

油松 (*Pinus tabulaeformis*) 人工林林下植被发育 对油松生长节律的响应

李国雷¹, 刘 勇^{1,*}, 于海群¹, 吕瑞恒¹, 李瑞生²

(1. 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083; 2. 北京市园林绿化局, 北京 100029)

摘要: 林下植被作为森林生态系统的一个重要组成部分, 对维持林分结构和土壤质量起着重要作用。不同年龄树种对林下植被发育的影响已有所涉及, 但这些为数不多的研究往往割裂了林木种群的生长规律与其林下植被间的相互作用, 以林龄为尺度探讨林下植被发育的差异必然掩盖了林分种群对林下植被作用的异质性。采用时序研究法, 按照油松 (*Pinus tabulaeformis*) 高速生期、径速生期、材积慢生期和材积速生期等不同发育时期, 探讨林下植被组成、多样性、生物量和元素积累量的差异性。结果表明, 高速生期阶段油松与林下植被竞争最为激烈, 林下植被物种丰富度、多样性、生物量、元素积累量均最低。因此, 高速生期阶段应及时对油松采取较大强度的抚育间伐以缓和油松种群与林下植被剧烈竞争的关系。径速生阶段林下植被与油松竞争最为缓和, 草本层 Gleason、Shannon-Wiener、Pielou 指数由高生长阶段的 7.817、2.222 和 0.769 剧增到 19.978、3.470 和 0.907, 灌木层、草本层地上部分生物量、元素积累量也均达到最大。径速生阶段对油松林分的管理可相对粗放一些。进入材积阶段, 油松与林下植被的关系日趋紧张。材积慢生阶段灌木层、草本层生物量由径速生期的 2 262.61、461.92 kg/hm² 分别下降至 1 549.85、220.84 kg/hm², 而灌木层 Gleason、Shannon-Wiener 指数均达到峰值。相对于材积慢生期, 材积速生期灌木层、草本层物种多样性指数、元素积累量进一步下降, 而生物量略有上升, 材积速生期阶段应对油松林分适度间伐或主伐。可见, 林下植被可作为人工纯林乔木生长规律的指示剂, 根据林下植被发育状况选择林分经营方式具有一定的参考价值。

关键词: 油松人工林; 生长规律; 林下植被; 物种多样性; 生物量

文章编号: 1000-0933 (2009) 03-1264-12 中图分类号: S758.5+3 文献标识码: A

Response of the undergrowth development to the growth rhythm of Chinese Pine plantation

LI Guo-Lei¹, LIU Yong^{1,*}, YU Hai-Qun¹, LÜ Rui-Heng¹, LI Rui-Sheng²

1 Key Laboratory for Silviculture and Conservation, Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Beijing Municipal Bureau of Landscape and Forestry, Beijing 100029 China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1264 ~ 1275.

Abstract: Undergrowth, one important component of the forest ecosystem, plays an important role in maintaining the forest structure and soil quality. The effect of forest at different age on undergrowth has been well documented in a few previous studies. However, those studies, chosen regarding forest age as time scale tended to neglect the interactions between tree population growth and its undergrowth, thus overlapping inevitably the heterogeneous response of the undergrowth to tree population itself. In this paper, we investigated plant composition, diversity, biomass and nutrient accumulation in the undergrowth of *Pinus tabulaeformis* forest using a time scale of development rhythm: the height rapid growth, diameter rapid growth, volume slow growth and volume rapid growth. Results showed that it was at the height rapid growth stage when the competition between *Pinus tabulaeformis* and its undergrowth was severest and abundance, diversity, biomass and nutrient accumulation in the undergrowth were lowest. Therefore, severe thinning should be proposed to be adopted at this stage to

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30471380); 北京市教委资助项目 (JD100220648)

收稿日期: 2007-10-09; **修订日期:** 2008-04-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lyong@bjfu.edu.cn

relieve the strong competition between them. The slightest competition between *Pinus tabulaeformis* and its undergrowth occurred at the diameter rapid growth stage, when the aboveground biomass and nutrient accumulation of both the shrub and herb layers reached the maximum and the Gleason, Shannon-wiener and Pielow indices of herb layer have increased from 7.817, 2.222 and 0.769 at the height rapid growth stage to 19.978, 3.470 and 0.907 at the diameter rapid growth stage, respectively. Accordingly, forest can be relatively extensively cultivated during this stage. When entered the volume stages, the competition between *Pinus tabulaeformis* and its undergrowth became daily intensive. The biomass of shrub and herb layer decreased from 2 262.61 kg/hm² and 461.92 kg/hm² at the former stage to 1 549.85 kg/hm² and 220.84 kg/hm² at the volume slow growth stage, respectively. While the Gleason and Shannon-wiener indices of the shrub layer increased to the maximum at the stage. Compared with volume slow growth, the diversity indices and nutrient accumulation of both shrub and herb layers were lower at the volume rapid growth stage. While the aboveground biomass in the shrub and herb layers was slightly enhanced further. Moderate thinning or cutting should be taken at the volume rapid growth stage. These results indicated that the development of undergrowth could be regarded as an indicator as growth rhythm of the arbor of pure plantations. And It is of reference values to select forest management ways according to the development of undergrowth.

Key Words: *Pinus tabulaeformis* plantation; growth rhythm; undergrowth; species diversity; biomass

林下植被作为森林生态系统的—个重要组成部分,在促进人工林养分循环和维护森林立地生产力方面起着重要的作用。国内有关林下植被的研究可以追溯到上个世纪末^[1],主要是研究林下植被对立地的指示作用^[2]。近些年来,国外一些学者研究指出,尽管林下植物在森林总生物量只占很小部分,但是下层植被的化学物质浓度和生物量归还速率比上层植物高(即净生产的贮存较低),因而它对养分循环的作用是不可低估的^[3]。我国对这方面的研究起步较慢,80年代以来,由于人类集约经营水平的提高,对人工林生态系统的干扰越来越大,人工林出现严重的能流物流阻滞、地力衰退等各种生态问题,人们才开始重视林下植被在养分循环和稳定林分生产力等方面的作用。杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国重要的造林树种,约占全国人工林总面积的24%^[4],因此其林下植被受到了广泛关注,内容涉及不同间伐强度^[5-7]、地位指数^[8,9]、林龄^[8,10]、栽植代数^[11,12]。杉木林下植被种数、盖度、结构、生物量、养分循环以及土壤肥力的变化等,桉树(*Eucalyptus*)^[13]、马尾松(*Pinus massoniana*)^[14]林下植被对地力的影响也有一定的研究。以往对林分随时间变化的规律多通过林龄为尺度划分幼龄、中龄、近熟林等林龄阶段进行分析比较。由于林分高度、胸径、蓄积等生长发育规律与林龄的划分并不同步,那么以林龄为尺度来研究林下植被状况必然掩盖了林木生长敏感点对其植被的作用力。

