

# 不同更新方式巨尾桉林下植物群落变化及其环境解释\*

## Changes in Understory Plant Community of *Eucalytus grandis* × *E. urophylla* Plantation in Different Regeneration Modes and Associated Environmental Explanations

朱宏光<sup>1</sup>,熊江波<sup>1</sup>,尤业民<sup>1</sup>,兰保国<sup>2</sup>,温远光<sup>1\*\*</sup>,杨瑶青<sup>2</sup>,刘正富<sup>1</sup>,杨建基<sup>2</sup>

ZHU Hong-guang<sup>1</sup>,XIONG Jiang-bo<sup>1</sup>,YOU Ye-min<sup>1</sup>,LAN Bao-guo<sup>2</sup>,WEN Yuan-guang<sup>1</sup>,YANG Yao-qing<sup>2</sup>,LIU Zheng-fu<sup>1</sup>,YANG Jian-ji<sup>2</sup>

(1. 广西大学林学院,广西南宁 530004;2. 广西金桂林业有限公司,广西南宁 530021)

(1. Forest College of Guangxi University, Nanning, Guangxi, 530004, China; 2. Guangxi Jingui Forestry Limited Company, Nanning, Guangxi, 530021, China)

**摘要:**【目的】了解不同更新方式巨尾桉(*Eucalytus grandis* × *E. urophylla*)人工林下植物群落的变化规律。【方法】采用典范对应分析(CCA),定量评价巨尾桉人工林下植物分布与更新方式和环境因子之间的关系。【结果】更新后5年,群落草本层和灌木层的物种丰富度均为植苗林>萌芽林>采伐迹地;草本层植物的Shannon-Wiener指数、Simpson指数和Pielou均匀度指数以植苗林为最高,采伐迹地次之,萌芽林最小;灌木层的Shannon-Wiener指数、Simpson指数和Pielou均匀度指数则以萌芽林为最高,植苗林次之,采伐迹地最小;方差分析结果表明,萌芽林与植苗林草本层植物之间的Shannon-Wiener指数、Simpson指数和Pielou均匀度指数存在显著差异( $P < 0.05$ ),采伐迹地的Shannon-Wiener指数和Pielou均匀度指数明显低于萌芽林( $P < 0.05$ ),其余均无显著差异。3种群落的物种组成存在显著差异,冠层透光系数、土壤孔隙度、坡向、速效磷对灌木层物种分布格局有重要的影响,4个环境因子的叠加效应总共解释了3种群落之间灌木层物种组成变异的90%以上;冠层透光系数、坡向、总氮/总磷、速效氮/速效磷、土壤孔隙度对草本层物种分布格局有重要影响,5个环境因子的叠加效应总共解释了3种群落之间草本层物种组成变异的86%。【结论】微生境的变化导致了不同更新方式巨尾桉人工林下植物组成的变化;适度干扰(不炼山、不施除草剂、带状整地、带状抚育)有利于林下植物多样性的维持。

**关键词:**典范对应分析(CCA) 更新方式 植物多样性 群落组成 环境因子 桉树

**中图分类号:**Q143 **文献标识码:**A **文章编号:**1005-9164(2014)05-0469-08

**Abstract:**【Objective】The aim of this paper was to better understand the change regulation of understory plant communities of *Eucalytus grandis* × *E. urophylla* plantation in different regeneration modes. 【Methods】The relationship between the distribution of understory plant and environmental factors were quantitatively assessed by the method of canonical correspondence

analysis (CCA). 【Results】Five years after the regeneration, the species richness of herb layer and shrub layer of the community ranged as planting forest > sprout forest > cut-over land. The highest of Shannon-Wiener index, Simpson index and Pielou evenness index of the herb layer was obtained in planting forest, the second in cut-over land, and the smallest in sprout forest. The Shannon-Wiener index, Simpson index and

收稿日期:2014-09-20

修回日期:2014-10-05

作者简介:朱宏光(1962-),男,硕士,副研究员,主要从事森林生态学研究。

\* 国家自然科学基金项目(31460121),国家科技支撑计划项目(2012BAD22B01),广西重大专项计划项目(1222005)和广西教育厅重大项目资助。

\*\* 通讯作者:温远光(1957-),男,博士,教授,主要从事森林生态和森林培育研究。

Pielou evenness index of shrub layer was the highest in sprout forest, moderate in the planting forest, and minimum in cut-over land. Variance analysis results show that there were significant differences between the herb layer of sprout forest and planting forest on Shannon-Wiener index, Simpson index and Pielou evenness index ( $P < 0.05$ ). Shannon-Wiener index and Pielou evenness index of cut-over land were significantly lower than that of sprout forest ( $P < 0.05$ ), and there were no significant differences between the other parts. The composition of plant species was significant differences in three communities. Canopy light-transmittance coefficient, soil porosity, slope direction and soil available phosphorus were important influences on species distribution pattern in shrub layer. Superposition effects of 4 environmental factors explained 90% of variation of 3 kinds of communities of shrub layer species composition. Canopy light-transmittance coefficient, slope direction, total nitrogen/total phosphorus, available nitrogen/available phosphorus and soil porosity were important influences on herb layer species distribution pattern. Superposition effects of 5 environmental factors explained the 86% of variation of herb layer species composition between 3 communities in total. **【Conclusion】**Microhabitat changes led to the changes in understory plant species composition of *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla* plantation in different regeneration modes. Moderate disturbances (non-controlled burning, non-herbicide, strip soil preparation and banded tending) were conducive to the maintenance of understory plant diversity.

