

DOI: 10.20103/j.stxb.202502260415

姚扬,程攀,赵露,张红星,李铤,周伟奇,王效科.城市人工林下春季自生植物多样性动态变化及其影响因素分析.生态学报,2025,45(22): - .
Yao Y, Cheng P, Zhao L, Zhang H X, Li X, Zhou W Q, Wang X K. Dynamic changes in the biodiversity of understory spontaneous plants and analysis of influencing factors in urban plantation forests. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(22): - .

城市人工林下春季自生植物多样性动态变化及其影响因素分析

姚 扬^{1,2}, 程 攀^{1,3}, 赵 露^{1,2}, 张红星^{1,4,5}, 李 铤^{1,2}, 周伟奇^{1,2,4,5}, 王效科^{1,2,4,5, *}

1 中国科学院生态环境研究中心, 区域与城市生态安全全国重点实验室, 北京 100085

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 云南大学生态与环境学院, 昆明 650091

4 中国科学院生态环境研究中心, 北京京津冀区域生态环境变化与综合治理国家野外科学观测研究站, 北京 100085

5 中国科学院生态环境研究中心, 北京城市生态系统研究站, 北京 100085

摘要:城市人工林往往树种单一, 而林下自生植物具有丰富的多样性, 但目前还未引起足够关注。本研究以城市公园的落叶阔叶林—毛白杨林(*Populus tomentosa*)和常绿针叶林—油松林(*Pinus tabulaeformis*)为对象, 调查分析了春季林下自生植物种类、多度及多样性, 探究了林下自生植物群落组成和多样性动态变化及其与环境因子的关系。结果表明: 两种林下共计调查到 27 种自生植物, 其中毛白杨林下 21 种, 油松林下 22 种。共同出现 16 种, 占 59.26%。毛白杨林下阳性植物(6 种)多于油松(1 种), 而耐荫植物(15 种)少于油松(21 种)。毛白杨林下自生植物的 α 多样性总体高于油松林。毛白杨林下自生植物 α 多样性显著受光合有效辐射及地温正向影响($P < 0.05$), 而油松林下则显著受土壤水分正向影响($P < 0.05$)。两种林分下的自生植物 β 多样性随调查时间推移均显著降低, 群落组成逐渐趋同。此外, 毛白杨林下自生植物组成主要受扩散因子影响; 而油松林下自生植物主要受环境因子控制。本研究为提升城市人工林下植物多样性及绿地管理提供了科学依据。

关键词: 自生植物; 林分类型; 组成动态; 林下环境因子; 关键因子

Dynamic changes in the biodiversity of understory spontaneous plants and analysis of influencing factors in urban plantation forests

YAO Yang^{1,2}, CHENG Pan^{1,3}, ZHAO Lu^{1,2}, ZHANG Hongxing^{1,4,5}, LI Xian^{1,2}, ZHOU Weiqi^{1,2,4,5}, WANG Xiaoke^{1,2,4,5, *}

1 State Key Laboratory for Ecological Security of Regions and Cities, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 School of Ecology and Environmental Sciences, Yunnan University, Kunming 650091, China

4 Beijing-Tianjin-Hebei Urban Megaregion National Observation and Research Station for Eco-Environmental Change, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

5 Beijing Urban Ecosystem Research Station, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

Abstract: Urban plantation forests often consist of a single tree species and therefore exhibit low diversity. In contrast, understory spontaneous plants have comparatively high species richness and is an effective way of enhancing urban plant diversity. However, current attention to the dynamic changes in the diversity of spontaneous plant communities in urban plantation forests during spring remains insufficient. This study focused on two common types of urban plantations found in

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(32371652); 国家重点研发计划子课题(2022YFF1031103-3)

收稿日期: 2025-02-26; **网络出版日期:** 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Wangxk@rcees.ac.cn

city parks: deciduous broadleaf forests (*Populus tomentosa*) and evergreen coniferous forests (*Pinus tabulaeformis*). The research examined the variety, abundance, and diversity of spontaneous plants growing under these forests during the spring. Statistical tools including t-tests, Principal Component Analysis (PCA), and partial Mantel analysis were used to examine changes in understory plant communities over time and their relationship to environmental factors. The results showed that forest stand types significantly affect the composition and dynamic diversity of understory spontaneous plants. A total of 27 spontaneous plant species were recorded under the two forest stands, of which 21 species occurred under the *Populus tomentosa* forest and 22 species under the *Pinus tabulaeformis* forest. Sixteen species were common to both forests, accounting for 59.26%. There were more heliophilous plants in *Populus tomentosa* forests (6 species) than that in *Pinus tabulaeformis* forests (1 species), while tolerant plants (15 species) were lower than that in *Pinus tabulaeformis* forests (21 species). The richness and diversity of spontaneous plants were higher in *Populus tomentosa* forests than in *Pinus tabulaeformis* forests. The α -diversity of spontaneous plants under *Populus tomentosa* forests was significantly positively influenced by photosynthetically active radiation and soil temperature ($P < 0.05$), while that under *Pinus tabulaeformis* forests was significantly positively influenced by soil moisture ($P < 0.05$). Under both forest stands, the β -diversity of spontaneous plants declined significantly, and community composition gradually converged. In addition, the composition of spontaneous plants under *Populus tomentosa* forests was mainly influenced by diffusion factors, while the composition of spontaneous plants under *Pinus tabulaeformis* forests was mainly controlled by environmental factors. This study has provided a scientific basis for improving plant diversity and green space management under *Populus tomentosa* and *Pinus tabulaeformis* forests in cities.

Key Words: spontaneous plants; plantation type; composition dynamics; understory environmental factors; key factors

在全球城市化进程中,大量城市建设活动改变了原有的土地覆被,导致外来物种入侵,本地种减少,对城市生物多样性构成了巨大挑战^[1-2]。近年来,在京津冀区域协同发展及美丽城市建设等国家战略背景下,城市绿地建设大量推广人工林,但人工林结构均质、物种组成单一,生物多样性相对较低^[1-3]。而未经人工栽培养护就能够自然生长的林下植物群体,即林下自生植物,其在城市里分布广泛,能够快速适应环境,并为其他生物提供更多的栖息地和食物来源,能够有效补充城市生态系统的生物多样性,提升生态系统稳定性与服务功能^[4-5]。

特别是在温带地区,林下自生植物表现出独特的生态策略,能够在早春时节迅速生长和开花,以便在林冠完全闭合前利用充足的光照资源并占据生态位,增加城市生物多样性,维持城市生态健康^[4-6]。此外,这一阶段的林下自生植物在碳循环和营养物质循环中扮演着关键角色^[7],其利用春季光照资源进行快速生长和繁殖,在生长高峰期大量吸收二氧化碳,对城市生态系统碳汇功能贡献显著,在调节城市森林的碳通量方面发挥重要作用^[8]。因此深入研究和理解早春林下自生植物的组成及其动态变化,对于森林管理和保护、生物多样性提升、发挥城市生态功能具有重要意义。

