

秦岭南坡油松-锐齿槲栎混交林群落 不同层次多样性特征及环境解释

吴昊^{1,2}, 张明霞¹, 王得祥^{1*}

(1 西北农林科技大学 林学院, 陕西杨陵 712100; 2 中国科学院武汉植物园, 武汉 430074)

摘要:在秦岭山脉南坡陕西省境内设置 11 个样地进行实地调查, 从植物物种组成、多样性指数差异以及多样性指数沿环境梯度排序等方面对该区域油松-锐齿槲栎天然混交林的群落总体以及乔木层、灌木层、草本层的各自 4 个 α 多样性指数(Patrick 丰富度指数、Simpson 优势度指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Pielou 均匀度指数)特征进行分析, 以揭示该群落多样性特征及其与环境因素的关系。结果显示: (1) 11 个样地共记录维管束植物 112 种, 隶属于 45 科 77 属, 分布较广的物种有蔷薇科、菊科、百合科、松科、禾本科和忍冬科。(2) 研究区群落中建群种锐齿槲栎和油松的优势地位突出, 乔木层伴生种稀少, 平均仅为 4.8 种, 多样性水平较低; 灌木层物种组成丰富, 平均 11.4 种; 草本层之, 平均 9 种。(3) 单因素方差分析表明, 该群落不同层次的多样性指数之间均存在极显著差异 ($P < 0.01$); LSD 多重比较及多样性指数变化趋势分析表明, 群落多样性水平表现为总体 > 灌木层 > 草本层 > 乔木层。(4) CCA 法将群落不同层次多样性指数沿地形因子和土壤养分等 12 项环境指标梯度的分布划分为界线明显的 3 个区域, 即 I 区(中等浓度土壤磷素和有机质制约区)、II 区(非环境因子制约区)和 III 区(高浓度土壤磷素制约区); 群落总体多样性主要受灌木层影响, 同时也受乔木层均匀度影响, 但环境因子对乔木层多样性基本无限制性作用。(5) 土壤速效磷、全磷和有机质是造成研究区群落不同层次多样性差异的主要因素, 海拔、坡向等地形因子对群落多样性影响不大, 可能是由于土壤养分的直接影响削弱了地形因子的间接性生态作用。研究表明: 保持中等水平的土壤速效磷 ($3.775 \pm 1.529 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 和有机质含量 [$(4.079 \pm 1.001)\%$], 并通过合理补植松栎幼树和伐除枯死木等抚育手段提高乔木层均匀度是维持秦岭南坡油松-锐齿槲栎混交林群落生物多样性的有效措施。

关键词: 油松-锐齿槲栎混交林; 多样性指数; 环境因子; CCA; 秦岭

中图分类号: Q948.11; Q948.15⁺7

文献标志码: A

Diversity Characteristics in Different Layers of *Pinus tabulaeformis*- *Quercus aliena* var. *accuteserrata* Mixed Forest and Environmental Interpretation in the Southern Slope of Qinling Mountains

WU Hao^{1,2}, ZHANG Mingxia¹, WANG Dexiang^{1*}

(1 College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 71200, China; 2 Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China)

Abstract: Set 11 plots in the southern slope of Qinling Mountains in Shaanxi Province, the characteristics of Patrick richness index, Simpson dominance index, Shannon-Wiener diversity index and Pielou evenness index are studied, in terms of the species comprise, diversity index differences and gradient ordination between diversity indices and environmental factors of *Pinus tabulaeformis* and *Quercus aliena* var. *accuteserrata* mixed forest, to reveal the relationships between community diversity characteristics and environmental factors. Results indicated that: (1) 11 plots record 112 species vascular plants, belong to 45 families 77 genera. The wide distribution species include Rosaceae,

收稿日期: 2013-05-25; 修改稿收到日期: 2013-07-21

基金项目: 国家林业局林业公益性行业科研专项(20100400206); 国家自然科学基金项目(31070570)

作者简介: 吴昊(1986—), 男, 博士研究生, 主要从事群落生态学与入侵生态学研究。E-mail: wuhao86868686@163.com

* 通信作者: 王得祥, 教授, 博士生导师, 主要从事生态学和森林可持续经营教学与研究。E-mail: wangdx66@126.com

Asteraceae, Liliaceae, Pinaceae, Poaceae and Caprifoliaceae. (2) The dominant positions of *P. tabuliformis* and *Q. aliena* var. *accuteserrata* are significant. The auxiliary species in tree layer are less with average only 4.8 and the biodiversity level is low. The species compositions of shrub layer are rich, average 11.4. The herb layer takes second place, average 9. (3) One-way ANOVA analysis indicates difference of diversity indices from 4 different forest layers all reaches extremely significant level ($P < 0.01$), LSD multiple comparison illustrates the values of diversity indices from community overall are the highest, while diversity level of tree layer is the lowest. (4) CCA method divides the distribution of diversity indices from different layers along 12 environmental indicators (terrain factors and soil nutrients) gradient into 3 sectors, they are I (medium concentration of soil phosphorus and organic matters restricted area), II (non-environmental factors restricted area) and III (high concentration of soil phosphorus restricted area); community overall diversity indices are mainly influenced by shrub layer, meanwhile influenced by tree layer evenness indices, but environmental factors nearly have no restrictive roles on tree layer diversity. (5) The main factors causing diversity difference among different layers of community in study area are soil available phosphorus, total phosphorus and organic matter, while elevation, slope and other terrain factors have no significant effects on community diversity. It may be due to soil nutrients direct influence weakens indirect ecological role of terrain factors. Studies show that keeping moderate soil nutrients and improving tree layer evenness by upbringing is an effective measure for maintaining *P. tabuliformis* and *Q. aliena* var. *accuteserrata* mixed forest biodiversity in the southern slope of Qinling Mountains.