**Key words:** canonical correspondence analysis (CCA), regeneration mode, plant diversity, community composition, environmental factors, eucalyptus

**【研究意义】**林下植被是人工林生态系统的重要组成部分,对维持土壤质量和林分长期生产力起着重要作用<sup>[1,2]</sup>。桉树(*Eucalyptus* spp.)人工林是目前我国南方种植面积较大的人工林之一,桉树对生物多样性的影响也是社会和学术界广泛争论的焦点<sup>[1,3~5]</sup>。人工林下植物的分布不仅受到林分经营树种、林冠郁闭度、人类经营活动的影响,而且还受立地条件(地形、地貌、土壤养分、光照条件等)的作用<sup>[6]</sup>,其中光照是影响植物生长发育和生存最重要的环境因子之一<sup>[7]</sup>。因此,分析林分透光系数、地形、土壤养分等因素对林下不同层次植物分布的作用,定量的揭示人工林生长过程中环境对林下植物群落的影响,是深入研究人工林物种共存机制,解读人工林生物多样性效应的有效途径之一。**【前人研究进展】**关于桉树人工林对生物多样性的影响已有较多的研究报告<sup>[1,3,8,9]</sup>,在这些研究中,绝大多数是采取以空间代替时间的方法对桉树林下植物组成进行短期、临时性的调查与分析,缺乏在同一林分或同一地块中进行长期的定位监测,在探讨桉树人工林对植物多样性影响时,很少涉及环境因子的作用,而对于不同更新方式桉树林下植物分布与环境因子相互关系的定量研究更是稀少。因此,目前对桉树人工林的生物多样性效应的认识还存在很大的局限性。**【本研究切入点】**基于2006年广西大学林学院在钦州市钦南区大番坡镇

建立的长期实验样地,开展连栽体制下不同更新方式桉树人工林下植物群落变化及其环境解释的研究,并与附近保留的采伐迹地进行比较,将更好的解读和评价桉树人工林对植物多样性的影响。**【拟解决的关键问题】**桉树再造林方式主要有植苗更新和萌芽更新两种,本研究拟解决的关键问题是定量解释更新方式与环境因子对桉树林下植物物种多样性的影响,旨在科学评价桉树人工林生物多样性效应,增强人工林的可持续性提供科学依据。

## 1 研究区环境概况

研究地点位于广西壮族自治区钦州市钦南区大番坡镇,北纬 $21^{\circ}49'$ ,东经 $108^{\circ}38'$ ,濒临北部湾。属滨海低丘台地地貌,海拔在50~100m。北热带季风气候,年平均气温 $22^{\circ}\text{C}$ ,年平均降雨量2076mm,干湿季分明,雨季4~9月,降雨量占全年降雨量的82%。地带性土壤为砖红壤,土层深厚,通常在1m以上。地带性植被为热带季雨林,但已荡然无存,除广泛种植的桉树人工林外,还残存有马尾松(*Pinus massoniana*)疏林以及马尾松疏林进一步退化后形成的以岗松(*Baeckea frutescens*)、桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)为优势的热性灌丛。这些马尾松残次林和热性灌丛是桉树种植前的植被群落的典型代表。

## 2 研究方法

### 2.1 样地和试验设置

1997年采伐马尾松疏林后,对种植巨尾桉(*Eucalyptus grandis* × *E. urophylla*)的林地进行炼山、全垦和造林,2006年11月对该林分进行皆伐,2007年初分别采取植苗更新和萌芽更新。植苗林和萌芽林均采用不炼山、带状整地,萌芽林保留1株壮苗,密度尽可能保持一致;营林时施基肥0.5kg/株,以后每年追肥2次,施N 200kg + P 150kg + K 100kg/hm<sup>2</sup>,连续追肥2年,追肥期间每年带状割灌、草抚育1次。在植苗更新和萌芽更新试验林地之间保留的采伐迹地,作为对照,任其自然恢复,不施肥不抚育。试验分别在巨尾桉植苗林、萌芽林、采伐迹地3种群落中各设置3个20m×30m固定监测样地,每个样地4个角分别植入水泥桩作永久标志。

### 2.2 样地群落调查

将每个20m×30m固定监测样地细分为6个10m×10m的样方,对每个10m×10m的样方进行每木调查,测定林木胸径和树高;在每个样方左上角设置1个5m×5m的林下木本植物调查小样方,并在其中设1个2m×2m的草本植物调查小样方,分别于2010年8月和2012年8月对小样方内的植物进行全面调查,记录所有植物的种名、株高、个体数和覆盖度等。

