

山西太岳山油松群落对采伐干扰的生态响应

郭东罡^{1,2},上官铁梁^{1,*},白中科²,邵宏波^{3,4,*}

(1. 山西大学 太原 030006; 2. 中国地质大学(北京) 北京 100083;
3. 中国科学院烟台海岸带研究所 烟台 264003; 4. 青岛科技大学生命科学研究所 青岛 266042)

摘要:以太岳山的油松林为对象,选择受不同采伐干扰强度和恢复时间的4块样地,通过固定标准地群落的调查获得数据资料,选用丰富度指数、Simpson指数(λ)、Shannon-Wiener指数(H')、均匀度指数($E1$)和Jaccard、Sprentson两种相似性指数,研究油松林对不同采伐方式生态响应,探讨不同采伐干扰强度和恢复时间下油松林生物多样性变化和更新演替规律。研究结果表明:(1)受采伐干扰的样地中阳性植物的种类明显增多,随着恢复时间的增长,植物处于生长逐步旺盛、物种逐步丰富的阶段,其种类组成表现出由简单到复杂、由喜阳植物垄断到耐阴种类不断增多、种类由少变多的动态特征。(2)适度的择伐可以提高群落整体的多样性,但皆伐则降低了群落的综合物种多样性。(3)受相同择伐强度干扰后,群落之间保持了最高的相似性,皆伐干扰使群落环境有了本质的变化,与天然林的物种相似性最低。(4)受采伐干扰后形成的次生林内,恢复初期中更新幼苗幼树出现6个树种,主要以油松和辽东栎(*Quercus liaodungensis*)为主。天然林中的环境最有利于油松幼苗的生长,择伐后恢复初期18a间幼树数量最高,幼苗数量最低,皆伐后更新幼苗幼树数量最少,环境条件最不利于更新。

关键词:油松林;采伐干扰;生态响应

The ecological responses of *Pinus tabulaeformis* forests in Taiyue Mountains of Shanxi to artificial Harvesting

GUO Donggang^{1,2}, SHANGGUAN Tieliang^{1,*}, BAI Zhongke², SHAO Hongbo^{3,4,*}

1. Shanxi University, Taiyuan 030006, China

2. China University of Geosciences, Beijing 100083, China

3. Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, China

4. Institute of Life Sciences, Qingdao University of Science & Technology, Qingdao 266042, China

Abstract: The ecological responses of *Pinus tabulaeformis* to harvesting have been of great concern in forest ecological research in recent years. *Pinus tabulaeformis* forest plays an important role in forest regeneration ecology and forestry in warm temperate regions. However, the distribution range of the *Pinus tabulaeformis* forests has been continuously decreased together with the reduced productivity of the forest for the exportation due to the anthropogenic activities. The forest resources is at the edge of exhausting.

This paper studied the ecological responses of *Pinus tabulaeformis* forests to the harvesting. In addition, we investigated the diversity of *Pinus tabulaeformis* forests and the law of regeneration and succession under different disturbance intensity and time recovery using richness index, Simpson, Shannon-Wiener, Evenness indices, Jaccard, and Sprentson indicators. The objective of our study was to understand the characteristics, the diversity, and natural regeneration, in order to understand the fundamental conditions of forest community ahead and have a good knowledge of the characters of the plant community in this area, and provide theoretical basis for the protection of the diversity and the sustainable exploration.

Our results demonstrated that: (1) The species and the amount of community were influenced by harvesting. At the

基金项目:国家环境保护部“山西生物多样性研究”项目;中国科学院百人计划资助项目

收稿日期:2010-06-02; 修订日期:2010-10-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sgtl_55@163.com; shaohongbochu@126.com

initial stage of harvesting disturbance, sun plants increased observably, however, the species are richer gradually. The ingredients display the characters from the simplicity to complex, from the monopoly of sun plants to the increase of the species of shade plants. (2) Appropriate harvesting increased the diversity of the forest community, but clear harvesting decreased the diversity of the comprehensive species diversity. (3) After disturbance by the same harvesting, the highest similarity of species could be observed between communities. Clear harvesting changed the condition of communities thoroughly and the similarity was different from the natural forest. (4) Six regenerative species could be observed mainly including *Pinus abulaformis* and *Quercus liaodungensi* in the secondary forest disturbed by harvesting. The sapling amount reached the peak at the 18-year of harvesting *Pinus abulaformis* forest and reached its bottom after the artificial harvesting.

Key Words: *Pinus tabulaeformis* forests; harvesting disturbance; Ecological responses

采伐一直以来是林业生产和森林经营活动的重要组成部分，其对当地和周边地区甚至更大范围内的生态环境有较大影响^[1]。采伐干扰对森林生态系统的组成、结构和恢复影响一直是森林生态学领域关注的热点，也取得了大量的研究成果^[2-11]，但是油松群落对不同采伐干扰强度和恢复时间下物种多样性变化和更新演替规律报道较少。

油松林是华北地区温性针叶林的代表类型，油松是山西省最主要的造林树种之一，其在各山地都有分布，尤以太岳山主脊以东较为集中，其面积占林区森林面积的79.5%，占全省油松林的54.4%，故太岳山素有“油松之家”的美称。本文以太岳山的油松林为对象，研究油松林对不同采伐方式生态学响应，为本区生物多样性保护与持续利用提供理论依据，也为暖温带地区的森林植被恢复、封山育林、森林资源保护、自然保护区的科学评价及管理与建设等生产实践提供基础参考资料。

1 研究区域的自然地理概况及研究方法

1.1 研究区域的自然地理概况

研究样地设在山西太岳山森林经营局灵空山林场，地理位置为东经112°04'，北纬36°38'。样地分布在中山地段，坡度在20—35°，海拔高度为1600—1700 m。

该区属温带季风气候，年平均气温8.6℃，7月份最高气温为26℃，1月份最低气温-22℃，≥10℃的年积温3078℃。年平均降雨量550mm，无霜期约140d，生长季节较短，按10℃以上计算可达150d。土壤类型为山地褐土和山地淋溶褐土，平均厚度30—50 cm以上。研究地区属于暖温带落叶阔叶林地带，其中油松林和辽东栎林是其典型植被类型。林地主要以天然次生林为主。

