

DOI: 10.20103/j.stxb.202401300278

岳庆敏, 何怀江, 张春雨, 赵秀海, 郝珉辉. 吉林蛟河阔叶红松林谱系多样性和功能多样性对采伐干扰的响应. 生态学报, 2024, 44(19): 8617-8626.  
Yue Q M, He H J, Zhang C Y, Zhao X H, Hao M H. Response of phylogenetic and functional diversity to harvesting disturbance in the Korean pine-broadleaved forest. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(19): 8617-8626.

# 吉林蛟河阔叶红松林谱系多样性和功能多样性对采伐干扰的响应

岳庆敏<sup>1,2</sup>, 何怀江<sup>3</sup>, 张春雨<sup>1</sup>, 赵秀海<sup>1</sup>, 郝珉辉<sup>1,\*</sup>

1 北京林业大学国家林业和草原局森林经营工程技术研究中心, 北京 100083

2 应急管理部国家自然灾害防治研究院, 北京 100085

3 吉林省林业科学研究院, 长春 130013

**摘要:** 阔叶红松林是东北森林的典型代表, 由于受到历史采伐干扰的影响, 导致生态系统功能严重退化, 威胁东北地区生态安全。生物多样性是生态系统功能形成和维持的重要基础, 阐明采伐前后生物多样性的变化对于评估采伐干扰的影响、理解森林恢复过程具有重要意义, 能够为森林生态修复与重建提供理论支持。谱系多样性和功能多样性是生物多样性的两个重要维度, 然而传统的研究仍停留在物种数量层面, 难以全面反映采伐干扰的影响。以吉林蛟河阔叶红松林采伐样地为对象, 依托连续四次的样地清查数据, 同时结合植物的系统发育和功能性状信息, 探讨了不同强度采伐干扰对谱系多样性和功能多样性的影响, 具体采伐设置包括: 未采伐(对照), 采伐 15% 胸高断面积(轻度采伐), 采伐 30% 胸高断面积(中度采伐) 以及采伐 50% 胸高断面积(重度采伐)。结果显示: ①中、高强度的采伐干扰显著降低了森林谱系多样性和功能多样性, 并且高强度干扰条件下森林多样性的恢复要更加困难; ②采伐还影响着群落功能性状组成, 随着采伐强度的增加, 群落木质密度加权平均值上升而最大树高下降; ③相较于采伐强度和采伐木断面积, 保留木断面积与生物多样性的联系更加紧密, 表明采伐后森林所达到的密度状态是影响生物多样性恢复的关键, 当保留木断面积在  $18\text{m}^2/\text{hm}^2$  附近时, 其与谱系多样性的关系出现显著拐点, 应在阔叶红松林经营管理过程中受到更多重视。综上所述, 谱系多样性和功能多样性为评价采伐的影响提供了新的视角, 有助于更加全面地反映采伐干扰对生物多样性的影响, 为阔叶红松林生态修复与多样性保护提供科学参照。

**关键词:** 生物多样性; 谱系多样性; 功能多样性; 采伐干扰; 生态修复

## Response of phylogenetic and functional diversity to harvesting disturbance in the Korean pine-broadleaved forest

YUE Qingmin<sup>1,2</sup>, HE Huaijiang<sup>3</sup>, ZHANG Chunyu<sup>1</sup>, ZHAO Xiuhai<sup>1</sup>, HAO Minhui<sup>1,\*</sup>

1 Research Center of Forest Management Engineering of State Forestry and Grassland Administration, Beijing forestry university, Beijing 100083, China

2 National Institute of Natural Hazards, Ministry of Emergency Management of China, Beijing 100085, China

3 Jilin Provincial Academy of Forestry Sciences, Changchun 130013, China

**Abstract:** Korean pine-broadleaved forest serves as a typical representative vegetation of the Northeast China. However, historical harvesting disturbances have resulted in severe ecological degradation, posing a threat to regional ecological security. Biodiversity plays a crucial role in the maintenance of ecosystem functions. Therefore, elucidating the changes in biodiversity pre- and post-harvesting is of great significance for assessing the impacts of harvesting disturbances and understanding the process of forest restoration. Phylogenetic diversity and functional diversity are two important facets of

基金项目: 国家自然科学基金(32201555)

收稿日期: 2024-01-30; 网络出版日期: 2024-07-22

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: haomh@bjfu.edu.cn

biodiversity. However, traditional research has focused on species diversity, making it difficult to comprehensively reflect on the impacts of harvest disturbance on biodiversity. This study was conducted in Korean pine-broadleaved forests in Jiaohe, Jilin Province. Based on the data obtained from four forest plots, integrating information about plant phylogeny and functional traits, the study explored the impacts of harvesting disturbance on phylogenetic diversity and functional diversity. The harvesting intensity of the four plots included no harvesting (control), harvest 15% of the basal area (light harvesting), harvest 30% of the basal area (moderate harvesting), and harvest 50% of the basal area (heavy harvesting). The results revealed that the medium and high intensity harvesting disturbance significantly reduced phylogenetic diversity and functional diversity. However, under medium disturbance conditions, forests diversity could recover in a short period of time, while the recovery was much slower under high intensity disturbance conditions. In addition, harvesting disturbance also influenced the community weighted mean of functional traits, the community weighted mean of wood density increased with harvesting intensity, while the community weighted mean of the maximum height decreased with harvesting intensity. Moreover, compared to harvesting intensity and basal area reduction, the relationship between basal area remaining and biodiversity was more significantly correlated, indicating that post-harvest stand density played a key role in biodiversity recovery, and it should be highly considered during forest management and restoration. When the basal area of retained trees was around  $18 \text{ m}^2/\text{hm}^2$ , the relationship between basal area remaining and phylogenetic diversity relationship showed a significant inflection point. In conclusion, phylogenetic diversity and functional diversity offer a novel and comprehensive perspective for evaluating the impacts of harvesting disturbance on biodiversity. The study provides technological support for ecosystem restoration and biodiversity conservation in Korean pine-broadleaved forests.

