

文章编号: 1007- 2985(2011) 01- 0079- 06

会同林区林下植被与乔木层树种的关系*

龙凤菊^{1,3}, 张代贵², Anand Narain Singh⁴, 宿秀江^{1,2}, 颜绍馗¹, 汪思龙¹

(1. 中国科学院会同森林生态实验站, 辽宁 沈阳 110016; 2. 吉首大学生物资源与环境科学学院, 湖南 吉首 416000;
3. 湖南保靖县林业局, 湖南 保靖 416500; 4. Department of Botany, Panjab University, Chandigarh 160014, India)

摘要: 利用 NMS 排序和主成分分析方法, 分离乔木层变量成林分结构和林冠物种组成 2 个主成分, 并以其作为林下植被的环境因子, 检查了上层乔木对林下植被多样性、物种组成和集群格局的影响。结果显示林冠的物种组成与林下植被的 Shannon 多样性显著相关, 而林分结构跟多样性没有直接的联系; 林分结构和林冠组成均显著地影响了林下植被的物种分布, 像杜英、千年桐、胡颓子、青冈、野柿、黄樟的分布跟林分结构紧密相关, 半朔苣苔、华东安蕨、三叶木通、紫楠、香港四照花跟林冠组成紧密相关, 然而林冠组成相对于林分结构解释了更多的物种分布; 集群格局的零模拟分析还显示林冠组成显著地影响了林下植被的群落格局。本研究结果支持林冠组成是生态系统过程的主要驱动, 也表明林冠组成是林下层群落格局形成的原因。

关键词: 林冠组成; 林分结构; 排序; 常绿阔叶林

中图分类号:S718. 55+ 4. 2

文献标志码: A

土壤和气候是林下植被发育的 2 个重要因素^[1- 2]。然而在土壤和气候相似的立地条件下, 下层植被仍然具有不同的物种分布和群落格局, 乔木层的树种可能扮演了重要的作用。许多的实验重复表明更高的林冠盖度表现出更低的林下植被生物量^[3], 在一片云杉的混交林里云杉的基面积占 50% 附近出现物种多样性的高峰^[4]。可见上层乔木对下层植被施加了影响。然而乔木层的测量指标众多, 显得异常繁杂, 如何用简单的梯度来描述林冠与林下植被的关系, 目前的文献报道并不十分清楚。笔者利用排序的手段分析了 50 km 尺度范围内多个森林类型的上层乔木与林下植被的关系, 旨在检测乔木的树种组成和林分结构变量如何影响林下植被的多样性和群落格局。

1 材料与方法

1.1 样地概况

试验地取材于中国科学院会同森林生态实验站实验林场以及相邻鹰嘴界自然保护区($109^{\circ} \sim 110^{\circ}$ E, $26^{\circ} \sim 27^{\circ}$ N) 的杉木人工林和地带性植被亚热带常绿阔叶林, 共 24 块相互独立的样地($10\text{ m} \times 10\text{ m}$), 要求各样地尽量散开。取材的杉木人工林林分均于 1983 年建造, 2003 年有轻度间伐, 调查时的郁闭度约 0.45 ~ 0.65。次生林类型有一个比较大的变化范围, 包括幼龄的次生林, 由杉木采伐迹地经自然撂荒而成, 林龄 10 ~ 15 a, 郁闭度 0.60 左右; 中龄次生林, 在 1960—1965 年之间有比较轻的采伐干扰, 郁闭度约 0.85; 老龄次生林, 人为干扰较少, 部分靠近鹰嘴界自然保护区的核心区, 郁闭度约 0.85。所有样地海拔介于 300~

* 收稿日期: 2010- 12- 15

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30590318); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2- YW- 413); 国家科技基础条件平台建设项目——自然保护区生物标本标准化整理、整合及共享试点项目(2005DKA21404)

作者简介: 龙凤菊(1974-), 女, 湖南保靖人, 保靖县林业局工程师, 主要从事植物分类学研究

通讯作者: 颜绍馗, yanshaokui@126.com.

