

DOI: 10.20103/j.stxb.202503190629

乔润鑫, 吕亚楠, 吕宝磊, 黄选瑞, 刘强, 李丹阳, 马莉薇. 冀北山地不同发育阶段次生林林下植被物种多样性影响因素及指数比较. 生态学报, 2025, 45(22): - .

Qiao R X, Lü Y N, Lü B L, Huang X R, Liu Q, Li D Y, Ma L W. Factors influencing species diversity and comparison of indices of understory vegetation in secondary forests at various development stages in the mountains of northern Hebei, China. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(22): - .

冀北山地不同发育阶段次生林林下植被物种多样性影响因素及指数比较

乔润鑫, 吕亚楠, 吕宝磊, 黄选瑞, 刘 强, 李丹阳, 马莉薇*

河北农业大学林学院, 保定 071000

摘要: 山地次生林在生物多样性保护中发挥着重要作用。次生林发育过程中林下植被物种多样性的变化会直接影响生态系统稳定性。因此, 揭示不同发育阶段次生林林下植被物种多样性变化及其影响因素和适用的多样性指数, 对物种多样性的保护和评估具有重要意义。以冀北山地建群阶段(I)-竞争生长阶段(II)-质量选择阶段(III)-近自然阶段(IV)构成的四个发育序列次生林群落为研究对象, 选取 7 个 α 多样性指数和 2 个 β 多样性指数, 旨在为该地区物种多样性保护和评估提供理论依据。结果表明: (1) 在次生林发育过程中灌木层 α 多样性指数大体呈下降-上升-下降的变化趋势; 草本层物种多样性指数和物种均匀度指数呈先下降后上升的变化趋势, 而物种丰富度指数呈下降-上升-下降的变化趋势。(2) 随着次生林的发育, 物种组成的差异在减少, 而共有物种相对多度的差异在增加, Jaccard 指数和 Chao 指数均先降低后升高。(3) 土壤 pH 值、混交度、土壤有机质和土壤含水率对灌木层物种多样性有显著影响; 平均树高、平均胸径和土壤全磷含量对草本层物种多样性有显著影响。(4) 物种均匀度对群落物种多样性指数的贡献高于物种丰富度。(5) 最适用于评估不同发育阶段次生林林下植被的物种丰富度指数为 Margalef 指数, 物种多样性指数为 Shannon-Wiener 指数, 物种均匀度指数为 Pielou 指数。以上研究结果表明土壤理化因子对冀北山地不同发育次生林林下灌木层物种多样性具有主导作用, 而林分结构因子对草本层物种多样性具有主导作用。本研究为该地区生物多样性保护和评估提供理论支持。

关键词: 多样性指数; 发育阶段; 土壤理化性质; 林分结构; 层次分割

Factors influencing species diversity and comparison of indices of understory vegetation in secondary forests at various development stages in the mountains of northern Hebei, China

QIAO Runxin, LÜ Yanan, LÜ Baolei, HUANG Xuanrui, LIU Qiang, LI Danyang, MA Liwei*

College of Forestry, Hebei Agricultural University, Baoding 071000, China

Abstract: Montane secondary forests played an important role in biodiversity conservation. Changes of vegetation species diversity in understory during the development of secondary forest could directly affect ecosystem stability. Therefore, revealing the changes of vegetation species diversity in understory of secondary forests at different developmental stages, as well as their influencing factors and applicable diversity indices was significant for the conservation and the assessment of species diversity. In this study, we selected seven α -diversity indices and two β -diversity indices for the four developmental sequences of secondary forest, community establishment stage (I)-competitive growth stage (II)-quality-selective stage (III)-near-natural stage (IV) in the mountains of Northern Hebei Province. We aimed to provide theoretical basis for the

基金项目: 十四五重点研发计划课题(2022YFD2200503-02); 河北省自然科学基金项目(C2021204002)

收稿日期: 2025-03-19; 网络出版日期: 2025-00-00

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

conservation and assessment of species diversity in the region. The results showed that: (1) The α -diversity indices of the shrub layer showed a general trend of decreasing-rising-decreasing during the secondary forest development; the species diversity indexes and species evenness indexes of the herb layer showed a decreasing and then an increasing trend, while the species richness indexes showed a decreasing-rising-decreasing trend. (2) With the development of the secondary forest, the differences in species composition were decreasing, while the differences in the relative abundance of shared species were increasing, both the Jaccard index and the Chao index first decreased and then increased. This indicates that the understory vegetation underwent a dual process of species reorganization and fluctuations in the relative abundance of shared species. (3) Soil pH, mixing degree, soil organic matter and soil water content had significant effects on species diversity in the shrub layer, while average tree height, average diameter at breast height and soil total phosphorus content had significant effects on species diversity in the herb layer. (4) The contribution of species evenness to the community species diversity index was higher than that of species richness. (5) The most suitable index for assessing species richness of vegetation in understory of secondary forests at different developmental stages was the Margalef index, the species diversity index was the Shannon-Wiener index, and the species evenness index was the Pielou index. The results indicated that soil physicochemical factors had a dominant role in the species diversity of the shrub layer in the understory of different developmental secondary forests in the mountain area of Northern Hebei Province. However, stand structure factors had a dominant role in the species diversity of the herb layer. This study provided theoretical support for biodiversity conservation and assessment in this region.

Key Words: diversity index; developmental stage; soil physical and chemical properties; stand structure; hierarchical partitioning

气候变化和生物多样性丧失是当前面临的最紧迫的两大环境挑战,物种丰富的生态系统往往具有更高的生产力,对气候变化的适应能力强,这凸显了生物多样性与气候稳定性之间的协同作用^[1-2]。森林是地球上最重要的陆地生态系统,拥有丰富的多样性,山地次生林在华北地区生物多样性保护中发挥着重要作用^[3-4]。次生林发育演替是自然因素和人为干扰共同作用下的时空动态演替序列,不同发育阶段的森林有着不同的群落特征;次生林群落的发育过程在时间和空间上均具有复杂性,随着发育进程的进行,群落物种多样性也随之变化^[5-6]。林下植被是森林生态系统的重要组成部分,在维持森林多样性、生态系统功能和稳定性方面发挥着至关重要的作用^[7]。林下植被的物种多样性反映了群落结构的组成和发展阶段,同时揭示了其对环境的动态适应性^[8]。

诸多研究表明,林下植被物种多样性主要受土壤(非生物因素)和林分结构(生物因素)的影响^[9-10]。土壤为植物提供水分、养分和生存空间,影响着植物的繁殖和群落的形成;林分结构影响着林内光照、空气温度和湿度等环境条件,进而影响林下物种多样性^[11-12]。不同影响因子间存在耦合关系,仅分析单一因子的单独影响,难以全面反映林下植被物种多样性影响机理^[13]。因此探究不同发育阶段次生林林下植被物种多样性主要影响因子,为次生林多样性保护、优化和调控群落结构配置提供理论依据。

物种多样性可以通过丰富度和均匀度来体现;也可以通过 α 多样性(地方层面的变异性)、 β 多样性(生物栖息地之间的互补性)和 γ 多样性(景观之间的变异性)来体现^[14]。过去几十年来,关于不同多样性指数优缺点的争论一直存在,构建数学函数是量化物种多样性的方法,不同指数对丰富度(类别、类型、物种或等级的数量)和分布(每个类别、类型、物种或等级的观测数量)的权重都不同^[15-16]。不同群落的特征各异,因此不同的多样性指数必须灵活应用于不同群落^[17]。

冀北山地位于河北北部燕山山脉,是华北平原向蒙古高原的过渡地带,华北落叶松、山杨、白桦和云杉是该地区的主要树种,在自然和人为干扰下发育演替形成了大面积次生林。目前对于该地区物种多样性相关研究较少,本研究选用陆元昌^[18]发育阶段划分方法将该地区次生林划分为建群阶段(I)、竞争生长阶段(II)、质

量选择阶段(III)和近自然阶段(IV)。以4个发育阶段次生林为研究对象,提出以下3个科学问题:(1)冀北山地次生林在发育过程中林下植被物种多样性发生何种变化?(2)土壤理化性质和林分结构对不同发育阶段次生林林下植被物种多样性影响如何?(3)选取的7个 α 多样性指数(物种均匀度、丰富度和多样性)哪个是评估该地区多样性最合适的指数?以期为冀北山地不同发育次生林生物多样性的保护和评估提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究区位于河北省承德市围场满族蒙古族自治县北部塞罕坝机械林场(42°26′—42°54′ N, 116°35′—117°50′ E、海拔1500—1939.6 m)和木兰围场国有林场(116°51′—117°45′ N, 41°47′—42°06′ E、海拔750—1829 m)。该地区气候属于温带大陆性季风气候,年平均气温-1.4—4.7℃;冬季从十一月持续到翌年三月,漫长而寒冷;夏季温度不高,光照强烈;无霜期在67—128 d;全年降水量在380—560 mm之间。主要树种有:白桦(*Betula platyphylla*)、山杨(*Populus davidiana*)、华北落叶松(*Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii*)和云杉(*Picea asperata*)等。林下植被主要包括:毛榛(*Corylus mandshurica*)、稠李(*Prunus padus*)、金花忍冬(*Lonicera chrysantha*)和唐松草(*Thalictrum aquilegifolium* var. *sibiricum*)等。该地区土壤类型主要为山地棕壤、灰色森林土以及风沙土。

1.2 样地设置和群落调查

2024年7—8月,经前期踏查,将本研究区次生林划分为4个发育阶段,即建群阶段(I)、竞争生长阶段(II)、质量选择阶段(III)和近自然阶段(IV),在每一阶段分别设置5块样地,共设置20块样地,对每个样地内胸径(DBH)≥3 cm的乔木进行检尺,记录其物种名、胸径、树高和位置坐标等数据。在每个样地四角分别设置1个5 m×5 m灌木样方,以中心点为中点设置4个5 m×5 m灌木样方;在四角灌木样方中分别以样地顶点为一个顶点两条边与样地边重合,设置1个1 m×1 m草本样方,在样地中心设置1个1 m×1 m草本样方,共计160个灌木样方、100个草本样方,对样方进行调查,记录灌木和草本样方内的植物种名、多度、盖度和高度等。样地具体情况详见表1。

