



•研究报告•

# 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

吴初平<sup>1</sup> 韩文娟<sup>2</sup> 江波<sup>1</sup> 刘博文<sup>3</sup> 袁位高<sup>1</sup>  
沈爱华<sup>1\*</sup> 黄玉洁<sup>1</sup> 朱锦茹<sup>1</sup>

1 (浙江省林业科学研究院, 杭州 310023)

2 (浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321000)

3 (浙江省舟山市定海区农林与海洋渔业局, 浙江定海 316100)

**摘要:** 迄今生物多样性与生态系统功能关系的研究主要在物种组成随机配置的人工生态系统中进行, 在自然生态系统中研究较少, 且未考虑环境因子如何影响生态系统功能及其与生物多样性的关系。本研究选取亚热带广泛分布的次生林为研究对象, 利用模型拟合的方法, 探讨亚热带次生林中物种丰富度与生物量和生产力之间的关系, 以及环境因子(海拔、坡度、坡向、土层厚度)和次生林恢复时间(林龄)对生物量、生产力、物种丰富度与生物量和生产力间关系的影响。结果表明, 当不考虑环境因子时, 物种丰富度与生物量之间存在显著的线性正相关关系, 而与生产力之间存在显著的二次关系(先增加后减少的驼峰型)。当考虑环境因子时, 个体密度和土层厚度对生物量具有显著影响, 而环境因子对生产力并无显著效应。在坡度较陡、坡向朝南及土层较厚的环境条件下, 物种丰富度与生物量具有显著的线性正相关关系; 而在坡度较缓、坡向朝北及土层较薄的环境条件下, 物种丰富度不影响生物量。在较高海拔环境条件下, 生产力随物种丰富度先增加后减少(驼峰形状), 而在其他环境条件下, 生产力均不响应物种丰富度。以上结果说明自然森林生态系统中物种丰富度与生物量和生产力的关系存在差异, 且其相互间的关系依赖于环境因子。

**关键词:** 生物多样性; 生态系统功能; 亚热带次生林; 环境因子; 浙江

## Relationships between species richness and biomass/productivity depend on environmental factors in secondary forests of Dinghai, Zhejiang Province

Chuping Wu<sup>1</sup>, Wenjuan Han<sup>2</sup>, Bo Jiang<sup>1</sup>, Bowen Liu<sup>3</sup>, Weigao Yuan<sup>1</sup>, Aihua Shen<sup>1\*</sup>, Yujie Huang<sup>1</sup>, Jinru Zhu<sup>1</sup>

1 Zhejiang Academy of Forestry, Hangzhou 310023

2 College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321000

3 Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries of Dinghai District, Zhoushan City, Zhejiang Province, Dinghai, Zhejiang 316100

**Abstract:** Experimental studies of the relationship between biodiversity and ecosystem functioning (BEF) have mainly been conducted in artificial ecosystems with randomly assembled species, highlighting the need of testing this relationship in real world. In particular, these studies did not consider the effects of environmental factors on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. Hence, we used secondary forests, which are widely distributed in the subtropics, as research objects. We used model fitting methods to study the relationship between species richness and biomass/productivity. Meanwhile, we also explored the effects of environmental factors (e.g., elevation, aspect, slope, and soil depth) on biomass and productivity and on BEF relationships. Our results showed that there was a significant linear correlation between species richness and biomass, and a quartic correlation between species richness and productivity (i.e.,

收稿日期: 2017-12-01; 接受日期: 2018-04-02

基金项目: 浙江省重大科技专项重点农业项目(2015C02016)和浙江省自然科学基金青年基金(LQ18C030001)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: mailahshen@126.com

humped curve) when environmental factors were not considered. Considering that biomass was significantly affected by stem density and soil depth, while productivity was not affected by environmental factors, we found that only under the environmental conditions characterized by steep slopes, south aspects, or higher soil depths, was species richness significantly correlated with biomass. The relationship between species richness and productivity showed a significant quadratic correlation under higher elevation, but not under any other environmental conditions. These results suggest that the relationship between species richness and productivity is different from the relationship between species richness and biomass, and both these relationships depend on environmental factors.

**Key words:** biodiversity; ecosystem functioning; subtropical forest; environmental gradient; Zhejiang

随着全球生物多样性的加速丧失,生物多样性对生态系统功能的影响已受到广泛的关注和研究(张全国和张大勇, 2002; 马克平, 2013; Tilman et al, 2014; Ratcliffe et al, 2017)。大量研究表明生物多样性是生态系统功能的决定者之一, 提高生物多样性能提高生态系统功能(Tilman et al, 2014)。然而已有的研究主要在人工生态系统中进行, 存在研究时间较短( $\leq 5$ 年)、物种组成来源于物种库的随机配置等问题(Tilman et al, 2001; Flombaum & Sala, 2008; Reich et al, 2012; Tilman et al, 2014; Ma et al, 2017)。自然生态系统是经过物种形成、扩散限制、环境过滤和生态漂变等过程构建而形成的(Vellend, 2016), 这使得在人工生态系统中得出的结论与自然系统中所得结果并不一致(Flombaum & Sala, 2008; Jiang et al, 2009)。因此, 需要进一步研究人工生态系统中得出的结论能否应用到自然系统中(贺金生等, 2003; Flombaum & Sala, 2008; Wardle, 2016)。

森林作为地球上面积最大的陆地生态系统, 拥有陆地近一半左右的碳储量, 对维系整个地球的生态平衡和人类的生存起着至关重要的作用(Pan et al, 2011)。其中亚热带森林是主要分布于中国的植被类型, 有着广阔的分布面积和丰富的生物多样性(Corlett, 2013)。已有研究表明物种丰富度对亚热带森林的生物量或生产力存在正效应(Barrufol et al, 2013; Bruelheide et al, 2014; Cavanaugh et al, 2014)或无效应(Wu et al, 2015)。所研究的森林生态系统的恢复或演替时间(下文统称“林龄”)、群落结构的复杂性及其所处的生境条件所引起的资源异质性或有效性差异, 可能是产生不同结果的原因(Ouyang et al, 2016; Ali & Yan, 2017; Mori et al, 2017; Ratcliffe et al, 2017; van der Sande et al, 2017)。

通常, 生态系统中生物多样性的正效应受土壤养分有效性的影响, 土壤养分有效性越低, 正效应

越强(Pretzsch et al, 2013; Ali & Yan, 2017)。光资源可利用性的变化也会改变植物对光的竞争而影响多样性效应(杨波, 2014)。高的资源异质性可能会促进物种间的生态位分化, 进而提高生态系统功能(Loreau & Hector, 2001; Wacker et al, 2008)。海拔、坡度、坡向和土层厚度均会影响森林生态系统间资源的有效性和异质性。然而这些环境因子如何影响森林生态系统中生物多样性与生态系统功能间的关系尚缺乏系统研究。

生物量与生产力密切相关又存在区别(Schmid et al, 2009), 特别是在森林生态系统中生物量与生产力通常是解耦的, 快速生长(高生产力)的物种通常其碳储存能力要低于慢速生长(低生产力)的物种(Caspersen & Pacala, 2001)。已有研究发现生物量与生产力对物种丰富度的响应不同(Schmid et al, 2009)。因此, 本研究选择浙江定海次生林为研究对象, 通过分别计算群落内的生物量和生产力, 主要探讨: (1)次生林中物种丰富度与生物量和生产力的关系如何? 其关系是否存在差异? (2)林龄和环境因子(海拔、坡度、坡向、土层厚度)对生物量、生产力、物种丰富度与生物量和生产力间关系的影响如何? 对上述问题的探讨有助于我们了解影响亚热带次生林内生物量及生产力的主要因子, 并为研究天然林中生物多样性与生态系统功能关系提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地点

研究地浙江省舟山市定海区( $121^{\circ}38'-122^{\circ}15'E$ ,  $29^{\circ}55'-30^{\circ}15'N$ )地处我国沿海经济发达地区, 人口密度较高, 主要植被类型为人类干扰后形成的次生林和人工林。该区域年平均气温 $15.6-16.6^{\circ}C$ , 最热月为8月, 无霜期251-303 d, 年平均日照时数

