

网络出版时间:2016-04-07 09:00

DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2016.05.009

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20160407.0900.018.html>

不同林冠开度下亚热带林下植物的组成和多样性

王永强¹, 蔡燕茹², 曾焕忱², 徐明锋¹, 苏志尧¹

(1 华南农业大学 林学与风景园林学院, 广东 广州 510642; 2 东莞市林业局, 广东 东莞 523000)

[摘要] 【目的】研究林下植物在不同林冠开度梯度下的物种组成和多样性变化, 为森林生态系统多样性维持机制提供新的研究案例, 并为野生植物的引种应用提供科学依据。【方法】基于广东省银瓶山自然保护区 2 hm² 固定样地调查数据, 将林冠开度(CO)划分为第 1 梯度(CO<10%)、第 2 梯度(10%≤CO≤20%)和第 3 梯度(20%<CO<30%), 用多响应置换过程(MRPP)检验林冠开度与林下植物分布的异质性, 对林冠开度与个体数、物种数、均匀度、Shannon-Weiner 多样性指数、峰度、偏度等指标间进行相关性分析, 用指示种分析(Indicator species analysis, ISA)检验林下植物对不同梯度林冠开度的指示作用。【结果】调查区林下植物共有 161 种, 隶属 69 科, 129 属; 林下植物整体分布均匀。多响应置换过程(MRPP)检验结果表明, 不同林冠开度下林下植被的分布和多样性均存在显著差异。相关分析表明, 林冠开度与均匀度呈显著正相关($P<0.05$), 与偏度和峰度呈显著负相关。指示种分析表明, 有多个林下物种对第 1 梯度(CO<10%)和第 3 梯度(20%<CO<30%)林冠开度有指示作用。【结论】肖菝葜(*Heterosmilax japonica*)、三叉苦(*Evolvulus leptos*)对第 1 梯度林冠开度表现极显著的指示作用($P<0.005$), 蒲桃(*Syzygium jambos*)对第 3 梯度林冠开度起极显著的指示作用($P<0.01$), 前者对弱光环境表现较强的适应性, 而后者则适应于较强的光照环境。

[关键词] 林冠开度; 林下植物; 植物多样性; 多响应置换过程(MRPP); 指示种分析

[中图分类号] S718.51

[文献标志码] A

[文章编号] 1671-9387(2016)05-0064-09

Composition and diversity of understory plant species in subtropical forests under different canopy openness

WANG Yong-qiang¹, CAI Yan-ru², ZENG Huan-chen²,
XU Ming-feng¹, SU Zhi-yao¹

(1 College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou, Guangdong 510642, China;
2 Dongguan Municipal Forestry Bureau, Dongguan, Guangdong 523000, China)

Abstract: 【Objective】This study investigated composition and diversity of understory species under different gradients of canopy openness to provide new cases for the research of maintaining species diversity and scientific basis for introduction and utilization of wild plants. 【Method】Data collected from 2 hm² sample plots in Yinpingshan Nature Reserve of Guangdong were analyzed. The canopy openness (CO) is divided into three gradients which are the first gradient (CO<10%), the second gradient (10%≤CO≤20%), the third gradient (20%<CO<30%). The heterogeneity will be tested between composition and distribution of understory plant and different canopy openness by Multi-response permutation procedures (MRPP). The correlations between canopy openness and several variables including number of individuals, number of species, evenness, Shannon-Weiner diversity index, skewness and kurtosis were investigated. Indicator species analysis (ISA) was also conducted to test the indication of understory species to different canopy openness

[收稿日期] 2015-09-21

[基金项目] 广东省科技计划项目(2013B020305008); 东莞市自然保护区森林公园管理办公室资助项目(东采单[2013]115号)

[作者简介] 王永强(1990—), 男, 河南平顶山人, 在读硕士, 主要从事森林生态学研究。E-mail: 646991477@qq.com

[通信作者] 苏志尧(1963—), 男, 广东肇庆人, 教授, 博士生导师, 主要从事林业、森林生态学研究。E-mail: zysu@scau.edu.cn

classes.【Result】A total of 161 plant species were observed in the understory of studied plots, belonging to 129 genera in 69 families. Species were evenly distributed. Multi-response permutation procedures (MRPP) revealed significant differences in composition and distribution of understory plants under different canopy openness. Canopy openness was significantly and positively correlated with evenness ($P < 0.05$), while negatively correlated with skewness and kurtosis. ISA showed that a number of understory species had indicating function for low and high canopy openness.【Conclusion】*Heterosmilax japonica* and *Evodia lepta* had significant indication effect for low canopy openness ($P < 0.005$), indicating that they were more adaptive to low light environment, whereas *Syzygium jambos* was more adaptive to high radiation environment with significant indication effect for high canopy openness ($P < 0.01$).

Key words: canopy openness; understory plant; plant diversity; multi-response permutation procedures (MRPP); indicator species analysis

林下植物作为森林群落植物在垂直下方的空间配置,是森林生态系统重要的组成部分,对维持森林物种多样性、森林生态系统平衡以及林分的良性更新具有重要作用^[1-8]。研究林下植物与各种生态因子的关系,有利于阐明森林群落多样性维持机制及森林资源的可持续利用。而光照作为林下植物的主要限制因子之一,是决定林下植物个体生理生长^[9]、群落组成分布^[10]及林下群落多样性^[11]的关键。而森林林冠空隙大小不一,复杂多变的冠层结构能够通过控制太阳能的截获量来调节林下的光照强弱和分布^[12-14],因此林下植物和林冠结构是森林群落动态的决定因素^[15]。

林冠开度(Canopy openness, CO)是指从林冠的下方向冠层仰视,除去被树体枝叶遮挡的部分后,剩余部分的面积与天空垂直映射面积的比值,其与林冠郁闭度(Canopy closure)呈反比,即林冠开度 = 1 - 林冠郁闭度^[16-17],是冠层结构特征的重要指标。其大小能直接反映进入群落内部的直射太阳辐射、林下的直射光和散射光等光照因子的强度与分布^[12,18],从而反映林下光环境的变化。研究不同林冠开度所引起的光环境变化对林下植物组成和分布的影响具有重要意义。目前,涉及林冠开度的研究较多,但多作为量化冠层结构特征和光照条件的辅助指标^[4,19-23],如区余端等^[24-25]发现,冰灾后常绿阔叶林在 3 年尺度内冠层结构恢复到灾前水平的过程中,其林冠开度逐渐减小,地被植物多样性逐渐降低;樊大勇等^[26]阐明在林冠开度为 7%~14%时,有利于银杉幼苗的快速生长;但是从林冠开度梯度的角度来考虑林下植物多样性与分布的研究尚不多见。另外林冠开度还与地表层温度、空气温湿度^[27]、林冠对降雨的截留作用、土壤含水量变化等^[28-31]环境因子存在相互偶联的关系。