1.2 研究方法

1.2.1 调查方法

植被调查采用样方法，样地设置在当地林业部门圈定的固定标准地中，根据采伐时间、采伐方式、样地生境的不同，设置4块调查样地进行取样，样地面积为1200m²。在每块样地设乔木层样方12个，面积为10m×10m；在每个乔木样方内按照对角线设灌木样方5个，面积为2m×2m；在每个灌木样方内设草本样方1至3个，面积为1m×1m；总计乔木样方48个，灌木样方240个，草本样方240个。记录每株乔木的种名、高度、胸径、基径、冠幅；灌木的种名、高度、多度和盖度（其中乔木树种高度小于3m、大于30cm的视为幼树归入灌木、小于30cm的视为幼苗归入草本）；草本的种名、平均高度和平均盖度；同时记录各样地的生境特征，如总盖度、各层分盖度、海拔、坡度、坡向、经纬度、土层厚度、枯枝落叶层厚度、腐殖质层厚度及人类活动影响等。同时采集样地内的植物标本，在实验室进行物种鉴定和分类。不同样地的环境特征见表1。

1.2.2 数据处理方法

本文选用丰富度指数、均匀度指数和多样性指数，采用乔灌草各物种重要值一起参与计算。

表1 调查样地的基本情况

Table 1 Basic factors for sample plots

样地编号 Plot No.	取样地点 Sampling plot	采伐方式 Harvesting methods	采伐时间 Harvesting time/a	海拔/m Elevation	坡度/(°) Slope degree	坡向 Slope aspect	土层厚度/cm Soil thickness	枯枝落叶层厚度/cm Litter layer	腐殖质层厚度/cm Humus layer
I	五龙川	未伐地	-	1662	30	W	30	4	3
II	猫尾川	择伐	1990	1641	30	W	40	3—9	3
III	转牛沟	择伐	1998	1608	35	W	35	3	4
IV	关福沟	皆伐	1990	1637	30	W	40	0	0

样地 II 和 III 择伐强度均为 50% 样地 I 未采伐, 设为对照

计算公式如下:

$$\text{乔木层重要值} (IV) = [\text{相对高度} (Hr) + \text{相对多度} (Dr) + \text{相对优势度} (Pr)] / 3$$

$$\text{灌木层重要值} (IV) = [\text{相对高度} (Hr) + \text{相对盖度} (Cr)] / 2$$

$$\text{草木层重要值} (IV) = [\text{相对高度} (Hr) + \text{相对盖度} (Cr)] / 2$$

本文选取以下指数进行分析:

①丰富度指数

$$R = S \quad (1)$$

②多样性指数

$$\text{Simpson 指数} \quad \lambda = \sum_{i=1}^s \frac{Ni(Ni - 1)}{N(N - 1)} \quad (2)$$

$$\text{Shannon-Wiener 指数} \quad H' = - \sum_{i=1}^s \frac{Ni}{N} \ln \left(\frac{Ni}{N} \right) \quad (3)$$

③均匀度指数

$$E_1 = \frac{H'}{\ln S}$$

$$E_5 = \frac{1/\lambda - 1}{e^{H'} - 1} \quad (4)$$

式中 S 为每一样方的物种总数; N 为 S 个种的全部重要值之和; Ni 为第 i 个种的重要值。

④样地总体多样性测度

$$D = D_1 + D_2 + D_3 \quad (5)$$

式中 D 为样地总体多样性指数; D_1 、 D_2 、 D_3 分别为乔木层、灌木层、草本层的多样性指数。

⑤样地物种相似性测度

对于样地的相似性, 用相似性系数来比较不同样地物种的相似性。相似性系数的计算有多种形式, 但通常采用 Jaccard 指数和 Sorenson 指数的公式, 计算不同样地物种相似性:

$$C_i = C / (A + B - C) \times 100\% \quad (6)$$

$$C_s = 2C / (A + B) \times 100\% \quad (7)$$

其中 A 和 B 为仅有一个物种出现的样地数, C 为两物种均出现的样地数。

2 结果与分析

2.1 群落物种组成对不同采伐方式的响应

2.1.1 群落的种类组成

根据 4 块样地调查的结果, 共有维管植物 101 种, 分隶属于 39 科 78 属。其中有蕨类植物 1 科 1 属 1 种, 裸子植物 1 科 1 属 1 种, 被子植物 37 科 76 属 99 种。

由表 2 可见, 对照样地 I 的物种数为 47 种, 相对最低, 其中乔木层树种单一, 只有油松出现, 林下灌木大多为金花忍冬 (*Lonicera chrysanthra*) 等耐阴物种。草本层种类相比采伐样地 I 种类最少; 在择伐样地 II 和样地 III

中,乔木层出现了辽东栎、鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)等入侵树种,灌木层和草本层的物种数也相对较高;皆伐样地IV中,由于受干扰最大,在经过18a的次生演替后,灌木层物种数最少,草本层物种数最多,且大部分为阳性物种。

(1) 草本层物种消长动态

在对照样地I天然油松林群落中,油松为绝对优势种,乔木层中几乎没有其他树种,天然油松林径级最高可达100cm,平均胸径88.9cm,处于成熟林阶段,群落内覆盖度达到85%,群落处于相对稳定的环境当中。选择坡度、坡向、海拔等环境因子均与样地I相似的3块不同时期受不同强度采伐干扰的样地II、III、IV,作出与对照样地I相对比草本层物种的消长动态(表3)。

从表3中可以看出,样地II为1990年择伐,其50%的植株被采伐,与对照相样地相比有7个物种消失,其中以耐阴物种为主,如窃衣、辽东栎幼苗、鸡腿堇菜和斑叶兰等;有11种草本植物侵入群落并定居,多为阳性物种,如山蒿、北京隐子草和委陵菜等。样地III为1998年强度为50%的择伐,至今10a的恢复期,与对照样地相比有12个物种消失,其中大部分为耐阴物种,增加物种为13种,与样地II一样也是以阳性的物种为主。这主要是因为通过择伐,使乔木层的覆盖度下降,草本层处于光照良好的生境条件下,因而使一些阳性的草本植物首先进入群落,而一些耐阴的草本植物在没有上层植被的良好荫庇的条件下也就不能在群落中生存。

样地II择伐与样地III采伐强度相同,从择伐的时间上看,前者比后者早采伐8a,在次生演替的过程中,样地II在此时期,灌木和乔木幼树的盖度明显增高,灌木层和草本层覆盖度平均升高15%,阳性物种难以在群落中定居下来,而耐阴物种尚未大量迁入到群落之中,草本植物表现为喜阳性物种与耐阴物种并存的交替时期,随着群落恢复期的延长,就会有大量的耐阴或广生态幅的草本植物(如:披针叶苔草等)在群落的草本层中逐步表现出较强的优势,如披针叶苔草的重要值为0.249,为群落最高,耐阴植物野青茅的重要值为0.1,仅次于披针叶苔草,阳性物种茜草的重要值仅为0.052,山蒿的重要值为0.074;在样地III的草本层中,阳性植物仍占据着优势地位,如披针叶苔草的重要值为0.2,茜草的重要值仅为0.139,山蒿的重要值为0.183,而野青茅的重要值仅为0.052。这表明在1990年择伐过的样地II中,阳性植物将逐渐被耐阴植物所替代,随着演替进程的推进,草本植物中耐阴植物所占比例也将逐步加大。

