

天目山皆伐毛竹林自然更新群落类型与多样性分析

王铮屹¹, 戴其林¹, 柏 宸¹, 陈 涵¹, 库伟鹏¹, 赵明水², 余树全¹

(1. 浙江农林大学 林业与生物技术学院, 浙江 杭州 311300; 2. 浙江省天目山国家级自然保护区管理区, 浙江 杭州 311311)

摘要: 【目的】毛竹 *Phyllostachys edulis* 林是中国亚热带区域近 30 a 来不断扩展的森林群落类型之一, 物种多样性单一、生态功能不强。近年来, 毛竹林蔓延和入侵越来越严重, 已威胁到竹林周边植被, 势必要进行更新改造。本研究旨在探讨毛竹纯林皆伐后自然更新形成群落类型、生物多样性特点和影响因素。【方法】基于天目山毛竹林皆伐自然更新后形成的次生群落的监测数据, 利用 TWINSpan 分析方法对自然更新群落进行了分类, 比较了不同群落之间 α 多样性之间的差异性, 用冗余分析法分析环境因素的影响。【结果】毛竹林皆伐后自然更新群落物种和类型多样, 可分成 11 个不同的群落, 不同群落之间 α 多样性存在显著差异。冗余分析发现: 在海拔、坡向、坡度 3 个地形因子中海拔是决定自然更新群落木本层以及草本层 α 多样性大小的主要因子, 且与其呈显著负相关关系 ($P < 0.05$)。【结论】揭示了毛竹林皆伐后演替初期群落与环境因子的分布格局, 为天目山自然保护区内植被恢复提供理论依据。图 3 表 3 参 38

关键词: 毛竹林; 天目山; 自然更新; 次生群落; α 多样性; 冗余分析

中图分类号: S718.5 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2020)00-0001-10

Types and diversity of natural regeneration community after clear cutting of *Phyllostachys edulis* forests in Mount Tianmu, China

WANG Zhengyi¹, DAI Qilin¹, BAI Cheng¹, CHEN Han¹, KU Weipen¹, ZHAO Mingshui², YU Shuquan¹

(1. School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China;
2. Management Office, National Nature Reserve of Mount Tianmu, Hangzhou 311311, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] *Phyllostachys edulis* (Moso bamboo) forest is one of the forest community types that have been expanding in the subtropical region of China in recent 30 years. The spread and invasion of *Ph. edulis* forests are becoming more and more serious, threatening the vegetation around the Moso bamboo forest. It has become an important problem of forestry ecological construction at present and in the future. The study aim is to know the type and species diversity of natural regeneration community, and their influencing factors after clear cutting of Moso bamboo forest. [Method] This paper is based on the monitoring data of secondary communities formed by natural regeneration after clear cutting of Moso bamboo forest in Mount Tianmu, TWINSpan analysis was used to classify the natural regeneration communities, The differences of α diversity among different communities were compared, the influence of environmental factors was analyzed by redundancy analysis. [Result] (1) Species and types of natural regeneration community are varied after clear-cutting of Moso bamboo forest, can be divided into 11 different communities. There were significant differences in alpha diversity among different communities. (2) Through redundancy analysis, it was found that among the three topographic factors of elevation, slope direction and slope, elevation was the main factor that determined

收稿日期: 2019-08-09; 修回日期: 2019-10-15

基金项目: 浙江省科技厅重点项目 (2017C02028)

作者简介: 王铮屹, 从事森林生态学研究。E-mail: 237600341@qq.com。通信作者: 余树全, 教授, 博士, 博士生导师, 从事森林生态、恢复生态和生态规划研究。E-mail: yushq@zafu.edu.cn

the alpha diversity of woody layer and herbaceous layer of natural regeneration community and was significant negatively correlated with it ($P < 0.05$). [Conclusion] This paper reveals the distribution pattern of community and environmental factors in the early stage of succession and provides theoretical basis for vegetation restoration in the protected area. [Ch, 3 fig. 3 tab. 38 ref.]

Key words: *Phyllostachys edulis*(Moso bamboo) forest; Mount Tianmu; natural regeneration; secondary community; α diversity; redundancy analysis

毛竹 *Phyllostachys edulis* 不仅具有重要的经济价值^[1], 而且具有极强的固碳能力^[2-3], 被广泛栽植。浙江省毛竹林面积达 100 多万 hm^2 。然而随着经济社会发展, 劳动力成本升高, 毛竹价值下降, 许多地方毛竹林已无人管理, 毛竹林的蔓延正越来越不受控制^[4-5]。因毛竹生长迅速, 出笋后, 即使在没有林隙的情况下, 50~60 d 内也可完成高生长, 到达林冠层。这些特征反映毛竹具有强大的入侵性, 对周边植被构成了潜在的威胁, 特别是在自然保护区内, 不允许人为采伐干扰, 毛竹林能够迅速扩张, 形成单优群落, 导致区内生物多样性下降。天目山国家级自然保护区是中国中亚热带与北亚热带过渡区, 气候地形独特, 分布着大量原始植被和珍稀濒危动物物种, 但在毛竹林的快速蔓延扩张下天目山常绿阔叶林以及常绿阔叶混交林等地带性自然植被正遭到逐年蚕食。据 1956 年天目山森林资源调查记载, 当时的毛竹林面积为 55.10 hm^2 , 2015 年调查的毛竹林面积为 105.38 hm^2 , 增长了近 1 倍。近年来, 毛竹林扩张速度明显加快, 区内毛竹林面积以平均 $4.47 \text{ hm}^2 \cdot \text{a}^{-1}$ 的增长速度迅速蔓延, 对保护区的生物多样性造成严重影响 [6]。经批准, 于 2015 年开始对保护区内部分毛竹林进行皆伐作业, 旨在促进天目山国家级自然保护区的生物多样性保护与恢复。本研究利用天目山国家级自然保护区内毛竹林皆伐后自然更新群落的监测数据, 探讨毛竹纯林皆伐后自然更新形成群落类型、生物多样性特点和影响因素, 为今后大面积毛竹林更新提供借鉴和指导。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

