—113°24′N), 两地空间距离约为 28 公里, 地处幕连九山脉中支连云山脉的余脉, 地形起伏较大, 海拔高度为 100—550 m, 坡度多在 20°—30°之间, 属于典型的低山丘陵地貌。该区年平均气温 17.0℃, 7—8 月份极端高温 40℃, 1 月份极端低温 -11℃, 雨量充沛, 相对湿度较大, 年降水量 1412—1559 mm, 降雨集中在 4—7 月份, 为中亚热带东南季风湿润气候。土壤以板岩和页岩发育而成的红壤为主, 地理位置和自然条件决定了该区地带性植被为中亚热带常绿阔叶林, 属于湘中湘东山丘盆地栲(*Castanopsis fargesii*)林、马尾松林、毛竹(*Phyllostachys heterocycla*)林、油茶(*Camellia oleifera*)林及农田植被区的幕阜、连云山山地丘陵植被小区。由于该区人为干扰(采伐、火烧)频繁, 强度各异, 原生天然植被常绿阔叶林破坏比较严重, 形成了多种处于不同程度的人为干扰植物群落(灌草丛、灌木林、马尾松针阔混交林、常绿阔叶林)以及以杉木、马尾松、湿地松(*Pinus elliottii*)为主的人工林群落, 为中亚热带森林群落恢复(或演替)及其相关研究提供了场所。

2 研究方法

2.1 样地设置

在地域相邻, 海拔、坡度、坡向以及土壤、气候条件基本一致, 处于不同人为干扰程度的 4 种植物群落: 櫟木-南烛-满山红灌草丛、櫟木-杉木-白栎灌木林、马尾松-石栎-櫟木针阔混交林、石栎-红淡比-青冈常绿阔叶林(分别简称为: LVR、LCQ、PLL 和 LAG, 下同)内设置长期定位观测样地: LVR 群落设置 4 个 20 m×20 m 样地, LCQ 群落设置 3 个 20 m×20 m 样地; PLL、LAG 群落均设置 3 个 30 m×30 m 样地。4 种植物群落的人为干扰的基本概况如下:

(1) LVR 群落(严重干扰): 1965 年冬炼山、人工全垦整地, 1966 年春营造的马尾松人工纯林, 经营期间无施肥历史, 1990 年皆伐后, 多年遭到反复砍伐、火烧、放牧活动。2012 年后, 停止各种人为干扰。

(2) LCQ 群落(较重干扰): 1965 年冬炼山、人工全垦整地, 1966 年春营造的杉木人工纯林, 经营期间无施肥历史, 1988—1989 年皆伐后, 每隔 3—5 年择伐一次。2004 年后, 停止择伐。

(3) PLL 群落(中度干扰): 20 世纪 70 年代初, 天然常绿阔叶林采伐后, 自然恢复为 39% 针叶树马尾松, 25% 常绿阔叶树石栎, 11% 櫟木和 23% 其他树种组成的针阔混交林。

(4) LAG 群落(无明显人为干扰): 20 世纪 60 年代初以来, 无明显人为干扰, 保存比较完好, 现为 69% 常绿阔叶树(其中 38% 石栎, 18% 红淡比和 5% 青冈)和 31% 其他树种组成的常绿阔叶林。

2.2 样地群落调查

2016 年 10—11 月落叶树种落叶前完成, 采用样方调查法进行群落调查, 所有植物均鉴定到种。(1) 在 LVR 每块样地, 沿对角线均匀设置 4 个 2 m×2 m 样方调查灌木层、草本层植物, 记录植物名称、株数、多度、盖度、平均高度和生活型等。(2) 在 LCQ 每块样地, 沿对角线均匀设置 4 个 5 m×5 m 样方调查灌木层植物, 记录植物名称、株数、多度、盖度、树高和生活型, 对树高高于 1.5 m 的灌木, 按照一定顺序编号挂牌, 测定胸径(DBH)、树高、冠幅、枝下高、健康状态; 对树高低于 1.5 m 的灌木, 测定地径、树高; 草本层植物调查与 LVR 草本层植物的调查相同。(3) 在 PLL、LAG 每块样地, 对树高高于 1.5 m 的木本植物, 按照一定顺序编号挂牌, 记录植物名称及其所在层次, 测定胸径、树高、冠幅、活枝下高、健康状态; 灌木层、草本层植物调查与 LCQ 样地灌木层、草本层植物的调查相同。

计算 4 种植物群落木本植物的密度、平均胸径、平均树高, Shannon-Wiener 多样性指数等特征指标。4 种植物群落的基本特征及其主要树种组成如表 1 所示。

表 1 样地的基本特征
Table 1 Stand characteristics of the four forest types

群落类型 Community type	优势植物 Dominant plants	组成比例 Composition proportion/%	木本植物密度 Density of woody plants/ (株/hm ²)	多样性指数 Diversity index	平均胸径 Average DBH/cm	平均树高 Average tree height/m	海拔 Elevation/m	坡向 Slope aspect	坡度 Slope
灌木-南烛-满山红灌 草丛 LVR	榿木 <i>Loropetalum chinense</i>	34.48							
	南烛 <i>Vaccinium bracteatum</i>	21.55							
	满山红 <i>Rhododendron mariesii</i>	12.07	18125	0.87	—	0.85 (0.3—1.8)	120—131	东南	18°
	白栎 <i>Quercus fabri</i>	7.76							
	板栗 <i>Castanea mollissima</i> 其他(8种) Others(8 species)	5.17 18.97							
榿木-杉木-白栎灌 木林 LCQ	榿木 <i>Loropetalum chinense</i>	17.47							
	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	14.85							
	白栎 <i>Quercus fabri</i>	12.66	7633	1.06	2.74 (1.0—9.8)	3.37 (1.5—6.5)	120—135	西北	22°
	南烛 <i>Vaccinium bracteatum</i>	12.66							
	木姜子 <i>Litsea pungens</i> 其他(16种) Others(16 species)	11.35 31.01							
马尾松-石栎-榿木针 阔混交林 PLL	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	39.69							
	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	25.52							
	榿木 <i>Loropetalum chinense</i>	11.06	17629	1.91	5.70 (1.0—28.0)	6.54 (1.5—20.0)	135—160	西南	20°
	红淡比 <i>Cleyera japonica</i>	3.59							
	连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i> 其他(22种) Others(22 species)	3.11 17.03							
石栎-红淡比-青冈常 绿阔叶林 LAG	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	38.78							
	红淡比 <i>Cleyera japonica</i>	18.70							
	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	5.82	19970	2.29	5.63 (1.0—40.0)	5.75 (1.5—20.0)	200—260	东南	22°
	青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	5.36							
	格药枥 <i>Eurya muricata</i> 其他(31种) Others(31 species)	5.06 26.28							

LVR: *Loropetalum chinense*-*Vaccinium bracteatum* -*Rhododendron mariesii* scrub-grass-land, LCQ: *Loropetalum chinense*-*Cunninghamia lanceolata*-*Quercus fabri* shrubby, PLL: *Pinus massoniana*-*Lithocarpus glaber*-*Lithocarpus chinensis* coniferous-broad leaved mixed forest, LAG: *Lithocarpus glaber*-*Cleyera japonica*-*Cyclobalanopsis glauca* evergreen broad-leaved forest

