

DOI: 10.20103/j.stxb.202406181406

王迎雪, 肖集泓, 邓清雅, 朱琦琦, 王彬彬, 林曼妮, 罗真, 陈颖, 邓传远. 海岛马尾松林芒萁和生境对植物多样性和乔木更新多样性的影响. 生态学报, 2025, 45(6): 2821-2837.

Wang Y X, Xiao J H, Deng Q Y, Zhu Q Q, Wang B B, Lin M N, Luo Z, Chen Y, Deng C Y. Effects of *Dicranopteris pedata* in the understory of *Pinus massoniana* and habitat on plant diversity and tree regeneration diversity in islands. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(6): 2821-2837.

海岛马尾松林芒萁和生境对植物多样性和乔木更新多样性的影响

王迎雪, 肖集泓, 邓清雅, 朱琦琦, 王彬彬, 林曼妮, 罗真, 陈颖, 邓传远*

福建农林大学风景园林与艺术学院, 福州 350002

摘要: 马尾松林为福建海岛分布最广泛的常绿针叶林植被类型, 其植物多样性及乔木更新对群落演替方向具有决定性作用, 而芒萁 (*Dicranopteris pedata*) 作为马尾松林下常见植被, 兼具正面生态效应与入侵植物特性, 研究其对马尾松林的潜在影响, 不仅有助于海岛植物群落保护策略的制定, 也有助于更深入地理解具有入侵特性的本地植物与外来入侵植物的异同。对福建三都澳 6 个海岛芒萁与马尾松共存的群落进行样方调查, 计算其草、灌、乔及乔木幼苗的 α 多样性与 β 多样性, 并将 β 多样性分解为物种多度差异组分与物种周转组分, 通过回归分析探究芒萁重要值与各层片 α 多样性的关系, 并通过冗余分析 (RDA) 与基于相异矩阵的多元回归 (Multiple regression on dissimilarity matrices, MRM) 筛选对各层片 α 与 β 多样性显著影响的因子, 最后通过路径分析推测芒萁与环境因子对植物多样性的直接与间接影响及其相对重要性。结果表明: (1) 芒萁对草、灌层及乔木幼苗的 α 多样性均有影响, 解释率分别在 0.45—0.90、0.49—0.61、0.19—0.48 之间, 其中对乔木幼苗 Pielou 指数的影响不同于其它层片, 呈正相关趋势。(2) 对 β 多样性分解表明, 所调查样方各层片均为物种周转组分占主导, 占比 70% 以上。芒萁对草、灌层及乔木幼苗 β 多样性均有显著影响, MRM 回归系数分别为 0.089、0.034、0.051, 对乔、灌、草层物种周转及乔木幼苗的物种多度差异也有影响。(3) RDA 分析结果表明, 土壤 pH、距大陆距离与芒萁重要值共同影响 α 多样性, 第一轴与第二轴的总解释量为 33.03%。MRM 分析结果表明, 土壤因子、郁闭度、样方距离与芒萁重要值共同影响 β 多样性。(4) 由相关性分析与路径分析推测, 土壤 pH 通过创造对芒萁有利的环境而间接作用于群落 α 与 β 多样性, 芒萁对多样性的直接影响通常大于土壤 pH, 但土壤 pH 是先决条件; 地理距离对 β 多样性的直接影响与芒萁相当, 路径系数均不小于 0.30, 且可以通过影响环境因子而间接影响 β 多样性。综上, 芒萁显著影响了灌草层及乔木幼苗的 α 与 β 多样性, 土壤 pH 等环境因子是芒萁影响群落多样性的重要前提。与入侵植物相似的是, 芒萁对 α 多样性的影响也呈单峰趋势, 并对乔木更新有影响。

关键词: 三都澳; 马尾松半自然林; α 多样性; β 多样性; 层片; 乔木幼苗

Effects of *Dicranopteris pedata* in the understory of *Pinus massoniana* and habitat on plant diversity and tree regeneration diversity in islands

WANG Yingxue, XIAO Jihong, DENG Qingya, ZHU Qiqi, WANG Binbin, LIN Manni, LUO Zhen, CHEN Ying, DENG Chuanyuan*

College of Landscape Architecture and the Arts, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

Abstract: The *Pinus massoniana* forest represents the most extensive type of evergreen needleleaf forest vegetation on the islands of Fujian Province. The diversity of plant species and the regeneration of trees in these forests played a decisive role in determining the path of community succession. *Dicranopteris pedata*, a prevalent understory species in *Pinus massoniana*

基金项目: 海洋公益性行业科研专项经费项目 (201505009); 福建省区域发展科技项目计划 (2018Y3006); 福建农林大学科技创新专项基金项目 (CXZX2019086)

收稿日期: 2024-06-18; **网络出版日期:** 2024-12-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dengchuanyuan@fafu.edu.cn

forests, exhibits both beneficial ecological functions and characteristics of invasive plants. Exploring its potential impacts on *Pinus massoniana* forests not only aids in devising effective strategies for plant community conservation but also enhances our understanding of the parallels and differences between native species with invasive characteristics and non-native invaders. This study conducted quadrat surveys about the communities where *Dicranopteris pedata* and *Pinus massoniana* coexist on six islands within Sandu Gulf, Fujian Province. We calculated the α and β diversities of herbs, shrubs, trees, and tree seedlings, and decomposed the β diversity into the components of species abundance differences and species turnover. Through regression analysis, we investigated the relationship between the importance value of *Dicranopteris pedata* and the α diversity of all layers. Furthermore, we used redundancy analysis (RDA) and multiple regression on dissimilarity matrices (MRM) to identify the factors that have significant effects on the α and β diversities across all layers. Finally, path analysis was used to infer the direct and indirect effects of *Dicranopteris pedata* and environmental factors on plant diversity, as well as their relative significance. The results indicated that: (1) *Dicranopteris pedata* influenced the α diversity of the grass, shrub layer, and tree seedlings, with explanation rates ranging from 0.45 to 0.90, 0.49 to 0.61, and 0.19 to 0.48, respectively. Interestingly, its impact on the Pielou index of tree seedlings differed from that on other layers, showing a positive correlation trend. (2) The decomposition of β diversity revealed that the species turnover dominated in all layers of the surveyed plots, accounting for over 70% of the total β diversity. *Dicranopteris pedata* significantly affected the total β diversity of the grass layer, shrub layer, and tree seedlings, with MRM regression coefficients of 0.089, 0.034, and 0.051, respectively. It also affected the species turnover of the tree, shrub, and grass layers and the species abundance difference of tree seedlings. (3) The results of the redundancy analysis (RDA) showed that soil pH, distance from the mainland, and the importance value of *Dicranopteris pedata* jointly affected α diversity, and the total explanation of the first and second axes was 33.03%. The results of the MRM analysis showed that soil factors, canopy closure, geographic distance between plots, and the importance value of *Dicranopteris pedata* jointly affected β diversity. (4) Correlation and path analyses suggested that soil pH indirectly affected the α and β diversity of the community by fostering an environment conducive to the growth of *Dicranopteris pedata*. The direct impact of *Dicranopteris pedata* on diversity was generally greater than that of soil pH, yet soil pH serves as a prerequisite. The direct influence of geographical distance on β diversity was comparable to the importance value of *Dicranopteris pedata*, with path coefficients exceeding 0.30, and it can indirectly affect β diversity by influencing environmental factors. In conclusion, *Dicranopteris pedata* significantly affected the α and β diversity of the shrub and grass layers, along with tree seedlings. Environmental factors such as soil pH served as important prerequisites for the influence of *Dicranopteris pedata* on community diversity. Analogous to invasive plants, the influence of *Dicranopteris pedata* on α diversity also showed a unimodal trend and had an impact on tree regeneration.

Key Words: Sandu Gulf; semi-natural *Pinus massoniana* forests; α diversity; β diversity; synusia; tree seedlings

中国东部多数海岛近自然程度不高,多为远天然林和半天然林^[1],人工林构成了海岛植被的主体,且多为单一树种,在维持海岛生物多样性的同时也受到自然与人为干扰的较大威胁^[2]。福建海岛常绿针叶林以马尾松林为主,黑松林、杉木林等仅有少面积分布,多为人工林或半人工林,树种单调、层次单一的现象普遍存在^[3]。海岛环境的恶劣性,如土壤贫瘠、自然灾害频发、淡水资源稀缺等,对马尾松的生长构成了严峻挑战,一旦遭到破坏,难于恢复^[4]。然而,在部分生态条件较优越、保护较好的海岛上,马尾松林下出现了灌木层与阔叶乔木幼苗的自然更新,这预示着马尾松林向更加复杂的阔叶林演替的潜力^[3]。因此,探讨海岛马尾松林及其林下植被多样性的影响因素对了解其群落演替方向尤为重要。

林下植被是森林的重要结构组成,影响着森林养分循环与生物多样性等生态系统功能^[5],并对森林的林分结构有显著贡献^[6],去除林下植被还可能使某些土壤养分流失而间接导致未来林下植物多样性降低^[7]。芒萁(*Dicranopteris pedata*)常在海岛重要造林树种——马尾松(*Pinus massoniana*)林下占有重要比例,两者往

往共存^[8]。以往研究表明,芒萁对其它植物兼具正面与负面效应,一方面,马尾松林下芒萁覆盖能提高土壤微生物生物量碳氮含量和流通量,促进土壤有机质的积累和养分释放^[9],另一方面,芒萁通过化感作用,对部分草本与木本植物幼苗构成抑制,具有入侵植物属性^[10],这对马尾松林的自然更新和物种多样性构成了潜在威胁。幼苗作为群落演替的关键阶段,其存活与生长状况直接影响到未来林分的结构与功能。因此,深入探究芒萁对马尾松林下植物多样性与乔木幼苗更新的影响,对于科学制定海岛植物群落保护策略具有重要意义,同时,也将有助于进一步揭示具有入侵特性的本地植物与外来入侵植物的异同。此外, α 与 β 多样性是物种在不同空间尺度上对外界因子作出不同响应而产生的结果^[11],探究芒萁对群落 α 与 β 多样性的影响,将为不同尺度下的海岛植物多样性保护提供更为全面和深入的理论支持与实践指导。

