

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2020.60733

徐耀粘, 刘检明, 万丹, 刘梦婷, 江明喜. 林冠结构和地形对亚热带常绿落叶阔叶林林下幼苗物种多样性和功能多样性的影响[J]. 植物科学学报, 2020, 38(6): 733-742

Xu YZ, Liu JM, Wan D, Liu MT, Jiang MX. Effects of canopy structure and topography on seedling species diversity in an evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest[J]. *Plant Science Journal*, 2020, 38(6): 733-742

林冠结构和地形对亚热带常绿落叶阔叶林林下幼苗物种多样性和功能多样性的影响

徐耀粘^{1 2#}, 刘检明^{3#}, 万丹⁴, 刘梦婷⁵, 江明喜^{1 2*}

(1. 中国科学院武汉植物园, 中国科学院水生植物与流域生态重点实验室, 武汉 430074; 2. 中国科学院核心植物园保护生物学中心, 武汉 430074; 3. 湖北省林业勘察设计院, 武汉 430079; 4. 长江水利委员会长江科学院重庆分院, 重庆 400026; 5. 湖北省环境科学研究院, 武汉 430072)

摘要: 森林结构和地形是森林生态系统最明显的特点, 也是影响林下幼苗存活和物种多样性的关键因子。本研究采用半球面摄影方法提取八大公山生长监测样地(共 1.2 hm²) 林冠结构参数, 通过调查地表层木本植物幼苗的组成和多度, 获取常见植物幼苗叶片功能性状, 结合详细的地形信息, 利用空间同步自回归模型探究林冠结构变量及地形因子对幼苗物种多样性及功能多样性的影响。结果表明: (1) 八大公山亚热带山地常绿落叶阔叶林林冠结构复杂度较高, 最大林冠高的平均值达到 19.94 m, 叶面积指数、平均叶倾角和林冠覆盖度分别为 2.94、30.88° 和 0.87; (2) 林冠结构变量和地形因子能够解释 32.6% ~ 48.4% 的林下幼苗物种多样性指数变异和 28.5% ~ 70.2% 的功能多样性变异, 但地形因子对幼苗物种多样性的影响很小; (3) 预测在亚热带常绿落叶阔叶林高海拔的山坡上, 有较低的叶面积指数和平均叶倾角群落有较高的幼苗物种多样性; 而在低海拔山脊上, 较低的叶面积指数和平均叶倾角群落林下幼苗层有较高的功能多样性。此结果对科研人员和林业工作者开展野外森林更新情况评估和样方调查将有所帮助。

关键词: 叶面积指数; 叶倾角; 功能性状; 空间同步自回归模型; 八大公山

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2020)06-0733-10

Effects of canopy structure and topography on seedling species diversity in an evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest

Xu Yao-Zhan^{1 2#}, Liu Jian-Ming^{3#}, Wan Dan⁴, Liu Meng-Ting⁵, Jiang Ming-Xi^{1 2*}

(1. Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; 2. Center of Conservation Biology, Core Botanical Gardens, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; 3. Forestry Prospect & Design Institute of Hubei Province, Wuhan 430079, China; 4. Chongqing Branch Institute, Changjiang River Scientific Research Institute, Chongqing 400026, China; 5. Hubei Academy of Environmental Science, Wuhan 430072, China)

Abstract: Forest canopy structure and topography are the most obvious characteristics of forest ecosystems and directly affect forest regeneration, seedling survival, and diversity. To reveal the mechanisms of canopy structure, topography, and spatial variables on understory species

收稿日期: 2020-03-24, 退修日期: 2020-05-14。

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFC0503105); 国家科技基础性工作专项(2015FY1103002-4); 国家自然科学基金(31700356)。

This work was supported by grants from the National Key Research and Development Program (2016YFC0503105), National Science and Technology Basic Work Program of China (2015FY1103002-4), and National Natural Science Foundation of China (31700356).

作者简介: 徐耀粘(1986-), 男, 副研究员, 从事森林生态学研究(E-mail: xuyaozhan@wbpcas.cn); 刘检明(1992-), 男, 助理工程师, 从事森林生态学研究(E-mail: 971447179@qq.com)。

共同第一作者。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: mxjiang@wbpcas.cn)。

diversity and functional diversity, we performed semi-spherical photography and extracted indices of canopy structure in 1.2 hm² seedling monitoring plot in the 25 hm² Badagongshan forest plot, then investigated species composition and abundance of seedling communities in each 20 m × 20 m quadrat in the seedling monitoring plot. We also sampled leaves of common species close to the reserve and measured leaf functional traits. We applied the spatial simultaneous autoregressive error model (SARs) to test the effects of canopy structure, topography, and spatial factors on seedling species diversity and functional diversity. Results showed that: (1) canopy structure of adult tree communities in the 1.2 hm² plot was relatively complex and the mean maximum canopy height, mean leaf area index (LAI), mean leaf angle (MLA), and Gndcover were 19.94 m, 2.94, 30.88°, and 0.87, respectively; (2) Canopy structure and topographical variables explained 32.6% – 48.4% and 28.5% – 70.2% of variation in the species and functional diversity indices, respectively, but not all topographical variables were entered in the best-fitting model of species diversity indices; (3) Seedling species diversity was higher in habitats with a high altitude and slope and where canopy structure had a lower LAI and MLA, whereas, seedling functional diversity was higher in habitats with a low altitude and slope and where canopy structure had a lower LAI and MLA. These results provide suggestions and guidance for forest regeneration evaluation and vegetation inventory.

