

缙云山针阔混交林更新层物种多样性 林隙梯度变化初探

齐代华¹ 李旭光¹ 王周平¹ 石胜友¹ 何正明² 许文蔚² 邓先宝²

1 西南师范大学生命科学学院,重庆 400715

2 缙云山自然保护区管理处,重庆 400700

摘要:根据对缙云山针阔混交林群落更新层的样带调查数据,采用 Margalef 物种丰富度指数(R)、Simpson 多样性指数(D)、Shannon-Wiener 指数(H)、Pielou 均匀度指数(J)及 Alatolo 均匀度指数(E)来研究更新层物种多样性的林隙梯度变化。结果表明:从非林隙到林隙中心,更新层物种多样性逐渐升高,即非林隙 < 林隙边缘 < 林隙近中心 < 林隙中心;物种丰富度变化与其一致,而均匀度变化则表现为两端高中间低的现象;更新层物种多样性林隙梯度变化程度受林隙发育阶段的影响较大,随着林隙的发育,变化程度为早期林隙 > 中期林隙 > 晚期林隙。

关键词:针阔混交林,物种多样性,林隙梯度,缙云山,更新层

中图分类号:Q 948 文献标识码:A 文章编号:1005-0094(2001)01-0051-05

Preliminary research on species diversity change of the regeneration layer in gap gradient in a coniferous-broadleaved forest in Jinyun Mountain

QI Dai-Hua¹, LI Xu-Guang¹, WANG Zhou-Ping¹, SHI Sheng-You¹, HE Zheng-Ming², XU Wen-Wei², DENG Xian-Bao²

1 Faculty of Life Science, Southwest China Normal University, Chongqing 400715

2 The Jinyun Mountain Nature Reserve, Chongqing 400700

Abstract: To research the species diversity change of the regeneration layer in gap gradients, we computed the Margalef index, Simpson diversity index, Shannon-Wiener index, Pielou evenness index and Alatolo index with the data from transects through the regeneration layer in a coniferous-broadleaved forest in Jinyun Mountain. Species diversity of the regeneration layer gradually increased from non-gap to the gap central area, such that: Non-gap < Gap border < Near gap center < Gap center. The change of species richness coincided with the pattern above, but the change of species evenness was high on edges and low in the center. The degree of species diversity change of the regeneration layer in gap gradients is affected heavily by gap phase. As the gap grows, the degree of change is: Early phase gap > Middle phase gap > Late phase gap.

Key words: coniferous-broadleaved forest, species diversity, gap gradient, Jinyun Mountain, regeneration layer

森林群落中由于某一林冠层树木死亡而在林地上形成的不连续的林中空隙,即林隙(gap),它改变了群落中的光照条件,形成从非林隙到林隙中心的空间异质性梯度,从而为新的物种侵入、生长和更新提供充足的资源和环境(Watt, 1947; Kneeshaw,

1998)。林隙的形成和发育在增加了森林群落的物种多样性的同时,也加快了森林更新,具有十分重要的意义。近年来,国内外有不少的学者对森林林隙动态和物种多样性进行了研究,得出了许多重要的结论(Brokaw, 1987; 郝占庆, 1994; 沢润国, 1999),但

就群落中林隙梯度上的更新层(高度小于1.5 m)物种多样性变化的研究还很少。由于林隙更新层能敏感地反映林隙干扰状况,特别是在林隙梯度上,更新层的物种多样性变化尤为显著(奚为民等,1993;Dalling,1998;安树青等,1997)。故本文选取缙云山森林群落林隙更新层为研究对象,从林隙梯度上的物种多样性变化角度来探讨林隙的形成在森林动态中的作用,并为进一步研究林隙更新和森林自然资源的保护提供有益的参考。

