北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

青海省东北部森林林下物种多样性的驱动因素

胡彦雯 林森炫 陈贝贝 赵秀海 张春雨 匡文浓

Driving factors of understory species diversity in forest on the northeastern Qinghai Province of northwestern China

Hu Yanwen, Lin Senxuan, Chen Beibei, Zhao Xiuhai, Zhang Chunyu, Kuang Wennong

引用本文:
胡彦雯, 林森炫, 陈贝贝, 赵秀海, 张春雨, 匡文浓. 青海省东北部森林林下物种多样性的驱动因素[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(6):28–37. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220334
Hu Yanwen, Lin Senxuan, Chen Beibei, Zhao Xiuhai, Zhang Chunyu, Kuang Wennong. Driving factors of understory species diversity in forest on the northeastern Qinghai Province of northwestern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(6):28–37. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220334

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220334

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

抚育采伐对针阔混交林林分结构及物种多样性的影响

Effects of tending felling on stand structure and species diversity of mixed coniferous and broadleaved forest

北京林业大学学报, 2019, 41(5): 148–158. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190018

青藏高原北部戈壁区植物多样性及其环境解释

Plant diversity and its environmental explaination in gobi district of northern Qinghai–Tibet Plateau, northwestern China

北京林业大学学报, 2017, 39(12): 17–24. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170395

地形部位对贵州茂兰喀斯特森林群落结构及物种多样性的影响

Effects of topographic sites on the community structure and species diversity of karst forest in Maolan, Guizhou Province of southwestern China

北京林业大学学报, 2018, 40(7): 18–26. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170466

林分密度对云顶山柏木人工林群落结构和物种多样性的影响

Effects of stand density on community structure and species diversity of *Cupressus funebris* plantation in Yunding Mountain, southwestern China

北京林业大学学报, 2020, 42(1): 10–17. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190202

基于邻近木的林分结构多样性研究

Study on forest structure diversity based on the neighbourhood trees

北京林业大学学报, 2020, 42(6): 52–58. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190120

长白山典型天然林不同演替阶段物种多样性和结构多样性对生产力影响

Effects of species diversity and structural diversity on productivity in different succession stages of typical natural forest in Changbai Mountains of northeastern China

北京林业大学学报, 2021, 43(12): 1–8. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210071

DOI:10.12171/j.1000−1522.20220334

青海省东北部森林林下物种多样性的驱动因素

胡彦雯[1,2] 林森炫[1] 陈贝贝[1] 赵秀海[1] 张春雨[1] 匡文浓[1]
（1. 北京林业大学国家林业和草原局森林经营工程技术研究中心，北京 100083；2. 四川省林业和草原调查规划院，四川 成都 610081）

摘要:【目的】青藏高原是对全球气候变化响应最敏感的区域之一，青海省东北部是整个青藏高原乔木林的重要分布区域，探讨青海省东北部森林林下物种多样性的驱动机制，可以为气候变化条件下的物种多样性保护和森林经营管理提供科学依据。**【方法】**以青海省东北部森林为研究对象，基于 29 个乔木样方、116 个灌木样方和 116 个草本样方林下物种多样性的野外调查数据，利用广义最小二乘法（GLS）分析林下物种多样性和生物（林分结构）、非生物因素（包括气候、地形和土壤等）之间的关系。**【结果】**（1）青海省东北部森林群落树种组成单一，多以纯林为主，物种多样性主要由林下植被贡献。29 个乔木样方共调查到维管植物 108 种，隶属 44 科 89 属，物种组成以蔷薇科、忍冬科和小檗科植物为主。林下层中，草本物种多样性显著高于灌木物种多样性（$P < 0.001$）。（2）气候和林分结构是影响林下物种多样性最重要的驱动因素，相对影响分别占 34.9% 和 26.2%。（3）灌木层和草本层物种多样性的关键驱动因素不同，灌木层物种多样性主要受林分结构影响（44.0%），而草本层物种多样性主要受到土壤（28.8%）和气候（28.2%）等非生物因素的影响。**【结论】**青海省东北部森林群落林下灌木层植被和草本层植被物种多样性的驱动机制存在差异，因此，在生物多样性保护和森林经营管理过程中应当充分考虑不同层次物种的反馈机制。

关键词：青藏高原；森林生态；物种多样性；林分结构；地形因素；气候因素；土壤因素
中图分类号：S757.2 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2024)06−0028−10
引文格式：胡彦雯，林森炫，陈贝贝，等. 青海省东北部森林林下物种多样性的驱动因素［J］. 北京林业大学学报，2024，46(6)：28−37. Hu Yanwen, Lin Senxuan, Chen Beibei, et al. Driving factors of understory species diversity in forest on the northeastern Qinghai Province of northwestern China［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(6): 28−37.

Driving factors of understory species diversity in forest on the northeastern Qinghai Province of northwestern China

Hu Yanwen[1,2] Lin Senxuan[1] Chen Beibei[1] Zhao Xiuhai[1] Zhang Chunyu[1] Kuang Wennong[1]
(1. Research Center of Forest Management Engineering of National Forestry and Grassland Administration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Sichuan Forestry and Grassland Inventory and Planning Institute, Chengdu 610081, Sichuan, China)

Abstract: ［**Objective**］The Qinghai-Tibet Plateau in the northwestern China is one of the most sensitive regions to global climate change. The northeastern part of Qinghai Province is an important distribution area of forests on the Qinghai-Tibet Plateau. Exploring the biotic and abiotic driving factors of the understory species diversity on the northeast of Qinghai Province can provide a scientific basis for species diversity protection and forest management under climate change. ［**Method**］Based on the field survey data of understory species diversity of 29 tree quadrats, 116 shrub quadrats and 116 herb quadrats in the northeast of the Qinghai-Tibet Plateau, the relationships between understory diversity and biotic (stand structure), abiotic factors (including climate, topography and soil) were analyzed by the generalized linear model (GLS).

收稿日期: 2022−08−11 **修回日期:** 2022−09−10
基金项目: 第二次青藏高原综合科学考察研究（2019QZKK0301）。
第一作者: 胡彦雯。主要研究方向：森林群落生物多样性。Email：18055512922@163.com 地址：610081 四川省林业和草原调查规划院。
责任作者: 匡文浓，博士，讲师。主要研究方向：森林经理学。Email：kuangwn@bjfu.edu.cn 地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学国家林业和草原局森林经营工程技术研究中心。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

［**Result**］The main results showed that: (1) the species composition of forest community in northeastern Qinghai Province was single, mostly pure forest, and the species diversity was mainly contributed by understory vegetation. A total of 108 species of vascular plants belonging to 89 genera and 44 families were found in 29 quadrats. Rosaceae, Caprifoliaceae and Berberidaceae were the main species. The diversity of herbaceous species was significantly higher than that of shrub species ($P < 0.001$). (2) Climate and stand structure were the most important driving factors, accounting for 34.9% and 26.2%, respectively. (3) The key driving factors of species diversity of shrub layer and herb layer were different. The species diversity of shrub layer was mainly affected by stand structure (44.0%), and the species diversity of herb layer was mainly affected by abiotic factors such as edaphic (28.8%) and climate (28.2%). ［**Conclusion**］There are differences in the driving mechanisms of species diversity between understory shrub layer vegetation and herbaceous layer vegetation in northeastern Qinghai Province. The feedback mechanisms of species at different levels should be fully considered in the process of biodiversity conservation and forest management of forest vegetation community in this region.

