

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

谭凌照¹ 范春雨¹ 范秀华^{2*}

¹北京林业大学国家林业局森林经营工程技术研究中心, 北京 100083; ²北京林业大学理学院, 北京 100083

摘要 该研究以吉林蛟河阔叶红松林为分析对象, 比较了物种多样性和群落结构对生产力的影响, 试图为解释多样性-生产力关系、指导森林经营管理提供科学依据。研究利用11.76 hm²大样地中10 973株木本植物数据, 通过线性回归模型分析了7个物种多样性和群落结构指标与生产力的相关性, 进而利用结构方程模型比较了物种多样性和群落结构对生产力的影响。结果显示: (1)在线性回归模型中, 物种多样性和群落结构均对生产力有显著作用, 其中物种多样性均匀度指数与生产力显著负相关, 群落结构的香农指数与生产力显著正相关, 基尼系数与生产力显著负相关。(2)在结构方程模型中, 群落结构对生产力的影响比物种多样性更强。研究认为群落结构对生产力的作用比物种多样性更大, 在森林经营管理中, 提高群落结构复杂性对促进生产力具有重要的意义。

关键词 群落结构; 物种多样性; 森林生产力; 大样地; 结构方程模型

引用格式: 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, 1149–1156. doi: 10.17521/cjpe.2016.0321

Relationships between species diversity or community structure and productivity of woody-plants in a broad-leaved Korean pine forest in Jiaohe, Jilin, China

TAN Ling-Zhao¹, FAN Chun-Yu¹, and FAN Xiu-Hua^{2*}

¹Research Center of Forest Management Engineering of State Forestry Administration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; and ²College of Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract

Aims Based on the dataset of a broad-leaved Korean pine forest in Jiaohe, Jilin Province, this research compared the influences of species diversity and community structure on productivity. We aim to explain the relationship between diversity and productivity for better forest management.

Methods We used the data of 10 973 woody-plants in a 11.76 hm² large sample plot and analyzed the correlations between 7 different indices of species diversity or community structure and productivity. Structural equation model was used to compare the effects of species diversity and community structure on productivity.

Important findings The results showed that: (1) Both species diversity and community structure had significant effects on productivity when they were considered separately in linear regression analysis, i.e. species evenness was negatively correlated with productivity, the Shannon index of community structure was positively correlated with productivity and the Gini index was negatively correlated with productivity. (2) In the structural equation model, when simultaneously considered, community structure had stronger influence on productivity than species diversity. Our research suggests that, the effects of community structure on productivity are greater than species diversity and it is important to increase community structure complexity to improve forest productivity during forest management.

Key words community structure; species diversity; forest productivity; large sample plot; structural equation model

Citation: Tan LZ, Fan CY, Fan XH (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, 1149–1156. doi: 10.17521/cjpe.2016.0321

多样性-生产力关系是森林可持续经营的重要论题(贺金生等, 2003; Naeem *et al.*, 2009)。大量研究表明混交林比纯林有更高的生产力(Zhang *et al.*, 2012; Maire *et al.*, 2013; Pretzsch, 2014; Forrester & Bauhus, 2016), 增加物种多样性能提高生产力水平(Tilman *et al.*, 1996, 2006; Loreau & Hector, 2001; Hooper *et al.*, 2005; Ruijven & Berendse, 2005)。对于这样的结果, 生态位互补效应是一个主要解释(Loreau & Hector, 2001)。生态位互补效应理论认为不同物种在资源利用上存在差异(Tilman *et al.*, 1997), 或者物种之间具有相互促进作用(Bertness & Leonard, 1997), 因此增加物种多样性可以优化生态系统功能。然而在实际调查中, 物种多样性并不能直接反映不同物种在生态位利用上的差异, 并且生态位互补效应成因复杂, 不仅与种间差异有关, 而且受到多种生物因素(种间作用、种内作用)和非生物因素(土壤、光照等)的影响, 因而导致验证生态位互补效应的证据不足(Chesson, 2000; Clark, 2010)。

