

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2022.60771

彭杏冰, 胡刚, 任世奇, 胡聪, 徐超昊, 黄侩侩, 庞庆玲, 张忠华. 广西桉树人工林林下植物的物种和谱系多样性及其影响因素 [J]. 植物科学学报, 2022, 40(6): 771~781

Peng XB, Hu G, Ren SQ, Hu C, Xu CH, Huang KK, Pang QL, Zhang ZH. Species and phylogenetic diversity of the understory and influencing factors in *Eucalyptus* plantations in Guangxi, south China [J]. *Plant Science Journal*, 2022, 40(6): 771~781

# 广西桉树人工林林下植物的物种和谱系多样性及其影响因素

彭杏冰<sup>1</sup>, 胡刚<sup>1</sup>, 任世奇<sup>2</sup>, 胡聪<sup>1</sup>, 徐超昊<sup>1</sup>, 黄侩侩<sup>1</sup>,  
庞庆玲<sup>1</sup>, 张忠华<sup>1\*</sup>

(1. 南宁师范大学环境与生命科学学院, 南宁 530100; 2. 广西壮族自治区林业科学研究院, 南宁 530002)

**摘要:** 本研究对广西桂林、南宁和北海的桉树(*Eucalyptus*)人工林开展样地调查和环境因子测定, 对3个地区桉树人工林林下灌木层和草本层植物的物种和谱系多样性格局及其影响因素进行分析。结果显示, 从桂林、南宁到北海, 桉树人工林灌木层和草本层物种 $\alpha$ 多样指数多呈增加趋势。其中灌木层的物种 $\alpha$ 多样性表现为桂林显著小于北海; 草本层的 Pielou 均匀度指数表现为桂林显著小于北海; 南宁的草本层 Patrick 指数显著小于北海和桂林; 南宁和北海间灌木层和草本层物种均最为相似, 而桂林与北海间草本层物种组成的差异最大; 3个地区的灌木层谱系 $\alpha$ 多样性无显著变化, 而南宁草本层的谱系 $\alpha$ 多样性显著低于桂林。除了北海灌木层的平均谱系距离(MPD)与桂林和南宁存在显著差异外, 3地间灌木层最近种间平均谱系距离(MNTD)以及草本层的 MPD 和 MNTD 均无显著差异。研究结果说明广西桉树人工林林下植物的物种和谱系多样性主要受坡度、土壤总磷、海拔等因素的影响。

**关键词:** 桉树人工林; 林下植物; 物种多样性; 谱系多样性; 广西

中图分类号: Q948.1

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2022)06-0771-11

## Species and phylogenetic diversity of the understory and influencing factors in *Eucalyptus* plantations in Guangxi, south China

Peng Xing-Bing<sup>1</sup>, Hu Gang<sup>1</sup>, Ren Shi-Qi<sup>2</sup>, Hu Cong<sup>1</sup>, Xu Chao-Hao<sup>1</sup>,  
Huang Kuai-Kuai<sup>1</sup>, Pang Qing-Ling<sup>1</sup>, Zhang Zhong-Hua<sup>1\*</sup>

(1. College of Environmental and Life Sciences, Nanning Normal University, Nanning 530100, China;  
2. Guangxi Forestry Research Institute, Nanning 530002, China)

**Abstract:** In this study, site surveys and environmental factor analyses were carried out on *Eucalyptus* plantations in Guilin, Nanning, and Beihai in Guangxi. Species and phylogenetic  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversity patterns of the shrub and herbaceous layers of the *Eucalyptus* plantation understories and their influencing factors were analyzed in the three regions. Results showed that species  $\alpha$ -diversity of the shrub and herbaceous layers in the *Eucalyptus* plantations tended to increase from Guilin, Nanning, to Beihai. Species  $\alpha$ -diversity indices of the shrub layer, including Shannon-Wiener, Simpson, and Patrick richness indices, were significantly smaller in Guilin than in Beihai, while the Pielou evenness index of the herb layer was

收稿日期: 2022-06-16, 修回日期: 2022-08-06。

基金项目: 广西自然科学基金(2021GXNSFFA196005, 2021GXNSFAA196024); 广西创新驱动发展专项(AA17204087-9); 国家自然科学基金(31960275, 31760128)。

This work was supported by grants from the Guangxi Natural Science Foundation (2021GXNSFFA196005, 2021GXNSFAA196024), Guangxi Innovation-driven Development Special Project (AA17204087-9), and National Natural Science Foundation of China (319602753, 1760128)。

作者简介: 彭杏冰(1996-), 女, 硕士研究生, 研究方向为桉树人工林生态环境效应(E-mail: pxb2592496202@126.com)。

\* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: gxtczhh@126.com)。

significantly smaller in Guilin than in Beihai. Species  $\beta$ -diversity analysis showed that the shrub and herb layer species between Nanning and Beihai were the most similar, while herb layer species composition between Guilin and Beihai was the most different. Further analysis showed that phylogenetic  $\alpha$ -diversity of the shrub layers gradually increased, while that of the herb layers first decreased and then increased. The mean phylogenetic distance (MPD) and mean nearest taxon distance (MNTD) of the shrub layer and the MNTD of the herb layer showed a single peak pattern. Redundancy analysis indicated that species and phylogenetic diversities of the *Eucalyptus* plantation understories in Guangxi were mainly influenced by slope degree, soil total phosphorus, and elevation. These results help to reveal the patterns of plant diversity and influencing factors of *Eucalyptus* plantations in Guangxi, providing a reference for scientific research and management.

**Key words:** *Eucalyptus* plantation; Understory plants; Species diversity; Phylogenetic diversity; Guangxi

生物多样性的空间分布及其影响因素是生态学研究的核心问题<sup>[1, 2]</sup>。物种和谱系多样性是生物多样性研究中的两个重要维度，解析多维度的植物多样性格局及其影响因素是当前生态学研究的热点<sup>[3, 4]</sup>。物种多样性是生物多样性最直接的体现，能反映群落的复杂和稳定程度以及发展阶段<sup>[5]</sup>，其变化与海拔梯度<sup>[6]</sup>、演替阶段<sup>[7]</sup>、森林类型<sup>[8]</sup>、生境类型<sup>[9]</sup>等密切相关。但传统的物种多样性指标在表征物种丰富度时，未考虑种间亲缘关系并掩盖了种间差异<sup>[10]</sup>。因此，物种多样性指标不利于深入推测影响群落物种组成的生态学机制。随着进化生物学的深入研究，有学者从谱系多样性的角度来测度生物多样性，谱系多样性既能体现生境对生物进化过程的选择，又能检验影响群落物种共存的生态过程<sup>[11]</sup>。越来越多的研究支持将谱系多样性作为度量生物多样性的重要指标<sup>[12-14]</sup>。研究表明，纬度、海拔、地形和土壤性质等是影响植物群落物种和谱系多样性空间格局的主要因素<sup>[15-17]</sup>。

