

•研究报告•

云南松天然次生林物种丰富度与生态系统多功能性的关系

黄小波^{1,2} 李帅锋^{1,2} 苏建荣^{1,2*} 刘万德^{1,2} 郎学东^{1,2}

1 (中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 昆明 650224)

2 (云南普洱森林生态系统国家定位观测研究站, 昆明 650224)

摘要: 全球气候变化、森林采伐和生境破碎化导致全球生物多样性迅速下降, 并对生态系统功能产生了严重的影响。近年来, 生物多样性与生态系统功能的关系成为生态研究的热点, 但以往的研究多关注生物多样性与单一生态系统功能的关系, 对生态系统尤其是森林生态系统多功能性的研究亟待加强。本文基于云南松(*Pinus yunnanensis*)天然次生林94个样地的调查数据, 选取木本植物生物量、土壤有机碳含量、植物氮、植物磷、土壤全氮、土壤水解性氮、土壤全磷和土壤有效磷等8个生态系统功能变量, 采用平均值法、单阈值法和多阈值法综合评价了云南松天然次生林物种丰富度与生态系统多功能性的关系及影响因子。结果表明: (1)云南松天然次生林物种丰富度与生态系统多功能性的关系强于它与单一生态系统功能间的关系; (2)在3–88%阈值范围内, 物种丰富度对于多功能性具有显著正影响, 在中等阈值水平(54%)上, 物种丰富度效应最大, 此时可能的最大物种丰富度作用实现百分比为53.53%; (3)云南松天然次生林中物种丰富度对多功能性的影响最大, 表现为极显著正相关; 年均气温、年均降水量和土壤pH对多功能性无显著直接影响, 但均可通过对物种丰富度的影响而产生间接影响。物种丰富度对生态系统多功能性具有重要意义, 但是物种数目的增加并不能保证所有功能均达到最佳状态, 在中等功能水平时, 物种数目的增加对多功能性的影响最大。

关键词: 云南松; 生物多样性; 物种丰富度; 结构方程模型; 生态系统多功能性

The relationship between species richness and ecosystem multifunctionality in the *Pinus yunnanensis* natural secondary forest

Xiaobo Huang^{1,2}, Shuaifeng Li^{1,2}, Jianrong Su^{1,2*}, Wande Liu^{1,2}, Xuedong Lang^{1,2}

1 Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224

2 Pu'er Forest Ecosystem Research Station, State Forest Administration, Kunming 650224

Abstract: Under global climate change, biodiversity is decreasing rapidly due to deforestation and habitat fragmentation, which has serious consequences for ecosystem functioning. In recent years, the relationship between biodiversity and ecosystem functioning has been a core research area in ecology. Previous researchers have paid great attention to the relationship between biodiversity and individual ecosystem functioning, and seldom consider multiple functions (multifunctionality), especially in forest ecosystems. Here, based on survey data from 94 plots of *Pinus yunnanensis* in a natural secondary forest, we selected variables related to ecosystem functioning: woody plant biomass, soil organic carbon, plant nitrogen, plant phosphorus, soil total nitrogen, soil hydrolyzable nitrogen, soil total phosphorus, and soil available phosphorus. We used an averaging approach, single threshold approach, and multiple threshold approach to evaluate the effects of species richness on ecosystem multifunctionality and impacting factors. Results showed that the relationship between species richness and ecosystem multifunctionality was stronger than that of individual ecosystem functioning. Species richness had a significant positive effect on multifunctionality within thresholds ranging from 3% to 88%. When using a moderate threshold (54%), species richness had the strongest positive effect, and the percentage of maximum possible species richness was 53.53%. Path analysis of a structural equation

收稿日期: 2017-06-05; 接受日期: 2017-11-20

基金项目: 中国林科院基本科研业务费专项(CAFYBB2017ZX002)和林业公益性行业科研专项(201404211)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jianrongsu@vip.sina.com

model showed that species richness had the strongest (positive) effect on multifunctionality in the *Pinus yunnanensis* natural secondary forest. Mean annual temperature, mean annual precipitation, and soil pH had insignificant effects on multifunctionality, but indirect effects via influences on species richness. Species richness may be of primary importance when considering ecosystem multifunctionality. Increasing species numbers may not always lead to the optimal state of all functions. Increasing species numbers had the strongest effects on multifunctionality, but only once multifunctionality reached moderate levels.

Key words: *Pinus yunnanensis*; biodiversity; species richness; structural equation modeling; ecosystem multifunctionality

尽管人类一直在努力降低物种丧失的速率, 但是收效甚微, 全球生物多样性仍在急剧下降(Butchart et al, 2010)。生物多样性丧失的同时导致了生态系统功能和服务的下降(Cardinale et al, 2006, 2011; Isbell et al, 2011)。就同一生态系统功能而言, 生物多样性的影响并不低于气候变化、酸化作用、大气CO₂升高以及营养物质污染等的影响(Hooper et al, 2012)。对生物多样性尤其是物种多样性与生态系统功能关系的研究已持续了20多年(Tilman et al, 1996; Hector et al, 1999; Brose & Hillebrand, 2016), 是生态学研究热点之一(张全国和张大勇, 2002)。但是, 绝大多数研究关注的是生物多样性对单一生态系统功能的影响(Hector & Bagchi, 2007), 比如生物多样性对陆地和水生生态系统的初级生产力、氮积累的影响等(Hector et al, 1999; Flombaum & Sala, 2008; Cardinale, 2011)。随着研究的深入与数据的累积, 人们逐渐认识到生态系统具有同时维持多种生态系统功能和服务的能力, 即生态系统多功能性(multifunctionality) (Zavaleta et al, 2010)。研究表明, 利用单一的生态系统功能代替整体的生态系统功能会忽略掉其他重要的功能, 从而低估生物多样性丧失对整体生态系统功能的影响(Gamfeldt et al, 2008; Lefcheck et al, 2015); 确保生态系统多种功能的同时发挥是维持生态系统完整性的前提条件(Gamfeldt et al, 2008)。

2007年, Hector和Bagchi利用欧洲草地实验数据首次定量分析了物种丰富度与生态系统多功能性之间的关系。经过10多年的发展, 相关研究逐渐从陆地植物(Gamfeldt et al, 2013)扩展到微生物(Delgado-Baquerizo et al, 2016; Roger et al, 2016)及水生生态系统(Pendleton et al, 2014)。研究发现, 提供和维持多种功能必须要求生态系统具有高水平的生物多样性(Zavaleta et al, 2010; Isbell et al, 2011)。van der Plas等(2016a)研究指出, 除了互补效

应(complementarity effects)和选择效应(selection effects)外, “万金油效应”(即在多功能群落中, 绝大多数或所有功能均处于中等水平, 而且平均效应控制着各单一功能最大化的可能性。van der Plas等借用英语谚语“Jack-of-all-trades, master-of-none”将其命名为“Jack-of-all-trades effects”)是生物多样性与生态系统多功能性关系的重要驱动机制。尽管生物多样性影响生态系统功能的机制还存在争议, 但生物多样性与生态系统功能之间存在显著关系(Adler et al, 2011; Maestre et al, 2012; Pasari et al, 2013; Byrnes et al, 2014; van der Plas et al, 2016a)、生物多样性与生态系统多功能性的关系强度大于它与单个功能的关系强度(Hector & Bagchi, 2007; Gamfeldt et al, 2008)的观点已得到广泛认同。