2.3 生物量的测定

在样地群落调查基础上,采用收获法测定群落生物量,2016年10—11月落叶树种落叶前完成。4种群落生物量具体的测定方法如下:

2.3.1 櫟木-南烛-满山红灌草丛

在每块样地的4条边界外围随机设置1个2 m×2 m样方,记录样方中灌木、藤本植物名称、株(丛)数和草本植物名称、丛数。收割样方内的全部植物,同种灌木分为叶、枝、干、根,同种藤本植物分为叶、干和根,同种草本植物分为地上部分和地下部分,测定鲜重。将同样地的4个样方同种植物相同器官混合均匀,采集分析样品(约取0.5 kg)。

同时,设置1个1 m×1 m样方,根据地表凋落物层的分层标准^[36],按未分解层、半分解层、已分解层收集样方内全部的凋落物,测定鲜重。将同样地的4个样方同一分解层的凋落物混合均匀,采集分析样品(约取1.0 kg)。

将分析样品置于80℃下烘至恒重,测定含水率。根据分析样品的含水率计算各样方干物质重量,估算样地单位面积群落的生物量。

2.3.2 櫟木-杉木-白栎灌木林

根据LCQ样地群落调查数据,计算每块样地树高高于1.5 m的每种灌木平均胸径、平均树高,确定为平均标准木。在每块样地的外围,每种灌木分别选取3株平均标准木,按叶、枝、干、根测定平均标准木的鲜重,采集同一样地3株平均标准木叶、枝、干、根的分析样品(约取0.5 kg,每树种每一器官3个重复),用于含水率测定和各组分的干物质重量的换算。根据各树种9株平均标准木各组分生物量与胸径、树高的关系,构建各种灌木各组分生物量的相对生长方程(表2),计算各种灌木单株生物量。

对树高低于1.5 m灌木层、藤本层、草本层、地表凋落物层生物量的测定,与LVR群落相同。结合样地群落调查数据,估算样地单位面积群落各组分的生物量。

2.3.3 马尾松-石栎-櫟木针阔混交林

根据PLL样地群落调查数据,计算每块样地每一树种的平均胸径、平均树高,在每块样地外围,每一树种分别选取3株平均标准木(即每一树种9个重复),按“分层切割法”在1.3、3.6 m处和以后2 m为1个区分断开,树梢部分不足1 m的作梢头处理,分别测定每株平均标准木叶、枝、干鲜重;地下树根采用挖掘法测定生物量,以树桩为中心在1.5 m为半径范围进行圆柱形挖掘,深度直至挖出完整的主根,按细根(<0.2 cm)、小根(0.2—0.5 cm)、粗根(0.5—2.0 cm)、大根(>2.0 cm)和根头测定树根鲜重,采集各级根系分析样品。同一样地同树种3株平均标准木各组分混合均匀后采集分析样品(约取0.5 kg,各组分3个重复)。同样,由各树种各组分含水率换算成干重,每一树种根据9株平均标准木各组分生物量与胸径、树高的关系,建立各树种各组分生物量的相对生长方程(表2),计算各乔木树种单株生物量;结合样地群落调查数据,估算单位面积每种树种各组分生物量。

2.3.4 石栎-红淡比-青冈常绿阔叶林

乔木层生物量估算:根据LAG群落调查数据,采用PLL建立的马尾松、石栎、红淡比各器官生物量相对生长方程分别估算马尾松、石栎、红淡比单株生物量,采用Ouyang等^[37]建立的青冈各组分生物量的通用生长方程(表2)估算青冈单株生物量,采用刘雯雯等^[38]建立的区域尺度杉木各器官生物量通用相对生长方程(表2)估算杉木单株各器官生物量,其他落叶阔叶树种、常绿阔叶树种单株各器官生物量分别采用Ouyang等^[37]建立的落叶阔叶林、常绿阔叶林各组分的通用生长方程(表2)进行估算;结合群落调查数据估算样地单位面积各组分生物量。

PLL、LAG群落灌木层、藤本层、草本层、地表凋落物层生物量的测定和估算,与LVR群落的测定方法相同。

2.3.5 相对生长方程的建立

研究表明,主干比较明显的树种,以树高H(m)、胸径D(cm)或 D^2H 作为自变量可以很好地预测其生物

量。本研究样地的乔木和灌木多为主干较为明显的树种,因此以各树种各组分生物量 $W(g)$ 为因变量,以树高 $H(m)$ 、胸径 $D(cm)$ 为自变量^[39-40],选用线性函数(1)、指数函数(2)、对数函数(3)和幂函数(4)进行拟合^[41],根据判定系数 R^2 的大小选取最优相对生长方程。

$$y = ax + b \quad (1)$$

$$y = ab^x \quad (2)$$

$$y = a + b \ln x \quad (3)$$

$$y = ax^b \quad (4)$$

群落各层次地上部分生物量是由叶、枝、干(或茎)生物量之和构成,地下部分生物量是由根系生物量构成;整个群落地上部分生物量是由各层次地上部分生物量之和构成,地下部分生物量是由各层次根系生物量与地表凋落物层现存量之和构成。

2.4 土壤样品的采集、处理及分析方法

在 2016 年 4 月、6 月、10 月采集土壤样品。采集土壤样品时,将每个固定样地对角线分成 3 等份,在每一等份中间设置 1 个采样点(即每一固定样地布置 3 个采样点),清除采样点地上植物和死地被物,挖掘土壤剖面,按 0—10、10—20、20—30 cm 分层,从下至上采集土壤样品,并观察和记录土壤的颜色,同时用环刀法测定土壤容重。在室内清除土壤样品中动植物残体、石砾后,将同一固定样地的 3 个采样点同一土层样品等量混合均匀,约取 2 kg(每种植物群落每一土层构成 3—4 个重复),自然风干后,分别过 2、1、0.25 mm 土壤筛保存于样品瓶中备用。过 2 mm 土壤筛的土壤样品用于测定土壤颗粒组成,过 1 mm 土壤筛的用于测定 pH、水解氮、速效磷和速效钾含量,过 0.25 mm 土壤筛的用于测定有机碳、全氮、全磷、全钾含量。

土壤颗粒组成用吸管法测定,根据国际土壤质地分类标准划分土壤质地^[42],pH 用土水比 1:2.5pH 计法测定,有机碳用重铬酸钾—浓硫酸水合加热法测定,全氮用 KN580 全自动凯氏定氮仪测定,全磷用碱熔—钼锑抗比色法测定,全钾用火焰分光光度计法测定,水解氮用碱解扩散法测定,速效磷用双酸浸提 UV-5100B 紫外可见分光光度比色法测定,速效钾用醋酸铵浸提—火焰光度法测定^[42]。不同植物群落土壤理化性质如表 3 所示。

2.5 数据统计分析

采用 Excel 2010 和 SPSS 21.0 进行数据统计处理,用 ANOVA 单因素方差分析方法分析同一组分(或同一器官)生物量不同群落之间的差异显著性($P < 0.05$),用 Bivariate 相关分析方法分析样地生物量与样地树种多样性指数、土壤养分含量的相关性。