已有研究表明林下自生植物的类型、分布及多样性主要受人为因素和环境因素以及林分特征影响^[9-10]。人为因素方面,包括人类活动及管理措施,能够改变微气候条件,如温度和水分,进而影响林下自生植物的物候,改变其组成^[7]。环境因素方面,光照、温度、坡度、坡向及土壤有机质等因素,能够直接影响林下自生植物发芽、生长和繁殖^[9-11]。例如位于北向坡的林下自生植物密度最高,而位于南向坡的林下自生植物多样性最高^[12]。林分特征方面,包括林分类型、林龄、林冠覆盖度等,在三方面影响因素中最为关键,决定了林下环境条件及植物多样性的空间格局^[13-14]。此外,不同林分类型对林下微环境的塑造存在显著差异,例如,落叶阔叶林与常绿针叶林因林冠结构差异,导致林下光照、温度、水分等微环境变化,从而塑造了差异化的自生植物群落结构和多样性水平^[15]。

现有研究多是基于静态时点样方调查,关注不同林分类型下的自生植物组成及多样性差异,缺少对自生

植物组成及多样性的动态变化研究,特别是早春林冠逐渐郁闭时期,林下光照、水分等环境条件迅速变化,林下自生植物群落表现出不同的生态响应,植物组成及多样性快速更新变化的情况还很少被关注。然而,林下自生植物在这一关键时期的快速响应不仅反映了其对微环境变化的敏感性,也可能深刻影响森林生态系统的稳定性与恢复力,这一过程亟需深入探讨^[15-16]。因此本研究基于典型人工林下自生植物春季多样性动态变化情况^[13]及主要影响因素这一科学问题,选取城市环境下两种北方典型的人工林类型,即属于落叶阔叶林的毛白杨林(*Populus tomentosa*)和属于常绿针叶林的油松林(*Pinus tabulaeformis*)开展研究。在春季进行多次自生植物样方调查。测定林下环境因子,进而探究不同人工林下春季林下自生植物的萌发动态,分析其物种组成和多样性差异以及变化过程,明晰其影响因素,为林下自生植物科学管理和生态价值提升^[13],提升城市植物多样性提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况及实验设计

本研究选取北京市海淀区东升八家郊野公园东、西、南、北四个园区(40.0093—40.0215°N, 116.3233—116.3331°E)作为研究区,实地调查确定油松、毛白杨林分布范围并记录林分条件。被调查的毛白杨林的平均高度为 15.6m,平均冠层面积为 72.0m²,平均胸径为 30.2cm;油松林的平均高度为 6.2m,平均冠层面积为 18.1m²,平均胸径为 12.2cm。根据林分面积大小,在每片油松、毛白杨林下随机布设 1—3 个 1m×1m 样方,使用 10cm 长黑色钉标记样方四个边点,作为长期监测样方^[17],基于手持 GPS 记录样方中心坐标,以快速准确定位样方,共计布设长期观测样方 40 个,油松林和毛白杨林下各 20 个(图 1)。

1.2 自生植物动态及林下环境因子调查

于 2022 年 3 月 23 日、4 月 1 日、4 月 8 日、4 月 15 日、4 月 29 日、5 月 9 日分别开展两种林分下的自生植物调查,依据《中国常见植物野外识别手册》(北京册)、《中国植物志》确定植物的科、属、种^[18-19],记录样方中自生植物物种、株数、株高、盖度,并测定光合有效辐射、气温、相对湿度、地表温度、土壤水分等林下环境因子(表 1)。

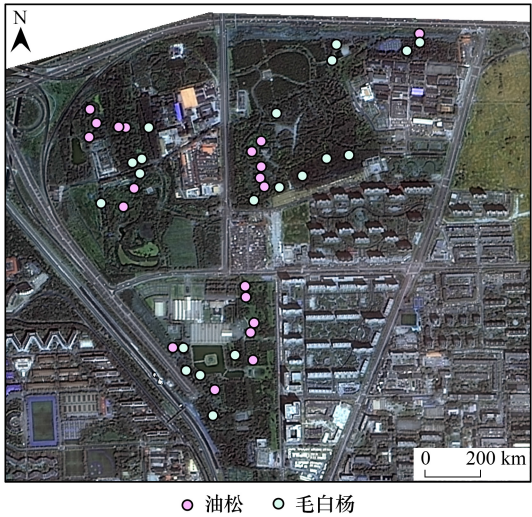


图 1 调查样点空间分布
Fig.1 Spatial distribution of survey plots

表 1 林下环境因子及测量仪器

环境因子 Environmental factors	测量仪器 Measurement instruments
光合有效辐射 Photosynthetically active radiation	光照计(LI-COR, LI-250A, USA)
气温 Air temperature	HOBO 温湿度记录仪(Onset Computer Corporation, UX100-011, USA)
相对湿度 Relative humidity	HOBO 温湿度记录仪(Onset Computer Corporation, UX100-011, USA)
地温 Surface temperature	红外温度计(Optris MS, Optris GmbH, Berlin, Germany)
土壤水分 Soil moisture	TDR300 土壤水分测定仪(Spectrum Technologies Inc., Plainfield, IL, USA)

1.3 数据分析方法

1.3.1 林下环境因子校正及差异分析

为了比较两种林分间的林下环境条件差异,首先以距离 2km 内的中国科学院生态环境研究中心气象站

连续观测数据为对照,使用偏差法校正实地观测的气温、光合有效辐射、相对湿度等环境因子^[20]。然后对各调查时间的油松林和毛白杨林下各环境因子进行正态性检验和方差齐性检验,若满足,采用独立样本 *t* 检验,否则采用秩和检验,比较两种林分条件下各环境因子的差异。分析基于 R 4.3.0 软件中的“ggpubr”包实现。

1.3.2 林下自生植物组成及数量特征动态

分林分类型统计每期的自生植物物种组成、平均多度以及频度,记录新增物种和消失物种。并基于文献和 try 数据库^[21],获取所有自生植物的光照特性,分析林下阳性植物、耐荫植物的总数及变化情况。

采用主成分分析(Principal Component Analysis, PCA)方法进行降维和排序,基于物种多度矩阵和物种有无矩阵,将各物种丰度等高维数据转化为少数几个主成分,绘制二维图(biplot)95%置信椭圆,比较两种林分类型下自生植物组成的差异及其变化动态。PCA 基于 R 4.3.0 软件中的“vegan”包实现。

1.3.3 林下自生植物 α 多样性动态及影响因素

α 多样性的测度采用物种丰富度(R)、Simpson 多样性指数(D)、Shannon 多样性指数(H')以及 Pielou 均匀度指数(J)^[9]。公式如下:

$$R = S \quad (1)$$

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

$$H' = - \sum P_i \ln P_i \quad (3)$$

$$J = - \frac{\sum P_i \ln P_i}{\ln S} \quad (4)$$

式中, S 为物种种类总数, P_i 为物种 i 的个体数占群落中总个体数的比例。

经检验,丰富度及多样性数据通过假设检验,使用独立样本 *t* 检验来比较两种林分类型的林下自生植物多样性的差异。基于逐步多元回归分析,去除具有多重共线性的环境因子,进而探究各 α 多样性指标与关键环境因子之间的关系,并量化它们对每一个 α 多样性指数变化的贡献。以上分析基于 R 4.3.0 软件中的“ggpubr”包及“stats”包实现。

