

DOI: 10.5846/stxb201808151747

张柳桦, 齐锦秋, 李婷婷, 鱼舜尧, 张潇月, 张荣, 郝建锋. 林分密度对新津文峰山马尾松人工林林下物种多样性和生物量的影响. 生态学报, 2019, 39(15): - .

Zhang L H, Qi J Q, Li T T, Yu S Y, Zhang X Y, Zhang R, Hao J F. Effects of stand density on understory plant diversity and biomass in a *Pinus massoniana* plantation in Wenfeng Mountain, Xinjin County. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(15): - .

林分密度对新津文峰山马尾松人工林林下物种多样性和生物量的影响

张柳桦¹, 齐锦秋^{1,2}, 李婷婷¹, 鱼舜尧¹, 张潇月¹, 张 荣¹, 郝建锋^{1,3,*}

1 四川农业大学林学院, 成都 611130

2 木材工业与家具工程重点实验室, 成都 611130

3 水土保持与荒漠化防治重点实验室, 成都 611130

摘要:以四川省新津文峰山马尾松(*Pinus massoniana*)人工林为研究对象,用典型抽样法探究 5 种林分密度(A:1000 株/hm²;B:1125 株/hm²;C:1250 株/hm²;D:1375 株/hm²;E:1500 株/hm²)对林下植被物种多样性和生物量的影响及林下植被物种多样性和生物量的相关性。结果显示:(1)共调查到植物 124 种,隶属于 74 科 115 属,灌木层物种少于草本层。(2)灌木或草本层在不同林分密度下的优势种都较一致。(3)灌木层物种丰富度指数 *D* 值、Shannon-Wiener 多样性指数 *H* 值及草本层 4 个多样性指数均在密度 B、E 分别有最大和最小值;灌木层 *D* 值随密度增大而先增后减,其他 3 个指数变化规律不明显。灌、草层 *Jsw* 值较稳定。(4)灌木层生物量比草本层多。总体上灌、草层地上生物量大于地下生物量,都在密度 B 达最大;灌木地下生物量保持较稳定,而草本层变化幅度较大。(5)除灌木层 *Jsw* 值与该层各生物量呈负相关外,其余各指标均显示正相关。不同林分密度对马尾松林下植物多样性和生物量产生不同的影响,经综合研究分析认为,林分密度 1125 株/hm² 相对更利于该地马尾松人工林的可持续健康发展。

关键词:林分密度;马尾松人工林;物种多样性;生物量

Effects of stand density on understory plant diversity and biomass in a *Pinus massoniana* plantation in Wenfeng Mountain, Xinjin County

ZHANG Lihua¹, QI Jinqiu^{1,2}, LI Tingting¹, YU Shuniao¹, ZHANG Xiaoyue¹, ZHANG Rong¹, HAO Jianfeng^{1,3}

1 College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

2 Wood Industry and Furniture Engineering, Sichuan Provincial Colleges and Universities Key Laboratory, Chengdu 611130, China

3 Soil and Water Conservation, Desertification Combating of MOE, Sichuan Provincial Colleges and Universities Key Laboratory, Chengdu 611130, China

Abstract: We used a typical sampling method to study the impact of five types of stand densities (A: 1000 trees/hm²; B: 1125 trees/hm²; C: 1250 trees/hm²; D: 1375 trees/hm²; E: 1500 trees/hm²) on the species diversity and biomass of understory plants and the correlation between the species diversity and biomass of the understory plants in a *Pinus massoniana* plantation at Wenfeng Mountain, Xinjin County, Sichuan Province. The results were as follows: (1) A total of 124 plants, belonging to 74 families and 115 genera, were investigated in three layers. The shrub layer had fewer species than the herb layer. (2) The dominant species in both shrub and herb layers under different stand densities were nearly consistent. (3) The species richness index (*D*), Shannon-Wiener index (*H*) of the shrub layer, and four diversity indexes

基金项目:国家自然科学基金项目(31370628);四川省教育厅一般项目(自然科学,15ZB0020)

收稿日期:2018-08-15; **网络出版日期:**2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: haojf2005@aliyun.com

of the herb layer showed maximum and minimum values in densities B and E, respectively. The D value of the shrub layer initially increased and then decreased with an increase in density, but the changes in the other three indexes were not obvious. The species evenness index, Jsw , of the shrub and herb layers showed few differences among the various densities. (4) The shrub layer had more biomass than the herb layer. In general, the aboveground biomass of the shrub and herb layers was higher than the underground biomass, and they both were maximum at density B. The underground biomass of the shrub layer remained stable, whereas that of the herb layer changed greatly. (5) In addition to the negative correlation between the Jsw value and biomass of the shrub layer, all other indicators showed positive correlations. Each stand density had different effects on the understory plant diversity and biomass of the *P. massoniana* plantation. After comprehensive analyses, stand density of 1125 trees/hm² was found to be more conducive to sustainable and healthy development of the *P. massoniana* plantation.