3 结果与分析

3.1 不同人为干扰程度森林群落生物量的空间分配格局

3.1.1 乔木层生物量的分配

从表 4 可以看出,随着人为干扰程度减弱,乔木层生物量增加,LAG 比 PLL 提高了 17.86%,其中 LAG 枝、干、根生物量比 PLL 分别提高了 3.53%、20.57%和 55.52%,而叶生物量下降了 30.18%,地上部分生物量增加了 12.54%,但无论是乔木层生物量还是同一组分生物量,两个群落之间的差异均不显著($P > 0.05$)。PLL、LAG 乔木层各组分生物量的分配格局基本一致,均表现为:干最高,占乔木层生物量的 59.13%—60.48%,其次是枝,占 17.87%—20.34%,再次是根,占 12.38%—16.34%,叶最小,仅占 5.31%—8.15%;地上部分生物量占乔木层生物量的 83.66%—87.62%,明显高于地下部分(根)。表明人为干扰程度减弱,有利于乔木层生长,特别有利于地下根系的生长,但对各组分生物量的空间分配格局影响不大。

3.1.2 灌木层生物量的分配

如表 5 所示,4 个群落灌木层生物量、各组分生物量以及地上部分、地下部分生物量均呈现出随着人为干扰程度减弱,先增加后下降的变化趋势,LCQ 均为最高,且与 LVR、PLL、LAG 差异显著($P < 0.05$),但 LVR、PLL、LAG 之间差异均不显著($P > 0.05$)。

表 2 主要树种各组分生物量的相对生长方程
Table 2 Relative growth equations of different components biomass of the main tree species

群落类型 Community type	层次 Layer	树种 Species	叶 Leaf	枝 Branch	干 Stem	根 Root
灌木-杉木-白栎灌 木林 LCQ	灌木层	榿木 <i>Loropetalum chinense</i>	$W_L = 3.6451D^2H + 23.806 (R^2 = 0.9063, P < 0.01)$	$W_B = 68.835e^{0.0653D^2H} (R^2 = 0.9361, P < 0.01)$	$W_S = 183.35e^{0.0421D^2H} (R^2 = 0.9974, P < 0.01)$	$W_R = 15.887D^2H + 122.24 (R^2 = 0.9251, P < 0.01)$
		杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	$W_L = 99.654e^{0.0724D^2} (R^2 = 0.8484, P < 0.01)$	$W_B = 60.734e^{0.0654D^2} (R^2 = 0.9087, P < 0.01)$	$W_S = 69.651 \ln(D^2) - 1275.5 (R^2 = 0.9981, P < 0.01)$	$W_R = 283.41H - 207.98 (R^2 = 0.8876, P < 0.01)$
		白栎 <i>Quercus fabri</i>	$W_L = 93.995 \ln(H) + 67.777 (R^2 = 0.8486, P < 0.01)$	$W_B = 96.326 \ln(D^2H) + 71.774 (R^2 = 0.9663, P < 0.01)$	$W_S = 14.646D^2H + 199.63 (R^2 = 0.9990, P < 0.01)$	$W_R = 223.55 \ln(D^2H) + 20.502 (R^2 = 0.9751, P < 0.01)$
		南烛 <i>Vaccinium bracteatum</i>	$W_L = 37.689 \ln(D^2H) + 67.245 (R^2 = 0.9991, P < 0.01)$	$W_B = 94.287 \ln(D^2H) + 70.024 (R^2 = 0.8930, P < 0.01)$	$W_S = 28.751D^2H + 93.238 (R^2 = 0.9964, P < 0.01)$	$W_R = 16.979D^2H + 552.98 (R^2 = 0.9999, P < 0.01)$
		木姜子 <i>Litsea pungens</i> Hemsl.	$W_L = 21.396e^{0.1003D^2} (R^2 = 0.9754, P < 0.01)$	$W_B = 89.889 D^2 - 315.73 (R^2 = 0.8141, P < 0.01)$	$W_S = 234.54 D^2 - 801.66 (R^2 = 0.8225, P < 0.01)$	$W_R = 104.19e^{0.1712D^2} (R^2 = 0.9324, P < 0.01)$
		满山红 <i>Rhododendron mariesii</i>	$W_L = 128.49 \ln(H) - 27.847 (R^2 = 0.9999, P < 0.01)$	$W_B = 108.19e^{0.3375D^2} (R^2 = 0.9314, P < 0.01)$	$W_S = 79.85e^{0.5883D^2} (R^2 = 0.9223, P < 0.01)$	$W_R = 139.92e^{0.4406D^2} (R^2 = 0.9649, P < 0.01)$
		格药枥 <i>Eurya muricata</i>	$W_L = 82.87 \ln(D^2H) + 63.537 (R^2 = 0.6783, P < 0.01)$	$W_B = 279.77e^{0.005D^2H} (R^2 = 0.9791, P < 0.01)$	$W_S = 25.363D^2H - 165.85 (R^2 = 0.9999, P < 0.01)$	$W_R = 52.678D^2H - 774.93 (R^2 = 0.9997, P < 0.01)$
		马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	$W_L = 3.392 D^2H - 1098.5 (R^2 = 0.7512, P < 0.01)$	$W_B = 9.7248 D^2H - 3716.6 (R^2 = 0.8334, P < 0.01)$	$W_S = 15.619 D^2H + 5983.8 (R^2 = 0.7875, P < 0.01)$	$W_R = 2.7576 D^2H + 658.2 (R^2 = 0.8696, P < 0.01)$
		石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	$W_L = 1.5588 D^2H + 622.46 (R^2 = 0.9970, P < 0.01)$	$W_B = 4.3569 D^2H + 822.27 (R^2 = 0.9708, P < 0.01)$	$W_S = 0.5041 D^2H + 2934.7 (R^2 = 0.9537, P < 0.01)$	$W_R = 1.5011 D^2H + 878.59 (R^2 = 0.8037, P < 0.01)$
		榿木 <i>Loropetalum chinense</i>	$W_L = 17.088 D^2H - 434.52 (R^2 = 0.9694, P < 0.01)$	$W_B = 25.141 D^2H - 513.19 (R^2 = 0.8150, P < 0.01)$	$W_S = 42.117 D^2H - 467.12 (R^2 = 0.7673, P < 0.01)$	$W_R = 13.951 D^2H - 115.53 (R^2 = 0.9917, P < 0.01)$
马尾松-红淡比-青冈 针阔混交林 PLL	乔木层	红淡比 <i>Cleyera japonica</i>	$W_L = 4.1278 D^2H + 2.936 (R^2 = 0.9459, P < 0.01)$	$W_B = 4.7442 D^2H + 122.5 (R^2 = 0.8378, P < 0.01)$	$W_S = 32.98 D^2H - 1161 (R^2 = 0.8403, P < 0.01)$	$W_R = 4.5443 D^2H + 106.77 (R^2 = 0.8315, P < 0.01)$
		连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	$W_L = 40.211 \ln(H) + 58.598 (R^2 = 0.8437, P < 0.01)$	$W_B = 75.413 \ln(H) + 102.26 (R^2 = 0.8674, P < 0.01)$	$W_S = 81.555 H^{0.7005} (R^2 = 0.8280, P < 0.01)$	$W_R = 97.574 \ln(H) + 174.85 (R^2 = 0.8092, P < 0.01)$
		青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> [37]	$\ln W_L = 2750 \ln(D) - 5.394 (R^2 = 0.9300, P < 0.01)$	$\ln W_B = 2835 \ln(D) - 4.837 (R^2 = 0.9430, P < 0.01)$	$\ln W_S = 0.9920, P < 0.01$	$\ln W_R = 2948 \ln(D) - 4.957 (R^2 = 0.9800, P < 0.01)$
		杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> [38]	$\ln W_L = 1.469 \ln(D) - 24.467 (R^2 = 0.6626, P < 0.01)$	$\ln W_B = 1.9962 \ln(D) - 3.7132 (R^2 = 0.7790, P < 0.01)$	$\ln W_S = 2.5835 \ln(D) - 3.3529 (R^2 = 0.9282, P < 0.01)$	$\ln W_R = 2.0532 \ln(D) - 3.1667 (R^2 = 0.8940, P < 0.01)$
		落叶阔叶树 Deciduous broad-leaf [37]	$\ln W_L = 2599 \ln(D) - 6.234 (R^2 = 0.7390, P < 0.01)$	$\ln W_B = 2691 \ln(D) - 4.724 (R^2 = 0.9180, P < 0.01)$	$\ln W_S = 2501 \ln(D) - 2.772 (R^2 = 0.9620, P < 0.01)$	$\ln W_R = 2282 \ln(D) - 3.272 (R^2 = 0.8720, P < 0.01)$
		常绿阔叶树 Evergreen broad-leaf [37]	$\ln W_L = 2.013 \ln(D) - 3.760 (R^2 = 0.7910, P < 0.01)$	$\ln W_B = 2.375 \ln(D) - 3.406 (R^2 = 0.9390, P < 0.01)$	$\ln W_S = 2.419 \ln(D) - 2.428 (R^2 = 0.9250, P < 0.01)$	$\ln W_R = 2.343 \ln(D) - 3.329 (R^2 = 0.9290, P < 0.01)$