### 2.3 环境因子的测定

在样地调查的同时,测定和记录样地海拔、坡位、坡向、坡度;按品字形布设采样点(3~5个),挖取土壤剖面,记录土壤颜色、土层厚度、质地、石砾含量等特征,同时用环刀取土测定土壤水分一物理性质,并按0~20cm,20~40cm,40~60cm3层采集土样,然后按四分法混合取土样,带回室内分析。土壤样品经自然风干后,粉碎、过筛、装瓶,贴上标签,分别测定土壤有机质、全氮、全磷、全钾、水解性氮、有效磷。有机质用重铬酸钾氧化外加加热法测定,全氮用氨气敏电极法测定,水解氮用碱解扩散法测定,全磷用氢氧化钠碱熔钼锑抗比色法测定,有效磷用双酸浸提钼锑抗比色法测定,全钾用氢氧化钠碱熔火焰光度计法<sup>[10]</sup>。

### 2.4 数据处理与统计分析方法

#### 2.4.1 物种多样性指数及重要值的计算

物种丰富度(S):每个20m×30m调查样方中出现的物种种数:

$$\text{Shannon-Wiener 指数}(H'): H' = - \sum_{i=1}^S P_i \cdot \ln P_i, \quad (1)$$

$$\text{Simpson 指数}(D): D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2, \quad (2)$$

$$\text{Pielou 均匀度指数}(J_{sw}): J_{sw} = H' / \ln S. \quad (3)$$

式中: $P_i = N_i / N$ ,  $N_i$ 为种*i*的个体数, $N$ 为种*i*所在调查样方中所有物种的个体数之和。

重要值( $I_v$ ):  $I_v = \text{相对多度}(Dr) + \text{相对显著度}(Pr) + \text{相对频度}(Fr)$

其中:

$Dr = \text{某个种的个体数} / \text{全部种的个体总数} \times 100\%$ ,

$Pr = \text{某个种的盖度} / \text{全部种的总盖度} \times 100\%$ ,

$Fr = \text{某个种的频度} / \text{全部种的总频度} \times 100\%$ 。

#### 2.4.2 数据的统计分析

采用单因素方差分析(one-way ANOVA)分别比较3种群落灌木层和草本层物种多样性的差异程度。分析均在软件SPSS 17.0 for Windows (SPSS Inc., Chicago, USA)下运行,采用LSD程序分析比较它们均值的差异性,显著性水平设为 $P < 0.05$ 。

基于野外观测和室内分析,一共得到了16个立地环境因子,包括海拔、坡向、坡度、坡位、土层厚度、土壤容重、土壤孔隙度、土壤有机碳、全氮、全磷、速效氮、速效磷、土壤有机碳/全氮、全氮/全磷、速效氮/速效磷、冠层透光系数。为了探究林下灌木层和草本层物种组成和环境因子之间的关系,本研究采用典范对应分析(Canonical correspondence analysis, CCA)方法分别描述灌木层和草本层物种组成与环境因子之间的关系,并同时分别量化主要环境因子对灌木层和草本层物种组成变异的解释率。首先在CCA程序中运用蒙特卡洛检验(Monte Carlo, 499 iterations)对得到的16个立地环境因子进行预选,把具有显著性影响( $P < 0.05$ )的环境因子作为最后CCA分析的环境变量。物种数据分别采用灌木层和草本层物种的重要值数据,其中灌木层物种数据为9×75数据矩阵,草本层物种数据为9×24数据矩阵。另外,在环境变量进入CCA分析之前也需经过转换和量化,其中坡向的转换采用将罗盘测定的0~360°之间的方位角转换为0~1之间的数值(transformation of aspect, TRASP; Roberts and Cooper, 1989)。转换公式如下:

$$\text{TRASP} = \{1 - \cos[(\pi / 180)(\text{aspect} - 30)]\} / 2. \quad (5)$$

式中,TRASP为坡向指数,aspect为罗盘测得的坡向方位角度,TRASP值越大,表示生境越干热<sup>[11]</sup>。而对于立地的坡位,分别采用1,2,3表示下、中、上坡<sup>[12]</sup>。

以上所有统计分析均在软件 CANOCO for Windows 4.5 (Biometris-Plant Research international, Wageningen, The Netherlands) 上进行。所有的数据在分析之前均经过对数转换<sup>[13,14]</sup>。

