

# 亚热带常绿阔叶林林窗物种丰富度的影响因素

刘何铭<sup>1,2</sup> 杨庆松<sup>1,2</sup> 方晓峰<sup>1,2</sup> 马遵平<sup>1,2</sup> 沈国春<sup>1,2</sup>  
张志国<sup>1,2</sup> 王樟华<sup>3</sup> 王希华<sup>1,2\*</sup>

1 (浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114)

2 (华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241)

3 (中国科学院上海辰山植物科学研究中心, 上海 201602)

**摘要:** 林窗是森林群落物种多样性维持中十分重要的结构, 但其本身物种多样性的维持机制尚不清楚, 可能与相邻群落的物种丰富度、林窗面积以及土壤和地形因子等有关。本文选取浙江天童20 ha森林动态监测样地内的84个冠林窗作为研究对象, 分析了林窗内部以及不同距离邻域内的物种组成, 选取包含大部分林窗内物种( $\geq 75\%$ ), 并且对林窗内物种丰富度影响最大的邻域作为相关邻域(林窗周围成熟植株通过种子传播影响林窗物种丰富度, 把距离冠林窗边缘5 m范围内的区域作为种源效应邻域; 由于距离林窗较近, 物种组成与林窗形成时仍存活个体的物种组成相似, 故把距离冠林窗边缘4 m范围内的区域作为距离效应邻域), 然后计算种源效应邻域内成熟植株的物种丰富度、距离效应邻域内所有植株的物种丰富度、冠林窗的面积、地形因子(海拔、坡度、坡向、凸度)和土壤因子(pH值、全氮、全碳、全磷), 最后对11个潜在的影响因素进行随机组合, 构建广义线性回归模型, 筛选最优模型(AIC<sub>c</sub>最小)进行分析。结果显示: 种源效应邻域内成熟植株的物种丰富度和冠林窗面积显著影响林窗内物种丰富度, 其他因素并未对冠林窗内物种丰富度产生显著影响。上述结果说明, 冠林窗面积的大小以及外部种源的丰富程度是决定冠林窗内物种丰富度的主要因素, 其他因素可能只产生间接影响。

**关键词:** 林窗大小, 物种多样性, 种源, 冠林窗面积, 天童, 森林群落, 动态样地

## Influences on gap species richness in a subtropical evergreen broad-leaved forest

Heming Liu<sup>1,2</sup>, Qingsong Yang<sup>1,2</sup>, Xiaofeng Fang<sup>1,2</sup>, Zunping Ma<sup>1,2</sup>, Guochun Shen<sup>1,2</sup>, Zhiguo Zhang<sup>1,2</sup>, Zhanghua Wang<sup>3</sup>, Xihua Wang<sup>1,2\*</sup>

1 Tiantong National Forest Ecosystem Observation and Research Station, Ningbo, Zhejiang 315114

2 School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241

3 Shanghai Chenshan Plant Science Research Center, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 201602

**Abstract:** Canopy gaps, created by the death or disturbance of a mature tree, influence forest community structure. The opening of the canopy creates opportunity for species recruitment influencing species diversity in forest communities. However, the mechanisms that lead to species recruitment and the resulting diversity are still unclear. Factors that may affect species richness of canopy gaps include the gap area, species richness of adjacent areas (SSAA and SCAA represent the adjacent area where is the seed source of canopy gap and the adjacent area where species composition is spatially correlated with survivors in the canopy gap, respectively), topography, and soil nutrients. To test which factors significantly affect species richness, 11 parameters (canopy gap area, species richness of mature individuals in SSAA, species richness of all individuals in SCAA, slope, aspect, convexity, mean elevation, pH value, total nitrogen, total carbon, total phosphorus of each gap) were calculated for 84 canopy gaps in 20 ha Tiantong Dynamics Plot. The effect of SSAA and SCAA were quantified by species richness of mature individuals and richness of all free standing trees (DBH  $\geq 1$  cm) within 5 m and 4 m away from the edge of the gap, respectively. The size of adjacent area was

收稿日期: 2014-06-30; 接受日期: 2014-09-28

基金项目: 国家自然科学基金重大国际合作项目(31210103920)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xhwang@des.ecnu.edu.cn

defined as the area containing most of species present in the gap ( $\geq 75\%$ ) and having most significant effect on gap species richness. A generalized linear regression model was constructed for each random combinations of any subsets of 11 gap parameters. Our best model with lowest AIC<sub>c</sub> showed that: only species richness of mature individuals in SSAA and the canopy gap area had a significant effect on the gap species richness. This result suggests that gap size and species richness of the seed source can directly influence species richness of canopy gaps. Additional factors may have an indirect influence and should be explored further.

**Key words:** gap size, species diversity, seed source, canopy gap area, Tiantong, forest community, dynamics plot

干扰是森林空间格局变化的主要驱动力之一,其中林窗作为一种常见的森林干扰形式(Spies & Franklin, 1989),一直是生态学家关注的焦点。许多研究表明,林窗是介于全光环境和林冠环境之间的结构,有利于先锋物种的更新,对于维持群落中的物种多样性十分重要(Pickett *et al.*, 1999; 梁晓东等, 2001; Gardner & Engelhardt, 2008; Biswas & Mallik, 2010),故研究影响林窗物种丰富度变化的主要因素,有助于揭示群落物种多样性的维持机制。

林窗是由干扰形成的冠层空隙(Runkle, 1981; 彭少麟, 1996),主要由林窗形成后仍存活的小径级个体和新生个体组成(Oliver, 1980; Clinton, 2003; Rentch *et al.*, 2003),其中仍存活个体与相邻群落距离较近,所以林窗内存活个体的物种组成与相邻群落相似度较高,并存在一定的空间相关性,因此相邻群落的物种丰富度可能会影响林窗内的物种丰富度。另外,相邻群落内的成熟植株是林窗最重要的外部种源(梁晓东和叶万辉, 2001),决定了林窗内新生个体的物种组成,其丰富程度也会直接影响林窗内的物种丰富度。但绝大部分研究由于无法量化相邻群落的范围,所以鲜有关于其影响程度的报道。