Key Words: stand density; *Pinus massoniana* plantation; species diversity; biomass

物种多样性能反映森林群落中各物种对资源环境的竞争及协调利用,并最终实现共存的结果^[1],是群落功能复杂性和稳定性的重要量度指标^[2]。林下植被是森林生态系统的重要组成部分,大量研究表明林下植被生物多样性在提高森林生态系统的整体功能中占有至关重要的地位^[3]。陆地生态系统的生物量是碳循环过程的重要组成部分、营养物质分配的研究核心^[2],是生态系统功能的基本体现形式^[4]。物种多样性和生物量的关系是生态学的核心问题之一^[5-6],早在 100 多年前,达尔文在《物种起源》中就对植物多样性与生物量关系进行了论述^[7]。目前国内外学者对植物物种多样性与生态系统生产力的关系进行了广泛试验研究,证明物种多样性对生态系统功能存在正效应^[8-9]。林分密度是指单位林地面积上的立木株数,是形成人工林群落结构的数量指标^[10],林分结构影响植物对环境资源的分配利用,进而影响林分发育和产量^[11]。已有大量学者对林分密度与人工林物种多样性关系进行了研究^[12],一致得出密度调整会显著影响林分冠层结构的时空异质性,改变林下光环境,进而使林下植被物种多样性发生相应变化。为了更好地指导人工林的经营管理,提高林业生产的经营水平,国内外许多学者通过人工林密度效应的研究,确定了林分生物量积累和林分密度间的关系^[13]。

马尾松(*Pinus massoniana*)是松科(Pinaceae)松属(*Pinus*)乔木树种,深根性,喜光,不耐荫庇,耐干旱瘠薄,适应能力强,为南方低山丘陵区群落演替和荒山绿化造林的重要树种^[14],对生态防护和治理有重大意义^[15]。其木材、松脂、栲胶等广泛应用于工业生产。中国人工林面积居世界首位^[12],马尾松是面积较大的树种之一,广泛分布于中国亚热带区域。但是,绝大部分马尾松人工林长期进行纯林经营,层次结构简单,生态系统脆弱,生态服务功能较差,立地衰退日益明显,亦容易受松毛虫侵害,林分生产力下降,严重威胁林地可持续经营^[4]。减缓土壤肥力衰退、增加人工林生物多样性以及维持林地长期生产力已成了林学界普遍关注和亟待解决的问题^[16]。目前已有较多关于马尾松的研究,多集中在林窗^[17-18],人为干扰^[19],林龄^[20],经营方式^[21]等对物种多样性或土壤理化性质^[22-23]等的影响,有关不同密度对物种多样性和生物量的综合研究较少。本实验以四川新津文峰山马尾松人工林 5 种林分密度下的林下植被为研究对象,探究物种多样性和生物量随密度变化特征及林下各层次物种多样性与生物量的相关性,选出相对最适林分密度,为提高马尾松人工林稳定性,使其更好地发挥生态效应提供理论参考。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区四川省新津县文峰山(30°19′49″—30°31′32″ N, 103°42′13″—103°55′59″ E),位于四川盆地西部,属亚热带季风湿润性气候。无霜期长,雨量充沛,年均气温 16.4℃,年降雨量 987 mm;极端最低气温-4.7℃,最高气温 36.6℃。气候显著特点是“多云雾,日照短”。全县森林覆盖率达 29.9%,以马尾松为主,其次是柏木

(*Cupressus funebris*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、桉树(*Eucalyptus robusta*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)等,土壤为黄壤和紫色土。

1959 年该地森林遭到人们大量砍伐后原有植被受到严重破坏,后为响应国家生态建设政策,新津县于 1990 年在该地区以大约 1500 株/hm²的造林密度大量营造马尾松人工纯林。21 世纪初,对马尾松林人工间伐后形成林龄基本一致、密度大致为 1000、1125、1250、1375 株/hm²和 1500 株/hm²的林分,之后受人为干扰较小。现森林群落乔木以马尾松为主,其中伴有少量青冈、八角枫(*Alangium chinense*)等,林下灌木层物种主要有铁仔(*Myrsine africana*)、异叶榕(*Ficus heteromorpha*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、火棘(*Pyracantha fortuneana*)、黄荆(*Vitex negundo*)等,草本层菊科(Compositae)植物较多。

1.2 样地设置

2016 年 6 月,在对新津县文峰山全面踏查的基础上,采用典型抽样法^[24],选取地形因子、土壤类型等立地条件基本相似,林相整齐的 5 种密度类型(A:1000 株/hm²;B:1125 株/hm²;C:1250 株/hm²;D:1375 株/hm²;E:1500 株/hm²),分别设置 3 个 20 m×20 m 的样地,面积总计 6000 m²,各样地间隔 10 m 左右。采用相邻格子法,在每个样地内设置 4 个 10 m×10 m 的乔木样方;采用对角线法在每个样地下设置 6 个 5 m×5 m 的灌木样方,12 个 1 m×1 m 的草本样方。各样地基本情况见表 1。

表 1 新津桉树人工林研究样地概况
Table 1 Geophysical characteristics of the investigated plots in *P. massoniana* plantation in Wenfeng Mountain of Xinjin