1.3.4 林下自生植物 β 多样性动态及影响因素

β 多样性测度采用 Bray-Curtis 相异性指数,分别估算所有林分下和单一林分下的各个样方之间的自生植物组成的差异程度^[22],计算公式如下:

$$\frac{b+c}{2a+b+c} \quad (5)$$

式中, b 和 c 分别为两个样方特有物种数, a 为两个样方共有物种数。

基于方差分析和多重比较分析不同调查时间的毛白杨、油松林下自生植物的 Bray-Curtis 相异性指数差异,探究不同林分下样方间的 β 多样性随时间的动态变化过程。

由于环境距离与地理距离是导致 β 多样性变异的主要影响因素^[22-23],故基于偏 Mantel 检验评估二者对植物群落 β 多样性的独立效应^[23]。该方法无需考虑样方间的独立性,可以直接处理复杂的非线性关系和高维数据,探究核心影响因素^[24]。在偏 Mantel 检验前,对不同环境指标进行标准化处理,以消除量纲差异。其中,环境距离、地理距离和偏 Mantel 检验基于 R 4.3.0 软件中的“vegan”包及“geosphere”包实现。

2 结果

2.1 林下环境因子

两种林分类型在春季形成了差异化的林下环境条件,而且不同样方之间的环境因子存在较大的变异性(图 2)。毛白杨林下的光合有效辐射、气温、地温的分布范围分别为 35.9—808.4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、9.7—29.1℃ 及 10.6—36.6℃,普遍高于油松林(14.6—368.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、7.7—27.7℃ 及 9.3—29.5℃)。这些指标在早期(3

月 23 日 - 4 月 15 日) 差异最为显著, 随后差异逐步缩小。至 5 月 9 日, 光合有效辐射已无显著差异。而毛白杨林下相对湿度和土壤水分的分布范围是 18.3%—87.9% 以及 5.6%—27.6%, 低于油松林 (25%—76.8% 以及 4.2%—30.1%), 且在 3 月 23 日和 4 月 29 日差异显著。

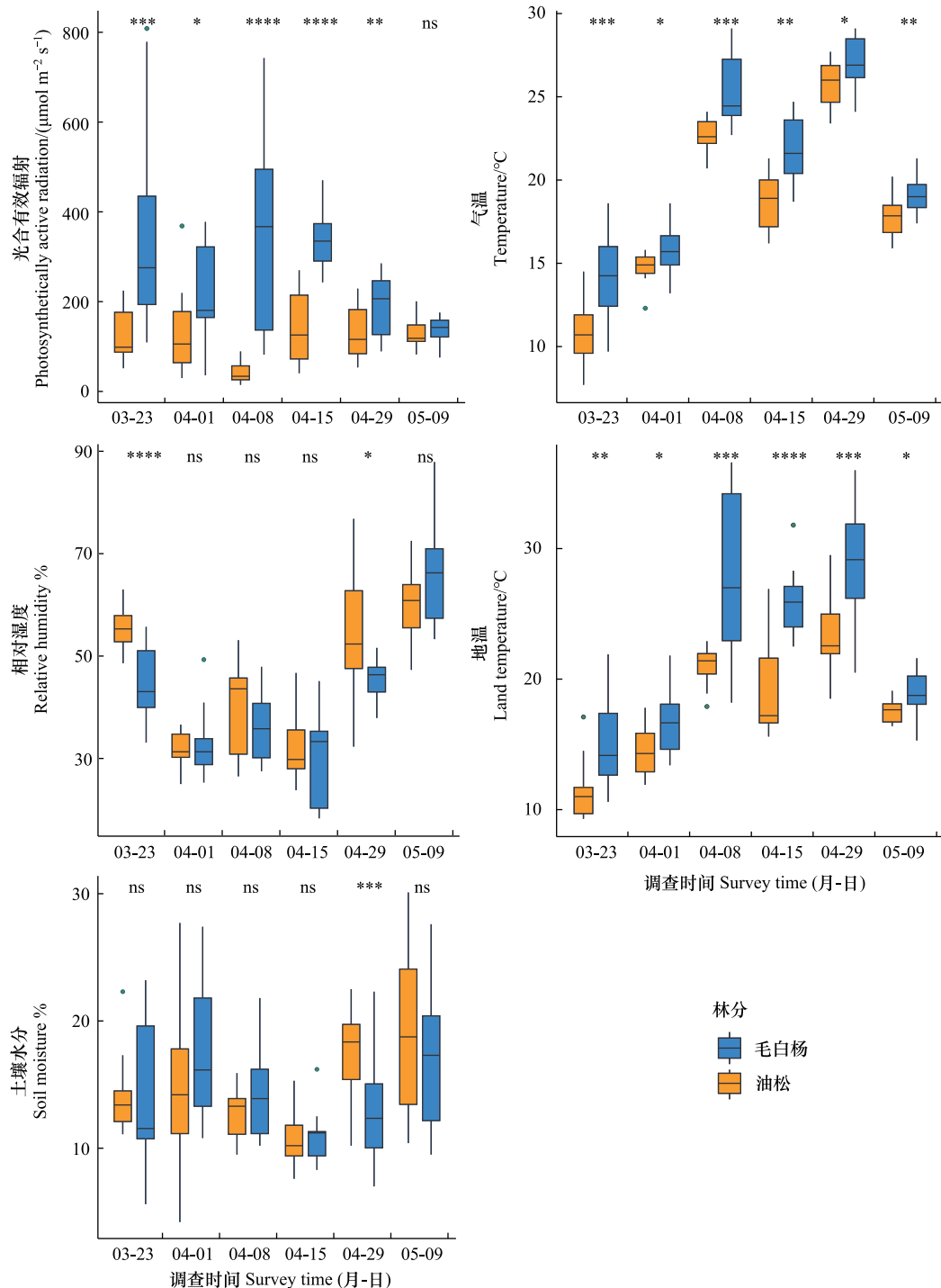


图 2 毛白杨与油松林下环境因子

Fig.2 Dynamics of understory habitat factors in *Populus tomentosa* and *Pinus tabuliformis* forests

*、**、***、****、ns 分别表示 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 、 $P < 0.001$ 、 $P < 0.0001$ 、 $P > 0.05$ 的显著水平

2.2 林下自生植物组成动态

两种林下共计调查得到 27 种自生植物, 其中毛白杨林下出现了 21 种自生植物, 油松林下出现 22 种, 两

种林下同时出现的自生植物 16 种,占 59.26%,其中耐荫植物 15 种,阳性植物 1 种(诸葛菜 *Orychophragmus violaceus*) (图 3)。