林窗面积是制约林窗物种丰富度的关键因素(Dee & Menges, 2014)。首先,由于自然干扰形成的林窗在群落内是相互独立的,所以根据隔离生境的种-面积关系(Preton, 1962; 唐志尧等, 2009),林窗面积的大小会直接影响林窗内的物种丰富度。另外,林窗面积也会影响林窗内的光照强度,较大林窗的光资源更多(Chazdon & Pearcy, 1991; Martins & Rodrigues, 2002),从而有利于先锋种定居和生长,可能会提高林窗内的物种丰富度。

许多情况下,地形和土壤等环境条件能够直接影响群落整体的物种丰富度(Poulson & Platt, 1989; Phillips & Shure, 1990; Dirzo *et al.*, 1992; Anderson & Leopold, 2002; 尚文艳等, 2005)。但林窗作为群

落中的特殊结构,受环境条件的直接影响程度尚不明确(Dee & Menges, 2014)。然而,已有研究表明,环境条件可以通过影响林窗面积(张志国等, 2013)、林窗内的太阳总辐射量(谷晓平等, 2010)、土壤有机质分解速率和病原微生物存活率(Eugene *et al.*, 1989; 彭少麟, 1996; 梁晓东和叶万辉, 2001),间接地影响林窗内物种丰富度。

影响林窗物种丰富度的因素可能与影响群落整体的因素有所差异,加之各种因素之间的相关关系,以及对于林窗内物种丰富度变化的影响程度尚不清楚,需要深入地比较分析。为此,我们选取浙江天童20 ha森林动态监测样地内的林窗作为研究对象,准确量化林窗面积、环境因子及不同尺度下相邻群落的物种组成,拟探讨以下问题:(1)林窗内的物种组成与非林窗之间是否具有差异;(2)相邻群落物种丰富度、林窗面积和环境因子如何影响林窗内的物种丰富度;(3)各种因素的影响程度如何。

## 1 研究区域及样地概况

天童国家森林公园位于浙江省宁波市,该区域为亚热带季风气候,是浙东丘陵和滨海平原的交错地带,受梅雨锋系和台风影响较为严重,年平均降雨量1,374.7 mm,年平均气温16.2℃。公园内土壤多为山地黄红壤。由于毗邻天童寺,部分常绿阔叶林一直作为风水林得以保护,未受到较大的人为干扰(宋永昌和王祥荣, 1995)。天童20 ha大型森林动态监测样地位于公园核心保护区内(29°48.696'–29°48.938' N, 121°46.953'–121°47.278' E),样地东西长500 m,南北宽400 m,样地地形复杂,以东南坡向为主,最高海拔602.89 m,最低海拔304.26 m,海拔落差298.63 m。2009年对样地内所有胸径(DBH)  $\geq 1$  cm的木本植物进行了物种鉴定,并记录个体的空间坐标、DBH以及生长状态(杨庆松等, 2011)。

2 方法

2.1 林窗调查和选取

将20 ha样地从西向东分成25个20 m × 400 m的样带(图1), 沿着样带的中心线调查出现的林窗, 记录林窗边界木(乔木层树木)的编号。根据调查数据中边界木的空间坐标, 利用ArcGIS 9.3软件确定扩展林窗(即林窗周围树木的主干所围成的空间)的位置和形状, 然后参考天童地区冠林窗占扩展林窗的比例(36%) (姜良才等, 2007), 在确保林窗整体形状不变的情况下, 将扩展林窗等比例向中心缩进确定冠林窗并栅格化(0.1 m × 0.1 m)。计算冠林窗面积, 并提取冠林窗内所有树木信息, 根据物种的生活习性, 确定先锋物种和非先锋物种(附表1)。

新林窗形成时, 林窗内的植物个体数较少, 因此初始几年间, 新生个体的密度会随着林窗年龄的增加而增加; 但到一定年龄后, 种间竞争增强, 幼树的个体密度趋于平稳(彭闪江等, 2003), 林窗年龄对个体密度的影响减弱。为此, 我们去除个体数较少的新林窗, 选取冠林窗内木本植物(DBH≥1 cm)个体数≥10的成熟林窗, 尽量保证林窗间物种丰富度受林窗年龄的影响较小。另外, 冠林窗外50 m范围内的区域包含了冠林窗内98%的物种, 而该区域范围外的物种变化对林窗内物种组成基本没有影响, 所以该区域是制约冠林窗物种丰富度变化的潜在邻域。为了分析邻域植被对于冠林窗物种丰富度

的影响, 我们去除了边缘林窗, 选取潜在邻域不超出样地边缘的中心位置林窗。综上所述, 我们从已调查的187个冠林窗内选取了符合要求的84个中心位置的成熟林窗作为研究对象。

2.2 影响冠林窗物种丰富度的相关邻域选择

从冠林窗边缘向外扩展1–50 m, 以1 m为单位分析每个尺度下各个邻域内所有植株的物种组成, 确定邻域内的先锋物种, 并计算其包含冠林窗内物种的百分比, 分析不同距离邻域内所有植株的物种丰富度对冠林窗物种丰富度的影响, 最终选取对于冠林窗物种丰富度影响程度最高, 而且包含大部分冠林窗内物种(≥75%)的邻域。这类领域由于距离林窗较近, 物种组成与林窗形成时仍存活个体的物种组成相似, 可作为影响冠林窗物种丰富度变化的最相关邻域范围, 也就是距离效应邻域。

另外, 选取DBH ≥ 1.5 cm的灌木, DBH ≥ 2.5 cm的小乔木, DBH ≥ 5 cm的乔木作为可能通过种子传播影响冠林窗内物种丰富度的成熟植株, 同样从冠林窗边缘向外扩展1–50 m, 以1 m为单位分析每个尺度下各个邻域内成熟植株的物种组成, 并计算其包含冠林窗内物种的百分比, 以分析不同距离的邻域内成熟植株的物种丰富度对冠林窗物种丰富度的影响。最终选取包含大部分冠林窗内物种, 而且对于冠林窗物种丰富度影响程度最高的邻域, 作为可能通过种子传播影响冠林窗物种丰富度

