

林分因子对神木垒不同森林群落 林下植物多样性的影响

王 琴¹, 王 芳¹, 何宇婷¹, 周 宁¹, 刘鸿翔¹, 郝建锋^{1,2*}

(1 四川农业大学 林学院, 成都 611130; 2 水土保持与荒漠化防治重点实验室, 成都 611130)

摘 要: 为探究神木垒不同森林群落林下植物多样性的差异, 采用典型样地法, 以夹金山神木垒的 5 种主要森林群落: 云杉林、丽江云杉林、红杉林、针阔混交林、阔叶林为研究对象, 对不同森林群落林下植物物种组成和物种多样性进行比较, 并对林分因子和林下植物多样性进行冗余分析, 确定影响林下植物多样性的主要林分因子, 为当地森林经营管理提供理论依据。结果表明, (1) 在研究区内共记录林下植物 147 种, 隶属于 61 科, 108 属, 云杉林群落林下植物的科属种组成最丰富; (2) 各类型群落的 H 值、 H' 值、 D 值、 J_{sw} 值均为: 草本层 > 灌木层, 灌木层多样性最高的群落为云杉林群落, 草本层多样性最高的群落为丽江云杉林群落, 针阔混交林群落、阔叶林群落林下植物多样性较差; (3) 平均枝下高与林分密度是影响灌木层物种多样性的主要林分因子 ($P < 0.01$), 平均枝下高与灌木层的 D 值、 H 值、 H' 值呈负相关关系, 林分密度与灌木层 4 个多样性指数均呈正相关关系; 同时平均枝下高也是影响草本层物种多样性的主要林分因子 ($P < 0.01$), 平均枝下高与草本层 H 值、 H' 值、 J_{sw} 值呈正相关关系。本研究认为, 云杉林群落与丽江云杉林群落的林下植物多样性较高, 平均枝下高与林分密度是影响神木垒不同森林群落林下植物多样性的主要林分因子。

关键词: 物种多样性; 森林群落; 林分因子; 冗余分析

中图分类号: Q948.12

文献标志码: A

Effects of Stand Factors on Understory Plant Species Diversity in Different Forest Communities in Shenmulei Forest Area

WANG Qin¹, WANG Fang¹, HE Yuting¹, ZHOU Ning¹, LIU Hongxiang¹, HAO Jianfeng^{1,2*}

(1 College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China; 2 The Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Desertification Control, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China)

Abstract: In order to explore the differences of understory plant diversity in different forest communities in Shenmulei, we used the typical sample plot method to study the five major forest communities in Shenmulei Forest Area of Jiabin Mountain: *Picea asperata* forest, *Picea likiangensis* forest, *Larix potaninii* forest, coniferous and broad-leaved mixed forest and broad-leaved forest. The species composition and species diversity of understory plants in different forest communities were compared, and the redundancy analysis of stand factors and understory plant diversity was carried out to determine the main stand factors affecting understory plant diversity, which could provide theoretical basis for local forest management.

收稿日期: 2023-03-21; 修改稿收到日期: 2023-09-14

基金项目: 国家自然科学基金项目(31370628); 四川省教育厅一般项目(15ZB0020); 四川农业大学科研兴趣计划项目(2021195)

作者简介: 王 琴(2001—), 女, 本科生, 主要从事森林生态学研究。E-mail: wangqin1018@qq.com

* 通信作者: 郝建锋, 博士, 副教授, 硕士生导师, 主要从事森林生态学研究。E-mail: haojf2005@aliyun.com

The results showed that, (1) 147 species of understory plants belonging to 61 families and 108 genera, were recorded in the study; the families, genera and species composition of understory plants in *P. asperata* forest community was the richest. (2) The H , H' , D and J_{sw} values of all types of communities were: herb layer > shrub layer. *P. asperata* forest community had the highest species diversity in shrub layer, *P. likiangensis* forest community had the highest species diversity in herb layer, and the diversity of understory plant species in coniferous and broad-leaved mixed forest community and broad-leaved forest community was poor. (3) The average under branch height and stand density were the main stand factors affecting the species diversity of shrub layer ($P < 0.01$). The average under branch height was negatively correlated with the D value, H value and H' value of shrub layer, and the stand density was positively correlated with the four diversity indexes of shrub layer. The average under branch height was the main stand factor affecting the species diversity of herb layer ($P < 0.01$). The average under branch height was positively correlated with the H value, H' value and J_{sw} value of herb layer. This study suggests that the species diversity of understory plants in *P. asperata* forest community and *P. likiangensis* forest community is high. The average under branch height and stand density are the main stand factors affecting the diversity of understory plants in different forest communities in Shenmulei.

Key words: species diversity; forest communities; stand factors; redundancy analysis

森林植物多样性是森林生物多样性的核心,其经济、社会和生态价值较高^[1]。在生态文明建设的背景下,如何提高森林植物多样性,是实现森林可持续发展中所面临的一个重要问题。林下植被层包含了森林 90% 以上的植物种类,竞争激烈,对于生境变化更敏感,其凋落物的贡献量大,细根发达。林下植物多样性是森林植物多样性的重要部分,对森林的结构与功能的维持发挥了重要作用^[2-3]。探究影响林下植物多样性的主要因子,对于提高林下植物多样性,充分发挥林下植物生态功能具有重要意义。

大量研究表明,林下植物多样性受海拔、地形、土壤等环境因素的影响^[4-8],也有部分学者认为林下植物多样性可能会受到群落类型^[5,9-12]、群落结构^[13-15]等群落本身特性的影响。群落所处的环境条件一般比较稳定,难以进行人为调控,因此研究群落本身特性对林下物种多样性的影响对森林经营管理措施的制定更具指导意义。不同森林群落由于其乔木层的树种组成差异,会对林下植物多样性产生影响^[9-12]。有研究发现,针叶林林下植物多样性低于阔叶林,但针叶纯林林下植物多样性要高于针阔混交林^[11],而范川等^[10]则认为混交林群落林下植物多样性高于纯林。群落类型对林下植物多样性的影响也可能通过群落结构发生作用。胡文杰等^[13]认为马尾松群落上层林分垂直结构与灌木层物种多样性呈正相关;闫东锋等^[14]研究发现,群落冠层结构会通过林下光环境从而影响灌木层物种多样性。