近年来, 我国也开展了许多这方面的研究。He等(2009)分析了土壤细菌多样性的丧失与生态系统功能数量之间的关系; Jing等(2015)综合研究了地上与地下部分生物多样性对生态系统多功能性的影响, 分析了气候对生态系统多功能性的调节作用; 徐炜等(2016a, b)对生物多样性与生态系统多功能性的研究进展和方法进行了综述; 熊定鹏等(2016)和李静鹏等(2016)分别量化评估了不同利用方式下草原生态系统物种多样性对生态系统多功能性的影响。从国内外情况来看, 尽管森林作为最大的陆地生态系统, 在生态、经济、社会以及气候调节方面提供着极其丰富的功能价值, 但是关于其生态系统多功能性的研究还相对缺乏(Brandt et al, 2014; Mori et al, 2015; Härtl et al, 2016; van der Plas et al, 2016a, b)。此外, 环境因子驱动生态系统多功能性方面的许多研究结论并不一致, 还需要加强对不同生态系统类型的研究, 积累更丰富的数据资料, 以获取更加系统和全面的认识。比如, 在青藏高原草地生态系统中, 年均降水量对多功能性没有显著影响, 但年均温度有显著正影响(Jing et al, 2015); 在

全球旱地生态系统中, 年均降水量对多功能性有显著正影响, 年均温度却没有影响(Delgado-Baquerizo et al, 2016); 而同样在干旱地区, Maestre等(2012)则发现年均温度的增加会降低多功能性。

云南松(*Pinus yunnanensis*)林是我国西南地区一种生态、经济、社会效益较高的森林生态系统, 在维持物种多样性、涵养水源和固持土壤等方面具有重要的作用(金振洲和彭鉴, 2004), 是长江上游生态屏障的重要组成部分。20世纪60年代以来的大范围砍伐和人为干扰使现存云南松林大多为退化次生林或人工林(李贵祥等, 2007), 且生物多样性低、林分稳定性差、病虫害频发、生态系统功能不能充分发展(姜磊等, 2008), 导致大面积的云南松林已沦为低质低效林分(李莲芳等, 2009)。如何提高云南松林的生态系统功能是当前森林经营面临的重要课题。如前所述, 生物多样性与生态系统功能之间存在显著的相关关系, 对生态系统多功能性的影响很大, 因此揭示云南松次生林生物多样性与其生态系统多功能性之间的关系是提升云南松林生态系统功能的重要基础。基于此, 本研究在对云南松天然次生林进行多样性调查的基础上, 选取木本植物生物量、土壤有机碳含量、植物氮、植物磷、土壤全氮、土壤水解性氮、土壤全磷、土壤有效磷8个与生物量积累、土壤有机碳积累、地上生物量的营养库、养分循环有关的功能来评估生态系统多功能性, 拟为生物多样性的保育以及云南松天然次生林生态系统功能的提升提供理论依据。并试图回答以下科学问题: (1)物种多样性对生态系统多功能性影响的程度; (2)在云南松天然次生林生态系统中, 单一生态系统功能和多功能性与物种多样性的关系强度; (3)环境因子对云南松天然次生林物种多样性与生态系统多功能性关系的影响方式及其程度。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究以云南松天然次生林广泛分布的滇中高原为中心、包括滇东南和滇西南的广大范围作为研究区域。整个研究区域地理范围为24°04'–24°40' N, 99°08'–104°29' E, 海拔范围1,000–2,100 m。全区总体上属于高原季风气候, 干、湿季明显, 年均气温15.7–18.2℃, 年均降水量841–1,203 mm。林下土壤以山地红壤为主。在云南松天然次生林中, 云南

松占绝对优势; 混生及伴生树种常居于云南松林冠之下, 主要物种有南洋木荷(*Schima noronhae*)、云南油杉(*Keteleeria evelyniana*)、金叶子(*Craibiodendron stellatum*)、槲栎(*Quercus aliena*)、栓皮栎(*Q. variabilis*)、珍珠花(*Lyonia ovalifolia*)、黄毛青冈(*Cyclobalanopsis delavayi*)、尼泊尔栎木(*Alnus nepalensis*)、水锦树(*Wendlandia uvariifolia*)、大白杜鹃(*Rhododendron decorum*)和马缨杜鹃(*R. delavayi*)等。草本植物主要有假细锥香茶菜(*Rabdosia coetsoides*)、旱茅(*Schizachyrium delavayi*)、细柄草(*Capillipedium parviflorum*)、地胆草(*Elephantopus scaber*)、四脉金茅(*Eulalia quadrinervis*)、白茅(*Imperata cylindrica*)和丈野古草(*Arundinella decempedalis*)等。

1.2 样地设置、植被调查与取样

2015年4–6月, 在云南松天然次生林区设置样地进行调查。样地林龄约30年, 设置时尽可能选择丰富度不同的群落, 同时避免人为干扰对土壤及群落结构的潜在影响。样地面积参照《云南植被》(云南植被编写组, 1987)关于云南松、黄毛青冈、尼泊尔栎木群落样地的设置标准, 为20 m × 20 m, 共94个, 其中滇东南区域30个, 滇西南区域28个, 滇中区域36个。利用网格样方法将样地分割成16个5 m × 5 m的小样方, 在小样方内对所有高度(或长度) ≥ 1.3 m的植物进行每木调查, 测定各物种的名称、高度、胸径、冠幅和空间位置, 详细记录每个小样方的海拔、坡度、坡向、坡位等地形因子。

在调查中对样地内出现的物种进行叶片采集, 原则上是每个物种采集10株、每株采集成熟向阳叶片2片, 采集部位一般选择树木的中、上部位。对于样地中个体数少于10株的物种则根据物种的个体多度平均分配每株的叶片采集数量, 总数不少于20片, 形成混合样品。所有野外采集的叶片样品放置于大信封内, 带回实验室在65℃恒温条件下烘干至恒重, 粉碎过0.5 mm筛后装瓶。同时在每个样地的四角以及中间位置用5 cm孔径的土钻采集土样, 采集深度为0–20 cm。每块样地共取5钻土样, 混合均匀后带回实验室在室温条件下自然风干, 去除杂质后磨细并过0.25 mm筛, 装瓶待用。

1.3 功能指标的选取与测定

生物量是反映森林生态系统生产力和功能的重要指标(Genet et al, 2011), 土壤有机碳含量能够

很好地代表土壤中碳分解与储存的状况(Jax, 2010), 而氮和磷是陆地生态系统中限制初级生产力最常见的营养元素(Delgado-Baquerizo et al, 2013)。本文选取与生物量累积、土壤有机碳积累、地上生物量的营养库及养分循环有关的变量来评估生态系统多功能性, 包括: (1)木本植物生物量, (2)土壤有机碳含量, (3)植物氮、植物磷, (4)土壤全氮、土壤水解性氮、土壤全磷、土壤有效磷。

