

林窗大小对川西马尾松人工林林下物种多样性和生物量的影响*

姚俊宇¹ 伍炫蓓¹ 孙千惠¹ 吴霞¹ 姚小兰¹ 郝建锋^{1,2**} 齐锦秋^{1,3}

¹四川农业大学林学院 成都 611130

²水土保持与荒漠化防治实验室 成都 611130

³木材工业与家具工程重点实验室 成都 611130

摘要 林窗是植被演替和森林循环的重要驱动力,研究林窗大小对物种多样性和生物量的影响有利于揭示林窗干扰在生态系统恢复中的作用.以川西莲花山马尾松人工林为研究对象,划分出5种不同面积(81-625 m²)的林窗共计15个和3个非林窗(林下)作对照(CK),对其群落物种组成、物种多样性水平(丰富度指数 D 、Simpson优势度指数 H' 、Shannon-Wiener指数 H 、Pielou均匀度指数 J_{sw})和林下生物量(灌木层生物量、草本层生物量)进行调查研究.结果表明:(1)在总面积为5 493 m²的样地中,共记录到维管植物99种,隶属56科84属;草本层和灌木层物种数随林窗面积增加均呈单峰格局,前者的物种数变化较后者明显.(2)总的来看,林窗下的 D 、 H 、 J_{sw} 值较林下大, H' 值较林下小,且400-450 m²面积的林窗下灌木、草本各物种多样性指数值达到一个较高水平.(3)林窗内的生物量显著大于林下生物量,200-250 m²林窗下的生物量最大.(4)群落各层次物种多样性指数与对应层次地上、地下、全株生物量的相关性均不显著.因此认为,大面积林窗(400-450 m²)有利于增加马尾松人工林林下群落物种丰富度,提升林下群落物种多样性水平;而中等面积林窗(200-250 m²)则有利于增加林下生物量.(图2 表4 参28)

关键词 林窗;马尾松人工林;物种多样性;生物量;林下植被

CLC S753.75

Effects of canopy gap size on understory species diversity and biomass in a *Pinus massoniana* plantation in western Sichuan*

YAO Junyu¹, WU Xuanbei¹, SUN Qianhui¹, WU Xia¹, YAO Xiaolan¹, HAO Jianfeng^{1,2**} & QI Jinqiu^{1,3}

¹ College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

² Key Laboratory of Soil & Water Conservation and Desertification Combating, Chengdu 611130, China

³ Wood Industry and Furniture Engineering Sichuan Provincial Colleges and Universities Key Laboratory, Chengdu 611130, China

Abstract Canopy gap is an important driving force for vegetation succession and forest cycle. This study aimed to investigate the effects of natural gap size on understory species diversity and biomass in *Pinus massoniana* plantations in order to elucidate the function of gap disturbance on ecosystem restoration. Fifteen natural canopy gaps were divided into five different sizes (81–625 m²), and three non-gaps served as control groups. Species composition, species diversity (Richness index D , Simpson dominance index H' , Shannon-Wiener diversity index H , and Pielou evenness index J_{sw}), and understory biomass (shrub biomass, herb biomass) of *P. massoniana* plantations were investigated in the Lianhua Mountain, West of Sichuan. (1) Ninety-five plants species, belonging to 56 families and 87 genera, were surveyed in the 5 493 m² plot; both the number of herbaceous species number and shrub species showed unimodal patterns with the increase in canopy gap area. However, the species number of herbs exhibited a greater change than that of the shrubs. (2) The D , H , and J_{sw} indices of the canopy gaps were higher than those of non-gaps, and the H' index was lower than that of non-gaps. The four species diversity indices reached a high level in the 400–450 m² canopy gap area. (3) The biomass of the canopy gaps was significantly higher than the understory biomass, and the biomass in the 200–250 m² canopy gap area was the highest. (4) The correlations among the aboveground, belowground, and total biomasses with species diversity indices were not significant. The results showed that large-sized canopy gap (400–450 m²) increases species richness and promotes species diversity in *P. massoniana* plantations, and the medium sized canopy gap (200–250 m²) favors the increase of the understory biomass.

Keywords canopy gap; *Pinus massoniana* plantation; species diversity; biomass; understory plant species

收稿日期 Received: 2017-05-18 接受日期 Accepted: 2017-06-05

*四川省教育厅一般项目(15ZB0020)、国家自然科学基金项目(31370628)、四川农业大学“双支计划”(03571838)和国家级大学生创新性实验计划项目(1510626064)资助 Supported by the General Project of Education Department of Sichuan, China (15ZB0020), the National Natural Science Foundation of China (31370628), “Double Support Plan” of Sichuan Agricultural University (03571838), and the Innovative Training Program of China for College Students (1510626064)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: haojf2005@aliyun.com)

林窗作为森林中普遍存在的中小尺度干扰方式之一,是植被演替和森林循环的重要驱动力^[1-2],它对森林群落结构的稳定性和生物多样性的维持有着重要作用^[3-5]。林窗大小是林窗基本的特征,影响林窗内微生境因子的变化,林内不同面积林窗的存在会造成森林环境异质性^[6],异质性资源可为林内更新苗木提供所能利用的资源和空间,有利于林下植被的物种更新^[7-9],同时物种对异质性资源的竞争会导致林下植被物种多样性水平^[10-11]、生物量发生变化^[12]。生物多样性是人工林生态系统功能发挥和结构稳定的基础,在一定程度上能反映人工林生态系统的可持续发展水平,而物种多样性是其组成部分中的重要内容^[3]。生物量是群落生态系统功能的基本体现形式^[13-14],是生态系统碳循环与营养物质分配的研究核心^[15]。物种多样性与生物量是生态系统的两个关键变量,多用来评估生态系统恢复成效,是恢复生态学的主要研究内容之一^[16-17]。