Key words: *Pinus tabuliformis*-*Quercus aliena* var. *accuteserrata* mixed forest; biodiversity index; environmental factors; canonical correspondence analysis; Qinling Mountains

物种多样性是生物群落长期会聚过程的结果^[1],环境因子在空间和时间上的差异决定着植物群落结构及其物种多样性特征^[2],区域或景观尺度环境梯度的改变均在不同程度上制约群落多样性进程^[3]。生态因子与生物多样性的格局关系一直是生态研究的热点领域,也是保护生物学研究的基础^[4]。近年来,国内外学者利用各种分析方法揭示了诸多环境因素(海拔、土壤、光照、湿度等)对群落多样性的影响^[5],随着数量生态学的发展,PCA、DCA、CCA等植被数量排序方法也被应用到这一研究中^[6-7]。深入探讨环境异质性与多样性关系有利于进一步了解植物群落的生态学过程。

秦岭是中国气候和植被分布具有重要地界意义的山脉,也是中国温带植物区系最丰富的地区,该区域生物多样性已广泛引起生态学者的兴趣^[8]。松栎混交林为秦岭林区分布较广、具备典型地带性的群落之一^[9],其分布面积和蓄积占秦岭林区40%以上,油松(*Pinus tabuliformis*)-锐齿槲栎(*Quercus aliena* var. *accuteserrata*)林是秦岭南坡最主要的松栎混交群落类型^[10],其多样性状况直接影响到秦岭林区群落结构稳定性及森林生态系统功能的发挥。以往对该区油松-锐齿槲栎林的研究主要集中在林地土壤养分状况及混交林根系生物量等方面^[11-13],而较少涉及混交林群落在环境梯度上的物种多样性特征,不利于制定更具针对性的生物多样性保育措施。本研究通过对秦岭南坡油松-锐齿槲栎混交林

进行系统群落学调查和分析,探讨了群落不同层次的多样性差异,并采用CCA方法(典范对应分析)对多样性指数沿环境梯度分布进行数量排序,以期阐明该群落多样性特征及其与环境因素关系,为混交林生物多样性保护和生态系统健康评价及其可持续经营提供理论依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于陕西省秦岭山脉南坡中段的火地塘和旬阳坝林区。火地塘(N33°25'~33°29', E108°25'~108°30')地处秦岭南坡中部,属中国北亚热带和暖温带的过渡区,海拔1450~2470 m,年平均气温8℃~10℃,年降水量1000~1200 mm,年蒸发量800~950 mm,年日照时数1100~1300 h,无霜期170 d。土壤类型主要有黄棕壤、棕壤、暗棕壤及草甸土,土层厚45~105 cm, pH值偏酸性。火地塘林区森林覆盖面积达93.8%,植物区系复杂,成林树种有油松、华山松(*Pinus armandii*)、锐齿槲栎、铁杉(*Tsuga chinensis*)、红桦(*Betula albo-sinensis*)等^[14],植被垂直分布规律随海拔高度变化明显,主要表现为海拔1300~1800 m松栎混交林带和海拔1800~2470 m寒温性针阔混交林带。旬阳坝(N32°29'~33°13', E103°58'~109°48')位于秦岭南坡月河梁和平河梁之间,属北亚热带温暖湿润气候,平均海拔1300 m,年平均气温10℃,年平均降水

量 1 133 mm,年平均蒸发量 1 221.9 mm,年平均日照时数 1 638.3 h,无霜期 199 d。森林土壤主要为砾质壤黏土,pH 值呈微酸性。旬阳坝森林资源丰富,林地面积约 1.73 万 hm²,森林覆盖率 97%,森林植被属暖温带落叶阔叶林和针阔混交林向北亚热带常绿落叶混交林过渡带,成林树种主要有松(Pinaceae)、杉(Taxodiaceae)和落叶乔木等^[15]。

1.2 调查方法

于 2011 年 6~8 月对研究区油松-锐齿槲栎天然混交林群落进行综合野外考察,用典型取样方法在混交林群落分布集中地段(海拔 1100~1 700 m)内每隔 100 m 布设调查样地,共设样地 11 个(表 1)。每样地面积为 20 m×20 m,调查其中全部乔木;在样地内均匀布设 5 个 2 m×2 m 次样方,调查灌木;在次样方中设置 1 m×1 m 小样方调查草本。调查时记录每样地内各植物物种个体数(对具克隆

习性的物种,以分株间冠幅是否重叠为标准,若间隔子长度较大,冠幅不重叠,则分别计数,若间隔小,冠幅重叠则记为 1 株;丛生性草本按其丛数统计)^[16]、株高、盖度、冠幅、胸径等指标,并记录海拔、坡度、坡向、坡位等地形因子。同时在样地附近设置 3 个土壤取样点,将土样分装带回测定其化学性质。

1.3 数据计算与分析

1.3.1 环境因子的测量 环境因子包括海拔、坡度、坡向、坡位、pH 值、有机质、全氮、全磷、全钾、速效氮、速效磷和速效钾等 12 项。

海拔以 GPS 定位仪具体实测数值表示。坡位测量采取赋值法如下:1 表示下坡,2 表示中坡,3 表示上坡。使用手持罗盘仪测量样地坡度与坡向,并将坡度和坡向进行标准化。坡度通过如下公式进行标准化: $Sp=S/90\times 200\%$ 。式中:Sp 为百分比坡度,S 为坡度,数字越大,坡度越陡^[17]。坡向标准化

