西北植物学报,2017,37(5):0992－1003
Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.

文章编号:1000-4025(2017)05-0992-12 **doi**:10.7606/j.issn.1000-4025.2017.05.0992

环境因子对山西太岳山典型森林类型物种多样性及其功能多样性的影响

田　平,程小琴,韩海荣*,周文嵩

(北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室,北京 100083)

摘　要:该研究采用典型样地法,调查群落内物种分布并测量植物功能性状(叶面积和植株高度),对山西太岳山不同坡位华北落叶松-白桦混交林以及辽东栎次生林物种多样性及其功能多样性进行比较分析,探究环境因子对不同群落层次(乔木、灌木、草本)物种多样性及其功能多样性的影响机制,以及环境因子与群落构建之间的联系,为森林生态系统多样性研究以及经营管理提供理论依据。结果显示:(1)华北落叶松-白桦混交林的物种分布更加均匀,物种多样性和功能多样性(乔木层)均显著高于辽东栎次生林。(2)华北落叶松-白桦混交林乔木层功能均匀度与功能分散指数显著高于辽东栎次生林,但灌木草本层低于辽东栎次生林。(3)不同群落层次的物种多样性与功能多样性均呈正相关关系,影响物种分布和性状分布的环境因子存在差异,物种多样性受多种环境因子的综合影响,而单个环境因子对功能多样性影响较大,环境解释力与林分类型和群落层次相关。(4)乔木层物种多样性主要受土壤 pH、冠层结构(MLA、林分开度)以及光照影响,灌木层物种多样性与土壤 pH 和 MLA 密切相关,林下总辐射、土壤养分(SOC、STN)、土壤相对含水率是影响草本层物种分布的主要环境因子;冠层结构(MLA、林分开度)是影响乔木层功能多样性最主要的环境因子,土壤 pH 和坡位分别是华北落叶松-白桦混交林和辽东栎次生林灌木层功能多样性的主要影响因子,影响草本层功能多样性的主要环境因子是土壤相对含水率与 LAI。研究表明,在垂直分层的森林生态系统中,不同群落层次竞争的主要环境资源存在差异,乔木层通过改变冠层结构和林内环境限制林下物种分布和性状分布。

关键词:物种多样性;功能多样性;环境因子;功能均匀度;功能分散指数

中图分类号:Q948.15+7　　**文献标志码**:A

Effect of Environment Factors on Species Diversity and Functional Diversity of the Typical Forests of Taiyue Mountain Shanxi, China.

TIAN Ping, CHENG Xiaoqin, HAN Hairong*, ZHOU Wensong

(Key Laboratory of Ministry of Forest Cultivation and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: In order to explore the influence mechanism of environmental factors on species diversity and functional diversity of different community levels (arbor, shrub and herb) as well as the relationship between environmental factors and community construction, we investigated the distribution of species and measured plant height and leaf area of all species based on the field investigation, and then calculated five diversity indices (i.e., the species diversity, species evenness, functional diversity, functional evenness, functional dispersion) of different community levels which belong to two typical forests in Shanxi Province in northern China. The results indicated that: (1) the species of larch birch mixed forest distributed more

收稿日期:2016-12-08;**修改稿收到日期**:2017-05-10
基金项目:国家重点研发计划(2016YFD0600205)
作者简介:田　平(1992－),女,在读硕士研究生,主要从事生态管理与规划复研究。E-mail:tian_ping@bjfu.edu.cn
*通信作者:韩海荣,教授,博士生导师,主要从事生态管理与规划研究。E-mail: hanhr@bjfu.edu.cn

uniform, and its species diversity and functional diversity (the arbor layer) were significantly higher than that in the *Quercus wutaishanica* forest. (2) Compared with the *Q. wutaishanica* forest, the functional evenness and dispersion of the arbor layer on larch birch mixed forest was significantly greater, while the functional evenness and dispersion of shrub and herb layer on larch birch mixed forest were lower than those of shrub and herb layers on the *Q. wutaishanica* forest. (3) SD was positively correlated with FD, there were differences between the influence of the environmental factors on species distribution and the influence of the environmental factors on function distribution, which the species distribution was related to the comprehensive influence of the environmental factors and the latter was related to the stand-alone influence of a particular environment factor. The explanatory of environmental factors was influenced by forest types and community levels. (4) SD of the arbor layer was mainly affected by soil pH, canopy structure (MLA, openness) and PPFD total under, which of the shrub layer was closely related to soil pH and MLA and of the herb layer was influenced by PPFD total under, soil nutrients (SOC and STN) and relative soil water content. While, canopy structure (MLA, openness) was the main environmental factor affecting FD of the arbor layer, soil pH and slope position significantly influenced FD of the shrub layer in the Larch birch forest and the *Q. wutaishanica* forest respectively, which of the herb layer were mainly affected by LAI and relative soil water content. As such, the results showed that different community levels had different competitive resources in vertical stratification of forest and the arbor layer can limit the distribution of species and traits by changing the canopy structure and affecting understory microenvironment. This study would provide some theoretical support for the study of how environment influence on species diversity and functional diversity and how to develop more scientific forest ecosystem management.

Key words: species diversity; functional diversity; environment factors; functional evenness; functional dispersion;

生物多样性在生态系统功能过程中发挥着重要的作用，是维持生态系统稳定性与生产力、调节生态系统养分循环的重要因素[1-2]。物种多样性是生物多样性的主要表现形式[3]，物种多样性越高，群落抵抗力和恢复力越高[4-5]，而物种多样性降低，生态系统功能受损[6]。人们试图从多个方面对物种多样性与生态系统功能的关系进行解释，但至今仍未得出一致结论[7-11]。功能生态学的发展为解释多样性与生态系统功能关系提供了一个新的角度。大量研究表明，相比于物种多样性，功能多样性（functional diversity，FD）对群落生产力有更直接的影响[12-15]。一般认为，物种多样性包括功能多样性和功能冗余（functional redundancy，FR）两部分[16]，分别表示种间性状相异性和相似性[10]。群落构建理论认为，环境筛（环境扰动）促使群落物种种间性状趋同，引起生态位重叠，功能冗余增大，维持生态系统稳定的保险效应增强[10,17]，种间竞争驱动种间性状趋异，导致生态位分化，功能多样性增大，群落具有较高的物种多样性[18]。因此，功能多样性与功能冗余受环境条件制约，环境扰动越大，种间竞争越小，功能多样性降低，反之亦然[17]。事实上，目前为止还没有明确的机制能够解释环境因子如何影响功能多样性，反映功能多样性与环境和物种多样性的关系[19]。本研究通过对太岳山华北落叶松-白桦混交林以及辽东栎次生林不同坡位下物种多样性和功能多样性研究，探讨不同林分物种多样性、功能多样性差异以及影响因子，分析环境因子与群落构建之间的联系，为森林生态系统多样性研究以及森林经营管理提供一定理论依据。

