

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201801013

引文格式: 尤业明, 陈永康, 朱宏光, 等. 桉树人工林更新方式对林下植物功能群的影响 [J]. 广西植物, 2019, 39(1): 126–135.
YOU YM, CHEN YK, ZHU HG, et al. Effects of different regeneration modes on understory plant functional group in *Eucalyptus* plantations [J]. *Guihaia*, 2019, 39(1): 126–135.

桉树人工林更新方式对林下植物功能群的影响

尤业明^{1,2,3}, 陈永康^{1,2,3}, 朱宏光^{1,2,3}, 刘 通^{1,2,3}, 温远光^{1,2,3}, 黄雪蔓^{1,2,3*}

(1. 广西大学 林学院 广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530004; 2. 广西大学 亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 南宁 530004; 3. 广西友谊关森林生态系统定位观测研究站, 广西 凭祥 532600)

摘 要: 该研究综合运用野外调查和室内分析的方法, 评估桉树人工林林下植物功能群的组成、分布及更新方式和相关环境因子之间的关系。结果表明: 林分更新 5 a 后, 除了非禾本科杂草功能群外, 其他林下植物功能群的物种丰富度均呈现不同程度的增加, 但与对照组(砍伐迹地) 相比, 其差异程度均不显著 ($P > 0.05$); 与对照组相比, 藤本和蕨类功能群的相对多度也出现增加趋势, 但禾本科草本功能群显著减少 ($P < 0.05$); 木本、藤本和蕨类功能群的相对盖度也呈现增加趋势, 但禾本科草本功能群与对照组相比显著减少 ($P < 0.05$); 主成分分析 (PCA) 发现萌芽更新或植苗更新林的林下植物功能群组成和分布与对照组相比均发生了显著的变异, 但不同更新方式(萌芽和植苗) 下其林下植物功能群组成和分布差异不明显; 通过冗余分析 (RDA) 确定了冠层透光系数、土壤孔隙度、坡向和土壤氮磷比是影响该林地林下植物功能群的主要因子, 它们的叠加效应能解释大于 75% 的林下植物功能群的变异, 最终模型通过排序得到冠层透光系数是影响该林地林下植物功能群的最主要因子。短期的研究发现萌芽和植苗这两种不同的更新方式对桉树林下植物功能群的影响有限, 这可能与这两种更新方式形成的林冠结构和土壤理化性质差异性较小有关。

关键词: 桉树人工林, 更新方式, 植物功能群, 物种丰富度, 冗余分析 (RDA)

中图分类号: Q948.11, S719 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2019)01-0126-10

Effects of different regeneration modes on understory plant functional group in *Eucalyptus* plantations

YOU Yeming^{1,2,3}, CHEN Yongkang^{1,2,3}, ZHU Hongguang^{1,2,3}, LIU Tong^{1,2,3},
WEN Yuanguang^{1,2,3}, HUANG Xueman^{1,2,3*}

(1. Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China; 2. State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources, Guangxi University, Nanning 530004, China; 3. Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem Research Station, Pingxiang 532600, Guangxi, China)

收稿日期: 2018-04-12

基金项目: 国家自然科学基金(31560201); 广西自然科学基金(2015GXNSFBA139111, 2016GXNSFBA380222); 广西高等学校重大科研项目(201201ZD001) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31560201); Guangxi Natural Science Foundation (2015GXNSFBA139111, 2016GXNSFBA380222); Major Scientific Research Program of Guangxi Colleges and Universities (201201ZD001)] .

作者简介: 尤业明(1983-), 男, 广西博白人, 博士, 讲师, 主要从事森林土壤养分循环的调控机制研究, (E-mail) youyeming@163.com。

* 通信作者: 黄雪蔓, 博士, 副教授, 主要从事森林土壤碳循环的调控机制研究, (E-mail) huangxm168168@163.com。

Abstract: We evaluated the relationships between composition, distribution and regeneration modes of understory plant functional groups and environmental factors, through the combination methods of field investigation and analyzed experimental to elucidate the changing rules of understory plant functional group in two different regenerated *Eucalyptus* plantations and the related influencing factors. Our results indicated that the species richness of understory plant functional groups in forest generated after five years increased but not significantly ($P>0.05$) compared to control plots (cut-over land) except for forbs. The 5-year forest regeneration caused increasing of relative abundance of vines and ferns, but that of grass was significantly decreased ($P<0.05$). The relative coverage had a great resemblance to relative abundance, which exhibited increasing in woody plants, vines and ferns in 5-year regeneration forest, but decreasing in grass ($P<0.05$). Principal component analysis (PCA) showed that the composition and distribution of understory plant functional groups significantly changed in sprouting regeneration forest and planting regeneration forest compared to control plots. Redundancy analysis (RDA) revealed that canopy light transmittance, slope aspect, soil porosity and N/P ratios were key factors in regulating plant functional groups in *Eucalyptus* plantations, and the accumulative effects explained more than 75.0% of total variations in understory plant functional groups. The sequencing mode analysis suggested that canopy light transmittance was the most significant factor in affecting understory plant functional groups in *Eucalyptus* plantations. We found in short-term studies that sprouting and planting regeneration had limited effects on the understory plant functional groups in *Eucalyptus* plantations, and which may be caused by similar canopy structure and soil physico-chemical properties.

