

南岭南坡中段不同群落林下幼树的 生物多样性及分布

程真¹, 周光益^{1*}, 吴仲民¹, 王旭¹, 谢国光², 邱治军¹, 赵厚本¹

(1. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广东 广州 510520; 2. 南岭国家级自然保护区管理局, 广东 韶关 512727)

摘要:2008年中国南方特大冰雪灾害对南岭森林生态系统产生严重的影响, 冰雪灾害4 a后通过对南岭树木园内不同群落类型林下幼树的调查, 分析不同群落林下幼树生物多样性和分布的差异。结果表明: 林下幼树胸径主要集中在0.6~1.8 cm间, 使群落垂直分层现象更为明显; 各群落林下幼树物种的丰富度(S)显著($P > 0.05$)大于乔木物种的, 林下幼树的pielou均匀度指数(J)基本处于0.5~0.6间, 与乔木层无显著差异, 乔木层物种丰富度和分布均匀度直接影响林下幼树的生物多样性指标; 不同群落类型林下幼树数量分布表现出明显的差异, 落叶阔叶林林下幼树株数平均8 870株·hm⁻², 常绿阔叶林林下幼树株数平均7 160株·hm⁻², 针阔混交林林下幼树株数平均5 920株·hm⁻², 其中, 鸭公树幼树分别占30.0%, 13.3%, 9.5%。减去鸭公树种子萌发产生的幼树外, 不同群落类型林下幼树株数差异并不显著($P > 0.05$), 动物传播使外源性树种鸭公树的种子在不同群落间散布, 而以南酸枣为主要优势种的落叶阔叶林能够引入更多的种子。不同群落林下幼树均呈现聚集分布, 其中, 大规模聚集的鸭公树和牛耳枫在落叶阔叶林中趋于Poisson分布, 而群落内部乔木树种通过种子散布萌发和根蘖萌条产生的幼苗, 聚集强度较大。

关键词:冰雪灾害; 自然干扰; 幼树更新; 群落结构

中图分类号: S718

文献标识码: A

Biodiversities and Distribution Patterns of Saplings in Different Forest Communities in the Nanling Mountain, Southern China

CHENG Zhen¹, ZHOU Guang-yi¹, WU Zhong-min¹, WANG Xu¹,
XIE Guo-guang², QIU Zhi-jun¹, ZHAO Hou-ben¹

(1. Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, Guangdong, China;

2. Nanling National Nature Reserve Administration, Shaoguan 512727, Guangdong, China)

Abstract: The ice storm in 2008 had serious impact on forest ecosystems in Nanling Mountain. Almost all kinds of plantations and natural forests were subjected to varying degrees of influence. By investigating the understory saplings of different communities in the Nanling Arboretum 4 years after the storm occurred to depict the sapling biodiversity and its distribution patterns. The results showed that the seed germinating and root sucker sprouting made each community structure emerged a more significant stratification. There were significant differences of reserved seedlings and saplings among different communities: 8 870 per hm² in deciduous broad-leaved forest (DBF), 7 160 per hm² in evergreen broad-leaved forest (EBF) and 5 920 per hm² in coniferous and broad-leaved mixed forest (MF). The diameter at breast height (DBH) distribution of understory saplings focused broad-leaved mixed forest (MF). The diameter at breast height (DBH) distribution of understory saplings focused in 0.6—1.8 cm, and had a

收稿日期: 2014-12-19

项目基金: 国家自然科学基金(31170418); 中央级公益性科研院所基本科研业务费(CAFYBB2011004-04)

作者简介: 程真(1988—)男, 硕士研究生。主要研究方向: 生物多样性与植被恢复。E-mail: waterry2010@126.com

* 通讯作者: E-mail: cheersritf@163.com

maximal DBH of 1.0 cm. While DBH ranged from 1.8—3.0 cm, the sapling amount of EBF was slightly different from that of DBH and MF, the former was more than the latter. there were few understory saplings with DBH between 3.0—5.0 cm in these communities, which presents that the community structure had no significant stratification and the ice storm contributed to the regeneration and succession of different communities. Using of data processing software SPSS 21.0 to analysis the difference and correlation of biodiversity index between canopy trees and understory splings, there was no significant difference of biodiversity index among different community canopy trees, but the understory splings. The sapling species richness (S) was significantly higher than tree species, and the Pielou index (J) of understory saplings and canopy tree species was basically between 0.5—0.6, which had no significant differences. The canopy species composition and uniformity of distribution affected the distribution of understory saplings. The variance mean ratio (V/m) was applied to measure the distribution pattern of the dominant species of understory saplings in different communities. The results indicated that all of dominant sapling species of each community appeared aggregated distribution. Among them saplings through seeds (by some canopy species spreading) germinating and root suckering occurred often gather greater strength. *Neolitsea chui* ($K = 18.584$) and *Daphniphyllum calycinum* ($K = 9.7925$) approach Poisson distribution in DBF which *Choerospondias axillaris* as the dominant species. The interspecific association of *Choerospondias axillaris* and *Neolitsea chui* could be obtained by interspecific link analysis.