Key words: Leaf area index; Mean leaf angle; Functional traits; Spatial simultaneous autoregressive model; Badagongshan

群落结构和地形是森林生态系统最明显的特征,也是影响林下物种多样性、幼苗更新的关键性驱动因子^[1,2]。林冠指森林地上直立植物所有的组分(树干、枝和叶)的综合体^[3,4],以及植物组分在时间、空间上的组成和动态变化^[5,6]。林冠结构一般用叶面积指数(Leaf area index, LAI)、冠层覆盖率(Ground covered by canopy, GndCover)、平均叶倾角(Mean leaf angle, MLA)以及林冠高度(Canopy height, CanoH)等参数来表示^[7]。地形因子也是影响物种分布和多样性最强的生态因子之一,在局域尺度上,地形因子主要通过影响其他环境因子来影响物种多样性,例如影响光照条件^[8,9]和土壤水分过程以及营养循环^[10,11]。如果能从地形和林冠结构两个最直观可获得的变量直接预测林下物种多样性和更新状况,将有利于快速评估森林生物多样性和健康状况,同时探究森林结构与物种多样性的关系也有利于从群落结构层面促进植被生态恢复。

在森林垂直梯度上,林冠能够通过吸收、反射、透射和散射,直接或间接影响林冠中的光照强度与分布^[12,13],在森林演替后期,致密的林冠仅能使不到 1%的光到达地表层^[3]。在水平方

向上,树倒伏或者枯立木形成的林窗可以增加光的输入,有利于先锋物种更新和幼苗存活^[14,15]。林下物种能够通过生态位分化和耐荫性来调整生活史策略,促进光合产物的优化分配。林下光照越少,物种之间的光竞争越强,有利于生态位分化,增加物种多样性和功能多样性^[16,17]。另一方面,光照是木本植物幼苗个体生长和存活的关键因素之一^[8,9],林下光照分布异质性越强,容纳的物种多样性和功能多样性越高^[18]。然而,有关林下光的多寡和分布异质性对林下物种多样性的影响机制尚不清楚。

目前对林冠结构影响物种多样性的研究多集中于林窗等特殊生境对林下更新的影响^[19,20],或者利用模型预测各种生物、非生物因子对幼苗存活的影响^[21-24],然而甚少考虑林冠结构对林下物种多样性和功能多样性的影响。其次,对于亚热带常绿阔叶原生林,垂直结构分层明显,结构复杂性较高,目前对林冠结构的描述仅限于叶面积指数和林冠开闭度等少数指标,难以准确定量林冠结构及其对生态学过程的影响^[6,25]。因此,在亚热带常绿阔叶原生林开展林冠和地形对林下物种多样性和功能多样性影响机制的研究将有助于理解森林生

态系统演替、更新以及生物多样性维持机制。

本研究以湖南八大公山常绿落叶阔叶混交林 25 hm² (500 m × 500 m) 大样地为对象, 将其中 1.2 hm² 生长监测样地作为目标样地, 通过测量其冠层结构特征、调查地表层木本植物幼苗群落物种组成和测量幼苗功能性状, 研究亚热带常绿落叶阔叶混交林林冠结构特征的空间变异特征; 林冠结构及地形因子对幼苗物种多样性和功能多样性的预测能力; 基于地形和林冠结构特征预测物种多样性和功能多样性的分布。以期揭示林冠结构变量以及地形和空间因子对地表层幼苗物种多样性和功能多样性的影响, 为科研人员和林业工作者开展野外森林更新情况评估和样方调查提供帮助。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

湖南八大公山 25 hm² (500 m × 500 m) 森林动态监测样地位于湖南省桑植县八大公山国家级自然保护区核心区, 样地的群落类型为亚热带常绿落叶阔叶林。该区域属北亚热带山地湿润季风气候, 年均温 11.5℃, 年均降水 2100 mm, 全年湿度 90% 以上, 属于较湿润地区^[26]。该保护区地形属侵蚀溶蚀山原, 岭高谷深、坡陡顶平是最明显的特点^[26]。

八大公山 25 hm² (500 m × 500 m) 森林动态监测样地由中国科学院武汉植物园 2011 年建立, 样地中心坐标为 26°46.041'N、110°5.248'E。样地按 CTFS (Centre for tropical forest science) 样地建设方法 (<http://www.ctfs.si.edu/>)^[27], 样地内所有胸径 (DBH) ≥ 1 cm 的木本植物均鉴定到种, 测量其胸径、坐标等, 且挂牌标记。八大公山样地地形最高海拔 1470.86 m, 最低海拔 1369.61 m, 高差为 100.25 m。样地坡度为 4.34° ~ 72.20°。根据 2011 年调查结果, 样地中木本植物有 232 个物种, 隶属于 53 科 114 属, 共有 186 556 个个体。样地物种的平均胸径为 5.41 cm, 最大胸径为 117 cm^[26]。样地的优势物种为: 亮叶水青冈 (*Fagus lucida* Rehd. et Wils.)、多脉青冈 (*Cyclobalanopsis multinervis* W. C. Cheng & T. Hong)、长蕊杜鹃 (*Rhododendron stamineum* Franch.)、黄丹木姜子 (*Litsea elongata* (Wall. ex Nees) Benth. et Hook. f.)、短柱柃 (*Eurya brevis-*

stylo Kobuski)^[26]。

1.2 幼苗调查与半球面照片获取

2017 年 7 月, 在八大公山大样地中间部分选择一块面积为 1.2 hm² (100 m × 120 m) 的幼苗监测样地, 共 30 个样方 (20 m × 20 m)。在每个样方的中心及 4 个角布设 5 个 2 m × 2 m 的幼苗样方 (图 1), 在幼苗样方 4 个角用 PVC 管作永久标记, 调查样方中株高 ≥ 5.0 cm 的幼苗物种名称、数量、高度、基径、盖度。

在幼苗样方中心, 使用 Cannon EOS 60D 搭配 Sigma EX-DC4.5 mm 的鱼镜头拍摄林冠冠层照片。相机架设在自平衡支架上, 高度为 1.5 m, 为减少太阳直射造成光斑影响照片质量, 拍摄时间选择在阴天或接近日落的时间。为了得到最佳对比度的照片, 同时拍摄 10 张不同曝光度的照片, 幼苗监测样地共计拍摄 1500 张照片。