Key words: *Eucalyptus* plantation, regeneration mode, plant functional groups, species richness, redundant analysis (RDA)

林下植被相对于乔木层而言,由于其生物量非常少而常常被人们所忽视。但近年来,有研究发现林下植被是人工林生态系统非常重要的组成部分,在维持其生态系统功能中更是发挥着不可或缺的作用,特别是在增加人工林的生物多样性、改善土壤质量和提高林地系统生产力等方面 (Muller et al., 2003; Whigham, 2004; Gilliam, 2007; 尤业明等, 2016)。桉树 (*Eucalyptus* spp.) 作为目前全球人工林种植最重要的速生树种之一,其在我国南方地区有广泛分布。虽然能在短期内给社会带来巨大的经济效益,但同时也带来一系列的生态环境问题,其中桉树种植明显降低林地物种多样性是目前社会和学术界争论最多的问题之一 (温远光, 2008; Wen et al., 2010)。林下植物物种多样性的减少将可能是造成桉树人工林生态系统服务功能下降的主要潜在因素之一。

自 20 世纪 60 年代以来,生态学家为了更好地研究不同的植物物种在生态系统中的作用,提出了许多有关植物功能群的分类概念和划分依据,如功能群 (functional group)、功能型 (functional type)、生态种组 (ecological species groups) 和生态

对策 (ecological strategy) 等。虽然在生态系统中每个物种都具有其自身的作用,但是每个物种作用的性质和大小有很大的区别,因此对物种进行功能群的分类将是非常必要的。目前,植物功能群 (plant functional group) 概念已被许多学者一致认可 (胡楠等, 2008)。植物功能群概念的提出方便了人们对林下植被的研究,使得复杂的森林群落研究得到了有效的优化,节省了时间和资源,这不同于过去人们对林下植被的研究主要集中在灌木层和草本层的物种多样性方面,而把林下植被群落划分为不同的功能群将有利于深入研究不同植物物种在生态系统中的作用。植物功能群是评价生态系统结构和功能变化的重要依据,目前已受到越来越多科学工作者的广泛关注 (Nagaike, 2002; Miller & Chamberlain, 2008)。国内外不少学者已对植物功能群在生态系统作用及其机制进行了广泛的探讨,一些研究结果表明植物功能群组成是影响群落生产力和稳定性的主要因子 (Hooper & Vitousek, 1997; Hooper, 1998)。

影响植物功能群变化的因素很多,例如在区域或较大的空间尺度上,气候 (温度和降水) 作为影响

植物物种数量和分布的主要驱动力,在一定程度上影响植物功能群的组成,如白永飞等(2002)研究结果表明沿水热梯度的变化,内蒙古锡林河流域草原群落植物功能群组成也呈现不同程度的变化;在局域或较小的空间尺度上,微生境因子(如光照、土壤和地形等)能够在一定程度上影响植物的物种分布,同时也影响物种之间的相互作用及其在不同空间上的组配比例,从而影响植物功能群的物种组成和分布。一些研究发现,随着海拔梯度的变化,其植物功能群组成和分布也存在明显的不同,例如在600~900 m海拔范围内,木本植物功能群的物种丰富度最高,而在1 200~1 500 m海拔范围内,蕨类功能群的物种丰富度最高(Grytnes & Beaman, 2006);也有一些研究发现土壤水分、土壤肥力和光照强度也在一定程度上影响植物功能群的组成(Pausas & Austin, 2001; Kariuke et al., 2006; Yamada et al., 2007),能够反映植物功能群对生境资源利用效率的不同。此外,人为干扰因素(如森林砍伐、经营措施和管理)也能导致植物功能群组成和分布发生明显变异,例如马建军等(2012)的研究发现不同草地利用模式下其植物功能群及其多样性存在显著差异。

如何科学、合理地经营管理桉树人工林,有效提高林地生产力并维持其生物多样性,是桉树人工林可持续经营亟需解决的关键问题。萌芽更新和植苗更新作为目前桉树人工林再造林的两种最主要方式,已被广泛采用。但不同的更新方式,由于其对土壤肥力、土壤质地、土壤水分和乔木生长速率的影响不同,将可能影响其林下植物功能群的组成、生长、更新等,从而影响人工林的可持续经营。本研究通过探究萌芽和植苗两种更新方式下桉树人工林林下植物功能群的变化规律,并进一步明确林下植物功能群与环境因子之间的关系,将为维持桉树人工林林下植物物种多样性和提高林地系统生产力的可持续经营管理提供重要的理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究样地

本研究选择广西壮族自治区钦州市钦南区大

番坡镇(108°38' E, 21°49' N)作为研究区域,濒临北部湾,海拔在50~100 m,属于滨海低丘台地地貌。该区域属北热带季风气候,年均气温约22℃,年均降雨量大约2 076 mm,干湿季节明显,降雨主要发生在每年的4—9月。土壤类型为砖红壤,土壤层较厚,通常在1 m以上。地带性植被为热带季雨林,但现在已被砍伐殆尽,大部分天然林已被大面积种植的桉树人工林所取代。此外,尚残存有马尾松(*Pinus massoniana*)疏林以及马尾松疏林进一步退化后所形成的以岗松(*Baeckea frutescens*)为优势种的灌丛。

