

DOI: 10.11929/j.swfu.201901016

引文格式: 黄润霞, 徐明锋, 刘婷, 等. 亚热带5种森林类型林下植物物种多样性及其环境解释[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2020, 40(2): 53–62.

亚热带5种森林类型林下植物物种多样性及其环境解释

黄润霞 徐明锋 刘婷 吴卓翎 苏志尧

(华南农业大学林学与风景园林学院, 广东广州 510640)

摘要: 为探讨红花荷天然林、桉树人工林、杉木林、针阔混交林和毛竹林5种不同林型林下植物组成和多样性格局与环境因子之间的相关性, 在珠三角地区设置47个样地进行林下植物调查, 运用Spearman非参数相关分析探讨海拔、坡度、坡向、坡位、林冠开度、林下光照等环境因子与林下植物多样性指标之间的关系, 利用随机森林分析方法预测各环境因子的重要性, 采用第四角分析方法来检验林下植物功能群与环境因子间关系的显著性, 揭示林下植物功能群对环境变化的响应。结果表明: 不同林型林下植物组成和多样性格局存在极显著差异($P < 0.01$)。林下植物组成和多样性格局受到多种环境因子的共同作用, 各因子作用的重要性存在差异, 随机森林分析表明林下植物个体数和Simpson指数主要受到林分类型的影响, 而坡向、坡度和林分类型对林下植物物种数起到重要作用, 林下总光照对林下植物均匀度指数起到决定性作用, 海拔和林分类型则对林下植物香农-维纳多样性指数起到主导作用。对于同一环境因子来说, 不同林下植物功能群对其的响应和适应策略存在差异; 生境异质性和植物自身生物学特性是影响林下植物多样性的主导因素。

关键词: 林下植物; 多样性; 功能群; 环境因子

中图分类号: S718

文献标志码: A

文章编号: 2095-1914(2020)02-0053-10

Environmental Interpretation and Species Diversity of Understory Vegetation in 5 Subtropical Forest Types

Huang Runxia, Xu Mingfeng, Liu Ting, Wu Zhuoling, Su Zhiyao

(College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou Guangdong 510640, China)

Abstract: In order to explore the correlation between the composition and diversity pattern of understory plants and environmental factors, and to reveal the response of understory plant to environmental factors, 47 sample plots were set up in the Pearl River Delta to investigate the understory plants. We used Spearman nonparametric correlation analysis to assess the relationship between environmental factors such as elevation, slope, aspect, slope position, canopy openness, understory radiation and diversity indices of understory plants. Random forest analysis method was used to predict the importance of environmental factors to understory diversity. Fourth-corner analysis was used to examine the significance of the relationship between functional group and environmental factors, and to reveal the response of understory functional groups to environmental change. The results showed that there were significant differences in the composition and diversity pattern of understory plants among different forest types ($P < 0.01$). The composition and diversity pattern of understory plants are affected by

收稿日期: 2019-01-09; 修回日期: 2019-09-27

基金项目: 广东省级生态公益林省统筹经费项目(B366)资助; 广东省林业科技创新项目(2016KJCX027)资助。

第1作者: 黄润霞(1993—), 女, 硕士。研究方向: 森林生态学。Email: runxia.huang@foxmail.com。

通信作者: 苏志尧(1963—), 男, 教授, 博士生导师。研究方向: 森林生态学。Email: zysu@scau.edu.cn。

many environmental factors, and the importance of each factor is different. Random forest analysis showed that the number of stems and Simpson index of undergrowth plants are mainly affected by forest types. Aspect, slope and forest types play an important role in the number of species of undergrowth plants. The transmitted totals radiation has a determine effect on the evenness of undergrowth plants. And elevation and forest types play a dominant role in Shannon-Wiener index of undergrowth plants. For the same environmental factor, there were differences in the response and adaptation strategies of different understory functional groups. Habitat heterogeneity and plant biological characteristics are the dominant factors affecting understory plant diversity.

Key words: understory vegetation; diversity; functional group; environmental factors

林下植物是指距地表高度小于1 m的维管植物,是亚热带森林生态系统的重要组成部分,在维护森林群落立地生产力、养分循环、物种多样性、保持水土、群落构建和森林群落的恢复与演替等方面起着关键的作用^[1-2]。森林群落稳定性的维持主要依靠于乔木树种,但乔木树种的更新和演替则依赖于乔木幼苗的更新和幼树的补充^[3-4],因此作为林下植物重要组成部分的乔木幼苗最终将长远影响森林群落的稳定性及维持群落稳定性的冠层结构^[5-6]。林下灌木的组成和结构会直接或间接地影响群落的物种多样性和养分循环等^[7],林下草本植物通过在群落中占据的生态位影响着生态系统的稳定性^[8],而蕨类植物对维持森林群落生产力方面具有重要的作用,影响着群落的演替和养分循环等^[9],藤本植物则具有独特的生态适应性和较强的竞争力,对维持生态系统的物种多样性、稳定性和养分循环等方面起到重要的作用^[10]。林下植物对生境变化非常敏感,其组成和多样性格局反映了生境的变化,因此研究林下植物多样性维持机制具有重要意义。

