

doi:10.11707/j.1001-7488.20211015

太白山次生锐齿栎林地上生物量影响因素^{*}

庞荣荣¹ 彭洁莹¹ 闫 琰^{1,2}

(1. 西北农林科技大学林学院 杨凌 712100; 2. 陕西秦岭森林生态系统国家野外科学观测研究站 杨凌 712100)

摘 要: 【目的】分析和比较物种多样性(物种丰富度、物种 Shannon-Wiener 指数和物种均匀度)、结构多样性(胸径 Shannon-Wiener 指数、胸径均匀度、胸径变异系数和胸径基尼系数)以及环境因素对秦岭太白山北坡锐齿栎林地上生物量的影响,为促进秦岭生物多样性保护和森林生态系统功能协调发展提供理论依据。【方法】以秦岭太白山北坡锐齿栎林为对象,基于 1.5 hm² 固定监测样地中所有胸径 ≥ 1 cm 木本植物调查数据,利用多元线性回归分析物种多样性和结构多样性与地上生物量的相关性。通过构建结构方程模型并结合环境因素,比较物种多样性和结构多样性对地上生物量的作用效应。【结果】线性回归模型和结构方程模型的分析结果均显示:表示物种多样性的 3 个指标与地上生物量均无显著相关性,表示结构多样性的指标中,只有胸径均匀度与地上生物量呈显著负相关性,但胸径均匀度对地上生物量变异的解释能力却很低。环境因子对地上生物量的影响同时存在直接和间接效应,但直接效应起到主要作用。【结论】群落结构是影响太白山锐齿栎林地上生物量的重要因素;但结构多样性对地上生物量的作用效应是抑制而非促进,说明增加群落结构的复杂性反而不利于地上生物量的累积。环境因素直接影响地上生物量,但对物种多样性和结构多样性与地上生物量的关系无显著影响。本研究证实了群落结构对森林地上生物量的重要性,但这并不能说明群落结构是影响太白山次生锐齿栎林地上生物量的主导因素。

关键词: 锐齿栎林; 物种多样性; 群落结构; 地上生物量

中图分类号: S718.5

文献标识码: A

文章编号: 1001-7488(2021)10-0157-09

Factors Influencing Aboveground Biomass in the Secondary Forest of *Quercus aliena* var. *acutiserrata* in Taibai Mountain

Pang Rongrong¹ Peng Jieying¹ Yan Yan^{1,2}

(1. College of Forestry, Northwest A&F University Yangling 712100;

2. Qinling National Forest Ecosystem Research Station, Shaanxi Province Yangling 712100)

Abstract: 【Objective】The impacts of species diversity (species richness, species Shannon-Wiener index and species evenness), structure diversity (DBH Shannon-Wiener index, DBH evenness, coefficient of DBH variation, and DBH gini index) and environmental factors on aboveground biomass of the forests of *Quercus aliena* var. *acutiserrata* in the north slope of Taibai Mountain of Qinling Mountains were investigated to provide a theoretical basis for biodiversity conservation and harmonization of forest ecosystem functions. 【Method】*Q. aliena* var. *acutiserrata* forests in the north slope of Taibai mountain of Qinling Mountains were studied. The effects of species diversity and structural diversity on the aboveground biomass were analyzed based on inventory data (diameter at breast height ≥ 1 cm) and environmental factors in the permanent observation plots (100 m×150 m). The correlation between species diversity and aboveground biomass was determined by multivariate regression. Coupling with environmental factors, the structural equation modeling was conducted to compare the effects of species diversity and structural diversity on aboveground biomass. 【Result】The linear regression and structural equation modeling showed no significant correlation between the 3 indices of species diversity with the aboveground biomass. Among the structure diversity indices, a significant negative correlation was obtained between DBH pielou and aboveground biomass. However, a low percentage of aboveground biomass variation can be explained by the diameter pielou. Environmental factors had direct and indirect effects on aboveground biomass, while direct effects were more prominent. 【Conclusion】Community structure was an important factor for the aboveground biomass of *Q. aliena*

收稿日期: 2020-05-20; 修回日期: 2021-09-16。

基金项目: 国家自然科学基金青年项目(31700380); 中央高校基本科研业务费专项(2452016139)。

* 闫琰为通讯作者。

var. *acutiserrata* forests. However, structural diversity was an inhibiting factor rather than promoting factor on aboveground biomass, indicating that the increased complexity of community structure did not benefit the accumulation of aboveground biomass. Environmental factors directly affected aboveground biomass; however, no significant effect was found on the correlations of aboveground biomass with species diversity or structure diversity. Although the importance of community structure to the aboveground biomass was proved in this study, community structure may not be the dominant factor for aboveground biomass of *Q. aliena* var. *acutiserrata* forests.

Key words: *Quercus aliena* var. *acutiserrata* forests; species diversity; community structure; aboveground biomass

森林生态系统功能对维持全球生态平衡和人类生存发展具有不可替代的作用,但由于人类的过度采伐和不合理利用,导致森林生物多样性降低和生态系统功能衰退日益严重。在过去几十年里,生态学家已逐渐意识到生物多样性与生态系统功能有着密切联系(Grime, 1997; Loreau *et al.*, 2001)。尽管近年来国内外学者也就生物多样性与森林生态系统功能关系开展了大量研究,但二者关系的表现模式(Wu *et al.*, 2015; Liang *et al.*, 2016; Zhang *et al.*, 2016)及其内在形成机制还存在巨大争议(Cavanaugh *et al.*, 2014; Lasky *et al.*, 2014; Ratcliffe *et al.*, 2017)。作为评价森林生态系统功能中生产力和固碳能力的重要指标(贺鹏等, 2013),森林地上生物量是森林生态系统发挥其生态功能的物质基础(韩宗涛等, 2018)。研究生物多样性与森林地上生物量的关系,对进一步理解森林生态系统功能恢复和维持机制具有重要意义。