油松(*Pinus tabulaeformis*)是我国暖温带湿润半湿润地区地带性植被,在山地植被恢复中占据着极其重要位置,其地理分布、生长规律、生理特性等都得到系统研究^[15]。由于我国油松人工林多起源于新中国成立后,栽植代数相对较少,又加以人们长期以来一直以追求木材产量和降低经营成本为目标,围绕油松的研究多集中在抚育间伐对油松生长规律和蓄积量影响上^[16,17],孙书存^[18]、李国雷^[19]分别对油松幼、中龄林林下植被发育状况进行初步研究。但对油松不同发育阶段林下植被变化状况尚无人涉及。本文选取油松高速生期、径速生期、材积慢生期和材积速生期4个发育时期,采用时序研究法探讨林下植被物种组成、数量、多样性、生物量、元素积累量等差异性,以期为油松林的可持续经营提供理论依据。

1 研究地概况

研究地点位于北京市延庆县刘斌堡乡营盘村附近中山。地理位置为40°16'N,115°40'E。该地区属燕山山脉系统,多为海拔800m以上的中山,其中佛爷顶地势最高,海拔为1 252 m。气候属暖温带大陆性季风气候。该地区年平均气温6.7℃,全年≥0℃和≥10℃积温分别为3 310.7℃和2 939.7℃。无霜期仅144d。全年降水量519.6 mm,蒸发量为1 457.2 mm。年平均日照2 690.7 h。土壤类型为含石砾较多的山地褐土,成土母岩以花岗岩为主。按中国森林区的具体区划,该地区地带性植被属于暖温带森林带—华北山地森林区—

燕山山地森林亚区^[20]。海拔 800 ~ 1 200 m 的山区,分布有蒙古栎(*Quercus mongolica*),灌木以鼠李属(*Rhamnus*)、榛属(*Corylus*)、荆条(*Vitex nigundo* var. *heterophylla*)等为主,草本有披针叶苔草(*Carex lanceolata*)、黄精属(*Polygonatum*)及菊科(Compositae)的多种植物。由于人类的过分干扰,该地区以蒙古栎为主地带性植被已被破坏,仅保留下蒙古栎萌生丛或指示华北植物区系的原生灌木和草本群落。20 世纪 50 ~ 80 年代大面积进行人工造林,树种以油松、华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)、侧柏(*Platycladus orientalis*)等为主。

2 研究方法

2.1 样地概况

林木生长阶段因其立地不同而有所差异,从油松人工林发育周期来看,10 ~ 15a 为油松高速生阶段,16 ~ 25a 进入径速生阶段,20 ~ 30a 材积缓慢增加,31 ~ 45a 为材积连年生长最快阶段^[15]。本研究采用空间序列代替时间的方法,选用立地条件一致,林龄为 12a、21a、29a 和 36a 4 块相邻的油松人工林,分别代表高快速生长(类型 I)、直径快速生长(类型 II)、材积缓慢生长(类型 III)及材积速生期(类型 IV)。四种类型的林分基本情况分述如下。类型 I (12 a 林分):1995 年春栽植 2 龄的油松苗,造林面积 10 hm²,成林密度为 2 000 株/hm²左右;类型 II (21 a 林分):1987 年春栽植 3 龄的油松苗,造林面积 12 hm²,成林密度约为 3 000 株/hm²,2002 年 2 月对油松进行了下层间伐;类型 III (29 a 林分):1978 年春栽植 2 龄的油松苗,造林面积 30 hm²,成林密度为 3 770 株/hm²左右,分别于 1996 年 11 月和 2001 年 11 月对林分进行了下层间伐;类型 IV (36 a 林分):1971 年春栽植 2 龄的油松苗,造林面积 32 hm²,成林密度为 3 130 株/hm²左右,1990 年 10 月、1996 年 11 月和 2001 年对林分进行了 3 次下层间伐。4 种林龄的油松人工林均是在生有绣线菊(*Spiraea*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、六道木(*Abelia biflora*)、木本香薷(*Elsholtzia stauntoni*)等灌丛和灌木状蒙古栎等植被上的山地上沿等高线穴状整地营造而成。

2005 年 3 月初,在上述不同林龄的油松林中,分别选定 20 m × 20 m 的有代表性的林地作为样地。选取样地时,应尽量保证不同发育阶段的样地具有可比性,样地沿水平方向设置。除高生长期由于林分结构简单,林下植被匮乏,未设置重复外,其余样地均设置 2 次重复,调查样地基本因子,结果见表 1。

表 1 油松人工林样地基本因子

Table 1 General conditions of the *Pinus tabulaeformis* plantations

类型 Type	样地 Sample plots	林龄 Stage age (a)	现存密度 Stand density in 2005 (株·hm ⁻²)	郁闭度 Canopy coverage	树高 Height (m)	胸径 DBH (cm)	海拔 Elevation (m)	坡位 Slope position	坡向 Slope aspect	坡度 Slope gradient (°)	土壤厚度 Soil depth (cm)
I	1	12	1980	0.86	2.62	2.87	885	中	N	17	54
II	2	21	1875	0.83	5.24	9.29	880	中	N	16	53
	3	21	1525	0.77	5.34	9.64	880	中	N	19	51
III	4	29	1925	0.87	7.73	12.03	887	中	N	16	53
	5	29	1700	0.82	7.86	12.14	885	中	N	18.5	51
IV	6	36	1650	0.89	9.84	13.72	915	中	N	23.5	53
	7	36	1425	0.81	9.77	13.60	903	中	N	25	52

2.2 林下植被发育状况测定

2005 年 7 月底按照董明的方法^[21]在每个标准地内沿对角线设置 5 m × 5 m 的样方 5 个,按常规分别记载灌木的种类、高度、数量和盖度等。在每块标准地内,机械均匀设置 1 m × 1 m 样方 10 个,调查林下各种草本植物的种类、高度、数量和盖度等。蕨类植物分类采用秦仁昌系统,裸子植物采用郑万钧系统,被子植物采用恩格勒系统^[22]。根据重要值^[23]进行灌木层、草本层 Gleason、Shannon-wiener、Pielou 等多样性指数计算^[24,25]。采用样方收获法对灌木层、草本层地上组分生物量进行测定^[19]。各组分烘干、粉碎、过筛后进行大量元素测定。植物全氮采用靛酚蓝比色法,植物磷采用硝酸-高氯酸消煮,钼锑抗比色法,钾、钙、镁采用硝酸-高氯酸消

煮,原子吸收分光光度法^[21]。

3 结果与分析

3.1 油松人工林林下植被植物种类变化

由表 2 可知,不同生长阶段的油松人工林林下植被科、属、种组成均为双子叶植物 > 单子叶植物 > 蕨类植物,裸子植物在 4 个林分类型内均没有出现。4 种生长阶段的油松林下蕨类植物变化较小,高速生期、径速生期、材积慢生期、材积速生期分别为 0、1、1、2 种。高速生期的油松 I 单子植物为 4 种,径速生期 II、材积慢生期 III 和材积速生期 IV 林下植被单子叶植物均为 6.5 种。4 种生长阶段的油松林下植被双子叶植物分别为 19、49、46、38 种,变化趋势与林下植被总物种数相同,即不同生长阶段林下植被的变化是由双子叶植物引起的,径速生期林下植被最大,材积慢生期次之,高速生期最少。