两种林分条件下的自生植物具有较为明显的生活习性差异。毛白杨林与油松林下阳性植物数量分别为 6 种和 1 种。仅在毛白杨林下出现的阳性植物 5 种,分别为青蒿(*Artemisia caruifolia*)、小藜(*Chenopodium serotinum*)、泥胡菜(*Hemisteptia lyrata*)、刺儿菜(*Cirsium segetum*)、巴天酸模(*Rumex patientia*)。毛白杨林与油松林下耐荫植物数量分别为 15 种和 21 种,仅在油松林下出现的耐荫植物 6 种,分别为酢浆草(*Oxalis corniculata*)、荔枝草(*Salvia plebeia*)、芥菜(*Capsella bursa-pastoris*)、牛筋草(*Cymbopogon citratus*)、田旋花(*Convolvulus arvensis*)、毛连菜(*Picris hieracioides*)。

毛白杨林下的阳性植物(如青蒿、小藜、泥胡菜等)仅见于早春,在林冠尚未闭合阶段具有较强竞争力,但随后逐渐被耐荫植物取代。油松林下则稳定维持以耐荫植物为主的群落结构,仅苣荬菜(*Sonchus wightianus*)竞争失败后消失。此外,毛白杨林自生植物的平均多度相较油松林下更低,而频度则因物种而异。斑种草(*Bothriospermum chinense*)、附地菜(*Trigonotis peduncularis*)、夏至草(*Lagopsis supina*)、车前草(*Plantago asiatica*)等自生植物出现于多个样方,且毛白杨林下自生植物频度相对更高。随着时间推移,两种林分下差异的自生植物逐渐减少,组成逐渐趋同,从 4 月 29 日到 5 月 9 日,仅见于单林分下的自生植物种数由 11 种变为 8 种,同时出现的自生植物种数无变化,均为 15 种。

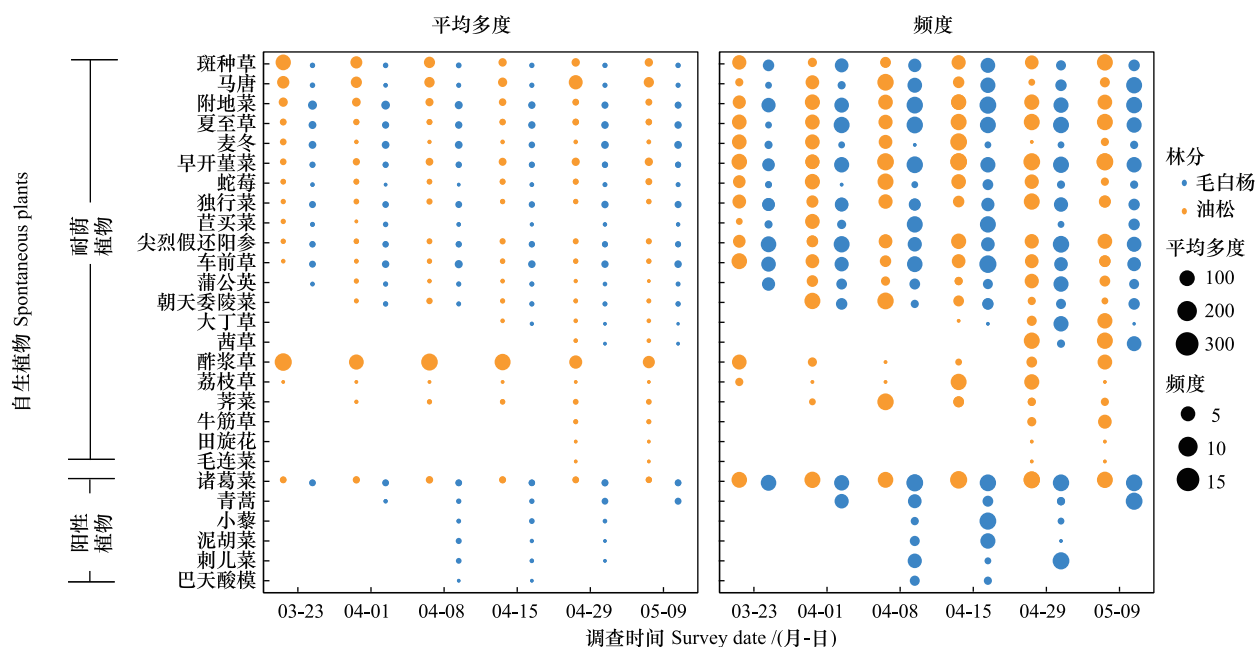


图 3 自生植物平均多度及频度动态

Fig.3 Dynamics of average abundance and frequency of spontaneous plant species

物种多度矩阵及物种有无矩阵的 PCA 结果较为一致,在 3 月 23 日—4 月 15 日,毛白杨和油松林下的自生植物组成差异较大,置信椭圆仅部分重叠,随着林冠郁闭,置信椭圆重叠部分逐渐增大,直至 4 月 29 日—5 月 9 日毛白杨林下自生植物聚类椭圆完全包含油松林下的自生植物(图 4),两种林分类型下的自生植物组成逐渐趋同。

2.3 林下自生植物 α 多样性动态及影响因素

3 月 23 日至 5 月 9 日,两种林分下自生植物多样性指标整体呈上升趋势,毛白杨林下自生植物物种丰富度、Simpson 多样性指数、Shannon 多样性指数以及 Pielou 均匀度指数分别由 5.05、0.57、1.10、0.68 增大至 6.10、0.63、1.30、0.73。而油松情况类似毛白杨,物种丰富度、Simpson 多样性指数、Shannon 多样性指数均由 3.70、0.