**Key Words:** biodiversity; phylogenetic diversity; functional diversity; harvesting disturbance; ecological restoration

东北阔叶红松林是亚欧大陆北温带地区物种最丰富、生物量最高、生态功能最为完善的森林生态系统,是自第三纪中新世以来演化形成的最能适应东北地区气候环境条件的地带性顶极植被<sup>[1]</sup>。东北阔叶红松林也是我国“两屏三带”生态安全战略格局中唯一的森林带,在维护国家生态安全、保障国家木材资源、推动东北地区高质量发展的过程中发挥着举足轻重的作用<sup>[2]</sup>。然而进入 20 世纪以来,由于频繁的森林采伐干扰,加之经营理念滞后,导致天然阔叶红松林大面积萎缩,超过 70% 的原始林成为生态系统功能高度退化的次生阔叶林或次生针阔混交林,严重威胁东北地区的生态安全与稳定<sup>[2-3]</sup>。

生物多样性是生态系统功能形成和维持的重要物质基础。基于全球尺度的研究显示:生物多样性与生态系统功能呈显著的正关系,混交林比纯林平均高产 24%<sup>[4]</sup>;物种丰富度每下降 10%,森林生产力会随之下降 2%—3%<sup>[5]</sup>。因此,探讨采伐前后生物多样性的变化能够在较大程度上反映采伐干扰对森林生态系统的影响,为次生林生态修复与重建提供必要的理论支持。目前,国内外针对采伐干扰对生物多样性的影响已开展大量研究工作,揭示了采伐前后物种丰富度、物种均匀度等数量指标随采伐强度或恢复时间的变化规律<sup>[6-8]</sup>。然而,生物多样性并非只包括物种多样性一个层次,而是遗传多样性、物种多样性、生态系统多样性以及景观多样性等多个层次的集合,其中物种层次的多样性也并非只包括物种的数量差异,同时还包括了物种间系统发育关系的远近(谱系多样性),以及物种所具有的功能性状的大小、范围和空间分布(功能多样性)<sup>[9-12]</sup>。

长期以来,关于采伐干扰对生物多样性影响的研究通常只关注群落内物种数量的变化,而不考虑其在系统发育以及功能性状方面的差异,因此难以全面反映采伐干扰对生物多样性的影响<sup>[13-14]</sup>。例如,有研究表明尽管采伐干扰并未引起森林物种数量的显著变化,但却造成了谱系多样性和功能多样性的显著下降,表明即使采伐后物种多样性能够维持稳定,也难以避免生态系统功能衰退的风险<sup>[15-16]</sup>。因此,从功能性状和系统发育维度上探讨采伐干扰对群落多样性的影响,一方面为全面评价采伐后果提供了有效途径和全新视角;另一方面有助于促进对干扰状态下森林退化机制的理解。

此外,有研究表明采伐干扰的程度是影响生物多样性的关键,适度的采伐干扰往往并不会引起物种数量

的显著下降,反而有助于缓解种内、种间竞争,提高生态系统功能<sup>[17-20]</sup>;而高强度的采伐不仅会导致物种数量的显著下降,同时还会对树木生长和森林生产力产生不良影响<sup>[21]</sup>。在量化采伐干扰的程度时,往往采用采伐木断面积或采伐强度(即采伐木断面积与林分总断面积的比例)表示干扰程度。例如,Mahayani 等<sup>[19]</sup>研究发现,在婆罗洲热带雨林,当采伐木断面积为  $4\text{m}^2/\text{hm}^2$  时,物种多样性的恢复效果最佳;而对于东北阔叶红松林,当采伐强度为 15%—30% 时,往往能够在维持物种多样性的同时,有效提高森林生态系统功能<sup>[20-21]</sup>。然而,由于森林的林分密度和群落结构等初始条件常常存在较高的异质性,通过采伐木断面积或采伐强度获得的信息可能会受到限制。最近的两项研究表明,采伐后森林所达到的状态,即保留木断面积,才是影响生物多样性和生态系统功能恢复的关键<sup>[22-23]</sup>。总体而言,采伐强度、采伐木断面积以及保留木断面积是反映森林采伐干扰程度的三个重要指标,已有的研究往往更加关注采伐强度和采伐木断面积对生物多样性的影响,而忽略了保留木断面积与生物多样性,尤其是谱系多样性和功能多样性间的重要联系。在东北阔叶红松林中,由于缺少长期定位监测数据,采伐木断面积、保留木断面积以及采伐强度分别如何影响森林的谱系多样性和功能多样性目前还不十分清楚。

基于吉林蛟河阔叶红松林采伐样地,利用样地长期定位监测数据(2011 年、2013 年、2015 年和 2018 年),探究谱系多样性和功能多样性对采伐干扰的响应。研究旨在解决以下两个关键问题:(1)揭示不同强度采伐干扰对阔叶红松林谱系多样性和功能多样性的影响,及其随恢复时间的变化规律;(2)明确采伐木断面积、保留木断面积以及采伐强度与谱系多样性和功能多样性的关系,并进而确定适宜阔叶红松林的采伐强度。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于吉林省蛟河林业实验区管理局,属长白山脉,处于张广才岭南侧、威虎岭北缘( $43^{\circ}57'—43^{\circ}58'N$ ,  $127^{\circ}44'—127^{\circ}45'E$ )。该地区气候类型为受季风影响的温带大陆性气候,年均温为  $3.8^{\circ}\text{C}$ ,年均降水量在 700—800mm 之间,年均相对湿度为 71%;土壤类型以山地暗棕壤为主,土层厚度约在 20—100cm 之间。该地区植被属于长白植物区系,地带性植被为原始阔叶红松林,进入 20 世纪以来,由于受到采伐干扰的影响,形成了大面积的次生阔叶红松林,其主要树种包括:红松(*Pinus koraiensis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、春榆(*Ulmus davidiana* var. *japonica*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)和胡桃楸(*Juglans mandshurica*)等<sup>[21]</sup>。

### 1.2 样地设置与功能性状采集

2011 年 7 月,为探讨不同强度采伐干扰对阔叶红松林生物多样性与生态系统功能的影响,在林分条件相对一致的近成熟阔叶红松林内建立了四块面积为  $1\text{hm}^2$  ( $100\text{m}\times 100\text{m}$ ) 的固定监测样地。四块样地呈“田”字形分布,相互距离为 100m。参照美国史密森尼研究所热带森林研究中心(Center for Tropical Forest Science, Smithsonian Institution)有关大面积固定样地的统一建设规范,将四块样地分别划分为 25 个  $20\text{m}\times 20\text{m}$  的样方,调查并记录样方内所有胸径超过 1cm 的木本植物的物种名称、胸径、树高、冠幅和相对位置坐标,并挂牌标记以便进行长期监测<sup>[21]</sup>。四块样地内树木的平均胸径为 14.7cm,平均树高为 9.8m。