Key words: Great 2008 Chinese Ice Storm; natural disturbance; saplings regeneration; community structure

冰雪灾害是森林的自然干扰方式之一,在全球气候变化条件下罕见且大范围的极端气候事件将增加^[1],这势必对森林生态系统的健康和稳定产生深刻影响^[2-3]。2008年我国南方发生了长时间和大范围冰雪灾害,造成19个省区森林受灾面积达1860万 hm^2 ,占全国森林总面积的1/10^[4]。无论是人工林还是天然林,针叶林、阔叶林还是竹林和经济林,几乎林分都受到了程度不同的影响^[5-6]。群落林下幼树是森林生态系统的的重要组成部分,以林下幼树为主的生物种群在时间和空间上不断延续、发展或发生演替,对未来森林群落的结构及其生物多样性具有深远的影响^[7-10]。干扰结束后的1~5年一般是植被迅速重建的重要时期,此时,林下乔木幼树的早期占有显得尤其关键^[11-12]。林下幼树种群的大小、结构可以反映种群的数量动态和发展趋势,并在一定程度上反映种群在该群落中的作用和地位,可以结合林下幼树各龄级的死亡情况及格局方式预测未来种群的发展方向^[13];而幼树与地上成树则存在相互关系,因此,二者在不同空间尺度上必然存在某些相关性^[14]。林下幼树的空间格局对探讨二者不同空间尺度上的相关性,对揭示群落结构动态和稳定性具有重要意义,对理解群落更新及群落在区域尺度上的变化具有重要价值^[15-16]。因此,在冰雪灾害后对南岭不同群落类型林下幼树的监测和研究,有助于了解冰雪灾害后群落的更新规律和森林的

演替方向,为灾后森林恢复重建提供参考。

1 研究区域概况

广东南岭国家级自然保护区(112°30′~113°04′E,24°37′~24°57′N),位于广东北部南岭山脉南坡中段,是广东省陆地森林面积最大的自然保护区,总面积58368.4 hm^2 ,保存有较完整的亚热带常绿阔叶林、山顶矮林、针叶林等森林植被。地带性植物为常绿阔叶林,森林覆盖率达97%。该区域位于亚热带季风区,冬季盛行东北季风,夏季盛行东南季风或西南季风。试验样地位于南岭国家级自然保护区树木园内,海拔500~600m,年平均气温17.4℃,最冷月(1月)平均气温7.1℃,最热月(7月)平均气温26.2℃,极端最高气温36.9℃,极端最低气温-4.5℃,年均降水量2108.4mm。地貌以中山山地为主,山脉多为西北-东南走向,主要由花岗岩、变质岩和砂岩组成,土壤类型主要为山地红壤^[17]。

2 材料与方法

2.1 样地设置及植被调查

为了研究冰雪灾害干扰后南岭不同群落类型林下幼树更新与分布特征,于2012年7月,在南岭国家级自然保护区的树木公园内南坡,遴选3种由不同优势冠层树种组成的群落类型,分别设立面积20m×50m的样地各3块(表1),将每块样地分成10

个 10 m × 10 m 的样方,并在每个样方四角用 PVC 管标记。对各样方内胸径 ≥ 5 cm 的乔木进行编号及挂牌,记录其种名、胸径、树高、冠幅及生长状况;每个样地随机选择 4 个 10 m × 10 m 的样方,并将每

个样方划分为 4 个 5 m × 5 m 的小样方,记录胸径 < 5 cm 的木本植物幼树(树高 > 1.5 m)的种名、胸径、树高、冠幅,实生还是根蘖萌条。利用 GPS 测定样方的地理坐标和海拔,同时记录坡度。

表 1 南岭树木公园调查样地概况

样地编号	群落类型	海拔/m	坡度/(°)	郁闭度	乔木株数/株	胸高断面面积/m ²
NL15	南酸枣 + 喜树 + 柳杉	500	5	0.60	94	3.35
NL17	南酸枣 + 香港四照花	510	8	0.66	82	2.67
NL18	南酸枣 + 深山含笑 + 日本杜英	520	5	0.64	114	3.37
NL16	木荷 + 广东润楠	510	15	0.69	92	3.28
NL21	华女贞 + 枫香 + 冬青	520	19	0.72	123	2.45
NL23	南岭栲 + 广东润楠	535	10	0.70	97	2.61
NL19	马尾松 + 深山含笑	520	25	0.59	143	2.54
NL20	马尾松 + 小红栲	510	5	0.64	98	3.72
NL22	马尾松 + 华女贞	540	6	0.57	129	2.30

注:南酸枣(*Choerospondias axillaria* (Roxb.) Burt et Hill);喜树(*Camptotheca acuminata* Decne.);柳杉(*Cryptomeria fortunei* Hooibrenk ex Otto et Dietr.);香港四照花(*Dendrobenthamia hongkongensis* (Hemsl.) Hutch.);深山含笑(*Michelia maudiae* Dunn.);日本杜英(*Elaeocarpus japonicus* Sieb. et Zucc.);木荷(*Schima superba* Gardn. et Champ.);广东润楠(*Machilus kwangtungensis* Yang.);华女贞(*Ligustrum lianum* P. S. Hsu.);枫香(*Liquidambar formosana* Hance.);冬青(*Ilex chinensis* Sims.);南岭栲(*Castanopsis fordii* Hance.);马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.);小红栲(*Castanopsis carlesii* (Hemsl.) Hayata.)。