因此笔者通过对广东省东莞市银瓶山自然保护区林下植物的调查研究,拟探讨不同林冠开度下亚热带林下植物的空间分布和多样性变化规律,为森林生态系统多样性维持机制提供新的研究案例,并为野生植物的引种应用提供科学依据。

1 研究地概况

东莞市银瓶山自然保护区处于广东省中南部,在珠江口东岸东莞市东部的谢岗镇境内,地理坐标为东经 114°10′—114°15′,北纬 22°52′—22°56′,地处北回归线以南,总面积为 2 518.3 hm²,是东莞市面积最大的市级自然保护区。年平均气温 22.1℃,具有光照充足、热量丰富、气候温和多雨、夏长无冬等特点;年平均降水量 1 800 mm,降水量多集中在 4—9 月的雨季,期间降雨量占全年的 80%^[32]。最高峰银屏嘴海拔 898.2 m^[33]。保护区属亚热带季风气候,其植被类型分布多样,有常绿阔叶林、低地常绿季雨林等多种类型;动植物资源丰富,共调查到野生维管植物 1 500 多种,陆生脊椎动物 170 多种^[34]。

2 研究方法

2.1 样地设置

在保护区内的麻竹坑和观音坐莲各设置 1 个 1 hm² 固定监测样地,海拔分别为 280 m 和 320 m。样地设置远离保护区游览步道,不受人干扰。数据获取时间为 2011 年 11 月至 2012 年 10 月。每个样地均分成 25 个 20 m×20 m 的样方。在各个样方的四角及中心点均埋置 PVC 管作为角桩标记。用阿拉伯数字对 PVC 管依次编号,以左下角 PVC 管的标号为样方的名称。林下植物调查是在每个 20 m×20 m 的样方内各设置 5 个 2 m×2 m 的小样方,小样方设置在 20 m×20 m 样方的 2 条对角线的

四分位和中点处,调查小样方内出现的所有林下植物,记录其种名和株数。2 个样地的林分均属发育良好的亚热带常绿阔叶林,且立木平均胸径均偏小,植物幼苗数较多,均为增长型群落,尚处于进展演替的前期。其中麻竹坑样地乔木层的优势种为木荷(*Schima superba*)、鸭脚木(*Schefflera octophylla*),观音坐莲样地的优势种为木荷(*Schima superba*)、中华楠(*Machilus chinensis*)。

2.2 林冠开度的测定

林冠开度是基于 2 个 1 hm² 样地内每个 20 m×20 m 样方、共 50 个 400 m² 样方的观测数据,每个样方拍摄 5 张半球面影像,最终取其平均值作为林冠开度值。拍摄时在其样方中心和对角线四分位处用 Nikon 4500 CoolPix 数码相机外接 Nikkor FC-E8 鱼镜头转换器(广角为 183°,正投影)获取半球面林冠影像。拍摄时用相机内置的 Fisheye1 模式,并使相机与鱼镜头组合用三脚架置于离地面 1.6 m 的位置,保持镜头水平朝上,均以面朝磁北针方向拍摄半球面林冠影像。所有的照片都采用高分辨率(2 272×1 704 pixels)获取,并以 JPEG 图像格式保存(压缩比率 1:4)。拍照选在阴天或无风的天气,拍摄时间 07:00—09:00 和 16:30—18:30,以保证光照条件的适度和一致^[12,35]。所拍摄的林冠照片采用 Gap Light Analyzer 2.0 软件进行处理,分析时将每张照片所在样方的经纬度坐标及海拔高程作为样地参数输入设置。冠层影像分析后输出林冠开度、叶面积指数(Leaf Area Index, LAI)等参数。

2.3 α 多样性和重要值的计算

本研究采用的相关指标的计算公式如下:

Shannon-Weiner 多样性指数(H'):

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

Pielou 均匀度指数(E):

$$E = H' / \ln S.$$

林下植物的重要值:

$$\text{重要值}(IV) = \frac{\text{相对多度}(RA) + \text{相对频度}(RF)}{2}.$$

式中: P_i 为第 i 个物种的个体数在群落中的比例,即 $P_i = N_i / N$,其中 N_i 为第 i 个物种的个体数, N 为物种个体总数; S 为样方内物种数。本研究调查的林下植物包括灌木层及处于林间的乔木幼树,其相对盖度(RC)和相对显著度(RD)差异较大,为了更准确地反映各个林下植物的优势度,其重要值的计算仅采用相对多度(RA)和相对频度(RF)之和的平均

值表示。

2.4 数据统计分析

物种的组成和分布可反映在均匀度、多度、频度、偏度、峰度等方面,群落的物种多样性多以多样性指数(如 Simpson 指数和 Shannon-Weiner 指数)作为衡量其高低的重要指标,而物种数和个体数也可以直观地反映物种的组成和多样性。因此本研究将调查地所属的 50 个样方的林冠开度划分为 3 个梯度,并进一步分析不同梯度的林冠开度与上述各种指标的相关关系,以解释林冠开度对林下植物组成与多样性的影响。用相关性分析来检验林冠开度与个体数、物种数、多样性、均匀度、偏度和峰度的相关关系,用多响应置换过程(Multi-response permutation procedures, MRPP)检验不同林冠开度与林下植物分布的异质性,用指示种分析(Indicator species analysis, ISA)方法来检测林下植物对不同林冠开度梯度的指示作用。在进行指示种分析时,根据林冠开度的大小可划分为 3 个梯度:第 1 梯度代表低林冠开度($CO < 10\%$),第 2 梯度代表中等林冠开度($10\% \leq CO \leq 20\%$),第 3 梯度代表高林冠开度($20\% < CO < 30\%$);50 个 400 m² 样方中属于 1、2、3 梯度的分别为 12 个、29 个、9 个,且各梯度的样方空间分布呈不连续性,其林冠开度较大的($CO > 20\%$)样方多存在或发生过乔木树种的枯倒和断枝干扰。

物种的组成与重要值的计算均在 Microsoft Office Excel 软件中进行,物种优势度-多样性曲线、MRPP 检验和 ISA 均在多元统计软件 PC-ORD 6.0 上运行,而相关性分析均在 Statistica 8.0 中进行。