在皆伐样地IV中,皆伐后群落的生境特征与天然林形成明显的差异,天然林中的乔木层发达,覆盖度达到85%以上,下层的草本植物处于荫庇程度较高的生境条件下;皆伐之后的样地形成次生裸地,没有乔木和灌木植物的覆盖,群落的生境特征表现为光照条件良好,温度变化频繁,土壤持水力降低等。在这种生境条件剧烈变动的情况下,对照样地中的有些草本植物不能适应新的环境,在恢复过程中首先从群落中消失。研究表明:与对照样地I相比,样地IV中有15个物种消失,而新增加了33个物种,消失和增加的物种数均高于样地II和III,其原因主要是乔木层的覆盖度高为耐阴植物创造良好的生境条件,群落中水分蒸散强度低,土壤持水力强,有利于耐阴植物的定居。皆伐后土壤保持水分的能力降低,裸地上光照强烈,平均含水量明显降低,因此,玉竹、窃衣、鸡腿堇菜、双花堇菜等耐阴喜湿的物种失去了适宜的生存条件,从群落中消失;相反,更多的阳性植物如华北耧斗菜、山西马先蒿、蒲公英、车前、野艾蒿、华北蓝盆花等补充进来并获得定居,统计表明皆伐样地中阳性物种占有绝对优势,占该样地物种总数的89%,其盖度达到65%。

(2) 灌木层物种消长动态

表4表明,样地II、样地III和样地IV中,都消失的种为金花忍冬和珍珠梅,都增加的种为多花栒子木、山蒿、榛子和油松幼树,增加的这些种大多为喜阳的物种。土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)、黄刺玫、伞花胡颓

表2 不同样地种类成分统计(种)

Table 2 The statistical chart about the ingredients of the different plots

样地 Plot	乔木 Tree	灌木 Shrub	草本 Herb	合计 Total
I	1	14	32	47
II	3	22	36	61
III	2	13	34	49
IV	1	9	51	61

表3 不同采伐方式和时间草本植物种类的消长动态比较

Table 3 The dynamic fluctuation comparison between different patterns of harvesting and time for herbaceous species in herb layer

1990年择伐样地Ⅱ Appropriated harvesting plot Ⅱ in 1990			1998年择伐样地Ⅲ Appropriated harvesting plot Ⅲ in 1998			1990年皆伐样地Ⅳ Clear harvesting plot Ⅳ in 1990		
消失	Disappear	增长 Increase	消失	Disappear	增长 Increase	消失	Disappear	增长 Increase
美蔷薇	野蒜		东方草莓	野蒜		东方草莓		鼠鞠草
辽东栎幼苗	日本续断		大火草	日本续断		穿龙薯蓣		野蒜
鸡腿堇菜	土庄绣线菊幼苗		鸡肠草	山蒿		石沙参		山蒿
灰栒子幼苗	山野豌豆		华北耧斗菜	瓣蕊唐松草		鸡肠草		萎陵菜
苍术	山蒿		蓬子菜	北京隐子草		华北耧斗菜		瓣蕊唐松草
窃衣	委陵菜		美蔷薇	野艾蒿		茜草		北京隐子草
斑叶兰	瓣蕊唐松草		辽宁栎幼苗	蕨		双花堇菜		华北蓝盆花
	大叶三七		鸡腿堇菜	华北蓝盆花		玉竹		南山堇菜
	火绒草		灰栒子幼苗	南山堇菜		美蔷薇		野艾蒿
	北京隐子草		早开堇菜	胡枝子		辽宁栎幼苗		车前
	鼠鞠草		窃衣	筋骨草		鸡腿堇菜		苦苣菜
			斑叶兰	密花香薷		灰栒子幼苗		达乌里胡枝子
				毛建草		斑叶兰		毛连菜
						糙苏		石竹
						窃衣		朝天委陵菜
-7	+11		-12	+1	+13	-15	+33	+18
+4								

重复的物种,学名仅标明1次;依次为:美蔷薇 *Rosa bella*,辽东栎幼苗 *Quercus wutaishanica*,鸡腿堇菜 *Viola acuminata*,灰栒子幼苗 *Cotoneaster acutifolius*,苍术 *Atractylodes lancea*,窃衣 *Torilis scabra*,斑叶兰 *Goodyera schlechtendaliana*,野蒜 *Allium macrostemon*,日本续断 *Dipsacus japonicus*,土庄绣线菊幼苗 *Spiraea pubescens*,山野豌豆 *Vicia amoena*,山蒿 *Artemisia brachyloba*,委陵菜 *Potentilla chinensis*,瓣蕊唐松草 *Thalictrum petaloideum*,大叶三七 *Panax pseudo-ginseng* var. *japonicus*,火绒草 *Leontopodium leontopodioides*,北京隐子草 *Cleistogenes hancei*,鼠鞠草 *Gnaphalium hypoleucum* var. *hypoleucum*,东方草莓 *Fragaria orientalis*,大火草 *Anemone tomentosa*,鸡肠草 *Herba centipedae*,华北耧斗菜 *Aquilegia yabeana*,蓬子菜 *Galium verum*,早开堇菜 *Viola prioantha*,野艾蒿 *Artemisia lavandulaefolia*,蕨 *Nephrolepis auriculata*,华北蓝盆花 *Scabiosa tschiliensis*,南山堇菜 *Viola chaerophylloides*,胡枝子 *Lespedeza bicolor*,筋骨草 *Ajuga ciliata*,密花香薷 *Elsholtzia densa*,毛建草 *Dracocephalum rupestre*,穿龙薯蓣 *Dioscorea nipponica*,石沙参 *Adenophora polyantha*,茜草 *Rubia cordifolia*,双花堇菜 *Viola biflora*,玉竹 *Polygonatum odoratum*,糙苏 *Phlomis umbrosa*,萎陵菜 *Potentilla aiscolor*,车前 *Plantago asiatica*,苦苣菜 *Sonchus oleraceus*,达乌里胡枝子 *Lespedeza Formosa*,毛连菜 *Picris hieracioides*,石竹 *Dianthus chinensis*,朝天委陵菜 *Potentilla supina*,山西马先蒿 *Pedicularis shansiensis*,白头翁 *Pulsatilla chinensis*,柳叶菜科 *Onagraceae* sp.,三脉紫菀 *Aster ageratoides*,野苜蓿 *Medicago falcata*,地丁 *Viola philippica*,扁茎黄芪 *Nogra guangxiensis*,秦久 *Gentiana macrophylla*,蒲公英 *Taraxacum mongolicum*,狼尾草 *Pennisetum alopecuroides*,水杨梅 *Geum aleppicum*,花锚 *Halenia corniculata*,梅花草 *Parnassia palustris*,铁苋菜 *Acalypha australis*,茺 *Caryopteris divaricata*,水蔓菁 *Veronica linariifolia*,紫羊茅 *Festuca rubra*,小花草玉梅 *Anemone rivularis* var. *flore-minore*