浙江天目山国家级自然保护区位于浙江省西北部杭州市临安区境内的西天目山 ($30^{\circ}18'30''\sim 30^{\circ}24'55''\text{N}$, $119^{\circ}23'47''\sim 119^{\circ}28'27''\text{E}$), 总面积为 $1\ 050 \text{ hm}^2$, 主峰海拔为 $1\ 506 \text{ m}$ 。年平均气温为 $8.8\sim 14.8 \text{ }^{\circ}\text{C}$, 年积温为 $2\ 500\sim 5\ 100 \text{ }^{\circ}\text{C}$, 年降水量为 $1\ 390\sim 1\ 870 \text{ mm}$, 相对湿度为 $76\%\sim 81\%$ ^[7]。自然保护区受海洋暖湿气候影响较深, 森林植被十分茂盛。由于区内地势较为陡峭, 海拔上升快, 气候差异大, 植被的分布有着明显的垂直界限, 自山麓到山顶垂直带谱为: 海拔 870 m 以下为常绿阔叶林; $870\sim 1\ 100 \text{ m}$ 为常绿、落叶阔叶混交林; $1\ 100\sim 1\ 380 \text{ m}$ 为落叶阔叶林; $1\ 380\sim 1\ 506 \text{ m}$ 为落叶矮林^[8]。自然保护区中的毛竹林主要分布于海拔 $350\sim 900 \text{ m}$ 其他森林类型之中, 毛竹林下植被稀少, 有少量的豹皮樟 *Litsea coreana* var. *sinensis*、短尾柯 *Lithocarpus brevicaudatus*、微毛柃 *Eurya hebeclados*、细叶青冈 *Cyclobalanopsis myrsinaefolia*、连蕊茶 *Camelia fraterna*、马银花 *Rhododendron ovatum* 和牛鼻栓 *Fortunearia sinensis* 等常绿树种^[9]。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置 2018 年 11~12 月, 在浙江天目山国家级自然保护区内 2015 年底的毛竹林皆伐试验区内全面踏查的基础上, 采用样方法, 设置 11 个 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 群落样地, 在每个群落样方四角及中间位置分别设置 1 个 $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ 木本层样方及草本样方, 共设置 11 个群落样地, 55 个木本层样方和 55 个草本样方。

1.2.2 样地调查 对样方内的木本植物进行每木调查, 记录每个植株的物种名、胸径、树高、冠幅等并挂牌以便长期监测。记录每个草本样方内草本层植物的物种名、多度、盖度、平均高度、平均基径。并用全球定位系统 (GPS) 和罗盘仪测量每个样方的经度、纬度、海拔、坡度、坡向等环境因子。结果如表 1。

1.3 数据处理

1.3.1 重要值计算 物种重要值是表示物种在群落中优势度的一个指标，可以表示不同物种在群落中的功能地位^[10]。分别计算每块样地的重要值，计算公式为^[11-12]： $I_{V灌}=(\text{相对高度}+\text{相对盖度}+\text{相对密度})/3$ ； $I_{V草}=(\text{相对高度}+\text{相对盖度}+\text{相对密度})/3$ ；相对密度=(某个种的个体数/全部种的个体数) $\times 100$ ；相对高度=(某个种的平均高度/所有种平均高度之和) $\times 100$ ；相对盖度=(某个种的盖度/所有种盖度之和) $\times 100$ 。

1.3.2 α 多样性数据 利用 R 语言 Vegan 包中的 diversity 函数计算各层次 α 多样性指数，公式如下：

$$\text{Shannon-Wiener 指数 } H^{[13]}: H = -\sum_{i=1}^S P_i \ln(P_i);$$

Simpson 多样性指数 $D^{[14]}: D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$ ；Gleason 丰富度指数 $R: R = S/\ln A$ ；基于 Shannon-Wiener 指数的 Pielou 均匀度指数： $E = H/\ln S$ 。其中， S 为样方内物种数， P_i 为种 i 的相对重要值， A 为样方面积。采用 R3.5.3 软件中的 Vegan 包计算各个样方 α 多样性，采用 Excel 2003 软件对多样性数据进行统计处理，采用 SPSS 25 统计分析软件中的 one-way ANOVA(单因素方差分析)分析不同群落之间的 α 多样性的差异，差异程度用 Duncan 的多重比较 $SSR(P < 0.05)$ 。

1.3.3 数量分类 TWINSpan 分类运用计算机软件 TWINSpan for Windows V2.3 完成^[15]。为了消除稀有种对分类结果的影响，在对天目山毛竹林皆伐后次生群落进行 TWINSpan 分类时将物种在样方内出现次数 ≤ 4 且所在样方重要值小于等于 0.1 的物种排除。最终用于 TWINSpan 分类的物种数由 318 种删减至 116 种，最后将这 116 种植物的重要值数据与 55 个样方共同组成植被矩阵进行分类。

1.3.4 多样性指数排序 多样性指数排序使用 R3.5.3 软件中的 Vegan 包完成，排序图绘制使用 ggplot2 包完成。在排序前需要将测得的 $0\sim 360^\circ$ 的罗盘仪测量值使用 TRASP 法转换为 $0\sim 1$ 的值。转换公式如下^[16]： $T_{RASP} = \{1 - \cos[(\pi/180)(a_{\text{spect}} - 30)]\}/2$ 。其中： T_{RASP} 为坡向转换值； a_{spect} 为坡向方位角角度。经过转换后坡向转换值的范围为 $0\sim 1$ ，转换后的值越大代表的样方生境越向阳。选择排序方法前首先对多样性数据矩阵进行去趋势对应分析(DCA)，如果 DCA 排序前 4 个轴中最大值超过 4，选择单峰模型更合适。如果介于 $3\sim 4$ ，单峰模型和线性模型都可行。如果是小于 3，则选择线性模型。经计算在 DCA 分析中木本层和草本层的最长排序轴长度分别为 0.435 49 和 0.660 27，结果均小于 3 因此选择线性模型中的冗余分析(RDA)比较合适。因此，本研究采用 RDA 排序的方法将选取的地形因子作为解释变量以各多样性指数作为响应变量进行分析。

2 结果与分析

2.1 TWINSpan 分析

将毛竹林皆伐自然更新形成的 55 个样方进行 TWINSpan 分类，命名原则参照《中国植被》^[17]中的群落命名原则，结合样方的实际情况，将划分的样方适当进行调整，最终划分了 11 个群落类型(图 1)。

