

DOI: 10.5846/stxb201809282120

叶柳欣, 库伟鹏, 刘军, 徐旻昱, 孟方荣, 傅伟军, 刘娟, 金锦, 吴家森. 封育年限对毛竹林群落结构和林下植物多样性的影响. 生态学报, 2020, 40(3): 921-930.

Ye L X, Ku W P, Liu J, Xu M Y, Meng F R, Fu W J, Liu J, Jin J, Wu J S. Effects of enclosure term on community structure and undergrowth diversity of *Phyllostachys pubescens*. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(3): 921-930.

封育年限对毛竹林群落结构和林下植物多样性的影响

叶柳欣^{1,2}, 库伟鹏¹, 刘 军³, 徐旻昱³, 孟方荣⁴, 傅伟军^{1,2}, 刘 娟^{1,2}, 金 锦^{1,2}, 吴家森^{1,2,*}

1 省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 临安 311300

2 浙江农林大学环境与资源学院, 临安 311300

3 杭州市余杭区林业工作站, 余杭 311100

4 杭州格真农产品专业合作社, 余杭 311118

摘要:为探讨自然封育对毛竹林群落结构和林下植物多样性的影响,采用空间代替时间的方法,以浙江省杭州市余杭区常规经营(0年)和不同封育年限(10,20,30年)的毛竹林为对象,对毛竹林分结构和林下植物多样性进行了全面研究。结果表明:随着封育年限的延长,竹林密度增大,胸径变小;封育毛竹林中2度以上活立竹的密度显著高于常规经营($P<0.05$),枯立竹的密度随着封育年限的延长而显著增加($P<0.05$);封育20年后的2度以上活立竹和枯立竹的胸径显著减小($P<0.05$)。封育0,10,20,30年的毛竹林下灌木种类分别为68,35,58,77种,而草本植物种类则分别为64,23,31,44种。封育10年的林下灌木的Simpson指数显著低于其他林分($P<0.05$),封育20年后的Shannon-Wiener指数显著高于前期年份($P<0.05$),封育显著提高了Pielou指数($P<0.05$);封育显著降低了草本植物的Simpson指数($P<0.05$),常规经营林下草本多样性指数Shannon-Wiener显著高于封育20年后的林分($P<0.05$),封育10年的林下草本均匀度指数Pielou显著高于其他林分($P<0.05$)。

关键词:封育年限;毛竹;群落结构;灌木;草本;植物多样性

Effects of enclosure term on community structure and undergrowth diversity of *Phyllostachys pubescens*

YE Liuxin^{1,2}, KU Weipeng¹, LIU Jun³, XU Minyu³, MENG Fangrong⁴, FU Weijun^{1,2}, LIU Juan^{1,2}, JIN Jin^{1,2}, WU Jiasen^{1,2,*}

1 Zhejiang Provincial Key Laboratory of Carbon Cycling in Forest Ecosystems and Carbon Sequestration, Lin'an 311300, China

2 School of Environment and Resource, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Lin'an 311300, China

3 Forestry Workstations in Yuhang District of Hangzhou, Yuhang 311100, China

4 Ge Zhen Professional Cooperative of Agricultural Products in Hangzhou, Yuhang 311118, China

Abstract: To explore the effects of natural enclosure on the community structure of the moso bamboo forest and the diversity of understory plants, two types of moso bamboo forest (human-manage forest and natural enclosure forest) were chosen in Yuhang District, Hangzhou City, using the method of space-for-time. In this study, 4 different plots (0 years, 10 years, 20 years, and 30 years) were set up, according to the age of natural enclosure. The culm density, diameter at breast height (DBH), and understory vegetation types etc. were investigated in the field survey. The results indicated that the culm density of bamboos increased gradually with increase of enclosure age, while the average DBH of bamboo decreased

基金项目:国家自然科学基金项目(31700540)

收稿日期:2018-09-28; 网络出版日期:2019-11-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jswu@zafu.edu.cn

significantly. The density of $\geq 2^\circ$ bamboo of natural-exclosure moso bamboo forest was significantly higher than that of the intensive-managed forest ($P < 0.05$). The density of dead bamboo increased significantly with the extension of exclosure period ($P < 0.05$). The DBH of $\geq 2^\circ$ old bamboo and dead bamboo started to decrease significantly after 20 years of natural exclosure. The species of shrubs under the moso bamboo forest with 0, 10, 20, and 30 years of natural exclosure were 68, 35, 58, 77, respectively, while the herbaceous species were 64, 23, 31, and 44, respectively. The Simpson index of shrubs with 10 years of natural exclosure was significantly lower than that of other years ($P < 0.05$). The Shannon-Wiener index after 20 years was significantly higher than that of the early year ($P < 0.05$). The natural exclosure can help to increase the index of Pielou ($P < 0.05$). The Simpson index of the herbaceous plants decreased in the natural exclosure forest ($P < 0.05$). The Shannon-Wiener index of intensive-managed forest was significantly higher than that of 20 years ($P < 0.05$), and the Pielou index of 10 years was significantly higher than the other years ($P < 0.05$).