3 结果与分析

3.1 物种组成与多度

调查区样地林下植物群落垂直结构为 3 个层次,即草本层、灌木层和中间层,其中包括处于 3 个层次间的乔木幼苗。共有植物 161 种,隶属 69 科,129 属。种类上以大戟科(Euphorbiaceae)、蔷薇科(Rosaceae)、茜草科(Rubiaceae)表现为优势科,其植物种各占总种数的 8.1%,5%和 5%;其次是桑科(Moraceae)、紫金牛科(Myrsinaceae)、蝶形花科(Papilionaceae)、茶科(Theaceae),均有 6 种植物分布,各占总种数的 3.7%。生长型有 8 类,分别为草本、草质藤本、禾草类、蕨类、灌木、木质藤本、攀援灌木、乔木。其中蕨类、禾草类和草本的重要值、多度、密度都相对较大,如芒箕(*Dicranopteris pedata*)、

扇叶铁线蕨 (*Adiantum flabellulatum*)、黑莎草 (*Gahnia tristis*)等物种的重要值均大于 3.6。由于

调查物种较多,文中不再一一列出,其物种组成仅列出重要值较高($IV>2$)的物种,见表 1。

表 1 广东省银瓶山自然保护区群落水平的林下植物组成

Table 1 Composition of community-level understory species in Yinpingshan Nature Reserve of Guangdong

生长型 Growth form	种名 Species	多度 Abundance	密度/ (株·hm ⁻²) Density	频度 Frequency	重要值/% IV
草本 Herb	黑莎草 <i>Gahnia tristis</i>	47	940	20	3.7
草本 Herb	山菱 <i>Piper hancei</i>	59	1 180	7	2.3
草质藤本 Vine	玉叶金花 <i>Mussaenda pubescens</i>	27	540	12	2.2
禾草类 Graminoid	淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i>	67	1 340	7	2.5
禾草类 Graminoid	芒 <i>Miscanthus sinensis</i>	56	1 120	7	2.3
蕨类 Fern	芒箕 <i>Dicranopteris pedata</i>	1 027	20 540	22	28.3
蕨类 Fern	扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i>	502	10 040	30	16.2
蕨类 Fern	乌毛蕨 <i>Blechnum orientale</i>	69	1 380	19	4.1
蕨类 Fern	团叶鳞始蕨 <i>Lindsaea orbiculata</i>	53	1 060	10	2.6
蕨类 Fern	半边旗 <i>Pteris semipinnata</i>	33	660	11	2.2
灌木 Shrub	九节 <i>Psychotria rubra</i>	267	5 340	42	11.9
灌木 Shrub	豺皮樟 <i>Litsea rotundifolia</i> var. <i>oblongifolia</i>	197	3 940	30	8.6
灌木 Shrub	草珊瑚 <i>Sarcandra glabra</i>	75	1 500	18	4.1
灌木 Shrub	郎伞木 <i>Ardisia elegans</i>	42	840	15	2.9
灌木 Shrub	粗叶榕 <i>Ficus hirta</i>	17	340	13	2
木质藤本 Liana	山鸡血藤 <i>Millettia dielsiana</i>	60	1 200	12	3.0
木质藤本 Liana	锡叶藤 <i>Tetracera asiatica</i>	40	800	9	2.1
乔木幼苗 Tree seedling	海红豆 <i>Adenanthera pavonina</i>	39	780	10	2.2
攀援灌木 Climbing shrub	假鹰爪 <i>Desmos chinensis</i>	42	840	15	2.9
攀援灌木 Climbing shrub	肖菝葜 <i>Heterosmilax japonica</i>	38	760	12	2.4
乔木幼苗 Tree seedling	华润楠 <i>Machilus chinensis</i>	351	7 020	15	10.6
乔木幼苗 Tree seedling	广东刺柊 <i>Scolopia saeva</i>	24	480	15	2.5
乔木幼苗 Tree seedling	红车 <i>Syzygium rehderianum</i>	55	1 100	16	3.4
乔木幼苗 Tree seedling	亮叶猴耳环 <i>Pithecellobium lucidum</i>	34	680	19	3.2
乔木幼苗 Tree seedling	银柴 <i>Aporosa dioica</i>	25	500	15	2.5
乔木幼苗 Tree seedling	三叉苦 <i>Evodia lepta</i>	32	640	13	2.4

图 1 表明,样地中芒箕(*Dicranopteris pedata*)在多度上表现出绝对的优势,其次在多度上表现出明显优势的物种依次是扇叶铁线蕨(*Adiantum flabellulatum*)、华润楠(*Machilus chinensis*)、九节(*Psychotria rubra*)、豺皮樟(*Litsea rotundifolia* var. *oblongifolia*)。而该样地除上述 5 个物种外,其他 156 个物种多度的对数值在物种序上的变化趋势相对较为平缓,而物种序曲线趋势越倾斜或越急陡则表示物种的不均匀性程度越高^[36]。这说明该样地内林下植物物种分布相对均匀。

林下植物物种优势度-多样性曲线(图 1)还表明,虽然样地内林下植物物种分布相对均匀,但是不同林冠开度下林下植物的组成分布和多样性可能存在差异。因此根据林冠开度统计数据将其划分为 3 个梯度,即 1、2 和 3 级梯度,同时进行级间的两两配对(Pairwise comparisons)检验。用 MRPP 分析法对其进行检验,结果(表 2)显示,1 与 2 梯度($A =$

$0.040\ 754\ 72, P = 0.000\ 458\ 01$)、1 与 3 梯度($A = 0.098\ 619\ 28, P = 0.000\ 060\ 62$)之间的物种组成和多样性存在显著差异,且各级内同质性相对较高;2 与 3 梯度之间的物种组成和多样性则没有表现出显著差异,可能是因为 2 个梯度间的 CO 值比较接近导致的;从 MRPP 检验结果也可以看出,2 与 3 梯度间的 T 值绝对值是 3 个梯度配对中最小的,表示组间分离程度较低,且组内同质性也最低(T 值是表示组间分离程度的统计量,当 T 为负值时,其绝对值越大,则组间分离越强; A 值是描述组内同质性的一致性统计量^[37])。从统计的原始数据也可看出,虽然第 3 梯度 CO 值比第 2 梯度稍高,但其样方数相对较少且 $CO>23\%$ 的仅有 2 个样方。因此根据对本研究数据的整体考量及 MRPP 的检验结果可知:不同的林冠开度梯度下林下植被的分布和多样性均存在显著差异。