### 3 结果与分析

#### 3.1 群落草本层的物种多样性

由图 1 可以看出,2010 年采伐迹地、萌芽林、植

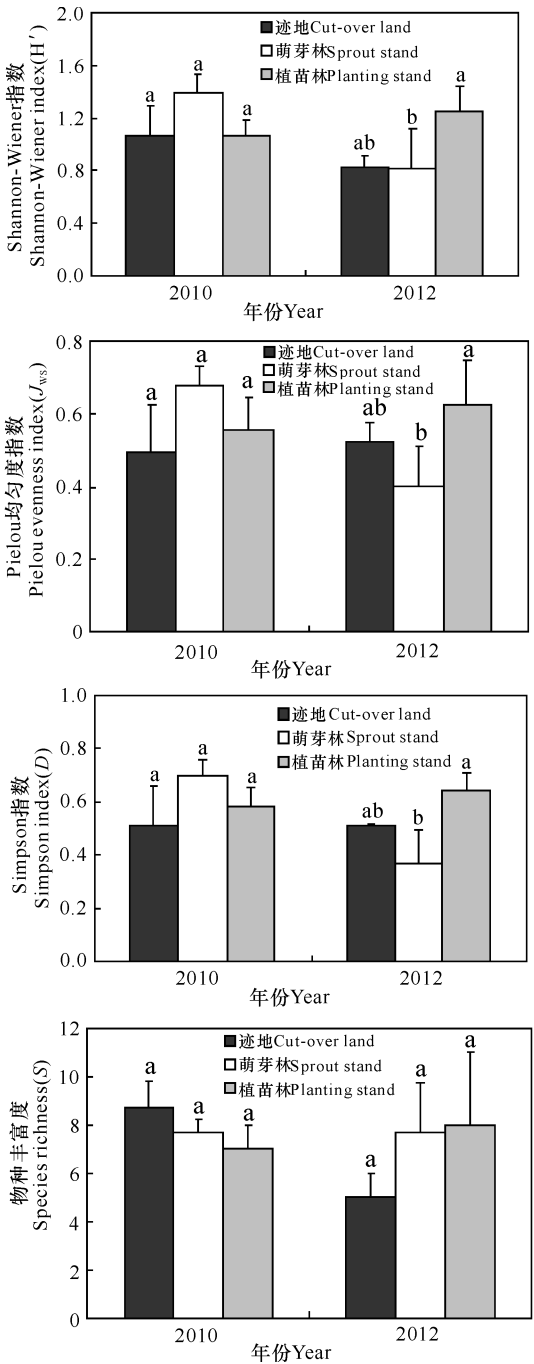


图 1 不同群落类型草本层物种多样性指数的比较

Fig. 1 Comparison of different community species diversity index in herb layer

苗林 3 种群落草本层的 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数均以萌芽林为最高,植苗林次之,采伐迹地最小;而物种丰富度指数则以采伐迹地为最高(8.67±1.16),萌芽林次之(7.67±0.58),植苗林最小(7.00±1.00)。但方差分析结果表明,各群落之间的物种多样性指数均无显著差异。

2012 年的调查结果显示,林下草本植物的 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数均以植苗林为最高,采伐迹地次之,萌芽林最小;草本植物的物种丰富度为植苗林>萌芽林>采伐迹地。方差分析结果表明,除萌芽林与植苗林之间的 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数存在显著差异 ( $P < 0.05$ ) 外,其余均无显著差异。

利用独立样本检验不同年份草本植物物种多样性动态,结果显示,采伐迹地草本层的物种丰富度表现出显著的递减趋势 ( $t = 4.158, P = 0.014$ ),但它们的 Shannon-Wiener 指数、Pielou 均匀度指数年度间的变化不显著。萌芽林草本层的 Shannon-Wiener 指数 ( $t = 2.963, P = 0.041$ )、Simpson 指数 ( $t = 3.981, P = 0.016$ ) 以及 Pielou 均匀度指数 ( $t = 3.976, P = 0.016$ ) 年度间存在显著的下行趋势。植苗林草本层年度间的物种多样性指数虽略有增加,但差异不显著。

#### 3.2 群落灌木层的物种多样性

图 2 显示出,2010 年灌木层的物种丰富度以植苗林最高,其次是萌芽林,采伐迹地最小;而 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数均以植苗林为最高,采伐迹地次之,萌芽林的最小。方差分析结果表明,2010 年植苗林的 Simpson 指数明显高于萌芽林 ( $P < 0.05$ ),采伐迹地的物种丰富度明显低于萌芽林和植苗林 ( $P < 0.05$ )。2012 年群落灌木层的 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数的大小顺序为萌芽林>植苗林>采伐迹地,而物种丰富度则表现为植苗林>萌芽林>采伐迹地。方差分析结果表明,2012 年采伐迹地的 Shannon-Wiener 指数、Pielou 均匀度指数明显低于萌芽林 ( $P < 0.05$ ),其它则无明显差异。

群落灌木层的物种多样性动态,2010~2012 年采伐迹地和植苗林灌木层的物种多样性指数略有降低,但差异不显著 ( $P > 0.05$ )。而萌芽林的 Shannon-Wiener 指数 ( $t = 3.457, P = 0.026$ )、Simpson 指数 ( $t = 4.405, P = 0.012$ )、Pielou 均匀度指数 ( $t = 4.558, P = 0.010$ ) 有明显增加的趋势。