1 研究地概况

本研究地区位于重庆市北碚境内缙云山自然保护区,其地理环境与植被概况已有报道(刘玉成等,1984;钟章成,1988)。

研究样地设在缙云山自然保护区内的杉木园、青龙寨、乌龙背、聚云峰、香炉峰、猿啸峰等处,海拔为700~850 m,坡度为15°~35°。所选样地均为缙云山针阔混交林典型样地,群落的种类组成基本相似,建群种为马尾松(*Pinus massoniana*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、四川大头茶(*Gordonia acuminata*)和四川山矾(*Symplocos setchuanensis*)。由于缙云山马尾松林是一种向阳次生性的先锋森林群落,随着它的发育和演替,便逐渐形成大量的只有成株马尾松和常绿阔叶树在一起的针阔叶混交林。其林隙形成木主要为马尾松和四川山矾(占67%以上)。

2 研究方法

2.1 样方设置和调查

采用样带调查的方法,在每个样地中,随机设置一条20 m×400 m的样带。根据Runkle(1981)和Kneeshow(1998)关于林冠空隙(canopy gap)和扩展林隙(expanded gap)的定义,依次确定其中出现的林隙。并根据林隙面积大小和发育情况,将林隙划分为三个同心圆带状区域,从林隙内到林隙外依次为林隙中心区(主要为林冠空隙)、林隙近心区(林冠空隙与扩展林隙过渡区)、林隙边缘区(扩展林隙与非林隙过渡区);在距林隙10 m处随机设置一个10 m×10 m的非林隙区样方。同时,在样带的中间和两端处选取三个典型林隙,对每个林隙的中心、近中心、边缘区和非林隙区按Smith(1961)介绍的相邻格子法进行小样方(1 m×1 m)取样。调查内容包括:林隙各个区域的半径,各区域、非林隙及小样方内高度不超过1.5 m的乔木幼苗的种类、高度和

数量;根据林隙形成时间(由形成木或断桩腐烂程度估计)及林隙内群落各层次生长情况,并参照Knapp(1986)、Dirzo(1992)将林隙划分为早期林隙、中期林隙、晚期林隙等3个发育期。

2.2 面积计算方法

2.2.1 林隙梯度上的取样面积计算 缙云山针阔混交林更新层林隙梯度调查中,用来计算其林隙边缘、林隙近中心及林隙中心三个区域的取样面积(非林隙面积为10 m×10 m)的计算公式为 $S = \pi \times (R^2 - r^2)$ (S :面积,圆周率 $\pi = 3.14$, R :区域外边界到林隙中心点的距离, r :区域内边界到林隙中心点的距离) \times 林隙中心区 $r = 0$)。

2.2.2 林隙梯度上的更新层物种多样性最小取样面积计算 根据Pielou(1966)介绍的数据汇集法(pooled data),将同一区域内调查的相邻小样方逐一累加,计算累加信息量(H ,以Shannon-Wiener指数表示),以累积信息量变异小于5%为取样面积充分的标准来确定该区域的更新层物种多样性最小取样面积;在选取的18个典型林隙中,分别计算林隙中心、林隙近中心、林隙边缘区和非林隙4个区域内的物种多样性最小取样面积,再求出这4个区域在18个林隙中的平均值,以此作为林隙中不同梯度上的物种多样性最小取样面积。

2.3 更新层物种多样性测度公式(马克平,1994)

1) 丰富度指数

Margalef(1951,1957,1958)指数 $R = (S-1)/\ln N$

2) 多样性指数

Simpson 多样性指数 $D = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2$

Shannon-Wiener 指数 $H = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i$

3) 均匀度指数

Pielou 均匀度指数 $J = (- \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i) / \ln S$

Alatolo 均匀度指数 $E = [(\sum_{i=1}^s P_i^2)^{-1} - 1] \times \exp(-\sum_{i=1}^s P_i \ln P_i) - 1$

以上各式中 N_i 为第*i*种的个体数, N 为所有种的个体总数, P_i 为第*i*种的个体数 N_i 占所有个体总数*N*的比例,即 $P_i = N_i/N$, $i = 1, 2, 3, \dots, s$, s 为物种总数。