1　研究地概况与研究方法

1.1　研究地概况

本研究以华北落叶松-白桦混交林和辽东栎次生林为研究对象，研究地分别位于山西太岳山林区的好地方林场以及灵空山林场。太岳山林区位于太岳山主体部分，是山西省八大林区之一。具体分布为 36°18′～37°05′ N，111°45′～112°33′ E，海拔 598～2 566.6 m，土壤类型主要有褐土、山地棕壤及亚高山草甸土，本研究中土壤类型主要为山地棕壤。该区位于暖温带，为半干旱大陆性季风气候，年平均气温 8.6 ℃，年降雨量 600～650 mm，降水主要集中在 7 月份至 9 月份，霜冻期为 10 月上旬至翌年 4 月下旬，无霜期 179 d。主要植被类型为针叶人工林、天然次生林、灌丛、草甸。乔木主要树种有油松（*Pinus tabuliformis*）、辽东栎（*Quercus wutaishanica*）、山杨（*Populus davidiana*）、白桦（*Betula*

platyphylla)、华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)等;灌木主要为黄刺玫(*Rosa xanthina*)、粘毛忍冬(*Lonicera fargesii*)、三裂叶绣线菊(*Spiraea trilobata*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、山荆子(*Malus baccata*)等;草本主要包括细叶薹草(*Carex duriuscula*)、小花风毛菊(*Saussurea parviflora*)、糙苏(*Phlomis umbrosa*)、东风菜(*Doellingeria scaber*)、山罗花(*Melampyrum roseum*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 数据采集 (1)群落调查 2015 年 8 月,根据研究地实际森林分布情况,选取华北落叶松-白桦混交林和和辽东栎次生林典型地段设立样地。样地分布于同一坡面不同坡位(上坡、中坡、下坡等),在同一坡位设立 3 个重复样地,重复样地间隔 20 m,样地大小为 20 m×20 m。在样地四角及中心分别设置 5 m×5 m 的灌木层样方和 1 m×1 m 的草本层样方,进行群落调查。调查内容包括乔木的物种、树高、胸径以及灌木草本层物种、株数、平均高等内容的调查。样地基本信息见表 1。

(2)功能性状指标测定 生态学家认为植株高度和叶片在物种生态策略中占据重要位置[20-21]。植株高度反映了植物的生存方式以及种群动态[21-22]。叶面积是衡量叶片大小最常用的指标,反映了植物应对环境胁迫所选择的生存策略[22]。因此,本文选取叶面积和植株高度两个功能性状指标进行研究。以 20 m×20 m 样地为单位,乔木和灌木每个物种选取 5 株正常发育、无病虫害的健康个体,草本每个物种选取 10 株(不足 10 株的仍进行采集),利用测高仪和米尺测定植株高度,并对植物叶片进行取样。取样方法为:在冠层中部外侧随机选取当年生的无病虫害、健康的叶,放在湿润的滤纸中带回(乔木灌木分南北两个方向取样),测量叶面积,其中阔叶和鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)用 LI-3000C 进行扫描[23];华北落叶松利用惠普扫描仪进行扫描并利用 Image Pro Plus 软件进行处理,油松用公式法计算叶面积。

油松叶面积利用经验公式[24]进行计算

$$LA = 0.02 \times [(2h + d)\pi/4 + d] \times 1$$

$$d = \frac{d_{\frac{1}{4}} + d_{\frac{1}{2}} + d_{\frac{3}{4}}}{3}$$

$$h = \frac{h_{\frac{1}{4}} + h_{\frac{1}{2}} + h_{\frac{3}{4}}}{3}$$

LA 为油松一束两针叶片的总表面积(m^2),l 为叶片长度(利用钢圈尺测定,cm),d 为叶片宽度(mm),h 为叶片厚度(mm),$d_{\frac{1}{4}}$、$d_{\frac{1}{2}}$、$d_{\frac{3}{4}}$、$h_{\frac{1}{4}}$、$h_{\frac{1}{2}}$、$h_{\frac{3}{4}}$ 分别为叶片 1/4 处、1/2 处和 3/4 处的宽度和厚度(由游标卡尺测量,精确到 0.01 mm)。

(3)环境因子测定 使用冠层分析仪(WinScanopy 2010a For Canopy Analysis)获取样地冠层数据,具体方法为:根据林分特征将拍照高度设定为 1.3 m,拍摄点为各个灌木样地的中心点,每个拍摄点选取 3 张照片进行分析,获得林分冠层数据以及光环境数据,从中选取林分开度(Openness)、叶面积指数(leaf area index, LAI)、平均叶倾角(mean leaf angle, MLA)、林下总辐射(PPFD total under)4 个环境因子。在每个样地随机选取 3 个点采集 0~10 cm 土壤样品 500 g 左右放入自封袋带回,并在每个采集点利用环刀采集土样。将环刀内土样的石砾和植物根系去除后,在 105 ℃下烘干 24 h,称量并计算土壤相对含水量(relative soil water content, RSWC),剩余样品在自然条件下阴干,研磨,过筛[25]。利用过 1 mm 筛的土样测量土壤 pH,过 0.25 mm 筛的土样测量土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)和土壤全氮含量(soil total nitrogen, STN),土壤 pH 使用酸度计法测定,土壤养分(SOC、STN)使用元素分析仪(Thermo Fisher Flash 2000, 美国)测定[25]。其中:

土壤相对含水量=(土壤湿重-土壤干重)/土壤湿重×100%

1.2.2 数据分析 (1)使用 Excel 2013 对样地群落调查结果进行统计分析,计算物种多样性与物种均匀度指数。

① 物种多样性 SD 以 Simpson 指数[26]计算

② 物种均匀度采用 Pielou 指数[27]:

$$J_W = \left(1 - \sum_{i=1} P_i^2\right)/(1 - 1/S)$$

式中,S 为样地内物种数目,即物种丰富度;P_i 为第 i 个物种的株数在群落中所占比率。

(2) 运用 Laliberté 等开发的 R 语言 FD Package 计算功能多样性(Rao 指数)、功能分散指数以及功能均匀度[28]。其中,功能分散指数是以物种相对丰富度权重的平方和为基础,表示群落内每个物种所占有效生态位的多维特征值,体现了物种在生态位上的互补程度[29]。功能丰富度由物种的功能特征值以及物种在群落中所占据的功能生态位共同决定,表示物种在群落内所占功能空间的大小,较低的功能丰富度说明群落中部分资源未被利用[30]。具体计算公式为:

表 1　样地基本特征

Table 1　Characteristics of sampling plots

森林类型 Forest type	样方号 Plot code	坡位 Slope position	坡向 Aspect	海拔 Elevation	密度 Stand density /(株/hm²)	乔木物种组成 Species composition of the arbor level
华北落叶松-白桦混交林 The larch birch mixed forest	1	上坡位 top	北偏东 NE	2 149	2 350	白桦、华北落叶松、鱼鳞云杉、黄花柳 *Betula platyphylla*、*Larix principis-rupprechtii*、*Picea jezoensis*、*Salix caprea*
	2	上坡位 top	北偏东 NE	2 147	1 875	白桦、华北落叶松、鱼鳞云杉 *Betula platyphylla*、*Larix principis-rupprechtii*、*Picea jezoensis*
	3	上坡位 top	北偏东 NE	2 167	2 375	白桦、华北落叶松、鱼鳞云杉 *Betula platyphylla*、*Larix principis-rupprechtii*、*Picea jezoensis*
	4	中坡位 middle	北偏东 NE	2 122	2 625	白桦、华北落叶松、鱼鳞云杉、黄花柳 *Betula platyphylla*、*Larix principis-rupprechtii*、*Picea jezoensis*、*Salix caprea*
	5	中坡位 middle	北偏东 NE	2 127	1 750	白桦、华北落叶松、鱼鳞云杉、黄花柳 *Betula platyphylla*、*Larix principis-rupprechtii*、*Picea jezoensis*、*Salix caprea*
	6	中坡位 middle	北偏东 NE	2 136	2 675	白桦、华北落叶松、鱼鳞云杉、黄花柳 *Betula platyphylla*、*Larix principis-rupprechtii*、*Picea jezoensis*、*Salix caprea*
	7	下坡位 bottom	北偏东 NE	2 112	2 100	白桦、华北落叶松、鱼鳞云杉 *Betula platyphylla*、*Larix principis-rupprechtii*、*Picea jezoensis*
	8	下坡位 bottom	北偏东 NE	2 116	2 075	白桦、华北落叶松、鱼鳞云杉、黄花柳 *Betula platyphylla*、*Larix principis-rupprechtii*、*Picea jezoensis*、*Salix caprea*
	9	下坡位 bottom	北偏东 NE	2 116	1 900	白桦、华北落叶松、鱼鳞云杉 *Betula platyphylla*、*Larix principis-rupprechtii*、*Picea jezoensis*
辽东栎次生林 The *Q. wutaishanica* forest	1	上坡位 top	北偏西 NW	1 703	850	辽东栎、紫椴 *Quercus wutaishanica*、*Tilia amurensis*
	2	上坡位 top	北偏西 NW	1 702	975	辽东栎、白桦、山杏、华北落叶松、油松 *Quercus wutaishanica*、*Betula platyphylla*、*Armeniaca sibirica*、*Larix principis-rupprechtii*、*Pinus tabuliformis*
	3	上坡位 top	北偏西 NW	1 702	1 950	辽东栎、华北落叶松、山杏、山楂、油松 *Quercus wutaishanica*、*Larix principis-rupprechtii*、*Armeniaca sibirica*、*Crataegus pinnatifida*、*Pinus tabuliformis*
	4	中坡位 middle	北偏西 NW	1 700	1 725	辽东栎、油松 *Quercus wutaishanica*、*Pinus tabuliformis*
	5	中坡位 middle	北偏西 NW	1 699	1 150	辽东栎、白桦、黑桦、黄花柳、山楂、油松 *Quercus wutaishanica*、*Betula platyphylla*、*Betula dahurica*、*Salix caprea*、*Crataegus pinnatifida*、*Pinus tabuliformis*
	6	中坡位 middle	北偏西 NW	1 690	1 150	辽东栎、丁香、山杏、山楂、栓皮栎、油松 *Quercus wutaishanica*、*Syringa oblata*、*Armeniaca sibirica*、*Crataegus pinnatifida*、*Quercus variabilis*、*Pinus tabuliformis*
	7	下坡位 bottom	北偏西 NW	1 683	2 325	辽东栎、白桦、黄花柳、毛榛、山杏、油松 *Quercus wutaishanica*、*Betula platyphylla*、*Salix caprea*、*Corylus mandshurica*、*Armeniaca sibirica*、*Pinus tabuliformis*
	8	下坡位 bottom	北偏西 NW	1 670	2 350	辽东栎、山杏、油松、紫椴 *Quercus wutaishanica*、*Armeniaca sibirica*、*Pinus tabuliformis*、*Tilia amurensis*
	9	下坡位 bottom	北偏西 NW	1 665	1 125	辽东栎、白桦、山杨 *Quercus wutaishanica*、*Betula platyphylla*、*Populus davidiana*

① 功能多样性(FD)采用 Rao 指数[14]计算

$$FD = \sum_{i=1} \sum_{j=1} d_{ij} P_i P_j$$

$$d_{ij} = \frac{1}{n} \sqrt{\sum_{k=1}^{n} (X_{ik} - X_{jk})^2}$$

式中，P_i、P_j 为第 i、j 个物种在群落中的相对多度；d_{ij} 为物种 i、j 的欧氏距离($0 \leqslant d_{ij} \leqslant 1$)，即物种 i、j 的种间差异值；X_{ik}、X_{jk} 表示物种 i、j 的第 k 个性状值，n 为性状数量。

② 功能均匀度指数 FR_{ic}[19]计算公式为：

$$FR_{ic} = SF_{ic} / R_c$$

式中，SF_{ic} 为群落内物种所占生态位，即物种功能特征值的最大值与最小值之差[27]；R_c 为功能特征值的范围(绝对值)。

③ 功能分散指数 FD_{is}[29]计算公式为

$$FD_{is} = \sum_{i=1}^{S} P_i Z_i / \sum_{i=1}^{S} P_i$$

式中，P_i 为第 i 个物种在群落中的相对多度，Z_i 为物种 i 到相对密度加权质心 c 的距离。

(3)使用 SPSS 19.0 和 CANOCO 4.5 软件对

数据进行进一步分析。其中，采用单因素方差分析(Duncan 法)分析不同坡位间物种多样性、功能多样性差异(置信区间为 95%)，独立样本 T 检验方法分析两种林分多样性差异(置信区间均为 95%)，并使用 Pearson 相关分析环境因子相关性，以上均在 SPSS 中完成。利用 CANOCO 4.5 软件对数据进行冗余分析(RDA)，分析环境因子对物种多样性和功能多样性的影响。通过 RDA 排序以及偏蒙特卡洛置换检验确定各个解释变量对物种多样性和功能多样性的影响大小以及影响显著性。利用 SigmaPlot 10.0 作图。

2 结果与分析

2.1 不同林分物种多样性及其功能多样性比较

两种林分物种多样性以及功能多样性 T 检验(置信区间 95%)结果显示：两种林分的物种多样性和功能多样性均有显著性差异。其中，华北落叶松-白桦混交林不同群落层次间的物种多样性以及物种均匀度均高于辽东栎次生林(图 1)，乔木层的功能多样性显著高于辽东栎次生林，而灌木层和草本层的功能多样性无显著差异(图 2)。

图 2 显示，华北落叶松-白桦混交林的乔木层功能分散指数与功能丰富度显著高于辽东栎次生林，而灌木层和草本层的功能丰富度与功能分散指数低于辽东栎次生林，说明华北落叶松混交林乔木层的资源利用率高于辽东栎次生林，而灌草层(林下植被)的资源利用率低于辽东栎次生林。

2.2 环境因子对物种多样性和功能多样性的影响

为探索环境因子对物种多样性与功能多样性的影响机制，选取林分开度、叶面积指数(LAI)、平均叶倾角(MLA)、林下总辐射(PPFD)、SOC、STN、土壤 pH、土壤相对含水量以及坡位 9 个环境因子作为解释变量，物种多样性(*SD*)与功能多样性(*FD*)为响应变量进行 RDA 分析，并根据偏蒙特卡洛置换检验结果选取环境因子。结果(图 3)显示：*SD*-*FD* 之间为正相关关系，但环境因子对不同森林类型、不同群落层次的解释力差异较大。在华北落叶松-白桦混交林内，MLA 和坡度是乔木层两个主要影响因子，分别解释了 *SD* 和 *FD* 变化的 23.8% ($P>0.05$)和 18.1%($P>0.05$)；灌木层 *SD* 和 *FD* 的