林窗研究主要集中于天然林、次生林的林窗特征^[3, 7],林窗对森林群落林隙更新^[2, 8]和群落物种多样性^[2-5, 7]的影响,关于林窗对人工林生物量变化的研究还较缺乏^[12],而有关林窗大小对生物量和物种多样性影响的综合研究更为缺乏。马尾松(*Pinus massoniana*)人工林在中国南方人工林中地位显著,在南方10省区全部人工林面积中占有近40%的比例,但由于长期的纯林经营,马尾松林分结构单一、地力衰退、病虫害严重、生态系统功能下降^[18-19]。因此马尾松低效人工林的近自然化改造与生态恢复亟待研究。我们以川西莲花山马尾松人工林为研究对象,探讨不同大小的天然林窗中物种多样性水平与生物量大小及其二者关系,以揭示物种多样性的形成与维系体制以及物种多样性同生态系统功能之间的关系,找出能最大程度提升林下物种多样性水平和促进林下生物量增加的最适林窗面积,为中国西南地区马尾松人工林的合理改造与可持续经营管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究区位于四川西部边缘的莲花山(30°07'52.82"-

30°13'48.15"N, 103°03'9.16"-103°06'10.55"E),地貌以中、高山为主,海拔910-1 120 m;属川西沉降褶皱带,土壤以山地黄壤为主;亚热带季风性气候,终年温暖湿润,具有雨量充足、无霜期长,立体气候显著的特征,年均气温15.4℃,年均极端最低温度-5.3℃,年均极端最高温度35.1℃,年均降雨量1 498.5 mm,年均相对湿度82%,年均无霜期297 d,年均日照1 018.3 h。因马尾松具有耐干旱、贫瘠,适应力强等特点,是荒山造林的先锋树种,在该研究区被广泛栽植。该区林分结构简单,多为林龄25年左右的马尾松人工林,郁闭度0.7,密度为1 500株/hm²。灌木层主要以枹栎(*Quercus serrata*)、异叶榕(*Ficus heteromorpha*)等植物为主;草本层主要以蕨(*Pteridium aquilinum*)、异药花(*Fordiophyton faberi*)、斑茅(*Saccharum arundinaceum*)等植物为主。

1.2 样地设计与测定方法

2015年10月,在研究区域内分别选择海拔、坡度、坡向等环境因子基本相似,林窗形成腐烂程度、形成方式基本一致的林窗(表1),不同林窗的边界间距大于10 m,测定林窗的长短轴长度,以椭圆面积公式与海伦公式(Heron's formula)计算林窗的面积。依据走访调查当地群众、判断树根的腐朽程度和调查林窗内现存灌木高度来综合判别林窗的形成年限,莲花山马尾松人工林林窗的形成年限为5年。综合前人对林窗面积的划分依据^[3, 20]与样地实际林窗特征将林窗面积分为3种级别5个类型:50-100 m²、100-150 m²(小林窗);200-250 m²(中林窗);400-450 m²、600-650 m²(大林窗)。每个等级林窗设置3个样地,选取林下3个样地(20 m × 20 m)作对照CK,共18个样地,在每个样地中,随机选取4个灌木样方(2 m × 2 m),6个草本样方(1 m × 1 m)进行物种多样性与生物量的研究^[3]。

1.2.1 物种多样性的测定 在每个样方内逐一测量并统计树高< 3 m的所有木本个体(包含乔木幼苗与幼树)的种类、草本(包括草质藤本与蕨类植物)的物种名称、株数(丛数)、冠幅(盖度)和高度,采用 α 多样性测度方法^[3]中的物种丰富度指数 D 、Simpson优势度指数 H' 、Shannon-Wiener指数 H 、Pielou均匀度指数 J_{sw} 计算灌木层、草本层的物种多样性指

表1 莲花山马尾松人工林样地概况

Table 1 General situation of the sampling plots in a *Pinus massoniana* plantation of Lianhua Mountain

样地编号 Plot No.	面积类别 Type	林窗面积 Gap area (A/m^2)	海拔 Altitude (h/m)	坡度 Slope ($\alpha/^\circ$)	坡向 Aspect ($\beta/^\circ$)	经纬度 Longitude and latitude	形成方式 Gap formation type
1	G1	81	1078	9.1	NE22	103°03'07.29"E, 30°07'01.18"N	风倒 Wind below
2	G1	81	1065	9.8	NE18	103°03'07.13"E, 30°07'02.04"N	雪压 Crushing by snow
3	G3	225	1071	9.9	NE17	103°03'09.32"E, 30°06'09.57"N	人为活动 Anthropogenic
4	G2	100	1065	10.3	NE16	103°03'07.12"E, 30°07'02.07"N	风倒 Wind below
5	G2	100	1078	10.4	NE22	103°03'07.20"E, 30°07'01.20"N	风倒 Wind below
6	G5	625	1078	10.7	NE21	103°03'07.29"E, 30°07'01.15"N	枯立 Standing death
7	G2	100	1090	11.2	NE25	103°03'08.35"E, 30°07'00.67"N	雪压 Crushing by snow
8	G3	225	1065	11.4	NE23	103°03'07.10"E, 30°07'02.06"N	人为活动 Anthropogenic
9	G4	400	1071	11.4	NE18	103°03'09.14"E, 30°07'02.13"N	人为活动 Anthropogenic
10	G4	400	1090	12.1	NE25	103°03'08.50"E, 30°07'00.72"N	人为活动 Anthropogenic
11	G4	400	1089	12.3	NE24	103°03'08.45"E, 30°07'00.73"N	枯立 Standing death
12	G3	225	1071	12.3	NE17	103°03'09.24"E, 30°06'09.55"N	雪压 Crushing by snow
13	G5	625	1065	12.8	NE24	103°03'07.14"E, 30°07'02.06"N	枯立 Standing death
14	G5	625	1065	13.3	NE24	103°03'07.13"E, 30°07'02.08"N	枯立 Standing death
15	G1	81	1090	14.8	NE22	103°03'08.53"E, 30°07'00.75"N	风倒 Wind below

G1-G5为不同面积大小的林窗。G1: 50-100 m²; G2: 100-150 m²; G3: 200-250 m²; G4: 400-450 m²; G5: 600-650 m²。

G1-G5 represent canopy gaps with different sizes. G1: 50-100 m²; G2: 100-150 m²; G3: 200-250 m²; G4: 400-450 m²; G5: 600-650 m²。

数.

1.2.2 生物量的测定 灌木层: 通过测量出的冠幅求出每1株灌木(丛)的冠幅直径, 依据杨昆与管东生的森林林下植被生物量的模型^[21], 计算灌木层的生物量. 草本层: 采用“全株收获法”测定生物量, 在每个样地内随机选取3个1 m × 1 m的样方, 将样方内的草本全部收获, 称量鲜重后带回实验室置于105 ℃的烘箱中杀青30 min, 然后调烘箱温度至65 ℃烘干至恒重.