式中*S*代表了一个群落中物种数目的多少,所以,它同时可以用来表示该群落的物种丰富度(*SR*,

species richness)。

3 结果与分析

3.1 林隙梯度与面积统计

在缙云山针阔混交林 6 个典型样地的样带中,共统计出 64 个林隙及非林隙对照样方,形成 64 个林隙梯度。所谓林隙梯度(gap gradient),这里特指由非林隙、林隙边缘、林隙近中心到林隙中心 4 个相邻区域共同组成的微观水平空间梯度。

3.1.1 群落更新层的林隙梯度上的取样面积及最小面积统计

根据缙云山针阔混交林典型林隙(18

个)及其非林隙对照样方的更新层物种多样性最小面积计算结果,对所统计的 64 个林隙梯度进行筛选,除去林隙梯度上的取样面积小于最小面积的林隙样方,最后获得 54 个取样面积充分的林隙,统计结果见表 1。经过筛选的 54 个林隙,虽然各林隙梯度上的取样面积略有差异,但均大于相应的物种多样性最小取样面积。就多样性而言,统计结果是可信的,因为在取得最小面积后,多样性基本趋于稳定。

3.1.2 林隙梯度上的更新层种类组成

林隙梯度上的更新层概指高度小于 1.5 m 的乔木幼苗所组成

表 1 林隙梯度上的面积统计

Table 1 The statistics of area in the gap gradient

发育阶段 Gap phase	林隙个数 Number of gaps	林隙梯度上的平均取样面积(m^2)			Mean area in the gap gradient (m^2)	
		非林隙 Non-gap	林隙边缘 Gap border	林隙近中心 Near gap center	林隙中心 Gap center	合计 Total
早期林隙 Early phase gap	17	100	87.384	92.668	123.649	403.701
中期林隙 Middle phase gap	23	100	109.751	116.465	90.323	417.539
晚期林隙 Late phase gap	14	100	144.382	134.399	79.058	457.839
最小面积 Minimum area(m^2)		75.781	73.873	65.531	68.563	283.748

表 2 林隙梯度上的更新层种类组成

Table 2 The species composition of the regeneration layer in the gap gradient

林隙梯度 Gap gradient	非林隙 Non-gap		林隙边缘 Gap border		林隙近中心 Near gap center		林隙中心 Gap center	
	种类组成 Species composition	种名 Species	重要值 I. V.	种类组成 Species composition	种名 Species	重要值 I. V.	种类组成 Species composition	种名 Species
重要值排序 (前十位) The importance value order (first 10 species)	白毛新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>glaucia</i>	0.714	四川大头茶 <i>Gordonia acuminata</i>	0.582	四川山矾 <i>Symplocos setchuanensis</i>	0.522	四川山矾 <i>Symplocos setchuanensis</i>	0.565
	四川山矾 <i>Symplocos setchuanensis</i>	0.658	四川山矾 <i>Symplocos setchuanensis</i>	0.551	白毛新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>glaucia</i>	0.483	白毛新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>glaucia</i>	0.432
	四川大头茶 <i>Gordonia acuminata</i>	0.407	白毛新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>glaucia</i>	0.311	四川大头茶 <i>Gordonia acuminata</i>	0.329	四川大头茶 <i>Gordonia acuminata</i>	0.372
	四川杨桐 <i>Adinandra bockiana</i>	0.225	栲 <i>Castanopsis fargesii</i>	0.164	光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	0.207	栲 <i>Castanopsis fargesii</i>	0.189
	栲 <i>Castanopsis fargesii</i>	0.196	光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	0.144	小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinæfolia</i>	0.197	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	0.179
	光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	0.189	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	0.111	栲 <i>Castanopsis fargesii</i>	0.177	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	0.136
	虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhamii</i>	0.151	四川杨桐 <i>Adinandra bockiana</i>	0.108	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	0.144	光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	0.129
	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	0.108	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	0.072	四川杨桐 <i>Adinandra bockiana</i>	0.096	小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinæfolia</i>	0.117
	薯豆 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	0.104	白栎 <i>Quercus fabri</i>	0.072	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	0.092	黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	0.092
	樟 <i>Cinnamomum camphora</i>	0.103	虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhamii</i>	0.066	黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	0.081	四川杨桐 <i>Adinandra bockiana</i>	0.087