位于福建省宁德市的三都澳岛屿密布,上个世纪开展的人工林建设使岛上分布有广泛的马尾松针叶林,现今发展成半自然群落,该区域芒萁常分布于森林群落林缘或疏林中^[12],且其在当地马尾松林下大量分布,成为草本层最主要的优势物种^[13],这为研究芒萁对马尾松林物种多样性及更新的影响提供了天然的实验场。本研究对福建三都澳 6 个海岛同时分布有马尾松与芒萁的群落进行实地调查,旨在探索以下三个问题:(1)在不同尺度上,芒萁对海岛马尾松半自然群落的不同层片是否均有影响?环境因子在其中有何作用?(2)芒萁对海岛马尾松林更新有何影响?(3)作为本地植物但又具有入侵属性的芒萁,对本地植物多样性的影响与外来入侵植物有何相同之处?该研究可为不同区域尺度下的海岛植物群落保护与管理决策提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

三都澳(图 1)位于福建省宁德市东南部,三面被大陆包围,东面为东冲半岛,属于典型亚热带海洋季风气候。该区域共有岛屿 126 个,属于内海岛屿,其中有居民岛屿 17 个,三都岛面积最大。本研究选取三都岛、青山岛、长腰岛、白匏岛、鸡公山岛、斗帽岛,共 6 个岛屿,面积分别约为 29.3 km²、9.48 km²、2.22 km²、1.12 km²、0.89 km²和 0.6 km²。研究区内居民以渔业为主,人为干扰相对较小,地形以丘陵为主,土壤类型以红壤和黄壤为主,植物群落以马尾松针叶林和马尾松针阔混交林为主。马尾松为上世纪人工造林形成^[13],所调查岛屿人为保护较好,长时间封山育林,林木及林下灌木草本生长较好,常伴生阔叶乔木幼苗,现演替为半自然群落。



图 1 研究区域及样方分布

Fig.1 The study area and sample distribution

1.2 样方调查

于 2022 年 6—8 月在三都澳调查了 36 个乔木层以马尾松为主、草本层分布有芒萁的样方,样方根据岛屿

大小与实际可达性进行设置,其中三都岛 19 个、青山岛 6 个、长腰岛 5 个、鸡公山岛、白匏岛、斗帽岛各 2 个(图 1)。以 20 m × 20 m 作为乔木层样方面积,在四角设置 4 个 5 m × 5 m 的灌木样方,同时在四角及中心位置设置 5 个 1 m × 1 m 的草本样方。乔木层调查所有株高 ≥ 5 m 或胸径 ≥ 3 cm 的个体,包括高度位于乔木层的藤本植物、附生植物,记录种类、株高、胸径、冠幅、数量;灌木层调查株高 < 5 m 且胸径 < 3 cm 的个体,包括高度位于灌木层的藤本植物、乔木幼苗,记录种类、株高、冠幅、数量;草本层记录植物种名、高度、盖度(样方中该种覆盖面积占样方面积的比)、数量。通过灌木层中的乔木幼苗(株高 ≥ 60 cm)来评估每个样方乔木层的再生成分。同时,记录每个样方的经纬度、海拔、坡度、坡向、坡位与郁闭度。群落郁闭度采用数字图像郁闭度测定法测定^[14]。样方植被概况见表 1。

1.3 土壤样品采集与测定

采用五点取样法采集每个样方 25 cm 深的土壤样品,充分混合,研磨过筛后测定 pH、水溶性盐总量、有机质、全钾、速效钾、全磷、有效磷、全氮、碱解氮。土壤理化性质参数引自已发表文献,见表 2^[13]。

1.4 数据分析

1.4.1 重要值、 α 与 β 物种多样性计算

使用芒萁重要值表示芒萁对群落的影响,使用 α 与 β 多样性评估并比较群落的多样性,其中 α 多样性使用 Shannon-Wiener 指数(H)、Simpson 指数(D)、Patrick 物种丰富度(R)与 Pielou 指数(E),计算通过 R 软件 vegan 程序包实现^[15-17]。本文计算 α 多样性指数时,包括各层片的藤本植物与附生植物,因此这与已发表文献^[13]所得结果不同。重要值与物种多样性指数计算公式^[13,18]如下:

$$\text{重要值} = (\text{相对多度} + \text{相对频度} + \text{相对显著度}) / 3$$

$$\text{Shannon-Wiener 指数: } H = - \sum_{i=1}^S (P_i \ln P_i)$$

$$\text{Simpson 指数: } D = 1 - \sum_{i=1}^S (P_i)^2$$

$$\text{Patrick 物种丰富度: } R = S$$

$$\text{Pielou 指数: } E = \frac{H}{\ln S}$$

式中,相对显著度分别采用乔木胸高(1.3 m 处)断面积和灌草层植物盖度计算, S 为各样方中出现的物种数, P_i 为样方中第 i 个物种的相对密度, $P_i = N_i / N$, N_i 为第 i 个物种的个体数量, N 为所有物种的个体数量之和。

选取基于物种丰度数据的 Sørensen 指数作为群落之间 β 多样性的度量,基于 Podani 和 Schmera^[19]、Carvalho^[20] 等提出的 β 多样性分解方法,结合 Legendre^[21] 对该方法的改进,将 β 多样性(B_{total})分解为物种周转组分(B_{repl})和物种多度差异组分(B_{AD})。通过 R 4.3.0 软件 adespatial 程序包中的 beta.div.comp 函数实现^[22]。

1.4.2 数据处理与分析

对芒萁重要值与草本层、灌木层、乔木层、乔木幼苗的 α 多样性指数分别进行回归拟合,基于赤池信息准则(akaike information criterion, AIC),筛选出最小 AIC 值且显著的最佳回归模型。

将环境因子及芒萁重要值与各 α 多样性指数进行冗余分析。首先为了避免多重共线性的影响,使用 Hmisc 包 varclus() 函数评估环境变量的冗余度,结果表明距大陆距离与年降水量、土壤全氮与土壤有机质之间具有较高相关性(Spearman $\rho^2 > 0.5$),选择保留距大陆距离与土壤全氮,因此进行分析的环境因子为——土壤 pH、全钾、速效钾、全磷、有效磷、全氮、碱解氮、水溶性盐总量、芒萁重要值、群落郁闭度、距海岸距离、距大陆距离、距最近海岛距离、年均温度、年均风速。在冗余分析之前,基于调整后的 R^2 进行向前选择,通过置换检验模型及各变量的显著性,并增添 P 值校正,去除不显著的解释变量,比较变量选择前后的差异,得到最佳模型,并重新校正模型 R^2 。

为确定各环境因素以及芒萁重要值对群落 β 多样性的相对贡献,将各环境因子(去除年降水量与土壤有

表 1 样方植被概况

岛屿 Island	样方编号 Sample No.	郁闭度 Crown density	灌木层 Shrub layer		草本层 Herb layer		马尾松特征 Characteristics of <i>Pinus massoniana</i>		
			优势种 Dominant species	重要值 Important value/%	优势种 Dominant species	重要值 Important value/%	平均胸径 Average diameter at breast height/cm	平均高度 Average tree height/m	数量 No.
三都岛	S1	0.75	梔子 <i>Gardenia jasminoides</i> 山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	11.44 10.43	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i>	49.72 29.59	14.48	11.11	47
	S2	0.75	桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i> 梔子 <i>Gardenia jasminoides</i>	20.55 13.26	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 芒 <i>Miscanthus sinensis</i>	90.15 9.85	11.44	9.14	57
	S3	0.80	鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i> 山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	13.56 8.43	狗脊 <i>Woodwardia japonica</i> 扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i>	27.16 23.48	17.74	11.5	38
	S4	0.75	九节 <i>Psychotria asiatica</i> 鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	13.08 10.70	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 萹草 <i>Arthraxon hispidus</i>	54.80 13.10	12.66	7.64	33
	S5	0.68	豺皮樟 <i>Litsea rotundifolia</i> var. <i>oblongifolia</i> 桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>	17.70 13.30	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i>	68.75 22.51	11.29	8.69	54
	S6	0.80	桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i> 杨桐 <i>Adinandra milleatii</i>	15.09 11.27	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 黑莎草 <i>Gahnia tristic</i>	49.31 26.12	10.91	8.63	65
	S7	0.75	茶竿竹 <i>Pseudosasa amabilis</i> 豺皮樟 <i>Litsea rotundifolia</i> var. <i>oblongifolia</i>	22.35 10.71	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 团叶陵齿蕨 <i>Lindsaea orbiculata</i>	63.42 20.79	18.51	13.12	21
	S8	0.80	流苏子 <i>Coptosapelta diffusa</i> 桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>	18.46 10.47	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 黑莎草 <i>Gahnia tristic</i>	89.59 10.41	8.44	8.55	108
	S9	0.55	桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i> 山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	22.46 11.59	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 团叶陵齿蕨 <i>Lindsaea orbiculata</i>	77.28 8.55	9.25	7.18	61
	S10	0.93	秤星树 <i>Ilex asprella</i> 三桠苦 <i>Melicope pteleifolia</i>	16.17 11.28	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 团叶陵齿蕨 <i>Lindsaea orbiculata</i>	54.69 17.77	17.03	15.60	36
	S11	0.95	豺皮樟 <i>Litsea rotundifolia</i> var. <i>oblongifolia</i> 红鳞蒲桃 <i>Syzygium hancei</i>	22.07 9.59	扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i> 狗脊 <i>Woodwardia japonica</i>	27.44 21.98	9.65	9.41	57
	S12	0.90	马甲菝葜 <i>Smilax lanceifolia</i> 红鳞蒲桃 <i>Syzygium hancei</i>	26.95 8.78	青绿藁草 <i>Carex breviculmis</i> 狗脊 <i>Woodwardia japonica</i>	40.83 17.81	13.76	11.67	36
	S13	0.60	九节 <i>Psychotria asiatica</i> 山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	9.25 8.84	淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i> 芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i>	33.29 20.23	14.20	13.33	60