2,101–2,302 h, 年平均降水量927–1,620 mm。每年7–9月出现的热带风暴和台风是该地区最主要的灾害性天气, 对森林植被干扰较大。

## 1.2 样地设置及调查

2012年在浙江省舟山市定海区内选取具有不同生物多样性水平的46个20 m × 20 m固定监测样方, 根据样方所在林地的历史记载和监测, 主要选择次生林(林龄小于30年)作为研究对象(样方详细信息详见附录1)。由于样方内生物量的贡献主要取决于胸径(DBH)较大的木本植物, 故本研究仅记录样方中DBH ≥ 5 cm所有个体的胸径、冠幅、高度和枝下高等数据, 用于计算个体生物量。2015年对原有样方中所有DBH ≥ 5 cm个体进行复查, 并记录个体胸径以及是否新增或死亡等信息。

## 1.3 环境因子测量

在群落调查的同时, 记录样方所处的经纬度、坡度、坡向和坡位(上坡、中坡、小坡和全坡)等地形因子。同时, 记录和测量土壤类型、土壤质地(粗骨沙土、红壤沙土和红壤壤土)、土层厚度(包含土壤腐殖质层和枯落物层)等土壤因子。根据样方所属林区斑块内的砍伐历史记录, 确定样方内群落的恢复历史(林龄), 详见附录1。

## 1.4 生物量及生产力的计算

每个样方内的总生物量包含样方内所有乔木个体的主干、枝干、叶和根的总和。由于树高、枝下高等数据通过目测的方式获得, 且两次独立调查所获得树高差异较大, 用于生物量的估计可能存在误差, 故而本研究仅使用基于胸径的异速生长方程计算每木生物量。由于尚没有专门针对定海区内各物种的异速生长方程, 因此, 本研究根据研究地所在区域, 选取在中国亚热带森林中获得的异速生长方程进行计算(Shi & Liu, 2017), 生物量(BIO)(含地上和地下生物量)具体计算公式主要参考Ouyang等(2016)在中国亚热带森林中构建的生物量与个体胸径间的异速生长方程, 详见附录2。考虑到样方内起始的生物量不同, 可能反过来会影响样方内生物量的变化量, 本研究用生物量的相对变化量表示群落的初级生产力( $\Delta BIO$ )(下文统称“生产力”), 计算方程为(Lasky et al, 2014):

$$\Delta BIO = BIO_{T+3}/BIO_T \quad (1)$$

式中 $T$ 表示起始调查时间, 即2012年。

## 1.5 统计分析

采用多元线性模型(multiple linear regression)分析影响样方内生物量和生产力的主要因子。考虑到物种丰富度对生物量或生产力可能存在的非线性关系, 在模型中考虑物种丰富度的二次项。根据R软件MuMIn包中的dredge函数, 基于根据小样本量修正后的赤池信息量准则(Akaike information criterion, AICc)筛选最优模型(Burnham & Anderson, 2010), 选取最优模型中的解释变量作为影响响应变量的主要因子。数据分析前对所有变量(包括坡度、坡向、土壤类型、海拔、土层厚度、林龄、物种丰富度和个体密度等)进行标准化(Z-值转化)和共线性分析, 发现所有变量间的方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)均小于4, 说明变量间无显著共线性(Hair et al, 1998), 为了保证数据的正态性, 对生物量和生产力的数据进行了对数转换。

为探究环境因子对物种丰富度与生物量和生产力关系的影响, 根据环境因子的变化范围和样方数量将不同的环境因子分为两个等级, 尽量保证不同等级中样方数不少于10个。利用Wilcoxon符号秩和非参数检验方法比较所划分的两个环境条件中生物量或生产力是否存在差异。根据推断统计学来评估每个环境条件下的物种丰富度与生物量及生产力间存在的关系。对于不同环境条件下的数据集, 分别拟合生物量或生产力与物种丰富度( $S$ )之间的一次和二次(即 $S + S^2$ )方程。如果方程参数的回归系数对线性或一次项是正的, 同时二次项系数是负的, 则为驼峰型曲线(Hortal et al, 2009)。由于本研究中样本量较少, 同时利用AICc和贝叶斯信息准则(Bayesian information criterion, BIC)判断同一环境条件中生物量及生产力与物种丰富度间的最优方程。倘若方程间 $0 < |\Delta AICc| < 2$ , 表示一次和二次方程无显著差异;  $2 \leq |\Delta AICc| < 10$ , 表示具有较低AICc值的方程稍优于高AICc值;  $|\Delta AICc| > 10$ 表示方程中具有较低AICc值的方程显著优于其他方程(Burnham & Anderson, 2010)。

本研究中所有的统计分析和绘图均在R 1.0.136软件中完成。

## 2 结果

2012年共计调查个体3,592株57种, 2015年共计

调查个体3,654株59种,发现323株个体死亡,同时新增(补员) 385株。2012年样方内平均生物量为132.632 t/ha, 低于2015年(158.912 t/ha), 但两年间生物量并无显著性差异(Wilcoxon检验:  $W = 871$ ,  $P = 0.145$ )。

当不考虑环境因子时,物种丰富度显著影响生物量( $BIO$ )和生产力( $\Delta BIO$ ) (表1; 图1)。物种丰富度与生物量的关系相比于二次方程,用一次方程拟合更好(表1),生物量随物种丰富度的增加而显著增加(图1a:  $R^2 = 0.12$ ,  $P = 0.01$ )。而物种丰富度与生产力间的关系相比于一次方程,二次方程拟合地更好(表1),生产力随物种丰富度的增加先增加后减少(图1b:  $R^2 = 0.125$ ,  $P = 0.05$ )。当同时考虑环境因子和物种丰富度对生物量和生产力的影响时,个体密度( $t = 2.90$ ,  $P < 0.01$ )和土壤厚度( $t = 1.815$ ,  $P = 0.07$ )显著影响生物量,而物种丰富度对生物量的影响则减

弱( $P = 0.10$ , 表2);环境因子对生产力无显著影响,仅物种丰富度显著影响生产力(表2)。

环境因子对生物量和生产力的影响分析结果表明,仅土层厚度显著影响生物量(Wilcoxon检验:  $P = 0.02$ )和生产力( $P = 0.03$ );土层越厚生物量越高,生产力越低(图2)。且环境因子会显著影响物种丰富

表1 物种丰富度与生物量及生产力间的最优模型分析  
Table 1 Analysis of the optimal model between species richness and biomass/productivity

| 模型 Models                 | F     | R <sup>2</sup> | P    | AICc           |
|---------------------------|-------|----------------|------|----------------|
| $BIO \sim S$              | 5.436 | 0.110          | 0.02 | <b>818.941</b> |
| $BIO \sim S + S^2$        | 2.700 | 0.116          | 0.07 | 821.261        |
| $\Delta BIO \sim S$       | 0.545 | 0.012          | 0.46 | -34.944        |
| $\Delta BIO \sim S + S^2$ | 3.075 | 0.125          | 0.05 | <b>-38.123</b> |

S: 物种丰富度;  $BIO$ : 生物量;  $\Delta BIO$ : 生产力。粗体表示具有更低AICc值, 为最优模型。

S, Species richness;  $BIO$ , Biomass;  $\Delta BIO$ , Productivity. The bold fonts mean the optimal models with lowest AICc value.