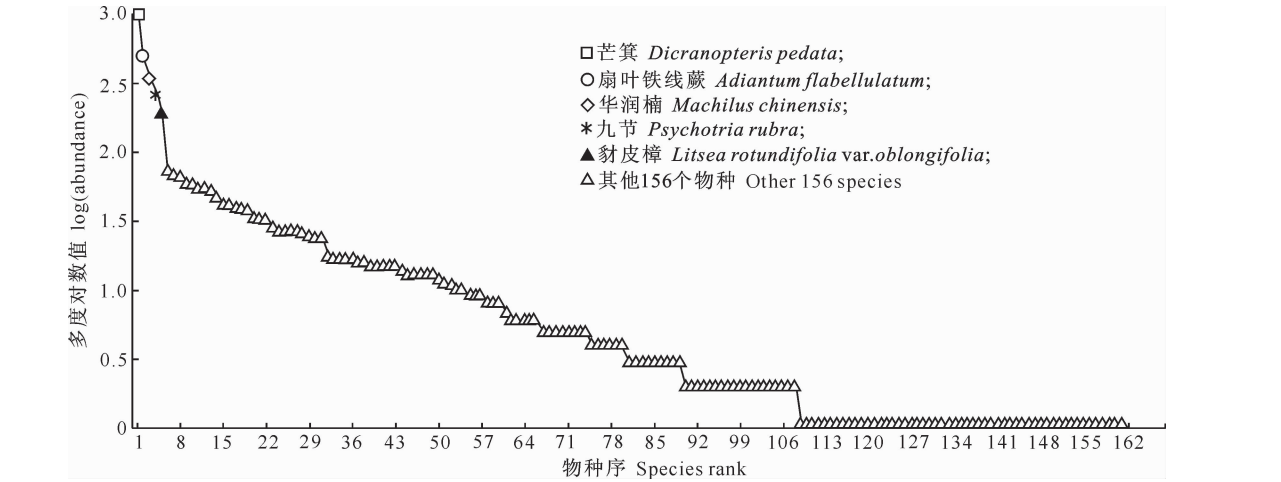


图 1 广东省东莞银瓶山自然保护区林下植物物种优势度-多样性曲线

Fig. 1 Dominance-diversity curve of understory plant species in Yinpingshan Nature Reserve of Guangdong

表 2 广东省银瓶山自然保护区不同林冠开度下林下植物组成和多样性的 MRPP 检验

Table 2 Multi-response permutation procedures (MRPP) for species composition and diversity under different canopy openness in Yinpingshan Nature Reserve of Guangdong province

配对比较 Pairwise comparison	<i>T</i>	<i>A</i>	<i>P</i>
2 vs 3	−0.397 925 88	0.002 592 27	0.283 722 24
1 vs 2	−5.716 593 35	0.040 754 72	0.000 458 01
2 vs 3	−7.210 538 62	0.098 619 28	0.000 060 62

注：*T* 值是表示组间分离程度的统计量；*A* 值是描述组内同质性一致性的统计量；*P* 值表示组间差异的显著性。
Note: *T* denotes separability between groups; *A* denotes homogeneity in a group; *P* denotes significant difference between groups.

3. 2 林冠开度与物种多样性的关系

图 2 为保护区样地林下物种多样性指标与林冠

开度的关系。

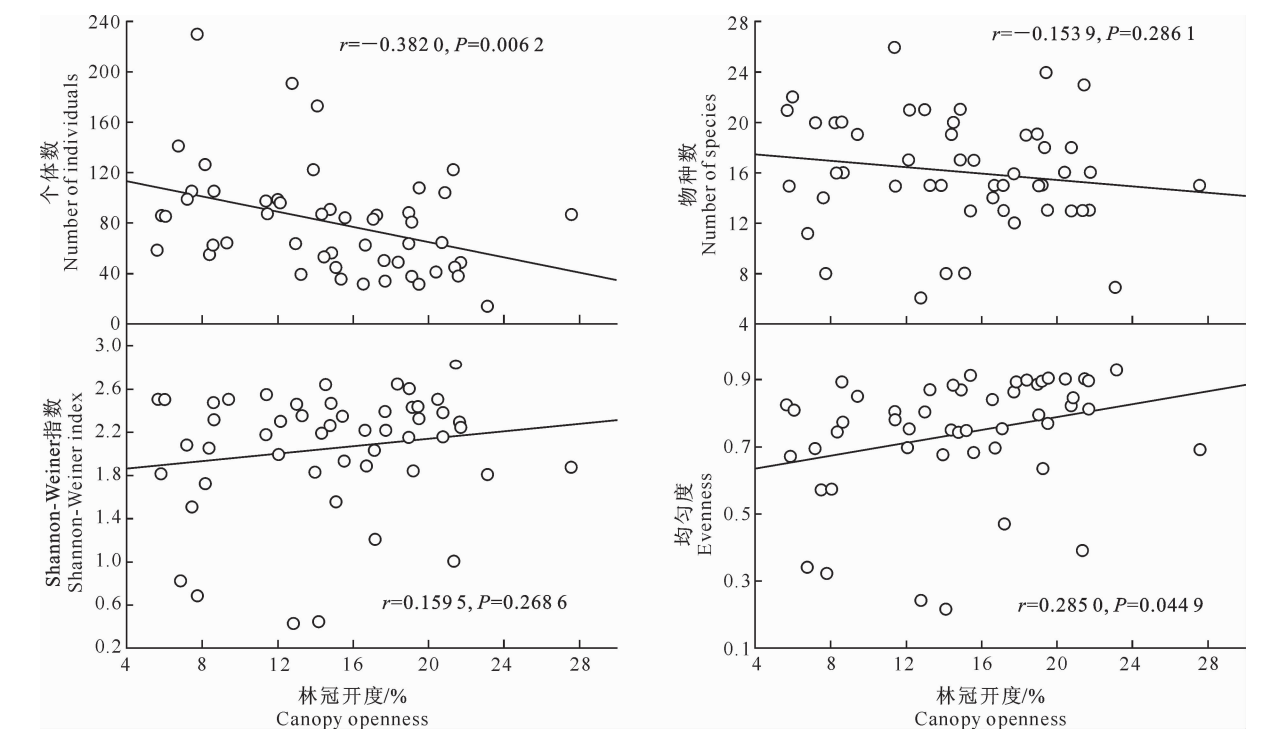


图 2 广东省银瓶山自然保护区林下物种多样性指标与林冠开度的关系

Fig. 2 Relationship of understory species diversity and canopy openness in Yinpingshan Nature Reserve of Guangdong

由图 2 可知,植物的个体数和物种数随林冠开度的增大而减少,呈直线负相关关系; Shannon-Weiner 多样性指数和均匀度随林冠开度的增大而增加,呈直线正相关关系。其中只有物种个体数与林冠开度梯度呈极显著负相关($P<0.01$),这可能是因为林下植物多为耐阴物种,随着林冠开度的增大,阴性植物的物种数、个体数逐渐降低导致的。均匀度与林冠开度梯度之间呈显著正相关($P<0.05$),这说明在本研究的林冠开度分级尺度下,随着林冠开度增大,其林下植物分布将趋于均匀化,均