林分因子是森林群落结构的重要组成部分^[16],近年来的大量研究均发现林分因子对林下植物多样性有影响^[16-22],但不同研究中影响林下植物多样性

的主要林分因子不尽相同。朱媛君等^[17]对张北杨树人工林的研究认为,林分密度是影响林下草本层物种多样性的主要林分因子;陈笑等^[18]在青海省互助北山林场的研究认为平均胸径是影响草本层物种多样性的主要林分因子;张林等^[19]在北京山区的研究则认为林分密度与郁闭度均对林下草本层的物种多样性起主导作用。林分因子对草本层与灌木层的影响程度也不同,李婷婷等^[16]认为林分因子对灌木层的物种多样性无显著影响,但对草本层物种多样性的影响较大;周润惠等^[20]、苏天成等^[21]、陈聪琳等^[22]的研究发现林分因子对灌木层和草本层的物种多样性均有显著影响。林分因子对林下植物多样性的影响机制较为复杂,在不同环境条件下往往会呈现不同的结果,林分因子对林下植物多样性的影响还需进一步探讨。

神木垒景区隶属于大熊猫国家公园,是国家重点生态保护区,位于全球生物多样性热点地区之一。神木垒植被类型丰富,主要为针叶纯林、针阔混交林和阔叶混交林,然而各森林群落的植物多样性之间是否存在差异、哪种森林群落最有利于当地生物多样性的发展以及林分因子是否是造成各群落间林下植物多样性差异的重要因素等问题并不明确。因此,文章以神木垒林区内的 5 种主要森林群落为研究对象,对不同森林群落林下植物多样性进行比较与分析,并探究林分因子对林下植物多样性的影响,以期得到影响林下植物多样性的主导林分因子,为神木垒及其他类似区域的森林经营管理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于四川省宝兴县硃砂藏族乡西部神木垒风景区(30°41′—30°42′N,102°41′—102°43′E),海拔 2 500~2 700 m,属亚热带半湿润气候区,为亚热带向暖温带过渡的湿润季风气候带,山地气候类型,年平均气温 8.9 ℃,年降水量 776.5 mm,年日照时数 1 400 h,土壤以山地黄壤为主。研究区内分布的主要森林群落为云杉林群落、丽江云杉林群落、红杉林群落、针阔混交林群落、阔叶林群落。研究区内植物种类丰富,主要乔木有云杉(*Picea asperata*)、丽江云杉(*Picea likiangensis*)、红杉(*Larix potaninii*)、冷杉(*Abies fabri*)、亮叶桦(*Betula luminifera*)等;主要灌木有银叶杜鹃(*Rhododendron argyrophyllum*)、粉叶小檗(*Berberis pruinosa*)、峨眉蔷薇(*Rosa omeiensis*)等;主要草本植物有川西鳞

毛蕨(*Dryopteris rosthornii*)、蛇莓(*Duchesnea indica*)、早熟禾(*Poa annua*)及苔藓等。

1.2 样地设置与植被调查

在神木垒林区的调查研究范围内,按照方精云等^[23]的研究方法,采用典型样地法,在全面踏查的基础上选取立地条件基本相似、林相整齐、林层丰富、具有代表性的Ⅰ(云杉林)、Ⅱ(丽江云杉林)、Ⅲ(红杉林)、Ⅳ(针阔混交林)、Ⅴ(阔叶林)5种林地各4个样地,面积为20 m×30 m,共计20个,面积总计12 000 m²。在各样地内采用相邻格子法设置10 m×10 m乔木样方6个,共计120个;沿样地对角线设置5 m×5 m灌木样方6个,共计120个;1 m×1 m草本样方12个,共计240个。在各样地内,对乔木进行每木检尺。按乔木层、灌木层和草本层划分层次进行测定、统计。记录乔木的树种名称、胸径、树高、枝下高、冠幅、各树种株数,记录灌木和草本的植物种名、高度、冠幅、株数(丛数)。样地基本情况见表1。

表 1 样地概况
Table 1 General situation of the sample plot

样地 Plot	类型 Type	海拔 Altitude/m	坡度 Slop/(°)	土壤 pH Soil pH	平均树高 Average height/m	平均枝下高 Average under-branch height/m
1—4	Ⅰ	2 481~2 514	4~6	5.6	14.26±0.78c	3.30±0.81b
5—8	Ⅱ	2 675~2 703	8~11	5.4	17.54±1.68b	3.04±0.32b
9—12	Ⅲ	2 640~2 659	4~7	5.4	21.40±0.73a	8.19±0.83a
13—16	Ⅳ	2 650~2 700	10~13	5.2	14.26±0.61c	2.04±0.18c
17—20	Ⅴ	2 698~2 738	17~20	4.2	11.68±0.61d	2.56±0.15bc

样地 Plot	类型 Type	平均冠幅 Average crown width/m	平均胸径 Average breast diameter/cm	林分密度 Stand density/(trees/hm ²)	郁闭度 Canopy density
1—4	Ⅰ	3.12±0.27b	24.06±2.48c	837.50±154.78a	0.70±0.13ab
5—8	Ⅱ	3.58±0.32ab	32.37±2.65b	725.00±51.82a	0.77±0.07a
9—12	Ⅲ	3.75±0.46a	35.62±2.36a	691.67±125.09ab	0.77±0.04a
13—16	Ⅳ	3.64±0.50ab	29.97±1.00b	541.67±82.21b	0.62±0.11b
17—20	Ⅴ	3.94±0.32a	22.14±0.80c	420.83±59.90b	0.52±0.01b

注:Ⅰ. 云杉林;Ⅱ. 丽江云杉林;Ⅲ. 红杉林;Ⅳ. 针阔混交林;Ⅴ. 阔叶林。不同小写字母表示差异性显著($P<0.05$)。下同。
Note:Ⅰ. *P. asperata* forest;Ⅱ. *P. likiangensis* forest;Ⅲ. *L. potaninii* forest;Ⅳ. Coniferous and broad-leaved mixed forest;Ⅴ. Broad-leaved forest. The different lowercase letters indicate significant difference ($P<0.05$). The same below.