1.2 样地的设置

1997年皆伐马尾松疏林后,对种植巨尾桉(*Eucalyptus grandis* × *E. urophylla*)的迹地依次进行炼山、全垦和造林,2006年11月份对该桉树人工林进行皆伐,2007年初分别采用萌芽更新和植苗更新。该两种更新方法均采用不炼山、带状整地和萌芽林保留1株壮苗三种方式,密度基本保持一致;以萌芽和植苗更新试验林地之间保留的砍伐迹地作为对照。分别在萌芽林、植苗林和砍伐迹地3种群落类型中各设置3个20 m × 30 m的独立固定样地,并定期对样地进行调查和监测。

1.3 样地调查

分别在2010年8月和2012年8月对样地内的植物进行全面调查。本研究采用经典的调查方法,记录样地的坡度、坡位、坡向、海拔和经纬度等基础信息和样地周边营林小班基本情况。同时将每个20 m × 30 m的样地分为6个10 m × 10 m小样方,分别对每个样地的乔木进行每木检尺,记录每株树高,并测定其胸径(1.3 m处),冠幅和枝下高等指标;此外,详细记录每个样地的灌木层和草本层物种分布情况,调查方法详见尤业明等(2016)。样地基本信息详见表1。

1.4 土壤样品的采集和测定

分别在每块样地的6个10 m × 10 m小样方内各挖取1个土壤剖面,分0~20 cm、20~40 cm和40~60 cm三层分别取样,将同一块样地不同小样方的同一土层土样均匀混合,采用四分法取1 kg左右的土样带回实验室,经过风干研磨分别过2 mm和0.149 mm土壤筛后封存供分析测定。土壤

表 1 2010 年 8 月样地基本信息

Table 1 Basic information of sample plots in August 2010

样地 Sample plot	海拔 Elevation (m)	坡度 Slope (%)	土层厚度 Soil thickness (cm)	土壤容重 Soil bulk density (g · cm ⁻³)	总孔隙度 Total porosity (%)	土壤有机碳 SOC (g · kg ⁻¹)	全氮 TN (g · kg ⁻¹)	全磷 TP (g · kg ⁻¹)
砍伐迹地 Cutover land	58.33±2.03	54.69±1.52	91.67±4.41	1.47±0.00	48.66±0.38	12.14±1.00	0.82±0.02	0.24±0.00
萌芽林 Sprout forest	55.67±0.67	49.52±1.93	100.00±2.89	1.44±0.03	45.2±0.99	10.38±0.91	0.57±0.03	0.23±0.01
植苗林 Forest planting	56.33±0.88	58.55±2.08	95.00±2.89	1.37±0.01	48.45±0.52	10.70±1.87	0.68±0.15	0.27±0.02

注: 数据 = 平均值 ± 标准误差, $n=3$ 。

Note: Value = $\bar{x} \pm s_x$, $n=3$.

的容重和孔隙度、有机碳、全氮、水解氮、全磷和有效磷分析测定方法参照《土壤农业化学分析方法》进行(鲁如坤, 2000)。

1.5 数据分析

参照 Miller & Chamberlain (2008) 对林下植物的归类方法, 将本研究的林下植物物种划分为木本、藤本、禾本科草本、非禾本科杂草和蕨类 5 种植物功能群。本研究采用每个林下植物物种的重要值 (importance value, IV) 来表征其在相应群落中的地位 and 优势大小。计算方法如下:

物种重要值 = (相对多度 + 相对盖度 + 相对频度) / 3 (1)

植物功能群重要值 $IV_g = \sum_{i=1}^S IV_{si}$ (2)

式中, S 为某功能群中物种总数, IV_{si} 为某功能群中第 i 个种的重要值。为了便于统计分析, 本研究对计算得到的所有重要值均乘以 100 (杨勇等, 2016)。

采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 分别比较不同群落类型之间的植物功能群丰富度、相对多度和相对盖度的差异大小。统计分析过程均在软件 SPSS 17.0 for Windows 上进行, 采用最小显著差异法 (LSD) 比较它们 (均值) 之间的差异程度, 显著性水平设为 $P < 0.05$ 。

结合野外调查和室内分析测定得到的 16 个环境因子, 包括坡位 (slope position)、坡度 (slope)、坡向 (slope aspect)、海拔 (elevation)、土壤厚度 (soil

thickness)、土壤容重 (BD)、土壤总孔隙度 (soil porosity)、总氮 (TN)、全磷 (TP)、有效氮 (AN)、有效磷 (AP)、土壤有机碳 (SOC)、土壤碳氮比 (C/N)、土壤氮磷比 (N/P)、有效氮/有效磷 (AN/AP) 和冠层透光系数 (canopy light transmittance)。

采用主成分分析 (principal component analysis, PCA) 比较桉树林不同更新方式下其林下植物功能群组成的变异程度, 其物种数据采用植物功能群的重要值数据。此外, 采用冗余分析 (redundancy analysis, RDA) 确定影响其林下植物功能群差异的最重要环境因子。首先在 RDA 程序模块中采用蒙特卡洛检验 (Monte Carlo, 499 iterations) 逐一对所监测的 16 个环境因子进行显著性检验, 其次把 $P < 0.05$ 的环境因子选入最终 RDA 分析的环境变量, 最后以林下植物功能群的重要值作为物种数据。在环境变量用于 RDA 前也需经过量化和转换, 其中坡向的转换采用将罗盘测得的 $0 \sim 360^\circ$ 方位角转换成 $0 \sim 1$ 之间的阿拉伯数值 (transformation of aspect, $TRASP$; Roberts & Cooper, 1989)。公式如下:

$$TRASP = \{1 - \cos [(\pi / 180)(aspect - 30)]\} / 2 \quad (3)$$

式中, $TRASP$ 为坡向指数, $aspect$ 为罗盘测定的坡向方位角度, $TRASP$ 值越大, 表明生境越干热 (Yu & Sun, 2013)。而相对于研究样地坡位的量化方法, 采用 1、2、3 分别表示下、中、上坡 (邱扬和张金屯, 2000)。