1.3 数据处理与统计分析

运用Microsoft Office Excel 2010、DPS7.05、Origin9.0统计软件进行数据整理与统计分析, 采用单因素方差分析法(One-way ANOVA)分析不同林窗内各多样性指数、各生物量间的差异, 运用相关分析(Correlation analysis)计算生物量与物种多样性之间的关系.

1.3.1 林窗面积的计算 依据研究区林窗的不规则程度, 采用两种不同的计算方法. 规则近椭圆形的林窗, 采用椭圆面积公式进行计算, 不规则且较大的林窗, 采用海伦公式计算.

椭圆面积公式: $A = \pi LW/4$

式中, A 为椭圆形面积, L 为椭圆长轴, W 为椭圆短轴.

海伦公式(Heron's formula): $A = [s(s-a)(s-b)(s-c)]/2$

式中, A 为三角形面积, s 为半周长, a 、 b 、 c 为各边边长.

1.3.2 物种多样性计算 本研究综合物种丰富度指数 D 、Simpson优势度指数 H' 、Shannon-Wiener指数 H 、Pielou均匀度指数 J_{sw} 来测定马尾松人工林林下物种多样性.

丰富度指数: $D = S$

Simpson指数: $H' = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$

Shannon-Wiener指数: $H = - \sum_{i=1}^S P_i \log P_i$

Pielou均匀度指数: $J_{sw} = \frac{- \sum_{i=1}^S P_i \log P_i}{\log S}$

上述各式中, P_i 为第 i 个物种的个体数, n_i 占所有物种个体总数 n 的比例, n_i 为第 i 个物种的个体数, n 为所有物种的个体总数; $i = 1, 2, 3, \dots, S$, S 为物种数.

2 结果与分析

2.1 马尾松人工林不同大小林窗中的物种组成

在调查的总面积为5 493 m²的18个样地180个灌、草样方中, 共记录到维管植物99种, 隶属56科84属. 不同大小林窗内各层次物种数存在差异. 在灌木层中, 共记录到植物47种, 隶属于26科36属, 主要为蔷薇科(Rosaceae)、山茶科(Theaceae)、樟科(Lauraceae)、大戟科(Euphorbiaceae)植物; 灌木层科属种数随林窗面积增大呈单峰曲线变化, 在G2面积林窗内, 科属种数达最大值, CK最少(表2). 在草本层中, 共记录到植物52种, 隶属于35科48属, 主要由禾本科(Gramineae)、唇形科(Labiatae)、菊科(Compositae)组成. 草本层科属种数表现为G4 > G1 > G5 > G2 > G3 > CK, 在G4面积林窗内的物种数最多, CK最少(表3). 灌木层、草本层的科属种数整体上表现为林窗>林下, 林窗内的植物种类组成不同于林下的植物种类组成, 且林窗内的植物种类较林下丰富, 在林窗内出现了林下没有的漆树科(Anacardiaceae)、

桦木科(Betulaceae)、五加科(Araliaceae)等科属的新物种, 而耐阴性强的蕨类(Pteridophyta)在林窗内明显减少, 这说明林窗的存在促进了林下植物的萌发与更新. 由表2和表3可知, 草本层科属种数随林窗面积增大的变化趋势较灌木层明显, 说明林窗大小变化对草本层物种组成的影响大于对灌木层物种组成的影响.

表2 不同林窗马尾松人工林灌木层植物组成
Table 2 Shrub species composition of *Pinus massoniana* community under different canopy gaps

科 Family	G1		G2		G3		G4		G5		CK	
	G	S	G	S	G	S	G	S	G	S	G	S
蔷薇科 Rosaceae	2	5	2	5	2	6	2	7	2	6	2	3
山茶科 Theaceae	2	3	2	3	1	1	2	2	2	2	3	4
大戟科 Euphorbiaceae	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
樟科 Lauraceae	2	3	1	2	1	2	1	1	1	2	1	2
漆树科 Anacardiaceae	1	1	2	2	2	2	2	2	1	1	-	-
木兰科 Magnoliaceae	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1	1	1
五加科 Araliaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-	-
桦木科 Betulaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	-	-
百合科 Liliaceae	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1	1
杜英科 Elaeocarpaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
山茱萸科 Cornaceae	-	-	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
其余物种 Other species	6	6	8	8	5	5	5	5	5	6	6	6
总计 Total	17	22	21	26	17	22	17	22	16	22	17	20

G: 属数; S: 种数; G1-G5为不同面积大小的林窗. G1: 50-100 m²; G2: 100-150 m²; G3: 200-250 m²; G4: 400-450 m²; G5: 600-650 m²; CK: 林下对照.

G: Genus; S: Species; G1-G5 represent canopy gaps with different sizes. G1: 50-100 m²; G2: 100-150 m²; G3: 200-250 m²; G4: 400-450 m²; G5: 600-650 m²; CK: Control (closed canopy).

表3 不同林窗马尾松人工林草本层植物组成
Table 3 Herb species composition of *Pinus massoniana* community under different canopy gaps

科 Family	G1		G2		G3		G4		G5		CK	
	G	S	G	S	G	S	G	S	G	S	G	S
唇形科 Labiatae	3	3	3	3	2	2	3	3	3	3	2	2
禾本科 Gramineae	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4	3	3
菊科 Compositae	2	2	2	2	1	1	1	1	1	4	4	1
蕨类 Pteridophyta	2	2	2	2	1	1	2	2	2	2	4	4
野牡丹科 Melastomataceae	2	2	1	1	2	2	2	2	1	1	-	-
茜草科 Rubiaceae	2	2	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1
蓼科 Polygonaceae	-	-	-	-	1	3	1	2	1	2	2	2
百合科 Liliaceae	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2
卷柏科 Selaginellaceae	-	-	1	1	1	1	1	1	-	-	-	-
车前科 Plantaginaceae	1	1	1	1	-	-	1	1	1	1	-	-
姜科 Zingiberaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
其余物种 Other species	13	13	13	13	11	11	16	16	11	11	9	9
总计 Total	29	29	27	27	24	26	32	33	28	29	25	25

G: 属数; S: 种数; G1-G5为不同面积大小的林窗. G1: 50-100 m²; G2: 100-150 m²; G3: 200-250 m²; G4: 400-450 m²; G5: 600-650 m²; CK: 林下对照.