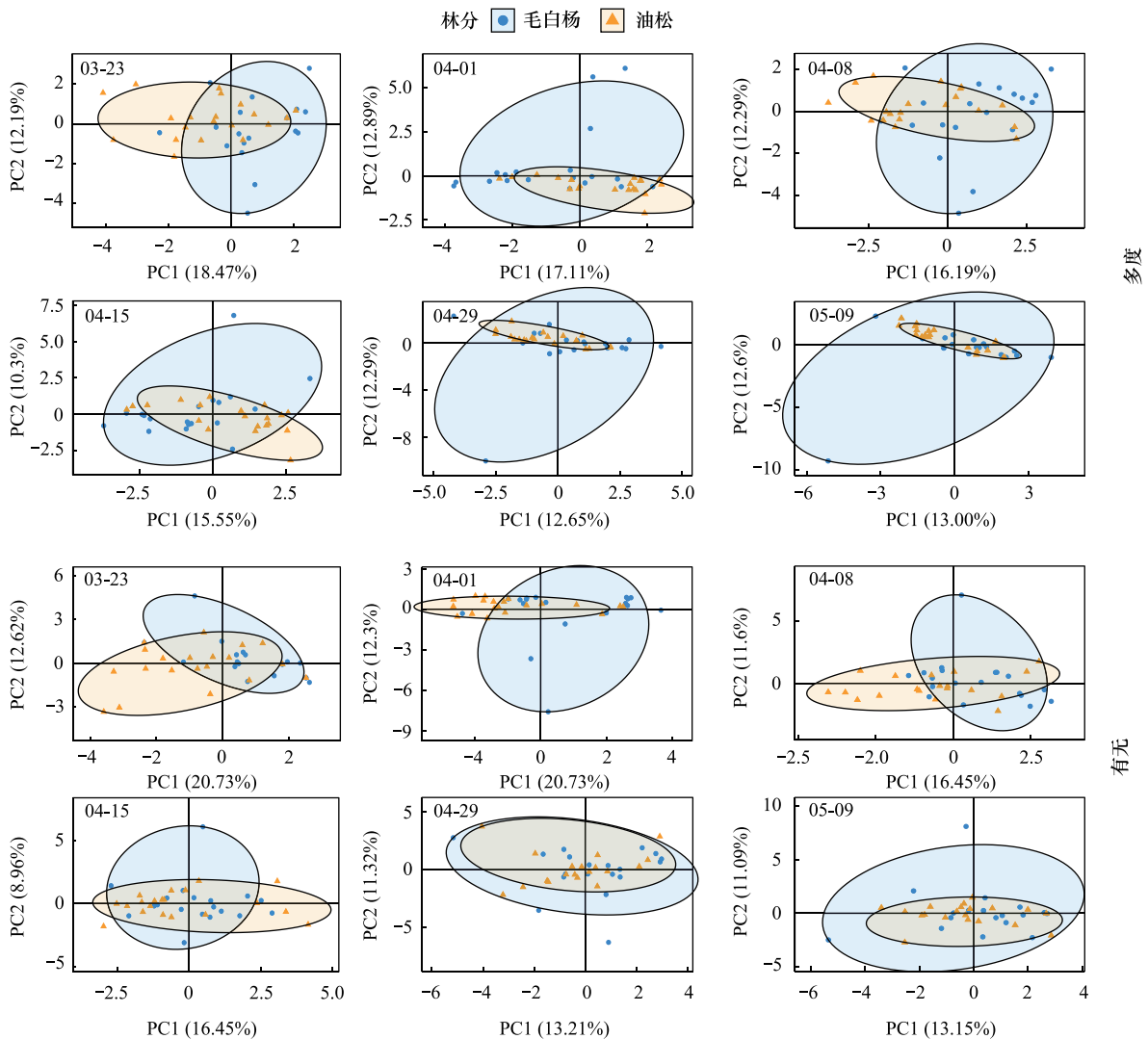


图4 毛白杨及油松林下自生植物组成及格局动态

Fig.4 Dynamics of the composition and patterns of spontaneous plants in *Populus tomentosa* and *Pinus tabuliformis* forests

40、0.76 增大至 6.95、0.59、1.23,但 Pielou 均匀度指数由 0.68 下降为 0.65。毛白杨林下的自生植物的 Simpson 多样性指数、Shannon 多样性指数与 Pielou 均匀度指数在整个调查周期均高于油松林,而物种丰富度以 4 月 15 日为界限呈现前高后低的态势(图 5),尤其在 3 月 23 日至 4 月 15 日间差异显著($P<0.05$),反映了两种林分下自生植物优势种形成的时间动态变化。

林下自生植物 α 多样性与环境因子的逐步回归模型的 R^2 分布于 0.21—0.39(表 2),对于毛白杨林,其林下自生植物多样性主要受光合有效辐射($P<0.05$)和地温($P<0.05$)正向影响(3 月 23 日、4 月 1 日、4 月 29 日),而相对湿度在 5 月 9 日则表现为显著负效应($P<0.05$)。对于油松林,相对湿度在 4 月 15 日对物种丰富度具有显著的负效应($P<0.05$),而土壤水分对 5 月 9 日的物种丰富度, Simpson 多样性指数以及 Shannon 多样性指数,均表现为显著正效应($P<0.05$)。

2.4 自生植物 β 多样性动态及影响因素

两种林分内部自生植物的组成差异随着时间推移逐步减小,其中毛白杨林下自生植物 β 多样性指数由 3 月 23 日的 0.71 显著降低至 5 月 9 日的 0.65,降幅为 8.45%;油松林下自生植物 β 多样性指数的变化趋势与毛白杨林下的类似,但 β 多样性指数的降幅更大,从 0.80 显著降低至 0.69,降幅为 13.75%(图 6),两种林分下自生植物群落逐渐趋于同质化。

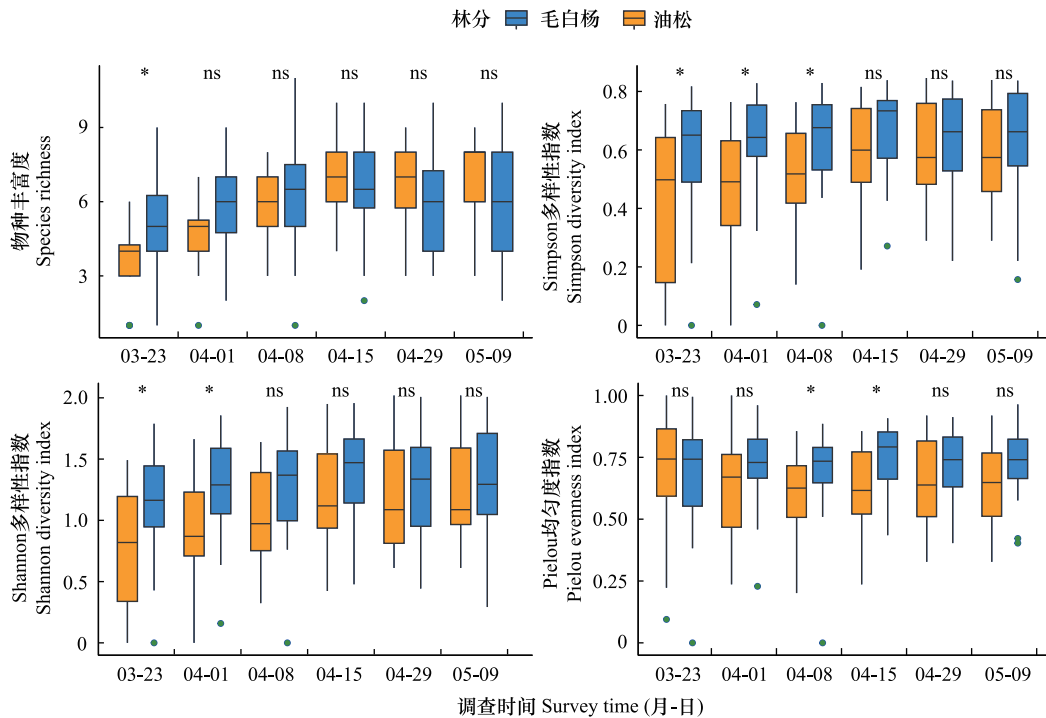


图 5 毛白杨与油松林下自生植物多样性动态

Fig.5 Dynamic changes in the diversity of spontaneous plants under *Populus tomentosa* and *Pinus tabuliformis* forests

*、ns 分别表示 $P<0.05$ 、 $P>0.05$ 的显著水平

表 2 林下环境因子与自生植物 α 多样性的逐步多元回归模型及回归系数

Table 2 Stepwise multiple regression models and regression coefficients between understory environmental factors and the α -diversity of spontaneous plants