样地编号 Plot number	海拔 Altitude/m	坡度 Slope/(°)	地理位置 Geographical position	平均胸径 Average diameter/cm	平均树高 Average height/m	郁闭度 Canopy density	当前实际密度 Current density/(株/hm ²)	密度划分 Density class
1	542	11	30°21'46.74"N,103°49'13.26"E	16.7	15.4	0.6	1052	A
2	542	11	30°21'46.74"N,103°49'13.26"E	16.9	15.4	0.6	1064	A
3	548	11	30°21'47.40"N,103°49'13.98"E	15.8	19.4	0.7	1056	A
4	548	11	30°21'47.40"N,103°49'13.98"E	16.9	17.3	0.7	1109	B
5	558	24	30°21'48.96"N,103°49'13.98"E	15.0	14.8	0.7	1143	B
6	533	24	30°21'51.54"N,103°49'13.08"E	16.4	15.1	0.6	1158	B
7	562	25	30°21'48.84"N,103°49'14.76"E	15.9	17.3	0.8	1217	C
8	562	25	30°21'48.84"N,103°49'14.76"E	14.5	15.1	0.8	1223	C
9	562	25	30°21'48.84"N,103°49'14.76"E	16.0	15.3	0.7	1254	C
10	543	32	30°21'57.54"N,103°49'10.02"E	15.2	13.8	0.8	1382	D
11	543	32	30°21'57.54"N,103°49'10.02"E	16.4	13.8	0.8	1366	D
12	543	32	30°21'57.54"N,103°49'10.02"E	16.6	14.0	0.9	1401	D
13	543	31	30°21'57.54"N,103°49'10.02"E	12.6	14.2	0.9	1483	E
14	543	31	30°21'57.54"N,103°49'10.02"E	13.1	11.8	0.8	1532	E
15	543	31	30°21'57.54"N,103°49'10.02"E	12.9	11.3	0.8	1529	E

N:北,North;E:东,East;A:1000 株/hm²,1000 trees/hm²;B:1125 株/hm²,1125 trees/hm²;C:1250 株/hm²,1250 trees/hm²;D:1375 株/hm²,1375 trees/hm²;E:1500 株/hm²,1500 trees/hm²。本文试验设计中划分的 5 种林分密度分别为样地 1—3、4—6、7—9、10—12 和 13—15 的实际密度平均值的概数

1.3 调查内容

1.3.1 物种多样性调查内容

(1) 乔木层:记录所有胸径≥3 cm 植株的种名、胸径、树高、冠幅、株数;(2) 灌木层:测定所有胸径<3 cm 的木本个体,包括乔木幼树幼苗,记录种名、高度、冠幅、株数;(3) 草本层:统计包括草质藤本和蕨类植物,记录其种类、高度、盖度和株数(丛数),但大型木质藤本按胸径大小分别计入乔木层、灌木层。

1.3.2 生物量调查内容

在每个样地内随机选取 3 个 1 m×1 m 的草本样方,采用“全株收获法”将样方内草本全部收获,称量鲜重后带回室内于 105℃ 的烘箱中杀青 30 min,然后在 65℃ 下烘干至恒重^[25]。

1.4 数据处理

根据调查内容,用如下公式计算灌草两层各物种的重要值 (important value, IV)^[26] 和 α 多样性测度方法中的多样性指数^[27-28]:

重要值: $IV = (\text{相对密度} + \text{相对频度} + \text{相对盖度}) / 3$

物种丰富度: $D = S$

Simpson 指数 (优势度指数): $H' = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$

Shannon-Wiener 多样性指数: $H = - \sum_{i=1}^S P_i \log P_i$

Pielou 均匀度指数: $J_{sw} = \frac{- \sum_{i=1}^S P_i \log P_i}{\log S}$

式中, P_i 为第 i 种的个体数 n_i 占所有种个体总数 n 的比例,即 $P_i = n_i / n$; $i = 1, 2, 3, \dots, S$, S 为物种数。

采用杨昆等^[25]的森林林下植被生物量的模型,根据每一株(丛)灌木的冠幅直径计算灌木生物量。将收获的草本植物干重换算成单位 g/m^2 即为草本生物量。

所有数据用 Microsoft Excel 2010、SPSS 17.0 进行数据整理和统计。采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 和最小显著差异法 (LSD) 分析不同林分密度下各层次多样性指数及生物量之间的差异 ($P = 0.05$)。运用相关分析 (Correlation analysis) 计算物种多样性和生物量之间的相关性。

2 结果与分析

2.1 不同林分密度马尾松人工林物种组成

在调查的 15 个样地内,乔灌草 3 个层次共有植物 124 种,隶属 74 科 115 属,其中灌木层有 34 科 49 属 54 种,草本层物种最多,有 44 科 69 属 74 种植物。从图 1 来看,各层次不同密度之间的物种组成差别较大,密度 A-D 草本层物种数都多于或等于灌木层物种数。灌、草层均在密度 B 物种数达最多,分别为 39 种、55 种。

2.2 不同林分密度马尾松人工林下物种重要值

表 2 显示,灌木或草本层在不同林分密度下的优势种都有较多的重叠,但重要值在不同密度中有所差异。灌木层中盐肤木、异叶榕、铁仔、黄荆几乎在每个密度占据优势地位;黄荆、铁仔分别在密度 A、C 和 B、E 两次成为绝对优势物种。草本层水竹叶 (*Murdannia triquetra*) 和皱叶狗尾草 (*Setaria plicata*) 在 5 个密度下都长势良好;密度 A、D、E 下的重要值最大为水竹叶, B、C 分别为马蹄金 (*Dichondra repens*) 和地果 (*Ficus tikoua*);密度 B 的优势物种优势地位较平衡。