G: Genus; S: Species; G1-G5 represent canopy gaps with different sizes. G1: 50-100 m²; G2: 100-150 m²; G3: 200-250 m²; G4: 400-450 m²; G5: 600-650 m²; CK: Control (closed canopy).

2.2 马尾松人工林不同大小林窗中的群落物种多样性

根据 α 多样性测度方法^[3]中的 D 、 H' 、 H 、 J_{sw} 四个指标计算川西莲花山马尾松人工林林窗内与林下物种多样性指数(图1), 结果表明, 群落的物种多样性水平整体上表现为林窗内高于林下, 林窗的形成对群落物种多样性水平的提高有

一定的促进作用。

2.2.1 物种丰富度指数 不同面积的林窗内各层次物种丰富度指数 D 存在差异,在灌木层中,随林窗面积的增大, D 值呈现出先增高后降低的现象,峰值出现在G4面积林窗内,林下的值最小;草本层的 D 值随林窗面积的变化表现为 $G4 > G3 > G5 > G1 > CK > G2$,在G4、G3面积林窗内达较大值,G2林窗最小,其次是CK,说明林窗大小影响群落物种丰富度指数,大面积林窗内的物种种数更多。对灌木层和草本层的 D 值进行对比,草本层的 D 值高于灌木层,且草本层 D 值随林窗面积增加的变化趋势较灌木层明显,说明林窗的存在对草本层物种数量变化的影响更为强烈。

2.2.2 Simpson优势度指数 由图1的 H' 变化结果可知,随林窗面积增加,灌木层的 H' 值呈双峰曲线的变化趋势,峰值出现在G2、G4面积林窗内,G4最高,G1最低;草本层的 H' 值随林窗面积增加呈现出G1到G4林窗内降低,G5林窗内升高,CK降低的变化趋势,G1最高,G4最低,这表明林窗的存在会增加群落物种不定性,灌木层在大林窗内的物种不定性程度最高,草本层在小林窗内的物种不定性程度最高。

2.2.3 Shannon-Wiener指数 在灌木层中,随林窗面积增加, H 值呈现出先升高后降低再升高再降低的双峰曲线变化趋势,G4面积林窗内的 H 值最大,林下的值最小,这与 D 值在G4林窗内最大,林下最小的结论一致,表明大林窗更有利于提高群落的物种多样性水平;草本层的 H 值在中、小林窗中较大,整体表现为 $G1 > G3 > G4 > G5 > G2 > CK$ 。

2.2.4 Pielou均匀度指数 随林窗面积增大,灌木层群落物种的 J_{sw} 值呈现出先增高后降低的现象,在G2林窗内最高,其次是G3、G4林窗,G1林窗内最低,说明林窗大小对灌木层物

种均匀分布的影响不同,G2林窗内物种均匀度最高;草本层群落物种的均匀度指数呈无明显波动的状态,整体来看,其在G2、G1面积林窗内达较大值,说明草本层在小林窗内分布更为均匀。

2.3 马尾松人工林不同大小林窗中的灌草层生物量

2.3.1 灌木层生物量 图2表明,不同大小林窗内灌木层地上生物量显著大于地下生物量,说明地上生物量在全株生物量中占主导地位。灌木生物量受林窗大小影响不显著。随林窗面积增加,灌木地上、地下和全株生物量均呈现出单峰型的变化趋势,峰值均在G3面积林窗内,且林窗内生物量均显著高于林下生物量,整体上表现为 $G3 > G5 > G4 > G2 > G1 > CK$,这说明林窗的存在促进了灌木层生物量的增加,促进效应在G3面积林窗内表现最为明显。

2.3.2 草本层生物量 方差分析(图2)显示,草本地下生物量受林窗大小变化影响不显著,而地上生物量和全株生物量受林窗大小变化差异达显著水平。林窗内和林下均呈现出地上生物量显著大于地下生物量的现象。随林窗面积增加,草本层地下生物量与地上和全株生物量的变化趋势不同,地上生物量与全株生物量均在G2面积林窗内达最大值,CK最小,变化趋势为 $G2 > G4 > G5 > G3 > G1 > CK$;地下生物量在G4面积林窗内达最大值,CK最小,变化趋势为 $G4 > G5 > G2 > G3 > G1 > CK$,说明林窗的存在有利于草本生物量的增加,小林窗有利于草本地上生物量和全株生物量的增加,大林窗有利于草本地下生物量的增加。

2.4 不同林窗群落物种多样性与生物量关系

通过对群落各层次植被的4种多样性指数与各层次植被

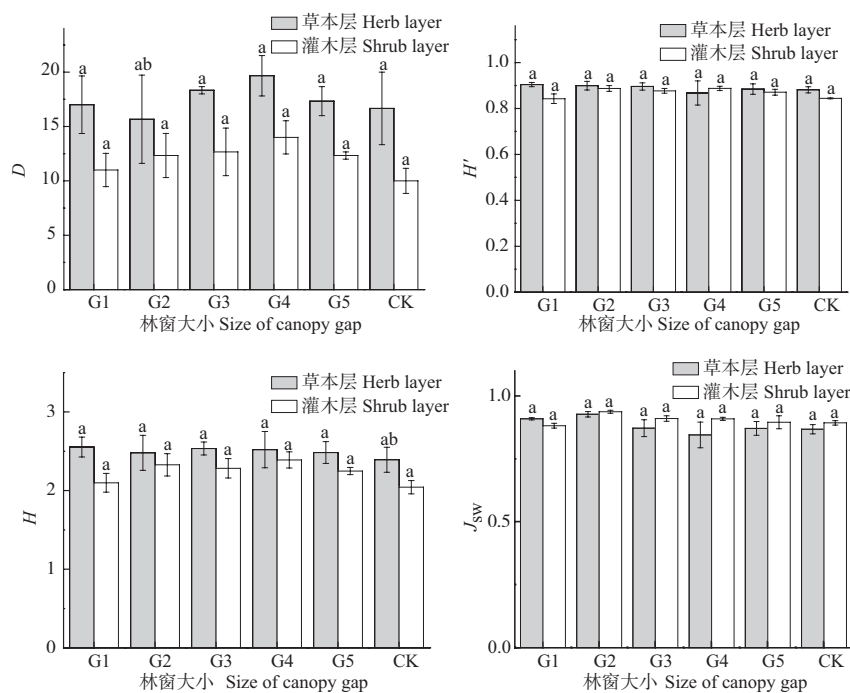


图1 不同林窗马尾松人工林群落各层次物种多样性指数。不同小写字母表示不同林窗各层次间的数据差异显著($P < 0.05$)。G1-G5为不同面积大小的林窗。G1: 50-100 m²; G2: 100-150 m²; G3: 200-250 m²; G4: 400-450 m²; G5: 600-650 m²; CK: 林下对照。