林分 Stand type	调查时间 Survey date	α 多样 性指数 α -diversity index	R^2	回归系数 Regression coefficients				
				光合有 效辐射 Photosynt hetically active radiation	气温 Air temperature	相对湿度 Relative humidity	地温 Land temperature	土壤水分 Soil moisture
毛白杨林 <i>Populus tomentosa</i> forests	3—23	Pielou 均匀度	0.21	0.46 *	/	/	/	/
	4—1	Simpson 多样性	0.22	0.5 *	/	/	0.47 *	/
	4—1	Pielou 均匀度	0.22	/	/	/	0.47 *	/
	4—29	物种丰富度	0.26	/	/	/	0.51 *	/
	5—9	物种丰富度	0.28	/	/	-0.53 *	/	/
	5—9	Simpson 多样性	0.21	/	/	-0.46 *	/	/
	5—9	Shannon 多样性	0.21	/	/	-0.46 *	/	/
油松林 <i>Pinus tabuliformis</i> forests	4—15	物种丰富度	0.39	/	/	-0.62 *	/	/
	5—9	物种丰富度	0.26	/	/	/	/	0.51 *
	5—9	Simpson 多样性	0.24	/	/	/	/	0.49 *
	5—9	Shannon 多样性	0.25	/	/	/	/	0.5 *

* 表示 $P<0.05$ 的显著水平,/表示该环境指标被剔除

偏 Mantel 分析结果进一步揭示了人工林下自生植物群落分异的主导因子,地理距离对毛白杨林下自生植物的群落分异起主要作用 ($P<0.05$),环境距离的影响相对较小 ($P>0.05$)。而油松林下群落则显著受环境距离影响 ($P<0.05$),地理距离仅在 3 月 21 日起显著作用 ($P<0.05$) (表 3)。

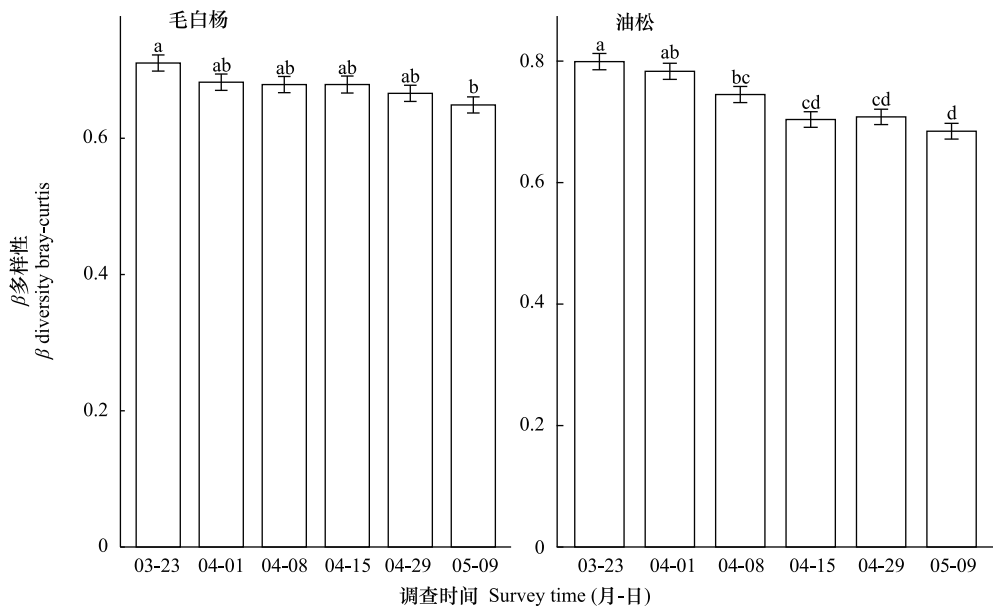


图6 林下自生植物 β 多样性

Fig.6 β-diversity of understory spontaneous plants

柱状图上方不同小写字母代表不同调查日期下的 β 多样性在 $P<0.05$ 水平上存在显著差异

表 3 林下自生植物 β 多样性与环境及地理距离的偏 Mantel 分析系数

Table 3 Partial Mantel correlation coefficients between β-diversity of spontaneous plants and environmental and geographical distances							
林分 Stand type	影响因素 Influencing factors	调查时间 Survey date					
		3—23	4—1	4—8	4—15	4—29	5—9
毛白杨林 <i>Populus tomentosa</i> forests	环境距离 地理距离	0.02	0.02	0.02	0.04	0.01	0.03
	地理距离 环境距离	0.23 *	0.26 **	0.21 *	0.18 *	0.25 *	0.2 *
油松林 <i>Pinus tabuliformis</i> forests	环境距离 地理距离	0.17	0.38 ***	0.2	0.6 ***	0.12	0.26 *
	地理距离 环境距离	0.15 *	0.04	0.02	0.11	0.02	0.01

***、**、* 分别表示 $P<0.001$ 、 $P<0.01$ 、 $P<0.05$ 的显著水平

3 讨论

3.1 林分类型与自生植物组成

林下自生植物的种类及其组成是研究森林生态系统物种更新、群落结构维持以及生态功能发挥的重要内容。本研究发现毛白杨和油松两种林分类型下的自生植物组成及其动态存在显著差异,且主要体现在光照适应性上,阳性植物及耐荫植物种数分别为 6/1 种和 15/21 种。毛白杨林由于树冠的季节性变化,在早春时节林下光合有效辐射较高,阳性植物较多,且这种光照优势在树木展叶早期尤为明显^[25]。例如毛白杨林下青蒿、小藜、巴天酸模等阳性植物在早春占据生态位,但随着林冠闭合和光照减少,其生存劣势逐步显现,种群数量下降或消亡。油松林因其常绿针叶林的特点,其林下光照强度较低且稳定,同时具有较高的土壤水分,导致其林下植物主要以耐荫植物为主,同时这种稳定性使得油松林下的自生植物在早期的萌发相对较慢^[26—27]。前人研究也表明不同的林分类型(如纯林、混交林、针叶林、阔叶林)会导致林下植物种类和组成发生变化^[28],这与不同的群落结构导致的林下环境因子变异有关^[28—29]。

随着时间推移,毛白杨林冠逐渐闭合,导致林下环境因子(光合有效辐射、温度、相对湿度等)逐渐接近于油松林,阳性植物逐渐消亡,耐荫植物的绝对主导地位提升,其群落组成与油松林趋于相近。这一过程体现在不同林分类型下的自生植物群落的主成分分析(PCA)结果中,置信椭圆的重叠部分逐渐增大直至全包含(图

4)。因此,随着林下环境因子差异减小(图2),环境过滤的作用逐渐趋同,而扩散限制的作用没有明显的变化趋势,导致物种替换减少,部分优势物种扩展并占据主导生态位,而一些偶见种消亡^[12,16]。这一结果为理解城市人工林中植物多样性管理提供了重要线索。

3.2 林分类型与 α 多样性动态及影响因素

不同林分类型显著影响林下自生植物的 α 多样性。毛白杨林下自生植物的物种丰富度和多样性在3月23日—4月8日迅速上升,显著高于油松林,随后在4月15日—5月9日因林冠闭合而略有下降,除物种丰富度外仍略高于油松林。落叶林在春季能够提供较高的光照和适宜的温度,能够支持更广泛的物种适应,促进林下植物的生长和多样性,这一点已经在以前的广泛研究中得到证实^[9,30]。