森林群落的冠层结构和林下光照是影响林下植物重要的环境因子之一^[11],不同林型冠层结构存在差异,冠层结构的异质性会造成林下光照环境存在差异,进而影响林下植物的组成和多样性格局^[12-14]。光照因子是一个动态的环境因子,由于受到地球公转和自转的影响,林下光环境存在日变化和季节变化动态^[15-16];另外,还受到冠层结构的影响^[17],具有复杂的空间异质性。光照是森林群落中林下植物重要的驱动力之一,影响着林下植物的盖度和个体数^[18],探讨森林群落中林下植物的生长和分布对林下光照的响应,可以反映林下植物对光照的需求。在小尺度区域,经纬度的变化可以忽略不计,太阳辐射的变化主要受到海拔、坡度、坡向、坡位等地形因子的影响,形成局部森林小气候,进而影响山地森林群落林

下植物的分布和多样性格局^[19-21]。

探讨影响森林群落植物组成和多样性的驱动因子是生态学研究的热点问题,本研究对红花荷(*Rhodoleia championii*)天然林、桉树(*Eucalyptus robusta*)人工林、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)林、针阔混交林和毛竹(*Phyllostachys heterocycla*)林的林下植物进行调查,了解不同林型林下植物的组成和多样性格局,探讨林下植物分布特征与环境因子之间的关系,分析环境因子对林下植物的影响。通过Spearman非参数相关性分析和随机森林分析方法深入研究环境因子对林下植物组成和多样性的影响,运用第四角分析方法揭示林下植物功能群对环境变化的响应,以期了解森林群落植物多样性维持机制,为森林生态系统生物多样性的保护提供参考。

1 研究地概况

研究区域位于珠三角地区,为广东省东南部,毗邻香港和澳门。该地地处北纬 $21^{\circ}31' \sim 23^{\circ}10'$,东经 $112^{\circ}45' \sim 113^{\circ}50'$,属于南亚热带季风气候区,终年温暖湿润,阳光充足、热量丰富、降雨量充足。年均气温为 $21 \sim 23^{\circ}\text{C}$,年降水量为1 500 mm。土壤肥沃,主要以赤红壤为主,植物资源丰富,植被类型多样。

2 研究方法

2.1 植被调查

为了探讨亚热带森林群落林下植物与环境因子的关系,在珠三角地区选取典型样地进行调查,红花荷天然林、桉树人工林、杉木林、针阔混交林和毛竹林分别设置样地10、10、8、9、10块,共设置47个调查样地,调查样地基本信息如表1所示。样地面积为 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$,记录每个样方的经纬度、海拔、坡度、坡向、坡位等信息。在每个样地对角线的1/4、3/4及中心位置设置5个 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$

的小样方调查乔木幼苗、灌木，记录其种名、基径、高度、盖度等，在相同的位置设置 1 m×1 m

的小样方调查草本植物，记录其种名、高度、盖度等。

表1 调查样地基本信息

Table 1 Basic information of survey sample

植被类型	海拔/m	郁闭度	群落高度/m	演替阶段	优势种组成
红花荷天然林	579~622	0.8	9.7	自然林演替顶级阶段	红花荷 <i>Rhodoleia championii</i> ，华润楠 <i>Machilus chinensis</i> ，木荷 <i>Schima superba</i> +鼠刺 <i>Itea chinensis</i> ，草珊瑚 <i>Sarcandra glabra</i> ，树参 <i>Dendropanax dentiger</i> ，红花荷+扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i> ，苔草 <i>Cladopus nymani</i> ，淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i>
桉树人工林	144~198	0.6	15.0	人工成熟林	桉树 <i>Eucalyptus robusta</i> +鸭脚木 <i>Schefflera heptaphylla</i> ，九节 <i>Psychotria rubra</i> ，三椏苦 <i>Evodia lepta</i> +乌毛蕨 <i>Blechnum orientale</i> ，芒箕 <i>Gleichenia linearis</i>
针阔混交林	193~238	0.7	11.0	人工成熟林	红锥 <i>Castanopsis hystrix</i> ，杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> ，黧蒴 <i>Castanopsis fissa</i> +九节，银柴 <i>Aporosa dioica</i> +新月蕨 <i>Pronephrium gymnopteridifrons</i> ，乌毛蕨
杉木林	160~211	0.7	11.8	人工成熟林	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> +九节，五指毛桃 <i>Ficus hirta</i> +乌毛蕨，新月蕨
毛竹林	325~369	0.6	7.1	人工中龄林	毛竹 <i>Phyllostachys heterocycla</i> +水锦树 <i>Wendlandia uvariifolia</i> ，五指毛桃，九节，鸭脚木+芒箕，狗脊 <i>Woodwardia japonica</i> ，芒草 <i>Miscanthus sinensis</i> ，铺地黍 <i>Panicum repens</i>

2.2 半球面影响技术

在每个 20 m×20 m 样方中心和对角线的四分位处用 Nikon 4500 CoolPix 数码相机外接 Nikkor FC-E8 鱼镜头转换器获取林冠半球面照片。拍摄半球面照片时，相机要设置成 Fisheye1 模式，相机和鱼镜头组合要保持水平并置于距离地面 1.65 m 处，镜头朝上；每个 20 m×20 m 样方分别在对角线的 1/4、3/4 及中心位置共拍摄 5 张半球面照片，共获取半球面照片 235 张，按压缩比率 1:4，以 JPEG 格式保存，并用图像处理软件 Gap Light Analyzer (GLA, version 2.0) 对冠层照片进行分析。输入样地所在的经纬度和海拔、坡度、坡向等参数，经 GLA 计算可获取该样地的林冠开度 (CO)、叶面积指数 (LAI)、林下直射光、林下散射光和林下总光照等参数，每个样地的冠层结构和林下光照为该样地所采集的 5 张冠层半球面照片数据的平均值。