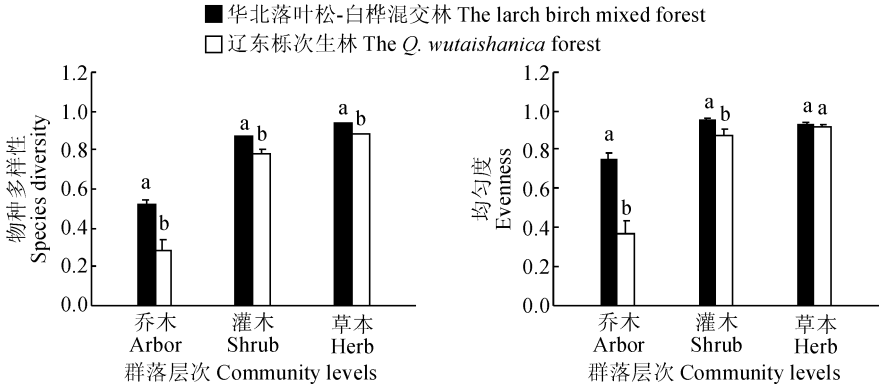


图 1 不同森林类型不同群落层次的物种多样性比较

Fig. 1 Species diversity of different community levels between two forests

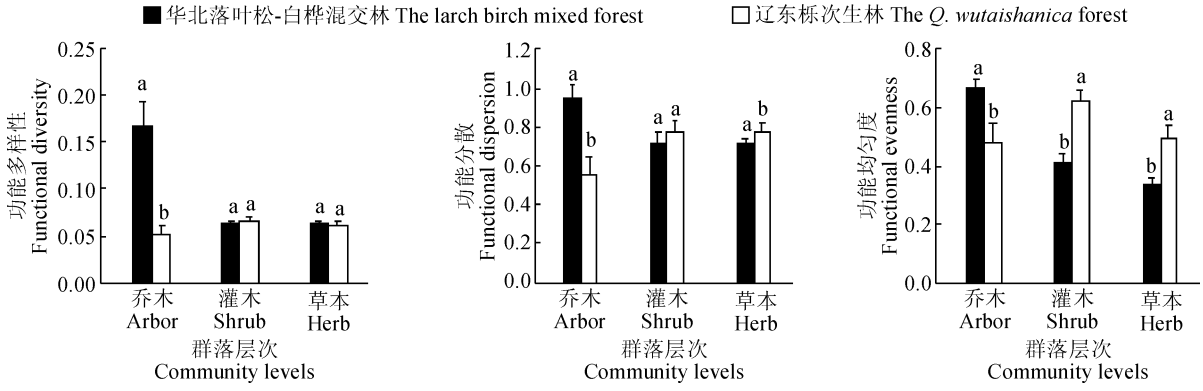
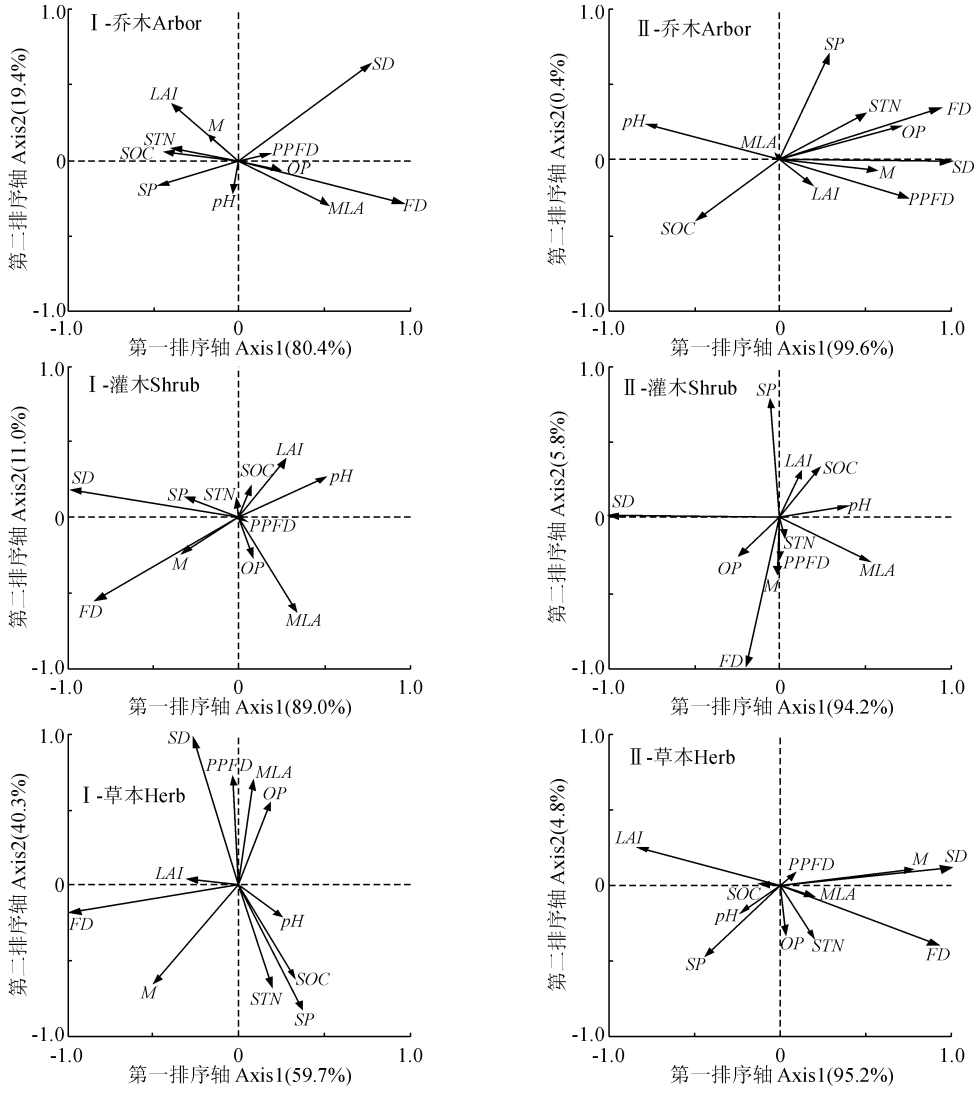


图 2 不同森林类型不同群落层次的功能多样性比较

Fig. 2 Functional diversity of different community levels between two forests

变化主要受到土壤 pH 和 MLA 的影响，其解释力分别为 23.5%（$P>0.05$）和 14.1%（$P>0.05$）；而坡度、土壤相对含水率、SOC、林下总辐射对草本层 *SD* 和 *FD* 变化均有较大影响，其中坡度的解释力最高，为 35.0%（$P<0.01$），其次为土壤相对含水率，31.2%（$P<0.01$）。辽东栎次生林内，土壤 pH、林下总辐射、林分开度、土壤含水率以及土壤养分含量（SOC、STN）对乔木层 *SD*-*FD* 关系具有较高解释力，其中，土壤 pH（解释力为 60.3%，$P<0.05$）、林下总辐射（56.0%，$P<0.05$）、林分开度（49.8%，$P<0.05$）具有显著影响；灌木层 *SD* 和 *FD* 主要受到 MLA 和土壤 pH 影响，解释力分别为 25.6%（$P>0.05$）和 14.2%（$P>0.05$）；LAI 和土壤相对含水率是影响草本层 *SD*-*FD* 关系的主要环境因子，分别解释了 65.9%（$P<0.01$）和 56.3%（$P<0.05$）的 *SD* 和 *FD* 变化。

为进一步探索每个环境因子对物种多样性和功能多样性的贡献率大小，分别以物种多样性和功能多样性为响应变量，与环境因子进行线性回归，获得各因子的解释力（表 2、表 3），并对环境因子的相关性进行分析。由表 2 可知，在华北落叶松-白桦混交林内，坡位因子对乔木层物种多样性的影响最大，解释



Ⅰ. 华北落叶松-白桦混交林；Ⅱ. 辽东栎次生林；LAI. 叶面积指数；MLA. 平均叶倾角；OP. 林分开度；PPFD. 林下总辐射；SOC. 土壤有机碳；STN. 土壤全氮；pH. 土壤；M. 土壤相对含水量；SP. 坡位

图 3　环境因子与不同森林类型不同群落层次的物种多样性和功能多样性的关系

Ⅰ. The larch birch mixed forest; Ⅱ. The *Q. wutaishanica* forest; LAI. Leaf area index; MLA. Mean leaf angle; OP. Openness; PPFD. PPFD total under; SOC. Soil organic carbon; STN. Soil total nitrogen; pH. pH; M. Relative soil water content; SP. Slope position

Fig. 3　Effects of environmental factors on the relationship between species and functional diversity in different community levels of different forests

力为 21.7%，而坡位因子与林下总辐射、土壤养分含量(STN、SOC)呈显著相关关系(表 4)；对灌木层而言，土壤 pH 和 MLA 是影响物种多样性最主要的因子，其解释力分别为 19.9%和 19.6%；草本层的物种多样性受多种环境因子共同影响，其中，坡位因子对物种多样性有极显著影响，其解释力高达 77.9%($P<0.01$)，林下总辐射、STN 和 SOC 影响显著，解释力分别为 49.5%($P<0.05$)、47.8%($P<0.05$)和 45.2%($P=0.050$)(表 2)。在辽东栎次生林内，林分开度、土壤 pH、土壤相对含水率林下总辐射对乔木层物种多样性影响较大，其中，土壤 pH 的解释力最大，为 60.9%($P<0.05$)，其次为林下总辐射和林分开度，单独解释力分别为 56.6%($P<0.05$)和 49.6%($P<0.05$)，而 3 个环境因子间呈显著相关关系；MLA 是影响灌木层物种多样性最主要的因子，其解释力为 27.1%；草本层物种多样性的主要解释因子为 LAI 和土壤相对含水量，解释力高达 63.1%($P<0.01$)和 60.9%($P<0.05$)(表 2)。

