

DOI: 10.5846/stxb202102060383

谭许脉, 张文, 肖纳, 莫雪青, 高冠女, 尤业明, 明安刚, 黄雪蔓. 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. 生态学报, 2022, 42(7): 2931-2942.

Tan X M, Zhang W, Xiao N, Mo X Q, Gao G N, You Y M, Ming A G, Huang X M. Effects of understory plant species composition and diversity under transforming Chinese fir into precious indigenous broadleaf plantations. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(7): 2931-2942.

# 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

谭许脉<sup>1</sup>, 张 文<sup>1</sup>, 肖 纳<sup>1</sup>, 莫雪青<sup>1</sup>, 高冠女<sup>1</sup>, 尤业明<sup>1,3</sup>, 明安刚<sup>2,3</sup>, 黄雪蔓<sup>1,3,\*</sup>

1 广西大学林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530004

2 中国林业科学研究院热带林业实验中心, 凭祥 532600

3 广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站, 凭祥 532600

**摘要:** 把杉木林改造成乡土阔叶林, 不仅能提供高价值木材, 而且能够提升生态系统服务功能, 是我国目前改造退化针叶林最常见的经营模式之一, 但这些改变对其林下植物物种组成和多样性的影响及机制我们尚知之甚少。以南亚热带杉木林采伐迹地上重新种植的杉木林、红锥林和米老排林为研究对象, 调查研究其灌木层和草本层植物物种组成和多样性, 结果表明: (1) 和杉木林相比, 改造后的红锥林和米老排林灌木层的植物物种丰富度和多样性均呈极显著降低 ( $P < 0.01$ ), 但其草本层植物只有物种丰富度极显著降低 ( $P < 0.01$ ), 多样性均无显著变化 ( $P > 0.05$ ); (2) 主成分分析 (PCA) 表明改造后的林分灌木层和草本层的植物物种组成发生明显的变化, 冗余分析 (RDA) 确定导致林分灌木层植物物种组成发生变化的主要原因是杉木林改造成红锥林和米老排林后的冠层透光率、土壤碳氮比、土壤含水量和凋落物碳氮比的显著变化, 而冠层透光率和土壤碳氮比的显著变化是导致其林下草本层植物物种组成发生明显变异的主要因子; (3) 方差分解结果显示微地形、乔木特性和土壤理化性质的独立效应对灌木层和草本层植物物种组成的影响高于它们的交互效应。该研究为科学经营管理人工林和提高人工林生态系统多功能性提供科学依据。

**关键词:** 物种多样性; 杉木人工林; 乡土树种; 林下植物; 南亚热带

## Effects of understory plant species composition and diversity under transforming Chinese fir into precious indigenous broadleaf plantations

TAN Xumai<sup>1</sup>, ZHANG Wen<sup>1</sup>, XIAO Na<sup>1</sup>, MO Xueqing<sup>1</sup>, GAO Guannv<sup>1</sup>, YOU Yeming<sup>1,3</sup>, MING Angang<sup>2,3</sup>, HUANG Xueman<sup>1,3,\*</sup>

1 Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China

2 Experiment Center of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Pingxiang 532600, China

3 Guangxi Youyiguang Forest Ecosystem National Research Station, Pingxiang 532600, China

**Abstract:** Transforming Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.) forest into precious indigenous broadleaf forest can not only provide high-value wood, but also enhance ecosystem service function, which is one of the most promising management measures of transforming the degraded coniferous forest in China. These transformations can alter the canopy structure community and the physicochemical properties of soil which caused by the quantity and quality of the litterfall. However, the impacts and mechanisms of broadleaf transformation on the species composition and diversity of undergrowth plant are still poorly understood. In this research, the replanted Chinese fir forest, *Castanopsis hystrix* forest

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31960240, 31560201); 广西自然科学基金面上项目 (2019GXNSFAA185023)

收稿日期: 2021-02-06; 采用日期: 2021-08-16

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huangxm168168@163.com

and *Mytilaria laosensis* forest on the cutting-blank of the Chinese fir forest in south subtropics of China were studied. And its plant species composition and diversity in the shrub and herb layers were investigated. Our observations confirm that: (1) compared with Chinese fir, the richness and diversity of plant species in shrub layer of reconstructive *C. hystrix* forest and *M. laosensis* forest were extremely significant declined ( $P < 0.01$ ), while only the richness in herb layer extreme decreased significantly ( $P < 0.01$ ), and the diversity of the three forest types did not change distinctly ( $P > 0.05$ ). (2) Principal component analysis (PCA) showed that the composition of plant species in the shrub layer and herb layer of the transformed stand changed significantly. Redundancy analysis (RDA) determined that the main reason for the changes of the plant species composition in shrub layer was the obvious change of the canopy light transmittance, C/N ratio of soil, soil water content and C/N ratio of litterfall after the transformation of Chinese fir forest into *C. hystrix* forest and *M. laosensis* forest. The marked changes of canopy light transmittance and C/N ratio of soil were the main factors which led to the significant variation of plant species composition in the herbaceous layer under the forest types. (3) The variance partitioning showed that the independent effects of microtopography, tree features and soil physical-chemical proprieties had higher effects on plant species composition of shrub layer and herb layer than their interaction effects. Therefore, it is important to adjust the density and improve the canopy structure of the forests appropriately, and ultimately provide more opportunities for the invasion, settlement, reproduction and regeneration of more understory plant species when transforming Chinese fir into precious indigenous broadleaf forest. This study provides scientific basis for the operating management and improving of the multi-functional ecosystem of the plantation forests in subtropical China.

**Key Words:** species diversity; *C. lanceolata* plantation; indigenous tree species; undergrowth vegetation; south subtropics

杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook)由于生长快、抗虫性强和材质优良等特点,在我国亚热带地区有悠久的广泛种植历史,是我国特有的优良针叶树种,也是我国重要的森林资源之一<sup>[1]</sup>。根据数据统计结果显示,杉木在中国的种植面积已超过 1000 万  $\text{hm}^2$ ,约占我国人工林总面积的 26.5%和世界人工林总面积的 5%<sup>[2-6]</sup>,为我国经济的发展和满足人们对木材的迫切需求作出了巨大贡献。然而,有研究发现长期的杉木纯林种植,尤其是连栽经营极易产生土壤酸化、持水能力下降、肥力急剧退化和病虫害增加等一系列生态环境问题,最终导致杉木人工林的生产力严重下降<sup>[7-10]</sup>。

随着改革开放的深入,我国经济得到了飞速发展,人们生活水平得到了极大提升,加大了社会对中、高档珍贵木材的需求。但由于长期的大量肆意砍伐,导致天然的珍贵阔叶林资源锐减,我国每年需要花费大量的外汇从东南亚、非洲和美洲等地进口大径级珍贵的阔叶材来满足社会的需求<sup>[11-13]</sup>。因此,在我国非常适合珍贵阔叶树种生长的亚热带地区,越来越多的杉木林被改造成乡土阔叶树种,这不仅能够提供高价值木材满足社会的需求和增强我国木材产品在国际上的竞争力,而且能够提升生态系统服务功能,包括改善土壤质量和增加森林生物多样性等<sup>[14-15]</sup>。红锥(*Castanopsis hystrix* Miq.)和米老排(*Mytilaria laosensis* Lec.)这两种乡土阔叶树种不仅材质优良,也有着发达的根系和丰富的林下凋落物,对于涵养水源、改善土壤肥力和防止水土流失等方面均具有重要作用,是目前亚热带地区杉木林改造中最为常用的经济用材树种<sup>[16]</sup>。