近年来, 群落结构对生产力的影响逐渐成为研究热点(Lei *et al.*, 2008; Zhang & Chen, 2015; Dănescu *et al.*, 2016)。群落结构变异反映了研究区内个体的大小组成变化, 其可能来自于不同物种间的固有差异, 也可能由同种或异种个体间的不对称竞争产生(Coomes *et al.*, 2009; Clark, 2010; Morin *et al.*, 2011; Zhang *et al.*, 2012)。在群落水平, 复杂的结构组成使得树木在空间中形成多元配置, 从而提高了资源利用效率(Yachi & Loreau, 2007)。因此, 可以认为群落结构变异在一定程度上反映了物种在资源利用上的生态位互补, 这是促进生产力的一个重要机制。

在目前探讨群落结构与生产力关系的研究中, 大多研究表明二者之间呈正相关关系(Lei *et al.*, 2008; Zhang & Chen, 2015; Dănescu *et al.*, 2016), 但也有结果表现出不相关或负相关(Liang *et al.*, 2007; Long & Shaw, 2010; Ryan *et al.*, 2010; Bourdier *et al.*, 2016): Lei等(2008)发现在以云杉(*Picea* sp.)为主的森林中, 群落结构变异和树木生长存在正相关关系。Dănescu等(2016)验证了群落结构变异对德国西南部异龄混交林的生长有促进作用。Liang等(2007)发现在以*Pseudotsuga menziesii*和*Tsuga heterophylla*为主的群落中, 结构变异大的样方呈现出与生产力的负相关关系。Long和Shaw (2010)发现在*Pinus*

*ponderosa*林中, 群落结构与生产力并没有显著的相关关系。甚至有研究直接指出群落结构对生产力的影响比物种多样性更强(Dănescu *et al.*, 2016)。综上所述, 群落结构与生产力的关系仍需进一步讨论, 且物种多样性和群落结构对生产力影响的相对大小究竟如何, 亟待阐明。

阔叶红松林作为东北地区典型的森林植被类型, 对维持东北地区生态系统功能具有重要价值。其中丰富的物种和结构组成, 对研究生产力维持机制具有重要意义。本研究以吉林蛟河阔叶红松林大样地为研究对象, 试图分析物种多样性和群落结构变异对阔叶红松林生产力的影响, 为东北地区天然林经营指导提供科学依据。研究主要关注以下两个问题: 1)物种多样性和群落结构二者是否均与生产力存在相关关系? 其影响是否显著? 2)物种多样性和群落结构哪个对生产力的作用更大?

为解决上述两个问题, 首先构建了线性回归模型, 以生产力作为响应变量, 以物种多样性和群落结构变异分别作为解释变量, 单独分析物种多样性和群落结构对生产力的影响。进一步利用线性回归模型筛选出与生产力相关性最强的物种多样性和群落结构变异指标, 由此构建结构方程模型, 从而比较物种多样性和群落结构对生产力的作用路径, 验证二者对生产力的相对作用大小。

1 材料和方法

1.1 研究样地概况

研究样地建于2010年, 面积11.76 hm² (420 m × 280 m), 地属吉林省蛟河市林业实验管理局辖区(43.85°–44.08° N, 127.58°–127.85° E), 位于长白山系张广才岭西南坡余脉, 属于受季风影响的温带大陆性气候区。研究区年平均气温3.8 °C, 最热月7月平均气温21.7 °C, 最冷月1月平均气温–18.6 °C。年降水量约696 mm, 主要集中在夏季。样地中土壤类型单一, 为暗棕色森林土。样地地形平坦, 海拔变化范围在495.4–504.1 m之间, 最大高差不超过10 m。植被类型属长白山植物区系, 为典型的天然针阔混交林。研究样地中共调查到16 373棵木本植株, 隶属于19科25属36种。主要乔木树种包括红松(*Pinus koraiensis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、千金榆(*Carpinus cordata*)、色木槭(*Acer pictum* subsp.

mono)等; 主要灌木树种包括髭脉槭(*Acer barbinerve*)、暴马丁香(*Syringa reticulata* subsp. *amurensis*)、毛榛(*Corylus mandshurica*)等。

1.2 数据调查与计算

以20 m × 20 m连续小样方为取样单元, 于2010年对样地中所有胸径≥1 cm的木本植物的物种、胸径、树高、冠幅和相对位置进行记录并挂牌监测。2015年进行第一次复测调查。本研究以样地内胸径≥4 cm的活立木为研究对象, 共10 973株, 隶属于14科20属31种, 2010年平均胸径为15.31 cm, 2015年平均胸径为16.27 cm。