植物叶片氮含量采用有机元素分析仪(Flash-EA1112, Thermo Scientific, West Palm Beach, USA)测定, 植物叶片磷含量采用钼锑抗比色法测定(鲍士旦, 2000)。每个样品重复测定3次, 测定结果以单位质量的养分含量(mg/g)表示。土壤有机碳含量的测量采用重铬酸钾容量法, 土壤全氮含量采用凯氏定氮法测定, 土壤全磷采用氢氧化钠碱熔-钼锑抗比色法测定, 土壤水解性氮含量的测定采用碱解-扩散法, 土壤速效磷含量的测定采用盐酸和硫酸溶液浸提法, 土壤pH由pH酸度计(Thermo orion-868)测定。每个样品重复测定3次。应用生物量异速生长方程估测所调查到的54种木本植物的生物量。对于没有异速生长方程的伴生树种, 利用相近物种的异速生长方程来代替(Paul et al, 2014)。对于尚无异速生长方程的低频物种按Lambert等(2005)的建议, 采用Ali等(2015)提出的多物种生物量模型计算。研究所用异速生长方程详见附录1。

1.4 生态系统多功能性的评价方法

考虑到尚无一种标准的方法来描述生态系统多功能性, 现有方法又各有优缺点(Bradford et al, 2014; Byrnes et al, 2014), 因此本研究选择了平均值法(Maestre et al, 2012)、单阈值法(Zavaleta et al, 2010)和多阈值法(Byrnes et al, 2014) 3种具有互补性的方法来进行综合评价。平均值法首先将与生态系统功能有关的8个变量进行标准化处理, 再计算各指标值的Z分数, 将Z分数平均即可得到样地水平的生态系统多功能性指数 M 。平均值法可简单、直观地反映群落维持生态系统多功能性的能力(Maestre et al, 2012; Jing et al, 2015; 熊定鹏等, 2016; 徐炜等, 2016a), 它更适合用于线性模型分析(Bradford et al, 2014)。阈值法把阈值定义为每个功能所观测到的最大值的百分比(Zavaleta et al, 2010), 然后计算每个被观测功能值超过特定阈值的功能数。单阈值法分析中, 分别选择20%、40%、60%、80%作为

阈值, 拟合各阈值条件下物种丰富度与生态系统功能数间的关系。但单阈值法得出的结果很可能会遗漏多样性在何种水平上影响最强的关键信息(Byrnes et al, 2014), 故本文将单阈值法所得结果作为多阈值法的辅助解释。多阈值法来源于单阈值法, 阈值范围涵盖了0–100%。在已报道的方法中, 多阈值法能够提供更多的信息和稳定性, 是目前评价生物多样性与生态系统多功能性关系最全面的方法(Byrnes et al, 2014; van der Plas et al, 2016a)。

1.5 统计分析

利用Wang等(2016)开发的ClimateChina v4.40气候数据模拟软件, 结合样地经纬度和海拔生成各样地的气候数据。Z分数的计算在SPSS 19.0中完成, 再利用Excel将Z分数平均得到多功能性指数 M ; 双变量线性回归、结构方程模型以及阈值法的分析利用R v3.3.2软件(R development Core Team, 2016)完成, 其中结构方程模型利用lavaan软件包完成(Oberski, 2014); 阈值法分析利用multifunc软件包完成(Byrnes et al, 2014); 除结构方程路径图利用Microsoft Visio完成外, 其他图形用R的ggplot2包绘制。结构方程模型可以从观测数据中推导出因果关系(Allan et al, 2015)。为了推断生物和非生物因素对生态系统多功能性的相对重要性, 在结构方程模型分析之前, 预先假定各变量间的因果关系, 再在R语言中对模型整体进行拟合评价, 并统计每条路径的相关信息。

2 结果

2.1 物种丰富度与生态系统功能的关系

双变量线性回归结果如表1所示。除植物氮含量以外, 云南松天然次生林物种丰富度与植物磷、土壤水解性氮、土壤有效磷、土壤全氮、土壤全磷、土壤有机碳以及木本植物生物量均呈极显著的相关关系, 物种丰富度对于上述各生态系统功能变量的解释量分别为26%、20%、20%、19%、13%、26%、4%。物种丰富度与生态系统多功能性之间呈极显著的相关关系, 它对生态系统多功能性的解释量高于任何单一生态系统功能, 为39%。

2.2 物种丰富度对生态系统多功能性的影响

多阈值法所得结果如图1所示。物种丰富度对生态系统多功能性有显著正影响的最低阈值(T_{\min})为3%, 最高阈值(T_{\max})为88%, 物种丰富度对多功

表1 云南松天然次生林物种丰富度与单一生态系统功能以及生态系统多功能性的关系
Table 1 Relationships between species richness and individual ecosystem functioning, ecosystem multifunctionality in the *Pinus yunnanensis* natural secondary forest

功能指标 Function parameters	物种丰富度 Species richness	
	R^2	P
植物氮 Plant nitrogen	0.01	$P = 0.310$
植物磷 Plant phosphorus	0.26	$P < 0.001$
土壤水解性氮 Soil hydrolyzable nitrogen	0.20	$P < 0.001$
土壤有效磷 Soil available phosphorus	0.20	$P < 0.001$
土壤全氮 Soil total nitrogen	0.19	$P < 0.001$
土壤全磷 Soil total phosphorus	0.13	$P < 0.001$
土壤有机碳 Soil organic carbon	0.26	$P < 0.001$
木本植物生物量 Woody plant biomass	0.04	$P < 0.001$
生态系统多功能性 Ecosystem multifunctionality	0.39	$P < 0.001$

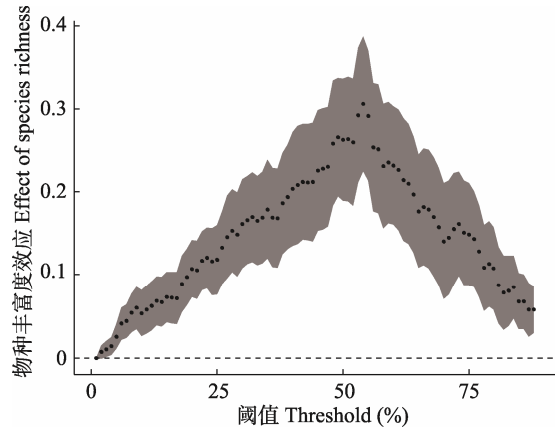


图1 不同阈值水平下云南松天然次生林的物种丰富度效应。物种丰富度效应表示物种丰富度与达到所测功能最大值的某一阈值的功能数间关系的斜率。各个点是拟合值，阴影代表±1的置信区间。
Fig. 1 The effect of species richness at different thresholds in the *Pinus yunnanensis* natural secondary forest. The effect represent the slope of the relationship between species richness and the number of functions beyond a threshold of the maximum observed value. Points are the fitted values and shading indicated ± 1 confidence interval.