500 m 之间, 所在区域属于亚热带湿润气候, 年平均气温约 16 ℃, 年均降雨量约 1 200 mm. 土壤为红壤, 土壤 pH 值为 4~6.

1.2 调查方法

每块样地(10 m × 10 m) 不划分小样方, 记载海拔、坡度、坡向、林分郁闭度、每物种种类与数量、灌木总盖度、草本总盖度等指标. 凡高度大于 1.3 m, 胸径大于 2.0 cm 的乔木树种计入乔木层, 其余乔木树种以及灌木、草本作林下植被处理. 对高度大于 1.3 m 的乔木进行每木检尺, 记载其树种、胸径并目测树高. 该工作于 2005 年秋季完成.

1.3 数据分析

1.3.1 乔木层变量的提取 乔木层物种数据的处理是基于一个行列矩阵. 矩阵行为样地, 列为某一乔木种在各样地的分布频次(多度). 乔木层的部分参数参见表 1.

表 1 24 块取样地中林冠层的基本参数

项目	最小值	最大值	平均值	标准差
样地的基本参数 fundamental parameter				
胸高断面积和 $\sum \text{DBH Area}$ (m ² /100 m ²)	0.31	48.88	6.98	10.96
样地多样性 Richness of sampling plot	1	22	8.08	6.38
样地个体数量 Abundance of canopy individuals	3	92	23.75	21.12
每种个体数 Abundances of a tree species	0	20	0.37	1.11
优势树种出现的多度 Abundance of dominant trees				
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook.	0	15	4.58	4.61
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> (Thunb.) Oerst	0	20	1.88	4.76
栲树 <i>Castanopsis fissa</i> Hayata	0	13	1.33	3.14
狭叶润楠 <i>Machilus rehderi</i> Allen	0	7	1.21	2.21
虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhami</i> (Hemsl.) Rosenth	0	19	1.17	3.92
刨花楠 <i>Machilus pauhoi</i> Kanehira	0	13	1.17	2.85
油茶 <i>Camellia oleosa</i> (Lour.) Rehd.	0	16	0.92	3.28
笔罗子 <i>Meliosma rigida</i> Sieb. et Zucc.	0	11	0.83	2.46
紫楠 <i>Phoebe sheareri</i> (Hemsl.) Gamble	0	14	0.75	2.94
枫香 <i>Liquidambar formosana</i> Hance	0	9	0.71	1.85
褐毛杜英 <i>Elaeocarpus dulcouchii</i> Gagn.	0	7	0.71	1.85

变量的提取是先用 NMS 排序看是否可以提取低维坐标(本文的距离测量使用了 Jaccard 系数), 匹配标准是最后应力不变为止, 显著性用 Monte carlo 检验. 本文 PG-ORD 4 的运算结果显示乔木层的 NMS 排序存在明显的二维轴 NSM1 与 NSM2(Stress= 16.147, P= 0.0196). 由于 NSM1 与 NSM2 综合了个乔木树种的变异信息, 因此是群落或样地水平上的测量. 于是 NSM1 与 NSM2 跟乔木层的所有测量的样地水平的基本参数构成新的矩阵, 然后对这些参数用 PCA 进行合并, 获得 2 个主成分 PC1 和 PC2. 对应特征根分别为 2.65 和 1.06; 对应解释量分别为 53.17%, 21.30%. 2 个主成分的生物学含义参见表 2.

表 2 乔木层树种胸高断面积、物种丰富度、多度、NSM 轴跟主成分之间的回归模型

模型	n	r ²	P	标准差
胸高断面积和 $\sum \text{DBH Area} = 6.985 + (8.710 \times \text{PC1})$	24	0.631	< 0.001	6.808
总的多度 Total tree abundance = $23.75 + (19.96 \times \text{PC1})$	24	0.893	< 0.001	7.070
多样性 Tree richness = $8.08 + (5.85 \times \text{PC1})$	24	0.841	< 0.001	2.598
NSM1 = $5.06 \times 10^{-7} + (0.607 \times \text{PC2})$	24	0.570	< 0.001	0.540
NSM2 = $-1.58 \times 10^{-6} - (0.401 \times \text{PC2})$	24	0.476	< 0.001	0.430
PC2 = $-2.22 \times 10^{-6} + (0.888 \times \text{NSM1}) - (1.111 \times \text{NSM2})$	24	0.985	< 0.001	0.128