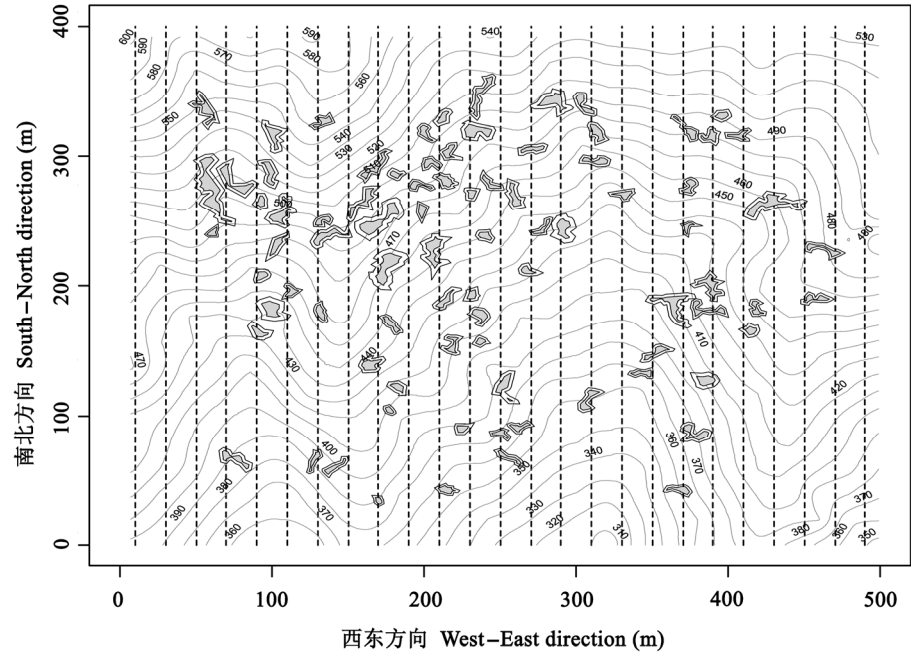


图1 冠林窗及扩展林窗分布。图中阴影部分代表冠林窗, 黑色实线为扩展林窗, 虚线为调查样线, 灰色实线为等高线。  
Fig. 1 Distribution of canopy gaps and expanded gaps. Gray shapes, black lines, dashed lines and gray lines represented canopy gaps, expanded gaps, sample transect lines, and contours, respectively.

的最相关邻域范围,也就是种源效应邻域。

### 2.3 地形和土壤因子测定

将20 ha样地分成500个20 m × 20 m的样方,利用全站仪测量所有样方顶点的精确海拔,并根据海拔数据通过ArcGIS 9.3软件计算冠林窗所在样方的坡度、坡向和凸度作为林窗的坡度、坡向和凸度,并对海拔数据进行Kriging插值,将海拔数据栅格化(1 m × 1 m),计算冠林窗区域的平均海拔。

在20 ha样地内均匀设置1,310个土壤采集样点,采集0–10 cm深的土壤,并分析各个样点的土壤pH值以及全碳、全氮、全磷含量,土壤采集方案及分析方法见张娜等(2012)。同样通过ArcGIS 9.3软件将所有数据进行Kriging插值并栅格化(1 m × 1 m),计算每个冠林窗内的土壤pH值以及全碳、全氮、全磷含量的平均值。

### 2.4 数据分析

利用Poisson分布的广义线性回归模型(GLM),分析不同尺度(自冠林窗边缘向外扩展1–50 m)邻域内的成熟植株或所有植株的物种丰富度( $X$ )对冠林窗内物种丰富度( $Y$ )的影响,并用AIC信息准则(Akaike Information Criterion)筛选影响程度最高的模型(AIC最小),参考邻域内包含冠林窗物种的比例,确定包含冠林窗内大部分物种,而且对冠林窗物种丰富度影响程度较高的尺度作为目标邻域(距离效应邻域/种源效应邻域)。

$$Y \sim P(\mu) \quad (1)$$

$$\text{Log}(\mu) = \beta_0 + \beta_1 X \quad (2)$$

其中 $\mu$ 是符合Poisson分布 $Y$ 的平均数或方差, $\beta_0$ 和 $\beta_1$ 是估计参数。

确定目标邻域后,将林窗内海拔、坡度、坡向(坡向进行 $\cos(\pi-x) + 1.1$ 的转换)、凸度、土壤pH值、全碳、全氮、全磷、冠林窗的面积(log转换),及种源效应邻域内成熟植株的物种丰富度和距离效应邻域内所有植株的物种丰富度共11个因子( $X_j$ )进行随机组合,生成 $C_{11}^0 + C_{11}^1 + C_{11}^2 + \dots + C_{11}^{10} + C_{11}^{11} = 2^{11}$ ,共2,048种组合形式,分别与冠林窗内的物种丰富度( $Y$ )进行回归,利用AIC<sub>c</sub>筛选最优模型(AIC<sub>c</sub>最小)(Burnham & Anderson, 2002),选取OR (Odds Ratio)值与1有显著差异的自变量作为影响冠林窗内物种丰富度的主要因素(Comita & Hubbell, 2009),并估计各个自变量的权重( $w_i(X_j)$ 即所有包含 $X_j$ 自变量的模型 $w_i$ 的总和)(Burnham & Anderson, 2002)。

$$AIC_c = AIC + \frac{2K(K+1)}{n-K-1} \quad (3)$$

其中, $K$ 为自变量个数, $n$ 为样本数。

$$\Delta AIC_{ci} = AIC_{ci} - AIC_{cmin} \quad (4)$$

其中, $AIC_{ci}$ 为目标模型的AIC<sub>c</sub>, $AIC_{cmin}$ 为所有模型中AIC<sub>c</sub>的最小值即最优模型的AIC<sub>c</sub>。

$$w_i = \frac{\exp(-\frac{1}{2} \Delta AIC_{ci})}{\sum_{r=1}^R \exp(-\frac{1}{2} \Delta AIC_{cr})} \quad (5)$$

其中, $w_i$ 为目标模型的权重, $R$ 为模型的个数。

地形因子的空间插值及相关计算,以及冠林窗和邻域树木信息的获取和空间位置的确定全部采用ArcGIS 9.3完成。回归分析、模型选择、权重计算以及林窗与非林窗间先锋种比例的配对 $t$ 检验采用R软件完成,显著性水平 $\alpha = 0.05$ 。