匀度就越高。但 Shannon-Weiner 多样性指数随林冠开度的增大仅略为增加,两者相关关系不显著。

偏度和峰度与林冠开度的相关分析,也能反映出随林冠开度的增大,林下植物的分布趋向均匀性变化。由图 3 可知,在调查的林冠开度范围内,随林冠开度的增加偏度值由 10 逐渐减少到 6 左右,峰度值由 116 逐渐减少到 40 左右,这说明林下物种分布的偏度和峰度均随林冠开度的不断增大而减小($P<0.05$),也就是说物种越趋于正态分布,物种分布越趋向均匀性(正态分布的偏度为 0,峰度为 3)。

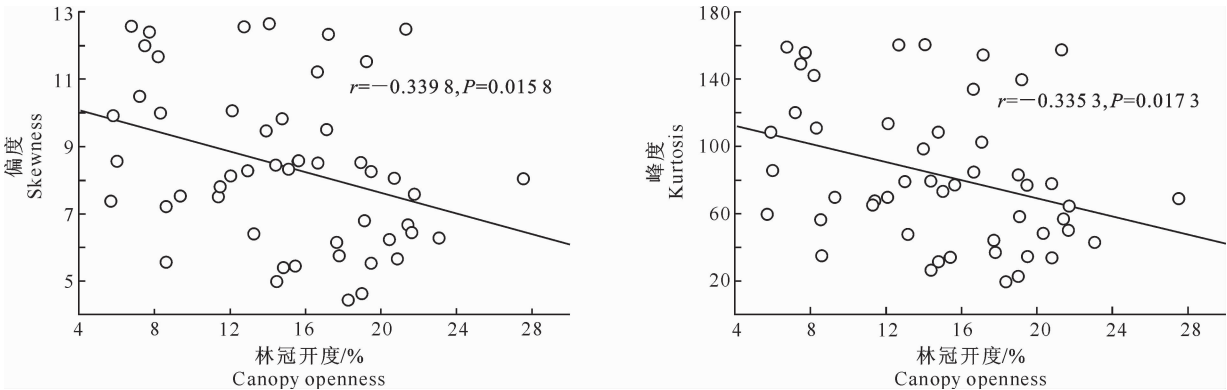


图 3 广东省银瓶山自然保护区林下物种分布的偏度和峰度与林冠开度的关系
Fig. 3 Relationship of understory species skewness and kurtosis with canopy openness in Yinpingshan Nature Reserve of Guangdong

3.3 不同林冠开度下的植物指示种

上述 MRPP 检验结果以及林冠开度与偏度、峰度的关系,揭示了林冠开度对林下植物分布的影响具有统计学意义,因此通过 ISA 就林下植物对 3 个林冠开度梯度的指示作用作进一步分析。ISA 分析结果(表 3)表明,有 6 种植物对第 1 梯度的林冠开度有显著的指示作用(指示值 >23 , $P<0.05$),其中肖菝葜(*Heterosmilax japonica*)、三叉苦(*Evodia lepta*)对第 1 梯度表现出极显著的指示作用(指示

值 >45 , $P<0.005$)。对第 3 梯度起显著指示作用的物种有 4 种(指示值 >22 , $P<0.05$),其中蒲桃(*Syzygium jambos*)表现出极显著的指示作用(指示值 >38 , $P<0.01$)。而对第 2 梯度则没有物种对其起显著的指示作用。这说明林下的某些物种只在某一林冠开度梯度下才会较多出现,对林冠开度的变化有较明显的反应,并能指示相似的冠层环境条件。而且林冠开度不同,林下的指示物种也不同,且林下植物的单个物种只能指示一种梯度的林冠开度。

表 3 广东省银瓶山自然保护区不同林冠开度下的植物指示种(指示值 >20)

Table 3 Indicator species (with indicator value >20) in understory plants under different canopy openness in Yinpingshan Nature Reserve in Guangdong

种名 Species	生长型 Growth form	林冠开度等级 Canopy openness class	指示值 Indicator value	P
肖菝葜 <i>Heterosmilax japonica</i>	攀援灌木 Climbing shrub	1	58.1	0.001
三叉苦 <i>Evodia lepta</i>	乔木幼苗 Tree seedling	1	45.1	0.002
亮叶猴耳环 <i>Pithecellobium lucidum</i>	乔木幼苗 Tree seedling	1	39.6	0.031
蒲桃 <i>Syzygium jambos</i>	乔木幼苗 Tree seedling	3	38.5	0.007
藤黄檀 <i>Dalbergia hancei</i>	木质藤本 Liana	3	33.4	0.018
李万蒲桃 <i>Syzygium levinei</i>	乔木幼苗 Tree seedling	1	33.3	0.005
郎伞木 <i>Ardisia elegans</i>	灌木 Shrub	3	33.0	0.064
广东刺柃 <i>Scolopia saeva</i>	乔木幼苗 Tree seedling	3	30.6	0.085
玉叶金花 <i>Mussaenda pubescens</i>	草质藤本 Vine	1	29.8	0.066

续表 3 Continued table 3

种名 Species	生长型 Growth form	林冠开度等级 Canopy openness class	指示值 Indicator value	P
山椒子 <i>Uvaria grandiflora</i>	木质藤本 Liana	3	25.4	0.036
假鹰爪 <i>Desmos chinensis</i>	攀援灌木 Climbing shrub	2	25.2	0.201
土茯苓 <i>Smilax glabra</i>	木质藤本 Liana	1	25.0	0.014
金钗凤尾蕨 <i>Pteris fauriei</i>	蕨类 Fern	1	23.8	0.023
桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>	灌木 Shrub	1	23.1	0.111
栓叶安息香 <i>Styrax suberifolia</i>	乔木幼苗 Tree seedling	3	22.3	0.154
华南蹄盖蕨 <i>Athyrium foliolosum</i>	蕨类 Fern	3	22.2	0.036
山橙 <i>Melodinus suaveolens</i>	木质藤本 Woody vine	2	21.3	0.115
刺果藤 <i>Byttneria aspera</i>	木质藤本 Liana	3	21.2	0.121
黑莎草 <i>Gahnia tristis</i>	草本 Herb	1	20.7	0.575
苏铁蕨 <i>Brainea insignis</i>	蕨类 Fern	1	20.0	0.077

注:林冠开度等级中 1 代表低林冠开度($<10\%$), 2 代表中等林冠开度($10\%\leq CO\leq 20\%$), 3 代表高林冠开度($20\%<CO<30\%$)。

Note: Canopy openness (CO) gradients; 1. $CO<10\%$; 2. $10\%\leq CO\leq 20\%$; 3. $20\%<CO<30\%$.