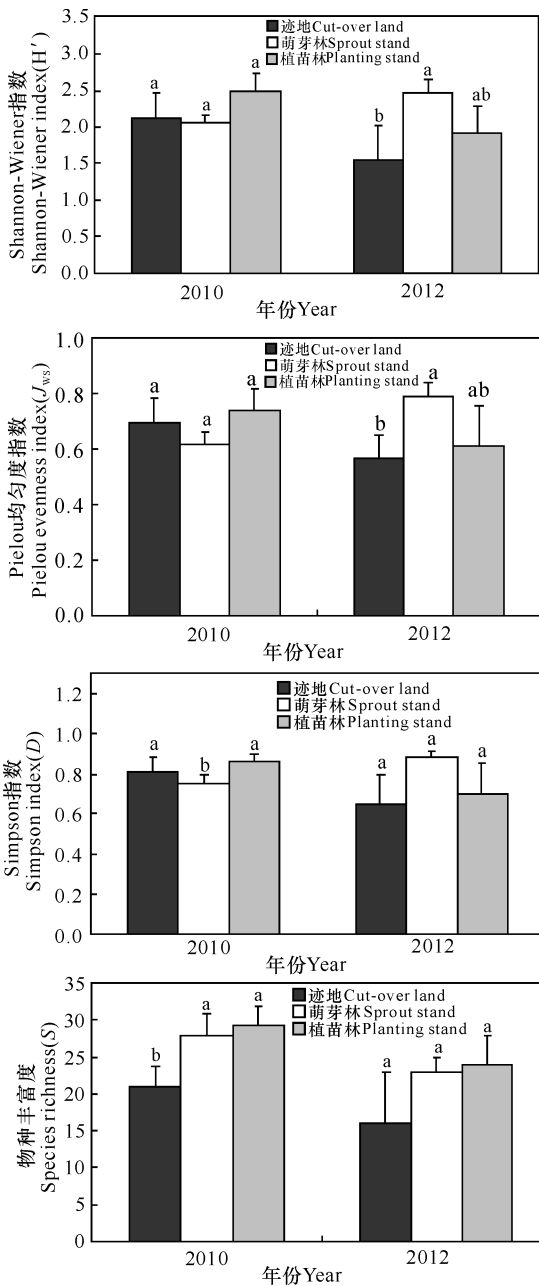


图2 不同群落类型灌木层物种多样性指数的比较

Fig. 2 Comparison of different community species diversity index in shrub layer

### 3.3 群落灌木层和草本层优势种的动态变化

表1和表2显示,2010~2012年各群落灌木层和草本层的优势种发生了较明显的变化。以重要值居前3位的优势种为例,2010年采伐迹地草本层主要由铁芒箕(*Dicranopteris dichotoma*)、五节芒(*Miscanthus floridulus*)、金茅(*Eulalia speciosa*)组成,而2012年则转变为铁芒箕、五节芒、山菅兰(*Dianella ensifolia*);萌芽林相应由五节芒、小花露籽草(*Ottochloa nodosa*)、东方乌毛蕨(*Blechnum orientale*)转变为铁芒箕、五节芒、东方乌毛蕨;植苗林由铁芒箕、五节芒、小花露籽草转变为铁芒箕、东方

表1 不同类型草本层重要值大于10的物种

Table 1 Species with the important value > 10 in different types of herb layer

种名 Species	采伐迹地 Cut-over land		萌芽林 Sprout plantation		植苗林 Planting plantation	
	2010	2012	2010	2012	2010	2012
铁芒箕 <i>Dicranopteris linearis</i>	152.18	141.41	47.54	179.13	117.32	100.25
五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i>	47.65	106.97	121.96	44.78	95.03	51.97
金茅 <i>Eulalia speciosa</i>	37.75					
双唇蕨 <i>Lindsaea ensifolia</i>	16.70					
扭黄茅 <i>Heteropogon contortus</i>	11.73					
山菅兰 <i>Dianella ensifolia</i>	10.63	23.42	17.96			
小花露籽草 <i>Ottochloa nodosa</i>			49.90		48.33	
东方乌毛蕨 <i>Blechnum orientale</i>		19.32	48.01	25.77	21.05	94.50
凤尾蕨 <i>Pteris cretica</i>				13.20		

注:本表仅列出重要值≥10的物种。Note: This table listed only the species with the important value larger than 10.

乌毛蕨、五节芒。

从灌木层重要值居前3位的优势种组成来看,除采伐迹地外,萌芽林、植苗林也发生了较大的变化。2010年,采伐迹地灌木层主要由岗松(*Baeckea frutescens*)、桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)、春花木(*Raphiolepis indica*)组成,2012年没有改变;而萌芽林灌木层优势种前3位的组成则发生了显著的改变,从2010年的海金沙(*Lygodium japonicum*)、大青(*Clerodendrum cyrtophyllum*)、玉叶金花(*Mussaenda pubescens*)变为2012年的红灯笼(*Clerodendrum fortunatum*)、黄牛木(*Cratoxylum cochinchinense*)、鸡眼藤(*Morinda parvifolia*);植苗林的也发生了较大的变化,从2010年的海金沙、黄牛木、烂头钵(*Phyllanthus reticulatus*)转变为2012年的海金沙、野牡丹(*Melastoma candidum*)、木姜子(*Litsea cubeba*)。

### 3.4 群落物种组成与环境因子的CCA排序

通过对萌芽林、植苗林和采伐迹地3种群落的灌木层和草本层物种组成进行多元分析,结果表明:灌木层中,第1轴和第2轴共解释了3种群落的灌木层物种组成变异的61.8%(图3a);草本层中,第1轴和第2轴共解释了70.9%(图3b);3种群落之间的灌木层和草本层物种组成存在显著差异,能被不同的主成分轴明显分开,例如第1轴能把采伐迹地的灌木层

表 2 2010 年和 2012 年各群落类型灌木层主要优势种

Table 2 Species with the important value > 10 in different types of shrub layer in 2010 and 2012

