

DOI: 10.5846/stxb201909231988

舒韦维, 卢立华, 李华, 农友, 何日明, 陈海, 黄彪. 林分密度对杉木人工林林下植被和土壤性质的影响. 生态学报, 2021, 41(11): 4521-4530.

Shu W W, Lu L H, Li H, Nong Y, He R M, Chen H, Huang B. Effects of stand density on understory vegetation and soil properties of *Cunninghamia lanceolata* plantation. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(11): 4521-4530.

林分密度对杉木人工林林下植被和土壤性质的影响

舒韦维^{1,2}, 卢立华^{1,2,*}, 李 华^{1,2}, 农 友³, 何日明^{1,2}, 陈 海¹, 黄 彪⁴

1 中国林业科学研究院热带林业实验中心, 凭祥 532600

2 广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站, 凭祥 532600

3 广西壮族自治区中医药研究院, 南宁 530022

4 国际竹藤中心园林花卉与景观研究所, 北京 100102

摘要:以杉木人工林为研究对象,探究 4 种林分密度(A:650 株/hm²;B:1100 株/hm²;C:1250 株/hm²;CK:1650 株/hm²)林下物种多样性、生物量以及土壤理化性质及其之间的相关性。结果表明:(1)灌木层 Shannon-Wiener 指数、Patrick 丰富度指数及草本层中 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、Patrick 丰富度指数随林分密度的增加均呈现出双峰型变化趋势,在密度 A 和 C 处均出现峰值;灌木层 Simpson 指数、Pielou 均匀度指数随林分密度升高而降低,且灌、草层 4 种多样性指数最小值均出现在密度 CK 处。(2)草本层生物量比灌木层高。草本层总生物量(地上+地下)随密度的增大而减少,凋落物的量则随密度的增大而增大。(3)土壤养分含量和林下植物多样性指数随林分密度增大的变化趋势大致相同,且有机质含量在密度 A 取得最大值。(4)灌木层 Shannon-Wiener 指数、Patrick 丰富度指数与全氮、水解氮、有效磷、有机质呈显著正相关;草本层植物多样性与土壤理化性质无显著相关性。(5)各指数与灌木层生物量的相关性较强。综上所述,密度 A (650 株/hm²)能够促进杉木林林下植被发育,增加林下植被物种多样性、生物量和有机质,可提升维持地力的能力,有利于杉木林稳定持续发展。

关键词:林下植被;生物多样性;林分密度;生物量;土壤理化性质

Effects of stand density on understory vegetation and soil properties of *Cunninghamia lanceolata* plantation

SHU Weiwei^{1,2}, LU Lihua^{1,2,*}, LI Hua^{1,2}, NONG You³, HE Riming^{1,2}, CHEN Hai¹, HUANG Biao⁴

1 Experimental Center of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Pingxiang 532600, China

2 Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem Research Station, Pingxiang 532600, China

3 Guangxi Zhuang Autonomous Region Research Institute of Traditional Chinese Medicine, Nanning 530022, China

4 International Institute of Garden Flower and Landscapes of Bamboo and Rattan Center, Beijing 100102, China

Abstract: We used a typical sampling to study the impact of four types of stand densities (A: 650 trees/hm²; B: 1100 trees/hm²; C: 1250 trees/hm²; and CK: 1650 trees/hm²) on the species diversity, biomass and soil physicochemical properties of understory plant and their correlation in *Cunninghamia lanceolata* plantations. The results were as follows. (1) The Shannon-Wiener index, Patrick richness index of the shrub layer, and the Shannon-Wiener index, Simpson index, Patrick richness index of the herb layer showed a double-peak distribution; initially decreased, then increased, and then finally decreased again. The turning point appeared at densities of both A and C. The Simpson index and Pielou evenness index of the shrub layer decreased with stand density. The minimum values of the four diversity indexes of shrub layer and herb layer appeared at the density CK. (2) The herb layer had more biomass than the shrub layer. The total biomass of herb

基金项目:广西创新驱动发展专项资金项目(桂 AA17204087-8)

收稿日期:2019-09-23; 网络出版日期:2021-04-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 07718526136@sina.com

layer decreased with the increase of stand density, and the amount of litter increased with the increase of density. (3) The trends of the relationship between both diversity and soil physiochemical characteristics and tree density were similar. The organic matter decreased with the increase of density, with the maximum value presented at the density of A. (4) The Shannon-Wiener index, Patrick richness index of the shrub layer were positively correlated with the total nitrogen, hydrolyzable nitrogen, available phosphorus and organic matter contents of topsoil. There was no significant correlation between species diversity of the herb layer with the physicochemical property. (5) The correlation between the indexes and biomass of shrub layer was strong. In conclusion, density of 650 trees/hm² could promote the growth of undergrowth vegetation, increase the species diversity, biomass and organic matter of undergrowth vegetation, improve the ability to maintain soil fertility, and contribute to the stable and sustainable development of *cunninghamia lanceolata* forest.