Key words: Qinghai-Tibet Plateau; forest ecology; species diversity; stand structure; topography factor; climate factor; edaphic factor

物种多样性是反映生态系统功能复杂性和稳定性的重要指标[1−2]。生态位互补假说认为，高物种多样性使得群落内各物种相互促进，对生态系统功能具有积极作用[3]。在森林群落，特别是乔木树种组成相对单一的森林群落中，林下灌木和草本是物种多样性的重要组成部分[4]，在提高森林生态系统的整体功能中至关重要[5−7]。

在森林群落中灌木和草本植物的物种多样性受到多种因素共同影响。有研究认为林分结构复杂程度是影响林下植被物种多样性的主要因素[8−9]，也有研究认为水热条件和地形差异才是林下植被物种多样性的关键驱动因素[10−12]。最新研究表明，林下植被物种多样性受到生物因素（如林分结构等）和非生物因素（包括地形条件、气候因素和土壤理化性质）的综合影响[6,13−14]，但在不同的地区处于主导地位的驱动因素可能不同。综合考虑生物和非生物因素对林下植被物种多样性的影响可以更好地评估气候变化和森林经营管理对林下物种多样性的潜在影响。

近年来，全球气候变暖对生态环境的影响日益加剧。青藏高原作为全球气候变化的敏感区，其升温幅度是全球平均升温幅度的两倍[15]。正因为这一特点，青藏高原成为了研究物种多样性对气候变化响应的重要区域[16]。青海省东北部是青藏高原的北部主体，同时也是整个青藏高原乔木林的重要分布区域。由于该地区高寒贫瘠，生态环境恶劣，森林树种组成普遍简单，生态结构不稳定，使得现阶段林分生长状况不佳，大量中龄林和成过熟林生长量小，严重制约了森林生态效益的发挥。此外长期的气象观测显示青海省的增温速率远超青藏高原其他地区。快速增温加速冰川融化，伴随的暖干化导致植被退化、沙漠扩张，使该地区成为整个青藏高原生态系统最脆弱的地区[17]。因此，应尽快探究青海省森林群落生物多样性的维持机制，为青海省森林生态系统的保护和可持续利用提供理论依据，为青海省森林生态功能的评估及制定合理的区域生态系统适应性管理措施提供数据支撑。

以青海省东北部典型森林为研究对象，依托第二次青藏高原综合科学考察项目，根据《中华人民共和国 1∶100 万植被图》和 2020 年全球 30 m 地表覆盖精细分类数据[18]记录的森林群落分布情况，在整个青海省东北部森林群落内进行踏查采样，最终共布设了 29 个森林乔木样方、116 个灌木样方和 116 个草本样方，涵盖了青海省东北部全部的森林群落植被类型。重点研究：(1)生物因素和非生物因素对青海省东北部森林的林下植被物种多样性的影响程度；(2)灌木层植被与草本层植被物种多样性对生物和非生物驱动因素的响应异同。旨在通过此研究为青海省东北部森林的生物多样性保护和经营管理提供理论依据。

1　研究区概况和研究方法

1.1　研究区概况

研究区位于青海省东北部森林分布区域，属于青藏高原的核心地带，是气候变化的敏感区和植被脆弱区。该区域属于典型的大陆性高原气候，气候垂直变化明显，冷暖干湿随海拔高度的变化差异悬殊[19]。年均气温为 1.0 ℃，最暖月均温为 11.1 ℃，最冷月均温为−10.1 ℃。年均降水量为 443.0 mm。土壤类型为栗钙土[20−21]。研究区地处青藏高原和黄土高原的交汇地带，最低海拔为 2 210 m，最高海拔为

3 113 m[22]。自然植被与青藏高原上的高寒植被和黄土高原上的植被类型均有一定联系，该地区主要乔木树种有青海云杉(*Picea crassifolia*)、白桦(*Betula platyphylla*)、青扦(*Picea wilsonii*)等，灌草种类包括沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、峨眉蔷薇(*Rosa omeiensis*)、金露梅(*Potentilla fruticosa*)、膨囊薹草(*Carex lehmannii*)、东方草莓(*Fragaria orientalis*)等。

1.2 样地调查

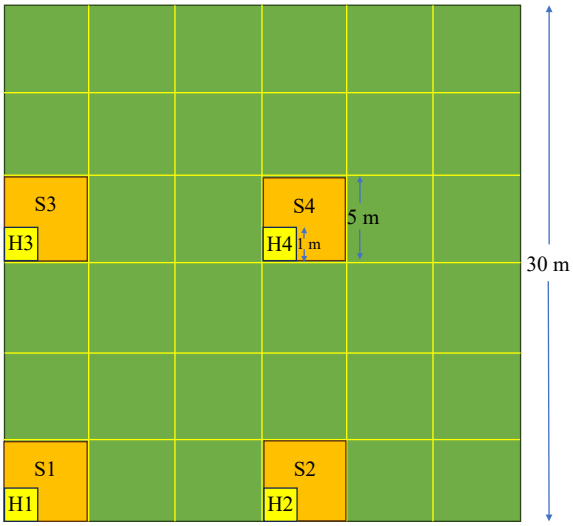
2020 年 7—9 月，依托中国第二次青藏高原综合科学考察项目，根据《中华人民共和国 1∶100 万植被图》记录的森林群落分布情况，在青海省东北部区域内进行踏查采样。最终共布设了 29 个森林群落植被类型的森林乔木样方(30 m × 30 m)、116 个灌木样方(5 m × 5 m)和 116 个草本样方(1 m × 1 m)，覆盖了该区域全部森林群落植被类型(35°44′～37°17′N、101°23′～102°42′E)。样方位置的选择对于生物多样性野外科学考察至关重要，影响样方对研究地段的代表性和科学性。本研究中所有样方均是在宏观观察和分析的基础上进行选择，远离村庄、道路、牧道等，杜绝林缘。选取的乔木样方林分类型包括青海云杉林(5 个)、白桦林(4 个)、红桦(*Betula albosinensis*)林(4 个)、青扦林(4 个)、油松(*Pinus tabuliformis*)林(3 个)、青杨(*Populus cathayana*)林(2 个)、山杨(*P. davidiana*)林(2 个)祁连圆柏(*Sabina przewalskii*)林(2 个)、华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)林(2 个)和小叶杨(*Populus simonii*)林(1 个)。