表 1 研究区样地概况
Table 1 General survey of sampling sites in the study area

样地号 Plot No	地点 Location	海拔 Elevation/m	坡度 Slope/°	坡位 Slo-position	坡向 Aspect	有机质 Org/%	pH 值 pH value	样地群落描述 Description of the sample plant community
1	旬阳坝 Xunyangba	1 604	32	中 Middle	SW55°	5.011	5.3	油松+锐齿槲栎-木姜子-茜草+崖棕 <i>P. tabuli formis</i> + <i>Quercus aliena</i> var. <i>accuteserrata</i> - <i>Litsea cubeba</i> - <i>Rubia cordifolia</i> + <i>Carex siderosticta</i>
2	火地塘 Huoditang	1 533	28	下 Lower	SE40°	5.628	5.7	油松+锐齿槲栎-木姜子-茜草+崖棕 <i>P. tabuli formis</i> + <i>Q. aliena</i> var. <i>accuteserrata</i> - <i>L. cubeba</i> - <i>R. cordifolia</i> + <i>C. siderosticta</i>
3	火地塘 Huoditang	1 582	38	中 Middle	SE20°	5.572	5.7	油松+锐齿槲栎-五味子+鞘柄菝葜-苔草+茜草 <i>P. tabuli formis</i> + <i>Q. aliena</i> var. <i>accuteserrata</i> - <i>Schisandra chinensis</i> + <i>Smilax stans</i> - <i>Carex tristachya</i> + <i>R. cordifolia</i>
4	火地塘 Huoditang	1 635	25	下 Lower	SE20°	3.371	5.5	油松+锐齿槲栎-五味子-苔草+铁线蕨 <i>P. tabuli formis</i> + <i>Q. aliena</i> var. <i>accuteserrata</i> - <i>S. chinensis</i> - <i>C. tristachya</i> + <i>Adiantum capillus-veneris</i>
5	旬阳坝 Xunyangba	1 387	38	上 Upper	SW55°	3.527	6.8	油松+锐齿槲栎-忍冬+南蛇藤-苔草+草地早熟禾 <i>P. tabuli formis</i> + <i>Q. aliena</i> var. <i>accuteserrata</i> - <i>Lonicera japonica</i> + <i>Celastrus orbiculatus</i> - <i>C. tristachya</i> + <i>Poa pretensis</i>
6	旬阳坝 Xunyangba	1 261	35	中 Middle	W	3.164	4.9	油松+锐齿槲栎-忍冬+南蛇藤-苔草+草地早熟禾 <i>P. tabuli formis</i> + <i>Q. aliena</i> var. <i>accuteserrata</i> - <i>Lonicera japonica</i> + <i>C. orbiculatus</i> - <i>C. tristachya</i> + <i>P. pretensis</i>
7	旬阳坝 Xunyangba	1 212	40	中 Middle	S	3.482	5.3	油松+锐齿槲栎-五味子-苔草+铁线蕨 <i>P. tabuli formis</i> + <i>Q. aliena</i> var. <i>accuteserrata</i> - <i>S. chinensis</i> - <i>C. tristachya</i> + <i>A. capillus-veneris</i>
8	旬阳坝 Xunyangba	1 270	30	上 Upper	SE45°	2.769	5.3	油松+锐齿槲栎-五味子-苔草+铁线蕨 <i>P. tabuli formis</i> + <i>Q. aliena</i> var. <i>accuteserrata</i> - <i>S. chinensis</i> - <i>C. tristachya</i> + <i>A. capillus-veneris</i>
9	旬阳坝 Xunyangba	1 164	31	下 Lower	W	3.404	6.0	油松+锐齿槲栎-五味子-苔草+铁线蕨 <i>P. tabuli formis</i> + <i>Q. aliena</i> var. <i>accuteserrata</i> - <i>S. chinensis</i> - <i>C. tristachya</i> + <i>A. capillus-veneris</i>
10	火地塘 Huoditang	1 665	33	中 Middle	S	4.620	4.9	油松+锐齿槲栎-白檀-茜草+崖棕 <i>P. tabuli formis</i> + <i>Q. aliena</i> var. <i>accuteserrata</i> - <i>Symplocos paniculata</i> - <i>R. cordifolia</i> + <i>C. siderosticta</i>
11	火地塘 Huoditang	1 658	29	中 Middle	S	4.318	5.6	油松+锐齿槲栎-白檀-茜草+崖棕 <i>P. tabuli formis</i> + <i>Q. aliena</i> var. <i>accuteserrata</i> - <i>S. paniculata</i> - <i>R. cordifolia</i> + <i>C. siderosticta</i>

注:SW. 西南坡;SE. 东南坡;W. 西坡;S. 南坡。
Notes:SW. South-west aspect;SE. South-east aspect;W. West aspect;S. South aspect.

方法如下:以朝东为起点,顺时针旋转,每 45°作为一个划分区间,将坡向编排为 1~8 个数字,数字越大,表示坡向越向阳^[18]。

采用凯氏法测定全氮,硫酸-高氯酸溶法测定全磷,氢氟酸-高氯酸消煮法测定全钾,碱解扩散皿法测定速效氮,碱解扩散法测定速效磷,双酸浸提剂法测定速效钾,高温外热重铬酸钾法测定有机质,5:1水土比酸度计法测定 pH 值^[19]。

1.3.2 重要值

乔木重要值(IV)=(相对高度+ 相对密度+相对显著度)/3

灌木及草本重要值(IV)=(相对高度+相对密度+相对盖度)/3

其中,相对显著度=某一树种胸高断面积之和/样地内所有树种胸高断面积之和^[20]。

1.3.3 α 多样性指数

Patrick 丰富度指数: $R=S$

Simpson 优势度指数: $\lambda=1-\sum(N_i/N)^2$

Shannon-Wiener 多样性指数: $H=-\sum N_i/N(\ln N_i/N)$

Pielou 均匀度指数: $E=H/\ln S$

式中: S 为每个样方的物种总数, N 为 S 个种的全部重要值之和, N_i 为第 i 个种的重要值^[21]。

1.3.4 数据分析 运用 SPSS 16.0 软件对群落总

体及乔、灌、草层的 4 个 α 多样性指数分别进行 one-way ANOVA(单因素方差分析)和 LSD(最小显著差数法)多重比较并绘制多样性指数箱式图;同时,建立 11×16 的物种多样性指数矩阵和 11×12 的环境因子矩阵,运用国际通用软件 CANOCO 4.5 对多样性指数沿环境梯度分布进行 CCA(典范对应分析)数量排序。