## 3 结果

### 3.1 冠林窗的物种组成

样地冠林窗内共有77个物种1,682株独立个体,其中单个冠林窗最多包含23个物种,最少仅包含1个物种,平均每个冠林窗内有 $8.51 \pm 4.06$ 个物种,其中先锋种15种111株,平均每个林窗内先锋种占总物种的比例为 $8.14 \pm 11.46\%$ ,占总个体数的 $6.95 \pm 12.18\%$ ,每个冠林窗内独立个体的平均胸径为 $3.30 \pm 1.33$  cm,其中85.79%的独立个体胸径 $\leq 5$  cm。

### 3.2 相关邻域的选择及距离效应邻域的物种组成

随着冠林窗邻域范围(1–50 m)的扩大,邻域内所包含冠林窗内的物种比例不断升高,但升高的幅度趋于平缓。其中,4 m范围的邻域内包含大部分(82.19%)冠林窗内的物种(图2a),而且所有独立个体的物种丰富度对冠林窗内物种丰富度的影响最为明显(图2a,图3a),可以作为冠林窗的距离效应邻域;5 m范围邻域内同样包含大部分(76.22%)冠林窗内的物种(图2b),而且成熟植株的物种丰富度对冠林窗物种丰富度的影响最为明显(图2b,图3b),可以作为种源效应邻域。

距离效应邻域内共有114个物种9,057株独立个体,其中先锋种27种(包含林窗内80%的先锋种)334株,平均每个距离效应邻域内先锋种占总物种的比例为 $9.22 \pm 6.31\%$ ,占总个体数的 $3.77 \pm 4.47\%$ 。

### 3.3 影响冠林窗内物种丰富度的因素

通过对2,048个模型的AIC<sub>c</sub>比较发现,仅包含种

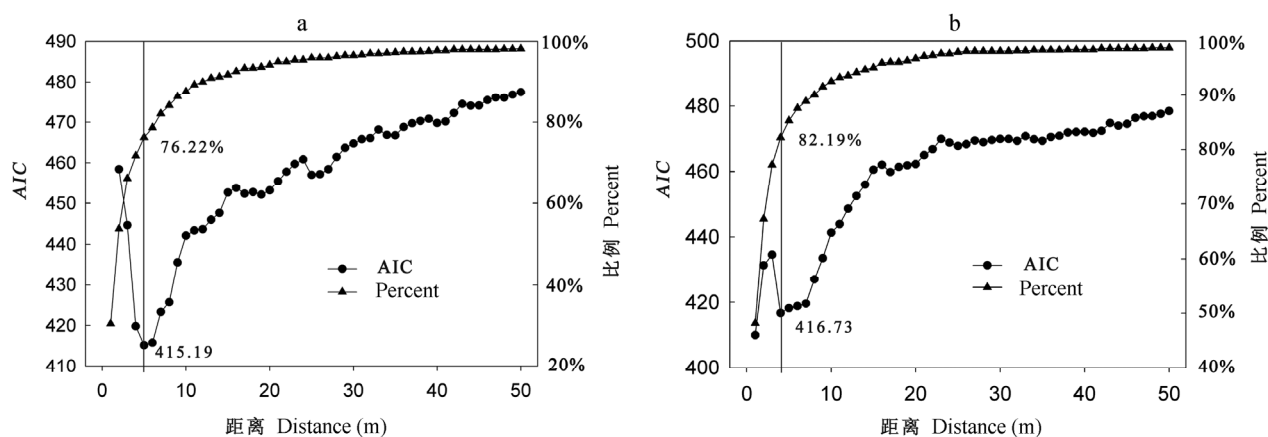


图2 不同尺度邻域内物种组成对冠林窗物种丰富度的影响程度(AIC)以及包含冠林窗内物种的比例。距离指冠林窗边缘向外扩展的距离。(a)所有植株;(b)成熟植株。

Fig. 2 The effect (AIC) of species composition of different sized adjacent area on the species richness of canopy gap, and the percent of species present in the canopy gap. Distance represent the distance of the canopy gap extending out. (a) All individuals; (b) Mature individuals.

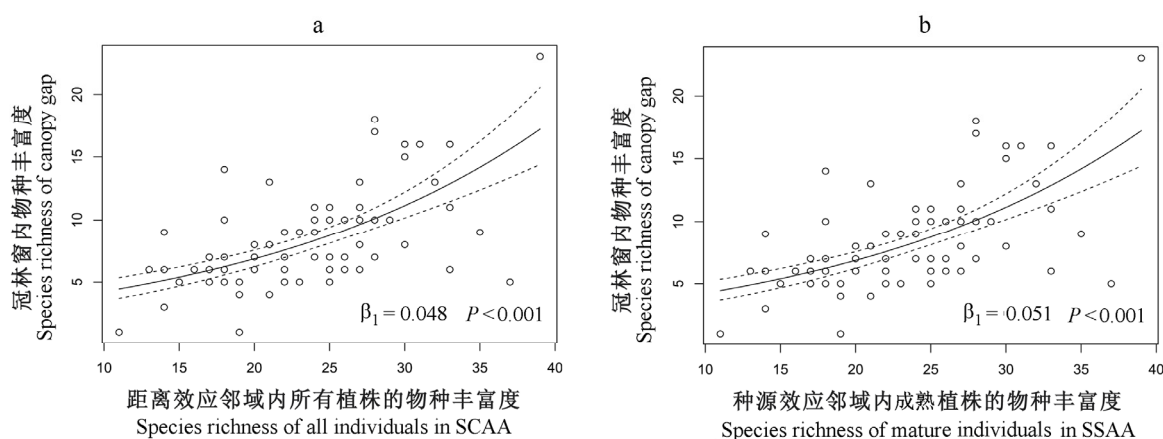


图3 邻域物种丰富度对冠林窗内物种丰富度的影响(广义线性回归模型)。(a)距离效应邻域内所有植株的物种丰富度;(b)种源效应邻域内成熟植株的物种丰富度。实线为拟合曲线,虚线内为预测值95%的置信区间。

Fig. 3 The effect of species richness in adjacent area on species richness of canopy gap (Generalized linear regression model). (a) Species richness of all individuals in the adjacent area where species composition is spatially correlated with survivors in the canopy gap (SCAA); (b) Species richness of mature individuals in the adjacent area where is the seed source of canopy gap (SSAA). A fitted curve (lines) was shown with 95% confidence bands (dash lines).