桉树原产于澳大利亚，为桃金娘科桉属(*Eucalyptus*)树种的统称，其适应性强且易于管理，是生长最快的树种之一<sup>[18, 19]</sup>。研究表明，我国桉树种植面积已达 $4.5 \times 10^6 \text{ hm}^2$ ，居世界第2位<sup>[20]</sup>。在适宜发展桉树人工林的省份中，广西的桉树人工林面积居我国首位，达 $2.56 \times 10^6 \text{ hm}^2$ ，出产木材约占全广西的80%，以全国0.6%的林地贡献全国40%的木材，对缓解我国木材资源不足发挥着重要作用，为社会发展和经济建设做出了重要贡献<sup>[21]</sup>。然而，随着桉树人工林发展面积不断扩大，集中连片、多代连栽的经营方式造成了部分

地区出现生态环境问题，如生物多样性丧失、水土流失、土壤肥力下降等<sup>[22]</sup>。其中，生物多样性丧失是桉树人工林经营和管理过程中常被诟病的生态问题。不合理施用除草剂、炼山以及不当施肥等营林措施以及桉树的生理特征可能是导致桉树人工林林下植物多样性丧失的主要原因<sup>[23-26]</sup>。桉树的种植一直是政府、民众和学者高度关注的生态问题，持续并深入开展桉树人工林生态学研究可为桉树人工林的科学管理与经营提供指导。

林下植物是森林的重要组成部分，其在促进养分循环、提高水土保持能力、保持生态系统的稳定性等方面发挥重要作用<sup>[27, 28]</sup>。当前，有关桉树人工林林下植物多样性的研究主要集中在局域尺度上不同林龄、林分类型和经营措施对林下植物多样性的影响。例如，周润惠等<sup>[29]</sup>分析了5种年龄桉树林分中灌木层和草本层物种多样性与群落结构的动态变化，发现5~7年生的桉树人工林物种丰富度与林分稳定性最佳；李金金等<sup>[30]</sup>研究表明，8年生桉树人工林林下草本植物的Pielou指数随林分密度降低而显著升高；Zhou等<sup>[26]</sup>的研究发现，人工抚育不影响林下植物的多样性，而重复施用除草剂是导致林下植物多样性丧失的主要原因。我国桉树人工林种植区从南到北涵盖热带、南亚热带和中亚热带等气候区，由于水热、地形和土壤等因素的差异，不同区域桉树人工林林下植物的物种组成可能存在差异。虽然国内外学者广泛关注植物多样性的多尺度格局及其影响因素<sup>[14, 31]</sup>，但迄今对人工林林下植物多样性空间变化格局的研究仍较为

缺乏<sup>[32]</sup>。

为分析广西桉树人工林林下植物的物种和谱系多样性, 本研究以处于中亚热带气候区的桂林、南亚热带气候区的南宁和北热带气候区的北海为研究地点, 选取干扰历史、林龄和管理方式较为一致的桉树人工林为对象, 在设置固定监测样地并进行群落学调查的基础上, 分析了3个地区桉树人工林林下灌木层和草本层物种与谱系 $\alpha$ 、 $\beta$ 多样性指数的变化格局及其影响因素。研究结果旨在为深入了解广西桉树人工林林下植物的多样性格局及其影响因素, 并为我国桉树人工林的科学管理和经营提供依据。

## 1 研究区概况

广西处于低纬度地区, 气候温暖, 热量丰富, 降水充沛, 干湿分明。本研究选取广西北部的桂林地区( $24^{\circ}15' \sim 26^{\circ}23'N$ ,  $109^{\circ}36' \sim 111^{\circ}29'E$ )、中部的南宁地区( $22^{\circ}13' \sim 23^{\circ}32'N$ ,  $107^{\circ}45' \sim 108^{\circ}51'E$ )以及南部的北海地区( $20^{\circ}26' \sim 21^{\circ}55'N$ ,  $108^{\circ}50' \sim 109^{\circ}47'E$ )作为研究点(图1)。桂林、南宁和北海分别属于中亚热带湿润季风气候、南亚热带季风气候和北热带海洋性季风气候, 其地带性植被分别为常绿阔叶林、季风常绿阔叶林和季节性雨林; 土壤类型以红壤、赤红壤、砖红壤为主, 3个

研究区年均温度 $19^{\circ}C \sim 23^{\circ}C$ , 年降水量 $1304 \sim 1888\text{ mm}$ , 年日照时数 $1447 \sim 2009\text{ h}$ 。广西常种植的桉树种(含品种)包括尾叶桉(*E. urophylla* S. T. Blake)、尾巨桉(*E. urophylla*  $\times$  *E. grandis*)等, 其林下优势植物包括构树(*Broussonetia papyrifera* L.)、山苍子(*Litsea cubeba* Pers.)、桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa* Hassk.)、三桠苦(*Melicope pteleifolia* T. G. Hartley)等灌木以及芒(*Misanthus sinensis* Anderss.)、海金沙(*Lygodium japonicum* (Thunb.) Sw.)、半边旗(*Pteris semipinnata* L.)、华南鳞盖蕨(*Microlepia hancei* Prantl)等植物。

## 2 研究方法

### 2.1 样地调查

依据广西桉树人工林的空间分布特征, 于2019年7~9月期间选取桂林市恭城县嘉会镇( $24^{\circ}59'N$ ,  $110^{\circ}52'E$ )、南宁市七坡和高峰林场( $22^{\circ}39'N$ ,  $108^{\circ}12'E$ )、北海市合浦县石康镇( $21^{\circ}44'N$ ,  $109^{\circ}20'E$ )3处桉树人工林连片分布面积较大的地点作为研究区域(图1), 3个研究区的地形地貌和林分管理方式等较为一致。每个研究区设置8块 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 的固定样方, 每个样方间隔 $100\text{ m}$ 以上, 使用PVC管标记样方边界。3个

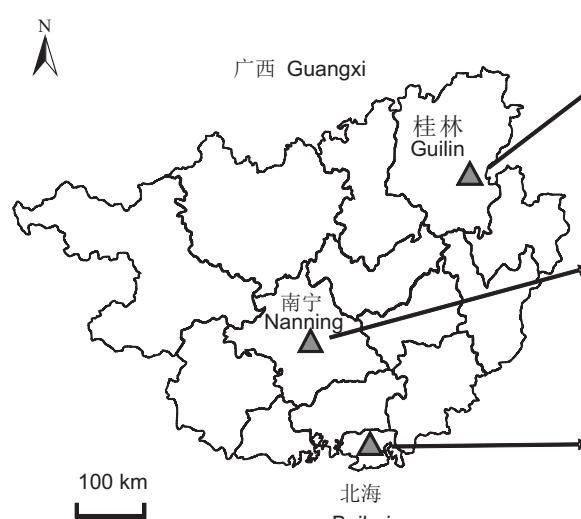


图1 广西3个研究区的位置与桉树人工林样地照

Fig. 1 Location of three study areas in Guangxi and photos of *Eucalyptus* plantation plots