Key Words: understory; species diversity; stand density; biomass; soil physical and chemical properties

林下植被是森林生态系统的重要组成部分,在维持生态系统功能稳定性、增加生物多样性、改善立地条件,促进养分循环与能量流动发挥着不可取代的作用^[1-3]。植被和土壤作为一个密不可分的整体^[4],其相互协同变化的作用机理,维持着生态系统的动态稳定。而林分密度影响着植物群落对环境资源的利用与分配^[5],是人工林群落结构的数量指标^[6];同时,控制林分密度也是人工林经营的手段之一^[7]。国内外学者对林分密度与林下植被和土壤理化性质的关系开展了大量的研究,主要认为合理调整林分密度能显著影响林分结构的异质性,改善林下微环境,进而使得林下植被物种多样性的改变^[8-10];另外,林下植被的发育不仅能有效提高土壤有机质,改善土壤理化性质,还能增加生物多样性^[11]。

杉木(*Cunninghamia lanceolata*)作为我国南方重要的速生用材树种,由于长期采取单一种植的经营模式,导致杉木人工林出现水土流失严重、病虫害加剧、土壤肥力衰退、生产力下降、生物多样性丧失等问题,严重制约着森林可持续经营^[12-14]。研究表明,初植密度过低(1667 株/hm²)或过高(10000 株/hm²)皆不利于杉木林下土壤理化性质和植物多样性的发展^[15];随着间伐强度的增大,可增加杉木林下植被物种丰富度、多样性指数、盖度和生物量^[9],显著改善土壤理化性质^[16]。也有研究发现,间伐能明显改变灌木层和草本层物种组成,但对物种多样性的影响并不明显^[17]。以往关于杉木的研究更多集中在人为干扰、林龄、经营方式等对物种多样性或土壤理化性质的影响,有关不同密度对物种多样性、土壤理化性质和生物量的综合研究较少。因此,本研究以南亚热带地区杉木人工林为研究对象,探究密度尺度下杉木人工林林下植被多样性、土壤理化性质和生物量之间的联系,旨在为该区域杉木人工林物种多样性保护、林地肥力维持及可持续经营提供科学依据。

1 研究区域概况

研究地设置在中国林业科学研究院热林中心青山实验场(106°39′—106°59′E, 21°57′—22°19′N),地处广西凭祥市,地形起伏较大,最高海拔为 1045.9 m,最低海拔为 130.0 m,河谷海拔在 130.0—150.0 m 之间,属于典型的低山丘陵地貌。该地区年平均气温为 20.5—21.7℃,7—8 月极端高温 40.3℃,1 月份极端低温-1.5℃,雨量充沛,降雨时空不均匀,相对湿度大,年降雨量 1200—1500 mm,集中在 4—9 月,为南亚热带半湿润-湿润气候。土壤主要由花岗岩发育而成的砖红土,其土层厚度大于 80 cm^[18],自然条件和地理位置决定了该地区地带性植被为南亚热带季雨林。马尾松(*Pinus massoniana*)和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)为南亚热带主要优势树种,其次是格木(*Erythrophloeum fordii*)、米老排(*Mytilaria laosensis*)、西南桦(*Betula alnoides*)、红椎(*Castanopsis hystrix*)等。林下灌木主要为盐肤木(*Rhus chinensis*)、余甘子(*Phyllanthus emblica*)、桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)、野牡丹(*Melastoma candidum*)等,草本主要有乌毛蕨(*Blechnum orientale*)、五节芒(*Miscanthus floridulus*)、蔓生莠竹(*Microstegium vagans*)等。不同密度样地林分概况如表 1 所示。本文林分和土壤数据均为 2018 年调查。

表 1 样地基本概况

Table 1 General situation of the sample plots

样地号 Plot number	坡向 Aspect	坡度 Slope/(°)	海拔 Altitudem /m	平均胸径 Average diameter/cm	平均树高 Average height/m
A1	NW	32	890	15.19±6.27b	11.64±3.07c
A2	NW	33	885	19.13±8.66ab	14.84±4.57a
A3	N	29	870	18.74±7.45ab	13.93±3.57ab
B1	NW	33	890	15.12±5.75b	11.02±3.39c
B2	NW	33	885	18.61±7.04ab	14.62±3.54a
B3	N	28	870	17.73±7.71ab	13.24±3.85abc
C1	NW	32	890	16.27±6.78b	12.62±3.46bc
C2	NW	30	885	18.02±6.83ab	14.37±3.97ab
C3	N	28	870	17.16±5.94ab	12.58±3.05bc
CK1	NW	33	890	16.28±6.82b	11.43±3.70c
CK2	NW	32	885	21.55±10.09a	15.51±4.70a
CK3	N	28	870	18.86±6.71ab	14.09±3.45ab

N:北 North; NW:西北, Northwest; A: 650 株/hm²; B: 1100 株/hm²; C: 1250 株/hm²; CK: 1650 株/hm²; 不同小写字母表示在 0.05 水平上具有显著差异

2 研究方法

2.1 样地设置及调查方法

该研究林地于 1992 年种植的杉木纯林,初植密度为 2500 株/hm²,经造林初期轻度间伐后再无人工干扰,基本处于自然恢复状态。根据研究需要,2005 年选取地形因子、土壤类型等立地条件基本相似,林相整齐的林分作为样地林,对该杉木纯林进行 4 种不同密度处理,密度 A:保留杉木株数 35—40 株(密度为 650 株/hm²);B:保留杉木株数 60—65 株(密度为 1100 株/hm²);C:保留杉木株数 70—75 株(密度为 1250 株/hm²);CK:保留杉木株数 95—100 株(密度为 1650 株/hm²),每种密度处理设置 3 个 20 m×30 m 的标准地,共 12 个样地。在每个样地内,用相邻网格法设置 6 个 10 m×10 m 的小样方,在样地四个角及中心设置 5 个 5 m×5 m 的灌木样方,5 个 1 m×1 m 的草本样方,分别对每个样方内物种基本概况进行调查,收集草本样方中凋落物的量,并做好记录。调查过程中将藤本植物及乔木幼苗记录到灌木层中。