2.3 不同林分密度马尾松人工林下物种多样性指数

表 3 显示,林下植被各多样性指数在不同密度间无显著差异 ($P > 0.05$)。灌木层物种丰富度指数 D 值和 Shannon-Wiener 指数 H 值均在密度 B 最大,在密度 E 最小;Simpson 优势度指数 H' 在密度 A 最大, Pielou 均匀

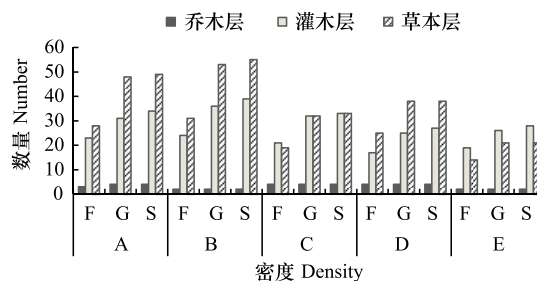


图 1 不同林分密度马尾松人工林群落物种组成

Fig.1 The species composition of *P. massoniana* plantation under different densities

F: 科, Family; G: 属, Genera; S: 种, Species; A: 1000 株/ hm^2 , 1000 trees/ hm^2 ; B: 1125 株/ hm^2 , 1125 trees/ hm^2 ; C: 1250 株/ hm^2 , 1250 trees/ hm^2 ; D: 1375 株/ hm^2 , 1375 trees/ hm^2 ; E: 1500 株/ hm^2 , 1500 trees/ hm^2

度指数 J_{sw} 在密度 D 最大;只有 D 值随密度增大而先增后减,其他 3 个指数变化规律不明显。草本层 D 值与 H 值普遍比灌木层大, H' 和 J_{sw} 值与灌木层不相上下,两层次的指数变化规律也不一致;4 个指数均在密度 B、E 分别有最大和最小值,且最大和最小值的变幅较大。灌木层和草本层 Pielou 均匀度指数 J_{sw} 在各个密度间较稳定。

表 2 不同林分密度马尾松人工林群落层次物种重要值
Table 2 The important value for layers of *P. massoniana* plantation under different densities

层次 Layer	密度 Density	重要值之和 The sum of important value
灌木层 Shrub layer	A	黄荆+异叶榕+构树+盐肤木+火棘 <i>Vitex negundo</i> + <i>Ficus heteromorpha</i> + <i>Broussonetia papyrifera</i> + <i>Rhus chinensis</i> + <i>Pyracantha fortuneana</i> (0.5030)
	B	铁仔+火棘+异叶榕+盐肤木+野蔷薇 <i>Myrsine africana</i> + <i>Pyracantha fortuneana</i> + <i>Ficus heteromorpha</i> + <i>Rhus chinensis</i> + <i>Rosa multiflora</i> (0.5257)
	C	黄荆+铁仔+火棘+构树+盐肤木 <i>Vitex negundo</i> + <i>Myrsine africana</i> + <i>Pyracantha fortuneana</i> + <i>Broussonetia papyrifera</i> + <i>Rhus chinensis</i> (0.6308)
	D	异叶榕+黄檀+盐肤木+黄荆+铁仔 <i>Ficus heteromorpha</i> + <i>Dalbergia hupeana</i> + <i>Rhus chinensis</i> + <i>Vitex negundo</i> + <i>Myrsine africana</i> (0.5103)
	E	铁仔+青冈+异叶榕+黄荆+盐肤木 <i>Myrsine africana</i> + <i>Cyclobalanopsis glauca</i> + <i>Ficus heteromorpha</i> + <i>Vitex negundo</i> + <i>Rhus chinensis</i> (0.5615)
草本层 Herb layer	A	水竹叶+斑茅+地果+马蹄金+皱叶狗尾草 <i>Murdannia triquetra</i> + <i>Saccharum arundinaceum</i> + <i>Ficus tikoua</i> + <i>Dichondra repens</i> + <i>Setaria plicata</i> (0.4800)
	B	马蹄金+鬼针草+水竹叶+皱叶狗尾草+黄鹌菜 <i>Dichondra repens</i> + <i>Bidens pilosa</i> + <i>Murdannia triquetra</i> + <i>Setaria plicata</i> + <i>Youngia japonica</i> (0.2830)
	C	地果+水竹叶+皱叶狗尾草+斑茅+草木犀 <i>Ficus tikoua</i> + <i>Murdannia triquetra</i> + <i>Setaria plicata</i> + <i>Saccharum arundinaceum</i> + <i>Melilotus officinalis</i> (0.4888)
	D	水竹叶+里白+皱叶狗尾草+薯蓣+光脚金星蕨 <i>Murdannia triquetra</i> + <i>Hicriopteris glauca</i> + <i>Setaria plicata</i> + <i>Dioscorea opposita</i> + <i>Parathelypteris japonica</i> (0.3704)
	E	水竹叶+里白+皱叶狗尾草+光脚金星蕨+丝茅 <i>Murdannia triquetra</i> + <i>Hicriopteris glauca</i> + <i>Setaria plicata</i> + <i>Parathelypteris japonica</i> + <i>Imperata koenigii</i> (0.6516)