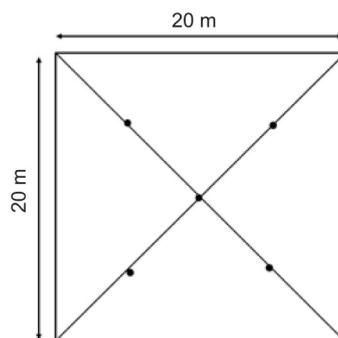


图 1 幼苗调查与鱼镜头取样示意图
Fig. 1 Schematic of seedling monitoring plots and locations of taking hemispherical photographs

1.3 幼苗功能性状取样与计算

在保护区外毗邻大样地地区, 选择与样地类似的生境, 根据幼苗样方调查结果, 每个幼苗物种选取 10 株健康个体, 每个个体选取 5 ~ 10 片完全展开的健康叶片, 测定其叶片功能性状^[28]。共采集 68 个物种, 共 762 个个体, 每个物种平均 11.2 个个体。采集的新鲜叶片先去除表层杂质及灰尘, 再用扫描仪扫描测定叶片面积 (Leaf area, LA)。然后用游标卡尺 (精度 0.02 mm) 沿着叶片主脉方向均匀选取 6 个点, 测量主脉一侧约 0.25 cm 处的厚度, 计算叶平均厚度 (Leaf thickness, LT)。用叶绿素计 (SPAD-502Plus) 在每个叶片随机选取 12 个点, 测量叶绿素含量 (Chlorophyll content, CC), 并用电子天平测量鲜重。然后剪下叶柄, 用

游标卡尺测量其平均长度作为叶柄长度 (Petiole length, PL)。测量完成后, 将新鲜叶片和叶柄用信封封装好并标记, 放置 60°C 烘箱中烘 72 h 直至重量不再发生变化, 取出叶片快速测量干重, 并计算叶片干物质含量 (Leaf dry matter content, LDMC) 和比叶面积 (Specific leaf area, SLA)。

1.4 林冠结构变量参数提取及地形因子

将半球面照片导入图像处理软件 Hemiview 进行分析, 设置样地经纬度中心坐标、海拔、坡度、坡向、月份等参数, 设定图片阈值使之能够准确区分冠层与天空, 然后利用 Hemiview 计算提取 6 个林冠参数, 包括: LAI、叶面积指数标准差 (Leaf area index deviation, LAIDev)、MLA、椭球体叶倾角分布参数 (Overall ellipsoidal leaf angle distribution parameter, ELADP)、总间隙率 (Visible sky, VisSky)、GndCover^[29]。随后在每个 20 m × 20 m 样方中选择最高的 3 ~ 5 棵树, 测量胸径并利用该样地已经建立的基于物种水平的胸径-树高异速生长模型计算树高^[30], 选择最大树高作为林冠高度。地形因子的计算基于每个 20 m × 20 m 样方, 选用的变量有: 坡度 (Slope)、凹凸度 (Convexity, Convex)、平均海拔 (Mean elevation, Mnelev)、坡向正弦 (sin(Aspect), sinAsp) 和余弦 (cosAsp) 值, 计算方式参见 Xu 等^[30]。

1.5 幼苗物种多样性和功能多样性计算

为保证数据取样尺度的一致性, 对每个样方 (20 m × 20 m) 幼苗物种丰富度指数 (Richness)、Shannon 多样性指数、Simpson 优势度指数、Pielou 均匀度指数进行计算。计算公式如下:

(1) 物种丰富度 (S): 群落中所包含的物种数;

(2) Shannon 多样性指数: $H' = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$;

(3) Simpson 指数 (优势度指数): $P = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$;

(4) Pielou 指数 (均匀度指数): $E = H' / \ln S$ 。

式中, $P_i = N_i / N$, P_i 为第 i 个物种的个体数 (N_i) 占群落中总个体数 (N) 的比例。

对于物种功能多样性, 目前主要从功能丰富度、功能均匀度和功能离散度 3 方面来描述功能多样性。功能丰富度指数主要用来量化现有群落中物种占有的生态位空间, 本研究主要采取基于功能体积的多维功能丰富度指数 (FRic)^[31]。功能均

匀度指数主要用来量化群落中物种性状在占有空间的分布均匀性, 这里选用多维功能均匀度指数 (FEve)^[31]。功能离散度指数主要用来量化群落中功能性状的多度分布在性状空间中的离散程度, 这里选用功能离散指数 (FDiv)、功能分散指数 (FDis) 和 Rao's 二次熵指数 (FD_Q) 来表征^[31, 32]。对于功能多样性的计算, 本研究选择叶片干物质含量 (LDMC)、比叶面积 (SLA)、叶平均厚度 (LT)、叶绿素含量 (CC)、叶柄长度 (PL)、叶面积 (LA) 6 个叶片性状来代表植物功能特征。

1.6 数据分析

采用空间同步自回归模型 (Spatial simultaneous autoregressive error model, SARs) 来量化林冠结构与地形因子对幼苗物种多样性和功能多样性的影响。为避免多重共线性, 利用修正的 t 检验 (modified t -test)^[33] 检测变量之间的相关性, 剔除相关性较大的变量 (相关系数 > 0.7)。空间同步自回归模型包含 3 种型式: SAR error model, SAR lagged model 和 SAR mixed model^[34]。本研究选择 SAR error model 作为拟合模型, SAR error model 也称为空间自相关模型, 可以避免样方数据之间的空间自相关带来的影响, 其表达式为: $Y = X\beta + \lambda Wu + e$ 。式中, X 表示最初的预测变量, β 表示最小二乘法 (OLS) 的斜率, λ 表示空间自回归系数, W 表示空间权重矩阵, u 表示空间回归误差项, e 表示与空间独立的误差项。