2.2 土壤种子库试验

于 2014 年 3 月底采集土样。将样地划分为 10 个 10 m × 10 m 的样方,每个样方随机取 2 个点制成混合土样。每个点采集土样面积 10 cm × 10 cm,分 4 层土,即 0 ~ 2、2 ~ 5、5 ~ 10、10 ~ 20 cm。每个样地采集 4 × 10 份土样,共采集 360 份土样。将土样装在细密纱布袋,在水池中用自来水冲洗。对清洗后的土样铺设到 2 cm 厚黄心土 + 2 cm 厚河沙基床上,视土样干湿情况适当浇水。待种子萌发,进行物种鉴别和株数统计,持续观测 6 个月。

2.3 分析方法与数据处理

2.3.1 生物多样性指数测度指标 因各样地面积一致,用样地内的物种数(S)表示物种丰富度;物种在群落中的地位和作用以重要值指标表示,乔木和林下幼树的重要值 = (相对频度 + 相对多度 + 相对显著度)/3;生物多样性指数的测度采用 Shannon-Wiener 指数(H')、Pielou 均匀度指数(J)和 Simpson 指数(D),其公式^[18-19]分别如下:

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

$$J = \frac{H'}{\log S}$$

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

式中: P_i 为物种的重要值, S 为物种数。

2.3.2 群落林下优势幼树空间分布格局 种群空间格局分析是研究种群特征、种群间相互作用及种群与环境关系的重要手段。对每种群落类型的 16 × 3 个小样方进行数据处理。选择以下聚集强度指标:丛生指数(I)、负二项参数(K)、平均拥挤度(m^*)与聚块性指标(m^*/m)、Cassie 指标(C_A),对胸径(DBH) < 5 cm、树高(H) > 1.5 m 的优势物种种群进行空间分布格局拟合,具体方法参照文献[20]。

2.3.2.1 方差(V)均值(m)比率(C)法 $C = V/m$,如果 $C = 1$,则完全遵照 Poisson 分布;如果 $C < 1$,则种群偏离 Poisson 分布,呈均匀分布;如果 $C > 1$,则呈聚集分布。

方差(V)计算公式为:

$$V = \sum_{i=1}^N (x_i - m)^2 / (N - 1)$$

均值(m)计算公式为:

$$m = \sum_{i=1}^N (x_i) / N \quad (i = 1, 2, \dots, N)$$

式中: N 为样本数, x_i 为每个样本的个体数。为检验实测与预测的偏离程度,可用 T 检验来确定。 T 值按公式: $T = (v/m - 1) / \sqrt{(2/(N - 1))}$ 计算,然后以 $N - 1$ 为自由度和 95% 置信度查 t 分布表,进行显著性检验。

2.3.2.2 聚集强度指数的计算方法

负二项式指数 $K = m^2 / (V - m)$,若 K 值愈小,聚

集强度愈大,如果 K 值趋于无穷大(一般为 8 以上),则认为逼近 Poisson 分布。

Cassie 指标 $C_A = 1/K$,若 $C_A = 0$,则为随机分布,若 $C_A > 0$,则为聚集分布,若 $C_A < 0$,则为均匀分布。

丛生指标: $I = (V/m) - 1$, $I = 0$ 时,为随机分布,若 $I < 0$ 时,为均匀分布, $I > 0$ 时,为聚集分布。

平均拥挤度(m^*)与聚块性指标(m^*/m):

$$m^* = m + (V/m - 1) = m + 1;$$

$$m^*/m = 1 + 1/m = 1 + 1/K$$

$m^*/m = 1$ 时,为随机分布; $m^*/m < 1$ 时,为均匀分布; $m^*/m > 1$ 为聚集分布。

文章内图表与数据分析应用 EXCEL 2007 和 SPSS 21.0 完成。

3 结果与分析

3.1 不同群落类型的生物多样性

经调查,各群落内林下幼树共有 43 科 82 属 163 种,主要以樟科(Lauraceae)、壳斗科(Fagaceae)、虎皮楠科(Daphniphyllaceae)、杜英科(Elaeocarpaceae)、木犀科(Oleaceae)、冬青科(Aquifoliaceae)、山茶科(Theaceae)、漆树科(Anacardiaceae)为主。通