2 结果与分析

2.1 群落物种多样性特征

研究区样地共记录维管束植物 112 种,隶属于 45 科 77 属,其中裸子植物 1 科、被子植物 42 科、蕨类植物 2 科。分布较广的物种包括:蔷薇科(Rosaceae),7 属 9 种;菊科(Asteraceae),7 属 9 种;百合科(Liliaceae),3 属 8 种;松科(Pinaceae),2 属 6 种;禾本科(Poaceae),5 属 5 种;忍冬科(Caprifoliaceae),3 属 5 种。群落中物种重要值(IV)大于 0.1 者见表 2。乔木层优势种为锐齿槲栎和油松,其重要值高于群落其他乔木 8 倍以上,作为建群种优势地位十分突出,导致乔木层伴生种数目稀少,平均仅为 4.8 种;混交林林下灌木层物种组成丰富,平均拥有植物 11.4 种,主要优势物种为忍冬、悬钩子、毛竹和南蛇藤等,尤其是忍冬和悬钩子,耐寒耐旱,生根力强,能广泛适应不同类型土壤,生长极为旺盛,加大

表 2 乔灌草 3 层主要优势物种的重要值

Table 2 Importance values of the main dominant species in tree,shrub and herb layers

	物种名称 Species	重要值 IV		物种名称 Species	重要值 IV
乔木层 Tree	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>accuteserrata</i>	4.293	灌木层 Shrub	华山矾 <i>Symplocos chinensis</i>	0.191
	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	3.991		蔷薇 <i>Rosa multiflora</i>	0.181
	华山松 <i>Pinus armandii</i>	0.487		小叶女贞 <i>Ligustrum quihoui</i>	0.178
	苦木 <i>Picrasma quassioides</i>	0.365		牛奶子 <i>Elaeagnus umbellata</i>	0.153
	麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	0.309		小叶杨 <i>Populus simonii</i>	0.146
	楝木 <i>Cornus macrophylla</i>	0.299		小叶菝葜 <i>Smilax microphylla</i>	0.129
	漆树 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	0.209		胡颓子 <i>Elaeagnus pungens</i>	0.119
灌木层 Shrub	忍冬 <i>Lonicera japonica</i>	1.644	草本层 Herb	苔草 <i>Carex tristachya</i>	2.440
	悬钩子 <i>Rubus corchorifolius</i>	1.148		崖棕 <i>Carex siderosticta</i>	2.131
	毛竹 <i>Phyllostachys heterocycla</i>	0.883		铁线蕨 <i>Adiantum capillus-veneris</i>	1.312
	南蛇藤 <i>Celastrus orbiculatus</i>	0.867		草地早熟禾 <i>Poa pretensis</i>	1.195
	五味子 <i>Schisandra chinensis</i>	0.656		求米草 <i>Oplismenus undulatifolius</i>	0.508
	木姜子 <i>Litsea cubeba</i>	0.528		茜草 <i>Rubia cordifolia</i>	0.398
	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	0.493		碗蕨 <i>Dennstaedtia scabra</i>	0.365
	菝葜 <i>Smilax china</i>	0.405		细叶苔草 <i>Carex rigescens</i>	0.333
	托柄菝葜 <i>Smilax discotis</i>	0.379		唐松草 <i>Thalictrum aquilegifolium</i>	0.327
	胡枝子 <i>Lespedeza bicolor</i>	0.337		牛尾蒿 <i>Artemisia roxburghiana</i>	0.223
	山蚂蝗 <i>Desmodium racemosum</i>	0.318		风毛菊 <i>Saussurea japonica</i>	0.197
	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	0.294		宽叶针苔草 <i>Carex oboei</i> form. <i>latifolia</i>	0.182
	穿龙薯蓣 <i>Discorea nipponica</i>	0.281		荩草 <i>Arthraxon hispidus</i>	0.177
	鞘柄菝葜 <i>Smilax stans</i>	0.265		岩地苔草 <i>Carex lithophila</i>	0.117

了其同层其他物种重要值差距;草本层平均拥有植物 9 种,优势种为苔草、崖棕、铁线蕨和草地早熟禾,尤以具有克隆生长习性的莎草科(苔草、细叶苔草等)、禾本科(草地早熟禾、求米草等)物种居多,它们通过无性繁殖快速生长,占据该层大量空间,营造出阴湿地被层小生境,有利于铁线蕨等荫生植物定居建群。研究区油松-锐齿槲栎混交林群落样地平均出现植物 27.182 种,Shannon-Wiener 指数(H)平均值达

2.704,与秦岭南坡油松纯林($H=2.417$)^[10]相比该研究区混交林植物多样性水平较高。

2.2 群落不同层次多样性指数的差异

单因素方差分析(表 3)表明群落不同层次多样性指数之间均存在显著性差异($P<0.01$)。

LSD 多重比较结果见图 1。由图 1 可知,群落总体多样性显著高于乔、草层,而与灌木层基本无显著性差异(Patrick指数除外);乔木层多样性显著低

表 3 不同层次物种多样性指数的方差分析

Table 3 ANOVA of species diversity indexes among different layers

变异来源 Source of variation	均方和 Sum of squares	自由度 df	均方 Mean square	F 值 F value	P 值 P value
组间 Between groups	2 768.727(R)	3	922.907(R)	128.996(R)	<0.001(R)
	0.317(λ)		0.106(λ)	21.065(λ)	<0.001(λ)
	5.509(H)		1.836(H)	13.972(H)	<0.001(H)
	0.109(E)		0.036(E)	6.523(E)	0.001(E)
组内 Within group	286.182(R)	40	7.155(R)		
	0.201(λ)		0.005(λ)		
	5.257(H)		0.131(H)		
	0.223(E)		0.006(E)		
总变异 Total variation	3 054.909(R)	43			
	0.518(λ)				
	10.766(H)				
	0.332(E)				

注:R. Patrick 丰富度指数;λ. Simpson 优势度指数;H. Shannon-Wiener 多样性指数;E. Pielou 均匀度指数。下同。
Notes:R. Patrick richness index;λ. Simpson dominance index;H. Shannon-Wiener diversity index;E. Pielou evenness index.