2011 年 12 月,经上级林业主管部门批准,对四块样地进行不同强度的采伐作业。采伐开始前,基于植被调查数据,按照间密留匀、留优去劣的原则确定保留木和采伐木,同时优先保留林分中的保护树种及珍稀物种。四块样地的设计采伐强度分别为:未采伐(对照)、采伐 15% 胸高断面积(轻度采伐)、采伐 30% 胸高断面积(中度采伐)以及采伐 50% 胸高断面积(重度采伐)。为监测采伐后森林生物多样性与生态系统恢复情况,分别于 2013 年、2015 年和 2018 年 7—8 月份对四块样地内所有胸径超过 1cm 的木本植物进行了复测。

本研究采集并测量了与植物生长以及生态系统过程密切相关的四种功能性状,包括:比叶重(leaf mass per area, LMA)、叶氮含量(leaf nitrogen, LN)、木质密度(wood density, WD)和最大树高(maximum height, Hmax)。比叶重和叶氮含量均属叶经济型谱,分别反映了植物获取单位面积光照所进行的投资和最大光合速

率;木质密度反映了植物的生长-存活权衡策略;最大树高则反映了植物在群落中的光生态位以及光竞争能力<sup>[24-25]</sup>。叶片和树芯的采样参照 Cornelissen 等<sup>[24]</sup>以及 Perez-Harguindeguy 等<sup>[25]</sup>制定的标准执行:根据样地调查名录,每个树种在样地外毗邻区域选取 5—10 株树干通直、生长良好的成年个体利用高枝剪采集叶片、利用生长锥采集树芯。使用元素分析仪 (PE2400 II, PerkinElmer) 测定叶氮含量,通过测量叶面积与叶干重之比计算比叶重,通过测量树芯干重与鲜体积之比计算木质密度。根据 2011 年样地调查数据确定最大树高,以样地内每个树种最高的前 5% 的个体的平均值作为最大树高<sup>[25]</sup>。

### 1.3 多样性计算与数据分析

以 20m×20m 的样方为基本单元,分别计算样方的谱系多样性和功能多样性。其中,谱系多样性采用 Faith 谱系多样性 (phylogenetic diversity, PD) 指数计算获得<sup>[10]</sup>。Faith 谱系多样性描述了群落内所有物种进化差异的总和,其具体计算方法为:首先以被子植物分类系统 (Angiosperm Phylogeny Group III, APG III) 为骨架构建包含样地内全部物种的系统发育树,然后通过枝长调整算法确定反映物种间进化距离的分支长度,样方内所有物种分支长度的总和即为谱系多样性。其具体计算公式为:

$$PD = \sum_{i=1}^N l_i$$

式中, $N$  表示样方内的物种个数, $l_i$  表示系统发育树中物种  $i$  的进化分支长度。基于上述四种功能性状,采用功能丰富度 (functional richness, FRic) 和功能性状的群落加权平均值 (community weighted mean, CWM) 两种指数共同表征样方的功能多样性。其中,功能丰富度反映了群落内物种及其性状所占据的生态位空间的大小,其计算原理为:首先通过具有性状极值的物种确定空间端点,然后将其连接生成最小性状空间,该性状空间的体积即为功能丰富度<sup>[12]</sup>。群落加权平均值则反映了群落水平上以生物量为权重的功能性状的组成优势,其具体计算公式为:

$$CWM_t = \sum_{i=1}^N t_i \times w_i$$

式中,为性状  $t$  的群落加权平均值, $N$  为群落内的物种个数, $t_i$  为物种  $i$  的性状值, $w_i$  为物种  $i$  在样方内的权重,通常以生物量表示<sup>[11]</sup>。生物量则通过树木异速生长方程,基于胸径计算获得<sup>[26]</sup>。

基于采伐前后连续四次样地调查数据,探讨了采伐干扰对谱系多样性和功能多样性的影响。采用非参数 Kruskal-Wallis 检验比较了不同恢复时间、不同采伐处理下样地谱系多样性和功能丰富度是否存在显著差异;然后采用单变量线性回归模型评估了不同采伐干扰指数与谱系多样性、功能丰富度以及功能性状群落加权平均值间的关系;最后通过分段回归模型确定采伐干扰的拐点。所有计算与分析均基于 R 4.2.2 软件实现,其中功能多样性的计算调用了“FD”程序包<sup>[12]</sup>,谱系多样性的计算调用了“picante”程序包<sup>[27]</sup>,分段回归模型构建调用了“segmented”程序包<sup>[28]</sup>。

## 2 结果

### 2.1 采伐干扰对谱系多样性的影响

基于非参数 Kruskal-Wallis 检验的研究结果显示:在采伐前 (2011 年),四块样地的谱系多样性均无显著差异;在采伐 2a 后 (2013 年),中度采伐和重度采伐样地的谱系多样性显著低于对照样地,而轻度采伐样地的谱系多样性与对照样地无显著差异;在采伐后 4—7a (2015 年和 2018 年),随着群落恢复,中度采伐样地的谱系多样性与对照样地间的差异不再显著,但重度采伐样地与对照样地间的差异依然显著 (图 1)。

基于单变量线性回归的拟合结果显示:在采伐后 2—7a,谱系多样性与保留木断面积呈显著的正关系,即谱系多样性随保留木断面积的增加而增加;而与采伐木断面积和采伐强度呈显著的负关系,即谱系多样性随采伐木断面积以及采伐强度的增加而降低 (图 2)。

分段回归模型的拟合结果显示:当保留木断面积在  $18\text{m}^2/\text{hm}^2$  附近时,其与谱系多样性的关系出现显著拐点,即当保留木断面积低于  $18\text{m}^2/\text{hm}^2$  时,谱系多样性随保留木断面积的提高而快速升高;而当保留木断面积