研究区合计建立样方 24 块，每块样方划分为 4 个  $5\text{ m} \times 5\text{ m}$  的调查单元，记录每株桉树的胸径、基径、树高以及林下灌木层和草本层植物的种类组成、个体数、平均高度和盖度等指标，同时记录经纬度、海拔、坡度、坡向、坡位、郁闭度和土壤类型等环境指标。

## 2.2 样品采集与测定

按照 5 点取样法在每个样方内用容积  $100\text{ cm}^3$  的环刀进行表层土样取样，用于测定土壤容重 (Bulk density, BD)。用土钻(内径 3.8 cm)在 5 点处采集 0~20 cm 土壤样品，混匀后装入自封袋带回实验室，剔除石头、根等杂物，自然风干后过 2 mm 筛用于测定土壤化学性质。测定的指标包括土壤有机质 (Soil organic matter, SOM)、总氮 (Total nitrogen, TN)、总磷 (Total phosphorus, TP)。其中，SOM 采用重铬酸钾-外加热法测定，TN 采用全自动凯氏法测定，TP 采用氢氧化钠碱熔-钼锑抗比色法测定。

## 2.3 数据分析

### 2.3.1 物种多样性计算

采用  $\alpha$  和  $\beta$  多样性指数对样方内灌木层和草本层的物种多样性进行分析，其中， $\alpha$  多样性指数包括 Patrick 丰富度指数、Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielou 均匀度指数。群落物种  $\beta$  多样性选取 Jaccard 指数来测度。上述指标的计算公式如下<sup>[33, 34]</sup>：

$$\text{Patrick 丰富度指数: } R = S \quad (1)$$

$$\text{Simpson 指数: } D = 1 - \sum_i^s P_i^2 \quad (2)$$

$$\text{Shannon-Wiener 指数: } H = - \sum_{i=1}^s (P_i \ln P_i) \quad (3)$$

$$\text{Pielou 均匀度指数: } J = (-\sum_{i=1}^s P_i \ln P_i) / \ln S \quad (4)$$

$$\text{Jaccard 指数: } C_j = \frac{j}{a + b - j} \quad (5)$$

式中， $S$  为样方内所有物种数目， $P_i$  为样方内种  $i$  的重要值， $P_i = (\text{相对密度} + \text{相对频度} + \text{相对盖度}) / 3$ ； $j$  为 2 个样方共同出现的物种数量， $a$  和  $b$  分别为样方 A 和样方 B 的物种数。在 R 4.0.2 软件<sup>[35]</sup> 中采用 vegan 包<sup>[36]</sup> 计算物种  $\alpha$  和  $\beta$  多样性指数。

### 2.3.2 谱系多样性计算

以 24 个样方中出现的 144 种植物作为物种库，按照被子植物分类系统 III (APG III) 整理所有

被子植物的科、属和种信息<sup>[37]</sup>，再利用在线软件 Phylomatic (<http://phylodiversity.net/phylomatic/>) 构建桉树人工林林下灌木层和草本层植物的系统进化树。采用 Faith 谱系多样性指数 (Phylogenetic diversity, PD)<sup>[38]</sup> 测定样方内植物的谱系  $\alpha$  多样性。采用平均谱系距离 (Mean pairwise distance, MPD) 和最近种间平均谱系距离 (Mean nearest taxon distance, MNTD) 量化谱系  $\beta$  多样性。MPD 与 MNTD 的计算公式如下<sup>[39, 40]</sup>：

$$MPD = \frac{1}{2} \left( \sum_{i=0}^{n_a} f_i \overline{d_{ib}} + \sum_{j=1}^{n_b} f_j \overline{d_{ja}} \right) \quad (6)$$

$$MNTD = \frac{1}{2} \left( \sum_{i=1}^{n_a} f_i \min d_{ib} + \sum_{j=1}^{n_b} f_j \min d_{ja} \right) \quad (7)$$

式中， $i$  或  $j$  表示遍历计算时的对象物种， $n_a$  或  $n_b$  表示样地  $a$  或  $b$  中的物种总数， $\min(d)$  和  $\overline{d}$  分别表示某样方出现的任意一个物种与另一样方所有物种间的最小及平均枝长。上述数据分析利用 picante 软件包<sup>[41]</sup> 完成。

### 2.3.3 统计分析

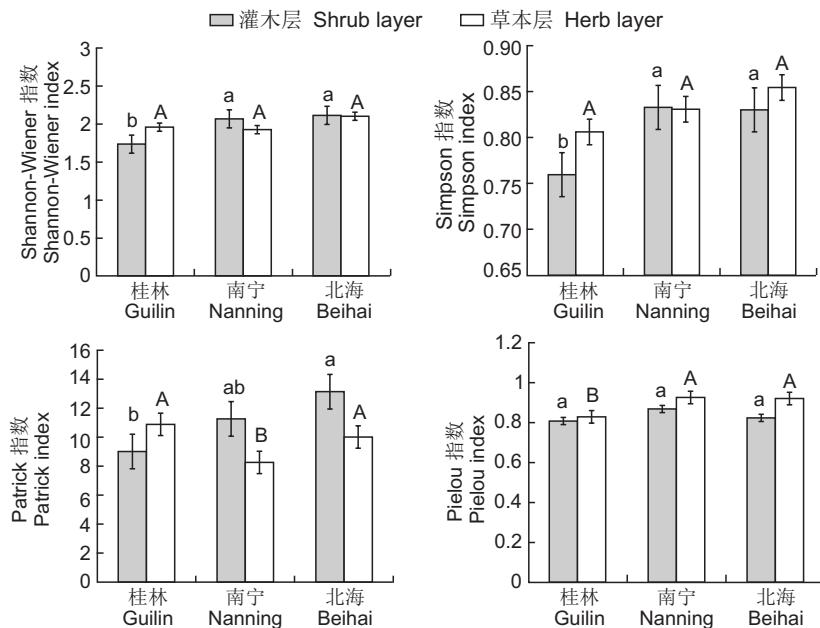
采用冗余分析 (Redundancy analysis, RDA) 探讨物种多样性、谱系多样性与环境因子之间的关系，其中环境因子合计 11 个，包括 SOM、土壤 TN、土壤 TP、土壤 BD、坡度、坡位、海拔、坡向、郁闭度、纬度和桉树胸高断面积。在进行 RDA 分析前，环境变量需经过转换或量化，其中坡向的转换采用将 GPS 测定的 0~360° 方位角转换为 0~1 的数值<sup>[42]</sup>。坡位则以 1、2、3 表示下、中、上坡<sup>[43]</sup>。所有原始数据进行 Log 转换，变量的显著性经过 499 次的 Monte Carlo 检验<sup>[44]</sup>。RDA 分析在软件 Canoco 5.0<sup>[45]</sup> 中完成。

