

DOI:10.12171/j.1000-1522.20200192

小陇山锐齿栎林木本植物物种丰富度与生产力关系研究

彭洁莹¹ 谢缘铭¹ 刘文帧² 闫 琰^{1,3}

(1. 西北农林科技大学林学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 甘肃省小陇山林业实验局林业科学研究所, 甘肃 天水 741022;

3. 陕西秦岭森林生态系统国家野外科学观测研究站, 陕西 杨凌 712100)

摘要:【目的】物种丰富度-生产力关系研究是天然林生物多样性保护和生态系统功能维持的理论依据。由于物种丰富度间接包含了功能多样性、系统发育多样性和基因组多样性, 因此从物种丰富度的角度探讨多样性-生产力关系, 可以分析发现影响植被生产力的其他多样性因素。以往关于森林物种丰富度与生产力关系的研究大多集中在群落水平, 而对于单个物种生产力对邻域物种丰富度的响应是如何影响群落水平的物种丰富度与生产力关系的研究却鲜见报道。【方法】本研究以小陇山地区的锐齿栎天然林为研究对象, 通过回归分析、关联指数模型和异质性泊松模型, 分析群落和物种水平的木本植物物种丰富度与生产力关系。【结果】丰富度-生产力关系在群落水平上表现出明显的尺度依赖性: 在 10 m × 10 m 的研究尺度上, 物种丰富度与群落生产力呈单峰曲线关系; 而在 20 m × 20 m 的研究尺度上, 物种丰富度对群落生产力无显著影响。物种水平上, 0~20 m 范围内物种丰富度-生产力关系中中性种占比最大, 占有目标种总和的 68.8%~81.3%; 其次为促进种; 抑制种所占比例最小。研究区部分的树种表现出明显的偏离中性关系的情况, 种间促进或抑制作用对丰富度-生产力关系有重要影响。【结论】物种丰富度和物种属性均会影响小陇山锐齿栎林生产力。

关键词: 物种丰富度; 生产力; 群落; 单物种; 种间效应

中图分类号: S718.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2021)11-0011-09

引文格式: 彭洁莹, 谢缘铭, 刘文帧, 等. 小陇山锐齿栎林木本植物物种丰富度与生产力关系研究 [J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(11): 11-19. Peng Jieying, Xie Yuanming, Liu Wenzhen, et al. Relationship between tree species richness and productivity of *Quercus aliena* var. *acutiserrata* forest in Xiaolongshan Mountain, Gansu Province of northwestern China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2021, 43(11): 11-19.

Relationship between tree species richness and productivity of *Quercus aliena* var. *acutiserrata* forest in Xiaolongshan Mountain, Gansu Province of northwestern China

Peng Jieying¹ Xie Yuanming¹ Liu Wenzhen² Yan Yan^{1,3}

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

2. Xiaolongshan Research Institute of Forestry in Gansu Province, Tianshui 741022, Gansu, China;

3. Qinling National Forest Ecosystem Research Station, Yangling 712100, Shaanxi, China)

Abstract: [Objective] The relationship between species richness and productivity (PDR) is the theoretical basis of biodiversity conservation for natural forests and maintenance of ecosystem functions. Species richness indirectly covers functional diversity, system development diversity and genetic diversity; therefore, the study of the diversity-productivity relationship could analyze the effect of other diversity factors on the productivity of vegetation. Previous studies about PDR mostly focused on the community level. Responses of single species productivity to neighboring biodiversity could affect the relationship between species richness and productivity at the community level. The studies focusing on this topic are rarely conducted.

收稿日期: 2020-06-23 修回日期: 2021-03-03

基金项目: 生态环境部生物多样性调查评估项目(2019HJ2096001006), 国家自然科学基金项目(31700380), 中央高校基本科研业务费专项(2452016139)。

第一作者: 彭洁莹。主要研究方向: 林学。Email: pengjy@nwfufu.edu.cn 地址: 712100 陕西省杨凌示范区西北农林科技大学林学院。

责任作者: 闫琰, 博士, 讲师。主要研究方向: 森林生态学。Email: yanyanemail@nwfufu.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

[Method] This study conducted regression analysis, the index of association (AI) model and heterogeneous Poisson model on inventory data from the *Quercus aliena* var. *acutiserrata* natural forest in Xiaolongshan Mountain, Gansu Province of northwestern China to discuss the relationship between species richness and productivity at community and species levels. **[Result]** The diversity-productivity relationship had significant scale dependence at the community level. At the 10 m × 10 m sampling scale, a quartic correlation (the hump curve first increased and then decreased) was found between species richness and productivity. At the 20 m × 20 m scale, species richness had no significant effect on productivity. At the species level, the species that behave neutrally in the diversity-productivity relationship had the highest proportion, and accounted for 68.8%–81.3% of total target species; followed by accumulators (i.e., the species increase diversity); and repellers (i.e., the species decrease diversity) had the smallest proportion. A fraction of the species in the study area showed a clear deviation from the neutral relationship. This indicated that the interaction between interspecific promotion or inhibition had an important impact on the diversity-productivity relationship. **[Conclusion]** Species richness and species attributes can both affect the productivity of *Q. aliena* var. *acutiserrata* forests in Xiaolongshan Mountain of northwestern China.