物种多样性是衡量生态系统恢复效果的最重要指标,大量研究表明物种多样性对森林生态系统功能具有促进作用(Zhang *et al.*, 2012; Liang *et al.*, 2016; Huang *et al.*, 2018)。生态位互补效应一直被认为是解释上述结果的主要机制(Loreau *et al.*, 2001)。该理论认为种间促进作用或不同物种由于生态位分化,会导致群落水平的资源利用更加充分,群落生产力提高,进而使得物种多样性与地上生物量正相关(Bertness *et al.*, 1994; Tilman *et al.*, 1997, 2001; Fox, 2003)。但在自然生态系统中,物种多样性并不是独立的变量,而是随着一些影响因素而变化的,当这些因素同时影响物种多样性和地上生物量时,会导致二者之间表现出虚假关系(Wardle, 2001)。

有学者认为,物种多样性与生产力关系的强度和方向强烈依赖于环境条件(Diaz *et al.*, 2001; Fridley, 2002; Zhang *et al.*, 2017)。这一假说在Fridley(2003)研究中得到了很好的验证,他发现充足的光照和土壤肥力会促进植物多样性和生产力的正关系,认为可获性资源的增加促进了生态位互补

效应,从而提高了物种多样性,而物种多样性反过来又促进生产力,进而增加了地上生物量累积。然而,加拿大东部森林中物种多样性和生产力关系却随着生境适宜度的增加依次呈正相关、平缓、再到负相关的格局(Paquette *et al.*, 2011),这可能因为在高生产力水平的梯度中,驱动物种多样性与生产力关系的生态学过程是竞争排除而不是生态位互补,即优势种的竞争作用抑制了其他物种对资源的利用,使得物种多样性随生产力的增加而降低。

结构多样性反映了林木个体大小,在空间分布上的异质性(Pach *et al.*, 2014)。这种异质性一方面是由组成群落的不同物种间的固有差异所导致的,另一面则是群落内部种内和种间竞争的结果。研究表明,森林地上生物量关系也可能与群落结构有关(Hardiman *et al.*, 2011; Fahey *et al.*, 2015)。甚至有研究认为与物种多样性相比,群落结构是影响森林地上生物量的主导因素(Ali *et al.*, 2016; Dănescu *et al.*, 2016)。较高的物种多样性会导致群落结构的异质性增加,而复杂的林分结构又会提高群落对资源的捕获与利用效率,进而直接或间接地增加地上生物积累(Yachi *et al.*, 2007; 谭珊珊等, 2017)。另一方面,群落结构是个体间不对称竞争的直观反应,不同物种或个体对环境的响应存在差异,所以当周围环境发生变化时,物种组成及其种间关系都会发生改变(Hooper *et al.*, 2005)。压力梯度假说认为当环境适宜度高、胁迫程度小的时候,群落的组成和结构更为复杂,种间竞争作用更显著,物种多样性与地上生物量负相关;反之,当环境适宜度底、胁迫程度大时,群落的组成和结构相对简单,种间促进作用更显著,物种多样性与地上生物量正相关(Bertness *et al.*, 1994; Chase *et al.*, 2002)。

综上所述,剥离环境因素,单独探讨物种多样性或结构多样性对森林地上生物量的直接影响,其研究结果往往存在片面性。因此,在生物多样性与森林地上生物量关系的研究中,需将环境因素纳入到二者相互作用的理论框架中进行度量,来综合分析物种多样性和结构多样性对森林地上生物量的相对

贡献 (Grace *et al.*, 2016; 谭凌照等, 2017; 谭珊珊等, 2017)。

秦岭森林生态系统在我国南北方气候调节和水热循环中具有至关重要的地位。近年来随着人类活动导致的生物多样性降低, 秦岭森林生态系统功能也面临着诸多威胁。锐齿栎 (*Quercus aliena* var. *acutiserrata*) 林是秦岭北坡地带性植物群落类型, 20 世纪 50—70 年代, 由于人类过度采伐和开垦使大量原始锐齿栎林退化演变为次生群落。本研究分析和比较物种多样性 (物种丰富度、物种 Shannon-Wiener 指数和物种均匀度)、结构多样性 (胸径 Shannon-Wiener 指数、胸径均匀度、胸径变异系数和胸径基尼系数) 以及环境因素对秦岭太白山北坡锐齿栎林地上生物量的影响, 以期为促进秦岭生物多样性保护和森林生态系统功能协调发展提供理论依据。

1 研究区概况

研究区位于陕西省太白山国家级自然保护区北坡蒿坪站内 (107°41'23"—107°51'40"E, 33°49'31"—34°08'11"N), 属暖温带大陆性季风气候, 夏季高温多雨, 冬季寒冷干燥, 年降水量 694.2 mm, 年均气温 13 ℃。该地区自下向上依次形成了由落叶阔叶林向针阔混交林、针叶林、高山灌丛草甸过渡的典型垂直带谱。其中, 锐齿栎林带分布在海拔 1 150~1 900 m, 土壤为森林棕壤土。该林分中主要木本植物有锐齿栎、青榨槭 (*Acer davidii*)、水榆花楸 (*Sorbus*

alnifolia)、四照花 (*Cornus kousa*)、三桠乌药 (*Lindera obtusiloba*)、山梅花 (*Philadelphus incanus*) 和华榛 (*Corylus chinensis*) 等。