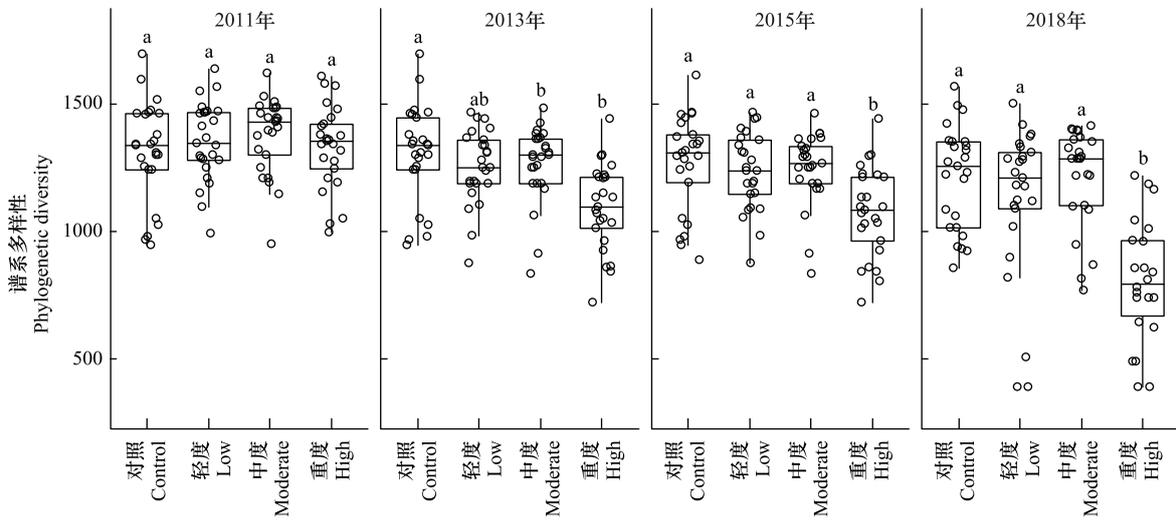


图 1 不同时间段对照及采伐处理下谱系多样性差异

Fig.1 Difference of phylogenetic diversity in harvested and unharvested forest plots with different recovery intervals

箱线图中字母相同表示不同处理间差异不显著,字母不同表示不同处理间差异显著

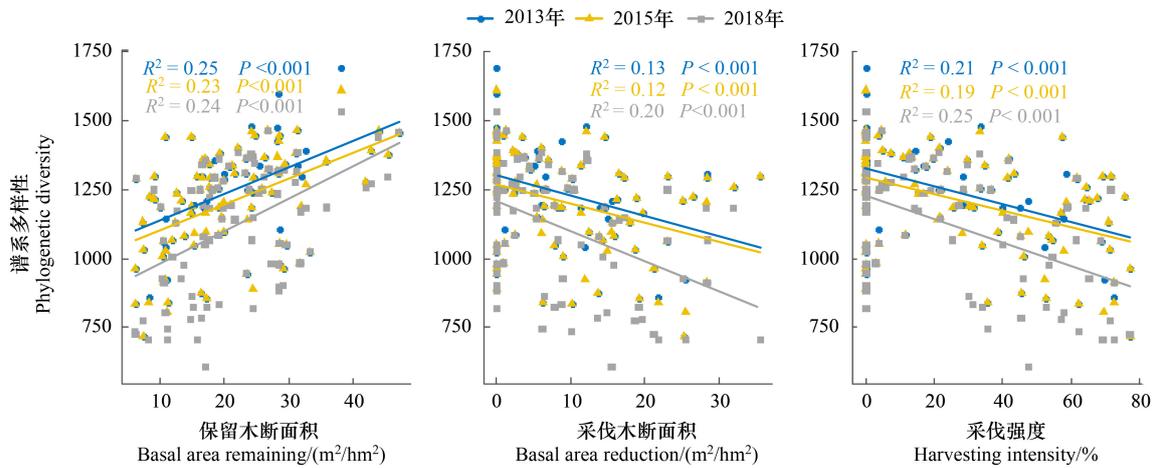


图 2 基于线性回归的采伐干扰与谱系多样性关系

Fig.2 Relationships between harvest disturbance and phylogenetic diversity based on linear regression

大于 18m<sup>2</sup>/hm<sup>2</sup>时,尽管谱系多样性仍随保留木断面积升高而升高,但其增长速率(即斜率)要显著低于前一阶段(图 3)。以上结果表明采伐后森林所达到的密度状态是影响谱系多样性恢复的关键。而谱系多样性与采伐木断面积和采伐强度之间并不存在显著的拐点。

2.2 采伐干扰对功能多样性的影响

就功能丰富度而言,基于非参数 Kruskal-Wallis 检验的结果显示:在采伐前(2011 年),四块样地的功能丰富度均显著差异;在采伐后 2—4a(2013 和 2015 年),轻度和中度采伐样地的谱系多样性与对照样地无显著差异,重度采伐样地的谱系多样性显著低于对照样地和轻度采伐样地,但与中度采伐样地则并无显著差异;在采伐后 7a(2018 年),重度采伐样地与中度采伐样地的谱系多样性差异由不显著变为显著(图 4)。

基于单变量线性回归的拟合结果显示:与谱系多样性相似,在采伐后各个时期,功能丰富度与保留木断面积呈显著的正关系;而与采伐木断面积和采伐强度呈显著的负关系(图 5)。基于分段回归模型的拟合结果显示:与谱系多样性不同,功能丰富度与保留木断面积、采伐木断面积以及采伐强度之间均不存在显著的阈值。

就功能性状的群落加权平均值而言,比叶重(CWM.LMA)在伐后各个时期,均与保留木断面积呈显著的

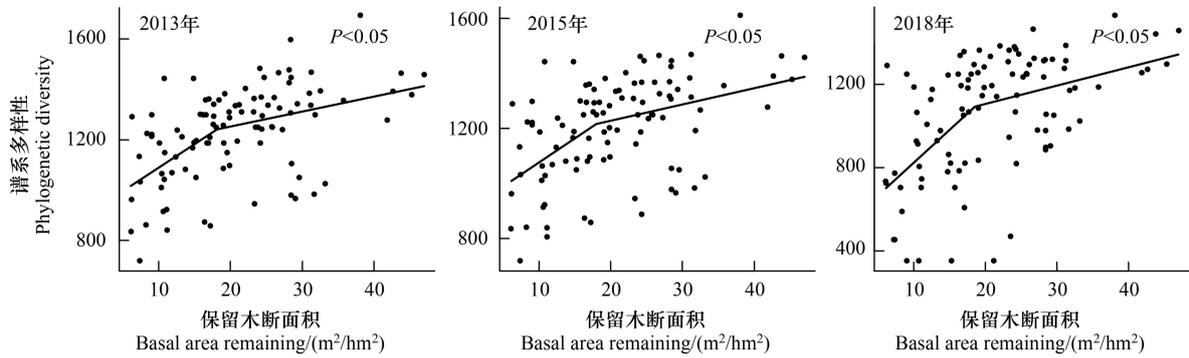


图3 基于分段回归的保留木断面积与谱系多样性关系

Fig.3 Relationships between basal area remaining and phylogenetic diversity based on segmented regression