2.3 林下植物功能群划分

林下植物功能群是指对特定环境因素有类似反应的一类植物，能够反映植物生活的环境条件，植物在相同或相似环境条件下具有类似的生长型是趋同适应的结果^[20]。根据林下植物的生长型将其划分为蕨类、非禾草类、禾草类、灌木、乔木幼苗、木质藤本和草质藤本 7 种功能群。

2.4 数据分析

为了评估不同林型林下植物组成和多样性格

局，绘制了盒形图，比较不同林型林下植物的物种数、个体数、香农-维纳多样性指数 (H')、均匀度指数 (E)、Simpson 指数 (S)、优势度指数 (D_{B-P})，并进行了 Kruskal-Wallis 检验和多重比较分析，以检验不同林型林下植物组成和多样性格局的差异显著性。多样性指标的计算公式如下：

$$H' = - \sum P_i \ln P_i$$

$$E = \frac{H'}{\ln S}$$

$$S = 1 - \sum P_i^2$$

$$D_{B-P} = \frac{N_{\max}}{N}$$

式中： H' 为香农-维纳多样性指数， P_i 为第 i 个物种的个体数在群落中的比例，即 $P_i = \frac{N_i}{N}$ ，其中 N_i 为第 i 个物种的个体数， N 为物种个体总数； S 为样方内物种数； E 为均匀度指数； D_{B-P} 为优势度指数， N_{\max} 为最丰富物种的个体数。

为了探讨环境因子与林下植物多样性指标之间的相关性，分别对海拔、坡度、坡向、坡位、林分类型、林冠开度、林下光照等环境因子与林下植物多样性指标进行 Spearman 非参数相关性分析。为了评估林下植物组成和多样性格局变化的预测变量重要性，使用随机森林方法预测不同环境因子对林下植物多样性格局影响的重要程度，并进行解释^[22]。

为了探讨林下植物功能群对环境变化的响应,采用第四角分析,一种3个数据矩阵联合排序的分析方法^[23-24],来检验林下植物功能群与环境因子间关系的显著性。第四角分析需要用到的3个数据矩阵分别是:群落物种矩阵、环境矩阵和性状矩阵,采用lottery模型分析林下植物功能群与环境因子间的关系,模拟次数设置为999次,并使用Benjamini and Hochberg方法检验模型的显著性^[25]。

林下植物多样性指标的计算以及第四角分析采用统计软件PC-ORD7.0(MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA)进行,其他所有分析均使用Statistica 8.0(Statsoft, Inc. Tulsa, OK, USA)。

3 结果与分析

3.1 林下植物组成和多样性

不同林型林下植物组成存在差异,毛竹林的林下植物个体数最多,有1318个林下植物个体,分别隶属于54科,83属,103种。其次为红花荷天然林,林下植物个体数为1026,分别隶属于53科,72属,86种。杉木林的林下植物个体数最小,为343,分别隶属于34科,42属,48种(表2)。不同林型按重要值排序前5的

林下植物种类如表3所示,九节(*Psychotria rubra*)在桉树人工林、针阔混交林和杉木林中均占据绝对优势地位,重要值均最大;乌毛蕨(*Blechnum orientale*)在桉树人工林、针阔混交林和杉木林中均有分布,重要值均排名前5。红花荷天然林的林下植物优势种为草珊瑚(*Sarcandra glabra*)和密花树(*Myrsine seguinii*),重要值分别为8.46和7.68,高于其他林下植物。毛竹林的林下植物优势种为铺地黍(*Panicum repens*)和芒萁(*Dicranopteris dichotoma*),重要值分别为7.16和6.33,在毛竹林中占据优势地位,具有较强的竞争力。

表2 不同林型林下植物组成

Table 2 Composition of understory vegetations in different forest types

林分类型	个体数	科数	属数	种数
毛竹林	1318	54	83	103
红花荷天然林	1026	53	72	86
桉树人工林	545	40	53	64
针阔混交林	429	36	44	57
杉木林	343	34	42	48

表3 不同林型按重要值排序的前5个林下植物种类

Table 3 Top 5 understory plant species sorted by important values in different forest types