1.3 土壤采集和测定

在每个样地内沿对角线按五点取样法采集1 m×1 m小样方中的0—20 cm土层的土壤样本,以10 cm为一层收集土样,分层(0—10 cm、10—20 cm)环刀取样,用铝盒采集土壤样品,测其鲜重,再置于烘箱105℃烘至恒重测量其干重,并测定物理性质:土壤含水率(SWC),同时将分层采集土壤样品去除枯枝落叶、树根以及石砾等杂物后风干,经100目的筛子研磨过筛后,将各样点的土样分层充分混合为一个样本装入自封袋中并编号用于测定化学性质。土壤酸碱度(pH)采用电位法测定;土壤有机质(SOM)、全氮(TN)、全磷(TP)、全钾(TK)分别采用重铬酸钾容量法、重铬酸钾-硫酸消化法、高氯酸消解-钼锑抗比色法、氢氧化钠熔融-火焰光度法测定^[13]。

1.4 林分空间结构参数

本研究选取大小比(U_i)、角尺度(W_i)和混交度(M_i)3个林分空间结构指标,采用四株相邻木法计算,为消除边缘效应,样地内边缘木不设为标准木。大小比数值表明单木生长的优劣程度和林木大小分化程度;角尺度数值表明林木在水平地面上的空间分布格局;混交度数值表明林分内树种的空间隔离程度^[19]。计算公式如下:

$$\text{大小比: } U_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 k_{ij} \quad (1)$$

$$\text{角尺度: } W_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 z_{ij} \quad (2)$$

表 1 样地基本概况
Table 1 Basic overview of the sample plots

发育阶段 Developmental stage	面积/m ² Area	树种组成 Tree species composition	海拔/m Altitude	林龄/a Age of stand	郁闭度/% Crown density	坡度/(°) Gradient	坡向 Slope aspect
I	2500	7 白 2 黑 1 杂	1293	21	0.9	36	阴坡
I	2500	10 白	1608	56	0.8	25	半阴坡
I	2500	9 白 1 杂	1540	56	0.8	24	半阴坡
I	600	7 杨 3 枫	1392	60	0.7	13	半阴坡
I	600	9 杨 1 枫	1233	60	0.7	13	半阴坡
II	2500	5 杨 4 白 1 杂	1530	30	0.6	15	阴坡
II	2500	5 白 5 杨	1495	50	0.6	5	半阴坡
II	2500	6 白 3 杨 1 杂	1495	47	0.5	5	半阴坡
II	2500	10 白	1529	57	0.5	25	阴坡
II	900	9 白 1 枫	1500	49	0.7	16	半阴坡
III	2500	6 落 2 白 1 杨 1 杂	1320	32	0.6	11	阴坡
III	2500	5 白 4 落 1 杂	1366	34	0.7	12	阴坡
III	2500	6 白 4 落	1481	26	0.7	18	阴坡
III	2500	7 落 3 白	1570	36	0.6	14	半阴坡
III	900	5 落 5 白	1345	40	0.5	10	阴坡
IV	2500	6 落 4 白	1527	63	0.7	18	阴坡
IV	2500	7 白 3 落	1518	60	0.7	16	半阴坡
IV	2500	4 白 2 云 2 杨 2 落	1720	70	0.6	18	阴坡
IV	2500	6 云 3 落 1 白	1703	70	0.7	20	阴坡
IV	900	9 云 1 落	1699	55	0.7	8	阴坡

I:建群阶段 Community establishment stage;II:竞争生长阶段 Competitive growth stage ;III:质量选择阶段 Qualitative selection stage;IV:近自然阶段 Near-natural stage;树种组成用数字简化表示各树种蓄积量的十分比(总和为 10),每个数字对应 10%的比例;例如“3 白 2 黑 1 枫 1 杨 1 云 1 落 1 杂”即白桦 30%、黑桦 20%、五角槭 10%、山杨 10%、云杉 10%、华北落叶松 10%、混杂 10%

混交度：
$$M_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 v_{ij} \tag{3}$$

式中, i 参照树; j 为相邻木; K_{ij} 为离散变量,当相邻木 j 的胸径比参照树 i 小时, $K_{ij}=0$,反之, $K_{ij}=1$;任意两个邻接最近相邻木的夹角中的小角为 α , Z_{ij} 为离散变量,当第 j 个相邻木夹角 α 角小于标准角 α_0 ($\alpha_0=72^\circ$) 时, $Z_{ij}=1$;反之, $Z_{ij}=0$; V_{ij} 为离散变量,当相邻木 j 与参照树 i 非同种时, $V_{ij}=1$,反之, $V_{ij}=0$ 。

1.5 重要值和多样性指数

重要值(IV)是用来表征某个种在群落中的地位和作用的综合数量指标,计算公式如下:

$$IV=(\text{相对多度}+\text{相对盖度}+\text{相对频度})/3\times100\% \tag{4}$$

选取 7 个 α 多样性指数和 2 个 β 多样性指数,将 7 个 α 多样性指数分为物种多样性指数、物种均匀度指数和物种丰富度指数三类^[20–21]。具体详见表 2。

1.6 数据处理

在 Excel 2021 中整理数据并计算各发育阶段灌木和草本的重要值,在 R 4.41 中进行各多样性指数计算和统计分析,采用 Pearson 相关性系数进行相关性分析;运用 vegan 包中 rda 函数分别对灌草层 α 多样性指数与环境因子进行冗余分析(RDA),发现平均胸径因子的方差膨胀因子(VIF)大于 10,说明与其他因子的共线性较高,为确保模型的稳定性,将平均胸径因子剔除后再进行冗余分析;置换检验的结果会随着各因子的排列顺序的变化而改变,且去除共线性因子造成了变量损失,为克服这些缺陷,使用 rdacca.hp 包中 rdacca.hp 函数进行层次分割分析^[24],该分析可以分解每个因子驱动响应变量变化的百分比且不会因变量排列顺序的改变而变化,可以对所有变量子集进行全局分解,并通过计算每个变量在不同子集组合中的独立贡献和共享

表 2 多样性指数信息

Table 2 Diversity index information

指数空间维度 Index space dimension	指数类别 Index category	多样性指数 Diversity index	公式 Equation	数学原理 Principles of mathematics	意义和特点 Significance and characteristics
α 多样性指数 α diversity index	物种多样性 指数	Shannon-Wiener 指数	$H = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i \quad (5)$	与香农熵有关,是信息论中用来量化随机变量的一种量度;该指数通过计算群落中物种相对丰度的加权熵来度量群落的多样性。	反映了群落内物种丰富度和均匀度的总体状况更重视物种丰富度,但其混淆了丰富度和均匀度,较其他物种多样性指数对稀有物种的敏感性高;该指数数值越高,表明物种越丰富,均匀度越高,群落多样性越高 ^[14] 。
		Simpson 指数	$\lambda = 1 - \sum_{i=1}^s p_i^2 \quad (6)$	从给定群落中随机抽取的两个个体属于不同物种的概率。	该指数衡量优势物种在群落中的突出地位和作用,受调查单元中物种均匀度的影响较大,而对物种丰富度的敏感度最低,对优势物种敏感性高;数值越高,物种分布越均匀,种间差异小,多样性高 ^[14] 。
		PIE 种间相遇 机率指数	$P = \frac{N(N-1)}{\sum_{i=1}^s n_i(n_i-1)} \quad (7)$	基于对不同物种个体相遇概率的计算,通过求和得到群落中任意两个个体属于不同物种的总概率。	该指数反映了群落中物种的多样性和均匀度,受调查群落大小影响较大;当群落中物种数量多且分布均匀时,不同物种个体相遇的概率较高,指数值也相应较高。反之,当群落中物种数量少或分布不均匀时,指数值则较低 ^[14] 。
	物种丰富度 指数	Menhinick 指数	$D_{Mn} = \frac{S}{\sqrt{N}} \quad (8)$	物种丰富度 S 除以群落中所有物种个体的总和 N 的平方根,这可以避免个体数过多对结果的影响,计算时使用 S 个物种。	该指数考虑物种丰富度与样本大小之间的关系。根据群落大小对物种丰富度进行归一化处理,减少不同群落间样本大小差异造成的潜在偏差,但该指数没有考虑物种均匀度或群落中不同物种的相对丰度,对稀有种敏感性较低;数值越大,表明群落的物种丰富度越高 ^[22] 。
		Margalef 指数	$D_{Mg} = \frac{(S-1)}{\ln N} \quad (9)$	物种丰富度 S 除以群落中所有物种个体的总和 N 的自然对数,可以平衡个体总数对指数的影响,避免个体数的影响被过度放大,计算时使用 S-1 个物种。	该指数考虑了样本大小对物种丰富度的影响,对样本大小的影响进行了矫正,减少了因不同群落或数据集的样本大小不同而可能造成的偏差;更重视物种数相对于个体数的变化,对稀有种敏感性高;但该指数没有考虑物种均匀度或群落中不同物种的相对丰度;数值越高,表明群落的物种丰富度越高 ^[22] 。
		Pielou 指数	$J = \frac{H}{\ln S} \quad (10)$	H 指数用物种相对丰度的加权熵来衡量物种多样性,该指数通过将 H 指数除以物种种数 S 的自然对数(最大可能的熵,即当所有物种具有相同丰度时的熵),来标准化指数,反映物种分布的均匀程度。	该指数反映了群落内物种分布的均匀性;基于 H 指数计算得出,便于计算,该指数在很大程度上取决于物种丰富度,对稀有物种敏感性高,从而使其对均匀度的估算能力较弱;数值越高,表明物种分布越均匀 ^[21] 。
	物种均匀度 指数	Alatalo 指数	$E = \frac{\left(\sum_{i=1}^s p_i^2\right)^{-1} - 1}{\exp\left(-\sum_{i=1}^s p_i \ln p_i\right) - 1} \quad (11)$	分子为所有物种相对丰度的平方和的倒数减 1,这样可以构造一个从 0 到接近无限的值域,当所有物种均匀分布时,该值接近 0,不均匀时则远离 0;分子为将 H 指数(即相对丰度的信息熵)进行以 e 为底的指数运算后减 1,有助于准确反映物种相对丰度的分布情况。	该指数反映了群落内物种分布的均匀性;与物种丰富度的关系较弱,受物种总数的干扰较少;但因该指数主要关注物种相对丰度情况,可能对稀有物种的敏感性不足,同时该指数受数据精度和样本量的影响较大;数值越高,表明物种分布越均匀 ^[21] 。

