

DOI: 10.13758/j.cnki.tr.2020.05.027

吴昊, 马昕昕, 肖楠楠, 等. 土壤物理性质对秦岭松栎林建群种形态及物种多样性的影响. 土壤, 2020, 52(5): 1068–1075.

土壤物理性质对秦岭松栎林建群种形态及物种多样性的影响^①

吴昊^{1,2}, 马昕昕¹, 肖楠楠¹, 万洪秀³

(1 信阳师范学院生命科学学院, 河南信阳 464000; 2 西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100; 3 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 210008)

摘要: 为了揭示土壤物理性质对秦岭油松-锐齿槲栎混交林建群种形态及物种多样性的影响, 在秦岭中段松栎林集中分布的区域设置 15 个调查样地, 运用相关分析和典范对应分析(CCA)探讨了林地土壤物理特性(容重、孔隙度、持水量)与建群种形态特征、群落物种分布及 α -多样性指数的关系。结果显示: ①非毛管孔隙度与油松和锐齿槲栎株数呈显著负相关、与锐齿槲栎高度及其冠幅面积呈显著正相关, 总孔隙度与油松株数呈显著负相关。②容重与 Patrick 丰富度指数、Simpson 多样性指数及 Shannon-Wiener 多样性指数均呈显著正相关, 毛管持水量与 Pielou 均匀度指数呈显著负相关。③CCA 排序表明, 容重、最大持水量和毛管持水量是决定该群落物种分布的主导性因子, 大多数草本趋向分布于容重较大且持水量较低的区域。④群落不同层次的多样性指数沿着容重变化在 CCA 排序图中形成界限明显的 4 个分布区, 容重上升促进草本层多样性, 毛管持水量上升促进乔木层多样性, 群落整体的物种多样性在中等环境梯度下最高。研究表明, 土壤物理性质对秦岭松栎林建群种形态及其群落多样性产生了显著影响, 保持中等水平的容重及土壤持水量并适当提高灌木层丰富度和乔木层均匀度, 有助于维持该群落较高的物种多样性水平。

关键词: 容重; 毛管持水量; 孔隙度; 物种多样性; 松栎混交林; 秦岭

中图分类号: S718.5; X17 **文献标志码:** A

Effects of Soil Physical Properties on Morphological Traits of Constructive Trees and Species Diversity of Pine-Oak Mixed Forest in Qinling Mountains

WU Hao^{1,2}, MA Xinxin¹, XIAO Nannan¹, WAN Hongxiu³

(1 College of Life Sciences, Xinyang Normal University, Xinyang, Henan 464000, China; 2 College of Forestry, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3 Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China)

Abstract: In order to study the effects of soil physical properties on the morphological traits of constructive tree species and species diversity of *Pinus tabulaeformis*-*Quercus aliena* var. *accuteserrata* mixed forest community in Qinling Mountains, 15 sampling plots were set up in the regions where the pine and oak distributed densely, then the methods of Pearson correlation analysis and canonical correspondence analysis (CCA) were used to reveal the relationships between soil physical properties (bulk density, porosity, water capacity) and the morphological traits of constructive trees, species distributions and α -diversity indices. The results showed that: 1) Non-capillary porosity was significantly negatively correlated with the abundances of *P. tabulaeformis* and *Q. aliena* var. *accuteserrata* ($P < 0.05$), significantly positively correlated with the height and coverage of *Q. aliena* var. *accuteserrata* ($P < 0.05$, and $P < 0.01$), while total porosity was significantly negatively correlated with the abundances of *P. tabulaeformis* ($P < 0.05$). 2) Bulk density was significantly positively correlated with Patrick richness index, Simpson diversity index and Shannon-Wiener diversity index ($P < 0.05$), while capillary water capacity was negatively correlated with the Pielou evenness index ($P < 0.05$). 3) The CCA ordination showed that the bulk density, maximum water capacity and capillary water capacity were the dominant factors determining the species distributions, many herbs tended to distribute in areas with higher bulk density and lower water capacity. 4) All of the species diversity indices in different community layers distributed in four independent intervals of CCA diagram with obvious boundaries along the bulk density gradient. Increase of bulk density promoted the diversity of herb layer, while increase of capillary water capacity promoted the diversity of tree layer. Species

①基金项目: 信阳师范学院“南湖学者奖励计划”青年项目(2018B051)和国家自然科学基金项目(31070570)资助。

作者简介: 吴昊(1986—), 男, 河南光山人, 博士, 讲师, 主要研究方向为森林生态学与入侵生态学。E-mail: wuhao868686@163.com

diversity indices of total community had maximum values under the medium environmental gradient. In conclusion, soil physical properties had produced significant impacts on morphological traits of constructive trees and species diversity of pine-oak mixed forest, thus, keeping a medium level of bulk density and water capacity, appropriately improving the shrub layer richness and tree layer evenness, are helpful to maintain higher species diversity of *P. tabuliformis* - *Q. alienavar. accuteserrata* mixed forest community in Qinling Mountains.