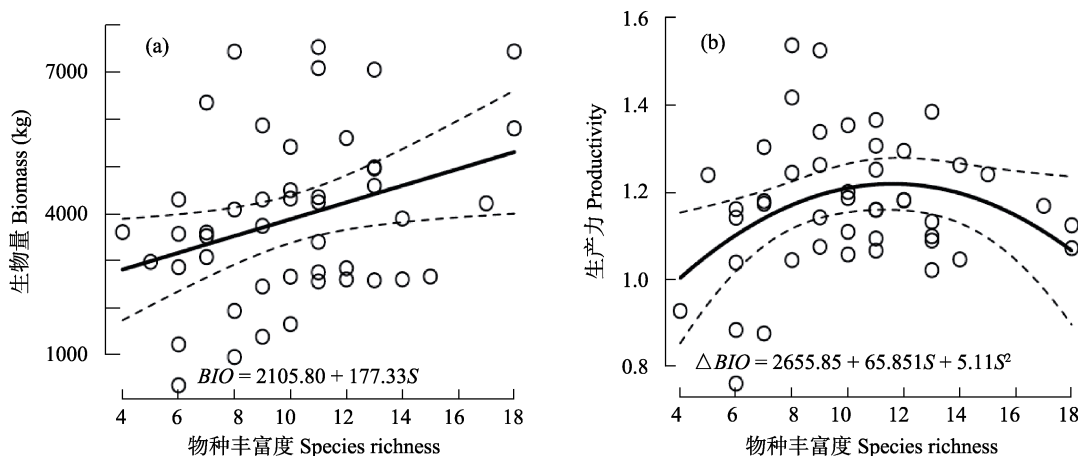


图1 物种丰富度与群落生物量(a)和生产力(b)之间的关系。其中(a)生物量指研究样方20 m × 20 m中2015年所调查个体生物量的总和; (b)生产力指研究样方中2012年和2015年两次调查生物量的比值。虚线为95%置信区间, 实线为表1中具有最低AICc值的模型。

Fig. 1 Relationships between species richness and biomass (a) / productivity (b). The biomass in (a) means the total biomass in each plot (20 m × 20 m) in 2015, and the productivity in (b) means the ratio of biomass between 2012 and 2015 in each plot. Dotted lines refer to the 95% confidence interval. Solid lines fitted by the model with lowest AICc value in the Table 1.

表2 显著影响生物量及生产力的环境和群落因子

Table 2 The significant environmental and community factors influencing the biomass and productivity

|                                      |                                     | 估计值 Estimate | 标准误 SE | t       | P       |
|--------------------------------------|-------------------------------------|--------------|--------|---------|---------|
| 生物量<br>Biomass ( $BIO$ )             | 截距 Intercept                        | 8.141        | 0.073  | 111.036 | < 0.001 |
|                                      | 个体密度 Density (ind./ha)              | 0.221        | 0.076  | 2.900   | < 0.01  |
|                                      | 土壤厚度 Soil depth (cm)                | 0.136        | 0.075  | 1.815   | 0.07    |
|                                      | 物种丰富度 Species richness              | 0.126        | 0.076  | 1.646   | 0.10    |
| 生产力<br>Productivity ( $\Delta BIO$ ) | 截距 Intercept                        | 0.147        | 0.020  | 7.665   | < 0.001 |
|                                      | 物种丰富度 Species richness              | 0.265        | 0.103  | 2.590   | < 0.05  |
|                                      | 物种丰富度的平方 Square of species richness | -0.249       | 0.102  | -2.434  | < 0.05  |

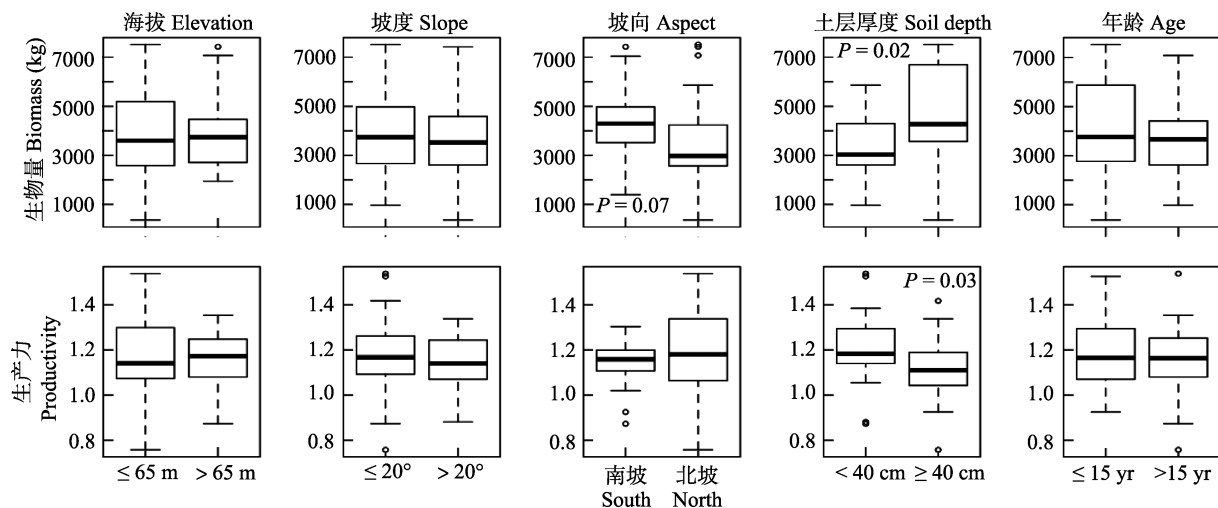


图2 不同环境条件下生物量和生产力的差异。其中生物量指研究样方 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 中2015年所调查个体生物量的总和; 生产力指研究样方中2012和2015年两次调查生物量的比值。

Fig. 2 Variance of biomass and productivity between different environmental gradients. The biomass means the total biomass in each plot ( $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ ) in 2015, and the productivity means the ration of biomass between 2012 and 2015 in each plot.

度与生物量和生产力的关系。在较低海拔环境中, 物种丰富度对生物量及生产力均无显著影响( $P > 0.05$ ); 而在较高海拔中, 物种丰富度显著影响生物量及生产力, 可用二次方程较好地拟合物种丰富度与生产力的关系( $\Delta\text{AICc} > 2$ , 表3)。在低坡度环境中, 物种丰富度对生物量及生产力均无显著效应( $P > 0.05$ ); 而在较高坡度环境中, 物种丰富度显著影响生物量, 相比于二次方程, 物种丰富与生物量的关系能用一次方程较好地拟合( $\Delta\text{AICc} > 2$ , 表3)。在朝南坡向中, 物种丰富度显著影响生物量, 且拟合的一次方程与二次方程间无显著差异( $0 < |\Delta\text{AICc}| < 2$ ); 而朝北坡向中, 物种丰富度对生物量与生产力均无显著影响( $P > 0.05$ , 表3)。在较厚土层中, 生物量随物种丰富度增加线性增加( $\Delta\text{AICc} > 2$ ); 而在较浅土层中, 物种丰富度对生物量及生产力均无显著影响( $P > 0.05$ , 表3)。在林龄大于15年的群落中, 物种丰富度显著影响生物量, 其关系可用一次方程较好地拟合( $\Delta\text{AICc} > 2$ ); 而在林龄小于15年的群落中, 物种丰富度对生物量和生产力均无显著影响(表3)。

### 3 讨论

关于不同生物和非生物因子对森林群落的结构、动态以及生态系统功能等的影响已有大量研究, 并认为物种多样性是生态系统功能的决定者之一(Tilman et al, 2014; Vellend et al, 2017)。本研究发现, 当不考虑其他环境因子时, 物种丰富度与生物量存

在显著的线性正相关关系, 与生产力存在显著的二次关系(驼峰型)(表1; 图1, 2)。该结果与在中国亚热带新岗山人工森林生态系统实验中所发现的物种丰富度与生产力间存在显著正相关关系的结果并不一致(Huang et al, 2017)。这可能是因为本研究所选的群落均为演替前期的群落( $< 30$ 年)。当群落内物种数较少时, 多以具有高生产力低碳储量的演替先锋物种为主; 随着物种丰富度的增加, 群落内包含高碳储量物种的机会增多, 使得生物量增加, 但由于高碳储量的物种一般具有较低的生产力(如演替后期的耐阴物种), 导致生产力降低(Caspersen & Pacala, 2001), 而新岗山人工实验中的物种组成均为随机配置, 缺乏自然演替和选择的过程(Bruehlheide et al, 2014)。有研究发现, 在自然生态系统中由于资源限制和种间竞争, 植物多样性与资源可用性之间存在负相关关系(Duffy, 2009)。处于演替前期的群落, 土壤养分较为贫瘠, 当物种数较少时, 能更好地利用资源; 但当物种丰富度增加后, 会增强种间竞争, 进一步降低可供物种所利用的有效资源, 导致生产力降低(Duffy, 2009; Fraser et al, 2015)。另外, 物种丰富度与生物量表现为线性关系, 而与生产力间的关系表现为驼峰型, 进一步说明选用不同的功能指标, 可能会得到生物多样性与生态系统功能间不同的关系。

