

DOI: 10.20103/j.stxb.202308151766

李婧怡,陈晓霞,李梦玮,张楠楠,周志琼,李晓明,丁建林,何其华,石福孙.川西亚高山森林不同恢复途径物种组成和群落结构动态变化.生态学报,2024,44(8):3471-3482.

Li J Y, Chen X X, Li M W, Zhang N N, Zhou Z Q, Li X M, Ding J L, He Q H, Shi F S. Community composition and structure under different restoration pathways in subalpine forest, Sichuan Province, China. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(8): 3471-3482.

川西亚高山森林不同恢复途径物种组成和群落结构动态变化

李婧怡^{1,2}, 陈晓霞^{1,2}, 李梦玮^{1,2}, 张楠楠^{1,3}, 周志琼^{1,3}, 李晓明^{1,3}, 丁建林^{1,3}, 何其华^{1,3}, 石福孙^{1,3,*}

1 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 中国科学院茂县山地生态系统定位研究站, 茂县 623200

摘要:川西亚高山森林作为西南林区主体,是长江上游的生态屏障,该区域植被恢复方式主要为人工恢复和自然恢复,比较不同恢复方式下森林的物种组成和群落结构动态变化,对于川西亚高山森林恢复与重建有重要的意义,可以为制定合理的森林管理策略提供科学依据。基于茂县山地生态系统定位研究站不同恢复模式形成的华山松人工林、油松人工林和自然恢复的次生林野外调查数据,分析了 2005—2020 年乔、灌、草三个层次的群落结构特征和多样性。结果表明:(1)不同恢复途径下,乔木层物种数都呈现增加趋势,华山松人工林、油松人工林、自然恢复的次生林乔木层物种数分别增加了 11 种、7 种、8 种;(2)华山松人工林中华山松重要值从 48.06%降低到 31.1%,乡土阔叶树种四川蜡瓣花进入乔木层,2020 年重要值增大至 21.62%,油松人工林中油松重要值逐渐降低,从 43.59%降至 29.76%;自然恢复的次生林中,乡土树种锐齿槲栎逐渐成为第一优势种,2020 年重要值增至 19.9%。(3)华山松人工林、油松人工林和自然恢复的次生林中,温带区系成分分别占总属数的 71.43%、80.77% 和 84%,温带区系特征明显。(4)华山松人工林和油松人工林乔木层径级结构均为偏正态分布;而自然恢复的次生林径级分布呈倒“J”形,以小径级个体为主。(5)不同林型的乔木层高度在 15 年间呈现增加的趋势,具体表现为油松人工林>华山松人工林>自然恢复的次生林。(6)乔木层 Shannon-wiener 指数和 Simpson 指数均表现为自然恢复的次生林显著大于两个人工林,丰富度指数和均匀度指数表现为油松人工林最大;灌木层 4 个多样性指数均表现为油松人工林最大;草本层的丰富度指数、Shannon-wiener 指数和 Simpson 指数均表现为油松人工林较大,均匀度指数没有显著差异。结论:人工林恢复速度大于自然恢复的次生林,但自然恢复的次生林更新能力更强,且更有利于多样性的保存。两个人工林逐渐由常绿针叶林演替为以常绿针叶树为主的针阔混交林,自然恢复的次生林演替为以常绿阔叶树为主的针阔混交林。

关键词:群落演替;物种组成;群落结构;恢复模式;亚高山森林

Community composition and structure under different restoration pathways in subalpine forest, Sichuan Province, China

LI Jingyi^{1,2}, CHEN Xiaoxia^{1,2}, LI Mengwei^{1,2}, ZHANG Nannan^{1,3}, ZHOU Zhiqiong^{1,3}, LI Xiaoming^{1,3}, DING Jianlin^{1,3}, HE Qihua^{1,3}, SHI Fusun^{1,3,*}

1 Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Maoxian Mountain Ecosystem Research Station of Chinese Academy of Sciences, Maoxian 623200, China

基金项目:四川省科技计划项目(2021YFN0116)

收稿日期:2023-08-15; 网络出版日期:2024-01-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shifs@cib.ac.cn

Abstract: Western Sichuan's subalpine forests serve as the ecological barrier for the upper Yangtze River. Vegetation restoration in this region mainly involves artificial and natural methods. Analyzing the dynamic changes in species composition and community structure under different restoration modes is crucial for restoring and reconstructing western Sichuan's alpine forests and forming a sound forest management strategy. Using field survey data from the Mountain Ecosystem Positioning Research Station in Maoxian country, this study analyzed the community structure and diversity in *Pinus armandii* plantation forest, *Pinus tabulaeformis* plantation forest and naturally restored secondary forest from 2005 to 2020. The results showed that: (1) The number of species in the arbor layer increased under different restoration pathways, with increases of 11, 7, and 8 species in the arbor layer of *Pinus armandii* artificial forest, *Pinus tabulaeformis* artificial forest, and naturally restored secondary forest, respectively. (2) In the *Pinus armandii* artificial forest, the important value of *Pinus armandii* decreased from 48.06% to 31.1%, replaced by the native broadleaf species *Corylopsis willmottiae*, which increased to 21.62% in 2020. The important value of *Pinus tabulaeformis* in the *Pinus tabulaeformis* artificial forest gradually decreased from 43.59% to 29.76%. In the naturally restored secondary forests, the native species *Quercus aliena* gradually became the dominant species, with an important value of 19.9% in 2020. (3) In *Pinus armandii* artificial forest, *Pinus tabulaeformis* artificial forest, and naturally restored secondary forest, the temperate zone components accounted for 71.43%, 80.77%, and 84% of the total genera, respectively, exhibiting clear temperate zone characteristics. (4) The arbor level structure in *Pinus armandii* artificial forest and *Pinus tabulaeformis* artificial forest exhibited a skewed normal distribution, whereas naturally restored secondary forests displayed an inverted J-shaped distribution with a predominance of small-diameter individuals. (5) The heights of arbor layers of different forests showed an increasing trend during the 15-year period, which was as follows: *Pinus tabulaeformis* artificial forest > *Pinus armandii* artificial forest > naturally restored secondary forest. (6) The Shannon-Wiener and Simpson indices for the arbor layer indicated significantly greater diversity in the naturally restored secondary forest compared to the two artificial forests. The *Pinus tabulaeformis* artificial forest had the highest richness and evenness indices among all four diversity indices in the shrub layer. In the herb layer, the *Pinus tabulaeformis* artificial forest exhibited the highest diversity, with no significant difference in the evenness index. In conclusion, the recovery rate of the artificial forest was greater than that of the naturally restored secondary forest, but the naturally restored secondary forest was more capable of renewal and more conducive to the preservation of diversity. The two artificial forests were gradually replaced by evergreen coniferous forests and the naturally restored secondary forests were replaced by broad-leaved evergreen mixed coniferous forests.