表 3 不同林分密度马尾松人工林群落各层次物种多样性指数
Table 3 Species diversity index of *P. massoniana* plantation under different densities

层次 Layer	密度 Density	物种丰富度指数 D Species richness index D	Shannon-Wiener 多样性指数 H Shannon-Wiener diversity index H	Simpson 优势度指数 H' Simpson dominance index H'	Pielou 均匀度指数 J_{sw} Pielou evenness Index J_{sw}
灌木层 Shrub layer	A	20.000±1.000a	2.552±0.008a	0.903±0.002a	0.853±0.013a
	B	24.333±2.028a	2.609±0.127a	0.894±0.015a	0.818±0.021ab
	C	22.000±1.528a	2.414±0.121a	0.864±0.023a	0.781±0.022b
	D	19.000±1.528a	2.602±0.076a	0.908±0.005a	0.886±0.003a
	E	18.333±2.186a	2.366±0.091a	0.870±0.011a	0.818±0.005ab
草本层 Herb layer	A	29.667±2.028ab	2.719±0.134a	0.880±0.021ab	0.802±0.023a
	B	34.667±1.764a	3.119±0.150a	0.934±0.017a	0.880±0.031a
	C	23.333±1.202b	2.591±0.023a	0.876±0.014ab	0.824±0.021a
	D	23.667±2.333b	2.775±0.087a	0.913±0.009a	0.880±0.003a
	E	12.667±0.882c	1.990±0.139b	0.795±0.033b	0.786±0.055a

不同小写字母表示在 0.05 水平上具有显著差异 ($P<0.05$)

2.4 不同林分密度马尾松人工林下生物量

图 2 表明,灌木层和草本层总生物量均随林分密度增大呈先增后减的趋势,在密度 B 达峰值,在最大密度 E 最小,密度 B 到 C 的生物量降幅大于密度 B 从 A 的增幅。生物量分配中,地上生物量所占比例大于地下生物量,都在密度 B 时最大。不同密度间,林下灌木的地下生物量在数值上波动不大,地上生物量对总生物量

的变化做了主要贡献;草本层地上和地下生物量均有较大变化,相比于灌木层,在数值上成百倍缩小,在最大密度 E 时只有很小的值。

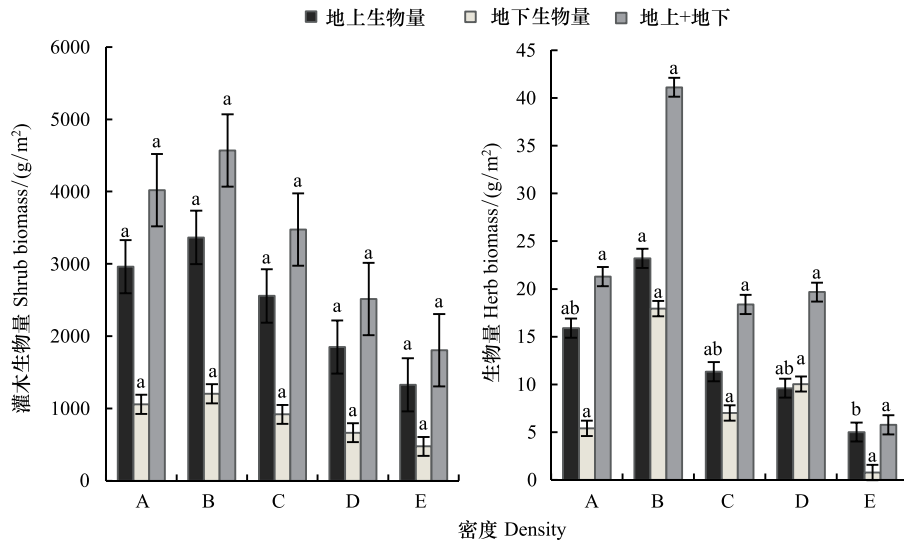


图 2 不同林分密度马尾松人工林群落各层次生物量

Fig.2 Biomass in different densities of *P. massoniana* plantation community

2.5 不同林分密度马尾松人工林下物种多样性与生物量的关系

对马尾松人工林群落林下各层次植被的 4 种多样性指数与地上、地下、全株生物量进行相关分析,表 4 显示灌木层 D 值与灌、草层各生物量, H 值与草本层地上、总生物量均呈显著正相关 ($P < 0.05$), 但灌木层 Jsw 值与该层各生物量呈负相关, 其余指数和生物量之间相关性微弱。草本层各指数与两层次的生物量之间的相关性较灌木层明显; D 值与灌、草生物量, H 值与草本生物量呈极显著正相关性 ($P < 0.01$); Jsw 值与生物量的相关性仍然不强; 其余相关性显著。

表 4 不同林分密度马尾松人工林群落中物种多样性指数与生物量的相关系数

Table 4 Correlative coefficient of species diversity and biomass at different densities of *P. massoniana* plantation community