表 3 显示，环境因子对功能多样性的影响也存在一定差异。在华北落叶松-白桦混交林中，MLA 是影响乔木层功能多样性的主要环境因子，解释力为 34.3%；土壤 pH 对灌木层功能多样性影响较大，单独解释力为 32.3%；对草本层而言，土壤相对含水量是影响功能多样性最主要的因子，其单独解释量为 36.0%。在辽东栎次生林内，环境因子对群落功能多样性的影响较大，林分开度是影响乔木层功能多样性最主要的因子(解释力 54.9%，$P<0.05$)，其次为土壤 pH(解释力 41.9%)；坡位因子对灌木层功能多样性的解释力最高，为 57.4%($P<0.05$)；草本层功能多样性与 LAI 和土壤相对含水量密切相关，其中，LAI 的单独解释力高达 74.6%($P<0.05$)，土壤相对含水量为 44.5%($P<0.05$)。

对环境因子进行 Pearson 相关性分析，结果显示不同森林类型的环境因子间相关性存在差异(表 4)。由表 4 可知，华北落叶松-白桦混交林内环境因子间相关性较高，林下总辐射与林分开度、MLA、土壤养分含量(SOC、STN)、土壤含水量间均呈显著相关关系($P<0.05$)；坡位因子与林下总辐射、SOC、

表 2 环境因子对物种多样性的解释力

Table 2 Explanatory of environmental factors on species diversity

	变量 Variable	乔木层 The arbor layer			灌木层 The shrub layer			草本层 The herb layer		
		R^2	F	*P*	R^2	F	*P*	R^2	F	*P*
华北落叶松-白桦混交林 The larch birch mixed forest	SP	0.217	1.935	0.184	0.106	0.832	0.202	0.779	24.711	0.006
	PPFD	0.027	0.148	0.740	0.002	0.011	0.944	0.495	6.861	0.026
	OP	0.210	0.676	0.422	0.016	0.114	0.724	0.230	2.086	0.162
	LAI	0.030	0.190	0.684	0.039	0.281	0.624	0.013	0.092	0.746
	MLA	0.047	0.196	0.648	0.196	1.71	0.382	0.409	4.852	0.078
	SOC	0.088	0.435	0.534	0.001	0.006	0.936	0.452	5.778	0.050
	STN	0.059	0.343	0.578	0.001	0.001	0.920	0.478	6.401	0.034
	RSWC	0.010	0.006	0.946	0.080	0.612	0.472	0.244	2.265	0.172
	pH	0.026	0.022	0.898	0.199	1.744	0.276	0.071	0.538	0.446
辽东栎次生林 The *Q. wutaishanica* forest	SP	0.078	0.596	0.446	0.004	0.029	0.856	0.242	2.232	0.188
	PPFD	0.566	9.139	0.014	0.000	0.001	1.000	0.010	0.068	0.822
	OP	0.496	6.885	0.046	0.053	0.394	0.530	0.000	0.000	1.000
	LAI	0.037	0.267	0.610	0.016	0.113	0.766	0.631	11.95	0.008
	MLA	0.000	0.003	0.962	0.271	2.599	0.150	0.032	0.231	0.642
	SOC	0.229	2.074	0.210	0.051	0.376	0.612	0.013	0.092	0.792
	STN	0.249	2.326	0.204	0.001	0.007	0.942	0.024	0.175	0.708
	RSWC	0.323	3.333	0.096	0.000	0.001	1.000	0.609	10.913	0.044
	pH	0.609	10.922	0.016	0.150	1.237	0.298	0.063	0.471	0.524

注：SP. 坡位；PPFD. 林下总辐射；OP. 林分开度；LAI. 叶面积指数；MLA. 平均叶倾角；SOC. 土壤有机碳；STN. 土壤全氮；RSWC. 土壤相对含水量；下同

Note: SP. Slope position; LAI. Leaf area index; MLA. Mean leaf angle; OP. Openness; PPFD. PPFD total under; SOC. Soil organic carbon; STN. Soil total nitrogen; RSWC. Relative soil water content; The same as below

表 3　环境因子对功能多样性的解释力

Table 3　Explanatory of environmental factors on functional diversity

	变量 Variable	乔木层 The arbor layer			灌木层 The shrub layer			草本层 The herb layer		
		R^2	F	*P*	R^2	F	*P*	R^2	F	*P*
华北落叶松-白桦混交林 The larch birch mixed forest	SP	0.162	1.356	0.276	0.034	0.244	0.690	0.049	0.358	0.570
	PPFD	0.025	0.179	0.726	0.000	0.003	0.952	0.009	0.062	0.816
	OP	0.061	0.454	0.480	0.005	0.036	0.844	0.077	0.584	0.484
	LAI	0.227	2.060	0.198	0.190	1.639	0.284	0.079	0.602	0.466
	MLA	0.343	3.650	0.096	0.004	0.025	0.896	0.041	0.302	0.632
	SOC	0.188	1.618	0.264	0.028	0.200	0.684	0.045	0.333	0.554
	STN	0.154	1.276	0.274	0.003	0.019	0.908	0.006	0.039	0.860
	RSWC	0.046	0.339	0.602	0.164	1.376	0.284	0.360	3.935	0.084
	pH	0.001	0.005	0.952	0.323	3.345	0.128	0.044	0.326	0.582
辽东栎次生林 The *Q. wutaishanica* forest	SP	0.259	2.448	0.216	0.574	9.413	0.010	0.050	0.366	0.580
	PPFD	0.381	4.304	0.080	0.073	0.549	0.469	0.002	0.017	0.912
	OP	0.549	8.538	0.022	0.085	0.647	0.468	0.023	0.166	0.644
	LAI	0.014	0.103	0.760	0.108	0.849	0.358	0.746	20.554	0.010
	MLA	0.000	0.000	1.000	0.033	0.242	0.650	0.040	0.294	0.594
	SOC	0.345	3.693	0.066	0.140	1.138	0.348	0.013	0.091	0.820
	STN	0.334	3.503	0.086	0.014	0.103	0.744	0.100	0.781	0.404
	RSWC	0.259	2.442	0.182	0.137	1.113	0.286	0.445	5.622	0.048
	pH	0.419	5.048	0.064	0.022	0.158	0.718	0.021	0.150	0.710

表 4　环境因子间相关系数

Table 4　The correlation coefficient among the environmental factors

		OP	LAI	MLA	PPFD	SOC	STN	pH	RSWC
华北落叶松-白桦混交林 The larch birch mixed forest	LAI	−0.520							
	MLA	0.745*	−0.472						
	PPFD	0.857**	−0.280	0.689*					
	SOC	−0.493	0.470	−0.606	−0.696*				
	STN	−0.545	0.473	−0.619	−0.743*	0.984**			
	pH	−0.439	0.510	−0.329	−0.498	0.710*	0.653		
	RSWC	−0.600	0.396	−0.547	−0.708*	0.540	0.669*	0.151	
	SP	−0.639	0.138	−0.604	−0.748*	0.781*	0.791*	0.427	0.456
辽东栎次生林 The *Q. wutaishanica* forest	LAI	−0.067							
	MLA	−0.026	−0.446						
	PPFD	0.614	0.261	−0.059					
	SOC	−0.622	0.377	−0.470	−0.192				
	STN	0.604	−0.319	0.649	0.457	−0.726*			
	pH	−0.685*	−0.143	0.419	−0.797*	0.223	−0.246		
	RSWC	0.455	−0.598	0.238	0.506	−0.464	0.461	−0.532	
	SP	0.252	0.284	−0.130	−0.081	−0.119	0.267	−0.012	−0.280