续表

岛屿 Island	样方编号 Sample No.	郁闭度 Crown density	灌木层 Shrub layer		草本层 Herb layer		马尾松特征 Characteristics of <i>Pinus massoniana</i>			
			优势种 Dominant species	重要值 Important value/%	优势种 Dominant species	重要值 Important value/%	平均胸径 Average diameter at breast height/cm	平均高度 Average tree height/m	数量 No.	
青 山 岛	S14	0.60	玉叶金花 <i>Mussaenda pubescens</i> 梔子 <i>Gardenia jasminoides</i>	13.44 6.30	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 团叶铁线蕨 <i>Lindsaea orbiculata</i>	40.15 15.42	15.11	14.47	47	
	S15	0.80	玉叶金花 <i>Mussaenda pubescens</i> 印度野牡丹 <i>Melastoma malabathricum</i>	12.12 9.54	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 青绿藓草 <i>Carex breviculmis</i>	35.04 15.55	13.02	9.52	46	
	S16	0.65	印度野牡丹 <i>Melastoma malabathricum</i> 菝葜 <i>Smilax china</i>	9.08 8.53	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i>	58.13 11.98	8.21	7.38	57	
	S17	0.60	九节 <i>Psychotria asiatica</i> 鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	11.59 10.46	扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i> 青绿藓草 <i>Carex breviculmis</i>	24.91 23.00	13.28	14.70	63	
	S18	0.58	桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i> 山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	27.45 10.69	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i>	86.15 13.85	9.04	9.04	128	
	S19	0.88	豺皮樟 <i>Lisea rotundifolia</i> var. <i>oblongifolia</i> 桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>	13.49 11.56	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 团叶铁线蕨 <i>Lindsaea orbiculata</i>	59.22 31.54	13.30	12.66	61	
	Q1	0.70	豺皮樟 <i>Lisea rotundifolia</i> var. <i>oblongifolia</i> 鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	10.25 8.73	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 竹叶草 <i>Oplismenus compositus</i>	27.63 15.09	11.37	8.67	63	
	Q2	0.80	玉叶金花 <i>Mussaenda pubescens</i> 鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	10.60 8.15	野雄尾金粉蕨 <i>Ohychium japonicum</i> 芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i>	18.97 12.03	18.58	8.26	58	
	Q3	0.67	印度野牡丹 <i>Melastoma malabathricum</i> 鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	22.21 8.79	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 乌毛蕨 <i>Blechnopsis orientalis</i>	18.37 16.89	11.78	7.52	53	
	Q4	0.80	鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i> 茶 <i>Camellia sinensis</i>	28.93 5.30	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i>	34.22 17.09	12.84	8.78	50	
	Q5	0.80	九节 <i>Psychotria asiatica</i> 鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	14.41 13.80	青绿藓草 <i>Carex breviculmis</i> 扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i>	14.87 13.13	9.88	7.43	53	
	Q6	0.80	鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i> 山莓 <i>Rubus corchorifolius</i>	9.67 7.33	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i>	51.97 12.65	5.09	4.01	79	
	长 腰 岛	C1	0.65	老鸦糊 <i>Callicarpa giraldii</i> 玉叶金花 <i>Mussaenda pubescens</i>	6.64 6.31	糙叶藓草 <i>Carex scabrifolia</i> 芒 <i>Miscanthus sinensis</i>	17.51 12.44	13.15	6.33	57
		C2	0.95	欏木 <i>Loropetalum chinense</i> 杨桐 <i>Adiantum millettii</i>	18.23 11.63	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> 芒 <i>Miscanthus sinensis</i>	63.42 26.84	6.41	4.69	88

续表

岛屿 Island	样方编号 Sample No.	郁闭度 Crown density	灌木层 Shrub layer		草本层 Herb layer		马尾松特征 Characteristics of <i>Pinus massoniana</i>		
			优势种 Dominant species	重要值 Important value/%	优势种 Dominant species	重要值 Important value/%	平均胸径 Average diameter at breast height/cm	平均高度 Average tree height/m	数量 No.
鸡公山岛	C3	0.93	红鳞蒲桃 <i>Syzygium hancei</i>	26.78	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i>	78.97	10.38	6.92	100
			桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>	8.75	芒 <i>Miscanthus sinensis</i>	13.56			
	C4	0.65	桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>	22.62	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i>	69.84	9.56	6.79	67
鸡公山岛	C5	0.55	山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	13.18	黑莎草 <i>Gahnia tristis</i>	17.91	11.09	6.87	56
			印度野牡丹 <i>Melastoma malabathricum</i>	11.67	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i>	58.53			
	J1	0.70	檳木 <i>Loropetalum chinense</i>	11.61	萹草 <i>Arthraxon hispidus</i>	13.17	15.46	9.93	52
白匏岛	J3	0.70	鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	18.92	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i>	31.49	14.13	10.03	32
			玉叶金花 <i>Mussaenda pubescens</i>	12.81	艳山姜 <i>Alpinia zerumbet</i>	21.82			
	B2	0.75	鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	13.71	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i>	41.57	13.01	9.22	49
斗帽岛	B3	0.80	玉叶金花 <i>Mussaenda pubescens</i>	6.29	黑莎草 <i>Gahnia tristis</i>	15.68	10.16	8.27	97
			玉叶金花 <i>Mussaenda pubescens</i>	11.31	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i>	55.97			
	D1	0.85	鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	8.93	黑莎草 <i>Gahnia tristis</i>	19.26	9.63	8.23	122
斗帽岛	D2	0.75	鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	10.63	团叶陵齿蕨 <i>Lindsaea orbiculata</i>	46.95	10.56	9.01	78
			多枝紫金牛 <i>Ardisia sieboldii</i>	9.13	扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i>	19.25			
	D2	0.75	鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	31.86	山麦冬 <i>Liriope spicata</i>	25.85	10.56	9.01	78
			玉叶金花 <i>Mussaenda pubescens</i>	5.95	团叶陵齿蕨 <i>Lindsaea orbiculata</i>	21.01			
			鹅掌柴 <i>Heptapleurum heptaphyllum</i>	21.03	芒 <i>Miscanthus sinensis</i>	18.97			
			玉叶金花 <i>Mussaenda pubescens</i>	11.81	扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i>	17.71			

S: 三都岛 Sandu Island; Q: 青山岛 Qingshan Island; C: 长腰岛 Changyao Island; J: 鸡公山岛 Jigongshan Island; B: 白匏岛 Baipao Island; D: 斗帽岛 Doumao Island

表 2 土壤化学指标

Table 2 Chemical indicators of soil

样方编号 Sample No.	pH	全钾 TK/ (g/kg)	速效钾 AK/ (mg/kg)	全磷 TP/ (g/kg)	有效磷 AP/ (mg/kg)	全氮 TN/ (g/kg)	碱解氮 AN/ (mg/kg)	有机质 SOM/ (g/kg)	水溶性盐总量 S/ (g/kg)
S1	4.55	1.17	73.71	0.09	2.31	1.03	172.12	31.48	1.36
S2	4.66	0.41	52.89	0.06	1.40	0.72	157.09	23.36	1.62
S3	4.65	4.71	76.73	0.19	1.33	1.47	119.25	38.39	0.97
S4	4.66	3.19	44.26	0.34	3.95	1.67	161.40	43.98	0.97
S5	4.64	3.19	51.64	0.1	1.55	0.74	141.96	20.99	1.51
S6	4.44	6.95	32.71	0.26	1.10	1.38	179.98	47.05	1.34
S7	4.41	4.78	91.24	0.21	1.43	1.84	224.79	48.87	1.78
S8	4.30	5.04	45.62	0.11	1.80	1.33	214.71	45.98	1.46
S9	4.36	9.84	45.62	0.10	0.96	1.24	163.96	48.45	1.81
S10	4.60	3.68	51.89	0.12	1.51	1.22	152.48	37.95	0.87
S11	4.61	3.16	74.07	0.16	0.92	1.31	167.87	41.78	0.49
S12	4.61	3.32	102.86	0.15	1.24	1.64	231.32	42.81	1.49
S13	4.62	7.14	84.01	0.16	1.35	0.96	140.50	39.87	1.02
S14	4.67	8.82	84.01	0.19	1.68	1.38	180.03	41.16	1.64
S15	4.49	3.69	112.70	0.17	1.12	1.65	148.91	41.20	1.37
S16	4.67	2.07	55.02	0.09	1.31	1.06	136.17	29.22	1.69
S17	4.45	2.05	74.81	0.11	3.17	0.87	178.88	22.06	0.82
S18	4.68	7.59	23.69	0.23	0.85	1.36	166.64	45.70	1.07
S19	4.44	6.70	44.71	0.19	1.02	1.79	192.54	52.85	1.22
Q1	4.92	2.66	55.58	0.15	1.63	1.32	80.06	37.04	1.36
Q2	5.37	2.51	44.71	0.17	0.66	1.35	76.42	35.35	1.62
Q3	5.21	2.52	34.50	0.16	0.61	1.13	68.50	31.23	0.97
Q4	5.14	1.69	63.51	0.21	1.16	1.54	90.79	43.13	0.97
Q5	5.05	2.85	75.57	0.17	1.12	1.72	118.29	44.19	1.51
Q6	5.31	2.61	53.93	0.14	0.78	1.04	84.51	31.23	1.34
C1	5.96	2.38	42.18	0.27	1.46	1.06	76.42	33.10	1.78
C2	4.82	3.04	93.48	0.19	0.64	1.01	102.75	37.69	1.46
C3	4.17	8.28	45.16	0.26	1.99	2.08	196.67	48.30	1.81
C4	4.32	9.71	35.56	0.22	2.21	1.46	164.10	64.02	0.87
C5	4.58	2.82	93.48	0.17	1.08	1.57	120.43	46.56	0.49
J1	4.66	3.81	126.26	0.28	1.62	2.1	250.19	54.73	1.49
J3	4.37	4.80	44.48	0.18	0.98	1.24	135.82	50.28	1.64
B2	4.81	2.90	56.15	0.18	1.36	1.38	179.45	41.10	0.82
B3	5.00	4.43	145.07	0.22	1.36	2.2	205.19	65.73	1.07
D1	5.01	3.68	90.37	0.22	1.09	1.70	143.80	54.99	1.22
D2	4.82	4.71	118.48	0.21	0.69	1.38	147.95	44.92	0.50