Key Words: exclosure term; *Phyllostachys pubescens*; community structure; shrub; herb; plant diversity

森林群落的林分密度、乔木树种的胸径分布和林下植物多样性反映了森林群落的形成、稳定性及演替规律,影响着森林生态功能的发挥和立地生产力的可持续性^[1-3]。不同林龄人工林林下植物种类多样性预示着生态系统的稳定性,标志着人工林演替的方向和进程^[4]。

毛竹是我国重要的森林资源,广泛分布于我国南方的浙江、福建、江西、湖南等省份,面积达 $443 \times 10^4 \text{ hm}^2$, 具有生长快、产量高、用途广、可持续性强等特点^[5-6], 2016 年,浙江省毛竹林面积 $80.71 \times 10^4 \text{ hm}^2$, 总株数 297888 万株^[7]。毛竹林群落结构及其稳定性受到人为活动的强烈支配和制约,表现为不同干扰程度的毛竹林乔木层结构和林下植物多样性有显著差异。研究表明,材用毛竹林胸径大于同等管理措施下的笋用林^[8]; 长期经营后毛竹林群落结构简化,林下灌木多样性降低^[9-10]; 随着人为经营强度的增大,毛竹林下植物的多样性、丰富度指数均随之减少^[11-12]; 也有研究认为人为经营后毛竹林下灌木、草本的物种多样性上升,草本层多样性指数、均匀度指数及物种数均以重度干扰的毛竹林为最高^[13]。

随着我国社会、经济的发展,毛竹价格逐年下降^[14], 劳动力成本持续上升^[15], 导致毛竹砍伐人工成本大于竹材销售收入,造成了浙江省较大面积的集约经营毛竹林疏于管理,处于自然封育状态。此外,由于经济发展过程中的人口城市化迁移,大量青壮年人口涌入经济发达地区,致使欠发达山区的青壮年劳动力水平下降,加剧了农村人口老龄化问题^[16],在一定程度上也会造成毛竹林的荒芜。自然封育后毛竹林的群落结构和林下植物的物种组成、多样性如何演变,至今还未见报道。鉴于此,本研究以浙江省典型毛竹纯林为研究对象,采用时间代替空间的方法,通过建立标准地全面调查和研究了不同封育年限毛竹林的胸径分布和林下植被多样性,为毛竹林的群落演替和生态功能的评价提供基础和理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于有“中国竹子之乡”之称的浙江省杭州市余杭区境内,地理坐标为 $E119^\circ 42' 2.71''$ — $119^\circ 50' 35.22''$ 、 $N30^\circ 25' 28.1''$ — $30^\circ 33' 34''$ 。属于北亚热带南缘季风气候区,冬夏长春秋短,温暖湿润,四季分明,光照充足,雨量充沛,年平均气温 15.3 — 16.2°C , 年平均降雨量 1391.8mm , 年平均相对湿度 76% , 无霜期 199 — 328d 。

1.2 试验设计与研究方法

2017 年 7 月,通过查阅杭州市余杭区森林资源经营档案和全面踏查的基础上,选择余杭西部的百丈镇和鸬鸟镇封育年限分别为 10 年、20 年和 30 年的毛竹纯林作为研究对象,以常规经营的竹林为对照(0 年),设置不同封育年限样地各 9 个,共计 36 个样地,样地面积为 $30\text{m} \times 30\text{m}$ 。封育毛竹林常年没有人为活动干扰,没有挖笋、清理老竹等活动,完全处于自然封育状态。常规经营毛竹林每年 5 月上、中旬施肥 1 次,施用 600 kg/hm^2 的复合肥($m(\text{N}) : m(\text{P}_2\text{O}_5) : m(\text{K}_2\text{O})$ 为 $15 : 15 : 15$),肥料地表撒施,结合松土垦复 15 cm 左

右。常年进行挖笋活动(春笋、鞭笋、冬笋),毛竹砍伐集中在小年。样地基本情况如表 1 所示。

表 1 不同封育年限毛竹林样地基本情况

Table 1 Basic situation of *phyllostachys pubescens* in different natural exclosure years

封育年限 Number of years of exclosure/a	土壤类型 Soil type	海拔 Altitude/m	坡度 Slope/(°)	毛竹密度 Density/ (株/hm ²)	平均胸径 Diameter at breast height/cm	平均株高 Average plant height/m
0	红壤	275±71	15.3±7.5	2345±257	10.2±0.66	13.2±1.0
10	红壤	397±75	20.2±8.7	3773±554	10.1±0.79	13.5±1.2
20	红壤	497±80	22.7±7.7	5173±459	9.6±0.61	13.5±1.4
30	红壤	509±87	19.9±9.8	5210±574	7.8±0.71	13.5±1.5

全面测量样地中不同林龄(1 度竹、2 度以上活立竹)毛竹和枯立竹的胸径,调查林下灌木、草本植物的种类、株数、高度、冠幅及盖度^[17-18]。

1.3 数据处理

根据样地调查结果,计算各封育年限不同林龄毛竹林密度、胸径;同时计算灌、草重要值、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、Pielou 指数^[19]。

灌草重要值 = (相对多度 + 相对盖度 + 相对频度) / 3

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

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

$$J_{sw} = H' / \ln S$$

H' 为 Shannon-Wiener 指数, D_s 为 Simpson 指数, J_{sw} 为 Pielou 指数, 式中 $P_i = n_i / N$, P_i 为第 i 种植物在样地中出现的概率, N 为样地中植物总个体数, S 为总种数, n_i 为第 i 种植物个体数。

本文数据整理使用 Excel 97-03, 显著性差异分析使用 SPSS 18.0, 制图使用 Origin 8.5。

2 结果与分析

2.1 毛竹林群落结构

毛竹林中不同林龄毛竹和枯立竹的密度,一定程度上反映了毛竹林的结构。由图 1 可知,不同封育年限下毛竹林 1 度竹的平均密度为 727—824 株/hm²,它们之间没有显著差异($P > 0.05$);封育条件(10 年、20 年、30 年)下毛竹林中 2 度以上活立竹的平均密度显著高于常规经营(0 年),封育为 20、30 年的竹林密度又显著高于 10 年($P < 0.05$)。枯立竹的密度随着封育年限的延长而显著增加($P < 0.05$)。