表 2 油松人工林林下植被科、属、种变化

Table 2 Response of family, genus and species in the undergrowth to the key growth stage of the plantations

类群 Kind	I			II			III			IV		
	1			2			3			4		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
蕨类植物 Pteridophyte	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
裸子植物 Gymnosperm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
双子叶植物 Dicotyledon	9	17	19	17	37	47	17	34	49	20	34	40
单子叶植物 Monocotyledon	3	4	4	5	6	6	5	7	7	3	6	6
合计 Total	12	21	23	23	44	54	23	42	57	24	41	47
平均 Average	12(3):21(4):			23(5):43(6.5):			24(2.5):45(6.5):			22(4):35(6):		
	23(4)			55.5(6.5)			52.5(6.5)			44.5(6.5)		

①A、B、C 分别为科数、属数和种数 A, B and C represent the number of family, genus and species, respectively; ②括号内数字分别为单子叶植物的科、属、种数 The numbers in the blanket represent the number of family, genus and species of monocotyledon, respectively

3.2 油松人工林林下植被优势种变化

重要值是以综合数值来反映不同植物在群落中的地位和作用,其大小是确定优势种和建群种的重要依据。由表 3、4 可知,油松人工林高速生期样地 1 林下植被优势种为荆条 + 土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)-披针叶苔草 + 大油芒(*Spodiopogon sibiricus*),径速生期样地 2 和样地 3 分别为土庄绣线菊 + 蒙古栎-糙苏(*Phlomis umbrosa*) + 大叶铁线莲(*Clematis heracleifolia*)、土庄绣线菊 + 山杏(*Prunus sibirica*)-小红菊(*Dendranthema chanelii*) + 霉叶委陵菜(*Potentilla fragarioides*),材积慢生期样地 4 和样地 5 分别为三裂绣线菊(*Spiraea trilobata*) + 蒙古栎-京芒草(*Achnatherum pekinense*) + 披针叶苔草、土庄绣线菊 + 三裂绣线菊-披针叶苔草 + 小红菊,材积速生期样地 6 和样地 7 分别为小花溲疏(*Deutzia parviflora*) + 土庄绣线菊-披针叶苔草 + 深山堇菜(*Viola selkirkii*)、三裂绣线菊 + 木本香薷-披针叶苔草 + 野古草(*Arundinella hirta*)。

林下植被是林分环境的综合体现,植被的优势种能反映生境的基本特征^[26]。本研究结果表明,在不同生长阶段造成的油松种群不同压力作用下,林下植被组成至少发生以下两个方面的变化。其一是,生长期不同,油松林下植被优势种(尤其是第 2 优势种)种类各异,高速生期灌木层第 1 优势种为荆条,径速生期两样地灌木层第一优势种均为土庄绣线菊,材积生长期灌木层优势种差别较大,样地 4、5、6、7 灌木层优势种分异明显,可能是材积阶段灌木层物种对乔木密度反应敏感引起的。高速生期、材积速生期草本层第 1 优势种均为披针叶苔草,而径速生期、材积慢生期草本层变化较大;其二是,除高速生期灌木层优势种荆条旱生植物和材积速生期草本层第 2 优势种野古草为旱中生外,其他林分林下植被物种都属于中生类型。

3.3 油松人工林林下植被垂直结构变化

林分的垂直结构最直观的就是它的成层性,暖温带群落垂直结构较为简单,本文仅从林下植被的高度和盖度进行分析。由表 5 可知,油松高速生期 I 灌木层高度为 0.78 m,径速生期 II、材积慢生期 III 和材积速生期 IV 分别为 1.25、1.05 m 和 1.09 m,灌木层盖度、草本层高度变化趋势与之相同,均以径速生期最大,材积速

生期次之,高速生期最小。草本层盖度峰值为 51.0%,出现在材积慢生期,径速生期草本层盖度为 47.5%,位居第二,材积速生期为 40.0%,高速生期最小,仅 14.5%。成层现象是群落中各种群之间以及种群与环境之间相互竞争和相互选择的结果^[27],油松高速生期乔木层对林下植被的抑制作用最为强烈,径速生期最小。

表 3 油松人工林灌木层物种重要值分布

Table 3 Distribution of importance values of the shrub layers in the *Pinus tabulaeformis* plantations

种名 Species	重要值 Important value(%)						
	1	2	3	4	5	6	7
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	/	61.481	15.674	29.574	13.571	8.502	4.728
三裂绣线菊 <i>Spiraea trilobata</i>	39.293	48.743	67.265	163.645	54.344	41.485	164.989
山杏 <i>Prunus sibirica</i>	24.277	43.881	68.258	17.357	9.798	14.871	17.572
胡枝子 <i>Lespedeza bicolor</i>	15.247	8.460	—	—	—	—	—
土庄绣线菊 <i>Spiraea pubescens</i>	68.170	74.131	70.631	26.963	88.599	69.243	19.032
多花胡枝子 <i>Lespedeza floribunda</i>	—	—	5.527	—	13.345	—	—
蒙椴 <i>Tilia mongolica</i>	—	—	5.527	—	—	—	—
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	—	—	5.743	—	6.464	—	—
木本香薷 <i>Elsholtzia stauntoni</i>	—	—	24.845	11.053	24.744	—	33.—883
平榛 <i>Corylus heterophylla</i>	—	46.742	36.530	—	—	—	—
小花溲疏 <i>Deutzia parviflora</i>	—	7.365	—	15.733	—	69.440	19.025
大叶白蜡 <i>Fraxinus rhynchophylla</i>	—	9.192	—	—	16.083	68.274	—
白指甲花 <i>Lespedeza inschanica</i>	—	—	—	—	—	—	—
小叶鼠李 <i>Rhamnus parvifolia</i>	—	—	—	7.901	—	—	15.215
照山白 <i>Rhododendron micranthum</i>	—	—	—	15.950	—	—	5.170
葎叶蛇葡萄 <i>Ampelopsis humulifolia</i>	—	—	—	5.330	33.607	20.964	15.215
小叶白蜡 <i>Fraxinus bungeana</i>	—	—	—	6.494	—	—	—
蚂蚱腿子 <i>Myrica dioica</i>	—	—	—	—	7.107	—	—
欧李 <i>Prunus humilis</i>	—	—	—	—	12.637	—	—
山杨 <i>Populus davidiana</i>	—	—	—	—	19.702	—	—
山榆 <i>Sanguisorba officinalis</i>	—	—	—	—	—	7.220	5.170
荆条 <i>Vitex negundo. var heterophylla</i>	153.013	—	—	—	—	—	—

表 4 油松人工林草本层物种重要值分布

Table 4 Distribution of importance values of the herb layers in the *Pinus tabulaeformis* plantations