I. 臭椿 *Ailanthus altissima*+掌叶复盆子 *Rubus chingii*-栗褐薹草 *Carex brunnea*+金星蕨 *Parathelypteris glanduligera* 群丛，包括样方 46、47、48、49、50，分布于海拔 829~849 m 处。木本层优势种臭椿平均高度为 1.8 m，盖度 15%~35%；掌叶复盆子平均高度为 1.8 m，盖度 2%~16%；主要伴生种为檫木 *Sassafras tzumu*、花椒 *Zanthoxylum molle*、蓬蘽 *Rubus hirsutus* 等。草本层优势种栗褐薹草平均高度为 0.3 m，盖度 10%~20%；金星蕨平均高度为 0.3 m，盖度 1%~5%；主要伴生种为五节芒 *Miscanthus floridulus*、博落回 *Macleaya cordata*、显子草 *Phaenosperma globosa* 等。

II. 棘茎楸木 *Aralia echinocaulis*+花椒-栗褐薹草+显子草群丛，包括样方 51、52、53、54、55，分

表 1 调查样地基本情况

样地号	样方	海拔高度/m	坡度/(°)	坡向/(°)
1	1~5	535~545	31.0	东122
2	6~10	537~547	30.0	南167
3	11~15	569~578	33.5	东南148
4	16~20	552~559	32.0	南196
5	21~25	559~569	33.0	南187
6	26~30	581~591	31.0	东南130
7	31~35	527~538	38.0	西255
8	36~40	428~437	15.0	东90
9	41~45	866~876	35.0	南162
10	46~50	832~842	30.0	南168
11	51~55	814~825	35.0	西南213

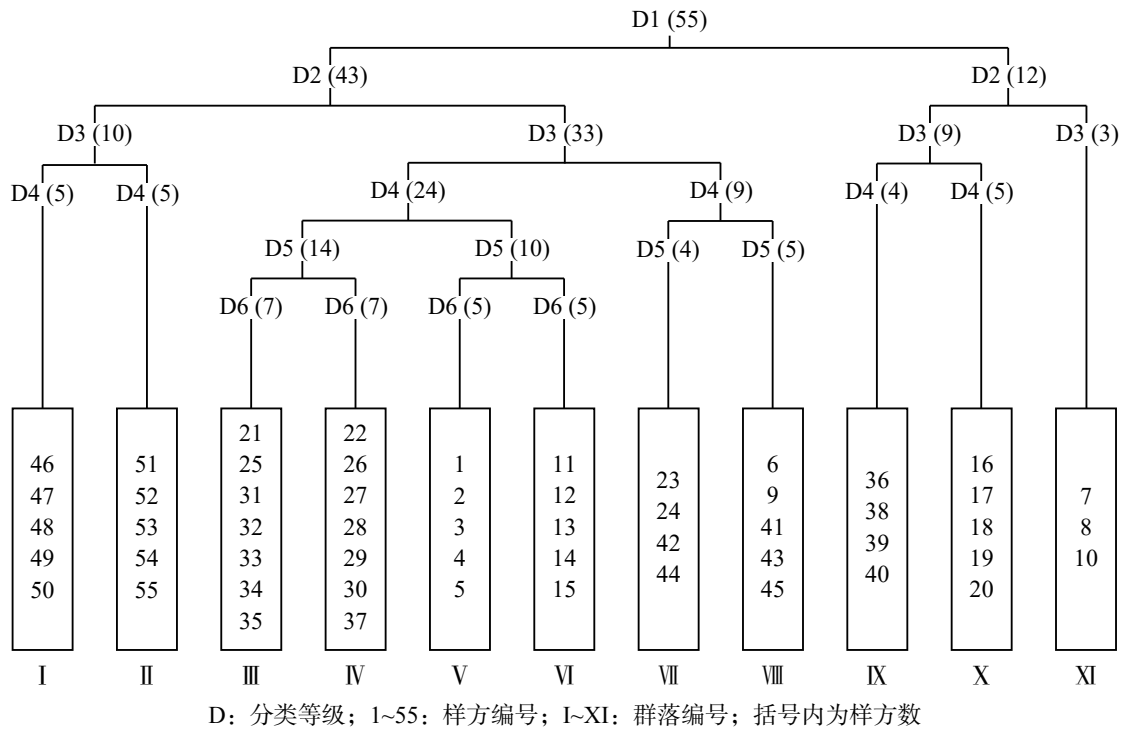


图1 天目山毛竹林皆伐后自然恢复群落 TWINSpan 分类树状图

Figure 1 Two-way indicator tree classification of natural restoration community after clear cutting of Moso bamboo forest in Mount Tianmu

布于海拔 849~855 m 处。木本层优势种棘茎榕木平均高度为 2.2 m, 盖度 6%~28%; 朵花椒平均高度为 2.8 m, 盖度 15%~28%; 主要伴生种为山鸡椒 *Litsea cubeba*、檫木、掌叶复盆子等。草本层优势种栗褐藁草平均高度为 0.3 m, 盖度 3%~8%; 显子草平均高度为 0.7 m, 盖度 5%~8%; 其中栗褐藁草处于主要地位, 主要伴生种为博落回、求米草 *Opismenus undulatifolius*、密叶藁草 *Carex maubertiana* 等。

Ⅲ. 朵花椒-博落回+显子草群丛, 包括样方 21、25、31、32、33、34、35, 分布于海拔 527~570 m 处。木本层优势种朵花椒平均高度为 3.4 m, 盖度 10%~43%; 主要伴生种有臭辣树 *Evodia fargesii*、白背叶 *Mallotus apelta*、醉鱼草 *Buddleja lindleyana* 等。草本层优势种博落回平均高度为 2.0 m, 盖度 3%~10%; 显子草平均高度为 0.6 m, 盖度 2%~10%; 主要伴生种有栗褐藁草、庐山香科科 *Teucrium pernyi* 等。

Ⅳ. 朵花椒+白背叶-栗褐藁草群丛, 包括样方 22、26、27、28、29、30、37, 分布于海拔 430~435 m、559~596 m 处。木本层优势种朵花椒平均高度为 4.2 m, 盖度 10%~22%; 白背叶平均高度为 2.5 m, 盖度 4%~43%; 主要伴生种为臭辣树以及少量掌叶复盆子、苧麻 *Boehmeria nivea* 等。草本层优势种栗褐藁草平均高度为 0.4 m, 盖度 3%~21%。主要伴生种为显子草和博落回等。