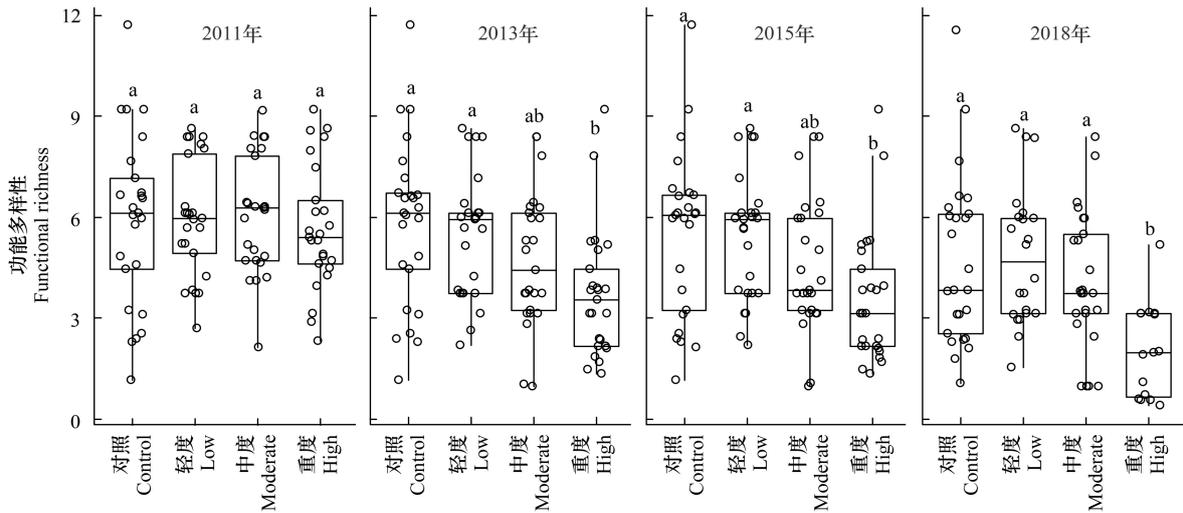


图4 不同时间段对照及采伐处理下功能丰富度差异

Fig.4 Difference of functional richness in harvested and unharvested forest plots with different recovery intervals

箱线图中字母相同表示不同处理间差异不显著,字母不同表示不同处理间差异显著

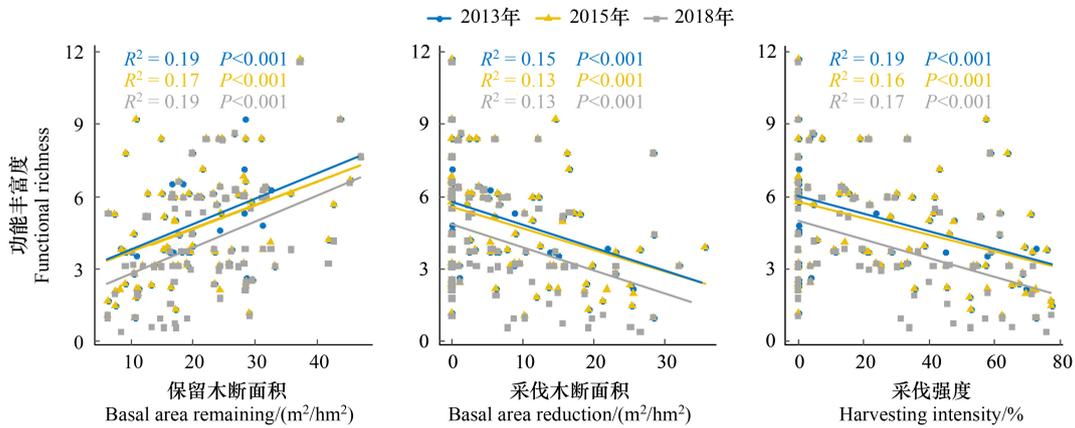


图5 基于线性回归的采伐干扰与功能丰富度关系

Fig.5 Relationships between harvest disturbance and functional richness based on linear regression

正关系,而与采伐木断面积和采伐强度无显著关系。叶氮含量(CWM.LN)在伐后2—4a,与保留木断面积呈显著的正关系,但在伐后7a与保留木断面积关系不再显著;叶氮含量在伐后各个时期,均与采伐木断面积和

采伐强度无关。木质密度(CWM.WD)在采伐后各个时期,均与保留木断面积呈显著的负关系;在伐后 7a,与采伐强度呈显著的正关系,而始终与采伐木断面积无关。最大树高(CWM.Hmax)仅在伐后 7a 与保留木断面积呈显著的正关系,而与采伐木断面积和采伐强度呈显著的负关系。总体而言,保留木断面积对功能性状群落加权平均值的影响要比采伐木断面积和采伐强度更加显著,表明采伐后森林所达到的密度状态是影响森林生态恢复的关键(图 6)。

分段回归模型的拟合结果显示:仅 CWM.Hmax 与保留木断面积之间存在显著的拐点;当保留木断面积低于  $13.75\text{m}^2/\text{hm}^2$  时,CWM.Hmax 随保留木断面积的升高而升高;而当保留木断面积高于  $13.75\text{m}^2/\text{hm}^2$  时,CWM.Hmax 随保留木断面积的升高而降低(图 7)。

### 3 讨论

采伐是森林生态系统中最常见的干扰方式,会对生物多样性产生深刻影响,并直接或间接地影响生态系统功能<sup>[13-14,29]</sup>。探究采伐干扰对生物多样性的影响,对于森林生态修复与重建具有十分重要的意义。以往基于物种水平的研究显示,采伐显著降低了阔叶红松林中乔木层的物种均匀度和香浓多样性,并且减少程度随采伐强度的增加而增加<sup>[20]</sup>。依托吉林蛟河阔叶红松林采伐样地,同时结合植物的功能性状和谱系信息,量化了不同强度的采伐干扰前后森林谱系多样性和功能多样性的变化,研究结果有助于更加全面地反映采伐干扰对生物多样性的影响,为阔叶红松林多样性保护以及生态修复提供科学支持。