子(*Elaeagnus umbellata*)等物种在采伐样地中都存在。另外灌木层消失物种数与新增物种数比草本植物明显少,这可能与灌木植物多年生的生活习性有直接的关系。

表4 不同采伐方式和时间灌木种类的动态消长比较

Table 4 The dynamic fluctuation comparison between different patterns of harvesting and time for herbaceous species in shrub layer

1990年择伐样地Ⅱ Appropriated harvesting plot Ⅱ in 1990		1998年择伐样地Ⅲ Appropriated harvesting plot Ⅲ in 1998		1990年皆伐样地Ⅳ Clear harvesting plot Ⅳ in 1990	
消失 Disappear	增长 Increase	消失 Disappear	增长 Increase	消失 Disappear	增长 Increase
金花忍冬	多花栒子木	灰栒子	多花栒子木	灰栒子	山蒿
珍珠梅	山蒿	沙梾	山蒿	沙梾	榛子
	陕西莢迷	毛榛子	榛子	辽东栎幼树	沙棘
	桦木幼树	三裂绣线菊	暴马丁香	毛榛子	多花栒子木
	葱皮忍冬	金花忍冬	油松幼树	虎榛子	油松幼树
	榛子	珍珠梅		三裂绣线菊	
	鹅耳枥幼树			金花忍冬	
	胡枝子			美蔷薇	
	山刺梅			珍珠梅	
油松幼树			甘肃山楂		
-2	+10	-6	+5	-10	+5
+8		-1			

金花忍冬 *Lonicera chrysanthra*, 珍珠梅 *Sorbaria sorbifolia*, 多花栒子木 *Cotoneaster multiflorus*, 山蒿 *Artemisia brachyloba*, 陕西莢迷 *Viburnum schensianum*, 桦木幼树 *Betula platyphylla*, 葱皮忍冬 *Lonicera ferdinandii*, 榛子 *Corylus heterophylla*, 鹅耳枥幼树 *Carpinus turczaninowii*, 胡枝子 *Lespedeza bicolor*, 山刺梅 *Rosa xanthina*, 油松幼树 *Pinus tabulaeformis*, 灰栒子 *Cotoneaster acutifolius*, 沙梾 *Swida bretschneideri*, 毛榛子 *Corylus mandshurica*, 三裂绣线菊 *Spiraea trilobata*, 暴马丁香 *Syringa reticulata* var. *amurensis*, 辽东栎幼树 *Quercus wutaishanica*, 虎榛子 *Ostryopsis davidiana*, 美蔷薇 *Rosa bella*, 甘肃山楂 *Crataegus kansuensis*, 沙棘 *Hippophae rhamnoides*

在对照样地Ⅰ中,乔木层油松的覆盖度为85%,灌木层的光照强度较低,灌木层覆盖度只有35%左右,常见种类主要有金花忍冬、珍珠梅等。样地Ⅱ与样地Ⅰ相比增加了10种灌木,与其它样地相比灌木种类增加最多,但消失的种类最少,仅为金花忍冬、珍珠梅2种。在择伐后的18a中,群落的生境条件不断发生变化,群落的覆盖度由一开始择伐后的较低,逐步恢复到较高的水平,在这个过程当中,群落中灌木层种类的组成和分布的变化十分明显。择伐样地Ⅱ中灌木层种数最多,达到了22种。另外桦木幼树、鹅耳枥幼树等入侵树种随着演替的进展,个体数量明显增加。择伐样地Ⅲ与对照样地Ⅰ相比,灌木种类增加了5个,有6个物种消失,这与其处于次生演替的初级阶段有关系。在样地Ⅲ中,灌木层的覆盖度达到65%以上,但是由于其受采伐干扰后,没有样地Ⅱ恢复演替的时间长,也由于灌木植物本身的生活习性,其种数较样地Ⅱ少,也没有出现桦木和鹅耳枥等幼树的入侵。相对于样地Ⅰ,样地Ⅳ灌木物种消失的最多,为10种,而增加的全部为阳性物种,如沙棘、山蒿等。

从总体来看,在未受采伐干扰的天然油松林中,乔木层覆盖度最高,灌木的种数和盖度则较低,分别为14种和30%。在采伐干扰的样地中,群落生境因子如水分、光照等发生了变化,灌木层物种的生态类型也随之改变,其中阳性物种无论种类还是优势度均高于对照样地,一些种类如山蒿、多花栒子木等是在受到采伐干扰后入侵定居的。

样地Ⅱ和样地Ⅲ相比,在恢复演替过程中,乔木层覆盖度不断加大,群落内的光照强度随着不断减弱,对光环境改变敏感的种群如暴马丁香等,由于不能忍受光照不足的胁迫而从群落中退出,胡枝子和葱皮忍冬等适应性强和较耐阴物种会入侵到群落中,成为灌木层的优势种群。由此表明,随着择伐后的演替进展,乔木层植物的密度、高度、覆盖度不断提高,群落的光照和水分条件不断变化,促使灌木种类发生更替,耐阴喜湿的种类增加,生长旺盛,盖度加大,喜阳植物逐步从群落中退出,生态幅广及耐阴性强的种群在群落中逐步表现出较强的优势,成为灌木层的优势层片。

皆伐对群落的破坏程度最大,乔木层完全消失,成为次生裸地,群落环境发生了根本性改变,生境条件的特点是光照强度大,土壤持水能力差,土壤肥力低,地表径流增加,温度的日较差和年较差大,空气流动性大,风力增强。在上述生境条件下,乔木和灌木种群的入侵和定居受到制约,群落更新速度慢,在皆伐样地上调查发现油松幼苗67株/ hm^2 ,灌木种类也十分单调,在仅有的少数种群中喜阳植物沙棘和山蒿表现出明显优势,重要值分别达到0.5和0.376。

2.1.2 群落的物种多样性

物种多样性既是群落组织水平的生态学特征,它是生境中物种丰富度及均匀性的一个重要指标,体现了群落的结构特征、组织水平、发展阶段、稳定程度和生境差异等。本文采用丰富度指数、Simpson指数(λ)、Shannon-Wiener指数(H')、均匀度指数($E1$)测度4块样地的群落物种多样性。