Ⅴ. 白背叶-显子草+五节芒群丛, 包括样方 1、2、3、4、5, 分布于海拔 535~545 m 处。木本层优势种白背叶平均高度 2.4 m, 盖度 15%~27%。主要伴生种为老鸦糊 *Callicarpa giraldii*、朵花椒、掌叶复盆子等。草本层优势种显子草平均高度 0.8 m, 盖度 5%~15%; 五节芒平均高度 1.2 m, 盖度 3%~10%; 主要伴生种有博落回、栗褐藁草、山莓 *Rubus corchorifolius* 等。

Ⅵ. 白背叶-苦竹 *Pleioblastus amarus*+三穗藁草 *Carex tristachya* 群丛, 包括样方 11、12、13、14、15, 分布于海拔 568~578 m 处。木本层优势种白背叶平均高度 2.5 m, 盖度 15%~45%。主要伴生种为老鸦糊、浙江柿 *Diospyros glaucifolia* 等。草本层优势种为苦竹平均高度 0.9 m, 盖度 5%~15%; 三穗藁草平均高度 0.4 m, 盖度 2%~6%; 主要伴生种为栗褐藁草等。

Ⅶ. 朵花椒-青绿藁草 *Carex breviculmis* 群丛, 包括样方 23、24、42、44, 分布于海拔 559~569 m、866~876 m 处。木本层优势种朵花椒平均高为 4.0 m, 盖度 13%~58%。主要伴生种为蓬蘽等。草本层青绿藁草为绝对优势种, 平均高度 0.4 m, 盖度 5%~35%。主要伴生种为显子草、密叶藁草等。

Ⅷ. 蓬蘽+臭椿-显子草+蕨 *Pteridium aquilinum* 群丛, 包括样方 6、9、41、43、45, 分布于海拔

538~547 m、866~874 m 处。木本层优势种蓬蘽平均高 0.34 m，盖度 4%~37%；臭椿平均高 1.9 m，盖度 1%~26%；主要伴生种为臭辣树、苧麻等。草本层优势种显子草平均高度为 0.6 m，盖度 3%~8%；蕨平均高度为 0.7 m，盖度 2%~12%；主要伴生种为密叶藁草、三穗藁草等。

IX. 糙叶树 *Aphananthe aspera*+白背叶-三穗藁草+博落回群丛，包括样方 36、38、39、40，分布于海拔 430~435 m 处。木本层优势种糙叶树平均树高 4.3 m，盖度 32%~52%；白背叶平均树高 3.2 m，盖度 5%~35%；主要伴生种为茶 *Camellia sinensis*、高粱泡 *Rubus lambertianus* 等。草本层优势种三穗藁草平均高度为 0.2 m，盖度 3%~35%；博落回平均高度为 2.0 m，盖度 1%~10%；主要伴生种为青绿藁草、显子草等。

X. 蓬蘽-皱叶狗尾草 *Setaria plicata* 群丛，包括样方 16、17、18、19、20，分布于海拔 545~550 m 处。木本层优势种蓬蘽平均高为 0.5 m，盖度 2%~52%。主要伴生种为山莓、小构树 *Broussonetia kazinoki*。草本层优势种皱叶狗尾草平均高度 0.6 m，盖度 23%~37%，并伴生少量求米草、黑足鳞毛蕨 *Dryopteris fuscipes* 等。

IX. 紫麻 *Oreocnide frutescens*+牛鼻栓 *Fortunearia sinensis*-野苘蒿 *Crassocephalum crepidioides*+显子草群丛，包括样方 7、8、10，分布于海拔 538~547 m 处。木本层优势种紫麻平均高度为 1.5 m，盖度 58%；牛鼻栓平均高度 3.6 m，盖度 40%；主要伴生种为小齿钻地风 *Schizophragma integrifolium*、木莓 *Rubus swinhoei* 等。草本层优势种野苘蒿平均高度 0.5 m，盖度 2%~12%；显子草平均高度 0.7 m，盖度 4%~8%；主要伴生种为金灯藤 *Cuscuta japonica* 等。

通过 TWINSpan 分析将 55 个样方分成了 11 类群丛，其中群丛 I、II、V、VI、X 分类结果与样地分布一致，其他群丛在分类时出现了同属一个样地而分类结果不同的情况。TWINSpan 分析是基于群落各物种重要值的大小而进行的，因此同属一个样地但样方内植被分布不同是造成这种情况的根本原因。地形上的异质生境会对植被的分布格局产生影响^[18]，地形通过形态(起伏等)变化、经过不同地貌过程(堆积、搬运等)影响了光、热、水和土壤理化性质等因素在空间上的再分配，形成异质生境^[19]。地形单位又可以进一步划分为上部坡面和下部坡面两部分，上下部坡面又可以划分为顶坡、上部边坡、谷头凹地、麓坡、泛滥性阶地、等微地形单位^[20]。各微地形单元之间受不同地貌过程、水文、土壤形成过程、水分等环境因子存在明显差异^[21]，加上不同类型、程度干扰在微地形上形成具有不同优势种的植被分异格局^[22]。此外，除了微地形单元对生境的影响外样地中还有其他未被砍伐的高大乔木随机分布，经统计，样地内 $D_{BH} \geq 10$ cm 的乔木数量为 27 株，其中样方内 13 株。这些高大乔木会影响样方内的光照、水分等条件，导致同一样地内小尺度上生境的不同，在一定程度上影响植被的分异。

2.2 α 多样性分析

由表 2 可以看出：在毛竹林皆伐后自然恢复形成的不同群落之间 α 多样性具有显著差异。群落 VII、X、XI 之间木本层的 Shannon-Wiener 多样性指数差异不显著，但显著低于其他群落；群落 I、II、VII、X、XI 之间草本层 Shannon-Wiener 多样性差异不显著，但显著低于其他群落。木本层 Simpson 多样性指数与 Shannon-Wiener 多样性指数结果类似，表现为群落 VII、X、XI 显著低于其他群落，但群落 VII 与其他群落差异不显著；草本层 Simpson 多样性指数表现为群落 II、VII、X 显著低于其他群落。木本层 Pielou 均匀度最大值为群落 I，其值为 0.888，最低为群落 XI，其值为 0.676；草本层 Pielou 均匀度最大值为群落 III，其值为 0.856。群落 VII 的值最低。木本层和草本层的 Pielou 均匀度指数并无显著关联，如群落 XI 木本层 Pielou 均匀度最低但草本层 Pielou 均匀度最高，群落 VII 木本层和草本层均为最低，可能是由于群落 VII 的朵花椒和青绿藁草作为优势种长势较好，最终影响了其他物种的生长而导致的。木本层 Gleason 丰富度指数最大为群落 III 其值为 11.406，其次是群落 VI 和群落 V，群落 XI 的 Pielou 均匀度指数其值为 4.453。草本层 Gleason 丰富度最大为群落 VI 其值为 5.033，其次是群落 VIII 和群落 X，群落 XI 的 Gleason 丰富度指数最低，其值为 2.175。