TK:全钾 Total potassium; AK:速效钾 Available potassium; TP:全磷 Total phosphorus; AP:有效磷 Available phosphorus; TN:全氮 Total nitrogen; AN:碱解氮 Alkali-hydrolyzed nitrogen; SOM:有机质 Soil organic matter; S:水溶性盐总量 Total amount water-soluble salt

机质)及芒萁重要值与 β 多样性及其分解组分作基于相异度矩阵的多元回归(Multiple regression on dissimilarity matrices, MRM)。使用vegan包的vegdist()函数计算各环境因子及芒萁重要值各样方的欧氏距离,样方地理距离使用geosphere包的distm()函数通过样方经纬度坐标计算,将以上距离矩阵标准化处理,执行多次MRM,直至回归模型中的所有因子都显著。

为探究芒萁与环境因子的关系,从而推测芒萁与环境因子是否共同作用于物种多样性,对芒萁重要值与

环境因子作 Spearman 相关性分析,并采用 FDR(false discovery rate)校正 P 值^[23]。利用 AMOS 26.0 构建路径分析模型,推测芒萁以及与芒萁相关的环境因子如何直接或间接影响群落 α 与 β 多样性,根据前续分析构建假设模型,通过建立协方差或删减变量等进行模型修正,得到符合理论假设且适配度佳的模型。

2 结果与分析

2.1 芒萁对海岛马尾松群落 α 多样性的影响

由图 2 可知,芒萁对海岛马尾松群落草本层、灌木层、乔木幼苗的 α 多样性均有一定的相似影响,而对乔木层没有显著影响。其中,草本层、灌木层、乔木幼苗的 Shannon-Wiener 指数均呈现先升高后降低的单峰形式曲线,Patrick 指数拟合曲线呈现随芒萁重要值增大而降低的趋势。但是,芒萁重要值对草本层、灌木层的 Simpson 指数有影响,对乔木幼苗则没有影响。另外,芒萁对各层片的 Pielou 指数影响各不相同,随着芒萁重要值的增加,草本层的 Pielou 指数先升高再降低,乔木幼苗的 Pielou 指数则呈上升趋势,而灌木层则不受影响。

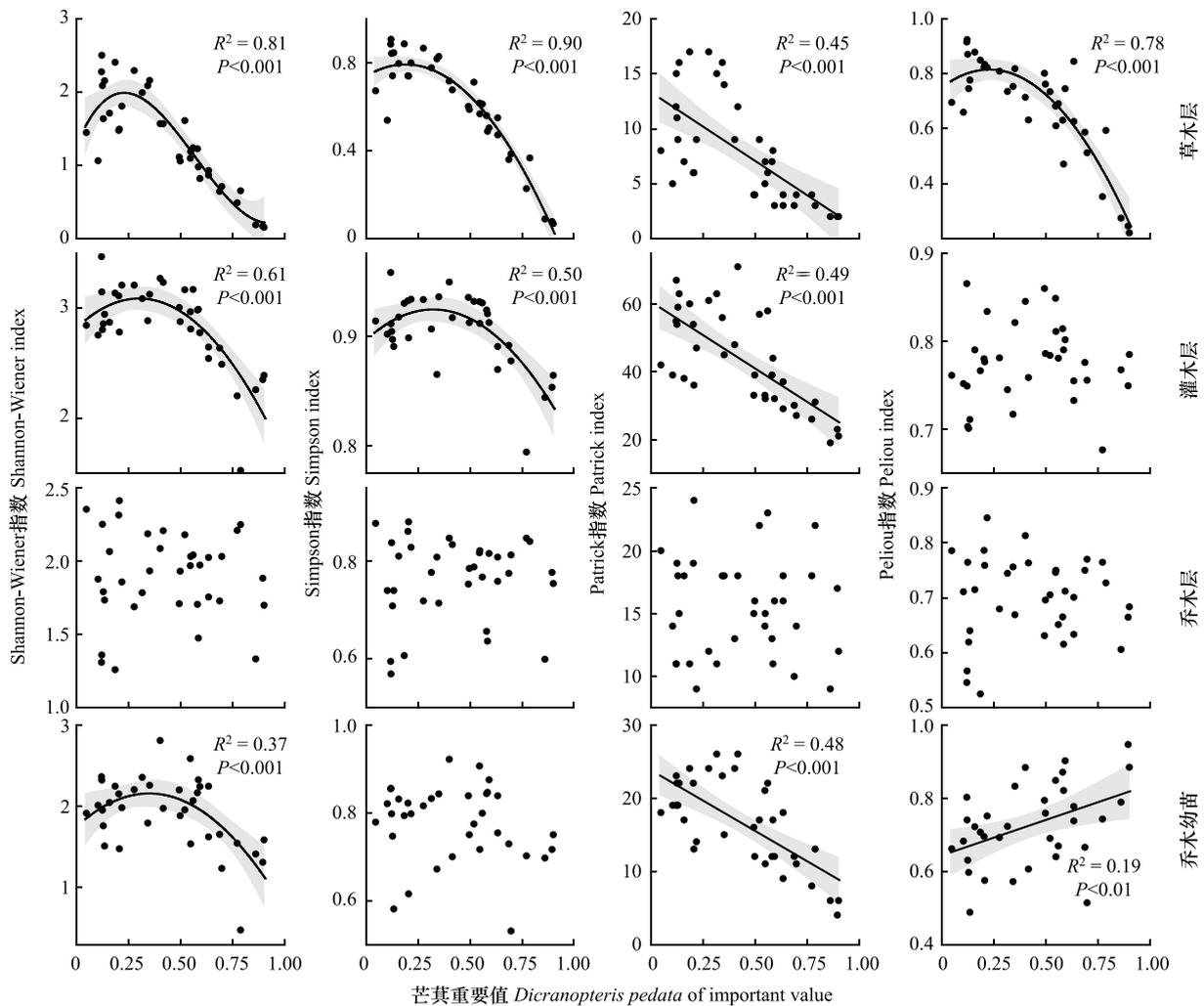


图 2 芒萁重要值与 α 多样性的关系

Fig.2 Relationship between *Dicranopteris pedata* of important value and α diversity

图中灰色阴影区域表示 95%置信水平下的置信区间,反映了自变量与因变量之间关系的估计不确定性

2.2 环境与芒萁对海岛马尾松群落 α 多样性的影响

将环境因子与各层片 α 多样性指数作冗余分析(图 3),第一轴可解释变异的 25.94% (P<0.001),第二轴可解释变异的 7.09% (P<0.01),并筛选出三个显著解释因子:芒萁重要值、土壤 pH、距大陆距离。结果表明,

草本层主要受芒萁重要值与土壤 pH 的影响,且芒萁重要值的影响更大,乔木层主要受 pH 与距大陆距离的影响,而不受芒萁重要值的影响。灌木层以及乔木幼苗的 Shannon-Wiener 指数、Patrick 指数以及灌木层的 Simpson 指数、乔木幼苗的 Pielou 指数受芒萁重要值与土壤 pH 的共同影响,但灌木层的 Pielou 指数与乔木幼苗的 Simpson 指数仅受土壤 pH 影响。距大陆距离除对灌木的 Shannon-Wiener 指数影响较小,对其他各层片多样性均有较大影响。