能性效应最大时的阈值(T_{mde})为54%，此时物种丰富度具有的最大效应(R_{mde})为0.3059，意味着每增加1个物种，将会增加0.3059个功能数。本研究中，物种丰富度对多功能性的相对重要性实现百分比(P_{mde})为53.53%。

单阈值法所得结果如图2所示。在不同阈值水平上(20%、40%、60%、80%)，功能数均随着物种数目的增加呈极显著增长趋势($P < 0.01$)。在低阈值水平上(20%)，绝大部分功能在所有的物种丰富度

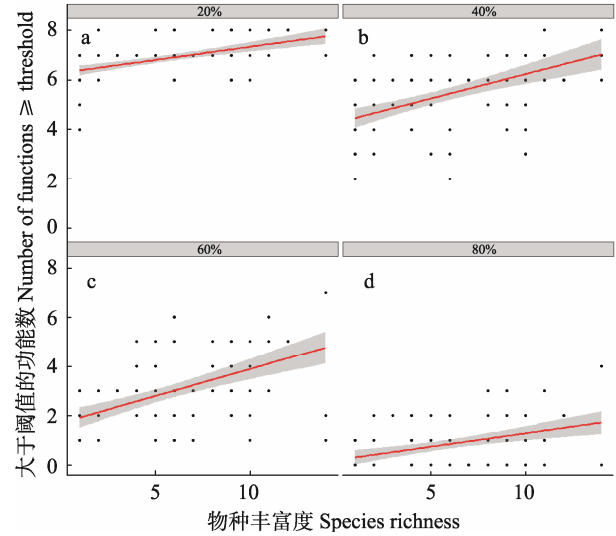


图2 云南松天然次生林物种丰富度与达到所测功能最大值的某一阈值的功能数之间的关系。矩形框内的百分数代表4个不同的阈值水平(20%、40%、60%、80%)。
Fig. 2 The relationship between species richness of *Pinus yunnanensis* natural secondary forest and the number of functions beyond a threshold of the maximum observed value at different thresholds. The percentage in rectangle frames represent four different threshold values (20%, 40%, 60%, and 80% of maximum).

水平上都能实现(图2a)。在40%和60%的中等阈值水平上，随着物种数目的增加，实现的功能数也最多(图2b、c)，这也证实了图1中物种丰富度影响效应最大时是在中等阈值54%上的结果。在80%高阈值水平上，物种丰富度与功能数的关系较为平缓，截距也更小，在所有的物种丰富度水平上，达到阈值水平以上的功能数也最少(图2d)。结合图1可知，虽然在高阈值水平上物种丰富度依然对于多功能性有极显著的影响，但高的物种丰富度并不能保证所有的功能都能表现出最高水平。

2.3 生物与非生物因子对于生态系统多功能性的影响

本研究利用结构方程模型来推断生物与非生物因子对于云南松天然次生林生态系统多功能性的直接和间接影响，结果如图3所示。结果表明，生态系统多功能性受物种丰富度影响最大($P < 0.01$)，路径系数为0.611；环境因子并不直接影响生态系统多功能性($P > 0.05$)，但可通过对物种丰富度施加影响进而间接影响多功能性，其中年均气温对物种丰富度具有极显著正影响($P < 0.01$)，路径系数为0.253，年均降水量以及土壤pH值对物种丰富度具有极显著负影响($P < 0.01$)，路径系数分别为-0.597和-0.487。

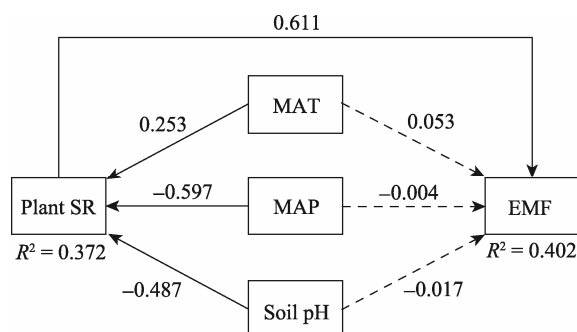


图3 生物和非生物因子与生态系统多功能性(EMF)关系的结构方程模型。实线代表极显著($P < 0.01$); 虚线代表不显著路径($P > 0.05$), 并给出路径系数 β 。Plant SR: 物种丰富度; MAT: 年均气温; MAP: 年均降水量; Soil pH: 土壤pH值。

Fig. 3 Structural equation models (SEM) of biotic and abiotic factors as predictors of ecosystem multifunctionality (EMF). Solid arrows represent extremely significant ($P < 0.01$); dotted grey arrows represent non-significant paths ($P > 0.05$). Path coefficients (β) are on the arrows. Plant SR, Plant species richness; MAT, Mean annual temperature; MAP, Mean annual precipitation.

3 讨论

在云南松天然次生林生态系统中, 物种丰富度与多功能性为极显著相关关系, 物种丰富度对于多功能性的解释量要高于它对任何单一功能的解释量, 表明维持生态系统多功能性需要较高水平的物种多样性, 这与前人的研究结论一致(Gamfeldt et al, 2008; Byrnes et al, 2014)。其可能的原因是, 单一的物种不可能驱动所有的生态系统功能, 不同物种所拥有的不同功能性状会促进不同的功能(Lohbeck et al, 2016)。在云南松天然次生林中, 云南松是占绝对优势的物种, 位于乔木层的顶端, 其他常见伴生物种如南洋木荷、榲桲、尼泊尔桫欏、马缨杜鹃以及黄毛青冈等常位于云南松林冠之下, 且以阔叶物种居多, 物种彼此间的生态习性差异较大, 因而不同物种组成的群落可以同时输出多种生态系统功能。van der Plas等(2016a)对多样性与多功能性关系的研究表明, 除了选择效应和互补效应外, 还有一种广泛存在的普遍机制——“万金油效应”驱动着生物多样性与生态系统多功能性的关系。但到底哪种机制占主导地位, 还需要在以后的研究中进一步对不同的机制进行量化比较。

Byrnes等(2014)在多阈值法的应用中指出, 当 T_{\min} 较低、 T_{\max} 较高, 且 T_{mde} 和 R_{mde} 都较大时, 生物多样性可有效驱动多功能性。本研究中, 物种丰富度

对于生态系统多功能性有显著正影响的 T_{\min} 为3%, T_{\max} 为88%, T_{mde} 和 R_{mde} 分别为54%和0.3059, 可能的最大多样性作用实现百分率 P_{mde} 为53.53%, 说明在云南松天然次生林生态系统中, 物种丰富度可有效驱动多功能性。与其他研究结果相比, 本研究中显著正影响的阈值范围大于van der Plas等(2016a)对欧洲森林研究的结果(T_{\min} – T_{\max} 为1–45%), 多样性效应最大阈值高于欧洲森林(T_{mde} 为37%), 多样性的最大效应低于欧洲森林(R_{mde} 为0.52), 但多样性对多功能性的相对重要性在实验中实现的百分比要高于欧洲森林(P_{mde} 为13.0%)。在欧洲森林的209块样地中共有15个物种, 每块样地最多只有5个物种; 而本研究调查的94块样地中, 共出现54个物种, 每块样地中最多有14个物种。据此推测, 欧洲森林中每增加或减少1个物种对于多功能性的影响相对来说要大于云南松天然次生林, 所以 R_{mde} 要低于欧洲森林, 而 P_{mde} 较高。本研究发现, 在较高阈值水平上(80%), 高的物种丰富度并不能保证所有的生态系统功能同时表现出最高水平, 这与Zavaleta等(2010)和Byrnes等(2014)的研究结果一致。这是由于不同功能间的权衡所致, 一个物种支持部分功能处于高水平, 必然会降低其他功能水平(Jing et al, 2015)。例如生物量的增加可能伴随着抗病能力的下降(Gamfeldt et al, 2008)。当生态系统多功能性保持在中等水平时, 生物多样性与生态系统多功能性能够达到较高水平的协调状态。为了保护生物多样性和提高生态系统功能, 国际上已将近自然森林经营作为森林管理的主要策略(Gossner et al, 2013)。从生物多样性与生态系统多功能性的角度来看, 本研究对科学、定量确定经营林分的生态系统多功能目标水平有所启迪。