2.2 样品采集与测定方法

土壤样品采集:分别在 4 种密度处理的试验地内,分别按上、中、下布设 3 个土壤剖面作为采样点,按 0—20 cm,20—40 cm 两层采集土壤样品 1 kg 左右,做好标记,带回实验室,去除植物根系、杂物和石砾,至于阴凉处自然风干,用于测定土壤理化性质。

土壤理化测定:采用干燥法测定土壤含水量,电位法测定土壤 pH;土壤容重与总孔隙度等物理性质采用环刀法取样测定;有机质含量采用重铬酸钾水合加热法;全氮采用硒粉-硫酸钾-硫酸消化蒸馏滴定法,水解氮采用碱解扩散法;全磷采用硫酸-高氯酸消煮-钼锑抗比色法,有效磷采用盐酸-硫酸浸提法;全钾采用氢氧化钠碱熔,火焰光度计测定,速效钾采用乙酸铵浸提,火焰光度计法测定。

生物量测定:通过“全收获法”将灌木和草本分为地上部分和地下部分,以测其鲜重,并提取样品进行养分含量分析。凋落物层也进行全收获法测定其鲜重并分别采取分析样品,将样品带回实验室,置于 80℃ 下烘干至恒重后称干重,并换算成单位面积干物质的量。

2.3 数据处理

根据调查内容,统计样方内物种组成,并对表征林下植被物种多样性基本特征的 Shannon-Wiener 指数 H' 、Simpson 指数 D 、Pielou 均匀度指数 J_{sw} 、Patrick 丰富度指数 S' 进行计算,各指数计算公式如下:

Shannon-Wiener 指数:

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i \log P_i$$

Simpson 指数:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2$$

Pielou 均匀度指数:

$$J_{sw} = \frac{- \sum_{i=1}^s P_i \log P_i}{\log S}$$

Patrick 丰富度指数:

$$S' = S$$

式中: S 为物种数, 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 $P_i = n_i/n (i=1, 2, 3, \dots, S)$ 。

所有数据分析及作图利用 R 3.6.1 完成。采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和最小显著差异法 (LSD) 检验不同密度处理下生物多样性、生物量、土壤物理性质的差异显著性, 对杉木林下植被物种多样性指数与土壤理化性质、生物量做 Pearson 相关分析。

3 结果分析

3.1 不同密度下物种多样性指数

图 1 显示, 杉木林下植被各多样性指数在不同密度间均无显著差异; 灌木层中, 随林分密度升高, Simpson 指数、Pielou 均匀度指数表现出逐渐递减的趋势, 变化范围分别为 0.798—0.760, 0.855—0.828; 而 Shannon-Wiener 指数、Patrick 丰富度指数随林分密度的增加均呈现出双峰型变化趋势, 峰值出现在密度 A、C 处, 且 4

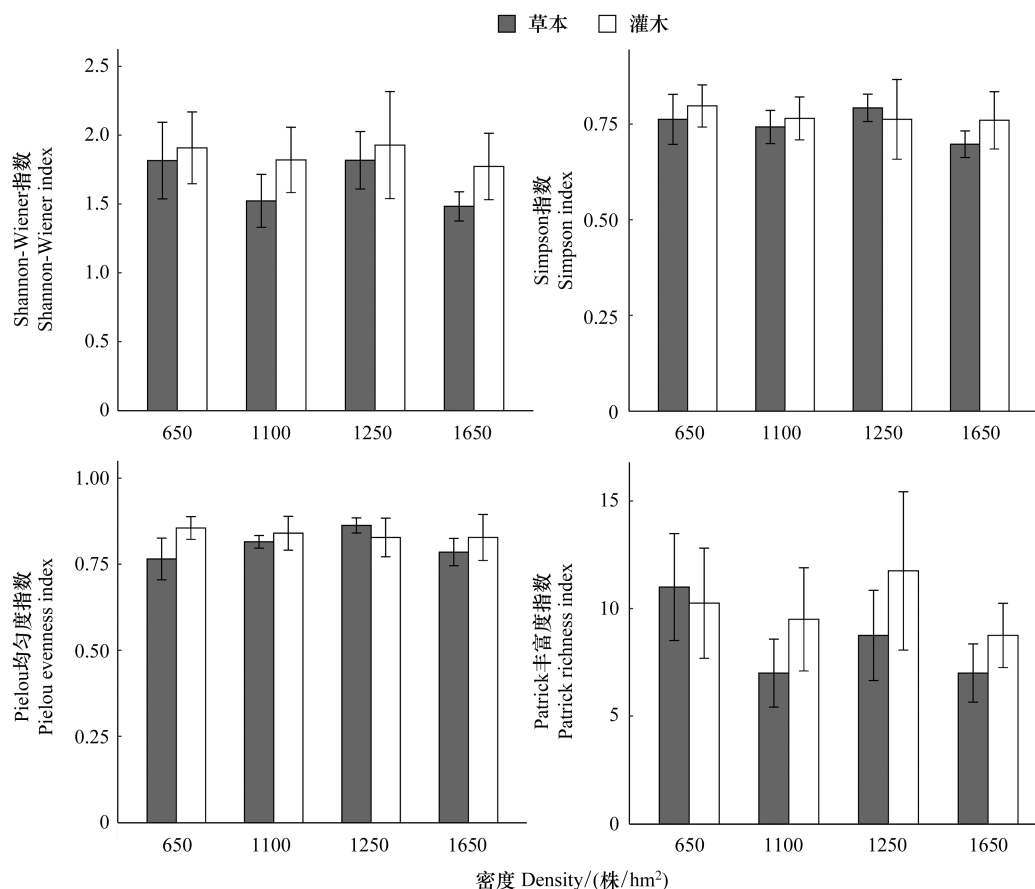


图 1 不同密度杉木人工林林下物种多样性指数

Fig.1 Species diversity index of understory vegetation in *Cunninghamia lanceolata* plantation with different densities