Key Words: community succession; species composition; community structure; restoration patterns; subalpine forest

森林是陆地生态系统的主体,在地球生态系统的物质循环和能量流动中处于关键位置,在改善生态系统、调节全球气候、抑制自然灾害等方面发挥着重要作用^[1-3]。森林动态变化是全球变化的重要指示,主要包括发育、波动、更新、演替和演化等,其中演替过程是森林动态变化研究的重点和核心^[4-5]。森林群落的动态变化是一个漫长的过程,其规律的深入研究需要建立在长期定位监测的基础上,例如每 5 年定期进行的样地复查。这种持续的监测对于探究森林生物多样性的动态变化、及其对人类活动干扰和气候变化的响应具有至关重要的意义^[6]。

成立于 1988 年的中国生态系统研究网络(CERN)长期致力于定位观测和研究,许多学者依托 CERN 森林生态系统站陆续从非空间结构特征和空间结构特征做了大量研究工作,包括物种组成、区系分布、径级结构、群落更新和群落多样性等^[7-8]。标准化、规范化和制度化的研究网络对森林群落结构的动态变化研究奠定了科学基础,也为不同森林生态系统的结构、功能等比较研究提供了理想的平台^[9-10]。

川西亚高山森林位于长江上游和青藏高原东缘,作为西南林区的主体,在水源涵养、调节气候和维护长江上游生态安全中具有重要作用^[11]。20 世纪中叶以来,川西亚高山森林遭到大量砍伐,造成森林退化,1998 年天然林资源保护工程启动后,川西亚高山森林全面禁伐封育,并对砍伐区域采取了天然更新和人工造林相结合的恢复措施^[12],人工恢复和自然恢复也是目前川西亚高山森林恢复的两种主要模式^[13]。然而,人工林通常存在一些问题,如群落结构差异明显、物种组成单一以及生物多样性下降等特点^[14]。研究发现,在不同地

区的生态系统中,如中国西南部^[15]、华北地区^[16]以及日本^[17],种植单一树种的人工林普遍导致了生物多样性的减少。然而,在泰国^[18]和中国北部^[19]等地,退化土地上的松树人工林却为植被的恢复提供了有利条件。随着生态工程建设不断深入发展,探究如何有效促进人工林和自然恢复次生林的持续更新与管理,对于生态和经济效益具有重要意义。近年来对川西亚高山森林的研究主要集中在土壤微生物^[20–21]、土壤碳动态^[22]以及林下调落物等方面^[23],而两种恢复模式下群落结构和多样性的对比研究少有报道。本研究基于中国科学院茂县山地生态系统定位研究站对华山松人工林、油松人工林和自然恢复的次生林的长期监测数据,通过分析三类林型乔、灌、草的群落结构特征和多样性变化,阐明不同植被恢复方式对森林生态效应的影响,预测群落演替与发展方向,以期为长江上游亚高山森林生态系统的恢复以及后续的保护与管理提供科学依据。

1 研究方法

1.1 研究区概况

中国科学院茂县山地生态系统定位研究站地处四川省阿坝州茂县城东大沟流域(31°37'20"—31°44'53"N, 103°54'04"—103°56'52"E,海拔 1500—4100 m)。历史上,大沟流域森林长期遭受人为砍伐,植被严重退化,水土流失加剧,生态恶化。建站前的大沟流域森林覆盖率不足 11%。1986 年建站后,中国科学院成都生物研究所与地方政府紧密合作,开展了人工造林与次生灌丛保育。到 2000 年,大沟流域森林覆盖率提高到 67%,水土流失得到有效控制,生态环境得到有效改善^[24]。绝大多数采伐迹地形成次生林,包括造林形成的人工林和自然更新形成的针阔混交林。根据多年监测,2005—2020 年,研究区年均气温 9.6℃,年降水量 781.1mm,年蒸发量 876.2mm,气候为暖温带亚高山季风气候,夏季多雨,冬季寒冷少雨。土壤主要为淋溶褐土和棕壤土,pH 为 5.8—6.3。

1.2 样地建立与调查方法

本研究选取中国科学院茂县山地生态系统定位研究站的 3 块长期森林动态监测样地,分别为华山松人工林、油松人工林和自然恢复的次生针阔混交林(表 1),海拔 1800m—2000m,样地建立时间为 2003 年,按照中国生态系统研究网络(CERN)的标准进行监测。华山松人工林和油松人工林为 20—30a 的中龄林,华山松人工林中人工栽种的主要树种为华山松,其次有油松、漆、日本落叶松等,油松人工林中人工栽种的主要树种为油松,其次为华山松和漆;自然恢复的次生林,历史上一直为周边居民的薪炭林,不断受到砍伐,1986 年建站后停止砍伐,进行自然恢复,逐渐形成次生针阔混交林^[25]。

表 1 样地基本情况

Table 1 Basic information of 3 plantations

样地名称 Plots	经纬度 Latitude and longitude	海拔 Altitude/m	面积 Size	林龄 Stand age/a
华山松人工林 <i>Pinus armandii</i> plantation	E 103°53'41", N 31°41'38"	1891	50 m × 50m	20—30
油松人工林 <i>Pinus tabulaeformis</i> plantation	E 103°53'54", N 31°41'49"	1838	30m × 40m	20—30
自然恢复的次生林 Naturally restored secondary forest	E 103°53'33", N 31°41'41"	1860	30 m × 50m	22

将每个样地划分为多个 10m×10m 样方,乔木层进行每木调查,对胸径(DBH)(距离地面 1.3 m 高处主干直径)≥3cm 的乔木,进行每木编号、挂牌,并记录样地内所有标记个体的种名、株数、胸径、树高等指标,并在 DBH 测量处进行标记。记录样地内出现的全部灌木和草本物种,每个样地随机选取 10 个样方,在样方中设置一个 5 m×5 m 和 1 m×1 m 小样方,分别调查灌木和草本植物种类、株数、高度、盖度和基径等指标。从 2005 年起,每 3 年或 2 年调查 1 次,本研究选取 2005 年、2010 年、2015 年和 2020 年的监测数据进行分析。

1.3 数据处理

参照吴征镒对我国植物属的地理区系成分的划分^[26],对茂县大沟三类林型木本植物进行区系特征分析。采用以下公式计算各层次植物物种的重要值。

乔木层重要值 = (相对多度 + 相对频度 + 相对显著度) / 3

灌木层、草本层重要值 = (相对多度 + 相对频度 + 相对盖度) / 3

相对多度 = (某个种的株数 / 所有种的总株数) × 100%

相对频度 = (某个种的频度 / 所有种的频度总和) × 100%

相对显著度 = (某个种所有个体的胸径断面积 / 所有种个体的胸高断面积总和) × 100%

相对盖度 = (某个种的盖度 / 所有种的总盖度) × 100%

多样性指数计算公式如下:

Margalef 指数: $M = (S - 1) \times \ln N$

Simpson 指数: $D = 1 - \sum P_i^2$

Shannon 指数: $H = - \sum P_i \times \ln P_i$

Pielou 均匀度指数: $J_{sw} = H / \ln S$

式中, S 为每一样方中的物种数; N 为所有物种的个体之和; P_i 为第 i 个物种的相对多度。

使用 Microsoft Excel 2010 和 Rstudio 软件进行数据的整理分析, Rstudio 软件和 Adobe Illustrator 2021 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 物种组成动态变化

不同恢复模式的森林乔木层物种数都呈现增加的趋势, 华山松人工林乔木层物种由 6 种增长到 17 种, 油松人工林由 3 种增长到 7 种, 自然恢复的次生林由 11 种增长至 19 种 (表 2)。进一步对乔木层所有物种、灌木层和草本层中重要值排名前五的优势物种进行分析 (图 1), 发现华山松人工林的乔木层中, 第一优势种为针叶树种华山松 (*Pinus armandii*), 但其重要值呈现降低的趋势, 从 48.06% 降低到 31.1%, 而乡土阔叶树种四川蜡瓣花 (*Corylopsis willmottiae*) 重要值至 2020 年时已增长至 21.62%。油松人工林的乔木层中, 油松 (*Pinus tabulaeformis*)、华山松、漆 (*Toxicodendron vernicifluum*) 重要值较高, 但油松重要值逐渐降低, 从 43.59% 降至 29.76%。从 2015 年开始, 其他乔木如紫枝柳 (*Salix heterochroma*)、旁遮普杨 (*Rhus punjabensis*) 等陆续进入油松人工林乔木层。自然恢复次生林的乔木层中, 青榨槭 (*Acer davidii*) 和中华槭 (*Acer sinense*) 重要值较高, 但随着演替进程, 青榨槭重要值从 27.61% 降至 14.54%, 中华槭重要值从 21.02% 降至 6.02%, 锐齿槲栎 (*Quercus aliena*) 逐渐演变为优势种, 2020 年重要值增至最大 (19.9%)。随着演替进程, 两个人工林乔木层物种均表现为人工栽种的针叶树种重要值逐渐降低, 乡土阔叶树种重要值逐渐升高。自然恢复的次生林中, 处于灌木层的乡土植物四川蜡瓣花和锐齿槲栎等逐渐进入乔木层中, 重要值升高。