过乔木基部萌条产生的幼树,常绿阔叶林占总数的 12.3%,落叶阔叶林占 8.7%,针阔混交林占 5.2%。对不同群落内乔木和林下幼树的物种丰富度和多样性进行统计分析,结果(表 2)显示:(1)不同群落间乔木树种的物种丰富度(S)、Shannon-Wiener 指数(H')、Simpson 指数(D)和 Pielou 均匀度指数(J)的差异均不显著;(2)不同群落类型林下幼树物种丰富度(S)差异不显著,林下幼树物种丰富度显著大于乔木层;(3)不同群落林下幼树 Pielou 均匀度指数(J)与乔木层差异不显著,均处于 0.460~0.593 之间,但林下幼树的均匀度指数有细微的降低,其中,针阔混交林的差异最小;(4)落叶阔叶林中,林下幼树除丰富度指数与乔木层有明显差异外,其他多样性指标不同群落表现出差异,常绿阔叶林林下幼树只有物种丰富度(S)、Simpson 指数(D)与乔木层差异显著,而针阔混交林林下幼树物种丰富度(S)、Shannon-Wiener 指数(H')和 Simpson 指数(D)均与乔木层差异显著;(5)不同群落林下幼树的 Shannon-Wiener 指数(H')随物种丰富度(S)的增加,表现出显著差异变化,Simpson 指数(D)随 Pielou 均匀度指数(J)的变化表现出密切的显著性变化。

表 2 不同群落类型乔木与林下幼树的物种多样性

群落类型	样地	乔木				林下幼树			
		S	H'	D	J	S	H'	D	J
落叶阔叶林	NL15	21	2.312	0.845	0.504	45	2.268	0.835	0.460
	NL17	25	2.707	0.890	0.614	69	2.501	0.812	0.497
	NL18	34	2.719	0.872	0.535	65	3.149	0.891	0.512
	均值	27.3	2.579	0.869	0.551	59.7	2.639	0.846	0.490
常绿阔叶林	NL16	19	2.157	0.831	0.477	63	2.834	0.891	0.456
	NL21	36	2.947	0.899	0.594	67	3.143	0.931	0.509
	NL23	23	2.662	0.907	0.582	45	3.451	0.945	0.553
	均值	26	2.589	0.879	0.551	58.3	3.143	0.922	0.506
针阔混交林	NL19	34	2.890	0.904	0.582	64	3.307	0.942	0.558
	NL20	28	2.815	0.906	0.614	58	3.483	0.952	0.592
	NL22	23	2.770	0.879	0.570	73	3.494	0.956	0.593
	均值	28.3	2.825	0.896	0.589	65	3.428	0.950	0.581

注:“a 与 b”表示林下幼树各指数不同群落间差异显著($P < 0.05$),“c 与 d”表示同一群落类型乔木与林下幼树各指数间差异显著($P < 0.05$)。

3.2 林下幼树径级分布

从林下幼树径级分布情况(图 1)看:不同群落林下幼树集中分布在胸径 0.6~1.8 cm 内,并在胸径 1.0 cm 左右出现最大值。当胸径超过 3.0 cm 后,幼树的数量分布极少。不同群落林下幼树呈现出明显的数量分布差异,落叶阔叶林林下幼树的数量最多,平均为 8 870 株·hm⁻²,常绿阔叶林林下幼

树的数量次之,平均为 7 160 株·hm⁻²,针阔混交林林下幼树的数量最少,平均为 5 920 株·hm⁻²。

3.3 林下幼树优势种空间分布格局

不同类型森林群落林下优势幼树种群的水平分布格局(表 3)表明:不同群落林下优势幼树全部为聚集分布,表现为 $C > 1$, $T > 2.01174$, $m^*/m > 1$, $I > 0$, $C_A > 0$,其中,落叶阔叶林林下鸭公树($K = 18.5842$)

表3 不同森林群落林下幼树优势种的空间分布格局特征

样地类型	优势树种	均值(m)	方差(v)	扩散系数(c)	T 检验	测定结果	负二项式指数(K)	丛生指标(I)	聚块性指标 m^*/m	Cassie 指标 (C_A)
落叶阔叶林	鸭公树	10.645 8	16.744 2	1.572 8	13.461 8	聚集分布	18.584 2	0.572 8	1.053 8	0.053 8
	白蜡树	4.479 2	38.340 0	8.559 6	177.651 2	聚集分布	0.592 5	7.559 6	2.687 7	1.687 7
	牛耳枫	2.270 8	2.797 4	1.231 9	5.449 5	聚集分布	9.792 5	0.231 9	1.102 1	0.102 1
	广东润楠	1.770 8	2.435 7	1.375 5	8.823 5	聚集分布	4.716 3	0.375 5	1.212 0	0.212 0
	日本杜英	1.729 2	5.095 3	2.946 7	45.747 0	聚集分布	0.888 3	1.946 7	2.125 8	1.125 8
	喜树	1.229 2	4.648 5	3.781 8	65.372 9	聚集分布	0.441 9	2.781 8	3.263 2	2.263 2
常绿阔叶林	鸭公树	3.833 3	7.631 2	1.990 7	23.282 6	聚集分布	3.869 1	0.990 7	1.258 5	0.258 5
	虎皮楠	2.854 2	33.063 4	11.584 3	248.729 9	聚集分布	0.269 7	10.584 3	4.708 4	3.708 4
	牛耳枫	2.770 8	5.669 8	2.046 2	24.586 5	聚集分布	2.648 4	1.046 2	1.377 6	0.377 6
	木荷	1.979 2	26.446 4	13.362 4	290.515 8	聚集分布	0.160 1	12.362 4	7.246 3	6.246 3
	广东润楠	1.770 8	3.542 1	2.000 3	23.505 9	聚集分布	1.770 4	1.000 3	1.564 8	0.564 8
	小红栲	1.312 5	6.347 1	4.835 9	90.142 9	聚集分布	0.342 2	3.835 9	3.922 6	2.922 6
	华女贞	1.187 5	7.644 9	6.437 8	127.789 5	聚集分布	0.218 4	5.437 8	5.579 2	4.579 2
针阔混交林	鸭公树	2.625 0	6.026 6	2.295 8	30.452 4	聚集分布	2.025 7	1.295 8	1.493 7	0.493 7
	牛耳枫	2.250 0	3.851 1	1.711 6	16.722 2	聚集分布	3.162 0	0.711 6	1.316 3	0.316 3
	小红栲	1.145 8	2.382 5	2.079 3	25.363 6	聚集分布	1.061 6	1.079 3	1.941 9	0.941 9