运用单因素方差分析和多重比较分析 3 个地区间物种和谱系多样性指数间的差异。对数据进行方差齐性检验，若方差为齐性，用 LSD 法进行多重比较；若方差为非齐性，则用 Tamhane's T2 法进行多重比较<sup>[46]</sup>。方差分析在 SPSS 20.0 软件中完成。

## 3 结果与分析

### 3.1 物种 $\alpha$ 和 $\beta$ 多样性的变化

本研究发现(图 2)，从桂林、南宁到北海，桉树人工林灌木层的 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Patrick 指数均呈现增加趋势，其中桂林的



不同大、小写字母表示显著差异 ( $P < 0.05$ )。下同。

Different capital and lowercase letters indicate significant differences at 0.05 level. Same below.

图 2 广西 3 个地区桉树人工林林下植物的物种  $\alpha$  多样性

Fig. 2 Changes in species  $\alpha$ -diversity of *Eucalyptus* plantation understorey in three regions of Guangxi

Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数均显著小于南宁和北海，而桂林的 Patrick 指数与南宁差异不显著，但却显著小于北海。3 地的灌木层 Pielou 指数无显著差异。从桂林、南宁到北海，草本层的 Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数均无显著差异，而 Patrick 指数整体呈现下降趋势，其中南宁的 Patrick 指数显著小于北海和桂林。草本层的 Pielou 指数呈增加趋势，其中桂林的 Pielou 指数显著低于南宁和北海。

南宁与北海的灌木层和草本层 Jaccard 指数均最大(0.185 和 0.227)，而桂林与南宁灌木层的 Jaccard 指数最小(0.096)，桂林与北海的草本层 Jaccard 指数最小(0.172)，Jaccard 指数越小表

明不同地区群落间物种组成差异越大(表 1)。

表 1 广西 3 个地区桉树人工林灌木层和草本层的物种  $\beta$  多样性

Table 1 Species  $\beta$ -diversity of shrub and herb layers in *Eucalyptus* plantations in three regions of Guangxi

研究区 Study area	灌木层 Shrub layer	草本层 Herb layer
桂林 - 南宁	0.096	0.190
桂林 - 北海	0.136	0.172
南宁 - 北海	0.185	0.227

### 3.2 物种谱系 $\alpha$ 和 $\beta$ 多样性的变化

由图 3 可知，从桂林、南宁到北海，灌木层谱系  $\alpha$  多样性逐步增加，但 3 地间无显著差异；草本层谱系  $\alpha$  多样性表现出先降低后增加的趋势，且桂林显著大于南宁，但与北海差异不显著。

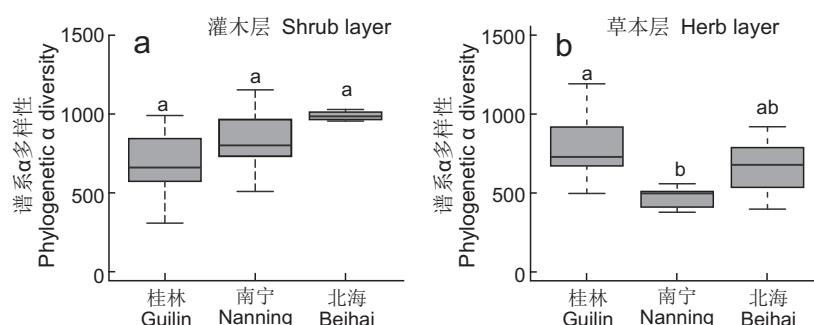


图 3 广西 3 个地区桉树人工林灌木层和草本层的谱系  $\alpha$  多样性

Fig. 3 Changes in phylogenetic  $\alpha$ -diversity of shrub and herb layers in *Eucalyptus* plantations in three regions of Guangxi

从桂林、南宁到北海，灌木层 MPD 和 MNTD 均表现出先增加后降低的趋势(图 4)，其中，南宁的 MPD 显著大于桂林和北海，3 地的 MNTD 无显著差异。就草本层而言，MPD 表现为增加趋势，MNTD 与灌木层变化趋势基本一致，3 地间 MPD 与 MNTD 均无显著差异。

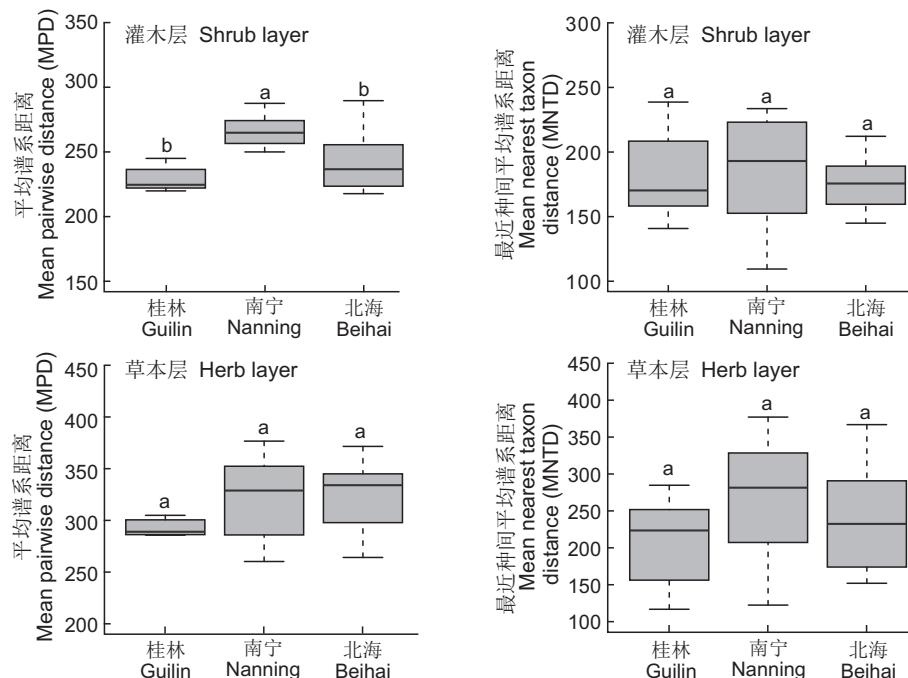
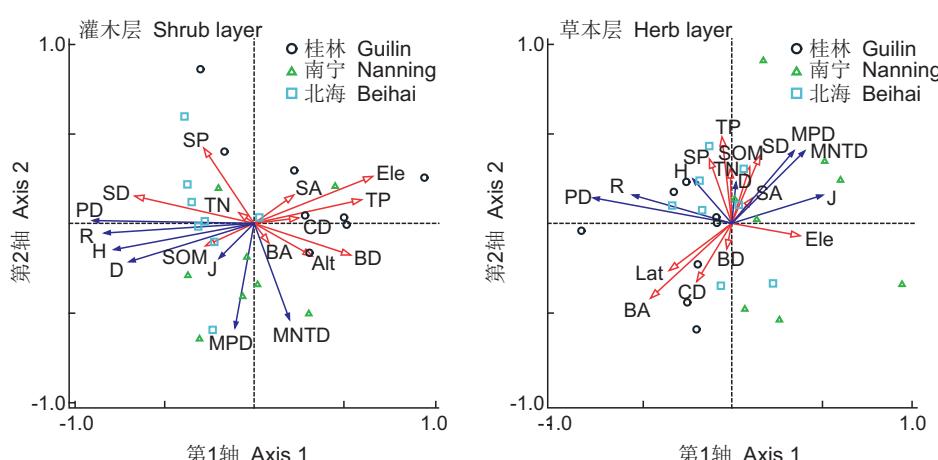