Key words: Bulk density; Capillary water capacity; Porosity; Species diversity; Pine-oak forest; Qinling Mountains

土壤作为陆地生态系统中植物生长发育的物质基础,为植物进行正常的生命活动提供了必需的有机质、矿物质、空气和水分^[1]。土壤基质的物化性质在很大程度上决定了植物形态建成、植物群落组成及其物种多样性水平^[2]。土壤物理性质(容重、孔隙度、含水量等)是土壤结构、水文状况及土壤质量评价的重要指标,其能够直接或间接影响土壤通气性、蓄水性和保肥性,进而对生长于其上的植被产生显著影响^[3]。森林生态系统是生物圈中分布最广、结构最为复杂的陆地生态系统,土壤物化性质显著影响林木健康状况、森林群落结构以及群落演替进程^[4-5]。目前,部分学者已开展关于土壤物理特性与森林植物群落特征的研究,如:叶绍明等^[6]利用灰色关联度法分析了广西桉树(*Eucalyptus robusta*)人工林植物多样性与土壤物理性质间的相关性,发现多样性指数、物种丰富度均与土壤孔隙度的关联最大,而均匀度指数与土壤持水量的关联最大;向仰州等^[7]通过对海南省橡胶树(*Hevea brasiliensis*)林下物种多样性与土壤物理性质关系的研究发现,物种多样性与毛管孔隙度、非毛管孔隙度均呈正相关,与最大持水量呈负相关;刘博等^[8]利用 RDA 排序技术分析了土壤体积含水量对新疆喀纳斯泰加林中森林物种分布的影响,结果表明西伯利亚落叶松(*Larix sibirica*)、红果越桔(*Vaccinium koreanum*)等植物的分布与土壤含水量呈密切正相关。深入探讨土壤物理特性对森林植物群落特征的影响可加深对土壤生态功能的认识,同时也有助于揭示群落物种共存机制及制定更具针对性的生物多样性保护策略^[9]。

秦岭山脉是中国南北方地理和气候的天然分界线,植物资源丰富。松栎混交林是秦岭分布较广、最具典型地带性的群落之一,其蓄积量占整个秦岭林区的 40% 以上,其中,油松(*Pinus tabuliformis*)—锐齿槲栎(*Quercus aliena* var. *accuteserrata*)林是最主要的松栎混交林类型^[5]。该群落林地的土壤物理状况直接制约林木生长及群落构建过程,进而对秦岭森林生态系统功能的发挥产生重要影响。近年来,诸多学者围绕秦岭松栎混交林的植物群落数量分类与排序、物种

多样性与群落稳定性、林木种子扩散格局等方面开展了大量研究^[10-12],同时也对其林地土壤的微生物及酶活性、土壤养分空间异质性和土壤元素生态化学计量等特性进行了详细探讨^[5,13-14],但目前尚无松栎混交林群落特征与土壤物理性质关系的报道。本研究拟在野外调查及采样分析的基础上,利用回归分析及典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)等方法探讨土壤物理特性对秦岭油松—锐齿槲栎混交林建群种形态特征、群落物种分布以及 α -物种多样性的影响,以期为该林地土壤质量评价、生物多样性保护及森林可持续经营提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于陕西省秦岭山脉南坡中段,该区属暖温带季风型半湿润山地气候。年均气温 9 ~ 13℃,年降水量 1 100 mm,年蒸发量 950 mm,年日照时数 1 100 ~ 1 300 h,无霜期约 185 d。土壤由花岗岩和变质花岗岩母质发育而成,土层厚 45 ~ 105 cm, pH 偏酸性,基带土壤基本为黄褐土,垂直分布特征为:海拔 900 ~ 1 400 m 为黄棕壤,海拔 1 400 ~ 2 400 m 逐渐过渡为棕壤,海拔 2 400 ~ 3 100 m 为暗棕壤;海拔 3 100 m 以上为亚高山草甸土。植被属暖温带阔叶混交林和夏绿阔叶林,区内主要木本植物有松科(Pinaceae)、壳斗科(Fagaceae)、桦木科(Betulaceae)、榆科(Ulmaceae)和杨柳科(Salicaceae)等;灌、草层植物物种丰富,以禾本科(Gramineae)、豆科(Leguminosae)、毛茛科(Ranunculaceae)和菊科(Compositae)为主^[5]。森林垂直结构明显,由低海拔到高海拔依次表现为:含常绿阔叶林的落叶林带、山地暗针叶林带、亚高山暗针叶林带和高山灌丛草甸带。研究区内松栎混交林沿海拔分布格局大致为:500 ~ 1 000 m 为马尾松(*Pinus massoniana*)—栎属(*Quercus dentata*)—麻栎(*Quercus acutissima*)群落,1 000 ~ 1 500 m 为油松—华山松(*Pinus armandii*)—锐齿槲栎群落,1 500 ~ 2 000 m 为华山松—锐齿槲栎群落。其中,油松—锐齿槲栎混交林群落大体上可划分为 8 类群丛,油松+锐齿槲栎—

五味子-细叶苔草+铁线蕨群丛是其主要的结构类型^[10]。

1.2 样地设置与土样采集

于 2016 年 6—8 月对秦岭南坡中段的油松-锐齿槲栎混交林群落进行野外群落学调查,采用典型取样法在混交林集中分布的地段(海拔 1 100 ~ 1 700 m)布设调查样地,共设置 15 个样地,样地的地理位置介于 108°25'46" ~ 108°36'09" E 和 33°25'48" ~ 33°34'04" N,海拔介于 1 164 ~ 1 768 m,样地具体信息如表 1 所示。每个样地的面积为 20 m × 20 m,调查其中全部乔木;在每个样地内均匀布设 5 个 2 m × 2 m 的次样方,调查灌木;在次样方中再分别设置 1 m × 1 m 的小样方进行草本调查。调查时,记录各样地内