林下植被是保证人工林生物多样性和生态功能可持续性的重要指标之一<sup>[17-20]</sup>,在人工林可持续经营发展中有着至关重要的作用,譬如在维持生态系统结构和功能的完整、促进系统物质循环和能量流动、涵养水源、保持水土、促进种子萌发和幼苗生长等方面均起着重要作用<sup>[20]</sup>,保护林下植被是维持其生态系统多功能性的重要手段之一。了解并掌握人工林的经营和管理措施对林下植物群落的物种组成和多样性的影响,将在一定程度上有助于填补人工林树种单一化种植的缺陷,有利于维持人工林生态系统的稳定和减缓土壤肥力的衰退。杉木林改造成红锥林和米老排林,不仅改变了群落的冠层结构,而且其凋落物数量和质量的改变也将对土壤的理化性质产生不同程度的影响<sup>[21]</sup>,但这些改变对人工林林下灌木层和草本层植物物种组成及其多样性的影响及其机制我们还知之甚少。本研究对在亚热带杉木林采伐迹地上重新种植的杉木林、红锥林和

米老排林的林下植被进行调查研究,以探明杉木林改造成乡土阔叶树种后其林下灌木层和草本层植物物种组成和多样性的变化及其主要影响因素,为科学经营管理人工林和提高人工林生态系统多功能性提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域及样地概况

调查研究选在广西壮族自治区凭祥市广西友谊关森林生态系统定位观测研究站(106°51' E—106°53' E, 22°02' N—22°04' N)内开展。由于受海洋季风和大陆季风双重作用的影响,该区域属于典型的亚热带季风气候,其特点是夏季高温多雨,冬季温暖少雨;年均温约 21℃,年均降雨量约为 1400 mm,年均蒸发量约为 1300 mm,相对湿度约为 82%。其地形以山地丘陵为主,土壤类型以花岗岩风化后形成的红壤为主<sup>[22]</sup>。

本研究选取在 1991 年皆伐的杉木林迹地上重新种植的杉木林(对照,CK)、红锥林和米老排林作为研究对象,每个树种分别构建 5 块 20 m×20 m 的独立标准样地,同种林分的每块样地之间距离不少于 200 m。在造林初期进行间伐抚育,之后没有再进行人工干扰,林下植被发育充分。

### 1.2 样地调查和样品采集分析

于 2014 年 7 月对研究样地内的植物群落进行全面调查。将每块 20 m×20 m 的样地划分为 4 个 10 m×10 m 样方,调查并记录每个样方内乔木的胸径、树高和冠幅等;在 10 m×10 m 样方的左下角设置一个 5 m×5 m 的小样方,并按照植物多样性调查方法,记录每个小样方灌木层和草本层植物的种名、高度、株数和盖度等。采用森林罗盘仪(DQL-1B)测定样地的坡向和坡度,采用 GPS 测定样地的经、纬度和海拔,样地乔木层的冠层透射系数采用冠层图像分析仪(CI-110)进行测定。在 4 个 10 m×10 m 样方中随机选择其中 3 个,在其右下角分别设置 2 m×2 m 的小样方收集凋落物,置于烘箱中烘干(65℃)至恒重并采用 Vario EL III 元素分析仪测定其 C、N 含量。

在每个 20 m×20 m 样地内,以距离样地中心 5 m,在 0、45、90、135、180、225、270、315°方向上分别布设 8 个采样点,用土钻(内径=5 cm)采集深度为 0—10 cm 的土壤样品,每个样地的土壤样品充分混匀后挑去石头和植物残体等杂质,自然风干后分别过 2 mm 和 0.149 mm 筛用于土壤理化性质的测定。采用 Vario ELIII 元素分析仪测定土壤的碳、氮含量,土壤容重用环刀法进行测定,土壤 pH 值、全钾、全磷和有效磷等的分析测定方法参照《土壤农化分析》进行<sup>[23]</sup>。样地的基本信息统计如表 1 所示。

### 1.3 数据分析

采用相对重要值(IV)反映林下灌木层和草本层植物物种在其相应群落中的地位和优势,其计算公式如下:

$$IV = (\text{相对多度} + \text{相对盖度} + \text{相对频度}) / 3 \quad (1)$$

采用物种丰富度(S)、Shannon-Wiener 指数(H)、Simpson 优势度指数(D)和 Pielou 均匀度指数( $J_{sw}$ )研究不同样地灌木层和草本层植物物种丰富度和  $\alpha$  多样性的变化情况,其中:

$$S = N_s \quad (2)$$

式中, $N_s$  表示样方内物种总数

$$H = - \sum_{i=1}^S (P_i \ln P_i) \quad (3)$$

式中, $P_i$  表示第  $i$  个种的多度比例,即  $P_i = \frac{N_i}{N_0}$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S (P_i)^2 \quad (4)$$

$$J_{sw} = H / \ln S \quad (5)$$

采用  $\beta$  多样性指数描述不同环境梯度下灌木层和草本层物种多样性的变化,Whittaker  $\beta$  多样性指数:

$$B = \frac{S}{A} - 1 \quad (6)$$

式中,  $S$  是研究系统中所记录到的总物种数,  $A$  为环境梯度上(样方)所发现物种的平均数。

表 1 试验样地的基本概况(平均值±标准误)

Table 1 General situations of experimental plots (mean ± standard error)

环境因子 Environmental factors	杉木林 <i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook	红锥林 <i>Castanopsis hystrix</i> Miq.	米老排林 <i>Mytilaria laosensis</i> Lec.
坡度 Slope/%	68.89±4.74a	64.83±4.65a	63.50±5.42a
坡位 SP	下坡	下坡	下坡
坡向指数 $Trasp$	0.41±0.16a	0.63±0.46a	0.42±0.24a
林分密度* SD/(株/hm <sup>2</sup> )	832.00±11a	773.00±10b	467.00±17c
胸径* DBH/cm	18.76±0.88b	19.53±3.12ab	25.57±1.24a
树高 Hight/m	14.00±0.69b	16.10±2.47b	20.40±1.85a
冠层透光率* CT	0.50±0.02a	0.29±0.04b	0.16±0.03c
凋落物碳氮比 C/N <sub>LF</sub>	47.46±3.23a	29.22±0.88b	35.82±3.74b
土壤容重 BD/(g/cm <sup>3</sup> )	1.19±0.05a	1.08±0.08a	1.25±0.07a
土壤含水量 SM/%	40.38±1.79b	39.74±1.79b	48.48±1.69a
土壤有机碳* SOC/(g/kg)	22.80±1.74b	32.17±1.81a	34.62±2.93a
土壤全氮* TN/(g/kg)	1.45±0.07b	1.77±0.08a	1.93±0.13a
土壤碳氮比* C/N <sub>soil</sub>	14.78±0.11b	18.13±0.33a	18.59±0.54a
土壤全磷* TP/(g/kg)	0.32±0.01a	0.24±0.02b	0.23±0.02b
有效磷* AP/(mg/kg)	6.98±0.44b	11.83±1.54a	8.71±0.51ab
土壤全钾 TK/(g/kg)	3.29±1.41a	1.14±0.19a	1.54±0.31a
pH 值*	4.58±0.05a	4.37±0.12b	4.50±0.04a

\* 代表引自 You 等(2020)<sup>[24]</sup>; SP: 坡位 slope position; SD: 林分密度 stand density; DBH: diameter at breast height; CT: canopy transmittance; C/N<sub>LF</sub>: 凋落物碳/氮比 C/N ratio of litterfall; BD: 土壤容重 bulk density; SM: 土壤含水量 soil moisture; SOC: 土壤有机碳 soil organic carbon; TN: 全氮 total nitrogen; C/N<sub>soil</sub>: 土壤碳/氮比 C/N ratio of soil; TP: 土壤全磷 total phosphorus; AP: 有效磷 available phosphorus; TK: 土壤全钾 total kalium; 同一行不同小写字母代表差异显著 ( $P < 0.05$ )