森林群落内植物物种多样性与生态系统功能的关系可能与所处森林群落类型、群落演替历史、

表3 不同环境条件下物种丰富度与生物量和生产力的关系  
Table 3 Relationships between species richness and biomass/productivity in different environmental gradients

|                            | 范围<br>Ranges             | 样方数<br>No. of plots | 功能变量<br>Functions | 一次方程<br>Linear equation |                |      | R <sup>2</sup>    | 二次方程<br>Quadratic equation |                |      | R <sup>2</sup>    | ΔAICc  |
|----------------------------|--------------------------|---------------------|-------------------|-------------------------|----------------|------|-------------------|----------------------------|----------------|------|-------------------|--------|
|                            |                          |                     |                   | BIC                     | AICc           | Sig. |                   | BIC                        | AICc           | Sig. |                   |        |
| 海拔<br>Elevation<br>(m)     | ≤ 65                     | 23                  | BIO               | <b>423.583</b>          | <b>421.439</b> | +    | 0.07              | 426.317                    | 423.997        | +, − | 0.08              | 2.558  |
|                            |                          |                     | ΔBIO              | <b>−3.744</b>           | <b>−5.887</b>  | +    | 0.02              | −3.257                     | −5.577         | +, − | 0.12              | 0.310  |
|                            | > 65                     | 23                  | BIO               | <b>403.055</b>          | <b>400.912</b> | +    | 0.20*             | 405.131                    | 402.811        | −, + | 0.23 <sup>#</sup> | 1.899  |
|                            |                          |                     | ΔBIO              | −23.754                 | −25.897        | +    | 0.02              | <b>−26.458</b>             | <b>−28.778</b> | +, − | 0.24 <sup>#</sup> | −2.881 |
| 坡度<br>Slope                | ≤ 20°                    | 33                  | BIO               | <b>596.410</b>          | <b>592.748</b> | +    | 0.01              | 598.983                    | 594.426        | +, − | 0.04              | 1.678  |
|                            |                          |                     | ΔBIO              | <b>−15.746</b>          | <b>−19.408</b> | +    | 0.03              | −14.324                    | −18.882        | +, − | 0.09              | 0.526  |
|                            | > 20°                    | 13                  | BIO               | <b>227.108</b>          | <b>228.079</b> | +    | 0.59**            | 227.930                    | 230.671        | −, + | 0.64**            | 2.592  |
|                            |                          |                     | ΔBIO              | −10.178                 | <b>−9.206</b>  | +    | 0.01              | <b>−11.306</b>             | −8.566         | +, − | 0.24              | 0.640  |
| 坡向<br>Aspect               | 南、西南<br>South, Southwest | 21                  | BIO               | <b>370.428</b>          | <b>368.706</b> | +    | 0.19*             | 371.462                    | 369.784        | −, + | 0.26 <sup>#</sup> | 1.078  |
|                            |                          |                     | ΔBIO              | <b>−25.380</b>          | <b>−27.102</b> | +    | 0.01              | −26.650                    | −28.328        | +, − | 0.19              | −1.226 |
|                            | 西、东南<br>West, Southeast  | 25                  | BIO               | <b>456.261</b>          | <b>453.747</b> | +    | 0.07              | 457.746                    | 454.871        | +, − | 0.14              | 1.124  |
|                            |                          |                     | ΔBIO              | <b>−4.620</b>           | <b>−7.133</b>  | +    | 0.02              | −3.648                     | −6.524         | +, − | 0.10              | 0.609  |
| 土层厚度<br>Soil depth<br>(cm) | < 40                     | 26                  | BIO               | <b>454.222</b>          | <b>451.539</b> | +    | 0.01              | 457.463                    | 454.335        | +, − | 0.01              | 2.996  |
|                            |                          |                     | ΔBIO              | <b>−14.875</b>          | <b>−17.559</b> | +    | 0.04              | −11.992                    | −15.119        | +, − | 0.06              | 2.440  |
|                            | ≥ 40                     | 20                  | BIO               | <b>367.197</b>          | <b>365.710</b> | +    | 0.14 <sup>#</sup> | 369.428                    | 368.112        | +, − | 0.17              | 2.402  |
|                            |                          |                     | ΔBIO              | −12.855                 | −14.342        | +    | 0.03              | <b>−13.070</b>             | <b>−14.386</b> | +, − | 0.17              | −0.044 |
| 林龄<br>Forest age           | ≤ 15                     | 22                  | BIO               | <b>404.116</b>          | <b>402.176</b> | +    | 0.05              | 406.959                    | 404.948        | −, + | 0.06              | 2.772  |
|                            |                          |                     | ΔBIO              | <b>−13.638</b>          | <b>−15.578</b> | −    | 0.01              | −14.995                    | −17.006        | +, − | 0.14              | −1.428 |
|                            | > 15                     | 24                  | BIO               | <b>422.094</b>          | <b>419.760</b> | +    | 0.20*             | 425.249                    | 422.642        | −, + | 0.20 <sup>#</sup> | 2.882  |
|                            |                          |                     | ΔBIO              | <b>−9.905</b>           | <b>−12.239</b> | +    | 0.02              | −8.569                     | −11.176        | +, − | 0.09              | 1.063  |

土层厚度为土壤厚度、腐殖质厚度和凋落物厚度的和。粗体表示同一环境条件中同一响应变量的不同方程(一次和二次方程)中具有较低赤池信息量准则(AICc)和贝叶斯信息准则(BIC)的数值。Sig.表示不同方程中回归系数的正负, 其中在一次方程中表示正相关或者负相关, 在二次方程中分别表示一次项和二次项系数的正负。<sup>#</sup>*P* ≤ 0.10; \**P* ≤ 0.05; \*\**P* ≤ 0.01。

Soil depth was calculated by the sum of soil depth and humus depth and litter depth. The small sample size-corrected Akaike Information Criterion (AICc) of the linear and quadratic equation is marked in bold when the equation with lowest AICc value for species richness and biomass and the change of biomass in one environmental gradient. Sig. refers to the significance of the linear and quadratic parameters in the linear or quadratic equation. <sup>#</sup>*P* ≤ 0.10; \**P* ≤ 0.05; \*\**P* ≤ 0.01.

研究尺度以及相关的气候条件密切相关(Paquette & Messier, 2011; Tilman et al, 2014; Liang et al, 2016; Ratcliffe et al, 2017; 谭珊珊等, 2017)。这使得不同的环境条件下生物多样性与生态系统功能关系表现出复杂的结果, 如正/负相关关系、二次关系(驼峰型)以及无显著的相关关系等(Willig, 2011; Wu et al, 2015; Ratcliffe et al, 2017)。本研究发现, 当同时考虑环境因子与物种丰富度时, 其他的生物和非生物因子对生物量具有显著影响, 甚至可能致使物种丰富度对生物量影响不显著(表2), 该结论与中国纬度梯度上物种丰富度与生物量关系的变化相一致(Wu et al, 2015)。如在土层较厚时生物量随物种丰富度增加线性增加; 而土层较薄时, 物种丰富度对生物

量无显著影响(表3)。同时, 土层厚度往往作为衡量土壤层养分主要来源的因子, 一般土层较厚时, 土壤资源有效性较高。而在亚热带森林中, 有研究发现土壤资源有效性与上层木地上生物量存在显著的负相关关系(Ali & Yan, 2017), 这与本研究所得结果不一致(图2; 表2)。这可能与所研究森林群落中物种组成有关, 本研究中包含的森林群落林龄均小于30年, 其中的物种多为演替先锋物种, 对土壤资源的需求更高(Yan et al, 2006)。另外, 在本研究我们也发现坡向会显著影响物种丰富度与生物量的关系, 在朝南光照资源充足的群落中, 物种丰富度与生物量呈显著的正相关关系, 而在朝北光资源限制的群落中物种丰富度无显著效应(表3)。这可能

是因为光资源有效地促进了不同物种间光生态位的互补,从而增强了多样性效应(Hautier & Hector, 2009),该结论与Ali和Yan (2017)所发现的光资源受限制的下层木中物种多样性与地上生物量无显著关系的结果相一致。其他研究也发现森林群落内的生物量受到生物和非生物因子的共同作用,在不同演替阶段生物多样性与生物量的关系存在差异(Lasky et al, 2014; Ouyang et al, 2016)。上述结果说明,物种丰富度与生物量之间的关系依赖于环境因子。