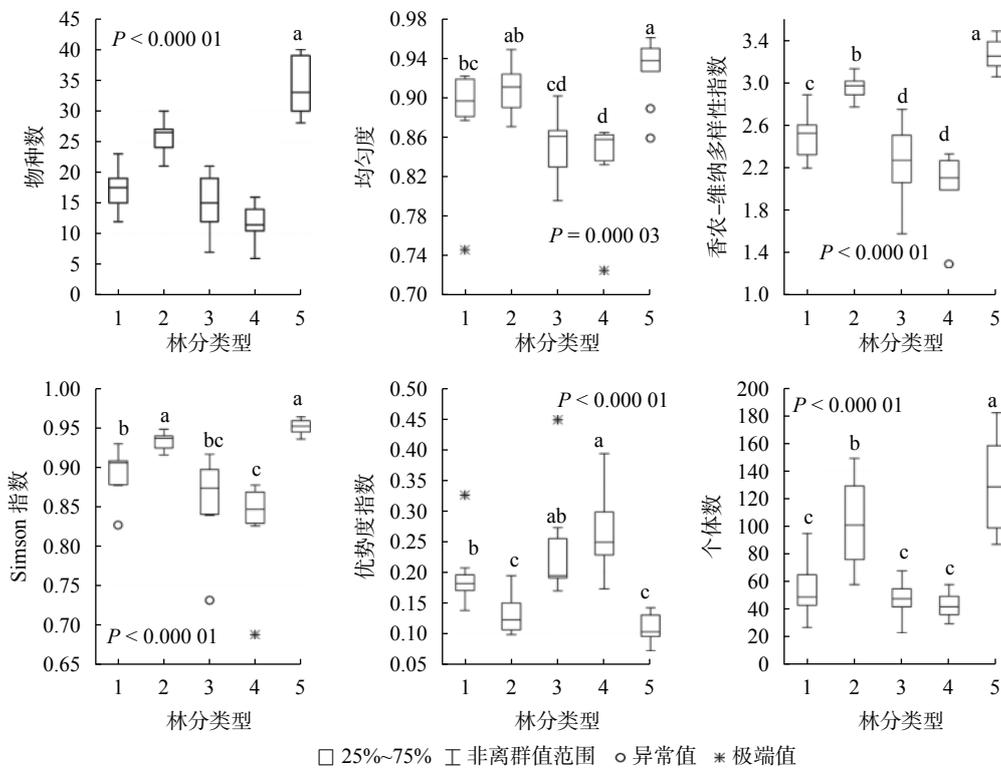
林分类型	种名	生长型	相对多度/%	相对频度/%	重要值/%
桉树人工林	九节 <i>Psychotria rubra</i>	乔木幼苗	24.04	5.85	14.94
	乌毛蕨 <i>Blechnum orientale</i>	蕨类	6.79	5.85	6.32
	芒草 <i>Miscanthus sinensis</i>	禾草类	6.79	2.34	4.56
	淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i>	禾草类	5.50	3.51	4.51
	三椏苦 <i>Evodia lepta</i>	乔木幼苗	5.14	3.51	4.32
红花荷天然林	草珊瑚 <i>Sarcandra glabra</i>	灌木	13.06	3.86	8.46
	密花树 <i>Myrsine seguinii</i>	乔木幼苗	11.50	3.86	7.68
	树参 <i>Dendropanax dentiger</i>	乔木幼苗	9.94	3.47	6.71
	扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i>	蕨类	9.36	3.86	6.61
	华润楠 <i>Machilus chinensis</i>	乔木幼苗	6.82	3.86	5.34
针阔混交林	九节 <i>Psychotria rubra</i>	乔木幼苗	18.22	6.62	12.42
	半边旗 <i>Pteris semipinnata</i>	蕨类	13.08	5.88	9.48
	乌毛蕨 <i>Blechnum orientale</i>	蕨类	9.35	5.88	7.61
	新月蕨 <i>Pronephrium aspera</i>	蕨类	7.94	5.15	6.55
	扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i>	蕨类	8.41	3.68	6.04

续表 3

	种名	生长型	相对多度/%	相对频度/%	重要值/%
杉木林	九节 <i>Psychotria rubra</i>	乔木幼苗	22.38	6.38	14.38
	新月蕨 <i>Pronephrium aspera</i>	蕨类	16.28	5.32	10.80
	乌毛蕨 <i>Blechnum orientale</i>	蕨类	11.34	7.45	9.39
	半边旗 <i>Pteris semipinnata</i>	蕨类	9.59	6.38	7.99
	鸭脚木 <i>Schefflera heptaphylla</i>	乔木幼苗	5.52	7.45	6.49
毛竹林	铺地黍 <i>Panicum repens</i>	禾草类	11.38	2.94	7.16
	芒萁 <i>Dicranopteris dichotoma</i>	非禾草类	9.71	2.94	6.33
	扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i>	蕨类	8.42	2.35	5.39
	多花野牡丹 <i>Melastoma affine</i>	灌木	7.89	1.76	4.83
	水锦树 <i>Wendlandia uvariifolia</i>	乔木幼苗	4.70	2.94	3.82

虽然调查样地内林下植物物种分布相对均匀，但是不同林型林下植物的组成和多样性格局可能存在差异。经 Kruskal-Wallis 检验发现，不同林型林下植物的物种数、个体数、均匀度指数、香农-维纳多样性指数、Simpson 指数和优势度指数均存在极显著差异 ($P < 0.01$)，说明不同林型林下植物多样性的异质性较高，可能是由于不同林型林内生境异质性较高导致的。毛竹林的物种

数、个体数、均匀度指数、香农-维纳多样性指数和 Simpson 指数均明显高于其他林型，优势度指数则明显小于其他林型 (图 1)。而杉木林的优势度指数最高，但林下植物的物种数、个体数、均匀度指数、香农-维纳多样性指数和 Simpson 指数均小于其他林分 (图 1)，可能是因为杉木林中某一物种占据绝对优势地位，争夺样地中的资源和空间，抑制了其他物种的生长。



