

青海大通典型林分冠层结构与林下植被 物种多样性关系研究

王 莉, 林 莎, 李远航, 陈梦飞, 贺康宁*

(北京林业大学 水土保持学院, 国家林业局水土保持重点实验室, 北京市水土保持工程技术研究中心, 林业生态工程教育部工程研究中心, 北京 100083)

摘 要: 为探究青海高寒山区典型林分冠层结构与林内光环境中维持林下植被物种多样性稳定的关键因素, 该研究以青海大通县青海云杉林(I)、青杨林(II)、华北落叶松-青海云杉混交林(III)、青杨-白桦混交林(IV)和白桦-青海云杉混交林(V) 5种典型人工林分为研究对象, 运用冠层分析仪采集数据, 并结合实地调查, 研究冠层结构与林内光环境特征及其对林下植被的影响。结果表明: (1) 林分 I、III 的林冠开度显著低于林分 II、IV、V ($P < 0.05$), 各林分叶面积指数大小顺序为 III > I > II > V > IV, 总体表现为阔叶林的林冠开度大于针叶林, 但其叶面积指数小于针叶林; 林分 II、IV 的直射辐射、散射辐射及总辐射均显著高于林分 I、III、V ($P < 0.05$), 其中林下总辐射与散射辐射表现为 II > IV > V > I > III, 直射辐射为 II > IV > I > III > V; 林分 II、IV、V 的消光系数均显著高于 I、III, 总体上均表现为阔叶林 > 针叶林。(2) 相关分析结果表明, 林冠开度与林下光照指标呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$), 叶面积指数与林下光照指标呈极显著负相关关系 ($P < 0.01$), 且其对林下散射辐射的控制能力最强; 典型相关分析表明, 纯林的林冠开度对冠层结构的贡献和解释能力较叶面积指数和平均叶倾角大, 混交林的叶面积指数对林下光照的影响大于纯林。(3) 混交林的林下物种多样性指数 (H) 及丰富度指数 (P) 均高于纯林; 林下草本层物种多样性指数 (H) 及丰富度指数 (P) 与林冠开度及林下光辐射呈显著正相关关系, 与叶面积指数呈显著负相关关系 ($P < 0.05$); 物种均匀度 (J_{sw}) 与平均叶倾角呈极显著负相关关系 ($P < 0.01$), 与林下散射辐射呈显著正相关关系 ($P < 0.05$)。研究认为, 在人工纯林改造和结构调整中, 对乔木层适当补植伴生树种, 并逐步调整为多树种混交林, 增加冠层结构和林下光照异质性, 将更有利于林下植被物种多样性的维持。

关键词: 人工林; 冠层结构; 林内光环境; 林下植被; 物种多样性

中图分类号: Q948.12; Q948.15⁺7

文献标志码: A

Relationship between Typical Canopy Structure and Understory Vegetation Diversity in Datong, Qinghai

WANG Li, LIN Sha, LI Yuanhang, CHEN Mengfei, HE Kangning*

(School of Soil and Water Conservation Beijing Forestry University, Key Laboratory of State Forestry Administration on Soil and Water Conservation, Beijing Engineering Research Center of Soil and Water Conservation, Engineering Research Center of Forestry Ecological Engineering of Ministry of Education, Beijing 100083, China)

Abstract: In order to explore the key factors of maintaining the understory vegetation diversity in forest light condition and canopy structure in the alpine region of Qinghai, we observed five typical plantations in

收稿日期: 2018-12-04; 修改稿收到日期: 2019-02-22

基金项目: 国家重点研发计划重点专项(2017YFC0504604)

作者简介: 王 莉(1994-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事水土保持、林业生态工程。E-mail: 1252327612@qq.com

* 通信作者: 贺康宁, 教授, 博士生导师, 主要从事水土保持、林业生态工程。E-mail: hkn@bjfu.edu.cn

Datong County, Qinghai Province, including *Picea crassifolia* forest (Ⅰ), *Populus cathayana* forest (Ⅱ), *Larix principis-rupprechtii*-*Picea crassifolia* mixed forest (Ⅲ), *Betula platyphylla*-*Populus cathayana* mixed forest (Ⅳ), and *Betula platyphylla*-*Picea crassifolia* mixed forest (Ⅴ), to study the characteristics of the canopy structure and light conditions and their effects on understory vegetation. Data were collected using a canopy analyzer and combined with field investigations. The results showed that: (1) the canopy openness of stands Ⅰ and Ⅲ was significantly lower than that of stands Ⅱ, Ⅳ and Ⅴ ($P < 0.05$). The order of leaf area index of each forest was Ⅲ, Ⅰ, Ⅱ, Ⅴ and Ⅳ. The canopy openness of broad-leaved forest was larger than that of coniferous forest, but its leaf area index was lower than that of coniferous forest. The understory direct PPFd, understory diffuse PPFd and total understory PPFd of stands Ⅱ and Ⅳ was significantly higher than that of those of forest stands Ⅰ, Ⅲ and Ⅴ ($P < 0.05$), in which total understory PPFd and understory diffuse PPFd were Ⅱ > Ⅳ > Ⅴ > Ⅰ > Ⅲ, the understory direct PPFd was Ⅱ > Ⅳ > Ⅰ > Ⅲ > Ⅴ; K of the stands Ⅱ, Ⅳ and Ⅴ was significantly higher than Ⅰ and Ⅲ; broadly expressed as broad-leaved forest > coniferous forest. (2) The canopy openness of each stand was very significantly positively correlated with the understory light indices ($P < 0.01$), the leaf area index was significantly negatively correlated with the understory light indices ($P < 0.01$); and it had the strongest control ability for understory diffuse PPFd. Canonical correlation analysis showed that canopy openness of pure forest had greater contribution and interpretation of canopy structure than leaf area index and mean leaf angle. The leaf area index of mixed forest had greater influence on the understory light than that of pure forest. (3) The understory species Shannon-Wiener index (H) and Patrick index (P) of mixed forest were higher than that of pure forest; The Shannon-Wiener index (H) and Patrick index (P) of the undergrowth herb layer were positively correlated with canopy openness and understory light radiation and negatively correlated with leaf area index ($P < 0.05$); there was a very significantly negative correlation between Pielou index (J_{sw}) and mean leaf angle ($P < 0.01$) and significantly positive correlation between Pielou index (J_{sw}) and understory diffuse PPFd ($P < 0.05$). It is more conducive for the maintenance of understory vegetation diversity to replant associated tree species in the arbor layer, gradually adjust to multi-tree mixed forest and increase canopy structure and the understory heterogeneity.