2 研究方法

2.1 样地建立

2016 年, 在太白山北坡建立了 1 块 100 m × 150 m 的锐齿栎次生林固定监测样地 (107°41'49"E, 34°04'63"N), 海拔 1 365.01~1 448.17 m, 平均坡度 36.46°。该林分于 20 世纪 60 年代受到皆伐, 禁伐后植被恢复良好, 锐齿栎以萌生更新为主。

2.2 植被调查

2017 年夏季, 对样地内胸径 (DBH) ≥ 1 cm 的所有木本植物进行调查。对每棵植株的种类进行鉴定并挂牌标记, 测量并记录其胸径、冠幅、坐标等。样地中共监测到 DBH ≥ 1 cm 的木本植物 2 839 株, 隶属于 29 科 45 属 65 种, 重要值排名前 5 位的物种依次为锐齿栎、水榆花楸、青榨槭、四照花和山梅花。

2.3 环境因子测定

将样地划分为 20 m × 20 m 的连续样方, 用全站仪测定并计算各个样方的海拔、坡度和凸凹度 (尉文等, 2019)。并在各样方顶点处采集表层 (0~10 cm) 土样 500 g, 测定土壤养分含量和 pH 值。各样方的土壤养分含量为该样方 4 个顶点处土壤养分含量的均值。样方环境因子数据见表 1。

表 1 样方环境因子数据

Tab.1 Environmental factors of quadrats

环境因子 Environmental factors	均值 Mean	范围 Range	标准差 Standard deviation
土壤 pH Soil pH	5.874	4.530~7.035	0.599
土壤全磷含量 Soil total phosphorus content/(g·kg ⁻¹)	0.427	0.235~0.761	0.110
土壤全钾含量 Soil total potassium content/(g·kg ⁻¹)	18.948	15.612~26.823	2.945
土壤全氮含量 Soil total nitrogen content/(g·kg ⁻¹)	4.246	2.133~6.231	0.994
土壤速效钾含量 Soil available potassium content/(mg·kg ⁻¹)	233.138	144.600~327.200	60.029
土壤速效磷含量 Soil available phosphorus content/(mg·kg ⁻¹)	16.651	10.650~20.925	2.707
土壤碱解氮含量 Soil alkali hydrolyzes nitrogen content/(mg·kg ⁻¹)	238.460	143.010~314.510	41.163
土壤有机质含量 Soil organic carbon content/(g·kg ⁻¹)	80.706	47.184~111.248	16.229
样方海拔 Quadrat elevation /m	1 404.749	1 369.242~1 439.481	20.038
地表凹凸度 Intensive degree	1.271	-3.488~8.122	2.893
坡度 Slope/(°)	36.459	12.838~57.322	10.321

2.4 数据处理

本研究选用物种丰富度 S 、Shannon-Wiener 指数 (H_s)、Pielou 均匀度 E_s 指数来代表各样方的物种多样性。

同时, 由于林分结构与林木个体大小如胸径、树高、冠幅等密切相关 (Buongiorno *et al.*, 1994), 而与其

他指标相比, 胸径在森林调查中测量难度低、精度高, 且与树高和冠幅有较强的相关性 (Fahey *et al.*, 2015), 因此, 越来越多的研究开始使用基于胸径测量值计算的多样性指数和变异指数来表示结构多样性 (谭凌照等, 2017; 谭珊珊等, 2017)。在本研究以 1 cm 为间隔将胸径划分为不同等级, 根据各样方内的胸径

等级数和不同等级的个体数,计算胸径 Shannon-Wiener 指数 (H_d) 和 Pielou 均匀度 (E_d) (Dănescu *et al.*, 2016),同时计算胸径变异系数 (V_d) 和基尼系数 (G_d) 来代表各样方的结构多样性(表 2)。

采用国家林业行业标准 (LY/T2658-2016) (国家林业局, 2017) 计算样地内所有锐齿栎的地上生物量,其余树种生物量的计算参照周国逸等 (2018) 生物量模型计算(表 3)。

表 2 物种多样性和结构多样性指数计算公式及结果^①

Tab.2 Formulas and results for species diversity indexes and structure diversity indexes			
指数 Index	计算公式 Formula	均值 Mean	范围 Rang
物种丰富度 Species richness (S)	$S = N_s$	13.310	5.000~17.000
物种香农威纳指数 Species Shannon-Wiener index (H_s)	$H_s = - \sum_{i=1}^{N_s} \frac{n_i}{N} \times \ln \left(\frac{n_i}{N} \right)$	2.151	1.112~2.551
物种均匀度 Species Pielou (E_s)	$E_s = H_s / \ln(N_s)$	0.836	0.691~0.931
胸径香农威纳指数 DBH Shannon-Wiener index (H_d)	$H_d = - \sum_{j=1}^{N_d} \frac{n_j}{N_d} \times \ln \left(\frac{n_j}{N_d} \right)$	2.479	1.802~2.875
胸径均匀度 DBH Pielou (E_d)	$E_d = H_d / \ln(N_d)$	0.801	0.585~0.940
胸径变异系数 Coefficient of DBH variation (V_d)	$V_d = 100\% \times \frac{\sqrt{\frac{1}{N} (\text{DBH}_m - \mu)^2}}{\mu}$	116.131	87.426~171.505
胸径基尼系数 DBH Gini index (G_d)	$G_d = \frac{\sum_{m=2}^N (2 \times m - N - 1) \times \text{BA}_m}{\sum_{m=2}^N (N - 1) \times \text{BA}_m}$	0.820	0.697~0.916

① N_s : 样方内的物种总数 Total number of species in a quadrat; n_i : 样方中第 i 个物种的总数量 Total number of the i^{th} species; N : 样方中乔木的总株数 Total number of trees in the quadrat; n_j : 第 j 个胸径级的个体数 Individual number of the j^{th} DBH class; DBH_m : 样方中第 m 个乔木的胸径 DBH of the m^{th} tree in the quadrat; μ : 样方中所有乔木胸径平均值 Mean DBH of all trees in the quadrat; N_d : 为样方内胸径的等级数量 Number of DBH class in the quadrat; BA_m : 样方中按胸径大小排序, 第 m 个乔木的胸高断面面积 Sectional area at breast height of the m^{th} tree (ascending order by DBH) in the quadrat.