种名 Species	重要值 Important value(%)						
	1	2	3	4	5	6	7
野古草 <i>Arundinella hirta</i>	—	—	—	—	—	11.084	45.799
矮紫苞鸢尾 <i>Iris ruthenica</i> var. <i>nana</i> Maxim	—	—	—	12.903	7.931	23.338	13.687
野青茅 <i>Calamagrostis arundinacea</i>	—	—	—	—	—	7.346	—
紫菀 <i>Aster tataricus</i>	—	—	20.442	6.021	—	—	—
鼠掌老鹳草 <i>Geranium sibiricum</i>	—	—	—	8.698	—	—	—
大丁草 <i>Leibnitzia anandria</i>	—	—	18.277	—	16.547	—	11.197
披针叶苔草 <i>Carex lanceolata</i>	122.45	14.257	19.339	47.386	74.483	107.344	61.617
异叶败酱 <i>Patrinia heterophylla</i>	—	—	7.011	9.800	—	—	—
红旱莲 <i>Hypericum ascyron</i>	—	—	12.142	—	—	—	—
蓝萼香茶菜 <i>Rabdosia japonica</i>	—	9.843	13.420	17.316	—	—	13.903
白莲蒿 <i>Artemisia gmelinii</i>	—	10.956	21.304	—	7.069	—	—
深山堇菜 <i>Viola selkirkii</i>	—	—	22.166	22.267	—	30.911	10.009
莓叶委陵菜 <i>Potentilla fragarioides</i>	—	—	22.587	—	—	—	—
小红菊 <i>Dendranthema chanetii</i>	21.218	—	23.029	—	37.689	7.073	22.347

续表							
种名 <i>Species</i>	重要值 <i>Important value</i> (%)						
	1	2	3	4	5	6	7
大籽蒿 <i>Artemisia sieversiana</i> .	—	8.576	—	—	—	—	—
景天三七 <i>Sedum aizoon</i>	—	11.072	—	5.969	—	—	—
银背风毛菊 <i>Saussurea nivea</i>	—	11.092	—	—	—	16.541	—
山丹 <i>Lilium pumilum</i>	—	12.995	—	—	—	—	—
穿山龙 <i>Dioscorea nipponica</i>	—	17.806	—	—	—	—	—
大叶铁线莲 <i>Clematis heracleifolia</i>	—	24.752	—	—	—	—	—
糙苏 <i>Phlomis umbrosa</i>	—	25.888	—	—	—	—	—
白头翁 <i>Pulsatilla chinensis</i>	15.919	—	—	—	—	—	—
地榆 <i>Sanguisorba officinalis</i>	7.257	—	—	—	—	6.974	7.691
中华卷柏 <i>Selaginella sinensis</i>	—	—	—	25.541	27.917	—	—
京芒草 <i>Achnatherum pekinense</i>	—	—	—	67.794	—	24.258	—
苦苣菜 <i>Ixeris sonchifolia</i>	—	—	—	—	7.149	—	—
车前 <i>Plantago asiatica</i>	—	—	—	—	8.426	—	—
小花鬼针草 <i>Bidens parviflora</i>	—	—	—	—	8.939	—	—
老鹳草 <i>Geranium wilfordii</i>	—	—	—	—	11.004	—	—
短尾铁线莲 <i>Clematis brevicaudata</i>	—	—	—	—	—	12.039	—
针叶苔草 <i>Carex onoei</i>	—	—	—	—	—	—	8.913
秋苦苣菜 <i>Ixeris denticulata</i>	—	—	—	—	—	—	40.504
刺儿菜 <i>Cirsium setosum</i>	6.949	—	—	—	—	—	—
防风 <i>Saposhnikovia divaricata</i>	9.635	—	—	—	—	—	—
蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	11.072	—	—	—	—	—	—
石竹 <i>Dianthus chinensis</i>	14.839	—	—	—	—	—	—
茜草 <i>Rubia cordifolia</i>	22.127	—	—	—	—	—	—
大油芒 <i>Spodiopogon sibiricus</i>	29.590	—	—	—	—	—	—

* 各林分草本层种类较多,表 4 只列出了各样地内重要值占前 10 位的种名 Because of the substantial species, herb species with the first 10 of important value were only presented in table 4

表 5 油松人工林林下植被垂直结构变化							
Table 5 Response of vertical structure in the undergrowth to the key growth stage of the plantations							
项目 <i>Item</i>	I	II		III		IV	
	1	2	3	4	5	6	7
灌木高度 <i>Height of shrub</i> (m)	0.78	1.19	1.30	0.98	1.12	1.13	1.04
灌木盖度 <i>Coverage of shrub</i> (%)	12.0	79.0	83.0	47.0	68.0	71.0	58.0
草本高度 <i>Height of herb</i> (cm)	15.5	21.6	21.9	21.5	14.8	16.6	22.7
草本盖度 <i>Coverage of herb</i> (%)	14.5	53.0	42.0	63.0	39.0	39.0	41.0
凋落物层厚度 <i>Depth of litter</i> (cm)	4.2	2.6	3.0	3.6	3.0	3.3	3.1
灌木层均高度 <i>Average height of shrub</i> (m)	0.78	1.25 ± 0.1		1.05 ± 0.1		1.09 ± 0.1	
灌木层均盖度 <i>Average of coverage of shrub</i> (%)	12.0	81.0 ± 2.8		57.5 ± 14.8		64.5 ± 9.2	
草本层均高度 <i>Average height of herb</i> (cm)	15.5	21.8 ± 0.2		18.2 ± 4.7		19.7 ± 4.3	
草本层均盖度 <i>Average coverage of herb</i> (%)	14.5	47.5 ± 7.8		51.0 ± 17.0		40.0 ± 1.4	
凋落物层均厚度 <i>Average depth of litter</i> (cm)	4.2	2.8 ± 0.3		3.3 ± 0.4		3.2 ± 0.1	

凋落物一方面在不断地生产,一方面又在连续分解,正是这种分解与生产动态过程,决定了凋落物层的形成。油松高速生期 I 凋落物层厚度为 4.2 cm,径速生期 II、材积慢生期 III 和材积速生期 IV 分别为 2.8、3.3、3.2 cm。暖温带森林凋落物由于温度、湿度的影响而分解缓慢,森林凋落物大量贮存在地表^[28],温带凋落物积累与分解不相协调,这一矛盾影响了凋落物向土壤转移可利用态养分的速率,削弱了系统自肥能力^[29],厚

重的凋落物对油松更新也有一定影响。因此,从这个意义上说,凋落物层以径速生期Ⅱ最优,高速生期Ⅰ最差,而材积慢生期Ⅲ和材积速生期Ⅳ凋落物层差别较小。

3.4 油松人工林林下植被物种多样性变化

由表 6 可知,草本层多样性指数对油松发育压力响应较灌木层敏感,各林分草本层 Gleason、Shannon-Wiener、Pielou 指数普遍比灌木层大,林下植被多样性差异主要是由草本层引起的。从 Gleason、Shannon-Wiener、Pielou 指数对发育压力的响应来看,Gleason 指数最为敏感,Shannon-Wiener 指数次之,Pielou 指数敏感性最差。