由于 PC1 跟树的大小、树干的茂密程度、盖度等紧密相关, 反映了群落的外貌特征或树的生长状况, 是乔木层结构变量的综合; 而 PC2 跟 NSM1 与 NSM2 紧密相关, 反映的是本地乔木物种库在各样地的分

布情况,也间接反映了物种迁入成功的几率,是乔木层树种组成的抽象,本文也称树种成分(表2)。最后PC1和PC2对林下植被组成的影响使用DCCA(Canoco 4)进行定性描述。

1.3.2 共现格局的分析 共现格局的分析是基于一个0~1型矩阵,行代表物种,列代表群落或样地。0值表示物种不存在,1值表示物种存在。C分(G-score,以棋盘单位表示的物种共存指数)的分组计算调用Esim 7的功能团模块完成^[5~7]。

2 结果分析

2.1 林下植被的基本情况

所有样地共记载个体数12 208个,出现物种230属,318种,基本情况参见表3。

表3 林下植被每100 m²出现的物种多度、物种数、属数以及所有样地出现的物种数和属数

类别	个体	物种	属	总的物种	总的属
草本	236.52(239.21)	14.52(9.03)	14.22(8.65)	95	84
灌木	230.67(112.77)	29.79(12.14)	25.71(10.24)	170	108
藤本	51.29(43.58)	9.63(5.37)	8.75(4.91)	53	38

从100 m²的取样面积看来,属和种的比例接近于1:1。其中草本类的求米草和淡竹叶、灌木类的杜茎山、竹类的箬叶竹、蕨类的单叶双盖蕨和日本金星蕨、藤本类的黄毛猕猴桃是数量上的优势种。

2.2 多样性与物种组成分析

样地水平的Shannon多样性值有一个大的变化范围,从0.43上升到3.56。为了检查乔木树种的分布和生长情况对林下植被多样性的影响,笔者应用了回归分析来检验2个主成分是否影响了林下植被的多样性。由于每块取样地有不相同的多度强度,先用稀释法对Shannon多样性值进行标准化,类似的处理参看文献[8],结果如图1所示。