冗余分析均在软件 CANOCO for Windows 4.5 (Biometris-Plant Research international, Wageningen, The Netherlands) 上进行,所有数据在进行冗余分析之前均经过对数转换(尤业明等, 2015)。使用软件 Sigma Plot 10.0 完成所有的作图。

2 结果与分析

2.1 不同更新方式对桉树林下植物功能群物种丰富度、相对多度和相对盖度的影响

单因素方差分析结果显示,不同更新方式实施 3 a 后,植苗更新林的林下藤本植物功能群的物种丰富度显著高于对照组(砍伐迹地) ($P < 0.05$),但与萌芽更新林的藤本植物功能群物种丰富度差异不显著 ($P > 0.05$);其他植物功能群(木本、禾本科草本、非禾本科杂草、蕨类)的物种丰富度在这三种群落类型之间均无显著差异 ($P > 0.05$) (图 1:a)。萌芽更新林的藤本植物功能群的相对多度显著高于对照组 ($P < 0.05$),但与植苗更新林无显著差异 ($P > 0.05$);而萌芽更新林的蕨类植物功能群的相对多度显著低于对照组 ($P < 0.05$),但与植苗更新林无显著差异 ($P > 0.05$);其他植物功能群(木本、禾本科草本和非禾本科杂草)的相对多种在这三种群落类型之间均无显著差异 ($P > 0.05$) (图 2:a)。萌芽和植苗更新林的林下禾本科草本功能群的相对盖度显著高于对照组,但它们的蕨类植物功能群的相对盖度却显著低于对照组 ($P < 0.05$),其他植物功能群(木本、藤本和非禾本科杂草)的相对盖度在这三种群落类型之间均无显著差异 ($P > 0.05$) (图 3:a)。

不同更新方式实施 5 a 后,林下植物功能群的物种丰富度在这三种群落类型之间均无显著差异 ($P > 0.05$) (图 1:b);萌芽和植苗更新林的禾本科草本功能群的相对多度显著低于对照组,但萌芽林的蕨类植物功能群的相对多度显著高于对照组 ($P < 0.05$) (图 2:b);萌芽更新林的藤本植物功能群相对盖度显著高于对照组,但萌芽和植苗更新林的禾本科草本功能群的相对盖度却显著低于对照组 ($P < 0.05$) (图 3:b)。此外,萌芽林和植苗林之间的植物功能群物种丰富度、相对多度和相对

盖度的差异均不显著 ($P > 0.05$)。

2.2 不同更新方式对桉树林下植物功能群组成的影响

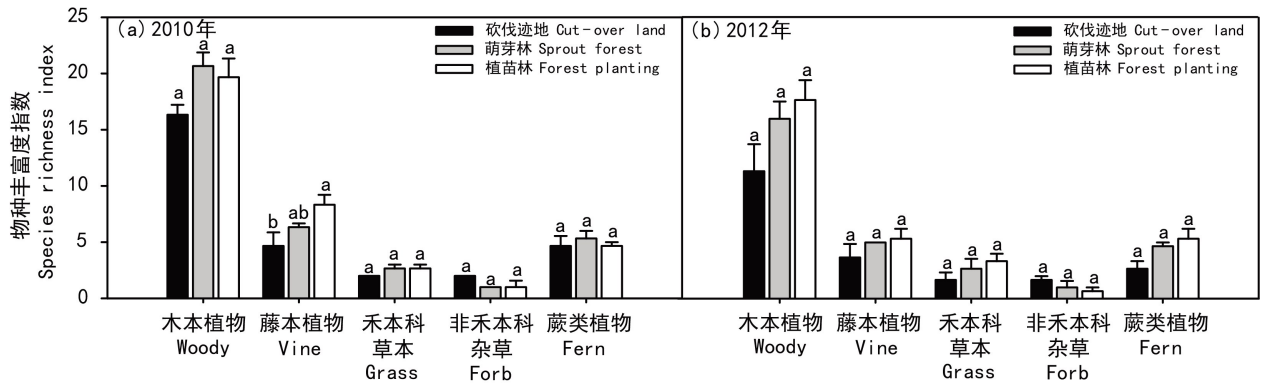
分别对不同更新时间下不同更新方式的植物功能群组成进行主成分分析(PCA),结果表明,更新 3 a 后(2010 年),第一主成分(PCA 1)和第二主成分(PCA 2)分别解释本研究所有林下植物功能群变异的 84.7%和 13.0%;PCA 1 能把对照组的植物功能群与萌芽和植苗更新林的林下植物功能群明显分开,PCA 2 能把萌芽和植苗更新林的林下植物功能群明显分开(图 4:a),表明桉树人工林经过 3 a 的萌芽或植苗更新后,其林下植物功能群组成不仅与邻近的砍伐迹地相比发生了显著的变化,而且不同更新方式(萌芽和植苗)之间的林下植物功能群组成也有一定的差异,但差异程度相对较小。