Fig. 1 Species diversity in different canopy gaps of *Pinus massoniana* plantation community. Difference lowercase letters indicate significant difference between different sizes of canopy gaps for a specific plant community ($P < 0.05$). G1-G5 represent canopy gaps with different sizes, G1: 50-100 m²; G2: 100-150 m²; G3: 200-250 m²; G4: 400-450 m²; G5: 600-650 m²; CK: Control (closed canopy).

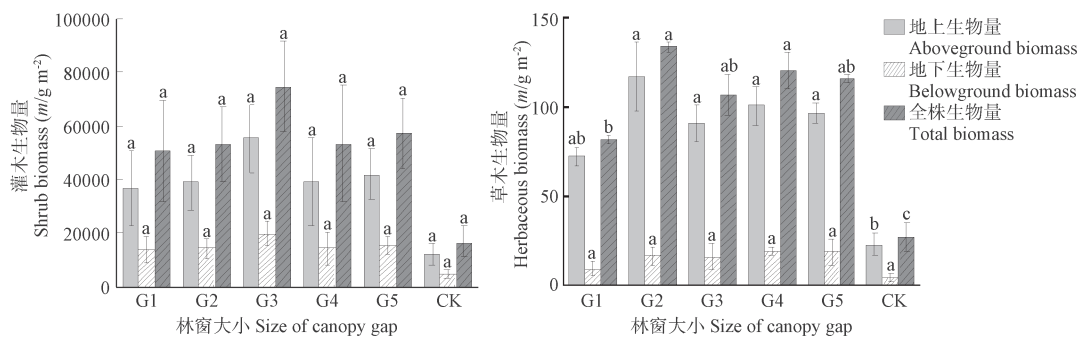


图2 不同林窗马尾松人工林群落各层次生物量。不同小写字母表示不同林窗各层次间的数据差异显著 ($P < 0.05$)。G1-G5为不同面积大小的林窗。G1: 50-100 m²; G2: 100-150 m²; G3: 200-250 m²; G4: 400-450 m²; G5: 600-650 m²; CK: 林下对照。
Fig. 2 Biomass in different canopy gaps of *Pinus massoniana* plantation community. Difference lowercase letters indicate significant difference between different sizes of canopy gaps for a specific plant community ($P < 0.05$). G1-G5 represent canopy gaps with different sizes, G1: 50-100 m²; G2: 100-150 m²; G3: 200-250 m²; G4: 400-450 m²; G5: 600-650 m²; CK: Control (closed canopy).

表4 不同林窗马尾松人工林群落中物种多样性指数与生物量的相关系数
Table 4 Correlative coefficient of species diversity and biomass in different canopy gap communities

参数 Parameter	面积 Area	草本层 Herb layer (HL)							灌木层 Shrub layer (SL)						
		<i>D</i>	<i>H'</i>	<i>H</i>	<i>J_{sw}</i>	AGB	BGB	TB	<i>D</i>	<i>H'</i>	<i>H</i>	<i>J_{sw}</i>	AGB	BGB	TB
面积 Area	1.00														
HL- <i>D</i>	0.34	1.00													
HL- <i>H'</i>	-0.72	-0.63	1.00												
HL- <i>H</i>	-0.40	0.43	0.33	1.00											
HL- <i>J_{sw}</i>	-0.73	-0.81*	0.85*	0.13	1.00										
HL-AGB	-0.14	0.16	0.12	0.59	0.24	1.00									
HL-BGB	0.24	0.44	-0.22	0.49	-0.16	0.91**	1.00								
HL-TB	-0.08	0.20	0.07	0.59	0.18	1.00**	0.93**	1.00							
SL- <i>D</i>	0.14	0.66	-0.38	0.54	-0.32	0.82*	0.93**	0.85*	1.00						
SL- <i>H'</i>	0.07	0.33	-0.27	0.26	-0.10	0.84*	0.88**	0.86*	0.89**	1.00					
SL- <i>H</i>	0.06	0.46	-0.29	0.41	-0.15	0.88**	0.93**	0.90**	0.96**	0.98**	1.00				
SL- <i>J_{sw}</i>	-0.28	-0.17	0.05	-0.04	0.31	0.64	0.51	0.63	0.50	0.82*	0.71	1.00			
SL-AGB	-0.17	0.37	0.28	0.81*	0.06	0.79*	0.77*	0.79*	0.71	0.60	0.67	0.31	1.00		
SL-BGB	-0.15	0.38	0.28	0.81*	0.05	0.78*	0.77*	0.79*	0.70	0.59	0.66	0.30	1.00**	1.00	
SL-TB	-0.16	0.37	0.28	0.81*	0.06	0.78*	0.77*	0.79*	0.71	0.60	0.67	0.31	1.00**	1.00**	1.00

AGB: 地上生物量; BGB: 地下生物量; TB: 全株生物量。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。
AGB: Aboveground biomass; BGB: Belowground biomass; TB: Total biomass. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

地上、地下、全株生物量进行相关分析(表4)发现,各层次物种多样性指数与对应层次地上、地下、全株生物量的相关性微弱,但灌木层的*D*指数与草本地下生物量存在极显著相关性,与草本地表和全株生物量存在显著相关性;灌木层*H'*指数与草本地表和全株生物量存在显著相关性,与草本地下生物量存在极显著相关性;灌木层*H*指数与草本地表、地下和全株生物量均存在极显著相关性;草本层的*H*指数与灌木地上、地下和全株生物量均存在显著相关性;灌木层和草本层的*J_{sw}*指数与地上、地下和全株生物量均无显著相关性。各层次物种多样性指数与对应层次生物量不存在直接的关系,因此物种多样性指数值不能作为反映生物量的间接值。