华山松人工林的灌木层物种数在演替进程中变化较小, 以蔷薇科、忍冬科居多, 优势物种多为喜湿润、耐寒物种, 如雀儿舌头 (*Leptopus chinensis*)、长叶溲疏 (*Deutzia longifolia*); 油松人工林的灌木层以蔷薇科、豆科和忍冬科居多, 在演替进程中, 亮叶忍冬 (*Lonicera ligustrina*)、桤木 (*Viburnum betulifolium*) 和锐齿槲栎 (*Quercus aliena*) 占据灌木层绝对优势地位; 自然恢复的次生林灌木层以蔷薇科、忍冬科和桦木科居多, 封山育林前受到大量砍伐, 优势种多为喜光物种, 如毛榛 (*Corylus mandshurica*) 和锐齿槲栎等。

草本层物种数表现为油松人工林 > 自然恢复的次生林 > 华山松人工林, 三类林型草本层物种都多为耐阴物种。华山松人工林草本层物种数变化较小, 喜阴湿环境的西南鬼灯檠 (*Rodgersia sambucifolia*) 始终处于优势地位, 但重要值随着演替过程逐渐下降, 由 41.03% 降至 21.95%。油松人工林草本层中, 适应性较强的大花草 (*Anemone tomentosa*) 占据了绝对优势。自然恢复的次生林草本层中, 中日金星蕨 (*Parathelypteris nipponica*) 和西南鬼灯檠始终处于优势地位, 重要值之和最大达 88.2%。

表 2 三类林型科、属、种数量变化

Table 2 Changes of family, genera and species numbers of the three forest types in the Dagou Watershed, Sichuan Province in 2005—2020

	年份 Year	华山松人工林 <i>Pinus armandii</i> plantation			油松人工林 <i>Pinus tabulaeformis</i> plantation			自然恢复的次生林 Naturally restored secondary forest		
		科	属	种	科	属	种	科	属	种
		Family	Genera	Species	Family	Genera	Species	Family	Genera	Species
乔木层 Arbor layer	2005	4	5	6	2	2	3	8	8	11
	2010	6	8	11	2	2	3	4	4	7
	2015	7	9	11	4	6	7	9	11	15
	2020	10	13	17	6	8	10	13	13	19
灌木层 Shrub layer	2005	19	22	31	16	22	28	17	20	28
	2010	20	30	33	16	21	25	15	22	29
	2015	20	30	33	25	36	43	17	24	33
	2020	18	23	24	15	22	28	16	21	27
草本层 Herb layer	2005	17	21	21	17	32	34	15	21	23
	2010	19	27	27	26	62	70	23	28	31
	2015	18	22	23	23	53	61	18	23	24
	2020	17	22	23	22	47	56	18	25	25

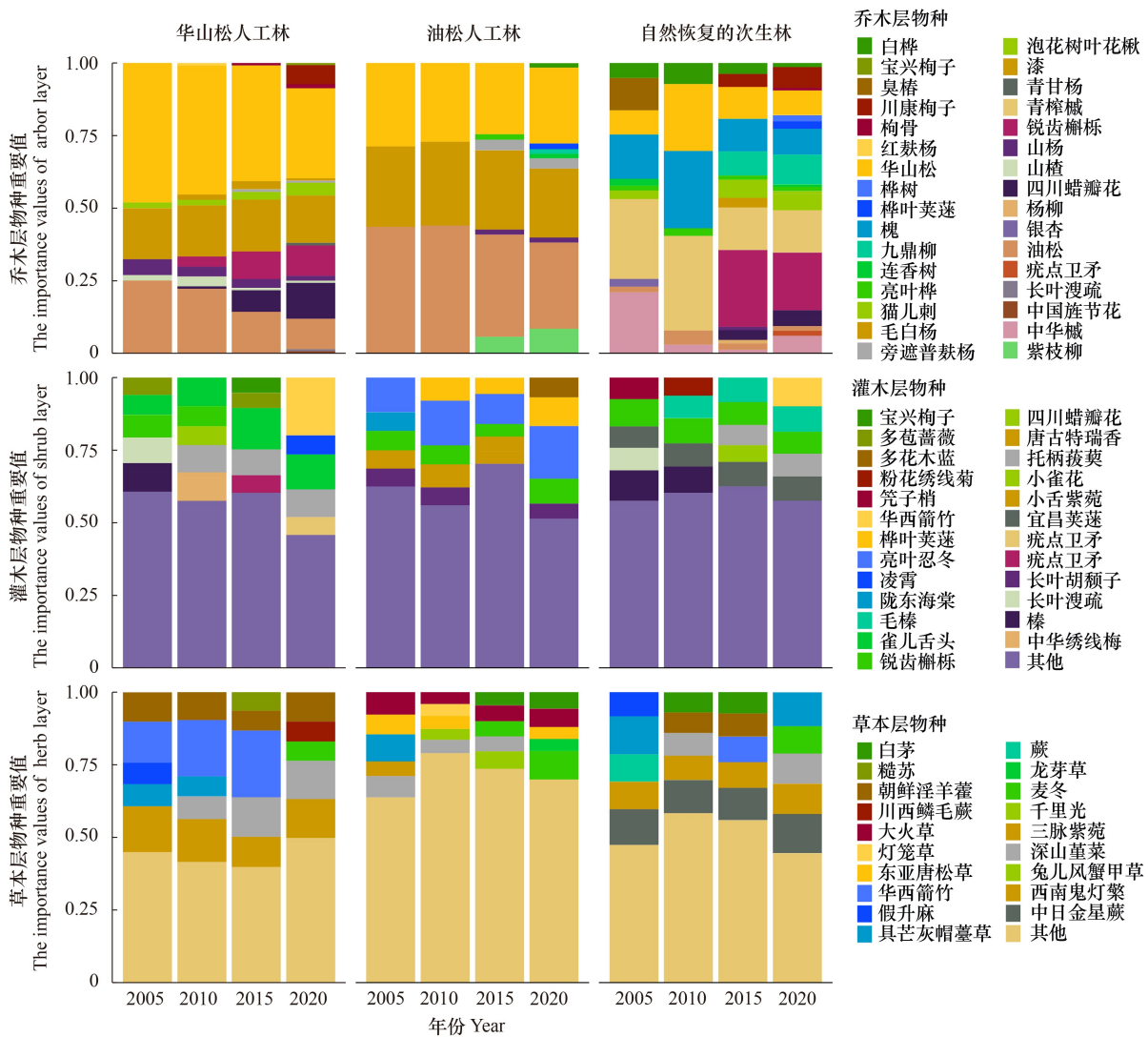


图 1 三类林型物种组成和主要物种重要值变化

Fig.1 Species composition and change of importance values of three forest types in the Dagou Watershed, Sichuan Province in 2005—2020