* 在 0.05 水平(双侧)上显著相关；** 在 0.01 水平(双侧)上显著相关

Note: * means significant correlation at 0.05 level (two-tailed); ** means significant correlation at 0.01 level (two-tailed)

STN 显著相关，SOC 和 STN 间呈极显著相关关系($P<0.01$)。辽东栎次生林内，土壤 pH 与林分开度、林下总辐射显著相关，SOC、STN 间呈显著相关关系，其他环境因子间均不相关。

3　结论与讨论

3.1　林分间多样性比较

与辽东栎次生林相比，华北落叶松-白桦混交林

物种分布更加均匀，乔木层物种多样性、功能多样性以及功能丰富度和功能分散指数等均显著高于辽东栎次生林。物种多样性取决于群落物种丰富度以及各物种数量所占比重，而功能多样性与物种种间性状差异以及物种均匀度密切相关[11,16]。在华北落叶松-白桦混交林内，由于森林经营活动，乔木层物种只有 4 种(华北落叶松、白桦、鱼鳞云杉、黄花柳)，但各物种所占重要值比例相对一致，物种分布不受坡位等地形因子影响，物种均匀度较高，乔木层物种多样性稳定在 0.55 左右，功能多样性在 0.5 左右。辽东栎次生林内，环境因子(坡位和林分密度)对乔木层物种分布影响相对较大(表 1)，辽东栎次生林乔木层虽然物种数量相对较多但物种分布不均匀，辽东栎优势地位显著，其他种所占比例较低，其乔木层多样性显著低于华北落叶松-白桦混交林。

林下物种分布与植物生态学特性、生境环境密切相关[29]，森林乔木层对于林下地表小环境的形成起着重要作用。大量研究表明林分类型、林分组成、林分年龄以及林分密度对林下物种多样性影响较为显著[31-33]。本研究结果发现，华北落叶松-白桦混交林林下物种多样性明显高于辽东栎次生林，与秦新生等的研究结果一致[31]。华北落叶松-白桦混交林内，灌草层(林下植被)功能丰富度与功能分散指数低于辽东栎次生林，即，林下植被的资源利用率低于辽东栎次生林。物种多样性包含功能多样性和功能冗余两部分[34]，当功能多样性相同时，华北落叶松-白桦混交林的物种多样性显著高于辽东栎次生林，说明混交林的功能冗余高于次生林，即群落物种生态位重叠度较高，资源利用率较低。

3.2 物种多样性、功能多样性及其影响因子

本研究表明，森林生态系统中，环境因子对物种多样性(*SD*)和功能多样性(*FD*)的影响存在一定差异，其解释力与林分类型和群落层次密切相关；*SD-FD* 为正相关性关系，与陈超[11]等的研究结果相同。

物种多样性与功能多样性的关系在解释物种共存机制、生物多样性对生态系统功能作用机制上发挥着重要作用[5,11,16]。大量研究表明 *SD-FD* 关系并不是唯一确定的，可能表现为正相关、负相关、倒 U 形相关或者无相关等[10-11, 35-36]，多数研究认为多数研究认为 *SD-FD* 关系主要取决于功能冗余程度，即种间性状差异[34,37]，而陈超等[11]对高寒草甸的研究结果表明物种均匀度是决定功能多样性的主要因子，也是导致 *SD-FD* 正相关的主要原因。本研究发现，在华北落叶松-白桦混交林和辽东林林内，不同群落层次的 *SD-FD* 之间均呈现正相关关系；不同群落层次影响 *SD-FD* 关系的主要环境因子存在较大差异，推测其原因一是由于本研究选取了叶面积和植株高度两个资源获取型性状进行研究，而不同森林类型、不同群落层次对环境资源的利用以及获取方式存在差异[38]，因此 *SD-FD* 的主导环境因子不同；二是环境限制物种分布，既表现在环境限制特定生态位的物种生存，又表现在环境对物种扩散(繁殖方式、种子大小、种子传播途径)的影响[39]，不同森林类型、不同群落层次的物种占据生态位存在较大差异，其分布均匀度以及生态位重叠度的影响因子也不相同。

物种多样性大小受到多种环境因子的综合影响。对乔木层而言，土壤 pH、冠层结构以及林内光照条件对物种多样性均有较大影响，其中，华北落叶松-白桦混交林的乔木层物种多样性不仅受到环境因子的影响，与森林经营活动密切相关，具体影响因子有待进一步研究。王世雄[40]对黄土高原地区天然辽东栎林研究发现枯落物量和土壤养分是乔木层多样性的主要限制因子，与本研究结果相异的主要原因为研究地环境条件的差异。黄土高原地区土质疏松，水土流失严重，土壤养分含量较少，是该地植物分布的主要制约环境因子之一，本研究中辽东栎次生林位于阴坡(半阴坡)，物种对光照强度和土壤 pH 的适应性影响了物种分布以及物种多样性，而冠层结构通过影响乔木层种间竞争影响物种分布[41]。灌木层物种多样性主要受到平均叶倾角(MLA)和土壤 pH 影响，与王世雄[40]高晓琳[42]等研究结果相似。MLA 是指林冠层叶片与地平面的平均夹角，反映了叶片的排列方式，也是林分冠层结构的重要指标之一[38]，林冠通过截流作用影响群落内光环境以及群落水分分配[43]，群落内光环境以及林内微环境直接影响林下植物的组成与分布；土壤 pH 通过直接影响植物形态、物质代谢和生长发育以及对土壤理化性质和生物学特性的影响而间接影响植物生长，从而影响群落物种分布[44]，研究表明，土壤 pH 对物种分布及丰富度有显著影响，物种丰富度随 pH 升高而增加[45]。大多数研究表明，土壤养分含量、光照和水分是影响草本层物种多样性的主要环境因子[40,42,45]。本研究中，草本层物种多样性不同林分间差异较大，在华北落叶松-白桦混交林内，林下光环境和土壤养分(SOC、STN)是影响物种分布的主要因素，这是由于华北落叶松-白桦混交林草本层生态位重叠较高，对资源利用较为集中，导致

种间对资源竞争较大，因此养分和光照是影响草本层物种分布的主要因子。而在辽东栎次生林内，限制草本层物种多样性的主要因子是土壤水分和叶面积指数(LAI)，说明在辽东栎次生林内，土壤养分较丰富，物种分布间隙小，资源利用也更充分[38]，草本层物种竞争的主要资源为进行光合作用的水分和光照。

功能多样性受单个环境因子的影响较大。林冠结构(MLA、林分开度)是限制乔木层功能多样性的主要环境因子，原因可能为本研究以叶面积和植株高度为基础研究功能多样性，冠层结构对水分和光照的截留作用直接影响物种的高度和叶面积大小[46]。不同林分中，灌木层功能多样性影响因子也不相同。土壤 pH 是华北落叶松-白桦混交林灌木层功能多样性的主要影响因子，这与刘旻霞等[47]研究结果相似。有研究表明土壤 pH 可以影响功能性状的变异[47-48]，并可以通过影响土壤磷的利用率影响植物光合作用[49]，进而影响植株高度与叶面积大小。坡位是影响辽东栎次生林灌木层的功能多样性主要因子。地形是温度、水分、土壤养分等多种环境因子的复合，温度、水分等的变化集中体现在地形梯度的变化上进而反映在植物功能性状的变化上[38,49]。本研究发现辽东栎次生林内坡位与其它环境因子均无显著相关关系，说明在灌木层的功能多样性同时受光照、水分以及土壤养分等多方面的共同影响，单个环境因子对其限制作用不显著。草本层功能多样性主要受土壤水分和 LAI 的影响，即草本层植物高度和叶面积性状在多维生态位空间分布的主要限制因子是水分和光照。目前，关于草本功能多样性的研究多集中于草原生态系统，研究表明土壤养分(施肥)、刈割和放牧是影响草本功能多样性的主要因素，土壤水分和光照并非其主要限制因子[10-12]。本研究以森林生态系统为研究对象，其垂直分层结构对生态系统内的光照和水分进行再分配。研究表明环境因子显著影响植物的表现型，草本层通过增大叶面积和植株高度来增加光截获能力，进而获得更多的光合产物[50]；而干旱胁迫下，为减少水分的蒸发，植株普遍矮小，叶面积较小[51]。