种多样性指数最小值均出现在密度 CK 处。草本层中 Pielou 均匀度指数随林分密度的增加,表现出先增加后减少的单峰趋势,最大值出现在密度 C 处;其余 3 种多样性指数变化趋势与灌木层 Shannon-Wiener 指数、Patrick 丰富度指数变化趋势一致。

3.2 不同密度下植被生物量

如图 2 所示,不同密度杉木林下灌木层总生物量(地上+地下)随林分密度的增大呈先减后增的“U”字型变化趋势,在密度 A 最大,C 最小;草本层总生物量(地上+地下)随密度的增加而减少。凋落物的量与林分密度呈正相关,随密度的增大而增大。林下生物量在各组分的分配表现为:凋落物>草本地表>灌木地上>草本地下>灌木地下,且地上部分占比较地下部分大。不同密度间,草本地表、灌木地下生物量在数值上波动较大,灌木地上、草本地下生物量则波动较弱,但差异均未达到显著水平。由此可知,草本地表生物量对不同密度的响应较灌木更为敏感。

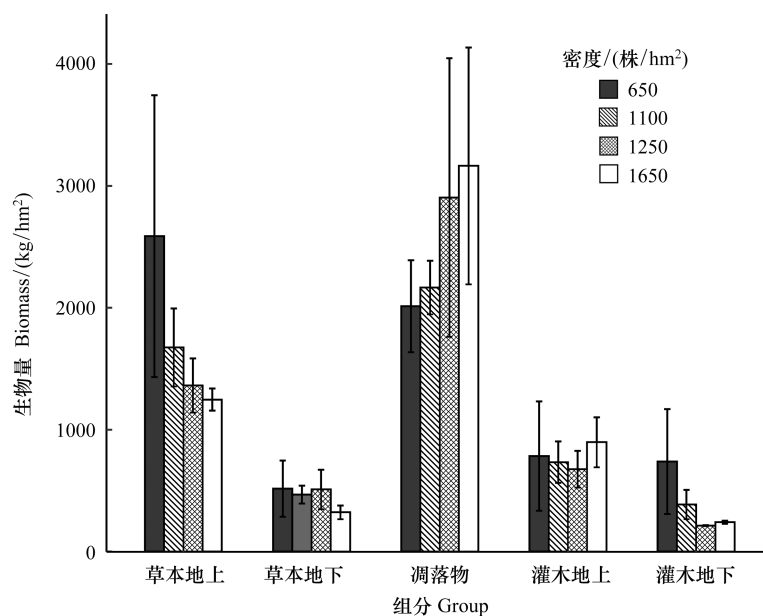


图 2 不同密度杉木人工林林下植被生物量

Fig.2 Biomass of *Cunninghamia lanceolata* plantations with different densities

3.3 不同密度下土壤理化性质

从表 2 可以得出,林分密度对土壤理化性质无显著影响($P>0.05$),土壤养分含量和含水量随土层深度的增加而降低,土壤容重、pH 随土层深度增加而增加;土壤 pH 值范围为 4.23—4.44 之间,为强酸性,是强烈淋溶作用所致,与杉木生长特性相符。0—20 cm 土层,全磷、有效磷的含量随密度的增加呈现出先减少后增大再减少的双峰趋势,在密度 A 和 C 处出现峰值,全钾、速效钾的含量则在密度 C 处为最大值的单峰趋势;20—40 cm 土层,全磷、有效磷、全钾、速效钾的含量均随密度的增大表现出先增大后减少的趋势;有机质含量随林分密度增加而降低。土壤养分与杉木林下灌、草层多样性指数变化趋势基本一致,说明林下植被与土壤密切相关。

3.4 不同密度下物种多样性指数与土壤理化性质的关系

多样性指数与土壤理化性质的相关分析(表 3)表明:灌木层中,Shannon-Wiener 指数与水解氮、有机质呈显著正相关($P<0.05$),Patrick 丰富度指数与全氮、水解氮、有效磷呈显著正相关;草本层中,4 种多样性指数与土壤理化指标均不存在显著相关关系。

表 2 不同密度杉木人工林土壤理化性质
Table 2 Physicochemical characteristics of soil profile in *Cunninghamia lanceolata* plantation with different densities