2.2 区系构成

华山松人工林、油松人工林和自然恢复的次生林群落木本植物属的分布区类型统计分析显示(表3),到2020年华山松人工林35个属的分布区类型中,热带区系的属占总属数的20%,其中泛热带分布的属比例最高,占14.29%;温带性质的属占总属数的71.43%,其中北温带分布的属数最多,占42.86%;世界分布属有2属,中国特有属有1属。2020年油松人工林26个属的分布类型中,热带区系的属占总属数的7.69%,包括泛热带分布型和热带亚洲至热带大洋洲分布型,各1属;温带性质的属占总属数的80.77%,其中北温带分布的属数最多,占61.54%;世界分布属有3属。2020年自然恢复的次生林25个属的分布类型中,热带区系的属占总属数的12%,都为泛热带分布型;温带性质的属占总属数的84%,其中北温带分布的属数最多,占44%;世界分布属有1属。三类林型内温带成分的属占比较高,具有典型的温带植物区系特点。

表3 三类林型属的分布区类型变化

Table 3 Changes of distribution patterns of genera in the three forest types in the Dagou Watershed, Sichuan Province in 2005—2020

分布类型 Areal-types	华山松人工林 <i>Pinus armandii</i> plantation				油松人工林 <i>Pinus tabulaeformis</i> plantation				自然恢复的次生林 Naturally restored secondary forest			
	2005	2010	2015	2020	2005	2010	2015	2020	2005	2010	2015	2020
1.世界分布 Cosmopolitan	1	1	2	2	2	2	3	3	1	1	2	1
2.泛热带分布 Pantropic	3	7	5	5	3	3	3	1	3	4	3	3
5.热带亚洲至热带大洋洲分布 Tropical Asia to Tropical Australasia Oceania	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
7.热带亚洲(印度-马来西亚) 分布 Tropical Asia (Indo-Malaya)		1	1	1			2				1	
热带成分(2—7)小计 Tropical elements (2—7) sub-total	4	9	7	7	4	4	6	2	4	4	4	3
8.北温带分布 North Temperate	13	15	14	15	12	12	18	16	13	14	14	11
9.东亚和北美洲间断分布 East Asia and North America disjuncted	2	2	3	3	3	2	2	2	1	1	2	1
10.旧世界温带分布 Old World Temperate	1	1			1	1	1		1	1	1	1
11.温带亚洲分布 Temperate Asia	1	1			1	1	1		1	1	1	1
14.东亚分布 East Asia	5	5	6	7	1		5	3	3	4	2	7
温带成分(8—14)小计 Temperate elements (8—14) sub-total	22	24	23	25	18	17	27	21	19	21	20	21
15.中国特有 Endemic to China			1	1					1		1	
合计 Total	27	34	33	35	24	23	36	26	25	26	27	25

2.3 乔木层径级结构

以2 cm为区间划分径级,将不同林型的乔木划分为14个径级。华山松人工林的乔木层径级结构呈偏正态分布,演替过程中逐渐平缓,小径级个体数逐渐减少,中径级和大径级个体数增加,群落逐渐由增长型变为稳定型。2020年华山松人工林乔木所有个体平均胸径为10.56 cm,胸径最大的个体是华山松(28.7 cm),优势种华山松在径级10—20 cm的个体数最多,占有华山松个体的60%。油松人工林的乔木层径级结构呈偏正态分布,整体表现为中等径级个体较多,而小径级和大径级个体较少。2020年油松人工林乔木所有个体平

均胸径为 12.93 cm,胸径最大的个体是油松(31.94 cm),优势种油松在径级 10—20 cm 的个体数最多,占全部油松个体的 63.3%。自然恢复次生林的乔木层径级结构呈倒“J”形分布,小径级个体数多,表明该样地幼苗和幼树较多,群落具有良好的更新能力(图 2)。2020 年自然恢复的次生林中乔木所有个体平均胸径较低,为 4.24 cm,胸径最大的个体是槐(24.98 cm),优势种锐齿槲栎在径级 0—10 cm 的个体数最多,占全部锐齿槲栎个体的 97.1%。两个人工林乔木层径级结构均为偏正态分布,中等径级个体较多,自然恢复的次生林乔木层径级分布呈倒“J”形,小径级个体偏多。

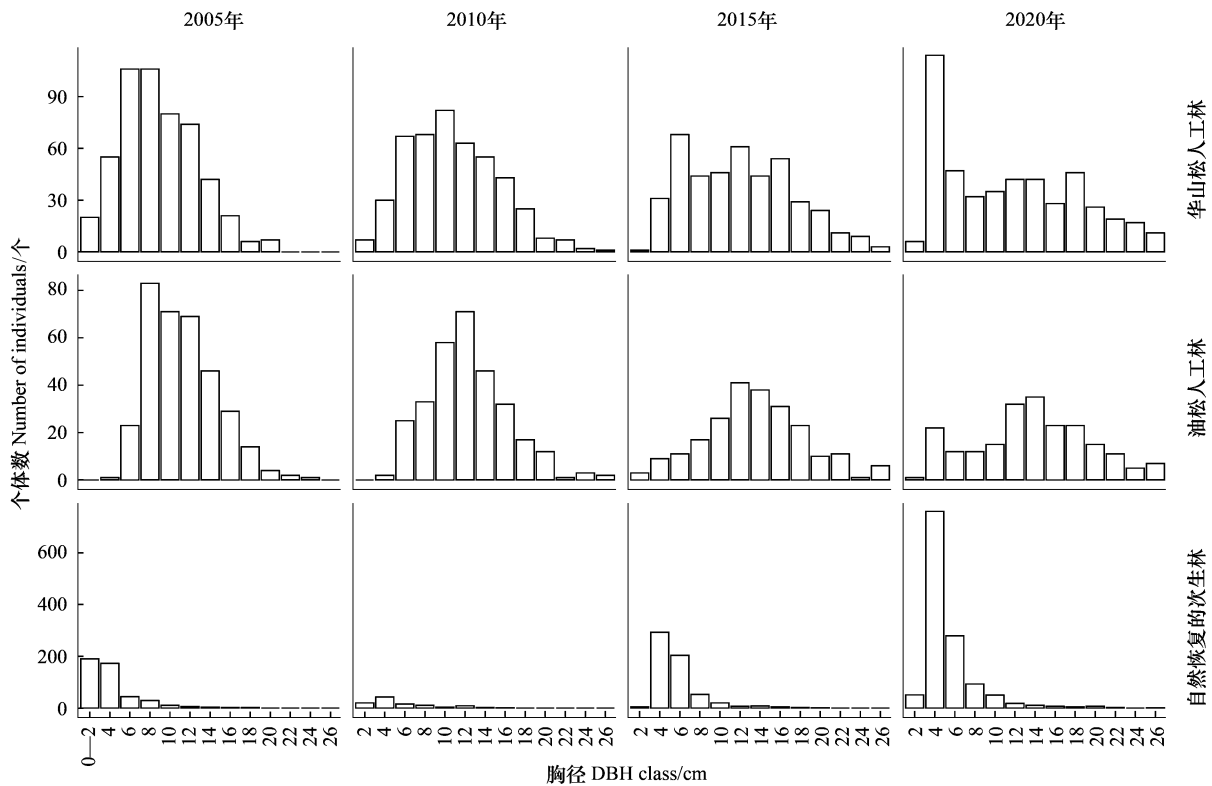


图 2 三类林型乔木径级分布变化

Fig.2 Changes of Diameter at breast height (DBH) distributions in the three forest types in the Dagou Watershed, Sichuan Province in 2005—2020