注: $T_{0.05}(47) = 2.011 74$ 。鸭公树(*Neolitsea chunii* Merr.); 白蜡树(*Fraxinus chinensis* Roxb.); 牛耳枫(*Daphniphyllum calycinum* Benth.); 虎皮楠(*Daphniphyllum oldhami* (Hemsl.) Rosenth.)。

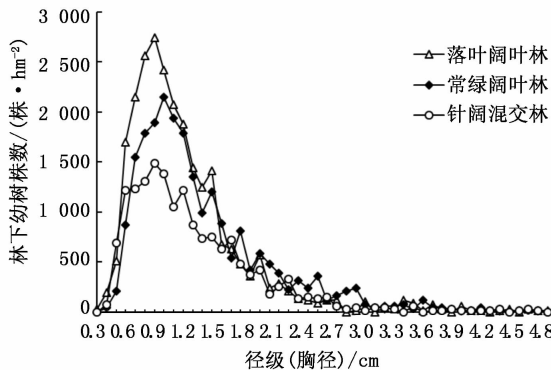


图1 不同森林群落林下幼树的径级分布

和牛耳枫($K=9.792 5$)无限逼近 Poisson 分布;广东润楠和小红栲也有跨群落分布,聚集强度相对较小;只在一个群落中分布的种群,聚集强度均较大,表现为 $K < 1$ 。结合表1中不同群落的主要乔木树种组成可知:聚集强度较大(即负二项式指数(K)值越小,丛生指数(I)越大)的林下幼树——喜树、木荷、日本杜英、虎皮楠,均由乔木树种散布的种子萌发生长成为幼树,而华女贞、白蜡树则主要通过根蘖萌条产生,均与群落内乔木树种组成有直接的联系。

3.4 土壤种子库及萌发试验

从土壤种子萌发试验结果(表4)看出:冰雪灾害6 a后,土壤种子库储量平均为 $250 \sim 370$ 颗 $\cdot m^{-2}$,不同群落土壤种子库储量有差异,表现为落叶阔叶林 $>$ 常绿阔叶林 $>$ 针阔混交林。单因素方差分析结果为差异不显著($P > 0.05$)。种子萌发的幼苗

与林下幼树有大量的相同物种组成,但在数量上表现出差异,种子萌发幼苗主要组成与林下幼树优势树种组成有明显的差异。萌发的种子基本由群落内乔木树种散布(内源性),鸭公树种子(外源性)萌发的幼苗数量极少,土壤种子库主要集中在落叶乔木或小乔木,如南酸枣、山合欢、山乌柏、野桐、山苍子、盐肤木、日本杜英等,在不同群落中均有分布,常绿阔叶树种幼苗数量明显较少。南酸枣在落叶阔叶林中的数量最多,萌发幼苗达到平均 70.0 株 $\cdot m^{-2}$ 。

4 结论与讨论

4.1 林下幼树与乔木层的生物多样性

乔木的冠层结构和树种组成影响林下幼树生物多样性及分布。群落物种多样性通过一定空间范围的物种数量和分布频率来衡量,反映着群落的环境和发育特点^[18-19]。本研究中,不同群落类型乔木层物种各多样性指数均差异不显著,这可能与1993年南岭国家级自然保护区成立伊始,在树木园规划建设时,对不同群落的择伐和补植有关。在2008年我国南方特大冰雪灾害中,由于树木园地处受灾海拔区间的下部,部分乔木有断枝、断顶和落叶,但少有翻覆、倒伏和断干的植株,总体上受灾程度较轻,乔木层物种组成没有本质上的变化。不同群落乔木多样性指标无显著差异,物种丰富度和均匀度指数直接影响不同群落林下幼树的更新,进而影响不同群