		灌木层 Shrub layer			草本层 Herb layer		
		地上生物量 Aboveground biomass	地下生物量 Underground biomass	地上+地下 Total biomass	地上生物量 Aboveground biomass	地下生物量 Underground biomass	地上+地下 Total biomass
灌木层	D	0.54 *	0.54 *	0.54 *	0.61 *	0.58 *	0.62 *
Shrub layer	H	0.22	0.22	0.22	0.48	0.52 *	0.52 *
	H'	0.08	0.08	0.08	0.28	0.31	0.31
	Jsw	-0.30	-0.30	-0.30	0.03	0.13	0.08
草本层	D	0.68 **	0.68 **	0.68 **	0.73 **	0.60 *	0.69 **
Herb layer	H	0.60 *	0.60 *	0.60 *	0.66 **	0.63 **	0.67 **
	H'	0.52 *	0.52 *	0.52 *	0.54 *	0.59 *	0.59 *
	Jsw	0.24	0.24	0.24	0.33	0.45	0.40

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$; D : 物种丰富度指数, Species richness index; H : Shannon-Wiener 多样性指数, Shannon-Wiener diversity index; H' : Simpson 优势度指数, Simpson dominance index; Jsw : Pielou 均匀度指数, Pielou evenness index

3 讨论

3.1 林分密度对马尾松人工林下植被物种多样性的影响

马尾松人工林林下植被不同林分密度、不同层次之间物种组成不同, 鲁绍伟等^[29]的研究也表明, 林分密

度和郁闭度的不同使林下小环境产生较大差异,导致林下各植被层的生长情况显著不同。灌木层和草本层均在林分密度 B 时物种数最多,后 3 种较大密度的物种数都少于前两种,乔木密度大,透光性低,林下只有适生力强的物种才能生存。林下灌木层物种中盐肤木、异叶榕、铁仔、黄荆占据优势地位,这些优势物种的适生范围广,在高低密度中都有较强的竞争力;仅在密度 E 下发现马尾松幼树,其重要值只有 0.0514,可能是林下其他树种占据大量资源和空间,使得马尾松幼苗失去竞争力,难以在林下更新。草本层水竹叶和狗尾草在 5 种密度下都占有主要地位,其对环境无严格要求,繁殖能力强。

本研究中,灌木层物种丰富度指数 D 和 Shannon-Wiener 指数 H 、草本层 4 个指数的最大值均出现在密度 B,说明该密度最利于林下植被生长发育和多样性的稳定发展。因为密度过大,林下环境条件较差,植被生长发育受限,物种多样性较低;而密度太小时,导致少数竞争力强的种群取得绝对优势,限制更多物种的平衡共存,物种多样性水平难以维持;只有在中度密度下,物种生存的机会才是最多的。草本层 D 值与 H 值普遍比灌木层大,且在各密度之间变化较明显,这与康冰等^[22]的研究中草本层的指数变化不一致,可能是因为研究地的立地条件差异,林下的草本植物类型和发育状况不尽相同。灌木层和草本层的物种均匀度指数 J_{sw} 在各个密度间差异都不大,与康冰等^[22]的研究中 J_{sw} 变化规律具有一致性,由于乔木冠层覆盖均匀,即使密度在变化,也未造成林下光、热、水分等生态因子在空间分配上的异质性。

3.2 林分密度对马尾松人工林林下植被生物量的影响

林下植被生物量在森林总生物量中占比虽小^[30-31],但在衡量和维系森林生态系统演替动态和功能稳定等方面起重要作用^[31-32]。随着密度的增大,灌木层地下生物量较稳定,而地上生物量从密度 B 开始骤减,草本层的地下生物量波动幅度较大,原因可能是灌木层直接位于林冠之下,光照是主要的影响因子,植株对光照变化响应强烈,随着林分逐渐郁闭,地上部分光合作用积累物质失去有利的光照条件,于是植株选择的生存策略是将能量投入到地下部分而减少地上部分的分配,以利于在不良环境中依靠根系吸收养分,可以看作是植物性状在对环境适应过程中的一种权衡^[33];而草本层受乔、灌木的双重遮蔽,相比于灌木其处劣势地位,其生物量可能更多地受林下小环境中其他因子如温度、水分等的影响,同时草本植株个体较灌木小,其与灌木对地下资源的竞争劣势也是导致生物量变化的原因。在本实验中,比起灌木生物量数值,草本生物量成百倍缩小,而汪邦稳等^[34]研究红壤侵蚀区马尾松林下植被生物量特征,与本文得出相反的结果,原因可能是立地环境条件不同,导致林下灌草发育出现相反的情况。

总体来看,适中的密度 B 才使林下的有机物存储量达到最优状态,在密度过小和密度较大的林下均不理想。前者是因为密度小时,林下空间环境条件过于优越,容易导致单优势种的出现,不利于较多物种平衡共存,反而不能使生物量的积累最大化,这也是物种多样性与生物量正相关关系的体现;而后者的原因除了光照的缺乏减少光合作用产物外,还可能是在单位面积林木株数多时,树木对土壤养分的消耗量大,而针叶凋落物的养分返还速率又较低^[30],使林地肥力降低,从而影响林下植被的生长发育,具体情况,可进一步开展实验深入探究林分密度、土壤理化性质、生物量三者的相互作用机制。