每种植物的个体数、株高、盖度以及建群种油松和锐齿槲栎的胸径和冠幅面积等指标。油松和锐齿槲栎的相关指标测量方法如下:利用普鲁莱测高器(CGQ-1 型直读式)测定乔木高度;以卷尺在地面上 1.3 m 的位置围着树干缠绕一圈,所得数值即为乔木胸径;使用皮尺分别测量每株乔木树种冠层的东和南北方向宽度,二者乘积即为冠幅面积。利用手持 GPS 定位仪记录样地生境的经度、纬度、海拔,利用罗盘仪测量样地的坡度和坡向。植物调查结束后,沿各样地任意一条对角线随机选取 3 个样点挖掘土壤剖面,分层采集 0 ~ 20、20 ~ 40 和 40 ~ 60 cm 的环刀土,尽快带回实验室后用于测定土壤的物理性状和渗透性能。

表 1 研究区样地概况
Table 1 Basic characteristics of sampling plots in study area

样地号	经度	纬度	海拔(m)	坡向	坡度	坡位	群落描述
1	108°32'25"E	33°31'32"N	1 587	SW37°	35°	上	油松-锐齿槲栎+卫矛+风毛菊
2	108°32'24"E	33°31'32"N	1 604	SW55°	32°	中	油松-锐齿槲栎+毛竹+崖棕
3	108°26'06"E	33°26'16"N	1 533	SE40°	28°	下	油松-锐齿槲栎+木姜子+草地早熟禾
4	108°25'46"E	33°26'09"N	1 582	SE20°	38°	中	油松-锐齿槲栎+五味子+苔草
5	108°26'05"E	33°26'15"N	1 521	SE45°	42°	下	油松-锐齿槲栎+鞘柄菝葜+细叶苔草
6	108°25'42"E	33°25'48"N	1 498	S	38°	中	油松-锐齿槲栎+鞘柄菝葜+珍珠菜
7	108°27'27"E	33°26'06"N	1 635	SE20°	25°	下	油松-锐齿槲栎+悬钩子+苔草
8	108°28'04"E	33°26'10"N	1 810	SW30°	27°	上	油松-锐齿槲栎+菝葜+崖棕
9	108°27'37"E	33°26'07"N	1 702	SE5°	25°	中	油松-锐齿槲栎+卫矛+苔草
10	108°28'19"E	33°26'15"N	1 768	S	20°	下	油松-锐齿槲栎+白檀+宽叶苔草
11	108°32'38"E	33°33'48"N	1 387	SW55°	38°	上	油松-锐齿槲栎+忍冬+苔草
12	108°35'11"E	33°34'04"N	1 261	W	35°	中	油松-锐齿槲栎+毛竹+崖棕
13	108°35'35"E	33°33'58"N	1 212	S	40°	中	油松-锐齿槲栎+忍冬+苔草
14	108°35'19"E	33°34'03"N	1 270	SE45°	30°	上	油松-锐齿槲栎+忍冬+铁线蕨
15	108°36'09"E	33°33'49"N	1 164	W	31°	下	油松-锐齿槲栎+南蛇藤+求米草

注: S、W、SE 和 SW 分别代表南坡、西坡、东南坡和西南坡。

1.3 植物及土壤样品测定方法

植物群落特征测定: ①重要值计算: 重要值(importance value, IV)是度量群落中植物优势度的综合指标。计算公式如下: 乔木重要值(IV)=(相对高度+相对密度+相对显著度)/3; 灌木及草本重要值(IV)=(相对高度+相对密度+相对盖度)/3。其中, 相对显著度=某一树种胸高断面面积之和/样地内所有树种胸高断面面积之和^[15]。② α -物种多样性指数计算: Patrick 丰富度指数: $R = S$; Shannon-Wiener 多样性指数: $H = -\sum P_i \times \ln P_i$; Simpson 多样性指数: $\lambda = 1/\sum P_i^2$; Pielou 均匀度指数: $E = H/\ln S$ 。式中: S 为样地内总的物种数目, P_i 为第 i 种植物的相对重要值^[15]。

土壤物理性质测定: 本研究参照常例的环刀法和

浸水法^[16], 分别测定了研究区土壤的容重、最大持水量、毛管持水量、非毛管孔隙度、毛管孔隙度和总孔隙度等 6 项物理指标。

1.4 数据分析

利用 SPSS 16.0 软件对 6 项土壤物理指标与建群种的 4 项形态特征指标(株数、高度、胸径和冠幅面积)以及 4 个物种多样性指数进行 Pearson 相关性分析, 并检验其相关系数的显著性。分别建立 15 × 4 的土壤物理性质指标矩阵、15 × 39 的优势物种重要值矩阵以及 15 × 4 的多样性指数矩阵, 运用 CANOCO 4.5 软件对松栎混交林优势物种分布、不同层次物种多样性指数沿土壤物理性质梯度进行 CCA 分析, 并利用基于 499 次置换的 Monte-Carlo 前

置性检验来判断土壤物理性质指标与 CCA 排序轴相关系数的显著性。

2 结果与分析

2.1 建群树种形态与土壤物理性质的相关性

研究区 15 个样地群落共记录植物 139 种，乔木层 13 科 21 属 27 种、灌木层 26 科 35 属 50 种、草本

层 25 科 47 属 62 种。群落各层次优势植物共 39 种的重要值如表 2 所示。其中，乔木层的锐齿槲栎、油松的总重要值远高于其他树种，为群落的共同建群种。Pearson 相关性分析表明(表 3)，群落整体的 Patrick 丰富度指数($r=0.587$, $P<0.05$)、Simpson 多样性指数($r=0.540$, $P<0.05$)、Shannon-Wiener 多样性指数($r=0.553$, $P<0.05$)均与土壤容重呈显著正相关, Pielou