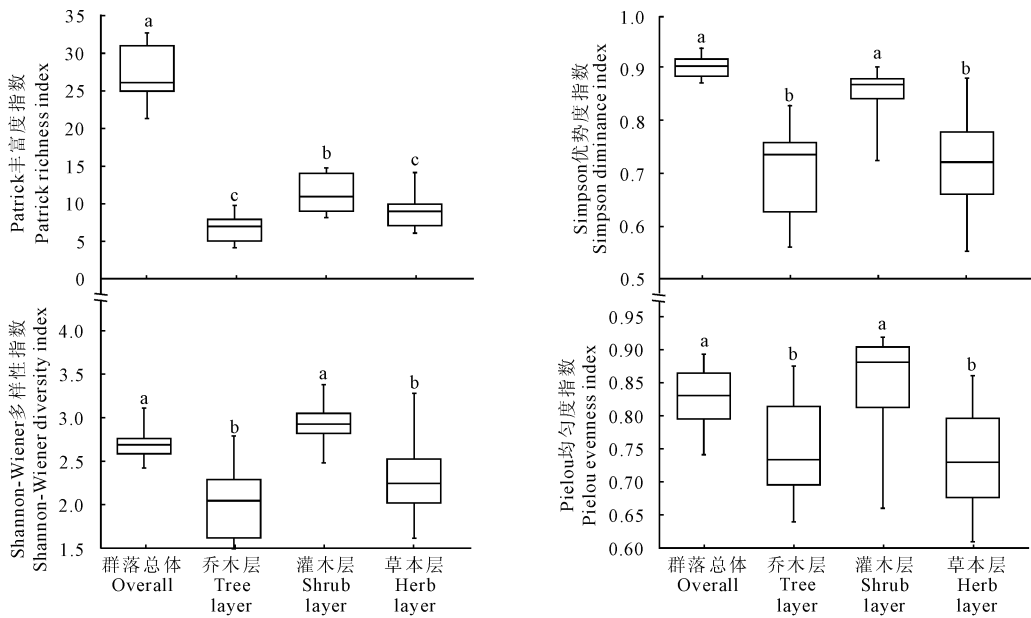


图 1 群落不同层次物种多样性指数变化箱式图

图中箱体高度表示指数值的四分位间距,高度越小,数值变异程度越小;箱体中的横线代表中位数;上下两条细线代表除离群值以外的最大值和最小值,二者间距为极差,极差越小,数值分布的集中程度越高;箱体上方的不同字母代表多样性指数均值在 $P<0.05$ 水平上差异显著,相同字母则表示无显著性差异

Fig. 1 Box figures of biodiversity indexes variation from different layers

The height of box refers quarterback space of index,the smaller the height,the lower the variation;horizontal line in the box refers median,and the two lines up and down refer maximum and minimum except outliers,distance between them refers range, the smaller the range,the higher the concentration;different letters above the box represent differences of diversity index reaching significant at $P<0.05$ level,the same letter indicates no significant difference

于灌木层,而与草本层无显著性差异;草本层所有多样性指数均显著低于灌木层。此外,群落总体和灌木层的多样性变异程度基本低于乔、草层(Patrick指数除外),而集中程度则高于乔、草层,表明群落总体和灌木层的多样性水平较为稳定,乔木层和草本层多样性波动较大。

综上,混交林各层次多样性基本表现为群落总体>灌木层>草本层>乔木层。物种多样性反映出群落在结构、功能和动态等方面的异质性,乔木层较低的多样性所引起林下光照、土壤水分等因素的差异使得灌、草层组成更加趋于多样化,这预示了群落物种动态变化与更新演替趋势,同时也说明研究区松栎混交林具备暖温带亚顶级阶段森林群落特征。

2.3 多样性指数的 CCA 排序

CCA 排序轴计算结果如表 4 所示,前两个排序轴对物种-环境关系解释的累计贡献率达到 75%(1 轴 39.4%,2 轴 35.6%),包含大部分生态信息,且前两轴特征值较大,故采用第一、二轴数据作 CCA 二维排序图(图 2)。

表 4 CCA 排序轴特征值及累计解释量
Table 4 Characteristic values and cumulative percentage variance of CCA ordination axes

项目 Item	CCA 排序轴 Ordination axis of CCA			
	AX1	AX2	AX3	AX4
特征值 Eigen values	0.002	0.002	0.001	0.000
累计解释量 Cumulative percentage variance	39.4	75.0	88.8	94.7

表 5 环境因子与 CCA 前两轴相关系数
Table 5 Correlation coefficient between environmental factors and first two ordination axes of CCA

环境因子 Environmental factor	相关系数 Correlation coefficient	
	AX1	AX2
海拔 ELE	0.274	-0.233
坡位 SIO-PO	-0.126	-0.130
坡向 ASP	-0.010	-0.252
坡度 SIO	0.101	-0.093
全氮 TN	0.217	-0.324
全磷 TP	0.632	-0.364
全钾 TK	0.433	-0.241
有机质 ORG	0.301	-0.384
速效氮 AN	0.070	-0.056
速效磷 AP	0.626	-0.495
速效钾 AK	0.129	0.082
pH 值 pH	0.190	0.076

结合表 5 与图 2 可以看出,对 CCA1 轴起主要作用的因子主要是全磷(相关系数 0.632)和速效磷(相关系数 0.626),对 CCA2 轴起主要作用的因子为速效磷(相关系数 -0.495)和有机质(相关系数 -0.384)。即沿着 CCA1 轴从左往右,土壤全磷和速效磷含量逐渐升高,沿着 CCA2 轴由下往上,土壤速效磷和有机质含量逐渐降低。

CCA 排序图将多样性指数沿环境分布划分为界限明显的 3 个区域:Ⅰ区包括群落总体、灌木层所有的多样性指数以及乔木层 Pielou 均匀度指数;Ⅱ区包括乔木层大部分多样性指数;Ⅲ区包含草本层所有的多样性指数。Ⅰ区中,指数多分布在距离排序图中心很近的位置,显示在全磷、速效磷和有机质