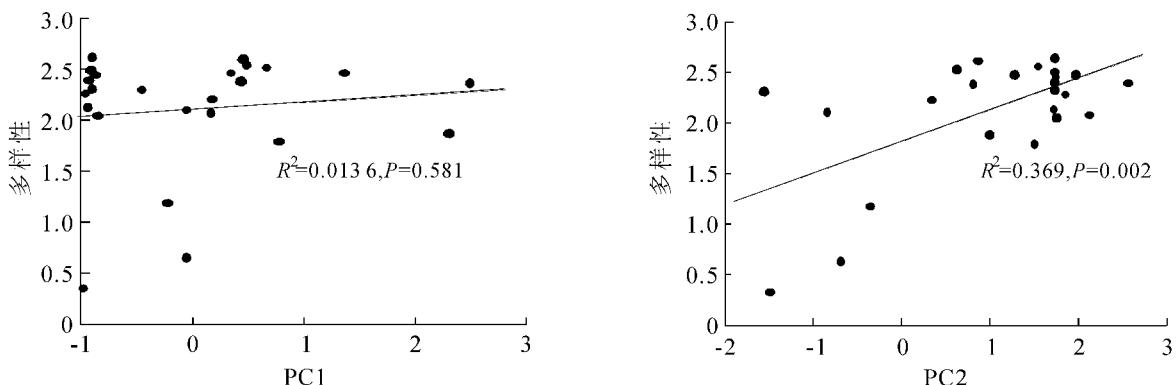


图1 主成分PC1和PC2跟Shannon多样性关系的散点图

由图1可知:多样性在PC1上的变化斜率趋向于0,表现了互不相关的趋势,而PC2跟Shannon多样性存在明显的线性关系。这一结果暗示了乔木树种强烈地影响了林下植被的多样性,而跟林分的结构没有直接的联系。为了进一步确认PC2是否影响了物种的分布,并描述PC2和物种组成的关系,笔者以PC1和PC2作为环境变量,对所有样地和物种进行了排序(DCCA, Canoco)^[9],结果如图2所示。图2中:箭头代表环境变量,三角形代表物种,圆代表取样位置;水平方向为第1排序轴,垂直方向为第2排序轴;右边环标注的物种是半朔苣苔(*Hemiboea henryi* Clarke)、东南葡萄(*Vitis chungunensis* Hu)、蝴蝶花(*Iris japonica* Thunb.)、华东安蕨(*Anisocampium sheareri* (Bak.) Ching)、冷水花(*Pilea notata* C. H. Wright)、络石(*Trachelospermum jasminoides* (Lindl.) Lem.)、三叶木通(*Akebia trifolia* (Thunb.) Loidz.)、石南藤(*Piper wallichii* (Miq.) Hand.-Mazz.)、穗序鹅掌柴(*Schefflera delavayi* (Franch.) Harms ex Diels)、香港四照花(*Dendrobenthamia hongkongensis* (Hemsl.) Hutch.)、紫楠(*Phoebe sheareri* (Hemsl.) Gambl);左上环标注的物种是杜英(*Elaeocarpus decipiens* Hemsl.)、千年桐(*Aleurites mon-*

tana (Lour.) Wils.)、胡颓子 *Elaeagnus pungens* Thub.)、青冈 (*Cyclobalanopsis glauca* (Thunb.) Oerst.)、野柿 (*Diospyros kaki* Thunb. var. *sylvestris* Makino)、黄樟 (*Cinnamomum parthenoxylon* (Jacks) Nees.)。

提取的前 2 轴的特征根分别为 0.691, 0.109, 总的惯量为 5.602, 因此第 1 轴的解释量为 12.33%。Monte carlo 变换显示了 DCCA 第 1 轴的显著性 ($F = 2.956, P = 0.002$; 所有典范轴 $F = 2.889, P = 0.002$)，另外环境变量 PC2 强烈影响了第 1 根排序轴。由于 PC2 跟 DCCA 提取的第一物种轴有很强的线性关系 ($R = 0.938$)，可以认为 DCCA 第 1 轴近似反映了乔木树种的分布梯度 (PC2)。大约 30% 的物种没有或很少受到乔木层树中的影响，停泊在林冠变量的交点附近；大约 70% 的物种沿着 PC1 和 PC2 的远端有一定的伸展，显示存在乔木层变量的效应。PC1 对杜英、千年桐、胡颓子、青冈、野柿、黄樟，PC2 对半朔苣苔、东南葡萄、蝴蝶花、华东安蕨、冷水花、络石、三叶木通、石南藤、穗序鹅掌柴、香港四照花、紫楠等的分布可能产生了积极的影响。尽管 PC1 跟提取的第二物种轴的相关系数为 0.5772，但由于第 2 轴的特征根仅占总惯量的 2%，因此 PC2 相对于 PC1 解释了更多物种组成的变化。

2.3 物种共存分析

C 分 (G -score) 测量的是一组群落里面所有可能配对物种中棋盘单位的平均数，棋盘单位是任何 $\begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}$ 或 $\begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$ 形式的矩阵^[10]。其生态学含义是：更大的 C 分意味着某一群落共存了更少的物种，检验显著性的参照标准是随机的 0 群落。例如在一个竞争构建的群落里面， C 分相对于随机出现的集群要大。由于笔者调查的所有群落在森林区域的尺度上共享了同一物种库，各群落物种交流地理隔离的强度很弱，并且应用的群落分组是根据乔木层梯度因子确定的，因此 C 分反映的是不同群落组之间局部过程的差异。应用 C 分来检验群落的局部过程 (物种共存) 是否沿着 PC1 和 PC2 的梯度发生变化，结果如图 3 所示。