表 2 群落优势物种的总重要值
Table 2 Total importance values of dominant species in community

植被群落	代码	物种名称	拉丁名	总重要值	植被群落	代码	物种名称	拉丁名	总重要值
乔木层	1	锐齿槲栎	<i>Q. aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	5.484	21	华山矾	<i>Symplocos chinensis</i>	0.458	
	2	油松	<i>P. tabuliformis</i>	5.446	22	小叶女贞	<i>Ligustrum quihoui</i>	0.384	
	3	华山松	<i>P. armandii</i>	1.309	23	穿龙薯蓣	<i>Discorea nipponica</i>	0.314	
	4	漆树	<i>Toxicodendron vernicifluum</i>	0.444	24	胡颓子	<i>Elaeagnus pungens</i>	0.263	
	5	苦木	<i>Picrasma quassioides</i>	0.365	25	刺菝葜	<i>Smilax scobinicaulis</i>	0.246	
	6	鸡爪槭	<i>Acer palmatum</i>	0.266	26	鸡屎藤	<i>Paederia scandens</i>	0.235	
	7	麻栎	<i>Q. acutissima</i>	0.246	草本层	27	苔草	<i>Carex tristachya</i>	3.083
	8	椴木	<i>Cornus macrophylla</i>	0.236		28	崖棕	<i>Carex siderosticta</i>	2.240
	9	野胡桃	<i>Juglans cathayensis</i>	0.230		29	草地早熟禾	<i>Poa pretensis</i>	1.760
灌木层	10	忍冬	<i>Lonicera japonica</i>	1.562		30	铁线蕨	<i>Adiantum capillus-veneris</i>	1.261
	11	悬钩子	<i>Rubus corchorifolius</i>	1.418		31	细叶苔草	<i>Carex rigescens</i>	0.825
	12	菝葜	<i>Smilax chinal</i>	1.186		32	风毛菊	<i>Saussurea japonica</i>	0.607
	13	毛竹	<i>Phyllostachys heterocycla</i>	0.883		33	宽叶苔草	<i>Carex siderosticta</i>	0.587
	14	南蛇藤	<i>Celastrus orbiculatus</i>	0.873		34	茜草	<i>Rubia cordifolia</i>	0.573
	15	卫矛	<i>Euonymus alatus</i>	0.866		35	求米草	<i>Oplismenus undulatifolius</i>	0.508
	16	鞘柄菝葜	<i>Smilax stans</i>	0.854	36	唐松草	<i>Thalictrum aquilegifolium</i>	0.395	
	17	五味子	<i>Schisandra chinensis</i>	0.734	37	珍珠菜	<i>Lysimachia clethroides</i>	0.237	
	18	白檀	<i>Symplocos paniculata</i>	0.636	38	山尖子	<i>Parasenecio hastatus</i>	0.223	
	19	木姜子	<i>Litsea cubeba</i>	0.581	39	菘草	<i>Arthraxon hispidus</i>	0.215	
	20	胡枝子	<i>Lespedeza bicolor</i>	0.555					

表 3 建群种形态及多样性指数与土壤物理特性的相关系数(r)

Table 3 Correlation coefficients (r) of morphological traits of constructive trees, diversity indices and soil physical properties

指标	容重	最大持水量	毛管持水量	非毛管孔隙度	毛管孔隙度	总孔隙度
Patrick 丰富度指数	0.587*	-0.336	-0.332	-0.088	0.259	0.095
Simpson 多样性指数	0.540*	-0.334	-0.491	0.094	-0.111	0.019
Shannon-Wiener 多样性指数	0.553*	-0.321	-0.493	0.117	-0.088	0.061
Pielou 均匀度指数	0.444	-0.261	-0.519*	0.230	-0.296	0.031
油松株数	-0.107	0.213	0.128	-0.526*	0.141	-0.460*
油松高度	0.406	-0.012	-0.114	0.153	0.287	0.370
油松胸径	0.284	0.129	-0.017	0.267	0.283	0.492
油松冠幅面积	0.458	-0.110	-0.152	0.041	0.391	0.326
锐齿槲栎株数	0.111	-0.308	0.127	-0.659**	0.458	-0.375
锐齿槲栎高度	-0.157	0.293	-0.117	0.602*	-0.498	0.285
锐齿槲栎胸径	0.122	0.173	0.050	0.287	0.060	0.351
齿槲栎冠幅面积	-0.046	0.333	0.164	0.732**	-0.448	0.460

注：*和**分别表示在 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 水平上显著相关；下同。

均匀度指数与毛管持水量之间呈显著负相关($r=-0.519, P<0.05$)。样地群落中的油松株数与非毛管孔隙度($r=-0.526, P<0.05$)、总孔隙度($r=-0.460, P<0.05$)均呈显著负相关;锐齿槲栎株数与非毛管孔隙度呈极显著负相关($r=-0.659, P<0.01$), 而锐齿槲栎高度($r=0.602, P<0.05$)、锐齿槲栎冠幅面积($r=0.732, P<0.01$)分别与非毛管孔隙度呈显著和极显著正相关。综上可知, 容重上升促进群落整体丰富度与多样性, 毛管持水量上升抑制群落整体均匀度, 而非毛管孔隙度和总孔隙度是决定建群树种形态特征的主要因素。