Key words: plantation; canopy structure; intercropping light conditions; understory vegetation; species diversity

林冠是森林与外界能量流动和物质交换的界面^[1-2]。不同的林冠结构通过影响林内小气候,进而影响森林对降水和光辐射的分布及植物的生长与繁衍,并调整林下植物群落结构与组成^[3-4]。因此,研究不同林分冠层结构和林内光环境及其对林下物种多样性的影响,对维持林分稳定,低效林改造及其林分结构调整、森林水源涵养等具有重要的意义。目前,关于林冠结构对辐射作用的研究是森林群落内光辐射研究的热点问题之一^[5]。前人对林冠结构特征和光环境对林下植被生长的影响已有广泛的研究^[5-6],但大多针对亚热带天然林或某种人工林林隙、林窗下光环境对林下物种更新繁衍的影响^[4,7-10],对人工纯林和人工混交林之间的比较研究还相对较少,特别是对西北干旱区人工林冠层结构的研究相对缺乏。

处于祁连山地与黄土高原的过渡地带的青海大通县,是中国西北地区典型的生态脆弱地带。20世纪70~80年代为退耕还林大量营造的生态公益林

存在纯林比例大、混交林树种组成不合理等问题,使得现阶段林分生长势整体下降,并逐渐开始转变为低效林,严重制约了森林生态效益的发挥。因此,为调整该区域整体林分结构,使其充分发挥林分的生态系统服务功能,选取大通县5种典型林分为研究对象,分析不同林分的冠层结构和林内光照特征,以及对林下物种组成及多样性的影响,从而探究维持林分结构稳定的关键因素,为指导该地区林分结构调整以及引导和加速人工群落演替提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于青海省东部大通县塔儿镇,属黄土高寒区。地理坐标 $100^{\circ}51' \sim 101^{\circ}56' E$, $36^{\circ}43' \sim 37^{\circ}23' N$,平均海拔 2 660 m。该区属大陆性气候,气候垂直变化明显,冷暖干湿随海拔高度的变化差异悬殊。年平均气温日较差为 $14.7^{\circ} C$,年内无霜期 70~120 d,全年 $\geq 5^{\circ} C$ 的积温平均为 $1\ 908^{\circ} C$,据大通

县气象统计资料,其多年平均降雨量 549.9 mm。土壤类型为黄土母质上发育的山地棕褐土和栗钙土,土壤深厚。平均森林覆盖率为 79.0%。因该地区天然植被曾遭到破坏,近年来大力发展人工林。主要造林乔木树种为青杨(*Populus cathayana*)、白桦(*Betula platyphylla*)、青海云杉(*Picea crassifolia*)和 华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)等,灌草主要为沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、山生柳(*Salix oritrepha*)、杜鹃(*Rhododendron simsii*)、鹿蹄草(*Pyrola calliantha*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)和细叶薹草(*Carex duriusata*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置 在大通县人为干扰较少的区域,并控制各立地因子基本一致的前提下,选择具有代表性的青海云杉林、青杨林、华北落叶松-青海云杉混交林、青杨-白桦混交林和白桦-青海云杉混交林 5 种林分各设置 3 个 20 m×20 m 样地,共 15 个。调查记录地形因子和林分特征,并在各样地的对角线分别设置 9 个面积为 1 m×1 m 的草本样方进行调

查,记录林下植被的种类、数量和盖度等因子(不含乔木幼苗)。所有调查均于 2018 年 7 月完成,样地基本情况见表 1。

1.2.2 数据采集 采用 WinScanopy 2010a For Canopy Analysis 冠层分析仪在各个样地的中心和对角线四分位处设置拍摄点,采集样地冠层照片并进行分析。拍摄时保持镜头水平,方向确定为正北方,且拍摄高度设为 1.0 m,以避免林下灌草遮挡相机镜头。为确保精度和准确性,拍照选在阴天或无风的天气、日出或日落的时间^[4,11]。每个点拍摄 3 张照片,选取其中一张较为清晰的图片,使用冠层分析仪配套软件(XLScanopy)对图像进行分析处理,获得林冠开度(canopy openness)、叶面积指数(leaf area index)、平均叶倾角(mean leaf angle)等冠层结构指标,以及各光量子通量密度(photosynthetic photon flux density,PPFD)参数林上总辐射(total PPFD above canopy)、林下直射辐射(understory direct PPFD)、林下散射辐射(understory diffuse PPFD)和林下总辐射(total understory PPFD)等。