W_L, W_B, W_S, W_R 分别表示树叶、树枝、树干、树根的生物量 (kg/hm^2), H 表示树高 (m), D 表示胸径 (cm)

表 3 不同森林群落土壤的理化性质

群落类型 Community type	土层深度 Soil layer/cm	容重 Bulk density/ (g/cm ³)	<0.002mm 颗粒 百分含量 Soil particle size fractionation <0.002 mm/%	土壤颜色 与质地 Soil color and texture	pH	SOC/ (g/kg)	TN/ (g/kg)	TP/ (g/kg)	TK/ (g/kg)	水解氮 Hydrolysis N/ (mg/kg)	速效磷 Available P/ (mg/kg)	速效钾 Available K/ (mg/kg)
柃木-南烛-满山红	0—10	1.37 ± 0.12a	5.13 ± 5.13a	暗红-红棕粉壤土	4.39 ± 0.12a	14.72 ± 2.34a	0.72 ± 0.25a	0.17 ± 0.16a	8.42 ± 1.27a	19.26 ± 9.66	2.08 ± 0.66a	40.96 ± 27.64a
灌草丛 LVR	10—20	1.59 ± 0.07a	4.73 ± 5.75a	暗红-红棕粉壤土	4.67 ± 0.14a	5.74 ± 1.22a	0.34 ± 0.25a	0.12 ± 0.03a	10.14 ± 3.86a	7.21 ± 3.85a	1.41 ± 0.57a	27.50 ± 20.81a
	20—30	1.61 ± 0.07a	1.92 ± 0.64a	红棕-黄棕粉壤土	4.83 ± 0.07a	3.43 ± 0.34a	0.25 ± 0.22a	0.11 ± 0.04a	10.23 ± 2.56a	6.24 ± 4.14a	1.30 ± 0.54a	25.19 ± 16.56a
柃木-杉木-	0—10	1.34 ± 0.17a	9.66 ± 4.16ab	黑棕-黄棕粉壤土	4.71 ± 0.12b	19.75 ± 5.64ab	1.16 ± 0.27b	0.12 ± 0.03a	7.61 ± 1.48a	39.44 ± 20.64a	2.57 ± 1.05b	55.57 ± 39.54a
白栎灌木林 LCQ	10—20	1.50 ± 0.05a	11.01 ± 7.02a	黑棕-黄棕粉壤土	4.88 ± 0.14a	8.47 ± 0.53ab	0.54 ± 0.18b	0.10 ± 0.03a	8.21 ± 1.61a	12.05 ± 12.41a	1.87 ± 0.71b	29.12 ± 19.39a
	20—30	1.48 ± 0.11a	10.39 ± 10.26bc	红棕-棕黄粉壤土	5.02 ± 0.16a	6.61 ± 1.87ab	0.43 ± 0.26b	0.09 ± 0.02a	8.04 ± 1.66a	9.02 ± 6.64a	1.90 ± 0.70b	28.26 ± 17.69a
马尾松-石栎-	0—10	1.16 ± 0.30a	17.65 ± 9.47b	暗黄-红棕粘壤土	4.19 ± 0.16ac	31.09 ± 5.14bc	1.44 ± 0.22b	0.15 ± 0.05a	7.99 ± 2.35a	43.42 ± 30.30a	2.48 ± 0.94b	41.96 ± 31.83a
柃木针阔混交林	10—20	1.43 ± 0.17a	9.29 ± 3.36a	暗黄-红棕粉壤土	4.35 ± 0.14b	13.32 ± 4.96bc	0.68 ± 0.42b	0.13 ± 0.06a	8.08 ± 2.39a	19.77 ± 16.28	2.04 ± 0.42b	30.01 ± 24.58a
PLL	20—30	1.45 ± 0.18a	7.85 ± 4.73ab	棕黄-红棕粉壤土	4.40 ± 0.07b	7.81 ± 3.18bc	0.43 ± 0.23b	0.11 ± 0.06a	8.47 ± 2.14a	15.02 ± 14.43a	1.66 ± 0.75b	32.15 ± 30.13a
石栎-红淡比-	0—10	1.28 ± 0.08a	18.25 ± 2.46b	黑棕-暗棕粘壤土	3.99 ± 0.06c	36.57 ± 11.05c	2.29 ± 0.81c	0.25 ± 0.05a	9.01 ± 1.44a	124.80 ± 67.86b	2.80 ± 0.88c	39.30 ± 25.64a
青冈常绿	10—20	1.44 ± 0.01a	21.53 ± 2.07b	黑棕-暗棕粘壤土	4.29 ± 0.11b	15.82 ± 3.17c	1.21 ± 0.28c	0.20 ± 0.04a	8.90 ± 1.85a	47.91 ± 19.33b	2.52 ± 0.87c	23.71 ± 13.74a
阔叶林 LAG	20—30	1.46 ± 0.03a	16.51 ± 3.82c	黄棕-红棕粘壤土	4.30 ± 0.13b	12.03 ± 3.15c	1.00 ± 0.30c	0.19 ± 0.04a	9.73 ± 2.13a	27.10 ± 12.81b	2.30 ± 1.39c	21.51 ± 12.41a

不同字母表示同一土层不同森林群落类型之间差异显著 ($P < 0.05$)

表 4 乔木层生物量及其组分分配/(kg/hm²)

Table 4 Biomass and its allocation among various components in the arbor layer

群落类型 Community type	地上部分 Aboveground				地下部分 Underground	合计 Total
	叶 Leaf	枝 Branch	干 Stem	小计 Subtotal	根 Root	
PLL	9864.89±2217.40a (8.15)	24617.70±5266.69a (20.34)	71560.81±10820.39a (59.13)	106043.40±16554.98a	14987.24±3595.70a (12.38)	121030.64±19698.12 a
LAG	7577.66±3074.65a (5.31)	25486.51±11028.73a (17.87)	86280.19±25018.88a (60.48)	119344.36±13133.56a	23308.19±4909.13a (16.34)	142652.55±43136.34a