对乔木样地内所有胸径(DBH)≥ 3 cm 的木本植物进行调查，记录其物种名、胸径、树高等数据。将乔木样地切分为 4 个 15 m × 15 m 的乔木层样格，T1～T4 为乔木样格编码。在乔木层 4 个样格的西南角各设置 1 个 5 m × 5 m 的灌木层样方以及 1 个 1 m × 1 m 的草本样方，S1～S4 为灌木层样方编码，H1～H4 为草本样方编码(图 1)。灌木层、草本层样方各 116 个。记录灌木及草本物种名称、数量、高度和盖度。从乔木样方中的草本样方中心取 1 个 0～20 cm 的土样，各土样混合后取约 200 g 装入自封袋或布口袋，带回实验室进行理化性质分析。

1.3 数据处理

1.3.1 林分结构及物种多样性指标计算

选取株数密度、胸径基尼指数和胸高断面积这 3 个指标作为生物因子来评价林分结构对林下物种多样性的影响[6](表 1)。其中胸径基尼系数表示胸径分布偏离绝对均匀状况的程度，其值越大表明不同径级间个体分配越不均匀[23]。株数密度反映了样地单位面积内的林木株数。胸高断面积则为样地内所



S1~S4 为灌木样方；H1~H4 为草本样方。S1−S4 are shrub quadrats; H1−H4 are herbaceous quadrats.

图 1 样方布设图

Fig. 1 Quadrat layout drawing

有乔木 1.3 m 处的横断面积之和。同时，计算灌木草本物种的重要值。物种丰富度(richness)、Shannon-Wiener 指数(Shannon-Wiener index)、Simpson 指数(Simpson index)和 Pielou 指数(Pielou index)的计算使用 R 软件 vegan 程序包中的 diversity 函数计算。使用 Tukey 多重比较检验灌丛群落总体、灌木层植物和草本层植物之间在物种多样性指数上是否有显著差异。各指标计算公式见表 1。Jost[24]认为，多样性应该以直观的物种单位来衡量，物种多样性应表示为群落中物种的有效数量。因此本研究采用物种丰富度作为物种多样性的表示方法。

1.3.2 非生物因素调查与获取

研究涉及气候、土壤、地形 3 大类的非生物因素，其中地形数据的调查包括：经纬度、海拔、坡向、坡度，均在样方调查时记录。气候数据则从国家青藏高原科学数据中心(http://data.tpdc.ac.cn)下载温度和降水信息，空间分辨率为 1 km^2。使用 ArcGIS 10.8，根据 29 个样地的经纬度坐标，利用空间分析中的最邻近采样法提取每个样地对应的气候数据。调查的土壤因子包括全氮、有机质、速效钾、有效磷、铵态氮、硝态氮、可溶态有机氮、含水率和土壤 pH 值。室内土壤样品分析方法依据《森林土壤分析方法》的操作步骤进行。采用凯氏定氮法测定土壤全氮，重铬酸钾容量法测定有机质，火焰光度法测定速效钾，用浸提−钼锑抗比色法测定有效磷，用 AA3 连续流动分析仪测定铵态氮和硝态氮，用紫外分光光度法测定可溶态有机氮，用 pH 计测定土壤 pH 值。样地内基础变量信息如表 2 所示。

为了减少土壤因素的数量，避免各因素之间的强相关性，进行了基于土壤指标的主成分分析。前

表 1　林分结构和物种多样性计算公式

Tab. 1　Calculation formulas of stand structure and species diversity

项目 Item	指数 Index	计算公式 Calculation formula
林分结构 Stand structure	密度 Density	$\mathrm{SN}=\frac{N}{S}$
	胸径基尼指数 DBH Gini index	$\mathrm{Gini}D=\frac{\sum_{k=2}^{N}(2k-N-1)A_k}{\sum_{k=2}^{N}(N-1)A_k}$
	胸高断面积 Basal area	$S_{\mathrm{BAI}}=\frac{\sum_{k=N_i}^{N}A_i}{S}$
物种多样性 Species diversity	灌木层、草本层重要值 Important value of shrub layer and herb layer	$\mathrm{IV}=\frac{\alpha+\beta+\gamma}{3}$
	物种丰富度 Species richness	$S=N_{\mathrm{s}}$
	Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	$H_{\mathrm{s}}=-\sum_{i=1}^{N_{\mathrm{s}}}\frac{n_i}{N}\ln\frac{n_i}{N}$
	Simpson指数 Simpson index	$D_{\mathrm{s}}=1-\sum_{i=1}^{N_{\mathrm{s}}}\left(\frac{n_i}{N}\right)^2$
	Pielou指数 Pielou index	$J_{\mathrm{sw}}=-\frac{D_{\mathrm{s}}}{\ln S}$

注: 引自参考文献[6]。N是样方内总个体数; S是样方面积; A_i是样方内第i个个体的胸高断面积; A_k是样方内按大小升序第k个个体的胸高断面积; N_{s}是样方内物种总数; n_i是第i个物种的个体数; α是相对密度; β是相对盖度; γ是相对频度。Notes: cited from reference [6]. N is the total number of individuals in the quadrat; S is quadrat area; A_i is the breast height area of the ith individual in the quadrat. A_k is the breast height area of the kth individual in ascending order of size in the quadrat; N_{s} is the total number of species in the quadrat; n_i is the number of individuals of the ith species; α is relative density; β is relative coverage; γ is the relative frequency.

表 2　样地内基础变量信息统计

Tab. 2　Statistical information of basic variables in the sampling plot

变量 Variable	范围 Range	平均值 Mean	标准偏差 Standard deviation
株密度/(株·hm^{-2}) Plant density/(tree·ha^{-1})	444.00 ~ 2 989.00	1 094.41	643.39
胸径 DBH/cm	1.20 ~ 95.00	15.43	9.56
树高 Tree height/m	0.70 ~ 34.00	10.95	5.65
灌木物种丰富度 Shrub species richness	0.00 ~ 10.00	4.83	2.85
草本物种丰富度 Herb species richness	5.00 ~ 17.00	10.28	3.08
土壤全氮 Soil total nitrogen/(g·kg^{-1})	2.75 ~ 23.54	8.44	4.93
土壤有机质 Soil organic matter/(g·kg^{-1})	50.39 ~ 433.83	168.14	96.93
土壤速效钾 Soil available potassium/(mg·kg^{-1})	88.00 ~ 690.00	240.24	148.37
土壤有效磷 Soil available phosphorus/(mg·kg^{-1})	2.28 ~ 26.35	8.38	5.01
土壤铵态氮 Soil ammonium nitrogen/(mg·kg^{-1})	1.38 ~ 7.13	2.91	1.53
土壤硝态氮 Soil nitrate nitrogen/(mg·kg^{-1})	7.59 ~ 161.18	62.04	42.80
土壤可溶性有机氮 Soil soluble organic nitrogen/(mg·kg^{-1})	2.12 ~ 43.15	10.52	7.59
土壤可溶性全氮 Soil soluble total nitrogen/(mg·kg^{-1})	9.89 ~ 175.16	67.90	41.57
土壤含水率 Soil moisture content/%	12.38 ~ 205.66	61.63	43.86
土壤pH值 Soil pH value	5.79 ~ 8.34	7.23	0.57
海拔 Elevation/m	2 210.00 ~ 3 113.00	2 598.62	221.66
坡度 Slope/(°)	1.00 ~ 40.00	20.86	11.10
坡向 Aspect/(°)	0.00 ~ 357.00	168.24	129.70
年降水量 Annual precipitation/mm	341.00 ~ 505.00	421.31	51.25
年均气温 Annual mean temperature/℃	−0.27 ~ 4.12	2.25	1.25