2.4 垂直结构

三类林型的乔木层高度呈现增加的趋势,油松人工林的乔木整体高度最高,华山松人工林的乔木高度次之,自然恢复次生林的乔木高度最矮。华山松人工林乔木在 2005 年、2010 年、2015 年、2020 年平均高度分别为 6.12 m、8.07 m、7.84 m 和 10.34 m。到 2020 年乔木层可分为 2 层,上层高达 17.53 m,优势种比较明显,主要由华山松、油松、漆树等高大乔木组成,种类相对较少;亚乔木层高约 7 m,主要由泡吹叶花楸(*Sorbus meliosmifolia*)、四川蜡瓣花、锐齿槲栎等组成。油松人工林的乔木在 2005 年、2010 年、2015 年、2020 年平均高度分别为 8.54 m、10.2 m、11.15 m 和 11.74 m。2020 年最高可达 18.45 m,由油松、华山松、漆高大乔木组成。自然恢复的次生林乔木在 2005 年、2010 年、2015 年、2020 年平均高度分别为 2.17 m、5.12 m、5.28 m 和 5.67 m。到 2020 年乔木层可分为 2 层,上层高达 16.91 m,主要由华山松、亮叶桦(*Betula luminifera*)、白桦(*Betula platyphylla*)等高大乔木组成,种类相对较少;亚乔木层高约 6 m,主要由泡吹叶花楸、四川蜡瓣花、锐齿槲栎等组成(图 3)。

随着植被的恢复,人工林群落层次分化逐渐明显,灌木层高度集中在 1 m 左右,2020 年华山松人工林和油松人工林灌木层平均高度分别为 0.8 m 和 0.75 m。自然恢复的次生林由于乔木层低矮,灌木层发育良好,

2020 年平均高度达 1.45 m。草本层基本为一年生草本,三个样地的草本层高度变化不大,华山松人工林草本层中的华西箭竹(*Fargesia nitida*)较高,最高达 2.75 m;油松人工林中最高为川党参(*Codonopsis tangshen*),可达 1.42 m;自然恢复的次生林草本层中蕨(*Pteridium aquilinum*)和华西箭竹生长较高,最高达 1.64 m 和 1.91 m (图 5)。

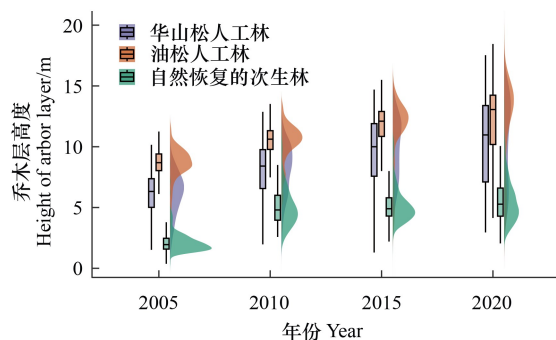


图 3 三类林型乔木层高度分布变化

Fig.3 Changes of height distribution of arbor layer in the Dagou Watershed, Sichuan Province in 2005–2020

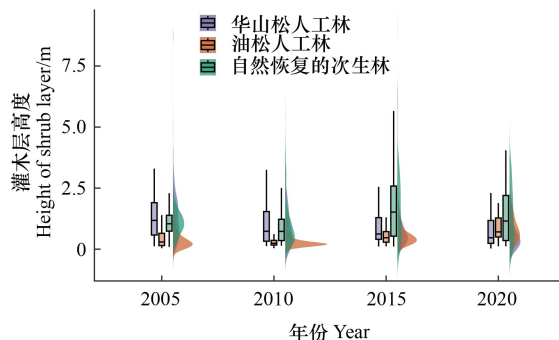


图 4 三类林型灌木层高度分布变化

Fig.4 Changes of height distribution of shrub layer in the Dagou Watershed, Sichuan Province in 2005–2020

2.5 多样性动态变化

通过比较三类林型各层次物种多样性指数可知(图 6),两个人工林乔木层多样性指数和 Pielou 均匀度指数都随着植被的恢复呈上升趋势,而自然恢复的次生林乔木层多样性指数和 Pielou 均匀度指数小幅波动,略有下降。2005 年至 2020 年乔木层多样性指数表现为,自然恢复的次生林>油松人工林>华山松人工林。随着演替进程,华山松人工林和自然恢复的次生林灌木层多样性指数都呈现下降趋势,油松人工林灌木层多样性指数波动较小。总体上自然恢复的次生林灌木层多样性指数高于两个人工林。2005 年至 2020 年三个样地的草本层多样性指数具体表现为油松人工林>自然恢复的次生林>华山松人工林。

对 2020 年三类林型各层次物种丰富度指数、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、均匀度指数进行统计分析(图 7)。对比各植被层次发现,草本层物种丰富度均高于其他层次。对比不同林型发现,油松人工林三个层次的丰富度指数均显著大于华山松人工林和自然恢复的次生林。三个林型各层次均匀度指数表现为草本层>乔木层>灌木层。自然恢复的次生林乔木层均匀度指数显著低于两个人工林,草本层和灌木层各林型均匀度指数没有显著差异。油松人工林草本层和灌木层的 Shannon-Wiener 指数都显著大于华山松人工林和自然恢复的次生林,乔木层的表现为自然恢复的次生林显著大于两个人工林。Simpson 指数与 Shannon-Wiener 指数表现一致,草本层和灌木层都表现为油松人工林最高,乔木层表现为自然恢复的次生林显著大于两个人工林。

3 讨论

3.1 不同恢复途径下物种组成变化

植物群落的组成是群落恢复中的重要指标,能反映群落恢复的动态情况^[27]。重要值作为一个综合数量

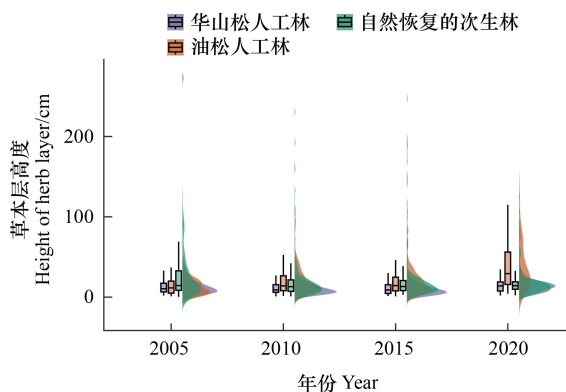


图 5 三类林型草本层高度分布变化

Fig.5 Changes of height distribution of herb layer in the Dagou Watershed, Sichuan Province in 2005–2020