本研究发现，经过森林经营的华北落叶松-白桦混交林，乔木层植物性状占据了更多的生态位空间，资源利用较充分，但其林冠结构和土壤养分同时限制了林下物种的性状分布。物种分布和性状分布的环境影响因子存在差异，不同群落层次对环境因子的要求也不尽相同。本研究筛选出影响各群落层次物种多样性与功能多样性的主要因子，为物种多样性与功能多样性之间关系的研究提供了实例证据，揭示了环境对森林生态系统不同群落层次物种多样性与功能多样性的影响，为森林经营管理提供重要理论依据。功能多样性是由种间性状差异和物种均匀度共同决定的[11]，选取的性状指标的类型和数量不同，种间性状差异会有所差异，*FD* 值也会不同。本研究选取叶面积和植株高度两个资源获取型指标进行研究，缺少繁殖再生型性状的研究，建议在今后的研究中增加此类指标，如种子大小、扩散模式等。

参考文献：

[1] 王长庭，龙瑞军，王启基，等. 高寒草甸不同草地群落物种多样性与生产力关系研究[J]. 生态学杂志，2005，**24**(5)：483-487.
WANG C T，LONG R J，WANG Q J，*et al*. Relationship between species diversity and productivity in four types of alpine meadow plant communities[J]. *Chinese Journal of Ecology*，2005，**24**(5)：483-487.

[2] 白永飞，陈佐忠. 锡林河流域羊草草原植物种群和功能群的长期变异性及其对群落稳定性的影响[J]. 植物生态学报，2000，**24**(6)：641-647.
BAI Y F，CHEN Z Z. Effects of long-term variability of plant species and functional groups on stability of a Leymus chinensis community in the Xilin River Basin，inner Mongolia[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*，2000，**24**(6)：641-647.

[3] 么旭阳. 地形和土壤与长白山阔叶红松林功能多样性的关系[D]. 北京：北京林业大学，2014.
YAO X Y. The relationship between plant functional diversity of broad-leaved Korean pine forest and topographical-soil factors at Changbai Mountains[D]. Beijing：Beijing Forestry University，2014.

[4] TILMAN D，DOWNING J A. Biodiversity and stability in grasslands[J]. *Ecosystem Management*，1996，367：363-365.

[5] 姚天华，朱志红，李英年，等. 功能多样性和功能冗余对高寒草甸群落稳定性的影响[J]. 生态学报，2016，**36**(6)：1 547-1 558.
YAO T H，ZHU Z H，LI Y N，*et al*. Effects of functional diversity and functional redundancy on the community stability of an alpine meadow[J]. *Acta Ecologica Sinica*，2016，**36**(6)：1 547-1 558.

[6] NAEEM S，THOMPSON L J，LAWLER S P，*et al*. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystem[J]. *Nature*，1994，**368**(6 473)：734-737.

[7] GRIME J P. Biodiversity and ecosystem function：The debate deepens[J]. *Science*，1997，**277**(5 330)：1 260-1 261.

[8] WAIDE R B，WILLIG M R，STEINER C F，*et al*. The relationship between productivity and species richness[J]. *Annual*

review of Ecology and Systematics, 1999: 257-300.

[9] 吕亭亭，王 平，燕 红，等. 草甸和沼泽植物群落功能多样性与生产力的关系[J]. 植物生态学报，2014，**38**(5):405-416.
LV T T, WANG P, YAN H, *et al*. Relationship between functional diversity and productivity in meadow and marsh plant communities[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014,**38**(5):405-416.

[10] 臧岳铭，朱志红，李英年，等.高寒矮嵩草草甸物种多样性与功能多样性对初级生产力的影响[J]. 生态学杂志，2009，**28**(6):999-1 005.
ZANG Y M, ZHU Z H, LI Y N, *et al*. Effects of species diversity and functional diversity on primary productivity of alpine meadow[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, **28**(6): 999-1 005.

[11] 陈 超，朱志红，李英年，等. 高寒草甸种间性状差异和物种均匀度对物种多样性与功能多样性关系的影响[J]. 生态学报，2016，**36**(3): 661-674.
CHEN C, ZHU Z H, LI Y N, *et al*. Effects of interspecific trait dissimilarity and species evenness on the relationship between species diversity and functional diversity in an alpine meadow[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(3): 661-674.

[12] 潘石玉，孔彬彬，姚天华，等. 刈割和施肥对高寒草甸功能多样性与地上净初级生产力关系的影响[J]. 植物生态学报，2015，**39**(9):867-877.
PAN S Y, KONG B B, YAO T H, *et al*. Effects of clipping and fertilizing on the relationship between functional diversity and abovegroundnet primary productivity in an alpine meadow[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, **39**(9):867-877.

[13] 马文静，张 庆，牛建明，等. 物种多样性和功能群多样性与生态系统生产力的关系——以内蒙古短花针茅草原为例[J]. 植物生态学报，2013，7: 620-630.
MA W J, ZHANG Q, NIU Q M, *et al*. Relationship of ecosystem primary productivity to species diversity and functional group diversity: evidence from Stipa breviflora grassland in Nei Mongol[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, 7: 620-630.

[14] LEPS J, DE BELLO F, LAVOREL S, *et al*. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter[J]. *Preslia*, 2006, **78**(4): 481-501.

[15] ELMQVIST T, FOLKE C, NYSTRÖM M, *et al*. Response diversity, ecosystem change, and resilience[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, **1**(9): 488-494.

[16] BELLO F D, LEPŠ J, LAVOREL S, *et al*. Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities[J]. *Community Ecology*, 2007, **8**(2):163-170.

[17] 孔彬彬，卫欣华，杜家丽，等. 刈割和施肥对高寒草甸物种多样性和功能多样性时间动态及其关系的影响[J]. 植物生态学报，2016，**40**(3):187-199.
KONG B B, WEI X H, DU J L, *et al*. Effects of clipping and fertilization on the temporal dynamics of species diversity and functional diversity and their relationships in an alpine meadow [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, **40**(3):187-199.

[18] KRAFT N J, VALENCIA R, ACKERLY D D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest[J]. *Science*, 2009, **322**(5 910):580-582.

[19] 么旭阳，胡耀升，刘艳红. 长白山阔叶红松林不同群落类型的植物功能性状与功能多样性[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，2014，**42**(10): 95-102.
YAO X Y, HU Y S, LIU Y H. Plant functional traits and functional diversities of different communities in broad-leaved Korean pine forests in the Changbai Mountain[J]. *Journal of Northwest A&F University*(Nat. Sci. Ed.), 2014, **42**(10): 95-102.

[20] 刘晓娟，马克平. 植物功能性状研究进展[J]. 中国科学:生命科学，2015，**45**(4):325-339.
LIU X J, MA K P. Plant functional traits—concepts, applications and future directions[J]. *Scientia Sinica Vitae*, 2015, 45: 325-339.

[21] WESTOBY M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme[J]. *Plant and Soil*, 1998, **199**(2): 213-227.

[22] PÉREZ-HARGUINDEGUY N, DÍAZ S, GARNIER E, *et al*. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian Journal of Botany*, 2013, **61**(3): 167-234.