目前, 关于生物多样性丧失和环境条件改变对于生态系统多功能性的影响知之甚少(Perkins et al, 2015)。本研究发现, 物种丰富度对云南松天然次生林生态系统多功能性的影响最大, 环境因素并不直接影响生态系统多功能性, 而是通过物种丰富度发挥间接影响作用。主要表现在: (1)年均降水量通过物种丰富度来间接影响生态系统多功能性, 在结构方程模型中它与物种丰富度的关系最强。一般情况下, 物种丰富度随降水量的增加而增加(Adler & Levine, 2007)。但是, 本研究中年均降水量与物种丰富度呈极显著负相关关系, 与秦岭松栎林的情况类

似(吴昊, 2017)。本研究区的年均降水量在841–1,202 mm之间, 且降雨集中, 地表径流较大。高强度的降水易将根系较浅以及个体较小的灌木和草本植物冲刷掉(Garssen et al, 2017), 导致物种丰富度下降, 进而影响生态系统多功能性。(2)年均气温通过显著增加云南松天然次生林的物种丰富度间接影响生态系统多功能性的结果可用环境能量假说(ambient energy hypothesis)解释。该假说认为, 年均气温是衡量能量的一个重要指标, 能量通过直接影响生物个体的生理调节机制从而改变物种多样性(王志恒等, 2009)。(3)在结构方程模型中, 土壤pH值与物种丰富度呈极显著负相关关系, 进而间接影响生态系统多功能性。这可能是由于云南松林的土壤pH值呈强酸性^①, 较高的酸化程度抑制了土壤有机碳的分解(Jing et al, 2015), 有利于土壤有机碳的积累, 为丰富物种种类提供了条件, 从而对云南松天然次生林生态系统多功能性产生显著影响。此外, Delgado-Baquerizo等(2016)的研究表明, 土壤pH值可通过影响微生物多样性来间接影响生态系统多功能性。在今后的研究中, 要综合考虑土壤微生物对云南松天然次生林生态系统多功能性的作用和影响。

本研究表明, 物种丰富度与生态系统多功能性的关系要强于它与单一生态系统功能的关系; 物种丰富度可有效驱动生态系统多功能性, 当生态系统多功能性控制在中等水平时, 物种数目的增加对于多功能性的影响最大; 生物与非生物因子中, 物种丰富度对于多功能性的影响最大, 环境因子虽并不直接影响多功能性, 但均可通过影响物种丰富度间接影响生态系统多功能性, 表现为年均温度对物种丰富度的极显著正影响, 年均降水量和土壤pH值对物种丰富度的极显著负影响。在生态系统管理中, 本研究的结论可为云南松天然次生林的生物多样性保护与通过调节生物多样性提升生态系统多功能性的管理措施提供参考。

本研究仅对植物物种丰富度与云南松天然次生林生态系统多功能性的关系进行了探讨, 以后还应从不同的生物多样性水平来探讨其与生态系统多功能性的关系。

参考文献

- Adler PB, Seabloom EW, Borer ET, Hillebrand H, Hautier Y, Hector A, Harpole WS, O'Halloran LR, Grace JB, Anderson TM, Bakker JD, Biederman LA, Brown CS, Buckley YM, Calabrese LB, Chu CJ, Cleland EE, Collins SL, Cotteningham KL, Crawley MJ, Damschen EI, Davies KF, DeCrappeo NM, Fay PA, Firn J, Frater P, Gasarch EI, Gruner DS, Hagenah N, Hille Ris Lambers J, Humphries H, Jin VL, Kay AD, Kirkman KP, Klein JA, Knops JMH, La Pierre KJ, Lambrinos JG, Li W, MacDougall AS, McCulley RL, Melbourne BA, Mitchell CE, Moore JL, Morgan JW, Mortensen B, Orrock JL, Prober SM, Pyke DA, Risch AC, Schuetz M, Smith MD, Stevens CJ, Sullivan LL, Wang G, Wragg PD, Wright JP, Yang LH (2011) Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science*, 333, 1750–1753.
- Adler PB, Levine JM (2007) Contrasting relationships between precipitation and species richness in space and time. *Oikos*, 116, 221–232.
- Ali A, Xu MS, Zhao YT, Zhang QQ, Zhou LL, Yang XD, Yan ER (2015) Allometric biomass equations for shrub and small tree species in subtropical China. *Silva Fennica*, 49, 1–10.
- Allan E, Manning P, Alt F, Binkenstein J, Blaser S, Blüthgen N, Böhm S, Grassein F, Hölzel N, Klaus VH, Kleinebecker T, Kathryn Morris E, Oelmann Y, Prati D, Renner SC, Rillig MC, Schaefer M, Schlöter M, Schmitt B, Schöning I, Schumpf M, Solly E, Sorkau E, Stechel J, Steffen-Dewenter I, Stempfhuber B, Tschapka M, Weiner CN, Weisser WW, Weiner M, Westphal C, Wilcke W, Fischer M (2015) Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecology Letters*, 18, 834–843.
- Bao SD (2000) Soil Agro-chemistry Analysis. China Agricultural Press, Beijing. (in Chinese) [鲍士旦 (2000) 土壤农化分析. 中国农业出版社, 北京.]
- Bradford MA, Wood SA, Bardgett RD, Black HJJ, Bonkowski M, Eggers T, Grayston SJ, Kandeler E, Manning P, Setälä H, Jones TH (2014) Discontinuity in the responses of ecosystem processes and multifunctionality to altered soil community composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 14478–14483.
- Brandt P, Abson DJ, Dellasala DA, Feller R, Wehrden HV (2014) Multifunctionality and biodiversity: ecosystem services in temperate rainforests of the Pacific Northwest, USA. *Biological Conservation*, 169, 362–371.
- Brose U, Hillebrand H (2016) Biodiversity and ecosystem functioning in dynamic landscapes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371, 20150267.
- Butchart SH, Walpole M, Collen B, van Strien A, Scharlemann JP, Almond RE, Baillie JE, Bomhard B, Brown C, Bruno J, Carpenter KE, Carr GM, Chanson J, Chenery AM, Csirke J, Davidson NC, Dentener F, Foster M, Galloway JN, Geno-

① 吴晋霞 (2014) 滇中高原云南松林保育土壤功能研究. 硕士学位论文, 西南林业大学, 昆明.