密度 Density	土层 Layer	容重 Bulk density	pH	含水量 Water content/%	全氮 Total nitrogen/ (g/kg)	水解氮 Alkali- hydrolyzable nitrogen /(mg/kg)	全磷 Total phosphorus/ (g/kg)	有效磷 Available phosphorus/ (mg/kg)	全钾 Total potassium/ (g/kg)	速效钾 Available potassium/ (mg/kg)	有机质 Organic matter/ (g/kg)
A	0—20	0.99±0.08b	4.29±0.15a	54.19±7.05a	2.19±0.22a	253.96±21.11a	0.52±0.02a	1.75±0.19a	2.15±0.81a	53.87±12.22a	54.72±8.97a
	20—40	1.19±0.05a	4.23±0.07a	43.70±2.08a	1.07±0.29b	151.30±19.18b	0.44±0.07a	0.50±0.11b	1.84±0.96a	25.75±10.20b	24.05±5.45b
B	0—20	0.96±0.03b	4.26±0.10a	52.83±3.69a	2.22±0.13a	241.78±26.76a	0.50±0.08a	1.60±0.35a	2.19±1.34a	59.19±44.74a	52.35±4.02a
	20—40	1.18±0.03a	4.38±0.10a	44.37±3.30a	1.15±0.03b	151.20±1.34b	0.47±0.05a	0.55±0.35b	2.73±1.99a	27.72±20.52a	23.90±3.08b
C	0—20	1.07±0.05b	4.35±0.18a	47.98±8.61a	2.04±0.24a	234.31±33.19a	0.52±0.05a	2.24±1.05a	3.57±3.44a	95.55±49.96a	50.83±9.71a
	20—40	1.21±0.03a	4.44±0.11a	40.43±0.99a	1.18±0.05b	144.17±5.45b	0.49±0.08a	0.67±0.18a	3.79±3.93a	59.93±C38.09a	23.17±1.53b
CK	0—20	1.05±0.02b	4.23±0.16a	51.73±2.72a	2.18±0.27a	245.19±31.92a	0.50±0.08a	1.92±0.67a	3.14±2.21a	48.81±14.97a	47.80±4.12a
	20—40	1.19±0.06a	4.44±0.11a	43.34±2.07b	1.23±0.14b	151.31±16.27b	0.44±0.08a	0.55±0.13b	3.11±2.20a	26.15±14.96a	23.11±2.35b

不同字母表示相同处理,不同土层深度间差异显著($P < 0.05$)

表 3 不同密度杉木人工林林下物种多样性指数与土壤理化性质的相关系数
Table 3 Correlative coefficient of species diversity and physicochemical characteristics of soil with different densities of *Cunninghamia lanceolata* plantation

层次 Layer	多样性指数 Species diversity	容重 Bulk density	pH	含水量 Water content/%	全氮 Total nitrogen/ (g/kg)	水解氮 Alkali- hydrolyzable nitrogen/ (mg/kg)	全磷 Total phosphorus/ (g/kg)	有效磷 Available phosphorus/ (mg/kg)	全钾 Total potassium/ (g/kg)	速效钾 Available potassium/ (mg/kg)	有机质 Organic matter/ (g/kg)
灌木层 Shrub layer	H'	-0.44	-0.30	0.46	0.45	0.54 *	-0.21	0.47	-0.42	-0.23	0.52 *
	D	-0.34	-0.18	0.36	0.34	0.42	-0.32	0.36	-0.45	-0.35	0.40
	J_{sw}	-0.16	-0.07	0.22	0.02	0.09	-0.46	0.08	-0.22	-0.33	0.09
	S'	-0.42	-0.27	0.40	0.51 *	0.61 *	0.03	0.52 *	-0.42	-0.11	0.58
草本层 Herb layer	H'	-0.12	0.18	-0.06	0.38	0.43	0.32	0.36	-0.08	0.28	0.41
	D	-0.15	0.15	-0.05	0.32	0.36	0.25	0.33	-0.01	0.31	0.36
	J_{sw}	0.02	0.15	-0.06	0.12	0.11	-0.05	0.08	0.01	0.13	0.19
	S'	-0.16	0.16	-0.03	0.42	0.46	0.35	0.38	-0.11	0.24	0.42

H' : Shannon-Wiener 指数; D : Simpson 指数; J_{sw} : Pielou 均匀度指数; S' : Pielou 丰富度指数; $P < 0.05$; * $P < 0.01$

3.5 不同密度下物种多样性指数与生物量的关系

表 4 结果显示灌木层 Shannon-Wiener 指数与灌木地上生物量呈极显著正相关($P<0.01$),与灌木总生物量呈显著正相关($P<0.05$);Simpson 指数与灌木地上生物量、总生物量呈显著正相关($P<0.05$);Patrick 丰富度指数与灌木地上、总生物量呈极显著正相关($P<0.01$),与草地上、总生物量呈显著正相关($P<0.05$),其余指数和生物量无相关性。草本层 Shannon-Wiener 指数、Patrick 丰富度指数与灌木地下生物量呈极显著正相关($P<0.01$);Simpson 指数灌木地下生物量呈显著正相关($P<0.05$)。

表 4 不同密度杉木人工林林下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 with different densities of *Cunninghamia lanceolata* plantation

层次 Layer	多样性指数 Species diversity	灌木层 Shrub Layer			凋落物 Litter	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 Shrub Layer	H'	0.81 **	0.05	0.75 *	-0.25	0.61	0.17	0.55
	D	0.66 *	0.15	0.71 *	-0.20	0.46	-0.01	0.40
	J_{sw}	0.63	0.07	0.61	-0.31	0.38	-0.03	0.32
	S'	0.87 **	0.02	0.78 **	-0.24	0.75 *	0.37	0.71 *
草本层 Herb Layer	H'	-0.10	0.82 **	0.63	-0.05	0.25	0.14	0.24
	D	-0.05	0.63 *	0.51	-0.17	0.08	0.03	0.07
	J_{sw}	0.07	0.36	0.38	0.07	-0.11	-0.01	-0.09
	S'	-0.19	0.77 **	0.51	-0.14	0.37	0.14	0.34