更新 5 a 后(2012 年),PCA 1 和 PCA 2 总共解释了所有林下植物功能群变异的 91.4%,PCA 1 将对照组的植物功能群与植苗和萌芽更新林的林下植物功能群明显分开,但 PCA 2 不能把萌芽和植苗更新林的林下植物功能群明显分开(图 4:b),表明桉树人工林经过 5 a 的萌芽或植苗更新后,其林下植物功能群组成与邻近的砍伐迹地相比依然发生了显著的变化,但萌芽和植苗更新方式之间的林下植物功能群组成无差异。

2.3 生境因子对桉树林下植物功能群组成的影响

冗余分析(RDA)结果表明,第一主成分和第二主成分分别能解释所有林下植物功能群组成和环境因子关系变异的 90.2%和 8.4%,在调查或测定的 16 个生境因子中,进行蒙特卡洛检验筛选后确定 4 个与植物功能群组成变异显著相关的生境因子并被选入最后的模型分析,包括坡向、土壤氮磷比、土壤孔隙度和冠层透光系数,这 4 个主要生境因子的叠加效应共解释超过 75%的林下植物功能群组成的变异(表 2, Lambda- β 解释量的总和)。通过 RDA 对以上 4 个生境因子进行排序,最终模型确定只有冠层透光系数是影响林下植物功能群的最主要生境因子 ($P < 0.05$, $F = 7.16$) (图 5,表 2)。

由图 5 可知,蕨类功能群分布主要与土壤孔隙度、土壤氮磷比和冠层透光系数成正相关关系,木



注：数值 = 平均值 ± 标准误差，不同字母代表差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Note: Value = $\bar{x} \pm s_e$. Different letters above the error bars indicate significant differences ($P < 0.05$). The same below.

图 1 不同更新方式林下植物功能群的丰富度

Fig. 1 Species richness of understory plant functional groups in different regeneration modes

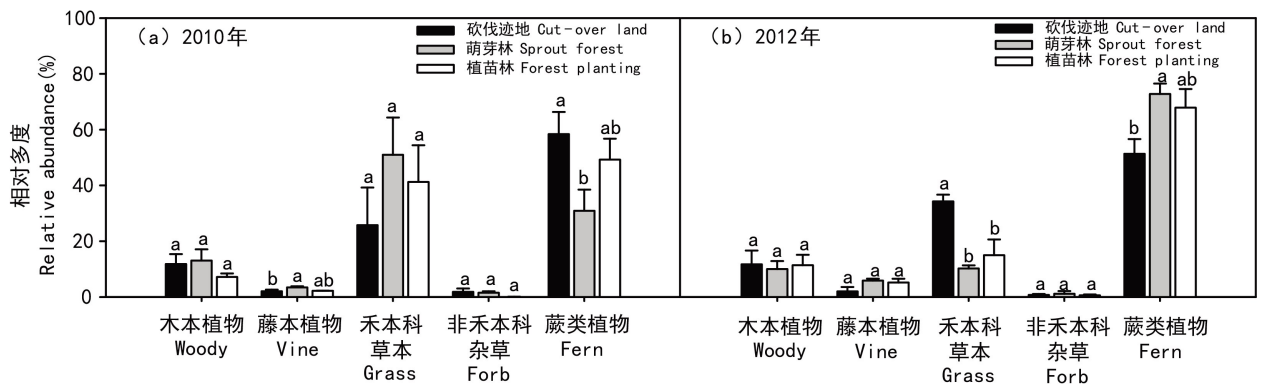


图 2 不同更新方式林下植物功能群的相对多度

Fig. 2 Relative abundance of understory plant functional groups in different regeneration modes

本植物和非禾本科杂草功能群主要与坡向成正相关关系；藤本植物和禾本科草本功能群与土壤氮磷比和冠层透光系数成负相关关系，而与土壤孔隙度和坡向的关系不大。

3 讨论与结论

林下植物功能群组成是森林生态系统结构稳定性和功能服务持续发展的关键因素，在森林生态系统中占有十分重要的地位（尤业明等，2016）。综合以往研究可知，冠幅、土壤肥力和水

分等是决定林下植物功能群的最主要因素。人工林林下植被生长状况不仅受经营模式和郁闭度的影响，还受立地条件的影响。立地条件包括坡位、海拔、土壤环境和光照条件等，光照是决定林下植被功能群生长状况和分布的第一要素。本次研究中的冗余分析结果能够客观反映出不同更新方式和砍伐迹地的植物功能群与生境因子之间的关系，最终结果证实冠层透光系数是影响桉树林下植物功能群变异的最主要因子，这与许多前人的研究结果相似（沈泽昊等，2000；尤业明等，2016）。