种名 Species	采伐迹地 Cut-over land		萌芽林 Sprout plantation		植苗林 Planting plantation	
	2010	2012	2010	2012	2010	2012
岗松 <i>Baeckea frutescens</i>	70.31	77.46				
桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>	48.20	65.18	23.44	18.98		
春花木 <i>Raphiolepis indica</i>	19.01	19.79				
酸藤子 <i>Embelia laeta</i>	17.96	14.49	14.39	14.08	15.09	
地蕊 <i>Melastoma dodecandrum</i>	14.10		21.97			
烂头钵 <i>Phyllanthus reticulatus</i>	13.32		23.99	32.52		
黄牛木 <i>Cratoxylum cochinchinense</i>	12.11		11.70	26.45	32.88	10.23
鸡眼藤 <i>Morinda parvifolia</i>	11.19		26.44	17.25		
无根藤 <i>Cassytha filiformis</i>	10.26					
海金沙 <i>Lygodium japonicum</i>		12.49	58.74	21.67	43.31	91.01
大青 <i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>			35.70	14.85	12.46	
玉叶金花 <i>Mussaenda pubescens</i>			24.86	24.62	17.72	
白背桐 <i>Mallotus apelta</i>			20.70		15.45	
野牡丹 <i>Melastoma candidum</i>			14.50	16.73	11.00	20.28
红灯笼 <i>Clerodendrum fortunatum</i>				34.58	11.18	11.28
黑面神 <i>Breynia fruticosa</i>			17.99			
牛白藤 <i>Oldenlandia hedytidea</i>			13.15			
展毛野牡丹 <i>Melastoma normale</i>				12.41		
木姜子 <i>Litsea cubeba</i>					19.72	
豹皮樟 <i>Litsea rotundifolia</i>					11.50	

注:本表仅列出重要值≥10的物种。Note: This table listed only the species with the important value larger than 10.

物种组成和萌芽林或植苗林的分开,而萌芽林的灌木层物种组成和植苗林的灌木层物种组成能被第 2 轴很好区分开,而每种群落内部的灌木层物种更趋向于聚集。草本层也是如此(图 3b)。这说明了采伐迹地的灌木层、草本层物种组成特征和萌芽林或植苗林之间的差异性要比萌芽林和植苗林之间的显著,而每种群落内部的灌木层、草本层物种组成没有发生明显的变异(图 3)。进一步的 CCA 分析确定了引起这种差

异的主要环境因子,分析结果表明:在 16 个环境因子中,通过蒙特卡洛检验预选后确定了 4 个与灌木层物种组成变异有显著相关的环境因子并被选入最后的模型分析,包括冠层透光系数(CLT)、土壤孔隙度(SP)、坡向(SA)、速效磷(AP);所选 4 个环境因子的叠加效应总共解释了超过 90%的 3 种群落之间灌木层物种组成的变异(表 3,灌木层 Lambda-β 解释量的总和),而冠层透光系数是影响灌木层物种组成变异的最主要环境因子,其几乎解释了 3 种群落之间灌木层物种组成变异的 1/3(表 3)。按同样的方法得到 5 个与草本层物种组成变异有显著相关的环境因子,它们是冠层透光系数(CLT)、坡向(SA)、总氮/总磷(TN/TP)、速效氮/速效磷(AN/AP)、土壤孔隙度(SP),所选 5 个环境因子的叠加效应总共解释了 3 种群落之间草本层物种组成变异的 86%(表 3,草本层 Lambda-β 解释量的总和),而冠层透光系数也是影响草本层物种组成变异的最主要环境因子,其解释了超过 1/3 的 3 种群落之间草本层物种组成变异。此外,虽然速效氮/速效磷对 3 种群落之间草本层物种组成变异具有很高的边际效应(marginal effect)

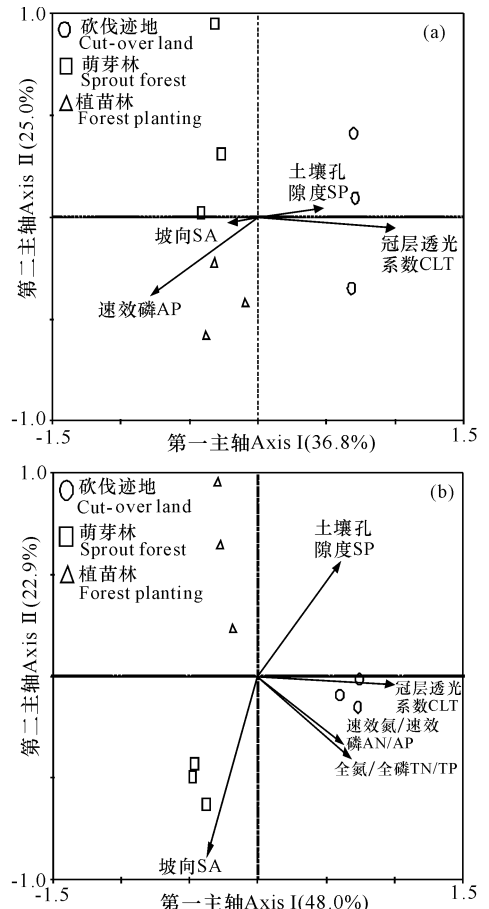


图 3 9 个样地与环境因子的典范对应分析(CCA)排序图(a:灌木层;b:草本层)

Fig. 3 CCA ordination diagram of 9 plots and environment factors (a: shrub layer; b: herb layer)