注:重要值 = 相对密度 + 相对频度 + 相对优势度 Note: Importance value = Relative density + Relative frequency + Relative dominance

的林下幼苗层,通过计算得出更新层中不同种类幼苗的重要值,并进行排序,便可以发现更新层的种类组成在林隙梯度上的变化。缙云山针阔混交林林隙更新层的种类组成在林隙梯度上的变化,从重要值的排序结果(表2)可以看出:非林隙中优势种与非优势种之间的重要值差别较大,其中白毛新木姜子(*Neolitsea aurata* var. *glauca*)、四川山矾和四川大头茶三个种重要值即占50%以上;林隙边缘次之,在林隙近中心和林隙中心,种间重要值差别不大。这说明了越接近林隙中心,更新层幼苗在填充林隙初期,相互竞争排斥作用越不明显。

3.2 更新层物种丰富度林隙梯度变化

在缙云山林隙不同梯度上的更新层中,物种丰富度变化比较明显(图1),表现在由非林隙到林隙中心,物种丰富度(SR)及其指数(R)呈上升趋势,特别是在早期林隙阶段趋势更显著,林隙中心的SR和R达到最大值为22.32和4.23,而非林隙仅为7.80和1.76。这主要是由于干扰形成林隙后,林隙中心即林冠空隙内的更新层可以获得充足的光照和空间资源,同时由于解除了林隙形成木对更新层的竞争排斥压力,从而使得林隙中心更新层中的种子库和幼苗库中被抑制的种子和幼苗可以充分地萌发、生长,侵入林隙内的物种也较容易存活,从而明显地增加了林隙中心更新层的物种丰富度。比较分析其种类组成,即可发现,有许多种如马尾松、杉木、黄杞等,由于它们的种子通常需要在光照条件比较优越的环境中才能萌发、生长,所以只有在靠近林隙中心的更新层中才会出现它们的幼苗;而另外一些如小叶青冈、毛叶木姜子(*Litsea mollis*)等只有幼苗而无大树的树种,则是以侵入种的方式出现在林隙中心附近。

3.3 更新层物种均匀度林隙梯度变化

物种均匀度可以反映种属组成的均匀程度,在统计的54个林隙梯度中,根据Pielou和Alatalo的均匀度指数公式计算的更新层物种均匀度(见表3),分别为J和E变化基本一致。均表现为:在林隙中心和非林隙中物种均匀度稍高,而在林隙近中心和林隙边缘物种均匀度稍低,呈现两头高中间低的变化。如在早期林隙的林隙中心和非林隙中,J、E值分别为1.174、0.684和1.227、0.609,而在林隙近中心和林隙边缘中则相对较低,分别为0.986、0.554和1.047、0.575。这种两头高中间低的变化