两个主成分的累计方差贡献率达到 81%，另外 8 个主成分可以舍弃，达到降维目的(表 3)。通过载荷矩阵可以看出，主成分 1 中土壤全氮、土壤有机质、土壤速效钾、土壤有效磷、土壤铵态氮、土壤硝态氮、土壤可溶性有机氮、土壤可溶性全氮、土壤含水率的载荷值高，因此主成分 1 可视为土壤养分含量。主成分 2 中土壤 pH 值的载荷值高，因此主成分 2 可视为土壤 pH 值(表 4)。

表 3 主成分分析

Tab. 3 Principal component analysis

主成分 Principle component	特征值 Eigenvalue	方差贡献率 Contribution rate of variance/%	累计方差贡献率 Accumulative contribution rate of variance/%
1	2.67	71	71
2	0.98	10	81

表 4 主成分中因子载荷

Tab. 4 Factor loadings in principal components

指标 Index	主成分1 Principal component 1	主成分2 Principal component 2
土壤全氮 Soil total nitrogen	0.355	0.111
土壤有机质 Soil organic matter	0.357	
土壤速效钾 Soil available potassium	0.299	
土壤有效磷 Soil available phosphorus	0.311	0.389
土壤铵态氮 Soil ammonium nitrogen	0.320	−0.106
土壤硝态氮 Soil nitrate nitrogen	0.320	
土壤可溶性有机氮 Soil soluble organic nitrogen	0.294	−0.102
土壤可溶性全氮 Soil soluble total nitrogen	0.348	−0.119
土壤含水率 Soil moisture content	0.349	
土壤pH值 Soil pH value	−0.160	0.885

1.3.3 数据处理与分析

为了考虑各样方之间空间自相关的影响，使用 R 语言“nlme”包中的广义最小二乘法(GLS)，以检验青海省东北部森林林下物种多样性对生物和非生物因素的响应。在构建模型前，用 *Z*-score 方法对数据进行标准化处理。多重共线性会影响解释变量对响应变量的解释和预测能力，使用方差膨胀因子(VIF)检验各变量之间的多重共线性，当 VIF < 10 时认为变量间没有多重共线性[25]。验证结果表明，本研究解释变量 VIF 均小于 10，不存在多重共线性。基于多重共线性的检验结果，进行模型的构建，选择 AIC(Akaike information criterion)最小的模型作为最优模型，数据处理和分析均在 R 4.0.3 中进行。

2 结果与分析

2.1 林下物种组成

统计分析 116 个灌木和 116 个草本样方调查数据得出，共记录到维管植物 108 种，隶属于 44 科 89 属。以蔷薇科(Rosaceae)、忍冬科(Caprifoliaceae)、小檗科(Berberidaceae)、莎草科(Cyperaceae)、禾本科(Poaceae)、菊科(Asteraceae)、毛茛科(Ranunculaceae)为主。其中，灌木层有 31 种，占物种总数的 28.7%，隶属于 12 科 19 属，优势种主要有唐古特忍冬(*Lonicera tangutica*，0.174)、银露梅(*Potentilla glabra*，0.169)、峨眉蔷薇(*Rosa omeiensis*，0.113)等。草本层有 77 种，占物种总数的 71.3%，隶属于 36 科 65 属，优势种主要有膨囊薹草(*Carex lehmanii*，0.242)、高原早熟禾(*Poa alpigena*，0.116)、东方草莓(*Fragaria orientalis*，0.115)(表 5)。灌木物种丰富度范围为 0～10，平均值为 4.83，草本物种丰富度为 5～17，平均值为 10.28(表 2)。

表 5 灌丛群落各层次重要值排序前 5 名物种

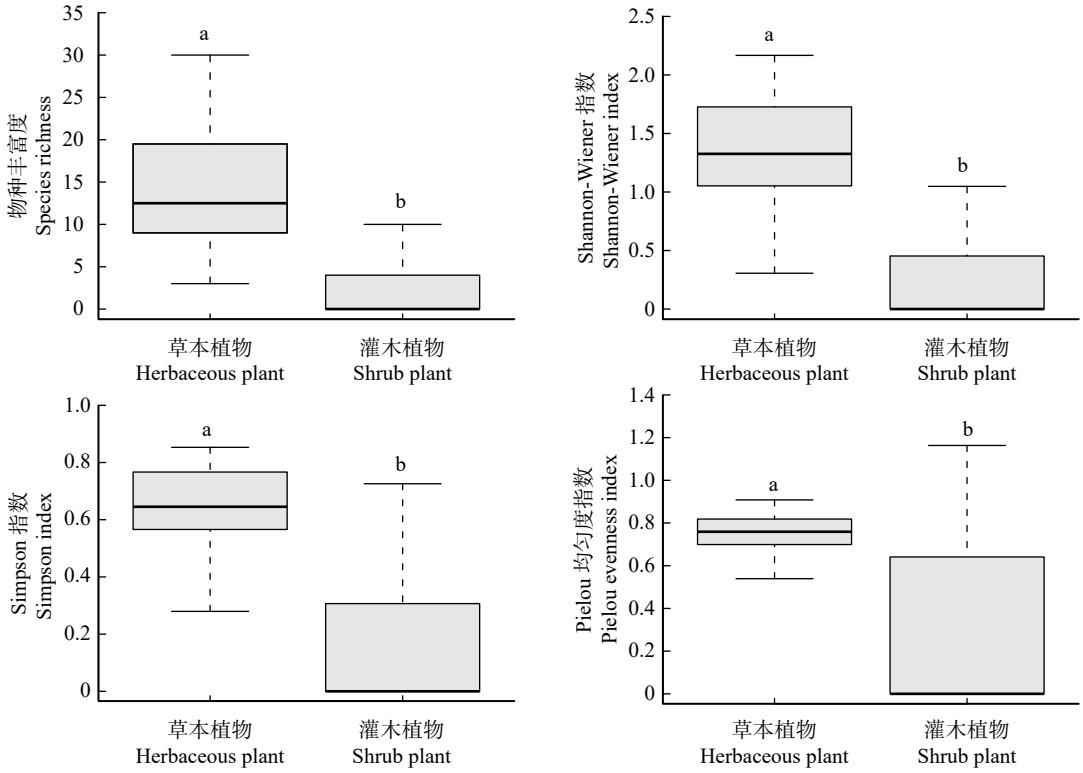
Tab. 5 Top 5 species in the importance ranking of shrub communities at different levels