研究发现,低强度的采伐干扰并不会对森林的谱系多样性和功能丰富度造成显著影响,而中、高强度的采伐干扰则会显著降低谱系多样性或功能丰富度。但随着群落恢复,在采伐 4a 后,中度采伐样地与对照和轻度采伐样地间的原本存在显著差异的谱系多样性变得不再显著;而在采伐 7a 后,重度采伐样地与中度采伐样地的功能多样性差异由不显著变为显著。以上结果表明,尽管中、高强度的采伐干扰都显著降低了森林生物多样性,但中等强度采伐造成的影响能够在较短时间内恢复;而高强度干扰造成的破坏在短时间内却难以恢复。然而也有研究发现,采伐可能引起群落的谱系或功能多样性的上升<sup>[17,30]</sup>。研究结果的差异性可能与采伐强度和采伐后恢复时间有关。功能多样性反映了群落中物种的生活史与资源利用策略,是揭示群落对外界干扰响应的关键指标,功能多样性已被证实对土地利用以及气候变化等环境波动有较高的敏感性<sup>[31-32]</sup>;而谱系多样性则更多地依赖于物种的形成、扩散与更新等生态过程,因此谱系多样性的恢复往往更加缓慢<sup>[19]</sup>。基于加拿大安大略西北部森林的研究发现,从重度采伐减缓到轻度采伐,功能多样性呈现出先升高后降低的变化趋势,其变化规律符合中度干扰假说<sup>[33]</sup>,推测采伐后短期内,林下光照和通风条件得以改善,导致温度和风速升高,一方面有利于喜光物种(先锋种)的生长和更新,而另一方面,由于部分物种(尤其是稀有种)对环境变化非常敏感,容易产生较高的死亡率,但随着时间的推移,生物多样性会最终恢复到采伐前的水平。因此,采伐后生物多样性的既可能升高也可能降低,其实际变化规律应结合采伐强度具体分析<sup>[16,34-35]</sup>。基于分段回归的拟合结果显示,当保留木断面积为  $18\text{m}^2/\text{hm}^2$  时,其对谱系多样性的影响存在一个明显的拐点,因此为保证采伐后谱系多样性的迅速恢复,针对该区域阔叶红松林的采伐作业,应将保留木断面积控制在  $18\text{m}^2/\text{hm}^2$  附近。

功能性状的群落加权平均值反映了群落水平上以生物量为权重的功能性状的组成优势,提供了与功能丰富度互补的信息。由于不同功能性状反映了不同的生态学过程,因此其对采伐干扰的响应往往并不一致。研究结果显示,随着采伐强度的增加,木质密度的群落加权平均值上升而最大树高的群落加权平均值下降。拥有较低木质密度以及较高最大树高的物种往往具有快速生长的特点,其竞争能力强但抗逆性差,有利于在森林演替初期快速占领生态位空间;而木质密度较高的物种往往呈现出慢速生长特征,其生存策略更加保守,有利于抵御恶劣环境<sup>[36-37]</sup>。研究结果表明采伐提高了群落中保守型性状的组成比例。Curzon 等<sup>[30]</sup>对美国东北部森林的研究发现,采伐后群落中保守型性状(如耐阴性)的群落加权平均值显著升高;路兴慧等<sup>[38]</sup>对海南岛热带次生林的研究显示,采伐后比叶面积(与比叶重互为倒数)、叶氮含量的群落加权平均值显著降低,

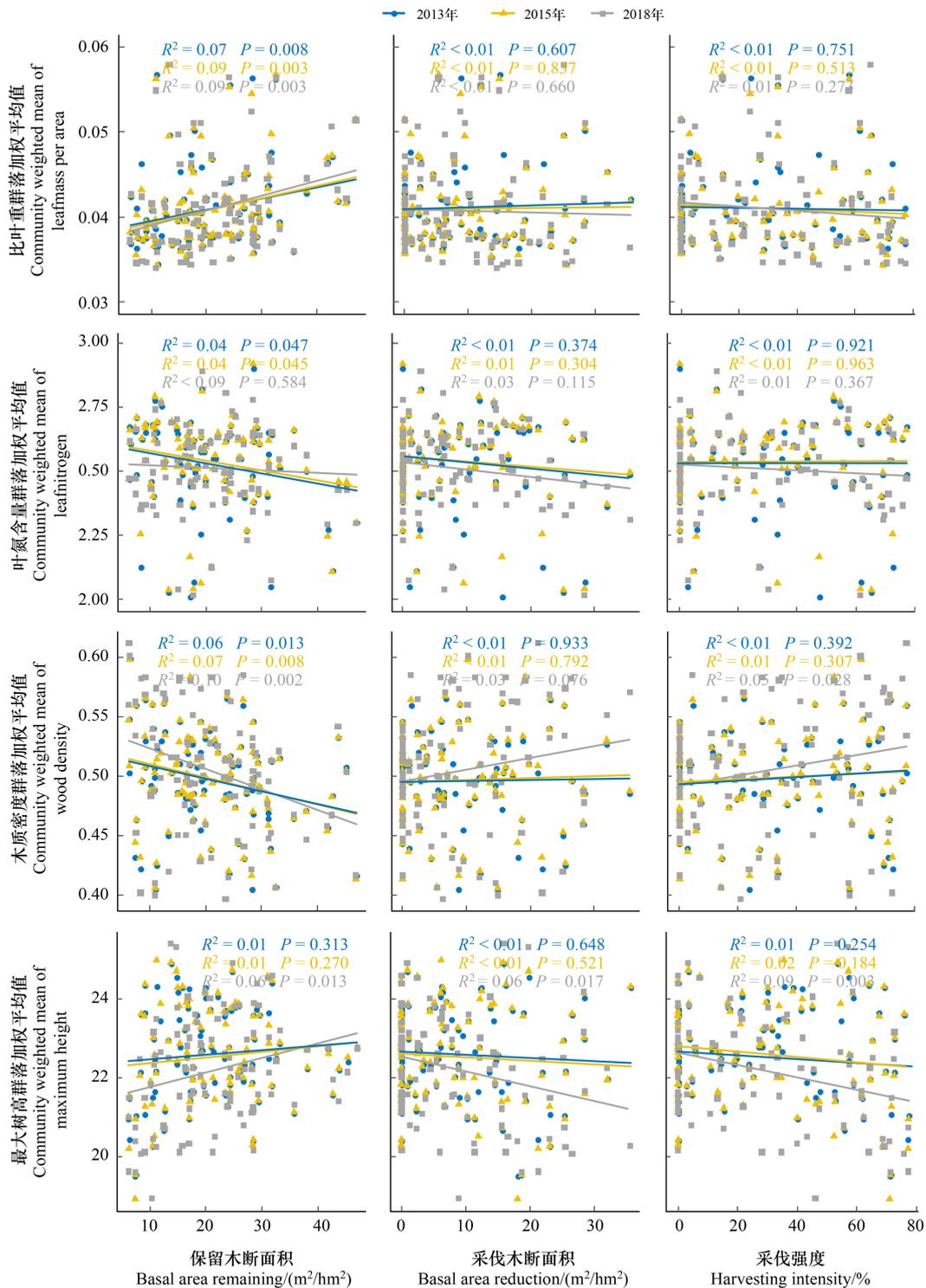


图 6 基于线性回归的采伐干扰与性状群落加权平均值关系

Fig.6 Relationships between harvest disturbance and community weighted mean of traits based on linear regression