2.2 优势物种分布沿土壤物理性质的 CCA 排序

CCA 排序结果表明, 前两个排序轴对物种分布-土壤物理性质关系解释的累计贡献率为 53.6%(第一轴 31.1%, 第二轴 22.5%), 包含较多生态信息, 故采用前两轴的数据作 CCA 二维排序图(图 1)。对 CCA 第一轴起显著性作用的因子分别有土壤容重($r=-0.766, P<0.01$)、最大持水量($r=0.708, P<0.01$)和毛管持水量($r=0.648, P<0.01$), 对 CCA 第二轴起较大决定作用的因子为总孔隙度和毛管孔隙度, 但其相关系数均未达到显著水平(表 4)。即决定秦岭松栎林群落物种分布的因子为容重、最大持水量和毛管持水量, 沿 CCA 第一轴从左往右, 容重逐渐降低, 而最大持水量和毛管持水量逐渐升高。

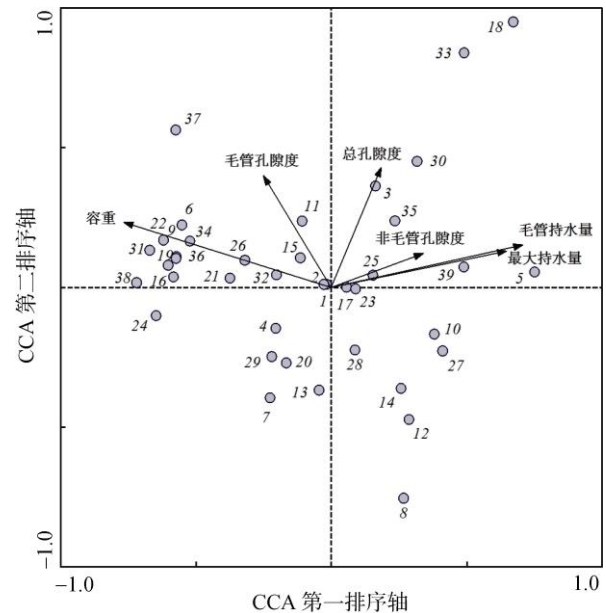
表 4 物种分布-土壤物理性质 CCA 排序轴的相关系数(r)及其显著性检验

Table 4 Correlation coefficients (r) and significance test of CCA axis between species distribution-soil physical properties

环境因子	CCA 第 1 轴	CCA 第 2 轴
容重	-0.766**	0.232
最大持水量	0.708**	0.151
毛管持水量	0.648**	0.130
非毛管孔隙度	0.340	0.121
毛管孔隙度	-0.250	0.399
总孔隙度	0.185	0.429

由图 1 可知, 大部分物种趋向于分布在 CCA 第一轴左端, 即土壤容重较大且土壤持水量较低的区域, 尤其是草本层物种在此区大量密集, 如: 细叶苔草(代码 31)、山尖子(代码 38)、茜草(代码 34)、唐松草(代码 36)等, 使得在土壤容重较大的区域其群落物种丰富度也相对较高, 这与相关分析的结果(表 3)高度一致。荩草(代码 39)和苦木(代码 5)位于 CCA 第一轴最右端, 表明其趋向分布于土壤持水量较大且容重很小的区域。锐齿槲栎(代码 1)和油松(代码 2)位于

CCA 图中心, 表明它们的分布受多种环境因子的综合影响, 生态适应性广, 作为群落的共存建群种在相同资源组合下均具有较大生长优势。柞木(代码 8)、白檀(代码 18)、宽叶苔草(代码 33)和珍珠菜(代码 37)在图中的位置均远离矢量箭头连线, 表明这 4 种植物的分布受土壤物理性质影响较弱。



(图中圆圈代表各物种在环境梯度上的最优分布位置, 数字为物种代码(表 2 所示); 箭头方向代表某个环境因子与排序轴的正负相关性, 箭头连线长短代表环境因子与物种分布之间关系的强弱(线越长则相关性越大), 箭头连线与排序轴夹角代表环境因子与排序轴相关性的大小(夹角越小则相关性越大); 下同)

图 1 群落优势物种沿土壤物理性质分布的 CCA 排序
Fig.1 CCA ordination between dominant species in community and soil physical properties

2.3 不同层次物种多样性指数沿土壤物理性质的 CCA 排序

CCA 排序结果表明, 前两个排序轴对物种多样性-土壤物理性质关系解释的累计贡献率达到 82.3%(第一轴 49.3%, 第二轴 33.0%), 包含大部分生态信息, 故采用前两轴数据作 CCA 二维排序图(图 2)。由表 5 可知, 对 CCA 第一轴起显著性作用的因子仅有土壤容重($r=-0.714, P<0.01$), 毛管持水量也起到较大作用, 但作用未达显著水平。对第二轴起较大影响作用的因子为总孔隙度和毛管孔隙度, 但其相关系数均未达显著水平。即决定秦岭松栎林各层次物种多样性的主导因子为土壤容重, 沿 CCA 第一轴从左往右, 土壤容重的作用逐渐降低, 土壤毛管持水量的作用逐渐升高。