表 6 油松人工林林下植被多样性指数变化

Table 6 Diversity indices in the undergrowth to the key growth stage of the plantations

类型 Type	样地 Plot	层次 Layer	多样性指数 Diversity indices			不同类型油松多样性指数 Averaged diversity indices of <i>Pinus tabulaeformis</i>		
			G	H	J	G	H	J
I	1	灌木 Shrub	1.036	1.301	0.808	1.036	1.301	0.808
		草本 Herb	7.817	2.222	0.769	7.817	2.222	0.769
II	2	灌木 Shrub	1.657	1.835	0.882	1.761 ± 0.146	1.844 ± 0.012	0.863 ± 0.028
		草本 Herb	19.543	3.405	0.929	19.978 ± 0.614	3.470 ± 0.092	0.907 ± 0.032
	3	灌木 Shrub	1.864	1.852	0.843			
		草本 Herb	20.412	3.535	0.884			
III	4	灌木 Shrub	2.071	1.623	0.705	2.278 ± 0.293	1.887 ± 0.373	0.786 ± 0.114
		草本 Herb	16.069	2.863	0.793	18.024 ± 2.764	2.929 ± 0.093	0.788 ± 0.008
	5	灌木 Shrub	2.485	2.151	0.866			
		草本 Herb	19.978	2.994	0.782			
IV	6	灌木 Shrub	1.657	1.813	0.872	1.864 ± 0.293	1.706 ± 0.151	0.783 ± 0.126
		草本 Herb	11.726	2.474	0.751	13.246 ± 2.150	2.630 ± 0.221	0.771 ± 0.028
	7	灌木 Shrub	2.071	1.599	0.694			
		草本 Herb	14.766	2.786	0.79			

不同层次 Gleason、Shannon-Wiener、Pielou 指数对乔木层发育压力的响应也有差异。材积慢生期Ⅲ灌木层 Gleason、Shannon-Wiener 指数最大,分别为 2.278 和 1.887,灌木层 Pielou 指数最大值出现在径速生期Ⅱ。灌木层 Gleason、Shannon-Wiener 最小值出现在高速生期, Pielou 指数则以材积速生期Ⅳ最小。草本层 Gleason、Shannon-Wiener、Pielou 指数峰值均出现在径速生期Ⅱ,分别为 19.978、3.470 和 0.907。3 指数的谷值均出现在高速生期Ⅰ, Gleason、Shannon-Wiener、Pielou 指数分别为 7.817、2.222 和 0.769。可见,草本层多样性指数对油松发育阶段压力响应较灌木层明显。林下植被多样性的变化必然会影响凋落物组成的质与量,进而改变生物特别是微生物的类群和数量,这种作用对针叶纯林而言意义更为重大^[30]。

3.5 油松人工林林下植被生物量变化

从表 7 易知,油松高速生期Ⅰ、径速生期Ⅱ、材积慢生期Ⅲ、材积速生期Ⅳ林下植被地上部分生物量分别为 886.02、2 724.53、1 770.69、1 783.65 kg/km²,发达的林下植被与油松形成“立体”混交林,改善了林分的结构,这对于针叶纯林而言意义更为重大。草本层生物量以径速生期Ⅱ最大,材积速生期Ⅳ最小。灌木层生物量变化趋势与之相同,即油松高速生期Ⅰ < 材积慢生期Ⅲ < 材积速生期Ⅳ < 径速生期Ⅱ。此外,Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ和Ⅳ灌木层比例分别占林下植被总生物量的 76.0%、83.0%、87.5% 和 91.6%,林下植被生物量的差异主要是由灌木层决定的。

3.6 油松人工林林下植被大量元素积累量变化

植物的元素化学成分是反映了植物在一定生境下从土壤中所吸取或积累的矿物养分状况。由表 8 可知,油松高速生期Ⅰ、径速生期Ⅱ、材积慢生期Ⅲ、材积速生期Ⅳ林下植被地上部分大量元素积累量分别为

39.51、119.88、73.38 kg/km²和 66.84 kg/km²。林下植被的组成大多是阔叶成分的灌木和草本,凋落后较油松针叶容易分解,林下植被养分含量对养分返还速率有重大影响,且富含阔叶成分的灌木层和草本层凋落物,分解后产生大量碱性物质,能中和针叶树种因加速分解伴生大量的单宁、树脂等酸性物质^[31,32],因此,促使林下植被发育是有效缓解立地土壤质量恶化的重要措施之一。径速生期Ⅱ林下植被元素积累量最大,高速生期Ⅰ最小,其林下植被的功能可能也最不理想。

表 7 油松人工林林下植被地上部分生物量分布

Table 7 Distribution of aboveground biomass of the undergrowth in the *Pinus tabulaeformis* plantations

组分 Component	I	II		III		IV	
	1	2	3	4	5	6	7
草本 Herb (kg/km ²)	212.37	502.88	420.96	134.49	307.19	129.97	169.91
灌木叶 Leaf of shrub (kg/km ²)	110.44	316.67	936.14	337.95	424.93	321.33	290.86
灌木枝 Branch of shrub (kg/km ²)	563.21	887.41	2385.00	775.94	1560.88	1287.87	1367.35
总重 Total (kg/km ²)	886.02	1706.96	3742.10	1248.38	2293.00	1739.17	1828.12
草本均重 Average of herb (kg/km ²)	212.37	461.92 ± 57.92		220.84 ± 122.12		149.94 ± 28.24	
灌木均重 Average of shrub (kg/km ²)	673.65	2262.61 ± 1496.98		1549.85 ± 616.54		1633.71 ± 34.66	
总均重 Average of total (kg/km ²)	886.02	2724.53 ± 1439.06		1770.69 ± 738.66		1783.65 ± 62.90	

表 8 油松人工林林下植被地上部分大量元素积累与分布(kg/hm²)

Table 8 Accumulation and distribution of the macroelements of the aboveground undergrowth in the plantations