胸径是竹林群落结构的重要指标,是毛竹的生长状况及土壤养分供给的表现。由表 1 和图 1 可知,随着自然封育年限的延长,毛竹胸径呈现下降的趋势。封育 30 年的 1 度竹的平均胸径显著低于其他年限($P < 0.05$)。2 度以上活立竹则表现为 0 年、10 年显著大于 20 年($P < 0.05$),同时也显著高于 30 年($P < 0.05$)。枯立竹则表现为 10 年 > 20 年 > 30 年,不同封育年限的差异达显著水平($P < 0.05$)。

不同林龄毛竹和枯立竹在各封育年限下胸径的分布如图 2 所示,从图 2 中可知,封育年限为 0—20 年的 1 度竹胸径分布服从负偏态分布,峰值向右偏移,封育 30 年的 1 度竹胸径分布则大体服从正态分布,峰值居中。2 度以上活立竹的胸径分布则表现为封育年限为 0 年和 10 年呈现负偏态分布,封育 20 年表现为正态分布,封育 30 年服从正偏态分布(图 2)。枯立竹的胸径分布则表现为封育 10 年和 20 年的竹林呈现正态分布,封育 30 年表现为正偏态分布。随着封育年限的增加,胸径分布的峰值会从右往左移动,即小胸径枯立竹所占比例增加(图 2)。

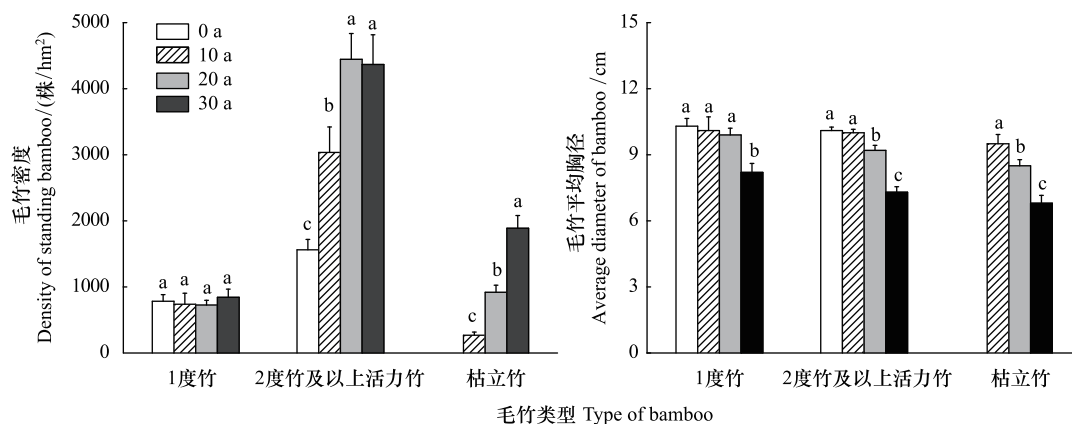


图1 不同封育年限下毛竹密度和平均胸径

Fig.1 Density and diameter at breast height of bamboo in different natural enclosure years

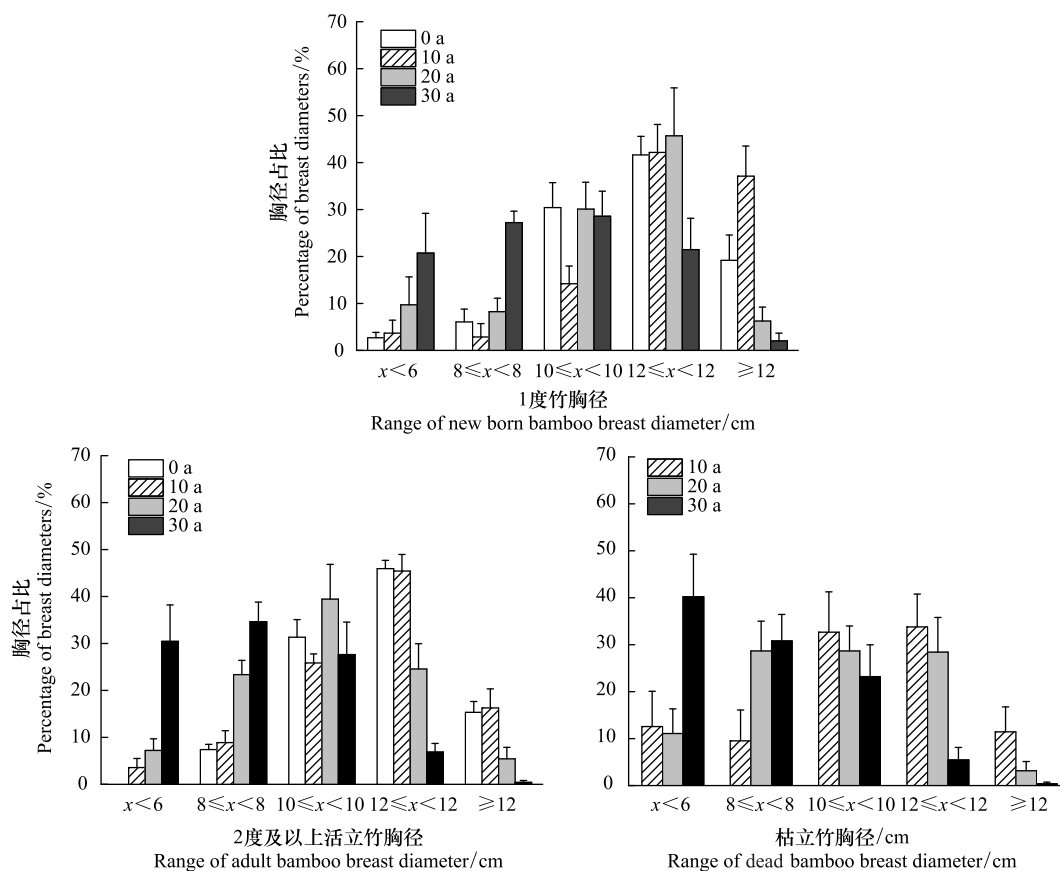


图2 不同封育年龄下毛竹胸径分布情况

Fig.2 Distribution of diameter at breast height of bamboo in different natural enclosure years