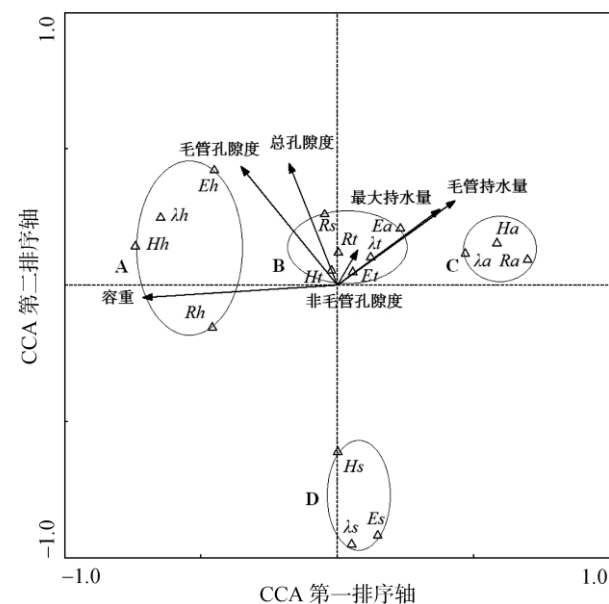
群落不同层次多样性指数在排序图中分布于 A、

B、C、D 4 个界限明显的区域。A 区包括草本层全部多样性指数；B 区包括群落总体全部多样性指数、灌木层 Patrick 指数及乔木层 Pielou 指数；C 区包括乔木层大部分多样性指数；D 区包括灌木层大部分多样性指数。其中，草本层多样性(A 区)随土壤容重上升而增加，随土壤毛管持水量上升而下降；群落整体的物种多样性(B 区)在中等水平的土壤物理特性下最高；乔木层多样性(C 区)随土壤毛管持水量上升而增加，随土壤容重上升而降低；灌木层多样性(D 区)远离矢量箭头，表明其基本不受土壤物理性质的影响。此外，由 B 区的组成成分可知，乔木层均匀度和灌木层丰富度与群落整体多样性水平具有密切关系。

表 5 物种多样性指数-土壤物理性质 CCA 排序轴的相关系数(*r*)及其显著性检验

Table 5 Correlation coefficients (*r*) and significance test of CCA axis between species diversity indices and soil physical properties

环境因子	CCA 第 1 轴	CCA 第 2 轴
容重	-0.714**	-0.046
最大持水量	0.377	0.279
毛管持水量	0.432	0.311
非毛管孔隙度	0.074	0.128
毛管孔隙度	-0.353	0.435
总孔隙度	-0.178	0.445



(图中 a 表示乔木层；s 表示灌木层；h 表示草本层；t 表示群落总体；R 表示 Patrick 丰富度指数；λ 表示 Simpson 多样性指数；H 表示 Shannon-Wiener 多样性指数；E 表示 Pielou 均匀度指数。)

图 2 群落不同层次物种多样性指数沿土壤物理性质的 CCA 排序

Fig. 2 CCA ordination between species diversity indices in different layers of community and soil physical properties

3 讨论

3.1 土壤物理性质对建群种形态的影响

土壤物理性质决定了土壤养分和水分的供给能力，进而影响林木的生理活力。其中，土壤孔隙度直接影响土壤中水、热、肥、气的分配状况，是各类因子的综合反映^[17]。总孔隙度主要由非毛管孔隙度和毛管孔隙度组成，它们分别表征了土壤的透气和贮水性能。本研究中，非毛管孔隙度与建群树种的株数呈显著负相关，是由于当非毛管孔隙度占总孔隙度比例太大时，虽然土壤通气透水性良好，但不易保水，且土壤淋溶作用加强、保肥性差，导致林地土壤矿质养分贫乏，可能严重削弱油松和锐齿槲栎的种子萌发、幼苗定居及种群更新能力^[17]。一般认为，土壤养分的生物有效性在总孔隙度为 50% 左右时最高，总孔隙度过高则容易导致土壤透水性、通气性及持水能力失调^[18]，尤其对于油松，其根际共生的大量微生物有助于对难溶性矿物质的溶解，增强油松对矿质元素的吸收，总孔隙度过高带来的土壤环境胁迫可能会制约根际微生物活动及养分分解^[19]，从而阻碍油松的种子产生及萌发，削弱群落内油松株数。锐齿槲栎的高度与冠幅面积与非毛管孔隙度呈显著正相关，这种生境适宜性是由树种自身的生物学特性所决定的。锐齿槲栎主根发达，侧根向四周水平伸展，耐干旱瘠薄^[10]，其对于土壤水肥条件的要求不高，而对通气条件要求高，因此，较高的非毛管孔隙度可明显促进锐齿槲栎的株高及冠幅面积。

3.2 土壤物理性质对物种分布及多样性的影响

土壤作为森林生态系统内部物质交换及能量守恒的载体，对植物分布格局及多样性起着关键性作用^[20]。容重反映了土壤的紧实度，并直接影响土壤孔隙状况。容重较小时，土粒间距大、土体疏松，各种尺度孔隙含量均比较丰富，使得土壤具有较大储水空间；而当容重增大时，土壤致密度增加，起储水作用的大孔隙急剧减少，导致土壤储水空间减小，故土壤持水量一般情况下与容重呈负相关^[21]，这在 CCA 排序图中亦得到明显反映。本研究中，大量草本植物喜欢聚集在容重较大的区域，可能是因为相对于森林群落中的乔木和灌木，草本植物属于浅根性物种，其对深层水分及养分的获取能力较弱^[22]，但一定限度内的土壤紧实度上升有助于草本植物形成高密度的细根，增加其对土壤水分及养分的吸收面积，且细根的生长能够形成通道，加大根际土壤的通气透水性，有利于草本植物生长^[23]，从而提高松栎林群落整体的物种