4 讨 论

4.1 不同林冠开度对林下植物组成分布和多样性的影响

本研究表明,在该调查区林冠开度梯度($0<CO<30\%$)下,林冠开度越大,林下植物分布的均匀性就越高,多样性随林冠开度的增大略有增加,为不显著相关。这与区余端等^[25]研究认为随着林冠开度的增大,地被植物的个体数、多样性均随之降低并不矛盾,因为地被植物并没有包括灌木及乔木幼苗等林下植物,且处于冠层最底层的多为喜阴植物,随着林冠开度的增大,林内的光照强度逐渐增强,不利于地被植物的生长。而刘少冲等^[38]从林隙梯度的尺度证明了更新层物种(乔木和灌木)的多样性随林隙的发育而逐渐减少,即随着林冠开度的减小而减少。所以林下植物多样性的变化是一个多种植被类型共同控制的复杂过程。本研究的林下植物包括了林分中的地被植物和乔木树种的幼苗;随着林冠开度的增加,乔木幼苗和林下地被植物的多样性变化呈不同方向变化,但整体物种数和个体数都逐渐减少,而其林下植物整体多样性呈增加趋势,物种分布也趋于均匀化,向正态分布演变。所以在林冠开度梯度为 $0\sim 30\%$ 时,林冠开度越大,越有利于处于演替前期的亚热带常绿阔叶林的更新和发展。

周东等^[39]对林窗尺度的研究表明,在天然辽东栎群落下,随着林窗面积的增加,乔灌层植被多样性表现出先增后减的趋势,草本层植被多样性随着林窗面积的减小呈增大趋势。而雷相东等^[40]和 Brosofske 等^[41]研究证明,天然林下植物多样性随着林分密度和林冠郁闭度的增大(随林冠开度的减

小)而减小。因此不同林分类型和不同的演替阶段、时间尺度,其林下植物多样性变化不尽相同。而林下植物的分布与多样性随林窗和林冠开度的变化均表现出规律性变化,如果将林窗/林隙大小与林冠开度的变化相对应,可为不同林冠开度下林下植物多样性的变化规律作出较全面的解释。而本研究并没有进行与较大尺度林冠开度的对比。

4.2 林下植物对林冠开度的指示作用

通过对林下植物和 1、2、3 梯度下林冠开度的指示种分析可知,有多个物种对 1、3 梯度的林冠开度起较好的指示作用,其中有 6 种植物对第 1 梯度有显著的指示作用,有 4 种植物对第 3 梯度起显著指示作用,而对第 2 梯度则没有起显著指示作用的植物种。这可能是因为第 2 梯度的林冠开度大小更接近于 3 组数值的中值,其林下的植被均对该梯度下的环境表现出适应性,没有个别物种对其表现强烈偏好。而第 1 和第 3 梯度的林冠开度可分别代表该样地冠层郁闭度较高和郁闭度较低 2 个极端,2 种差异显著的林冠开度容易形成差异显著的林下光环境,所以耐阴植物更偏好于郁闭度高的冠层结构,并对其林冠开度起指示作用;而喜光植物的偏好则正好相反。

本研究结果显示,肖菝葜(*Heterosmilax japonica*)、三叉苦(*Evodia lepta*)对第 1 梯度的林冠开度表现出极显著的指示作用,故认为这 2 种物种具有较高的耐阴性,对弱光环境表现出较强的适应性,并对第 1 梯度林冠开度及其相似的林下环境具有指示作用。蒲桃(*Syzygium jambos*)对第 3 梯度林冠开度表现出极显著的指示作用,因此认为该物种具有较强的喜光性,对较强的光环境、第 3 梯度林