表 3 不同树种生物量模型^①

Tab.3 Biomass models of different tree species

树种 (组) Tree species (group)	生物量模型 Biomass models
锐齿栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acutiserrata</i>	$W_T = 0.094\text{DBH}^{2.546} (\text{DBH} \geq 5 \text{ cm}); W_T = 0.205\text{DBH}^{2.062} (\text{DBH} < 5 \text{ cm})$
油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	$W_S = 0.145\text{DBH}^{2.158}; W_B = 0.067\text{DBH}^{1.978}; W_L = 0.060\text{DBH}^{1.933}$
华山松 <i>Pinus armandii</i>	$W_S = 0.079\text{DBH}^{2.282}; W_B = 0.027\text{DBH}^{2.366}; W_L = 0.005\text{DBH}^{2.554}$
	$W_S = 0.114\text{DBH}^{2.154}; W_B = 0.014\text{DBH}^{2.538}; W_L = 0.016\text{DBH}^{2.065} (\text{DBH} < 10 \text{ cm})$
其他树种 Other species	$W_S = 0.103\text{DBH}^{2.199}; W_B = 0.013\text{DBH}^{2.557}; W_L = 0.016\text{DBH}^{2.070} (10 \text{ cm} \leq \text{DBH} \leq 20 \text{ cm})$
	$W_S = 0.095\text{DBH}^{2.225}; W_B = 0.013\text{DBH}^{2.570}; W_L = 0.015\text{DBH}^{2.076} (\text{DBH} > 20 \text{ cm})$

① W_T : 地上生物量 Aboveground biomass; W_S : 树干生物量 Trunk biomass; W_B : 树枝生物量 Branch biomass; W_L : 树叶生物量 Leaf biomass; DBH: 胸径 Diameter at breast height.

以地上生物量为响应变量,物种多样性指数和结构多样性指数为解释变量,构建线性回归模型:

$$\text{AGB} = a_0 + a_1 D_i + a_2 D_j + \varepsilon$$

式中: AGB 为样方地上生物量; D_i 为物种多样性指数 (物种丰富度、Shannon-wiener 指数、Pielou 均匀度指数); D_j 为结构多样性指数 (胸径 Shannon-Wiener 指数、胸径均匀度、胸径变异系数和胸径基尼系数); a_0 为截距; a_1 、 a_2 分别为物种多样性和结构多样性指标相应的解释变量的系数; ε 为随机误差。

在解释变量中,3 个表示物种多样性的指数和 4

个表示结构多样性的指数依次两两组合,共组成 12 个分别包含不同物种多样性和结构多样性指数的模型。根据物种多样性指数和结构多样性指数与地上生物量相关系数的显著性和 AIC 值筛选最优模型。在进行数据分析前,用 Z-score 方法对数据进行标准化处理,利用方差膨胀因子 (VIF) 对标准化的解释变量进行共线性检验,当 $VIF < 10$ 时变量间没有共线性 (Fox, 2015),本研究结果表明所有解释变量间无共线性。

根据最优模型中的物种多样性指数和结构多样

性指数与地上生物量构建结构方程模型,并探索环境变量对物种多样性、结构多样性及地上生物量的影响。由于环境变量较多,因此依据环境变量与物种多样性、群落结构以及地上生物量的相关性筛选变量,并将筛选的环境变量分别加入到结构方程模型中,用拟合优度指数 (comparative fitness index, CFI) 和标准化残差均方根 (standardized root mean square residual, SRMR) 检验模型的适配度,确定最佳模型。当 CFI 大于 0.90 时表示适配度良好,而 CFI 越接近 1 表示模型的适配度越好,SRMR 小于 0.08 代表模型可接受 (Hu *et al.*, 1999)。

3 结果与分析

通过构建物种多样性和结构多样性与地上生物

量之间的多元线性回归模型,对比了不同指数对地上生物量的影响。结果显示,以物种均匀度和胸径均匀度作为解释变量的回归模型拟合效果最好 (表 4, AIC = 100.252),且胸径均匀度与地上生物量显著负相关性 (表 4) ($P < 0.05$),表明群落个体的胸径在不同径级间分布越均匀,群落地上生物量越低。而结构多样性指标中胸径 Shannon-Wiener 指数、胸径变异系数、胸径基尼系数和表示物种多样性的 3 个指标均与地上生物量无显著相关关系 (表 4)。在回归模型中,胸径均匀度与地上生物量具有显著负相关性,但胸径均匀度对地上生物量变异的解释能力却很低 (表 4) ($R^2 = 0.161$),表明群落结构并不是影响地上生物量的主导因素。

表 4 物种多样性和结构多样性指数与地上生物量构成的线性回归模型评价^①

Tab.4 Evaluation of linear regression model of aboveground biomass with species diversity and community structure indexes

解释变量 Explanatory variables	a_1	a_2	R^2	AIC
$S+H_d$	0.141	0.171	0.043	104.833
H_S+H_d	-0.008	0.155	0.024	105.539
E_S+H_d	-0.254	0.191	0.087	103.199
$S+E_d$	0.023	-0.364 *	0.137	101.291
H_S+E_d	-0.034	-0.373 *	0.138	101.129
E_S+E_d	-0.158	-0.338 *	0.161	100.252
$S+V_d$	0.074	0.195	0.050	104.577
H_S+V_d	-0.028	0.216	0.046	104.738
E_S+V_d	-0.209	0.193	0.088	103.153
$S+G_d$	0.155	-0.220	0.062	104.160
H_S+G_d	0.016	-0.198	0.039	105.013
E_S+G_d	-0.214	-0.180	0.084	103.324

① *: $P < 0.05$.