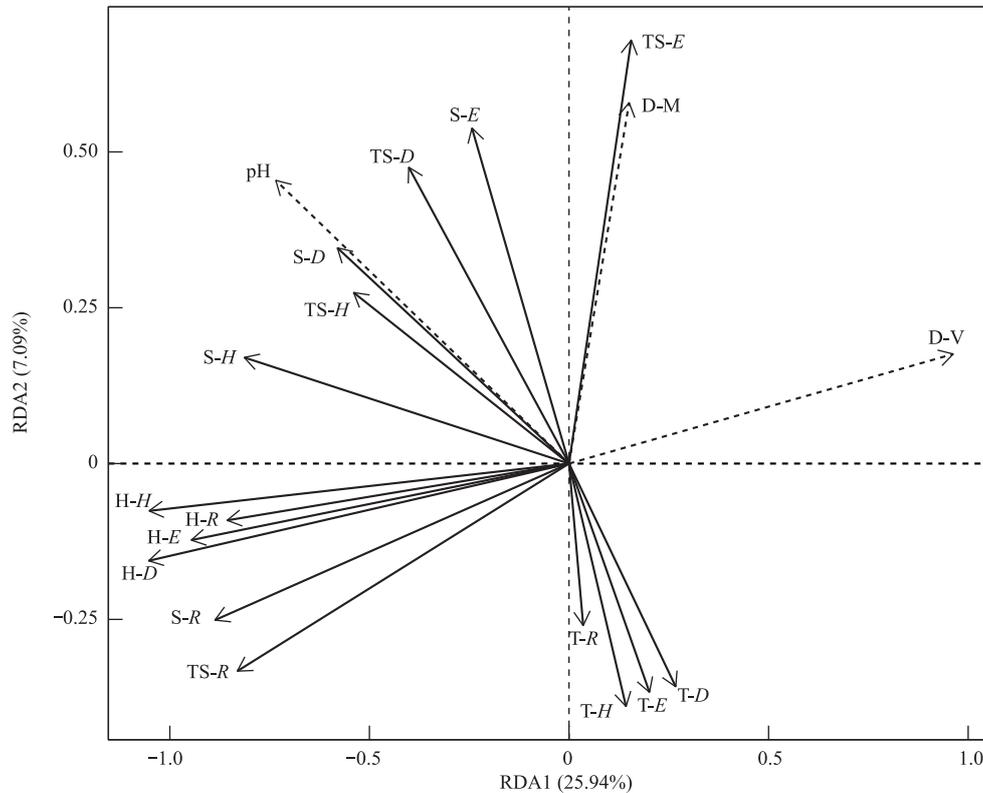


图 3 芒萁重要值、环境因子与 α 多样性的冗余 (RDA) 分析图

Fig.3 Redundancy analysis (RDA) of α diversity with environmental factors and *Dicranopteris pedata* of important value

D-V: 芒萁重要值 *Dicranopteris pedata* of important value; D-M: 距大陆距离 Distance from the mainland; T-H: 乔木层 Shannon-Wiener 指数; T-D: 乔木层 Simpson 指数; T-R: 乔木层 Patrick 指数; T-E: 乔木层 Pielou 指数; TS-H: 乔木幼苗 Shannon-Wiener 指数; TS-D: 乔木幼苗 Simpson 指数; TS-R: 乔木幼苗 Patrick 指数; TS-E: 乔木幼苗 Pielou 指数; S-H: 灌木层 Shannon-Wiener 指数; S-D: 灌木层 Simpson 指数; S-R: 灌木层 Patrick 指数; S-E: 灌木层 Pielou 指数; H-H: 草本层 Shannon-Wiener 指数; H-D: 草本层 Simpson 指数; H-R: 草本层 Patrick 指数; H-E: 草本层 Pielou 指数

2.3 芒萁与环境因子对海岛马尾松群落 β 多样性的影响

将 β 多样性 (B_{total}) 分解为物种周转组分 (B_{repl}) 和物种多度差异组分 (B_{AD}), 由表 3 可知, 物种周转组分对各层片 β 多样性的贡献比例均在 70% 以上, 表明 36 个样方的物种周转组分和物种多度差异组分对 β 多样性的贡献, 均由物种周转组分占主导地位。

表 3 β 多样性及其物种周转组分和物种多度差异组分

Table 3 Plant β diversity and its components of species turnover and abundance difference

β 多样性及其分解组分 Plant β diversity and its components	草本层 Herb layer	灌木层 Shrub layer	乔木层 Tree layer	乔木幼苗 Tree seedlings
β 多样性 (B_{total}) Plant β diversity	0.32	0.36	0.28	0.38
物种周转组分 (B_{repl}) Species turnover	0.26 (80.82%)	0.30 (83.17%)	0.21 (75.53%)	0.27 (69.77%)
物种多度差异组分 (B_{AD}) Species abundance difference	0.06 (19.18%)	0.06 (16.83%)	0.07 (24.47%)	0.12 (30.23%)

MRM 分析结果表明(表 4), 芒萁重要值对草本层与灌木层的 β 多样性及物种周转组分、乔木幼苗的 β 多样性及物种多度差异组分、乔木层的物种周转组分均有显著影响, 其中, 对草本层 β 多样性及物种周转组分的回归系数最高 ($P < 0.001$), 分别为 0.089、0.112, 其次是乔木幼苗 β 多样性及物种多度差异组分的回归系数 ($P < 0.001$), 分别为 0.051、0.045。另外, 样方距离对灌木层的 β 多样性及物种多度差异、乔木幼苗的 β 多样性有显著影响 ($P < 0.001$), 回归系数分别为 0.039、0.022、0.047, 这表明扩散作用或样方距离可能通过引起环境变化而起到间接作用。

表 4 β 多样性及分解组分的基于相异矩阵的多元回归 (MRM)Table 4 Results of the multiple regression on dissimilarity matrices (MRM) for plant β diversity and its components

模型解释率(R^2)与筛选的影响因子 R -squared and remaining variables	草本层 Herb layer			灌木层 Shrub layer			乔木层 Tree layer			乔木幼苗 Tree seedlings		
	(B_{total})	(B_{AD})	(B_{repl})	(B_{total})	(B_{AD})	(B_{repl})	(B_{total})	(B_{AD})	(B_{repl})	(B_{total})	(B_{AD})	(B_{repl})
R^2	0.296 ***	0.046 **	0.290 ***	0.321 ***	0.150 ***	0.163 ***	0.123 ***	0.072 **	0.022 *	0.332 ***	0.118 ***	0.022 *
GD				0.039 ***	0.022 ***					0.047 ***		
DV	0.089 ***	-0.026 **	0.112 ***	0.034 ***		0.027 ***			0.021 *	0.051 ***	0.045 ***	
CC				0.017 **	-0.014 **	0.023 **		0.021 **		0.018 *		0.032 *
pH				0.020 **								
TK	-0.035 *					0.021 *				0.023 *		
TN							-0.019 *					
AN							0.022 **	0.022 **				
S					-0.011 *	0.020 **						
DC										0.036 **		
DM					0.015 *		0.029 ***					
AT	-0.032 *		-0.060 **								0.043 **	
AW						0.021 *						

GD: 地理距离 Geographic distance; DV: 芒萁重要值 *Dicranopteris pedata* of important value; CC: 郁闭度 Canopy closure; TK: 全钾 Total potassium; TN: 全氮 Total nitrogen; AN: 碱解氮 Alkali-hydrolyzed nitrogen; S: 水溶性盐总量 Total amount water-soluble salt; DC: 距海岸距离 Distance from coast; DM: 距大陆距离 Distance from the mainland; AT: 年均温度 Average annual temperature; AW: 年均风速 Annual average wind speed; B_{total} : β 多样性 Plant β diversity; B_{AD} : 物种多度差异组分 Species abundance difference; B_{repl} : 物种周转组分 Species turnover; * 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$; *** 表示 $P < 0.001$

2.4 海岛马尾松群落 α 与 β 多样性的直接与间接影响机理

2.4.1 环境因子及芒萁重要值的相关性

由相关性分析(图 4)可得, 芒萁重要值与土壤 pH 显著负相关 ($P < 0.05$), 土壤 pH 与全钾、碱解氮、距最近海岛距离呈显著负相关 ($P < 0.05$), 距最近海岛距离与距大陆距离和距海岸距离显著正相关 ($P < 0.05$), 这些关系有利于说明芒萁及相关环境因子对所在群落多样性的直接与间接影响。其中, 土壤 pH 可以影响酸性植物——芒萁的分布, 但其它关系现并未发现大量理论与知识支持其因果关系或与理论相悖^[24], 以及距大陆距离与距海岸距离、距最近海岛距离三者具有相关性, 但可能存在共线性, 因此不考虑以上相关性, 仅考虑土壤 pH 对芒萁重要值的影响, 以便后续分析。

2.4.2 环境与芒萁对海岛马尾松群落 α 与 β 多样性的直接与间接影响

将芒萁重要值、土壤 pH 与各层片的 Shannon-Wiener 指数作路径分析, 由最佳路径模型可推测环境因子与芒萁如何共同影响 α 多样性(图 5)。土壤 pH 可以直接影响乔木层, 但多数情况是通过影响芒萁重要值, 再间接影响各层片 Shannon-Wiener 多样性指数; 芒萁重要值直接影响各层片 Shannon-Wiener 多样性指数, 且对草本层、灌木层、乔木幼苗、乔木层的影响递减, 路径系数分别为 -0.84 ($P < 0.001$)、-0.65 ($P < 0.001$)、-0.42 ($P < 0.01$)、-0.36 ($P < 0.05$)。