表 1 样地基本特征

Table 1 Characteristics of sampling plots

林分类型 Forest type	样地编号 Plot code	海拔 Altitude/m	坡度 Slope/°	坡向 Aspect	坡位 Slope position	平均树高 Average height/m	平均胸径 Average DBH/cm	林分密度 Stand density /(ind·hm ⁻²)
I	1	2 910	14	NE77°	中坡 Middle	12.6	14.3	1 700
	2	2 960	13	NE82°	中坡 Middle	11.6	12.7	1 705
	3	2 949	15	NE72°	中坡 Middle	11.0	11.7	1 825
II	4	2 863	25	NW11°	下坡 Down	10.8	11.2	1 375
	5	2 944	18	NW27°	中坡 Middle	10.1	11.7	1 650
	6	2 944	18	NW16°	上坡 Upper	11.5	12.0	1 775
III	7	2 878	19	NW35°	中坡 Middle	10.3	10.7	1 650
	8	2 987	20	NW45°	中坡 Middle	11.3	11.9	1 720
	9	2 940	17	NW35°	中坡 Middle	9.8	10.2	1 540
IV	10	2 862	17	NW34°	下坡 Down	8.6	11.9	1 600
	11	2 949	20	NW30°	中坡 Middle	9.3	11.8	1 850
	12	2 877	17	NW40°	中坡 Middle	7.2	9.3	1 750
V	13	2 919	17	NE26°	下坡 Down	7.5	9.6	1 850
	14	2 956	18	NE10°	中坡 Middle	7.8	9.0	1 625
	15	2 940	21	NE15°	中坡 Middle	8.2	8.6	1 750

注: I. 青海云杉林; II. 青杨林; III. 华北落叶松-青海云杉混交林; IV. 青杨-白桦混交林; V. 白桦-青海云杉混交林。下同。NE. 东北; NW. 西北

Note: I. *Picea crassifolia* forest; II. *Populus cathayana* forest; III. *P. crassifolia* and *Larix principis-rupprechtii* mixed forest; IV. *Betula platyphylla* and *Populus cathayana* mixed forest; V. *P. crassifolia* and *B. platyphylla* mixed forest. The same as below. NE. North-east; NW. Northwest

1.3 数据分析

本研究采用 α 多样性指数包括 Shannon-Wiener 指数 (H)、Pielou 指数 (J_{sw})、Patrick 指数 (P) 来综合评价该地区典型林分林下植被物种多样性及其与冠层结构的关系。其中, H 表示物种多样性, J_{sw} 表示物种均匀度, P 表示物种丰富度。计算公式如下:

(1) Shannon-Wiener 指数 (H):

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

(2) Pielou 指数 (J_{sw}):

$$J_{sw} = H / \ln S$$

(3) Patrick 指数 (P):

$$P = S$$

上式中, S 为物种总数; P_i 是样方内第 i 个物种个体总数 (N_i) 占样方内所有个体总数 (N) 的比例, 即 $P_i = N_i / N, i = 1, 2, 3, \dots, S$ 。

消光系数 (K) 是指光在冠层内部被吸收和散射而降低的程度, 反映光辐射在冠中的传输状况^[12], 可由 Beer-Lambert 方程^[13] 得出:

$$K = - \ln(I_0 / I) / LAI$$

上式中, I 为冠上总辐射, I_0 为林下总辐射, LAI 为叶面积指数。

用 Kruskal-Wallis 非参数方差分析来检验 5 种不同林分类型间的冠层结构及林内光辐射各参数的差异性, Spearman 相关性检验分析其各参数间的相关关系, 并且用典型相关分析来研究冠层结构和林下光辐射两组变量间的多元线性关系。

数据处理均采用 Excel2010、SPSS18.0 完成, 且作图软件使用 Origin8.0。

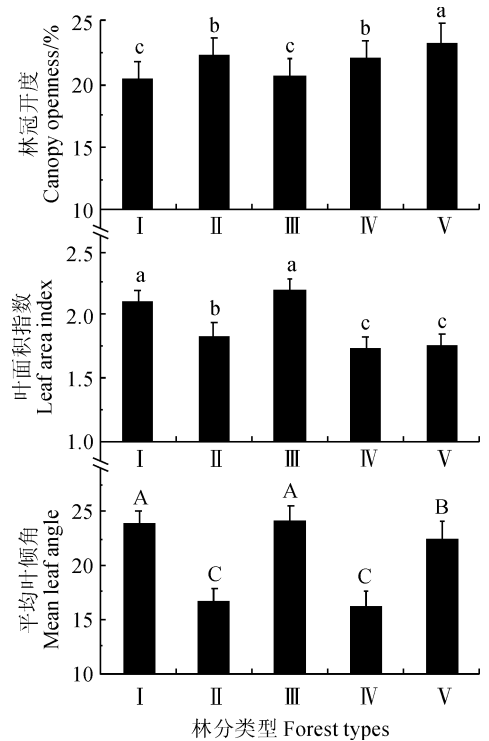
2 结果与分析

2.1 不同林分冠层结构及林内光环境特征

如图 1 所示, 林分 I、III 的林冠开度明显低于 II、IV、V ($P < 0.05$), 但林分 I、III 间的林冠开度以及 II、IV 间的林冠开度均无显著差异 ($P > 0.05$)。林分 I、III 的叶面积指数显著高于 II、IV、V, 且各林分叶面积指数大小顺序为 III (2.10)、I (2.08)、II (1.81)、V (1.75)、IV (1.74), 但其在林分 I、III 间以及 IV、V 间无显著差异 ($P > 0.05$)。林分 I、III、V 的平均叶倾角与林分 II、IV 的差异达极显著水平 ($P < 0.01$), 但在林分 I、III 间以及 II、IV 间差异不显著 ($P > 0.05$), 其变化趋势表现为 I、III 较 II、IV、V 高 6.6%~29.0%。

由图 2 可以看出, 5 种林分间的林上总辐射、林分 I、III 的直射辐射及林分 I、III 的散射辐射均无显著差异性 ($P > 0.05$)。林分 II、IV 的直射辐射、散射辐射及总辐射均显著高于林分 I、III、V ($P < 0.05$), 其中林下总辐射与散射辐射表现为 II > IV > V > I > III, 直射辐射为 II > IV > I > III > V, 总体上表现为阔叶林 > 针叶林。

林分 II、IV、V 的消光系数均显著较 I、III 高 15%~27% ($P < 0.05$), 在 IV、V 中的差异未达显著水平 ($P > 0.05$)。其大小顺序为: V (0.65)、IV (0.63)、II (0.60)、III (0.51)、I (0.47), 且变化趋势与林下光辐射基本一致, 与冠层结构指标 (叶面积指数、平均叶倾角) 相反。



I. 青海云杉林; II. 青杨林; III. 华北落叶松-青海云杉混交林; IV. 青杨-白桦混交林; V. 白桦-青海云杉混交林。不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$), 大写字母为差异极显著 ($P < 0.01$)。下同

图 1 不同林分类型冠层结构特征

I. *Picea crassifolia* forest; II. *Populus cathayana* forest; III. *Picea crassifolia* and *Larix principis-rupprechtii* mixed forest; IV. *Betula platyphylla* and *Populus cathayana* mixed forest; V. *Picea crassifolia* and *Betula platyphylla* mixed forest.