运用 SPSS 17.0 软件的单因素方差分析 (one-way ANOVA) 分别检验不同林分之间灌木层和草本层植物的物种丰富度、Shannon-Wiener 指数、Simpson 优势度指数、Pielou 均匀度指数和 Whittaker  $\beta$  多样性指数的差异性 ( $\alpha = 0.05$ )。

在本研究中,把实验获得的 17 个环境因子归为 3 类,包括微地形:坡向、坡位、坡度;乔木特性:林分密度 (SD)、胸高断面积 (BA)、冠层透光率 (TC)、凋落物量 (LF) 和凋落物碳氮比 (C/N<sub>LF</sub>);土壤理化性质:pH 值、土壤容重 (BD)、土壤含水率 (SM%)、土壤有机碳 (SOC)、总氮 (TN)、土壤碳氮比 (C/N<sub>soil</sub>)、全钾 (TK)、全磷 (TP)、有效磷 (AP)。不同的植物在生长过程中除了受其生物学特性的影响外,外部环境(如:土壤理化性质)也是重要的影响因素,因此,植物群落的物种组成可能会随着土壤养分种类和含量的变化而发生改变,土壤理化性质与植物群落多样性之间存在密切的关系<sup>[21]</sup>。

用主成分分析 (Principal component analysis, PCA) 分别比较杉木林改造成红锥林和米老排林后其灌木层和草本层植物物种组成的分异程度;采用冗余分析 (Redundancy analysis) 确定影响研究样地灌木层和草本层植物物种组成的最主要环境因子。分别采用灌木层和草本层的重要值作为物种数据,其中灌木层物种数据矩阵为 15(样方数) × 75(物种数),草本层物种数据矩阵为 15(样方数) × 31(物种数)。在环境变量进入 RDA 分析之前需经过转换和量化,其中坡向的转换采用将罗盘测定的 0—360° 之间的方位角转换为 0—1 之间的数值 (transformation of aspect, TRASP)。转换公式如下:

$$TRASP = \{1 - \cos[(\pi/180)(\text{aspect} - 30)]\} / 2 \quad (7)$$

式中,TRASP 为坡向指数,aspect 为罗盘测得的坡向方位角度<sup>[25]</sup>。而对于样地的坡位,上、中、下坡分别采用

1、2、3 进行赋值<sup>[26]</sup>。

以上 PCA 和 RDA 分析均在 CANOCO for Windows 4.5 软件上进行。

运用“Vegan”数据包里的“Varpart”功能对影响灌木层和草本层物种组成的微地形、乔木层特性和土壤理化性质 3 类生境因子进行方差分解 (Variation partitioning), 该程序在 R 3.01 (R-Development Core Team 2009) 上运行, 所有分析的数据均经过海灵格 (Hellinger) 转换。运用韦恩图显示各类生境因子的独立效应和它们之间的交互效应, 图中的数字代表各类生境因子的独立效应或交互效应对灌木层或草本层物种组成的解释率<sup>[27]</sup>。

## 2 结果分析

### 2.1 杉木林改造成红锥和米老排林后对其灌木层和草本层植被特征和物种多样性的影响

由表 2 可知, 杉木林改造成红锥林和米老排林 23 年后, 林下植物的总物种数分别降低了 47.43% 和 52.56%, 灌木层和草本层的主要植被物种也发生了明显变化。在杉木林中, 其灌木层以水东哥、紫麻、杉木幼树(苗)、山蒟和玉叶金花为主; 而改造后, 红锥林的灌木层以红锥幼树(苗)、杉木幼树(苗)、九节、酸藤子和琴叶榕为主, 米老排林的灌木层以米老排幼树(苗)、杉木幼树(苗)、红锥幼树(苗)、粗叶榕和单叶省藤为主。在草本层, 杉木林以金毛狗、蔓生莠竹、东方乌毛蕨、扇叶铁线蕨和红马蹄草为主; 而红锥林以扇叶铁线蕨、金毛狗、淡竹叶、深绿卷柏和高秆珍珠茅为主, 米老排林以扇叶铁线蕨、铁芒萁、金毛狗、东方乌毛蕨和淡竹叶为主。

表 2 不同人工林类型林下的主要植被特征

Table 2 Dominant understory vegetation characteristics of different plantation types

林分类型 Plantation types	群落层次 Community layer	总物种数 Total number	科 Family	属 Genus	主要林下植物 Dominant understory vegetation
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook	灌木层	51	30	42	水东哥 <i>Saurauia tristyla</i> DC. 紫麻 <i>Oreocnide frutescens</i> (Thunb.) Miq. 杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook. 山蒟 <i>Piper hancei</i> Maxim. 玉叶金花 <i>Mussaenda pubescens</i> Ait. f. 金毛狗 <i>Cibotium barometz</i> (L.) J. Sm. 蔓生莠竹 <i>Microstegium vagans</i> (Nees) A. Camus
	草本层	27	18	25	东方乌毛蕨 <i>Blechnum orientale</i> L. 扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i> L. 红马蹄草 <i>Hydrocotyle nepalensis</i> Hk. 红锥 <i>Castanopsis hystrix</i> Miq. 杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook.
红锥 <i>Castanopsis hystrix</i> Miq.	灌木层	26	16	22	九节 <i>Psychotria rubra</i> (Lour.) Poir. 酸藤子 <i>Embelia laeta</i> (L.) Mez 琴叶榕 <i>Ficus pandurata</i> Hance 扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i> L.
	草本层	15	11	15	金毛狗 <i>Cibotium barometz</i> (L.) J. Sm. 淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i> 深绿卷柏 <i>Selaginella doederleinii</i> Hieron. 高秆珍珠茅 <i>Scleria elata</i> Thw. 米老排 <i>Mytilaria laosensis</i> Lec.
米老排 <i>Mytilaria laosensis</i> Lec.	灌木层	23	18	21	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook. 红锥 <i>Castanopsis hystrix</i> Miq. 粗叶榕 <i>Ficus hirta</i> Vahl 单叶省藤 <i>Calamus simplicifolius</i> C. F. Wei 扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i> L.
	草本层	14	9	13	铁芒萁 <i>Dicranopteris linearis</i> (Burm.) Underw. 金毛狗 <i>Cibotium barometz</i> (L.) J. Sm. 东方乌毛蕨 <i>Blechnum orientale</i> L. 淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i>

林下植物物种多样性指数研究结果如图 1 所示,与杉木林相比,改造后的红锥林和米老排林的灌木层植物物种丰富度分别极显著降低了 64.55% 和 61.82% ( $P < 0.01$ ), Shannon-Wiener 指数分别极显著降低了 73.51% 和 63.53% ( $P < 0.001$ ), Simpson 优势度指数分别极显著降低了 70.07% 和 54.10% ( $P < 0.001$ ), Pielou 均匀度指数分别极显著降低了 63.43% 和 48.31% (图 1), Whittaker  $\beta$  多样性指数分别极显著增加了 3.20 倍和 2.68 倍; 改造后的红锥林和米老排林的草本层植物物种丰富度分别极显著降低了 53.62% 和 55.07% ( $P < 0.001$ ), 但 Shannon-Wiener 指数、Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度指数均无显著变化 ( $P > 0.05$ ), 而 Whittaker  $\beta$  多样性指数分别极显著增加了 2.51 倍和 2.47 倍 (图 1)。