本研究表明林下环境因子对油松和毛白杨林下自生植物的 α 多样性具有显著影响,且不同环境因子的影响呈现出复杂的物种特异性和时间变化特征,与前人研究较为一致^[25,31]。例如光合有效辐射以及地温对毛白杨林下自生植物的物种丰富度、Simpson 多样性指数以及 Pielou 均匀度指数起显著正效应,即充足的光照和温度在早春时节对植物生长非常关键^[32]。土壤水分则对油松林下 Simpson 多样性指数、Shannon 多样性指数以及 Pielou 均匀度指数起显著正效应,进一步反映了针叶林下湿度环境对调节自生植物多样性的重要作用^[9-11]。而相对湿度对植物多样性的影响因物种和地区的差异而有所不同,既有正向又有负向^[33-34],本研究表明在公园内,相对湿度对两种林分下自生植物多样性均产生显著负效应,可能原因在于公园中充足的灌溉使得自生植物群落几乎不受水分制约,局域相对湿度长期较高,抑制了部分自生植物的生长和繁殖,提示在制定城市林地管理策略时应重视湿度与灌溉调控对林下生态系统结构的潜在影响^[34]。

时间动态在林下环境因子的影响中扮演着重要角色。本研究表明,在4月中旬以前,地温和光合有效辐射是主导因子,而在4月中下旬,土壤水分和相对湿度的影响显著增强。这一现象反映了植物群落在不同季节中对环境因子的响应适应机制,在春季,气温和光合有效辐射较为充足,植物的生长速度较快,促进了植物多样性的增加;特别是在毛白杨林冠逐渐郁闭后,土壤水分和相对湿度的变化成为影响植物生长的重要因素,进而影响植物的多样性。因此在研究植物多样性时,需要考虑时间动态和林下环境因子的交互作用,才能更全面地理解林下环境因子的影响。

3.4 林分类型与 β 多样性动态及影响因素

随着时间推移,毛白杨和油松林下的自生植物群落组成差异逐渐减少,趋向一致性,是林冠闭合、环境过滤增强及竞争加剧综合作用的结果^[1-3]。早期,先萌发的自生植物群落占据优势生态位,而在后期,植物之间的竞争逐渐激烈,导致 β 多样性的显著降低。此外,林冠郁闭会导致林下的光照条件逐渐变差,限制了阳性植物的生长空间和光合作用,且其他环境因子的差异也逐渐缩小,从而导致物种组成的趋同^[35]。

不同林分类型下群落组成的主导因素差异可以归因于微环境稳定性和扩散能力差异^[36]。本研究发现,在早春时期,两种林分条件下,其内部群落物种分布的主导因素存在显著差异,油松林下自生植物群落的分化主要由环境距离导致,物种分布更多受环境的限制^[36],影响群落的组成和多样性,特别是一些自生植物仅在部分样方下呈现明显聚集性分布,例如斑种草、马唐、酢浆草等(图3)。而毛白杨林下自生植物群落显著受扩散因子的影响,地理隔离限制了物种的迁移和基因流动,导致同样样地之间物种组成的差异性增加^[34]。这一差异揭示了即使在同一公园内,不同林分类型仍呈现出独特的群落构建路径,强调未来城市林地多样性管理应结合具体林分属性进行因地制宜的生态调控。

3.4 研究不足与展望

尽管本研究通过多期调查和多因子分析,揭示了林下自生植物组成与多样性变化的关键规律,为城市人工林下植物多样性提升提供了明确的策略方向。但在环境因素、地理距离以及调查区域等方面仍值得深入拓展。例如本研究侧重于林下光合有效辐射、气温、地温等气象环境因子,而土壤 pH、有机质含量、氮磷养分等土壤环境因子对自生植物组成和多样性的影响仍待进一步探究。其次,本研究基于最直观的欧式距离来表征地理距离,进而反映物种扩散限制,或在一定程度上忽略了道路、水体、建筑等因素对自生植物扩散的潜在影

响。最后,本研究选取的是北京市一处典型郊野公园的油松与毛白杨林地,具有较高的局地代表性,但在更大区域或异质环境中的外推可行性仍有待评估。后续应开展多公园、多林分、多尺度的研究,进一步明确林下自生植物组成及多样性的动态变化情况及影响因素,科学评价影响城市植物多样性的调控因素。

4 结论

本研究通过对阔叶落叶林—毛白杨和常绿针叶林—油松两种典型人工林的春季林下自生植物动态的多次调查,系统分析了物种组成、多样性及其与环境因子的关系,揭示了林分类型对林下自生植物群落的影响特征。结果表明:林分类型会对林下自生植物的组成和多样性动态产生显著影响。两种林下一共调查到 27 种自生植物,其中杨树林下 21 种,油松林下 22 种。共同出现的 16 种,占 59.26%。毛白杨林下阳性植物(6 种)多于油松(1 种),而耐荫植物(15 种)少于油松(21 种)。毛白杨林下自生植物 α 多样性显著高于油松林,其中,毛白杨林显著受光合有效辐射和地温正向影响以及相对湿度负向影响($P<0.05$),而油松林显著受土壤水分正向影响以及相对湿度负向影响($P<0.05$)。毛白杨与油松林下自生植物的群落组成随时间变化逐渐趋同。毛白杨林下自生植物组成及分布主要受扩散因子影响;油松林下自生植物则主要受环境因子影响。本研究结果对于提升城市典型人工林毛白杨林和油松林下自生植物多样性提供了更多科学支撑,对城市植物多样性提升及绿地管理具有重要价值。

参考文献(References):