计算两次调查间样方内胸高断面积年均增长量作为样方生产力。考虑到树木生长遵循幂次定律, 树木越大胸高断面积增长越多, 为改善数据正态性(Dănescu *et al.*, 2016), 在R软件中对胸高断面积增长量作Box-Cox转换(Box & Cox, 1964)。

2012年用冠层分析仪(WinSCANOPY, Quebec, Canada)在每个小样方中心距离地面1.5 m处拍摄一张半球状照片, 用对应的WinSCANOPY和XLScanopy软件对照片进行处理, 得到林冠开阔度, 表示小样方的光照环境。同年在每个小样方中心20–50 cm处采集500 g土壤样品, 于实验室内测定全氮、全磷、全钾、速效氮、速效磷、速效钾、有机碳含量和pH值共8个变量代表每个样方的土壤环境。考虑到群落生产力与林分密度密切相关, 计算胸高断面积密度。样地较为平坦, 地形差异对生产力的影响在此不作考虑。各样方数据统计如表1。

1.3 物种多样性和群落结构变异计算

计算物种丰富度、香农指数和均匀度指数代表

样地的物种多样性情况。群落结构变异的计算采用胸径香农指数和均匀度指数, 具体方法如下: 将初测胸径以1 cm为间隔划分等级, 统计每个样方内出现的胸径等级数以及每个等级内的个体数, 按照香农指数和均匀度指数的计算公式, 用胸径等级数替换物种数即可计算相应的群落结构变异, 其意义表示不同大小的树木间个体分配的均匀性(Dănescu *et al.*, 2016)。另外, 计算胸径变异系数、胸径基尼系数表示群落结构变化。变异系数度量了胸径大小的离散程度, 其值越大离散程度越大。基尼系数表示胸径分布偏离绝对均匀状况的程度, 其值越大不同径级间个体分配越不均匀。各指标计算公式及结果见表2。

1.4 回归模型构建

进行回归分析前, 用Z-score方法对解释变量进行标准化处理。利用转换后的响应变量和解释变量构建线性回归模型, 步骤如下:

1.4.1 多重共线性检验

多重共线性会影响解释变量对响应变量的解释和预测能力。利用方差膨胀因子(*VIF*)检验变量间的多重共线性, 根据以往经验, *VIF* < 10时认为变量间没有多重共线性(Fox & Monette, 1992; Fox, 2008)。验证结果显示, 本研究解释变量*VIF*均小于10, 没有多重共线性。

1.4.2 模型构建

构建回归模型基本形式如下:

$$ABAI = b_0 + b_1 \times ENV + b_2 \times BAD + b_3 \times Diversity + \varepsilon$$

式中*ABAI*为样方生产力, *ENV*为9个环境变量, 包括林冠开阔度, 土壤全氮、全磷、全钾、速效氮、速

表1 样地内基础变量信息统计表

Table 1 The statistical information of basic variables in the sampling plot

变量 Variables	范围 Range	平均值 Mean	标准偏差 Standard deviation
胸高断面积年均增长量 Annual growth of basal area (cm ² ·a ⁻¹)	76.53–543.60	272.22	83.62
林冠开阔度 Canopy openness	1.12–3.99	1.87	0.38
土壤全氮 Soil total nitrogen (g·kg ⁻¹)	0.65–1.60	0.95	0.16
土壤全磷 Soil total phosphorus (g·kg ⁻¹)	0.33–1.09	0.79	0.12
土壤全钾 Soil total potassium (g·kg ⁻¹)	20.40–20.90	20.70	0.01
土壤速效氮 Soil available nitrogen (mg·kg ⁻¹)	29.93–68.81	53.65	8.48
土壤速效磷 Soil available phosphorus (mg·kg ⁻¹)	0.09–22.01	11.94	5.59
土壤速效钾 Soil available potassium (mg·kg ⁻¹)	206.80–236.20	226.30	5.74
土壤有机碳 Soil organic carbon (%)	5.51–13.33	9.64	1.60
土壤pH值 Soil pH value	4.38–5.32	4.88	0.25
胸高断面积密度 Basal area density (cm ² ·m ⁻²)	9.73–46.31	27.97	5.96

表2 物种多样性和群落结构变异计算公式及结果
Table 2 The formulas and results of species diversity and community structure of woody plants in the studied forest