1.3 数据处理

采用以下公式综合测度和分析群落物种多样性特征。

重要值=(相对密度+相对盖度+相对频度)/3
(1)

丰富度指数(D): $D=S$
(2)

Simpson 指数(优势度指数, H'):

$$H'=1-\sum_{i=1}^S P_i^2 \tag{3}$$

Shannon-Wiener 多样性指数(H):

$$H=-\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \tag{4}$$

Pielou 均匀度指数(J_{sw}):

$$J_{sw} = \frac{-\sum P_i \ln P_i}{\ln S} \tag{5}$$

式中: $P_i=n_i/n$, n_i 为第*i* 种的个体数; n 为所有种的个体总数; $i=1,2,3,\cdots,S$; S 为物种数。

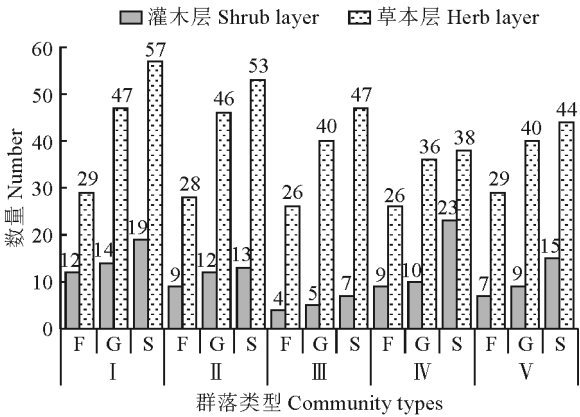
所有数据采用 Excel 2019 进行整理,用 SPSS 27.0 统计软件对灌草层物种多样性指数和林分因子进行单因素方差分析(one-way ANOVA),用最小显著差异法(LSD)检验差异显著性($P=0.05$);用 Canoco 5.0 对物种多样性和林分因子进行冗余分析(RDA),其余数据均用 Origin 2021 作图。

2 结果与分析

2.1 不同森林群落林下物种组成及重要值

2.1.1 不同森林群落林下物种组成

在研究区内共记录林下植物 147 种,隶属于 61 科,108 属。其中灌木层 45 种,隶属于 20 科 26 属;草本层 102 种,隶属于 41 科 82 属。如图 1 所示,不同森林群落林下的物种组成不同,总体而言云杉林群落林下植物的科属种组成最丰富,红杉林群落灌木层的科属种组成最简单,针阔混交林群落草本层的科属种组成最简单。各群落草本层植物科属种组成均比灌木层丰富。



F. 科;G. 属;S. 种。

图 1 不同森林群落灌草层物种组成

F. Family; G. Gensus; S. Species.

Fig. 1 Species of shrub and herb layers in different forest communities

2.1.2 不同森林群落林下物种重要值

对草本层与灌木层各物种的重要值进行统计,结果(表 2)显示:不同森林群落草本层与灌木层的优势种及重要值前 5 的物种组成不同。群落Ⅲ、群落Ⅳ的草本层以蔷薇科(Rosaceae)和禾本科(Poaceae)植物为主,群落Ⅴ草本层主要以蕨类和蔷薇科的草本植物为主。

表 2 不同森林群落灌草层优势种重要值

Table 2 The important values of dominant species in shrub and herb layers of different forest communities

层次 Layer	群落类型 Community type	优势种 Dominant species	重要值 Important value
草本层 Herb layer	I	蛇莓+香薷+蝎子草+四川莎草+酸模 <i>Duchesnea indica</i> + <i>Elsholtzia ciliata</i> + <i>Girardinia diversifolia</i> subsp. <i>suborbiculata</i> + <i>Cyperus szchuanensis</i> + <i>Rumex acetosa</i>	0.1620+0.1556+0.1045+0.0894+0.0663
	II	蛇莓+接骨草+四川莎草+酢浆草+野草莓 <i>Duchesnea indica</i> + <i>Sambucus chinensis</i> + <i>Cyperus szchuanensis</i> + <i>Oxalis corniculata</i> + <i>Fragaria vesca</i>	0.1964+0.1456+0.0745+0.0517+0.0432
	III	蛇莓+早熟禾+车前+酸模+野草莓 <i>Duchesnea indica</i> + <i>Poa annua</i> + <i>Plantago asiatica</i> + <i>Rumex acetosa</i> + <i>Fragaria vesca</i>	0.1942+0.1109+0.0967+0.0846+0.0788
	IV	蛇莓+早熟禾+酸模+野草莓+车前 <i>Duchesnea indica</i> + <i>Poa annua</i> + <i>Rumex acetosa</i> + <i>Fragaria vesca</i> + <i>Plantago asiatica</i>	0.1871+0.1791+0.1043+0.1024+0.0659
	V	川西鳞毛蕨+蛇莓+野草莓+竹节草+酸模 <i>Dryopteris rosthornii</i> + <i>Duchesnea indica</i> + <i>Fragaria vesca</i> + <i>Chrysopogon aciculatus</i> + <i>Rumex acetosa</i>	0.1658+0.1210+0.0869+0.0855+0.0607
灌木层 Shrub layer	I	峨眉蔷薇+粉叶小檗+尖瓣瑞香+牛奶子+小冻绿树 <i>Rosa omeiensis</i> + <i>Berberis pruinosa</i> + <i>Daphne acutiloba</i> + <i>Elaeagnus umbellata</i> + <i>Rhamnus rosthornii</i>	0.2787+0.2766+0.1178+0.0780+0.0466
	II	峨眉蔷薇+粉叶小檗+尖瓣瑞香+团花杜鹃+勾儿茶 <i>Rosa omeiensis</i> + <i>Berberis pruinosa</i> + <i>Daphne acutiloba</i> + <i>Rhododendron anthosphaerum</i> + <i>Berchemia sinica</i>	0.3145+0.2337+0.1350+0.0890+0.0818
	III	峨眉蔷薇+粉叶小檗+团花杜鹃+木帚栒子+柳叶栒子 <i>Rosa omeiensis</i> + <i>Berberis pruinosa</i> + <i>Rhododendron anthosphaerum</i> + <i>Cotoneaster dielsianus</i> + <i>Cotoneaster salicifolius</i>	0.4811+0.2534+0.0967+0.0571+0.0570
	IV	银叶杜鹃+鳞腺杜鹃+疏花槭+长粗毛杜鹃+泡核桃 <i>Rhododendron argyrophyllum</i> + <i>Rhododendron lepidotum</i> + <i>Acer laxiflorum</i> + <i>Rhododendron crinigerum</i> + <i>Juglans sigillata</i>	0.2923+0.0835+0.0801+0.0762+0.0713
	V	银叶杜鹃+箭竹+银背柳+粉叶小檗+长粗毛杜鹃 <i>Rhododendron argyrophyl-lum</i> + <i>Fargesia spathacea</i> + <i>Salix ernesti</i> + <i>Berberis pruinosa</i> + <i>Rhododendron crinigerum</i>	0.4569+0.1986+0.0654+0.0498+0.0462