(1) 草本层物种多样性动态

草本层的种类组成、数量和空间分布等均受到群落中乔木层和灌木层的影响。采伐后的不同恢复阶段,在群落草本层的结构特征、种类组成、种群分布格局和群落环境等方面表现出明显的差异。

上述差异,导致草本层的Shannon-wiener指数(H' 值)在不同样地中的差异性。图1可以看出,样地I的 H' 值最低,主要是由于其他样地在受到采伐干扰后,群落内的光照和水分条件产生变化,引起草本层物种和数量发生变化,阳性和广生态幅的种类不断侵入并定居,并成为优势种群,从而使多样性指数随之升高。

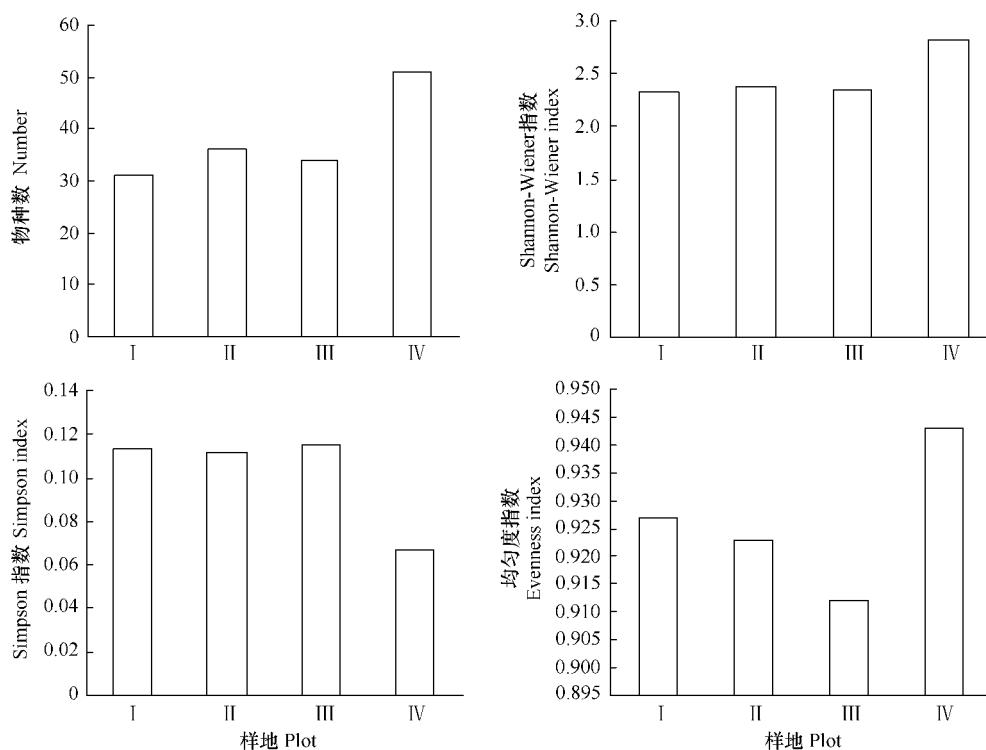


图1 草本层物种多样性与均匀度指数动态

Fig. 1 The diversity of herb layer's species and the dynamic change of evenness index

样地Ⅲ经过10a的恢复,乔木层和灌木层的盖度比择伐初期发生了明显变化,导致群落环境的光照强度降低,水分的蒸散速度减弱,阳性植物逐步被耐阴湿的种类替代,草本植物种类及数量减少,致使物种多样性指数降低。而样地Ⅱ与样地Ⅲ相比较,物种多样性指数又有所升高。样地Ⅱ经过18a的恢复,群落总盖度仅比样地Ⅰ降低10%,下层植物的生境荫庇程度较高,耐阴喜湿的植物种类比样地Ⅲ明显增多,均匀度指数与样地Ⅲ相比有所增加,因此 H' 值较样地Ⅲ又有所回升。

样地Ⅳ草本植物的 H' 值明显高于其它样地,这是因为样地内乔木层覆盖度较低,光照充足,生境条件较

为均匀,有利于更多阳性草本植物种类生存,因此,其 H' 值最高。

从图 1 中可以看出,样地 I 中草本植物的均匀度指标较高,由此表明,乔木树种的密度、高度、覆盖度,对下层植物生境条件影响程度比较均匀,草本植物的均匀度指最高。样地 II 均匀度指标处于较低的水平,则是由于乔木层的覆盖度较样地 I 低 10%,群落中荫庇条件不如样地 I 均匀,所以其均匀度有所降低。不同样地草本层种类的分布表现出各的独特性,其差异主要表现在对水分和光照的不同需求上,阳性草本植物分布在光照充分的地段,而耐阴植物则主要分布在光照强度弱和光照时间短的地段。样地 III 的均匀度指标比样地 II 低,是由于入侵灌木和乔木的幼树尚未形成完备的覆盖层,对草本植物种类和分布的影响仍较为明显,阳性植物成集群斑块状分布林内阳光充沛地段,耐阴的草本种类则以乔木的覆盖为遮蔽,主要分布在树冠下,其种类也有所减少,因而表现出均匀度指数低的特征。样地 IV 中草本植物的均匀度指数表现出上升的势态,这与采伐次生裸地上光照、水分、温度较均匀相吻合,即阳性植物种类丰富,分布均匀。

研究表明,各样地草本植物物种多样性指数随着采伐方式不同和恢复期的延长而表现出明显生态响应,样地 I 的各种指数均维持较稳定势态;样地 III 至样地 IV 的 Shannon-wiener 指数 (H') 和均匀度指数 ($E1$) 均呈现逐渐上升的趋势,即样地 III < 样地 II < 样地 IV,与其相对应的 Simpson 指数 (λ) 则呈现出:地 III > 样地 II > 样地 IV。

(2) 灌木层的物种多样性和均匀度指数动态

图 2 可以看出,在采伐干扰的作用下,灌木植物的多样性指数的变化幅度较大。由于样地 II 的生态资源较充分,种间及个体间的竞争不明显,种类及个体数量增多,体现出物种多样性指数最高;样地 III 的灌木种类处于动态变化期,表现在种类组成及个体数量两个方面,在种类组成方面一些耐阴种类被淘汰,多样性指数表现出下降的特征。样地 IV 的多样性指数最低,主要是由于样地 IV 受到皆伐干扰后,林下的耐阴种类失去生存条件,被阳性草本种类所替代;乔、灌木种类因皆发使耐阴的种类丧失,而阳性种类又缺少繁殖体得不到更新。