源效应邻域内成熟植株的物种丰富度、冠林窗面积(log转换)和海拔的模型拟合程度最高( $AIC_{\min} = 408.4$ ),其中种源效应邻域内成熟植株的物种丰富度和冠林窗面积(log转换)系数的OR值均显著大于1(表1),说明随着两者数值的升高,冠林窗内物种丰富度随之相应增加。但海拔系数的OR值95%的置信区间内包含1(表1),说明海拔对冠林窗内物种丰富度的影响不显著。对比各自变量的权重发现,种源效应邻域内成熟植株的物种丰富度和冠林窗面积

对冠林窗物种丰富度的影响程度基本相同(表1);而地形条件(海拔、坡向、坡度和凸度)、土壤条件(pH值、全氮、全磷和全碳)以及距离效应邻域内所有植株的物种丰富度对冠林窗内物种丰富度均无显著影响,其权重也小于种源效应邻域内成熟植株的物种丰富度和冠林窗面积的权重(表1)。上述结果说明影响冠林窗内物种丰富度变化的最主要因素是种源效应邻域内成熟植株的物种丰富度和冠林窗面积。

表1 影响冠林窗物种丰富度的主要因素  
Table 1 The major factors affecting species richness of canopy gaps

| 参数<br>Parameter   | OR值<br>Odds ratio | 95%置信区间<br>95% of confidence interval | 权重<br>Akaike weight (AIC <sub>c</sub> ) |
|---|-------------------|---------------------------------------|---|
| 种源效应邻域内成熟植株的物种丰富度<br>Species richness of mature individuals in SSAA | 1.033             | 1.016–1.050                           | 0.866                                   |
| 冠林窗的面积 Canopy gap size (log)  | 1.251             | 1.068–1.465                           | 0.864                                   |
| 海拔 Elevation  | 1.001             | 0.999–1.004                           | 0.428                                   |
| 距离效应邻域内所有植株的物种丰富度<br>Species richness of all individuals in SCAA    | /                 | /                                     | 0.447                                   |
| 坡向 Aspect ( $\cos(\pi-x) + 1.1$ )                                   | /                 | /                                     | 0.377                                   |
| pH值 pH  | /                 | /                                     | 0.297                                   |
| 坡度 Slope  | /                 | /                                     | 0.295                                   |
| 全氮 Total nitrogen   | /                 | /                                     | 0.264                                   |
| 凸度 Convexity  | /                 | /                                     | 0.264                                   |
| 全碳 Total carbon   | /                 | /                                     | 0.256                                   |
| 全磷 Total phosphorus   | /                 | /                                     | 0.253                                   |

OR值95%的置信区间大于1, 说明参数对冠林窗内物种丰富度的影响为正效应; OR值95%的置信区间小于1, 说明参数对冠林窗内物种丰富度的影响为负效应; 如果OR值95%的置信区间包括1, 说明该参数对冠林窗内物种丰富度无显著影响。“/”代表该参数不属于最优模型中的参数, 对冠林窗内物种丰富度无影响。SCAA代表距离效应邻域; SSAA代表种源效应邻域。  
The parameters in generalized linear regression models: 95% bootstrapped confidence interval > 1 indicates a positive effect of the independent variable on species richness of canopy gap, while 95% bootstrapped confidence interval < 1 indicates a negative effects. If 95% bootstrapped confidence interval including 1, it indicates no significant effect. “/” indicates this independent variable does not belong to the optimal model and do not affect canopy gap species richness. SCAA, Adjacent area where species composition is spatially correlated with survivors in the canopy gap; SSAA, Adjacent area where is the seed source of canopy gap.

4 讨论

4.1 林窗内的物种组成

林窗是森林群落中光照强度较大的冠层空隙结构, 有利于先锋种的生长(梁晓东等, 2001), 可能会增加它们的比例, 从而改变林窗内的物种组成。但本研究中我们对比了林窗与非林窗(距离效应邻域)内的先锋种的物种比例和个体比例, 发现林窗仅仅增加了个体的比例( $P < 0.05$ ), 并未增加物种数( $P = 0.395$ ), 说明林窗内充足的光资源仅仅为先锋种提供了更好的更新条件, 增加了其个体在群落中的比例, 并未改变群落整体的物种组成。

4.2 邻域内物种丰富度对林窗物种丰富度的影响

林窗斑块状镶嵌于森林群落中(Shugart & West, 1977; Denslow & Spies, 1990; Leemans, 1992), 其内部的物种组成必定受相邻群落物种组成的影响; 另外, 由于林窗内部光照强, 种子受病原菌侵害的风险低, 土壤有机质的分解快(Eugene *et al.*, 1989; 彭少麟, 1996; 梁晓东和叶万辉, 2001), 所以相邻群落的成熟植株倾向于将种子传播进林窗, 有利于种子的定居和生长(Thomas & William, 1989; 彭少麟, 1996)。通过分析我们发现, 种源效应邻域内成熟植

株的物种丰富度对于林窗内物种丰富度的影响较大(表1), 但距离效应邻域内所有植株的物种丰富度对林窗内物种丰富度没有显著影响。说明虽然林窗内的物种组成与距离效应邻域内所有植株的物种组成较为相似(图2a), 但林窗间物种丰富度的差异可能是由林窗形成后新传播进林窗的物种所造成的(彭闪江等, 2003), 而相邻群落的成熟植株正是新生个体重要的种源, 所以其物种的丰富程度会直接影响林窗内的物种丰富度。

4.3 林窗面积对林窗物种丰富度的影响

林窗面积是造成林窗间物种丰富度差异的另一个关键因素, 其大小主要取决于干扰的频率、强度和作用形式, 是林窗本身重要的特征, 决定了林窗内空间资源的多少。根据隔离生境的种-面积关系, 林窗内的物种丰富度应与林窗面积成幂函数关系(唐志尧等, 2009)。本研究中我们发现, 林窗内的物种丰富度与林窗面积的确成幂函数关系, 即:  $\log(S) = \alpha + \beta \times \log(\text{Area})$ , 符合隔离生境的种-面积关系。