环境因子也会影响物种丰富度与生产力的关系。如在海拔较低时,生产力随着物种丰富度增加而增加,已有研究表明全球森林中物种丰富度与生产力的正相关关系占优势(Liang et al, 2016);但海拔较高时,它们之间的关系为驼峰型(二次模型)(表3)。海拔高度可能通过影响气候条件进而影响群落内物种的组成,随海拔的增加,环境过滤的作用会增加群落内物种间功能的相似性(Swenson et al, 2011),进而导致在较高海拔环境中物种丰富度与生产力的关系出现驼峰型。另外,在本研究中环境因子的差异不大,在后续的研究中可设置具有明显差异的多个环境梯度,比较生物多样性与生物量或生产力间关系的变化,可能会得出更加显著的结果,能更好地理解生物多样性与生态系统功能关系的机理。

总之,上述结果说明自然森林系统中生物多样性与生态系统功能的关系依赖于环境因子,因此在自然生态系统中开展生物多样性与生态系统功能的研究时,需要考虑环境因子以及森林演替或者恢复历史的影响。同时,该研究对于管理亚热带地区广泛分布的次生林,并提升其生态系统功能(如生物量和生产力)也具有较为重要的意义。但受限于本研究所选取的样方数量较少,致使环境因子差异较小,在探究不同环境条件中生物多样性与生态系统功能的关系时仍存在局限性,有必要在差异较大的环境梯度中进行进一步探究。另外,本研究仅关注物种丰富度,仍需在今后的研究中综合考虑物种的功能、群落结构(如谭珊珊等, 2017)和谱系多样性(Srivastava et al, 2012),探讨环境因子在其与生态系统各功能关系中的相对作用(Cadotte et al, 2009)。

## 参考文献

Ali A, Yan ER (2017) The forest strata-dependent relationship

- between biodiversity and aboveground biomass within a subtropical forest. *Forest Ecology & Management*, 401, 125–134.
- Barrufol M, Schmid B, Bruelheide H, Chi XL, Hector A, Ma KP, Michalski S, Tang ZY, Niklaus PA (2013) Biodiversity promotes tree growth during succession in subtropical forest. *PLoS ONE*, 8, e81246.
- Bruelheide H, Nadrowski K, Assmann T, Bauhus J, Both S, Buscot F, Chen XY, Ding BY, Durka W, Erfmeier A, Gutknecht JLM, Guo DL, Guo LD, Härdtle W, He JS, Klein AM, Kühn P, Liang Y, Liu XJ, Michalski S, Niklaus PA, Pei KQ, Scherer-Lorenzen M, Scholten T, Schuldt A, Seidler G, Trogisch S, Oheimb G, Welk E, Wirth C, Wubet T, Yang XF, Yu MJ, Zhang SR, Zhou HZ, Fischer M, Ma KP, Schmid B (2014) Designing forest biodiversity experiments: General considerations illustrated by a new large experiment in subtropical China. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 74–89.
- Burnham KP, Anderson DR (2010) *Model Selection and Multi-model Inference: A Practical Information Theoretic Approach*. Springer, New York.
- Caspersen JP, Pacala SW (2001) Successional diversity and forest ecosystem function. *Ecological Research*, 16, 895–903.
- Cavanaugh KC, Gosnell JS, Davis SL, Davis JS, Ahumada J, Boundja P, Clark DB, Mugerwa B, Jansen PA, O'Brien TG, Rovero F, Sheil D, Vasquez R, Andelman S (2014) Carbon storage in tropical forests correlates with taxonomic diversity and functional dominance on a global scale. *Global Ecology Biogeography*, 23, 563–573.
- Cadotte MW, Cavender-Bares J, Tilman D, Oakley TH (2009) Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE*, 4, e5695.
- Corlett RT (2013) Where are the subtropics? *Biotropica*, 45, 273–275.
- Duffy JE (2009) Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7, 437–444.
- Fraser LH, Pither J, Jentsch A, Sternberg M, Zobel M, Askari-zadeh D, Bartha S, Beierkuhnlein C, Bennett JA, Bittel A, Boldgiv B, Boldrini II, Bork E, Brown L, Cabido M, Cahill J, Carlyle CN, Campetella G, Chelli S, Cohen O, Csergo AM, Díaz S, Enrico L, Ensing D, Fidelis A, Fridley JD, Foster B, Garriss H, Goheen JR, Henry HA, Hohn M, Jouri MH, Klironomos J, Kooreem K, Lawrence-Lodge R, Long R, Manning P, Mitchell R, Moora M, Müller SC, Nabinger C, Naseri K, Overbeck GE, Palmer TM, Parsons S, Pesek M, Pillar VD, Pringle RM, Roccaforte K, Schmidt A, Shang Z, Stahlmann R, Stotz GC, Sugiyama S, Szentes S, Thompson D, Tungalag R, Undrakhbold S, van Rooyen M, Wellstein C, Wilson JB, Zupo T (2015) Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species

richness. *Science*, 349, 302–305.

- 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.
- Hair JF, Anderson RE, Tatham RL, Black WC (1998) *Multivariate Data Analysis*, 5th edn. Prentice Hall, New Jersey.
- Hautier Y, Hector A (2009) Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 324, 636–638.
- 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.]
- Hortal J, Triantis KA, Meiri S, Sfenthourakis S (2009) Island species richness increases with habitat diversity. *The American Naturalist*, 174, E205.
- Huang YY, Chen YX, Castro-Izaguirre N, Baruffol M, Brezzi M, Lang AN, Li Y, Haerdle W, von Oheimb G, Yang XF, Pei KQ, Both S, Liu XJ, Yang B, Eichenberg D, Assmann T, Bauhus J, Behrens T, Buscot F, Chen XY, Chesters D, Ding BY, Durka W, Erfmeier A, Fang JY, Fischer M, Guo LD, Guo DL, Gutknecht JLM, He JS, He CL, Hector A, Hoenig L, Hu RY, Klein AM, Kuehn P, Liang Y, Michalski S, Scherer-Lorenzen M, Schmidt K, Scholten T, Schuldt A, Shi XZ, Tan MZ, Tang ZY, Trogisch S, Wang ZH, Welk E, Wirth C, Wubet T, Xiang WH, Yan JY, Yu MJ, Yu XD, Zhang JY, Zhang SR, Zhang NL, Zhou HZ, Zhu CD, Zhu L, Bruelheide H, Ma KP, Niklaus PA, Schmid B (2017) Strong positive biodiversity-productivity relationships in a subtropical forest experiment. *bioRxiv*, doi: <https://doi.org/10.1101/206722>.
- Jiang L, Wan S, Li L (2009) Species diversity and productivity: Why do results of diversity-manipulation experiments differ from natural patterns? *Journal of Ecology*, 97, 603–608.
- Lasky JR, Uriarte M, Boukili VK, Erickson DL, John Kress W, Chazdon RL (2014) The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with tropical forest succession. *Ecology Letters*, 17, 1158–1167.
- Liang J, Crowther TW, Picard N, Wiser S, Zhou M, Alberti G, Schulze ED, McGuire AD, Bozzato F, Pretzsch H, de-Miguel S, Paquette A, Hérault B, Scherer-Lorenzen M, Barrett CB, Glick HB, Hengeveld GM, Nabuurs GJ, Pfautsch S, Viana H, Vibrans AC, Ammer C, Schall P, Verbyla D, Tchebakova N, Fischer M, Watson JV, Chen HYH, Lei XD, Schelhaas MJ, Lu HC, Gianelle D, Parfenova EI, Salas C, Lee E, Lee B, Kim HS, Bruelheide H, Coomes DA, Piotto D, Sunderland T, Schmid B, Gourlet-Fleury S, Sonké B, Tavani R, Zhu J, Brand S, Vayreda J, Kitahara F, Searle EB, Neldner VJ, Ngugi MR, Baraloto C, Frizzera L, Bałazy R, Oleksyn J, Zawila-Niedzwiecki T, Bouriaud O, Bussotti F, Finér L, Jaroszewicz B, Jucker T, Valladares F, Jagodzinski AM, Peri PL, Gonmadje C, Marthy W, O'Brien T, Martin EH, Marshall AR, Rovero F, Bitariho R, Niklaus PA, Alvarez-Loayza P, Chamuya N, Valencia R, Mortier F, Wörte V, Engone-Obiang NL, Ferreira LV, Odeke DE, Vasquez RM, Lewis SL, Reich PB (2016) Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354, aaf8957.
- Loreau M, Hector A (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412, 72–76.
- Ma KP (2013) Studies on biodiversity and ecosystem function via manipulation experiments. *Biodiversity Science*, 21, 247–248. (in Chinese) [马克平 (2013) 生物多样性与生态系统功能的实验研究. *生物多样性*, 21, 247–248.]
- Ma KP, He JS, Bruelheide H, Klein AM, Liu XJ, Schmid B (2017) Biodiversity-ecosystem functioning research in Chinese subtropical forests. *Journal of Plant Ecology*, 10, 1–3.
- Mori AS, Osono T, Cornelissen JHC, Craine J, Uchida M (2017) Biodiversity-ecosystem function relationships change through primary succession. *Oikos*, 126, 1637–1649.
- Ouyang S, Xiang W, Wang XP, Zeng YL, Lei PF, Deng XW, Peng CH (2016) Significant effects of biodiversity on forest biomass during the succession of subtropical forest in South China. *Forest Ecology and Management*, 372, 291–302.
- Pan YD, Birdsey RA, Fang JY, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Pacala SW, McGuire AD, Piao SL, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D (2011) A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333, 988–993.
- Paquette A, Messier C (2011) The effect of biodiversity on tree productivity: From temperate to boreal forests. *Global Ecology Biogeography*, 20, 170–180.
- Pretzsch H, Bielak K, Block J, Bruchwald A, Dieler J, Ehrhart HP, Kohnle U, Nagel J, Spellmann H, Zasada M, Zingg A (2013) Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. *European Journal of Forest Research*, 132, 263–280.
- Ratcliffe S, Wirth C, Jucker T, van der Plas F, Scherer-Lorenzen M, Verheyen K, Allan E, Benavides R, Bruelheide H, Ohse B, Paquette A, Ampoorter E, Bastias C, Bauhus J, Bonal D, Bouriaud O, Bussotti F, Carnol M, Castagnérol B, Češko E, Dawud S, Wandeler H, Domisch T, Finér L, Fischer M, Fotelli M, Gessler A, Granier A, Grossiord C, Guyot V, Haase J, Hättenschwiler S, Jactel H, Jaroszewicz B, Joly F, Kambach S, Kolb S, Koricheva J, Liebersgesell M, Milligan H, Müller S, Muys B, Nguyen D, Nock C, Polastrini M, Purschke O, Radoglou K, Raulund-Rasmussen K, Roger F, Ruiz-Benito P, Seidl R, Selvi F, Seiferling I, Stenlid J, Valladares F, Vesterdal L, Baeten L (2017)