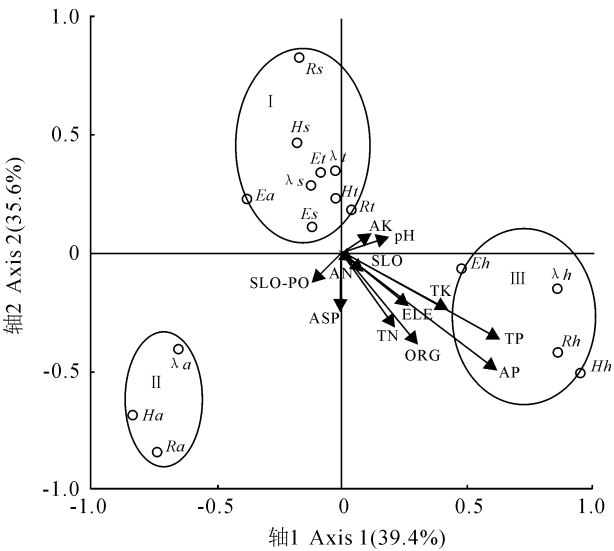


图 2 多样性指数 CCA 二维排序图
a. 乔木层;s. 灌木层;h. 草本层;t. 群落总体;环境因子代码同表 5。
图中小圆圈代表各多样性指数,其反映出该指数在环境因子梯度上取得最大值的位置,箭头方向代表某个环境因子与排序轴的正负相关性,箭头连线长度反映环境因子与多样性指数分布格局之间关系的强弱(线越长,说明相关性越大,反之则越小),箭头连线与排序轴的夹角表示某个环境因子与排序轴之间相关性的 大小(夹角越小,相关性越大)

Fig. 2 Two-dimensional CCA ordination diagram of diversity indexes
a. Tree layer;s. Shrub layer;h. Herb layer;The code of environmental factors is the same as Table 5. The small circle represents diversity index,and its location represents the maximum; direction of arrow represents positive or negative correlations between certain environmental factors and ordination axis and length of arrow reflects the relations between environmental factors and diversity index distribution(the longer the line,the bigger the correlation);angle among arrow lines and ordination axis represents the correlation size between certain environmental factors and ordination axis(the smaller the angle,the bigger the correlation)

中等水平的环境条件下,该区多样性水平最高。灌木层 Patrick 丰富度指数位于排序轴最上端,表明在土壤速效磷和有机质含量较低的区域灌木层物种较为丰富。灌木层全部指数、乔木层 Pielou 指数与群落总体指数同处 I 区,表明总体多样性受灌木层影响较大,同时也受到乔木层均匀度的影响,它们在相似的环境条件下取得最大值。II 区位于第三象限中距离速效磷、有机质和全磷箭头连线较远的位置,表明环境因子对乔木层多样性基本无限制性作用。III 区中的指数位于全磷、速效磷和有机质箭头连线末端,且与全磷、速效磷连线距离较近,表明这 2 种环境因子对草本层多样性指数影响较大,在磷素含量丰富的区域草本层多样性最高。

3 结论与讨论

秦岭南坡油松-锐齿槲栎林群落不同层物种多样性表现为:群落总体>灌木层>草本层>乔木层,土壤全磷、速效磷、有机质是造成群落不同层次多样性差异的主要环境因素。

3.1 群落不同层次多样性的关系

总体多样性水平显著高于乔、草层,是由研究区群落不同层次特定结构决定的。油松、锐齿槲栎对水热条件要求低,生态适应性强^[22],占据乔木层优势地位,使得伴生种稀少,平均仅为 4.8 种,且各树种丰度差异大,导致乔木层多样性水平降低。胡楠等^[23]也发现河南石人山保护区油松-锐齿槲栎混交林乔木层中其他类树种优势度不显著,多样性水平较低。

乔木层林冠郁闭度引起林下光照和湿度等条件差异直接制约灌木层植物光合作用及有效养分利用效率^[24-25]。高度郁闭林下光照不足,阻碍植物光合作用;低郁闭林分水分蒸发量大,不利种子萌发^[26]。而油松为常绿针叶树种,林冠郁闭度较为稳定,锐齿槲栎为落叶阔叶树种,秋天早落叶,二者林冠随物候交替形成稳定适中的郁闭度变化为林下各类灌木定居、繁殖提供了良好的光源异质性条件,且乔木层均匀度越高,灌木层光照异质性越强。CCA 排序表明群落总体多样性主要受灌木层影响,这与灌木层所处特定位置密切相关,处于群落垂直结构中间层次的灌木层对乔、草层物种起到很好的生态联结性作用,既有利于混交林生态系统功能和结构的复杂化,同时也对群落演替具有重要意义^[24,27]。

草本层多样性显著低于灌木层,这主要是由灌木层物种组成及人为干扰造成的。草本层处于森林

生态系统垂直结构最下层,对环境变化的响应非常敏感^[28],研究区灌木层主要优势种悬钩子叶片呈卵圆型密集,阻挡了大部分射向草本层的光照,其他优势种如忍冬、南蛇藤、五味子等藤本植物占据草本层上方空间,大量掠夺水热资源,导致草本层多生长耐荫性的莎草科、蕨类和适应性较强的禾本科植物,不利于阳生、中生植物定居,降低了草本层丰富度。此外,草本层优势种中的苔草和草地早熟禾为克隆习性物种,二者可通过根茎无性繁殖和产生分蘖芽形成密集斑块分布^[29],在空间和资源利用、逃避环境风险等方面优于其他草本植物^[30],强烈种间竞争降低草本层物种分布均匀程度。调查还发现在 1 200~1 400 m 中低海拔区域,人为盗采中草药及土壤腐殖质现象频繁出现,严重破坏了草本层多样性。汪超等^[31]也认为马栏林区松栎林灌木层植物分布较均匀,而草本层种间重要值差异大,优势种明显,灌木层多样性高于草本层,与本研究结果相似。