4 结论与讨论

4.1 林分密度对杉木林下植被物种多样性的影响

物种多样性能清楚的反映出群落物种组成、林分结构、动态演替等方面的重要指标,在维持生态系统的稳定中发挥着举足轻重的作用。调查发现,因实验林地长期无人为干扰,杉木林乔木层已有一定数量的常绿阔叶树种,如米老排、大叶栎、红椎、粗叶榕、杜茎山等,但杉木依旧为其群落的优势种,在群落中处于绝对优势地位。林分密度变化导致杉木种群数量发生变化,使其对林下物种的抑制效应与林下物种所占有的空间、水、热等资源比率也随之发生变化^[19]。本研究中,杉木林下灌木层和草本层物种多样性对密度差异的响应机制不同,灌木层中 Simpson 指数、Pielou 均匀度指数随林分密度升高而降低,这与以往研究结果一致,间伐能够促进林下植被的物种丰富度和多样性,且随间伐强度的增大而增大^[20-21]。但 Shannon-Wiener 指数、Patrick 丰富度指数随林分密度的增加均呈现出双峰型变化趋势,在密度 A 和 C 处均出现峰值;在密度 C 处出现峰值可能与杉木立木结构有关,杉木杆材修值挺拔,顶端优势明显,自然整枝强烈,叶片细小空间排列较为稀疏,层间透光率高,高密度种植增加了林下生境的复杂性,有利于林下植被生长,使灌木长势较好种类增多^[15]。随着林分密度的增大,杉木林下草本层 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、Patrick 丰富度指数均随着密度的增大表现出先减少后增大再减少的趋势,Pielou 均匀度指数则随林分密度的增加,呈现出先增加后减少的单峰趋势,最大值出现在密度 C 处;原因可能是随着森林的生长,林分郁闭度增加,各密度处理的林分抑制林下灌木和草本生长发育的作用变弱,在密度 C 下,由于生境优势,相较于其他密度林分更有利于草本植物的拓植。

Alem 等^[22]在研究桉树与柏树纯林及混交林相互作用中发现,乔木层密度与林下植被多样性之间无显著关系;尤业明等^[17]对间伐 8 a 后的杉木林研究表明,不同间伐强度并没有明显改变林下灌木层的物种丰富度和多样性;此外,同区域采取间伐处理的马尾松林也并未显著提高林下物种多样性^[23],与本研究结果一致。虽然林下植被多样性指数在数值上各有高低,但灌木层、草本层 4 种指数对于密度变化的响应均无显著差异($P>0.05$)(图 1),其原因可能是因为本研究地的林分已接近过熟林(27 a),且为间伐抚育后的第 15 a,随林龄的增长,郁闭度增加,人为干扰少,林下环境越是接近,因而导致不同密度的林下植被物种多样性差异不显著。

4.2 林分密度对杉木林下植被生物量的影响

林下植被生物量是评价森林群落物质生产及能量平衡的基础,是植物资源利用、生态位占有、种内种间竞争能力的体现^[24]。另外,生物量作为衡量林下植被的重要指标之一,在一定程度上能反映物种的丰富程度^[25]。森林群落中乔木层的郁闭或者稀疏,都会直接影响林下植被的生长发育,从而引起灌木层、草本层生物量的差异^[26]。本研究发现,灌、草层总生物量在密度 A 值最大,且草本层生物量总体占优,这是因为林分发育过程中,郁闭度增加,灌木层也逐渐从阳生树种向中性或阴生树种发展,导致灌木层生物量下降;另外,密度越低,草本层长势越好,草本层与灌木层之间的竞争使得灌木层生物量下降。随着林分密度的变化,草本地地上、灌木地下生物量较其他组分波动幅度大,草本地下、灌木地上生物量较为稳定,原因可能是随着林分逐渐郁闭,林下植被通过光合作用积累物质失去了有力的光照条件,草本植物选择将更多的碳投入到地下,减少地上部分的分配,从而增加草本根系生物量,以便在不良环境中依靠根系吸收水分和养分资源,增强自身的竞争能力^[27],而灌木应对不良环境的生存策略则与草本相反。相关研究认为,林分密度和郁闭度的改变会导致林内水热条件和生物量的变化,进而影响凋落物的积累量^[26]。本研究中,凋落物的量随林分密度的增加而增加,也就是说,凋落物产量受密度大小的影响,与 Roig 等^[28]研究结果一致。林分密度降低,凋落物分解加速,其积累量会逐渐减少,回归土壤的养分含量增加,使土壤肥力的时效性延长^[29-30];此外,Kunhamu 等^[31]研究认为,间伐降低了凋落物中氮、磷、钾的含量,导致落叶量减少。

本研究发现 4 种多样性指数与灌木层生物量的相关性较为密切,却与草本、凋落物层相关性均不明显,可能是由于生物与非生物等各种因素综合作用的结果。林下植被多样性与生物量动态平衡体现了其相互作用的过程,一方面,物种多样性特征影响叶面积指数,从而影响林内小气候和种间关系,改变光合速率,间接调控林下植被长势;另一方面,生物量影响林分地上地下能量分配,改变凋落物数量影响养分循环和土壤理化性质,反作用于生物多样性的发展。可见物种多样性与生物量关系密切,协调好两者关系有利于人工林可持续经营,因此林分密度对杉木人工林下植被多样性与生物量之间的影响机理还需深入探究。