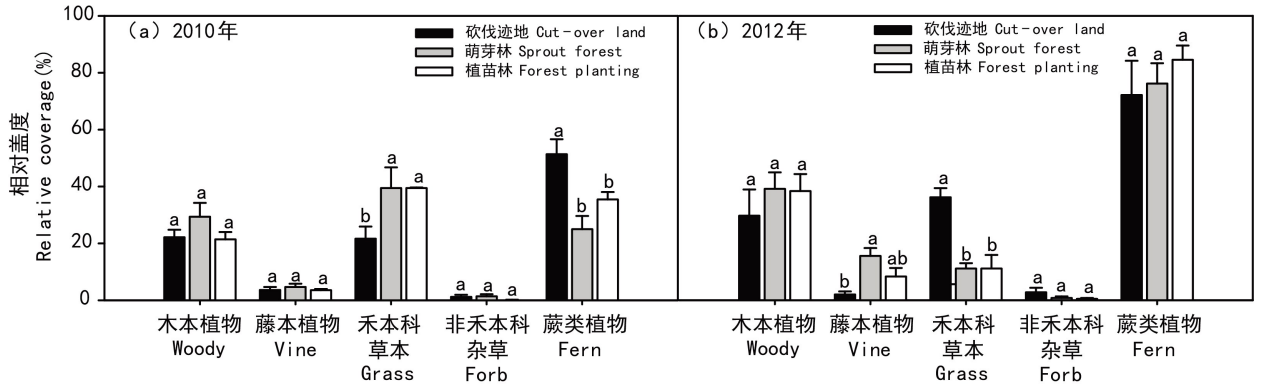
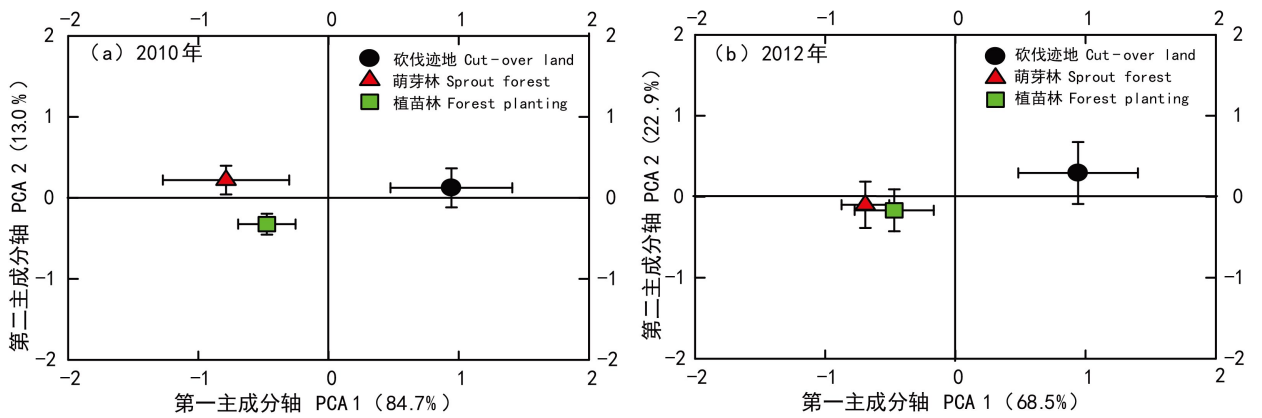


图 3 不同更新方式林下植物功能群的相对盖度

Fig. 3 Relative coverage of understory plant functional groups in different regeneration modes



注：误差线为标准误差， $n=3$ 。

Note: Error bars indicate standard errors, $n=3$.

图 4 不同更新方式林下植物功能群的主成分分析

Fig. 4 Principal component analysis (PCA) of understory plant functional groups in different regeneration modes

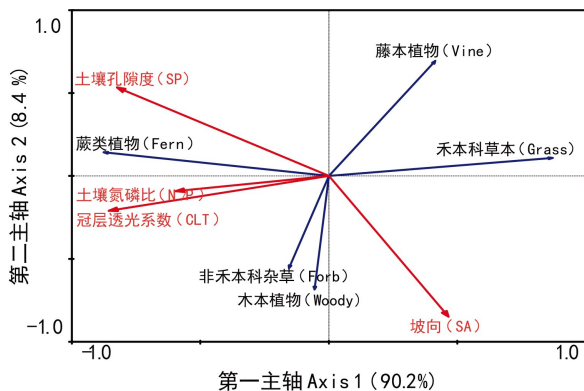


图 5 不同更新方式林下植物功能群的冗余分析
Fig. 5 Redundancy analysis (RDA) of understory plant functional groups in different regeneration modes

大面积种植桉树人工林会导致其林下物种丧失和多样性的下降(余雪标等, 1999; 温远光等, 2005),但也有研究表明,种植桉树后能显著增加林地草本植物的物种丰富度(梁宏温等, 2011)。温远光等(2005)对桉树人工林林下植物物种多样性长期的监测研究发现,桉树人工林林下植物物种多样性维持的初始植物繁殖体假说,提出桉树人工林林下植物物种多样性的多少与原造林地的植物繁殖体数量的多寡有密切的关系。本研究中,桉树人工林的不同更新方式(萌芽和植苗)在更新 3 a 后其藤本植物功能群的物种丰富度相比对照组有明显上升的趋势,其中植苗更新林的林下藤本植物功能群的物种丰富度显著高于对

表 2 冗余分析 (RDA) 的特征值及显著性检验

Table 2 Eigenvalues and significant test in RDA

变量 Variable	解释率- α^1 Lambda- α^1	解析率- β^2 Lambda- β^2	P 值 P-value	F 值 F-value
冠层透光系数 Canopy light transmittance (CLT)	0.51	0.51	0.018	7.16
土壤孔隙度 Soil porosity (SP)	0.48	0.17	0.056	3.35
坡向 Slope aspect (SA)	0.19	0.06	0.372	1.15
土壤氮磷比 N/P	0.25	0.02	0.802	0.26

注: ¹主要生境因子单独对林下植物功能群变异的临界解释率; ²所有主要生境因子叠加时某个因子对林下植物功能群变异的联合解释率(尤业明等, 2015)。

Note: ¹describes marginal effects, which show the variance explained when the variable is used as the only factor; ²describes conditional effects, which show the additional variance each variable explains when it is included in the model (You et al., 2015).