分别用物种均匀度和胸径均匀度表示物种多样性和结构多样性构建结构方程模型,检验环境变量与物种均匀度、胸径均匀度和地上生物量的相关性后发现,碱解氮含量、有机质含量、地表凹凸度、坡度

与地上生物量、物种均匀度和胸径均匀度均相关不显著 (表 5)。因此,选择 pH 值、全氮含量、全磷含量、全钾含量、速效磷含量、速效钾含量和海拔作为环境变量逐个加入到结构方程模型中。

表 5 环境变量相关性检验^①

Tab.5 Correlation analysis of the environmental factors

环境变量 Environment variables	物种均匀度 Species Pielou	胸径均匀度 DBH Pielou	地上生物量 Aboveground biomass
土壤 pH Soil pH	0.208	0.098	-0.616 **
土壤全磷含量 Soil total phosphorus content	0.219	0.184	-0.501 **
土壤全钾含量 Soil total potassium content	0.288	-0.383 *	-0.657 **
土壤全氮含量 Soil total nitrogen content	0.057	-0.125	-0.434 **
土壤速效钾含量 Available potassium content	0.263	-0.396 *	-0.493 **
土壤速效磷含量 Available phosphorus content	0.215	0.004	-0.502 **
土壤碱解氮含量 Alkali hydrolyzes nitrogen content	-0.093	-0.271	-0.186
土壤有机质含量 Organic carbon content	-0.077	-0.268	-0.321
样方海拔 Quadrat elevation content	-0.126	-0.175	-0.433 **
地表凹凸度 Intensive degree	0.159	0.220	-0.081
坡度 Slope	0.307	0.294	-0.290

① *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

最优结构方程模型 (CFI = 0.921; SRMR = 0.069) 结果 (图 1) 显示: 当结合环境因子分析物种多样性和结构多样性对地上生物量的影响时, 物种均匀度与地上生物量的关系不显著, 路径系数为 0.045; 胸径均匀度对地上生物量的影响显著, 路径

系数为-0.314; 同时, 物种均匀度与胸径均匀度的关系不显著, 路径系数为-0.195。环境因子对地上生物量的影响极显著, 路径系数为-0.599; 而对物种多样性、胸径均匀度的影响都不显著, 路径系数分别为 0.198 和 0.04。

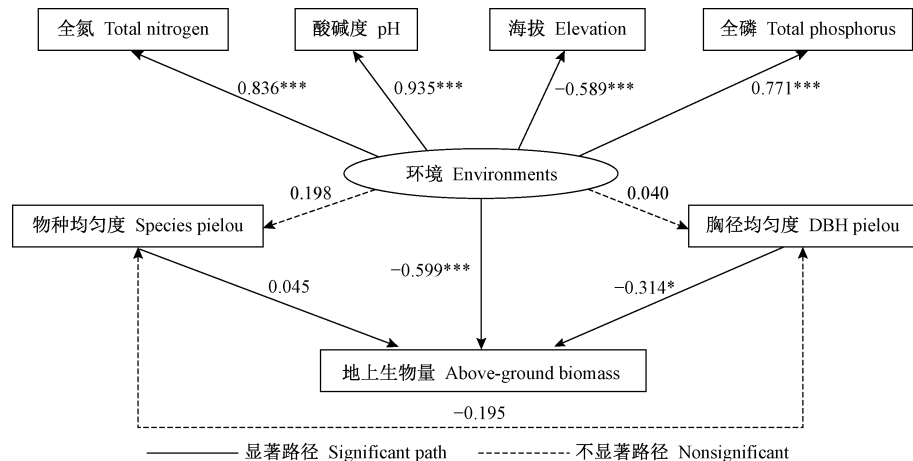


图 1 地上生物量与其影响因素的结构方程模型 (* : $P<0.05$; *** : $P<0.001$)

Fig. 1 Structural equation model of aboveground biomass and its influencing factors(* : $P<0.05$; *** : $P<0.001$)

分析最优模型中物种多样性、结构多样性和环境因子对地上生物量的影响效应后发现 (表 6), 环境因子对地上生物量的影响同时存在直接 (-0.599) 和间接效应 (-0.034), 但直接效应的作

用更强。而胸径均匀度对地上生物量的影响仅存在直接负效应 (-0.314)。物种均匀度对地上生物量的影响也同时存在直接 (-0.045) 和间接效应 (-0.061), 但其影响强度很低。

表 6 最优结构方程模型中环境、物种均匀度和胸径均匀度对地上生物量的标准化影响效应

Tab.6 Standardized effects of environmental factors, species Pielou and DBH Pielou on aboveground biomass in the optimal structural equation model

影响因子 Predictor	直接效应 Direct effect	间接效应 Indirect effect	总效应 Total Effect
环境因子 Environmental factor	-0.599	-0.034	-0.633
物种均匀度 Species Pielou	-0.045	-0.061	-0.106
胸径均匀度 DBH Pielou	-0.314	-	-0.314

综上, 太白山次生锐齿栎林中, 物种多样性与地上生物量无显著相关性 (图 1) ($P=0.731$), 结构多样性与地上生物量显著负相关 (图 1) ($P=0.013$)。环境因子对地上生物量的影响同时存在直接和间接效应, 但直接效应的作用更强 (表 6)。