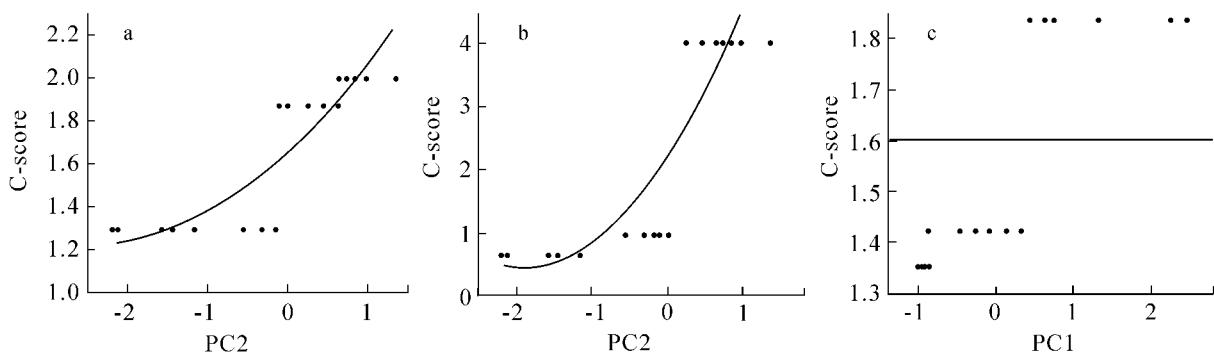


图 3 林冠组成和林分结构对群落结构的影响

具体做法是首先把 PC1 和 PC2 划分为 3 个区间段，于是 PC1 和 PC2 分成 3 类。按 PC1 或 PC2 从大到小的顺序排列所有样地，每一样地将落入各自所在的区间，然后用 2 种分组方法来对群落进行分组。第 1 种方法 (图 3a 和图 3c) 是让每一组的样本数相等，即每组群落个数为 8。这种方法在 PC1 和 PC2 上，区间的大小是不相等的。第 2 种方法 (图 3b) 是让 PC2 具有均匀相等的 3 个区间，落入每一区间的群落个数不一定相等。这种分组因为落入 PC1 第 3 个区间的群落个数少于 4，仅对 PC2 进行处理。检验过程是先用 Monte carlo 检验数据集是否随机，即平均值差异是否显著，然后看方差的变化是否相等。即每一区间段上，群落 C 分的差异是否显著。结果是在 PC2 上 2 种方法 C 分均显示了不同区间上的差异 ($P_a = 0.017$; P_b

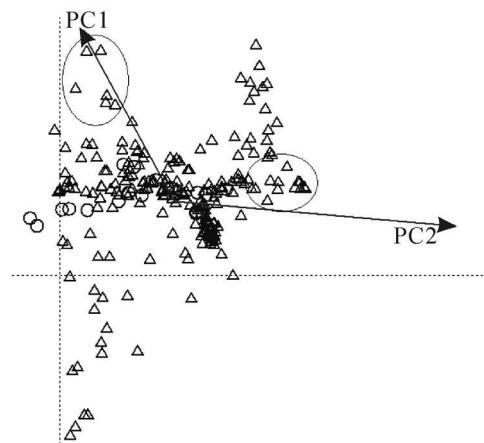


图 2 DCCA 排序

= 0.006), 并且 PC2 对 C 分影响是非线性的. 在 PC1 上, C 分的变化取决于数据集的随机组合 ($P_c = 0.187$). 这一结果显示了林下植被的局部过程容易受到树种成分的影响.