对照组;木本、禾本科草本、蕨类功能群的物种丰富度虽然也有上升趋势,但相比对照组其差异不显著。更新 5 a 后,木本、藤本、禾本科草本和蕨类的物种丰富度也呈现上升趋势,但与对照组相比差异程度仍然不显著。这可能与本研究区域的林地原为马尾松残留林有关,该林地植物物种多样性比较低,将其皆伐后改造成桉树人工林,除了非禾本科杂草的物种丰富度下降外,其他植物功能群的物种丰富度均有不同程度的增加。这与前人研究的结果相似,认为在物种多样性较高的立地条件下种植桉树可能会导致其林下植物物种多样性下降,而在植物物种多样性较低的立地条件下种植桉树,则有可能提高其林下植物物种的丰富度(温远光等, 2005)。

生境因子(生物和非生物因子)调控着林下植物群落的组成和分布。在区域水平上,温度和水分决定林下植物群落类型的主要因素;但微环境(海拔、坡向和坡度等)、土壤理化性质(TN、SOC、AP 和 TP 等)也可能是影响群落水平和景观上植物物种组成的关键因素。本研究结果表明,桉树人工林通过萌芽或植苗更新 3 a 或 5 a 后,其林下

的植物功能群组成和分布与邻近的砍伐迹存在显著差异,表明了该区域的林下植物功能群也易受生境因子(郁闭度、土壤或立地条件)的影响。Sattler et al. (2010)的研究认为海拔是决定物种分布的关键因素,但在本研究中未发现海拔能明显影响林下植物功能群的分布和组成,这种情况有可能与我们所选样的海拔区间小有关(55 ~ 62 m);有研究发现土壤肥力(如有机碳含量、全氮和碳氮比等)、土壤水分、凋落物数量和土壤质地(如土壤颗粒组成)等也是影响林下植物群落分布的重要因子(Siefert et al., 2012),而在本研究中,土壤因子(如土壤有机碳、土壤全氮、土壤全磷和土壤氮磷比等)和立地条件(如海拔、坡度、坡向和坡度等)对林下植物功能群分布的影响较小,这可能与这些因子在不同样地之间的差异程度较小有关。此外,在本研究的观测期限内,萌芽和植苗两种更新方式对桉树人工林林下植物功能群的影响不明显,这可能与本研究的观测期限较短有关。

综上所述,该区域的桉树人工林通过萌芽或植苗更新 5 a 后,其林下植物功能群组成和分布与对照组相比发生了显著的变化,除非禾本科杂草功能群物种丰富度出现减少外,木本、藤本、禾本科草本和蕨类功能群的物种丰富度均呈现增加趋势;但萌芽更新和植苗更新方式之间的林下植物功能群组成无明显差异;冠层透光系数是影响该区域林下植物功能群的最主要因素,土壤因素和其他立地条件对林下植物功能群的组成和分布的影响相对较小。短期的研究发现萌芽和植苗这两种不同的更新方式对桉树林下植物功能群的影响有限,这可能与这两种更新方式形成的林冠结构和土壤理化性质差异性较小有关。

参考文献:

- BAI YF, ZHANG LX, ZHANG Y, et al., 2002. Changes in plantfunction composition along gradients of precipitation and temperature in the XiLin river basin, Inner Mongolia [J]. Chin J Plant Ecol, 26 (3): 308-316. [白永飞, 张丽霞, 张焱, 等, 2002. 内蒙古锡林河流域草原群落植物功能群组成沿水热梯度变化的样带研究 [J]. 植物生态学报, 26 (3): 308-316.]