1 表示桉树人工林；2 表示红花荷天然林；3 表示针阔混交林；4 表示杉木林；5 表示毛竹林；不同小写字母表示差异性显著 ($P < 0.05$)。

图 1 不同林型林下植物多样性

Fig. 1 Species diversity of understory vegetation across various forest types

调查样地中林下植物共有 194 种, 3 661 个个体, 其中乔木幼苗的个体数和物种数均最高, 分别占据总个体数和总物种数的 36.38% 和 38.66%。乔木幼苗的个体数为个体数排第 2 的蕨类约 2 倍, 明显高于其他功能群 (表 4)。

表 4 林下植物功能群组成

Table 4 Species composition of each functional group in the underground vegetation

生长型	个体数	物种数
蕨类	667	16
非禾草类	158	15
禾草类	450	11
木质藤本	179	29
灌木	795	38
乔木幼苗	1 332	75
草质藤本	80	10
总计	3 661	194

3.2 环境因子对林下植物物种多样性的影响

林下植物多样性格局受到多种环境因子的影响, Spearman 非参数相关性分析结果表明, 海拔、林冠开度与林下植物物种数、个体数、均匀度指数、香农-维纳多样性指数、Simpson 指数均呈显著正相关关系, 与林下植物优势度指数呈显著负相关关系 (表 5); 坡位、叶面积指数、林下直射光与林下植物物种数、个体数、均匀度指数、香农-维纳多样性指数和 Simpson 指数呈显著负相关关系, 与林下植物优势度指数呈显著正相关关系 (表 5)。说明它们对林下植物多样性格局的形成均具有重要的作用。坡向与林下植物的均匀度指数、香农-维纳多样性指数、Simpson 指数和优势度指数相关性显著, 坡度与林下植物物种数、个体数香农-维纳多样性指数、Simpson 指数和优势度指数具有显著相关关系。林分类型、林下散射光和林下总光照与林下植物多样性指标间均不存在显著相关关系 (表 5)。

表 5 林下植物多样性指标与环境因子的 spearman 相关性分析

Table 5 Spearman nonparametric correlation results of diversity indices and environmental factors

变量	物种数	均匀度指数	香农-维纳多样性指数	Simpson 指数	优势度指数	个体数
海拔	0.623***	0.454**	0.618***	0.636***	-0.608***	0.635***
坡向	-0.247	-0.390**	-0.305*	-0.307*	0.308*	-0.179
坡位	-0.336*	-0.346*	-0.358*	-0.382**	0.421**	-0.330*
坡度	0.331*	0.281	0.339*	0.347*	-0.327*	0.407**
林分类型	0.284	0.069	0.257	0.220	0.179	0.263
林冠开度	0.531***	0.664***	0.593***	0.643***	-0.599***	0.668***
叶面积指数	-0.332*	-0.513***	-0.394**	-0.468***	0.449**	-0.434**
林下直射光	-0.376**	-0.394**	-0.414**	-0.442**	0.452**	-0.568***
林下散射光	0.022	0.163	0.051	0.101	-0.127	0.047
林下总光照	-0.148	0.019	-0.121	-0.092	0.065	-0.206

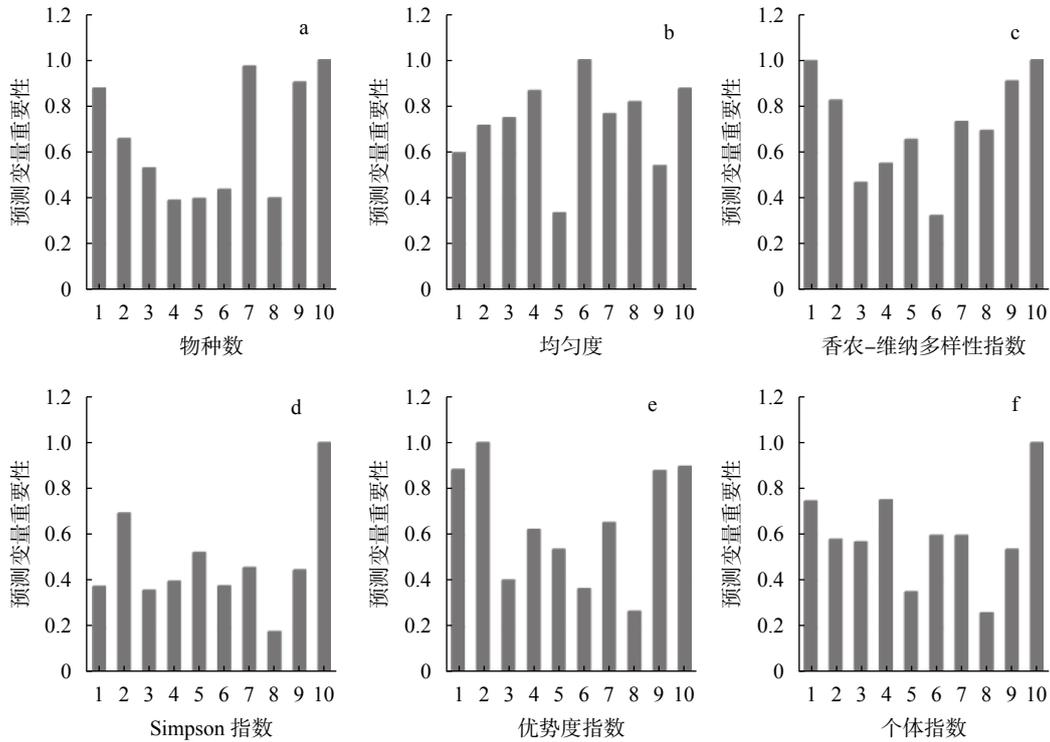
注: *表示在0.05水平上显著相关; **表示在0.01水平上显著相关; ***表示在0.001水平上显著相关。