Different normal letters indicate significant differences ($P < 0.05$), and capital letters are extremely significant ($P < 0.01$). The same as below

Fig. 1 Characteristics of canopy structure of different forest types

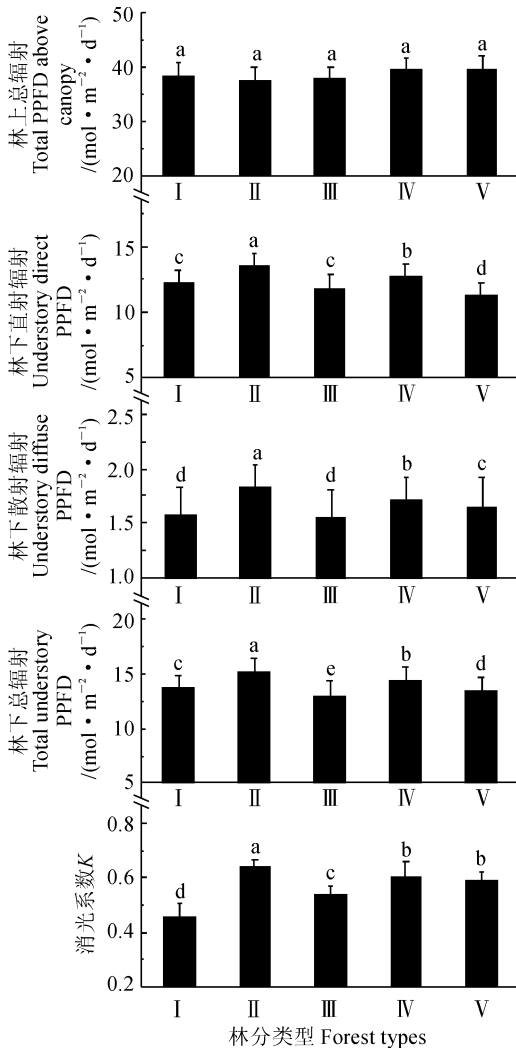


图2 不同林分类型林内光环境特征

Fig.2 Characteristics of light environment in different forest types

2.2 林分冠层结构与林内光环境的关系

2.2.1 冠层结构与林内光环境的简单相关 如表2所示,林冠开度与林下光辐射均表现极强的正相关性 ($P < 0.01$),其 Spearman 相关系数均达到 0.707 以上,但叶面积指数与林冠开度及林下光辐射均呈极显著负相关关系 ($P < 0.01$),相关系数达 0.713 以上;就林下光辐射而言,林冠开度和叶面积指数与林下散射辐射的相关性均为最强,相关系数分别为 0.817 和 -0.831。平均叶倾角与叶面积指数及林下散射辐射分别呈极显著负相关关系和极显著正相关关系 ($P < 0.01$),但与林冠开度及其他光辐射指标相关性均不明显 ($P > 0.05$)。表明冠层结构对林下散射辐射的控制能力大于其他光辐射。林上总辐射与林下光辐射均有较高的相关性 ($P < 0.01$),但与林冠结构的相关性均较弱 ($P > 0.05$)。由图3可知,林下光辐射中起主导作用的是直射辐射,其对林下总辐射的贡献远远大于散射辐射。

2.2.2 冠层结构与林下光环境的典型相关 由表3可知,5种林分的冠层结构与林下光辐射两组数据之间的典型相关系数均达到 0.9 以上,表明冠层结构与林下光辐射两组数据间有极强的相关性 ($P < 0.05$),可用冠层结构来解释林下光环境的变异。且其第1个典型根的首个特征值均占全部特征值的 80% 以上,故选取第1个典型根进行分析即可。

从冠层结构与林下光辐射的典型相关模型可知,林分 I、II 冠层结构的第一个典型变量 (U_1) 中起主要作用的是林冠开度,其负荷系数的绝对值分别为 0.871 和 0.914; III、IV、V 中起主要作用的是叶面积指数,负荷系数的绝对值分别为 1.48、1.132

表2 冠层结构与林内光环境 Spearman 相关系数

Table 2 Spearman correlation coefficient between canopy structure and forest light environment

项目 Item	林冠开度 Canopy openness/%	叶面积指数 Leaf area index	平均叶倾角 Mean leaf angle	辐射通量 Solar radiation/(mol · m ⁻² · d ⁻¹)			
				林上总辐射 Total PPFD above canopy	林下总辐射 Total understory PPFD	林下直射辐射 Understory direct PPFD	林下散射辐射 Understory diffuse PPFD
冠层开度 Canopy openness	1.000						
叶面积指数 Leaf area index	-0.847**	1.000					
平均叶倾角 Mean leaf angle	0.116	-0.541**	1.000				
林上总辐射 Total PPFD above canopy	0.361	-0.051	0.031	1.000			
林下总辐射 Total understory PPFD	0.737**	-0.727**	0.363	0.699**	1.000		
林下直射辐射 Understory direct PPFD	0.707**	-0.713**	0.203	0.678**	0.998**	1.000	
林下散射辐射 Understory diffuse PPFD	0.817**	-0.831**	0.470**	0.655**	0.963**	0.728**	1.000