- vesi P, Gregory RD, Hockings M, Kapos V, Lamarque JF, Leverington F, Loh J, McGeoch MA, McRae L, Minasyan A, Hernández Morcillo M, Oldfield TE, Pauly D, Quader S, Revenga C, Sauer JR, Skolnik B, Spear D, Stanwell-Smith D, Stuart SN, Symes A, Tierney M, Tyrrell TD, Vié JC, Watson R (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, 328, 1164–1168.
- Byrnes JEK, Gamfeldt L, Isbell F, Lefcheck JS, Griffin JN, Hector A, Caedinal B, Hooper DU, Dee LE, Duffy JE (2014) Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality: challenges and solutions. *Methods in Ecology & Evolution*, 5, 111–124.
- Cardinale BJ (2011) Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature*, 472, 86–89.
- Cardinale BJ, Matulich KL, Hooper DU, Byrnes JE, Duffy E, Gamfeldt L, Balvanera P, O'Connor MI, Gonzalez A (2011) The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany*, 98, 572–592.
- Cardinale BJ, Srivastava DS, Duffy JE, Wright JP, Downing AL, Sankaran M, Jouseau C (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443, 989–992.
- Compilation Group of the Vegetation of Yunnan (1987) Vegetation of Yunnan. Science Press, Beijing. (in Chinese) [云南植被编写组 (1987) 云南植被. 科学出版社, 北京.]
- Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Reich PB, Jefferies TC, Gaitan JJ, Encinar D, Berdugo M, Campbell CD, Singh BK (2016) Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, 7, 10541.
- Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Gallardo A, Bowker MA, Wallenstein MD, Quero JL, Ochoa V, Gozalo B, García-Gómez M, Soliveres S, García-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Escolar C, Arredondo T, Barraza-Zepeda C, Bran D, Carreira JA, Chaieb M, Conceição AA, Derak M, Eldridge DJ, Escudero A, Espinosa CI, Gaitán J, Gatica MG, Gómez-González S, Guzman E, Gutiérrez JR, Florentino A, Hepper E, Hernández RM, Huber-Sannwald E, Jankju M, Liu J, Mau RL, Miriti M, Moneris J, Naseri K, Noumi Z, Polo V, Prina A, Pucheta E, Ramírez E, Ramírez-Collantes DA, Romão R, Tighe M, Torres D, Torres-Díaz C, Ungar ED, Val J, Wamiti W, Wang D, Zaady E (2013) Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands. *Nature*, 502, 672–676.
- Flombaum P, Sala OE (2008) Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 6087–6090.
- Gamfeldt L, Hillebrand H, Jonsson PR (2008) Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology*, 89, 1223–1231.
- Gamfeldt L, Snäll T, Bagchi R, Jonsson M, Gustafsson L, Kjellander P, Ruiz-Jaen MC, Fröberg M, Stendahl J, Philipson CD, Mikusiński G, Andersson E, Westerlund B, Andrén H, Moberg F, Moen J, Bengtsson J (2013) Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, 4, 1340.
- Garssen AG, Baattrup-Pedersen A, Riis T, Raven BM, Hoffmann CC, Verhoeven JTA, Soons MB (2017) Effects of increased flooding on riparian vegetation: field experiments simulating climate change along five European lowland streams. *Global Change Biology*, 23, 3052–3063.
- Genet A, Wernsdörfer H, Jonard M, Pretzsch H, Rauch M, Ponette Q, Nys C, Legout A, Ranger J, Vallet P, Saint-André L (2011) Ontogeny partly explains the apparent heterogeneity of published biomass equations for *Fagus sylvatica* in central Europe. *Forest Ecology & Management*, 261, 1188–1202.
- Gossner MM, Lachat T, Brunet J, Isacsson G, Bouget C, Brustel H, Brandl R, Weisser WW, Müller J (2013) Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conservation Biology*, 27, 605–614.
- Härtl FH, Barka I, Hahn WA, Hlásny T, Irauschek F, Knoke T, Lexer MJ, Griess VC (2016) Multifunctionality in European mountain forests—an optimization under changing climatic. *Canadian Journal of Forest Research*, 46, 163–171.
- He JZ, Ge Y, Xu Z, Chen C (2009) Linking soil bacterial diversity to ecosystem multifunctionality using backward-elimination boosted trees analysis. *Journal of Soils and Sediments*, 9, 547–554.
- Hector A, Bagchi R (2007) Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, 448, 188–190.
- Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira MC, Diemer M, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, Freitas H, Giller PS, Good J, Harris R, Hogberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Körner C, Leadley PW, Loreau M, Minns A, Mulder CP, O'Donovan G, Otway SJ, Pereira JS, Prinz A, Read DJ, Scherer-Lorenzen M, Schulze ED, Siamantziouras ASD, Spehn EM, Terry AC, Troumbis AY, Woodward FI, Yachi S, Lawton JH (1999) Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286, 1123–1127.
- Hooper DU, Adair EC, Cardinale BJ, Byrnes JE, Hungate BA, Matulich KL, Gonzalez A, Duffy JE, Gamfeldt L, O'Connor MI (2012) A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 486, 105–109.
- Isbell F, Calcagno V, Hector A, Connolly J, Harpole WS, Reich PB, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Tilman D, van Ruijven J, Weigelt A, Wilsey BJ, Zavaleta ES, Loreau M (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 477, 199–202.
- Jax K (2010) Ecosystem Functioning. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jiang L, Lu YC, Liao SX, Li K, Li GQ (2008) A study on diametral structure of Yunnan pine forest in the plateaus of mid-Yunnan Province. *Forest Research*, 21, 125–130. (in