4.4 地形和土壤因子对林窗内物种丰富度的影响

地形和土壤因子是影响群落物种多样性变化的重要外部环境因素(尚文艳等, 2005), 它们能影响

林窗周围群落的物种组成, 再通过种子传播进林窗, 进而对林窗内物种丰富度产生影响。不同的地形条件下自然干扰的频率、强度和作用形式有所差异(张志国等, 2013), 所以干扰形成的林窗大小与地形条件存在着一定的相关性。前期的研究显示, 天童地区林窗的面积与林窗本身所处的坡位(凸度)有关(张志国等, 2013), 说明地形因子能够通过影响林窗面积间接地影响林窗内的物种丰富度。此外, 不同地形条件下相同面积林窗内的光资源也存在差异(谷晓平等, 2010), 并影响林窗内土壤的理化性质(陈亚军等, 2008), 从而导致林窗物种丰富度的变化。

然而, 由于我们调查到的林窗平均面积相对较小(张志国等, 2013), 调查范围相对集中, 林窗间地形的变化幅度不大, 可能导致林窗间光环境无显著差异; 而且土壤因子是通过在20 ha样地内均匀采样后进行Kriging插值后模拟获得的, 没有在林窗内单独进行取样分析, 所以无法准确估计林窗内土壤真实的理化性质。因此, 在去除林窗周围群落成熟植株的丰富度和林窗面积对林窗物种丰富度的影响后, 地形和土壤因子对林窗内的物种丰富度并没有显示出影响(表1)。

#### 4.5 各因素对于林窗内物种丰富度的影响程度

林窗是森林群落中重要的组成构件, 但综合分析其物种丰富度影响因素的研究还相对较少。已有研究重点关注种源物种丰富度、林窗面积以及林窗内的环境异质性对于林窗物种多样性的影响(彭少麟, 1996; 梁晓东和叶万辉, 2001; 彭闪江等, 2003)。本研究发现, 种源物种丰富度和林窗面积对于林窗内物种丰富度的影响较强, 并且两者的影响程度相当; 而林窗内的地形和土壤条件对于林窗物种丰富度的影响较弱。说明林窗物种丰富程度主要取决于林窗的大小以及种源的物种多样性, 而林窗所处的地形和林窗内的土壤理化性质对于林窗物种丰富度的影响有限。

#### 参考文献

Anderson KL, Leopold DJ (2002) The role of canopy gaps in maintaining vascular plant diversity at a forested wetland in New York State. *Journal of the Torrey Botanical Society*, **129**, 238–250.

Biswas SR, Mallik AU (2010) Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology*, **91**, 28–35.

Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model Selection and Multi-Model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach* 2nd edn. Springer, New York.

Chazdon RL, Pearcy RW (1991) The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience*, **41**, 760–766.

Chen YJ (陈亚军), Zhang JL (张教林), Cao KF (曹坤芳) (2008) Morphological, growth and photosynthetic traits of two liana species in response to different light and soil nutrients. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), **25**, 185–194. (in Chinese with English abstract)

Clinton BD (2003) Light, temperature, and soil moisture responses to elevation evergreen understory and small canopy gaps in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management*, **186**, 243–255.

Comita LS, Hubbell SP (2009) Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank. *Ecology*, **90**, 328–334.

Dee JR, Menges ES (2014) Gap ecology in the Florida scrubby flatwoods: effects of time-since-fire, gap area, gap aggregation and microhabitat on gap species diversity. *Journal of Vegetation Science*, **25**, 1235–1246.

Denslow JS, Spies T (1990) Canopy gaps in forest ecosystems: an introduction. *Canadian Journal of Forest Research*, **20**, 619–619.

Dirzo R, Horvitz CC, Quevedo H, Lopez HA (1992) The effects of gap size and age on the understorey herb community of a tropical Mexican rain forest. *Ecology*, **80**, 809–822.

Eugene WS, Henry FH, Carol KA, Douglas JL (1989) Arrival and survival in tropical treefall gap. *Ecology*, **70**, 562–564.

Gardner RH, Engelhardt KAM (2008) Spatial processes that maintain biodiversity in plant communities. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **9**, 211–228.

Gu XP (谷晓平), Yuan SJ (袁淑杰), Shi L (史岚), Miao QL (缪启龙), Kang WM (康为民), Qiu XF (邱新法), Wang FZ (王福增) (2010) The elaborate spatial distribution of global solar radiation over complex terrains in Guizhou plateau. *Journal of Mountain Science* (山地学报), **28**, 96–102. (in Chinese with English abstract)

Hubbell SP, Foster RB, O'Brien ST, Harms KE, Condit R, Wechsler B, Wright SJ, de Lao SL (1999) Light-gap disturbances recruitment limitation and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, **283**, 554–557.

Jiang LC (姜良才), Liu LZ (刘丽正), Wang XH (王希华) (2007) Forming characteristics of gap in an evergreen broadleaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, Eastern China. *Journal of East China Normal University (Natural Science)* (华东师范大学学报(自然科学版)), **6**, 88–96. (in Chinese with English abstract)

Leemans I (1992) Simulation and future projection of succession in a Swedish broad-leaved forest. *Forest Ecology and Management*, **48**, 305–319.

Liang XD (梁晓东), Ye WH (叶万辉) (2001) Advances in study on forest gaps. *Journal of Tropical and Subtropical*