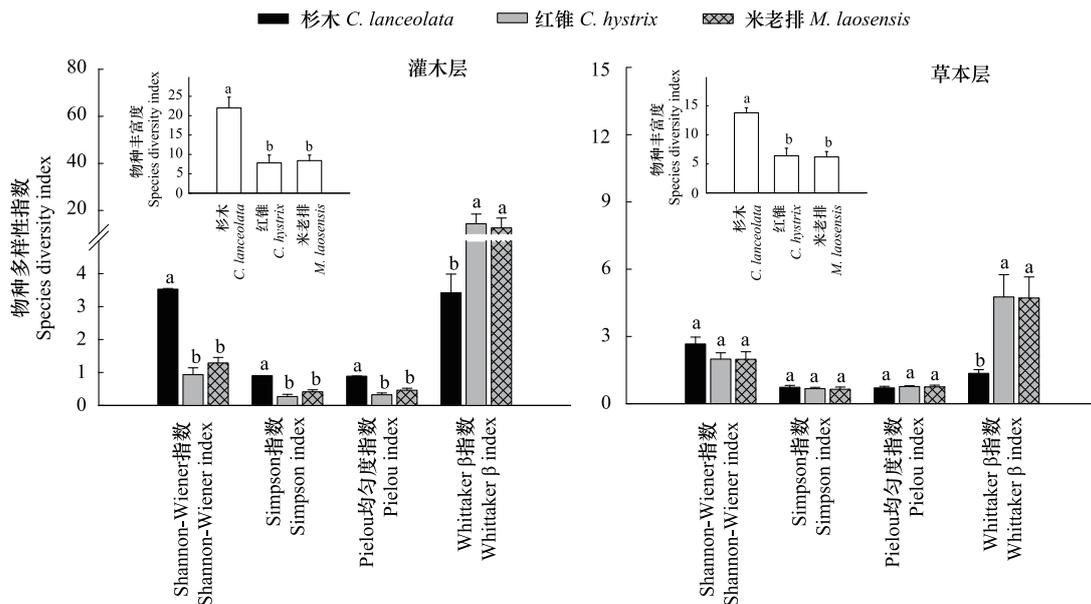


图 1 杉木林改造成红锥和米老排林后灌木层和草本层植物物种丰富度与多样性的变化(平均值 $\pm$ 标准误,  $n=5$ )

Fig.1 The plant species richness and diversity in shrub layer and herb layer varying under transforming *C. lanceolata* plantations into *C. hystrix* and *M. laosensis* plantations (Values are mean  $\pm$  SE,  $n=5$ )  
不同小写字母代表差异显著 ( $P < 0.05$ )

## 2.2 杉木林改造成红锥和米老排林后对灌木层和草本层植物物种组成的影响

对杉木人工林改造成红锥和米老排林 23 年后的灌木层和草本层植物物种的重要值进行主成分分析 (PCA), 结果表明: 在灌木层 (图 2), 第一主轴 (PCA1) 和第二主轴 (PCA2) 分别解释其植物物种组成变异的 54.2% 和 30.0%, 其中 PCA1 将红锥林与杉木林和米老排林完全区分开来, PCA2 又显见的将杉木林与红锥林和米老排林完全区分开来; 在草本层 (图 2), PCA1 和 PCA2 分别解释了林下草本层植物物种组成变异的 29.4% 与 24.6%, 其中 PCA2 完全把杉木林与红锥林和米老排林区分开。这些结果表明杉木人工林进行阔叶化改造后, 其林下灌木层和草本层的植物物种组成均发生了明显改变, 而灌木层的变异程度要大于草本层。

## 2.3 杉木林改造成红锥和米老排林后灌木层和草本层植物物种组成和环境因子之间的关系

杉木人工林改造成乡土阔叶树种红锥和米老排后, 林下植物物种组成发生了明显的变化。进一步通过对其林下植物物种组成和环境因子之间的关系进行冗余分析 (RDA), 结果表明: 在灌木层, 对实验获得的 17 个环境因子进行蒙特卡洛检验预选, 确定冠层透光率、土壤含水量、凋落物碳氮比、土壤碳氮比和 4 个环境因子与灌木层植物物种组成显著相关 ( $P < 0.05$ ), 并被选入最后的模型分析, 最终得到冠层透光率和土壤碳氮比是影响林下灌木层植物物种组成的极显著环境因子 ( $P < 0.01$ ), 土壤含水量和凋落物碳氮比是影响林下灌木层植物物种组成的显著环境因子 ( $P < 0.05$ ) (图 3); 在草本层中, 对实验获得的 17 个生物和非生物因子进行蒙特卡洛检验预选, 确定凋落物碳氮比、土壤有机碳、土壤碳氮比、土壤含水量、冠层透光率 5 个环境因子与草本

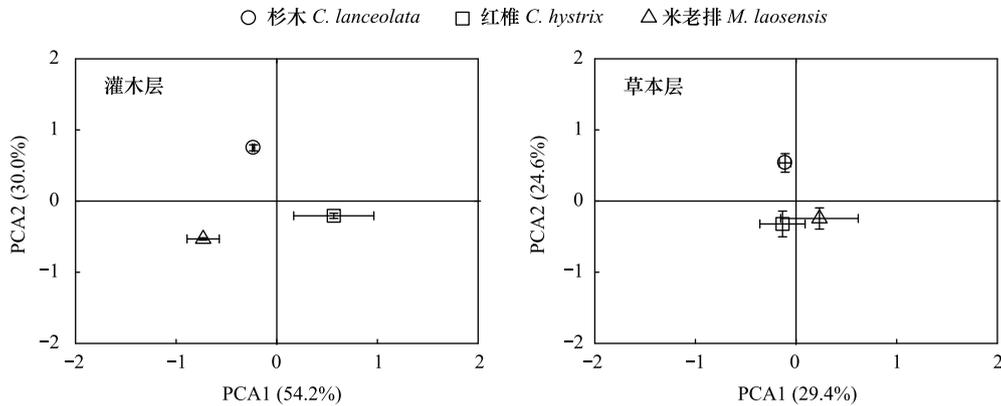


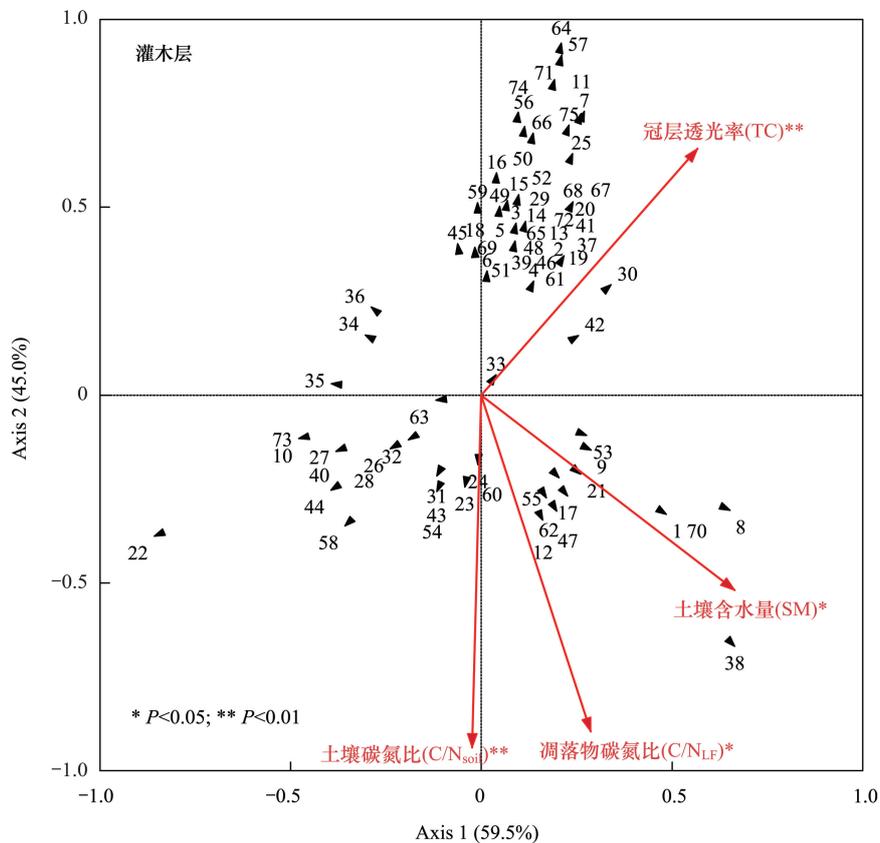
图 2 杉木人工林改造成红锥和米老排林后灌木层和草本层物种组成的主成分分析 (PCA) (平均值±标准误, n=5)