层次 Layer	物种 Species	重要值 Important value
灌木 Shrub	唐古特忍冬 *Lonicera tangutica*	0.174
	银露梅 *Potentilla glabra*	0.169
	峨眉蔷薇 *Rosa omeiensis*	0.113
	细枝栒子 *Cotoneaster tenuipes*	0.104
	直穗小檗 *Berberis dasystachya*	0.102
草本 Herb	膨囊薹草 *Carex lehmanii*	0.242
	高原早熟禾 *Poa alpigena*	0.116
	东方草莓 *Fragaria orientalis*	0.115
	首阳变豆菜 *Sanicula giraldii*	0.036
	林生风毛菊 *Saussurea sylvatica*	0.035

研究结果表明，灌木层与草本层植物 4 个物种多样性指数均有显著差异($P < 0.001$)。草本层植物物种丰富度、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 指数均显著高于灌木层植物(图 2)。这与物种组成的描述一致，研究共记录物种 108 种，草本植物有 77 种，占比超过 70%，灌木植物 31 种，占比低于 30%。

2.2 林下物种多样性的驱动因素

通过 GLS 分析确定了生物因素(林分结构)和非生物因素(气候，土壤和地形)对林下植被物种多样性的贡献。在总的林下植被物种多样性中，气候因素是最强的驱动力，相对影响为 34.92%。其次是林分结构、土壤因素和地形因素，相对影响分别为 26.20%、22.50% 和 16.38%。进一步分析了对林下植被物种多样性具有显著影响的 6 个驱动因子，年均气温、坡向、胸径基尼系数和林下植被物种多样性之间呈显著正相关关系，相对影响为 23.76%、14.77% 和 9.62%。土壤 pH 值、胸高断面积、年降水量和林



不同小写字母代表有极显著性差异($P < 0.001$)。Different lowercase letters represent extremely significant differences ($P < 0.001$).

图 2　灌木层和草本层的物种多样性指数

Fig. 2　Species diversity indices of shrub and herb layers

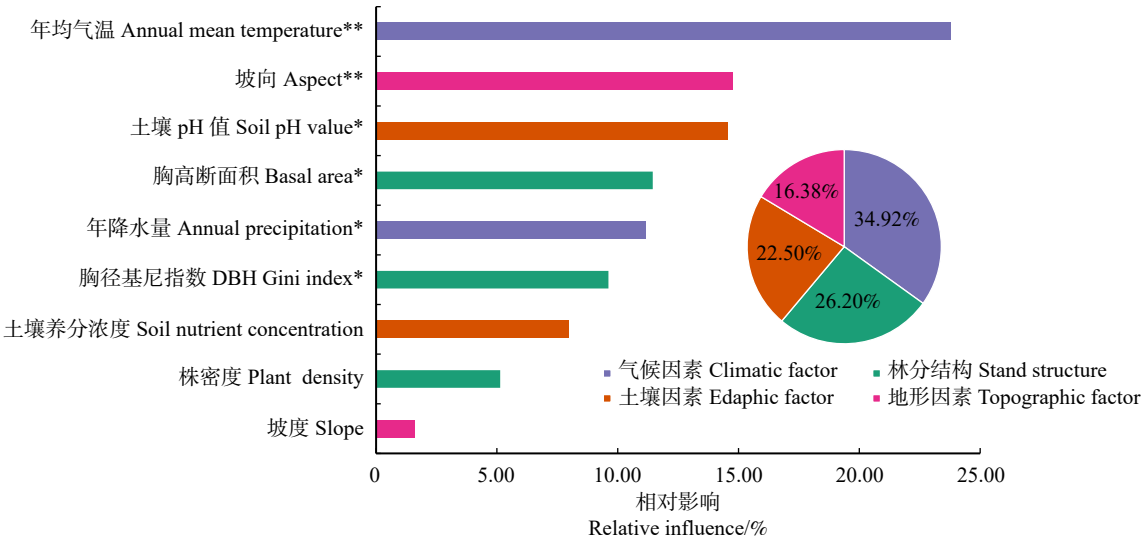
下植被物种多样性之间呈显著负相关关系，相对影响为 14.54%、11.45% 和 11.16%(图 3)。

2.2.1　灌木层物种多样性的驱动因素

在灌木层物种多样性中，林分结构指标对灌木层的影响最强，为 43.96%；气候因素、土壤因素和地形因素对灌木层的影响次之，分别为 22.44%、17.82% 和 15.78%。进一步分析了对灌木物种多样性具有显著影响的 5 个驱动因子。灌木物种多样性随着胸径基尼指数和年均气温的增加而增加，但随着胸高断面积、株数密度和土壤 pH 值增加而降低(图 4)。

2.2.2　草本层物种多样性的驱动因素

在草本层物种多样性中，土壤因素对草本层的影响最强，为 28.82%；气候因素、地形因素和林分结构对草本层的影响次之，分别为 28.18%、25.34% 和 17.67%。进一步分析了对草本物种多样性相对影响较大的 5 个驱动因子。草本层物种多样性随着土壤



*表示在 $P < 0.05$ 水平显著相关；**表示在 $P < 0.01$ 水平显著相关。下同。* indicates significant correlation at $P < 0.05$ level; ** indicates significant correlation at $P < 0.01$ level. The same below.

图 3　生物和非生物因素对林下物种多样性的相对影响

Fig. 3　Relative influence of biotic and abiotic factors on understory species diversity

养分浓度和年均气温的升高有增加的趋势，而随着土壤 pH 值以及胸径基尼系数增加而降低，随着坡向正弦值的增加，即坡向越朝东，草本层物种多样性呈增加趋势。草本层物种多样性在阴坡显著高于阳坡以及半阳坡(图 5)。

3 讨　　论

3.1 生物和非生物因素共同影响林下物种多样性

研究结果表明，青海省东北部森林群落林下物种多样性受到生物因素以及非生物因素的共同影响。其中气候因素是最主要的驱动力，而林分结构、土壤和地形因素也对林下物种多样性产生显著影响。这些发现与多数先前研究一致[6,26−27]。本研究中，气候因素的相对贡献高于地形因素和土壤因素，因为气候是区域生境差异的决定性因素，直接决定了该地区的水热状况。地形和土壤条件则通过影响太阳辐射、水和养分的空间再分布，间接改变区域生境[28−29]，进而影响林下植被的生存和生长[30]。Wang