由基于相异矩阵的多元回归 (MRM) 可知(表 4), 灌木层的 β 多样性受芒萁、土壤 pH 与样方地理距离的

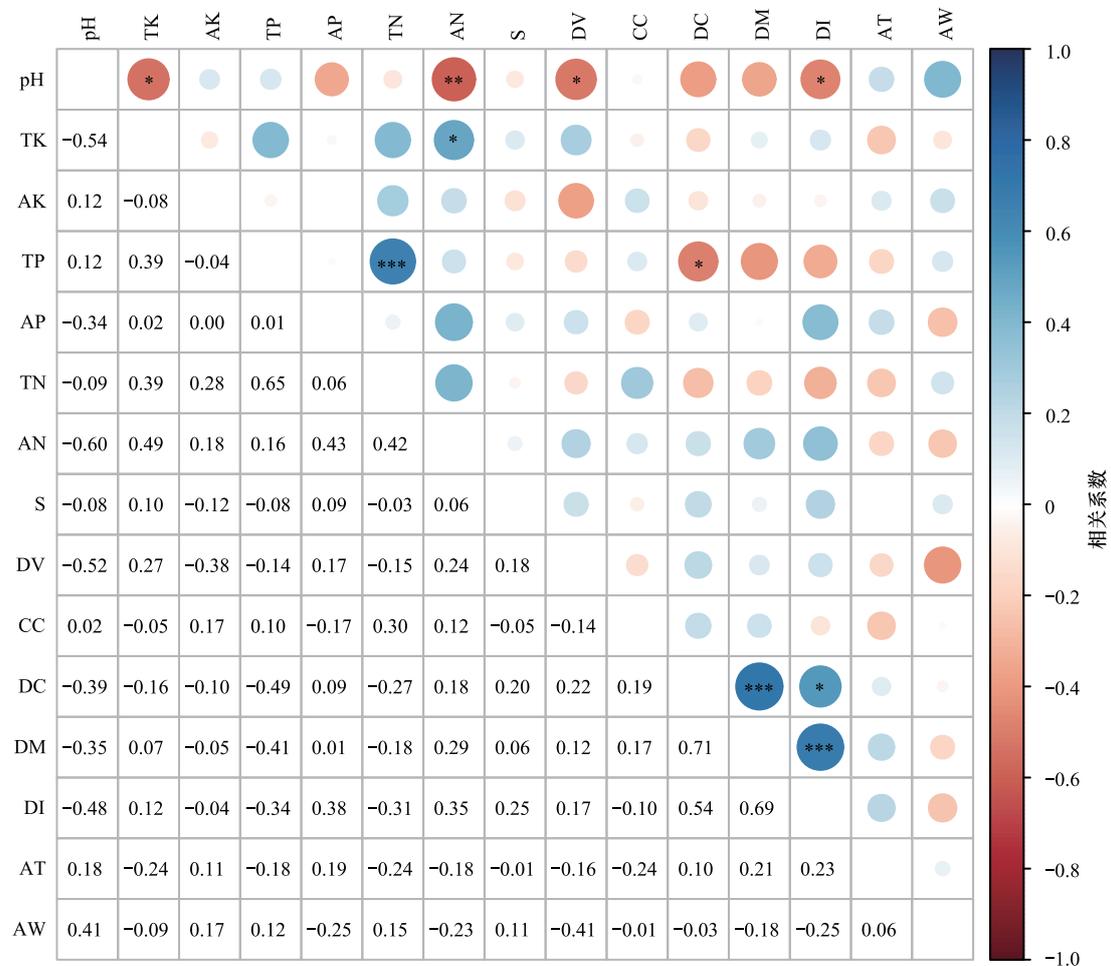


图4 各影响因子之间的 Spearman 相关性

Fig.4 Spearman correlation among the influencing factors

DI:距最近岛屿距离 The distance to the nearest island

共同影响,乔木幼苗的 β 多样性受芒萁与样方距离的共同影响,芒萁重要值对灌木层物种周转组分影响较小,且土壤pH对其影响不显著,因此将灌木层物种周转组分作为对比,最终选取灌木层与乔木幼苗的 β 多样性以及灌木层的物种周转组分进行路径分析,推测环境因子与芒萁对 β 多样性的直接与间接影响,为了简化模型,仅选取样方地理距离、芒萁重要值距离与土壤pH距离作为自变量。由最佳模型可知(图6),样方地理距离可造成土壤pH不同,从而间接影响芒萁重要值,最后芒萁直接影响各层片的 β 多样性,同时样方距离对灌木层与乔木幼苗的 β 多样性也有较大直接影响,回归系数分别为0.31($P < 0.001$)、0.30($P < 0.05$)。土壤pH既能直接影响 β 多样性及其分解组分,也能通过芒萁间接影响,且其影响较芒萁重要值更小。

3 讨论

3.1 芒萁对海岛马尾松群落 α 多样性的影响及其环境驱动因素

芒萁对草本层的Shannon-Wiener指数、Simpson指数与Pielou指数的影响均呈单峰格局,这与一些入侵植物对草本层 α 多样性影响的研究结果一致^[25-26]。中度干扰理论认为物种多样性与干扰之间的关系呈驼峰形,中等程度的干扰能使动植物群落保持最高的生物多样性^[27]。将入侵植物或芒萁看作一种干扰形式,可以解释群落植物多样性随干扰程度增大而先升高后降低的趋势。但芒萁与入侵植物有相同之处,又有不同之处。入侵植物入侵成功的其中两个条件为适应环境条件与资源竞争^[28],根据环境因子与芒萁重要值对各层

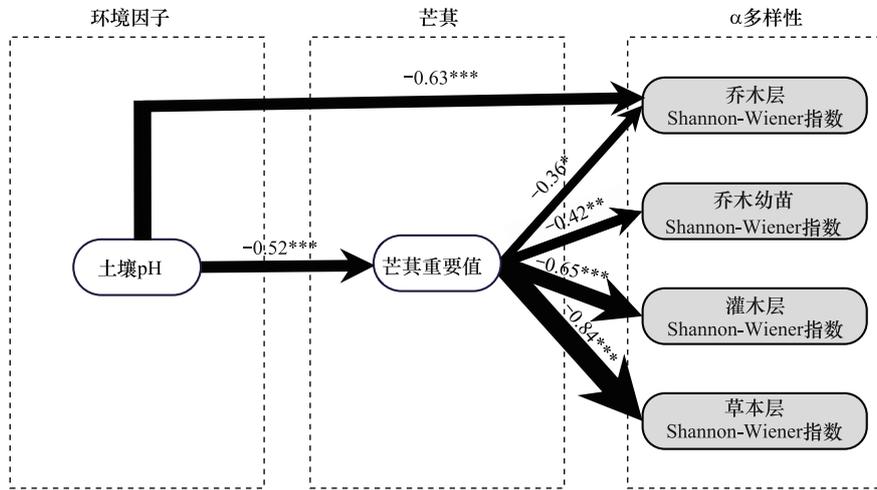


图 5 芒萁重要值及相关因子对 α 多样性的直接与间接影响

Fig.5 The direct and indirect pathways through which *Dicranopteris pedata* of important value and its related factors influence plant α diversity

箭头旁边的数字表示标准化路径系数,箭头的粗细表示影响的大小

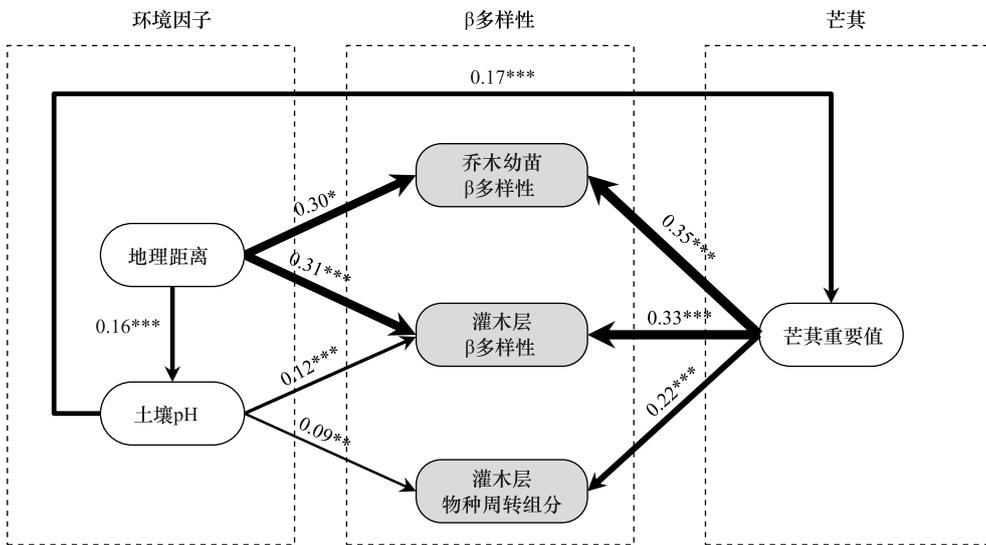


图 6 芒萁重要值及相关因子对 β 多样性及其分解组分的直接与间接影响

Fig.6 The direct and indirect pathways through which *Dicranopteris pedata* of important value and its related factors influence plant β diversity and its components

片的路径分析(图 5)显示,其它环境因子均通过作用于芒萁而间接作用于群落物种多样性(除土壤 pH 对乔木层 Shannon-Wiener 指数有直接影响外),芒萁重要值均可直接作用于物种多样性,这表明芒萁的化感作用^[29]、高繁殖力以及对酸性土壤环境的耐受性等具有入侵性的特点,使其更能够在酸性土壤等环境中定殖、扩散,进而竞争资源,从而影响植物群落,这与入侵机制具有一定相似性。但不同的是,芒萁在本研究区域属于本地植物,入侵物种相比于本地物种具有不同的进化历史或者人为引进背景^[30],且入侵植物对入侵地土壤的调节作用与原产地不同^[31],这些原因可能使作为本地植物又具有入侵特性的芒萁对植物多样性产生的影响或机制不完全与入侵植物相同。例如,虽然由于土壤 pH 减小,芒萁成为优势种,将消耗大部分资源,迫使非优势植物进入更窄的生态位空间,但是有研究表明,优势种也改善影响某些非优势种的环境

压力,相比于优势种对非优势种的压力,这具有更强的正效应^[32]。因此,芒萁重要值对马尾松群落物种多样性的影响是由于其它环境因子创造了有利条件而使芒萁成为优势种,进而竞争资源,从而影响了物种多样性,其中环境因子起到了决定作用。但是,当芒萁成为优势种时,也可能通过改善环境压力,对物种多样性产生正面影响,这种正面效应还需要进一步证实。