3 讨论

Pausas^[11]于 1994 年发现林分的结构变量, 像树的基面积或者树的密度相对于立地质量在林下植被 α 多样性的影响上并不重要. 之后, 钱宏^[12]补充了这一结果, 认为通常情况下林冠的盖度主要影响林下植被的盖度, 而不是 α 多样性. 图 1 显示林分的结构变量(PC1)对林下植被 α 多样性的变化影响不大, 但乔木层树种的组成(PC2)解释了林下植被 α 多样性变化的 36.9%, 对 α 多样性存在显著的影响. Robert^[4]曾观察到云杉的相对基面积与 α 多样性之间存在一个二次项的关系. 但是 Robert 的相对基面积并不是一个普通的结构变量, 本身包含了树种的组成要素, 很难断定 PC1 对多样性有显著作用. 综合以往的报道^[2, 13]和本文的结果, 笔者认为当立地质量一定时, 树种成分对林下植被的多样性起主要作用.

群落物种的组成主要取决于环境条件, 例如 *U. europaeus* 在英格兰和新西兰跟高水平的有机质和氮的浓度紧密关联^[14-15]. 图 3 的结果显示除了 PC1 和 PC2 外, 还存在其余的环境梯度, 即使局部地形和土壤条件完全一致. 林冠变量也不能完全决定林下植被的物种分布. 事实上从解释量看来, 乔木层变量对林下植被组成的影响是虚弱的.

在一个群落里面, 棋盘格局的存在是 Diamond 确定性集群规则存在的证据^[16]. 由于 C 分相对于关联物种数、方差比率有更少的 I 类和 II 类错误^[7], 许多文献使用该指标去描述群落构建规则(例如种间关系). 根据 O 模拟的结果, 尽管 C 分显示在 PC2 的不同梯度上存在不同的群落格局(图 3), 然而由于在实际的调查中一些 C 分较高的群落里面观测到一个大的实生苗的比例, 很难确定 C 分的差别主要来源乔木树种种子库, 还是种间关系起作用. 但 C 分的差异进一步显示了乔木层的物种组成是驱动林下植被发育的重要原因.

参考文献:

- [1] SMALL C J, McCarthy B C. Relationship of Understory Diversity to Soil nitrogen, Topographic Variation, and Stand Age in an Eastern Oak Forest, USA [J]. Forest Ecology and Management, 2005, 217: 229- 243.
- [2] WANG G G. Use of Understory Vegetation in Classifying Soil Moisture and Nutrient Regimes [J]. Forest Ecology and Management, 2000, 129: 93- 100.
- [3] GONZÁLEZ HERNÁNDEZ M P, SILVA-PANDO A F J, CASAL-JIMÉNEZ M. Production Patterns of Understory Layers in Several Galician (NW Spain) Woodlands Seasonality, Net Productivity and Renewal Rates [J]. Forest Ecology and Management, 1998, 109: 251- 259.
- [4] ROBERT J, GUILLAUME C, NELSON T. Plant Species Diversity and Composition Along an Experimental Gradient of Northern Hardwood Abundance in *Picea Mariana* Plantations [J]. Forest Ecology and Management, 2004, 198: 209 - 221.
- [5] GOTELLI N J, BUCKLEY N J, WIENS J A. Co-Occurrence of Australian Land Birds: Diamond's Assembly Rules Re-visited [J]. Oikos, 1997, 80: 311- 324.
- [6] GOTELLI N J, ARNETT A E. Biogeographic Effects of Red Fire ant Invasion [J]. Ecology Letters, 2000 (3): 257 - 261.
- [7] GOTELLI N J. Null Model Analysis of Species Co-Occurrence Patterns [J]. Ecology, 2000, 81: 2606- 2621.
- [8] BUCKLEY H L, MILLER T E, ELLISON A M, et al. Reverse Latitudinal Trends in Species Richness of Pitcher Plant Food Webs [J]. Ecology letters, 2003 (6): 825- 829.
- [9] TER BRAAK C J F. Canoco-a FORTRAN Program for Canonical Community Ordination by [Partial] [Detrended] [Canonical] Correspondence Analysis, Principal Component Analysis and Redundancy Analysis (Version 2.1) [M]. Wageningen: Agricultural Mathematics Group, Ministry of Agriculture and Fisheries, 1988.
- [10] STONE L, ROBERT S A. Competitive Exclusion, or Species Aggregation? An aid in Deciding [J]. Oecologia, 1992, 91: 419- 424.
- [11] PAUSAS J G. Species Richness Patterns in the Understory of Pyrenean *Pinus Sylvestris* Forest [J]. Journal of Vegetation Science, 2000, 11: 101- 106.