对于 6 个林冠结构变量 (LAI、LAIDev、MLA、ELADP、VisSky、GndCover), 由于 VisSky 和 GndCover 有较高的相关性, 保留 GndCover。与 5 个地形结构变量 (Slope、Convex、Mnelev、sinAsp、cosAsp) 一起, 共有 10 个林冠结构和地形因子作为模型的预测变量。对于所有候选模型, 用 AIC 值 (Akaike information criterion) 遴选模型, 进而用逐步回归剔除不显著的变量, 获得最优模型, 最后计算偏回归系数用来表征预测变量的解释量。

以上所有分析均用 R 软件 R 3.5.1 版本^[35] 计算完成, 其中用 “vegan” 分别计算 4 个物种多样性参数^[36]。用 “FD” 包计算 4 个功能多样性参数^[37], 用 “SpatialPack” 包计算去除空间自相关后的 Pearson 相关系数^[38], 利用 “spdep” 包进行空间同步自回归模型模拟^[39]。

2 结果与分析

2.1 八大公山常绿落叶阔叶混交林林冠结构基本特征

八大公山的幼苗监测样地中, VisSky 为 0.07 ± 0.03 (mean \pm SD), 变化幅度为 [0.04, 0.12]。LAI 为 2.94 ± 0.62 , 变化幅度为 [2.18, 5.20]。MLA 为 $30.88^\circ \pm 13.41^\circ$, 变化幅度为 [6.61°, 62.5°]。GndCover 为 0.87 ± 0.04 , 变化幅度为 [0.75, 0.93]。LAIDev 为 1.78 ± 0.77 , 变化幅度为 [0.91, 3.70]。CanoH 为 $19.94 \text{ m} \pm 2.45 \text{ m}$, 变化幅度为 [16.10 m, 24.11 m] (表 1)。

2.2 亚热带常绿落叶阔叶林林下幼苗组成和多样性分布

在 1.2 hm^2 的 150 个 $2 \text{ m} \times 2 \text{ m}$ 幼苗样方中, 共调查到幼苗 3101 个个体, 隶属于 28 科、43 属、68 种 (附表 1¹⁾)。多度排名前 5 的物种分别是: 小花木荷 (*Schima parviflora* Cheng et Chang ex Chang)、铁山矾 (*Symplocos pseudobarberina* Gontsch.)、黄丹木姜子、短柱柃和宜昌楠 (*Machilus ichangensis* Rehd. et Wils.)。幼苗多度排名前 5 的科分别是: 山矾科 (Symplocaceae)、樟科 (Lauraceae)、山茶科 (Theaceae)、壳斗科 (Fagaceae)、冬青科 (Aquifoliaceae)。在这 68 个物种中, 常绿植物 37 种、落叶物种 31 种, 分别占总物种数的 54.41% 和 45.59%; 其中乔木层物

种 9 种, 占有物种数的 13.2%; 亚乔木层物种 16 种, 占总物种数的 23.5%; 灌木层 43 种, 占总物种数的 63.2%。

在 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 尺度上, 物种丰富度为 23.33 [15, 34] (mean [min, max], 下同); Shannon 多样性指数为 2.71 [2.15, 3.06]; Simpson 多样性指数为 0.9 [0.78, 0.95]; Pielou 均匀度为 0.87 [0.74, 0.94] (附表 2¹⁾)。从幼苗功能多样性来看: 功能丰富度 FRic 为 2.89 [0.58, 9.03], 但标准差为 2.66, 波动较大; 功能离散度 FDiv 为 0.69 [0.53, 0.80]; 功能均匀度 FEve 为 0.67 [0.52, 0.82]; Rao's 二次熵指数 FD_Q 为 3.64 [2.33, 6.32] (附表 2¹⁾)。在空间分布上, 物种多样性指数和功能多样性指数均表现出较强的空间异质性 (图 2)。整体上, 南边样方物种丰富度指数要高于北边样方, 而 Shannon 多样性指数、Simpson 多样性指数和 Pielou 均匀度的峰值均出现在同一样方 (图 2: A)。在功能多样性上, 幼苗功能多样性指数表现出最强的空间异质性, 而样方间的功能离散度、功能均匀度和 Rao's 二次熵指数的差异较小 (图 2: B)。

2.3 林冠结构和地形因子对幼苗物种多样性和功能多样性的预测能力

林冠结构、地形因子对 4 个物种多样性指数的解释度达到 32.6% 和 48.4%, 但 5 个地形变量均没有出现在最优拟合模型中 (表 2)。平均叶倾角

表 1 八大公山常绿落叶阔叶混交林幼苗监测样地地形与林冠结构参数统计

Table 1 Summary of topography and canopy structure characteristics in the subtropical evergreen and deciduous broad-leaved forest in Badagongshan

变量 Variable	单位 Unit	简写 Abbreviation	均值 Mean	标准差 SD	最小值 Min	最大值 Max
平均海拔 Mean elevation	m	Mnelev	1445.85	7.55	1429.87	1455.09
坡度 Slope	°	Slope	36.33	12.07	13.16	54.08
凹凸度 Convexity	-	Convex	0.97	4.45	-9.31	7.45
坡向正弦 sin(Aspect)	-	sinAsp	-0.03	0.71	-1	1
坡向余弦 cos(Aspect)	-	cosAsp	-0.12	0.72	-1	1
林冠间隙率 Visible Sky	-	VisSky	0.07	0.03	0.04	0.12
叶面积指数 Leaf area index	-	LAI	2.94	0.62	2.18	5.20
平均叶倾角 Overall mean leaf angle	°	MLA	30.88	13.42	6.61	62.53
林冠覆盖度 Ground covered by canopy	-	GndCover	0.87	0.04	0.75	0.93
整幅图像 LAI 标准差 Uniformity of canopy across image	-	LAIDev	1.78	0.77	0.91	3.70
整体椭球体叶倾角分布参数 Overall ellipsoidal leaf angle distribution parameter	-	ELADP	4.94	5.54	0.87	26.32
林冠高度 Canopy height	m	CanoH	19.94	2.45	16.10	24.11