丰富度和多样性水平。而容重大的土壤其土层硬度大,乔木直根系生长时所遇到的阻力也增大,且在较高容重的森林土壤中团粒结构少,其有机质含量通常比较低^[24],贫瘠土壤对乔木层树种较强的生长制约作用也为大量草本植物定居提供了更多生态位机会^[25],这导致在 Pearson 相关分析中,群落整体的物种丰富度指数、多样性指数均在一定范围内与容重呈显著正向关系。但相较于单变量的 Pearson 相关分析,CCA 属于多元排序,其同时考虑了多项土壤物理性质指标对混交林群落不同层次多样性的综合效应,故群落整体多样性在中等容重条件下具有最高值。

最大持水量反映了林地土壤的蓄水能力,而毛管持水量则反映了供水能力,土壤水分的蓄持和供给状况是限制木本植物生存的主要条件^[18,24]。乔木植株高大、枝叶茂盛,蒸腾作用高于森林群落中其他层次的植物^[26],故其对林地土壤水分的依赖性相对较高。随着生境土壤持水量的降低,乔木层树种生长发育不良,其数量、种类及冠层郁闭度均明显降低^[24],对林下草本层植物的资源竞争作用大幅度下降,耐旱性的草本植物如风毛菊、山尖子等物种逐渐在此大量出现,从而使得草本层物种丰富度及多样性显著增加。刘道锟等^[24]关于大兴安岭蒙古栎(*Quercus mongolica*)林、向仰州等^[7]关于海南省橡胶林以及吕刚等^[27]关于辽宁省樟子松(*Pinussylvestris* var. *mongolica*)林的研究也均表明群落草本层物种多样性与土壤持水量呈显著负相关。尤其是毛管持水量,其表征了生境土壤中植物生长的有效含水量,对乔木生长的促进作用可能比最大持水量更为明显^[18],故其对草本层植物非均匀化斑块分布的推动力更大,导致群落总体的 Pielou 均匀度指数与毛管持水量呈显著负相关。本研究中灌木物种多样性受林地土壤物理性质的影响极弱,这可能与油松-锐齿槲栎群落具有独特的冠层结构有关。建群种油松为常绿针叶树种,其四季的林冠郁闭度比较稳定,而锐齿槲栎为阔叶树种,秋季早落叶,二者林冠郁闭度随物候交替形成的异质性光源条件为林下各类灌木植物定居与繁殖提供了良好的微生境条件^[15],且处在森林群落中间层次的灌木物种对于土壤条件的依赖性通常弱于群落底层的草本植物^[28]。

物种多样性是物种丰富度及其分布均匀性的综合表现,它不仅反映了群落在结构和功能等方面的异质性,同时也反映了群落与不同生境条件的相互关系^[29]。本研究中,秦岭松栎林整体物种多样性在中等水平的土壤物理特性下最高,这与诸多学者发

现的关于“中度环境条件支持更高物种多样性”的现象相一致,其原因可能是由于生境中的水分和热量等关键性生态因子在中等水平下具有最优组合,从而能够维持更多物种共存^[15,30]。此外,研究区乔、灌层的部分多样性指数在 CCA 排序图中与总体多样性指数处于同一分布区,表明这两个层次的物种对群落整体多样性的影响力高于草本植物。综上可知,保持中等水平的容重及土壤持水量并适当提高灌木层丰富度和乔木层均匀度,有助于长期维持秦岭松栎林较高的多样性水平。本研究中,物种分布-土壤物理性质 CCA 前两排序轴的累计解释率(53.6%)相对较低,这是由于植物群落的构建过程及机制极其复杂,其受到诸多因素的制约,除本研究测定的 6 项土壤物理性质指标之外,可能还存在其他主导性生态因子(如:气候、土壤肥力、人为干扰等)对秦岭松栎混交林物种分布产生了显著影响。关于该群落物种分布及多样性沿着大空间尺度上异质性生境的变化格局、林地土壤理化性质耦合关系等科学问题尚待进一步研究。

4 结论

Pearson 相关分析表明,秦岭油松-锐齿槲栎混交林群落的整体物种丰富度及多样性指数与土壤容重显著正相关,均匀度指数与毛管持水量显著负相关,而建群树种的形态特征主要受非毛管孔隙度和总孔隙度的影响。CCA 排序表明,决定群落物种分布的主导性因子为容重、最大持水量和毛管持水量,草本层物种趋向分布于容重较高的区域。对群落不同层次物种多样性起主导作用的因子为容重和毛管持水量,容重上升促进草本层多样性,毛管持水量上升促进乔木层多样性。

参考文献:

- [1] 阎欣,安慧,刘任涛. 荒漠草原沙漠化对土壤物理和化学特性的影响[J]. 土壤, 2019, 51(5): 1006-1012.
- [2] 胡雪寒,刘娟,姜培坤,等. 亚热带森林转换对不同粒径土壤有机碳的影响[J]. 土壤学报, 2018, 55(6): 1485-1493.
- [3] Pêç G, Cluzeau D, Menasseri S, et al. Mechanisms linking plant community properties to soil aggregate stability in an experimental grassland plant diversity gradient[J]. Plant and Soil, 2013, 373(1/2): 285-299.
- [4] 徐嘉晖,高雷,孙颖,等. 大兴安岭森林土壤矿物结合态有机碳与黑碳的分布及土壤固碳潜力[J]. 土壤学报, 2018, 55(1): 236-246.
- [5] 吴昊. 秦岭山地松栎混交林土壤养分空间变异及其与地形因子的关系[J]. 自然资源学报, 2015, 30(5): 858-869.