而木质密度的群落加权平均值显著升高。上述两项研究的结果与本研究结果基本一致,反映了采伐后群落的功能组成从开放型转向保守型,表明采伐能够在一定程度上促进次生林“演替”。此外,研究发现相较于采伐强度和采伐木断面积,保留木断面积与性状群落加权平均值的关系更加紧密,表明采伐后森林所保留的林分密度是影响生物多样性的关键,应在森林经营管理与生态修复过程中受到更多重视。

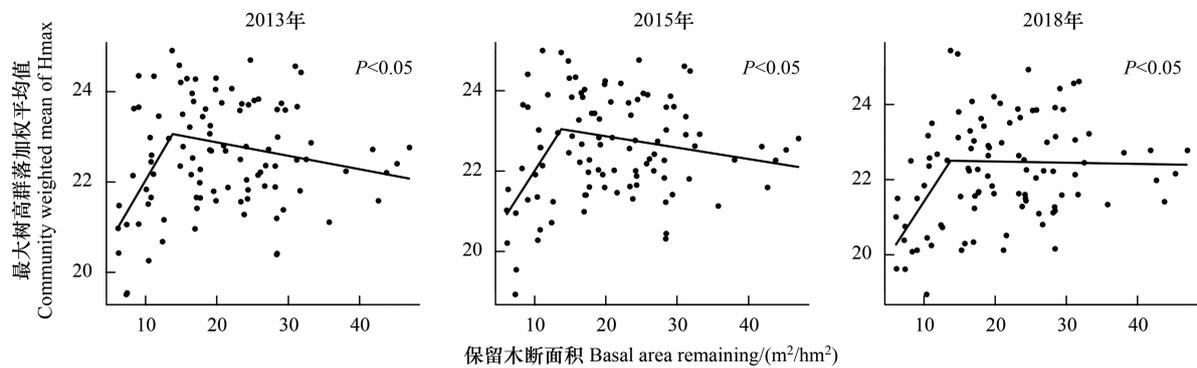


图 7 基于分段回归的保留木断面积与最大树高群落加权平均值关系

Fig.7 Relationships between harvest disturbance and community weighted mean of maximum height based on segmented regression

#### 4 结论

阐明生物多样性对采伐干扰响应机制,是揭示森林退化机制的必要前提。研究结果显示:中、高强度的采伐干扰显著降低了森林谱系多样性和功能多样性,并且高强度干扰条件下森林多样性的恢复要更加困难;采伐不仅影响功能性状多样性还影响功能性状的组成;采伐干扰提高了木质密度的群落加权平均值,而降低了最大树高的群落加权平均值,使群落功能组成更趋向于保守。综上所述,谱系多样性和功能多样性为评价采伐干扰的影响提供了新的视角,研究结果有助于更加全面地反映生物多样性对采伐干扰的响应,为东北地区阔叶红松林生态修复与多样性保护提供科学参照。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] Qian H, Ricklefs R E. Large-scale processes and the Asian bias in species diversity of temperate plants. *Nature*, 2000, 407: 180-182.
- [ 2 ] 朱教君, 张秋良, 王安志, 王传宽, 于立忠, 于大炮, 张全智, 闫巧玲, 郑兴波, 王冰, 周正虎. 东北地区森林生态系统质量与功能提升对策建议. *陆地生态系统与保护学报*, 2022, 2(5), 41-48.
- [ 3 ] 郝珉辉, 代莹, 岳庆敏, 范春雨, 张春雨. 阔叶红松林功能多样性与森林碳汇功能关系. *北京林业大学学报*, 2022, 44(10): 68-76.
- [ 4 ] Zhang Y, Chen H Y H, Reich P B. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology*, 2012, 100(3): 742-749.
- [ 5 ] Liang J J, Crowther T W, Picard N, Wiser S, Zhou M, Alberti G, Schulze E D, McGuire A D, Bozzato F, Pretzsch H, de-Miguel S, Paquette A, Hérault B, Scherer-Lorenzen M, Barrett C B, Glick H B, Hengeveld G M, Nabuurs G J, Pfautsch S, Viana H, Vibrans A C, Ammer C, Schall P, Verbyla D, Tchepakova N, Fischer M, Watson J V, Chen H Y H, Lei X D, Schelhaas M J, Lu H C, Gianelle D, Parfenova E I, Salas C, Lee E, Lee B, Kim H S, Bruehlheide H, Coomes D A, Piotta D, Sunderland T, Schmid B, Gourlet-Fleury S, Sonké B, Tavani R, Zhu J, Brandl S, Vayreda J, Kitahara F, Searle E B, Neldner V J, Ngugi M R, Baraloto C, Frizzera L, Bałazy R, Oleksyn J, Zawila-Niedzwiecki T, Bouriaud O, Bussotti F, Finér L, Jaroszewicz B, Jucker T, Valladares F, Jagodzinski A M, Peri P L, Gonmadje C, Marthy W, O'Brien T, Martin E H, Marshall A R, Rovero F, Bitariho R, Niklaus P A, Alvarez-Loayza P, Chamuya N, Valencia R, Mortier F, Wortel V, Engone-Obiang N L, Ferreira L V, Odeke D E, Vasquez R M, Lewis S L, Reich P B. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 2016, 354(6309): aaf8957.
- [ 6 ] 雷相东, 陆元昌, 张会儒, 张则路, 陈晓光. 抚育间伐对落叶松云冷杉混交林的影响. *林业科学*, 2005, 41(4): 78-85.
- [ 7 ] Adekunle V, Olagoke A, Ogundare L F. Logging impacts in tropical lowland humid forest on tree species diversity and environmental conservation. *Journal of Sustainable Forestry*, 2010, 29: 517-538.
- [ 8 ] Martin P A, Newton A C, Pfeifer M, Khoo M, Bullock J M. Impacts of tropical selective logging on carbon storage and tree species richness: a meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 2015, 356: 224-233.
- [ 9 ] Cadotte M W, Cavender-Bares J, Tilman D, Oakley T H. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS One*, 2009, 4(5): e5695.
- [ 10 ] Faith Daniel P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 1992, 61(1): 1-10.
- [ 11 ] Violle C, Navas M L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 2007, 116(5): 882-892.
- [ 12 ] Laliberté E, Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 2010, 91(1): 299-305.
- [ 13 ] Baraloto C, Hérault B, Timothy Paine C E, Massot H, Blanc L, Bonal D, Molino J F, Nicolini E A, Sabatier D. Contrasting taxonomic and