- Chinese with English abstract) [姜磊, 陆元昌, 廖声熙, 李昆, 李根前 (2008) 滇中高原云南松林分直径结构研究. 林业科学研究, 21, 125–130.]
- Jing X, Sanders NJ, Shi Y, Chu HY, Classen AT, Zhao K, Chen LT, Shi Y, Jiang YX, He JS (2015) The links between ecosystem multifunctionality and above- and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nature Communications*, 6, 8159.
- Jin ZZ, Peng J (2004) *Pinus yunnanensis*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [金振洲, 彭鉴 (2004) 云南松. 云南科技出版社, 昆明.]
- Lambert MC, Ung CH, Raulier F (2005) Canadian national tree aboveground biomass equations. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 1996–2018.
- Lefcheck JS, Byrnes JEK, Isbell F, Gamfeldt L, Griffin JN, Eisenhauer N, Hensel MJ, Hector A, Cardinale BJ, Duffy JE (2015) Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature Communications*, 6, 6936.
- Li GX, Shi HJ, Meng GT, Fang XJ, Chai Y, He LP, Zhang ZH, Yang YX (2007) Community structural properties and species diversity in primary *Pinus yunnanensis* forest. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 24, 396–400. (in Chinese with English abstract) [李贵祥, 施海静, 孟广涛, 方向京, 柴勇, 和丽萍, 张正海, 杨永祥 (2007) 云南松原始林群落结构特征及物种多样性分析. 浙江林学院学报, 24, 396–400.]
- Li LF, Han MY, Zheng W, Su JW, Li WC, Zheng SH, Gong JB (2009) The causes of formation of low quality forest of *Pinus yunnanensis* and their classification. *Journal of West China Forestry Science*, 38(4), 94–99. (in Chinese with English abstract) [李莲芳, 韩明跃, 郑晔, 苏俊武, 李卫冲, 郑树红, 龚建斌 (2009) 云南松低质低效林的成因及其分类. 西部林业科学, 38(4), 94–99.]
- Li JP, Zheng ZR, Zhao NX, Gao YB (2016) Relationship between ecosystem multifunctionality and species diversity in grassland ecosystems under land-use types of clipping, enclosure and grazing. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 735–747. (in Chinese with English abstract) [李静鹏, 郑志荣, 赵念席, 高玉葆 (2016) 刈割、围封、放牧三种利用方式下草原生态系统的多功能性与植物物种多样性之间的关系. 植物生态学报, 40, 735–747.]
- Lohbeck M, Bongers F, Martinez-Ramos M, Poorter L (2016) The importance of biodiversity and dominance for multiple ecosystem functions in a human-modified tropical landscape. *Ecology*, 97, 2772–2779.
- Maestre FT, Boeken, Zaady E (2012) Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, 335, 214–218.
- Mori AS, Isbell F, Fujii S, Makoto K, Matsuoka S, Osono T (2015) Low multifunctional redundancy of soil fungal diversity at multiple scales. *Ecology Letters*, 19, 249–259.
- Oberski D (2014) Lavaan.survey: an R package for complex survey analysis of structural equation models. *Journal of Statistical Software*, 57, 1–27.
- Pasari JR, Levi T, Zavaleta ES, Tilman D (2013) Several scales of biodiversity affect ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 10219–10222.
- Paul KI, Roxburgh SH, England JR, Brooksbank K, Larmour JS, Ritson P, Wildy D, Sudmeyer R, Raison RJ, Hobbs T, Murphy S, Sochacki S, McArthur G, Barton C, Jonson J, Theiveyanathan S, Carter J (2014) Root biomass of carbon plantings in agricultural landscapes of southern Australia: development and testing of allometrics. *Forest Ecology & Management*, 318, 216–227.
- Pendleton RM, Hoetinghaus DJ, Gomes LC, Agostinho AA (2014) Loss of rare fish species from tropical floodplain food webs affects community structure and ecosystem multifunctionality in a mesocosm experiment. *PLoS ONE*, 9, e84568.
- Perkins DM, Bailey RA, Dossena M, Gamfeldt L, Reiss J, Trimmer M, Woodward G (2015) Higher biodiversity is required to sustain multiple ecosystem processes across temperature regimes. *Global Change Biology*, 21, 396–406.
- R Development Core Team (2016) R: A Language And Environment For Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Roger F, Bertilsson S, Langenheder, S Ahmed O, Gamfeldt L (2016) Multiple dimensions of bacterial diversity unrelated to functioning, stability and multifunctionality. *Ecology*, 97, 2716–2718.
- Tilman D, Wedin D, Knops J (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379, 718–720.
- van der Plas F, Manning P, Allan E, Scherer-Lorenzen M, Verheyen K, Wirth C, Zavala MA, Hector A, Ampoorter E, Baeten L, Barbaro L, Bauhus J, Benavides R, Benneter A, Berthold F, Bonal D, Bouriaud O, Brulheide H, Bussotti F, Carnol M, Castagneyrol B, Charbonnier Y, Coomes D, Coppi A, Bastias CC, Muhie Dawud, De Wandeler H, Domisch T, Finér L, Gessler A, Granier A, Grossiord C, Guyot V, Hättenschwiler S, Jactel H, Jaroszewicz B, Joly FX, Jucker T, Koricheva J, Milligan H, Müller S, Muys B, Nguyen D, Pollastrini M, Raulund-Rasmussen K, Selvi F, Stenlid J, Valladares F, Vesterdal L, Zielinski D, Fischer M (2016a) Jack-of-all-trades effects drive biodiversity-ecosystem multifunctionality relationships in European forests. *Nature Communications*, 7, 11109.
- van der Plas F, Manning P, Soliveres S, Allan E, Scherer-Lorenzen M, Verheyen K, Wirth C, Zavala MA, Ampoorter E, Baeten L, Barbaro L, Bauhus J, Benavides R, Benneter A, Bonal D, Bouriaud O, Brulheide H, Bussotti F, Carnol M, Castagneyrol B, Charbonnier Y, Coomes DA, Coppi A, Bastias CC, Dawud SM, De Wandeler H, Domisch T, Finér L, Gessler A, Granier A, Grossiord C, Guyot V,

- Hättenschwiler S, Jactel H, Jaroszewicz B, Joly FX, Jucker T, Koricheva J, Milligan H, Mueller S, Muys B, Nguyen D, Pollastrini M, Ratcliffe S, Raulund-Rasmussen K, Selvi F, Stenlid J, Valladares F, Vesterdal L, Zielinski D, Fischer M (2016b) Biotic homogenization can decrease landscape-scale forest multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 113, 3557–3562.
- Wang GY, Wang TL, Kang HJ, Mang S, Riehl B, Seely B, Liu SR, Guo FT, Li QL, Innes JL (2016) Adaptation of Asia-Pacific forests to climate change. *Journal of Forestry Research*, 27, 469–488.
- Wang ZH, Tang ZY, Fang JY (2009) The species-energy hypothesis as a mechanism for species richness patterns. *Biodiversity Science*, 17, 613–624. (in Chinese with English abstract) [王志恒, 唐志尧, 方精云 (2009) 物种多样性地理格局的能量假说. *生物多样性*, 17, 613–624.]
- Wu H (2017) Species richness and environmental interpretation of pine and oak forest community in Qinling Mountains. *Ecology and Environmental Sciences*, 26, 931–938. (in Chinese with English abstract) [吴昊 (2017) 秦岭松栎林群落物种丰富度特征及其环境解释. *生态环境学报*, 26, 931–938.]
- Xiong DP, Zhao GS, Wu JS, Shi PL, Zhang XZ (2016) The relationship between species diversity and ecosystem multifunctionality in alpine grasslands on the Tibetan Changtang Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 3362–3371. (in Chinese with English abstract) [熊定鹏, 赵广帅, 武建双, 石培礼, 张宪洲 (2016) 羌塘高寒草地物种多样性与生态系统多功能关系格局. *生态学报*, 36, 3362–3371.]
- Xu W, Jing X, Ma ZY, He JS (2016a) A review on the measurement of ecosystem multifunctionality. *Biodiversity Science*, 24, 72–84. (in Chinese with English abstract) [徐炜, 井新, 马志远, 贺金生 (2016a) 生态系统多功能性的测度方法. *生物多样性*, 24, 72–84.]
- Xu W, Ma ZY, Jing X, He JS (2016b) Biodiversity and ecosystem multifunctionality: advances and perspectives. *Biodiversity Science*, 24, 55–71. (in Chinese with English abstract) [徐炜, 马志远, 井新, 贺金生 (2016b) 生物多样性与生态系统多功能性: 进展与展望. *生物多样性*, 24, 55–71.]
- Zavaleta ES, Pasari JR, Hulvey KB, Tilman GD (2010) Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 107, 1443–1446.
- Zhang QG, Zhang DY (2002) Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances and controversies. *Biodiversity Science*, 10, 49–60. (in Chinese with English abstract) [张全国, 张大勇 (2002) 生物多样性与生态系统功能: 进展与争论. *生物多样性*, 10, 49–60.]