冠开度及其相似的林下环境表现出较好的适应性。这种对不同林冠开度的显著的指示作用,即对不同光照条件的明显偏好,将对指导引种应用和生产经营具有重要意义。

【参考文献】

- [1] 张璐,苏志尧,陈北光.山地森林群落物种多样性垂直格局研究进展[J].山地学报,2005,23(6):736-743.
Zhang L,Su Z Y,Chen B G. Altitudinal patterns of species diversity in the montane forest communities;a review [J]. Journal of Mountain Science,2005,23(6):736-743. (in Chinese)
- [2] 岳明,任毅,党高弟,等.佛坪国家级自然保护区植物群落物种多样性特征[J].生物多样性,1999,7(4):263-269.
Yue M, Ren Y, Dang G D, et al. Species diversity of higher plant communities in Foping National Reserve [J]. Chinese Biodiversity,1999,7(4):263-269. (in Chinese)
- [3] Onaindia M, Dominguez I, Albizu I, et al. Vegetation diversity and vertical structure as indicators of forest disturbance [J]. Forest Ecology & Management,2004,195(3):341-354.
- [4] 孙东,朱纯,熊咏梅,等.林隙光照对广州市风景林林下植物分布的影响[J].华南农业大学学报,2011,32(4):63-66.
Sun D,Zhu C,Xiong Y M, et al. Effect of gap light factors on understory plant species distribution in urban scenic forests of Guangzhou [J]. Journal of South China Agricultural University,2011,32(4):63-66. (in Chinese)
- [5] 杨爱芳,韩有志,杨秀清,等.不同密度云杉林下草本植物多样性[J].浙江农林大学学报,2014,31(5):676-682.
Yang A F,Han Y Z,Yang X Q, et al. Diversity of understory herbs in *Picea* forests with different stand densities [J]. Journal of Zhejiang A&F University,2014,31(5):676-682. (in Chinese)
- [6] 吴亚丛,李正才,程彩芳,等.林下植被抚育对香樟人工林生态系统碳储量的影响[J].植物生态学报,2013,37(2):142-149.
Wu Y C,Li Z C,Cheng C F, et al. Effects of understory removal on forest carbon storage in *Cinnamomum camphora* plantation ecosystem [J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2013,37(2):142-149. (in Chinese)
- [7] 朱剑云,解丹丹,叶永昌,等.东莞低效荔枝林林下植被结构和多样性[J].中国生态农业学报,2011,19(3):682-687.
Zhu J Y,Xie D D,Ye Y C, et al. Understory vegetation community structure and diversity in low-value lichee(*Litchi chinensis* Sonn.) plantation in Dongguan of South China [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture,2011,19(3):682-687. (in Chinese)
- [8] Nilsson M,Wardle D A. Understory vegetation as a forest ecosystem driver:evidence from the northern Swedish boreal forest [J]. Frontiers in Ecology and the Environment,2005,3(8):421-428.
- [9] Boardman N K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants [J]. Annual Review of Plant Physiology,1977,28(1):355-377.
- [10] 段文标,王丽霞,陈立新,等.红松阔叶混交林林隙大小及光照对草本植物的影响[J].应用生态学报,2013,24(3):614-620.
Duan W B,Wang L X,Chen L X, et al. Effects of forest gap size and light intensity on herbaceous plants in *Pinus koraiensis*-dominated broadleaved mixed forest [J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2013,24(3):614-620. (in Chinese)
- [11] 边巴多吉,郭泉水,次柏,等.西藏冷杉原始林林隙对草本植物和灌木树种多样性的影响[J].应用生态学报,2004,15(2):191-194.
Bian Ba D J,Guo Q S,Ci B, et al. Effects of gap in primitive subalpine fir forest on diversity of herb and shrub in Tibet [J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2004,15(2):191-194. (in Chinese)
- [12] 区余端,苏志尧.粤北山地常绿阔叶林自然干扰后冠层结构与林下光照动态[J].生态学报,2012,32(18):5637-5645.
Ou Y D,Su Z Y. Dynamics of canopy structure and understory light in montane evergreen broadleaved forest following a natural disturbance in North Guangdong [J]. Acta Ecologica Sinica,2012,32(18):5637-5645. (in Chinese)
- [13] Zhu J,Matsuzaki T,Lee F, et al. Effect of gap size created by thinning on seedling emergency,survival and establishment in a coastal pine forest [J]. Forest Ecology and Management,2003,182(1):339-354.
- [14] Beaudet M,Brisson J,Messier C, et al. Effect of a major ice storm on understory light conditions in an old-growth *Acer-Fagus* forest:pattern of recovery over seven years [J]. Forest Ecology and Management,2007,242(2):553-557.
- [15] 陶建平,宋利霞.亚高山暗针叶林不同林冠环境下华西箭竹的克隆可塑性[J].生态学报,2006,26(12):4019-4026.
Tao J L,Song L X. Response of clonal plasticity of *Fargesia nitida* to different canopy conditions of subalpine coniferous forest [J]. Acta Ecologica Sinica,2006,26(12):4019-4026. (in Chinese)
- [16] Jennings S B,Brown N D,Sheil D. Assessing forest canopies and understorey illumination:canopy closure,canopy cover and other measures [J]. Forestry,1999,72(1):59-74.
- [17] 陈厦,桑卫国.暖温带地区3种森林群落叶面积指数和林冠开阔度的季节动态[J].植物生态学报,2007,31(3):431-436.
Chen X,Sang W G. Dynamics of leaf area index and canopy openness for three forest communities in the warm temperate zone of China [J]. Journal of Plant Ecology,2007,31(3):431-436. (in Chinese)
- [18] Endler J A. The color of light in forests and its implications [J]. Ecological Monographs,1993:2-27.
- [19] 李根柱,王贺新,朱教君.辽东山区长白落叶松叶面积指数和林冠开阔度的月动态[J].东北林业大学学报,2009,37(7):20-22.
Li G Z,Wang H X,Zhu J J. Monthly changes of leaf index and canopy openness of *Larix olgensis* in mountainous regions in east Liaoning province [J]. Journal of Northeast Forestry University,2009,37(7):20-22. (in Chinese)

- [20] 崔佳玉,曾焕忱,王永强,等. 银瓶山自然保护区阔叶林冠层结构与辐射消减效应 [J]. 西北林学院学报, 2015, 30(4): 45-49.
Cui J Y, Zeng H C, Wang Y Q, et al. Canopy structure and radiation attenuation in effects of broad-leaved forest in Yin-pingshan National Nature Reserve [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2015, 30(4): 45-49. (in Chinese)
- [21] 敬小丽,杜伟静,张璐,等. 南岭山地森林群落冠层结构与立木多度的关系 [J]. 中南林业科技大学学报, 2014, 34(5): 59-65.
Jing X L, Du W J, Zhang L, et al. Relationship between canopy structure factors and abundance of standing trees in Nanling mountain forest communities [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2014, 34(5): 59-65. (in Chinese)
- [22] 区余端,苏志尧. 粤北山地常绿阔叶林自然干扰后冠层结构与林下光照动态 [J]. 生态学报, 2012, 32(18): 5637-5645.
Ou Y D, Su Z Y. Dynamics of canopy structure and understory light in montane evergreen broadleaved forest following a natural disturbance in North Guangdong [J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(18): 5637-5645. (in Chinese)
- [23] 王丽霞,段文标,陈立新,等. 红松阔叶混交林林隙大小对土壤水分空间异质性的影响 [J]. 应用生态学报, 2013, 24(1): 17-24.
Wang L X, Duan W B, Chen L X, et al. Effects of gap size on the spatial heterogeneity of soil water in *Pinus koraiensis*-dominated broad-leaved mixed forest [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(1): 17-24. (in Chinese)
- [24] 区余端,苏志尧. 粤北山地常绿阔叶林自然干扰后冠层结构空间异质性动态 [J]. 植物科学学报, 2012, 30(3): 223-229.
Ou Y D, Su Z Y. Spatial heterogeneity dynamics of canopy structure in a montane evergreen broadleaved forest following a natural disturbance in north Guangdong [J]. Plant Science Journal, 2012, 30(3): 223-229. (in Chinese)
- [25] 区余端,王楚彪,苏志尧. 常绿阔叶林地表植被多样性自然干扰后的时空动态 [J]. 中南林业科技大学学报, 2015, 35(10): 18-25.
Ou Y D, Wang C B, Su Z Y. The temporal and spatial dynamics of ground vegetation diversity in evergreen broadleaved forest following a natural disturbance [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2015, 35(10): 18-25. (in Chinese)
- [26] 樊大勇,张旺峰,陈志刚,等. 沿林冠开度梯度的银杉幼树对光的适应性 [J]. 植物生态学报, 2005, 29(5): 713-723.
Fan D Y, Zhang W F, Chen Z G, et al. Acclimation of *Cathaya argyrophylla* to light across a gradient of canopy openness [J]. Acta Phytocologica Sinica, 2005, 29(5): 713-723. (in Chinese)
- [27] Mcguire J P, Mitchell R J, Moser E B, et al. Gaps in a gappy forest: plant resources, longleaf pine regeneration, and understory response to tree removal in longleaf pine savannas [J]. Canadian Journal of Forest Research, 2001, 31(5): 765-778.
- [28] 王安志,裴铁璠,金昌杰,等. 长白山阔叶红松林降雨截留量的估算 [J]. 应用生态学报, 2006, 17(8): 1403-1407.
Wang A Z, Pei T F, Jin C J, et al. Estimation of rainfall interception broad leaved korean pine forest in Changbai Mountain [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(8): 1403-1407. (in Chinese)
- [29] 夏富才,潘春芳,赵秀海,等. 长白山原始阔叶红松林林下草本植物多样性格局及其影响因素 [J]. 西北植物学报, 2012, 32(2): 370-376.
Xia F C, Pan C F, Zhao X H, et al. Influence of overstory on seasonal variability of understory herbs in Primary Broad-leaved Korean Pine Forest of Changbai Mountain [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2012, 32(2): 370-376. (in Chinese)
- [30] Calder I R. A stochastic model of rainfall interception [J]. Journal of Hydrology, 1986, 89(1): 65-71.
- [31] Siles P, Vaast P, Dreyer E, et al. Rainfall partitioning into throughfall, stemflow and interception loss in a coffee (*Coffea arabica* L.) monoculture compared to an agroforestry system with *Inga densiflora* [J]. Journal of Hydrology, 2010, 395(1): 39-48.
- [32] 王登峰,曹洪麟. 东莞市主要植被类型与生态公益林建设 [J]. 广东林业科技, 1999, 15(2): 22-27.
Wang D F, Cao H L. The major vegetation types and the development of ecological forest in Dongguan city [J]. Guangdong Forestry Science and Technology, 1999, 15(2): 22-27. (in Chinese)
- [33] 曾焕忱,李文斌,张建文,等. 广东东莞银瓶山自然保护区乡土木本植物资源及其引种潜力分析 [J]. 亚热带植物科学, 2013, 42(4): 345-349.
Zeng H C, Li W B, Zhang J W, et al. Indigenous woody plant resources and their introduction potential in Yin-pingshan Nature Reserve of Dongguan, Guangdong [J]. Subtropical Plant Science, 2013, 42(4): 345-349. (in Chinese)
- [34] 李志刚,曾焕忱,叶静文,等. 东莞银瓶山自然保护区蝶类群落的多样性 [J]. 生态学杂志, 2012, 31(9): 2385-2390.
Li Z G, Zeng H C, Ye J W, et al. Butterfly diversity in Yin-pingshan Nature Reserve of Dongguan, South China [J]. Chinese Journal of Ecology, 2012, 31(9): 2385-2390. (in Chinese)
- [35] Beaudet M, Messier C. Variation in canopy openness and light transmission following selection cutting in northern hardwood stands: an assessment based on hemispherical photographs [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2002, 110(3): 217-228.
- [36] Blackham G V, Webb E L, Corlett R T. Natural regeneration in a degraded tropical peatland, Central Kalimantan, Indonesia: implications for forest restoration [J]. Forest Ecology and Management, 2014, 324: 8-15.
- [37] Mccune B, Mefford M J. PC-ORD: Multivariate analysis of ecological data [M]. Version 4 for Windows: User's Guide. The United States of America: MjM Software Design, 1999: 184-209.