林下植物多样性指标受到多种因素的共同作用, 且各变量对多样性指标的影响程度不一致。随机森林分析发现, 林分类型、坡向、坡度和海拔的预测变量重要性均较高, 是影响林下植物物种数的主要因素 (图 2a)。林下总光照是影响林

下植物均匀度的决定性因素, 预测变量重要性高达 1, 而林下散射光的重要性则最小, 对林下植物均匀度的影响较小 (图 2b)。海拔和林分类型对林下植物香农-维纳多样性指数起到主导作用, 预测变量重要性最高, 是限制林下植物多样性的

主要因素 (图 2c)。林分类型对林下植物 Simpson 指数和个体数的影响较大 (图 2d, 2f), 林冠开

度对林下植物优势度指数起到主导作用, 其次为海拔、坡度和林分类型 (图 2e)。



预测变量: 1 表示海拔; 2 表示林冠开度; 3 表示叶面积指数; 4 表示林下直射光; 5 表示林下散射光; 6 表示林下总光照; 7 表示坡向; 8 表示坡位; 9 表示坡度; 10 表示林分类型。

图 2 使用随机森林预测影响林下植物多样性指标的预测变量重要性

Fig. 2 Using Random Forest for predicting the predictor variable importance of diversity metrics of understory vascular plants

3.3 林下植物对生境变化的响应

林下植物功能群与环境因子之间关系密切, 通过第四角分析发现 (表 6), 海拔、林冠开度和林下散射光与蕨类存在较强的负相关关系, 且相关性显著 ($P < 0.05$)。海拔与禾草类植物和乔木幼苗间存在显著的正相关关系 ($P < 0.05$)。林冠开度与非禾草类、禾草类和灌木存在较强的正相关关系, 且相关性极显著 ($P < 0.01$)。叶面积指数、林下直射光与蕨类存在极显著的正相关关系 ($P < 0.01$), 与非禾草类、灌木之间存在显著的负相关关系 ($P < 0.05$)。林下直射光与非禾草类、禾草类植物之间存在显著的负相关关系 ($P <$

0.05)。林下散射光与非禾草类植物、灌木之间存在显著正相关关系 ($P < 0.05$), 林下总光照与禾草类植物存在极显著的负相关关系 ($P < 0.01$)。第四角分析结果表明林下植物受到多种环境因子的共同作用, 这些环境因子间具有复杂的相互作用, 各因子对林下植物的影响不相一致; 而林下植物则通过改变自身的功能性状来适应环境的变化, 从而形成特定的适应环境变化的策略。禾草类植物偏好光照充足的地方, 在林冠开度较大的地方生长较好, 而蕨类则比较适应阴暗潮湿的生境, 林冠开度相对较小。

表 6 利用第四角分析揭示环境变量与林下植物功能群的关系

Table 6 The associations of environmental variables with functional groups was revealed by the fourth-corner analysis

环境变量	功能群	R	P	环境变量	功能群	R	P
海拔	蕨类	-0.277	0.000 1	林下直射光	蕨类	0.107	0.004 8
海拔	非禾草类	0.046	0.119 0	林下直射光	非禾草类	-0.082	0.011 9
海拔	禾草类	0.093	0.021 4	林下直射光	禾草类	-0.150	0.000 1
海拔	木质藤本	0.053	0.081 0	林下直射光	木质藤本	0.003	0.426 2

续表 6

环境变量	功能群	R	P	环境变量	功能群	R	P
海拔	灌木	0.020	0.333 3	林下直射光	灌木	-0.042	0.147 6
海拔	乔木幼苗	0.105	0.007 1	林下直射光	乔木幼苗	0.065	0.071 4
海拔	草质藤本	0.001	0.511 9	林下直射光	草质藤本	-0.005	0.450 0
林冠开度	蕨类	-0.241	0.000 1	林下散射光	蕨类	-0.069	0.050 0
林冠开度	非禾草类	0.118	0.004 8	林下散射光	非禾草类	0.078	0.028 6
林冠开度	禾草类	0.137	0.000 1	林下散射光	禾草类	0.005	0.488 1
林冠开度	木质藤本	0.019	0.300 0	林下散射光	木质藤本	-0.016	0.402 4
林冠开度	灌木	0.117	0.009 5	林下散射光	灌木	0.070	0.054 8
林冠开度	乔木幼苗	-0.049	0.111 9	林下散射光	乔木幼苗	-0.012	0.361 9
林冠开度	草质藤本	0.053	0.107 1	林下散射光	草质藤本	-0.043	0.181 0
叶面积指数	蕨类	0.184	0.000 1	林下总光照	蕨类	0.046	0.121 4
叶面积指数	非禾草类	-0.087	0.011 9	林下总光照	非禾草类	-0.022	0.319 0
叶面积指数	禾草类	-0.068	0.061 9	林下总光照	禾草类	-0.116	0.000 1
叶面积指数	木质藤本	-0.007	0.404 8	林下总光照	木质藤本	-0.006	0.466 7
叶面积指数	灌木	-0.097	0.011 9	林下总光照	灌木	0.006	0.466 7
叶面积指数	乔木幼苗	0.015	0.340 5	林下总光照	乔木幼苗	0.045	0.142 9
叶面积指数	草质藤本	-0.028	0.252 4	林下总光照	草质藤本	-0.028	0.240 5