续表

指数空间维度 Index space dimension	指数类别 Index category	多样性指数 Diversity index	公式 Equation	数学原理 Principles of mathematics	意义和特点 Significance and characteristics
β 多样性指数 β diversity index	—	Jaccard 指数	$C_j = \frac{a}{a+b+c} \quad (12)$	两个群落共有的物种数除以群落 A 特有的物种数、群落 B 特有的物种数、两个群落 (A 和 B) 共有的物种数之和。	该指数用来衡量两个群落间的相似性的指标,其计算基于物种的出现率,计算简单;但其没有考虑物种的丰度,导致物种的权重都是相同的,对稀有物种敏感性不足;取值范围是在 0 到 1 之间,数值越接近 1 表明两个群落有更多相同的物种,相似性高 ^[23] 。
	—	Chao 指数	$C_c = \frac{U+V-2UV}{U+V} \quad (13)$	基于 Chao2 指数对物种丰富度的估计,结合群落间共有物种的数量,来评估群落的差异性,分子为两个群落各自独有的物种种数减去共有的物种数,分母为两群落共有种相对各自群落的相对多度之和。	该指数用来衡量两个群落间的物种多样性差异,其计算基于物种的多度,综合考虑群落内部和之间的物种多样性,通过标准化使结果易于解读,对稀有物种敏感;数值在 0 到 1 之间,数值接近 0 表示群落非常相似,接近 1 表示群落之间差异显著 ^[23] 。

公式(5)—(11)中 p_i 为物种 i 的个体数量占群落中全部个体的比例; S 为物种种数; N 为所有物种的个体总数; n_i 为第 i 个物种的个体数。公式(12)中 a 为两个群落共有的物种数; b 为群落 A 特有的物种数; c 为群落 B 特有的物种数。公式(13)中 U 和 V 分别为群落 A 和群落 B 共有物种相对各自群落的相对多度

贡献来量化其重要性;运用 MuMIn 包和 rdacca.hp 包中 lm 函数和 rdacca.hp 函数进行多元线性回归分析和层次分割;运用 stats 包中 prcomp 函数进行主成分分析对 α 多样性指数进行排序。绘图在 R 4.41 和 Origin 2024 中进行。

2 结果与分析

2.1 不同发育阶段次生林林下植被物种组成和重要值

该地区共发现林下植被共 177 种,隶属于 53 科,122 属。其中灌木层共 50 种,隶属于 22 科,35 属;草本层共 127 种,隶属于 38 科,89 属。如图 1 所示,发育 III 期林下草本层的科属种组成最丰富,发育 I 期林下灌

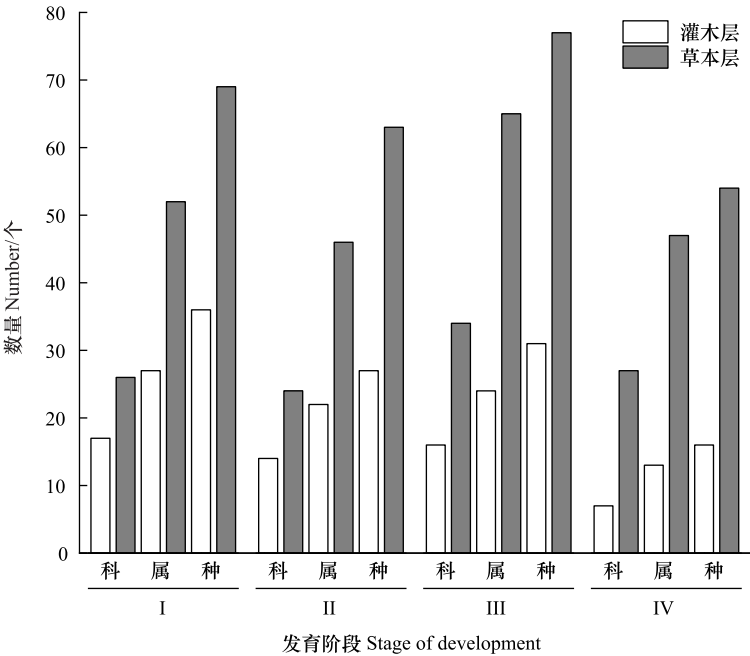


图 1 不同发育次生林林下植被科属种组成

Fig.1 Species composition of understory vegetation in secondary forests with different developmental stages

木层的科属种组成最丰富,发育 IV 期林下灌木层和草本层的科属种组成最简单。各发育阶段次生林林下草本层植物科属种组成均比灌木层丰富。

由表 3 可知,灌木层植物主要为松科、蔷薇科、桦木科、忍冬科和无患子科植物;发育 I、II 和 III 期灌木层优势种均为毛榛,发育 IV 期灌木层优势种为云杉。草本层植物主要为莎草科、毛茛科、茜草科、禾本科和蔷薇科植物;发育 II、III 和 IV 期草本层的优势种均为乌苏里藁草,发育 I 期草本层优势种为扁秆藁草。

表 3 不同发育阶段次生林林下植被优势种重要值

Table 3 Importance values of dominant species of understory vegetation in secondary forests at different developmental stages			
植被层次 Vegetative layer	发育阶段 Developmental stage	优势物种 Predominant species	重要值/% Importance value
灌木层 Shrub layer	I	毛榛(<i>Corylus mandshurica</i>) + 五角槭(<i>Acer pictum</i> subsp. <i>mono</i>) + 山刺玫(<i>Rosa davurica</i>) + 平榛(<i>Corylus heterophylla</i>) + 金花忍冬(<i>Lonicera chrysantha</i>)	26.26+9.10+9.74+5.45+5.12
	II	毛榛(<i>Corylus mandshurica</i>) + 稠李(<i>Prunus padus</i>) + 山杨(<i>Populus davidiana</i>) + 蒙古栎(<i>Quercus mongolica</i>) + 鼠李(<i>Rhamnus davurica</i>)	30.44+10.74+8.67+6.16+6.14
	III	毛榛(<i>Corylus mandshurica</i>) + 平榛(<i>Corylus heterophylla</i>) + 华北忍冬(<i>Lonicera tatarinowii</i>) + 大叶小檗(<i>Berberis ferdinandi-coburgii</i>) + 五角槭(<i>Acer pictum</i> subsp. <i>mono</i>)	28.45+18.04+8.38+5.71+5.08
	IV	云杉(<i>Picea asperata</i>) + 山刺玫(<i>Rosa davurica</i>) + 蓝靛果忍冬(<i>Lonicera caerulea</i>) + 花楸(<i>Sorbus pohuashanensis</i>) + 金花忍冬(<i>Lonicera chrysantha</i>)	40.51+20.97+9.65+7.48+7.27
草本层 Herbaceous layer	I	扁秆藁草(<i>Carex planiculmis</i>) + 乌苏里藁草(<i>Carex ussuriensis</i>) + 草问荆(<i>Equisetum pratense</i>) + 唐松草(<i>Thalictrum aquilegifolium</i> var. <i>sibiricum</i>) + 大叶糙苏(<i>Phlomoideis maximowiczii</i>)	7.77+7.38+5.35+5+4.7
	II	乌苏里藁草(<i>Carex ussuriensis</i>) + 唐松草(<i>Thalictrum aquilegifolium</i> var. <i>sibiricum</i>) + 北方拉拉藤(<i>Galium boreale</i>) + 林地早熟禾(<i>Poa nemoralis</i>) + 蚊子草(<i>Filipendula digitata</i>)	11.46+10.64+6.01+5.45+5.24
	III	乌苏里藁草(<i>Carex ussuriensis</i>) + 北方拉拉藤(<i>Galium boreale</i>) + 白屈菜(<i>Chelidonium majus</i>) + 披针藁草(<i>Carex lancifolia</i>) + 唐松草(<i>Thalictrum aquilegifolium</i> var. <i>sibiricum</i>)	8.75+7.33+6.95+6.57+5.17
	IV	乌苏里藁草(<i>Carex ussuriensis</i>) + 蚊子草(<i>Filipendula digitata</i>) + 北方拉拉藤(<i>Galium boreale</i>) + 林地早熟禾(<i>Poa nemoralis</i>) + 草问荆(<i>Equisetum pratense</i>)	15.04+8.27+5.47+4.92+4.87

2.2 不同发育阶段次生林林下植被 α 多样性变化特征

由表 4 可看出 α 多样性指数均值的变化,随着次生林的发育,在灌木层中 H 指数呈递减趋势,而 λ 和 P 指数呈下降-上升-下降的变化趋势; D_{Mn} 指数呈递减趋势, D_{Mg} 指数同样呈下降-上升-下降的变化趋势; J 和 E 指数也呈下降-上升-下降趋势。在草本层中 H 、 λ 和 P 指数均呈先下降后上升的变化趋势; D_{Mn} 和 D_{Mg} 指数均呈下降-上升-下降的变化趋势; J 和 E 指数也均呈先下降后上升的变化趋势。灌木层 α 多样性指数随发育的进行整体上呈下降-上升-下降的变化趋势,而草本层物种多样性指数和物种均匀度指数与物种丰富度指数间变化趋势存在差异。