析 [J]. 生态学杂志, 2013, 32(5): 1127-1134.

Huang M C, Shi Y C, Wei X, et al. Point pattern analysis of rare and endangered plant *Camellia nitidissima* Chi [J]. Chinese Journal of Ecology, 2013, 32(5): 1127-1134. (in Chinese)

[25] 张 健, 郝占庆, 宋 波, 等. 长白山阔叶红松林中红松与紫椴的空间分布格局及其关联性 [J]. 应用生态学报, 2007, 18(8): 1681-1687.

Zhang J, Hao Z Q, Song B, et al. Spatial distribution patterns and associations of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(8): 1681-1687. (in Chinese)

[26] 郭垚鑫, 胡有宁, 李 刚, 等. 太白山红桦种群不同发育阶段的空间格局与关联性 [J]. 林业科学, 2014, 50(1): 9-14.

Guo Y X, Hu Y N, Li G, et al. Spatial pattern and spatial association of *Betula albosinensis* at different developmental stages at Taibai Mountain [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2014, 50(1): 9-14. (in Chinese)

[27] 张 震, 刘 萍, 丁 易, 等. 天山云杉林不同发育阶段种群分布格局研究 [J]. 北京林业大学学报, 2010, 32(3): 75-79.

Zhang Z, Liu P, Ding Y, et al. Distribution patterns of *Picea schrenkiana* var. *tianshanica* populations at different developmental stages in the western Tianshan Mountain, northwestern China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2010, 32(3): 75-79. (in Chinese)

[28] 闫海冰, 韩有志, 杨秀清, 等. 华北山地典型天然次生林群落的树种空间分布格局及其关联性 [J]. 生态学报, 2010, 30(9): 2311-2321.

Yan H B, Han Y Z, Yang X Q, et al. Spatial distribution patterns and associations of tree species in typical natural secondary mountain forest communities of Northern China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(9): 2311-2321. (in Chinese)

[29] 王 磊, 孙启武, 郝朝运, 等. 皖南山区南方红豆杉种群不同龄级立木的点格局分析 [J]. 应用生态学报, 2010, 21(2): 272-278.

Wang L, Sun Q W, Hao C Y, et al. Point pattern analysis of different age-class *Taxu chinensis* var. *mairei* individuals in mountainous area of southern Anhui Province [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(2): 272-278. (in Chinese)

(上接第 72 页)

[38] 刘少冲, 段文标, 冯 静, 等. 林隙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 S C, Duan W B, Fen J, et al. Effects of forest gap on tree species regeneration and diversity of mixed broadleaved Korean pine forest in Xiaoxing'an mountain [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2011, 22(6): 1381-1388. (in Chinese)

[39] 周 东, 刘国彬. 林窗对子午岭天然辽东栎群落林下植物多样性的影响 [J]. 中国农学通报, 2010, 26(22): 91-98.

Zhou D, Liu G B. Effects of forest gap on plant diversity of natural *Quercus liaotungensis* community in the Ziwuling Mountain of the Loess Plateau [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2010, 26(22): 91-98. (in Chinese)

[40] 雷相东, 唐守正, 李冬兰, 等. 影响天然林下层植物物种多样性的林分因子的研究 [J]. 生态学杂志, 2003, 22(3): 18-22.

Lei X D, Tang S Z, Li D L, et al. Stand variables affecting understory plant species diversity in natural forests [J]. Chinese Journal of Ecology, 2003, 22(3): 18-22. (in Chinese)

[41] Brososke K D, Chen J, Crow T R. Understory vegetation and site factors: implications for a managed Wisconsin landscape [J]. Forest Ecology and Management, 2001, 146(1): 75-87.