蛇莓在每个群落中的重要值都较高,为整个调查区草本层的优势种。群落Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ灌木层的优势种均为峨眉蔷薇与粉叶小檗。群落Ⅲ灌木层中峨眉蔷薇占据绝对优势。群落Ⅳ与群落Ⅴ灌木层优势种均为银叶杜鹃。杜鹃花科(Ericaceae)植物在群落Ⅳ和群落Ⅴ的灌木层中占据绝对优势。

2.2 不同森林群落物种多样性比较

单因素方差分析(图 2)表明:群落Ⅰ与群落Ⅱ灌木层的 H 值、 H' 值之间无显著差异($P>0.05$),但显著($P<0.05$)高于其他 3 个群落。群落Ⅰ、群落Ⅳ灌木层的 D 值较高,显著高于其他 3 个群落。

群落Ⅱ灌木层的 J_{sw} 值最高,显著高于群落Ⅳ和群落Ⅴ。

由此可见,云杉林群落灌木层的物种多样性最高,丽江云杉林群落次之。群落Ⅱ草本层的 4 个多样性指数值均最大, H 值显著高于其他 4 个群落, H' 值显著高于群落Ⅳ, D 值显著高于群落Ⅳ与群落Ⅴ, J_{sw} 值显著高于群落Ⅰ与群落Ⅳ。由此可见,丽江云杉林群落草本层的物种多样性最高。总的来看,云杉林群落与丽江云杉林群落林下植物多样性较高,针阔混交林群落与阔叶林群落林下植物多样性均较差。

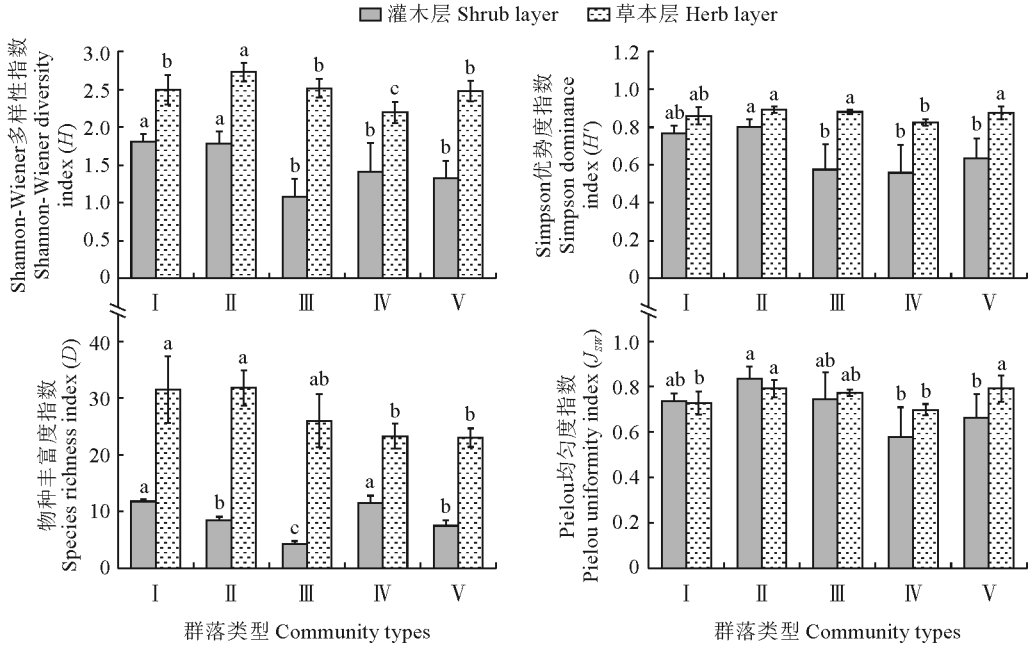


图 2 不同森林群落灌木层与草本层物种多样性指数

Fig. 2 Species diversity indexes of shrub layer and herb layer in different forest communities