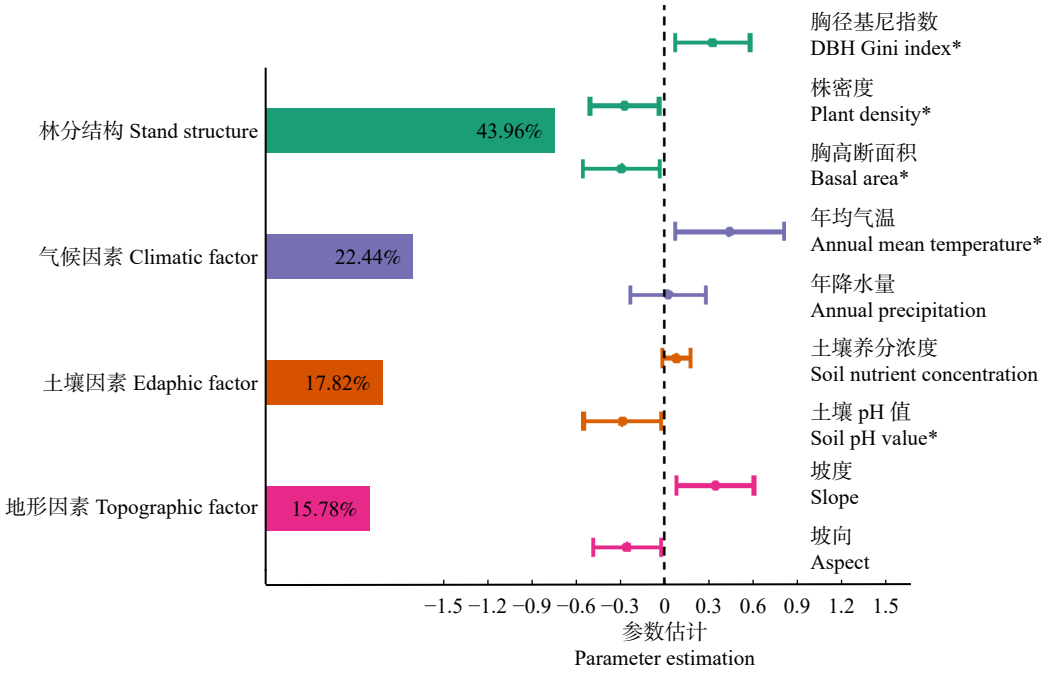


图 4　生物和非生物因素对灌木物种多样性的相对影响

Fig. 4　Relative influence of biotic and abiotic factors on shrub species diversity

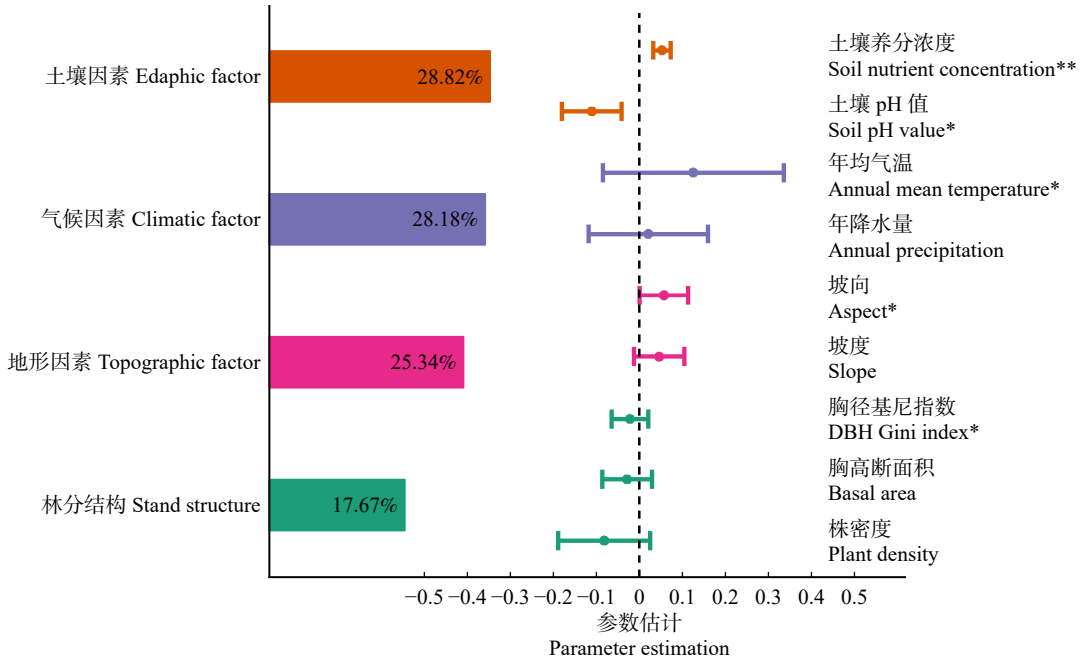


图 5　生物和非生物因素对草本物种多样性的相对影响

Fig. 5　Relative influence of biotic and abiotic factors on herb species diversity

等[31]在华北寒温带针叶林的研究也指出，水热条件直接决定了林下植被的生长和发育，是林下物种多样性的直接影响因素。地形因素引起区域生境差异，间接改变区域水热条件，从而对林下物种多样性产生影响。此外，林分结构也是重要的驱动因素，这一点在 Hart 等[7]的研究中得到了证实。在林分结构或者林分类型有差异的情况下，林下微生境也表现出显著差异。林分结构差异性是影响林内光环境异质性的主要因素，而光环境异质性直接影响林下植物的物种组成和多样性[6,32−33]。然而，Ali 等[34]在亚热带森林的研究发现，林分结构因素（如胸径变异系数）对林下物种多样性没有显著影响，这与本研究的结果不一致。这种差异可能源于森林类型或林分密度不同。

3.2　灌木层与草本层植被驱动机制存在差异

对生物因素的响应可以看出，林分结构是灌木层植被物种多样性的第一驱动力，而草本层则与之不同。具体来说，林分结构指标中的胸径基尼系数与灌木层植被物种多样性呈正相关。这是因为胸径基尼系数越高，表明个体林木胸径的差异越大，增加了林分的异质性，进而在水平和垂直空间上促进了光和其他资源的多样化分配[32−33]。在资源充足的环境中，乔木层和灌木层之间更可能形成互利共生的关系，而非竞争，这与生境异质性假说[35]相符，并可能归因于植物层之间的生态位互补性[36]。然而，胸高断面积、株数密度与灌木层植被物种多样性呈负相关，这与大多数人的研究结果保持一致[37−38]。这可能是因为高密度的林分会通过减少光照和水分的可用性，直接抑制灌木层的生长[9,39]。草本层物种多样性对林分结构变化的响应不明显，这可能与灌木层的屏障作用有关，减弱了冠层结构变化对微生境的影响[32]。林分结构指标中仅有胸径基尼系数与草本物种多样性呈显著负相关。这种差异可能源于灌木和草本物种在胁迫耐受性和资源需求上的差异[40−41]。胸径基尼系数与草本物种多样性的负相关关系可能是因为草本层物种多样性主要受到环境因素的影响，较高的林分异质性虽然有利于灌木层的生长发育，但这些灌木反过来会对草本层的生境产生显著影响，进而影响草本层物种多样性[41]。