1) 如需查阅附表内容请登录《植物科学学报》网站 (<http://www.plantscience.cn>) 查看本期文章附表。

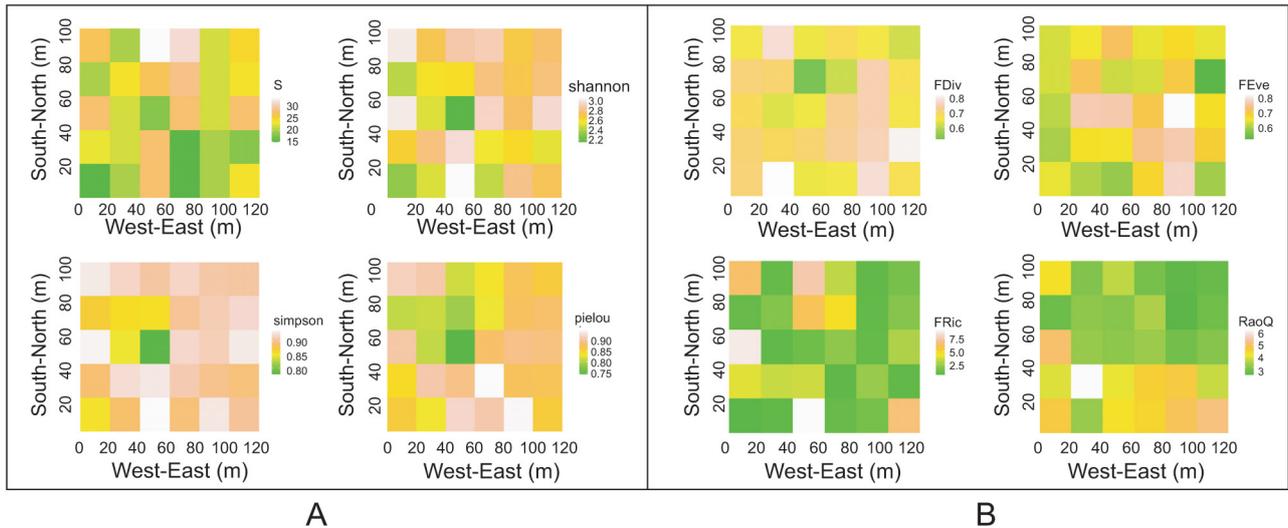


图 2 八大公山幼苗监测样地幼苗物种多样性 (A) 和功能多样性 (B) 的空间分布图

Fig. 2 Spatial distributions of seedling species diversity (A) and functional diversity (B) in seedling monitoring plots

表 2 林冠结构和地形对物种多样性的影响

Table 2 Effects of canopy structure and topographic variables on species diversity indices

模型变量 Variable	丰富度 Richness	香浓多样性 Shannon	辛普森多样性 Simpson	均匀度 Pielou
平均海拔 Mean elevation	-	-	-	-
坡度 Slope	-	-	-	-
凹凸度 Convexity	-	-	-	-
坡向正弦 sin(Aspect)	-	-	-	-
坡向余弦 cos(Aspect)	-	-	-	-
叶面积指数 LAI	-	-0.120*	-0.025*	-0.082**
平均叶倾角 MLA	-0.103	-	-	-
林冠覆盖度 GndCover	-	1.457	0.203	-
整幅图像 LAI 标准差 LAIDev	-	-	-	0.056*
叶倾角分布参数 ELADP	0.077*	-	-	-0.0005
林冠高度 CanoH	-	-	-	-
截距 Intercept	-	1.789	0.797	-
Pseudo R^2	0.326	0.332	0.413	0.484

注: **, $0.001 \leq P < 0.01$; *, $0.01 \leq P < 0.05$. “-”为该变量没有进入到最优模型。部分名称缩写详见表 1。

Notes: **, $0.001 \leq P < 0.01$; *, $0.01 \leq P < 0.05$. “-” means variable was not included in best-fitting model. For abbreviations, please see Table 1.

和整体椭球体叶倾角分布参数能够解释物种丰富度 32.6% 的变异,前者与物种丰富度呈负相关,而后者呈正相关;叶面积指数和林冠覆盖度可以解释 Shannon 多样性指数 33.2% 的变异,前者与 Shannon 多样性指数呈负相关,而后者呈正相关;叶面积指数和林冠覆盖度可以解释 Simpson 多样性指数 41.3% 的变异,前者与 Shannon 多样性指数呈负相关,而后者呈正相关;林冠结构和地形因子对 Pielou 均匀度指数的解释度最高,达到 48.4%,叶面积指数和整体椭球体叶倾角分布参数与 Pielou 均匀度呈负相关,而叶面积指数标准差与 Pielou 均匀度呈正相关(表 2)。

林冠结构和地形因子对 5 个功能多样性指数的解释度达到 28.5% ~ 70.2%,地形因子和林冠因子均进入到最优拟合模型(表 3)。预测变量能够解释功能丰富度 37.6% 的变异,其中坡度和平均叶倾角与功能丰富度呈负相关,林冠高度对物种丰富度呈正相关;功能均匀度指数的解释度为 53.6%,凹凸度和平均叶倾角与功能均匀度指数呈负相关,叶面积指数标准差和林冠高度与功能均匀度指数呈正相关;功能离散度指数的解释度为 28.5%,平均海拔、林冠高度和 LAI 与功能离散度指数呈负相关,而凹凸度与功能离散度指数呈正相关;功能分散度的解释度为 70.2%,平均海拔、坡度与功能分

表 3 林冠结构和地形对幼苗功能多样性的影响
Table 3 Effects of canopy structure and topographic variables on functional diversity indices