2.3 林分因子与物种多样性的冗余分析

以草本层和灌木层的 4 个多样性指数作为响应变量,以 6 个林分因子作为解释变量进行 RDA 排序(表 3),结果表明:灌木层和草本层的第 1 轴和所有轴的蒙特卡洛置换检验结果 P 值均小于 0.05, RDA 排序结果可靠。RDA 在第一轴和第二轴分别解释了灌木层多样性特征数据总方差的 74.70%和 6.12%,解释了草本层多样性特征数据总方差的 58.40%和 1.15%。由此可见,前两轴能较好地反映灌木层和草本层物种多样性与林分因子之间的关系,且主要由第一轴决定。

灌木层的 RDA 双序图(图 3,A)表明,RDA 1 轴主要反映了平均枝下高、平均冠幅、平均胸径、平均树高的变化,RDA 2 轴主要反映了林分密度、郁

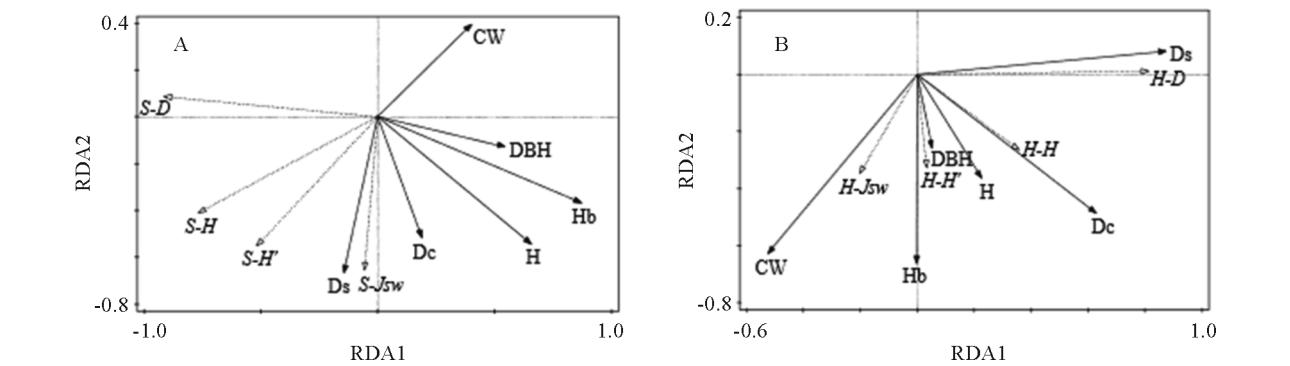
闭度的变化。蒙特卡洛置换检验(表 3)表明,平均枝下高、林分密度均显著影响灌木层物种多样性,对变异的解释率分别为 71.5%、15.4%。平均枝下高与林分密度是影响灌木层物种多样性的主要林分因子,平均枝下高与灌木层的 D 值、 H 值、 H' 值呈负相关关系,林分密度与灌木层 4 个多样性指数均呈正相关。草本层的 RDA 双序图(图 3,B)表明, RDA 1 轴主要反映了林分密度、郁闭度、平均冠幅的变化,RDA 2 轴主要反映了平均枝下高的变化。蒙特卡洛置换检验(表 3)表明,仅平均枝下高显著影响草本层物种多样性,对变异的解释率为 75%。平均枝下高是影响草本层物种多样性的主要林分因子,平均枝下高与草本层 H 值、 H' 值、 J_{sw} 值呈正相关。

表 3 林分因子与灌草层物种多样性的冗余分析结果及蒙特卡洛置换检验结果

Table 3 Summary of redundancy analysis and Monte Carlo permutation test of species diversity and forest factors

林分因子 Forest factors	灌木层 Shrub layer					草本层 Herb layer				
	RDA1	RDA2	贡献率 Contribution /%	F	P	RDA1	RDA2	贡献率 Contribution /%	F	P
Hb	0.818 8	−0.235 9	71.5	24.7	0.002 **	−0.001 4	−0.222 9	75.0	14.5	0.002 **
Ds	−0.136 9	−0.428 8	15.4	7.1	0.006 **	0.705 1	0.027 6	5.8	1.1	0.314
Dc	0.177 0	−0.331 9	1.2	0.5	0.606	0.507 0	−0.163 5	10.9	2.3	0.100
CW	0.376 1	0.254 7	3.2	1.5	0.278	−0.423 8	−0.211 0	2.3	0.5	0.550
DBH	0.512 0	−0.081 7	5.8	3.0	0.050	0.042 4	−0.087 0	3.4	0.7	0.460
H	0.617 3	−0.349 1	2.9	1.6	0.236	0.182 3	−0.122 3	2.5	0.5	0.542
特征参数 Statistic										
特征值 Eigenvalues	0.747 0	0.061 2				0.584 0	0.011 5			
累计解释变异 Explained variation/%	74.70	80.82				58.40	59.54			
累计拟合解释变异 Explained fitted variation/%	92.38	99.95				98.06	99.98			

注: H. 平均树高; Hb. 平均枝下高; DBH. 平均胸径; CW. 平均冠幅; Ds. 林分密度; Dc. 郁闭度。* $P<0.05$; ** $P<0.01$ 。下同。
Note: H. Average tree height; Hb. Average under-branch height; DBH. Average breast diameter; CW. Average crown width; Ds. Stand density; Dc. Canopy density. The same as below.



S-. 灌木层; H-. 草本层。H. Shannon-Wiener 多样性指数; H'. Simpson 优势度指数; D. 物种丰富度指数; J_{sw} . Pielou 均匀度指数。
图 3 林分因子与灌草层物种多样性的 RDA 排序图
S-. Indexes of shrub layer; H-. Indexes of herb layer. H. Shannon-Wiener diversity index; H'. Simpson dominance index; D. Species richness index; J_{sw} . Pielou evenness index.