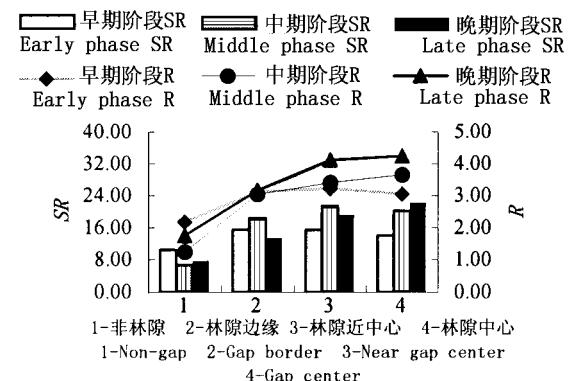


图1 不同时期更新层物种丰富度林隙梯度变化

Fig. 1 Species richness changes of the regeneration layer on different phases

主要是因为林隙中心资源分布相对均匀,植物繁殖机会近于均等,更新层物种均匀度相应较高,而林隙近中心和林隙边缘处在非林隙和林隙中心过渡区,光照环境和种间竞争排斥力变化大,边缘效应明显,影响了各种植物的种子萌发率和幼苗存活率,种的个体数目差异大,也就降低了其更新层的物种均匀度;在非林隙中,尽管更新层中优势种与非优势种之间的重要值差别较大,但由于森林的郁闭度较高,能存活的幼苗种类数量较少(主要为优势种),并且多出现在母树的附近(极少有侵入种),分布相对均匀,从而使得非林隙内更新层物种均匀度也相对较高,出现两头高中间低的变化趋势。

3.4 更新层物种多样性林隙梯度变化

物种多样性指数是丰富度和均匀度的综合指标,可用来测度群落中的物种多样性。统计结果(表3)显示:从非林隙到林隙中心物种多样性D和H值均逐渐升高,早期林隙阶段最显著,在其林隙中心分别达到了0.886和2.518,而非林隙仅为0.694和1.552。随着林隙的发育,更新层物种多样性的林隙梯度变化趋于缓和,是因为在林隙更新过程中,林隙填充者的数量增多和林冠空隙面积的缩小,从而降低了林隙更新层环境梯度变化程度而造成的。由于林隙梯度上的物种丰富度和均匀度变化不太一致,导致物种多样性林隙梯度变化显著程度略有下降,但统计结果仍具说服力,说明林隙的存在确实可以增加森林更新层的物种多样性,从而使林隙在维持和增加森林物种多样性、促进森林循环演替方面发挥着重要的基础作用。另外,在早期林隙阶段,林冠空隙发挥重要作用,随着林隙的发育,扩展林隙的作用也不可忽视。

表3 不同时期林隙梯度上更新层物种多样性指数统计情况

Table 3 Species diversity indices of the regeneration layer in the gap gradient of different phases

发育阶段 Gap phase	林隙梯度 Gap gradient	R	D	H	J	E
早期林隙 Early phase gap	非林隙 Non-gap	1.763 ± 0.28	0.694 ± 0.03	1.552 ± 0.14	1.227 ± 0.04	0.609 ± 0.03
	林隙边缘 Gap border	3.172 ± 0.04	0.779 ± 0.03	1.967 ± 0.06	1.047 ± 0.02	0.575 ± 0.02
	林隙近中心 Near gap center	4.110 ± 0.12	0.802 ± 0.02	2.136 ± 0.03	0.986 ± 0.04	0.554 ± 0.02
	林隙中心 Gap center	4.233 ± 0.34	0.886 ± 0.03	2.518 ± 0.17	1.174 ± 0.01	0.684 ± 0.04
中期林隙 Middle phase gap	非林隙 Non-gap	1.242 ± 0.21	0.601 ± 0.04	1.218 ± 0.11	1.237 ± 0.04	0.632 ± 0.02
	林隙边缘 Gap border	3.048 ± 0.02	0.747 ± 0.03	1.803 ± 0.05	0.969 ± 0.03	0.584 ± 0.01
	林隙近中心 Near gap center	3.412 ± 0.22	0.786 ± 0.01	1.976 ± 0.05	0.974 ± 0.02	0.608 ± 0.01
	林隙中心 Gap center	3.648 ± 0.10	0.875 ± 0.01	2.387 ± 0.22	1.220 ± 0.02	0.712 ± 0.05
晚期林隙 Late phase gap	非林隙 Non-gap	2.182 ± 0.14	0.727 ± 0.01	1.662 ± 0.15	1.110 ± 0.02	0.626 ± 0.03
	林隙边缘 Gap border	3.122 ± 0.02	0.776 ± 0.01	1.934 ± 0.03	1.058 ± 0.01	0.585 ± 0.01
	林隙近中心 Near gap center	3.224 ± 0.17	0.808 ± 0.03	2.081 ± 0.01	1.087 ± 0.03	0.600 ± 0.01
	林隙中心 Gap center	3.064 ± 0.25	0.775 ± 0.04	1.971 ± 0.12	1.195 ± 0.01	0.559 ± 0.03