- functional responses of a tropical tree community to selective logging. *Journal of Applied Ecology*, 2012, 49(4): 861-870.
- [14] Silva Pedro M, Rammer W, Seidl R. Tree species diversity mitigates disturbance impacts on the forest carbon cycle. *Oecologia*, 2015, 177(3): 619-630.
- [15] Ernst R, Linsenmair K E, Rödel M O. Diversity erosion beyond the species level; dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation*, 2006, 133(2): 143-155.
- [16] de Avila A L, Ruschel A R, de Carvalho J O P, Mazzei L, Silva J N M, do Carmo Lopes J, Araujo M M, Dormann C F, Bausch J. Medium-term dynamics of tree species composition in response to silvicultural intervention intensities in a tropical rain forest. *Biological Conservation*, 2015, 191: 577-586.
- [17] Döbert T F, Webber B L, Sugau J B, Dickinson K J M, Didham R K. Logging increases the functional and phylogenetic dispersion of understorey plant communities in tropical lowland rain forest. *Journal of Ecology*, 2017, 105(5): 1235-1245.
- [18] Ding Y, Zang R G, Lu X H, Huang J H. Functional features of tropical montane rain forests along a logging intensity gradient. *Ecological Indicators*, 2019, 97: 311-318.
- [19] Mahayani N P D, Slik F J, Savini T, Webb E L, Gale G A. Rapid recovery of phylogenetic diversity, community structure and composition of Bornean tropical forest a decade after logging and post-logging silvicultural interventions. *Forest Ecology and Management*, 2020, 476: 118467.
- [20] Geng Y, Yue Q M, Zhang C Y, Zhao X H, von Gadow K. Dynamics and drivers of aboveground biomass accumulation during recovery from selective harvesting in an uneven-aged forest. *European Journal of Forest Research*, 2021, 140(5): 1163-1178.
- [21] 郝珉辉, 李晓宇, 夏梦洁, 何怀江, 张春雨, 赵秀海. 抚育采伐对蛟河次生针阔混交林功能结构和谱系结构的影响. *林业科学*, 2018, 54(5): 1-9.
- [22] Yue Q M, Hao M H, Li X Y, Zhang C Y, von Gadow K, Zhao X H. Assessing biotic and abiotic effects on forest productivity in three temperate forests. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(14): 7887-7900.
- [23] de Avila A L, van der Sande M T, Dormann C F, Peña-Claros M, Poorter L, Mazzei L, Ruschel A R, Silva J N M, de Carvalho J A O P, Bausch J. Disturbance intensity is a stronger driver of biomass recovery than remaining tree-community attributes in a managed Amazonian forest. *Journal of Applied Ecology*, 2018, 55(4): 1647-1657.
- [24] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, ter Steege H, Morgan H D, van der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335.
- [25] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E, Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, de Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61(3): 167.
- [26] Hao M H, Messier C, Geng Y, Zhang C Y, Zhao X H, von Gadow K. Functional traits influence biomass and productivity through multiple mechanisms in a temperate secondary forest. *European Journal of Forest Research*, 2020, 139(6): 959-968.
- [27] Kembel S W, Cowan P D, Helmus M R, Cornwell W K, Morlon H, Ackerly D D, Blomberg S P, Webb C O. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 2010, 26(11): 1463-1464.
- [28] Muggeo V, Vm M. Segmented: an R package to fit regression models with broken-line relationships. *R news*, 2008, 8(1): 20-25.
- [29] Yuan Z Q, Ali A, Loreau M, Ding F, Liu S F, Sanaei A, Zhou W M, Ye J, Lin F, Fang S, Hao Z Q, Wang X G, Le Bagousse-Pinguet Y. Divergent above- and below-ground biodiversity pathways mediate disturbance impacts on temperate forest multifunctionality. *Global Change Biology*, 2021, 27(12): 2883-2894.
- [30] Curzon M T, D'Amato A W, Fraver S, Palik B J, Bottero A, Foster J R, Gleason K E. Harvesting influences functional identity and diversity over time in forests of the northeastern U.S.A. *Forest Ecology and Management*, 2017, 400: 93-99.
- [31] Suding K N, Lavorel S, Chapin F S III, Cornelissen J H C, Díaz S, Garnier E, Goldberg D, Hooper D U, Jackson S T, Navas M L. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, 2008, 14(5): 1125-1140.
- [32] Mayfield M M, Dwyer J M, Chalmandrier L, Wells J A, Bonser S P, Catterall C P, DeClerck F, Ding Y, Fraterrigo J M, Metcalfe D J, Queiroz C, Vesk P A, Morgan J W. Differences in forest plant functional trait distributions across land-use and productivity gradients. *American Journal of Botany*, 2013, 100(7): 1356-1368.
- [33] Biswas S R, Mallik A U. Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology*, 2010, 91(1): 28-35.
- [34] Yosi C K, Keenan R J, Fox J C. Forest dynamics after selective timber harvesting in Papua New Guinea. *Forest Ecology and Management*, 2011, 262(6): 895-905.
- [35] Hawthorne W D, Sheil D, Agyeman V K, Abu Juam M, Marshall C A M. Logging scars in Ghanaian high forest: towards improved models for sustainable production. *Forest Ecology and Management*, 2012, 271: 27-36.
- [36] Hao M H, Ganeshaiah K N, Zhang C Y, Zhao X H, von Gadow K. Discriminating among forest communities based on taxonomic, phylogenetic and trait distances. *Forest Ecology and Management*, 2019, 440: 40-47.
- [37] Francis E J, Muller-Landau H C, Wright S J, Visser M D, Iida Y, Fletcher C, Hubbell S P, Kassim A R. Quantifying the role of wood density in explaining interspecific variation in growth of tropical trees. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(10): 1078-1087.
- [38] 路兴慧, 臧润国, 丁易, 黄继红, 杨秀森, 周亚东. 抚育措施对热带次生林群落植物功能性状和功能多样性的影响. *生物多样性*, 2015, 23(1): 79-88.