2.2 林下灌木物种组成及重要值

植物的重要值可以用综合数值来表现该植物物种在群落中的相对重要性,是评估物种多样性的重要指标。不同封育年限毛竹林下主要灌木植物(重要值 ≥ 1)物种组成及重要值如表2所示,所有毛竹林中均出现的灌木植物有山莓、络石、紫金牛、山檀、青灰叶下珠和小果菝葜。封育年限为0年时,重要值排名前5的灌木

植物依次为山莓、茶、寒莓、络石、紫金牛,其中山莓(12.777%)和茶(12.029%)是占优势地位的灌木物种。封育年限为10年的竹林下则依次为络石、山榿、茶、毛花连蕊茶、紫金牛,其中络石(22.829%)和山榿(19.775%)的重要值明显高于其他灌木植物。20年依次为紫金牛、牛鼻栓、山榿、马银花、异叶爬山虎,其中紫金牛(10.880%)、牛鼻栓(10.457%)和山榿(9.851%)是毛竹林下主要的优势灌木。30年依次为山榿、牛鼻栓、茶、蓬菜葛、寒莓,其中山榿(11.702%)的优势度明显。

表2 不同封育年限毛竹林下主要灌木植物的重要值

Table 2 The important value of shrubs in different natural enclosure years

植物类型 Plant species	植物生活型 Plant life form	植物重要值 The important value of plants			
		0 年	10 年	20 年	30 年
山莓 <i>Rubus corchorifolius</i>	高位芽	12.777	2.809	1.807	3.134
寒莓 <i>Rubus buergeri</i>	地上芽	8.710	—	1.316	3.815
络石 <i>Trachelospermum jasminoides</i>	地上芽	6.990	22.829	3.057	2.534
紫金牛 <i>Ardisia japonica</i>	地上芽	5.384	3.864	10.880	3.524
蓬蘽 <i>Rubus hirsutus</i>	地上芽	3.718	—	—	—
山榿 <i>Lindera reflexa</i>	高位芽	3.284	19.775	9.851	11.702
茶 <i>Camellia sinensis</i>	高位芽	12.0289	10.4810	0	5.7528
青灰叶下珠 <i>Phyllanthus glaucus</i>	高位芽	2.523	2.595	1.568	1.221
算盘子 <i>Glochidion puberum</i>	高位芽	2.462	—	—	—
山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	高位芽	2.301	—	—	—
刺楸 <i>Kalopanax septemlobus</i>	高位芽	2.223	—	—	—
紫藤 <i>Wisteria sinensis</i>	高位芽	2.213	—	2.194	—
小果菝葜 <i>Smilax davidiana</i>	地上芽	2.202	1.088	2.876	2.960
野鸦椿 <i>Euscaphis japonica</i>	高位芽	2.136	—	—	—
藤葡蟠 <i>Broussonetia kaempferi</i> var. <i>australis</i>	高位芽	1.377	—	—	—
榿木 <i>Loropetalum chinense</i>	高位芽	1.366	—	—	—
白马骨 <i>Serissa serissoides</i>	地上芽	1.259	—	—	—
太平莓 <i>Rubus pacificus</i>	地上芽	1.259	—	1.783	—
黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	高位芽	1.097	—	1.552	1.294
毛花连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	高位芽	—	6.849	2.562	1.251
茶茱萸 <i>Viburnum setigerum</i>	高位芽	—	3.114	—	1.380
山胡椒 <i>Lindera glauca</i>	高位芽	—	2.619	—	1.735
豹皮樟 <i>Litsea coreana</i> var. <i>sinensis</i>	高位芽	—	2.284	—	1.451
异叶爬山虎 <i>Parthenocissus dalzielii</i>	地上芽	—	2.248	3.845	—
薜荔 <i>Ficus pumila</i>	地上芽	—	1.717	—	3.795
木蜡树 <i>Toxicodendron sylvestre</i>	高位芽	—	1.587	—	—
南天竹 <i>Nandina domestica</i>	高位芽	—	1.443	—	—
红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	高位芽	—	1.307	—	—
中华常春藤 <i>Hedera nepalensis</i> var. <i>sinensis</i>	地上芽	—	1.136	1.043	1.815
豆腐柴 <i>Premna microphylla</i>	高位芽	—	1.115	—	—
鹰爪枫 <i>Holboellia coriacea</i>	高位芽	—	1.049	—	—
牛鼻栓 <i>Fortunearia sinensis</i>	高位芽	—	—	10.457	6.891
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	高位芽	—	—	5.305	—
格药柃 <i>Eurya muricata</i>	高位芽	—	—	3.412	2.586
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	高位芽	—	—	2.523	2.546
红枝柴 <i>Meliosma oldhamii</i>	高位芽	—	—	2.394	1.192
迎春樱 <i>Cerasus discoides</i>	高位芽	—	—	2.343	—
朱砂根 <i>Ardisia crenata</i>	地上芽	—	—	1.452	—

续表

植物类型 Plant species	植物生活型 Plant life form	植物重要值 The important value of plants			
		0 年	10 年	20 年	30 年
大芽南蛇藤 <i>Celastrus gemmatus</i>	地上芽	—	—	1.395	—
大青 <i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>	高位芽	—	—	1.378	—
蓬菜葛 <i>Gardneria multiflora</i>	地上芽	—	—	1.274	5.154
大果山胡椒 <i>Lindera praecox</i>	高位芽	—	—	1.137	—
钝药野木瓜 <i>Stauntonia leucantha</i>	高位芽	—	—	1.087	—
四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	高位芽	—	—	1.085	—
五加 <i>Acanthopanax gracilistylus</i>	高位芽	—	—	—	2.686
凹叶厚朴 <i>Magnolia officinalis</i> ssp. <i>biloba</i>	高位芽	—	—	—	2.361
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	高位芽	—	—	—	1.489
华东椴 <i>Tilia japonica</i>	高位芽	—	—	—	1.242
木犀 <i>Osmanthus fragrans</i>	高位芽	—	—	—	1.127
南五味子 <i>Kadsura longipedunculata</i>	地上芽	—	—	—	1.023
细叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinifolia</i>	高位芽	—	—	—	1.004