Fig. 3 RDA ordination diagram of species diversity and forest factors

3 讨论

3.1 不同森林群落对林下植物物种组成的影响

林下植物物种组成是森林群落的重要特征之一^[16]。本研究中不同森林群落林下植物物种组成均不同。蛇莓在每个群落中的重要值都较高,为整个调查区草本层的优势种。3 个针叶林群落灌木层的优势种均为峨眉蔷薇与粉叶小檗,但峨眉蔷薇在红杉林群落中占据绝对优势。不同乔木树种的生物学特性可能会导致林下光环境的差异,从而影响林下植物物种组成^[3]。云杉、丽江云杉均为耐阴树种,其自然整枝能力差,导致林分平均枝下高较低,林下

透光少,更适合阴生灌木的生长,使得云杉林群落和丽江云杉林群落灌木层植物科属种组成较丰富;红杉为喜光树种,其自然整枝能力强,林分平均枝下高较高,林下透光条件好,因此在红杉林群落中,阴生灌木(如粉叶小檗、木帚栒子等)的生长受到限制,使得峨眉蔷薇可以占据较大的生态位,在红杉林群落灌木层中占据绝对优势^[24],从而导致红杉林群落灌木层植物科属种组成较为简单。杜鹃花科植物在针阔混交林群落与阔叶林群落的灌木层中占据绝对优势,可能是因为这 2 个群落的土壤酸性较高,对其他灌木的生长有抑制作用^[25],而杜鹃花科植物喜酸性土^[26],更占优势。

3.2 不同森林群落对林下植物多样性的影响

群落类型对森林群落的植物多样性有着重要影响^[5],在本研究中,不同森林群落林下植物多样性之间有显著差异,但物种多样性较高的群落为云杉林与丽江云杉林,均为针叶纯林,而针阔混交林群落、阔叶林群落林下植物多样性均较低,此结果符合Barbier等^[11]针叶纯林林下植物多样性大于针阔混交林的观点,但与范川等^[10]的研究结果不同。阔叶林群落林下植物多样性较低可能是因为其林分发育尚未成熟,林分密度小、郁闭度低,林下土壤酸性较高,不利于林下植物的生长^[4,25]。针阔混交林群落林下植物多样性低则可能是因为其平均枝下高过低,加上混交冷杉斜上伸展的侧枝的遮挡,导致林下光照不足、林下空间狭小,不能满足林下植物生长所需^[24,27-28]。各群落草本层物种多样性均高于灌木层,表明草本层对于森林物种多样性的贡献更大,与李婷婷等^[16]的观点相同。因此应更加注重草本层物种多样性的提升。

3.3 林分因子对林下植物多样性的影响

本研究中,林分因子对灌木层和草本层的物种多样性均有显著影响,与前人研究结果^[20-22]相同,但分别影响灌木层和草本层的主要林分因子与前人研究结果不尽相同。冗余分析结果表明:平均枝下高和林分密度是影响林下植物多样性的主要因子。其中平均枝下高对灌木层和草本层的物种多样性均有显著影响,林分密度仅对灌木层物种多样性有显著影响。平均枝下高与灌木层物种多样性呈负相关关系,此结果与苏天成等^[21]的观点相同。平均枝下高会影响林下透光率,林下的光照条件对林下植物组成^[3]和植物物种多样性^[15,27]均有重要影响,当光照较充足时,林下喜光植物生长旺盛,而阴生植物的生长会受到限制。由于本研究调查区海拔较高,日照较强,平均枝下高最高的红杉林群落,其林下充足的光照反而抑制了阴生灌木(如粉叶小檗、木帚栒子等)的生长^[29],而峨眉蔷薇对光照的需求更高,生长不受抑制,占据较大的生态位,在灌木层占据绝对优势,导致其灌木层物种多样性低^[24]。平均枝下高与草本层物种多样性呈正相关,此结果与陈聪琳等^[22]的研究结果相同,与李婷婷等^[16]、朱媛君等^[17]的研究结果则相反。可能是因为李婷婷等^[16]的研究中林分郁闭度较大,其草本层多为喜阴植物,较高的平均枝下高会使草本层受到的光照更多,反而不利于其物种多样性的增加^[15]。而本研究区中草本层多

为喜阳或半喜阳植物,且平均枝下高可能还会通过影响灌木层物种多样性从而间接影响草本层物种多样性。平均枝下高越高,灌木层物种多样性越低,灌木层植物生长不佳,却为草本层植物的生长提供了较大的空间,同时增加了灌木层之下的透光率,使得草本层植物能得到充足的光照,从而有利于草本层物种多样性的增加^[27-28]。因此红杉林群落虽灌木层物种多样性差,但草本层物种多样性相对较高。

林分密度可通过影响林下光照条件或土壤理化性质来影响林下植物多样性^[30]。适当增加林分密度有利于林下植物多样性的增加,过高的林分密度则会限制林下植物多样性的发展^[31]。本研究中,林分密度对灌木层的物种多样性有显著影响,但与草本层的物种多样性没有显著相关关系,与张林等^[19]的研究结果不同。林分密度对草本层的物种多样性没有显著影响,可能是因为本研究区内草本层物种多样性整体较高,对林分密度差异的响应不明显^[22]。林分密度与灌木层物种多样性呈正相关,与金锁等^[31]的研究结果不同,表明神木垒各群落的林分密度均未达到限制林下植物多样性的阈值,对于林分密度较小、灌木层物种多样性较低的针阔混交林群落与阔叶林群落,适当增大其林分密度可能有利于灌木层物种多样性的增加。

4 结 论

(1)神木垒 5 种主要森林群落林下植物多样性存在差异,林下植物多样性较好的群落为云杉林群落与丽江云杉林群落,灌木层多样性最高的群落为云杉林群落,草本层多样性最高的群落为丽江云杉林群落。

(2)林分因子对林下植物多样性有显著影响,灌木层物种多样性主要受平均枝下高与林分密度的影响,草本层物种多样性主要受平均枝下高的影响。红杉林群落较高的平均枝下高可能是导致其灌木层物种多样性较低的重要因素;针阔混交林群落与阔叶林群落林分密度较小、平均枝下高较低,可能是导致其林下植物多样性较差的重要原因。