注: * 在 0.05 水平(双侧)显著相关; ** 在 0.01 水平(双侧)显著相关;下同

Note: * means significant correlation at 0.05 level (two-tailed); ** mean significant correlation at 0.01 level (two-tailed); The same as below

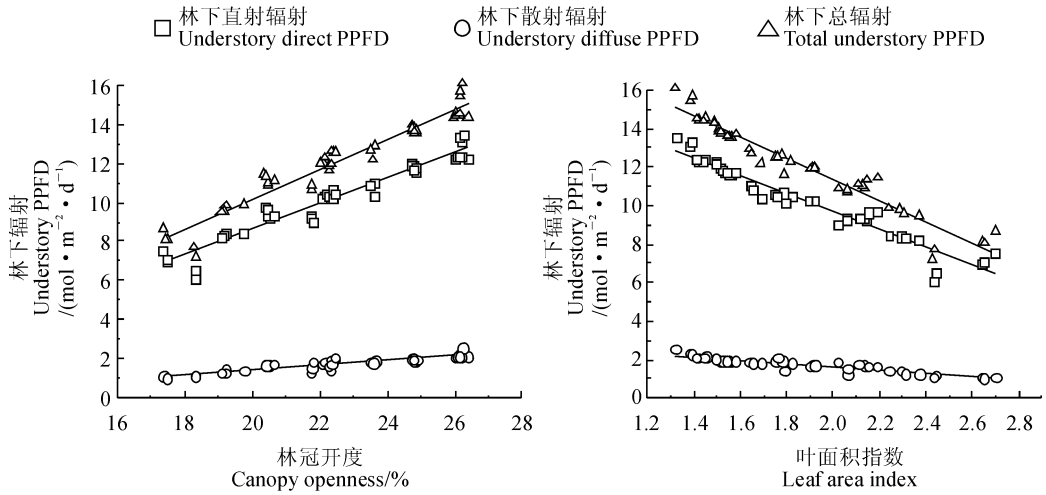


图 3 冠层结构与林下光辐射的关系

Fig. 3 Correlations of canopy structure and understory PPFD

表 3 典型相关分析结果

Table 3 Typical correlation analysis results

林型 Forest type	典型根 Canonical root	典型相关系数 Canonical r	卡方值 Chi-square	P 值 P-values	特征值 Eigenvalue	典型相关模型 Canonical correlation model
I	1	0.970	47.984	0.000	0.941	$U_1=0.871X_1+0.249X_2+0.140X_3$ $V_1=0.495Y_1+0.459Y_2+0.158Y_3+0.474Y_4$
	2	0.703	19.048	0.004	0.494	$U_2=0.122X_1+0.911X_2-0.741X_3$ $V_2=-3.454Y_1-1.662Y_2+5.144Y_3+1.289Y_4$
	3	0.377	2.103	0.391	0.142	—
II	1	0.928	36.338	0.000	0.861	$U_1=0.914X_1-0.013X_2+0.328X_3$ $V_1=1.812Y_1+0.611Y_2-1.648Y_3+0.565Y_4$
	2	0.454	4.081	0.758	0.206	—
	3	0.151	0.369	0.876	0.022	—
III	1	0.996	57.528	0.000	0.992	$U_1=-0.922X_1-1.480X_2+0.547X_3$ $V_1=-0.177Y_1+0.093Y_2+1.386Y_3+1.006Y_4$
	2	0.767	20.708	0.005	0.588	$U_2=1.774X_1+1.066X_2-0.127X_3$ $V_2=8.838Y_1-2.357Y_2-7.286Y_3+3.404Y_4$
	3	0.378	18.779	0.000	0.143	$U_3=-0.215X_1+0.622X_2+1.128X_3$ $V_3=12.644Y_1-4.650Y_2-8.828Y_3+4.763Y_4$
IV	1	0.978	42.049	0.000	0.956	$U_1=0.505X_1-1.132X_2-0.101X_3$ $V_1=-1.771Y_1+0.484Y_2+2.978Y_3+0.867Y_4$
	2	0.819	12.213	0.083	0.671	—
	3	0.375	1.476	0.519	0.141	—
V	1	0.995	26.555	0.014	0.990	$U_1=0.374X_1-0.531X_2+0.258X_3$ $V_1=2.332Y_1+0.940Y_2-1.707Y_3+1.130Y_4$
	2	0.862	4.313	0.696	0.743	—
	3	0.038	0.004	1.055	0.001	—

注:自变量组 U. 冠层结构(林冠开度 X_1 , 叶面积指数 X_2 , 平均叶倾角 X_3); 因变量组 V. 林下光辐射(直射辐射 Y_1 , 散射辐射 Y_2 , 总辐射 Y_3 , 消光系数 Y_4)。"—"表示两组典型变量间不存在典型相关模型; V_i 、 U_i 表示两组典型变量间的线性组合

Note: Independent variable group U. Canopy structure (canopy opening X_1 , leaf area index X_2 , average leaf inclination X_3); Dependent variable group V. Forest under-light radiation (direct radiation Y_1 , scattered radiation Y_2 , total radiation Y_3 , extinction coefficient Y_4); "—" indicates that there is no typical correlation model between two sets of typical variables; V_i and U_i represent linear combinations between two sets of typical variables

和 0.531。对比林下光辐射的第一典型变量(V_1), 林分Ⅲ、Ⅳ中起主导作用的为总辐射, 其负荷系数绝对值分别为 1.386、2.978。林分Ⅰ、Ⅱ、Ⅴ中起主导作用的是直射辐射, 其负荷系数绝对值分别为 0.495、1.812 和 2.332。