- Botany* (热带亚热带植物学报), **9**, 355–364. (in Chinese with English abstract)
- Liang XD (梁晓东), Ye WH (叶万辉), Yi WM (蚁伟民) (2001) Gap dynamics and the maintenance of biodiversity. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), **20**, 64–68. (in Chinese with English abstract)
- Martins SV, Rodrigues RR (2002) Gap-phase regeneration in a semideciduous mesophytic forest, south-eastern Brazil. *Plant Ecology*, **163**, 51–62.
- Oliver CD (1980) Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management*, **3**, 153–168.
- Peng SJ (彭闪江), Huang ZL (黄忠良), Zhou GY (周国逸), Zhou XY (周小勇), Zhang C (张池), He WQ (贺握权) (2003) Gap formation characteristics and its effects on sapling composition and diversity in Dinghushan Biosphere Reserve. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), **11**, 229–235. (in Chinese with English abstract)
- Peng SL (彭少麟) (1996) *Community Dynamics of Lower Subtropical Forests* (南亚热带森林群落动态学). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Phillips DJ, Shure DL (1990) Patch-size effects on early succession in southern Appalachian forests. *Ecology*, **71**, 204–212.
- Pickett STA, Wu J, Cadenasso ML (1999) Patch dynamics and the ecology of disturbed ground: a framework for synthesis. In: *Ecosystems of Disturbed Ground* (ed. Walker LR), pp. 707–722. Elsevier, Amsterdam.
- Poulson TL, Platt WJ (1989) Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology*, **70**, 553–555.
- Preston FW (1962) The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. *Ecology*, **43**, 185–215.
- Rentch JS, Fajvan MA, Hicks JR (2003) Spatial and temporal disturbance characteristics of oak-dominated old-growth stands in the central hardwood forest region. *Forest Science*, **49**, 778–789.
- Runkle JR (1981) Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology*, **62**, 1041–1051.
- Shang WY (尚文艳), Wu G (吴钢), Fu X (付晓), Liu Y (刘阳) (2005) Maintaining mechanism of species diversity of land plant communities. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **16**, 2361–2369. (in Chinese with English abstract)
- Shugart HH, West DC (1977) Development of an Appalachian deciduous forest succession model and its application to assessment of the impact of the chestnut blight. *Journal of Environmental Management*, **5**, 161–179.
- Spies JA, Franklin JF (1989) Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Ecology*, **70**, 543–545.
- Song YC (宋永昌), Wang XR (王祥荣) (1995) *Vegetation and Flora of Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province* (浙江天童国家森林公园的植被与区系). Shanghai Science and Technology Literature Press, Shanghai. (in Chinese with English summary)
- Tang ZY (唐志尧), Qiao XJ (乔秀娟), Fang JY (方精云) (2009) Species-area relationship in biological communities. *Biodiversity Science* (生物多样性), **17**, 549–559. (in Chinese with English abstract)
- Thomas LP, William JP (1989) Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology*, **70**, 553–555.
- Yang QS (杨庆松), Ma ZP (马遵平), Xie YB (谢玉彬), Zhang ZG (张志国), Wang ZH (王樟华), Liu HM (刘何铭), Li P (李萍), Zhang N (张娜), Wang DL (王达力), Yang HB (杨海波), Fang XF (方晓峰), Yan ER (阎恩荣), Wang XH (王希华) (2011) Community structure and species composition of an evergreen broad-leaved forest in Tiantong's 20 ha Dynamics Plot, Zhejiang Province, eastern China. *Biodiversity Science* (生物多样性), **19**, 215–223. (in Chinese with English abstract)
- Zhang N (张娜), Wang XH (王希华), Zheng ZM (郑泽梅), Ma ZP (马遵平), Yang QS (杨庆松), Fang XF (方晓峰), Xie YB (谢玉彬) (2012) Spatial heterogeneity of soil properties and its relationships with terrain factors in broadleaved forest in Tiantong of Zhejiang Province, East China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **23**, 2361–2369. (in Chinese with English abstract)
- Zhang ZG (张志国), Ma ZP (马遵平), Liu HM (刘何铭), Zheng ZM (郑泽梅), Fang XF (方晓峰), Wang XH (王希华) (2013) Topographic distribution patterns of forest gap within an evergreen broad-leaved forest in Tiantong region of Zhejiang Province, Eastern China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **24**, 621–625. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 周玉荣)

## 附录 Supplementary Material

附表1 浙江天童20 ha森林动态监测样地的冠林窗以及相邻群落物种组成名录

Table S1 Species composition of canopy gaps and adjacent communities in 20 ha Tiantong Dynamics Plot

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/w2014-137-1.pdf>



附表1 浙江天童20 ha森林动态监测样地中冠林窗以及相邻群落物种组成名录  
Table S1 Species composition of canopy gaps and adjacent communities in 20 ha Tiantong Dynamics Plot

| 种名<br>Species  | 先锋种或非先锋种<br>Pioneer species or<br>non-pioneer species | 种名<br>Species  | 先锋种或非先锋种<br>Pioneer species or<br>non-pioneer species |
|--|---|--|---|
| 锐角槭 <i>Acer acutum</i>                               | —   | 厚壳树 <i>Ehretia acuminata</i>                           | +   |
| 三角槭 <i>Acer buergerianum</i>                         | —   | 中华杜英 <i>Elaeocarpus chinensis</i>                      | —   |
| 毛脉槭 <i>Acer pubinerve</i>                            | —   | 杜英 <i>Elaeocarpus decipiens</i>                        | —   |
| 毛八角枫 <i>Alangium kurzii</i>                          | +   | 中华卫矛 <i>Euonymus nitidus</i>                           | —   |
| 赤杨叶 <i>Alniphyllum fortunei</i>                      | +   | 细枝柃 <i>Eurya loquaiana</i>                             | —   |
| 糙叶树 <i>Aphananthe aspera</i>                         | +   | 格药柃 <i>Eurya muricata</i>                              | —   |
| 棘茎楸木 <i>Aralia echinocaulis</i>                      | +   | 窄基红褐柃 <i>Eurya rubiginosa</i> var.<br><i>attenuata</i> | —   |
| 老鸦糊 <i>Callicarpa giraldii</i>                       | —   | 野鸦椿 <i>Euscaphis japonica</i>                          | —   |
| 秃红紫珠 <i>Callicarpa rubella</i> var. <i>subglabra</i> | +   | 矮小天仙果 <i>Ficus erecta</i>                              | —   |
| 毛花连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>                       | —   | 苦槠木 <i>Fraxinus insularis</i>                          | —   |
| 山茶 <i>Camellia japonica</i>                          | —   | 银杏 <i>Ginkgo biloba</i>                                | —   |
| 茶 <i>Camellia sinensis</i>                           | —   | 山桐子 <i>Idesia polycarpa</i>                            | +   |
| 雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i>                        | —   | 短梗冬青 <i>Ilex buergeri</i>                              | —   |
| 米槠 <i>Castanopsis carlesii</i>                       | —   | 冬青 <i>Ilex chinensis</i>                               | —   |
| 栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>                       | —   | 细刺枸骨 <i>Ilex hylonoma</i>                              | —   |
| 苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>                   | —   | 皱柄冬青 <i>Ilex kengii</i>                                | —   |
| 紫弹树 <i>Celtis biondii</i>                            | +   | 大叶冬青 <i>Ilex latifolia</i>                             | —   |
| 朴树 <i>Celtis sinensis</i>                            | +   | 小果冬青 <i>Ilex micrococca</i>                            | —   |
| 西川朴 <i>Celtis vandervoetiana</i>                     | +   | 铁冬青 <i>Ilex rotunda</i>                                | —   |
| 迎春樱桃 <i>Cerasus discoidea</i>                        | —   | 红毒茴 <i>Illicium lanceolatum</i>                        | —   |
| 大叶早樱 <i>Cerasus subhirtella</i>                      | —   | 胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>                         | —   |
| 南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>                  | —   | 刺楸 <i>Kalopanax septemlobus</i>                        | +   |
| 香桂 <i>Cinnamomum subavenium</i>                      | —   | 腺叶桂樱 <i>Laurocerasus phaeosticta</i>                   | —   |
| 大青 <i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>                  | +   | 刺叶桂樱 <i>Laurocerasus spinulosa</i>                     | —   |
| 红淡比 <i>Cleyera japonica</i>                          | —   | 小蜡 <i>Ligustrum sinense</i>                            | —   |
| 杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>                    | —   | 红果山胡椒 <i>Lindera erythrocarpa</i>                      | +   |
| 赤皮青冈 <i>Cyclobalanopsis gilva</i>                    | —   | 山胡椒 <i>Lindera glauca</i>                              | +   |
| 青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>                     | —   | 红脉钓樟 <i>Lindera rubronervia</i>                        | +   |
| 细叶青冈 <i>Cyclobalanopsis gracilis</i>                 | —   | 枫香树 <i>Liquidambar formosana</i>                       | —   |
| 小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinaefolia</i>            | —   | 港柯 <i>Lithocarpus harlandii</i>                        | —   |
| 云山青冈 <i>Cyclobalanopsis sessilifolia</i>             | —   | 豹皮樟 <i>Litsea coreana</i> var. <i>sinensis</i>         | —   |
| 青钱柳 <i>Cyclocarya paliurus</i>                       | +   | 山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>                               | +   |
| 黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>                          | —   | 黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>                           | —   |
| 虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhami</i>                     | —   | 欏木 <i>Loropetalum chinense</i>                         | +   |
| 山柿 <i>Diospyros japonica</i>                         | —   | 薄叶润楠 <i>Machilus leptophylla</i>                       | —   |
| 油柿 <i>Diospyros oleifera</i>                         | —   | 红楠 <i>Machilus thunbergii</i>                          | —   |
| 杨梅叶蚊母树 <i>Distylium myricoides</i>                   | —   | 构棘 <i>Maclura cochinchinensis</i>                      | —   |