4 结论与讨论

林下植物是森林生态系统的重要组成部分, 研究林下植物的多样性维持机制有利于了解森林生态系统功能及其稳定性。研究发现, 不同林型林下植物多样性格局存在极显著差异, 这可能是由不同林型的生境异质性导致的。杉木林的优势度指数显著高于其他林型, 群落中的优势种占据绝对优势地位, 具有较强的竞争能力, 能够更好地适应环境, 从而抑制了其他物种的生长。在小区域范围内, 亚热带山地森林群落中的林下植物主要受到海拔、坡向、坡度、坡位等立地因子的影响, 它们通过改变林分中水热条件和土壤养分的再分配对林下植物多样性格局造成影响^[26]。Spearman 非参数相关性分析结果表明, 随着海拔升高, 林下植物多样性指标显著增加, 可能是由于调查样地处于中低海拔地区, 随着海拔升高, 水热条件发生变化, 生态位分化较多^[27], 因此具有较高的物种多样性。随机森林分析也表明, 海拔对群落林下植物香农-维纳多样性指数、物种数和优势度指数均起到主导作用, 预测变量重要性高达 0.8 以上, 海拔综合反映了温度、水分、土壤养分等生境条件, 对植物的生长具有重要的影响^[11]。

在小尺度区域, 不同立地因子对物种多样性

格局的影响存在差异^[28], 随机森林分析发现坡度对林下植物物种数、香农-维纳多样性指数和优势度指数的预测变量重要性高达 0.9 以上, Spearman 非参数相关性分析表明坡度与林下植物多样性指标显著相关, 相关系数也较高。有研究表明, 坡度对植物多样性的影响程度仅次于海拔^[29-30], 也有人认为坡度是影响林下植物最重要的立地因子^[31]。在本研究中, 坡向对林下植物多样性也有重要的影响, 坡向与林下植物多样性指标相关性显著, 对林下植物物种数的预测变量重要性高达 0.9 以上。坡度、坡向等地形因子主要通过控制太阳辐射和降水的空间分布格局, 营造林下小气候生境, 进而影响林下植物组成和多样性格局^[32-33]。在北半球, 南坡和西南坡接收太阳辐射照射时间更长, 太阳辐射强度更大, 而北坡和东北坡接收到的太阳辐射强度和照射时间均最小^[34], 因此形成了不同坡向太阳辐射的空间异质性。同时, 不同坡向的土壤养分、水分、湿度等也存在差异^[34-35], 进而影响林下植物多样性。在小尺度区域, 坡向、坡度、海拔等是限制林下植物生长的主要立地因子, 对林下植物多样性模式具有重要影响。冠层结构和林下光照环境也是影响林下植物多样性格局的重要环境因子之一, 冠层结构主要通过改变透过林冠的光照和截留降水等控制林下光照、温度、湿度等, 改变林下小气候生境^[1], 从

而影响林下植物的生长。林下直射光对林下植物的贡献高于林下散射光。

在亚热带山地群落中, 林下植物会受到多个环境因子的影响, 每个因子对光照、水分、养分等的影响存在差异, 各环境因子间存在复杂的相互关系, 它们之间相互制约, 相互补偿, 共同对林下植物造成影响。林下植物功能群是指对特定环境具有类似反应的一类植物, 根据林下植物生长型将其划分为不同的功能群可以反映植物对生境的适应策略。对于同一环境因子来说, 不同林下植物功能群对其的响应存在差异^[28], 这可能与植物自身生物学特性有关。第四角分析可以解释林下植物某一功能群与环境因子间的关系, 不同生长型林下植物对生境条件的需求不同, 揭示了林下植物功能群与环境因子间的相互关系, 反映了林下植物对生境变化的适应策略。

[参 考 文 献]