(表 3, 草本层速效氮/速效磷的  $\Lambda$ - $\alpha$  解释率), 但其叠加效应对草本层物种组成变异的解释率不及边际效应的 1/3。

表 3 典范对应分析(CCA)的特征值和显著性检验

Table 3 The eigenvalues and the significant test in CCA

变量 Variables	解释率- $\alpha^1$ $\Lambda$ - $\alpha^1$	解释率- $\beta^2$ $\Lambda$ - $\beta^2$	$P^3$ 值 $P^3$ Value	$F^4$ 值 $F^4$ -ratio
灌木层 Shrub layer				
冠层透光系数 (CLT)	0.32	0.32	0.002	1.75
土壤孔隙度 (SP)	0.25	0.23	0.230	1.3
坡向 (SA)	0.25	0.19	0.394	1.12
速效磷 (AP)	0.27	0.18	0.468	1.02
草本层 Herbaceous layer				
冠层透光系数 (CLT)	0.35	0.35	0.002	2.59
坡向 (SA)	0.27	0.21	0.090	1.74
总氮/总磷 (TN/TP)	0.28	0.13	0.390	1.06
速效氮/速效磷 (AN/AP)	0.28	0.09	0.630	0.67
土壤孔隙度 (SP)	0.14	0.08	0.628	0.63

<sup>1</sup> 样地单独优势生境因子对灌木或草本物种组成变异的临界解释率

<sup>2</sup> 样地所有优势生境因子叠加时某个因子对灌木或草本物种组成变异的联合解释率

<sup>3</sup> 样地所有优势生境因子叠加后某个因子进行蒙特卡洛显著性检验的  $P$  值(95%置信区间)

<sup>4</sup> 样地所有优势生境因子叠加后某个因子进行蒙特卡洛显著性检验的  $F$  值(95%置信区间)

<sup>1</sup> Marginal effects, which show the variance explained when the variable is used as the only factor.

<sup>2</sup> Conditional effects, which show the additional variance explained by each variable when it is included in the model.

<sup>3</sup> The level of significance corresponding to  $\Lambda$ - $\beta$  when performing Monte Carlo test at the 0.05 significance level.

<sup>4</sup> The Monte Carlo test statistics corresponding to  $\Lambda$ - $\beta$  at the 0.05 significance level.

## 4 讨论

群落的物种组成与环境因子的相关关系已被广泛研究与讨论<sup>[11,15~17]</sup>。许多研究表明,林下植物的组成主要是由于环境因子在时间和空间尺度上的异质性引起的,认为林分类型、冠层结构、地形、土壤养分、光照是影响林下植物种类组成的关键因子<sup>[7,11,18,19]</sup>。其中,光照是影响植物生长发育和生存最重要的环境因子之一<sup>[7]</sup>。本研究中的 3 种群落位于滨海低丘,范围小,群落间的直线距离相差不到 200m,因此,气候、海拔的影响不明显,而冠层透光系数、坡向、土壤养分等微环境因子对物种分布的影响

更显著。CCA 分析表明,冠层透光系数是导致桉树林与灌丛群落植物种类组成成分异的最重要的因子,而坡向和速效磷则是引起萌芽林和植苗林下植物分布不同的最重要的因子。因此,不同更新方式巨尾桉林下植物种类组成的变化是微生境的变化所致,而与林分更新方式本身无关。

如何解释群落的物种多样性是群落生态学的核心问题之一。有研究表明,桉树人工林导致物种丧失和林分物种多样性下降<sup>[3,8,9]</sup>,但也有研究认为,桉树人工林造林后能显著增加草本植物的物种丰富度<sup>[20]</sup>。温远光等基于对桉树人工林植物多样性的长期研究,提出了桉树人工林植物多样性维持的初始植物繁殖体假说,认为桉树人工林下植物多样性的多寡取决于原造林地上植物繁殖体数量的多寡<sup>[9]</sup>。通常在生物多样性较丰富的立地种植桉树林,会导致生物多样性下降,而在生物多样性较贫乏的立地种植桉林,则有可能增加生物多样性。在本研究中,桉树造林地为马尾松残次林,生物多样性比较贫乏,将其改造为桉树人工林后,群落的植物多样性有所增加,2012 年无论是草本层还是灌木层,桉树林群落的物种丰富度均高于采伐迹地。支持初始植物繁殖体假说。

人工林对植物多样性的影响与人工林的干扰机制密切相关。桉树人工林采取的炼山清理、机耕全垦整地、全面铲草抚育和连续多年施用除草剂等高强度干扰将极大的降低林地的植物多样性<sup>[1]</sup>。在本研究中,两种更新方式林分都采取了较弱的林分干扰,如不炼山、带状整地、带状抚育、不施除草剂等,林下的植物多样性不但没有下降反而比采伐迹地有所增加,萌芽林和植苗林分别比采伐迹地的物种丰富度提高 16.48% 和 19.78%。虽然提高的程度均未达到统计学上的显著差异,但这足以说明在桉树人工林培育中只要不采取高强度的干扰(如炼山和长期施用除草剂等),桉树林下的植物多样性是可以保持和恢复的。