通过探究非生物因素对林下植被物种多样性的影响机制，发现灌木层植被物种多样性主要受到气候和土壤因素的影响，而地形因素影响不显著。草本层植被物种多样性则显著受到气候、土壤和地形 3 类非生物因素的驱动。在草本层植被物种多样性的驱动机制中，土壤因素是最强的驱动力。土壤养分浓度和 pH 值均对草本层物种多样性有较高解释率。研究表明，在青藏高原地区，土壤氮素对高寒草甸植被物种多样性有显著影响[42]。土壤中的可溶性有机氮可以通过矿化作用转化成无机氮，为植物提供氮源，促进植物生长发育，因此土壤养分含量与草本层物种多样性成正相关。土壤 pH 值与灌木层和草本层植被物种多样性均成负相关关系。研究区的土壤整体偏碱性，林下物种多样性随着土壤 pH 值的增加而降低，这符合中性土壤更适合大多数物种生长的一般规律[43]。气候因素中的年均气温与草本层和灌木层植被物种多样性均为显著正相关关系。年均气温高的地区生长季较长，有利于林下植被生长发育[44−45]。此外，草本层物种多样性在阴坡显著高于阳坡以及半阳坡。这也在南笑宁[46]的研究中得到证实，由于阳坡的立地条件较为恶劣，土壤风化严重，使得土壤养分难以富集。虽然光照强度足够，但土壤水分蒸发较快，不利于草本植物生长。阴坡相较于阳坡，土壤养分与含水量增加，优化了植物的生长环境，更有利于植物生长，从而增加了物种多样性[46]。这与张荣等[43]在夹金山的研究结果不同，可能是由于研究地区之间存在气候和物种组成的差异。张荣等[43]的研究区域位于亚热带向暖温带过渡的湿润季风气候带，阳坡与阴坡的立地条件均适宜林下植被生长，林下植物多样性丰富，这可能是导致结果不一致的原因。

4　结　　论

本研究以青海省东北部森林为研究对象，通过广义最小二乘法（GLS）探讨了林下物种多样性的驱动机制。结果表明，青海省东北部森林林下物种多样性主要受到气候因素和林分结构的影响。灌木层与草本层植被物种多样性对生物及非生物因素的响应存在差异，影响灌木层植被物种多样性的主要是乔木层个体差异和林分密度，因此，在该地区的灌木层植被物种多样性保护过程中要合理的开展森林经营管理改善林分结构和生境状况。草本层植被物种多样性更易受到土壤和气候等非生物因素的影响，因此，在开展林下草本植物多样性保护的过程中，应当着眼于改善森林群落的水热条件和小气候状况。

参　考　文　献

[1] Guo Q. The diversity-biomass-productivity relationships in grassland management and restoration[J]. Basic and Applied Ecology, 2007, 8(3): 199−208.

[2] 金艳强, 李敬, 刘运通, 等. 围封对元江稀树灌草丛林下植被物种组成及生物量分配的影响 [J]. 生态学杂志, 2017, 36(2): 343−348.
Jin Y Q, Li J, Liu Y T, et al. Effects of exclosure on species diversity and biomass allocation of understory vegetation of

Savanna ecosystem in Yuanjiang Dry-Hot Valley, Yunnan, Southwest China[J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 36(2): 343−348.

[3] Tilman D, Knops J, Wedin D, et al. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes[J]. Science, 1997, 277: 1300−1302.

[4] Gilliam F S. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems[J]. BioScience, 2007, 57(10): 845−858.

[5] Gazol A, Ibáñez R. Different response to environmental factors and spatial variables of two attributes (cover and diversity) of the understorey layers[J]. Forest Ecology and Management, 2009, 258(7): 1267−1274.

[6] 鲁君悦, 吴兆飞, 张春雨, 等. 吉林蛟河针阔混交林林层结构对生产力的影响 [J]. 生态学报, 2021, 41(5): 2024−2032.
Lu J Y, Wu Z F, Zhang C Y, et al. Influence of forest strate structure on productivity of coniferous and broad-leaved mixed forest in Jiaohe, Jilin[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(5): 2024−2032.

[7] Hart S A, Chen H Y H. Understory vegetation dynamics of north American boreal forests[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2006, 25(4): 381−397.

[8] 雷相东, 唐守正, 李冬兰, 等. 影响天然林下层植物物种多样性的林分因子的研究 [J]. 生态学杂志, 2003, 22(3): 18−22.
Lei X D, Tang S Z, Li D L, et al. Stand variables affecting understorey plant species diversity in natural forests[J]. Chinese Journal of Ecology, 2003, 22(3): 18−22.

[9] Barbier S, Gosselin F, Balandier P. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved: a critical review for temperate and boreal forests[J]. Forest Ecology and Management, 2008, 254(1): 1−15.

[10] Xu M, Ma L, Jia Y, et al. Integrating the effects of latitude and altitude on the spatial differentiation of plant community diversity in a mountainous ecosystem in China[J]. PLoS One, 2017, 12(3): e174231.

[11] Holste E K, Kobe R K, Vriesendorp C F. Seedling growth responses to soil resources in the understory of a wet tropical forest[J]. Ecology, 2011, 92(9): 1828−1838.

[12] Bartels S F, Chen H Y H. Interactions between overstorey and understorey vegetation along an overstorey compositional gradient[J]. Journal of Vegetation Science, 2013, 24(3): 543−552.

[13] Zhang Y, Chen H Y H, Taylor A R. Multiple drivers of plant diversity in forest ecosystems[J]. Global Ecology and Biogeography, 2014, 23(8): 885−893.

[14] Sanaei A, Chahouki M A Z, Ali A, et al. Abiotic and biotic drivers of aboveground biomass in semi-steppe rangelands[J]. Science of the Total Environment, 2018, 615: 895−905.

[15] Hansen J, Ruedy R, Sato M, et al. Global surface temperature change[J]. Reviews of Geophysics, 2010, 48(4): 1−29.

[16] Shen M, Piao S, Jeong S, et al. Evaporative cooling over the Tibetan Plateau induced by vegetation growth[J]. PNAS, 2015, 112(30): 9299−9304.

[17] 张进升. 青海林业变迁史研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013.
Zhang J S. Research on the historical changes of Qinghai region forestry[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2013.

[18] 朱立平, 彭萍. 青藏高原地面气象驱动数据集 (2017—2018)[R]. 北京: 国家青藏高原科学数据中心, 2020.
Zhu L P, Peng P. Surface meteorological driving dataset of the Qinghai Tibet Plateau (2017−2018)[R]. Beijing: National Tibetan Plateau/Third Pole Environment Data Center, 2020.

[19] 樊雨时. 青海典型人工林林分结构特征因子对林下植物多样性的影响 [D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
Fan Y S. Effects of structural characteristics of typical artificial forest stands on the diversity of understory plants in Qinghai [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2019.

[20] 温秀卿. 江河源区草地可持续利用途径研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2004.
Wen X Q. Approaches to sustainable utilization of grassland in source regions of Yangtse River, Yellow River and Lantsang River[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2004.