刘何铭, 杨庆松, 方晓峰, 马遵平, 沈国春, 张志国, 王樟华, 王希华. 亚热带常绿阔叶林林窗物种丰富度的影响因素. 生物多样性, 2015, 23(2): 149-156. <http://www.biodiversity-science.net/CN/article/downloadArticleFile.do?attachType=PDF&id=9923>

| 种名<br>Species  | 先锋种或非先锋种<br>Pioneer species or<br>non-pioneer species | 种名<br>Species   | 先锋种或非先锋种<br>Pioneer species or<br>non-pioneer species |
|--|---|---|---|
| 天目木兰 <i>Magnolia amoena</i>                              | —   | 鸡仔木 <i>Sinoadina racemosa</i>                             | —   |
| 白背叶 <i>Mallotus apelta</i>                               | +   | 赛山梅 <i>Styrax confusus</i>                                | —   |
| 野桐 <i>Mallotus japonicus</i> var. <i>floccosus</i>       | +   | 薄叶山矾 <i>Symplocos anomala</i>                             | —   |
| 红枝柴 <i>Meliosma oldhamii</i>                             | —   | 总状山矾 <i>Symplocos botryantha</i>                          | —   |
| 藕花 <i>Mussaenda esquirolii</i>                           | +   | 黄牛奶树 <i>Symplocos cochinchinensis</i> var. <i>laurina</i> | —   |
| 杨梅 <i>Myrica rubra</i>                                   | —   | 光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>                          | —   |
| 浙江新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>chekiangensis</i> | —   | 光亮山矾 <i>Symplocos lucida</i>                              | —   |
| 宁波木犀 <i>Osmanthus cooperi</i>                            | —   | 老鼠矢 <i>Symplocos stellaris</i>                            | —   |
| 木犀 <i>Osmanthus fragrans</i>                             | —   | 山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>                              | —   |
| 紫楠 <i>Phoebe sheareri</i>                                | —   | 赤楠 <i>Syzygium buxifolium</i>                             | —   |
| 光叶石楠 <i>Photinia glabra</i>                              | —   | 厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>                       | —   |
| 青灰叶下珠 <i>Phyllanthus glaucus</i>                         | +   | 榧树 <i>Torreya grandis</i>                                 | —   |
| 海金子 <i>Pittosporum illicioides</i>                       | —   | 野漆树 <i>Toxicodendron succedaneum</i>                      | +   |
| 化香树 <i>Platycarya strobilacea</i>                        | +   | 木蜡树 <i>Toxicodendron sylvestre</i>                        | —   |
| 豆腐柴 <i>Premna microphylla</i>                            | —   | 棕榈 <i>Trachycarpus fortunei</i>                           | —   |
| 石斑木 <i>Rhaphiolepis indica</i>                           | —   | 山油麻 <i>Trema cannabina</i> var. <i>dielsiana</i>          | +   |
| 马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>                           | —   | 杭州榆 <i>Ulmus changii</i>                                  | —   |
| 杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>                            | +   | 南烛 <i>Vaccinium bracteatum</i>                            | —   |
| 盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>                                | +   | 江南越桔 <i>Vaccinium mandarinorum</i>                        | —   |
| 无患子 <i>Sapindus saponaria</i>                            | —   | 刺毛越桔 <i>Vaccinium trichocladum</i>                        | —   |
| 檫木 <i>Sassafras tzumu</i>                                | +   | 油桐 <i>Vernicia fordii</i>                                 | +   |
| 木荷 <i>Schima superba</i>                                 | —   | 宜昌莢蒾 <i>Viburnum erosum</i>                               | —   |
| 青皮木 <i>Schoepfia jasminodora</i>                         | +   | 大叶榉树 <i>Zelkova schneideriana</i>                         | +   |

+ 先锋种, — 非先锋种。

+ and — represent the pioneer species and non-pioneer species, respectively.