## 参考文献:

- [1] 温远光. 桉树生态、社会问题与科学发展[M]. 北京: 中国林业出版社, 2008: 1-135.  
Wen Y G. Eucalyptus Ecological, Social Issues and Scientific Development[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2008: 1-135.
- [2] 李国雷, 刘勇, 于海群, 等. 油松人工林下植被发育对油松生长节律的响应[J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1264-1275.  
Li G L, Liu Y, Yu H Q, et al. Respose of undergrowth development to the growth rhythm of Chinese Pine

- plantation[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(3): 1264-1275.
- [3] Wen Y G, Ye D, Chen F, et al. The changes of understory plant diversity in continuous cropping system of Eucalyptus plantations in South China[J]. *Journal of Forest Research*, 2010, 15(4): 252-258.
- [4] FAO. Ecological Aspect of Eucalyptus Plantation[G]. FAO, Rome, 1985.
- [5] 陈秋波. 桉树人工林生物多样性研究进展[J]. *热带作物学报*, 2001, 4: 82-90.  
Chen Q B. A review of researches on biodiversity in *Eucalyptus* plantations[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2001, 4: 82-90.
- [6] Barbier S, Gosselin F, Balandier P. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanism involved; A critical review for temperate and boreal forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 2008, 254: 1-15.
- [7] 王世雄, 王孝安, 李国庆, 等. 陕西子午岭植物群落演替过程中物种多样性变化与环境解释[J]. *生态学报*, 2010, 30(6): 1638-1647.  
Wang S X, Wang X A, Li G Q, et al. Species diversity and environmental interpretation in the process of community success in the Ziwu Mountain of Shanxi Province [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(6): 1638-1647.
- [8] 余雪标, 钟罗生, 杨伟东, 等. 桉树人工林林下植被结构的研究[J]. *热带作物学报*, 1999, 20(1): 66-72.  
Yu X B, Zhong L S, Yang W D, et al. Structure of understory vegetation in *Eucalyptus* plantations[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 1999, 20(1): 66-72.
- [9] 温远光, 刘世荣, 陈放. 连栽对桉树林下物种多样性的影响[J]. *应用生态学报*, 2005, 16(9): 1667-1671.  
Wen Y G, Liu S R, Chen F. Effects of continuous cropping on understory species diversity in Eucalyptus plantations[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(9): 1667-1671.
- [10] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 18-96.  
Lu R K. *Methods of Soil Agricultural Chemical Analysis* [M]. Beijing: Chinese Agricultural Science and Technology, 2000: 18-96.
- [11] 余敏, 周志勇, 康峰峰, 等. 山西灵空山小蛇沟林下草本层植物群落梯度分析及环境解释[J]. *植物生态学报*, 2013, 37(5): 373-383.  
Yu M, Zhou Z Y, Kang F F, et al. Gradient analysis and environmental interpretation of understory herb-layer communities in Xiaoshegou of Lingkong Mountain, Shanxi, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, 37(5): 373-383.
- [12] 邱扬, 张金屯. DCCA 排序轴分类及其在关帝山八水沟植物群落生态梯度分析中的应用[J]. *生态学报*, 2000, 20: 199-206.  
Qiu Y, Zhang J T. The ordination axes clustering based on detrended canonical correspondence analysis ordination and its application to the analysis of the ecological gradients of plant communities[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20: 199-206.
- [13] Thomas C D, Anderson B J, Moilanen A, et al. Reconciling biodiversity and carbon conservation[J]. *Ecology Letters*, 2013, 16 (Suppl 1): 39-47.
- [14] Wu J, Liu Z, Wang X, et al. Effects of understory removal and tree girdling on soil microbial community composition and litter decomposition in two Eucalyptus plantations in South China[J]. *Functional Ecology*, 2011, 25(4): 921-931.
- [15] 米湘成, 张金屯, 张峰, 等. 山西高原植被与土壤分析格局关系的研究[J]. *植物生态学报*, 1999, 23(4): 336-344.  
Mi X C, Zhang J T, Zhang F, et al. Analysis of relationships between patterns of vegetation and soil in Shanxi Plateau[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 1999, 23(4): 336-344.
- [16] van Couwneberghe R, Collet C, Lacombe E, et al. Gap partitioning among temperate tree species across a regional soil gradient in windstorm-disturbed forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 2010, 260: 146-154.
- [17] Siefert A, Ravenscroft C, Althoff D, et al. Scale dependence of vegetation-environment relationships: A meta-analysis of multivariate data[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2012, 23: 942-951.
- [18] Brososke K D, Chen J, Crow T R. Understory vegetation and sile factors: Implications for a managed Wisconsin landscape[J]. *Forest Ecology and Management*, 2001, 146: 75-87.
- [19] Thomsen R P, Svenning J C, Balslev H, et al. Overstorey control of understory species composition in a near-natural temperate broadleaved forest in Denmark[J]. *Plant Ecology*, 2005, 181: 113-126.
- [20] 梁宏温, 杨健基, 温远光, 等. 桉树造林再造林群落植物多样性的变化[J]. *东北林业大学学报*, 2011, 39(5): 40-43.  
Liang H W, Yang J J, Wen Y G, et al. Change in plant species diversity of Eucalyptus communities after afforestation and reforestation[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2011, 39(5): 40-43.

(责任编辑: 陆雁)