2.3 不同发育阶段次生林林下植被 β 多样性变化特征

由表 5 可知,Jaccard 指数大小变化为 III—IV>I—IV>I—III>I—II>II—IV>II—III,发育 III 期—发育 IV 期的指数最大,说明两阶段物种组成高度相似,表明发育后期物种组成趋于稳定;发育 II 期—发育 III 期数值最小,说明两个阶段物种组成差异最大,相似度低。Chao 指数大小变化为 II—III<I—II<I—III<II—IV<I—IV<III—IV,发育 II 期—发育 III 期数值最小说明两个阶段共有物种相对多度相似性高;发育 III 期—发育 IV 期数值最大说明两个阶段共有物种相对多度相似性低。整体上看共有物种的相对多度的相似性结果与物种组成的相似性结果基本相反。随着次生林的发育 Jaccard 指数先降低后升高,说明物种组成的差

异性在减少;Chao 指数为先降低后升高,说明共有物种相对多度的差异性在增加。表明了随着次生林的发育林下植被经历了物种重组与共有种相对多度振荡的双重过程。

表 4 不同发育阶段次生林林下植被 α 多样性指数 (平均值 $\pm$ 标准差)

Table 4 α -diversity indices of understory vegetation in secondary forests at different stages of development (mean $\pm$ standard deviation)

植被层次 Vegetative layer	α 多样性指数 α diversity index	发育阶段 Developmental stage			
		I	II	III	IV
灌木层 Shrub layer	Shannon-Wiener 指数	1.76 $\pm$ 0.63a	1.68 $\pm$ 0.59a	1.67 $\pm$ 0.47a	1.17 $\pm$ 0.60a
	Simpson 指数	0.71 $\pm$ 0.19a	0.68 $\pm$ 0.22a	0.69 $\pm$ 0.11a	0.51 $\pm$ 0.26a
	PIE 种间相遇机率指数	0.71 $\pm$ 0.20a	0.69 $\pm$ 0.23a	0.70 $\pm$ 0.12a	0.52 $\pm$ 0.26a
	Menhinick 指数	1.11 $\pm$ 0.49a	0.95 $\pm$ 0.33ab	0.91 $\pm$ 0.30ab	0.55 $\pm$ 0.28b
	Margalef 指数	2.51 $\pm$ 1.01a	2.34 $\pm$ 0.82a	2.39 $\pm$ 1.00a	1.37 $\pm$ 0.66a
	Pielou 指数	0.68 $\pm$ 0.15a	0.61 $\pm$ 0.29a	0.65 $\pm$ 0.09a	0.55 $\pm$ 0.20a
	Alatalo 指数	0.61 $\pm$ 0.14a	0.57 $\pm$ 0.20a	0.60 $\pm$ 0.13a	0.58 $\pm$ 0.18a
草本层 Herbaceous layer	Shannon-Wiener 指数	2.62 $\pm$ 0.30a	2.56 $\pm$ 0.19a	2.52 $\pm$ 0.28a	2.63 $\pm$ 0.20a
	Simpson 指数	0.90 $\pm$ 0.03a	0.88 $\pm$ 0.03a	0.87 $\pm$ 0.04a	0.89 $\pm$ 0.03a
	PIE 种间相遇机率指数	0.91 $\pm$ 0.02a	0.89 $\pm$ 0.03a	0.88 $\pm$ 0.04a	0.90 $\pm$ 0.03a
	Menhinick 指数	1.90 $\pm$ 0.48a	1.46 $\pm$ 0.35ab	1.67 $\pm$ 0.33ab	1.34 $\pm$ 0.31b
	Margalef 指数	4.54 $\pm$ 1.02a	4.27 $\pm$ 1.20a	4.83 $\pm$ 1.11a	4.05 $\pm$ 0.73a
	Pielou 指数	0.84 $\pm$ 0.02a	0.80 $\pm$ 0.03ab	0.76 $\pm$ 0.07b	0.82 $\pm$ 0.04a
	Alatalo 指数	0.71 $\pm$ 0.06a	0.66 $\pm$ 0.06a	0.64 $\pm$ 0.09a	0.69 $\pm$ 0.09a

不同小写字母表示差异显著性 ($P<0.05$)

表 5 不同发育阶段次生林林下植被 β 多样性指数 (平均值 $\pm$ 标准差)

Table 5 β -diversity index of understory vegetation in secondary forests at different stages of development (mean $\pm$ standard deviation)

发育阶段 Developmental stage	Jaccard 指数 Jaccard Index			Chao 指数 Chao index		
	II	III	IV	II	III	IV
I	0.79 $\pm$ 0.06abc	0.803 $\pm$ 0.09ab	0.805 $\pm$ 0.11ab	0.54 $\pm$ 0.16bc	0.55 $\pm$ 0.23abc	0.68 $\pm$ 0.23abc
II	—	0.76 $\pm$ 0.06c	0.77 $\pm$ 0.05bc	—	0.46 $\pm$ 0.14c	0.58 $\pm$ 0.09abc
III	—	—	0.82 $\pm$ 0.06a	—	—	0.71 $\pm$ 0.11a

不同小写字母表示差异显著性 ($P<0.05$)

2.4 不同发育阶段次生林土壤理化性质变化特征

由图 2 可知,各发育阶段不同土壤因子的变化趋势并不相同。其中土壤含水率、土壤有机质含量和土壤全钾含量随着次生林的发育呈先下降后上升的变化趋势;土壤全氮含量和土壤全磷含量随着次生林的发育呈下降-上升-下降的变化趋势;土壤 pH 值随着次生林的发育呈先上升后下降的变化趋势。

2.5 不同发育阶段次生林林分结构变化特征

由表 6 可知,在非空间结构中,林分密度随着次生林的发育呈下降-上升-下降的变化趋势;平均胸径和平均树高随着次生林的发育呈上升-下降-上升的变化趋势。在空间结构中,角尺度和大小比均随着次生林的发育呈先下降后上升的变化趋势;混交度随着次生林的发育呈先上升后下降的变化趋势。

表 6 不同发育阶段次生林林分结构 (平均值 $\pm$ 标准差)

Table 6 Stand structure of secondary forests at different developmental stages (mean $\pm$ standard deviation)

林分结构类型 Type of forest stand structure	林分结构因子 Stand structure factor	发育阶段 Developmental stage			
		I	II	III	IV
非空间结构 Non-spatial structures	林分密度/(株/hm ²)	1731 $\pm$ 771.78a	483 $\pm$ 241.26d	888 $\pm$ 418.04bcd	882 $\pm$ 646.34cd
	平均胸径/cm	14.14 $\pm$ 3.60c	19.10 $\pm$ 0.99ab	15.48 $\pm$ 4.00bc	21.05 $\pm$ 4.67a
	平均树高/m	12.76 $\pm$ 2.41a	14.72 $\pm$ 1.39a	13.52 $\pm$ 3.62a	15.29 $\pm$ 2.84a
空间结构 Spatial structure	角尺度	0.51 $\pm$ 0.7a	0.49 $\pm$ 0.06a	0.47 $\pm$ 0.04a	0.53 $\pm$ 0.09a
	大小比	0.51 $\pm$ 0.01a	0.49 $\pm$ 0.02bc	0.47 $\pm$ 0.02c	0.50 $\pm$ 0.03abc
	混交度	0.23 $\pm$ 0.21a	0.29 $\pm$ 0.18a	0.45 $\pm$ 0.13a	0.36 $\pm$ 0.19a

不同小写字母表示差异显著性 ($P<0.05$)

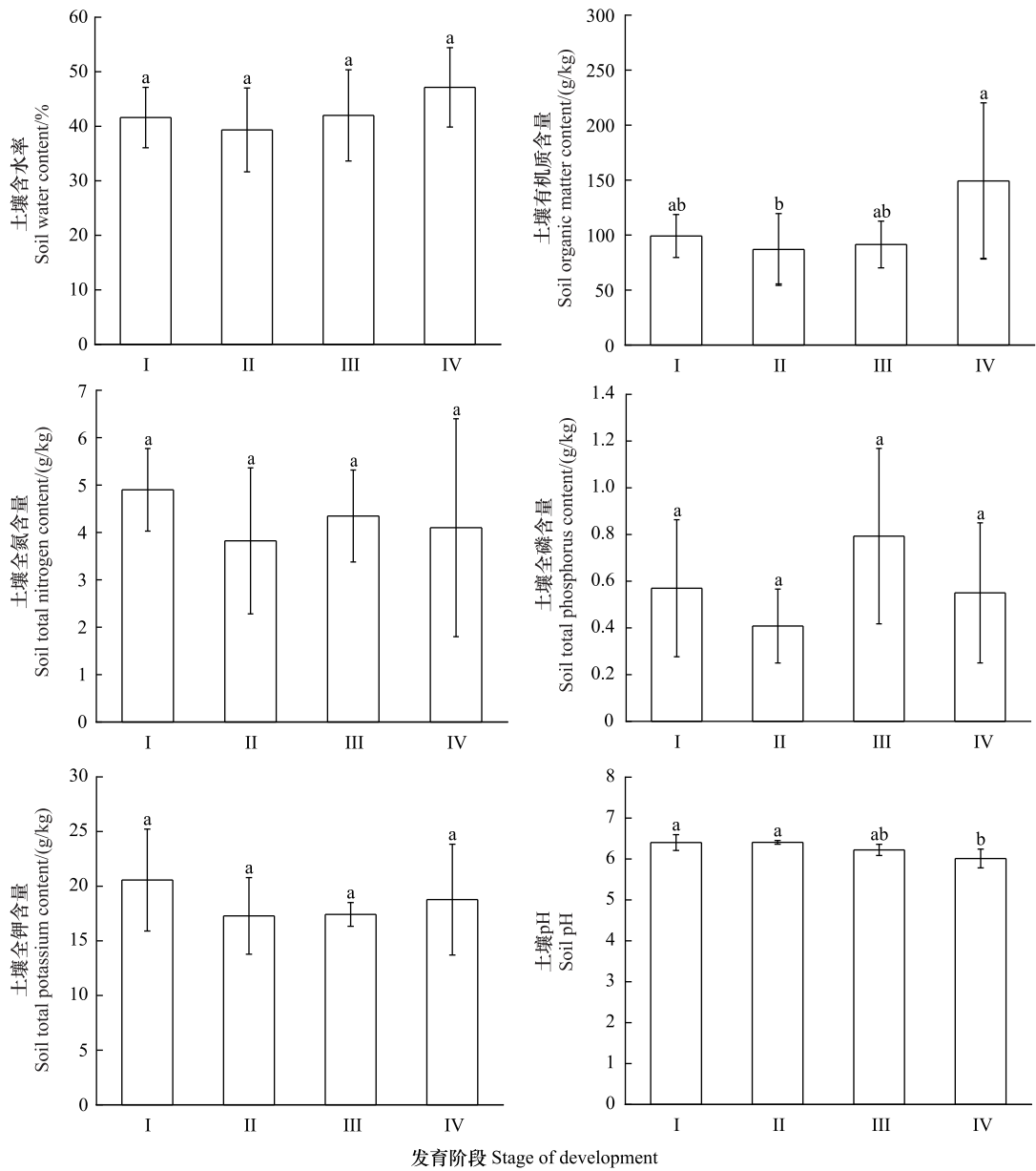


图 2 不同发育阶段次生林土壤理化性质

Fig.2 Physico-chemical properties of secondary forest soils at different developmental stages
不同小写字母表示差异显著性 ($P<0.05$)