3.2 多样性与环境因子的关系

磷元素作为细胞结构成分参与植物光合作用等生理过程^[32],有机质为土壤肥力的重要指标^[16],二者在植物体生长发育和形态建成过程中占据重要位置。松栎林土壤酸性磷酸化酶活性大,土壤供磷能力强^[10],同时,其凋落物易分解,林地土壤具备较强自肥能力^[33],有机质含量丰富。研究区土壤速效磷和有机质平均含量分别为 $3.775 \pm 1.529 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $(4.079 \pm 1.001)\%$,优于张远迎等关于秦岭火地塘油松-锐齿槲栎混交林调查所得的速效磷含量 $(2.900 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1})$ 和有机质含量 (3.14%) ^[11],与鼎湖山马尾松-荷木针阔混交林土壤速效磷含量 $(4.090 \pm 0.220 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1})$ ^[32] 相接近,能够满足群落各层次物种正常生长需求。

油松和锐齿槲栎主根发达,侧根向四周水平伸展,有利于其对磷素的争夺^[10],故土壤磷素不会对乔木层生物多样性产生较大制约。灌木层占据有利空间资源位,优势克隆植物快速无性生长繁殖的特性使其获取土壤营养的能力优于草本层,中等程度养分即可满足该层次植物生长需要。磷素含量过高,反而会加剧松、栎的竞争劣势,抑制林下灌草对磷素的吸收^[10],导致灌木层和群落总体丰富度下降。有机质含量高虽有利于增加个体丰富种的个体数,但不增加种数^[34],即加大了优势种松、栎与其他乔木层伴生种的重要值差距,降低乔木层分布均匀程度。因此,在 CCA 排序图中,乔木层 Pielou 均匀度指数最大值处于养分梯度的中间位置,而灌木层

Patrick 丰富度指数在磷素和有机质含量较低的区域取得最大值。此外,人为干扰行为可能引起地表有机质和磷素部分流失,降低土壤有效磷的供应能力^[32],造成草本植物对地表养分争夺加剧,导致草本层各项多样性指数趋向于在全磷、速效磷和有机质含量较大的区域分布。速效磷对 CCA 一、二轴均起到较大决定性作用,表明其对于群落多样性的影响程度高于全磷和有机质。吴昊等^[10]研究发现土壤速效磷含量过高会降低群落 Patrick 丰富度指数,张林静等^[34]也认为植物群落较高的物种多样性出现在土壤养分梯度中间位置,这表明保持中间梯度的土壤磷素和有机质含量有利于维持研究区群落较高的多样性水平。

海拔、坡向等地形因子对研究区群落多样性影

响不大,可能是由于土壤养分对群落多样性的直接影响削弱了地形因子的间接性生态作用。此外,松栎混交林凋落物中的氮、钾分解率、释放率较好,放线菌和真菌等微生物生长活跃,通过代谢活动能够维持林地适宜的微酸环境^[33],故土壤氮、钾及 pH 也未对群落多样性产生较大制约。

由以上分析可知,减少人为干扰、保持中等程度的土壤速效磷和有机质含量,并通过合理补植松栎幼树和伐除枯死木等抚育手段提高乔木层均匀度有利于维护秦岭南坡油松-锐齿槲栎林生物多样性。本文仅分析了环境梯度上群落不同层次的多样性差异,至于各环境因子之间的相互作用及油松、锐齿槲栎物种共存机制等问题尚待进一步探究。

参考文献:

- [1] BELYEA L R, LANCASTER J. Assembly rules within a contingent ecology[J]. *Oikos*, 1999, 86: 402—416.
- [2] JEAN C B, JOAO A J, ARY T O F. Intermediary disturbance increases tree diversity in riverine forest of Southern Brazil[J]. *Biodiversity Conservation*, 2010, 19: 2 371—2 387.
- [3] GUADALUPE W L, FRANCISCO L. Tree species diversity driven by environmental and anthropogenic factors in tropical dry forest fragments of central Veracruz, Mexico[J]. *Biodiversity Conservation*, 2009, 18: 3 269—3 293.
- [4] TANG ZH Y(唐志尧), FANG J Y(方精云). A review on the elevational patterns of plant species diversity[J]. *Biodiversity Science*(生物多样性), 2004, 12(1): 20—28(in Chinese).
- [5] XU Y J(徐远杰), CHEN Y N(陈亚宁), LI W H(李卫红), et al. Distribution pattern and environmental interpretation of plant species diversity in the mountainous region of Ili River Valley, Xinjiang, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2010, 34(10): 1 142—1 154(in Chinese).
- [6] RANA M S, SAMANT S S, RAWAT Y S. Plant communities and factors responsible for vegetation pattern in an alpine area of the North-western Himalaya[J]. *Journal of Mountain Science*, 2011, 8: 817—826.
- [7] 张金屯. 数量生态学(第2版)[M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- [8] WANG D X(王得祥), LIN Y Y(蔺雨阳), LEI R D(雷瑞德), et al. Community composition and classification of natural forest of Chinese pine (*Pinus tabulaeformis* Carr.) in Qinling Mountains[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*(西北植物学报), 2009, 29(5): 867—873(in Chinese).
- [9] 牛春山. 陕西树木志[M]. 北京: 中国林业出版社, 1990: 1 189—1 199.
- [10] WU H(吴 昊), WANG D X(王得祥), HUANG Q P(黄青平), et al. Influence of environmental factors on species diversity of different associations of pine-oak mixed forest in the middle part of south Qinling Mountains[J]. *Journal of Northwest A&F University*(Nat. Sci. Edi.)(西北农林科技大学学报·自然科学版), 2012, 40(9): 41—50(in Chinese).
- [11] ZHANG Y Y(张远迎), ZHANG SH X(张硕新), DANG K L(党坤良), et al. Evaluation on soil nutrient conditions of main types of forests at Huoditang Forest Region[J]. *Journal of Northwest Forestry College*(西北林学院学报), 1996, 11(4): 28—32(in Chinese).
- [12] DANG K L(党坤良), LEI R D(雷瑞德), ZHANG SH X(张硕新), et al. Characteristics of sharp tooth oak forest and mixed forest between pine and oak on south facing slope of the Qinling Mountains[J]. *Journal of Northwest Forestry College*(西北林学院学报), 1996, 11(addition): 127—131(in Chinese).
- [13] LIU J J(刘建军), WANG D X(王得祥), LEI R D(雷瑞德), et al. Fine roots biomass and spatial dynamic in the natural stands of sharp tooth oak Chinese pine at Huoditang Forest Region[J]. *Journal of Northwest Forestry College*(西北林学院学报), 2004, 19(1): 1—4(in Chinese).
- [14] PENG SH L(彭舜磊), WANG D X(王得祥). Comparison of community characteristics of plantation and secondary forest of *Pinus armandii* in Huoditang Forest Region of Qinling Mountain[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*(西北植物学报), 2009, 29(11): 2 301—2 311(in Chinese).