图 4 广西 3 个地区桉树人工林灌木层和草本层的谱系  $\beta$  多样性  
Fig. 4 Changes in phylogenetic  $\beta$ -diversity of shrub and herb layers in *Eucalyptus* plantations in three regions of Guangxi



D: Simpson; H: Shannon-Wiener; J: Pielou; R: Patrick; PD: 平均谱系距离; MNTD: 最近种间平均谱系距离; SOM: 土壤有机质; TN: 土壤总氮; TP: 土壤总磷; BD: 土壤容重; SD: 坡度; SP: 坡位; Ele: 海拔; SA: 坡向; CD: 郁闭度; Lat: 纬度; BA: 胸高断面积。  
MPD: Mean pairwise distance; MNTD: Mean nearest taxon distance; SOM: Soil organic matter; TN: Soil total nitrogen content; TP: Soil total phosphorus content; BD: Soil bulk density; SD: Slope degree; SP: Slope position; Ele: Elevation; SA: Slope aspect; CD: Canopy density; Lat: Latitude; BA: Basal area.

图 5 广西 3 个地区桉树人工林植物多样性指数与环境因子的 RDA 排序图  
Fig. 5 RDA ranking chart of plant diversity indices and environmental factors in *Eucalyptus* plantations in three regions of Guangxi

Wiener、Patrick 指数、Faith 谱系多样性指数与土壤总磷及海拔等呈负相关, 而与坡度及 SOM 等呈正相关, 说明坡度是影响桉树人工林灌木层多样性变异的主要环境因子 ( $P < 0.01$ )。

11 个环境因子能够解释桉树人工林草本层植物多样性指数信息总变异中 49.7%, 其中第 1 轴解释了 37.6% 的变异信息, 第 2 轴解释了 7.7% 的变异信息。由图 5 可知, 海拔与草本层 Shannon-Wiener、Patrick 指数及 Faith 谱系多样性指数呈负相关, 郁闭度、纬度及胸高断面积则与草本层的 MPD、MNTD、Simpson、Pielou 指数呈负相关。

## 4 讨论

### 4.1 桉树人工林林下植物的物种 $\alpha$ 和 $\beta$ 多样性及其影响因素

本研究发现, 从桂林、南宁到北海, 桉树人工林灌木层的物种  $\alpha$  多样性呈增加趋势, 且桂林的灌木层物种多样性和丰富度显著小于北海。大尺度上, 受气候(温度、降水及光照)的影响, 群落物种多样性沿纬度由北向南往往呈递增趋势<sup>[47]</sup>。例如, 李林等<sup>[48]</sup>分析了处于 4 个不同纬度的 1 hm<sup>2</sup> 森林样地, 发现纬度对自然林物种  $\alpha$  和  $\beta$  多样性都有影响, 群落间纬度相差越大物种差异性越大。从桂林、南宁到北海, 3 地间气候差异可能在一定程度上影响桉树人工林灌木层的物种多样性。在局域尺度上, 人工林林下物种组成及分布受林分郁闭度、地形和土壤性质等的影响<sup>[42, 43]</sup>。因此, 除受气候影响外, 桉树人工林林下植物的物种多样性可能受生物(如林分郁闭度)与非生物因素(如地形、土壤因子)的共同影响。本研究结果表明, 桉树人工林植物物种多样性与土壤 TP 及海拔呈负相关, 而与坡度及 SOM 呈正相关。近年来, 基于生态学计量学的研究结果表明, TP 可能是北海桉树人工林植物生长的限制性因素<sup>[49]</sup>。然而, 本研究发现北海的桉树人工林灌木层物种最为丰富, 因此限制林下植物生长的因素不仅仅是 TP, 较低的海拔和较为优越的水热条件等因素可能共同促进了北海桉树人工林灌木层植物的生长。此外, 越大的坡度和较高的 SOM 往往意味着较低的人为干扰和相对肥沃的土壤, 因而有助于灌木层植物的生长。因此, 桉树人工林灌木层物种多样性与坡度和土壤有机质表现为正相关。

从桂林、南宁到北海, 草本层的物种多样性指数无明显变化, 而丰富度指数整体呈下降趋势。与灌木层物种丰富度和物种多样性呈增加趋势不同, 草本层整体呈下降趋势, 其原因很可能与灌木层与草本层植物间的竞争作用有关。灌木层物种越丰富就意味着其在土壤养分和光照等资源位上与草本层植物的竞争越激烈<sup>[50]</sup>。研究发现, 草本层与灌木层植物多样性会表现出相反的变化趋势<sup>[10, 51]</sup>, 本文的研究结果同样印证了这一观点。此外, 南宁的草本层丰富度显著小于北海和桂林, 这可能与南宁桉树人工林相对较强的林下干扰有关。例如, 南宁地区除草剂的施用强度可能相对较高。从桂林、南宁到北海, 草本层的均匀度指数呈增加趋势, 其中桂林的均匀度指数显著低于南宁和北海, 与谢晋阳等<sup>[50]</sup>关于暖温带落叶阔叶林草本层 Pielou 均匀度指数随纬度变化的研究结果一致。本研究中, 土壤 TP 与草本层物种多样性表现为正相关, 即土壤 TP 越低则草本层物种多样性也相对较低, 这意味着灌木层与草本层植物间的竞争作用以及土壤 TP 的限制作用可能共同决定了草本层植物的多样性。研究表明, 土壤养分、郁闭度等是影响区域尺度林下物种分布的重要环境因子<sup>[42, 43]</sup>。我们推测, 桉树人工林灌木层与草本层植物对各类生物与非生物环境因子的适应能力和响应方式不尽相同, 从而影响了林下物种  $\alpha$  多样性的格局。