2.6 不同发育阶段次生林林下植被物种多样性驱动因子分析

分别以各发育阶段灌木层和草本层的 7 个 α 多样性指数作为响应变量,以 11 个环境因子作为解释变量分别进行 RDA 分析。多样性指数用红色实心箭头表示,环境因子用黑色空心箭头表示。在 RDA 分析排序图中,箭头间夹角的余弦值表示相关系数^[13]。

灌木层 RDA 排序图(图 3)表明,前两轴累计解释率为 97.76%,能较好反映排序的大部分信息。层次分割结果(图 4)表明,各环境因子对林下灌木层物种多样性单独效应解释率由高到低且显著因子为:土壤 pH 值(14.78%)、混交度(13.82%)、土壤含水率(11.19%)和土壤有机质(9.84%)。由排序图可知土壤 pH 值和混交度与 7 个灌木层 α 多样性指数呈正相关关系;土壤含水率和土壤有机质与 7 个灌木层 α 多样性指数呈负相关关系。

草本层 RDA 排序图(图 5)表明,前两轴累计解释率为 82.06%,能良好反映排序的大部分信息。层次分割结果(图 6)表明,各环境因子对林下草本层物种多样性单独效应解释率由高到低且显著因子为:平均树高(12.31%)、平均胸径(5.95%)和土壤全磷含量(5.93%)。由排序图可知平均树高与草本层 E 指数呈正相关关系,与其他 6 个草本层 α 指数呈负相关关系;土壤全磷与 7 个草本层 α 多样性指数呈负相关关系。

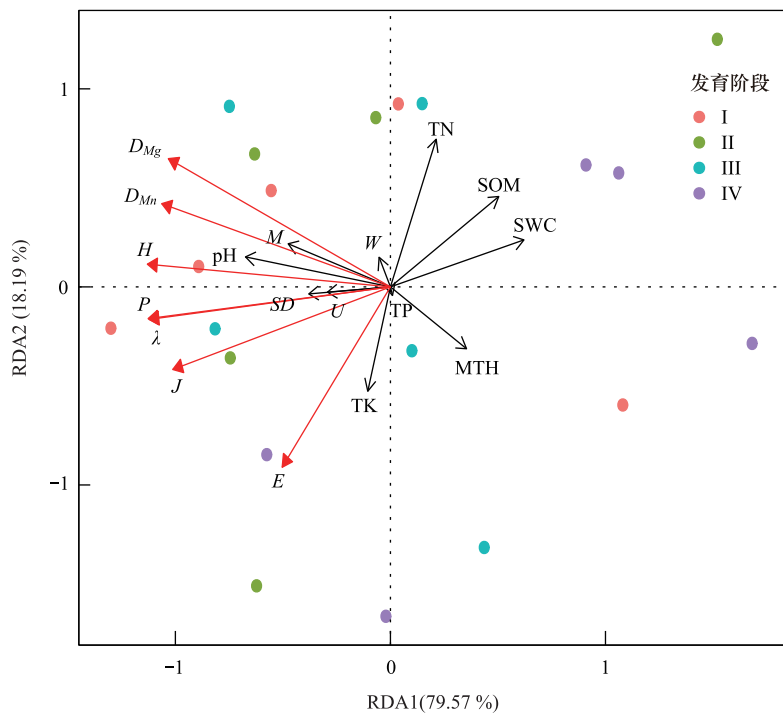


图 3 灌木层物种多样性与环境因子 RDA 排序图

Fig.3 RDA ordination plot of shrub layer species diversity and environmental factors

H : Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index; λ :Simpson 指数 Simpson index; P :PIE 种间相遇机率指数 PIE interspecific encounter index; D_{Mn} : Menhinick 指数 Menhinick index; D_{Mg} : Margalef 指数 Margalef index; J : Pielou 指数 Pielou index; E :Alatalo 指数 Alatalo index; SD :林分密度 Tree density; MTH :平均树高 Average tree height; W :角尺度 Uniform angle index; U :大小比 Dominance; M :混交度 Mingling; SOM :土壤有机质 Soil organic matter; TN :土壤全氮含量 Soil total nitrogen content; TP :土壤全磷含量 Soil total phosphorus content; TK :土壤全钾含量 Soil total potassium content; pH :土壤酸碱度 Soil pH; SWC :土壤含水率 Soil moisture content

2.7 不同发育阶段次生林林下植被 α 多样性指数比较

2.7.1 不同发育阶段次生林林下植被 α 多样性指数相关性

由表 7 可知,物种多样性指数(H 、 λ 和 P)之间相关性均达到了极其显著($P<0.001$)。同样,物种丰富度指数(D_{Mn} 和 D_{Mg})和物种均匀度指数(J 和 E)之间的相关性也均达到了极显著水平($P<0.001$)。说明尽管同类型的多样性指数表达的形式有所不同,但它们所表征的多样性内涵却高度一致。

表 7 不同发育阶段次生林林下植被 α 多样性指数相关性分析

Table 7 Correlation analysis of α -diversity indices of understory vegetation in secondary forests at different developmental stages

指数 Index	H	λ	P	D_{Mn}	D_{Mg}	J	E
H	1	0.96 ***	0.95 ***	0.80 ***	0.89 ***	0.87 ***	0.53 ***
λ	—	1	0.99 ***	0.72 ***	0.76 ***	0.94 ***	0.66 ***
P	—	—	1	0.73 ***	0.76 ***	0.95 ***	0.66 ***
D_{Mn}	—	—	—	1	0.88 ***	0.64 ***	0.28
D_{Mg}	—	—	—	—	1	0.60 ***	0.20
J	—	—	—	—	—	1	0.80 ***
E	—	—	—	—	—	—	1

* : $P<0.05$; ** : $P<0.01$; *** : $P<0.001$

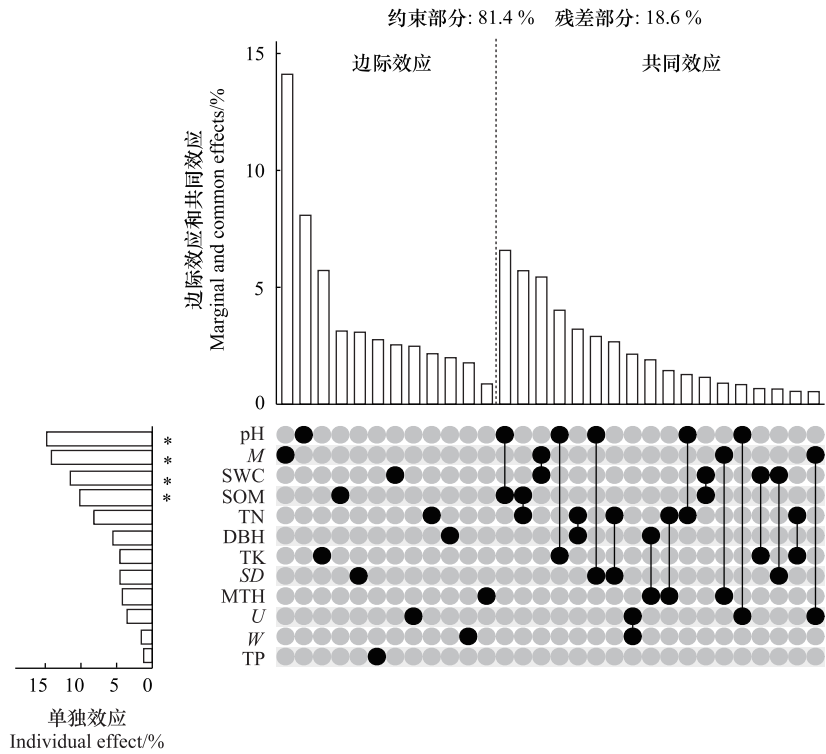


图 4 灌木层物种多样性与环境因子层次分割结果

Fig.4 Results of hierarchical segmentation of species diversity and environmental factors in shrub layer