[21] 陈长成. 青海省高寒草地退化综合评价研究 [D]. 广州: 华南农业大学, 2018.
Chen C C. Comprehensive evaluation of alpine grassland degradation in Qinghai Province[D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2018.

[22] 焦骄. 青海省植被净初级生产力时空格局变化及其驱动因素研究 [D]. 兰州: 西北师范大学, 2019.
Jiao J. Study on spatial-temporal patterns of net primary productivity of vegetation and its driving factors in Qinghai Province[D]. Lanzhou: Northwest Normal University, 2019.

[23] 娄明华, 白超, 惠刚盈, 等. 7 个林木大小多样性指数表达能力比较 [J]. 生物多样性, 2019, 27(4): 449−456.
Lou M H, Bai C, Hui G Y, et al. Comparison of distinguish ability on seven tree size diversity indices[J]. Biodiversity Science, 2019, 27(4): 449−456.

[24] Jost L. Entropy and diversity[J]. Oikos, 2006, 113(2): 363−375.

[25] Fox J. Applied regression analysis and generalized linear models[M]. 3rd ed. London: SAGE Publications, 2015.

[26] 沙威, 董世魁, 刘世梁, 等. 阿尔金山自然保护区植物群落生物量和物种多样性的空间格局及其影响因素 [J]. 生态学杂志, 2016, 35(2): 330−337.
Sha W, Dong S K, Liu S L, et al. Spatial patterns of plant community biomass and species diversity in Aerjin Mountain Nature Reserve and their influencing factors[J]. Chinese Journal of Ecology, 2016, 35(2): 330−337.

[27] Zhang C, He F, Zhang Z, et al. Latitudinal gradients and ecological drivers of β-diversity vary across spatial scales in a temperate forest region[J]. Global Ecology and Biogeography, 2020, 29(7): 1257−1264.

[28] O'Brien E M. Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa's woody flora[J]. Journal of Biogeography, 1993, 20(2): 181−198.

[29] Hawkins B A, Field R, Cornell H V, et al. Energy, water, and

broad-scale geographic patterns of species richness[J]. Ecology, 2003, 84(12): 3105−3117.

[30] Kreft H, Jetz W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity[J]. PNAS, 2007, 104(14): 5925−5930.

[31] Wang H, Zhang M T, Nan H W. Abiotic and biotic drivers of species diversity in understory layers of cold temperate coniferous forests in North China[J]. Journal of Forestry Research, 2019, 30(6): 2213−2225.

[32] 王莉, 林莎, 李远航, 等. 青海大通典型林分冠层结构与林下植被物种多样性关系研究 [J]. 西北植物学报, 2019, 39(3): 524−533.
Wang L, Lin S, Li Y H, et al. Relationship between typical canopy structure and understory vegetation diversity in Datong, Qinghai[J]. Acta Botanica Sinica of Northwest China, 2019, 39(3): 524−533.

[33] 吴兆飞, 张雨秋, 张忠辉, 等. 东北温带森林林分结构与生产力关系研究 [J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(5): 48−55.
Wu Z F, Zhang Y Q, Zhang Z H, et al. Study on the relationship between forest structure and productivity of temperate forests in Northeast China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(5): 48−55.

[34] Ali A, Yan E. The forest strata-dependent relationship between biodiversity and aboveground biomass within a subtropical forest[J]. Forest Ecology and Management, 2017, 401: 125−134.

[35] Tews J, Brose U, Grimm V. Animal Species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures[J]. Journal of Biogeography, 2004, 31(1): 79−92.

[36] Siefert A, Ravenscroft C, Althoff D, et al. Scale dependence of vegetation-environment relationships: a meta-analysis of multivariate data[J]. Journal of Vegetation Science, 2012, 23(5): 942−951.

[37] Ares A, Neill A R, Puettmann K J. Understory abundance, species diversity and functional attribute response to thinning in coniferous stands[J]. Forest Ecology and Management, 2010, 260(7): 1104−1113.

[38] Zilliox C, Gosselin F. Tree species diversity and abundance as indicators of understory diversity in French mountain forests: variations of the relationship in geographical and ecological space[J]. Forest Ecology and Management, 2014, 321: 105−116.

[39] 郝建锋. 不同林分密度下川北白云山地区喜树人工林的群落结构和物种多样性 [J]. 植物研究, 2015, 35(5): 772−778.
Hao J F. Effects of stand density on community structure and species diversity of *Camptotheca acuminata* plantation in Baiyun Mountain, Mianzhu District, Sichuan Province[J]. Bulletin of Botanical Research, 2015, 35(5): 772−778.

[40] Costa F R C, Magnusson W E, Luizão R C. Mesoscale distribution patterns of amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds[J]. The Journal of Ecology, 2005, 93(5): 863−878.

[41] 李新荣, 谭会娟, 何明珠, 等. 阿拉善高原灌木种的丰富度和多度格局对环境因子变化的响应: 极端干旱荒漠地区灌木多样性保育的前提 [J]. 中国科学 (D 辑: 地球科学), 2009, 39(4): 504−515.
Li X R, Tan H J, He M Z, et al. Patterns of shrub species richness and abundance on environment in Alxa Plateau response to factor change: shrub diversity in extremely arid desert areas prerequisites for conservation[J]. Science in China Series (D: Earth Sciences), 2009, 39(4): 504−515.

[42] 王兴, 宋乃平, 杨新国, 等. 放牧扰动下草地植物多样性对土壤因子的响应 [J]. 草业学报, 2013, 22(5): 27−36.
Wang X, Song N P, Yang X G, et al. The responses of grassland plant diversity to soil factors under grazing disturbance[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2013, 22(5): 27−36.

[43] 张荣, 余飞燕, 周润惠, 等. 坡向和坡位对四川夹金山灌丛群落结构与物种多样性特征的影响 [J]. 应用生态学报, 2020, 31(8): 2507−2514.
Zhang R, Yu F Y, Zhou R H, et al. Effects of slope position and aspect on structure and species diversity of shrub community in the Jiajin Mountains, Sichuan Province, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(8): 2507−2514.

[44] Klein J A, Harte J, Zhao X. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau[J]. Ecology Letters, 2004, 7(12): 1170−1179.

[45] 马丽, 张骞, 张中华, 等. 梯度增温对高寒草甸物种多样性和生物量的影响 [J]. 草地学报, 2020, 28(5): 1395−1402.
Ma L, Zhang Q, Zhang Z H, et al. Effects of gradient warming on species diversity and biomass of alpine meadows[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2020, 28(5): 1395−1402.

[46] 南笑宁. 甘南高寒草甸不同坡向植物群落功能多样性研究 [D]. 兰州: 西北师范大学, 2020.
Nan X N. Study on the functional diversity of plant communities on different slopes in the alpine meadow of Gannan[D]. Lanzhou: Northwest Normal University, 2020.

（责任编辑　范　娟
责任编委　臧润国）