Key words: species richness; productivity; community; single species; interspecific effect

近年来,由人类活动导致的生物多样性不断丧失,已对生态系统功能产生了严重负面影响^[1]。探索生物多样性与生态系统功能关系已经成为当前生态研究的热点论题之一^[2-5]。其中,物种多样性与生产力关系更是成为近年来生态学家关注的焦点^[6-7]。

物种多样性对群落生产力有着重要影响^[8-9]。但在森林生态系统研究中,尚未就二者间关系建立出能够在不同群落类型中通用的模式和原则^[10]。许多研究表明,物种多样性与森林生态系统生产力呈显著正相关关系^[11-13],但也有研究发现物种多样性与生产力的关系模式存在其他可能。如谭凌照等^[14]对温带阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林中的研究表明,物种多样性对森林生产力具有抑制作用;吴初平等^[15]在亚热带次生林中的研究发现,物种多样性与生产力呈单峰关系;而 Adler 等^[16]在全球和区域尺度上的研究结果显示物种丰富度与生产力之间不存在显著的相关关系。因此,森林生态系统中,物种多样性与生产力之间的关系仍没有统一的定论。

以往关于森林物种多样性与生产力关系的研究大多集中在群落水平^[10]。但也有学者认为物种多样性对生态系统功能的影响,是各个物种对生态系统功能的“独特贡献”的综合体现^[17]。这种作用机制可以归纳为两个方面:植物的种间作用(生态位互补、种间促进、种间竞争)^[18]和抽样效应^[19]。生态位互补效应和种间促进作用均能够提高植物群落生产力^[20-22]。生态位互补效应是指不同物种在资源利用上存在差异,或物种间存在促进作用,物种多样性优化生态系统功能,从而提高植物群落生产力。抽样效应是指物种丰富的群落包含高产物种的可能性更大,而高产物种往往是生态系统功能的主要贡献

者。但当种间竞争是维持群落物种多样性的主要机制时,大部分资源会被少数优势种占据而得不到充分的利用,所以物种多样性的增加将抑制森林生产力的提高^[18,23]。而如果竞争力强的物种也是高产物种时,群落物种多样性越高,其生产力也就越高^[24]。抽样效应假说则认为群落生产力是由特定物种决定的^[19,21]。因为群落的物种多样性越高,其包含高生产力物种的机率就越大,所以物种多样性与生产力会表现出正相关关系。因此,生态位互补和抽样效应都强调种间差异或物种属性对多样性效应的影响,种间差异越大,物种多样性对群落生产力的作用强度就越大。所以,仅以群落作为多样性和生产力关系研究的基本单位,难以明确物种多样性与森林生产力关系的形成机理。

关于物种属性和物种多样性的效应在不同的研究中得出相异的结论。Zhang 等^[25]在对全球尺度的森林生产力研究进行整合分析时发现物种属性和物种丰富度对森林生态系统生产力存在显著促进作用;而德国图林吉亚地区落叶阔叶老龄林的生产力与物种多样性之间并未发现必然联系,其仅与物种属性有关^[26-27]。以往的研究对物种属性多是基于物种的功能性状或功能群进行划分^[28-30],并且都集中于对群落水平物种多样性与生产力关系的分析。然而,对于单个物种对邻域多样性的响应是如何影响物种多样性与生产力关系的研究却鲜见报道。因此,有必要从物种水平上研究物种多样性与生产力关系。Liang 等^[11]认为,物种分类学上的多样性,即物种丰富度,间接包含了功能多样性、系统发育多样性和基因组多样性。因此,从物种丰富度的角度探讨多样性-生产力关系,可以分析发现影响植被生产

力的其他多样性因素。

锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acutiserrata*)是我国温带、暖温带、北亚热带落叶阔叶林的主要建群种之一,也是秦岭地区的重要优势树种。小陇山林区地处秦岭北坡西段,是我国天然锐齿栎林分布的最西北端^[31]。国内学者对小陇山锐齿栎林空间结构特征、生物量和蓄积量等方面^[32-35]进行了大量研究,而有关物种多样性与生产力关系的研究相对缺乏。本研究拟以小陇山地区锐齿栎天然林作为研究对象,对群落和物种水平来探讨物种丰富度与生产力关系,以期揭示小陇山锐齿栎林生产力对物种丰富度的响应模式,为进一步理解物种多样性对生产力的作用机制提供科学依据,为秦岭地区多样性保护和生态系统功能维持提供理论支持。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃省东南部小陇山林区(33°30'~34°49'N、104°22'~106°43'E),地处秦岭西段,横跨长江、黄河两大水系,属暖温带—北亚热带过渡带,兼具我国南北气候特征。区内年均降水量 460~800 mm,年均气温 7~12 °C,无霜期 185 d,土壤类型以山地棕壤和山地褐土为主。是我国西北地区重要的天然林分布区,区内植物种类繁多,区系组成复杂,主要以华北成分为主。该研究区林内主要优势乔木树种为锐齿栎、蒙古栎(*Quercus mongolica*)等,主要伴生种为鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)、色木槭(*Acer mono*)、三桠乌药(*Lindera obtusiloba*)等;灌木树种有箭竹(*Fargesia spathacea*)、蕤兰绣球(*Hydrangea longipes*)、叶子花(*Bougainvillea spectabilis*)、宝兴茶藨子(*Ribes moupinense*)、阔叶荚蒾(*Viburnum lobophyllum*)、绣线梅(*Neillia thyrsoflora*)、糖茶藨子(*Ribes himalense*)等;草本层则以秦岭金腰(*Chrysosplenium biondianum*)、酢浆草(*Oxalis corniculata*)、活血丹(*Glechoma longituba*)、三穗薹草(*Carex tristachya*)为主。