2.3 冠层结构及林下光环境与林下植物多样性的关系

由于林下均无灌木层, 故只对各林分的草本层进行物种多样性分析。如表 4 可见, 草本层的物种多样性指数(H)在各林分间表现为Ⅳ>Ⅴ>Ⅲ>Ⅰ>Ⅱ, 但在林分Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ间无显著差异($P>0.05$); 丰富度指数(P)表现为林分Ⅳ>Ⅴ>Ⅲ>Ⅰ>Ⅱ, 但在林分Ⅳ、Ⅴ及林分Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ间差异不显著($P>0.05$); 物种均匀性指数(J_{sw})表现为林分Ⅲ>Ⅰ>Ⅴ>Ⅳ>Ⅱ, 但其在林分Ⅲ、Ⅰ、Ⅴ、Ⅳ间差异未达到显著水平($P>0.05$)。

由表 5 可知, 除平均叶倾角外, 冠层结构和林下光辐射均与物种丰富度(P)有较强相关关系, 其中林冠开度与其呈极显著正相关($P<0.01$), 叶面积指数与其呈显著负相关($P<0.05$)。物种均匀度(J_{sw})与平均叶倾角呈极显著负相关($P<0.01$), 与林下散射辐射呈显著正相关($P<0.05$)。对于物种多样性指数(H)而言, 林冠开度及林下总辐射与之分别呈显著($P<0.05$)和极显著($P<0.01$)正相关, 与叶面积指数呈显著负相关($P<0.05$)。

表 4 不同林分类型林下草本多样性

Table 4 Different species diversity in herb layer of community types

多样性指数 Diversity index	林型 Forest type				
	I	II	III	IV	V
Shannon-Wiener 指数 (H)	0.720±0.061b	0.365±0.112c	0.960±0.251a	1.176±0.043a	1.027±0.180a
Pielou 指数 (J_{sw})	0.696±0.087a	0.296±0.103b	0.737±0.020a	0.598±0.043a	0.542±0.070a
Patrick 指数 (P)	6.000±0.816b	7.500±0.500b	9.500±0.500b	17.667±1.247a	15.333±3.091a

注: 同行不同字母表示差异显著($P<0.05$), 表中数据为平均值±标准误

Note: different letters in the same column meant significant difference at 0.05 level, the data in the table is the mean ± standard error

表 5 冠层结构和草本层多样性的相关性分析

Table 5 Correlation analysis between canopy structure and the species diversity in herb layer

项目 Item	Shannon-Wiener 指数 (H)	Pielou 指数 (J_{sw})	Patrick 指数 (P)
林冠开度 Canopy openness	0.565 *	0.429	0.632 **
叶面积指数 Leaf area index	-0.514 *	0.496	-0.471 *
平均叶倾角 Mean leaf angle	-0.349	-0.749 **	0.004
林下直射辐射 Understory direct PPFD	0.341	-0.253	0.490 *
林下散射辐射 Understory diffuse PPFD	0.247	0.490 *	0.454 *
林下总辐射 Total understory PPFD	0.629 **	-0.262	0.501 *

3 讨论

3.1 不同林分类型冠层结构与林内光环境差异

对比 5 种典型林分冠层结构, 结果表明: 青海云杉林(Ⅰ)、华北落叶松-青海云杉混交林(Ⅲ)的林冠开度明显低于青杨林(Ⅱ)、青杨-白桦混交林(Ⅳ)、白桦-青海云杉混交林(Ⅴ), 说明在林分密度相对一致的情况下, 针叶林郁闭度显著高于阔叶林, 可能是阔叶树种枝叶的密集和重叠程度较针叶树种小, 导致冠层的林隙和开度较小。各林分叶面积指数大小顺序为Ⅲ、Ⅰ、Ⅱ、Ⅴ、Ⅳ, 表明针叶树种的叶面积指数大于阔叶树种。由此可见, 林分结构中树种组成是影响林冠开度和叶面积指数的重要影响因子。谭一波等^[4,14-16]对冠层结构的研究发现林分从人工纯林-人工混交林-天然林序列的变化, 基本呈现林冠开度变小, 叶面积指数增加的趋势。这与本研究结果有所差异, 其原因可能在于所研究林分树种组成的差异性, 相较于针叶纯林及混交林, 阔叶纯林及混交林的叶面积指数明显较小^[17]。林内光辐射研究表明, 林下光辐射在不同林分间均表现为阔叶林大于针叶林。可能是因为对于平均叶倾角越大的林分, 截获的光辐射越多^[18-19], 但阔叶树种的叶片多为平铺展开的适平叶, 平均叶倾角较针叶树种小^[13], 林冠对光的截获能力弱, 则到达的林下光辐射更多。

3.2 冠层结构与林下光辐射的关系

冠层结构不仅显著影响林下光照指标,对林下光照组成也有一定影响^[16]。分析表明,林冠开度与林内光辐射均表现极强的正相关性,叶面积指数与林冠开度、平均叶倾角及林内光辐射均呈显著负相关关系。原因可能是随着林分林冠开度的增加,林内枝叶数量明显减少,林分郁闭度减小,截获的光合有效辐射降低,林内参与光合作用的有效叶面积减少,其林冠透光率有所增加,故林下光辐射均增加。林下光辐射(直射辐射、散射辐射、总辐射)中,冠层结构与林下散射辐射的相关性最强,表明冠层结构对林下散射辐射的控制能力大于对其他光辐射,这与区余端等^[4]的研究结果相同。相关研究^[15]也表明,林冠孔隙的大小、形状以及分布均会影响冠层对光辐射的截获,而森林群落林冠的动态变化,会直接或间接影响林下直射辐射与散射辐射的大小与变化方式。同时,林下直射辐射受林冠特征、太阳路径、立地因子等综合因素的影响显著^[20-21],特别是太阳方位角的变化使得林下直射辐射比散射辐射的时空变异更复杂^[22]。消光系数指光在冠层内部被吸收和散射而降低的程度,反映了光辐射在林冠中的传输状况^[12],主要受太阳高度角和林冠结构的影响^[23]。研究结果显示,消光系数在不同林分间变化趋势与林下光辐射基本一致。根据 Beer-Lambert 的消光定律^[24-25],光辐射的衰减程度主要取决于叶簇的密度、群落内叶的排列以及叶片相对于辐射的倾斜度,说明平均叶倾角是除叶面积指数外影响消光系数的又一关键因子,同时其又与林下光辐射关系密切^[18-19],使得消光系数在不同林分间变化趋势基本一致。