- [6] 叶绍明, 温远光, 杨梅, 等. 连栽桉树人工林植物多样性与土壤理化性质的关联分析[J]. 水土保持学报, 2010, 24(4): 246–250, 256.
- [7] 向仰州, 徐大平, 杨曾奖, 等. 海南省两种人工林林下物种多样性与土壤水分物理性质的关系[J]. 水土保持研究, 2012, 19(1): 37–41.
- [8] 刘博, 潘存德, 李贵华, 等. 喀纳斯泰加林火成演替群落数量分类与排序[J]. 生态环境学报, 2019, 28(10): 1961–1973.
- [9] 李保国, 任图生, 张佳宝. 土壤物理学研究的现状、挑战与任务[J]. 土壤学报, 2008, 45(5): 810–816.
- [10] 吴昊, 王得祥, 黄青平, 等. 环境因子对秦岭南坡中段松栎混交林物种多样性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2012, 40(9): 41–50.
- [11] 吴昊. 秦岭松栎林群落物种丰富度特征及其环境解释[J]. 生态环境学报, 2017, 26(6): 931–938.
- [12] Yu F, Shi X X, Zhang X, et al. Effects of selective logging on rodent-mediated seed dispersal[J]. *Forest Ecology and Management*, 2017, 406:147–154.
- [13] 陈军军, 侯琳, 李银, 等. 秦岭松栎混交林土壤微生物及酶活性[J]. 东北林业大学学报, 2014, 42(3): 103–106, 111.
- [14] 吴昊, 邹梦茹, 王思芊, 等. 秦岭松栎林土壤生态化学计量特征及其对海拔梯度的响应[J]. 生态环境学报, 2019, 28(12): 2323–2331.
- [15] 吴昊, 张明霞, 王得祥. 秦岭南坡油松-锐齿槲栎混交林群落不同层次多样性特征及环境解释[J]. 西北植物学报, 2013, 33(10): 2086–2094.
- [16] 卫茂荣. 一次取样连续测定土壤物理性质的方法[J]. 辽宁林业科技, 1990(1): 56–57, 49.
- [17] 张志云, 蔡学林, 黎祖尧, 等. 土壤物理性质与林木生长关系的研究[J]. 江西农业大学学报, 1992, 14(6): 64–68.
- [18] 施重阳, 卫安江, 徐昕, 等. 江西省生态公益林主要林分类型土壤水分的物理性质[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(19): 171–175.
- [19] Zhou Z Y, Zhang H, Yuan Z, et al. The nutrient release rate accounts for the effect of organic matter type on soil microbial carbon use efficiency of a *Pinus tabulaeformis* forest in Northern China[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2020, 20(1): 352–364.
- [20] 张兆彤, 王金满, 张佳瑞. 矿区复垦土壤与植被交互影响的研究进展[J]. 土壤, 2018, 50(2): 239–247.
- [21] 李卓, 吴普特, 冯浩, 等. 容重对土壤水分蓄持能力影响模拟试验研究[J]. 土壤学报, 2010, 47(4): 611–620.
- [22] 韩勇, 郑粉莉, 徐锡蒙, 等. 子午岭林区浅层滑坡侵蚀与植被的关系——以富县“7·21”特大暴雨为例[J]. 生态学报, 2016, 36(15): 4635–4643.
- [23] 樊博, 林丽, 曹广民, 等. 不同演替状态下高寒草甸土壤物理性质与植物根系的相互关系[J]. 生态学报, 2020, 40(7): 2300–2309.
- [24] 刘道锟, 孙海龙, 甘秋妹, 等. 大兴安岭干旱阳坡不同植被退化阶段土壤理化性质与物种多样性研究[J]. 森林工程, 2016, 32(2): 1–6.
- [25] Máriaiget S, Tinya F, Bidló A, et al. Environmental drivers of the composition and diversity of the herb layer in mixed temperate forests in Hungary[J]. *Plant Ecology*, 2016, 217(5): 549–563.
- [26] 于占辉, 陈云明, 杜盛. 乔木蒸腾耗水量研究方法述评与展望[J]. 水土保持研究, 2009, 16(3): 281–285.
- [27] 吕刚, 王婷, 李叶鑫, 等. 樟子松固沙林更新迹地草本植物多样性及其对土壤理化性质的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(24): 8294–8303.
- [28] Rieger I, Kowarik I, Ziche D, et al. Linkages between phosphorus and plant diversity in central European forest ecosystems—Complementarity or competition?[J]. *Forests*, 2019, 10(12): 1156.
- [29] Wu H, Carrillo J, Ding J Q. Species diversity and environmental determinants of aquatic and terrestrial communities invaded by *Alternanthera philoxeroides*[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 581/582: 666–675.
- [30] Peters M K, Hemp A, Appelhans T, et al. Climate–land-use interactions shape tropical mountain biodiversity and ecosystem functions[J]. *Nature*, 2019, 568(7750): 88.