4 讨论

本研究通过多元线性回归和结构方程模型分析, 结合环境因子探索了太白山锐齿栎林物种多样性和结构多样性与地上生物量的关系。结果表明: 表示物种多样性的 3 个指标与地上生物量均无显著相关性; 表示结构多样性的指标中, 只有胸径均匀度与地上生物量呈显著负相关性 ($P=0.031$), 但胸径均匀度对地上生物量变异的解释能力却很低; 环境因子对地上生物量的影响同时存在直接和间接效

应, 但直接效应起主要作用。根据生态位互补效应假说, 由种间促进和生态位分化驱动的物种多样性与地上生物量的正相关关系已在全球森林群落中得到了很好的证实 (Tilman *et al.*, 1997; Fox, 2003; Liang *et al.*, 2016; Xu *et al.*, 2019)。本研究未发现物种多样性与群落地上生物量有显著关系 ($P=0.731$), 这可能是由于竞争排除作用 (Grime, 1973)。Grace 等 (2016) 认为群落中高生物量的个体在生长过程中会排斥竞争能力较弱的个体。这种非对称性竞争会导致群落地上生物量增加的同时, 幼小的个体密度下降, 从而降低了物种多样性 (谭珊珊等, 2017; Fraser *et al.*, 2015)。也有研究表明, 高生产力的物种占优势也会引起物种多样性对地上生物量的正效应减弱 (Tobner *et al.*, 2016; Prado-Junior *et al.*, 2016)。另一方面, Zhang 等 (2011) 和

车盈等(2019)认为物种多样性与地上生物量关系会随取样尺度而变化。因此,群落在特定尺度下表现出的物种多样性与地上生物量的非显著相关关系,可能是生态互补效应和种间竞争作用相互抵消的结果。

大量研究证实,结构多样性比物种多样性对群落地上生物量有更强的作用(Dănescu *et al.*, 2016; 谭珊珊等, 2017)。如谭凌照等(2017)在温带阔叶红松林的研究中证实,群落结构对生产力的作用比物种多样性更大; Ali 等(2016)在亚热带次生林的研究中发现,与物种多样性相比,群落结构是地上碳储量的主要决定因素。但上述研究都一致认为,群落结构复杂对地上生物量具有促进作用。群落结构越复杂,生态位互补效应越强,林木对光照等资源的利用效率越高,因此,地上生物量也越大(Ishii *et al.*, 2004; Gough *et al.*, 2010; Hardiman *et al.*, 2013)。如康昕等(2016)研究认为,在郁闭度较小的群落中,提高林木在树高和胸径上的个体差异可以促进地上生物量增加。此外,较高的群落结构异质性能够有效降低由竞争作用引起的林木个体生长被抑制的现象发生。本研究也证实了群落结构对地上生物量有显著作用($P=0.013$),但与以往大多数研究结果相反,其作用是抑制而非促进。Liang 等(2016)和 Ryan 等(2010)认为,虽然复杂的林分结构能够增加林冠对光照的捕捉,但林冠中上部的收益可能是以林冠下个体的建植率降低和死亡率提高为代价的。而本研究的锐齿栎林为落叶阔叶林,且建群种锐齿栎是喜光树种,在郁闭的林冠下,幼树的生长和更新都受到抑制,因而使群落结构与地上生物量表现出负相关($P=0.013$)关系。但也有研究认为,如指标选取、观测周期等研究方法的差异也会导致群落结构与地上生物量关系发生变化(Dănescu *et al.*, 2016)。此外,本研究还发现,尽管结构多样性与地上生物量呈显著负相关($P=0.013$),但其对地上生物量变异的解释能力却很低,说明在太白山次生锐齿栎林中,群落结构是影响地上生物量的重要因素但非主导因素。

生物多样性与生物量的关系,受各种非生物因子的制约(王轶夫, 2013; 谭凌照等, 2017; 吴兆飞等, 2019),且大多是通过影响物种多样性或群落结构间接产生。如 Fridley (2002) 和吴初平等(2018)研究发现,当土壤资源有效性高时,物种丰富度与生物量正相关,而土壤资源有效性低时,物种丰富度与生物量无显著相关性。而本研究结果显示,环境因素对物种多样性和群落结构无影响,但对地上生

物量有直接负作用。Ali 等(2017)在亚热带森林中也发现了土壤养分与地上生物量极显著负相关($P<0.001$),且不同土壤环境条件下地上生物量存在显著差异,这与本研究结果一致。这可能是由于土壤营养不均衡(Prado-Junior *et al.*, 2016),或土壤养分有效性的增加加剧了个体间的竞争,从而导致更高的死亡率或生长抑制(Russo *et al.*, 2005; Ferry *et al.*, 2010),使生物量随着土壤养分的增加而降低。

5 结论

在秦岭太白山北坡次生锐齿栎林中,影响地上生物量的主要因素为群落结构和环境,但结构多样性对地上生物量的作用效应是抑制而非促进,说明增加群落结构的复杂性反而不利于地上生物量的累积。环境因素直接影响地上生物量,但对物种多样性和结构多样性与地上生物量的关系无显著影响。本研究证实了群落结构对森林地上生物量的重要性,但这并不能说明群落结构是影响太白山次生锐齿栎林生物量的主导因素。在未来的研究中,还应进一步考虑林分起源、谱系多样性和功能多样性对地上生物量的影响。