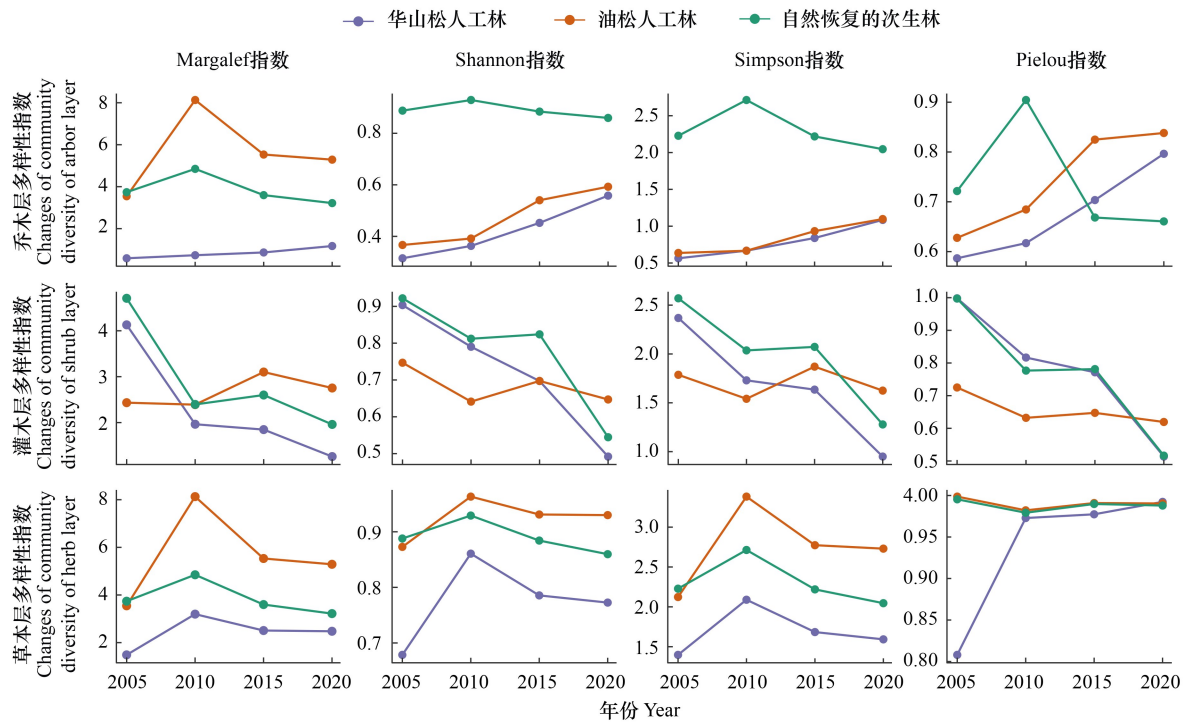


图 6 三类林型多样性变化

Fig.6 Changes of community diversity in the three forest types in the Dagou Watershed, Sichuan Province in 2005—2020

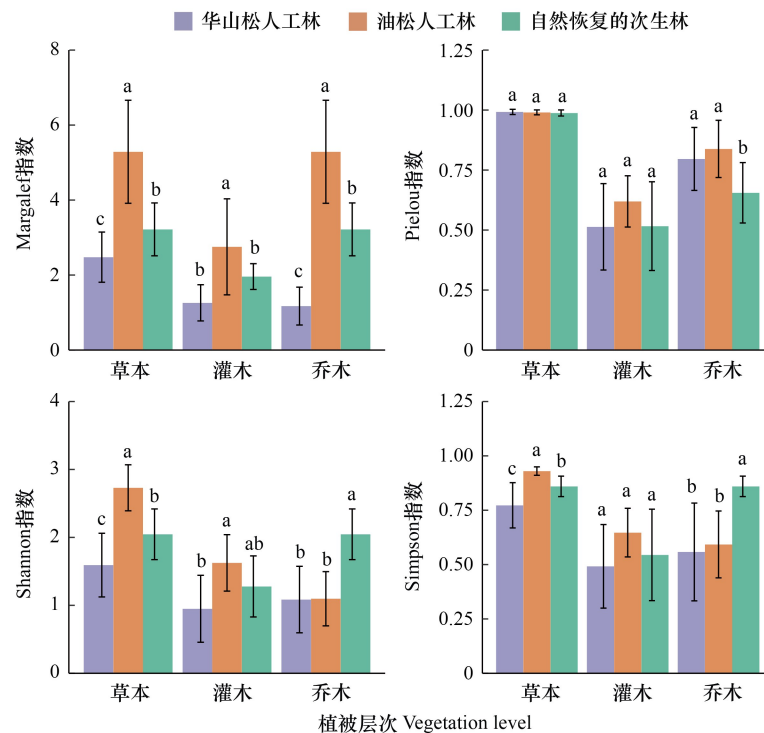


图 7 2020 年不同林型多样性指数

Fig.7 Species diversity indexes of the three forest types in the Dagou Watershed, Sichuan Province in 2020

不同小写字母代表同一层次不同林型之间差异显著 ($P < 0.05$)

指标,可以呈现物种在群落中的地位^[28]。本研究结果显示在 2005 至 2020 年间,华山松人工林、油松人工林和自然恢复的次生林乔木层物种数呈增加趋势,主要原因是演替过程中乡土树种陆续进入乔木层。但不同林型优势种不同,华山松人工林和油松人工林主要优势种为华山松和油松,自然恢复的次生林中锐齿槲栎为优势种。另外,华山松人工林、油松人工林和自然恢复的次生林乔木层排名前五的优势种地位发生了变化,而在武夷山针阔混交林的研究中^[29],乔木层优势种在演替过程中比较稳定,没有发生剧烈的变化,可能是地理位置和演替阶段不同导致的结论不同。乔木层作为优势层,对林下群落组成和结构有重要作用^[30]。本研究发现,两个人工林乔木层的优势种为针叶树,林冠层茂密,导致林下光照少,因此林下灌木层多为耐阴物种,如槭属 (*Acer*)、忍冬属 (*Lonicera*)、花楸属 (*Sorbus*)、卫矛属 (*Euonymus*) 等,相同属在川西王朗山样地中也有报道^[31]。而自然恢复的次生林在封育前受到大量砍伐,改善了林内光照条件,林下则形成以喜光物种毛榛为优势种的灌木群落。何芳兰等^[32]也发现云杉人工林和天然林的灌木层物种组成不同,表明不同恢复模式下的灌木层物种组成存在差异,这种差异与乔木层的物种组成和结构有关。

3.2 不同恢复途径下乔木层径级结构

径级结构是反映群落稳定性和生长发育状况的重要指标之一^[33]。本研究发现华山松人工林和油松人工林乔木层径级结构为偏正态分布,中径级个体偏多,径级结构随着演替进程逐渐变得平缓。在阴那山保护区样地中^[34],中径级个体占比最大,达 44.27%。说明人工林群落逐渐由增长型变为稳定型,不同径级间没有明显的断层现象,可以维持乔木层树种的更新,能够稳定演替发展。而在自然恢复的次生林中,小径级个体偏多,这与米亚罗亚高山暗针叶林^[35]、小兴安岭天然针阔混交林^[36]研究得到的结果一致,说明自然恢复的次生林较人工林具有更好的更新能力。

3.3 不同恢复途径下物种多样性动态变化

森林群落的物种多样性指数是反映森林生态功能效应的重要参数^[37]。本研究结果表明,不同恢复模式下,人工林乔木层 Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数都逐渐升高,这与武夷山甜槠常绿阔叶林^[38]和九连山森林群落动态研究^[39]结果一致。而自然恢复的次生林乔木层多样性显著高于人工林乔木层多样性,Ren 等^[40]对中国 172 个森林恢复研究进行了 Meta 分析,表明自然恢复比人工恢复更有利于物种多样性的保存。因为自然恢复通常涵盖了更多的本土树种,这些树种在适应性和生态位上具有广泛的多样性。高物种多样性对生态系统的稳定性和功能具有积极影响。自然恢复的次生林可以提供更多的生态位,增加资源的利用效率,有助于减轻害虫和疾病的压力,并提高生态系统的抗逆性。此外,高物种多样性还有助于提高生态系统的生产力,维持关键生态功能,如营养循环和食物链的稳定性。