- Biodiversity and ecosystem functioning relations in European forests depend on environmental context. *Ecology Letters*, 20, 1414–1426.
- Reich PB, Tilman D, Isbell F, Mueller K, Hobbie SE, Flynn D, Eisenhauer N (2012) Impacts of biodiversity loss escalate through time as redundancy fades. *Science*, 336, 589–592.
- Schmid B, Balvanera P, Cardinale BJ, Godbold J, Pfisterer AB, Raffaelli D, Solan M, Srivastava DS (2009) Consequences of species loss for ecosystem functioning: Meta-analyses of data from biodiversity experiments. In: *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective* (eds Naeem S, Bunker DE, Hector A, Loreau M, Perrings C), pp. 14–29. Oxford University Press, Oxford.
- Shi L, Liu SR (2017) Methods of estimating forest biomass: A review. In: *Biomass Volume Estimation and Valorization for Energy* (ed. Tumulu JS). InTech.
- Srivastava DS, Cadotte MW, MacDonald AAM, Marushia RG, Mirotchnick N (2012) Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, 15, 637–648.
- Swenson NG, Anglada-Cordero P, Barone JA (2011) Deterministic tropical tree community turnover: Evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278, 877–884.
- Tan SS, Wang RR, Gong XL, Cai JY, Shen GC (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, 1054–1064. (in Chinese with English abstract) [谭珊珊, 王忍忍, 龚筱羚, 蔡佳瑶, 沈国春 (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, 1054–1064.]
- Tilman D, Isbell F, Cowles JM (2014) Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471–493.
- Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin DA, Mielke T (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294, 843–845.
- van der Sande MT, Peña-Claros M, Ascarrunz N, Arets EJMM, Licona JC, Toledo M, Poorter L, Hector A (2017) Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest. *Journal of Ecology*, 105, 1223–1234.
- Vellend M (2016) *The Theory of Ecological Communities*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Vellend M, Baeten L, Becker-Scarpitta A, Boucher-Lalonde V, McCune JL, Messier J, Myers-Smith IH, Sax DF (2017) Plant biodiversity change across scales during the anthropocene. *Annual Review of Plant Biology*, 68, 563–586.
- Wacker L, Baudois O, Eichenberger-Glinz, Schmid B (2008) Environmental heterogeneity increases complementarity in experimental grassland communities. *Basic and Applied Ecology*, 9, 467–474.
- Wardle DA (2016) Do experiments exploring plant diversity-ecosystem functioning relationships inform how biodiversity loss impacts natural ecosystems? *Journal of Vegetation Science*, 27, 646–653.
- Willig MR (2011) Biodiversity and productivity. *Science*, 333, 1709–1710.
- Wu X, Wang XP, Tang ZY, Shen ZH, Zheng CY, Xia XL, Fang JY (2015) The relationship between species richness and biomass changes from boreal to subtropical forests in China. *Ecography*, 38, 602–613.
- Yan ER, Wang XH, Huang JJ (2006) Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession. *Plant & Soil*, 289, 187–197.
- Yang B (2014) Key Factors Affecting the Relationship Between Forest Biodiversity and Ecosystem Function in Subtropical China. PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [杨波 (2014) 影响亚热带森林生物多样性与生态系统功能关系的关键因子研究. 博士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京.]
- 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.]

(责任编辑: 王希华 责任编辑: 黄祥忠)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 浙江定海区46个20 m × 20 m样方的物种组成和环境信息概述

Appendix 1 Summary of species composition and environmental information of 46 20 m × 20 m plots in Dinghai, Zhejiang  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017320-1.pdf>

### 附录2 不同物种或者不同类型物种生物量的自然对数与个体胸径间关系的异速生长方程

Appendix 2 Allometric equation of the relationship between the individual DBH and the natural logarithm of the biomass of different species or classification  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017320-2.pdf>

吴初平, 韩文娟, 江波, 刘博文, 袁位高, 沈爱华, 黄玉洁, 朱锦茹. 浙江定海次生林内物种丰富度与生物量 and 生产力关系的环境依赖性. 生物多样性, 2018, 26 (6): 545–553.  
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017320>