从灌木层的均匀度指数来看,样地 I 耐阴灌木种类较为丰富,乔木层覆盖度高,林内生境相对均一,灌木层的物种均匀度指数也较高。在伐后的次生演替过程中,灌木层的均匀度指数发生了明显动态变化,调查发现样地 II 的恢复期较长,群落环境有趋于中生化的态势,如光照、土壤水分趋近于样地 I,因而,灌木层均匀度指数略为降低。样地 III 的恢复期较短,乔木层的覆盖度较低,群落环境有趋于旱化的态势,样地 I 中出现的多数耐阴种类由于不能适应环境的改变而被淘汰,对光照条件要求较高,耐性较强的阳性或广生态幅灌木种类增加,因此其均匀度指数低于样地 II。样地 IV 虽然与样地 III 的恢复期相同,但是前者为油松林皆伐形成的次生裸地,与样地 I 的群落环境有本质的区别,群落环境完全表现为旱化性质,光照充足,土壤水分条件差,含蓄水肥的功能减弱,乔、灌木种类的繁殖体生存和定居较难,仅在易积水地段有少量灌木分布,坡度较大的地段分布少,因此均匀度指数最低。

(3) 乔灌草植物综合的物种多样性和均匀度指数动态

在太岳山油松林受择伐干扰后的不同演替阶段,油松仍然在群落中占有绝对优势的地位,其个体数量及分布等对灌木和草本植物产生较明显的影响。草本植物的种类组成受到乔木与灌木的种类组成、密度、高度、覆盖度的影响,灌木又受到乔木层的影响,彼此间还存在着相互作用,因而物种多样性指数及群落均匀度指数也有着相互的联系。

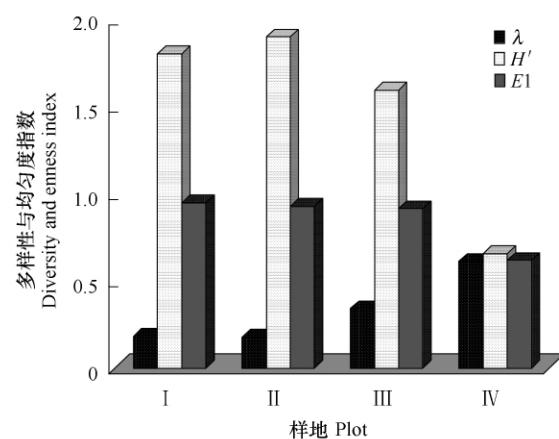


图 2 灌木层植物多样性与均匀度指数动态

Fig. 2 The diversity of shrub layer and the dynamic change of evenness index

从表5可以看出:与样地I相比,择伐18a后群落Shannon-wiener指数(H')和均匀度指数(EI)都有所提高;择伐10a后群落 H' 值为1.368,对照样地I H' 值为1.373,虽然有所降低,但是整个群落有着很高的均匀度;皆伐降低了群落物种多样性,明显增加了群落中阳性种群的种群数量而降低了耐荫种群的种群数量。

皆伐后,由于林下环境的剧烈变化,使生境条件向极端化转变,降低了其异质性,有可能威胁原林下阴生植物的生存。在巨变后的生境条件下就有可能

导致某些阳性物种的种子库或繁殖体源的改变,而使林下耐荫物种呈消退趋势。群落这种变化是通过组成群落的乔、灌、草种内及其种间的多样性变化的消长关系来实现的。可见,择伐调整了乔木层种间的生态关系,提高了乔木层的多样性指数,而皆伐大大降低了乔木层的多样性指数;皆伐极大地提高了个别阳性种类的数量(如委陵菜、野艾蒿等),导致 H' 值下降。择伐增加了草本植物小生境的异质性,增加了均匀度,从而提高了物种多样性。

2.1.3 不同样地种类组成的相似性

相似性指数或群落系数适用较大区域植被区系的比较和同类群落不同样地间植物种类的比较,以便对群落的种类组成、空间分布及种间生态关系进行深入的了解。采用Jaccard和Sprenson两种相似性指数,对4个样地物种的相似性统计分析,将其相似性指数列于表6。由表6可以看出,Sprenson指数虽然比Jaccard指数高,但两者的反映事实是一致的,即样地II与样地III的物种相似性最大,样地III与样地IV的相似性其次,样地I与样地IV相似性最小。

表6 4个样地间的物种相似性指数

Table 6 The species similarity index among four plots

采伐样地 Harvest plot	Jaccard 指数 Jaccard index			Sprenson 指数 Sprenson index		
	I	II	III	I	II	III
I	1			1		
II	55.1	1		71.03	1	
III	43.9	71.9	1	61.05	83.64	1
IV	25.9	66.7	46.9	41.02	63.93	80

样地II与样地III是相同强度择伐干扰后的两块样地,虽然择伐的时间不同,但是择伐保留了许多原油松林群落的下层灌草种类,两个样地之间保持了较大的相似性;样地II经过18a的更新和演替,群落生境与样地I的生境条件趋于相似,两地群落出现了许多相同的耐荫植物种类,如灰栒子、毛榛子、玉竹、野青茅等,因此,两个样地之间的相似程度也较高。样地III与样地IV的相似性也较高,这是因为样地III恢复演替时间的较短,群落内的林隙仍然较大,阳性物种的数量和生态优势度仍旧居高。样地IV虽然经过18a的更新,但是乔木种类组成贫乏,具有的少数植株尚属幼树,乔木层盖度仍然很低,仅为15%,群落中主要以阳性灌木和草本植物为主,如野艾蒿、华北蓝盆花、山蒿、鼠麴草、瓣蕊唐松草等。

2.2 采伐干扰后乔木层天然更新的势态分析

2.2.1 更新幼苗幼树的组成的变化特征

从表7和表8可以看出,采伐干扰后不同恢复阶段的次生林更新情况。在4块样地内共调查到6种乔木树种的幼苗幼树,由于次生林的恢复时间不同,这些树种幼苗幼树的出现频度也不同。在没有经过采伐干扰的天然林内,主要幼树为辽东栎,占幼树总数的90%,主要幼苗为油松幼苗,占幼苗总数的95%。恢复的初期

表5 乔、灌、草综合物种多样性与均匀度指数

Table 5 The comprehensive species diversity of tree layer, shrub layer and herb layer and evenness index

样地 Plot	指数 Index			
	N_0	λ	H'	EI
I	47	0.431	1.373	0.624
II	61	0.409	1.453	0.658
III	49	0.447	1.368	0.69
IV	61	0.476	1.157	0.517