3.3 马尾松人工林下植被物种多样性与生物量的相关关系

本研究中除了灌木层 J_{sw} 值与该层各生物量呈负相关外,其余各指标均显示正相关,其中灌木层 D 值与灌、草层各生物量, H 值与草本层地上、总生物量正相关性显著,草本层 D 值与灌草生物量, H 值与草本生物量正相关性极显著,与温远光等^[7]对物种多样性与生物量关系的研究结论相似。物种多样性与生物量的动态平衡过程是它们相互作用的结果,一方面物种多样性特征影响叶面积指数,从而改变植物光合作用积累生物量多少,同时物种多样性水平会带来林下小气候和种间关系的差异,也会间接影响植物生长势;另一方面,生物量影响地上和地下部分能量分配以及对土壤养分的消耗,同时凋落物量影响能量循环和土壤理化性质,进而反作用于物种多样性的发展。可见生物量与物种多样性有密切联系,协调好两者关系有利于其正向发展和人工林可持续经营^[7]。但由于生物或非生物因子的复杂性,有关马尾松林下植被物种多样性与生物量之间的关系受林分密度的影响机理有待进一步研究探讨。

3.4 对马尾松人工林可持续发展的思考

林下植被是森林生态系统重要组成部分,在促进生物多样性、森林更新演替、群落养分循环和维持立地生产力方面起关键作用^[35]。该马尾松林为人工纯林,生态系统脆弱,本研究地每个密度下灌木层都有青冈和盐肤木幼树,其本身属于乔木,为了改善马尾松单一的结构,可以重点保护林下现有的这些树种,也可通过播种、植苗等方式引入阔叶乡土树种,加快物种进入速率,营造针阔混交林,改善林分结构、土壤肥力,促进群落结构向“潜在自然植被”方向演化^[15]。同时植被是水土流失的重要因子^[36],需重视对林下植被的保护,预防和减少水土流失,例如适应性强的灌木铁仔、异叶榕、黄荆等,草本植物如水竹叶、皱叶狗尾草等。

4 结论

为维持马尾松人工林物种多样性稳定和使其充分发挥生态效应,本研究认为,在 5 种林分密度中,密度 B (1125 株/m²) 是相对最适密度。密度过疏的林分,可引入乡土优势阔叶树种;密度过大的林分,林下植被发育较差,后期经营中可采取适度间伐,其能提高林下植物多样性和均匀度^[37-38]。如李瑞霞等^[38]研究得出马尾松人工林间伐 5 年后物种的适宜生境得到扩大,灌木丰富度增加,但本研究地区后期应采取何种强度的间伐及间伐多少年后可见成效,待视具体立地情况进一步研究。

参考文献 (References):

- [1] Guo Q F. The diversity-biomass-productivity relationships in grassland management and restoration. *Basic and Applied Ecology*, 2007, 8(3): 199-208.
- [2] 金艳强, 李敬, 刘运通, 张一平, 费学海, 李培广, 张树斌. 围封对元江稀树灌草丛林下植被物种组成及生物量分配的影响. *生态学杂志*, 2017, 36(2): 343-348.
- [3] 原志坚, 王孝安, 王丽娟, 韩兵兵, 李静. 抚育对黄土高原油松人工林林下植被功能多样性的影响. *生态学杂志*, 2018, 37(2): 339-346.
- [4] 明安刚, 刘世荣, 李华, 曾冀, 孙冬婧, 雷丽群, 蒙明君, 陶怡, 明财道. 近自然化改造对马尾松和杉木人工林生物量及其分配的影响. *生态学报*, 2017, 37(23): 7833-7842.
- [5] 孙玉军, 马伟, 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.
- [6] Van Con T, Thang N T, Ha D T T, Khiem C C, Quy T H, Lam V T, Van Do T, Sato T. Relationship between aboveground biomass and measures of structure and species diversity in tropical forests of Vietnam. *Forest Ecology and Management*, 2013, 310: 213-218.
- [7] 温远光, 陈放, 刘世荣, 梁宏温, 元昌安, 朱宏光. 广西桉树人工林物种多样性与生物量关系. *林业科学*, 2008, 44(4): 14-19.
- [8] Tilman D, Downing J A. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 1994, 367(6461): 363-365.
- [9] 马文静, 张庆, 牛建明, 康萨如拉, 刘朋涛, 何欣, 杨艳, 张艳楠, 郭建国. 物种多样性和功能群多样性与生态系统生产力的关系——以内蒙古短花针茅草原为例. *植物生态学报*, 2013, 37(7): 620-630.
- [10] 丁继伟, 张芸香, 郭跃东, 杨三红, 任达, 贺志龙, 郭晋平. 华北落叶松天然林密度对林下植被物种组成和多样性的影响研究. *西北林学院学报*, 2018, 33(4): 10-16.
- [11] 秦建华, Titus S J, Huang S M. 林分生长与产量模型系统研究综述. *林业科学*, 2002, 38(1): 122-129.
- [12] 郝建锋, 李艳, 王德艺, 齐锦秋, 姚小兰, 张逸博, 朱云航. 雅安市谢家山两种密度柳杉人工林群落结构和物种多样性研究. *生态环境学报*, 2015, 24(2): 217-223.
- [13] 唐建维, 邹寿青. 望天树人工林林分生长与林分密度的关系. *中南林业科技大学学报*, 2008, 28(4): 83-86.
- [14] 曹梦, 潘萍, 欧阳勋志, 臧颢, 宁金魁, 郭丽玲, 李杨. 飞播马尾松林林下植被组成、多样性及其与环境因子的关系. *生态学杂志*, 2018, 37(1): 1-8.
- [15] 罗应华, 孙冬婧, 林建勇, 郭文福, 卢立华, 温远光. 马尾松人工林近自然化改造对植物自然更新及物种多样性的影响. *生态学报*, 2013, 33(19): 6154-6162.
- [16] 尤业明, 徐佳玉, 蔡道雄, 刘世荣, 朱宏光, 温远光. 广西凭祥不同年龄红椎林林下植物物种多样性及其环境解释. *生态学报*, 2016, 36(1): 164-172.
- [17] 崔宁洁, 张丹桔, 刘洋, 张健, 杨万勤, 欧江, 张捷, 宋小艳, 殷睿. 马尾松人工林不同大小林窗植物多样性及其季节动态. *植物生态学报*, 2014, 38(5): 477-490.
- [18] 姚俊宇, 伍炫蓓, 孙千惠, 吴霞, 姚小兰, 郝建锋, 齐锦秋. 林窗大小对川西马尾松人工林林下物种多样性和生物量的影响. *应用与环境生物学报*, 2018, 24(2): 214-220.