(3)针阔混交林群落、阔叶林群落林下植物多样性较差,可考虑适当增大林分密度以提高物种多样性。由于阔叶林群落林分发育尚未成熟,其林下植物多样性水平可能还未达到群落最佳水平,因此阔叶林群落林下植物多样性较差的结果具有一定局限性,还需通过后续调查和研究进一步探索。

参考文献:

- [1] 郭文月, 沈文星. 森林植物物种多样性价值形成机理及评价方法[J]. 世界林业研究, 2020, **33**(4): 118-122.
GUO W Y, SHEN W X. Value formation mechanism and evaluation method of forest plant species diversity[J]. *World Forestry Research*, 2020, **33**(4): 118-122.
- [2] GILLIAM F S. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems[J]. *BioScience*, 2007, **57**(10): 845-858.
- [3] 谭许脉, 张 文, 肖 纳, 等. 杉木林改造成乡土阔叶林对林下植物物种组成和多样性的影响[J]. 生态学报, 2022, **42**(7): 2 931-2 942.
TAN X M, ZHANG W, XIAO N, *et al.* Effects of understory plant species composition and diversity under transforming Chinese fir into precious indigenous broadleaf plantations[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, **42**(7): 2 931-2 942.
- [4] 周润惠, 唐永彬, 王 敏, 等. 威远不同年龄桉树人工林林下物种多样性和土壤理化性质[J]. 应用与环境生物学报, 2021, **27**(3): 742-748.
ZHOU R H, TANG Y B, WANG M, *et al.* Species diversity and soil physicochemical properties at *Eucalyptus robusta* plantations of different ages in Weiyuan[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2021, **27**(3): 742-748.
- [5] 翁昌露, 张田田, 巫东豪, 等. 古田山 10 种主要森林群落类型的 α 和 β 多样性格局及影响因素[J]. 生物多样性, 2019, **27**(1): 33-41.
WENG C L, ZHANG T T, WU D H, *et al.* Drivers and patterns of α -and β -diversity in ten main forest community types in Gutianshan, Eastern China [J]. *Biodiversity Science*, 2019, **27**(1): 33-41.
- [6] 张 静, 陈志林, 侯晓巍, 等. 三江源区祁连圆柏群落物种多样性沿海拔梯度的变化格局[J]. 西北植物学报, 2020, **40**(10): 1 759-1 767.
ZHANG J, CHEN Z L, HOU X W, *et al.* Species diversity of *Juniperus przewalskii* community in three river headwater along altitude gradient[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, **40**(10): 1 759-1 767.
- [7] WANG H, ZHANG M T, NAN H W. Abiotic and biotic drivers of species diversity in understory layers of cold temperate coniferous forests in North China[J]. *Journal of Forestry Research*, 2019, **30**(6): 2 213-2 225.
- [8] 谭一波, 申文辉, 付 孜, 等. 环境因子对桂西南蚬木林下植被物种多样性变异的解释[J]. 生物多样性, 2019, **27**(9): 970-983.
TAN Y B, SHEN W H, FU Z, *et al.* Effect of environmental factors on understory species diversity in Southwest Guangxi *Excentrodendron tonkinense* forests[J]. *Biodiversity Science*, 2019, **27**(9): 970-983.
- [9] 庞圣江, 张 培, 贾宏炎, 等. 不同造林模式对桉树人工林林下植物物种多样性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2020, **48**(9): 44-52.
PANG S J, ZHANG P, JIA H Y, *et al.* Effects of different afforestation modes on diversity of undergrowth plants in *Eucalyptus* plantations[J]. *Journal of Northwest A&F University* (Natural Science Edition), 2020, **48**(9): 44-52.
- [10] 范 川, 李贤伟, 张 健, 等. 柏木低效林不同改造模式土壤抗冲性能[J]. 水土保持学报, 2013, **27**(1): 76-81.
FAN C, LI X W, ZHANG J, *et al.* Soil anti-scourability under different reconstructing patterns in low efficiency stands of *Cupressus funebris*[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2013, **27**(1): 76-81.
- [11] BARBIER S, GOSSELIN F, BALANDIER P. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved-a critical review for temperate and boreal forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 2008, **254**(1): 1-15.
- [12] DE GROOTE S R E, VAN SCHROJENSTEIN LANTMAN I M, SERCU B K, *et al.* Tree species identity outweighs the effects of tree species diversity and forest fragmentation on under storey diversity and composition[J]. *Plant Ecology and Evolution*, 2017, **150**(3): 229-239.
- [13] 胡文杰, 潘 磊, 雷静品, 等. 三峡库区马尾松(*Pinus massoniana*)林林分结构特征对灌木层物种多样性的影响[J]. 生态环境学报, 2019, **28**(7): 1 332-1 340.
HU W J, PAN L, LEI J P, *et al.* Effects of forest stand structure characteristics on shrub species diversity in *Pinus massoniana* forest in Three Gorges Reservoir area[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2019, **28**(7): 1 332-1 340.
- [14] 闫东锋, 贺 文, 杨喜田. 栓皮栎人工林灌木层植物多样性的空间分布及其与光环境的关系[J]. 应用生态学报, 2020, **31**(11): 3 605-3 613.
YAN D F, HE W, YANG X T. Spatial distribution of plant diversity in shrub layer of *Quercus variabilis* plantation and its relationship with light environment[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, **31**(11): 3 605-3 613.
- [15] 王 莉, 林 莎, 李远航, 等. 青海大通典型林分冠层结构与林下植被物种多样性关系研究[J]. 西北植物学报, 2019, **39**(3): 524-533.
WANG L, LIN S, LI Y H, *et al.* Relationship between typical canopy structure and understory vegetation diversity in Datong, Qinghai [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, **39**(3): 524-533.
- [16] 李婷婷, 鱼舜尧, 吴傲森, 等. 林分因子对云顶山不同人工林林下植物多样性的影响[J]. 西北植物学报, 2019, **39**(8): 1 463-1 471.
LI T T, YU S Y, WU A M, *et al.* Effects of stand factors on understory species diversity of different plantations in Yunding Mountain[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, **39**(8): 1 463-1 471.
- [17] 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): 2 869-2 879.
ZHU Y J, YANG X H, SHI Z J, *et al.* The influence of

stand factors on species diversity of herb layer in Zhangbei Poplar plantations[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, **37**(10): 2 869-2 879.