[23] 张慧文，马剑英，孙 伟，等. 不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系[J]. 生态学报，2010,**30**(21):5 747-5 758.
ZHANG H W, MA J Y, SUN W, *et al*. Altitudinal variation in functional traits of *Picea schrenkiana var. tianschanica* and their relationship to soil factors in Tianshan Mountains, Northwest China[J]. *Acta Ecoloqica Sinica*, 2010,**30**(21): 5 747-5 758.

[24] 李轩然，刘琪璟，蔡 哲，等. 千烟洲针叶林的比叶面积及叶面积指数[J]. 植物生态学报，2007，**31**(1):93-101.
LI X R, LIU Q J, CAI Z, *et al*. Specific leaf area and leaf area index of conifer plantations in Qianyuanzhou station of subtropical China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2007, **31**(1):93-101.

[25] 纪文婧，程小琴，韩海荣，等. 华北落叶松人工林营养元素空间分布特征[J]. 西北林学院学报，2016，**31**(4):19-25.
JI W J, CHENG X Q, HAN H R, *et al*. The characteristics of nutrient element distribution in the plantation of Larix principis-ruppechtii[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2016, **31**(4):19-25.

[26] PIELOU E C. Ecology diversity[J]. *J. Wiley and Sons*, New York, 1975.

[27] WHITTAKER R H. Evolution and measurement of species diversity[J]. *Taxon*, 1972: 213-251.

[28] LALIBERTÉ E, LEGENDRE P, SHIPLEY B, *et al*. Package 'FD'[J]. Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology, 2014.

[29] LALIBERTÉ E, LEGENDRE P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits [J]. *Ecology*, 2010, **91**(1):299-305.

[30] VILLÉGER S, MASON N W H, MOUILLOT D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology[J]. *Ecology*, 2008, **89**(8): 2 290-2 301.

[31] 秦新生，刘苑秋，邢福武. 低丘人工林林下植被物种多样性初步研究[J]. 热带亚热带植物学报，2003，**11**(3):223-228.
QIN X S, LIU Y Q, XING F W. Species diversity in under-

growth of artificial forests on lower hilly land[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2003, 3:223-228.

[32] HUNT S L, GORDON A M, MORRIS D M, *et al*. Understory vegetation in northern Ontario jack pine and black spruce plantations: 20-year successional changes[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, **33**(9): 1 791-1 803.

[33] 成向荣，徐金良，刘　佳，等. 间伐对杉木人工林林下植被多样性及其营养元素现存量影响[J]. 生态环境学报，2014，**23**(1):30-34.
CHENG X R, XU J L, LIU J, *et al*. Effect of thinning on understory vegetation diversity and its nutrient stocks in Cunninghamia lanceolata plantation[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2014, **23**(1): 30-34.

[34] BELLO F D, LEPŠ J, SEBASTIÀ M T. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients[J]. *Ecography*, 2006, **29**(6): 801-810.

[35] SASAKI T, OKUBO S, OKAYASU T, *et al*. Two-phase functional redundancy in plant communities along a grazing gradient in Mongolian rangelands[J]. *Ecology*, 2009, **90**(9):2 598-2 608.

[36] 李晓刚，朱志红，周晓松，等. 刈割、施肥和浇水对高寒草甸物种多样性、功能多样性与初级生产力关系的影响[J]. 植物生态学报，2011，**35**(11):1 136-1 147.
LI X G, ZHU Z H, ZHOU X S, *et al*. Effects of clipping, fertilizing and watering on the relationship between species diversity, functional diversity and primary productivity in alpine meadow of China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, **35**(11):1 136-1 147.

[37] MICHELI F, HALPERN B S. Low functional redundancy in coastal marine assemblages[J]. *Ecology Letters*, 2005, **8**(8):391-400.

[38] 朱云云，王孝安，王　贤，等. 坡向因子对黄土高原草地群落功能多样性的影响[J]. 生态学报，2016，**36**(21): 6 823-6 833.
ZHU Y Y, WANG X A, WANG X, *et al*. Effect of slope aspect on the functional diversity of grass communities in the Loess Platau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(21): 6 823-6 833.

[39] 李国庆，刘长成，刘玉国，等. 物种分布模型理论研究进展[J]. 生态学报，2013，**33**(16):4 827-4 835.
LI G Q, LIU C C, LIU Y G, *et al*. Advances in theoretical issues of species distribution models[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(16):4 827-4 835.

[40] 王世雄. 黄土高原子午岭植物群落物种多样性的时空格局与过程[D]. 西安：陕西师范大学，2013.

[41] 韦小丽，陈瀚林. 不同类型猴樟混交林种间关系和冠层结构[J]. 山地农业生物学报，2016，**35**(6):1-8.
WEI X L, CHEN H L. Theintraspecific relationship and canopy structure of different type Cinnamomum bodinieri mixed stand[J]. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 2016, **35**(6):1-8.

[42] 高晓琳，水小虎，曾令兵，等. 栓皮栎人工林林下物种多样性的影响因子[J]. 广东农业科学，2012，**39**(8):57-60.
GAO X L, SHUI X H, ZENG L B, *et al*. Factors affecting the understory species diversity in Chinese cork oak plantation[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2012, **39**(8):57-60.

[43] 黄高宝. 作物群体受光结构与作物生产力研究[J]. 生态学杂志，1999，**18**(1): 60-66.
HUANG G B. A Review of the Researches of Crop Colony Structure and Light Distribution in Relation to Crop Productivity[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 1999, **18**(1):60-66.

[44] 唐琨，朱伟文，周文新，等. 土壤 pH 对植物生长发育影响的研究进展[J]. 作物研究，2013，**27**(2): 207-212.
TANG K, ZHU W W, ZHOU W X, *et al*. Research progress on effects of soil pH on plant growth and development[J]. *Crop Research*, 2013, **27**(2): 207-212.

[45] 任学敏，杨改河，王得祥，等. 环境因子对巴山冷杉-糙皮桦混交林物种分布及多样性的影响[J]. 生态学报，2012，**32**(2):605-613.
REN X M, YANG G H, WANG D X, *et al*. Effects of environmental factors on species distribution and diversity in an *Abiesfargesii-Betula utilis* mixed forest[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(2):605-613.

[46] 邱建丽，李意德，陈德祥，等. 森林冠层结构的生态学研究现状与展望[J]. 广东林业科技，2008，**24**(1): 75-82.
QIU J L, LI Y D, CHEN D X, *et al*. The research progress and significance of canopy structure in forest ecology[J]. *Guangdong Forestry Science and Technology*, 2008, **24**(1): 75-82.

[47] 刘旻霞，马建祖. 甘南高寒草甸植物功能性状和土壤因子对坡向的响应[J]. 应用生态学报，2012，**23**(12):3 295-3 300.
LIU M X, MA J Z. Responses of plant functional traits and soil factors to slope aspect in alpine meadow of South Gansu, Northwest China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, **23**(12):3 295-3 300.

[48] TAHMASEBI K P, BOSSUYT B, BONTE D, *et al*. Importance of grazing and soil acidity for plant community composition and trait characterisation in coastal dune grasslands[J]. *Applied Vegetation Science*, 2008, **11**(2):179-186.

[49] 丁　佳，吴　茜，闫　慧，等. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响[J]. 生物多样性，2011，**19**(2):158-167.
DING J, WU Q, YANG H, *et al*. Effects of topographic variations and soil characteristics on plant functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. *Biodiversity Science*, 2011, **19**(2):158-167.

[50] POORTER H, NIINEMETS U, POORTER L, *et al*. Causes and consequences of, variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis[J]. *New Phytologist*, 2009, **182**(3):565-588.

[51] 杨　浩，罗亚晨. 糙隐子草功能性状对氮添加和干旱的响应[J]. 植物生态学报，2015，**39**(1):32-42.
YANG H, LUO Y C. Responses of the functional traits in Cleistogenes squarrosa to nitrogen addition and drought[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, **39**(1): 32-42.

（编辑：潘新社）