10a 间暴马丁香、白桦、甘肃山楂等幼树的出现频度比较高,因为经过采伐干扰后次生林内形成的林冠空隙或小面积林中空地上最早侵入的先锋树种以阳性种类为主。随着恢复时间的增加,在样地Ⅱ内出现辽东栎、油松等耐荫乔木树种的幼苗幼树,而且出现频度逐渐增大。这说明随着次生林恢复时间的延长,树种间的竞争逐渐增大,阳性树种的生长逐渐受到影响,阴性树种逐渐增多,幼苗幼树的种数比率也随着恢复时间而发生变化。在皆伐样地中,所有的幼树均为油松,并没有出现其他的更新树种。

表7 研究样地群落的基本概况
Table 7 The stand general situation of in plots

样地采伐类型 Plot type	采伐后经过的时间/a Elapsed time after harvest	种类组成 Species composition	覆盖度 Coverage	采伐强度/% Harvesting intensity	株数 No. of strains	平均胸径/cm Average DBH/cm	平均高/m Average height
未伐	-	10 油松	0.85	0	617	88.9	21.4
择伐	15	7 油松 1 辽东栎 1 鹅耳枥 1 甘肃山楂	0.75	50	1475	43.9	8.9
择伐	7	8 油松 2 辽东栎	0.65	50	458	29.8	8.9
皆伐	15	10 油松	0.15	100	341	15.3	4.3

择伐后形成的林隙,一方面为林下幼树提供了所需的生长空间,同时,次生林内环境条件的变化还引起一些树种的幼苗幼树对突如其来的大面积林中空地表现出不适应现象,另一方面,林隙还为许多灌木提供大量繁殖、徒生猛长的机遇,成为幼苗幼树强劲的新竞争对手,因而在恢复初期出现暴马丁香等阳性种类的幼树,但树种及其数量均相对较少。随着次生林恢复时间的延长,林内的乔木种类的生长环境不断变化,尤其是次生林内丰富的异质微生境资源,有利于一些耐荫和中性树种幼树的生长。因而,恢复10a后幼苗幼树种类逐渐增多,择伐后的18a间的样地Ⅱ内,出现的树种达6种;与此同时,18a以后,被压的中幼龄林木在获得充分的光照、水分及透风条件下,尤其是保留下来生长健壮的中龄油松还起到了天然种子源的作用,所以油松仍然是主要的更新树种。

由此可见,在受到择伐干扰后的油松林,随着恢复时间的增加,样地内主要以油松幼树为主的,将来仍然有可能发育成为油松纯林。

2.2.2 采伐样地上幼苗幼树的种群数量动态

图3表明,从样地Ⅱ到样地Ⅳ,更新幼苗幼树的分布数量呈减少的趋势,择伐18a后的样地Ⅱ中,林内幼苗幼树的分布数量最高;择伐10a后的样地Ⅲ中,林内幼苗幼树的分布数量要少于择伐18a后的样地和未择伐的样地;皆伐后的样地Ⅳ更新幼苗幼树的数量最少。虽然由于采伐改善林内生态环境,为林下幼苗幼树提供了所需的生长空间,也为林下草本层及灌木层种类生长创造了良好的生长环境,使得采伐10a后的幼苗幼树与草本植物及灌木之间对生存空间的竞争激烈,采伐形成的林隙被草本植物和灌木迅速占据,幼苗数量虽多,但竞争力相对弱,能保存下来的幼苗数量却不多。因此,采伐后恢复10a时间天然更新的幼苗幼树数量较

表8 更新幼苗幼树出现的频率/%

Table 8 Frequency of regeneration species

幼苗幼树 Seedlings and saplings	样地 Plot			
	I	II	III	IV
油松幼树	10	65	45	100
辽东栎幼树	85	15	10	
鹅耳枥幼树		5		
甘肃山楂		5	15	
暴马丁香		5	10	
白桦幼树	5	5	20	
油松幼苗	95			100
辽东栎幼苗	5			

择伐 18a 后的样地略少。

幼苗和幼树的数量分布及其变化动态如图 4。在没有受到干扰的天然林内,乔木覆盖度高,成熟的油松天然种子源得到保证,加上良好的水分条件,这些都有利于更新幼苗的生长,所以,在样地 I 内,天然更新的幼苗数量最多,但是,乔木层的高覆盖度,对阳性更新幼树的生长又有一定的制约作用,导致天然林内,更新幼树的数量不多。样地 II 内,在未择伐前的大量更新幼苗,为幼树提供了数量保证,更新幼苗在采伐后的 18a 间迅速生长,使得过 18a 以后林内有较多数量的幼树,与此同时,更新的中幼龄林木在获得充分的光照、水分及通风条件下,迅速生长,进入结实期为天然更新提供了较充足的种子源,所以样地 II 内的更新幼苗数量很少。皆伐样地 IV 中,由于受到非常剧烈的干扰,林下更新幼树经过 18a 的时间的生长,数量仍然不多,在没有良好的种子来源的情况下,更新幼苗的数量也很小。

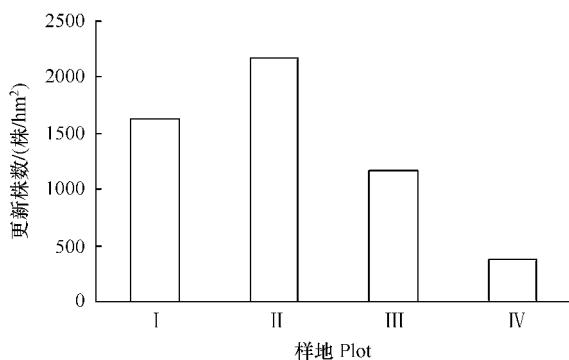


图 3 更新株数随样地的变化

Fig. 3 Tree number change of regeneration in a restoring sequence

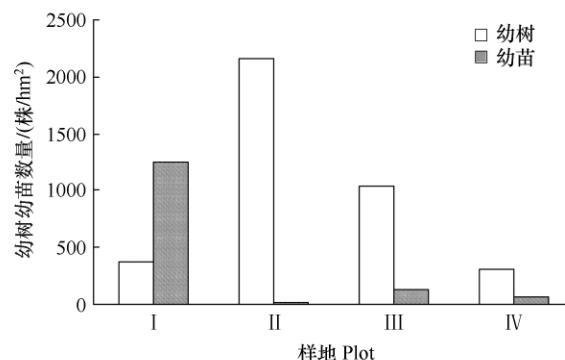


图 4 幼苗和幼树随样地的变化

Fig. 4 Numbers of seedlings and saplings in a restoring sequence

3 结论与启示

(1) 与未伐样地相比,受采伐干扰的样地中草本植物的种类明显增多,从样地 IV 到样地 II,随着演替的进行,喜阳植物有逐步被耐阴物种所取代的趋势,耐阴的物种在草本层中所占的比例将逐步增大,不同样地草本植物的种类变化明显,表明受采伐干扰后的油松林植物群落处于不稳定的时期;从样地 IV 到样地 II,灌木植物处于生长逐步旺盛、物种逐步丰富的阶段,其种类组成表现出由简单到复杂、由喜阳植物垄断到耐阴种类不断增多、种类由少变多的动态特征。