- tation Science, 1994(5): 517– 524.
- [12] QIAN H, KLINKA K, SIVAK B. Diversity of the Understory Vascular Vegetation in 40 Year-Old and Old-Growth Forest Stands on Vancouver Island, British Columbia [J]. Journal of Vegetation Science, 1997(8): 773– 780.
- [13] KLINKA K, CHEN H Y H, WANG Q L, et al. Forest Canopies and Their Influence on Understory Vegetation in Early-Seral Stands on West Vancouver Island [J]. Northwest Science, 1996, 70: 193– 200.
- [14] MITCHELL R J, MARRS R H, LE DUC M G, et al. A Study of Succession on Lowland Heaths in Dorset, Southern England: Changes in Vegetation and Soil Chemical Properties [J]. Journal of Applied Ecology, 1997, 34: 1426– 1444.
- [15] SPARLING G P, HART P B S, AUGUST J A, et al. A Comparison of Soil and Microbial Carbon, Nitrogen, and Phosphorus Contents, and Macro-Aggregate Stability of a Soil under Native Forest and After Clearance for Pastures and Plantation Forest [J]. Biology and Fertility of Soils, 1994(17): 91– 100.
- [16] DIAMOND J M. Assembly of Species Communities [M]// CODY M L, DIAMOND J M. Ecology and Evolution of Communities. Belknap Press, Harvard University, 1975: 342– 444.

Relationship Between Understory Vegetation and Canopy Stratum Trees in Huitong Forest Region

LONG Feng-ju^{1,2}, ZHANG Da-gui³, Anand Narain Singh⁴, Su Xiu-jiang^{1,2},
YAN Shaokui¹, WANG Si-long¹

(1. Huitong Experimental Station of Forest Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China;
2. Jishou University, Jishou 416000, Hunan China; 3. Forestry Bureau of Baoding,
Baoding 416500, China; 4. Department of Botany, Panjab University,
Chandigarh 160014, India)

Abstract: Non-metric multidimensional scaling (NMS) analysis was used to get two direct gradients in canopy tree species-site relationships from canopy data set, then principal components analysis was used to extract two principal components (PC1 and PC2) from canopy variables including the two direct gradients and other canopy parameters as the environment variables of understory vegetation, and how the two principal components affect understory vegetation was studied, not only in species diversity and composition but also with reference to species assemblages. No significant effect of forest structure (represented by PC1 scores) on diversity of understory vegetation was found, however canopy composition (represented by PC2 scores) has a strong influence, explaining 36.9% variation in understory species diversity. DCCA (detrended canonical correspondence analysis) ordination was used to explore the changes in understory species composition-canopy relationships, and canopy variables was found to significantly influence the distribution of the understory species. For example, *Elaeocarpus decipiens*, *Aleurites Montana*, *Elaeagnus pungens*, *Cyclobalanopsis glauca*, *Diospyros kaki* var. *sylvestris* and *Cinnamomum parthenoxylon* are strongly associated with forest structure, and *Hemiboea henryi*, *Anisocampium sheareri*, *Akebia trifolia*, *Dendrobenthamia honghongensis* and *Phoebe sheareri* are strongly associated with canopy composition. However forest structure is much weaker than canopy species composition in explaining understory composition. Null model was also used to test the understory species co-occurrence patterns along three different forest structure and canopy composition scales. Only canopy composition significantly influences Stone and Roberts's G-score. The results suggest that canopy composition is among the most influential forces in ecosystem process, and imply that canopy composition might have played a major role in creating observed understory community patterns.

Key words: canopy composition; forest structure; ordination; evergreen broad-leaved forest

(责任编辑 易必武)