3 讨论

3.1 林窗大小对马尾松人工林林下物种多样性的影响

林窗微环境的改善提高了一些物种种子发芽率,使得一些不能在林下自然更新的植物出现在林窗内,促进了林下物种更新^[22-23]。本研究中,在林窗内出现了林下没有的漆树科、桦木科、五加科等科属的新物种,以亮叶桦、盐肤木等喜光

树种居多。林窗内各层次物种丰富度指数受林窗大小的影响不同,灌木层和草本层的*D*值均在G4林窗中最大,但草本层*D*值随林窗面积增加的变化趋势较灌木层明显,且草本层的*D*值高于灌木层,这可能是因为林窗内乔木幼苗与灌木生态位接近,乔木幼苗在林窗内占据优势地位争夺了更多的资源空间,从而会抑制灌木植物的生长,使得灌木的丰富度指数降低。灌木层*H*值呈现出与*D*值一致的变化结论,G4林窗内最大,CK的值最小,说明G4林窗更有利于提高群落的物种多样性水平,因为大林窗(G4)下的空白生态位比中、小林窗(G1、G2、G3)大,空间资源与光照、水分都较为充足,为土壤种子库种子的萌发及外来入侵种的生长提供了有利条件^[24],促进了群落物种多样性水平的提升,而林窗过大(G5)会导致林内光照强度太强,水分减少,影响植物对资源的利用效率^[24-25],不利于群落发展。林窗内更新物种的数量与种类及其分布均匀程度受林窗大小的影响不同,因此存在一个最适林窗面积^[8, 26],其物种多样性水平最高。本研究中G4(400-450 m²)林窗内的群落物种丰富度指数*D*、Simpson优势度指数*H'*、Shannon-Wiener指数*H*、Pielou均匀度指数*J_{sw}*达到一个均优水平,比崔宁洁等对马尾松人工林植物多样性

研究所得出的显著提高林下植物丰富度,促进林下物种更新的林窗面积(625-900 m²)^[7]小,比闫淑君等对万木林中亚热带常绿阔叶林林窗研究所得出的提升物种多样性水平的最佳林窗面积(200-300 m²)^[4]大。这可能是因为崔宁洁所研究的是人工砍伐形成的林窗,立地条件与本实验的天然林窗存差异,故最适林窗面积存在差异,而闫淑君研究的是阔叶林,其与针叶林的生理生态习性存在着较大的差异。

3.2 林窗大小对马尾松人工林林下生物量与物种多样性的影响

植被生物量体现着植物对能量的积累能力,是生态系统运行的能量基础^[15],林下植被生物量在森林生态系统总生物量中的比例较小,但在维系整个森林生态系统演替和功能稳定等方面起着重要的作用^[27]。本研究发现,林窗对林下各层次生物量的影响不同,但均表现为林窗内生物量显著大于CK生物量,灌木层地上、地下和全株生物量均在G3林窗最大,草本层地上与全株生物量在G2林窗达最大值,地下生物量在G4林窗最大。说明林窗能促进林下生物量的增加,中等面积林窗对灌木层生物量的促进效应最显著,小林窗对草本层生物量的促进效应最显著。这是因为灌木层生物量由优势种决定,林窗的形成改变了照射到林窗内的有效光辐射,使得优势种生长加快,增加了灌木生物量,小林窗内的光照强度改变较小,对灌木层优势种生长的促进作用较小,大林窗内的物种丰富度较大,物种多样性较高,因而物种间竞争加剧,对优势种的生长不利,而中等面积的林窗内光照强度适宜,物种竞争压力小,有利于优势种的生长,故灌木层生物量在中等面积林窗内达最大值。草本层生长于灌木层之下,其生长发育除受光照强度等生态因子的影响,还受灌木层的屏障作用,在小林窗中,灌木层物种屏障作用较小,光照强度适宜,有利于草本层物种生长发育,因此在小林窗中草本层生物量达最大值。

目前关于群落物种多样性与生物量关系的研究呈现出多种形式,研究对象多集中于草原生态系统,研究结论也不统一^[13, 16-17]。本研究针对森林生态系统,探讨不同面积林窗内的物种多样性和生物量关系,认为各层次物种多样性与对应层次生物量相关性微弱,但灌木层物种多样性指数与草本层生物量存在显著相关,草本层物种多样性指数与灌木层生物量存在显著相关。这一结论与柳妍妍^[17]、孙玉军^[27]的生物量与物种多样性基本存在线性相关不一致;与王丽红的基本存在负相关^[28]也不一致。其原因可能是立地条件、采用的度量指标和研究方法不同,同时本研究是在林窗干扰存在的背景下研究,与他们的研究背景不同。

4 结论

林窗作为影响人工林生态恢复的重要干扰方式,对维持群落物种多样性、提高生态系统结构稳定性有着重要作用。本研究结果表明,林窗的存在能增加马尾松人工林林下群落物种丰富度,提升林下群落物种多样性水平,增加林下生物量,但林下各层次物种多样性和生物量受林窗大小影响不同,400 m²林窗内马尾松人工林林下物种多样性水平最高,225 m²林窗内林下生物量最大,群落各层次物种多样性

水平与对应层次生物量相关性不显著,但灌木多样性与草本生物量有显著关系,草本多样性对灌木生物量有影响。研究认为人为抚育、调控林窗并保护自然,更新出现的亮叶桦、盐肤木等喜光树种能促进马尾松低效人工林向物种丰富、多样性高、群落结构稳定的针阔混交林方向演替。由于仅探究了林窗大小对群落物种多样性和生物量影响,结论尚不全面,接下来将针对林窗分布密度、林窗形成年限对群落生态恢复的影响进行深入探究,为人工林的合理改造与可持续经营管理提供更为科学的理论依据。

参考文献 [References]