(责编委: 贺金生 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 云南松天然次生林中木本植物生物量计算方程

Appendix 1 Equations used in woody plant biomass in *Pinus yunnanensis* natural secondary forest

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017167-1.pdf>

附录1 云南松天然次生林中木本植物生物量计算方程

Appendix 1 Equations used in woody plant biomass in *Pinus yunnanensis* natural secondary forest

木本植物生物量方程 Woody plant biomass equations	适用物种 Suitable species
$W = 534.79(D^2H)^{0.9891} + 0.001D^{3.2818} + 0.0028D^{2.4641} + 77.449(D^2H)^{0.7966}$ (孙宝刚等, 2012)	云南松 <i>Pinus yunnanensis</i>
$W = 0.0245(D^2H)^{1.0118}$ (程煜等, 2009)	木荷 <i>Schima superba</i> 银木荷 <i>Schima argentea</i>
$W = 0.027388(D^2H)^{0.898869} + 0.012101(D^2H)^{0.854295} + 0.014972(D^2H)^{0.875639} + 0.010593(D^2H)^{0.813953}$ (李贵祥等, 2006)	尼泊尔栎木 <i>Alnus nepalensis</i>
$W = 0.069(D^2H)^{0.888}$ (张月, 2011)	栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>
$W = 0.13463D^{1.97626}H^{0.48706}$ (甘世书等, 2014)	槲栎 <i>Quercus aliena</i> 高山栎 <i>Quercus semicarpifolia</i>
$W = 0.0402D^{2.3108}$ (张藩等, 2017)	毛棉杜鹃花 <i>Rhododendron moulmainense</i> 大白杜鹃 <i>Rhododendron decorum</i> 马缨杜鹃 <i>Rhododendron delavayi</i> 珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i> 爆杖花 <i>Rhododendron spinuliferum</i> 狭叶珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>lanceolata</i> 圆叶珍珠花 <i>Lyonia doyonensis</i> 越桔 <i>Vaccinium vitis-idaea</i> 金叶子 <i>Craibiodendron stellatum</i>
$\ln(W) = -3.67 + 3.07 \times \ln(D)$ (Ali et al, 2015)	黄毛青冈 <i>Cyclobalanopsis delavayi</i> 毛叶青冈 <i>Cyclobalanopsis kerrii</i> 滇青冈 <i>Cyclobalanopsis glaucooides</i>
$\ln(W) = -3.59 + 2.47 \times \ln(D)$ (Ali et al, 2015)	岗柃 <i>Eurya groffii</i>
$\ln(W) = -4.77 - 0.384 \times \ln(D) + 3.72 \times \ln(H)$ (Ali et al, 2015)	华山矾 <i>Symplocos chinensis</i>
$W = 0.04965D^{2.06846}H^{0.50563}$ (曾伟生, 2013)	云南油杉 <i>Keteleeria evelyniana</i> 杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>
$\ln(W) = -3.23 + 2.17 \times \ln(D)$ (Ali et al, 2015)	艾胶算盘子 <i>Glochidion lanceolarium</i> 斑鸠菊 <i>Vernonia esculenta</i> 茶梨 <i>Anneslea fragrans</i> 车桑子 <i>Dodonaea viscosa</i> 川梨 <i>Pyrus pashia</i> 川杨 <i>Populus szechuanica</i> 毛杨梅 <i>Myrica esculenta</i> 红椿 <i>Toona ciliate</i> 厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i> 黄连木 <i>Pistacia chinensis</i> 鸡嗉子榕 <i>Ficus semicordata</i> 楝 <i>Melia azedarach</i> 马桑 <i>Coriaria nepalensis</i> 岩柿 <i>Diospyros dumetorum</i> 毛果算盘子 <i>Glochidion eriocarpum</i> 密花树 <i>Rapanea nerifolia</i> 牛筋条 <i>Dichotomanthus tristaniaecarpa</i> 球花石楠 <i>Photinia glomerata</i> 沙针 <i>Osyris wightiana</i> 山槐 <i>Albizia kalkora</i> 水红木 <i>Viburnum cylindricum</i> 水锦树 <i>Wendlandia uvariifolia</i> 算盘子 <i>Glochidion puberum</i> 虾子花 <i>Woodfordia fruticosa</i> 盐肤木 <i>Rhus chinensis</i> 密花胡颓子 <i>Elaeagnus conferta</i> 杨梅 <i>Myrica rubra</i> 山樱花 <i>Cerasus serrulata</i> 余甘子 <i>Phyllanthus emblica</i> 榆树 <i>Ulmus pumila</i> 云南黄杞 <i>Engelhardtia spicata</i>

参考文献

Ali A, Xu MS, Zhao YT, Zhang QQ, Zhou LL, Yang XD, Yan ER (2015) Allometric biomass equations for shrub

and small tree species in subtropical China. *Silva Fennica*, 49, 1–10.

Cheng Y, Hong W, Wu CZ, Qi XH (2009) Distribution characters of *Schima superba* aboveground biomass and

- its productivity. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 15, 318–322. (in Chinese with English abstract) [程煜, 洪伟, 吴承祯, 祁新华 (2009) 木荷地上部分生物量分布特征与生产力. 应用与环境生物学报, 15, 318–322.]
- Gan SS, He P, Xiao QH (2014) Establishment of single-tree above-ground and below-ground biomass models for *Quercus* and *Birch* in the Southwestern China. Central South Forest Inventory and Planning, 33(2), 1–4. (in Chinese with English abstract) [甘世书, 贺鹏, 肖前辉 (2014) 中国西南地区栎类和桦木立木地上及地下生物量模型研建. 中南林业调查规划, 33(2), 1–4.]
- Li GX, Meng GT, Fang XJ, Lang NJ, Yuan CM, Wen SL (2006) Characteristics of *Alnus cremastogyne* plantation community and its biomass in central Yunnan Plateau. Journal of Zhejiang Forestry College, 23, 362–366. (in Chinese with English abstract) [李贵祥, 孟广涛, 方向京, 郎南军, 袁春明, 温绍龙 (2006) 滇中高原桤木人工林群落特征及生物量分析. 浙江林学院学报, 23, 362–366.]
- Sun BG, Chen F, Wang JM, Chen XM, Yang ZX, Cai XY, Li B (2012) Biomass distribution pattern of different parts of *Pinus Yunnanensis* with different diameter class. Forest Research, 25(1), 71–76. (in Chinese with English abstract) [孙宝刚, 陈飞, 王健敏, 陈晓鸣, 杨子祥, 蔡学勇, 李彬 (2012) 不同径级云南松各部位生物量及其分布规律. 林业科学研究, 25(1), 71–76.]
- Zeng WS (2013) Generalized tree biomass equations of Chinese fir in China. Central South Forest Inventory and Planning, 32(4), 4–11. (in Chinese with English abstract) [曾伟生 (2013) 我国杉木通用性立木生物量模型研究. 中南林业调查规划, 32(4), 4–11.]
- Zhang Q, Li JX, Xu WT, Xiong GM, Xie ZQ (2017) Estimation of biomass allocation and carbon density of *Rhododendron simsii* shrubland in the subtropical mountainous areas of China. Chinese Journal of Plant Ecology, 41, 43–52. (in Chinese with English abstract) [张蔷, 李家湘, 徐文婷, 熊高明, 谢宗强 (2017) 中国亚热带山地杜鹃灌丛生物量分配及其碳密度估算. 植物生态学报, 41, 43–52.]
- Zhang Y (2011) A study on the aboveground biomass models of *Quercus variabilis* Blume in Beijing. Hebei Journal of Forestry and Orchard Research, 26(1), 6–8. (in Chinese with English abstract) [张月 (2011) 北京地区栓皮栎地上部分生物量的研究. 河北林果研究, 26(1), 6–8.]