物种  $\beta$  多样性是不同群落间物种组成的相异性或物种沿环境梯度的更替速率, 植物群落相似性随距离的增加呈显著递减的距离衰减格局<sup>[52, 53]</sup>。桂林与南宁、北海草本层之间的 Jaccard 指数分别为 0.190 和 0.172, 表明桂林和北海草本层之间的物种相似性小于桂林和南宁, 即群落间地理距离相差越大, 物种差异越大。对于灌木层, 桂林和南宁、北海之间的 Jaccard 指数分别为 0.096 和 0.136, 表明桂林和南宁之间物种差异较大, 桂林和北海之间物种差异较小, 随着纬度的降低, 群落间纬度相差越大, 物种差异反而越小, 出现这种现象有可能源于样地间的生境差异<sup>[48]</sup>, 有研究认为, 在较大尺度上水热条件等对植物分布起决定性作用, 而较小尺度范围内则是许多环境因子的综合作用<sup>[54]</sup>。总的来看, 3 地间桉树人工林林下物种  $\beta$  多样性呈现一定规律性变化, 即空间距离越近物种组成越相似。例如, 南宁和北海间灌木层和草本层

物种均最为相似，而桂林与北海间草本层物种组成的差异最大。

#### 4.2 桉树人工林林下植物的谱系 $\alpha$ 和 $\beta$ 多样性及其影响因素

谱系  $\alpha$  多样性考虑了群落内种间的进化关系和分类等级，反映了物种在进化信息方面的多样性<sup>[55]</sup>。从桂林、南宁到北海，灌木层谱系  $\alpha$  多样性呈增加趋势，草本层表现出先降低后增加的趋势，但多未呈显著差异，该结果表明 3 地间较小的纬度差异并未明显改变桉树人工林林下植物的谱系多样性。环境过滤对群落中木本植物的组成往往起决定性作用，而草本植物的组成则由环境过滤和扩散限制共同制约<sup>[56]</sup>。桉树人工林灌木层与草本层的谱系  $\alpha$  多样性变化格局存在一定差异，这可能与不同生活型植物对环境响应方式以及生活史对策不同有关。有研究发现，坡向、坡度和坡位等地形因子在一定程度上会影响区域尺度的光照和水分，从而影响群落物种组成与分布<sup>[57, 58]</sup>。因此，坡度能在较大程度上影响桉树人工林灌木层的物种组成，并导致灌木层与草本层谱系  $\alpha$  多样性存在一定差异。本研究中，11 个环境因子能够分别解释灌木层和草本层植物多样性信息总变异中的 72.4% 和 49.7%，表明除这 11 个环境因子外，其他环境因素(如桉树的种植历史、人为干扰、温湿度、土壤微生物等)同样影响研究区灌木层和草本层的多样性格局。

谱系多样性可用来度量时空尺度上物种亲缘进化关系的变化，谱系距离指数越小，物种之间亲缘关系越近<sup>[31, 39]</sup>。本研究发现，草本层 MPD 表现出增加趋势，但均无显著差异，这与多数研究结果一致<sup>[31, 53]</sup>；灌木层 MPD、MNTD 以及草本层 MNTD 均表现出先增加后降低的单峰格局，这与太行山植物 MPD 随纬度增加而表现出先增后减的单峰格局一致<sup>[10]</sup>。本研究中，南宁灌木层的 MPD 和 MNTD 均大于桂林和北海，表明南宁地区桉树人工林林下灌木层群落的物种之间亲缘关系相对桂林和北海来说较远。RDA 分析结果可知，坡度和坡位与灌木层 MPD 呈负相关，而与草本层呈正相关，胸高断面积与草本层 MPD 呈负相关，胸高断面积、海拔、有机质与灌木层 MPD 呈正相关。说明上述环境因子均作用于桉树人工林林下植物的谱系  $\beta$  多样性格局，但灌木层和草本层的谱系格局对

环境因子的响应方式不同。

#### 参考文献：

- [1] Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW. The merging of community ecology and phylogenetic biology[J]. *Ecol Lett*, 2009, 12(7): 693–715.
- [2] 秦浩, 张殷波, 董刚, 张峰. 山西关帝山森林群落物种、谱系和功能多样性海拔格局[J]. 植物生态学报, 2019, 43(9): 762–773.  
Qin H, Zhang YB, Dong G, Zhang F. Altitudinal patterns of taxonomic, phylogenetic and functional diversity of forest communities in Mount Guandi, Shanxi, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, 43(9): 762–773.
- [3] Mittelbach GG, Schemske DW, Cornell HV, Allen AP, Brown JM, et al. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography [J]. *Ecol Lett*, 2007, 10(4): 315–331.
- [4] Paz A, Brown JL, Cordeiro CLO, Aguirre-santoro J, Assis C, et al. Environmental correlates of taxonomic and phylogenetic diversity in the Atlantic Forest [J]. *J Biogeogr*, 2021, 48(6): 1377–1391.
- [5] 李清河, 杨立文, 周金星. 北京九龙山植物群落物种多样性特征对比分析[J]. 应用生态学报, 2002, 13(9): 1065–1068.  
Li QH, Yang LW, Zhou JX. Comparative analysis on species diversity of hillclosed afforested plant community in Beijing Jiulong Mountain [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(9): 1065–1068.
- [6] Hamid M, Khuroo AA, Malik AH, Ahmad R, Singh CP. Elevation and aspect determine the differences in soil properties and plant species diversity on Himalayan mountain summits [J]. *Ecol Res*, 2021, 36(2): 340–352.
- [7] 姜晓燕, 高圣杰, 蒋燕, 田赟, 贾昕, 查天山. 毛乌素沙地植被不同恢复阶段植物群落物种多样性、功能多样性和系统发育多样性[J]. 生物多样性, 2022, 30(5): 21387.  
Jiang XY, Gao SJ, Jiang Y, Tian Y, Jia X, Zha TS. Species diversity, functional diversity, and phylogenetic diversity in plant communities at different phases of vegetation restoration in the Mu Us sandy grassland [J]. *Biodiversity Science*, 2022, 30(5): 21387.
- [8] Steur G, Ter Steege H, Verburg RW, Sabatier D, Molino JF, et al. Relationships between species richness and ecosystem services in Amazonian forests strongly influenced by biogeographical strata and forest types [J]. *Sci Rep*, 2022, 12(1): 5960.
- [9] Asbeck T, Großmann J, Paillet Y, Winiger N, Bauhus J. The use of tree-related microhabitats as forest biodiversity indicators and to guide integrated forest management [J]. *Curr For Rep*, 2021, 7(1): 59–68.