2.3 林下草本植物种类及重要值

不同封育年限毛竹林下主要草本植物(重要值 ≥ 1)物种及重要值如表 3 所示,所有封育年限下均有分布的草本植物有褐果薹草、求米草、华东蹄盖蕨、玉竹、阔叶箬竹和金星蕨。封育年限为 0 年时,重要值前 5 的草本依次为金毛耳草、疏羽凸轴蕨、淡竹叶、褐果薹草、求米草;10 年时依次为麦冬、褐果薹草、华东蹄盖蕨、条穗薹草、紫萁;20 年时则为求米草、阔叶箬竹、华东蹄盖蕨、条穗薹草、麦冬;30 年依次为阔叶箬竹、绵穗苏、玉竹、山麦冬、华东蹄盖蕨。常规经营条件下(0 年),金毛耳草(11.999%)和疏羽凸轴蕨(9.252%)的重要值明显大于其他草本。封育为 10 年时,麦冬(15.029%)、褐果薹草(10.931%)、华东蹄盖蕨(10.785%)和条穗薹草(10.649%)在竹林下都占据一定重要值。随着封育的进行,20 年时求米草(20.159%)、阔叶箬竹(16.065%)和华东蹄盖蕨(11.234%)的重要值增大到一定水平。封育为 30 年时,阔叶箬竹(37.224%)成为林下绝对优势草本。

表 3 不同封育年限下主要草本植物的重要值

Table 3 The important value of herbs in different natural exclosure years

植物类型 Plant species	植物生活型 Plant life form	植物重要值 The important value of plants			
		0 年	10 年	20 年	30 年
金毛耳草 <i>Hedyotis chrysotricha</i>	地面芽	11.999	3.238	—	—
疏羽凸轴蕨 <i>Metathelypteris laxa</i>	地面芽	9.252	7.534	—	3.941
淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i>	地面芽	6.692	—	—	—
褐果薹草 <i>Carex brunnea</i>	地面芽	6.460	10.931	1.256	4.179
求米草 <i>Oplismenus undulatifolius</i>	一年生	5.810	6.900	20.159	1.247
青绿薹草 <i>Carex breviculmis</i>	地面芽	3.841	—	—	2.489
华东蹄盖蕨 <i>Athyrium niponicum</i>	地上芽	3.659	10.785	11.234	4.280
山麦冬 <i>Liriope spicata</i>	地面芽	2.962	—	1.691	4.659
南山堇菜 <i>Viola chaerophyllioides</i>	地面芽	2.763	—	—	—
芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i>	地上芽	2.729	—	—	—
水蓼 <i>Polygonum hydropiper</i>	一年生	2.704	—	—	—
玉竹 <i>Polygonatum odoratum</i>	隐芽	2.594	1.597	5.375	4.896
三叶委陵菜 <i>Potentilla freyniana</i>	地面芽	1.925	—	—	—
薄叶假耳草 <i>Neanotis hirsuta</i>	地面芽	1.897	—	—	—
阔叶箬竹 <i>Indocalamus latifolius</i>	地上芽	1.889	4.721	16.065	37.224

续表

植物类型 Plant species	植物生活型 Plant life form	植物重要值 The important value of plants			
		0 年	10 年	20 年	30 年
粗壮小鸢尾 <i>Iris proantha</i> var. <i>valida</i>	地面芽	1.778	—	3.000	2.331
柔枝莠竹 <i>Microstegium vimineum</i>	一年生	1.640	1.690	—	—
鱼腥草 <i>Houttuynia cordata</i>	隐芽	1.562	—	—	—
堇菜 <i>Viola arcuata</i>	地面芽	1.548	—	—	—
金星蕨 <i>Parathelypteris glanduligera</i>	地面芽	1.390	3.046	1.728	2.912
三穗薹草 <i>Carex heterostachya</i>	地面芽	1.250	—	—	—
海金沙 <i>Lygodium japonicum</i>	地上芽	1.249	—	—	1.511
泽珍珠菜 <i>Lysimachia candida</i>	地面芽	1.183	—	—	—
山草薺 <i>Dioscorea tokoro</i>	隐芽	1.132	—	—	1.026
疏花野青茅 <i>Deyeuxia effusiflora</i>	地面芽	1.116	—	1.653	1.724
油点草 <i>Tricyrtis chinensis</i>	地面芽	1.106	—	—	—
微糙三脉紫菀 <i>Aster ageratoides</i> var. <i>scaberulus</i>	地面芽	1.037	—	—	—
鸡矢藤 <i>Paederia scandens</i>	地上芽	1.011	—	—	—
麦冬 <i>Ophiopogon japonicus</i>	地面芽	—	15.029	5.510	—
线穗薹草 <i>Carex nemostachys</i>	地面芽	—	10.649	6.516	—
紫萁 <i>Osmunda japonica</i>	地上芽	—	8.247	—	2.516
水竹 <i>Phyllostachys heteroclada</i>	高位芽	—	2.607	3.280	—
狗脊蕨 <i>Woodwardia japonica</i>	地上芽	—	1.972	—	—
阔鳞鳞毛蕨 <i>Dryopteris championii</i>	地上芽	—	1.972	—	—
牛尾菜 <i>Smilax riparia</i>	地上芽	—	1.788	—	—
兔儿伞 <i>Syneilesis aconitifolia</i>	地面芽	—	1.717	—	—
红盖鳞毛蕨 <i>Dryopteris erythrosora</i>	地上芽	—	—	4.679	2.361
绵穗苏 <i>Comanthosphace ningpoensis</i>	地面芽	—	—	4.067	5.258
苦竹 <i>Pleioblastus amarus</i>	地上芽	—	—	2.657	—
心叶堇菜 <i>Viola concordifolia</i>	地面芽	—	—	1.724	—
虎杖 <i>Reynoutria japonica</i>	地面芽	—	—	—	2.783
剪夏罗 <i>Lychnis coronata</i>	隐芽	—	—	—	2.301
铁灯兔儿风 <i>Ainsliaea kawakamii</i>	地上芽	—	—	—	1.289