4.3 林分密度对杉木林土壤理化性质的影响

林分密度的改变使得林下植被种类和组成发生改变,势必造成该地生境的变化,进而导致土壤理化性质的不同^[32]。本研究中,0—20 cm 土层,在 A 处理下全磷含量最高,B 处理全氮含量最高 A 处次之,且均高于 CK 样地,氮、磷作为植物生长最重要的限制因子,其含量的增加与植物多样性密不可分。首先,低密度下,乔木及灌草层植物根系有足够的分布空间,根系发达,根系间相互作用导致微生物活性增强、数量增多^[33],加强了土壤对氮的循环^[34];再者,林分密度会影响凋落物数量,并通过光照、温湿度等环境因素影响凋落物分解速率;其次,植物根呼吸及养分元素的吸收存在种间差异,促使土壤动物群落发生改变,进而增强了凋落物分解,大量的磷元素归还于土壤^[35]。有研究表明,间伐后光照强度的增加会促使植物对有效磷和速效钾的需求^[36],土壤内有效磷和速效钾含量会随间伐强度的增大而减少,但由于本研究林地处于成熟林阶段,具有稳定性,土壤养分也趋于稳定,虽然 A 处理下有效磷和速效钾含量相对较低,可各处理间差异并不显著。而在 0—40 cm 土层中全磷、有效磷、全钾、速效钾含量在密度 C 值最大,是因为土壤养分存在垂直分布差异,深层土受林分密度的影响较小。当物种多样性较高时,地被植物生物量、盖度高,凋落物不断积累,从而丰富了土壤的有机质^[37];本研究中草本层生物量随林分密度增大而减少,与有机质含量变化趋势一致。灌木层 Shannon-Wiener 指数、Patrick 丰富度指数与全氮、水解氮、有效磷、有机质之间呈显著正相关关系,表明全氮、水解氮、有效磷、有机质是影响该地区杉木林下植被生长分布的主要因子,因此,在成熟林中适当施加氮磷肥,减弱其淋溶作用,可促进灌木层物种多样性的提高。另外研究发现,草本层多样性指数与理化性质间不存在明显关系,这与 Andrew 等^[38]研究结果一致,可能与杉木林立地条件以及观测时间有关。

4.4 结论

灌木层与草本层多样性指数均在密度 A (650 株/hm²) 出现峰值,其地上生物量大于地下生物量,且总生物量都在密度 A 达最大,表明在此密度下光照、水分、养分等环境因子有利于林下植被的生长,杉木林下植被

丰富、群落稳定性水平较高。对土壤理化性质分析可知,有机质含量随密度的增大而减少,全氮、水解氮、有效磷、有机质为影响该区域杉木林林下物种多样性的主要因子。本研究通过对不同林分密度杉木人工林林下植被、生物量、土壤理化性质研究发现,对于成熟林分,密度 A(650 株/hm²)可为植物生长提供良好的生长空间并改善林地土壤肥力,有利于促进林下植被的发育,增加林下物种多样性和生物量,因而可作为最适密度,为该地杉木林可持续经营和稳定发展提供参考。

参考文献(References):