各群落之间不同层次之间的差异性可以看出各个群落之间的 α 多样性有较大差别，这可能是由于不同群落之间不同的环境因子所导致的，如群落 I、II 的海拔较高但是各层次的 α 多样性较低，显示了海拔对群落 α 多样性的影响。

2.3 群落各层次 α 多样性与地形因子之间的关系

对木本层和草本层 α 多样性进行 RDA 排序结果显示木本层中 3 个排序轴对多样性变化的总解释率为 38.61%，其中排序轴 1 的解释率为 38.2%，草本层中 3 个排序轴对多样性变化的总解释率为 17.43%，其中排序轴 1 的解释率为 17.02%，在木本层和草本层中排序轴 1 的解释率比较大，因此主要对排序轴 1 进行分析。采用 permutest 函数对 RDA 分析结果进行蒙特卡罗置换检验 (Monte Carlo permutation test) 置换循环 999 次后显示地形因子对木本层和草本层的 α 多样性分布的解释量具有显著性 ($P < 0.05$) 说明了排序效果理想。用 envfit 函数检验每个地形因子的显著性以及地形因子与排序轴的相关性结果见表 3。

在表 3 中地形因子与 2 条排序轴对应的值代表地形因子与不同排序轴的相关性，可以看出木本层的排序轴 1 主要与海拔呈极显著正相关 ($P < 0.01$)，与坡向和坡度呈不显著负相关。说明沿着排序轴 1 自左向右海拔越高坡度越小坡向由阳坡转为阴坡。草本层的排序轴 1 与海拔呈显著正相关 ($P < 0.05$)、与坡向、坡度均呈正相关，说明沿着排序轴 1 向右海拔越高、坡向由阴坡转为阳坡、坡度升高。 r^2 表示该地

表 2 不同群落类型 α 多样性

Table 2 Alpha diversity of different community types

层	群落类型	Shannon-Wiener多样性指数	Simpson多样性指数	Pielou均匀度	Gleason丰富度
木本层	I	2.503±0.260 abc	0.892±0.035 ab	0.888±0.0416a	5.281±0.942 cd
	II	2.632±0.046 ab	0.897±0.009 ab	0.841±0.027ab	7.145±0.621 bcd
	III	3.037±0.291 a	0.913±0.043 a	0.846±0.058 ab	11.406±1.935 a
	IV	2.802±0.223 ab	0.905±0.037 a	0.855±0.060 ab	8.432±1.656 abc
	V	2.936±0.222 ab	0.919±0.022 a	0.864±0.035 ab	9.320±1.243 ab
	VI	3.074±0.204 a	0.932±0.017 a	0.883±0.027 a	10.252±2.089 ab
	VII	2.292±0.401 bcd	0.784±0.091 abc	0.733±0.085 bc	7.223±1.869 bcd
	VIII	2.498±0.525 abc	0.852±0.089 ab	0.804±0.081 abc	7.456±2.960 bcd
	IX	2.502±0.357 abc	0.857±0.053 ab	0.803±0.052 abc	7.145±7.877 bcd
	X	1.950±0.715 cd	0.744±0.193 bc	0.787±0.162 abc	8.800±3.773 ab
	XI	1.795±0.775 d	0.671±0.252 c	0.676±0.213 c	4.453±2.157 d
草本层	I	1.753±0.340 bcdef	0.766±0.061 ab	0.810±0.047 a	2.858±1.028 bc
	II	1.467±0.450 def	0.670±0.118 bc	0.742±0.089 ab	2.299±0.725 c
	III	2.271±0.309 ab	0.857±0.046 a	0.856±0.046 a	4.571±1.283 ab
	IV	1.991±0.358 abcd	0.807±0.068 a	0.820±0.056 a	3.772±1.214 abc
	V	2.348±0.301 a	0.861±0.049 a	0.852±0.040 a	5.033±1.152 a
	VI	1.944±0.168 abcd	0.812±0.026 a	0.819±0.046 a	3.541±0.994 abc
	VII	1.310±0.143 f	0.588±0.026 c	0.628±0.038 b	2.641±0.836 c
	VIII	2.131±0.452 abc	0.806±0.096 a	0.784±0.085 a	4.909±1.794 a
	IX	1.877±0.438 abcde	0.740±0.176 ab	0.750±0.197 ab	3.961±0.597 abc
	X	1.363±0.208 ef	0.663±0.067 bc	0.722±0.085 ab	4.905±1.060 a
	XI	1.632±0.309 cdef	0.752±0.077 ab	0.854±0.039 a	2.175±0.671 c

说明：数据为每个群落类型各样地的平均值。同列不同小写字母表示不同类型差异显著 ($P < 0.05$)

表 3 地形因子与排序轴的相关关系

Table 3 Correlation between terrain factor and ordering axis

地形因子	木本层				草本层			
	排序轴1	排序轴2	r^2	P_t	排序轴1	排序轴2	r^2	P_t
海拔	0.937 59	0.347 75	0.163 3	0.003**	0.991 66	-0.128 85	0.137 5	0.022*
坡向	-0.310 44	-0.950 59	0.061 4	0.171	0.862 74	-0.505 64	0.042 8	0.316
坡度	-0.944 73	-0.327 85	0.057 8	0.196	0.993 96	0.109 76	0.000 3	0.989

形因子对 α 多样性分布的决定系数, r^2 越小则代表该地形因子对多样性分布的影响越小。 P_i 代表显著性检验, 可以看出海拔对木本层和草本层的 α 多样性分布有着显著影响 ($P < 0.05$)。