表4 冰雪灾害6 a后不同群落类型林下土壤木本植物种子库萌发试验统计

树种	落叶阔叶林				常绿阔叶林				针阔混交林			
	NL15	NL17	NL18	合计	NL16	NL21	NL23	合计	NL19	NL20	NL22	合计
红楠(<i>Machilus thunbergii</i>)	2	7	4	13	3	1		4	2	7	5	14
厚皮香(<i>Ternstroemia gymnanthera</i>)							3	3		6		6
马尾松	1	1		2	1			1	3	6	4	13
木莲(<i>Manglietia fordiana</i>)	2		1	3			5	5	6		1	7
南酸枣	14	17	12	43	2	6	7	15	4	4	7	15
日本杜英	6	3	2	11	1		8	9	5		4	9
山苍子(<i>Litsea cubeba</i>)	2		8	10	6		5	11	2		4	6
山杜英(<i>Elaeocarpus sylvestris</i>)			2	2	1	6		7	2		1	3
山合欢(<i>Albizia kalkora</i>)	4	6	7	17	3	2	6	11	2	8	6	16
山乌桕(<i>Sapium discolor</i>)	4	8	5	17	12	1	1	14	6		2	8
深山含笑	5	8		13		2	2	4	3		1	4
鸭公树		1	1	2							1	1
盐肤木(<i>Rhus chinensis</i>)	3	12	3	18	5	13	3	21	5	7	4	16
杨梅(<i>Myrica rubra</i>)			1	1		10	7	17	2		2	4
野桐(<i>Mallotus japonicus</i>)	1	3	9	13	6	1	9	16		4	6	10
樟树(<i>Cinnamomum camphora</i>)	1	2	1	4	1		2	3	1	1		2
其他树种	14	5	6	25	12	9	11	32	6	9	9	24
总计	59	73	62	194	53	51	69	173	49	52	57	158

注:每个样地取样面积为0.2 m²,取样深度0.2 m,表中统计量为0.2 m²×0.2 m土柱种子总量。

落林下幼树物种丰富度与均匀度指数也无显著差异。从均匀度角度来考虑多样性与群落稳定性的关系时,群落的均匀度指数越高,各层次相互的差异越不显著,说明群落的稳定性越高,从演替动态的角度来看其稳定性就越高^[21]。从不同群落林下幼树与乔木层生物多样性指数的比较看,林下幼树结构的稳定性表现为针阔混交林和常绿阔叶林比落叶阔叶林好。林下幼树的物种丰富度(S)、Shannon-Wiener指数(H')、Pielou均匀度指数(J)和Simpson指数(D)的显著差异关系则正好验证了Shannon-Wiener指数与丰富度的关系最密切,而Simpson指数则与丰富度关系较远^[22];Simpson指数对于富集种更加敏感,而Shannon-Wiener指数对于稀疏种更为敏感^[23]。

4.2 林下幼树数量、径级分布与乔木层结构

在许多地区,冰雪灾害的主要表现为冠层干扰^[24]。树冠的大小、相对高度和不均匀程度影响林木抵御冰雪灾害的能力^[25-26]。落叶树种比常绿树种抗压性强^[27],所以受灾比后者轻;王秋华等^[28]和汤景明等^[29]发现,针叶树种比阔叶树种受损严重,因其枝叶密集,积累的冰雪多,负荷大。这些研究几乎表明,落叶阔叶林在冰雪灾害中受损最轻,针阔混交林受损最严重。在冰雪灾害导致群落林下的光照、温度、水分等环境发生变化的情况下,不同群落土壤积累的种子几乎全部萌发,另外通过根蘖萌条

产生一小部分幼树。从本研究组2009年4月在南岭常绿阔叶林土壤种子库调查的结果(王旭,个人交换数据)看,土壤中几乎没有具有活力的乔木种子,表明有活力的种子基本在2008年春夏全部萌发。冰雪灾害4年后林下幼树胸径主要集中在0.6~1.8 cm间,不同群落林下的幼树数量差异明显,表现为落叶阔叶林>常绿阔叶林>针阔混交林。针阔混交林林木密度较大,冠层结构受损较严重;落叶阔叶林林木密度小,冠层受损较轻,推测林下光照强度可能不是造成幼树数量差异最主要的限制因素,而土壤种子库、种子萌发率、幼苗的生活力等因素会对林下幼树的数量形成直接影响^[30]。胸径为0.6~0.9 cm,分布趋势平滑,针阔混交林最明显,一方面立木密度表现为落叶阔叶林<常绿阔叶林<针阔混交林,冰雪灾害4年后林冠通过枝叶生长逐渐恢复;另一方面胸径为1.0 cm以上的林下幼树层对林下光照的截留,均导致透射光减少,较下层幼树间开始对空间资源的竞争而选择高生长策略,部分幼树生长速度减缓甚至死亡;胸径为1.8~3.0 cm常绿阔叶林的数量表现出细微的差异,多于落叶阔叶林和针阔混交林,认为冰雪灾害前常绿阔叶林林下幼树的数量相对较多,冰灾损伤又较小,从而冰灾后存活相对较多;而胸径为3.0~5.0 cm,不同群落类型林下幼树分布极少,根据时空互代法可以推定冰雪灾害发生前林下幼树数量较少,群落结构并没有明