1.2 样地设置与调查

2009 年 7 月于小陇山林业实验局百花林场王安沟营林区锐齿栎林内(106°27'13"E、34°14'55"N),建立了面积为 1 hm²(100 m × 100 m)固定样地,样地海拔 1 857 m,坡向东北,平均坡度 41°。该样地 1964 年建局以来,无采伐、经营历史记录^[36]。2009 年夏季,用全站仪对样地内所有胸径(DBH)≥ 5 cm 的树木进行定位并挂牌编号,并鉴定和测量其物种、胸径、树高、冠幅(东西和南北方向)和状态(存活、倒伏、枯立),共计 1 276 株活立木。用生长锥在胸高处

钻取样地中胸径最大的锐齿栎树芯,确定其年龄大于 120 年,故认为该林分为原始林^[37]。2014 年对样地进行第 1 次复查,共调查到活立木 1 209 株,隶属于 22 科 29 属 48 种。

1.3 数据处理与统计分析

1.3.1 生产力计算

本研究使用程堂仁等^[35]在甘肃小陇山构建的生物量-胸径异速生长方程(表 1)来计算样地中所有 DBH ≥ 5 cm 的树木生物量(含地上和地下部分)。利用 2009 年和 2014 年两次调查间生物量的年均增长量作为每个个体的生产力。

表 1 各优势树种异速生长方程

Tab. 1 Allometric equations of the dominant tree species

树种(组) Tree species (group)	生物量模型和参数 Biomass model and parameter
锐齿栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acutiserrata</i>	$W = e^{-2.5075} \times DBH^{2.5444}$
华山松 <i>Pinus armandii</i>	$W = e^{-2.2962} \times DBH^{2.4119}$
其他阔叶类 Other broadleaved trees	$W = e^{-1.2325} \times DBH^{2.1468}$

注: W 为单木总生物量。Note: W , total biomass of single tree.

1.3.2 群落水平的物种丰富度与生产力关系

将样地分别按照 10 m × 10 m 和 20 m × 20 m 尺度划分为连续的取样单元,其中 10 m × 10 m 尺度共划分样方 100 个,20 m × 20 m 尺度共 25 个,计算各样方内的群落生产力。以样方生产力(productivity, p , kg/(hm²·a))为响应变量,物种丰富度(species richness, s)为解释变量,构建回归模型来分析群落水平物种丰富度与生产力的关系。利用决定系数(R^2)与赤池信息量准则(Akaike information criterion, AIC)比较两种模型的拟合效果。

生产力计算公式:

$$p = \frac{\Delta B_1 + \Delta B_2}{AT}$$

式中: ΔB_1 为样方内 2009 年和 2014 年两次调查都存活个体生物量的总增长量; ΔB_2 为样方内第一次调查 DBH < 5 cm,而复查时 DBH ≥ 5 cm 个体的生物量总和; A 为样方面积; T 为两次调查时间的间隔(5 年)。

1.3.3 物种水平的物种丰富度与生产力关系

利用关联指数(index of association, AI)对目标物种生产力与邻域物种丰富度的关系进行评价^[10]:

$$AI(r) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \sqrt{sf_i p_i}$$

式中: $AI(r)$ 表示半径为 r ($r = 1, 2, \dots, 20$ m)范围内,目标物种的生产力与其邻域物种丰富度关系指数;

N 表示目标物种的个体数; sr_i 表示以目标物种的第 i 个个体为圆心, 半径为 r 范围内的物种丰富度; p_i 为目标物种的第 i 个个体的生产力。

为了避免目标个体的取样半径坐落在研究区域之外, 对研究区地块四周划定出 20 m 的缓冲区。因此本研究仅对距离样地边界 20 m 以上的 32 个物种进行分析。为了排除由生境异质性导致的种间促进或抑制作用假象, 采用异质性泊松模型分析目标物种生产力与邻域物种丰富度关系的显著性。通过 999 次 Monte Carlo 循环, 产生置信度为 95% 的包迹线, 若实际 AI 值大于 95% 置信区间的上限, 表明邻域物种丰富度对目标种生产力具有显著促进作用; 若实际 AI 值小于 95% 置信区间的下限, 邻域物种丰富度对目标种生产力具有显著抑制作用。采用最

小-最大归一化方法对结果进行标准化以消除变量单位的维数效应。

2 结果与分析

2.1 群落水平的物种丰富度与生产力关系

回归分析结果表明, 群落水平不同尺度下的物种丰富度与生产力关系存在差异(图 1、表 2)。在 10 m × 10 m 尺度上, 物种丰富度与群落生产力存在显著相关性(图 1a、表 2)。且相比一次方程, 二次方程能够更好地拟合物种丰富度与群落生产力的关系, 即群落生产力随着物种丰富度的增加呈先升高后下降的趋势(表 2, $R^2 = 0.136\ 8$, $P < 0.01$)。在 20 m × 20 m 尺度上, 物种丰富度与群落生产力无显著关系(表 2, $R^2 = 0.014\ 9$, $P = 0.561\ 7$)。