类型 Type	样地 Plot	组分 Component	N	P	K	Ca	Mg	总计 Total	平均 Average
I	1	草本 Herb	5.35	0.91	9.93	1.09	1.31	18.59	18.59
		灌木叶 Leaf of shrub	2.41	0.42	2.07	1.06	0.69	6.65	6.65
		灌木枝 Branch of shrub	4.11	1.58	4.55	2.76	1.27	14.27	14.27
		小计 Sum	11.87	2.91	16.55	4.91	3.27	39.51	39.51
II	2	草本 Herb	16.94	1.35	18.91	3.21	2.60	43.01	39.98 ± 4.29
		灌木叶 Leaf of shrub	20.60	2.00	15.55	9.28	6.78	54.21	35.32 ± 3.65
		灌木枝 Branch of shrub	4.81	3.48	7.06	3.04	1.38	19.76	44.58 ± 1.90
		小计 Sum	42.35	6.83	41.52	15.53	10.76	116.98	119.88 ± 4.09
	3	草本 Herb	14.42	0.58	17.82	2.46	1.65	36.94	
		灌木叶 Leaf of shrub	7.26	0.70	3.18	3.67	1.62	16.43	
		灌木枝 Branch of shrub	19.91	4.79	20.51	20.11	4.06	69.39	
		小计 Sum	41.59	6.07	41.51	26.24	7.33	122.76	
	4	草本 Herb	1.13	0.40	3.63	0.75	0.54	6.46	10.30 ± 5.43
		灌木叶 Leaf of shrub	11.10	0.99	6.38	3.11	2.04	23.62	29.45 ± 0.30
		灌木枝 Branch of shrub	3.06	1.51	7.72	6.33	2.62	21.25	33.63 ± 0.59
		小计 Sum	15.29	2.90	17.73	10.19	5.21	51.33	73.38 ± 31.18
	5	草本 Herb	2.38	0.72	8.34	1.61	1.09	14.14	
		灌木叶 Leaf of shrub	12.18	1.07	16.33	3.24	2.46	35.28	
		灌木枝 Branch of shrub	20.59	1.34	9.09	11.53	3.46	46.00	
		小计 Sum	35.15	3.13	33.76	16.38	7.01	95.42	
IV	6	草本 Herb	4.75	0.36	3.70	0.44	0.46	9.71	10.35 ± 0.91
		灌木叶 Leaf of shrub	14.33	0.35	5.11	3.49	1.84	25.13	23.35 ± 0.18
		灌木枝 Branch of shrub	10.26	2.44	10.93	4.80	3.91	32.33	33.14 ± 0.98
		小计 Sum	29.33	3.15	19.73	8.74	6.21	67.17	66.84 ± 0.47
	7	草本 Herb	4.72	0.48	4.37	0.91	0.52	10.99	
		灌木叶 Leaf of shrub	9.05	0.73	7.65	2.57	1.58	21.57	
		灌木枝 Branch of shrub	7.68	3.30	9.80	10.64	2.52	33.94	
		小计 Sum	21.45	4.51	21.82	14.12	4.61	66.51	

从组分元素积累量上看,油松不同发育期,草本、灌木叶和灌木枝等地上部分元素积累量排序有一定差异。高速生期Ⅰ草本、灌木叶和灌木枝元素积累量分别为 18.59、6.65 kg/km² 和 14.17 kg/km²,草本 > 灌木枝 > 灌木叶,草本在油松人工林高速生期养分循环中起着重要作用。径速生期Ⅱ为灌木枝 > 草本 > 灌木叶,草本的作用有一定下降。材积慢生期Ⅲ和材积速生期Ⅳ均为灌木枝 > 灌木叶片 > 草本,表明油松材积阶段,灌木取代了草本在养分循环中发挥着更大作用。

4 结论与讨论

生物多样性正以前所未有的速度在全球范围内缺失,生物多样性保育一直是人们关注的焦点之一。在针叶树种为主的人工林中,乔木层植物种类单一,结构简单,养分分解归还速率慢,林下植被的作用更为重要。由于草本层物种数最多^[33,34],Gilliam^[35]认为北美草本层数超过其森林生态系统物种总数的 80%,因此威胁森林生物多样性的因素通常被认为是由草本层引起的^[36]。油松草本层 Gleason、Shannon-wiener 性指数均比灌木层高,而高速生期、材积速生期 Pielow 指数低于灌木层。油松草本层不同发育时期 Gleason、Shannon-wiener 性指数均为径速生期 > 材积缓生期 > 材积速生期 > 高速生期, Pielow 指数为径速生期 > 高速生期 > 材积缓生期 > 材积速生期。林下植被主要是通过增加草本层物种数特别是草本层双子叶植物物种数来提高其丰富度的。

生物量是最能反映一个种在群落中功能和作用大小的一个指标,因为一个种的资源利用能力、竞争能力、生态位占有等最终表现在它对群落有机质的占有上^[37],元素积累量是物质最直观的表现。盛伟彤等^[38]发现 14、16 和 18 地位级指数的杉木人工林林下植被总生物量、地上部分生物量、地下部分生物量总以幼龄林最少,成熟林最多。由于该研究是以杉木林龄为阶段进行的,并未结合杉木种群发育特点对这一现象给予解释。油松人工林不同阶段林下植被发育的异质性同样也有所体现,生物量为径速生期 > 材积速生期 > 材积缓生期 > 高速生期,径速生期 > 材积缓生期 > 材积速生期 > 高速生期。结合林下植被多样性可知,高速生期油松与其林下植被竞争最激烈,径速生期最为缓和。原因可能在于油松为阳性先锋树种,聚集度较高的油松在与林下植被的种间竞争中占优,油松与其林下植被发育成由油松为关键种的群落。油松群落中油松与林下植被的竞争是由关键种油松种群自身生长规律调控的动态过程。油松高生长阶段正是油松幼苗从荒山宜林植被中快速生长、摆脱周边植物抑制而逐渐郁闭的过程,林木个体间竞争相对缓和,聚集式的分布格局使油松种群在与荒山宜林植被竞争中占据上风,该阶段油松种群与林下植被竞争最为激烈。因此,油松郁闭后的高速生阶段,应对其及时采取抚育间伐、透光伐、修枝等措施,以缓和油松种群与林下植被的关系。这也从理论上解释了目前在抚育间伐强度向高强度、长间伐期的方向发展的趋势^[39]。径生长阶段,油松与林下植被竞争相对平缓,该阶段林分基本发展为稳定的林分,林分经营可相对粗放。林分进入材积速生期后油松种群与林下植被的竞争进一步剧烈,相对于材积慢生期,该阶段林下植被物种数、物种多样性、生物量和元素积累量均有不同程度的降低,因此,该阶段应加强对林分适量间伐或择伐,充分发育林下植被以维持林分地力的持续健康发展。

此外,灌木层、草本层对油松不同发育阶段响应也具有一定的异质性。除生物量、高度外,灌木层和草本层在 Gleason、Shannon-Wiener、Pielou 指数、元素含量、盖度等指标上均有所不同。

生境隔离化普遍存在,物种丰富度变化程度小,但由于物种分类对面积要求较小或对边缘效应敏感,物种组成较丰富度变化大^[40]。因此,林下植被组成状况应受到高度重视。油松不同发育阶段,其林下植被物种变化趋势与 Shannon-Wiener 指数均为径速生期 > 材积缓生期 > 材积速生期 > 高速生期,而林下植被优势种变化程度较大。

林分种群内部由于对有限资源的竞争而发生的自然稀疏的现象普遍存在^[3,41]。林分密度是评定某一立地生产力的仅次于立地质量的第 2 重要因子^[42],我国开创性地通过密度调控发育林下植被以恢复人工林地力,在杉木人工林广泛实践^[4]。油松人工林密度对其林下植被发育有一定影响,其中林下植被生物量特别是灌木生物量对密度响应最为敏感,而元素积累量受密度影响最小。林下植被可能是在油松发育阶段、林分密