- [10] 贾鹏, 杜国祯. 生态学的多样性指数: 功能与系统发育[J]. 生命科学, 2014, 26(2): 153–157.
- Jia P, Du GZ. Measuring functional and phylogenetic diversity in community ecology [J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2014, 26(2): 153–157.
- [11] Swenson NG. *Phylogenetic Ecology: A History, Critique, and Remodeling* [M]. London: University of Chicago Press, 2019: 9–13.
- [12] 王月霞, 金毅, 吴初平, 翁东明, 叶立新, 等. 浙江省主要亚热带森林群落类型物种和谱系水平的 $\alpha$  和 $\beta$  多样性比较[J]. 生物多样性, 2016, 24(8): 863–874.
- Wang YX, Jin Y, Wu CP, Weng DM, Ye LX, et al. Taxonomic and phylogenetic  $\alpha$  and  $\beta$  diversities of major subtropical forest community types in Zhejiang Province [J]. *Biodiversity Science*, 2016, 24(8): 863–874.
- [13] Li XH, Sun H. Phylogenetic pattern of alpine plants along latitude and longitude in Hengduan Mountains Region[J]. *Plant Diversity*, 2017, 39(1): 37–43.
- [14] Qian H, Song JS. Latitudinal gradients of associations between beta and gamma diversity of trees in forest communities in the New World[J]. *J Plant Ecol*, 2013, 6(1): 12–18.
- [15] Qian H, Sandel B. Phylogenetic structure of regional angiosperm assemblages across latitudinal and climatic gradients in North America[J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2017, 26(11): 1258–1269.
- [16] 赵鸣飞, 薛峰, 王宇航, 王国义, 邢开雄, 等. 山西芦芽山针叶林草本层群落谱系结构与多样性的海拔格局[J]. 植物生态学报, 2017, 41(7): 707–715.
- Zhao MF, Xue F, Wang YH, Wang GY, Xing KX, et al. Phylogenetic structure and diversity of herbaceous communities in the conifer forests along an elevational gradient in Luya Mountain, Shanxi, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, 41(7): 707–715.
- [17] 李敏菲, 马煜成, 刘耘华, 盛建东, 程军回. 新疆草地群落谱系多样性变化特征及影响因素[J]. 生态学报, 2020, 40(7): 2285–2299.
- Li MF, Ma YC, Liu YH, Sheng JD, Cheng JH. Pattern and drivers of phylogenetic diversity in Xinjiang grassland [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(7): 2285–2299.
- [18] Zhang K, Zheng H, Chen FL, Ouyang ZY, Wang Y, et al. Changes in soil quality after converting *Pinus* to *Eucalyptus* plantations in southern China [J]. *Solid Earth*, 2015, 6(1): 115–123.
- Cook RL, Binkley D, Stape JL. *Eucalyptus* plantation effects on soil carbon after 20 years and three rotations in Brazil [J]. *Forest Ecol Manage*, 2016, 359: 92–98.
- [19] 温远光, 周晓果, 喻素芳, 朱宏光. 全球桉树人工林发展面临的困境与对策[J]. 广西科学, 2018, 25(2): 107–116.
- Wen YG, Zhou XG, Yu SF, Zhu HG. The Predicament and countermeasures of development of global *Eucalyptus* plantations [J]. *Guangxi Sciences*, 2018, 25(2): 107–116.
- [20] 黄国勤, 赵其国. 广西桉树种植的历史、现状、生态问题及应对策略[J]. 生态学报, 2014, 34(18): 5142–5152.
- Huang GQ, Zhao QG. The history, status quo, ecological problems and countermeasures of *Eucalyptus* plantations in Guangxi [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(18): 5142–5152.
- [21] 国家林业和草原局. 中国森林资源报告(2014–2018) [M]. 北京: 中国林业出版社, 2019: 86–92.
- [22] Wen YG, Ye D, Chen F, Liu SR, Liang HW. The changes of understory plant diversity in continuous cropping system of *Eucalyptus* plantations, South China [J]. *J Forest Res*, 2010, 15(4): 252–258.
- [23] Chu CJ, Mortimer PE, Wang HC, Wang YF, Liu XB, Yu SX. Allelopathic effects of *Eucalyptus* on native and introduced tree species [J]. *Forest Ecol Manage*, 2014, 323: 79–84.
- [24] He H, Song Q, Wang YF, Yu SX. Phytotoxic effects of volatile organic compounds in soil water taken from a *Eucalyptus urophylla* plantation [J]. *Plant Soil*, 2014, 377(1–2): 203–215.
- [25] Zhou XG, Zhu HG, Wen YG, Goodale UM, et al. Effects of understory management on trade-offs and synergies between biomass carbon stock, plant diversity and timber production in *Eucalyptus* plantations [J]. *Forest Ecol Manage*, 2018, 410: 164–173.
- [26] Wu JP, Liu ZF, Wang XL, Sun YX, Zhou LX, et al. Effects of understory removal and tree girdling on soil microbial community composition and litter decomposition in two *Eucalyptus* plantations in South China [J]. *Funct Ecol*, 2011, 25(4): 921–931.
- [27] 朱喜, 何志斌, 杜军, 杨军军, 陈龙飞. 林下植被组成和功能研究进展[J]. 世界林业研究, 2014, 27(5): 24–30.
- Zhu X, He ZB, Du J, Yang JJ, Chen LF. Function and composition of understory vegetation: recent advances and trends [J]. *World Forestry Research*, 2014, 27(5): 24–30.
- [28] 周润惠, 王敏, 李洁, 翟波, 王志宇, 等. 桉树人工林灌草层物种多样性和群落结构的动态特征[J]. 四川农业大学学报, 2020, 38(4): 430–438.
- Zhou RH, Wang M, Li J, Zhai B, Wang ZY, et al. Dynamic characteristics of species diversity and community structure in the shrub and herb layers of *Eucalyptus robusta* plantation [J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2020, 38(4): 430–438.
- [29] 李金金, 张健, 张阿娟, 吴娇, 张丹桔. 不同密度巨桉人工林林下植物多样性及根际土壤化感物质[J]. 应用生态学报, 2020, 31(7): 2175–2184.