2.4 林下灌木和草本多样性指数

不同封育年限毛竹林下灌木的优势度指数 Simpson、多样性指数 Shannon-Wiener 和均匀度指数 Pielou 如表 4 所示。从表中可知,封育 10 年时的毛竹林下灌木的 Simpson 指数显著低于其他林分 ($P<0.05$); 灌木 Shannon-Wiener 指数则表现为 20 年和 30 年的林分显著高于 10 年和 0 年 ($P<0.05$), Pielou 指数则表现为 0 年显著低于 10 年、20 年和 30 年的林分 ($P<0.05$), 10 年、20 年和 30 年间数值存在波动, 峰值出现在 20 年。

表 4 灌木植物多样性指数

Table 4 Diversity index of shrubs in different natural exclosure years

封育年限 Number of years of exclosure/a	优势度指数 Simpson dominance index	多样性指数 Shannon-Wiener diversity index	均匀度指数 Pielou evenness index
0	0.947±0.015a	2.191±0.155b	0.519±0.037c
10	0.886±0.028b	2.225±0.143b	0.626±0.039ab
20	0.952±0.012a	2.671±0.097a	0.658±0.024a
30	0.964±0.009a	2.541±0.112a	0.585±0.026b

从表 5 可知,随着封育年限增长,草本植物的 Simpson 指数呈现下降趋势,0 年的优势度指数显著高于 10

年和 20 年 ($P<0.05$), 同时显著高于 30 年 ($P<0.05$)。多样性指数 Shannon-Wiener 表现为常规经营 (0 年) 的林分显著高于封育 20 年以后的林分 ($P<0.05$), 而不同封育年限间的差异不显著。自然封育 10 年草本的均匀度指数 Pielou 显著高于其他林分 ($P<0.05$), 且封育为 0 年和 20 年林分中的草本均匀度指数 Pielou 又显著高于自然封育为 30 年的林分 ($P<0.05$)。

表 5 草本植物多样性指数

Table 5 Diversity index of herbs in different natural enclosure years

封育年限 Number of years of enclosure/a	优势度指数 Simpson dominance index	多样性指数 Shannon-Wiener diversity index	均匀度指数 Pielou evenness index
0	0.955±0.011a	2.699±0.106a	0.649±0.026b
10	0.918±0.017b	2.478±0.114ab	0.791±0.036a
20	0.903±0.022b	2.277±0.136b	0.663±0.039b
30	0.844±0.027c	2.149±0.158b	0.568±0.042c

3 讨论与结论

3.1 自然封育对毛竹林分结构的影响

毛竹林总密度随着封育年限的延长而增加。在自然封育条件下, 单位面积毛竹林中 1 度竹株数没有发生明显变化, 2 度以上活立竹株数逐渐增加, 封育 20 年后基本保持稳定。

1 度竹株数在不同封育年限间没有显著差异。主要原因是常规经营毛竹林样地的 1 度竹受人为选择性留养, 一般种竹留养量约 800 株/hm²。自然封育 10 年后, 毛竹林密度达 3000 株/hm², 由于水、肥、光等因子的限制, 新竹成竹的难度加大, 1 度竹的密度也基本保持在 800 株/hm², 随着自然封育时间的进一步延长, 老竹逐渐死亡, 枯立竹数量大大增加, 样地内新生毛竹的数量与死亡毛竹数量基本趋于平衡。

2 度以上活立竹逐渐增加的主要原因有: 常规经营毛竹林经营中一般遵循“砍四留三”的原则, 即砍去 4 度以上的毛竹, 而保留 3 度及以下的毛竹, 除 1 度竹外, 样地中的毛竹为 2—3 度, 密度大约在 1600 株/hm²。自然封育初期, 毛竹生长不再受人为干扰的影响, 毛竹林中包括 1—6 度活立竹, 因此其密度明显提高。随着自然封育年限的进一步延长, 毛竹林内生存资源开始短缺, 造成了 2 度以上的活立竹增长速率减缓并最终趋于稳定, 每年枯死的毛竹也在逐渐增加。

毛竹林平均胸径随封育时间的延长而逐步下降。较小胸径毛竹的株数占毛竹总株的比例逐渐增大, 毛竹胸径趋于减小。这与王平等人的研究结果相似, 即当立竹密度增加时, 毛竹平均胸径趋于减小, 毛竹的平均胸径服从自疏法则^[20]。在空间和资源的限制下, 竞争是导致毛竹平均胸径下降和总密度趋于稳定的主要因素。自然封育 20 年后毛竹林总密度没有显著差异, 但平均胸径则表现为自然封育 30 年的林分显著低于 20 年。