- 1 谭辉,朱教君,康宏樟,胡理乐.林窗干扰研究[J].生态学杂志,2007,26(4):587-594 [Tan H, Zhu JJ, Kang HZ, Hu LL. A research review on forest gap disturbance [J]. *Chin J Ecol*, 2007, 26(4): 587-594]
- 2 刘少冲,段文标,冯静,韩生忠.林窗对小兴安岭阔叶红松林树种更新及物种多样性的影响[J].应用生态学报,2011,22(6):1381-1388 [Liu SC, Duan WB, Feng J, Han SZ. Effects of forest gap on tree species regeneration and diversity of mixed broad leaved Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2011, 22(6): 1381-1388]
- 3 李艳,姚小兰,郝建峰,谢燕妮,宋思梦,张逸博,朱云航,裴曾莉.林窗对川西周公山柳杉人工林林下物种多样性的影响[J].西北植物学报,2015,35(6):1238-1245 [Li Y, Yao XL, Hao JF, Xie YL, Song SM, Zhang YB, Zhu YH, Pei ZL. Effects of forest gap on underforest species diversity in a *Cryptomeria fortunei* plantation in Zhougong Mountain, West Sichuan [J]. *Acta Bot Bor-Occid Sin*, 2015, 35(6): 1238-1245]
- 4 闫淑君,洪伟,洪滔,吴承祯.万木林中亚热带常绿阔叶林物种多样性林窗梯度变化[J].应用生态学报,2006,17(5):947-950 [Yan SJ, Hong W, Hong T, Wu CZ. Changes of species diversity in gap gradient of mid-subtropical evergreen broad-leaved forest in Wanmulin Forest [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2006, 17(5): 947-950]
- 5 秦晓威,李刚,王得祥,杨改河,任学敏,赵双喜,白宇,刘振学.林窗对太白山牛皮桦-巴山冷杉混交林内草本植物多样性的影响[J].应用生态学报,2010,21(10):2494-2500 [Qin XW, Liu G, Wang DX, Yang GH, Ren XM, Zhao SX, Bai Y, Liu ZX. Effects of forest gap on herbaceous plant diversity in mixed birch-fir forest of Taibai Mountain [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2010, 21(10): 2494-2500]
- 6 王家华,李建东.林窗研究进展[J].世界林业研究,2006,19(1):27-30 [Wang JH, Li JD. Advances in study on forest gaps [J]. *World For Res*, 2006, 19(1): 27-30]
- 7 崔宁洁,刘洋,张健,杨万勤,欧江,张捷,邓长春,李建平.林窗对马尾松人工林植物多样性的影响[J].应用与环境生物学报,2014,20(1):8-14 [Cui NJ, Liu Y, Zhang J, Yang WQ, Ou J, Zhang J, Deng CC, Li JP. Effects of forest gap on plant diversity of *Pinus massoniana* plantations [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2014, 20(1): 8-14]
- 8 李兵兵,秦琰,刘亚茜,刘相兵,黄选瑞.燕山山地油松人工林林窗大小对更新的影响[J].林业科学,2012,48(6):147-151 [Li BB, Qin Y, Liu YQ, Liu XB, Huang XR. Effects of gap size on regeneration of *Pinus tabulaeformis* plantation in the Yanshan Mountain [J]. *Sci Silv Sin*, 2012, 48(6): 147-151]
- 9 Dupuy JM, Chazdon RL. Interacting effects of canopy gap, understory vegetation and leaf litter on tree seedling recruitment and composition in tropical secondary forests [J]. *For Ecol Manage*, 2008, 255: 3716-3725
- 10 闫淑君,洪伟,吴承祯,毕晓瑞,范海兰.中亚热带常绿阔叶林林窗与物种多样性的关系研究[J].中国生态农业学报,2005,13(1):38-41