- [1] 王永强, 蔡燕茹, 曾焕忱, 等. 不同林冠开度下亚热带林下植物的组成和多样性 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2016, 44(5): 64–72, 81.
- [2] Onaindia M, Dominguez I, Albizu I, et al. Vegetation diversity and vertical structure as indicators of forest disturbance [J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, 195(3): 341–354.
- [3] Bose A K, Weiskittel A, Wagner R G, et al. Assessing the factors influencing natural regeneration patterns in the diverse, multi-cohort, and managed forests of Maine, USA [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2016, 27(6): 1140–1150.
- [4] Royo A A, Carson W P. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2006, 36(6): 1345–1362.
- [5] Kacholi D S, Whitbread A M, Worbes M. Diversity, abundance, and structure of tree communities in the Uluguru forests in the morogoro region, Tanzania [J]. *Journal of Forestry Research*, 2015, 26(3): 557–569.
- [6] Cook J E. Structural effects on understory attributes in second-growth forests of northern Wisconsin, USA [J]. *Forest Ecology and Management*, 2015, 347: 188–199.
- [7] 徐定兰, 余泽平, 王国兵, 等. 江西官山常绿阔叶林监测样地: 灌木多样性及空间计量特征 [J]. 江西农业大学学报, 2018, 40(5): 1001–1011.
- [8] 朱媛君, 杨晓晖, 时忠杰, 等. 林分因子对张北杨树人工林林下草本层物种多样性的影响 [J]. *生态学杂志*, 2018, 37(10): 2869–2879.
- [9] 李玉双, 陈洁, 庞莉莉, 等. 宝华山落叶阔叶林下蕨类植物多样性及生态特征 [J]. *生物学杂志*, 2015, 32(4): 53–56.
- [10] 唐一思, 石慰, 曾文豪, 等. 广西天然林中藤本植物区系组成及系统发育多样性 [J]. *生态学报*, 2018, 38(24): 8750–8757.
- [11] 薛鸥, 魏天兴, 朱金兆. 环境因子对北京低山区低效林林下植被物种组成和丰富度的影响 [J]. *生态学杂志*, 2016, 35(9): 2321–2328.
- [12] 张桐, 王玉杰, 王云琦, 等. 晋西黄土区不同森林群落类型植物多样性研究 [J]. *北京林业大学学报*, 2015, 37(11): 82–88.
- [13] 杨青青, 杨众养, 薛杨, 等. 海南文昌滨海台地不同森林林下灌草多样性及其与土壤因子关联分析 [J]. *热带作物学报*, 2015, 36(12): 2238–2244.
- [14] 申文辉, 何琴飞, 郑威, 等. 珠江流域中游5种不同森林类型物种组成及其多样性 [J]. *广西林业科学*, 2015, 44(4): 325–332.
- [15] 李佩瑗, 胡砚秋, 张璐, 等. 城市公园木本植物群落的叶面积指数与辐射消减效应 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2015, 35(3): 78–83.
- [16] 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.
- [17] 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, 32(18): 5637–5645.
- [18] Tinya F, Ódor P. Congruence of the spatial pattern of light and understory vegetation in an old-growth, temperate mixed forest [J]. *Forest Ecology and Management*, 2016, 381: 84–92.
- [19] Paudel S, Vetaas O R. Effects of topography and land use on woody plant species composition and beta diversity in an arid Trans-Himalayan landscape, Nepal [J]. *Journal of Mountain Science*, 2014, 11(5): 1112–1122.
- [20] 区余端, 苏志尧, 李镇魁, 等. 地形因子对粤北山地森林不同生长型地表植物分布格局的影响 [J]. *应用生态学报*, 2011, 22(5): 1107–1113.
- [21] Ghimire B, Mainali K P, Lekhak H D, et al. Regeneration of *Pinus wallichiana* AB Jackson in a trans-Himalayan dry valley of North-central Nepal [J]. *Himalayan Journal of Sciences*, 2011, 6(8): 19–26.
- [22] Breiman L. Random Forests [J]. *Machine Learning*,

- 2001, 45(1): 5–32.
- [23] Dray S, Choler P, Dolédec S, et al. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation [J]. *Ecology*, 2014, 95(1): 14–21.
- [24] Brown A M, Warton D I, Andrew N R, et al. The fourth-corner solution-using predictive models to understand how species traits interact with the environment [J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2014, 5(4): 344–352.
- [25] Benjamini Y, Hochberg Y. Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing [J]. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 1995, 57(1): 289–300.
- [26] Wang Q G, Xu Y Z, Lu Z J, et al. Disentangling the effects of topography and space on the distributions of dominant species in a subtropical forest [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2014, 59(35): 5113–5122.
- [27] 陈煜, 许金石, 张丽霞, 等. 太白山森林群落和林下草本物种变化的环境解释 [J]. *西北植物学报*, 2016, 36(4): 784–795.
- [28] 袁铁象, 张合平, 欧芷阳, 等. 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.
- [29] 张子良, 于飞, 王得祥. 环境因子对秦岭3种典型次生林群落物种组成的影响 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2014, 42(8): 69–78.
- [30] 任学敏, 杨改河, 朱雅, 等. 环境因子对太白山高山植被物种组成和丰富度的影响 [J]. *生态学报*, 2014, 34(23): 6993–7003.
- [31] Huo H, Feng Q, Su Y H. Shrub communities and environmental variables responsible for species distribution patterns in an alpine zone of the Qilian Mountains, northwest China [J]. *Journal of Mountain Science*, 2015, 12(1): 166–176.
- [32] Simonson W D, Allen H D, Coomes D A. Overstorey and topographic effects on understories: Evidence for linkage from cork oak (*Quercus suber*) forests in southern Spain [J]. *Forest Ecology and Management*, 2014, 328: 35–44.
- [33] Ou Y D, Su Z Y, Ke X D, et al. Vascular ground flora in relation to topography, canopy structure and gap light regimes in a subtropical broadleaved forest (South China) [J]. *Polish Journal of Ecology*, 2012, 60(3): 463–478.
- [34] Warren R J II. Mechanisms driving understory evergreen herb distributions across slope aspects: as derived from landscape position [J]. *Plant Ecology*, 2008, 198(2): 297–308.
- [35] Moeslund J E, Arge L, Bøcher P K, et al. Topography as a driver of local terrestrial vascular plant diversity patterns [J]. *Nordic Journal of Botany*, 2013, 31(2): 129–144.

(责任编辑 张 坤)