Fig.2 Principal component analysis (PCA) of species composition in shrub layer and herb layer varying under transforming *C. lanceolata* plantations into *C. hystrix* and *M. laosensis* plantations (Values are mean±SE, n=5)

层植物物种组成显著相关 ( $P < 0.05$ ), 并被选入最后的模型分析, 最终得到冠层透光率和土壤碳氮比影响林下草本层植物物种组成的显著环境因子 ( $P < 0.05$ ) (图 3)。

### 2.4 影响杉木林、红锥林和米老排林灌木层和草本层植物物种组成的生境因子变异分离

分析结果表明, 本研究所调查的三类生境因子, 包括微地形、乔木层特性和土壤理化性质的总效应 (纯效应和共同效应) 分别解释了灌木层和草本层植物物种变异的 80.9% 和 84.6% (图 4)。在灌木层, 影响其植物物种组成的因素主要来自乔木层特性的独立效应, 以及乔木特性与微地形的共同效应, 其次是土壤理化性质的独立效应, 而微地形的独立效应以及微地形、乔木层特性和土壤理化性质三类因子之间的交互作用对灌木层植物物种组成的影响较小; 在草本层, 影响其植物物种组成的因子主要来自乔木层特性和土壤理化性质的



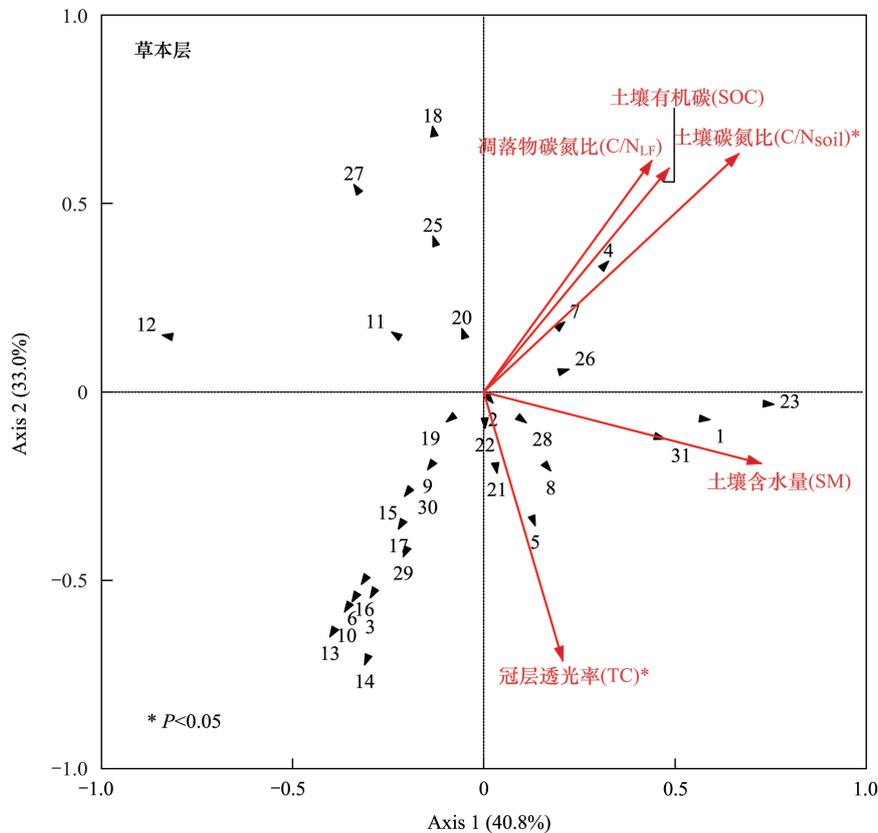


图3 杉木林、红锥林和米老排林的灌木层和草本层物种组成与主要环境因子的冗余分析(RDA)

Fig.3 Redundance analysis (RDA) ordination of shrub layer and herb layer species composition and dominant site factors in *C. lanceolata*, *C. hystrix* and *M. laosensis* plantations

TC: 冠层透光率 transmittance of canopy; SM: 土壤含水量 soil moisture;  $C/N_{LF}$ : 凋落物碳氮比 carbon to nitrogen ratio of litterfall;  $C/N_{soil}$ : 土壤碳氮比 carbon to nitrogen ratio of soil; SOC: 土壤有机碳 soil organic carbon;

(a) 灌木层(Shrub layer): 1: 菝葜 *Smilax china*; 2: 杜茎山 *Maesa japonica*; 3: 猴耳环 *Pithecellobium clypearia*; 4: 臭牡丹 *Clerodendrum bungei*; 5: 穿鞘花 *Amischotolype hispida*; 6: 厚壳树 *Ehretia thyrsoiflora*; 7: 粗糠柴 *Mallotus philippensis*; 8: 粗叶榕 *Ficus hirta*; 9: 大青 *Clerodendrum cyrtophyllum*; 10: 大沙叶 *Pavetta arenosa*; 11: 大叶榕 *Ficus virens*; 12: 单叶省藤 *Calamus simplicifolius*; 13: 当归藤 *Embelia parviflora*; 14: 地桃花 *Urena lobate*; 15: 毒根斑鸠菊 *Vernonia cumingiana*; 16: 杜茎山 *Maesa japonica*; 17: 对叶榕 *Ficus hispida*; 18: 粪箕笃 *Stephania longa*; 19: 葛 *Pueraria lobate*; 20: 络石 *Trachelospermum jasminoides*; 21: 红藤 *Sargentodoxa cuneate*; 22: 红椎 *Castanopsis hystrix*; 23: 猴耳环 *Pithecellobium clypearia*; 24: 厚壳树 *Ehretia thyrsoiflora*; 25: 黄毛榕 *Ficus esquiroliana*; 26: 黄毛润楠 *Machilus chrysotricha*; 27: 黄毛五月茶 *Antidesma fordii*; 28: 火力楠 *Michelia macclurei*; 29: 三叉苦 *Evodia lepta*; 30: 莢蒾 *Viburnum dilatatum*; 31: 尖叶菝葜 *Smilax arisanensis*; 32: 九节 *Psychotria rubra*; 33: 兰屿肉桂 *Cinnamomum kotoense*; 34: 巴戟天 *Morinda officinalis*; 35: 罗浮柿 *Diospyros morrisiana*; 36: 络石 *Trachelospermum jasminoides*; 37: 黄毛润楠 *Machilus chrysotricha*; 38: 米老排 *Mytilaria laosensis*; 39: 木姜子 *Litsea pungens*; 40: 南方莢蒾 *Viburnum fordiae*; 41: 南酸枣 *Choerospondias axillaris*; 42: 楠藤 *Mussaenda erosa*; 43: 千年桐 *Aleurites montana*; 44: 琴叶榕 *Ficus pandurata*; 45: 三叉苦 *Lonicera japonica*; 46: 爬崖藤 *Tetrastigma planicaule*; 47: 山茶 *Camellia japonica*; 48: 构树 *Broussonetia papyrifera*; 49: 山合欢 *Albizia kalkora*; 50: 山蒟 *Piper hancei*; 51: 山乌柏 *Sapium discolor*; 52: 山芋 *Ipomoea batatas*; 53: 杉木 *Cunninghamia lanceolata*; 54: 蛇葡萄 *Ampelopsis sinica*; 55: 石岩枫 *Mallotus repandus*; 56: 薯蓣 *Dioscorea opposita*; 57: 水东哥 *Saurauia tristyla*; 58: 酸藤子 *Embelia laeta*; 59: 藤构 *Broussonetia kaempferi*; 60: 王老吉 *Ilex rotunda*; 61: 乌莓 *Cayratia japonica*; 62: 五月茶 *Antidesma bunius*; 63: 五指牛奶 *Ficussimplicissima*; 64: 细圆藤 *Pericampylus glaucus*; 65: 线柱苣苔 *Rhynchotechum obovatum*; 66: 小柱悬钩子 *Rubus columellaris*; 67: 鸭脚木 *Schefflera octophylla*; 68: 崖豆藤 *Millettia speciose*; 69: 盐肤木 *Rhus chinensis*; 70: 野牡丹 *Melastoma candidum*; 71: 玉叶金花 *Mussaenda pubescens*; 72: 状元红 *Osmanthus fragrans*; 73: 紫金牛 *Ardisia japonica*; 74: 紫麻 *Oreocnide frutescens*; 75: 紫珠 *Callicarpa bodinieri*;