括号内的数据为百分率(%),不同字母表示同一组分不同森林群落之间差异显著($P<0.05$)

表 5 灌木层生物量及其组分分配/(kg/hm²)

Table 5 Biomass and its allocation among various components in the shrub layer

群落类型 Community type	地上部分 Aboveground				地下部分 Underground	合计 Total
	叶 Leaf	枝 Branch	干 Stem	小计 Subtotal	根 Root	
LVR	419.85±375.06a (19.12)	472.71±505.21a (21.53)	448.53±435.68a (20.42)	1341.08±737.23a	854.97±716.14a (38.93)	2196.06±1440.18a
LCQ	1610.81±1123.08b (11.28)	2388.24±1481.36b (16.74)	5511.93±4769.20b (38.63)	9510.99±7252.63b	4757.69±3087.43b (33.34)	14268.67±10279.55b
PLL	314.87±153.51a (13.00)	383.27±233.50a (15.83)	665.23±462.86a (27.47)	1363.37±842.30a	1058.30±906.91a (43.70)	2421.67±1744.72a
LAG	243.17±128.93a (20.94)	491.43±172.06a (42.31)	—	734.60±362.32a	426.83±208.03a (36.75)	1161.43±496.90a

不同干扰程度群落的灌木层各组分生物量分配格局不同。LVR 根生物量最大,占其灌木层生物量的 38.93%,其次是枝和干,分别占 21.53%和 20.43%,叶最小,仅占 19.12%;LCQ 各组分生物量依次为:干>根>枝>叶,分别占其灌木层生物量的 38.63%、33.34%、16.74%、11.28%;PLL 依次为:根>干>枝>叶,分别占其灌木层生物量的 43.70%、27.47%、15.83%、13.00%;LAG 枝(包括干)生物量最高,占其灌木层生物量的 42.31%,其次是根,占 36.75%,而叶最低。4 个群落地上部分生物量显著高于地下部分($P<0.05$),占其灌木层生物量 56.25%—66.66%,LCQ 群落地下部分生物量占其灌木层生物量的百分比最低,仅为 33.34%(表 5)。

3.1.3 草本层生物量的分配

从表 6 可以看出,LVR 草本层生物量及其地上部分、地下部分生物量均为最高,其次是 LCQ 和 LAG,而 PLL 最低,呈现出随着干扰程度减弱先下降再升高的趋势,但 4 个群落之间的差异均不显著($P>0.05$)。LVR、PLL 和 LAG 地下部分生物量高于地上部分,其中 LVR 地上部分与地下部分差异显著($P<0.05$),而 PLL、LAG 差异不显著($P>0.05$);LCQ 地下部分低于地上部分,但差异也不显著($P>0.05$)。

表 6 草本层生物量及其组分分配/(kg/hm²)

Table 6 Biomass and its allocation among various components in the herb layer

群落类型 Community type	地上部分 Aboveground	地下部分 Underground	合计 Total
LVR	903.37±590.48a(43.47)	1174.58±884.86a(56.53)	2077.95±1468.73a
LCQ	726.31±166.10a(52.63)	653.85±472.46a(47.37)	1380.16±417.57a
PLL	274.36±358.64a(49.00)	285.52±475.41a(51.00)	559.88±832.47a
LAG	616.20±135.20a(48.08)	665.37±132.32a(51.92)	1281.57±134.56a

3.1.4 地表凋落物层现存量

如表 7 所示,凋落物层现存量及各分解层凋落物现存量总体上随着干扰程度减弱而逐渐增加,其中 LVR 与 LCQ、PLL、LAG 差异显著($P<0.05$),但 LCQ、PLL、LAG 之间差异不显著($P>0.05$)。LCQ、PLL 和 LAG 凋落

物层现存量表现为:已分解层>半分解层>未分解层,而 LVR 则表现为:半分解层>已分解层>未分解层。未分解层凋落物现存量占其凋落物层现存量的百分比随着人为干扰程度减弱没有明显的变化,半分解层呈下降趋势,已分解层呈增大趋势。表明随着人为干扰程度减弱,未分解层凋落物向半分解层和已分解层迁移速率增大,有利于土壤养分的归还。

表 7 地表凋落物层现存量/(kg/hm²)

Table 7 Biomass of litter layer

群落类型 Community type	未分解层 Litter	半分解层 Fermentation	已分解层 Humus	合计 Total
LVR	256.83±202.97a (28.18)	339.07±277.03a (37.20)	315.48±175.31a (34.62)	911.38±653.89a
LCQ	1303.59±61.68b (27.15)	1731.39±603.80b (36.06)	1766.87±541.15b (36.79)	4801.84±1030.28b
PLL	1451.37±157.67b (28.53)	1671.22±757.17b (32.85)	1964.58±369.48b (38.62)	5087.17±1246.08b
LAG	1047.49±524.43b (27.00)	1194.84±218.12b (30.80)	1637.47±631.91b (42.20)	3879.80±1171.53b

3.1.5 群落生物量的空间分配

从表 8 可以看出,LAG 群落生物量最高,分别是 PLL、LCQ、LVR 的 1.15、7.23 和 28.73 倍,且 LAG、PLL 与 LCQ、LVR 差异显著($P<0.05$),LCQ 与 LVR 差异显著($P<0.05$),但 LAG 与 PLL 差异不显著($P>0.05$),随着干扰程度减弱,群落生物量呈显著的指数函数增长($y=1927e^{1.191x}$, $r=0.9594$, $P<0.05$)。不同干扰程度群落生物量的空间分布格局不同。LVR 灌木层生物量最高,占群落生物量的 42.35%,草本层次之,占 40.07%,凋落物层现存量最低。LCQ 灌木层生物量最高,占群落生物量的 69.98%,其次是地表凋落物层,占 23.32%,草本层最低。PLL、LAG 乔木层生物量最高,占群落生物量的 93.74%—95.76%,占有绝对优势,其次是凋落物层,占 2.60%—3.94%,再次是灌木层,占 0.78%—1.89%,草本层最低,仅占 0.43%—0.86%。与 LVR 相比,LCQ 灌木层、凋落物层生物量显著增加($P<0.05$),但草本层生物量明显下降;与 LCQ 相比,PLL、LAG 乔木层生物量取代了灌木层的优势地位,而 PLL、LAG 灌木层生物量显著下降($P<0.05$),草本层、凋落物层生物量变化不大($P>0.05$);LAG 乔木层生物量的优势比 PLL 更为明显。表明群落上层生物量是各群落总生物量的主要来源,且随着人为干扰程度减弱,群落上层生物量变化显著,优势逐渐增强,群落下层生物量变化较小,优势逐渐减弱。

表 8 不同干扰程度群落生物量的空间分配/(kg/hm²)

Table 8 Space allocation of biomass in different degrees of human disturbance communities