模型变量 Variable	功能丰富度 FRic	功能均匀度 FEve	功能离散度 FDiv	功能分散度 FDis	Rao's 二次熵指数 FD _Q
平均海拔 Mean elevation	-	-	-0.010 **	-0.036 ***	-0.063 *
坡度 Slope	-0.060	-	-	-0.008 **	-0.052 ***
凹凸度 Convexity	-	-0.008 *	0.011 **	0.042 **	0.158 **
坡向正弦 sin(Aspect)	1.835 **	-	-	0.117 **	0.934 ***
坡向余弦 cos(Aspect)	-	-	-	-	-
叶面积指数 LAI	-	-	-0.047 *	-	-
平均叶倾角 MLA	-0.074 *	-0.003 ***	-	-	0.028 **
林冠覆盖度 GndCover	-	-	-	1.373 *	12.70 **
整幅图像 LAI 标准差 LAIDev	-	0.048 *	-	-	-
叶倾角分布参数 ELADP	-	-	-	-	-
林冠高度 CanoH	-	0.001	-0.011 *	-	0.087
截距 Intercept	7.372	0.526	18.868	53.295	83.438
Pseudo R ²	0.376	0.536	0.285	0.702	0.630

注: ***, $P < 0.001$; **, $0.001 \leq P < 0.01$; *, $0.01 \leq P < 0.05$. “-”为该变量没有进入到最优模型。部分名称缩写详见表 1。

Notes: ***, $P < 0.001$; **, $0.001 \leq P < 0.01$; *, $0.01 \leq P < 0.05$. “-” means variable was not included in best-fitting model. For abbreviations, see Table 1.

散度指数呈负相关, 而凹凸度、坡向正弦值和林冠覆盖度与功能离散度指数呈正相关; Rao's 二次熵指数的解释度达到 63%, 平均海拔、坡度与 Rao's 二次熵指数呈负相关, 而凹凸度、坡向正弦值、平均叶倾角和林冠覆盖度与 Rao's 二次熵指数呈正相关(表 3)。

3 讨论

3.1 亚热带常绿落叶阔叶混交林林冠结构基本特征

八大公山大样地的植被类型为常绿落叶阔叶混交林, 林冠高度较高, 结构复杂, 垂直分层明显^[26]。本研究的林冠冠层照片拍摄和幼苗调查均在 7 月份, 所有物种处于完全展叶期, 且大部分物种幼苗均已萌发, 因而本研究能够较好地体现该植被类型的林冠结构对幼苗物种多样性的影响。在八大公山的幼苗监测样地中, 叶面积指数为 2.1 ~ 5.2, 均值接近 3, 且平均林冠覆盖度为 0.87 ± 0.04 , 表明八大公山常绿落叶阔叶混交林郁闭度较高, 叶面积指数较高, 这与同处于亚热带常绿阔叶林的古田山样地和天童山样地叶面积指数相似^[40, 41], 比较符合典型亚热带森林林冠的特征^[25, 42]。其次, 幼苗监测样地成树群落的最大林冠高度均为 16 m 以上, 也说明该样地有较高的林冠结构复杂性。从数据稳健性来看, 在本研究 6 个林冠结构变量中, LAI、VisSky、GndCover 和 CanoH 标准差均较小, 将来可以作为评价林冠结构

的指标。然而, 平均叶倾角极差达到 10 倍, 而整体椭球体叶倾角分布参数极差达到 30 倍, 基于这两个变量变异过大, 在表征林冠结构时需谨慎使用。

3.2 林冠结构、地形对幼苗物种多样性的影响

从整体上来看, 八大公山幼苗监测样地地形对物种多样性的影响较小, 没有地形变量进入到最优模型中, 而林冠结构变量可以解释 32% ~ 48% 物种多样性指数的变异(表 2), 说明林冠结构变量可以较好地解释物种多样性的变异。LAI 与 Shannon 和 Simpson 多样性指数均表现出负相关, 说明较低的 LAI 能够促进物种的多样性。LAI 较低, 能够使较多的光照穿过林冠到达地表, 让耐荫能力不强的物种存活, 以促进物种多样性。LAIDev 代表叶面积指数的变异, 与 3 个物种多样性指数(物种丰富度、Shannon 和 Simpson) 没有表现出相关性, 但与均匀度指数呈正相关, 说明在林下, 光的异质性并没有提高物种多样性, 但可以使林下不同物种的多度接近。MLA 越大, 林冠叶片的截获光的能力越强, 林下光照越少, 因而不利于林下物种多样性。林冠覆盖率与 Shannon 和 Simpson 多样性指数呈正相关, 暗示较高的林冠覆盖度下有较高的林下物种多样性。这可能是由于原生林致密的林冠结构造成的, 八大公山幼苗监测样地林冠覆盖度值达到 0.87 [0.75, 0.93], 几无较大林窗出现。因而林冠覆盖度可能受到林冠叶片叶倾角的影响, 在八

大公山幼苗监测样地,两者呈现负相关(Pearson correlation = -0.66, $P < 0.001$),即较大的叶倾角有较小的林冠覆盖度,这也解释了八大公山林冠覆盖度促进物种多样性的现象。然而,地形对幼苗物种多样性的影响与在八大公山整个样地尺度上的研究结果不一致^[22-24],Lu等^[22]和徐等^[24]研究发现地形因子中海拔和凹凸度对幼苗物种组成和多度有明显的调控作用,且这两个因素是八大公山25 hm²大样地生境分类的关键划分变量,而本研究中海拔和凹凸度的梯度不大,削弱了整个地形因子对幼苗物种多样性的影响,这也可能与幼苗监测样地的地形复杂度不高有关。

3.3 林冠结构、地形对幼苗功能多样性的影响

在八大公山,林冠结构和地形因子对功能多样性的解释率要高于物种多样性,与每个功能多样性显著相关的变量也多于物种多样性,例如:功能离散度和 Rao's 二次熵指数分别有5个和6个显著相关的变量(表3)。研究结果可知,较高的功能多样性出现在海拔较低、坡度较小的地形且 LAI 和 MLA 较低的群落。其中,影响功能多样性的林冠结构变量与影响物种多样性的变量一致,说明物种多样性和功能多样性均受类似的资源限制。因此,如果资源限制得到缓解,则物种多样性和功能多样性就会提高。林冠高度几乎出现在所有物种多样性和功能多样性的候选模型中,但仅与功能离散度呈微弱负相关,说明林冠高度可能会促进物种多样性与功能多样性,但是其具体机制尚待进一步研究^[2]。幼苗监测样地对应的地形一般为较低海拔和较低坡度的低海拔山脊,在这种生境条件下,光资源比山坡和山谷相对要高,有利于树种更充分地利用光资源^[43]。