* : $P<0.05$

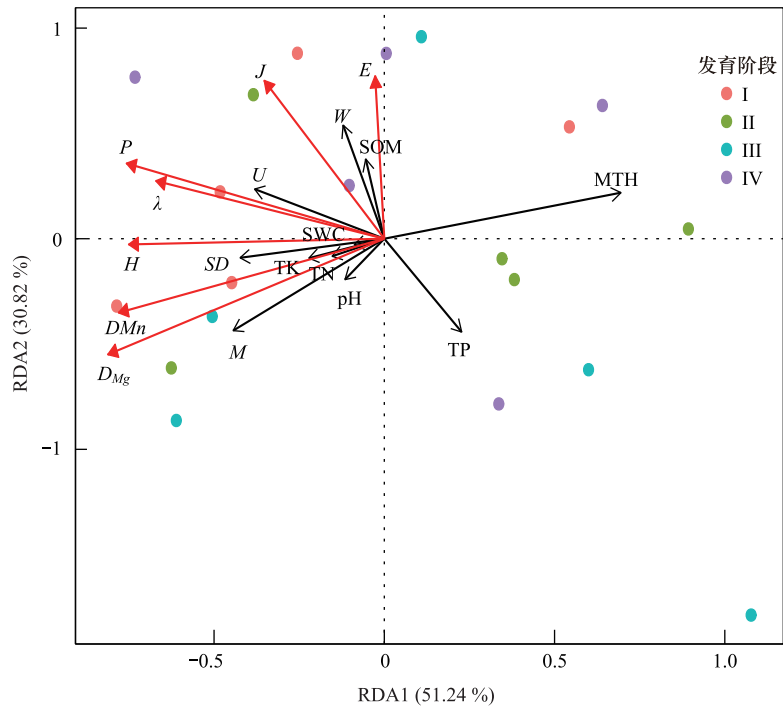


图 5 草本层物种多样性与环境因子 RDA 排序图

Fig.5 RDA ordination plot of herbaceous layer species diversity and environmental factors

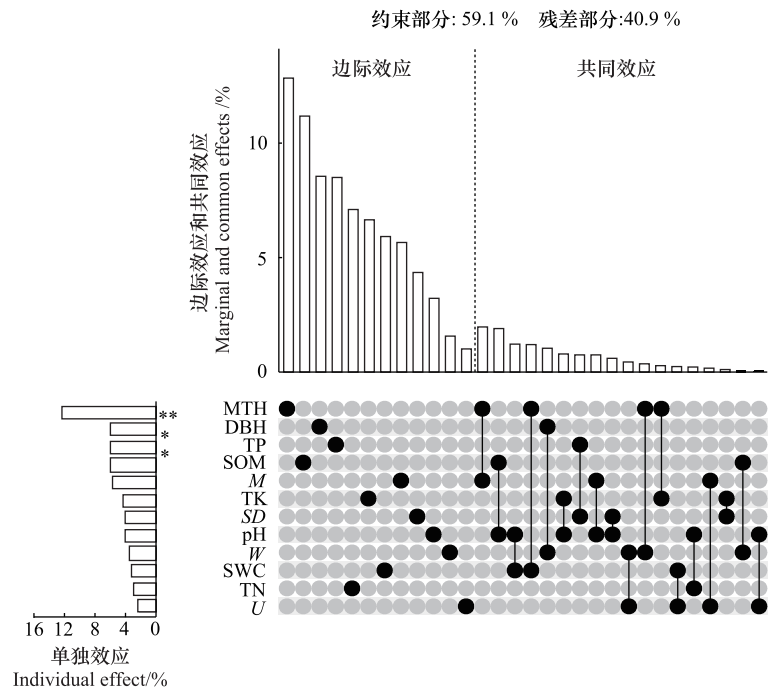


图 6 灌木层物种多样性与环境因子层次分割结果

Fig.6 Results of hierarchical segmentation of species diversity and environmental factors in herbaceous layer
*: $P<0.05$; **: $P<0.01$

2.7.2 不同发育阶段次生林林下植被 α 多样性指数多元线性回归分析

分别以物种多样性指数 (H 、 λ 和 P) 为响应变量, 物种丰富度指数 (D_{Mn} 和 D_{Mg}) 和物种均匀度指数 (J 和 E) 为解释变量构建多元线性回归模型。

由表 8 可知, 3 个多元线性回归模型 R_{adj}^2 值接近 1, 表明模型的拟合效果较好。以 H 指数为响应变量构建的模型中层次分割结果表明物种丰富度指数贡献率为 55.42%, 物种均匀度指数贡献率为 41.71%。以 λ 指数为响应变量构建的模型中层次分割结果表明物种丰富度指数贡献率为 37.39%, 物种均匀度指数贡献率为 57.99%。以 P 指数为响应变量构建的模型中层次分割结果表明物种丰富度指数贡献率为 37.01%, 物种均匀度指数贡献率为 58.37%。综合来看, 物种均匀度对物种多样性指数的贡献高于物种丰富度。

表 8 不同发育阶段次生林林下植被 α 多样性指数多元线性回归

回归方程 Regression equation	R_{adj}^2	P	层次分割贡献率 Hierarchical segmentation contribution/%			
			D_{Mn}	D_{Mg}	J	E
$H = -3.50 \times 10^{-16} - 0.19 D_{Mn} + 0.71 D_{Mg} + 0.57 J - 0.02 E$	0.97	$P < 0.001$ ***	21.19	34.23	30.95	10.76
$\lambda = -4.32 \times 10^{-16} - 0.13 D_{Mn} + 0.39 D_{Mg} + 0.82 J - 0.04 E$	0.95	$P < 0.001$ ***	16.25	21.14	40.62	17.37
$P = -7.24 \times 10^{-17} - 0.09 D_{Mn} + 0.35 D_{Mg} + 0.83 J - 0.04 E$	0.95	$P < 0.001$ ***	16.55	20.46	40.89	17.48

2.7.3 不同发育阶段次生林林下植被 α 多样性指数比较

通过主成分分析来比较各 α 多样性指数的敏感性, 由图 7 中可知第 1 主成分的贡献率为 79%, 主要反映了群落的均匀度; 第 2 主成分的贡献率为 15.55%, 主要反映了群落的丰富度。二者的累计贡献率为 94.55%, 能较好反映 7 个 α 多样性指数的信息。物种丰富度指数 (D_{Mn} 和 D_{Mg}) 受丰富度的影响大于均匀度的影响, D_{Mg} 指数相对于 D_{Mn} 指数对丰富度的变化更敏感; 物种多样性指数 (H 、 λ 和 P) 受均匀度的影响大于丰富度的影

响, H 指数受丰富度影响最大,其次是 P 指数, λ 指数受丰富度的影响最小,说明 H 指数对稀有物种相对敏感,而 λ 指数对优势物种敏感;物种均匀度指数(J 和 E)除受均匀度影响外还受丰富度的影响, J 指数受均匀度的影响最大,受丰富度的影响最小, E 指数的结果与 J 指数相反。

综上所述,通过对 α 多样性指数进行比较,分别选取 D_{Mg} 指数作为物种丰富度指数、选取 H 指数作为物种多样性指数和 J 指数作为物种均匀度指数最合适。

3 讨论

3.1 冀北山地次生林发育过程中林下植被物种多样性变化特征

本研究中灌草层 α 多样性指数随次生林发育的进行变化各异,灌木层的 α 多样性指数和草本层的物种丰富度指数变化趋势为下降-上升-下降,草本层的物种多样性指数和物种均匀度指数呈先下降后上升的变化趋势,邓逸飞等^[25] 研究发现灌草层 α 多样性指数随演替的进行均呈先上升后下降的单峰分布,而牛一迪等^[26] 发现随着演替的进行多样性指数和丰富度指数呈逐渐上升趋势,均匀度指数呈逐渐下降趋势。变化趋势间的差异可能是由于研究区域不同,各地区的气候、地形、林分特征等因素存在差异,生境的异质性导致各森林群落物种多样性不同^[3,27]。各发育阶段物种多样性存在差异的原因可能为在发育早期群落中环境资源丰富,生态位分化不明显,生态位互补作用不显著,随着发育的进行原生优势物种及其伴生种构成的群落受环境胁迫、种间竞争等因素驱动,生态位宽度逐渐收缩,优势地位逐渐下降;新优势物种及其伴生种凭借对环境变化的高适应性、生态位不断扩展,在群落中的优势地位逐渐上升^[28-29]。还有研究表明林分密度和树种组成会随着森林的发育而变化,二者的变化会对林下土壤理化性质产生影响进而影响林下物种多样性^[30-31]。气候因素和土壤养分含量的变化会对 β 多样性产生影响^[32],在本研究中 Jaccard 指数和 Chao 指数沿发育顺序呈先下降后升高,这与陈胜群等^[33] 的研究结果相似。冀北山地次生林发育过程中土壤理化性质和林分结构的改变,导致不同发育阶段的林下植被对资源的利用产生差异,明显或潜在地影响了各阶段林下植被的物种组成。

3.2 林下植被物种多样性与土壤理化性质的关系

本研究结果表明土壤 pH、土壤含水率和土壤有机质是对灌木层物种多样性产生显著影响的主导因子,研究结果与崔倩^[34] 和牛一迪^[26] 等相同;土壤全磷含量是对草本层物种多样性产生显著影响的主导因子,研究结果与李睿等^[35] 相同。土壤养分和水分是植物生长和新陈代谢的物质基础,土壤有机质是土壤养分的重要载体,不仅促进了其他土壤因子的改善,还缓解了植物生长与土壤水分和养分供应间的矛盾^[36]。土壤 pH 值对土壤微生物群落结构和功能有显著影响,土壤微生物驱动着土壤养分的循环和转化,不仅能促进植物对土壤养分的有效利用,还能直接调动养分并将其转移到植物体内,促进植物生长发育^[37-38];该结论可以进一步说明为何土壤 pH 值与各土壤养分因子间存在较强的交互作用,林下植被大多为浅根系植物,不同长度的根系提高了土壤的渗透性和疏松性,对土壤微生物活动有促进作用,加速了土壤养分的循环和转化^[39]。氮、磷元素在植物营养中起着基础作用,是组成植物蛋白质的主要元素,通常被认为是限制植物生长的重要因素^[40]。杨学亭等^[41] 研究发现磷元素比氮元素对草本物种多样的影响更显著,这与本研究结论相同。此外,有研究表明随着森林发育,植物种类变化与土壤理化性质变化存在密切的关系^[42]。土壤理化性质对草本层物种多样性产生影响较少,这与凤紫棋等^[43] 的研究结论相近;但有研究表明温带森林林下草本物种多样性驱