(b) 草本层(Herb layer): 1: 白茅 *Imperata cylindrical*; 2: 半边旗 *Pteris semipinnata*; 3: 草豆蔻 *Alpinia katsumadai*; 4: 淡竹叶 *Lophatherum gracile*; 5: 东方乌毛蕨 *Blechnum orientale*; 6: 福建莲座蕨 *Angiopteris fokiensis*; 7: 高秆珍珠茅 *Scleria elata*; 8: 弓果黍 *Cyrtococcum patens*; 9: 光叶闭鞘姜 *Costus tonkinensis*; 10: 红马蹄草 *Hydrocotyle nepalensis*; 11: 虎克鳞盖蕨 *Microlepia hookeriana*; 12: 金毛狗 *Cibotium barometz*; 13: 铁芒萁 *Dicranopteris linearis*; 14: 蔓生莠竹 *Microstegium vagans*; 15: 毛麝香 *Adenosma glutinosum*; 16: 三羽新月蕨 *Pronephrium triphyllum*; 17: 山姜 *Alpinia japonica*; 18: 扇叶铁线蕨 *Adiantum flabellulatum*; 19: 深绿短肠蕨 *Allantodia viridissima*; 20: 深绿卷柏 *Selaginella doederleinii*; 21: 肾蕨 *Nephrolepis auriculata*; 22: 薯蓣 *Dioscorea oppositifolia*; 23: 铁芒萁 *Dicranopteris dichotoma*; 24: 铁线蕨 *Adiantum capillus-veneris*; 25: 团羽铁线蕨 *Adiantum capillus-junonis*; 26: 五节芒 *Miscanthus floridulus*; 27: 香附子 *Cyperus rotundus*; 28: 小花露籽草 *Ottochloa nodosa*; 29: 野芋 *Colocasia gigantean*; 30: 皱叶狗尾草 *Setariaplicata*; 31: 粽叶芦 *Thysanolaena maxima*

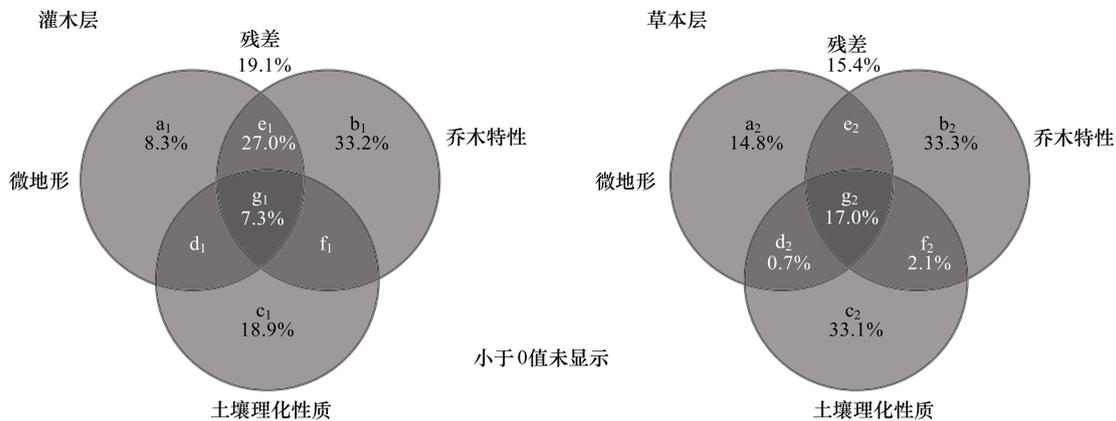


图4 影响灌木层和草本层植物物种分布的微地形、乔木层特性和土壤理化性质的方差分解分析

Fig.4 Variance partitioning of microtopography, tree characteristics and soil physicochemical properties in explaining shrub or herb species distribution

a, b 和 c 代表独立效应; d, e, f 和 g 代表交互效应

独立效应,其次是微地形、乔木层特性和土壤理化性质三类因子之间的交互作用微地形的独立效应以及微地形的独立效应,而微地形与土壤理化性质的交互作用,以及乔木层特性与土壤理化性质的交互作用对草本层植物物种组成的影响较小。

### 3 结论与讨论

林下植被作为人工林生态系统的重要组成部分,在一定程度上弥补人工林树种单一化种植的天然缺陷,其在调控人工林生态系统结构及功能的稳定性和多样性等方面发挥不可替代的作用<sup>[28]</sup>。本研究发现,杉木林改造成乡土阔叶树种红锥林和米老排林 23 年后,其乔木树种的变化导致林冠结构和土壤理化性质发生了明显改变,进而导致其林下灌木层和草本层植被群落的物种丰富度显著降低,这与秦新生等<sup>[29]</sup>的研究结果一致,认为相对于阔叶林,针叶林林下植物物种丰度较高,这主要归咎于针叶林的郁闭度更低而能为更多物种的繁殖和生长提供充足的光照。人工林林下植物群落多样性对维持其整个生态系统结构的稳定性具有极其重要的作用,而光照条件是影响林下植物群落物种多样性的最重要因素之一<sup>[30-31]</sup>,改善林下群落的光照条件,为更多物种的侵入、定居和繁殖更新提供更加丰富和多样化的生存环境<sup>[32]</sup>。姜俊等<sup>[21]</sup>的研究发现,人工林林下植物的物种多样性指数与冠层郁闭度呈负相关关系,认为改善冠层的光照,有利于增加林下植被的多样性,这与本研究的结果相似。杉木林改造成红锥或米老排林后,其林分郁闭度增加而减少了冠层的透光率,显著降低了灌木层的植物物种多样性,但其草本层的植物物种多样性没有显著变化,表明其草本层植物物种多样性对林分改变的响应程度要低于灌木层植物物种,这与刘玉宝等<sup>[33]</sup>的研究结果相似。

人工林林下灌木层和草本层植物群落的物种组成是生物和非生物因子综合作用结果,其影响过程极其复杂<sup>[34-35]</sup>。Yu 和 Sun<sup>[36]</sup>的研究结果表明,不同的林分类型导致其冠层结构、土壤理化性质和微环境差异明显,最终影响其林下植被的物种组成。在人工林生态系统中,林下植被群落的物种组成不仅受到经营树种和经营管理措施的影响,还受到地形、地貌和其他微环境的影响<sup>[37-38]</sup>。人工林不同种植树种的冠层结构,被认为是影响其林下植物物种组成的最重要因子之一,其不仅可以通过改变林下植物的光照条件而影响不同植物物种的生长繁殖,也可以影响林下土壤的水分而调控不同植物物种的分布<sup>[39-40]</sup>,这与本研究的结论相似。本研究的 RDA 分析结果较好地反映了生物和非生物因子与人工林林下植物物种组成的关系,揭示了杉木林改造成红锥林或米老排林后所导致的冠层透光率的显著变化是驱动其灌木层和草本层植物物种组成发生明显变化的最主要因子之一。此外,在本研究中也发现土壤碳氮比在一定程度上也是影响灌木层和草本层植物物