注 Note R :丰富度指数 Richness index ;D Simpson 多样性指数 Simpson diversity index ;H Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index ;J Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index ;E Alatolo 均匀度指数 Alatolo evenness index.

4 结论

通过对缙云山森林 54 个林隙梯度上的更新层物种多样性的调查研究,初步结论如下:

1) 干扰形成后,从非林隙到林隙中心的微观空间异质性梯度上,更新层物种多样性由外到内呈现上升趋势,反映了更新层物种多样性的林隙梯度变化。

2) 更新层物种丰富度的林隙梯度变化与多样性变化基本一致,但均匀度变化则呈现两端高中间低的现象。

3) 林隙的发育将会影响更新层的物种多样性林隙梯度变化,表现为早期林隙变化显著,随着林隙的发育则趋于缓和。

4) 由于林隙中心区更新层物种多样性变化显著,特别是在林隙初期阶段,所以从森林自然资源保护的角度看,应特别重视初期林隙中心区更新层物种多样性的保护和培育,以促进林隙更新层幼苗的生长,加快林隙更新和丰富森林的物种多样性。

由于内容所限,本文未涉对决定更新层物种多样性梯度变化的因子剖析,这有待进一步探讨。

致谢 作者真诚地感谢缙云山自然保护区管理处在野外调查过程中给予的大力支持与协助。

参考文献

- 安树青,洪必恭,李朝阳,1997. 紫金山次生林林窗植被和环境研究. 应用生态学报,8(3):245~247
 郝占庆,1994. 长白山北坡阔叶红松林及其次生白桦林高等植物物种多样性比较. 应用生态学报,5(1):16~23
 刘玉成,钟章成,缪士利,1984. 自然保护区植被概况. 西南师范大学学报(自然科学版),9(5):117~128

马克平,1994. 生物群落多样性的测度方法. 多样性的测度方法(上)生物多样性,2(3):162~168

马克平,刘玉明,1994. 生物群落多样性的测度方法. 多样性的测度方法(下)生物多样性,2(4):231~239

奚为民,钟章成,毕润成,1993. 四川金云山森林群落林隙边缘效应的研究. 植物生态学与地植物学学报,17(3):62~67

臧润国,刘静艳,董大方,1999. 动态与森林生物多样性. 北京:中国林业出版社,184~199

钟章成,1988. 常绿阔叶林生态学研究. 重庆:西南师范大学出版社,360~387

Brokaw N V L,1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 75: 9~19

Dalling J W,1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical trees. *Journal of Ecology*, 86: 674~689

Dirzo R,1992. The effects of gap size and age on the understory herb community of a tropical Mexican rain forest. *Journal of Ecology*, 80: 809~822

Greigh-Smith P, 1961. Data on pattern within plant communities I. The analysis of pattern. *Journal of Ecology*, 49(3): 695~708

Knapp R 主编,宋永昌等译,1986. 植被动态. 北京:科学出版社,68~76

Kneeshaw D D,1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology*, 79(3): 783~794

Pielou E C,1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretbiologic*, 13: 131~144

Runkle J R,1981. Gap regeneration in some old growth forests of the eastern United States. *Ecology*, 62(4): 1041~1051

Watt A S,1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35: 1~22

(责任编辑:闫文杰)