1  
2

附录 1 浙江定海区 46 个 20 m × 20 m 样方的物种组成和环境信息概述  
Appendix 1 Summary of species composition and environmental information of 46 20 m × 20 m plots in Dinghai, Zhejiang

| 样方号<br>Plot | 经纬度 Latitude and<br>longitude | 物种数 No.<br>of species | 坡位 Slope<br>position | 坡向 Aspect | 土壤类型<br>Soil type | 海拔<br>Elevation (m) | 坡度<br>Slope | 土壤厚度 Soil<br>depth (cm) | 腐殖质厚度<br>Humus depth (cm) | 枯落物厚度 Litter<br>depth (cm) | 林龄 Forest<br>age (yr) |
|-------------|-------------------------------|-----------------------|----------------------|-----------|-------------------|---------------------|-------------|-------------------------|---------------------------|----------------------------|-----------------------|
| P1          | 29°59'59" N, 121°52'38" E     | 6                     | 上坡                   | 西北        | 粗骨沙土              | 48                  | 25°         | 35                      | 4                         | 3                          | 13                    |
| P2          | 30°01'72" N, 121°52'35" E     | 7                     | 上坡                   | 东南        | 粗骨沙土              | 67                  | 25°         | 35                      | 5                         | 3                          | 13                    |
| P3          | 30°00'93" N, 121°53'61" E     | 13                    | 上坡                   | 西北        | 红壤沙土              | 29                  | 20°         | 30                      | 5                         | 2                          | 13                    |
| P4          | 29°59'42" N, 121°53'67" E     | 11                    | 全坡                   | 东南        | 红壤沙土              | 108                 | 20°         | 30                      | 5                         | 2                          | 13                    |
| P5          | 30°02'88" N, 121°55'06" E     | 10                    | 下坡                   | 东         | 红壤壤土              | 23                  | 15°         | 30                      | 5                         | 3                          | 13                    |
| P6          | 30°01'86" N, 121°51'98" E     | 9                     | 全坡                   | 西北        | 红壤沙土              | 35                  | 20°         | 30                      | 5                         | 2                          | 13                    |
| P7          | 30°02'43" N, 121°51'64" E     | 11                    | 上坡                   | 北         | 红壤沙土              | 29                  | 20°         | 30                      | 5                         | 4                          | 13                    |
| P8          | 30°04'91" N, 121°51'79" E     | 8                     | 全坡                   | 北         | 红壤壤土              | 31                  | 20°         | 35                      | 8                         | 5                          | 13                    |
| P9          | 30°03'95" N, 122°51'46" E     | 12                    | 全坡                   | 西         | 红壤沙土              | 55                  | 20°         | 25                      | 4                         | 2                          | 13                    |
| P10         | 30°05'78" N, 122°04'76" E     | 7                     | 上坡                   | 东南        | 红壤沙土              | 243                 | 20°         | 30                      | 5                         | 2                          | 19                    |
| P11         | 30°07'87" N, 122°04'04" E     | 10                    | 全坡                   | 西         | 红壤沙土              | 36                  | 20°         | 30                      | 3                         | 2                          | 19                    |
| P12         | 30°07'15" N, 122°02'34" E     | 14                    | 下坡                   | 西南        | 红壤沙土              | 96                  | 15°         | 25                      | 6                         | 2                          | 18                    |
| P13         | 30°05'53" N, 122°01'28" E     | 9                     | 下坡                   | 西北        | 红壤沙土              | 90                  | 5°          | 20                      | 5                         | 2                          | 19                    |
| P14         | 30°05'75" N, 121°01'85" E     | 12                    | 上坡                   | 西北        | 红壤沙土              | 104                 | 25°         | 30                      | 6                         | 3                          | 21                    |
| P15         | 30°05'89" N, 121°59'73" E     | 6                     | 下坡                   | 东北        | 红壤沙土              | 45                  | 25°         | 25                      | 5                         | 3                          | 21                    |
| P16         | 30°08'58" N, 121°58'85" E     | 6                     | 上坡                   | 西北        | 红壤沙土              | 47                  | 15°         | 35                      | 5                         | 3                          | 21                    |
| P17         | 30°08'87" N, 121°57'16" E     | 9                     | 全坡                   | 西南        | 粗骨沙土              | 32                  | 20°         | 20                      | 5                         | 3                          | 18                    |
| P18         | 30°06'27" N, 121°57'02" E     | 11                    | 上坡                   | 东北        | 红壤沙土              | 41                  | 15°         | 30                      | 5                         | 2                          | 15                    |

吴初平, 韩文娟, 江波, 刘博文, 袁位高, 沈爱华, 黄玉洁, 朱锦茹. 浙江定海次生林内物种丰富度与生物量 and 生产力关系的环境依赖性. 生物多样性, 2018, 26 (6): 545–553.  
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017320>

| 样方号<br>Plot | 经纬度 Latitude and<br>longitude | 物种数 No.<br>of species | 坡位 Slope<br>position | 坡向<br>Aspect | 土壤类型<br>Soil type | 海拔<br>Elevation (m) | 坡度<br>Slope | 土壤厚度 Soil<br>depth (cm) | 腐殖质厚度<br>Humus depth (cm) | 枯落物厚度 Litter<br>depth (cm) | 林龄 Forest<br>age (yr) |
|-------------|-------------------------------|-----------------------|----------------------|--------------|-------------------|---------------------|-------------|-------------------------|---------------------------|----------------------------|-----------------------|
| P19         | 30°06'52" N, 121°56'00" E     | 13                    | 全坡                   | 西            | 红壤沙土              | 53                  | 10°         | 40                      | 6                         | 4                          | 15                    |
| P20         | 30°02'17" N, 122°03'12" E     | 10                    | 上坡                   | 西南           | 红壤沙土              | 43                  | 20°         | 30                      | 5                         | 3                          | 27                    |
| P21         | 30°03'97" N, 122°01'05" E     | 11                    | 中坡                   | 西北           | 红壤沙土              | 34                  | 10°         | 35                      | 5                         | 3                          | 15                    |
| P22         | 30°03'53" N, 121°59'98" E     | 7                     | 下坡                   | 东南           | 红壤沙土              | 31                  | 15°         | 30                      | 8                         | 3                          | 15                    |
| P23         | 30°05'18" N, 122°03'67" E     | 18                    | 上坡                   | 西南           | 红壤沙土              | 131                 | 25°         | 30                      | 7                         | 3                          | 15                    |
| P24         | 30°03'97" N, 122°02'29" E     | 8                     | 中坡                   | 北            | 红壤沙土              | 22                  | 20°         | 30                      | 7                         | 4                          | 15                    |
| P25         | 30°00'98" N, 122°02'56" E     | 14                    | 上坡                   | 东北           | 红壤沙土              | 36                  | 15°         | 35                      | 9                         | 4                          | 15                    |
| P26         | 30°03'70" N, 122°05'00" E     | 13                    | 中坡                   | 西南           | 红壤沙土              | 57                  | 5°          | 50                      | 10                        | 4                          | 15                    |
| P27         | 30°01'10" N, 122°04'48" E     | 7                     | 下坡                   | 西南           | 红壤沙土              | 61                  | 20°         | 30                      | 6                         | 3                          | 15                    |
| P28         | 30°04'98" N, 122°05'69" E     | 4                     | 上坡                   | 南            | 红壤沙土              | 121                 | 10°         | 50                      | 8                         | 3                          | 15                    |
| P29         | 30°01'18" N, 122°14'16" E     | 11                    | 下坡                   | 东            | 红壤沙土              | 75                  | 20°         | 30                      | 8                         | 3                          | 29                    |
| P30         | 30°02'02" N, 122°12'74" E     | 11                    | 全坡                   | 东南           | 红壤沙土              | 102                 | 28°         | 30                      | 6                         | 3                          | 14                    |
| P31         | 30°04'38" N, 122°07'41" E     | 8                     | 下坡                   | 北            | 红壤沙土              | 63                  | 20°         | 25                      | 7                         | 3                          | 16                    |
| P32         | 30°03'52" N, 122°11'86" E     | 13                    | 上坡                   | 东            | 红壤沙土              | 94                  | 25°         | 30                      | 5                         | 2                          | 27                    |
| P33         | 30°06'26" N, 122°10'86" E     | 5                     | 全坡                   | 东北           | 红壤沙土              | 41                  | 20°         | 25                      | 5                         | 3                          | 23                    |
| P34         | 30°02'92" N, 122°13'57" E     | 11                    | 中坡                   | 西北           | 红壤壤土              | 94                  | 25°         | 40                      | 8                         | 2                          | 19                    |
| P35         | 30°02'34" N, 122°13'33" E     | 10                    | 上坡                   | 东南           | 红壤沙土              | 156                 | 20°         | 35                      | 6                         | 2                          | 28                    |
| P36         | 30°03'14" N, 122°12'49" E     | 17                    | 中坡                   | 北            | 红壤沙土              | 120                 | 15°         | 40                      | 7                         | 2                          | 16                    |
| P37         | 30°04'89" N, 122°07'36" E     | 9                     | 下坡                   | 北            | 红壤沙土              | 133                 | 25°         | 30                      | 7                         | 3                          | 19                    |