- GILLIAM FS, 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems [J]. AIBS Bull, 57(10): 845–858.
- GRYTNES JA, BEAMAN JH, 2006. Elevational species richness patterns for vascular plants on Mount Kinabalu, Borneo [J]. J Biogeogr, 33(10): 1838–1849.
- HOOPER DU, 1998. The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity [J]. Ecology, 79: 704–719.
- HOOPER DU, VITOUSEK PM, 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes [J]. Science, 277:1302–1305.
- HU N, FAN YL, DING SY, et al., 2008. Progress in research on plant functional groups of terrestrial ecosystems [J]. Acta Ecol Sin, 28(7): 3302–3311. [胡楠, 范玉龙, 丁圣彦, 等, 2008. 陆地生态系统植物功能群研究进展 [J]. 生态学报, 28(7): 3302–3311.]
- KARIUKI M, KOOYMAN RM, SMITH RGB, et al., 2006. Regeneration changes in tree species abundance, diversity and structure in logged and unlogged subtropical rainforest over a 36-year period [J]. For Ecol Manag, 236(2–3): 162–176.
- LIANG HW, YANG JJ, WEN YG, et al., 2011. Change in plant species diversity of *Eucalyptus* communities after afforestation and reforestation [J]. J NE For Univ, 39(5): 40–43. [梁宏温, 杨健基, 温远光, 等, 2011. 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, 39(5): 40–43.]
- LU RK, 2000. Soil argochemistry analysis protocoes [M]. Beijing: China Agriculture Science Press: 25–114. [鲁如坤, 2000. 土壤农业化学分析方法 [M]. 北京: 中国农业科技出版社: 25–114.]
- MA JJ, YAO H, FENG ZY, et al., 2012. Changes in plant functional groups and species diversity under three grassland using modes in typical grassland area of Inner Mongolia, China [J]. Chin J Plant Ecol, 36(1): 1–9. [马建军, 姚虹, 冯朝阳, 等, 2012. 内蒙古典型草原区 3 种不同草地利用模式下植物功能群及其多样性的变化 [J]. 植物生态学报, 36(1): 1–9.]
- MILLER DA, CHAMBERLAIN MJ, 2008. Plant community response to burning and herbicide site preparation in eastern Louisiana, USA [J]. For Ecol Manag, 255(3): 774–780.
- MULLER RN, 2003. Nutrient relations of the herbaceous layer in deciduous forest ecosystems [M]//GILLIAM FS, ROBERTS MR. The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America. New York: Oxford University Press: 15–37.
- NAGAIKE T, 2002. Differences in plant species diversity between conifer (*Larix kaempferi*) plantations and broad-leaved (*Quercus crispula*) secondary forests in central Japan [J]. For Ecol Manag, 168(1): 111–123.
- PAUSAS JG, AUSTIN MP, 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal [J]. J Veg Sci, 12(2): 153–166.
- QIU Y, ZHANG JT, 2000. 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 Ecol Sin, 20(2): 199–206. [邱扬, 张金屯, 2000. 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, 20(2): 199–206.]
- ROBERTS DW, COOPER SV, 1989. Concepts and techniques of vegetation mapping [M]//FERGUSON D, MORGAN P, JOHNSON FD. Land classifications based on vegetation: Applications for resource management, general technical report INF-257. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station, Ogden, USA: 90–96.
- SATTLER T, BORCARD D, ARLETTAZ R, et al., 2010. Spider, bee, and bird communities in cities are shaped by environmental control and high stochasticity [J]. Ecology, 91(11): 3343–3353.
- SHEN ZH, JIN YX, ZHAO ZE, et al., 2000. The structure and dynamics of the rareplant communities in subtropical mountain of China [J]. Acta Ecol Sin, 20(5): 800–807. [沈泽昊, 金义兴, 赵子恩, 等, 2000. 亚热带山地森林珍稀植物群落的结构与动态 [J]. 生态学报, 20(5): 800–807.]
- SIEFERT A, RAVENSCROFT C, ALTHOFF D, et al., 2012. Scale dependence of vegetation-environment relationships: A meta-analysis of multivariate data [J]. J Veg Sci, 23(5): 942–951.
- WEN YG, 2008. Eucalyptus ecology, social problems and scientific development [M]. Beijing: China Forestry Publishing House: 1–135. [温远光, 2008. 桉树生态、社会问题与科学发展 [M]. 北京: 中国林业出版社: 1–135.]
- WEN YG, LIU SR, CHEN F, 2005. Effects of continuous cropping on understorey species diversity in *Eucalypt* plantations [J]. Chin J Appl Ecol, 16(9): 1667–1671. [温远光, 刘世荣, 陈放, 2005. 连栽对桉树人工林下物种多样性的影响 [J]. 应用生态学报, 16(9): 1667–1671.]
- WEN YG, YE D, CHEN F, et al., 2010. The changes of understorey plant diversity in continuous cropping system of *Eucalyptus* plantations, South China [J]. J For Res-JPN, 15(4): 252–258.
- WHIGHARM DF, 2004. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests [J]. Ann Rev Ecol Evol S, 35: 583–621.

- YAMADA T, ZUIDEMA PA, ITOH A, et al., 2007. Strong habitat preference of a tropical rain forest tree does not imply large differences in population dynamics across habitats [J]. *J Ecol*, 95(2): 332–342.
- YANG Y, LIU AJ, LI LH, et al., 2016. Effects of different disturbance types on plant species composition and functional group characteristics of typical steppe in Inner Mongolia, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 27(3): 794–802. [杨勇, 刘爱军, 李兰花, 等, 2016. 不同干扰方式对内蒙古典型草原植物种组成和功能群特征的影响 [J]. *应用生态学报*, 27(3): 794–802.]
- YOU YM, HUANG XM, ZHU HG, et al., 2015. Effects of understory plant species diversity and composition in *Cunninghamia lanceolata* plantations with different thinning intensity [J]. *Guangxi Sci*, 22(6): 593–599. [尤业明, 黄雪蔓, 朱宏光, 等, 2015. 间伐强度对杉木林下植物物种多样性和结构组成的影响 [J]. *广西科学*, 22(6): 593–599.]
- YOU YM, XU JY, CAI DX, et al., 2016. Environmental factors affecting plant species diversity of understory plant communities in a *Castanopsis hystrix* plantation chronosequence in Pingxiang, Guangxi, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 36(1): 164–172. [尤业明, 徐佳玉, 蔡道雄, 等, 2016. 广西凭祥不同年龄红椎林林下植物物种多样性及其环境解释 [J]. *生态学报*, 36(1): 164–172.]
- YU M, SUN JX, 2013. Effects of forest patch type and site on herb-layer vegetation in a temperate forest ecosystem [J]. *For Ecol Manag*, 300: 14–20.
- YU XB, ZHONG LS, YANG WD, et al., 1999. Structure of understorey vegetation in *Eucalyptus* plantations [J]. *Chin J Trop Crops*, 20(1): 66–72. [余雪标, 钟罗生, 杨为东, 等, 1999. 桉树人工林林下植被结构的研究 [J]. *热带作物学报*, 20(1): 66–72.]