3.3 冠层结构及林下光环境对林下物种多样性的影响

冠层结构所形成的光环境也强烈影响着林下植物群落的分布格局^[26]。本研究发现林冠开度、叶面积指数及林下光辐射与林下物种多样性及丰富度均

有极强的相关性。平均叶倾角及林下散射辐射是影响林下物种均匀度的主要因素。林下光辐射中影响物种多样性的主要因素是总辐射,其中直射辐射对物种丰富度的影响较均匀度大。这与卢训令等^[15],孙东等^[27]对草本植物的研究结果相一致,但谭一波等^[14]的研究表明,冠层结构和林下光照指标对灌木层物种丰富度和多样性指数的影响极显著,对草本层各多样性指标影响则均不显著。相关研究认为^[28],冠层结构差异使得灌木层所处的微生境变化明显,灌木层物种分化剧烈,抗干扰能力差的物种重要值降低或消失;但草本层由于灌木层的屏障作用,其冠层结构变化对微生境的影响削弱,故草本物种丰富度和多样性对冠层结构变化无明显响应。本文的研究区林分冠层郁闭度大,林下几乎无灌木层,草本层物种缺少灌木层的屏蔽作用,对冠层结构差异所引起的微生境变化更为敏锐。有研究认为,在一定范围内,随着林冠开度的变小,林下辐射变弱,更有利于林下植物的生长,但也存在一个林冠开度大小的阈值,当其过小时,林下较弱的光照成为林下植被生长的抑制因子^[29]。林下植被多样性维持和更新是一个受多种因素影响的复杂过程,除了受冠层结构和林内光照等因子的影响外,还与林内小气候、土壤养分状况、植物生长特性及种间种内竞争有关^[7]。因此,为全面了解不同林分林下植被更新规律,还需进一步深入研究各因子之间交互作用,以便准确揭示其内在机理。

综上所述,不同的冠层结构及林下光环境对林下植被的影响结果不尽相同,但其在很大程度上与林下物种多样性、丰富度及均匀度密切相关。本研究中发现,冠层结构差异性是影响林内光环境异质性的主要因素,林内光环境异质性能直接影响林下植物的物种组成及其多样性。因此,人工纯林改造和结构调整中,对乔木层适当补植伴生树种,并逐步调整为多树种混交林,增加冠层结构和林下光照异质性,将更有利于林下植被物种多样性的维持。

参考文献:

- [1] 余 敏. 山西灵空山林分冠层结构与草本植物群落分析[D]. 北京:北京林业大学,2013.
- [2] 鲍 文,包维楷,何丙辉,等. 森林生态系统对降水的分配与拦截效应[J]. 山地学报,2004,22(4): 483-491.
- BAO W, BAO W Z, HE B H, *et al.* Distribution and inter-

ception effects of forest ecosystems on precipitation [J]. *Journal of Mountain Science*, 2004, 22(4): 483-491.

- [3] 陈 高,代力民,周 莉. 受干扰长白山阔叶红松林林分组成及冠层结构特征[J]. 生态学杂志,2004,23(5): 116-120.
- CHEN G, DAI L M, ZHOU L. Composition and canopy structure characteristics of disturbed Changbai Mountain