显的分层现象,冰雪灾害促进了不同群落林下的更新与演替。

本研究中,以南酸枣为主要优势种的落叶阔叶林群落,林下幼树多度最大,其中,鸭公树数量最多,占林下幼树总数的30.0%,平均2 660株·hm⁻²,是常绿阔叶林林下鸭公树数量的2.8倍、针阔混交林的4.2倍;而调查样地内并没有鸭公树乔木,推测南酸枣果实为肉质浆果,味道酸甜,更容易靠动物传播引入鸭公树的种子^[31]。除鸭公树和根蘖萌条幼树外,落叶阔叶林实生幼树5 440株·hm⁻²,常绿阔叶林5 280株·hm⁻²,针阔混交林5 060株·hm⁻²,这与土壤种子库萌发试验结果一致,不同群落间差异较小,但不显著。根据土壤种子库萌发试验结果可知:在没有南酸枣的群落内仍有南酸枣种子萌发,证明群落间确实存在种子的交流,这种交流造成不同群落由内源性种子萌发产生的幼树数量并无明显差异,外源性种子扩散是造成不同群落林下幼树数量差异的关键因素。一般认为,森林内的种子经扩散以后,和母树的距离越远,种子萌发进而成功建立幼苗的机会越大^[32-33],林下鸭公树幼树的大量分布正好解释了这个理论。此外,土壤种子库萌发试验中,种子萌发主要以落叶乔木树种为主,由于落叶乔木冬季落叶的特性,冰雪灾害中受损较轻,能迅速恢复并结实,而常绿阔叶林冰雪灾害受损后能量主要配给枝叶萌条伸展和根系重建,几乎不产生果实;鸭公树数量极少,可能是由于母树在冰雪灾害中严重受损或死亡,导致种源丧失。

4.3 林下幼树的分布格局

聚集分布是植物种群最普遍的分布形式,这是树木生长、存活及竞争等适应环境异质性的结果^[34]。一般认为,小规模聚集是由植物本身特征决定,大规模聚集主要是植物从原分布中心扩散,由环境因子的影响决定^[35]。运用点格局分析技术发现,物种在同质生境下聚集规模较大^[36]。鸭公树和牛耳枫在不同群落均有分布,属于大规模聚集分布,表明鸭公树和牛耳枫的生态位更广;而在单一群落类型中分布的小规模聚集种群聚集强度均较大,这表明,种群的生态位范围越广,产生聚集分布的规模越大,聚集的强度越小。

林下幼树呈聚集分布的原因很多,主要有二种观点:一是认为环境变化是影响物种格局的主要根源的环境决定论,二是认为生物之间的相互作用是构造群落结构差异的生物决定论^[37]。光、温度、水、

立地条件等对更新幼树的分布有一定的影响,主要还是由植物本身的生物学特性决定^[20],其中,种子扩散是影响幼树分布格局的首要因素。通过种子扩散方式占据不同的水平空间,利用不同的生活史对策:如幼苗期间的耐荫性、特有的萌芽特性以及垂直空间的分化等在群落中共存,促进群落物种多样性的形成^[38]。由于落叶阔叶群落本身的特性,一方面在种子萌发期能提供足够的充足而均匀的光照环境,另一方面优势树种南酸枣的形态学特性及分布(立木密度120株·hm⁻²,平均冠幅48.52 m²),使种子交流过程中散布更加均匀,从而导致在不同群落中均有分布的鸭公树($K = 18.5842$)和牛耳枫($K = 9.7925$)在落叶阔叶林中的分布更趋于均匀分布。其他聚集强度均较大的林下幼树,则主要受限于群落乔木物种种子的散布距离及物种萌条能力,与乔木物种具有直接的关系。

参考文献:

- [1] Dale V H, Joyce L A, McNulty S, *et al.* Climate Change and Forest Disturbances: Climate change can affect forests by altering the frequency, intensity, duration, and timing of fire, drought, introduced species, insect and pathogen outbreaks, hurricanes, windstorms, ice storms, or landslides[J]. *BioScience*, 2001, 51(9): 723-734.
- [2] Sturrock R N, Frankel S J, Brown A V, *et al.* Climate change and forest diseases[J]. *Plant Pathology*, 2011, 60(1): 133-149.
- [3] 曹坤芳, 常 杰. 突发气象灾害的生态效应: 2008年中国南方特大冰雪灾害对森林生态系统的破坏[J]. *植物生态学报*, 2010(2): 123-124.
- [4] 中国林业编辑部. 林业系统全面开展冰雪灾害灾后重建[J]. *中国林业*, 2008(4): 1.
- [5] Stone R. Ecologists report huge storm loss in China's forests[J]. *Science*, 2008, 319: 1318-1319.
- [6] Zhou B Z, Gu L H, Ding Y H, *et al.* The Great 2008 Chinese Ice Storm: Its Socioeconomic-Ecological Impact and Sustainability Lessons Learned[J]. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 2010, 92(1): 47-60.
- [7] 区余端, 苏志尧. 粤北山地常绿阔叶林自然干扰后冠层结构与林下光照动态[J]. *生态学报*, 2012, 32(18): 5637-5645.
- [8] 方向民, 丁彰琪, 刘足根, 等. 赣南不同类型森林冰雪灾害后的受损与恢复研究[R]. 江西南昌: 生态文明建设中的植物学: 现在与未来——中国植物学会第十五届会员代表大会暨八十周年学术年会; 2013.
- [9] 黄川腾, 庄雪影, 李荣喜, 等. 冰灾后南岭五指山森林树种的受损与早期恢复[J]. *生态学杂志*, 2012, 31(6): 1390-1396.
- [10] 区余端, 苏志尧, 解丹丹, 等. 雪灾后粤北山地常绿阔叶林优势树种幼苗更新动态[J]. *生态学报*, 2011, 31(10): 2708-2715.
- [11] 韩有志, 王政权. 森林更新与空间异质性[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(5): 615-619.