吴初平, 韩文娟, 江波, 刘博文, 袁位高, 沈爱华, 黄玉洁, 朱锦茹. 浙江定海次生林内物种丰富度与生物量 and 生产力关系的环境依赖性. 生物多样性, 2018, 26 (6): 545–553.  
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017320>

| 样方号<br>Plot | 经纬度 Latitude and<br>longitude | 物种数 No.<br>of species | 坡位 Slope<br>position | 坡向<br>Aspect | 土壤类型<br>Soil type | 海拔<br>Elevation (m) | 坡度<br>Slope | 土壤厚度 Soil<br>depth (cm) | 腐殖质厚度<br>Humus depth (cm) | 枯落物厚度 Litter<br>depth (cm) | 林龄 Forest<br>age (yr) |
|-------------|-------------------------------|-----------------------|----------------------|--------------|-------------------|---------------------|-------------|-------------------------|---------------------------|----------------------------|-----------------------|
| P38         | 30°06'83" N, 122°16'23" E     | 10                    | 上坡                   | 北            | 红壤沙土              | 72                  | 20°         | 25                      | 6                         | 2                          | 27                    |
| P39         | 30°06'22" N, 122°04'86" E     | 8                     | 中坡                   | 东北           | 红壤沙土              | 107                 | 25°         | 25                      | 7                         | 2                          | 16                    |
| P40         | 30°03'05" N, 122°05'56" E     | 12                    | 下坡                   | 东            | 红壤沙土              | 130                 | 10°         | 30                      | 6                         | 3                          | 11                    |
| P41         | 30°03'62" N, 122°07'07" E     | 6                     | 上坡                   | 东南           | 红壤壤土              | 234                 | 5°          | 30                      | 5                         | 3                          | 19                    |
| P42         | 30°01'83" N, 122°08'45" E     | 18                    | 上坡                   | 西            | 红壤壤土              | 68                  | 27°         | 40                      | 7                         | 3                          | 23                    |
| P43         | 30°01'40" N, 122°10'19" E     | 15                    | 中坡                   | 西北           | 红壤壤土              | 111                 | 20°         | 30                      | 8                         | 4                          | 13                    |
| P44         | 29°59'58" N, 122°08'76" E     | 6                     | 全坡                   | 西南           | 红壤壤土              | 11                  | 28°         | 30                      | 6                         | 3                          | 19                    |
| P45         | 30°03'78" N, 122°06'24" E     | 9                     | 下坡                   | 东南           | 红壤壤土              | 111                 | 10°         | 30                      | 5                         | 2                          | 20                    |
| P46         | 29°59'56" N, 122°04'40" E     | 13                    | 上坡                   | 东南           | 粗骨沙土              | 102                 | 25°         | 30                      | 10                        | 2                          | 27                    |

吴初平, 韩文娟, 江波, 刘博文, 袁位高, 沈爱华, 黄玉洁, 朱锦茹. 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, 2018, 26 (6): 545–553.  
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017320>

附录 2 不同物种或者不同类型物种生物量的自然对数与个体胸径间关系的异速生长方程  
Appendix 2 Allometric equation of the relationship between the individual DBH and the nature logarithm of the biomass of different species or classification

| 物种或类型 Species or classification                              | 组分 Component        | 异速生长方程 Allometric equations                             |
|--------------------------------------------------------------|---------------------|---------------------------------------------------------|
| 马尾松等裸子植物 <i>Pinus massoniana</i> and gymnosperm species      | 主干生物量 Stem biomass  | $\text{Ln}(B) = -1.815 + 2.178 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 枝生物量 Branch biomass | $\text{Ln}(B) = -4.943 + 2.552 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 叶生物量 Leaf biomass   | $\text{Ln}(B) = -5.466 + 2.333 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 根生物量 Root biomass   | $\text{Ln}(B) = -5.466 + 2.333 \times \ln(\text{DBH})$  |
| 南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>                          | 主干生物量 Stem biomass  | $\text{Ln}(B) = -2.436 + 2.327 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 枝生物量 Branch biomass | $\text{Ln}(B) = -5.290 + 3.091 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 叶生物量 Leaf biomass   | $\text{Ln}(B) = -6.148 + 2.658 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 根生物量 Root biomass   | $\text{Ln}(B) = -2.026 + 1.892 \times \ln(\text{DBH})$  |
| 枫香 <i>Liquidambar formosana</i>                              | 主干生物量 Stem biomass  | $\text{Ln}(B) = -2.044 + 2.397 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 枝生物量 Branch biomass | $\text{Ln}(B) = -5.625 + 2.938 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 叶生物量 Leaf biomass   | $\text{Ln}(B) = -10.034 + 3.820 \times \ln(\text{DBH})$ |
|                                                              | 根生物量 Root biomass   | $\text{Ln}(B) = -3.298 + 2.341 \times \ln(\text{DBH})$  |
| 木荷 <i>Schima superba</i>                                     | 主干生物量 Stem biomass  | $\text{Ln}(B) = -2.419 + 2.442 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 枝生物量 Branch biomass | $\text{Ln}(B) = -2.657 + 2.108 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 叶生物量 Leaf biomass   | $\text{Ln}(B) = -2.747 + 1.577 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 根生物量 Root biomass   | $\text{Ln}(B) = -3.221 + 2.233 \times \ln(\text{DBH})$  |
| 青冈栎等壳斗科物种 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> and Fagaceae species | 主干生物量 Stem biomass  | $\text{Ln}(B) = -1.915 + 2.358 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 枝生物量 Branch biomass | $\text{Ln}(B) = -4.837 + 2.835 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 叶生物量 Leaf biomass   | $\text{Ln}(B) = -5.394 + 2.750 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 根生物量 Root biomass   | $\text{Ln}(B) = -4.957 + 2.948 \times \ln(\text{DBH})$  |
| 豹皮樟等樟科物种 <i>Litsea rotundifolia</i> and Lauraceae species    | 主干生物量 Stem biomass  | $\text{Ln}(B) = -2.554 + 2.326 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 枝生物量 Branch biomass | $\text{Ln}(B) = -3.231 + 2.294 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 叶生物量 Leaf biomass   | $\text{Ln}(B) = -3.039 + 1.579 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 根生物量 Root biomass   | $\text{Ln}(B) = -2.242 + 1.928 \times \ln(\text{DBH})$  |
| 其他常绿物种 Other evergreen species                               | 主干生物量 Stem biomass  | $\text{Ln}(B) = -2.428 + 2.419 \times \ln(\text{DBH})$  |
|                                                              | 枝生物量 Branch biomass | $\text{Ln}(B) = -3.406 + 2.375 \times \ln(\text{DBH})$  |

吴初平, 韩文娟, 江波, 刘博文, 袁位高, 沈爱华, 黄玉洁, 朱锦茹. 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, 2018, 26 (6): 545–553.  
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2017320>

| 物种或类型 Species or classification | 组分 Component        | 异速生长方程 Allometric equations                            |
|---------------------------------|---------------------|--------------------------------------------------------|
| 其他落叶物种 Other deciduous species  | 叶生物量 Leaf biomass   | $\text{Ln}(B) = -3.760 + 2.013 \times \ln(\text{DBH})$ |
|                                 | 根生物量 Root biomass   | $\text{Ln}(B) = -3.329 + 2.343 \times \ln(\text{DBH})$ |
|                                 | 主干生物量 Stem biomass  | $\text{Ln}(B) = -2.772 + 2.501 \times \ln(\text{DBH})$ |
|                                 | 枝生物量 Branch biomass | $\text{Ln}(B) = -4.724 + 2.691 \times \ln(\text{DBH})$ |
|                                 | 叶生物量 Leaf biomass   | $\text{Ln}(B) = -6.234 + 2.599 \times \ln(\text{DBH})$ |
|                                 | 根生物量 Root biomass   | $\text{Ln}(B) = -3.272 + 2.282 \times \ln(\text{DBH})$ |

*B* 表示生物量, *DBH* 表示个体胸径。参考自 Ouyang et al (2016)。

*B*, biomass; *DBH*, diameter at breast height. Based on Ouyang et al (2016).

参考文献

Ouyang S, Xiang W, Wang XP, Zeng YL, Lei PF, Deng XW, Peng CH (2016) Significant effects of biodiversity on forest biomass during the succession of subtropical forest in South China. Forest Ecology and Management, 372, 291–302.