	指数 Index	计算公式 Formula	平均值 Mean value	范围 Range
物种多样性 Species diversity	物种丰富度 Species richness	$S = N_s$	8.34	4–15
	物种香农指数 Species Shannon index	$Hs = -\sum_{i=1}^{N_s} \frac{n_i}{N} \times \ln\left(\frac{n_i}{N}\right)$	1.81	1.18–2.55
	物种均匀度 Species evenness	$Es = Hs / \ln(N_s)$	0.87	0.65–0.97
群落结构变异 Variation of community structure	胸径香农指数 DBH Shannon index	$Hd = -\sum_{j=1}^{Nd} \frac{n_j}{N} \times \ln\left(\frac{n_j}{N}\right)$	2.77	2.24–3.11
	胸径均匀度 DBH evenness	$Es = Hd / \ln(Nd)$	0.94	0.70–1.11
	胸径变异系数 Coefficient of DBH variation	$VarD = 100\% \times \frac{\sqrt{\frac{1}{N} (DBH_k - \mu)^2}}{\mu}$	77.36	44.14–112.70
	胸径基尼系数 DBH Gini index	$GiniD = \frac{\sum_{k=2}^N (2 \times k - N - 1) \times ba_k}{\sum_{k=2}^N (N - 1) \times ba_k}$	0.39	0.24–0.51

ba_k 样方内按大小升序第 k 个个体的胸高断面积; DBH_k 样方内第 k 个个体的胸径值; n_i 样方中第 i 个物种的个体数; N 样方中总个体数; N_s 样方内物种总数; n_j 样方内第 j 个胸径等级中的个体数; Nd 样方内胸径等级总数; μ 样方中所有个体胸径平均值。
 ba_k is the basal area of the k th individual which was ranked according to the ascending order of diameter values; DBH_k is the diameter at breast height (DBH) of the k th individual; n_i is the individual number of the i th species; N is the total number of individuals in a subplot; N_s is the total number of species in a subplot; n_j is the individual number of the j th diameter class; Nd is the total number of the diameter class; μ is the mean value of all diameters in a subplot.

效磷、速效钾、有机碳、pH值, BAD 为胸高断面积密度, $Diversity$ 为物种多样性或群落结构指数, b_0 表示截距项, b_1 、 b_2 、 b_3 为相应解释变量系数, ε 表示随机误差。基于7个物种多样性和群落结构变异指数分别构建模型, 计算其与生产力的相关性。

1.4.3 模型评价

对于包含不同指数的7个模型, 均利用逐步回归法确定显著变量作为解释变量。计算调整决定系数(adjusted R^2)和AIC信息量准则(Akaike information criterion)判断模型优劣, 观察和比较物种多样性和群落结构与生产力的相关性。同时, 筛选与生产力最为相关的物种多样性和群落结构变异指数, 用来构建结构方程模型。

1.5 结构方程模型构建

为比较物种多样性和群落结构对生产力的相对作用大小, 研究构建物种多样性和群落结构变异同时影响生产力的结构方程模型。根据线性回归的结果, 结构方程模型中不仅考虑了物种多样性和群落结构变异的作用, 而且考虑了环境变量和胸高断面积密度对生产力的作用路径, 以及其对物种多样性和群落结构变异的影响。由于研究中环境变量较多, 通过比较模型整体优劣保留最为相关的环境因子。利用模型中各路径标准化系数, 定量表示不同因素对生产力的相对作用大小, 从而比较物种多样性和

群落结构与生产力的关系。

2 结果

通过构建物种多样性和群落结构与生产力之间的多元回归模型(包含了环境因子和 BAD 作为解释变量), 比较了不同指数对生产力的作用。结果发现, 物种多样性和群落结构均对生产力有显著影响(表3)。7个多样性指标中, 物种均匀度、胸径香农指数和胸径基尼系数在模型中与生产力相关性显著(表3), 而物种丰富度、物种香农指数、胸径均匀度和胸径变异系数对生产力没有显著解释力(模型未列出)。

物种均匀度与生产力具有显著的负相关关系($r = -0.211, p = 0.028$), 即物种间个体分配越不均匀生产力越高。胸径香农指数与生产力具有显著的正相关关系($r = 0.400, p = 0.001$), 胸径基尼系数与生产力具有显著负相关关系($r = -0.337, p < 0.001$), 均表明个体在不同径级间分配越均匀时生产力水平越高。