在演替初期阶段,群落物种组成和相对丰度会不均衡,因此 Peilou 均匀度指数较低^[41],随着时间推移,生态系统中的物种逐渐恢复,进入演替的不同阶段,物种相对丰度逐渐趋于均衡,Peilou 均匀度指数也随之上升^[42]。本研究发现人工林乔木层均匀度指数呈上升趋势,在一定程度上反映了人工栽种的针叶树种华山松、油松优势度在逐渐下降,而阔叶树种优势度在逐渐增加,表明物种分布随着演替更加均匀,人工林正稳定地朝顶级群落发展,这与古田山杉木人工林研究结论一致^[43]。但自然恢复的次生林恢复速度较慢,乔木层均匀度指数呈下降趋势,可能是由于一些物种如锐齿槲栎、青榨槭获得了更多的资源和生态位,逐渐占据主导地位并排挤其他物种,导致物种相对丰度不均衡。油松人工林丰富度指数高于其他两个林型,可能与油松人工林海拔位置有关,油松人工林海拔最低,物种数量随海拔的升高而递减^[44]。

在华山松人工林、油松人工林和自然恢复的次生林中,灌木层、草本层多样性指数表现出错峰分布,即灌木层多样性高时,草本层多样性就低。可能是因为随着演替,乔木层郁闭度增加,而林内资源有限,灌草在生态位上互相抑制,竞争林内光照、热量、水分等资源^[45-46]。另外,自然恢复的次生林灌木层多样性比人工林高,原因一方面是自然恢复的次生林乔木层比人工林低矮,为林下植被的发展提供了更多的光照资源,说明林分特征是影响林下灌草多样性的关键因素^[47]。另有研究表明,森林生态系统恢复依赖于物种多样性的增加、凋落物养分的输入和土壤肥力的恢复^[48]。在松树人工林中,由于松针中的养分浓度低,且林地中的落叶分解

率低,因此这些养分的输入量非常有限^[49]。本研究中的两个人工林优势树种都为针叶林,而自然恢复的次生林则以阔叶树种为主,更有利于林下物种多样性的恢复。

4 结论

本研究通过分析 2005 年至 2020 年华山松人工林、油松人工林和自然恢复次生林的生态特征,发现不同恢复模式下的森林群落结构和多样性变化有所差异。主要结论如下:(1)恢复过程中人工栽种的物种地位逐渐降低,乡土物种地位逐渐升高;(2)三类林型具有典型的温带植物区系特点;(3)自然恢复的次生林具有更好的更新能力;(4)自然恢复的次生林更有利于多样性的保存;(5)两个人工林逐渐由常绿针叶林演替为以常绿针叶树为主的针阔混交林,自然恢复的次生林演替为以常绿阔叶树为主的针阔混交林^[50]。自然恢复的次生林在更新能力和多样性方面具有显著优势,长期恢复上表现稳定,但恢复速度较慢,恢复效果在短期内较低,而人工恢复战略可在短期内通过高强度投资带来生态和社会经济效益。在人工恢复的基础上加强培育乡土阔叶树种,能增加物种多样性。在重点保护乔木树种的同时,也应提高对林下灌草的重视,在人工林中适当采取抚育间伐措施增加林下透光率,促进层间植物的生长,改善其林分结构。以实现森林生态系统的可持续管理和恢复,促进生态和经济效益的双赢。森林恢复是一个长期且复杂的过程,有研究表明川西亚高山森林需要 200 年才能恢复到稳定状态^[51],并且影响森林恢复的因素是多样化的,如环境因素、造林模式、物种选择、种植密度等^[52],因此在未来的研究中还需更长远详细的监测。

致谢:感谢参与茂县山地生态系统定位研究站野外调查的工作人员。

参考文献 (References):

- [1] 薛建辉. 森林生态学. 北京: 中国林业出版社, 2006.
- [2] Pan Y, Birdsey R A, Fang J Y, Houghton R, Kauppi P E, Kurz W A, Phillips O L, Shvidenko A, Lewis S L, Canadell J G, Ciais P, Jackson R B, Pacala S W, McGuire A D, Piao S, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 2011, 333(6045): 988-993.
- [3] Njana M A, Mbilinyi B, Eliakimu Z. The role of forests in the mitigation of global climate change: Empirical evidence from Tanzania. *Environmental Challenges*, 2021, 4: 100170.
- [4] 王伯荪. 植物群落学. 北京: 高等教育出版社, 1987.
- [5] Finegan B. Forest succession. *Nature*, 1984, 312(5990): 109-114.
- [6] Pretzsch H, Biber P, Schuetze G, Bielak K. Changes of forest stand dynamics in Europe. Facts from long-term observational plots and their relevance for forest ecology and management. *Forest Ecology and Management*, 2014, 316: 65-77.
- [7] 邹顺, 周国逸, 张倩媚, 徐姗, 熊鑫, 夏艳菊, 刘世忠, 孟泽, 褚国伟. 1992—2015 年鼎湖山季风常绿阔叶林群落结构动态. *植物生态学报*, 2018, 42(4): 442-452.
- [8] 温韩东, 林露湘, 杨洁, 胡跃华, 曹敏, 刘玉洪, 鲁志云, 谢有能. 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林 20 hm² 动态样地的物种组成与群落结构. *植物生态学报*, 2018, 42(4): 419-429.
- [9] 于贵瑞, 梁颺. 世界三大生态网——中国生态系统研究网络(CERN). *今日国土*, 2003(7): 27-29.
- [10] Fu B J, Li S G, Yu X B, Yang P, Yu G R, Feng R G, Zhuang X L. Chinese ecosystem research network: Progress and perspectives. *Ecological Complexity*, 2010, 7(2): 225-233.
- [11] Ma J M, Liu S R, Shi Z M, Wang J X. Assessing stand structure in successional stages of dark coniferous forests in western Sichuan, China. *Journal of Forestry Research*, 2016, 27(4): 779-786.
- [12] 张远东, 刘世荣, 赵常明. 川西亚高山森林恢复的空间格局分析. *应用生态学报*, 2005, 16(9): 1706-1710.
- [13] 刘世荣, 马姜明, 缪宁. 中国天然林保护、生态恢复与可持续经营的理论与技术. *生态学报*, 2015, 35(1): 212-218.
- [14] Ming A G, Yang Y J, Liu S R, Nong Y, Tao Y, Zeng J, An N, Niu C H, Zhao Z, Jia H Y, Cai D X. A decade of close-to-nature transformation alters species composition and increases plant community diversity in two coniferous plantations. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 1141.
- [15] Tang C Q, Li Y H, Zhang Z Y. Species diversity patterns in natural secondary plant communities and man-made forests in a subtropical mountainous Karst area, Yunnan, SW China. *Mountain Research and Development*, 2010, 30(3): 244.
- [16] Jiang Y, Kang M Y, Gao Q Z, He L H, Xiong M, Jia Z B, Jin Z P. Impact of land use on plant biodiversity and measures for biodiversity conservation in the Loess Plateau in China—a case study in a hilly-gully region of the Northern Loess Plateau. *Biodiversity & Conservation*, 2003, 12(10): 2121-2133.
- [17] Nagaike T. A review of ecological studies on plant species diversity in plantation ecosystems. *Journal of the Japanese Forest Society*, 2000, 82: 407-416.
- [18] Oberhauser U. Secondary forest regeneration beneath pine (*Pinus kesiya*) plantations in the northern Thai highlands: a chronosequence study.