从八大公山幼苗更新的结果来看,林下幼苗的物种多样性与大样地林下层小树的物种组成和物种优势度基本类似^[44]。高海拔的山坡或者沟谷有较高的物种多样性,而低海拔山脊则有较高的功能多样性。对于林冠结构指标的选择,推荐使用 LAI、MLA 和林冠高度来评估林冠结构的复杂性。本研究结果对科研人员和林业工作者开展野外森林更新评估和野外样方调查选址将有所帮助;对于需要保护的高物种多样性森林,可以采取开辟林窗等人工辅助措施来增加林下光的输入,达到物种多样性保护的目的。

参考文献:

- [1] Swenson NG. The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity [J]. *Am J Bot*, 2011, 98(3): 472-480.
- [2] Marks CO, Muller-Landau HC, Tilman D, Bardgett R. Tree diversity, tree height and environmental harshness in eastern and western north America [J]. *Ecol Lett*, 2016, 19(7): 743-751.
- [3] Jennings SB, Brown ND, Sheil D. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures [J]. *Forestry*, 1999, 72(1): 59-74.
- [4] Hopkin M. Biodiversity and climate form focus of forest canopy plan [J]. *Nature*, 2005, 436(7050): 452.
- [5] Franklin JF, Van Pelt R. Spatial aspects of structural complexity in old-growth forests [J]. *J Forest*, 2004, 102(3): 22-28.
- [6] 刘泽彬,王彦辉,刘宇,田奥,王亚蕊,左海军. 宁夏六盘山半湿润区华北落叶松林冠层叶面积指数的时空变化及坡面尺度效应 [J]. *植物生态学报*, 2017, 41(7): 749-760. Liu ZB, Wang YH, Liu Y, Tian A, Wang YR, Zuo HJ. Spatiotemporal variation and scale effect of canopy leaf area index of larch plantation on a slope of the semi-humid Liupan Mountains, Ningxia, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, 41(7): 749-760.
- [7] Norman JM, Campbell GS. Canopy structure [M]// Pearcy RW, Ehleringer JR, eds. *Plant Physiological Ecology*. Dordrecht: Springer, 1989: 301-325.
- [8] Hubbel SP, Foster RB, O'Brien ST, Harms KE, Condit R, Wechsler B, et al. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest [J]. *Science*, 1999, 283(5401): 554-557.
- [9] Clinton BD. Light, temperature, and soil moisture responses to elevation, evergreen understory, and small canopy gaps in the southern Appalachians [J]. *Forest Ecol Manage*, 2003, 186(1-3): 243-255.
- [10] 袁铁象,张合平,欧芷阳,谭一波. 地形对桂西南喀斯特山地森林地表植物多样性及分布格局的影响 [J]. *应用生态学报*, 2014, 25(10): 2803-2810. Yuan TX, Zhang HP, Ou ZY, Tan YB. Effects of topography on the diversity and distribution pattern of ground plants in karst montane forests in southwest Guangxi, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, 25(10): 2803-2810.
- [11] Tanaka K, Hashimoto S. Plant canopy effects on soil thermal and hydrological properties and soil respiration [J]. *Ecol Model*, 2006, 196(1): 32-44.
- [12] 李德志,臧润国. 森林冠层结构与功能及其时空变化研究进