- [1] Wu J P, Liu Z F, Wang X L, Sun Y X, Zhou L X, Lin Y B, Fu S L. Effects of understory removal and tree girdling on soil microbial community composition and litter decomposition in two *Eucalyptus* plantations in South China. *Functional Ecology*, 2011, 25(4): 921-931.
- [2] Carr C A, Krueger W C. Understory vegetation and ponderosa pine abundance in eastern oregon. *Rangeland Ecology and Management*, 2011, 64(5): 533-542.
- [3] Rivaie A A. The effects of understory vegetation on P availability in *Pinus radiata* forest stands; a review. *Journal of Forestry Research*, 2014, 25(3): 489-500.
- [4] Pohl M, Alig D, Körner C, Rixen C. Higher plant diversity enhances soil stability in disturbed alpine ecosystems. *Plant and Soil*, 2009, 324(1/2): 91-102.
- [5] 秦建华, Titus S J, Huang S G. 林分生长与产量模型系统研究综述. *林业科学*, 2002, 38(1): 122-129.
- [6] 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.
- [7] 车少辉, 张建国. 基于自稀疏理论的杉木人工林密度指标研究. *植物研究*, 2012, 32(3): 343-347.
- [8] Trentini C P, Campanello P I, Villagra M, Ritter L, Ares A, Goldstein G. Thinning of loblolly pine plantations in subtropical Argentina: impact on microclimate and understory vegetation. *Forest Ecology and Management*, 2017, 384: 236-247.
- [9] 徐雪蕾, 孙玉军, 周华, 张鹏, 胡杨, 王新杰. 间伐强度对杉木人工林林下植被和土壤性质的影响. *林业科学*, 2019, 55(3): 1-12.
- [10] 毛志宏, 朱教君. 干扰对植物群落物种组成及多样性的影响. *生态学报*, 2006, 26(8): 2695-2701.
- [11] 盛炜彤. 中国人工林及其育林体系. 北京: 中国林业出版社, 2014.
- [12] 耿丹, 夏朝宗, 张国斌, 刘晓东, 康峰峰. 杉木人工林灌木层生物量模型构建. *北京林业大学学报*, 2018, 40(3): 34-41.
- [13] 李婷婷, 陆元昌, 庞丽峰, 张显强, 王霞, 刘宪钊, 姜俊. 杉木人工林近自然经营的初步效果. *林业科学*, 2014, 50(5): 90-100.
- [14] Lindgren P M F, Sullivan T P. Influence of stand thinning and repeated fertilization on plant community abundance and diversity in young lodgepole pine stands: 15-year results. *Forest Ecology and Management*, 2013, 308: 17-30.
- [15] 张勇强, 李智超, 厚凌宇, 宋立国, 杨洪国, 孙启武. 林分密度对杉木人工林下物种多样性和土壤养分的影响. *土壤学报*, 2020, 57(1): 239-250.
- [16] Zhou L L, Cai L P, He Z M, Wang R W, Wu P F, Ma X Q. Thinning increases understory diversity and biomass, and improves soil properties without decreasing growth of Chinese fir in southern China. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, 23(23): 24135-24150.
- [17] 尤业明, 黄雪蔓, 朱宏光, 蓝嘉川, 蔡道雄, 温远光. 间伐强度对杉木林下植物物种多样性和结构组成的影响. *广西科学*, 2015, 22(6): 593-599.
- [18] 姜俊, 刘宪钊, 贾宏炎, 明安刚, 陈贝贝, 陆元昌. 杉木人工林近自然化改造对林下植被多样性和土壤理化性质的影响. *北京林业大学学报*, 2019, 41(5): 170-177.
- [19] 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.
- [20] 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.
- [21] 李春义, 马履一, 王希群, 徐昕. 抚育间伐对北京山区侧柏人工林林下植物多样性的短期影响. *北京林业大学学报*, 2007, 29(3): 60-66.
- [22] Alem S, Pavlis J, Urban J, Kucera J. Pure and mixed plantations of *Eucalyptus camaldulensis* and *Cupressus lusitanica*; their growth interactions and effect on diversity and density of undergrowth woody plants in relation to light. *Open Journal of Forestry*, 2015, 5(4): 375-386.
- [23] 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.
- [24] Van C T, Thang N T, Ha D T T, Khiem C C, Quy T H, Lam V T, Van D 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.
- [25] 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.
- [26] 温晶, 张秋良, 李嘉悦, 魏玉龙. 间伐强度对兴安落叶松林林下植被多样性及生物量的影响. *中南林业科技大学学报*, 2019, 39(5): 95-

- 100, 118-118.
- [27] Shu W W, Shen X X, Lei P F, Xiang W H, Ouyang S, Yan W D. Temporal changes of fine root overyielding and foraging strategies in planted monoculture and mixed forests. *BMC Ecology*, 2018, 18(1): 9.
- [28] Roig S, del R M, Cañellas I, Montero G. Litter fall in Mediterranean *Pinus pinaster* Ait. Stands under different thinning regimes. *Forest Ecology and Management*, 2005, 206(1/3): 179-190.
- [29] Blanco J A, Imbert J B, Castillo F J. Thinning affects *Pinus sylvestris* needle decomposition rates and chemistry differently depending on site conditions. *Biogeochemistry*, 2011, 106(3): 397-414.
- [30] Navarro F B, Romero-Freire A, del Castillo T, Foronda A, Jiménez M N, Ripoll M A, Sánchez-Miranda A, Huntsinger L, Fernández-Ondoño E. Effects of thinning on litterfall were found after years in a *Pinus halepensis* afforestation area at tree and stand levels. *Forest Ecology and Management*, 2013, 289: 354-362.
- [31] Kunhamu T K, Kumar B M, Viswanath S. Does thinning affect litterfall, litter decomposition, and associated nutrient release in *Acacia mangium* stands of Kerala in peninsular India? *Canadian Journal of Forest Research*, 2009, 39(4): 792-801.
- [32] Thompson J, Brokaw N, Zimmerman J K, Waide R B, Everham III E M, Lodge D J, Taylor C M, García-Montiel D, Fluet M. Land use history, environment, and tree composition in a tropical forest. *Ecological Applications*, 2002, 12(5): 1344-1363.
- [33] Yang L X, Maron J L, Callaway R M. Inhibitory effects of soil biota are ameliorated by high plant diversity. *Oecologia*, 2015, 179(2): 519-525.
- [34] 何朋俊, 李星月, 王谢, 苏宇, 李贤伟, 余波, 潘宗英. 川中丘陵柏木低效林开窗补阔初期土壤养分和酶活性变化. *应用与环境生物学报*, 2017, 23(4): 693-700.
- [35] 董玉梁, 余胜, 卫芯宇, 温娅檬, 吴福忠. 川西平原香樟林和香椿林中小型土壤动物群落结构特征. *四川农业大学学报*, 2018, 36(3): 344-349, 356-356.
- [36] Wang F M, Zhu W X, Zou B, Neher D A, Fu S L, Xia H P, Li Z A. Seedling growth and soil nutrient availability in exotic and native tree species; implications for afforestation in southern China. *Plant and Soil*, 2013, 364(1/2): 207-218.
- [37] 王慧敏, 张峰, 庞春花, 赵彩莉, 范晓. 汾河流域中下游植物群落物种多样性与土壤因子的关系. *西北植物学报*, 2013, 33(10): 2077-2085.
- [38] Andrew S M, Totland Ø, Moe S R. Spatial variation in plant species richness and diversity along human disturbance and environmental gradients in a tropical wetland. *Wetlands Ecology and Management*, 2015, 23(3): 395-404.