由图 2 可得: 在 3 个地形因子中代表海拔的线段最长, 代表坡度的线段最短。说明在地形因子中海拔对木本层 α 多样性分布影响较大而坡度的影响最小。海拔箭头方向与排序轴 1 方向呈锐角, 说明海拔与排序轴呈正相关, 这与表 3 的结果相同。 α 多样性中 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数、Pielou 均匀度箭头在第 2 象限, 且与排序轴 1 呈钝角, 说明这 3 个指标与海拔呈负相关而与坡度呈正相关, 即随着海拔的升高和坡度的降低木本层多样性降低, 物种分布也越加不均匀。 Gleason 丰富度箭头所在位置为第 3 象限箭头方向, 与排序轴方向呈钝角为负相关, 说明木本层 Gleason 丰富度指数与海拔呈负相关, 而与坡度呈正相关, 木本层 Gleason 丰富度高的区域往往海拔低且坡度大。

由图 3 可以看出: 海拔的箭头处于第 1 象限且线段长度最长, 说明海拔是影响草本层 α 多样性分布的主要因子, 海拔的箭头方向与排序轴

1 方向为锐角, 说明呈海拔与排序轴 1 呈正相关; 坡向的箭头处于第 4 象限且与排序轴 1 呈锐角, 说明坡向也与排序轴 1 呈正相关; 坡度的箭头位于第 1 象限但是线段很短几乎看不见, 说明坡度对草本层 α 多样性分布影响极小。草本层总体分布情况与木本层类似, Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数、Pielou 均匀度的箭头处于第 2 象限且与排序轴呈钝角, 说明随着海拔的升高和坡向由阴转阳, 草本层的 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数和 Pielou 均匀度均下降, 即草本层的多样性下降, 物种分布均匀程度下降。 Gleason 丰富度的箭头处于第 3 象限且与排序轴 1 方向呈钝角, 说明随着海拔的增加和坡向转阳草本层的 Gleason 丰富度也呈下降趋势。

3 结论与讨论

运用 TWINSpan 方法分析结合野外调查结果及保护区中不同植物群落特征, 将天目山毛竹林皆伐后自然更新形成的次生群落通过 55 个样方数据划分为 11 个群落, 推测由于样地内微地形不同和原有高大乔木分布的不均匀形成的异质生境导致植被分类的分异。毛竹林皆伐后自然恢复形成的不同群落之间 α 多样性具有显著差异, 具体表现为: 木本层 Shannon-Wiener 多样性群落 VII、X、XI 之间差异不显著但显著低于其他群落, 草本层 Shannon-Wiener 多样性群落 I、II、VII、X、XI 之间差异不显著但显著低于其他群落, 这可能是由于样地之间海拔的梯度差异导致了 α 多样性的差异。通过分析也可以看出: 海拔是影响 α 多样性的主要因子并与其呈负相关。

群落构建规则认为: 环境筛选和生物相互作用在不同尺度上决定了群落结构、组成和多样性^[23-24]。植物群落的有序更替过程被称为演替, 它以优势种的更替作为表征, 环境的演变为基础, 通常是一个植物群落代替另一个植物群落的过程^[25]。在演替过程中, 与前期演替出现的物种相比, 后期演替出现的物种具有低增长率、长寿命和耐荫等特征^[26]。本研究的群落属于演替初期, 在样地内木本层共调查到落叶树种 4 639 株, 常绿树种 2 684 株, 木本层常绿树种占比为 36.65%, 且大多为蓬蘽、茶、寒莓 *Rubus buergeri* 等灌木, 少部分能够在未来形成乔木层的常绿树种有小叶青冈 *Cyclobalanopsis myrsinifolia*、杉木 *Cunninghamia lanceolata* 等, 但是这部分树种占比不高, 所以预计在几年后乔木层出现后会形成一个

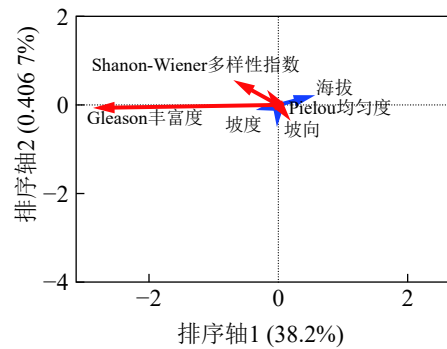


图 2 木本层 α 多样性 RDA 排序分析

Figure 2 RDA sequencing of woody layer α diversity

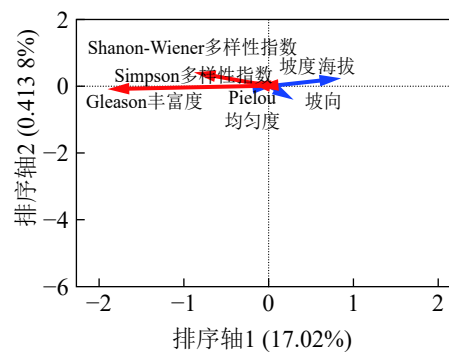


图 3 草本层 α 多样性 RDA 排序分析

Figure 3 RDA sequencing of herbaceous layer α diversity

落叶阔叶林, 优势种为白背叶、朵花椒一类的阳性物种。演替早期的物种大多具备种子质量小, 依靠风力或鸟类传播, 具有长距离扩散的能力, 也可以在土壤中长期休眠, 遇到地表扰动则大量萌发^[27-28]。目前, 很少有对于花椒种子传播方式以及是否具有休眠特性的研究, 国内对与朵花椒同属植物椿叶花椒 *Zanthoxylum ailanthoides* 的种子研究显示: 椿叶花椒种子具有生理休眠的特征^[29], 而白背叶在荒地经常作为先锋树种。推测由于皆伐造成的地表扰动导致了生境的变化, 使得白背叶和朵花椒可以快速占据优势位得到快速发展。在演替过程中常绿树种分布于木本层下层, 在足够长的时间之后形成天目山自然保护区在这个海拔高度的地带性常绿阔叶林。