群落类型 Community type	乔木层 Arbor layer	灌木层 Shrub layer	草本层 Herb layer	凋落物层 Litter layer	合计 Total
LVR	—	2196.06±1440.18a (42.35)	2077.95±1468.73a (40.07)	911.38±653.89a (17.58)	5185.39±270.25a
LCQ	—	14409.53±10279.55b (69.98)	1380.16±417.57a (6.70)	4801.84±1030.28b (23.32)	20591.53±9728.92b
PLL	121030.64±19698.12a (93.74)	2434.98±1744.72a (1.89)	559.88±832.47a (0.43)	5087.17±1246.08b (3.94)	129112.67±19713.49c
LAG	142652.55±43136.34a (95.76)	1161.43±496.90a (0.78)	1281.57±134.56a (0.86)	3879.80±1171.53b (2.60)	148975.35±43906.43c

从图 1 可以看出,4 个群落地上部分、地下部分生物量均随着人为干扰程度减弱而增加,从 LVR 到 LAG,地上部分生物量增加了 118450.7 kg/hm²,提高了 5277.47%,地下部分增加了 25339.26 kg/hm²,提高了 861.61%。表明随着人为干扰程度减弱,群落地上部分、地下部分生物量表现为异速生长。LVR 地下部分生物量比地上部分高 31.03%,LCQ 地上部分与地下部分相差不大,PLL 和 LAG 地上部分分别比其地下部分高

402.76%和326.78%。从LVR、LCQ到PLL、LAG,地上部分生物量占其群落生物量的百分比也呈现增加的趋势,而地下部分呈下降趋势。

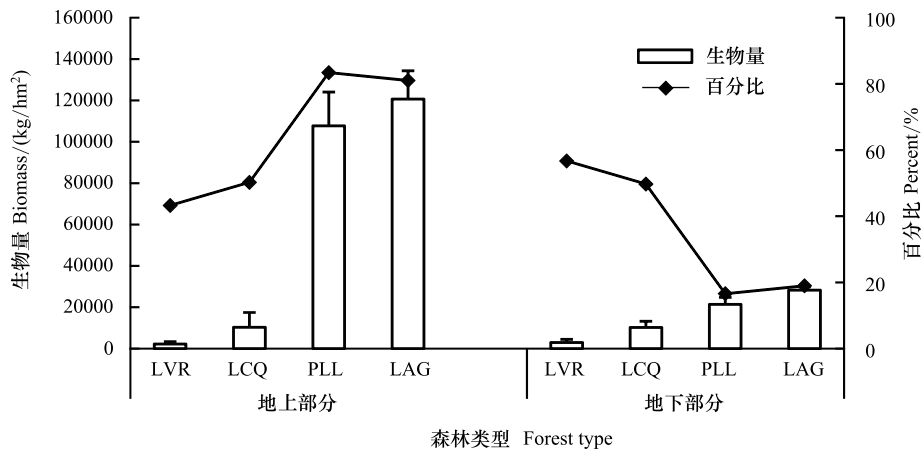


图1 不同干扰程度群落地上部分生物量和地下部分生物量的分配

Fig.1 The distribution of aboveground biomass and underground biomass in different degrees of human disturbance communities

LVR: *Loropetalum chinense-Vaccinium bracteatum-Rhododendron mariesii* scrub-grass-land, LCQ: *Loropetalum chinense-Cunninghamia lanceolata-Quercus fabri* shrubbery, PLL: *Pinus massoniana-Lithocarpus glaber-Loropetalum chinense* coniferous-broad leaved mixed forest, LAG: *Lithocarpus glaber-Cleyera japonica-Cyclobalanopsis glauca* evergreen broad-leaved forest

3.2 不同程度的人为干扰群落生物量与物种多样性的关系

从表9可以看出,群落总生物量与物种多样性指数呈显著正相关(相关系数为0.554, $P < 0.05$)。地上部分、地下部分生物量分别与物种多样性指数呈弱显著的正相关(相关系数分别为0.551和0.550, P 分别为0.051和0.052)。

3.3 不同程度的人为干扰群落生物量与土壤养分含量的相关性

如表9所示,群落总生物量、地上部分、地下部分生物量分别与0—30 cm 土层有机碳、全氮、水解氮含量呈极显著正相关($P < 0.01$),其中,与土壤有机碳含量呈现出最强的正相关性(相关系数为0.875—0.912),与速效磷含量呈显著正相关($P < 0.05$),与全磷含量呈正相关,但不显著($P > 0.05$),与全钾、速效钾含量不存在显著相关性($P > 0.05$)。

表9 群落生物量与物种多样性指数、土壤养分含量的相关系数

Table 9 The correlation coefficient of community biomass and species diversity index, soil nutrient concentration

因子 Factors	物种多样性指数 Species diversity index	有机碳 SOC	全氮 TN	全磷 TP	全钾 TK	水解氮 Hydrolysis N	速效磷 Available P	速效钾 Available K
地上部分生物量 Aboveground biomass	0.551	0.875 **	0.774 **	0.519	-0.035	0.847 **	0.591 *	-0.046
地下部分生物量 Underground biomass	0.550	0.912 **	0.859 **	0.508	-0.128	0.912 **	0.635 *	-0.027
群落总生物量 Community total biomass	0.554 *	0.886 **	0.792 **	0.520	-0.050	0.861 **	0.601 *	-0.043

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01, n = 13$

4 结论与讨论

4.1 不同程度的人为干扰对群落生物量的影响

群落生物量与植物多样性的关系一直是陆地生态系统的研究热点之一^[43],但至今还没有一致的结论,两

者之间的相互作用机制还不完全清楚^[44]。研究表明,在人天混种群中,乔木树种混交比例不同,在忽略人为干扰历史(如抚育间伐)的情况下,随着林龄增加,乔木层树种增多,物种多样性指数增大,生物量显著增加,多样性与生物量基本呈单调的线性增长关系^[44]。土壤养分与植物生长密切相关,土壤养分含量直接影响群落的生产力,土壤养分越充足,群落生产力越高^[45-47]。本研究中,随着人为干扰程度减弱,群落生物量呈显著的指数函数增长($P < 0.05$)。群落生物量与群落样地树种多样性指数呈显著的正相关($P < 0.05$),与 0—30 cm 土壤层有机碳、全氮、水解氮、有效磷含量呈显著的正相关($P < 0.05$)。究其原因是由于,在 LVR 群落中采樵、火烧、放牧等人为干扰时有发生,不仅将林木带出林外,也使得灌木平均树高增加缓慢甚至下降。另一方面,从林地带走了大量的养分,不仅显著减少土壤轻腐殖质输入量,而且土壤表层大面积裸露,土壤养分流失严重,土壤肥力明显衰退,因而 LVR 群落以矮小的灌木、草本植物为主,个体数量虽多但生势差,群落生物量主要来源于灌木、草本植物,因此 LVR 群落生物量低。人为干扰程度相对减弱后,LCQ 群落灌木层植物平均高明显增加,而且物种数明显增多,地表凋落物层现存量也明显增加,土壤碳、氮、磷含量明显提高,灌木层植物得到较好的发育和生长,因此 LCQ 群落生物量较显著增加。停止了采樵等人为干扰活动后,PLL、LAG 群落优势树种由低矮的灌丛或灌木植物恢复为高大的乔木树种,更具有生长优势,生长速度加快,平均胸径和平均树高显著增加,林分树种多样性指数明显提高(表 1),地表凋落物层现存量明显积累(表 7),土壤养分(C、N、P)含量及其有效性明显提高(表 3),更有利于林木的生长,因此 PLL、LAG 群落生物量显著增加。表明不同程度的人为干扰造成群落物种多样性、土壤养分(C、N、P)含量变化,是导致群落生物量变化的主要因素。群落生物量与 0—30 cm 土壤层有机碳含量之间存在着最高的相关性,是由于土壤有机碳是生态系统生产力和更新中最重要的一部分,是植被与土壤恢复的关键因素^[48]。因此减弱或停止人为干扰,促进灌草丛群落变为正向演替,提高群落物种多样性,提高土壤养分含量,改善土壤养分循环,以形成林木生长与土壤改善相互促进的状态。