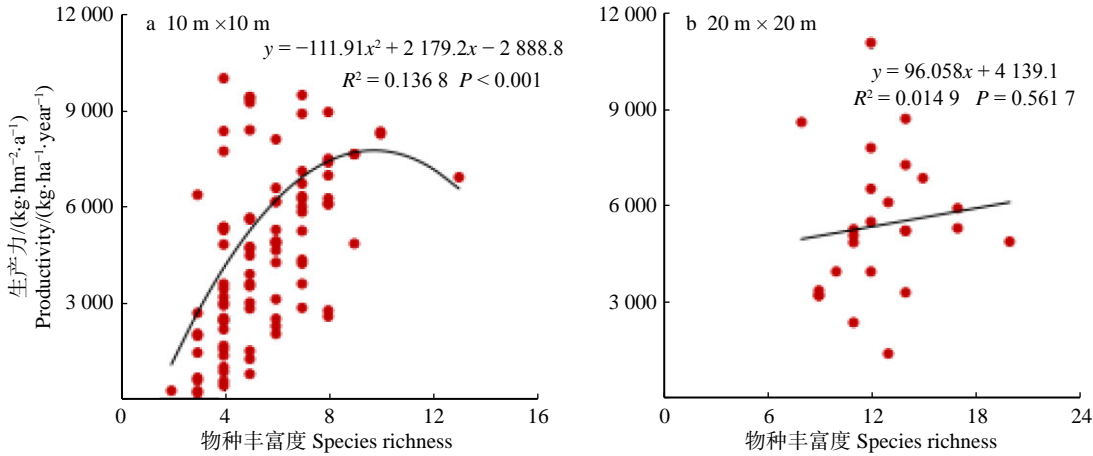


图 1 群落水平不同尺度下的物种丰富度与生产力关系

Fig. 1 Community-level analysis of relationship between species diversity and productivity at different scales

表 2 物种丰富度与群落生产力关系的最优模型分析

Tab. 2 Analysis of the optimal model between species richness and community productivity

尺度 Scale	模型 Model	F	R^2	P	AICc
10 m × 10 m	$p \sim s$	12.580 0	0.114 8	0.000 6	1 927.451
	$p \sim s + s^2$	7.607 0	0.136 8	0.000 9	1 926.958
20 m × 20 m	$p \sim s$	0.346 7	0.014 9	0.561 7	460.522
	$p \sim s + s^2$	0.348 5	0.030 7	0.709 6	462.117

注: p , 群落生产力; s , 物种丰富度。粗体表示具有最低 AIC 值, 为最优模型。Notes: p , community productivity; s , species richness. The bold fonts mean the optimal model with lowest AIC value.

2.2 物种水平的物种丰富度与生产力关系

研究样地内不同树种的邻域丰富度-生产力关系曲线存在明显差异, 在特定空间尺度上锐齿栎的关联指数值最高, 甘肃山楂(*Crataegus kansuensis*)最低(图 2)。不同树种邻域丰富度-生产力关系曲线的变化趋势基本一致, 即 AI 值在 0 ~ 20 m 样圆半径内逐渐上升, 随后增幅变小, 逐渐趋于平缓(图 2)。因

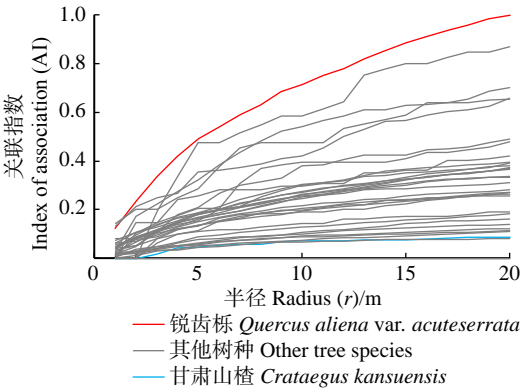


图 2 样地所有目标种丰富度-生产力关系曲线

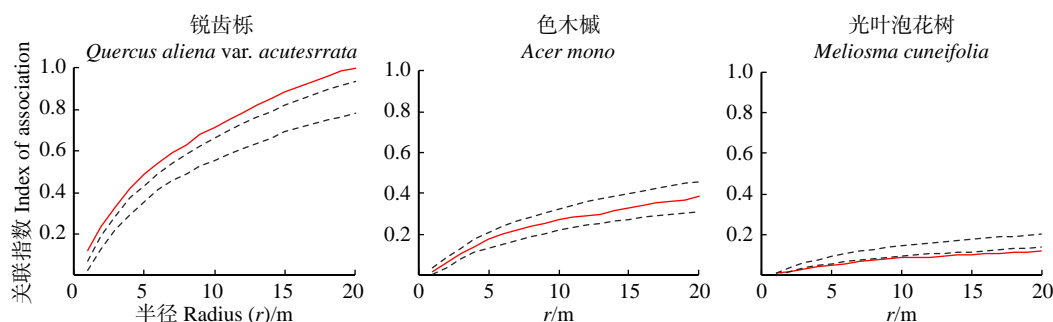
Fig. 2 Richness-productivity relationship curves of all focal species in the sample plot

此, 研究尺度对物种邻域丰富度-生产力关系曲线影响显著。

考虑到样地中的生境异质性以及物种与生境的关联性, 采用异质性泊松模型检验目标种偏离中性状态显著性。在异质性泊松模型的检验下, 共存在

3 种不同的丰富度-生产力关系,以锐齿栎、色木槭、光叶泡花树(*Meliosma cuneifolia* var. *glabriuscula*)为例,将其关联指数观测值与异质性泊松模型获得的 95% 置信区间相比较,发现锐齿栎实际观测到的 AI 值大于 95% 置信区间上限,表明邻域物种丰富度对其生产力存在显著正效应,即为丰富度-生产力关

系促进种;色木槭实际观测 AI 值落在 95% 置信区间内,表明邻域物种丰富度对其生产力无作用,即为丰富度-生产力关系中性种;而光叶泡花树在取样半径为 3~20 m 范围内,实际 AI 值小于 95% 置信区间下限,表明邻域物种丰富度对其生产力存在显著负效应,即为丰富度-生产力关系抑制种(图 3)。



实线表示 AI 值,虚线代表异质性泊松模型计算的 95% 置信区间。Solid line means AI values, dotted line means 95% confidence intervals simulated by the heterogeneous Poisson distribution model.