种组成的重要因子之一,这可能与本研究的杉木林与红锥林或米老排林之间明显不同的凋落物碳氮比导致的土壤碳氮比存在显著差异有关,这也与一些研究认为的土壤养分质量是影响小区域尺度植被物种分布格局的重要因子的结论相似<sup>[41-42]</sup>。

土壤水分,在大的区域乃至全球尺度上都被认为是影响植物物种组成和分布的关键因子之一。但本研究发现,土壤水分含量只是影响杉木林、红锥林和米老排林灌木层的植物物种组成的重要因子,而对草本层植物物种组成的影响较少,这表明本研究林分灌木层的植物物种组成对土壤水分的敏感度比草本层植物要高。许多前期的研究表明不同的海拔梯度上植物的分布存在显著性的差异,海拔梯度被认为是调控物种分布格局的主要因子之一<sup>[43]</sup>,但本研究发现海拔没有显著影响研究林分林下植被的物种组成,这可能与本研究的海拔梯度变化范围小有关。在地形因子中,坡向、坡位和坡度等在一定程度上能够影响小尺度上的光照、水分,因此在一定程度上也能够影响物种的组成<sup>[44-45]</sup>,但本研究却发现这些因子都不是显著影响其灌木层和草本层植物物种组成的重要因子,这可能与本研究的3种林分类型的地形因素相似有关。

同时,本研究所调查的微地形、乔木层特性和土壤理化性质3类生境因子的独立效应和交互效应对灌木层或草本层植物物种组成的解释率均超过80%,表明所调查的生境因素能解释灌木层或草本层植物物种组成的大部分变异。此外,微地形、乔木层特性和土壤理化性质3类生境因子的独立效应对灌木层和草本层植物物种组成的解释要大于它们的交互效应,而且对灌木层和草本层植物物种组成的解释率有所不同。在灌木层,乔木层特性的独立效应及其与微地形的交互效应对物种组成的解释率要大于微地形和土壤理化性质的独立效应或交互效应,表明杉木林改造成红锥或米老排林后导致的乔木层特性变化是导致其灌木层植物物种变异的主要原因;而在草本层中,乔木层特性和土壤理化性质的独立效应能解释超过60%的植物物种组成的变异,表明杉木林改造成红锥或米老排林后导致的乔木层特性和土壤理化性质变化是导致其草本层植物物种变异的主要原因。由此可见,构建合理的林分的冠层结构和改善土壤理化性质对于增加该区域人工林林下植被物种多样性并促进其发育和演替至关重要。许多研究表明,相对于单一树种的针叶纯林,通过混交改造后形成的针/阔混交林具有更加丰富的冠层结构、更肥沃的土壤养分、更高的生物多样性和生产力等<sup>[21,46-49]</sup>。此外,林分密度也是影响林下植被物种组成和多样性的重要因素之一<sup>[21,50]</sup>。

综上所述,杉木林改造成乡土阔叶树种红锥林和米老排林23年后,相对于杉木林,红锥林和米老排林的灌木层植物物种丰富度和 $\alpha$ 多样性指数均显著降低,但草本层植物只有物种丰富度显著降低,其 $\alpha$ 多样性指数无显著变化。杉木林改造成红锥林和米老排林后冠层透光率、土壤碳氮比、土壤含水量和凋落物碳氮比的显著变化是导致其林下灌木层植物物种组成发生明显变异的主要因子,而冠层透光率和土壤碳氮比的显著变化是导致其草本层植物物种组成发生明显变异的主要因子。因此,在把大面积分布的杉木林改造成乡土阔叶林过程中,有必要注意适度调整林分密度而改善林分冠层结构,或构建针阔异龄混交林,形成不同树龄、多层次、近自然化的混交林群落,从而提高凋落物的数量和质量,丰富土壤中的腐殖质层和恢复土壤肥力,为更多林下植物物种的侵入、定居、繁殖和更新提供更加丰富和多元化的生境,增加林下生物多样性,促进树木的持续健康生长,以提高人工林生态系统的稳定性和功能的多样性。

#### 参考文献 (References):

- [1] 陈春如,安伟莉,高艳芳,朱光汉,张朝明,刘日钦,张家栋,何波祥,梁东成,殷祚云. 粤北不同密度杉木林下植被的物种多样性比较. 林业与环境科学, 2020, 36(5): 73-78.
- [2] Huang Z Q, He Z M, Wan X H, Hu Z H, Fan S H, Yang Y S. Harvest residue management effects on tree growth and ecosystem carbon in a Chinese fir plantation in subtropical China. *Plant and Soil*, 2013, 364(1/2): 303-314.
- [3] Wan X H, Huang Z Q, He Z M, Yu Z P, Wang M H, Davis M R, Yang Y S. Soil C:N ratio is the major determinant of soil microbial community structure in subtropical coniferous and broadleaf forest plantations. *Plant and Soil*, 2015, 387(1/2): 103-116.
- [4] Huang Z Q, Liao L P, Wang S L, Cao G Q. Allelopathy of phenolics from decomposing stump-roots in replant Chinese fir woodland. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, 26(9): 2211-2219.
- [5] Zhang X Q, Kirschbaum M U F, Hou Z H, Guo Z H. Carbon stock changes in successive rotations of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb) Hook) plantations. *Forest Ecology and Management*, 2004, 202(1/3): 131-147.