物种多样性的3个指标中, 只有均匀度指数与生产力具有显著的相关性, 因此选用均匀度指数代表物种多样性。群落结构变异指标中, 胸径基尼系数和香农指数与生产力具有显著相关性。比较发现, 此二者回归模型的调整决定系数香农指数(adjusted

表3 与生产力显著相关的多样性线性回归结果

Table 3 The correlation coefficient between the examined variables and forest productivity using different models

解释变量 Explanatory variables	估计值 Estimate	群落结构变异模型 Community structural variation model	
		物种多样性模型 Species diversity model	群落结构变异模型 Community structural variation model
		A	B
物种均匀度 Species evenness	-0.211*	-	-
胸径香农指数 DBH Shannon index	-	0.400***	-
胸径基尼系数 DBH Gini index	-	-	-0.337***
胸高断面积密度 Basal area density	0.914***	0.756***	0.964***
林冠开阔度 Canopy openness	0.289***	0.275**	0.298***
有机碳 Soil organic carbon	0.517***	0.221*	0.293***
速效钾 Available potassium	0.991***	0.193*	0.241**
速效氮 Available nitrogen	0.413***	-	-
pH	-0.520***	-	-
速效磷 Available phosphorus	-	0.413***	-
全磷 Total phosphorus	-	-0.244*	-
调整决定系数 Adjusted R^2	34.67%	35.95%	31.93%
AIC值 AIC value	1 080.385	1 074.56	1 090.52

群落结构变异模型包括A、B两个独立模型。A模型中胸径香农指数与生产力显著相关; B模型中胸径基尼系数与生产力显著相关。AIC表示赤池信息量准则; DBH表示树木胸径值。***, $p < 0.001$; **, $0.001 < p < 0.01$; *, $0.01 < p < 0.05$; ns, $p > 0.05$ 。

Community structural variation model includes two independent models, A and B, in model A, the DBH Shannon index is significantly correlated with productivity, in model B, the DBH Gini index is significantly correlated with productivity. AIC represents the Akaike information criterion; DBH represents the tree diameter at breast height. ***, $p < 0.001$; **, $0.001 < p < 0.01$; *, $0.01 < p < 0.05$; ns, $p > 0.05$ 。

$R^2 = 35.95\%$)高于基尼系数(adjusted $R^2 = 31.93\%$), 而AIC值香农指数($AIC = 1\ 074.56$)显著低于基尼系数($AIC = 1\ 090.52$), 因此选用香农指数代表群落结构变异。

以均匀度指数代表物种多样性, 以胸径香农指数代表群落结构变异, 构建结构方程模型。变量较多时, 结构方程模型不易收敛, 故逐个加入环境变量构建结构方程模型, 最优结果(图1)如下:

群落结构变异对生产力有显著影响, 路径系数(反映作用大小)为0.329, 而物种多样性对生产力的影响不显著(路径系数为-0.158)。同时, 生产力还受到环境(主要包括速效磷、速效钾、有机碳以及光照)和林分密度的显著影响, 作用大小分别为0.694和0.773。研究结果表明, 在同时考虑物种多样性和群落结构变异对生产力的影响时, 群落结构变异的作用

用要大于物种多样性。

3 讨论

研究首先通过构建物种多样性及群落结构变异与生产力之间的回归模型, 分析了7个不同指标对生产力的影响, 并筛选了与生产力密切相关的物种多样性和群落结构变异指标, 进而通过结构方程模型, 验证了物种多样性和群落结构对生产力的相对作用大小。结果表明: 1)分别考虑物种多样性和群落结构作用时, 二者均对生产力具有显著影响; 2)同时考虑物种多样性和群落结构的影响时, 群落结构对生产力的作用更强。