图 3 示例树种 AI 模型分析

Fig. 3 AI model analysis on example tree species

比较不同尺度上对丰富度-生产力关系具有显著促进、抑制和中性作用的物种比例后发现:中性物种比例最大,占有目标种总和的 68.8%~81.3%;其次为促进种;抑制种所占比例最小(图 4)。在取样半径为 0~20 m 尺度上,中性种比例始终稳定(图 4)。促进种在取样半径为 0~4 m 范围内,随取样半径的增加,其比例几乎呈线性下降,从峰值 28.1% 下降到 15.6%;当取样半径为 4~8 m 时,促进种比例逐渐下降到 12.5%;当取样半径为大于 8 m 时,其比例基本保持稳定(图 4、表 3)。抑制种在取样半径为 0~8 m 和 15~20 m 范围内,比例呈上升趋势;而在取样半径为 8~15 m 范围内,保持稳定(图 4、表 3)。

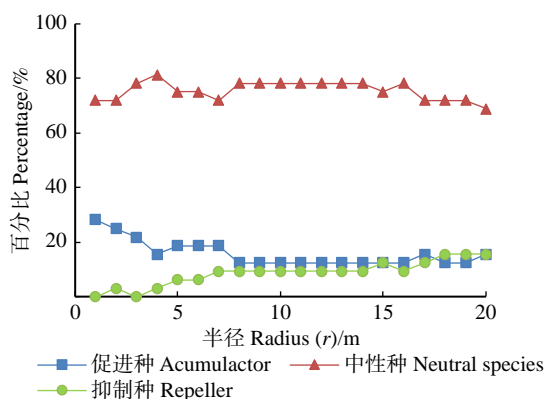


图 4 不同尺度上表现出显著正、显著负和中性丰富度-生产力关系的物种比例

Fig. 4 Proportion of species showing significant positive, significant negative and neutral richness-productivity relationship under different scales

3 讨论和结论

本研究通过构建物种丰富度与生产力之间的回归模型,分析了物种丰富度对群落生产力的影响;并结合关联指数和异质性泊松模型,探索了不同树种对邻域物种丰富度-生产力关系的影响。结果表明:(1)在小尺度上,物种丰富度与生产力呈显著的单峰曲线关系。(2)而对较大的研究尺度而言,物种丰富度与生产力的关系则不显著。(3)不同树种对丰富度-生产力关系的影响存在差异,中性种比例长期处于高水平稳定状态。(4)研究区部分树种表现出明显的偏离中性关系的情况,丰富度-生产力关系促进种、抑制种所占比例受到研究尺度的影响。

森林生态系统中大多数研究结果表明物种多样性与生产力存在显著的正相关关系^[11,13,38-39],然而也有研究认为,在群落水平上物种多样性-生产力关系具有明显的尺度依赖性^[40-41]。这一现象在本研究中得到很好的证实。我们的研究发现小尺度上群落生产力随物种丰富度的增加呈现先增大后减小的趋势,但由于相同的物种丰富度下的生产力变异大,导致关系模型拟合效果欠佳。生产力与物种丰富度呈先增大和减小的单峰曲线关系则可以用抽样效应假说来解释:当群落内物种数目较少时,其包含高生产力种的机率较小,因此生产力较低;反之,物种丰富度越高,群落内高生产力物种出现的机率也会越大^[19,21]。但当物种增加到一定程度时,生产力会受到外界条件的制约接近饱和而不再发生变化,并且种

表 3 异质性泊松模型下不同树种的多样性-生产力关系分析结果

Tab. 3 Analysis results of diversity-productivity relationship of different tree species under heterogeneous Poisson model

物种 Species	最大胸径 Largest DBH/cm	多度 Abundance	垂直结构 Vertical structure	距离 Distance/m																			
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
锐齿栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acutesrrata</i>	53.6	79	林冠层 Canopy layer	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	29.9	52	林冠层 Canopy layer	a	a	n	n	a	a	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
华椴 <i>Tilia chinensis</i>	44.1	29	林冠层 Canopy layer	a	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
色木槭 <i>Acer mono</i>	43.3	28	亚林层 Subcanopy layer	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
光叶泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i> var. <i>glabriuscula</i>	11.6	26	林下层 Understory layer	n	n	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
川鄂鹅耳枥 <i>Carpinus hupeana</i> var. <i>henryana</i>	31.2	23	林冠层 Canopy layer	a	a	a	a	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
小叶鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i> var. <i>stipulata</i>	28.5	20	林冠层 Canopy layer	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	27.0	20	林冠层 Canopy layer	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
鄂椴 <i>Tilia oliveri</i>	31.4	18	林冠层 Canopy layer	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
膀胱果 <i>Staphylea holocarpa</i>	22.7	15	亚林层 Subcanopy layer	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	20.2	13	亚林层 Subcanopy layer	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
少脉椴 <i>Tilia paucicostata</i>	21.5	8	林冠层 Canopy layer	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
领春木 <i>Euptelea pleiospermum</i>	20.0	8	亚林层 Subcanopy layer	a	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
陕甘花楸 <i>Sorbus koehneana</i>	17.2	8	亚林层 Subcanopy layer	n	a	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
毛糯米椴 <i>Tilia henryana</i>	19.0	7	林冠层 Canopy layer	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
青榨槭 <i>Acer davidii</i>	12.0	7	亚林层 Subcanopy layer	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
唐棣 <i>Amelanchier sinica</i>	14.0	6	亚林层 Subcanopy layer	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	r	r	r
小叶栲 <i>Fraxinus bungeana</i>	13.1	5	林下层 Understory layer	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
桦叶四蕊槭 <i>Acer tetramerum</i>	8.5	5	亚林层 Subcanopy layer	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	34.0	4	林冠层 Canopy layer	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
铁木 <i>Ostrya japonica</i>	12.5	4	亚林层 Subcanopy layer	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	26.0	3	亚林层 Subcanopy layer	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
红棕子 <i>Swida hemsleyi</i>	30.6	2	亚林层 Subcanopy layer	a	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
网脉椴 <i>Tilia dictyoneura</i>	16.9	2	亚林层 Subcanopy layer	n	n	n	n	n	n	n	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
甘肃山楂 <i>Crataegus kansuensis</i>	10.5	2	林下层 Understory layer	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
兴山榆 <i>Ulmus bergmanniana</i>	27.2	1	林冠层 Canopy layer	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
茶条槭 <i>Acer ginnala</i>	22.5	1	亚林层 Subcanopy layer	n	r	n	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
华山松 <i>Pinus armandii</i>	20.3	1	林冠层 Canopy layer	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a	a
椴树 <i>Tilia tuan</i>	15.3	1	林冠层 Canopy layer	n	a	n	a	a	a	n	n	n	n	n	n	n	n	n	a	n	n	a	a
毛花槭 <i>Acer erianthum</i>	11.0	1	亚林层 Subcanopy layer	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	10.3	1	亚林层 Subcanopy layer	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
漆树 <i>Toxicodendron verniciflum</i>	9.2	1	亚林层 Subcanopy layer	n	n	n	n	n	r	n	n	n	n	n	n	n	n	r	n	r	r	r	r