- Li JJ, Zhang J, Zhang AJ, Wu J, Zhang DJ. Understory plant species diversity and allelochemicals in rhizosphere soils of *Eucalyptus grandis* plantations with different densities [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31 (7): 2175–2184.
- [31] 陈圣宾, 欧阳志云, 郑华, 肖懿, 徐卫华. 美洲森林群落 beta 多样性的纬度梯度性 [J]. 生态学报, 2011, 31 (5): 1334–1340.
- Chen SB, Ouyang ZY, Zheng H, Xaio Y, Xu WH. Latitudinal gradient in beta diversity of forest communities in America [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(5): 1334–1340.
- [32] 夏莹莹, 郝丙青, 江泽鹏, 刘凯, 毛子军. 广西油茶人工林林下植物多样性区域变化规律 [J]. 生态学报, 2020, 40 (10): 3507–3518.
- Xia YY, Hao BQ, Jiang ZP, Liu K, Mao ZJ. Variations of undergrowth species diversity on *Camellia oleifera* plantations in Guangxi [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40 (10): 3507–3518.
- [33] 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法 I  $\alpha$  多样性的测度方法(下) [J]. 生物多样性, 1994, 2(4): 231–239.
- [34] 马克平, 刘灿然, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法 II  $\beta$  多样性的测度方法 [J]. 生物多样性, 1995, 3(1): 38–43.
- [35] R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria[CP/OL]. 2015. <https://www.r-project.org/>
- [36] Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, et al. Vegan: community Ecology Package. R package version 2.4-0 [CP/OL]. 2016. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- [37] Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, et al. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments [J]. *Nature*, 2014, 506 (7486): 89–92.
- [38] Faith DP. Conservation evaluation and phylogenetic diversity [J]. *Biol Conserv*, 1992, 61(1): 1–10.
- [39] Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution [J]. *Bioinformatics*, 2008, 24 (18): 2098–2100.
- [40] Webb CO, Losos JB. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees [J]. *Am Nat*, 2000, 156(2): 145–155.
- [41] Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology [J]. *Bioinformatics*, 2010, 26 (11): 1463–1464.
- [42] 尤业明, 徐佳玉, 蔡道雄, 刘世荣, 朱宏光, 温远光. 广西凭祥不同年龄红椎林林下植物物种多样性及其环境解释 [J]. 生态学报, 2016, 36(1): 164–172.
- You YM, Xu JY, Cai DX, Liu SR, Zhu HG, Wen YG. Environmental factors affecting plant species diversity of understory plant communities in a *Castanopsis hystrix* plantation chronosequence in Pingxiang, Guangxi, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(1): 164–172.
- [43] 邱扬, 张金屯. DCCA 排序轴分类及其在关帝山八水沟植物群落生态梯度分析中的应用 [J]. 生态学报, 2000, 20(2): 199–206.
- Qiu Y, Zhang JT. The ordination axes clustering based on detrended canonical correspondence analysis ordination and its application to the analysis of the ecological gradients of plant communities [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(2): 199–206.
- [44] Legendre P.  $\beta$ -多样性的研究: 应用多元回归和典范分析研究生态方差的分解 [J]. 植物生态学报, 2007, 31 (5): 976–981.
- Legendre P. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2007, 31 (5): 976–981.
- [45] Ter Braak CJ, Smilauer P. Canoco Reference Manual and User's Guide: Software for Ordination, Version 5.0 [R]. Ithaca: Microcomputer Power, 2012.
- [46] Zheng SX, Shangguan ZP. Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China [J]. *Trees*, 2007, 21(3): 357–370.
- [47] Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis [J]. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2003, 34: 273–309.
- [48] 李林, 魏识广, 练据愉, 曹洪麟. 亚热带不同纬度植物群落物种多样性分布规律 [J]. 生态学报, 2020, 40 (4): 1249–1257.
- Li L, Wei SG, Lian JY, Cao HL. Distributional regularity of species diversity in plant community at different latitudes in subtropics [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40 (4): 1249–1257.
- [49] 彭杏冰, 胡刚, 胡聪, 陆绍暖, 黄侩侩, 等. 广西桉树人工林碳氮磷含量及其生态化学计量特征的纬度格局 [J]. 应用与环境生物学报, 2021, 27(5): 1194–1202.
- Peng XB, Hu G, Hu C, Lu SN, Huang KK, et al. Latitudinal pattern of carbon, nitrogen, and phosphorus contents and their ecological stoichiometry in *Eucalyptus* plantations in Guangxi, China [J]. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2021, 27(5): 1194–1202.
- [50] Le Roux X, Bariac T, Mariotti A. Spatial partitioning of the soil water resource between grass and shrub components in a West African humid savanna [J]. *Oecologia*, 1995, 104(2): 147–155.
- [51] 张文馨. 山东植物群落及其物种多样性分布格局与形成机制 [D]. 济南: 山东大学, 2016: 65–77.

- [52] Liu YN, Tang ZY, Fang JY. Contribution of environmental filtering and dispersal limitation to species turnover of temperate deciduous broad-leaved forests in China[J]. *Appl Veg Sci*, 2015, 18(1): 34–42.
- [53] Murphy SJ, Salpeter K, Comita LS. Higher  $\beta$ -diversity observed for herbs over woody plants is driven by stronger habitat filtering in a tropical understory [J]. *Ecology*, 2016, 97(8): 2074–2084.
- [54] 贺强, 崔保山, 赵欣胜, 付华龄, 廖晓琳. 黄河河口盐沼植被分布、多样性与土壤化学因子的相关关系[J]. 生态学报, 2009, 29(2): 676–687.  
He Q, Cui BS, Zhao XS, Fu HL, Liao XL. Relationships between salt marsh vegetation distribution/diversity and soil chemical factors in the Yellow River Estuary, China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(2): 676–687.
- [55] Cadotte MW, Davies TJ, Regetz J, Kembel SW, Cleland E, Oakley TH. Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history[J]. *Ecol Lett*, 2010, 13(1): 96–105.
- [56] Qian H, Hao ZQ, Zhang J. Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China[J]. *J Plant Ecol*, 2014, 7(2): 154–165.
- [57] 沈泽昊, 张新时, 金义兴. 地形对亚热带山地景观尺度植被格局影响的梯度分析[J]. 植物生态学报, 2000, 24(4): 430–435.  
Shen ZH, Zhang XS, Jin YX. Gradient analysis of the influence of mountain topography on vegetation pattern[J]. *Acta Phytogeographica Sinica*, 2000, 24(4): 430–435.
- [58] 刘秋锋, 康慕谊, 刘全儒. 中条山混沟地区森林乔木种的数量分类与环境解释[J]. 植物生态学报, 2006, 30(3): 383–391.  
Liu QF, Kang MY, Liu QR. Quantitative classification and environmental interpretation of forest tree species in Hungou, Zhongtiao mountain [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(3): 383–391.

(责任编辑: 周媛)