- Forest Ecology and Management, 1997, 99(1-2): 171-183.
- [19] Zhang K R, Dang H S, Tan S D, Wang Z X, Zhang Q F. Vegetation community and soil characteristics of abandoned agricultural land and pine plantation in the Qinling Mountains, China. Forest Ecology and Management, 2010, 259(10): 2036-2047.
- [20] Cao J X, Pan H, Chen Z, Shang H. Bacterial, fungal, and archaeal community assembly patterns and their determining factors across three subalpine stands at different stages of natural restoration after clear-cutting. Journal of Soils and Sediments, 2020, 20(7): 2794-2803.
- [21] Zhao W Q, Wang X H, Howard M M, Kou Y P, Liu Q. Functional shifts in soil fungal communities regulate differential tree species establishment during subalpine forest succession. The Science of The Total Environment, 2023, 861: 160616.
- [22] Zhu X M, Zhang Z L, Wang Q T, Penuelas J, Sardans J, Lambers H, Li N, Liu Q, Yin H J, Liu Z F. More soil organic carbon is sequestered through the mycelium pathway than through the root pathway under nitrogen enrichment in an alpine forest. Global Change Biology, 2022, 28(16): 4947-4961.
- [23] 刘遥, 焦泽彬, 谭波, 李晗, 王丽霞, 刘思凝, 游成铭, 徐振锋, 张丽. 川西亚高山森林凋落物去除对土壤腐殖质动态的影响. 植物生态学报, 2022, 46(3): 330-339.
- [24] 孙书存, 包维楷. 恢复生态学. 北京: 化学工业出版社, 2005.
- [25] 陈晓霞, 包维楷, 何其华, 补欢欢, 廖礼彬, 周志琼, 石福孙. 2005—2015 年不同恢复途径下川西亚高山森林乔木层群落动态变化. 生态学杂志, 2021, 40(5): 1253-1263.
- [26] 吴征镒, 周浙昆, 孙航, 李德铎, 彭华. 种子植物分布区类型及其起源和分化. 昆明: 云南科技出版社, 2006.
- [27] Anding L, Chunyan G, Lifei Y. The composition and structural feature of plant community in different karst stony desertification areas. Applied Ecology and Environmental Research, 2017, 15(4): 1167-1183.
- [28] Yao L J, Wang Z G, Zhan X H, Wu W Z, Jiang B, Jiao J J, Yuan W G, Zhu J R, Ding Y, Li T T, Yang S Z, Wu C P. Assessment of species composition and community structure of the suburban forest in Hangzhou, eastern China. Sustainability, 2022, 14(7): 4304.
- [29] 陈新鹏. 武夷山针阔混交林群落动态研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2009.
- [30] Ali A, Dai D, Akhtar K, Teng M J, Yan Z G, Urbina-Cardona N, Mullerova J, Zhou Z X. Response of understory vegetation, tree regeneration, and soil quality to manipulated stand density in a *Pinus massoniana* plantation. Global Ecology and Conservation, 2019, 20: e00775.
- [31] 樊凡, 赵联军, 马添翼, 熊心雨, 张远彬, 申小莉, 李晟. 川西王朗亚高山暗针叶林 25.2 hm² 动态监测样地物种组成与群落结构特征. 植物生态学报, 2022, 46(9): 1005-1017.
- [32] 何芳兰, 徐先英, 尉秋实, 刘虎俊, 贺访印, 马俊梅, 金红喜. 祁连山青海云杉人工林与天然林群落结构特征及物种多样性比较研究. 西北林学院学报, 2016, 31(5): 1-7.
- [33] 黄迪, 任毅华. 森林群落结构研究进展. 绿色科技, 2022, 24(12): 189-193.
- [34] 李保铨, 李柳红, 张炎晶, 许凯, 骆金初, 韩婉诗, 王龙远. 阴那山针阔叶混交林动态监测样地植物群落特征研究. 热带林业, 2023, 51(1): 11-16.
- [35] 赵广东, 陈健, 许格希, 马凡强, 杨洪国, 史作民, 刘顺, 熊凯, 张运, 薛樵, 刘千里. 川西米亚罗亚高山暗针叶林动态样地物种组成与群落结构. 生态学杂志, 2021, 40(11): 3501-3511.
- [36] 兰航宇, 段文标, 陈立新, 曲美学, 王亚飞, 春雪. 小兴安岭天然针阔混交林主要树种空间格局及其关联性. 生态学报, 2019, 39(18): 6660-6669.
- [37] 米湘成, 王绪高, 沈国春, 刘徐兵, 宋晓阳, 乔秀娟, 冯刚, 杨洁, 毛子昆, 徐学红, 马克平. 中国森林生物多样性监测网络: 二十年群落构建机制探索的回顾与展望. 生物多样性, 2022, 30(10): 211-233.
- [38] 丁晖, 徐辉, 徐鲜钧, 方炎明, 陈水飞, 李垚, 葛晓敏, 江宝兴. 2011—2016 年武夷山甜槠常绿阔叶林乔木层群落动态. 生态学报, 2018, 38(20): 7391-7399.
- [39] 李张敏. 九连山人工和自然恢复森林物种多样性特征及其环境解释[D]. 南昌: 江西农业大学, 2019.
- [40] Ren Y J, Lü Y H, Fu B J, Zhang K. Biodiversity and ecosystem functional enhancement by forest restoration: A meta-analysis in China. Land Degradation and Development, 2017, 28(7): 2062-2073.
- [41] 李其斌, 张春雨, 赵秀海. 长白山不同演替阶段针阔混交林群落物种多样性及其影响因子. 生态学报, 2022, 42(17): 7147-7155.
- [42] 卢群, 曾小康, 石俊慧, 陈里娥, 周凯, 雷安平, 咎启杰. 深圳湾福田红树林群落演替. 生态学报, 2014, 34(16): 4662-4671.
- [43] 李桥. 古田山杉木人工林群落动态及其影响因素[D]. 金华: 浙江师范大学, 2021.
- [44] Nagaike T. Effects of altitudinal gradient on species composition of naturally regenerated trees in *Larix kaempferi* plantations in central Japan. Journal of Forest Research, 2010, 15(1): 65-70.
- [45] 张洋洋, 周清慧, 许骄阳, 陈继豪, 魏鸣, 何伟, 王鹏程, 晏召贵. 林分密度对马尾松林下植物与土壤种子库多样性的影响. 应用生态学报, 2021, 32(7): 2355-2362.
- [46] Barbier S, Gosselin F, Balandier P. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—a critical review for temperate and boreal forests. Forest Ecology and Management, 2008, 254(1): 1-15.
- [47] 周来. 落叶松天然林灌草多样性对林分乔木特征的响应. 森林与环境学报, 2023, 43(1): 44-51.
- [48] Huang F F, Zhang W Q, Gan X H, Huang Y H, Guo Y D, Wen X Y. Changes in vegetation and soil properties during recovery of a subtropical forest in South China. Journal of Mountain Science, 2018, 15(1): 46-58.
- [49] Tang C Q, Li Y H, Zhang Z Y, Hou X L, Hara K, Tomita M, He L Y, Li X S. Effects of management on vegetation dynamics and associated nutrient cycling in a Karst area, Yunnan, SW China. Landscape and Ecological Engineering, 2015, 11(1): 177-188.
- [50] Fang W, Peng S L. Development of species diversity in the restoration process of establishing a tropical man-made forest ecosystem in China. Forest Ecology and Management, 1997, 99(1-2): 185-196.
- [51] 林阳, 李媛媛, 余欣然, 韩茂云, 余燕, 肖江涛. 川西高山森林生态系统演替动态的长期模拟. 应用与环境生物学报, 2023, 29(4): 891-897.
- [52] Wang Z H, Tang Z Y, Fang J Y. Altitudinal patterns of seed plant richness in the Gaoligong Mountains, south-east Tibet, China. Diversity and Distributions, 2007, 13(6): 845-854.