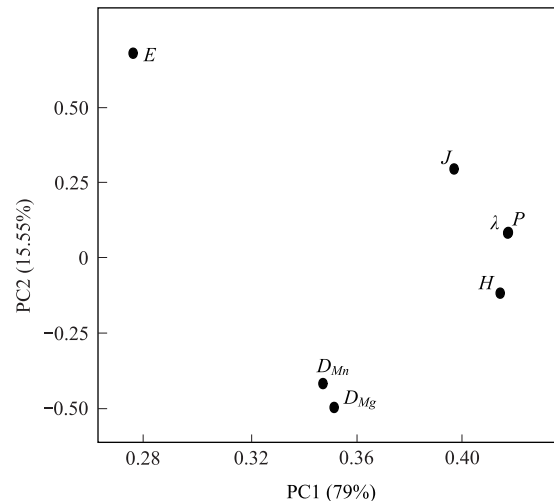


图 7 7 个 α 多样性指数主成分分析二维排序图

Fig.7 Two-dimensional ranking plot for principal component analysis of 7 α -diversity indices

动机随季节变化存在显著差异^[44],本研究数据采集集中在夏季,未来可以对其他季节的情况进行探究。

3.3 林下植被物种多样性与林分结构的关系

在本研究中对灌木层产生显著影响的主导因子为混交度,这与张亚昊等^[45]研究结论相同。对草本层产生显著影响的主导因子为平均树高和平均胸径,这与欧阳田甜等^[46]和罗也等^[47]的研究结论相同。研究表明混交度对林下物种多样性的影响反映在树木之间的竞争上,导致树木间的生态位相互抑制和影响林下植被营养空间的释放,混交度的增加提高了森林环境的异质性^[48]。在发育 III 期混交度最大且灌木层物种多样性和土壤理化性质较发育 II 期有显著提升,原因可能为:多树种的森林结构会导致森林中光照的异质性,导致不耐荫和耐荫物种共存,从而增加林下植被物种多样性^[49];还会通过对降水进行再分配调整 and 不同根系特征及根系分泌物来影响土壤湿度和养分^[50]。

本研究草本层物种多样性与平均树高变化趋势相反,原因可能是:草本相较于灌木对光照更加敏感,平均树高的增加往往会使冠幅也增大,减少林下光照可用性,进而影响草本层物种的分布和多样性^[12]。树高结构在调节草本植物的光照可用性方面起着至关重要的作用,有学者研究发现因平均树高升高所造成的光照可用性的降低,对草本层物种多样性产生的负面影响可能无法被其他环境因子异质性的正面影响所抵消^[51]。此外,平均胸径变化趋势与草本层物种多样性也相反,可能是因为平均胸径与草本层物种多样性呈负相关,树高随胸径的增加而增加,胸径增长到中径级时树高的增长开始放缓,逐渐趋于稳定,树高增加使林内透光率减少,使喜阳草本植物减少,物种多样性变低^[52-53]。

3.4 丰富度和均匀度对不同多样性指数的影响

多样性指数选取结果与邹卓颖等^[54]对喀纳斯泰加林火演替群落的研究结果相似。在冀北山地不同发育阶段次生林林下植被群落中物种均匀度对群落物种多样性指数的贡献要大于丰富度,这与吴昊^[55]的研究结果一致。有研究表明物种丰度等级曲线陡峭说明排名靠前的物种丰度远高于排名靠后的物种,进而表明均匀度低;梯度较浅说明不同物种的丰度相近,均匀度高^[56],从图 8 可以看出曲线的梯度变化不陡峭,进一步佐证了本研究结论。

多样性指数往往与物种数量和个体数量之一或二者都相关,两者间的差异导致了不同指数间的差异^[16]。该观点可以证实本研究中 7 个 α 多样性指数数值为何各不相同,不同指数对均匀度和丰富度衡量的侧重点有所不同(表 2)。有研究表明 Shannon-Wiener 指数因较其他物种多样性指数对稀有物种和生境差异反映比较敏感,更适用于衡量森林群落的多样性^[15,55];均匀度指数均存在缺陷,对稀有物种敏感性过高,无法在样本量无限大的情况下接近恒定值,且 Alatalo 指数实际上衡量的是数据偏离正态分布的偏斜度^[57]。

在本研究中 Margalef 指数数值的变动程度比 Menhinick 指数高,这与 Magurran 等^[52]的研究结果一致。这可能是因为 Menhinick 指数往往被低估,该指数对稀有种的敏感性低;而 Margalef 指数对稀有物种的敏感性高^[58-59]。本研究区稀有物种数量较多(图 8),Menhinick 指数分母为个体总数的平方根,平方根的变化较小,因此该指数值不易发生剧烈变动^[15]。

4 结论

冀北山地不同发育阶段次生林林下灌木层 α 多样性指数随着发育过程的进行整体呈下降-上升-下降的

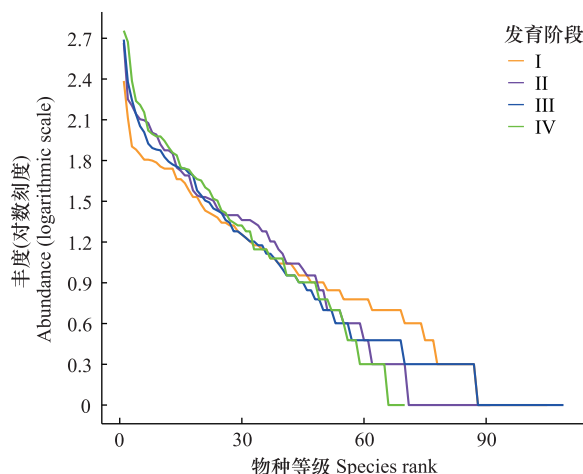


图 8 不同发育阶段次生林林下植被物种丰度等级曲线
Fig.8 Species abundance rank curves of understory vegetation in secondary forests at different developmental stages

趋势,草本层物种多样性指数和物种均匀度指数与物种丰富度指数间变化趋势存在差异; β 多样性指数的变化表明,物种组成的差异性在减少,但共有物种相对多度的差异性在增加。土壤理化因子和林分结构因子都会对林下植被物种多样性产生显著影响,影响灌木层的显著因子为土壤 pH 值、土壤含水率、土壤有机质和混交度,影响草本层的显著因子为土壤全磷、平均树高和平均胸径。在对该地区次生林林下植被多样性进行评估时,选取 Margalef 指数为物种丰富度指数、Shannon-Wiener 指数为物种多样性指数和 Pielou 指数为物种均匀度指数。本研究为该地区生物多样性保护和评估提供了科学的依据。

参考文献 (References):

- [1] Mori A S, Dee L E, Gonzalez A, Ohashi H, Cowles J, Wright A J, Loreau M, Hautier Y, Newbold T, Reich P B, Matsui T, Takeuchi W, Okada K I, Seidl R, Isbell F. Biodiversity-productivity relationships are key to nature-based climate solutions. *Nature Climate Change*, 2021, 11 (6): 543-550.
- [2] Gao W Q, Lei X D, Liang M W, Larjavaara M, Li Y T, Gao D L, Zhang H R. Biodiversity increased both productivity and its spatial stability in temperate forests in northeastern China. *Science of The Total Environment*, 2021, 780: 146674.
- [3] Ahmad Dar A, Babu K N, Sundarapandian S, Parthasarathy N. Disentangling the response of species diversity, forest structure, and environmental drivers to aboveground biomass in the tropical forests of Western Ghats, India. *Science of The Total Environment*, 2024, 957: 177684.
- [4] Liang W J, Wei X. Relationships between ecosystems above and below ground including forest structure, herb diversity and soil properties in the mountainous area of Northern China. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 24: e01228.
- [5] 张凌峰, 刘兆刚, 董灵波. 帽儿山天然硬阔叶林发育阶段划分及林分结构特征. *北京林业大学学报*, 2025, 47(2): 10-22.
- [6] Kong F H, Chen X R, Zhang M H, Liu Y, Jiang S, Chisholm R A, He F L. Pioneer tree species accumulate higher neighbourhood diversity than late-successional species in a subtropical forest. *Forest Ecology and Management*, 2023, 531: 120740.
- [7] Bai J L, Ren C Y, Shi X Y, Xiang H X, Zhang W M, Jiang H L, Ren Y X, Xi Y B, Wang Z M, Mao D H. Tree species diversity impacts on ecosystem services of temperate forests. *Ecological Indicators*, 2024, 167: 112639.
- [8] 刘运伟, 张巍. 小兴安岭阔叶红松林不同群落生物多样性分析. *森林工程*, 2022, 38(1): 27-33.
- [9] Salemaa M, Hotanen J P, Oksanen J, Tonteri T, Merilä P. Broadleaved trees enhance biodiversity of the understorey vegetation in boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 2023, 546: 121357.
- [10] Yang Y, Zhou Z L, Shen L J, Zhao Y C, Tang Y S, Tian J H. Effects of stand structure of artificial shelter forest on understory herb diversity in desert-oasis ecotone. *Diversity*, 2023, 15(10): 1083.
- [11] Ali A, Lin S L, He J K, Kong F M, Yu J H, Jiang H S. Climate and soils determine aboveground biomass indirectly *via* species diversity and stand structural complexity in tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 2019, 432: 823-831.
- [12] Zheng L T, Chen H Y H, Hautier Y, Bao D F, Xu M S, Yang B Y, Zhao Z, Zhang L, Yan E R. Functionally diverse tree stands reduce herbaceous diversity and productivity *via* canopy packing. *Functional Ecology*, 2022, 36(4): 950-961.
- [13] 邹星晨, 王欣苗, 左亚凡, 张泽鑫, 贺康宁. 青海云杉不同演替阶段林下草本多样性特征及其环境解释. *生态学报*, 2023, 43(24): 10285-10294.
- [14] Daly A J, Baetens J M, De Baets B. Ecological diversity: measuring the unmeasurable. *Mathematics*, 2018, 6(7): 119.
- [15] Kanieski M R, Longhi S J, Soares P R C. Methods for biodiversity assessment: case study in an area of Atlantic forest in southern Brazil//Selected Studies in Biodiversity. InTech, 2018
- [16] Morris E K, Caruso T, Buscot F, Fischer M, Hancock C, Maier T S, Meiners T, Müller C, Obermaier E, Prati D, Socher S A, Sonnemann I, Wäschke N, Wubet T, Wurst S, Rillig M C. Choosing and using diversity indices: insights for ecological applications from the German biodiversity exploratories. *Ecology and Evolution*, 2014, 4(18): 3514-3524.
- [17] Kumar V, Thukral A K, Sharma A, Bhardwaj R. Extending the concept of entropy-negentropy for the assessment of ecological dominance and diversity at alpha, beta and gamma levels. *Geology, Ecology, and Landscapes*, 2023, 7(1): 27-39.
- [18] 陆元昌. 近自然森林经营的理论与实践. 北京: 科学出版社, 2006: 132-135.
- [19] 李越千, 贾炜玮, 朱万才, 刁云飞. 穆棱东北红豆杉林空间结构特征与更新计数模型. *植物研究*, 2024, 44(6): 879-889.
- [20] 马克平. 生物群落多样性的测度方法 I α 多样性的测度方法(上). *生物多样性*, 1994, 2(3): 231-239.
- [21] 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法 I α 多样性的测度方法(下). *生物多样性*, 1994, 2(4): 231-239.
- [22] Thukral A K. A review on measurement of Alpha diversity in biology. *Agricultural Research Journal*, 2017, 54(1): 1.
- [23] 张金屯, 米湘成, 曹科. Beta 多样性度量方法研究进展. *山西大学学报: 自然科学版*, 2022, 45(3): 826-843.
- [24] Lai J S, Zou Y, Zhang J L, Peres-Neto P R. Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the rdaacca.hp R package. *Methods in Ecology and Evolution*, 2022, 13(4): 782-788.
- [25] 邓逸飞, 王郅臻, 段文标, 陈立新, 王亚飞, 费盛林. 小兴安岭地区不同演替阶段林下植物多样性及其优势种生态位特征. *生态学报*, 2025: 1-12. (2025-04-15). <https://link.cnki.net/doi/10.20103/j.stxb.202408292067>.
- [26] 牛一迪, 蔡体久. 大兴安岭北部次生林演替过程中物种多样性的变化及其影响因子. *植物生态学报*, 2024, 48(3): 349-363.
- [27] Liu F, Hu J M, Yang F L, Li X W. Heterogeneity-diversity relationships in natural areas of Yunnan, China. *Chinese Geographical Science*, 2021, 31(3): 506-521.
- [28] Yao J, Huang J H, Ding Y, Xu Y, Xu H, Zang R G. Ecological uniqueness of species assemblages and their determinants in forest communities. *Diversity and Distributions*, 2021, 27(3): 454-462.