与以往主要讨论物种多样性作用的研究有所不同, 本研究重点关注了群落结构的影响, 发现群落结构对生产力的作用更强。研究认为, 群落结构变异主要是通过加强光能互补利用促进生产力提高, 其能够直接反映个体大小在水平结构上的变化, 同时间接反映在垂直结构(即树高)上的变化, 群落中个体处在不同径级、不同林层, 增加了冠层结构复杂性(Fahey *et al.*, 2015)。在最近的研究中, 复杂冠层结构促进光吸收利用的重要性越发凸显(Parker *et al.*, 2004; Christopherm *et al.*, 2010; Hardiman *et al.*, 2013)。具体而言, 群落结构复杂时, 在相同的叶面积条件下, 植物可以通过冠层间隙吸收更多的光能, 相比于结构单一的群落具有更高的光利用效率。在总叶面积和生产力关系达到一个相对稳定的状态后, 生产力会随冠层间隙的增多而增加(Hardiman *et al.*, 2011, 2013)。同时, 结构复杂的群落更容易产生异质性光环境, 使得耐阴性物种存活率较高且枝叶更浓密(Valladares & Niinemets, 2008), 促进了下林层对生产力的贡献(Parker *et al.*, 2002)。对于我们的研究对象而言, 针阔混交林具有更复杂的冠层结构, 红松圆锥形的树冠周围易形成“光通道”(Pretzsch, 2014), 在以红松为优势种的群落中“光通道”广布, 相邻个体由此获得更多的光资源而生长较快, 促进对生产力的贡献。总之, 不同大小的个体具有特定的环境需求, 维持和增加群落结构变异有助于满足不同个体的特殊需求, 相反, 结构单一的群落中个体大小相近, 竞争相对激烈, 降低了生态位互补作用, 无法有效地促进生产力。

在其他群落结构与生产力关系的研究中, Liang等(2007)发现群落结构(胸径香农指数)与个体生长

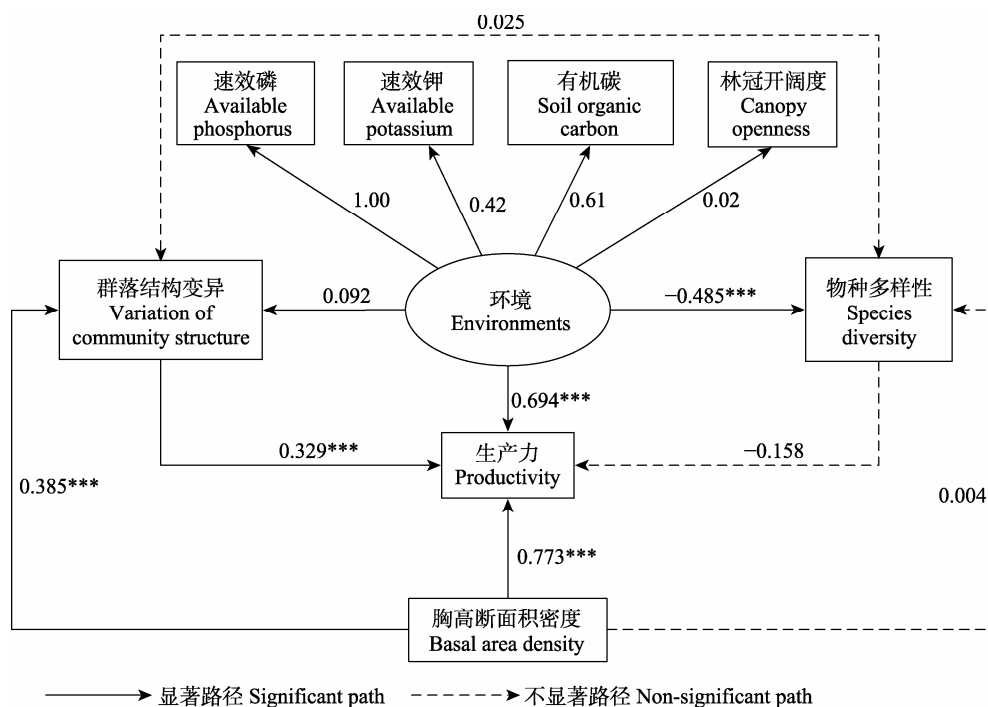


图1 物种多样性和群落结构对生产力的作用路径图。图中实线表示作用路径显著，虚线表示作用路径不显著。***, $p < 0.001$ 。
Fig. 1 The impact paths of species diversity and community structure on productivity. Solid line indicates significant path, while dashed line indicates insignificant path. ***, $p < 0.001$.