[18] 陈 笑, 李远航, 左亚凡, 等. 林分特征和土壤养分对林下草本物种多样性的影响[J]. *西北植物学报*, 2022, **42**(8): 1 396-1 407.

CHEN X, LI Y H, ZUO Y F, *et al.* Effects of stand characteristics and soil nutrient characteristics on herbaceous diversity[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, **42**(8): 1 396-1 407.

[19] 张 林, 齐 实, 周 飘, 等. 北京山区侧柏林下草本植物多样性的影响因素分析[J]. *草地学报*, 2022, **30**(8): 2 199-2 206.

ZHANG L, QI S, ZHOU P, *et al.* Analysis of influencing factors on the understory herbaceous plant diversity of *Platy-cladus orientalis* forest in Beijing mountainous areas[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, **30**(8): 2 199-2 206.

[20] 周润惠, 王 敏, 李 洁, 等. 桉树人工林灌草层物种多样性和群落结构的动态特征[J]. *四川农业大学学报*, 2020, **38**(4): 430-438.

ZHOU R H, WANG M, LI J, *et al.* Dynamic characteristics of species diversity and community structure in the shrub and herb layers of *Eucalyptus robusta* plantation[J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2020, **38**(4): 430-438.

[21] 苏天成, 王姚瑶, 向 琳, 等. 营林措施对成都绕城高速路域杨树人工林群落结构和物种多样性的影响[J]. *应用与环境生物学报*, 2022, **28**(5): 1 144-1 150.

SU T C, WANG Y Y, XIANG L, *et al.* Effects of forest management on community structure and species diversity in *Poplar* plantations of the Chengdu ring expressway area[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2022, **28**(5): 1 144-1 150.

[22] 陈聪琳, 孙一森, 龚利梅, 等. 不同密度路域巨桉人工林群落结构和物种多样性[J]. *森林与环境学报*, 2022, **42**(1): 20-28.

CHEN C L, SUN Y M, GONG L M, *et al.* Community structure and species diversity of *Eucalyptus grandis* plantations with different stand densities in road area[J]. *Journal of Forest and Environment*, 2022, **42**(1): 20-28.

[23] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 等. 植物群落清查的主要内容和、方法和技术规范[J]. *生物多样性*, 2009, **17**(6): 533-548.

FANG J Y, WANG X P, SHEN Z H, *et al.* Methods and protocols for plant community inventory[J]. *Biodiversity Science*, 2009, **17**(6): 533-548.

[24] 刘江丽, 吕 倩, 刘俊杰, 等. 林窗尺度对马尾松人工林林下灌草层优势种生态位的早期影响[J]. *西北植物学报*, 2022, **42**(2): 312-325.

LIU J L, LÜ Q, LIU J J, *et al.* Early effect of forest gap size on niche of dominant species in shrub and herb layers under *Pinus massoniana* plantation[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, **42**(2): 312-325.

[25] 李婷婷, 唐永彬, 周润惠, 等. 云顶山不同人工林林下植物多样性及其与土壤理化性质的关系[J]. *生态学报*, 2021, **41**(3): 1 168-1 177.

LI T T, TANG Y B, ZHOU R H, *et al.* Understory plant diversity and its relationship with soil physicochemical properties in different plantations in Yunding Mountain[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(3): 1 168-1 177.

[26] 王昭懿, 王灵军, 田晓龙, 等. 黔西北地区不同杜鹃灌丛群落特征和物种多样性[J]. *生态学报*, 2023, **43**(2): 693-701.

WANG Z Y, WANG L J, TIAN X L, *et al.* Characteristics and species diversity of different *Rhododendron* shrub communities in northwest Guizhou[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, **43**(2): 693-701.

[27] 段文军, 李 达, 李 冲. 5 种不同林龄尾巨桉人工林林下植物多样性及其影响因素分析[J]. *生态环境学报*, 2022, **31**(5): 857-864.

DUAN W J, LI D, LI C. Comparison and determinant factors analysis of understory plant diversity of 5 different ages *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* plantation[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2022, **31**(5): 857-864.

[28] 吴 茜, 傅 红, 郝建锋, 等. 林分密度对云顶山柏木人工林林下植物优势种群生态位的影响[J]. *西北植物学报*, 2023, **43**(3): 491-502.

WU Q, FU H, HAO J F, *et al.* Effects of stand density on the niche of dominant populations of understory plants in *Cupressus funebris* plantation of Yunding Mountain[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, **43**(3): 491-502.

[29] REN B, XIE Y H, LI Y Z. Understory floristic diversity in poplar plantations in the Dongting Lake Wetlands, China[J]. *Wetlands*, 2020, **40**(5): 1 549-1 560.

[30] 张勇强, 李智超, 厚凌宇, 等. 林分密度对杉木人工林下物种多样性和土壤养分的影响[J]. *土壤学报*, 2020, **57**(1): 239-250.

ZHANG Y Q, LI Z C, HOU L Y, *et al.* Effects of stand density on understory species diversity and soil nutrients in Chinese Fir plantation[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2020, **57**(1): 239-250.

[31] 金 锁, 毕浩杰, 刘 佳, 等. 林分密度对云顶山柏木人工林群落结构和物种多样性的影响[J]. *北京林业大学学报*, 2020, **42**(1): 10-17.

JIN S, BI H J, LIU J, *et al.* Effects of stand density on community structure and species diversity of *Cupressus funebris* plantation in Yunding Mountain, southwestern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2020, **42**(1): 10-17.

(编辑:潘新社)