- 展[J]. 世界林业研究, 2004, 17(3): 12-16.
- Li YD, Zang RG. The research advances on the structure and function of forest canopy, as well as their temporal and spatial changes[J]. *World Forestry Research*, 2004, 17(3): 12-16.
- [13] 卢训令, 丁圣彦, 游莉, 张恒月. 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): 4715-4723.
- Lu XL, Ding SY, You L, Zhang HY. Effects of forest canopy structure on understory vegetation characteristics of Funiu Mountain Nature Reserve [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(15): 4715-4723.
- [14] 姚俊宇, 伍炫蓓, 孙千惠, 吴霞, 姚小兰, 郝建锋, 齐锦秋. 林窗大小对川西马尾松人工林林下物种多样性和生物量的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2018, 24(2): 214-220.
- Yao JY, Wu XB, Sun QH, Wu X, Yao XL, Hao JF, Qi JQ. Effects of canopy gap size on understory species diversity and biomass in a *Pinus massoniana* plantation in western Sichuan[J]. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2018, 24(2): 214-220.
- [15] Terborgh J, Nunez NH, Feeley K, Beck H. Gaps present a trade-off between dispersal and establishment that nourishes species diversity [J]. *Ecology*, 2020. DOI: 10.1002/ecy.2996.
- [16] Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, He F. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands[J]. *J Ecol*, 2008, 96(4): 807-820.
- [17] Suzuki M. Effects of the topographic niche differentiation on the coexistence of major and minor species in a species-rich temperate forest [J]. *Ecol Res*, 2011, 26(2): 317-326.
- [18] Brokaw N, Busing RT. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps[J]. *Trends Ecol Evol*, 2000, 15(5): 183-188.
- [19] 刘何铭, 杨庆松, 方晓峰, 马遵平, 沈国春, 张志国, 等. 亚热带常绿阔叶林林窗物种丰富度的影响因素[J]. 生物多样性, 2015, 23(2): 149-156.
- Liu HM, Yang QS, Fang XF, Ma ZP, Shen GC, Zhang ZG, et al. Influences on gap species richness in a subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. *Biodiversity Science*, 2015, 23(2): 149-156.
- [20] 隋丹丹, 王悦, 练璐愉, 张健, 胡健波, 欧阳学军, 等. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林林窗分布格局及其成因[J]. 生物多样性, 2017, 25(4): 382-392.
- Sui DD, Wang Y, Lian JY, Zhang J, Hu JB, Ouyang XJ, et al. Gap distribution patterns in the south subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan [J]. *Biodiversity Science*, 2017, 25(4): 382-392.
- [21] Comita LS, Engelbrecht BM. Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest [J]. *Ecology*, 2009, 90(10): 2755-2765.
- [22] Lu JM, Johnson DJ, Qiao XJ, Lu ZJ, Wang QG, Jiang MX. Density dependence and habitat preference shape seedling survival in a subtropical forest in central China [J]. *J Plant Ecol*, 2015, 8(6): 568-577.
- [23] Liu H, Shen G, Ma Z, Yang Q, Xia J, Fang X, Wang X. Conspecific leaf litter-mediated effect of conspecific adult neighborhood on early-stage seedling survival in a subtropical forest [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 37830.
- [24] 徐文秀, 路俊盟, 卢志军, 刘梦婷, 刘检明, 江明喜. 八大公山常绿落叶阔叶混交林影响幼苗存活的主要因子分析[J]. 植物科学学报, 2017, 35(5): 659-666.
- Xu WX, Lu JM, Lu ZJ, Liu MT, Liu JM, Jiang MX. Analysis of main factors affecting seedling survival in Badagongshan evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest [J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(5): 659-666.
- [25] 巩合德, 杨国平, 张一平, 刘玉洪, 郑征, 甘建民. 哀牢山4类植物群落叶面积指数比较[J]. 东北林业大学学报, 2007, 35(3): 34-36.
- Gong HD, Yang GP, Zhang YP, Liu YH, Zheng Z, Gan JM. Comparison of leaf area index of four types of plant communities in Ailao Mountain [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2007, 35(3): 34-36.
- [26] 卢志军, 鲍大川, 郭屹立, 路俊萌, 王庆刚, 何东, 等. 八大公山中亚热带山地常绿落叶阔叶混交林物种组成与结构[J]. 植物科学学报, 2013, 31(4): 336-344.
- Lu ZJ, Bao DC, Guo YL, Lu JM, Wang QG, He D, et al. Community composition and structure of Badagongshan (BDGS) forest dynamic plot in a mid-subtropical mountain evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest, central China [J]. *Plant Science Journal*, 2013, 31(4): 336-344.
- [27] Condit R. Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots [M]. Dordrecht: Springer Science & Business Media, 1998.
- [28] Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Aust J Bot*, 2003, 51(4): 335-380.
- [29] Rich PM. Wood J, Vierglais DA, Burek K, Webb N. Guide to HemiView: Software for analysis of the hemispherical photography [M]. Cambridge (UK): Manual, Delta-T Devices, 1999.
- [30] Xu YZ, Franklin SB, Wang QG, Shi Z, Luo YQ, Lu ZJ, et al. Topographic and biotic factors determine forest biomass spatial distribution in a subtropical mountain moist forest [J]. *Forest Ecol Manag*, 2015, 357(11): 95-103.
- [31] Mason NW, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB. Functional

- richness , functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity [J]. *Oikos* , 2005 , 111(1) : 112–118.
- [32] Rao CR. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach [J]. *Theor Popul Biol* , 1982 , 21(1) : 24–43.
- [33] Dutilleul P , Clifford P , Richardson S , Hemon D. Modifying the *t* test for assessing the correlation between two spatial processes [J]. *Biometrics* , 1993 , 49(1) : 305–314.
- [34] Kissling WD , Carl G. Spatial autocorrelation and the selection of simultaneous autoregressive models [J]. *Global Ecol Biogeogr* , 2008 , 17(1) : 59–71.
- [35] R Core Team. R: a language and environment for statistical computing [CP/OL]. Vienna , Austria: R Foundation for Statistical Computing , 2018. <https://www.r-project.org/>.
- [36] Oksanen J , Kindt R , Legendre P , O’Hara B , Stevens MHH , Oksanen MJ , *et al.* The vegan package: Community ecology package (v2.5–6) [CP/OL]. 2007. <https://github.com/vegandevs/vegan>.
- [37] Laliberté E , Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits [J]. *Ecology* , 2010 , 91: 299–305.
- [38] Osorio F , Vallejos R , Cuevas F. SpatialPack: Package for analysis of spatial data. R package (v0.2) [CP/OL]. 2012. <http://spatialpack.mat.utfsm.cl>.
- [39] Bivand R , Altman M , Anselin L , Assunção R , Berke O , *et al.* SPDEP: Spatial dependence: weighting schemes , statistics and models: R package (v1.1–5) [CP/OL]. 2011. <https://github.com/r-spatial/spdep/>.
- [40] 杨建宇. 古田山常绿阔叶林冠层结构及其光环境特征 [D]. 齐齐哈尔: 齐齐哈尔大学, 2015.
- [41] 邢九州. 林内光环境的精确测量方法及时空异质性 [D]. 上海: 华东师范大学, 2015.
- [42] 周晓果, 温远光, 朱宏光, 王磊, 李晓琼. 大明山常绿阔叶林冠层垂直结构与林下植物更新 [J]. *应用生态学报* , 2017 , 28(2) : 367–374.
- Zhou XG , Wen YG , Zhu HG , Wang L , Li XQ. Canopy vertical structure and understory plant regeneration of an evergreen broadleaved forest in Damingshan , Guangxi , China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* , 2017 , 28(2) : 367–374.
- [43] Qiao XJ , Li QX , Jiang QH , Lu JM , Franklin SB , Tang ZY , *et al.* Beta diversity determinants in badagongshan , a subtropical forest in central China [J]. *Sci Rep* , 2015 , 5(1) : 17043.
- [44] Wang QG , Xu YZ , Lu ZJ , Bao DC , Guo YL , Lu JM , *et al.* Disentangling the effects of topography and space on the distributions of dominant species in a subtropical forest [J]. *Chinese Sci Bull* , 2014 , 59(35) : 5113–5122.

(责任编辑: 张平)