以及群落更新呈负相关关系，而死亡率与群落结构呈正相关关系，但此项研究针对的是10年的生长变化，因此10年内的短期更新没有被监测到或死亡率被高估。Kuehne等(2015)通过不同强度的采伐使群落具有不同梯度的结构异质性(11个胸径结构变异指标)，发现群落结构对生产力的影响十分微弱。此外，Ryan等(2010)也发现结构异质性高(胸径分布不均匀)的群落相比结构均匀的群落生产力平均降低了约14%。造成以上结果与本研究不一致的原因，有可能是方法上的差异，包括多样性计算方法(比如选用不同的多样性指数结果不同)或者是样地监测方法(比如样地监测周期不同)(Dănescu *et al.*, 2016)，也有可能是森林系统本身的差异造成：一方面，群落结构与发展阶段有关，随着群落年龄增加，群落结构更复杂，在光资源利用上的互补更强，对生产力的促进作用更强，遵循生态位互补效应随群落发展阶段增强的规律(Reich *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2012; Zhang & Chen, 2015)；另一方面，群落结构与生产力的关系可能还与物种组成有关，当群落中绝大多数都是不耐阴物种时，透过冠层进入林下的光能并不能被当作生长所需的资源而吸收，只有当群落中具有一定数量的耐阴性物种时，由冠层结

构差异造成的光异质环境才能被充分有效利用从而促进生产力(Parker *et al.*, 2002; Valladares & Niinemets, 2008)。

关于物种多样性与生产力的关系，虽然本研究得到了与大多数观点(即物种多样性促进生产力)(贺金生等, 2003; Forrester & Bauhus, 2016)不一致的结果，但是长期以来关于物种多样性和生产力关系的激烈争论也证明物种多样性不能完美统一地解释现实世界中所有的多样性-生产力关系。本研究认为，植物的生长受到所处环境及群落格局的影响，而群落结构反映了群落在水平结构和垂直结构上的变化，可以在一定程度上表示群落个体资源利用效率的差异，因而更准确地反映了多物种多径级天然林中生态位互补效应对生产力的作用。

4 结论

在吉林蛟河阔叶红松林中，物种多样性与生产力显著负相关，群落结构与生产力显著正相关，且对生产力的作用比物种多样性更强，这主要是由于增加了冠层结构的复杂性影响群落对光能的捕获和利用从而影响了生产力。因此，在森林经营管理中，增加森林群落结构变异对有效增加生产力具有重要