注: a. 促进种; r. 抑制种; n. 中性种。Notes: a, accumulator; r, repeller; n, neutral species.

间竞争加剧,部分资源会被少数优势种占据而得不到充分的利用,物种灭绝速率加快,从而导致生产力下降^[18,23],进而导致物种丰富度与生产力关系呈单峰曲线。这一结果在东非山地森林^[42]和浙江定海次生林^[15]中也得到证实。在本研究还显示,取样尺度较大时,物种丰富度与生产力无显著关系。这可能是因为在物种组成复杂的森林中,生产力高低将由样

地边缘的相对较少的林冠层树木所决定,明显的边缘效应将导致群落生产力出现较大差异。研究尺度较大时,群落内树木也较多,边缘树木占比相对较少,边缘效应造成的特定效果影响亦较小^[10]。因此,丰富度-生产力在较大的取样尺度上的关系强度较弱。而 Hao 等^[43]在温带森林中的研究认为,小尺度上多样性对生产力的促进作用是由功能或系统发育

多样性决定的,但随着尺度的增加,具有相似功能性状的物种所占比例增大,导致功能重叠或功能冗余增加,在这种情况下,多样性的变化将不再影响生态系统的生产力。

森林群落中,共存的多个树种之间必然存在一定的相互作用,种间促进或抑制作用对群落多样性-生产力关系有着重要影响。Wang 等^[10]认为在丰富度-生产力关系中,特定树种生产力对邻域物种丰富度的响应模式主要依赖于该物种与其邻近物种之间直接作用的净效应。如果一个群落中,邻域物种丰富度对物种生产力的促进作用占据主导地位,那么在群落水平上将会表现出积极的丰富度-生产力关系;而抑制作用占主导时,则会表现负的丰富度-生产力关系;促进与抑制作用达到平衡时,中性关系就会发生。而本研究发现,在 0~20 m 空间尺度上中性种比例最高,多数树种间无显著促进或抑制作用;中性种对群落丰富度-生产力关系模式的形成具有重要贡献,这与 Wang 等^[10]对温带针阔混交林的研究结论并不一致。鲁君悦等^[44]研究发现,温带针阔混交林中,林冠层物种多样性对生产力有显著的积极影响,而林下层物种多样性与生产力无相关关系。因为林冠层树木对资源的竞争优势会降低林下层树木的资源利用率,使得林下层物种多样性和生产力的关系被削弱^[13,45]。而与温带针阔混交林相比,尽管秦岭锐齿栎林的物种组成更为丰富,但建群种锐齿栎优势度极高,占据了主要资源,使得其他物种的竞争能力受到抑制,进而表现出中性的邻域物种丰富度-生产力关系。

本研究还发现,在 0~8 m 尺度上,丰富度-生产力关系促进种比例始终大于抑制种比例,且促进种和抑制种比例分别随着尺度增加而降低和上升。当取样尺度大于 8 m 时,促进种和抑制种比例几乎相同,表明种间的促进和抑制作用在群落水平上被大幅度抵消,因而使群落水平的丰富度-生产力关系表现为不相关。因此,物种属性,即单个物种生产力对邻域物种丰富度的响应,是影响群落水平多样性-生产力关系的主要因素之一。而除取样尺度外,物种高度、冠幅、所在林层等也可能会造成丰富度-生产力关系的差异。通常占据林冠层树木的高度会更高,冠幅更大,竞争优势亦大,更易成为对丰富度-生产力关系存在促进作用的物种。

尽管本研究证实了秦岭小陇山锐齿栎林群落水平上物种丰富度-生产力关系的尺度依赖性,以及物种属性对群落水平多样性-生产力关系的影响,但本研究仅对样地中 DBH ≥ 5 cm 的树木进行了分析,未能考虑到 DBH < 5 cm 的树木生产力,可能会导致

研究结果存在欠缺。另外研究还发现某些同属树种(例如少脉槲 *Tilia paucicostata* 和华槲 *T. chinensis*、色木槭和青榨槭 *Acer davidii* 等)的丰富度-生产力关系模式在大多研究尺度上表现出惊人一致,这可能与其特定的物种属性——形态特征或营养需求有关。此外,也有学者发现,物种多样性与森林生产力的关系,与林分结构、功能多样性等因素有关^[43-44,46]。未来可针对具有相似特征种的丰富度-生产力关系以及林分结构特征、功能多样性对多样性-生产力关系的作用进行深入分析。