3.2 自然封育对毛竹林下植物种类与生活型的影响

毛竹林下植物群落的科属组成复杂, 植物种类丰富。其中主要灌草植物 (表 2—3) 隶属 50 科 81 属, 总共 94 种, 其中被子植物 42 科 72 属 84 种, 裸子植物 1 科 1 属 1 种, 蕨类植物 7 科 8 属 9 种。封育年限为 0, 10, 20, 30 年毛竹林下灌木种类分别为 68, 35, 58, 77 种, 而草本植物种类则分别为 64, 23, 31, 44 种。灌草物种丰富度表现为常规经营>自然封育 (年限小于等于 20 年), 这与方茹意等人的研究结果相似, 即适度的人为干扰有利于维持林中灌草的物种丰富度^[21]。封育条件下灌、草物种丰富度表现为 30 年>20 年>10 年, 毛竹林下灌木、草本植物种类随封育时间的延长逐渐增加。可见长期的自然封育也对提高竹林灌、草物种丰富度有一定的帮助。

在封育过程中, 山榿是一种优势灌木, 在各封育年限 (10 年、20 年、30 年) 下都有较高重要值, 而在常规经营 (0 年) 竹林下, 山榿的重要值却很低。研究表明山榿属于多年生灌木, 生长缓慢, 一般生长在山地树林下, 喜欢土层深厚, 土壤肥沃和半阴凉的环境^[22]。毛竹林下草本层中阔叶箬竹随着封育年限的延长, 重要值连续

升高,封育 30 年后,其值高达 37.224%,是该阶段的绝对优势草本。阔叶箬竹为灌木状草本,径 0.5—1.5cm,节间长 5—22cm,高 1—1.5m,最大竿高可达 2m,对土壤要求不严,较耐寒,喜湿耐旱,可在山谷、山麓和山腰地带等迅速生长扩延^[23-24],对土壤、温度、水分的要求不高,且作为灌木状草本,其株高、盖度在吸收光线方面占有一定优势,竞争能力极强。因此阔叶箬竹逐渐淘汰其他草本成为长期封育毛竹林下的绝对优势草本。

如表 2、3 所示,林下主要灌、草植物按照出芽方式分为 5 种生活型(高位芽、地上芽、地面芽、隐芽和一年生植物),不同封育年限下各生活型重要值之和的变化一定程度上能表现林下灌、草植被在自然封育条件下的演替方向(图 3)。

根据图 3 可知,地面芽草本植物在毛竹林中随封育年限的延长有较为明显的衰退,而地上芽草本植物的重要值则在该过程中显著增长,此外一年生草本植物在封育为 30 年时几乎绝迹。灌木植物的重要值变化规律相对不明显,表现为高位芽灌木重要值小幅上升,地上芽灌木重要值小幅下降。

植株的出芽高度一定程度上体现了其对光照的竞争能力,自然封育条件下,在林分日渐闭郁的竹林中,出芽较高的植物相对容易接受光照,这点在生态位处于最下层的草本植物中有更为明显的体现。因此,长期的自然封育过程中,由于竹林密度增大,光照逐渐稀缺,拥有易受光和耐阴特性的林下植被更容易在竹林下繁荣。

3.3 自然封育对毛竹林下植物多样性指数的影响

优势度指数 Simpson、多样性指数 Shannon-Wiener 和均匀度指数 Pielou 等多样性指数可以表征林分的植物多样性情况,体现不同封育阶段林分下灌木层和草本层的植物资源丰富程度。封育为 10 年的毛竹林分下灌木层的优势度指数 Simpson 显著低于其他林分。主要是该阶段的林分下存在绝对优势的灌木植物,从表 1 可知,络石和山榿在封育为 10 年的林下占据极高的重要值,其值分别为 22.829%,19.775%。灌木多样性指数 Shannon-Wiener 在封育过程中大体表现为先升高后降低,其中以封育 20 年的林分为最大。随着封育时间的进一步延长,灌木多样性呈现下降趋势,主要原因是由于毛竹密度增加到一定阈值,林分闭郁,林下光线匮乏,植物间的竞争更为激烈,抑制了灌木植物的生长^[25-26]。灌木均匀度指数 Pielou 随封育年限的延长先增大而后降低,0 年和封育 30 年的林下灌木均匀度指数 Pielou 较低。这可能是由于 0 年和 30 年的林下灌木物种丰富度 S 较高,致使均匀度指数的计算公式 $J_{sw} = H'/\ln S$ 中的分母 $\ln S$ 比较大,导致 Pielou 指数值的下降。这与马克平等人的研究结果相似,即物种的均匀度指数 Pielou 与多样性指数 Shannon-Wiener 呈正相关,与物种丰富度 S 呈负相关^[27]。综上,在一定时长范围内,自然封育可以提高毛竹林下灌木植物的多样性,但长期的自然封育,灌木群落多样性会呈现为一定程度的衰退。

草本植物的优势度指数 Simpson 随封育年限的增加而下降,草本植物阔叶箬竹的优势地位在封育过程中逐渐突出,封育年限为 30 年时在林下占有绝对优势。多样性指数 Shannon-Wiener 也随着封育时间的延长而逐渐下降,表明草本植物的多样性水平与封育年限呈负相关。均匀度指数 Pielou 与封育年限大体呈负相关的关系。随着封育的进行,草本植物群落逐渐衰退,个别草本的优势地位逐渐突出,草本植物的物种多样性水平明显下降。这主要是由于在日渐闭郁的林分中,竹林密度日益增大,生态位处于最下层的草本植物,对光照等资源的反应更为敏感,面临的竞争更为残酷,草本层植物群落衰退,只有少数适应能力强的种类可以在林下大

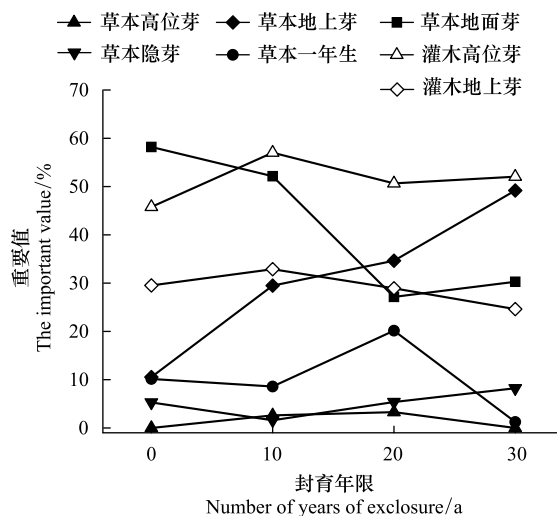


图 3 毛竹林下不同生活型主要灌木的重要值变化情况

Fig.3 Changes in important values of main shrubs and herbs under different life forms under bamboo forests