意义。

基金项目 国家重点研发计划(2017YFC0504104)和国家自然科学基金(31670643)。

致谢 感谢北京林业大学郝珉辉博士和徐卫博士在数据处理分析过程中给予的帮助, 感谢李晓宇博士在论文修改过程中给予的帮助。

参考文献

- Bertness MD, Leonard GH (1997). The role of positive interactions in communities: Lessons from intertidal habitats. *Ecology*, 78, 1976–1989.
- Bourdier T, Cordonnier T, Kunstler G, Piedallu C, Lagarrigues G, Courbaud B (2016). Tree size inequality reduces forest productivity: An analysis combining inventory data for ten European species and a light competition model. *PLOS ONE*, 11, e0151852. doi: 10.1371/journal.pone.0151852.
- Box GE, Cox DR (1964). An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society*, 26, 211–252.
- Chesson P (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 31, 343–366.
- Christophers G, Christophs V, Brady H, Peters C (2010). Wood net primary production resilience in an unmanaged forest transitioning from early to middle succession. *Forest Ecology & Management*, 260, 36–41.
- Clark JS (2010). Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees. *Science*, 327, 1129–1132.
- Coomes DA, Kunstler G, Canham CD, Wright E (2009). A greater range of shade-tolerance niches in nutrient-rich forests: An explanation for positive richness-productivity relationships? *Journal of Ecology*, 97, 705–717.
- Dănescu A, Albrecht AT, Bauhus J (2016). Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. *Oecologia*, 182, 319–333.
- Fahey RT, Fotis AT, Woods KD (2015). Quantifying canopy complexity and effects on productivity and resilience in late-successional hemlock-hardwood forests. *Ecological Applications*, 25, 834–847.
- Forrester DI, Bauhus J (2016). A review of processes behind diversity—Productivity relationships in forests. *Current Forestry Reports*, 2, 1–17.
- Fox J (2008). *Applied Regression Analysis and Generalized Linear Models*. 2nd edn. Sage Publications, Thousand Oaks, USA.
- Fox J, Monette G (1992). Generalized collinearity diagnostics. *Journal of the American Statistical Association*, 87, 178–183.
- Hardiman BS, Bohrer G, Gough CM, Vogel CS, Curtis PS (2011). The role of canopy structural complexity in wood net primary production of a maturing northern deciduous forest. *Ecology*, 92, 1818–1827.
- Hardiman BS, Gough CM, Halperin A, Hofmeister KL, Nave LE, Bohrer G, Curtis P (2013). Maintaining high rates of carbon storage in old forests: A mechanism linking canopy structure to forest function. *Forest Ecology & Management*, 298, 111–119.
- He JS, Fang JY, Ma KP, Huang JH (2003). Biodiversity and ecosystem productivity: Why is there a discrepancy in the relationship between experimental and natural ecosystems? *Acta Phytocologica Sinica*, 27, 835–843. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 方精云, 马克平, 黄建辉 (2003). 生物多样性与生态系统生产力: 为什么野外观测和受控实验结果不一致? 植物生态学报, 27, 835–843.]
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.
- Kuehne C, Weiskittel AR, Fraver S, Puettmann KJ (2015). Effects of thinning-induced changes in structural heterogeneity on growth, ingrowth, and mortality in secondary coastal Douglas-fir forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 45, 1448–1461.
- Lei X, Wang W, Peng C (2008). Relationships between stand growth and structural diversity in spruce-dominated forests in New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 1835–1847.
- Liang J, Buongiorno J, Monserud RA, Kruger EL, Zhou Me (2007). Effects of diversity of tree species and size on forest basal area growth, recruitment, and mortality. *Forest Ecology & Management*, 243, 116–127.
- Long JN, Shaw JD (2010). The influence of compositional and structural diversity on forest productivity. *Forestry*, 289, 121–128.
- Loreau M, Hector A (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412, 72–76.
- Maire GL, Nouvellon Y, Christina M, Ponzoni FJ, Gonçalves JLM, Bouillet JP, Laclau JP (2013). Tree and stand light use efficiencies over a full rotation of single- and mixed-species *Eucalyptus grandis*, and *Acacia mangium* plantations. *Forest Ecology & Management*, 288, 31–42.
- Morin X, Fahse L, Scherer-Lorenzen M, Bugmann H (2011). Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters*, 14, 1211–1219.
- Naeem S, Bunker DE, Hector A, Loreau M, Perrings C (2009). *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing*. Oxford University Press, New York.

doi: 10.17521/cjpe.2016.0321

- Parker GG, Davis MM, Chapotin SM (2002). Canopy light transmittance in Douglas-fir-western hemlock stands. *Tree Physiology*, 22, 147–157.
- Parker GG, Harmon ME, Lefsky MA, Chen J (2004). Three-dimensional structure of an old-growth *Pseudotsuga-Tsuga*, canopy and its implications for radiation balance, microclimate, and gas exchange. *Ecosystems*, 7, 440–453.
- Pretzsch H (2014). Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology & Management*, 327, 251–264.
- Reich PB, Tilman D, Isbell F, Mueller K, Hobbie SE, Flynn DFB, Eisenhauer N (2012). Impacts of biodiversity loss escalate through time as redundancy fades. *Science*, 336, 589–592.
- Ruijven JV, Berendse F (2005). Diversity-productivity relationships: Initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 695–700.
- Ryan MG, Stape JL, Binkley D, Fonseca S, Loos RA, Takahashi EN, Silva CR, Silva SR, Hakamada RE, Ferreira JM, Lima AMN, Gava JL, Leite FP, Andrade HB, Alves JM, Silva GGC (2010). Factors controlling Eucalyptus productivity: How water availability and stand structure alter production and carbon allocation. *Forest Ecology & Management*, 259, 1695–1703.
- Tilman D, Lehman CL, Thomson KT (1997). Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 1857–1861.
- Tilman D, Reich PB, Knops JM (2006). Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441, 629–632.
- Tilman D, Wedin D, Knops J (1996). Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379, 718–720.
- Valladares F, Niinemets U (2008). Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology Evolution & Systematics*, 39, 237–257.
- Yachi S, Loreau M (2007). Does complementary resource use enhance ecosystem functioning? A model of light competition in plant communities. *Ecology Letters*, 10, 54–62.
- Zhang Y, Chen HYH (2015). Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass. *Journal of Ecology*, 103, 1245–1252.
- Zhang Y, Chen HYH, Reich PB (2012). Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: A global meta-analysis. *Journal of Ecology*, 100, 742–749.

特邀编委: 达良俊 责任编辑: 王 葳



扫码向作者提问