- [12] 班 勇. 自然干扰与森林林冠空隙动态[J]. 生态学杂志, 1996, 15(3): 43 - 49.
- [13] 李晓亮, 王 洪, 郑 征, 等. 西双版纳热带森林树种幼苗的组成、空间分布和旱季存活[J]. 植物生态学报, 2009, 33(4): 658 - 671.
- [14] Fenner M, Hanley M E, Lawrence R. Comparison of seedling and adult palatability in annual and perennial plants[J]. *Functional Ecology*, 1999, 13(4): 546 - 551.
- [15] Hao Z, Zhang J, Song B, *et al.* Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest [J]. *Forest Ecology and Management*, 2007, 252(1 - 3): 1 - 11.
- [16] Christie D A, Armesto J J. Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile[J]. *Journal of Ecology*, 2003, 91(5): 776 - 784.
- [17] 张到璐, 苏志尧, 李镇魁. 南岭国家级自然保护区森林群落 β 多样性随海拔梯度的变化[J]. 热带亚热带植物学报, 1997, 15(6): 506 - 512.
- [18] 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)[J]. 生物多样性, 1994, 2(3): 162 - 168.
- [19] 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法 I: α 多样性的测度方法(下)[J]. 生物多样性, 1994, 2(4): 231 - 239.
- [20] 郭忠玲, 马元丹, 郑金萍, 等. 长白山落叶阔叶混交林的物种多样性、种群空间分布格局及种间关联性研究[J]. 应用生态学报, 2004, 15(11): 2013 - 2018.
- [21] 高贤明, 马克平, 陈灵芝. 暖温带若干落叶阔叶林群落物种多样性及其与群落动态的关系[J]. 植物生态学报, 2001, 25(3): 283 - 290.
- [22] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 等. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 II 丰富度、均匀度和物种多样性指数[J]. 生态学报, 1995, 15(3): 268 - 277.
- [23] Magurran A E. Ecological diversity and measurement [M]. New Jersey: Princeton University Press, 1988: 356 - 380.
- [24] Jones K F, Mulherin N D. An evaluation of the severity of the January 1998 ice storm in northern New England[R]. Rep. for FEMA Region 1, 66 pp. [Available from U. S. Army Cold Regions Research and Engineering Laboratory, 72 Lyme Rd., Hanover, NH 03755.]
- [25] 李秀芬, 朱教君, 王庆礼, 等. 森林的风/雪灾害研究综述[J]. 生态学报, 2005, 25(1): 148 - 157.
- [26] Peltola H M. Mechanical stability of trees under static loads[J]. *American Journal of Botany*, 2006, 93(10): 1501 - 1511.
- [27] 吴际友, 王旭军, 廖德志, 等. 冰冻雨雪灾害中城市森林抗雪压特性及评价[J]. 林业科学, 2008, 44(11): 59 - 63.
- [28] 王秋华, 舒立福, 戴兴安, 等. 冰雪灾害对南方森林可燃物及火行为的影响[J]. 林业科学, 2008, 44(11): 171 - 176.
- [29] 汤景明, 宋丛文, 戴均华, 等. 湖北省主要造林树种冰雪灾害调查[J]. 林业科学, 2008, 44(11): 2 - 10.
- [30] 卢训令, 丁圣彦, 游到莉, 等. 伏牛山自然保护区森林冠层结构对林下植被特征的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(15): 4715 - 4723.
- [31] 王直军, 陈到进, 邓晓保, 等. 西双版纳地区南酸枣与野生动物的关系[J]. 东北林业大学学报, 2000, 28(6): 55 - 57.
- [32] Epperson B K, Li T Q. Gene dispersal and spatial genetic structure [J]. *Evolution*, 1997, 51(3): 672 - 681.
- [33] Peters H A. Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests[J]. *Ecology Letters*, 2003, 6(8): 757 - 765.
- [34] 刘贵峰, 丁 易, 臧润国, 等. 天山云杉种群分布格局[J]. 应用生态学报, 2011, 22(1): 9 - 13.
- [35] 张家城, 陈 力, 郭泉水, 等. 演替顶极阶段森林群落优势树种分布的变动趋势研究[J]. 植物生态学报, 1999, 23(3): 65 - 77.
- [36] Hai N, Wiegand K, Getzin S. Spatial distributions of tropical tree species in northern Vietnam under environmentally variable site conditions[J]. *Journal of Forestry Research*, 2014, 25(2): 257 - 268.
- [37] May R M. An overview: real and apparent patterns in community structure. [M]// Strong D R, Simberloff D, Abele L G, *et al.* Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence. Princeton University Press, Princeton, NJ, 1984: 3 - 16
- [38] 杨永川, 达良俊, 陈 波. 天童米槠—木荷群落主要树种的结构及空间格局[J]. 生态学报, 2006, 26(9): 2927 - 2938.