参 考 文 献

- 车 盈, 金光泽. 2019. 物种多样性和系统发育多样性对阔叶红松林生产力的影响. 应用生态学报, 30(7): 2241–2248.
- (Che Y, Jin G Z. 2019. Effects of species diversity and phylogenetic diversity on productivity of a mixed broadleaved-Korea pine forest. Chinese Journal of Applied Ecology, 30(7): 2241–2248. [in Chinese])
- 国家林业局. 2017. 立木生物量模型及碳计量参数——栎树. 北京: 中国标准出版社.
- (State Forestry Administration. 2017. Tree biomass models and related parameters to carbon accounting for *Quercus*. Beijing: Standards Press of China. [in Chinese])
- 韩宗涛, 江 洪, 王 威, 等. 2018. 基于多源遥感的森林地上生物量 KNN-FIFS 估测. 林业科学, 54(9): 70–79.
- (Han Z T, Hong J, Wang W, *et al.* 2018. Forest above-ground biomass estimation using KNN-FIFS method based on multi-source remote sensing data. Scientia Silvae Sinicae, 54(9): 70–79. [in Chinese])
- 贺 鹏, 张会儒, 雷相东, 等. 2013. 基于地统计学的森林地上生物量估计. 林业科学, 49(5): 101–109.
- (He P, Zhang H R, Lei X D, *et al.* 2013. Estimation of forest above-ground biomass based on geostatistics. Scientia Silvae Sinicae, 49(5): 101–109. [in Chinese])
- 康 昕, 王笑梅, 侯嫦英, 等. 2016. 林木个体大小差异对群落地上生物量及物种多样性的影响. 生态学杂志, 35(9): 2286–2292.
- (Kang X, Wang X M, Hou C Y, *et al.* 2016. Effect of size inequality on

- aboveground biomass and species diversity of plant communities. Chinese Journal of Ecology, 35(9): 2286–2292. [in Chinese])
- 谭凌照, 范春雨, 范秀华. 2017. 吉林蛟河阔叶红松林木本植物物种多样性及群落结构与生产力的关系. 植物生态学报, 41(11): 1149–1156.
- (Tan L Z, Fan C Y, Fan X H. 2017. Relationships between species diversity or community structure and productivity of woody-plants in a broad-leaved Korean pine forest in Jiaohe, Jilin, China. Chinese Journal of Plant Ecology, 41(11): 1149–1156. [in Chinese])
- 谭珊珊, 王忍忍, 龚筱玲, 等. 2017. 群落物种及结构多样性对森林地上生物量的影响及其尺度效应: 以巴拿马 BCI 样地为例. 生物多样性, 25(10): 1054–1064.
- (Tan S S, Wang R R, Gong X L, *et al.* 2017. Scale dependent effects of species diversity and structural diversity on aboveground biomass in a tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. Biodiversity Science, 25(10): 1054–1064. [in Chinese])
- 王轶夫. 2013. 基于神经网络的森林生物量估测模型研究. 北京: 北京林业大学硕士学位论文.
- (Wang Y F. 2013. The study of forest biomass estimation model based on Neural Network. Beijing: MS thesis of Beijing Forestry University. [in Chinese])
- 吴初平, 韩文娟, 江 波, 等. 2018. 浙江定海次生林内物种丰富度与生物量和生产力关系的环境依赖性. 生物多样性, 26(6): 545–553.
- (Wu C P, Han W J, Jing B, *et al.* 2018. Relationships between species richness and biomass/productivity depend on environmental factors in secondary forests of Dinghai, Zhejiang Province. Biodiversity Science, 26(6): 545–553. [in Chinese])
- 吴兆飞, 张雨秋, 张忠辉, 等. 2019. 东北温带森林林分结构与生产力关系研究. 北京林业大学学报: 自然科学版, 41(5): 48–55.
- (Wu Z F, Zhang Y C, Zhang Z H, *et al.* 2019. Study on the relationship between forest structure and productivity of temperate forests in Northeast China. Journal of Beijing Forestry University: Nature Science Edition, 41(5): 48–55. [in Chinese])
- 尉 文, 庞荣荣, 彭潔莹, 等. 2019. 太白山锐齿栎林地上生物量分布. 北京林业大学学报: 自然科学版, 41(12): 1–8.
- (Yu W, Pang R R, Peng J Y, *et al.* 2019. Above-ground biomass distribution of *Quercus aliena* var. *acutiserrata* forest in Taibai Mountain. Journal of Beijing Forestry University: Nature Science Edition, 41(12): 1–8. [in Chinese])
- 周国逸, 伊光彩, 唐旭利, 等. 2018. 中国森林生态系统碳储量-生物量方程. 北京: 科学出版社.
- (Zhou G Y, Yin G C, Tang X L, *et al.* 2018. Carbon stocks in forest ecosystems in China: biomass equation. Beijing: Science Press. [in Chinese])
- Ali A, Yan E R. 2017. Functional identity of overstorey tree height and understorey conservative traits drive aboveground biomass in a subtropical forest. Ecological Indicators, 83: 158–168.
- Ali A, Yan E R, Chen H Y H, *et al.* 2016. Stand structural diversity rather than species diversity enhances aboveground carbon storage in secondary subtropical forests in Eastern China. Biogeosciences, 13(16): 4627–4635.
- Bertness M D, Callaway R. 1994. Positive interactions in communities. Trends in Ecology & Evolution, 9(5): 191–193.
- Buongiorno J, Dahir S, Lu H, *et al.* 1994. Tree size diversity and economic returns in uneven-aged forest stands. Forest Science, 40(1): 83–103.
- Cavanaugh K C, Gosnell J S, Davis S L, *et al.* 2014. Carbon storage in tropical forests correlates with taxonomic diversity and functional dominance on a global scale. Global Ecology and Biogeography, 23(5): 563–573.
- Chase J M, Leibold M A. 2002. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. Nature, 416(6879): 427–430.
- Dănescu A, Albrecht A T, Bauhus J. 2016. Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. Oecologia, 182(2): 319–333.
- Diaz S, Cabido M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology & Evolution, 16(11): 646–655.
- Fahey R T, Fotis A T, Woods K D. 2015. Quantifying canopy complexity and effects on productivity and resilience in late-successional hemlock-hardwood forests. Ecological Applications, 25(3): 834–847.
- Ferry B, Morneau F O, Bontemps J, *et al.* 2010. Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. Journal of Ecology, 98(1): 106–116.
- Fox J. 2015. Applied regression analysis and generalized linear models. London: Sage Publications.
- Fox J W. 2003. The long-term relationship between plant diversity and total plant biomass depends on the mechanism maintaining diversity. Oikos, 102(3): 630–640.
- Fraser L H, Pither J, Jentsch A, *et al.* 2015. Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. Science, 349(6245): 302–305.
- Fridley J D. 2002. Resource availability dominates and alters the relationship between species diversity and ecosystem productivity in experimental plant communities. Oecologia, 132(2): 271–277.
- Fridley J D. 2003. Diversity effects on production in different light and fertility environments: an experiment with communities of annual plants. Journal of Ecology, 91(3): 396–406.
- Gough C M, Vogel C S, Hardiman B, *et al.* 2010. Wood net primary production resilience in an unmanaged forest transitioning from early to middle succession. Forest Ecology & Management, 260(1): 36–41.
- Grace J B, Anderson T M, Seabloom E W, *et al.* 2016. Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. Nature, 529(7586): 390–393.
- Grime J P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. Nature, 242(5396): 344–347.
- Grime J P. 1997. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. Science, 277(5330): 1260–1261.
- Hardiman B S, Bohrer G, Gough C M, *et al.* 2011. The role of canopy structural complexity in wood net primary production of a maturing northern deciduous forest. Ecology, 92(9): 1818–1827.
- Hardiman B S, Gough C M, Halperin A, *et al.* 2013. Maintaining high