综上,本研究表明物种丰富度和物种的丰富度-生产力关系属性均会影响小陇山锐齿栎林生产力。在森林经营管理中,合理的保留目标物种对促进群落物种多样性和生产力具有重要意义。

参 考 文 献

- [1] 马克平. 生物多样性与生态系统功能的实验研究[J]. 生物多样性, 2010, 21(3): 247-248.
Ma K P. Studies on biodiversity and ecosystem function via manipulation experiments[J]. Biodiversity Science, 2010, 21(3): 247-248.
- [2] Cardinale B J, Duffy J E, Gonzalez A, et al. Biodiversity loss and its impact on humanity[J]. Nature, 2012, 489: 9-67.
- [3] Loreau M, Naeem S, Inchausti P, et al. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges[J]. Science, 2001, 294: 804-808.
- [4] Mensah S, Veldtman R, Assogbadjo A E, et al. Tree species diversity promotes aboveground carbon storage through functional diversity and functional dominance[J]. Ecology and Evolution, 2016, 6(20): 7546-7557.
- [5] Ruiz-Benito P, Gómez-Aparicio L, Paquette A, et al. Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests[J]. Global Ecology and Biogeography, 2014, 23(3): 311-322.
- [6] 车盈, 金光泽. 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[J]. 应用生态学报, 2019, 30(7): 2241-2248.
Che Y, Jin G Z. Effects of species diversity and phylogenetic diversity on productivity of a mixed broadleaved-Korean pine forest[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(7): 2241-2248.
- [7] Lasky J R, Uriarte M, Boukili V K, et al. The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with tropical forest succession[J]. Ecology Letters, 2014, 17(9): 1158-1167.
- [8] Fridley J D. Diversity effects on production in different light and fertility environments: an experiment with communities of annual plants[J]. Journal of Ecology, 2003, 91(3): 396-406.
- [9] Tilman D, Wedin D A, Knops J M H. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems[J]. Nature, 1996, 379: 718-720.
- [10] Wang J, Cheng Y, Zhang C, et al. Relationships between tree

- biomass productivity and local species diversity[J/OL]. *Ecosphere*, 2016, 7(11): e01562 [2020-08-22]. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1562>.
- [11] Liang J, Crowther T W, Picard N, et al. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests[J/OL]. *Science*, 2016, 354: aaf8957 [2020-08-19]. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.aaf8957>.
- [12] Morin X, Fahse L, Scherer-Lorenzen M, et al. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species[J]. *Ecology Letters*, 2014, 14(12): 1211-1219.
- [13] Zhang Y, Chen H Y H, Taylor A R. Positive species diversity and above-ground biomass relationships are ubiquitous across forest strata despite interference from overstorey trees[J]. *Functional Ecology*, 2017, 31(2): 419-426.
- [14] 谭凌照, 范春雨, 范秀华. 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[J]. *植物生态学报*, 2017, 41(11): 1149-1156.
- Tan L Z, Fan C Y, Fan X H. Relationships between species diversity or community structure and productivity of woody-plants in a broad-leaved Korean pine forest in Jiaohe, Jilin, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, 41(11): 1149-1156.
- [15] 吴初平, 韩文娟, 江波, 等. 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[J]. *生物多样性*, 2018, 26(6): 545-553.
- Wu C P, Han W J, Jiang B, et al. Relationships between species richness and biomass/productivity depend on environmental factors in secondary forests of Dinghai, Zhejiang Province[J]. *Biodiversity Science*, 2018, 26(6): 545-553.
- [16] Adler P B, Seabloom E W, Borer E T, et al. Productivity is a poor predictor of plant species richness[J]. *Science*, 2011, 333: 1750-1753.
- [17] 张全国, 张大勇. 生物多样性与生态系统功能: 进展与争论[J]. *生物多样性*, 2002, 10(1): 49-60.
- Zhang Q G, Zhang D Y. Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances and controversies[J]. *Biodiversity Science*, 2002, 10(1): 49-60.
- [18] Kirwan L, Connolly J, Finn J A, et al. Diversity-interaction modeling: estimating contributions of species identities and interactions to ecosystem function[J]. *Ecology*, 2009, 90(8): 2032-2038.
- [19] Huston M A. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity[J]. *Oecologia*, 1997, 110(4): 449-460.
- [20] Fox J W. The long-term relationship between plant diversity and total plant biomass depends on the mechanism maintaining diversity[J]. *Oikos*, 2003, 102(3): 630-640.
- [21] Tilman D, Lehman C L, Thomson K T. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(5): 1857-1861.
- [22] Tilman D, Reich P B, Knops J M H, et al. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment[J]. *Science*, 2001, 294: 843-845.
- [23] Thompson K, Askew A P, Grime J P, et al. Biodiversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities[J]. *Functional Ecology*, 2005, 19(2): 355-358.
- [24] Roscher C, Temperton V M, Buchmann N, et al. Community assembly and biomass production in regularly and never weeded experimental grasslands[J]. *Acta Oecologica-international Journal of Ecology*, 2009, 35(2): 206-217.
- [25] Zhang Y, Chen H Y H, Reich P B. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis[J]. *Journal of Ecology*, 2012, 100(3): 742-749.
- [26] Jacob M, Leuschner C, Thomas F M. Productivity of temperate broad-leaved forest stands differing in tree species diversity[J]. *Annals of Forest Science*, 2010, 67(5): 503-513.
- [27] Seidel D, Leuschner C, Scherber C, et al. The relationship between tree species richness, canopy space exploration and productivity in a temperate broad-leaf mixed forest[J]. *Forest Ecology and Management*, 2013, 310: 366-374.
- [28] Finegan B, Penaclaros M, de Oliveira A A, et al. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses[J]. *Journal of Ecology*, 2015, 103(1): 191-201.
- [29] 雷玲洁, 孔德良, 李晓明, 等. 植物功能性状、功能多样性与生态系统功能: 进展与展望[J]. *生物多样性*, 2016, 24(8): 922-931.
- Lei L J, Kong D L, Li X M, et al. Plant functional traits, functional diversity, and ecosystem functioning: current knowledge and perspectives[J]. *Biodiversity Science*, 2016, 24(8): 922-931.
- [30] Liira J, Schmidt T, Aavik T, et al. Plant functional group composition and large-scale species richness in European agricultural landscapes[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2008, 19(1): 3-14.
- [31] 侯浩, 张宋智, 关晋宏, 等. 小陇山不同林龄锐齿栎林土壤有机碳和全氮积累特征[J]. *生态学报*, 2016, 36(24): 8025-8033.
- Hou H, Zhang S Z, Guan J H, et al. Accumulation of soil organic carbon and total nitrogen in *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forests at different age stages in the Xiaolongshan Mountains, Gansu Province[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(24): 8025-8033.
- [32] 张岗岗, 刘瑞红, 惠刚盈, 等. 林分空间结构参数 N 元分布及其诠释: 以小陇山锐齿栎天然混交林为例[J]. *北京林业大学学报*, 2019, 41(4): 21-31.
- Zhang G G, Liu R H, Hui G Y, et al. N-variate distribution and its annotation on forest spatial structural parameters: a case study of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* natural mixed forest in Xiaolong Mountains, Gansu Province of northwestern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2019, 41(4): 21-31.
- [33] 巨天珍, 郝青, 葛建团, 等. 甘肃小陇山锐齿栎林空间分布格局分析[J]. *林业资源管理*, 2010, 8(4): 27-30, 44.
- Ju T Z, Hao Q, Ge J T, et al. Study on the spatial distribution