量生长,成为绝对优势的品种^[28]。

参考文献(References):

- [1] 崔宁洁, 陈小红, 刘洋, 张健, 杨万勤. 不同林龄马尾松人工林林下灌木和草本多样性. 生态学报, 2014, 34(15): 4313-4323.
- [2] 闫明, 毕润成. 山西霍山植被分类及不同演替阶段群落物种多样性的比较分析. 植物资源与环境学报, 2009, 18(3): 56-62.
- [3] 冯耀宗. 物种多样性与人工生态系统稳定性探讨. 应用生态学报, 2003, 14(6): 853-857.
- [4] 吴彦, 刘庆, 何海, 林波. 亚高山针叶林人工恢复过程中物种多样性变化. 应用生态学报, 2004, 15(8): 1301-1306.
- [5] 吴伟光, 曹先磊. 毛竹林经营投入产出关系与经营效益分析. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2016, 40(3): 108-114.
- [6] 姚钧能, 吕建华, 俞卫良, 张君波, 雷赵枫, 李全, 宋新章. 氮沉降和经营强度对毛竹林凋落叶生态化学计量特征的影响. 应用生态学报, 2018, 29(2): 467-473.
- [7] 浙江省林业厅. 浙江省森林资源及其生态功能价值公告. 浙江日报, 2018-01-25(12).
- [8] 胡可易, 柳丽娜, 李雪涛, 金爱武. 经营干扰对毛竹林土壤肥力及胸径分布的影响. 浙江林业科技, 2013, 33(5): 52-56.
- [9] 张刚华, 萧江华, 聂洁珠, 陈双林, 郭子武. 不同类型毛竹林植物物种多样性研究. 林业科学研究, 2007, 20(5): 615-621.
- [10] 张飞萍. 毛竹林节肢动物多样性及主要叶部害虫发生机理[D]. 福州: 福建农林大学, 2003.
- [11] 何艺玲. 不同类型毛竹林林下植被的发育状况及其与土壤养分关系的研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2000.
- [12] 郭文霞, 牛树奎, 张彦龙, 李艳霞, 笪志祥. 经营强度对毛竹林植物多样性的影响. 河北农业大学学报, 2009, 32(4): 46-52.
- [13] 郑成洋, 何建源, 罗春茂, 方燕鸿. 不同经营强度条件下毛竹林植物物种多样性的变化. 生态学杂志, 2003, 22(6): 1-6.
- [14] 黄继育, 黄勇, 张健. 浙江省安吉县毛竹笋竹两用林土壤养分分析. 世界竹藤通讯, 2017, 15(2): 10-14.
- [15] 李海宾. 我国劳动力价格变化与经济增长的实证分析. 中国劳动, 2015, (14): 4-9.
- [16] 王桂新. 高度重视农村人口过快老龄化问题. 探索与争鸣, 2015, (12): 28-30.
- [17] 曹志华, 张文斌, 吴中能, 刘俊龙, 苗婷婷, 孙慧. 垦复与砍灌措施对毛竹林生长和竹林结构的影响. 世界竹藤通讯, 2018, 16(2): 7-10.
- [18] 侯琳, 雷瑞德, 康博文, 王得祥. 黄龙山林区油松林封育过程中植物物种多样性特征. 西北植物学报, 2004, 24(7): 1165-1172.
- [19] 刘晓琴, 张翔, 张立锋, 李英年, 赵亮, 徐世晓, 李红琴, 马荣荣, 牛犇, 高玉葆, 古松. 封育年限对高寒草甸群落组分和物种多样性的影响. 生态学报, 2016, 36(16): 5150-5162.
- [20] 王平, 林树燕, 范婷婷, 张玉, 李芳, 凡美玲, 方水元, 王福升, 董丽娜, 时培建. 南京紫金山毛竹平均胸径与立株度之间的关系. 安徽农业科学, 2018, 46(7): 106-108.
- [21] 方茹意, 吴炜, 鲁翔, 周柳江, 钟意, 桂仁意. 不同强度人为干扰对毛竹林植物多样性的影响. 世界竹藤通讯, 2017, 15(6): 1-5.
- [22] 陈随清, 张峰, 王三姓, 卢玉兵, 潘永峰. 山榧生物特性的初步研究. 中国野生植物资源, 2009, 28(2): 46-49.
- [23] 吴丽萍. 云和阔叶箬竹资源调查与发展思考. 吉林农业, 2010, (5): 95-96.
- [24] 肖朵, 张奇奇, 王艺循. 浅谈阔叶箬竹的引种及栽培技术. 现代种业, 2011, (2): 26-27.
- [25] 巢林, 洪滔, 李键, 陈灿, 洪伟, 吴承祯. 中亚热带不同林龄杉木人工林径级结构与林下物种多样性分析. 植物资源与环境学报, 2015, 24(2): 88-96.
- [26] 黄新荣, 黄承标, 岑国峰, 邓荣艳, 朱木花. 不同林龄马尾松人工林林下植物多样性研究. 农业研究与应用, 2013, (4): 1-6.
- [27] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 陈灵芝. 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. 生态学报, 1995, 15(3): 268-277.
- [28] 朱锦懋, 江训强, 黄儒珠, 姜志林. 毛竹林物种多样性的初步分析. 福建林学院学报, 1996, 16(1): 5-8.