对于 Pielou 均匀度指数,各层片与芒萁重要值关系各不相同——草本层略呈单峰变化、灌木层无影响、乔木幼苗呈正相关,这反映了芒萁对不同层片植物的不同影响。均匀度指数越高说明物种在样方内分布越均匀,各物种个体数越接近^[33]。共存理论认为,在生态位高度重叠导致竞争限制资源的情况下,物种通过竞争排斥取代其它种是最可能的^[34]。芒萁重要值与生态位重叠高度相关,重要值越大,与草本层的生态位重叠越大。芒萁重要值较小时,对生态位重叠大的草本层物种竞争较小,因此对均匀度影响较小,但随着芒萁达到一定数量时,便导致一些物种消失,另一些物种数量得到抑制,有些耐受性较强的物种可能还会因芒萁排挤掉其它物种而得到促进,以往关于微生物群落的研究也表明,土壤理化性质的变化会导致新的群落结构和优势种形成,从而造成物种之间的直接竞争,并促进物种的灭绝和迁入^[35],因此,环境变化引起了芒萁重要值发生变化,进而影响物种多度与物种周转,从而在更大尺度上影响了 β 多样性(表 4)。也由于芒萁与草本层的生态位重叠比灌木层、乔木层大,导致芒萁对各层片 Pielou 指数影响不同,由路径分析(图 5)也可以看出芒萁对不同层片的影响递减。另外,研究表明,芒萁有利于某些下层乔木幼苗的存活和生长^[36],因此,处于灌木层的乔木幼苗 Pielou 均匀度指数与芒萁重要值呈正相关,可能是因为芒萁对一些木本幼苗具有促进作用,虽然芒萁竞争使一些物种消失,但也可能对存活的乔木幼苗有促进作用。乔木幼苗虽然处于灌木层,但芒萁却对其影响不同于灌木层,这也说明了芒萁对乔木幼苗的特殊作用以及对群落演替方向的影响。而乔木幼苗 Simpson 指数与芒萁重要值无显著关系,是因为 Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数虽都是对群落物种丰富度及均匀度的综合评价,但 Simpson 指数对物种均匀度更敏感,而 Shannon-Wiener 指数对物种丰富度更敏感^[37],由于乔木幼苗物种丰富度指数与 Pielou 指数的相反趋势,而使其 Simpson 指数无显著变化。

3.2 芒萁对海岛马尾松群落 β 多样性的影响及其环境驱动因素

从芒萁对各层片 β 多样性的影响来看(表 4),群落之间芒萁重要值差距越大,草本层、灌木层、乔木幼苗 β 多样性越大,说明在更大尺度上芒萁对物种多样性仍有显著影响。

芒萁重要值的差异代表了芒萁对其它植物竞争程度的差异,重要值差异越大,对其它植物造成的竞争差异越大,反之越小。对于物种周转组分,有研究表明入侵物种的丰度增加能引起物种周转降低^[38],本研究中,芒萁也对物种周转有影响。由表 4 可得,芒萁对其它植物的竞争差异越大,草本层、灌木层、乔木层物种周转越大,说明在更大尺度上,各层片会由于芒萁的竞争或其它效应而导致一些物种消失或促进。研究表明,资源可获得性^[39]、养分含量^[40]及 pH^[41]等土壤性质、其它物种竞争^[42]等都对物种周转有很大影响,不同的环境条件会对不同嗜好的植物进行筛选^[43],这与本研究的路径分析(图 6)相一致。由 β 多样性及其分解组分的路径分析(图 6)可知,在大尺度上,土壤 pH 仍然通过芒萁间接影响多样性,而芒萁直接影响多样性,即,随土壤 pH 的下降,使得芒萁成为优势种,对其它植物造成影响而造成物种周转,或土壤 pH 导致更多耐酸性的植物加入群落而造成物种周转。并且由路径分析(图 6)可知,土壤 pH 的影响通常小于芒萁重要值,说明芒萁对 β 多样性影响更大,或芒萁还可能通过除竞争外的作用影响其它植物的存活,比如芒萁的化感作用对杂草密度及某些植物幼苗的影响^[40]。芒萁对乔木层的物种周转组分有影响,但受影响最小,这可能是由于林下芒萁对某些乔木生长具有促进作用^[44],但芒萁与乔木层生态位重叠较小,因此对乔木层有影响但较小。

对于物种多度差异组分,竞争差异越大,草本层多度差异越小,乔木幼苗多度差异越大,而灌木层与乔木层无显著关系,说明乔木幼苗物种多度受芒萁影响较大,草本层、灌木层与乔木层物种多度差异主要受其它因素影响,本文 MRM 分析(表 4)表明灌木层的物种多度差异受距大陆距离与地理距离影响,乔木的物种多度差异受土壤影响。由 β 多样性的路径分析(图 6)也可得到,代表扩散作用的样方地理距离对 β 多样性起到重要作用,其不仅通过改变土壤等环境起间接作用,还能直接影响 β 多样性。相关研究也表明,相比于物种之间

的竞争,环境变化对物种多度更起决定作用,因为环境可以通过限制生态位的数量及可获得性从根本上影响物种多度^[45],并且,在自然中,大部分群落是扩散组装系统,物种迁入率对物种多度的作用也比生态位重要^[46]。较多海岛研究也表明,海岛物种多度受扩散作用、生境多样性的影响较大^[47-48]。因此,芒萁竞争对乔、灌、草层的物种多度差异并无显著作用,这与大部分研究结果一致。研究表明,入侵植物常影响树木幼苗的数量(且这种影响可能独立于生态位关联),进而因物种多样性的减少而影响树木更新^[49]。在本研究中,芒萁对乔木幼苗的物种丰富度也具有负面影响,但也有研究表明,芒萁可以改善土壤细菌群落多样性和优势菌群^[50],因此,芒萁对幼苗的影响仍需要进一步探究。某些物种幼苗建成与土壤真菌群落变化之间存在显著的联系,但植物生长则没有与其显著关联,这表明在植物生命的初始阶段,生物反馈可能更为重要^[51],这可能解释了乔木幼苗与成年乔木及其它层片对芒萁变化的不同反映。结合 α 多样性结果,本研究认为芒萁在森林生态系统中会对某些乔木幼苗物种多度有影响,但随着乔木成年,这种影响可能会减弱从而转为由其它生态过程主导。

4 结论与展望

芒萁对海岛马尾松林的草本层、灌木层及乔木幼苗的 α 多样性均有影响,但对各层片多样性的影响各不相同。芒萁对草、灌、乔木幼苗的 β 多样性也有影响,对于 β 多样性分解组分,芒萁会引起不同层片不同程度的物种周转,并对马尾松林的乔木层更新有影响。显著影响 β 多样性的因子相比于 α 多样性更多,并且扩散作用对 β 多样性有显著影响。在不同尺度上,土壤 pH 都可以为芒萁成为优势种创造有利环境,进而影响群落物种多样性,可见环境因子是物种多样性的先决条件。对于乔木幼苗,多为阔叶常绿乔木,如豺皮樟、鹅掌柴、九节、三桠苦、山矾、杨桐等,阔叶落叶乔木如野漆等也在某些样方分布较多,但马尾松幼苗非常罕见,因此,马尾松林最终将会向常绿阔叶林方向演替,但芒萁重要值更大的群落,乔木幼苗的物种丰富度也更小,均匀度更大,从而调节了乔木层的郁闭度,将提供有利于喜光但不耐强光的芒萁生存的林下环境。若要制定维持植物多样性策略,可以根据尺度制定不同的策略从而达到不同的目的。根据 α 多样性结果可知,芒萁重要值在一定范围内时,对群落各层片的物种多样性无显著负面影响,因此维持小尺度群落的多样性时只需适当控制芒萁数量即可。根据 β 多样性结果,在更大尺度上,芒萁对乔、灌、草层物种周转有一定影响,因此要注意芒萁是否会引起某些具有关键作用的物种在此区域消失,另外,芒萁对此区域乔木幼苗的物种多度有影响,从而会对此区域未来群落乔木层结构有影响,但这种影响也有可能是正面的,如可能会通过调节乔木层的结构而有利于草本层的物种多样性,因此,在大尺度上应对群落动态持续关注。但是,不管在任何尺度上进行物种多样性保护,环境因子往往决定了一个区域物种多样性的方向,因此,应顺应当地环境提出合理的对策。

在本研究中,芒萁虽作为本地植物,但其对植物群落的影响与众多入侵植物相关研究结果相似,这有助于比较具有入侵属性的本地植物与外来入侵植物对群落的不同影响,及其生存机制、竞争方式等有何差异。由于野外影响因子错综复杂,因此,后续可以在实验室条件下,控制变量,将芒萁与其它具有相似入侵机制的外来入侵植物进行对比,探究其对群落物种多样性影响的不同之处,从而为保护物种多样性与入侵植物防治提供更科学的对策。

参考文献(References):

- [1] 许谔山,郑丽婷,叶属峰,刘翔宇,阎恩荣. 中国东部 10 个海岛植被近自然度评价. 生态学报,2021,41(9): 3713-3723.
- [2] 石洪华,王晓丽,王媛,刘振英,麻德明. 北长山岛森林乔木层碳储量及其影响因子. 生态学报,2013,33(19): 6363-6372.
- [3] 孔繁升. 福建海岛植被. 福州: 福建科学技术出版社,1999.
- [4] 池源,石洪华,郭振,丁德文. 海岛生态脆弱性的内涵、特征及成因探析. 海洋学报,2015,37(12): 93-105.
- [5] Willim K, Stiers M, Annighöfer P, Ammer C, Ehbrecht M, Kabal M, Stillhard J, Seidel D. Assessing understory complexity in beech-dominated forests (*Fagus sylvatica* L.) in central Europe-from managed to primary forests. Sensors: Basel, Switzerland, 2019, 19(7): 1684.
- [6] Ehbrecht M, Schall P, Ammer C, Seidel D. Quantifying stand structural complexity and its relationship with forest management, tree species diversity