- [ 6 ] 国家林业局. 第八次全国森林资源清查结果. 林业资源管理, 2014, (1): 1-2.
- [ 7 ] Luan J W, Xiang C H, Liu S R, Luo Z S, Gong Y B, Zhu X L. Assessments of the impacts of Chinese fir plantation and natural regenerated forest on soil organic matter quality at Longmen mountain, Sichuan, China. *Geoderma*, 2010, 156(3/4): 228-236.
- [ 8 ] 何光训. 连栽杉木林地土壤肥力退化的症结. 浙江林学院学报, 2002, 19(1): 100-103.
- [ 9 ] 索沛蘅, 杜大俊, 王玉哲, 胡亚林, 刘先. 杉木连栽对土壤氮含量和氮转化酶活性的影响. 森林与环境学报, 2019, 39(2): 113-119.
- [ 10 ] 耿丹, 夏朝宗, 张国斌, 刘晓东, 康峰峰. 杉木人工林灌木层生物量模型构建. 北京林业大学学报, 2018, 40(3): 34-41.
- [ 11 ] 洪丕征, 刘世荣, 王晖, 于浩龙. 南亚热带红椎和格木人工幼龄林土壤微生物群落结构特征. 生态学报, 2016, 36(14): 4496-4508.
- [ 12 ] 陈振泉. 杉木-红锥复层异龄混交林近自然森林经营技术研究. 现代农业研究, 2021, 27(3): 80-81.
- [ 13 ] 蔡道雄, 贾宏炎, 卢立华, 郭文福, 张万幸. 我国南亚热带珍优乡土阔叶树种大径材人工林的培育. 林业科学研究, 2007, 20(2): 165-169.
- [ 14 ] Carnevale N J, Montagnini F. Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *Forest Ecology and Management*, 2002, 163(1/3): 217-227.
- [ 15 ] Yang Y, Zhang X Y, Zhang C, Wang H M, Fu X L, Chen F S, Wan S Z, Sun X M, Wen X F, Wang J F. Understory vegetation plays the key role in sustaining soil microbial biomass and extracellular enzyme activities. *Biogeosciences*, 2018, 15(14): 4481-4494.
- [ 16 ] 吴庆锥. 米老排人工林生物量研究. 福建林业科技, 2005, 32(3): 125-129.
- [ 17 ] Nagaike T, Hayashi A, Abe M, Arai N. Differences in plant species diversity in *Larix kaempferi* plantations of different ages in central Japan. *Forest Ecology and Management*, 2003, 183(1/3): 177-193.
- [ 18 ] 李媛良, 汪思龙, 颜绍廬. 杉木人工林剔除林下植被对凋落层养分循环的短期影响. 应用生态学报, 2011, 22(10): 2560-2566.
- [ 19 ] 林贵刚, 赵琼, 赵蕾, 李慧超, 曾德慧. 林下植被去除与氮添加对樟子松人工林土壤化学和生物学性质的影响. 应用生态学报, 2012, 23(5): 1188-1194.
- [ 20 ] 舒韦维, 卢立华, 李华, 农友, 何日明, 陈海, 黄彪. 林分密度对杉木人工林林下植被和土壤性质的影响. 生态学报, 2021, 41(11): 4521-4530.
- [ 21 ] 姜俊, 刘宪钊, 贾宏炎, 明安刚, 陈贝贝, 陆元昌. 杉木人工林近自然化改造对林下植被多样性和土壤理化性质的影响. 北京林业大学学报, 2019, 41(5): 170-177.
- [ 22 ] Huang X M, Liu S R, Wang H, Hu Z D, Li Z G, You Y M. Changes of soil microbial biomass carbon and community composition through mixing nitrogen-fixing species with *Eucalyptus urophylla* in subtropical China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 73: 42-48.
- [ 23 ] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000: 25-97.
- [ 24 ] You Y M, Xu H C, Wu X P, Zhou X G, Tan X M, Li M, Wen Y G, Zhu H G, Cai D X, Huang X M. Native broadleaf tree species stimulate topsoil nutrient transformation by changing microbial community composition and physiological function, but not biomass in subtropical plantations with low P status. *Forest Ecology and Management*, 2020, 477: 118491.
- [ 25 ] Roberts D W, Cooper S V. Concepts and techniques of vegetation mapping. In: *Land Classification Based on Vegetation: Applications for Resource Management*. USDA Forest Service General Technical Report INT-257, Ogden, UT, 1989: 90-96.
- [ 26 ] 邱扬, 张金屯. DCCA 排序轴分类及其在关帝山八水沟植物群落生态梯度分析中的应用. 生态学报, 2000, 20(2): 199-206.
- [ 27 ] 尤业明, 徐佳玉, 蔡道雄, 刘世荣, 朱宏光, 温远光. 广西凭祥不同年龄红椎林林下植物物种多样性及其环境解释. 生态学报, 2016, 36(1): 164-172.
- [ 28 ] 刘世荣, 杨予静, 王晖. 中国人工林经营发展战略与对策: 从追求木材产量的单一目标经营转向提升生态系统服务质量和效益的多目标经营. 生态学报, 2018, 38(1): 1-10.
- [ 29 ] 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. 热带亚热带植物学报, 2003, 11(3): 223-228.
- [ 30 ] 康冰, 刘世荣, 蔡道雄, 卢立华. 马尾松人工林林分密度对林下植被及土壤性质的影响. 应用生态学报, 2009, 20(10): 2323-2331.
- [ 31 ] 孙冬婧, 温远光, 罗应华, 李晓琼, 张万幸, 明安刚. 近自然化改造对杉木人工林物种多样性的影响. 林业科学研究, 2015, 28(2): 202-208.
- [ 32 ] Wilson D S, Puettmann K J. Density management and biodiversity in young Douglas-fir forests: challenges of managing across scales. *Forest Ecology and Management*, 2007, 246(1): 123-134.
- [ 33 ] 刘玉宝. 29 年生杉木林下植物多样性与密度的关系. 福建林学院学报, 2005, 25(1): 27-30.
- [ 34 ] 尤业明, 黄雪蔓, 朱宏光, 蓝嘉川, 蔡道雄, 温远光. 间伐强度对杉木林下植物物种多样性和结构组成的影响. 广西科学, 2015, 22(6): 593-599.
- [ 35 ] 赵芳, 欧阳勋志. 飞播马尾松林林下植被盖度与环境因子的关系. 应用生态学报, 2015, 26(4): 1071-1076.
- [ 36 ] Yu M, Sun O J. Effects of forest patch type and site on herb-layer vegetation in a temperate forest ecosystem. *Forest Ecology and Management*, 2013, 300: 14-20.
- [ 37 ] 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. *Forest Ecology and Management*, 2008, 254(1): 1-15.
- [ 38 ] Tinya F, Múrialigeti S, Király I, Németh B, Ódor P. The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Örség, Western Hungary. *Plant Ecology*, 2009, 204(1): 69-81.
- [ 39 ] Peres-Neto P R, Legendre P, Dray S, Borcard D. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*,

- 2006, 87(10): 2614-2625.
- [40] Wulf M, Naaf T. Herb layer response to broadleaf tree species with different leaf litter quality and canopy structure in temperate forests. *Journal of Vegetation Science*, 2009, 20(3): 517-526.
- [41] Van Couwenberghe R, Collet C, Lacombe E, Gégout J C. Abundance response of western European forest species along canopy openness and soil pH gradients. *Forest Ecology and Management*, 2011, 262(8): 1483-1490.
- [42] Siefert A, Ravenscroft C, Althoff D, Alvarez-Yépiz J C, Carter B E, Glennon K L, Heberling J M, Jo I S, Pontes A, Sauer A, Willis A, Fridley J D. Scale dependence of vegetation-environment relationships: a meta-analysis of multivariate data. *Journal of Vegetation Science*, 2012, 23(5): 942-951.
- [43] Sattler T, Borcard D, Arlettaz R, Bontadina F, Legendre P, Obrist M K, Moretti M. Spider, bee, and bird communities in cities are shaped by environmental control and high stochasticity. *Ecology*, 2010, 91(11): 3343-3353.
- [44] 刘秋锋, 康慕谊, 刘全儒. 中条山混沟地区森林乔木种的数量分类与环境解释. *植物生态学报*, 2006, 30(3): 383-391.
- [45] 沈泽昊, 张新时, 金义兴. 地形对亚热带山地景观尺度植被格局影响的梯度分析. *植物生态学报*, 2000, 24(4): 430-435.
- [46] 张涵丹, 康希睿, 邵文豪, 杨旭, 张建锋, 刘学全, 陈光才. 不同类型杉木人工林林下草本植物多样性特征. *生态学报*, 2021, 41(6): 2118-2128.
- [47] 陆元昌, 张守攻, 雷相东, 宁金魁, 王懿祥. 人工林近自然化改造的理论基础和实施技术. *世界林业研究*, 2009, 22(1): 20-27.
- [48] 明安刚, 刘世荣, 李华, 曾冀, 孙冬婧, 雷丽群, 蒙明君, 陶怡, 明财道. 近自然化改造对马尾松和杉木人工林生物量及其分配的影响. *生态学报*, 2017, 37(23): 7833-7842.
- [49] 罗应华, 孙冬婧, 林建勇, 郭文福, 卢立华, 温远光. 马尾松人工林近自然化改造对植物自然更新及物种多样性的影响. *生态学报*, 2013, 33(19): 6154-6162.
- [50] 李萌, 陈永康, 徐浩成, 尤业明, 温远光, 朱宏光, 蔡道雄, 黄雪蔓. 不同间伐强度对南亚热带杉木人工林林下植物功能群的影响. *生态学报*, 2020, 40(14): 4985-4993.