研究表明,群落凋落物层现存量主要取决于群落凋落物量及其分解速率两个因素^[49]。本研究中,凋落物层现存量总体上随着人为干扰程度减弱而逐渐增加,是由于随着人为干扰程度减弱,物种种类增加,大型树木比例增加(表 1),群落中物种的新陈代谢加快,凋落物量增加^[50];也是由于 PLL 林下凋落物以针叶为主,较难腐烂分解,而 LAG 林下凋落物以阔叶树叶为主,较易于分解,因此 PLL 凋落物层现存量高于 LAG。

4.2 不同程度人为干扰对群落生物量空间分布格局的影响

群落生物量在不同层次上的分配受到群落特性和物种组成等因素的综合影响^[43]。影响群落生物量的因素较多,包括光合、呼吸、脱落、病虫害消耗等,其中光合作用是一个重要因素,在不同群落中,相同层次的生物量与光照强度密切相关,人为干扰会造成群落光照强度的差异^[51]。本研究中,不同干扰程度群落生物量的空间分布格局不同。可能是由于 LVR 群落遭受采樵、火烧、放牧等严重人为干扰后,以矮小的灌木、草本植物为主,没有形成明显的灌木层,凋落物不能有效积累,因而灌木层、草本层生物量相当,凋落物层现存量最低;随着人为干扰程度减弱,没有形成乔木层的 LCQ 群落,灌木层植物在全光照条件下能充分发育和生长,灌木平均高明显增加,形成明显的灌木层,生物量显著增加,林下光照强度减弱,不利于草本层植物生长,生物量明显下降,另一方面,在调查过程中发现,LCQ 群落落叶灌木树种较多,大量枯枝落叶的产生使得林下地表凋落物层现存量较高,因而群落生物量呈现出灌木层>凋落物层>草本层的分布格局,与湖南浏阳大围山自然保护区杜鹃灌丛生物量不同层次间的分布格局一致^[1];停止了采樵等人为干扰活动后,PLL、LAG 形成乔木层,更具有生长优势,代谢更为强烈,凋落物量明显增加,上层郁闭度增加,林下光照强度减弱,不利于灌木层、草本层植物生长,生物量下降,从而呈现出乔木层生物量占有绝对的优势,其次是凋落物层,灌木层、草本层最低。表明不同程度的人为干扰下,群落植物组成和群落结构不同,群落生物量的空间分配格局不同。

在不同环境条件下,群落生物量的分配格局反映了植物对环境的响应规律和资源分配策略^[3]。最优分配理论认为,植物通过调节各器官生物量的分配来适应外界环境,从而最大限度地获取有限资源,以维持其最大生长速率^[52]。当光照受到限制时,植物会将资源更多地分配到茎和叶等地上部分,而当水分和养分受到限

制时,植物会将更多的资源分配到根系中^[53]。本研究中,LVR 群落由于人为干扰严重,造成地上部分生物量不能有效积累,而树莖及根部残留在林地里,生物量没有明显变化,因此无论群落生物量还是灌木层、草本层地下部分生物量高于地上部分。在 LCQ 群落,没有形成乔木层,灌木层植物在全光照条件下,有利于地上部分的生长,生物量明显提高,占其灌木层生物量的比例增高,地上部分生物量与地下部分相差不大。人为干扰减弱或停止后,PLL、LAG 群落形成乔木层,物种组成和群落结构逐渐趋于稳定,凋落物量显著增加,土壤水分和养分得到明显改善,有利于植物的生长和发育,地上部分、地下部分均有明显生长,生物量明显增加,但由于大型乔木树种增多(表 1),对光照的竞争更为激烈,乔木层植物将更多的生物量分配到地上部分,增强对光照的竞争能力,以获得更大的生长空间和更多的资源,因而地上部分生物量增长速度明显高于地下部分,从而表现为异速生长,也体现了 PLL、LAG 群落对亚热带地区温暖湿润环境条件的适应^[1,54-55]。

参考文献 (References):

- [1] 张蕾,李家湘,徐文婷,熊高明,谢宗强. 中国亚热带山地杜鹃灌丛生物量分配及其碳密度估算. 植物生态学报, 2017, 41(1): 43-52.
- [2] Ahmed R, Siqueira P, Hensley S. A study of forest biomass estimates from lidar in the northern temperate forests of New England. Remote Sensing of Environment, 2013, 130: 121-135.
- [3] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. New Phytologist, 2012, 193(1): 30-50.
- [4] Brown S, Sathaye J, Canell M, Kauppi P E. Mitigation of carbon emissions to the atmosphere by forest management. Commonwealth Forestry Review, 1996, 75: 80-91.
- [5] 赵士洞,汪业勤. 森林与碳循环. 科学对社会的影响, 2001, (3): 38-41.
- [6] 范文义,李明泽,杨金明. 长白山林区森林生物量遥感估测模型. 林业科学, 2011, 47(10): 16-20.
- [7] Houghton R A. Aboveground forest biomass and the global carbon balance. Global Change Biology, 2005, 11(6): 945-958.
- [8] Whittaker R H, Likens G E. Primary production: the biosphere and man. Human Ecology, 1973, 1(4): 357-369.
- [9] 李文华. 森林生物生产量的概念及其研究的基本途径. 自然资源, 1978, (1): 71-92.
- [10] 巨文珍,农胜奇. 森林生物量研究进展. 西南林业大学学报, 2011, 31(2): 78-83, 89-89.
- [11] 潘维涛,李利村,高正衡,张相琼,唐东元. 杉木人工林生态系统中的生物产量及其生产力的研究. 湖南林业科技, 1978, (5): 1-12.
- [12] 冯宗炜,陈楚莹,张家武,王开平,赵吉录,高虹. 湖南会同地区马尾松林生物量的测定. 林业科学, 1982, 18(2): 127-134.
- [13] Tahvanainen T, Forss E. Individual tree models for the crown biomass distribution of Scots pine, Norway spruce and birch in Finland. Forest Ecology and Management, 2008, 255(3/4): 455-467.
- [14] Pattison R R, Goldstein G, Ares A. Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. Oecologia, 1998, 117(4): 449-459.
- [15] Esteban L S, Carrasco J E. Evaluation of different strategies for pulverization of forest biomasses. Powder Technology, 2006, 166(3): 139-151.
- [16] Houghton R A, Lawrence K T, Hackler J L, Brown S. The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. Global Change Biology, 2010, 7(7): 731-746.
- [17] 王晓莉,常禹,陈宏伟,胡远满,焦琳琳,冯玉婷,吴文,伍海峰. 黑龙江省大兴安岭森林生物量空间格局及其影响因素. 应用生态学报, 2014, 25(4): 974-982.
- [18] Álvarez-Martínez J M, Stoorvogel J J, Suárez-Seoane S, de Luis Calabuig E. Uncertainty analysis as a tool for refining land dynamics modelling on changing landscapes: a case study in a Spanish Natural Park. Landscape Ecology, 2010, 25(9): 1385-1404.
- [19] Anderson K. A climatologically based long-range fire growth model. International Journal of Wildland Fire, 2010, 19(7): 879-894.
- [20] Baruffol M, Schmid B, Bruehlheide H, Chi X L, Hector A, Ma K P, Michalski S, Tang Z P, Niklaus P A. Biodiversity promotes tree growth during succession in subtropical forest. PLoS One, 2013, 8(11): e81246.
- [21] 中国植被编辑委员会. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980.
- [22] 李昌华. 亚洲东部常绿阔叶林的分布. 自然资源, 1997, (2): 37-45.
- [23] 王希华,闫恩荣,严晓,王良衍. 中国东部常绿阔叶林退化群落分析及恢复重建研究的一些问题. 生态学报, 2005, 25(7): 1796-1803.
- [24] 李振基,刘初钿,杨志伟,何建源,林鹏. 武夷山自然保护区郁闭稳定甜槠林与人为干扰甜槠林物种多样性比较. 植物生态学报, 2000, 24(1): 64-68.
- [25] 朱锦懋,姜志林,蒋伟,郑群瑞,江训强. 人为干扰对闽北森林群落物种多样性的影响. 生物多样性, 1997, 5(4): 263-270.
- [26] 江明喜,金义兴,贺金生,陈伟烈,沈泽昊. 人为干扰对马尾松次生林多样性的影响. 长江流域资源与环境, 1995, 4(4): 356-361.