- [19] 郝建锋, 王德艺, 唐永彬, 李艳, 朱云航, 姚小兰, 齐锦秋. 人为干扰对江油地区马尾松人工林群落结构和物种多样性的影响. 生态环境学报, 2014, 23(5): 729-735.
- [20] 崔宁洁, 陈小红, 刘洋, 张健, 杨万勤. 不同林龄马尾松人工林林下灌木和草本多样性. 生态学报, 2014, 34(15): 4313-4323.
- [21] 何友均, 梁星云, 覃林, 李智勇, 谭玲, 邵梅香. 南亚热带马尾松红椎人工林群落结构、物种多样性及基于自然的森林经营. 林业科学, 2013, 49(4): 24-33.
- [22] 康冰, 刘世荣, 蔡道雄, 卢立华. 马尾松人工林林分密度对林下植被及土壤性质的影响. 应用生态学报, 2009, 20(10): 2323-2331.
- [23] 崔宁洁, 张丹桔, 刘洋, 张健, 欧江, 张捷, 邓超, 纪托未. 不同林龄马尾松人工林林下植物多样性与土壤理化性质. 生态学杂志, 2014, 33(10): 2610-2617.
- [24] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. 生物多样性, 2009, 17(6): 533-548.
- [25] 杨昆, 管东生. 森林林下植被生物量收获的样方选择和模型. 生态学报, 2007, 27(2): 705-714.
- [26] 宋永昌. 植被生态学. 上海: 华东师范大学出版社, 2001.
- [27] 马克平. 生物群落多样性的测度方法 I α 多样性的测度方法(上). 生物多样性, 1994, 2(3): 162-168.
- [28] 马克平. 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, 1994, 2(4): 231-239.
- [29] 鲁绍伟, 刘凤芹, 余新晓, 王树森, 杨新兵, 李春平. 华北土石山区不同造林密度的油松林结构与功能研究. 干旱区资源与环境, 2007, 21(9): 144-149.
- [30] 李国雷, 刘勇, 于海群, 吕瑞恒, 李瑞生. 油松 (*Pinus tabulaeformis*) 人工林林下植被发育对油松生长节律的响应. 生态学报, 2009, 29(3): 1264-1275.
- [31] 汪金松, 范秀华, 范娟, 张春雨, 夏富才. 地上竞争对林下红松生物量分配的影响. 生态学报, 2012, 32(8): 2447-2457.
- [32] 韩彬, 樊江文, 钟华平. 内蒙古草地样带植物群落生物量的梯度研究. 植物生态学报, 2006, 30(4): 553-562.
- [33] 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.
- [34] 汪邦稳, 段剑, 王凌云, 杨洁. 红壤侵蚀区马尾松林下植被特征与土壤侵蚀的关系. 中国水土保持科学, 2014, 12(5): 9-16.
- [35] Gilliam F S. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. BioScience, 2007, 57(10): 845-858.
- [36] 何圣嘉, 谢锦升, 杨智杰, 尹云锋, 李德成, 杨玉盛. 南方红壤丘陵区马尾松林下水土流失现状、成因及防治. 中国水土保持科学, 2011, 9(6): 65-70.
- [37] 马履一, 李春义, 王希群, 徐昕. 不同强度间伐对北京山区油松生长及其林下植物多样性的影响. 林业科学, 2007, 43(5): 1-9.
- [38] 李瑞霞, 闵建刚, 彭婷婷, 刘娜, 郝俊鹏, 王东, 关庆伟. 间伐对马尾松人工林植被物种多样性的影响. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2013, 41(3): 61-68.