(2) 草本植物物种多样性指数和群落均匀度之数在受到干扰后均高于伐前。皆伐样地 IV 多样性指数最高,天然林内最低。灌木植物的物种多样性指数和均匀度指标在样地 II 到样地 IV 表现出明显的差异,样地 IV 降到最低,是由于此时期物种间的竞争最激烈,灌木个体数量减少所致。样地 II,水分和光照条件良好,物种间进入激烈竞争的时期较晚,因而其数值最高。乔木、灌木和草本植物的综合指数表现出:对照样地比较稳定,皆伐样地最低的特征。这说明适度的择伐可以提高群落整体的多样性,但皆伐则降低了群落的综合物种多样性。

(3) 受相同择伐强度干扰后,虽然经历演替的时间相差 10a,但是择伐保留了许多原油松林群落的下层灌草种类,使两个群落之间保持了最高的相似性;经过择伐干扰恢复 18a 后,群落生境与天然林的生境条件趋于相似,两地群落出现了许多相同的耐荫植物种类,和天然林物种相似性,比恢复 10a 的群落相似性高;皆伐干扰使群落环境有了本质的变化,群落环境完全表现为旱化性质,立地光照充足,土壤水分条件差,含蓄水肥的功能减弱,因此与天然林的物种相似性最低。

(4) 在太岳山油松林受采伐干扰后形成的次生林内,恢复初期中更新幼苗幼树出现 6 个树种,主要以油松和辽东栎为主。天然林中的环境最有利于幼苗的生长,择伐后恢复初期 18a 间幼树数量最高,幼苗数量最低,皆伐后更新幼苗幼树数量最少,环境条件最不利于更新。采伐干扰后次生林的自然恢复过程,本质上是森

林群落的自然演替动态过程。随着恢复演替过程中生物与环境、生物与生物间复杂的相互作用,不同物种间的彼此消长,各恢复阶段表现出更新幼苗幼树的组成结构、种群密度与分布格局的动态变化过程。因此,幼苗幼树通过竞争并适应环境而生长的过程也非常复杂多样;通过对幼苗幼树及其生境长期定位观测,将有助于深入了解种间关系及环境因子对更新过程的影响,对此则需要继续深入开展研究。

References:

- [1] Tang S Z. Ecology-based Harvesting and Regeneration of Natural Forest in Northeastern China. Beijing: China Science and Technology Press, 2005.
- [2] Baldwin V C, Peteron K D, Clark A III, Ferguson P B, Strub M R, Bower D R. The effects of spacing and thinning on stand and tree characteristics of 38-year-old loblolly pine. *Forest Ecology and Management*, 2000, 137(1/3): 91–102.
- [3] Gu J C, Wang Z Q, Han Y Z, Wang X R, Mei L. Effects of harvesting on spatial heterogeneity of soil moisture in secondary forests of Maoershan region. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8): 2001–2009.
- [4] Guo J F, Yang Y S, Chen G S, Liu L Z. Effects of harvesting and burning on forest N dynamics. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(9): 4460–4468.
- [5] Dong X B, Zhu Y J, Han Y H, Zhang Y, Fu J Q. Forest felling and stability of Partial forest ecosystem. *Journal of Northwest Forestry University*, 1997, 25(6): 30–33.
- [6] Luo C J, Wang Q S, Mou C C, Wang X P. Plant diversity of *Pinus Koriensis* forests under disturbance in Changbai Mountains of China. *Scientia Silvae Sincae*, 1997, 33(6): 498–503.
- [7] Han J J, Xiao W F, Luo J C. Effects of different cutting Methods on regeneration and habitat for Spruce-fir forests. *Scientia Silvae Sincae*, 2000, 36(Z1): 90–96.
- [8] Zhu J J, Li F Q, Sun Q J, Que T F. Influence of thinning on regeneration in a coastal *Pinus thunbergii* forest. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(11): 1361–1367.
- [9] Liu Y, Hou S Q, Li M H, Pan C D, Sun D F, Liu Y H. Regeneration pattern of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* forest under two different disturbances. *Journal of Beijing Forestry University*, 2005, 27(1): 47–50.
- [10] Dai L M, Chen G, Deng H B, Ji L Z, Hao Z Q, Wang Q L. Structure characteristics and health distance assessment of various disturbed communities of Korean pine and broadleaved mixed forest in Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(10): 1750–1754.
- [11] Chen L D, Fu B J. Ecological significance, characteristics and types of disturbance. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(4): 581–586.

参考文献:

- [1] 唐守正. 东北天然林生态采伐更新技术研究. 北京: 中国科学技术出版社, 2005.
- [3] 古加存, 王政权, 韩有志, 王向荣, 梅莉. 采伐干扰对帽儿山天然次生林土壤表层水分空间异质性的影响. *生态学报*, 2005, 25(8): 2001–2009.
- [4] 郭建芬, 杨玉盛, 陈光水, 刘乐中. 采伐和火烧对森林氮动态的影响. *生态学报*, 2008, 28(9): 4460–4468.
- [5] 董希斌, 朱玉杰, 韩玉华, 张泱, 付俊卿. 森林采伐与局部森林生态系统稳定性研究. *东北林业大学学报*, 1997, 25(6): 30–33.
- [6] 罗菊春, 王庆锁, 牟长城, 王襄平. 干扰对天然红松林植物多样性的影响. *林业科学*, 1997, 33(6): 498–503.
- [7] 韩景军, 肖文发, 罗菊春. 不同采伐方式对云冷杉林更新与生境的影响. *林业科学*, 2000, 36(Z1): 90–96.
- [8] 朱教君, 李凤芹, 松崎健, 榎田豊. 间伐对日本黑松海岸林更新的影响. *应用生态学报*, 2002, 13(11): 1361–1367.
- [9] 刘云, 侯世全, 李明辉, 潘存德, 孙丹峰, 刘云慧. 两种不同干扰方式下的天山云杉更新格局. *北京林业大学学报*, 2005, 27(1): 47–50.
- [10] 代力民, 陈高, 邓红兵, 姬兰柱, 郝占庆, 王庆礼. 受干扰长白山阔叶红松林林分结构组成特征及健康距离评估. *应用生态学报*, 2004, 15(10): 1750–1754.
- [11] 陈利顶, 傅伯杰. 干扰的类型、特征及其生态学意义. *生态学报*, 2000, 20(4): 581–586.