- [1] Hu L Y, Qin D Y, Lu H Y, Li W, Shang K K, Lin D M, Zhao L, Yang Y C, Qian S H. Urban growth drives trait composition of urban spontaneous plant communities in a mountainous city in China. *Journal of Environmental Management*, 2021, 293: 112869.
- [2] 张梦园, 李坤, 邢小艺, 范舒欣, 徐一丁, 郝培尧, 董丽. 北京温榆河-北运河生态廊道自生植物多样性对城市化的响应. *生态学报*, 2022, 42(7): 2582-2592.
- [3] De Pauw K, Sanczuk P, Meeussen C, Depauw L, De Lombaerde E, Govaert S, Vanneste T, Brunet J, Cousins S A O, Gasperini C, Hedwall P O, Iacopetti G, Lenoir J, Plue J, Selvi F, Spicher F, Uria-Diez J, Verheyen K, Vangansbeke P, De Frenne P. Forest understorey communities respond strongly to light in interaction with forest structure, but not to microclimate warming. *New Phytologist*, 2022, 233(1): 219-235.
- [4] 刘昌, 邢韶华, 姚扬, 张红星, 王效科. 北京城区自生植物分布格局及其影响因素. *生态学报*, 2024, 44(2): 544-558.
- [5] Weber F, Kowarik I, Säumel I. Herbaceous plants as filters: Immobilization of particulates along urban street corridors. *Environmental Pollution*, 2014, 186: 234-240.
- [6] Lee B R, Miller T K, Rosche C, Yang Y, Heberling J M, Kuebbing S E, Primack R B. Wildflower phenological escape differs by continent and spring temperature. *Nature Communications*, 2022, 13(1): 7157.
- [7] 李晓鹏, 董丽, 关军洪, 赵凡, 吴思佳. 北京城市公园环境下自生植物物种组成及多样性时空特征. *生态学报*, 2018, 38(2): 581-594.
- [8] Czóbel S, Saláta D, Baltazár T, Trenyik P, Szirmai O. Examining the stand level CO₂ fluxes of spring forest geophytes. *Forests*, 2023, 14(5): 860.
- [9] Xiao Y Q, Tian Y X, Song Q G, Deng N. Characteristics and driving mechanisms of understory vegetation diversity patterns in central and Southern China. *Forests*, 2024, 15(6): 1056.
- [10] Wei L P, Archaux F, Hulin F, Bilger I, Gosselin F. Stand attributes or soil micro-environment exert greater influence than management type on understory plant diversity in even-aged oak high forests. *Forest Ecology and Management*, 2020, 460: 117897.
- [11] 李伟, 张翠萍, 魏润鹏. 广东中西部桉树人工林植物多样性与林龄和土壤因子的关系. *生态学报*, 2014, 34(17): 4957-4965.
- [12] Ali F, Khan N. Do environmental variables and overstory communities affect the spatial pattern of understory vegetation? Lessons from *Monothea buxifolia* (Falc.) A. DC. forests in Pakistan. *Acta Botanica Brasiliica*, 2022, 36: e2021abb0210.
- [13] Terschanski J, Nunes M H, Aalto I, Pellikka P, Wekesa C, Maeda E E. The role of vegetation structural diversity in regulating the microclimate of human-modified tropical ecosystems. *Journal of Environmental Management*, 2024, 360: 121128.
- [14] Su X P, Wang M H, Huang Z Q, Fu S L, Chen H Y H. Forest understorey vegetation: colonization and the availability and heterogeneity of resources. *Forests*, 2019, 10(11): 944.
- [15] Borowy D, Swan C M. The effects of local filtering processes on the structure and functioning of native plant communities in experimental urban habitats. *Ecology and Evolution*, 2022, 12(10): e9397.
- [16] Siswo, Yun C W, Lee J. Role of tree vegetation and associated environmental factors on the understory herb-layer composition in a reforested area; a

- study from “kulon progo community forestry”. *Diversity*, 2023, 15(8): 900.
- [17] Shochat E, Lerman S B, Anderies J M, Warren P S, Faeth S H, Nilon C H. Invasion, competition, and biodiversity loss in urban ecosystems. *BioScience*, 2010, 60(3): 199-208.
- [18] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志-第五十七卷, 第三分册. 北京: 科学出版社, 1991.
- [19] 刘冰, 林秦文, 李敏. 中国常见植物野外识别手册 (北京册). 北京: 商务印书馆, 2018.
- [20] 任萍, 陈明轩, 曹伟华, 王在文, 韩雷, 宋林烨, 杨璐. 基于机器学习的复杂地形下短期数值天气预报误差分析与订正. *气象学报*, 2020, 78(6): 1002-1020.
- [21] Wang H, Harrison S P, Li M, Prentice I C, Qiao S C, Wang R X, Xu H Y, Mengoli G, Peng Y K, Yang Y Z. The China plant trait database version 2. *Scientific Data*, 2022, 9: 769.
- [22] 施国杉, 刘峰, 曹光宏, 陈典, 夏尚文, 邓云, 王彬, 杨效东, 林露湘. 西双版纳热带季节雨林木本植物的 beta 多样性: 空间、环境与林分结构的作用. *生物多样性*, 2024, 32(12): 60-72.
- [23] Perez RM, Bini L M, Grönroos M, Hjort J, Lindholm M, Karjalainen S M, Tolonen K E, Heino J. Correlates of different facets and components of beta diversity in stream organisms. *Oecologia*, 2019 191: 919-929.
- [24] Somers K M, Jackson D A. Putting the mantel test back together again. *Ecology*, 2022, 103(10): e3780.
- [25] Xiong X F, Wu H, Wei X Z, Jiang M X. Contrasting temperature and light sensitivities of spring leaf phenology between understory shrubs and canopy trees: Implications for phenological escape. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2024, 355: 110144.
- [26] Ramovs B V, Roberts M R. Understory vegetation and environment responses to tillage, forest harvesting, and conifer plantation development. *Ecological Applications*, 2003, 13(6): 1682-1700.
- [27] Guan P, Zheng Y, Lei G, Liu Y, Zhu L, Guo Y, Wang Y, Xi B. Near-earth remote sensing images used to determine the phenological characteristics of the canopy of *Populus tomentosa* B301 under three methods of irrigation. *Remote Sensing*, 2022, 14(12): 2844.
- [28] 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.
- [29] 曹小玉, 李际平, 赵文菲, 委霞, 庞一凡. 基于结构方程模型分析林分空间结构对草本物种多样性的影响. *生态学报*, 2020, 40(24): 9164-9173.
- [30] 韩学娇, 杨雨薇, 何宝辉, 路兴慧, 孙天旭. 鲁西黄泛平原毛白杨林林分结构对林下草本植物多样性的影响. *山东农业大学学报: 自然科学版*, 2023, 54(4): 605-612.
- [31] 宋子炜, 郭小平, 赵廷宁, 毕华兴, 代巍. 北京市顺义区公路绿化植物群落的光环境特性. *生态学报*, 2008, 28(8): 3779-3788.
- [32] Augspurger C K, Salk C F. Understory plants evade shading in a temperate deciduous forest amid climate variability by shifting phenology in synchrony with canopy trees. *PLoS One*, 2024, 19(6): e0306023.
- [33] 刘佩伶, 陈乐, 刘效东, 戴雨航, 冯英杰, 张倩媚, 褚国伟, 孟泽. 鼎湖山不同演替阶段森林土壤水分时空变异研究. *生态学报*, 2021, 41(5): 1798-1807.
- [34] Li M X, Wu P L, Sexton D M H, Ma Z G. Potential shifts in climate zones under a future global warming scenario using soil moisture classification. *Climate Dynamics*, 2021, 56(7): 2071-2092.
- [35] Perez Rocha M, Bini L M, Grönroos M, Hjort J, Lindholm M, Karjalainen S M, Tolonen K E, Heino J. Correlates of different facets and components of beta diversity in stream organisms. *Oecologia*, 2019, 191(4): 919-929.
- [36] Deng J J, Fang S, Fang X M, Jin Y Q, Kuang Y W, Lin F M, Liu J Q, Ma J R, Nie Y X, Ouyang S N, Ren J, Tie L H, Tang S B, Tan X P, Wang X G, Fan Z F, Wang Q W, Wang H, Liu C G. Forest understory vegetation study: current status and future trends. *Forestry Research*, 2023, 3: 6.