- [15] ZHANG M Y(张孟颖), GUO T(郭 韬), WANG Y(王 源), *et al.* The ferns study of national field practice base in Xunyang dam of Qinling[J]. *Journal of Shaanxi Normal University* (Nat. Sci. Edi.) (陕西师范大学学报·自然科学版), 2009, **37**(7): 42–45 (in Chinese).
- [16] WU H(吴 昊), LIU H(刘 华), ZHANG Y(张 洋), *et al.* Coupling relationship between species diversity of planted Chinese Pine (*Pinus tabulaeformis* Carr.) communities and environment factors in mountain area of Shangluo[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2012, **32**(2): 377–383 (in Chinese).
- [17] DAI L M(代力民), TANG L N(唐立娜), CAO Y M(曹玉明), *et al.* Quantitative classification and ordination aiming to realize ecological land classification for the mountainous region in eastern Liaoning Province[J]. *Sci. Silv. Sin.* (林业科学), 2008, **44**(3): 6–12 (in Chinese).
- [18] ZHANG F(张 峰), ZHANG J T(张金屯), ZHANG F(张 峰). Pattern of forest vegetation and its environmental interpretation in Zhuweigou, Lishan Mountain Nature Reserve[J]. *Acta Ecol. Sin.* (生态学报), 2003, **23**(3): 422–427 (in Chinese).
- [19] 中国科学院南京土壤研究所. 土壤理化性质分析[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1978: 62–489.
- [20] WANG Y S(王育松), SHANGGUAN T L(上官铁梁). Discussion on calculating method of important values[J]. *Journal of Shanxi University* (Nat. Sci. Edi.) (山西大学学报·自然科学版), 2010, **33**(2): 312–316 (in Chinese).
- [21] MA K P(马克平). The measure method of bio-community diversity; the method of α -diversity[J]. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), 1994, **2**(3): 162–168 (in Chinese).
- [22] 中国科学院西北植物研究所. 秦岭植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1976: 15–16, 17–18, 79–80.
- [23] HU N(胡 楠), XU H C(许会才), DING SH Y(丁圣彦). Community ecological characteristics of deciduous-conifer mixed forests in Shiren Mountain Natural Reserve[J]. *Journal of Henan University* (Nat. Sci. Edi.) (河南大学学报·自然科学版), 2007, **37**(5): 502–504 (in Chinese).
- [24] LI X R(李新荣). Analyzing construction of shrub layer in different communities in the spruce broad-leaved mixed geobotanical zone of Moscow State[J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 1997, **14**(addition): 40–48 (in Chinese).
- [25] CAO X P(曹旭平), GUO Q Q(郭其强), ZHANG W H(张文辉). Species compositions and preponderant population dynamic of the *Pinus tabulaeformis* forest and *Pinus tabulaeformis-Quercus liaotungensis* forest in Huanglong Mountain[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2010, **30**(5): 1 012–1 019 (in Chinese).
- [26] LIU X D(刘晓东), ZHANG Y L(张彦雷). Natural regeneration of Korean Pine mixed forests in Dong Zhelenghe Forest Station, Xiaoxing'an Mountains[J]. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 2009, **37**(9): 8–11 (in Chinese).
- [27] LI X R(李新荣). Interspecific association and correlation of shrub layer in the coniferous-broad leaved mixed geobotanical zone of Russia Plain[J]. *Acta Ecol. Sin.* (生态学报), 1999, **19**(1): 55–60 (in Chinese).
- [28] SHI J H(史军辉), HUANG ZH L(黄忠良), ZHOU X Y(周小勇), *et al.* Vertical pattern of plant community and biodiversity on the Dinghu Mountain[J]. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2005, **24**(10): 1 143–1 146 (in Chinese).
- [29] ZHU ZH L(朱志玲), LI D ZH(李德志), WANG X P(王绪平), *et al.* Water physiology integration and its ecological effect of clonal plants[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2006, **26**(12): 2 602–2 614 (in Chinese).
- [30] ZHAO J ZH(赵建中), PENG M(彭 敏), LIU W(刘 伟), *et al.* Correlation between growing characters of main species belonging to different functional groups and ground temperature in Kobresia meadow[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2012, **32**(3): 559–565 (in Chinese).
- [31] WANG CH(汪 超), WANG X A(王孝安), GUO H(郭 华), *et al.* Species diversities of major communities in Malan Forest Region of the Loess Plateau[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2006, **26**(4): 791–797 (in Chinese).
- [32] MO J M(莫江明). Phosphorus availability of soils under degraded pine, mixed and monsoon evergreen broadleaf forests of subtropical China[J]. *Guihaia* (广西植物), 2005, **25**(2): 186–192 (in Chinese).
- [33] XIAO C Y(肖慈英), HUANG Q CH(黄青春), YUAN H H(阮宏华). Characteristics of decomposition of litter from pine, oak and pine-oak mixed forests[J]. *Acta Pedo Sin.* (土壤学报), 2002, **35**(9): 763–767 (in Chinese).
- [34] ZHANG L J(张林静), YUE M(岳 明), GU F X(顾峰雪), *et al.* Coupling relationship between plant communities, species diversity and soil factors in ecotone between desert and oasis in Fukang, Xinjiang[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2002, **13**(6): 658–662 (in Chinese).