- [Yan SJ, Hong W, Wu CZ, Bi XL, Fan HL. Studies on the relationship between gaps and species diversity of mid-subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. *Chin J Eco-Agric*, 2005, **13** (1): 38-41]
- 11 崔宁洁, 张丹桔, 刘洋, 张健, 杨万勤, 欧江, 张捷, 宋小艳, 殷睿. 马尾松人工林不同大小林窗植物多样性及其季节动态[J]. 植物生态学报, 2014, **38** (5): 477-490 [Cui NJ, Zhang DJ, Liu Y, Zhang J, Yang WQ, Ou J, Zhang J, Song XY, Yin R. Plant diversity and seasonal dynamics in forest gaps of varying sizes in *pinus massoniana* plantations [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2014, **38** (5): 477-490]
 - 12 肖洒, 吴福忠, 杨万勤, 常晨辉, 李俊, 王滨, 曹艺等. 川西高山森林生态系统林下生物量及其随林窗的变化特征[J]. 生态环境学报, 2014, **23** (9): 1515-1519 [Xiao S, Wu FZ, Yang WQ, Chang CH, Li J, Wang B, Cao Y. Understory biomass and its characteristics as affected by forest gap in the alpine forest ecosystem in west Sichuan [J]. *Ecol Environ Sci*, 2014, **23** (9): 1515-1519]
 - 13 陈生云, 刘文杰, 叶柏生, 杨国靖, 宜树华, 王发刚, 秦翔, 任贾文, 秦大河. 疏勒河上游地区植被物种多样性和生物量及其与环境因子的关系[J]. 草业学报, 2011, **20** (3): 70-83 [Chen SY, Liu WJ, Ye BS, Yang GJ, Yi SH, Wang FG, Qin X, Ren JW, Qin DH. Species diversity of vegetation in relation to biomass and environmental factors in the upper area of the Shule River [J]. *Acta Pratac Sin*, 2011, **20** (3): 70-83]
 - 14 张健, 刘国彬. 黄土丘陵区不同植被恢复模式对沟谷地植物群落生物量和物种多样性的影响[J]. 自然资源学报, 2010, **25** (2): 207-217 [Zhang J, Liu GB. The influence of plant community biomass and species diversity of different vegetation restoration patterns in the gully area of the hilly loess region [J]. *J Nat Resour*, 2010, **25** (2): 207-217]
 - 15 金艳强, 李敬, 刘运通, 张一平, 费学海, 李培广, 张树斌. 围封对元江稀树灌草丛林下植被物种组成及生物量分配的影响[J]. 生态学杂志, 2017, **36** (2): 343-348 [Jin YQ, Li J, Liu YT, Zhang YP, Fei XH, Li PG, Zhang SB. Effects of enclosure on species diversity and biomass allocation of understory vegetation of savanna ecosystem in Yuanjiang dry-hot valley, Yunnan, Southwest China [J]. *Chin J Ecol*, 2017, **36** (2): 343-348]
 - 16 陈芙蓉, 程积民, 刘伟, 朱仁斌, 杨晓梅, 赵新宇, 苏纪帅. 不同干扰对黄土区典型草原物种多样性和生物量的影响[J]. 生态学报, 2013, **33** (9): 2856-2866 [Chen FR, Cheng JM, Liu W, Zhu RB, Yang XM, Zhao XY, Su JS. Effects of different disturbances on diversity and biomass of communities in the typical steppe of loess region [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, **33** (9): 2856-2866]
 - 17 柳妍妍, 胡玉昆, 王鑫, 公延明. 天山南坡中段高寒草地物种多样性与生物量的垂直分异特征[J]. 生态学杂志, 2013, **32** (2): 311-318 [Liu YY, Hu YQ, Wang X, Gong YM. Vertical differentiation of plant species diversity and biomass in alpine grassland in the middle section of Tianshan Mountains southern slope, Xinjiang of Northwest China [J]. *Chin J Ecol*, 2013, **32** (2): 311-318]
 - 18 谭波, 吴福忠, 杨万勤, 张健, 徐振锋, 刘洋, 苟小林. 不同林龄马尾松人工林土壤节肢动物群落结构[J]. 应用生态学报, 2013, **24** (4): 1118-1124 [Tan B, Wu FZ, Yang WQ, Zhang J, Xu ZF, Liu Y, Gou XL. Population structure of soil arthropod in different age *Pinus massoniana* plantations [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2013, **24** (4): 1118-1124]
 - 19 欧江, 张捷, 崔宁洁, 陈亚梅, 张健, 杨万勤, 刘洋. 采伐林窗对马尾松人工林土壤微生物生物量的初期影响[J]. 自然资源学报, 2014, **29** (12): 2036-2047 [Ou J, Zhang J, Cui NJ, Chen YM, Zhang J, Yang WQ, Liu Y. The early effects of forest gap harvesting on soil microbial biomass in *Pinus massoniana* plantations [J]. *J Nat Resour*, 2014, **29** (12): 2036-2047]
 - 20 赵桂玲. 林窗研究进展—国家自然科学基金重点项目部分成果简介[J]. 中国科学基金, 2013 (4): 218-221 [Zhao GL. Progress on study of forest gap—bulletin of national natural science foundation of China [J]. *Bull Natl Nat Sci Found Chin*, 2013 (4): 218-221]
 - 21 杨昆, 管东生. 森林林下植被生物量收获的样方选择和模型[J]. 生态学报, 2007, **27** (2): 705-714 [Yang K, Guan DS. Selection of gaining quadrat for harvesting the undergrowth vegetation and its biomass estimation modeling in forest [J]. *Acta Ecol Sin*, 2007, **27** (2): 705-714]
 - 22 陈国鹏, 鲜骏仁, 曹秀文, 刘锦乾, 杨永红, 雷炜. 林窗对岷江冷杉幼苗生存过程的影响[J]. 生态学报, 2016, **36** (20): 6475-6486 [Chen GP, Xian JR, Cao XW, Liu JQ, Yang YH, Lei W. Effects of canopy gap on the survival dynamics of *Abies faxoniana* seedlings in a subalpine coniferous forest [J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, **36** (20): 6475-6486]
 - 23 韩文娟, 袁晓青, 张文辉. 油松人工林林窗对幼苗天然更新的影响[J]. 应用生态学报, 2012, **23** (11): 2940-2948 [Han WJ, Yuan XQ, Zhang WH. Effects of gap size on seedling natural regeneration in artificial *Pinus tabulaeformis* plantation [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2012, **23** (11): 2940-2948]
 - 24 宋思梦, 谭波, 周扬, 张健, 李艳, 姚小兰, 李相君, 李亚洲, 陈凯, 李柏翰. 林窗大小对马尾松人工林更新植物生态化学计量特征的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2016, **22** (6): 1040-1047 [Song SM, Tan B, Zhou Y, Zhang J, Li Y, Yao XL, Li XJ, Li YZ, Chen K, Li BH. Effects of forest gap size on ecological stoichiometric characteristics of update plants in *Pinus massoniana* plantation [J]. *Chin J Appl Environ Bio*, 2016, **22** (6): 1040-1047]
 - 25 许强, 毕润成, 张钦弟, 苗艳明, 秦晋, 刘晓宁. 山西庞泉沟华北落叶松林林窗物种多样性动态变化[J]. 生态学杂志, 2014, **33** (11): 2913-2920 [Xu Q, Bi RC, Zhang QD, Miao YM, Qin J, Liu XL. Dynamic patterns of species diversity in gaps of *Larix principis-rupprechtii* plantation in Pangquangou in Shanxi province, China [J]. *Chin J Ecol*, 2014, **33** (11): 2913-2920]
 - 26 汪金松, 范秀华, 范娟, 张春雨, 夏富才. 地上竞争对林下红松生物量分配的影响[J]. 生态学报, 2012, **32** (8): 2447-2457 [Wang JS, Fan XH, Fan J, Zhang CY, Xia FC. Effects of aboveground competition on biomass partitioning of understory Korean pine (*Pinus koraiensis*) [J]. *Acta Ecol Sin*, 2012, **32** (8): 2447-2457]
 - 27 孙玉军, 马炜, 刘艳红. 与物种多样性有关的长白落叶松人工林生物量[J]. 生态学报, 2015, **35** (10): 3329-3338 [Sun YJ, Ma W, Liu YH. Biomass of *Larix olgensis* plantations based on species diversity analyses in Heilongjiang, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, **35** (10): 3329-3338]
 - 28 王丽红, 辛颖, 邹梦玲, 赵雨森, 刘双江, 任清胜. 大兴安岭火烧迹地植被恢复中植物多样性与生物量分配格局[J]. 北京林业大学学报, 2015, **37** (12): 41-47 [Wang LH, Xin Y, Zhou ML, Zhao YS, Liu SJ, Ren QS. Plants diversity and biomass distribution of vegetation restoration in burned area of Great Xing'an Mountains [J]. *J Beijing For Univ*, 2015, **37** (12): 41-47]