- rates of carbon storage in old forests: a mechanism linking canopy structure to forest function. *Forest Ecology and Management*, 298: 111–119.
- Hooper D U, Chapin F S, Ewel J J, *et al.* 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1): 3–35.
- Hu L, Bentler P M. 1999. Cutoff criteria for fit indexes in covariance structure analysis: conventional criteria versus new alternatives. *Structural Equation Modeling*, 6(1): 1–55.
- Huang Y Y, Chen Y X, Castrolzaguirre N, *et al.* 2018. Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment. *Science*, 362(6410): 80–83.
- Ishii H T, Tanabe S, Hiura T. 2004. Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *Forest Science*, 50(3): 342–355.
- Lasky J R, Uriarte M, Boukili V K, *et al.* 2014. The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with tropical forest succession. *Ecology Letters*, 17(9): 1158–1167.
- Liang J J, Crowther T W, Picard N, *et al.* 2016. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354(6309): 1–15.
- Loreau M, Hector A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412(6842): 72–76.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, *et al.* 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543): 804–808.
- Pach M, Podlaski R. 2014. Tree diameter structural diversity in Central European forests with *Abies alba* and *Fagus sylvatica*: managed versus unmanaged forest stands. *Ecological Research*, 30(2): 367–384.
- Paquette A, Messier C. 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1): 170–180.
- Prado-Junior J, Schiavini I, Vale V S D, *et al.* 2016. Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests. *Journal of Ecology*, 104(3): 817–827.
- Ratcliffe S, Wirth C, Jucker T, *et al.* 2017. Biodiversity and ecosystem functioning relations in European forests depend on environmental context. *Ecology Letters*, 20(11): 1414–1426.
- Russo S E, Davies S J, King D A, *et al.* 2005. Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*, 93(5): 879–889.
- Ryan M G, Stape J L, Binkley D, *et al.* 2010. Factors controlling Eucalyptus productivity: how water availability and stand structure alter production and carbon allocation. *Forest Ecology and Management*, 259(9): 1695–1703.
- Tilman D, Lehman C L, Thomson K T. 1997. Plant diversity and ecosystem: productivity theoretical. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(5): 1857–1861.
- Tobner C M, Paquette A, Gravel D, *et al.* 2016. Functional identity is the main driver of diversity effects in young tree communities. *Ecology Letters*, 19(6): 638–647.
- Wardle D A. 2001. No observational evidence for diversity enhancing productivity in Mediterranean shrublands. *Oecologia*, 129(4): 620–621.
- Wu X, Wang X P, Tang Z Y, *et al.* 2015. The relationship between species richness and biomass changes from boreal to subtropical forests in China. *Ecography*, 38(6): 602–613.
- Xu W, Luo W X, Zhang C Y, *et al.* 2019. Biodiversity-ecosystem functioning relationships of overstorey versus understorey trees in an old-growth temperate forest. *Annals of Forest Science*, 76(3): 64.
- Yachi S, Loreau M. 2007. Does complementary resource use enhance ecosystem functioning? A model of light competition in plant communities. *Ecology Letters*, 10(1): 54–62.
- Zhang Q, Niu J M, Buyantuyev A, *et al.* 2011. Productivity-species richness relationship changes from unimodal to positive linear with increasing spatial scale in the Inner Mongolia steppe. *Ecological Research*, 26(3): 649–658.
- Zhang Y, Chen H Y H, Reich P B. 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*, 100(3): 742–749.
- Zhang Y, Chen H Y H, Taylor A R. 2016. Aboveground biomass of understorey vegetation has a negligible or negative association with overstorey tree species diversity in natural forests. *Global Ecology and Biogeography*, 25(2): 141–150.
- Zhang Y, Chen H Y H, Taylor A R. 2017. Positive species diversity and above-ground biomass relationships are ubiquitous across forest strata despite interference from overstorey trees. *Functional Ecology*, 31(2): 419–426.

(责任编辑 于静娴)