- broad-leaved Korean pine forest [J]. *Journal of Ecology*, 2004, **23**(5): 116-120.
- [4] 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, (18): 5 637-5 645.
OU Y D, SU Z Y. Canopy structure and undergrowth illumination dynamics of natural evergreen broad-leaved forests in northern Guangdong Province[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, (18): 5 637-5 645.
- [5] PROMIS A, SCHINDLER D, REIF A, *et al.* Solar radiation transmission in and around canopy gaps in an uneven-aged *Nothofagus betuloides* forest [J]. *International Journal of Biometeorology*, 2009, **53**(4): 355-367.
- [6] PIIRONEN T, NYEKO P, ROININEN H. Canopy openness in gaps determines the influence of herbaceous climbers and insect folivory on the survival of a tropical pioneer tree, *Neoboutonia macrocalyx* Pax [J]. *African Journal of Ecology*, 2014, **52**(1): 41-49.
- [7] 崔宁洁, 张丹桔, 刘洋, 等. 马尾松人工林不同大小林窗植物多样性及其季节动态[J]. 植物生态学报, 2014, **38**(5): 477-490.
CUI N J, ZHANG D J, LIU Y, *et al.* Plant species diversity and seasonal dynamics of different size gaps in *Pinus massoniana* plantation [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2014, **38**(5): 477-490.
- [8] 胡砚秋, 柯炳氨, 徐明锋, 等. 亚热带森林群落草本植物对林下光环境的响应[J]. 中南林业科技大学学报, 2016, **36**(8): 72-76.
HU Y Q, KE X D, XU M F, *et al.* Response of herbaceous plants in subtropical forest communities to undergrowth light environment [J]. *Journal of Central South University of Forestry and Technology*, 2016, **36**(8): 72-76.
- [9] 任海, 彭少麟, 张祝平, 等. 鼎湖山季风常绿阔叶林林冠结构与冠层辐射研究[J]. 生态学报, 1996, (2): 174-179.
REN H, PENG S L, ZHANG Z P, *et al.* Study on canopy structure and canopy radiation of monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghu Mountain [J]. *Acta Ecological Sinica*, 1996, (2): 174-179.
- [10] 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 Z C, WANG Y Q, *et al.* Canopy structure and radiation reduction effect of broad-leaved forest in Yinpingshan Nature Reserve [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2015, **30**(4): 45-49.
- [11] 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.
- [12] 刘晓东, 朱春全, 雷晶晶, 等. 杨树人工林冠层光合辐射分布的研究 [J]. 林业科学, 2000, **36**(3): 27-38.
LIU X D, ZHU C Q, LEI J P, *et al.* Study on the distribution of photosynthetic radiation in canopy of poplar plantation [J]. *Forestry Science*, 2000, **36**(3): 27-38.
- [13] 卢训令, 丁圣彦, 游莉, 等. 伏牛山自然保护区森林冠层结构对林下植被特征的影响 [J]. 生态学报, 2013, **33**(15): 4 715-4 723.
LU X L, DING S Y, YOU L, *et al.* Effects of forest canopy structure on the characteristics of understory vegetation in Funiu Mountain Nature Reserve [J]. *Acta Ecological Sinica*, 2013, **33**(15): 4 715-4 723.
- [14] 谭一波, 何琴飞, 郑威, 等. 珠江流域中上游防护林冠层结构对林下植被的影响 [J]. 生态学杂志, 2016, **35**(12): 3 148-3 156.
TAN Y B, HE Q F, ZHENG W, *et al.* The influence of canopy structure of the upper protection forest on the understory vegetation in the Pearl River Basin [J]. *Journal of Ecology*, 2016, **35**(12): 3 148-3 156.
- [15] 丁圣彦, 卢训令, 李吴民. 天童国家森林公园常绿阔叶林不同演替阶段群落光环境特征比较 [J]. 生态学报, 2005, (11): 70-75.
DING S Y, LU X L, LI H M. Comparison of light environmental characteristics of different succession stages of evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park [J]. *Acta Ecological Sinica*, 2005, (11): 70-75.
- [16] 黄慧敏, 董蓉, 何丹妮, 等. 冠层结构和光环境的时空变化对紫耳箭竹种群特征的影响 [J]. 应用生态学报, 2018, **29**(7): 2 129-2 138.
HUANG H M, DONG R, HE D N, *et al.* Effects of temporal and spatial changes of canopy structure and light environment on population characteristics of *P. chinensis* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(7): 2 129-2 138.
- [17] 王世雷. 青海大通森林冠层动态变化及其对林下植物的影响 [D]. 北京: 京林业大学, 2014.
- [18] 林阳. 油松带状混交林冠层结构分析 [J]. 辽宁林业科技, 2016, (6): 25-28.
LIN Y. Analysis of canopy structure of *Pinus tabulaeformis* mixed forest [J]. *Liaoning Forestry Science and Technology*, 2016, (6): 25-28.
- [19] 郭素娟, 熊欢, 邹锋, 等. 冠层分析仪在板栗冠层光辐射特征研究中的应用 [J]. 中南林业科技大学学报, 2013, (6): 12-16.
GUO S J, XIONG H, ZOU F, *et al.* Application of canopy analyzer in the study of light radiation characteristics of chestnut canopy [J]. *Journal of Central South University of Forestry and Technology*, 2013, (6): 12-16.
- [20] BRANG P, VON FELTEN S, WAGNER S. Morning,

- noon, or afternoon; does timing of direct radiation influence the growth of *Picea abies* seedlings in mountain forests [J]. *Annals of Forest Science*, 2005, **62**(7): 697-705.
- [21] 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.* The size of the gap and the effect of light on herbaceous plants in the mixed forest of *Pinus koraiensis*[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2013, **24**(3): 614-620.
- [22] GENDRON F, MESSIER C, COMEAU P G. Comparison of various methods for estimating the mean growing season percent photosynthetic photon flux density in forests[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1998, **92**(1): 55-70.
- [23] 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.* Effects of gap illumination on the distribution of plants under scenic forests in Guangzhou [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2011, **32**(4): 63-66.
- [24] BONHOMME R, CHARTIER P. The interpretation and automatic measurement of hemispherical photographs to obtain sunlit foliage area and gap frequency[J]. *Israel Journal of Agricultural Research*, 1972, **22**(5): 53-61.
- [25] CAMPBELL G S. Extinction coefficients for radiation in plant canopies calculated using an ellipsoidal inclination angle distribution[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1986, **36**(4): 317-321.
- [26] 田 平,韩海荣,康峰峰,等.密度调整对太岳山华北落叶松人工林冠层结及林下植被的影响[J].北京林业大学学报,2016,**38**(8): 45-53.
- TIAN P, HAN H, KANG F F, *et al.* Effects of density adjustment on canopy and understory vegetation of *Larix principis-rupprechtii* plantations in Taiyue Mountain [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2016, **38**(8): 45-53.
- [27] 陈婷婷,贺康宁.黄土半干旱区不同密度人工白榆林消光特性研究[J].水土保持研究,2007,**14**(4): 340-342.
- CHEN T T, HE K N. Study on the extinction characteristics of artificial white cultivars with different density in Semi-arid Area of Loess[J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2007, **14**(4): 340-342.
- [28] 郝建锋,王德艺,李 艳,等.不同林分密度下川北白云山区喜树人工林的群落结构和物种多样性[J].植物研究,2015,**35**(5): 772-778.
- HAO J F, WANG D Y, LI Y, *et al.* Community structure and species diversity of *Camptotheca acuminata* plantations in Baiyun Mountain area of North Sichuan under different stand densities[J]. *Plant Research*, 2015, **35**(5): 772-778.
- [29] 康 冰,王得祥,崔宏安,等.秦岭山地油松群落更新特征及影响因子[J].应用生态学报,2011,**22**(7): 1 659-1 666.
- KANG B, WANG D X, CUI H A, *et al.* Regeneration characteristics and influencing factors of *Pinus tabulaeformis* communities in the Qinling Mountains[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2011, **22**(7): 1 659-1 666.

(编辑:潘新社)