- [27] 宋凯, 米湘成, 贾琪, 任海保, Bebbier D, 马克平. 不同程度人为干扰对古田山森林群落谱系结构的影响. 生物多样性, 2011, 19(2): 190-196.
- [28] 杨一, 王懿祥, 白尚斌, 刘蕾蕾, 朱婷婷, 朱旭丹, 尤誉杰. 临安次生灌丛植物多样性对林火烈度空间异质性的响应. 生态学报, 2016, 36(14): 4438-4446.
- [29] 张希彪, 上官周平. 人为干扰对黄土高原子午岭油松人工林土壤物理性质的影响. 生态学报, 2006, 26(11): 3685-3695.
- [30] 魏亚伟, 苏以荣, 陈香碧, 何寻阳. 人为干扰对桂西北喀斯特生态系统土壤有机碳、氮、磷和微生物量剖面分布的影响. 水土保持学报, 2010, 24(3): 164-169.
- [31] 尤誉杰, 王懿祥, 张华锋, 邱焯婷, 吴敏娟. 不同人为干扰措施对天然次生灌丛土壤肥力及蓄水能力的影响. 生态学报, 2018, 38(3), doi: 10.5846/stxb201611062250.
- [32] 王敏, 贺红士, 梁宇, 吴志伟. 采伐强度对长白山森林地上生物量和景观格局的长期影响. 生态学杂志, 2014, 33(10): 2581-2587.
- [33] 明安刚, 张治军, 湛红辉, 张显强, 陶怡, 苏勇. 抚育间伐对马尾松人工林生物量与碳贮量的影响. 林业科学, 2013, 49(10): 1-6.
- [34] 段劫, 马履一, 贾黎明, 贾忠奎, 公宁宁, 车文瑞. 抚育间伐对侧柏人工林及林下植被生长的影响. 生态学报, 2010, 30(6): 1431-1441.
- [35] 陈勇梅. 连续施肥对杉木幼林生物量的影响. 安徽农业科学, 2015, 43(19): 157-158.
- [36] 郑路, 卢立华. 我国森林地表凋落物现存量及养分特征. 西北林学院学报, 2012, 27(1): 63-69.
- [37] Ouyang S, Xiang W H, Wang X P, Zeng Y L, Lei P F, Deng X W, Peng C H. Significant effects of biodiversity on forest biomass during the succession of subtropical forest in south China. *Forest Ecology and Management*, 2016, 372: 291-302.
- [38] 刘雯雯, 项文化, 田大伦, 闫文德. 区域尺度杉木生物量通用相对生长方程整合分析. 中南林业科技大学学报, 2010, 30(4): 7-14.
- [39] Lü X T, Tang J W, Feng Z L, Li M H. Diversity and aboveground biomass of lianas in the tropical seasonal rain forests of Xishuangbanna, SW China. *Revista de Biología Tropical*, 2009, 57(1/2): 211-222.
- [40] 姚正阳, 刘建军. 西安市4种城市绿化灌木单株生物量估算模型. 应用生态学报, 2014, 25(1): 111-116.
- [41] Ali A, Xu M S, Zhao Y T, Zhang Q Q, Zhou L L, Yang X D, Yan E R. Allometric biomass equations for shrub and small tree species in subtropical China. *Silva Fennica*, 2015, 49(4): 1275.
- [42] 中国土壤学会农业化学专业委员会. 土壤农业化学常规分析方法. 北京: 科学出版社, 1984.
- [43] 王长庭, 曹广民, 王启兰, 景增春, 丁路明, 龙瑞军. 青藏高原高寒草甸植物群落物种组成和生物量沿环境梯度的变化. 中国科学 C 辑: 生命科学, 2007, 37(5): 585-592.
- [44] 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.
- [45] 王长庭, 龙瑞军, 曹广民, 王启兰, 景增春, 施建军. 高寒草甸不同类型草地土壤养分与物种多样性——生产力关系. 土壤通报, 2008, 39(1): 1-8.
- [46] 赵景学, 陈晓鹏, 曲广鹏, 多吉顿珠, 尚占环. 藏北高寒植被地上生物量与土壤环境因子的关系. 中国草地学报, 2011, 33(1): 59-64.
- [47] Nordin A, Högborg P, Näsholm T. Soil nitrogen form and plant nitrogen uptake along a boreal forest productivity gradient. *Oecologia*, 2001, 129(1): 125-132.
- [48] Pei S F, Fu H, Wan C G. Changes in soil properties and vegetation following exclosure and grazing in degraded Alxa desert steppe of Inner Mongolia, China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2008, 124(1/2): 33-39.
- [49] 黄宗胜, 符裕红, 喻理飞. 喀斯特森林植被自然恢复中凋落物现存量及其碳库特征演化. 林业科学研究, 2013, 26(1): 8-14.
- [50] 吕晓涛, 唐建维, 何有才, 段文贵, 宋军平, 许海龙, 朱胜忠. 西双版纳热带季雨林生物量及其分配特征. 植物生态学报, 2007, 31(1): 11-22.
- [51] 林思祖, 杨梅, 曹子林, 刘洪波, 陈艳. 不同强度人为干扰对马尾松地上部分生物量及生产力的影响. 西北植物学报, 2004, 24(3): 516-522.
- [52] McConnaughay K D M, Coleman J S. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*, 1999, 80(8): 2581-2593.
- [53] Bloom A J, Chapin III F S, Mooney H A. Resource limitation in plants—An economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985, 16: 363-392.
- [54] Mokany K, Raison R J, Prokushkin A S. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, 2006, 12(1): 84-96.
- [55] McCarthy M C, Enquist B J. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, 2007, 21(4): 713-720.