环境因子与生物多样性格局的关系一直以来都是生态学家感兴趣的领域^[30]。本研究把海拔、坡度、坡向 3 个地形因子作为解释变量, 将自然更新群落各层次的 α 多样性作为响应变量, 通过冗余分析 (RDA) 探究这两者之间的关系。经蒙特卡罗置换检验后, 解释变量对木本层和草本层的 α 多样性相应变量都具有显著影响 ($P < 0.05$), 因此结果可信。海拔是特殊的环境因子, 反映了温度、光照和水分的情况^[31]。本研究通过排序轴与环境因子的关系可以看出: 海拔与木本层 α 多样性呈极显著负相关 ($P < 0.01$), 与草本层呈显著负相关 ($P < 0.05$), 坡向和坡度与 α 多样性的各类测度指数的相关性均不显著。本研究显示更新的次生群落的木本层和草本层的 α 多样性都随着海拔的升高而降低这与大多数研究的结果一致^[32-33]。也有研究显示: 随着海拔的升高 α 多样性先升高后减小^[34] 或者随着海拔升高而增大^[35]。木本层排序轴解释率高于草本层的解释率的原因可能是由于草本层 α 多样性与土壤有机质、土壤碱解氮大气温度等微域或局部环境性状关系密切^[36], 而对地形因子变化响应不明显导致的。群落的多样性是由许多环境因子共同作用的, 如 pH、有机质和全氮含量^[37] 等。目前, 群落环境因子对多样性影响的解释率不够高, 说明仍有许多环境因子没有被发掘, 而在不同森林恢复阶段驱动物种多样性的环境因子也是不同的^[38], 因此, 未来将进一步探索更多的环境因子对群落不同恢复阶段各层次多样性的影响。

综上所述, 本研究以天目山国家级自然保护区毛竹林皆伐后自然更新群落为研究对象, 采用 TWINSpan 分类结合 RDA 排序的研究方法, 取得了良好的分类结果, 并揭示了演替初期群落与环境因子的分布格局。可为天目山国家级自然保护区植被恢复过程研究提供理论依据。

4 参考文献

- [1] 朱锦懋, 黄茂提, 陈由强, 等. 笋材两用毛竹林林分结构数量关系研究[J]. *植物生态学报*, 2000, 24(4): 483 - 488.
ZHU Jinmao, HUANG Maoti, CHEN Youqiang, et al. The structure of a culm and shoot producing stand of *Phyllostachys pubescens* [J]. *Acta Phytocool Sin*, 2000, 24(4): 483 - 488.
- [2] RUIZ-PÉREZ M, FU Maoyi, YANG Xiaosheng, et al. Bamboo forestry in China: toward environmentally friendly expansion [J]. *J For*, 2001, 99(7): 14 - 20.
- [3] ZHOU Guomo, JIANG Peikun, MO Lufeng. Bamboo: a possible approach to the control of global warming [J]. *Int J Nonl Sci Numer Simulat*, 2009, 10(4): 547 - 550.
- [4] ISAGI Y, KAWAHARA T, KAMO K, et al. Net production and carbon cycling in a bamboo *Phyllostachys pubescens* stand [J]. *Plant Ecol*, 1997, 130(1): 41 - 52.
- [5] 蔡亮, 张瑞霖, 李春福, 等. 基于竹鞭状态分析的抑制毛竹林扩散的方法[J]. *东北林业大学学报*, 2003, 31(5): 68 - 70.
CAI Liang, ZHANG Ruilin, LI Chunfu, et al. A method to inhibit the expansion of *Phyllostachys pubescens* stands based on the analysis of underground rhizome [J]. *J Northeast For Univ*, 2003, 31(5): 68 - 70.
- [6] 李领寰. 天目山自然保护区毛竹群落结构特征和采伐管理措施研究[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2015.
LI Linghuan. *Study on Phyllostachys Pubescens Community Structure and Harvesting Management Measures in Tianmu Mountain National Nature Reserve* [D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2015.
- [7] 唐思嘉, 汤孟平, 沈钱勇, 等. 毛竹林空间结构与更替动态的关系[J]. *浙江农林大学学报*, 2018, 35(1): 1 - 9.
TANG Sijia, TANG Mengping, SHEN Qianyong, et al. Relationship of spatial structure and regeneration dynamics in *Phyllostachys edulis* [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2018, 35(1): 1 - 9.
- [8] 方国景, 汤孟平. 天目山常绿阔叶林优势种群胸径的空间连续性分析[J]. *浙江农林大学学报*, 2014, 31(5): 663 - 667.

- FANG Guojing, TANG Mengping. Spatial continuity for DBH in dominant populations of an evergreen broadleaved forest in national Nature Reserve of Mount Tianmu, China [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2014, **31**(5): 663 – 667.
- [9] 仇建习, 汤孟平, 沈利芬, 等. 天目山近自然毛竹林空间结构与胸径的关系[J]. *生态学报*, 2015, **35**(12): 4081 – 4088.
- CHOU Jianxi, TANG Mengping, SHEN Lifen, *et al.* The relationship between spatial structure and DBH of close-to-nature *Phyllostachys edulis* stands in Tianmu Mountain [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, **35**(12): 4081 – 4088.
- [10] 刘秋锋, 康慕谊, 刘全儒. 中条山混沟地区森林乔木种的数量分类与环境解释[J]. *植物生态学报*, 2006, **30**(3): 383 – 391.
- LIU Qiufeng, KANG Muyi, LIU Quanru. Quantitative classification and environmental interpretation of forest tree species in Hungou, Zhongtiao Mountain [J]. *J Plant Ecol*, 2006, **30**(3): 383 – 391.
- [11] 张金屯. 数量生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2004: 121–242.
- [12] 孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟, 等. 基础生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2002.
- [13] SHANNON C E, WEAVER W. *The Mathematical Theory of Communication*[M]. Urbana: the University of Illinois Press, 1948: 29–125.
- [14] SIMPSON E H. Measurement of diversity [J]. *Nature*, 1949, **163**(4148): 688.
- [15] HILL M O, ŠMILAUER P. TWINSpan for Windows Version 2.3[CP]. Huntingdon & Ceske Budejovice: Centre for Ecology and Hydrology & University of South Bohemia, 2005: 45–59.
- [16] 徐远杰, 陈亚宁, 李卫红, 等. 伊犁河谷山地植物群落物种多样性分布格局及环境解释[J]. *植物生态学报*, 2010, **34**(10): 1142 – 1154.
- XU Yuanjie, CHEN Yaning, LI Weihong, *et al.* Distribution pattern and environmental interpretation of plant species diversity in the mountainous region of Ili River Valley, Xinjiang, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, **34**(10): 1142 – 1154.
- [17] 吴征镒. 中国植被[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1980.
- [18] POULOS H M, CAMP A E. Topographic influences on vegetation mosaics and tree diversity in the Chihuahuan Desert Borderlands [J]. *Ecology*, 2010, **91**(4): 1140 – 1151.
- [19] NAGAMATSU D, HIRABUKI Y, MOCHIDA Y. Influence of micro-landforms on forest structure, tree death and recruitment in a Japanese temperate mixed forest [J]. *Ecol Res*, 2003, **18**(5): 533 – 547.
- [20] HARA M, HIRATA K, FUJIHARA M, *et al.* Vegetation structure in relation to micro-landform in an evergreen broad-leaved forest on Amami Ohshima Island, South-West Japan [J]. *Ecol Res*, 1996, **11**(3): 325 – 337.
- [21] NAGAMATSU D, MIURA O. Soil disturbance regime in relation to micro-scale landforms and its effects on vegetation structure in a hilly area in Japan [J]. *Plant Ecol*, 1997, **133**(2): 191 – 200.
- [22] ENOKI T. Microtopography and distribution of canopy trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest in the northern part of Okinawa Island, Japan [J]. *Ecol Res*, 2003, **18**(2): 103 – 113.
- [23] KEDDY P A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology [J]. *J Vegetat Sci*, 1992, **3**(2): 157 – 164.
- [24] MOUQUET N, MUNGUIA P, KNEITEL J M, *et al.* Community assembly time and the relationship between local and regional species richness [J]. *Oikos*, 2003, **103**(3): 618 – 626.
- [25] CHAPMAN J L, REISS J L. *Ecology: Principles and Applications*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- [26] ZAVALA M A, ESPELTA J M, CASPERSEN J, *et al.* Interspecific differences in sapling performance with respect to light and aridity gradients in Mediterranean pine-oak forests: implications for species coexistence [J]. *Can J For Res*, 2011, **41**(7): 1432 – 1444.
- [27] CHUST G, PEREZ-HAASE A, CHAVE J, *et al.* Floristic patterns and plant traits of Mediterranean communities in fragmented habitats [J]. *J Biogeogr*, 2006, **33**(7): 1235 – 1245.
- [28] NATHAN R, SCHURR F M, SPIEGEL O, *et al.* Mechanisms of long-distance seed dispersal [J]. *Trends Ecol Evol*, 2008, **23**(11): 638 – 647.
- [29] 刘鲲. 乡土树种椿叶花椒种子习性及生长特性研究[D]. 长沙: 中南林学院, 2005.
- LIU Kun. *The Research on Zanthoxylum Ailanthoides Sied. et Zucc. Characteristics of the Seed and Vegetative Character*[D]. Changsha: Central South Forestry University, 2005.
- [30] 张昌顺, 谢高地, 包维楷, 等. 地形对澜沧江源区高寒草甸植物丰富度及其分布格局的影响[J]. *生态学杂志*, 2012,