- and microclimate. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 242: 1-9.
- [7] Dai D, Ali A, Huang X, Teng M J, Wu C G, Zhou Z X, Liu Y. Soil available phosphorus loss caused by periodical understory management reduce understory plant diversity in a northern subtropical *Pinus massoniana* plantation chronosequence. *Forests*, 2020, 11(2): 231.
- [8] 姚珊, 郭其强, 盘金文, 张亚琴, 罗丝琼. 马尾松人工林发育过程中林下灌草群落优势种生态位动态分析. *西北植物学报*, 2021, 41(8): 1417-1424.
- [9] 苏浩浩, 黄桥明, 邓翠, 吕茂奎, 谢锦升. 退化马尾松林恢复过程中芒萁覆盖对土壤微生物生物量碳氮及其周转的影响. *水土保持学报*, 2023, 37(3): 336-344.
- [10] 张煜, 张旭, 邱子豪, 陈远其. 芒萁的生态学与资源利用研究进展. *草业科学*, 2021, 38(8): 1525-1536.
- [11] Boinot S, Alignier A. Discrepancies between the drivers of alpha and beta plant diversity in arable field margins. *Proceedings Biological Sciences*, 2023, 290(1992): 20222179.
- [12] 谢艳秋, 黄晖, 江怡萱, 王春晓, 陈嘉杰, 邓传远, 郑郁善. 福建海岛石松类和蕨类植物多样性及地理分布特征. *分子植物育种*, 1-9 [2024-11-03]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230619.1726.010.html>.
- [13] 肖集泓, 赖敏英, 李媚, 王春晓, 钟址非, 温清燕, 钱志军, 罗真, 王迎雪, 邓清雅, 邓传远. 宁德三都澳海岛马尾松林群落特征及物种多样性. *生态学报*, 2023, 43(23): 9827-9843.
- [14] 祁有祥, 骆汉, 赵廷宁. 郁闭度简易测量方法试验研究. *林业实用技术*, 2009(11): 62-63.
- [15] Fisher R A, Corbet A S, Williams C B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *The Journal of Animal Ecology*, 1943, 12(1): 42.
- [16] Jost L. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 2007, 88(10): 2427-2439.
- [17] Hurlbert S H. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 1971, 52(4): 577-586.
- [18] 余丹琦, 张喜亭, 肖路, 仲召亮, 王慧梅, 王文杰. 小兴安岭凉水国家级自然保护区植物 beta 多样性及其影响因素. *生物多样性*, 2022, 30(3): 12-23.
- [19] Podani J, Schmera D. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. *Oikos*, 2011, 120(11): 1625-1638.
- [20] Carvalho J C, Cardoso P, Gomes P. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 21(7): 760-771.
- [21] Legendre P. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(11): 1324-1334.
- [22] Dray S, Bauman D, Blanchet G, Borcard D, Clappe S, Guenard G, Jombart T, Larocque G, Legendre P, Madi N, Wagner H H, Siberchicot A. *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis.* (2023-10-18) [2024-04-15]. <https://cran.r-project.org/web/packages/adespatial/index.html>.
- [23] 张志永, 刘晖, 董方勇, 邹曦, 李键庸, 朱滨, 陈锋, 马沛明, 赵先富, 郑志伟, 唐海滨. 三江源河岸带植物群落空间分布特征及其驱动因子解析. *环境科学*, 2024, 45(9): 5351-5360.
- [24] 徐影, 于镇华, 李彦生, 包文彬, 张春雨, 刘晓冰. 土壤酸化成因及其对农田土壤-微生物-作物系统影响的研究进展. *土壤通报*, 2024, 55(2): 562-572.
- [25] 李建, 卢世君, 邱礼杉, 庄春晓, 杨芳芳, 赵娟娟. 深圳市建成区入侵植物对草本植物种类及功能多样性的影响. *生态学报*, 2023, 43(18): 7507-7522.
- [26] 李萍, 白小明, 陈鑫, 李娟霞, 冉福, 陈辉, 杨小妮, 康瑞卿. 白三叶入侵对禾本科草坪土壤特性和植物群落的影响. *生态环境学报*, 2023, 32(1): 70-79.
- [27] Molino J F, Sabatier D. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science*, 2001, 294(5547): 1702-1704.
- [28] Ren M X, Zhang Q G. The relative generality of plant invasion mechanisms and predicting future invasive plants. *Weed Research*, 2009, 49(5): 449-460.
- [29] 罗丽萍, 葛刚, 陶勇, 叶居新. 芒萁对几种杂草和农作物的生化他感作用. *植物学通报*, 1999, 16(5): 591-597.
- [30] Catford J A, Daehler C C, Murphy H T, Sheppard A W, Hardesty B D, Westcott D A, Rejmánek M, Bellingham P J, Pergl J, Horvitz C C, Hulme P E. The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: implications for species richness and management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2012, 14(3): 231-241.
- [31] 沈诗韵, 潘远飞, 陈丽茹, 土艳丽, 潘晓云. 喜旱莲子草原产地和入侵地种群的植物-土壤反馈差异. *生物多样性*, 2023, 31(3): 10-18.
- [32] Arnillas C A, Borer E T, Seabloom E W, Alberti J, Baez S, Bakker J D, Boughton E H, Buckley Y M, Bugalho M N, Donohue I, Dwyer J, Firm J, Gridzak R, Hagenah N, Hautier Y, Helm A, Jentsch A, Knops J M H, Komatsu K J, Laanisto L, Laungani R, McCulley R, Moore J L, Morgan J W,

- Peri P L, Power S A, Price J, Sankaran M, Schamp B, Speziale K, Standish R, Virtanen R, Cadotte M W. Opposing community assembly patterns for dominant and nondominant plant species in herbaceous ecosystems globally. *Ecology and Evolution*, 2021, 11(24): 17744-17761.
- [33] 史恭发, 徐诺, 牛钊倩, 孙炜伦, 王好, 石广振, 王玲. 内蒙古大兴安岭东部林下植物生物多样性海拔差异. *生态学报*, 2024, 44(7): 3004-3015.
- [34] Verhoeven M R, Glisson W J, Larkin D J. Niche models differentiate potential impacts of two aquatic invasive plant species on native macrophytes. *Diversity*, 2020, 12(4): 162.
- [35] Han H M, Liu H, Zhang B, Li Y, Li C H, Cao H. Competitive relationships due to similar nutrient preferences reshape soil bacterial metacommunities. *Science of the Total Environment*, 2024, 933: 172956.
- [36] Yuan S, Liu N, Ren H, Zhang H, Wang J. Do pioneer species enhance early performance of native species in subtropical shrublands? An examination involving six native species in South China. *Community Ecology*, 2019, 20(1): 53-63.
- [37] 许晴, 张放, 许中旗, 贾彦龙, 尤建民. Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数若干特征的分析及“稀释效应”. *草业科学*, 2011, 28(4): 527-531.
- [38] Heidinga L, Wilson S D. The impact of an invading alien grass (*Agropyron cristatum*) on species turnover in native prairie. *Diversity and Distributions*, 2002, 8(5): 249-258.
- [39] Filgueiras B K C, Peres C A, Melo F P L, Leal I R, Tabarelli M. Winner-loser species replacements in human-modified landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2021, 36(6): 545-555.
- [40] Song M, Yu L, Fu S, Korpelainen H, Li C. Stoichiometric flexibility and soil bacterial communities respond to nitrogen fertilization and neighbor competition at the early stage of primary succession. *Biology and Fertility of Soils*, 2020, 56(8): 1121-1135.
- [41] Fried G, Cordeau S, Metay A, Kazakou E. Relative importance of environmental factors and farming practices in shaping weed communities structure and composition in French vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2019, 275: 1-13.
- [42] Goncalves L A, Abadia A C, Vilar C C, Silvério D V, Colli G R, Martins J, Maracahipes-Santos L, Ushiwata S Y, Lenza E. Soil properties and bamboo cover drive the structure of the woody plant community along a forest-savanna gradient. *Austral Ecology*, 2021, 46(5): 737-749.
- [43] Øien D I, Pedersen B, Kozub Ł, Goldstein K, Wilk M. Long-term effects of nutrient enrichment controlling plant species and functional composition in a boreal rich Fen. *Journal of Vegetation Science*, 2018, 29(5): 907-920.
- [44] Wan S Z, Zhang C L, Chen Y Q, Zhao J, Wang X L, Wu J P, Zhou L X, Lin Y B, Liu Z F, Fu S L. The understory fern *Dicranopteris dichotoma* facilitates the overstory *Eucalyptus* trees in subtropical plantations. *Ecosphere*, 2014, 5(5): 1-12.
- [45] Ezard T H G, Purvis A. Environmental changes define ecological limits to species richness and reveal the mode of macroevolutionary competition. *Ecology Letters*, 2016, 19(8): 899-906.
- [46] Loke L H L, Chisholm R A. Unveiling the transition from niche to dispersal assembly in ecology. *Nature*, 2023, 618(7965): 537-542.
- [47] 肖兰, 张琳婷, 杨盛昌, 郑志翰, 姜德刚. 厦门近岸海域无居民海岛植物区系和物种组成相似性. *生物多样性*, 2018, 26(11): 1212-1222.
- [48] 王金旺, 魏馨, 陈秋夏, 李效文, 杨升. 温州沿海小型海岛植物丰富度和 β 多样性及其影响因子. *生态学报*, 2017, 37(2): 523-540.
- [49] Lázaro-Lobo A, Lucardi R D, Ramirez-Reyes C, Ervin G N. Region-wide assessment of fine-scale associations between invasive plants and forest regeneration. *Forest Ecology and Management*, 2021, 483: 118930.
- [50] 喻君保, 李启艳, 朱晨璐, 黄德祺, 武欣怡, 杨帆, 侯晓龙. 芒萁侵入红壤退化裸地对土壤理化性质和细菌组成的影响. *水土保持学报*, 2023, 37(1): 188-196, 203.
- [51] Kutáková E, Mészárosová L, Baldrian P, Münzbergová Z. Evaluating the role of biotic and chemical components of plant-soil feedback of primary successional plants. *Biology and Fertility of Soils*, 2020, 56(3): 345-358.