度共同作用下形成的。高生长阶段的油松林分密度一致,林下植被匮乏,本研究对其选取样地时未作重复。因此,探讨林分密度在林分发育阶段中的效应尚需深入研究。

林下植被最初主要是用以指示土壤类型、土壤水分状况,在人工林经营管理过程中,往往将林下植被当作影响林木生长的主要因子和清除对象,使人工林生态系统结构上的完整性遭到破坏^[43]。近年来,我国开创性的把林下植被当作调整林分结构的因子,重视林下植被对地力的影响^[38]。研究表明,林下植被可反映林分建群种的生长规律及其建群种种内、种间竞争关系,根据林下植被发育状况选择林分经营方式具有一定的参考价值。

References:

- [1] Fang Q. Effects of continuous plantation of Chinese fir on soil properties and forest growth. *Scientia Silvae Sinicae*, 1987, 23(4):389—397.
- [2] Yang H X. Plants and their bioindicator. *Journal of Plant Ecology and Geobotany*, 1963, 1(2):24—30.
- [3] Kimmins J P ed. *Forest Ecology*. London: Pearson Education Press, 2004. 398—400.
- [4] Yang C D, Jiao R Z, Tu X N, *et al.* Developing undergrowth vegetation is an important way to recover soil fertility of Chinese fir plantation. *Scientia Silvae Sinicae*, 1995, 31(3):316—322.
- [5] Xiong Y Q, Sheng W T, Ceng M S. A study on the development and biomass of undergrowth vegetation in Chinese fir plantation with different thinning intensities. *Forest Research*, 1995, 8(4):408—412.
- [6] Fang H B, Tian D L, Kang W X. Dynamics study of the biomass of understory vegetation in the thinned Chinese fir stand. *Journal of Central South Forestry University*, 1998, 18(1):5—9.
- [7] Sheng W T. A long-term study on development and succession of undergrowth vegetations in Chinese fir(*Cunninghamia lanceolata*) plantations with different density. *Forest Research*, 2001, 14(5):463—471.
- [8] Lin K M, Hong W, Yu X T, *et al.* The dynamic characteristics and forecasting models of biomass of undergrowth plant in Chinese Fir plantation. *Scientia Silvae Sinicae*, 2001, 37sp(1):99—105.
- [9] Yao M H, Sheng W T. The effects of undergrowth on productivity of the Chinese Fir plantation. *Forest Research*, 1991, 4(3):247—251.
- [10] Jiao R Z, Yang C D, Tu X N, *et al.* The change of undergrowth, soil microorganism, enzyme activity and nutrient in different developing stage of the Chinese Fir plantation. *Forest Research*, 1997, 10(4):373—379.
- [11] Yang Y S, Qiu R H, Yu X T, *et al.* Nutrient elements biological cycle of undergrowth under different rotations of continuously planting Chinese Fir. *Journal of Northeastern College of Forestry*, 1999, 27(3):26—30.
- [12] Fan S H, Ma X Q, Fu R S, *et al.* Comparative Study on Underground Vegetation Develop of Different Generation Plantations of Chinese Fir. *Forest Research*, 2001, 14(1):8—16.
- [13] Yu X B, Xu D P, Long T, *et al.* Biomass and productivity under different rotations of continuously planting *Phyllostachys pubescens*. *Journal of South China University of Tropical Agriculture*, 1999, 5(2):10—17.
- [14] Mo J M, Sandra B, Peng S L, *et al.* Role of understory plants on nutrient cycling of a restoring degraded pine forests in a MAB reserve of subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(9):1407—1413.
- [15] Xu H C. Forest growth. In: Xu H C ed. *Chinese pine*. Beijing: Chinese Forestry Press, 1993. 117—121.
- [16] Zhang Y F. The optimal stand density of *Pinus tabulaeformis* plantation as determined by method of dynamic programming. *Journal of Beijing Forestry University*, 1986, 8(2):20—29.
- [17] Yang C, Liu J J, He H Y. Efficacy of improvement cutting on Chinese pine plantation. *Journal of Northwestern College of Forestry*, 1991, 6(2):44—50.
- [18] Sun S C, Gao X M, Bao W K, *et al.* Density effects on tree growth and community structure of Chinese pine plantations in the upper reaches of the Min River, China. *Chin J Appl Environ Biol*, 2005, 11(1):8—13.
- [19] Li G L, Liu Y, Guo B, *et al.* Effect of thinning intensities on the development of the undergrowth in *Pinus tabulaeformis* plantation. *Journal of Beijing Forestry University*, 2007, 29(2):70—74.
- [20] Jiang Y X, Guo Q S, Ma J, *et al.* eds. *Community characteristics and classification in China*. Beijing: Science Press, Chinese Forestry Press, 1998. 8—12.
- [21] Dong M, Wang F Y, Kong F Z, *et al.* eds. *Survey, observation and analysis of terrestrial biocommunities*. Beijing: Standards Press of China, 1996. 13—17, 153—160.
- [22] Wu Z Y. The areal-types of Chinese genera of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica*, 1991, 13(SpIV):1—139.

- [23] Wang B S, Yu S X, Peng S L, *et al.* ed. Experimental enrichment of botanic community. Guangzhou: Guangdong High Education Press, 1997.
- [24] Ma K P, Huang J H, Yu S L. Study of plant diversity in Dongling Mountain of Beijing. *Acta Ecologica Sinica*, 1995, 15(3): 268—277.
- [25] Guo B, Liu Y, Li G L, *et al.* Response of soil enzyme activity to thinning intensity of aerial seeding *Pinus tabulaeformis* stands. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007, 43(7): 128—133.
- [26] Hou X Y ed. Biogeography and the dominant bio-chemical element of China. Beijing: Science Press, 1982.
- [27] Sun R Y, Li Q F, Niu C J, *et al.* eds. Basic Ecology. Beijing: Higher Education Press, 2003. 149—150.
- [28] Chen L Z, Huang J H, Yan C R eds. Nutrient recycling in Chinese forest ecosystem. Beijing: China Meteorological Press, 1997. 158.
- [29] Liu S R, Li C Y. Nutrient cycling and stability of soil fertility in larch plantation in the eastern part of northern China. *Journal of Northeast College of Forestry*, 1993, 21(2): 19—24.
- [30] Li G L, Liu Y, Guo B, *et al.* Effect of reserve density on undergrowth development of aerial seeding *Pinus tabulaeformis* stands. *Journal of Northwestern College of Forestry*, 2007, 22(3): 105—110.
- [31] Cui G F, Cai T J, Yang W H. Soil acidity of *Larix gmelini* plantation. *Journal of Beijing Forestry University*, 2000, 22(3): 33—36.
- [32] Xue L, Kuang L G, Chen H Y, *et al.* Soil nutrients, microorganisms and enzyme activities of different stands. *Acta Pedologica Sinica*, 2003, 40(2): 280—285.
- [33] Roberts M R. Response of the herbaceous layer to disturbance in North American forests. *Canadian Journal of Botany*, 2004, 82: 1273—1283.
- [34] Whigham D F. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2004, 35: 583—621.
- [35] Gilliam F S. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 2007, 57(10): 845—858.
- [36] Jolls C L. Populations of and threats to rare plants of the herb layer: More challenges and opportunities for conservation biologists. In: Gilliam F S, Roberts M R, eds. *The herbaceous layer in forests of Eastern North America*. New York: Oxford University Press, 2003. 105—162.
- [37] Zhang J T. Quantitative Ecology. Beijing: Science Press, 2004. 24.
- [38] Sheng W T, Fan S H eds. Long term productivity of Chinese fir plantations. Beijing: Science Press, 2005. 92—93.
- [39] Liu J F. Generalization of the foreign forest thinning. In: Institute of Scientific and Technological Information Research eds. *Forest thinning*. Beijing: Chinese Forestry Press, 1981. 1—7.
- [40] Noss R. A regional landscape approach to maintain biodiversity. *Bioscience*, 1983, 33(11): 700—706.
- [41] Mannuel C M ed. Ecology: concepts and applications. McGraw-Hill, 1999. 232—233.
- [42] Xu M N. Review on forest density. *Journal of Shandong Forest Science and Technology*, 1982, 2: 41—51.
- [43] Zhang D H ed. Soil degradation and soil improvement of Plantation. Beijing: Chinese Forestry Press, 2001.