31(11): 2767 – 2774.

ZHANG Changshun, XIE Gaodi, BAO Weikai, *et al.* Effects of topographic factors on the plant species richness and distribution pattern of alpine meadow in source region of Lancang River, Southwest China [J]. *Chin J Ecol*, 2012, 31(11): 2767 – 2774.

- [31] 郑江坤, 魏天兴, 郑路坤, 等. 坡面尺度上地貌对 α 生物多样性的影响[J]. *生态环境学报*, 2009, 18(6): 2254 – 2259.
ZHENG Jiangkun, WEI Tianxing, ZHENG Lukun, *et al.* Effects of landforms on α biodiversity in slope scale [J]. *Ecol Environ Sci*, 2009, 18(6): 2254 – 2259.

- [32] 段文军, 王金叶. 猫儿山自然保护区森林群落垂直格局与主导因素分析[J]. *生态环境学报*, 2013, 22(4): 563 – 566.
DUAN Wenjun, WANG Jinye. Vertical distribution pattern and determinant analysis of forest community in Maoer Mountain National Nature Reserve [J]. *Ecol Environ Sci*, 2013, 22(4): 563 – 566.

- [33] 沈泽昊, 方精云, 刘增力, 等. 贡嘎山东坡植被垂直带谱的物种多样性格局分析[J]. *植物生态学报*, 2001, 25(6): 721 – 732.

SHEN Zehao, FANG Jingyun, LIU Zengli, *et al.* Patterns of biodiversity along the vertical vegetation spectrum of the east aspect of Gongga Mountain [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2001, 25(6): 721 – 732.

- [34] 沈泽昊, 张新时, 金义兴. 三峡大老岭森林物种多样性的空间格局分析及其地形解释[J]. *植物学报*, 2000, 42(6): 620 – 627.

SHEN Zehao, ZHANG Xinshi, JIN Yixing. Spatial pattern analysis and topographical interpretation of species diversity in the forests of Dalaoiling in the region of the Three Gorges [J]. *Acta Bot Sin*, 2000, 42(6): 620 – 627.

- [35] 翁昌露, 张田田, 巫东豪, 等. 古田山 10 种主要森林群落类型的 α 和 β 多样性格局及影响因素[J]. *生物多样性*, 2019, 27(1): 33 – 41.

WENG Changlu, ZHANG Tiantian, WU Donghao, *et al.* Drivers and patterns of α - and β -diversity in ten main forest community types in Gutianshan, eastern China [J]. *Biodivers Sci*, 2019, 27(1): 33 – 41.

- [36] 许传阳, 陈志超, 郝成元, 等. 暖温带和北亚热带过渡区白云山植物物种多样性与环境因子相关性[J]. *生态环境学报*, 2014, 23(3): 371 – 376.

XU Chuanyang, CHEN Zhichao, HAO Chengyuan, *et al.* Research on the correlation between plant species diversity and its main environmental factors of Mt. Baiyunshan in the transitional region from warm temperate zone to subtropical zone [J]. *Ecol Environ Sci*, 2014, 23(3): 371 – 376.

- [37] 杨丽霞, 陈少锋, 安娟娟, 等. 陕北黄土丘陵区不同植被类型群落多样性与土壤有机质、全氮关系研究[J]. *草地学报*, 2014, 22(2): 291 – 298.

YANG Lixia, CHEN Shaofeng, AN Juanjuan, *et al.* Relationships among community diversity and soil organic matter, total nitrogen under different vegetation types in the gully region of Loess Region [J]. *Acta Agrest Sin*, 2014, 22(2): 291 – 298.

- [38] 徐涵, 李意德, 骆士寿, 等. 海南尖峰岭不同热带雨林类型与物种多样性变化关联的环境因子[J]. *植物生态学报*, 2013, 37(1): 26 – 36.

XU Han, LI Yide, LUO Shishou, *et al.* Environmental factors correlated with species diversity in different tropical rain forest types in Jianfengling, Hainan Island, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2013, 37(1): 26 – 36.