- [29] 武胜男, 张曦, 高晓霞, 许驭丹, 吴晓慧, 单席凯, 刘世梁, 董全民, 董世魁, 温璐. 三江源区“黑土滩”型退化草地人工恢复植物群落的演替动态. 生态学报, 2019, 39(7): 2444-2453.
- [30] Zhang Y X, Liu T R, Guo J P, Tan Z J, Dong W, Wang H H. Changes in the understory diversity of secondary *Pinus tabulaeformis* forests are the result of stand density and soil properties. Global Ecology and Conservation, 2021, 28: e01628.
- [31] Díaz-Calafat J, Uria-Diez J, Brunet J, De Frenne P, Vangansbeke P, Felton A, Öckinger E, Cousins S A O, Bauhus J, Ponette Q, Hedwall P O. From broadleaves to conifers: The effect of tree composition and density on understory microclimate across latitudes. Agricultural and Forest Meteorology, 2023, 341: 109684.
- [32] Zellweger F, Baltensweiler A, Ginzler C, Roth T, Braunisch V, Bugmann H, Bollmann K. Environmental predictors of species richness in forest landscapes: abiotic factors versus vegetation structure. Journal of Biogeography, 2016, 43(6): 1080-1090.
- [33] 陈胜群, 韦小丽, 安明志, 孔德明. 贵州百里杜鹃自然保护区不同演替阶段植物群落物种多样性. 西北植物学报, 2019, 39(7): 1298-1306.
- [34] 崔倩. 喀纳斯泰加林火成演替群落物种多样性特征[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2018.
- [35] 李睿, 邹星晨, 程唱, 石正阳, 彭小静, 刘婧雯, 刘仟仟, 贺康宁. 青海东部天然次生白桦林林分结构和土壤养分对草本植物多样性的影响. 浙江农林大学学报, 2025, 42(1): 153-162.
- [36] Chen C, Fang X, Xiang W H, Lei P F, Ouyang S, Kuzyakov Y. Soil-plant co-stimulation during forest vegetation restoration in a subtropical area of Southern China. Forest Ecosystems, 2020, 7(1): 32.
- [37] 李劲, 程铭昊, 张溢, 刘峰, 姜庆虎, 叶基荣, 陈展, 张于光. 神农架国家公园不同植被类型的土壤微生物群落结构和功能研究. 生态学报, 2025: 1-13. (2025-03-25). <https://link.cnki.net/doi/10.20103/j.stxb.202409122213>.
- [38] Wang Z B, Jiang L N, Gao J F, Qing S Q, Pan C, Wu Y, Yang H J, Wang D H. The influence of microhabitat factors on the regeneration and species composition of understory woody plants in *Pinus tabuliformis* plantations on the Loess Plateau. Forest Ecology and Management, 2022, 509: 120080.
- [39] Ma T S, Deng X W, Chen L, Xiang W H. The soil properties and their effects on plant diversity in different degrees of rocky desertification. Science of The Total Environment, 2020, 736: 139667.
- [40] Yang Q C, Zhang H H, Wang L H, Ling F, Wang Z X, Li T T, Huang J L. Topography and soil content contribute to plant community composition and structure in subtropical evergreen-deciduous broadleaved mixed forests. Plant Diversity, 2021, 43(4): 264-274.
- [41] 杨学亭, 樊军, 盖佳敏, 杜梦鸽, 金沐. 祁连山不同类型草地的土壤理化性质与植被特征. 应用生态学报, 2022, 33(4): 878-886.
- [42] 杨世福, 马玲玲, 陈芸芝, 唐旭利. 鼎湖山季风常绿阔叶林演替系列土壤细菌群落的变化特征. 生态环境学报, 2022, 31(12): 2275-2282.
- [43] 凤紫棋, 孙文义, 穆兴民, 高鹏, 赵广举, 陈帅. 南方山区杉木人工林林下草本植物多样性的影响因素. 草业学报, 2023, 32(9): 17-26.
- [44] Yin J, Mao Z K, Jiang P C, De Lombaerde E, Ye J, Fang S, Lin F, Lü X T, Wang X G. Seasonal variations in the mechanisms of understory herb diversity in a temperate forest in Northeast China. Ecological Indicators, 2024, 160: 111827.
- [45] 张亚昊, 佃袁勇, 黄光体, 刘晓阳, 韩泽民, 菅永峰, 李源, 王熊. 不同演替阶段马尾松林林分空间结构对物种多样性的影响. 生态学杂志, 2021, 40(8): 2357-2365.
- [46] 欧阳田甜, 赵洋毅, 涂晓云, 和嫫越, 王帅兵, 段旭. 滇中磨盘山不同演替阶段林分结构及物种多样性研究. 西北林学院学报, 2024, 39(3): 67-76.
- [47] 罗也, 何怀江, 张忠辉, 刘婷, 苑景淇, 于忠亮, 包广道, 张大伟. 东北地区天然次生林乔木层物种多样性与树木生长的关系. 中南林业科技大学学报, 2021, 41(11): 152-163.
- [48] 邱子阳, 何海梅, 黄朗, 朱光玉. 湖南栎类天然次生林林分空间结构对林下幼树物种多样性的影响. 中南林业科技大学学报, 2023, 43(6): 34-42.
- [49] Zhao F Z, Wang J Y, Zhang L, Ren C J, Han X H, Yang G H, Doughty R, Deng J. Understory plants regulate soil respiration through changes in soil enzyme activity and microbial C, N, and P stoichiometry following afforestation. Forests, 2018, 9(7): 436.
- [50] Gong C, Tan Q Y, Liu G B, Xu M X. Impacts of tree mixtures on understory plant diversity in China. Forest Ecology and Management, 2021, 498: 119545.
- [51] Li J, Yin Z, Cheng F S, von Gadow K, Hao M H, Fan C Y, Zhao X H, Zhang C Y. Effects of stand structure, individual dominant species and environment on herb diversity in a temperate forest region. Ecological Indicators, 2025, 172: 113262.
- [52] 李晨笛, 杨小波, 李东海, 史建康, 赵俊福, 李龙, 陈琳, 张培春, 田璐嘉. 海南中部山区天然林群落结构与多样性变化. 生态学杂志, 2023, 42(3): 513-523.
- [53] 张勇强, 李智超, 厚凌宇, 宋立国, 杨洪国, 孙启武. 林分密度对杉木人工林下物种多样性和土壤养分的影响. 土壤学报, 2020, 57(1): 239-250.
- [54] 邹卓颖, 潘存德, 李贵华, 余戈壁, 张帆, 刘博, 郭珂. 喀纳斯泰加林火成演替群落多样性及其测度指标. 新疆农业科学, 2019, 56(5): 785-796.
- [55] 吴昊. 不同类型群落物种多样性指数的比较研究. 中南林业科技大学学报, 2015, 35(5): 84-89.
- [56] McCarthy B C, Magurran A E. Measuring biological diversity. Journal of the Torrey Botanical Society, 2004, 131(3): 277.
- [57] Hubálek Z. Measures of species diversity in ecology: an evaluation. Folia Zool, 2000, 49(4): 241-260.
- [58] Tinio J N G, Seabala C J. On the efficiency of some alpha diversity indices: A simulation study using bootstrap resampling. Journal of Wildlife and Biodiversity, 2021, 5(1): 32-39.
- [59] Goudarzian P. The efficiency of indices of richness, evenness and biodiversity in the investigation of species diversity changes (case study: migratory water birds of parishan international wetland, fars province, Iran). Biodiversity International Journal, 2017, 1(2): 41-45.