参考文献:

- [1] 方奇. 杉木连栽对土壤及其林木生长的影响. *林业科学*, 1987, 23(4): 389—397.
- [2] 阳含熙. 植物与植物的指示意义. *植物生态学与地植物学丛刊*, 1963, 1(2): 24—30.
- [4] 杨承栋, 焦如珍. 发育林下植被是恢复杉木人工林地力的重要途径. *林业科学*, 1995, 31(3): 316—322.
- [5] 熊有强, 盛炜彤, 曾满生. 不同间伐强度杉木林下植被发育及生物量研究. *林业科学研究*, 1995, 8(4): 408—412.
- [6] 方海波. 杉木人工林间伐后林下植被生物量的研究. *中南林学院学报*, 1998, 18(1): 5—9.
- [7] 盛炜彤. 不同密度杉木人工林林下植被发育与演替的定位研究. *林业科学研究*, 2001, 14(5): 463—471.
- [8] 林开敏, 洪伟, 俞新妥, 等. 杉木人工林林下植物生物量的动态特征和预测模型. *林业科学*, 2001, 37(1): 99—105.
- [9] 姚茂和, 盛炜彤. 林下植被对杉木林地力影响的研究. *林业科学研究*, 1991, 4(3): 247—251.
- [10] 焦如珍, 杨承栋, 屠星南, 等. 杉木人工林不同发育阶段林下植被、土壤微生物、酶活性及养分的变化. *林业科学研究*, 1997, 10(4): 373—379.
- [11] 杨玉盛, 邱仁辉, 俞新妥, 等. 不同栽杉代数林下植被营养元素的生物循环. *东北林业大学学报*, 1999, 27(3): 26—30.
- [12] 范少辉, 马祥庆, 傅瑞树, 等. 不同栽植代数杉木林林下植被发育的比较研究. *林业科学研究*, 2001, 14(1): 8—16.
- [13] 余雪标, 徐大平, 龙腾, 等. 连栽桉树人工林生物量及生产力结构的研究. *华南热带农业大学学报*, 1999, 5(2): 10—17.
- [14] 莫江明, Sandra B, 彭少麟, 等. 林下层植物在退化马尾松林恢复初期养分循环中的作用. *生态学报*, 2002, 22(9): 1407—1413.
- [15] 徐化成. 林木生长. 见: 徐化成主编. *油松*. 北京: 中国林业出版社, 1993. 117—121.
- [16] 张运锋. 用动态规划方法探讨油松人工林最适密度. *北京林业大学学报*, 1986, 8(2): 20—29.
- [17] 杨澄, 刘建军, 何海燕. 油松人工林抚育间伐效果初步研究. *西北林学院学报*, 1991, 6(2): 44—50.
- [18] 孙书存, 高贤明, 包维楷, 等. 岷江上游油松造林密度对油松生长和群落结构的影响. *应用与环境生物学报*, 2005, 11(1): 8—13.
- [19] 李国雷, 刘勇, 郭蓓, 等. 间伐强度对油松人工林植被发育的影响. *北京林业大学学报*, 2007, 29(2): 70—74.
- [20] 蒋有绪, 郭泉水, 马娟, 等, 主编. *中国森林群落分类及其群落学特征*. 北京: 科学出版社, 中国林业出版社, 1998. 8—12.

- [21] 董鸣,王义凤,孔繁志,等,主编. 陆地生物群落调查观测与分析. 北京:中国标准出版社,1996. 13 ~ 17, 153 ~ 160.
- [22] 吴征镒. 中国种子植物属的分布类型. 云南植物研究,1991,13(Sp IV):1 ~ 139.
- [23] 王伯荪,于世孝,彭少麟,等,主编. 植物群落学实验手册. 广州:广东高等教育出版社,1997.
- [24] 马克平,黄建辉,于顺利. 北京东灵山地区植物多样性的研究. 生态学报,1995,15(3):268 ~ 277.
- [25] 郭蓓,刘勇,李国雷,等. 飞播油松林地土壤酶活性对间伐强度的响应. 林业科学,2007,43(7):128 ~ 133.
- [26] 侯学煜主编. 中国植被地理及优势植物化学成分. 北京:科学出版社,1982.
- [27] 孙儒泳,李庆芬,牛翠娟,等,主编. 基础生态学. 北京:高等教育出版社,2003. 149 ~ 150.
- [28] 陈灵芝,黄建辉,严昌荣主编. 中国森林生态系统养分循环. 北京:气象出版社,1997. 158.
- [29] 刘世荣,李春阳. 落叶松人工林养分循环过程与潜在地力衰退趋势的研究. 东北林业大学学报,1993,21(2):19 ~ 24.
- [30] 李国雷,刘勇,郭蓓,等. 保留密度对飞播油松林下植被发育影响的研究. 西北林学院学报,2007,22(3):105 ~ 110.
- [31] 崔国发,蔡体久,杨文化. 兴安落叶松人工林土壤酸度的研究. 北京林业大学学报,2000,22(3):33 ~ 36.
- [32] 薛立,邝立刚,陈红跃,等. 不同林分土壤养分、微生物与酶活性的研究. 土壤学报,2003,40(2):280 ~ 285.
- [37] 张金屯编著. 数量生态学. 北京:科学出版社,2004. 24.
- [38] 盛伟彤,范少辉主编. 杉木人工林长期生产力保持机制研究. 北京:科学出版社,2005. 92 ~ 93.
- [39] 刘景芳. 国外森林抚育间伐研究现状概述. 见:中国林业科学研究院科技情报研究所主编. 森林抚育间伐. 北京:中国林业出版社,1981. 1 ~ 7.
- [42] 许慕农. 林分密度研究概况. 山东林业科技,1982,2:41 ~ 51.
- [43] 张鼎华主编. 人工林地力的衰退与维护. 北京:中国林业出版社,2001.