- pattern of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* population in Xiaolongshan, Gansu[J]. Forest Resources Management, 2010, 8(4): 27–30, 44.
- [34] 赵中华, 惠刚盈, 袁士云, 等. 小陇山锐齿栎天然林空间结构特征[J]. 林业科学, 2009, 45(3): 1–6.
- Zhao Z H, Hui G Y, Yuan S Y, et al. Spatial structure characteristic of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* natural forest in Xiaolongshan[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2009, 45(3): 1–6.
- [35] 程堂仁, 马钦彦, 冯仲科, 等. 甘肃小陇山森林生物量研究[J]. 北京林业大学学报, 2007, 29(1): 31–36.
- Cheng T R, Ma Q Y, Feng Z K, et al. Research on forest biomass in Xiaolong Mountains, Gansu Province[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2007, 29(1): 31–36.
- [36] 刘文桢, 郭小龙, 张宋智, 等. 小陇山林区锐齿栎原始林的径级结构与物种多样性[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2014, 42(10): 106–120.
- Liu W Z, Guo X L, Zhang S Z, et al. Diameter class and species diversity of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* virgin forest in Xiaolongshan Forest Area[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2014, 42(10): 106–120.
- [37] 郭小龙, 刘文桢, 张宋智, 等. 小陇山林区锐齿栎原始林群落的空间结构特征[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2014, 42(11): 106–120.
- Guo X L, Liu W Z, Zhang S Z, et al. Spatial structure characteristics of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* primeval forest in Xiaolongshan Forest Area[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2014, 42(11): 106–120.
- [38] Huang Y, Chen Y, Castrozaguirre N, et al. Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment[J]. Science, 2018, 362: 80–83.
- [39] Willig M R. Biodiversity and productivity[J]. Science, 2011, 333: 1709–1710.
- [40] 谭珊珊, 王忍忍, 龚筱玲, 等. 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[J]. 生物多样性, 2017, 25(10): 1054–1064.
- Tan S S, Wang R R, Gong X L, et al. Scale dependent effects of species diversity and structural diversity on aboveground biomass in a tropical forest on Barro Colorado Island, Panama[J]. Biodiversity Science, 2017, 25(10): 1054–1064.
- [41] Zhang Q, Niu J, Buyantuyev A, et al. Productivity-species richness relationship changes from unimodal to positive linear with increasing spatial scale in the Inner Mongolia steppe[J]. Ecological Research, 2011, 26(3): 649–658.
- [42] Shirima D D, Totland O, Munishi P K T, et al. Relationships between tree species richness, evenness and aboveground carbon storage in montane forests and miombo woodlands of Tanzania[J]. Basic and Applied Ecology, 2015, 16(3): 239–249.
- [43] Hao M H, Zhang C Y, Zhao X H, et al. Functional and phylogenetic diversity determine woody productivity in a temperate forest[J]. Ecology and Evolution, 2018, 8(5): 2395–2406.
- [44] 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影响研究[J]. 生态学报, 2021, 41(5): 1–9.
- Lu J Y, Wu Z F, Zhang C Y, et al. Influence of forest strata structure on productivity of coniferous and broad-leaved mixed forest in Jiaohe, Jilin[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(5): 1–9.
- [45] Hooper D U, Chapin F S, Ewel J J, et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge[J]. Ecological Monographs, 2005, 75: 3–35.
- [46] 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.

(责任编辑 范娟
责任编委 臧润国)