



吉林蛟河针阔混交林不同尺度下生物量稳定性及影响因子

邓雯文 代莹 赵秀海 张春雨

Biomass stability and influencing factors of mixed coniferous and broadleaved forests at different scales in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China

Deng Wenwen, Dai Ying, Zhao Xiuhai, Zhang Chunyu

引用本文:

邓雯文, 代莹, 赵秀海, 张春雨. 吉林蛟河针阔混交林不同尺度下生物量稳定性及影响因子[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(7):55–66. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220315

Deng Wenwen, Dai Ying, Zhao Xiuhai, Zhang Chunyu. Biomass stability and influencing factors of mixed coniferous and broadleaved forests at different scales in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2024, 46(7):55–66. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220315

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220315>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

吉林蛟河针阔混交林幼苗动态及环境驱动因子

Seedling dynamics and environmental driving factors of coniferous and broadleaved mixed forest in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China

北京林业大学学报, 2021, 43(8): 41–49. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200356>

抚育采伐对吉林蛟河针阔混交林幼苗更新的影响

Effects of tending thinning on seedling regeneration in a mixed conifer–broadleaf forest in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China

北京林业大学学报, 2019, 41(5): 159–169. <https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190021>

辽东山区冰缘地貌大孔隙结构特征及其对团聚体稳定性和土壤可蚀性的影响

Characteristics of the macropore structure of ice–marginal landforms in the Liaodong Mountain Area of northeastern China and its influence on soil aggregate stability and soil erodibility

北京林业大学学报, 2023, 45(6): 69–81. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220283>

抚育采伐对针阔混交林林分结构及物种多样性的影响

Effects of tending felling on stand structure and species diversity of mixed coniferous and broadleaved forest

北京林业大学学报, 2019, 41(5): 148–158. <https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190018>

北京温榆河生态廊道春季鸟类物种构成与多尺度环境因子的关系

Correlation between bird species composition and multi–scale environmental factors in spring in Wenyu River ecological corridor of Beijing

北京林业大学学报, 2022, 44(6): 115–127. <https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210160>

锡林郭勒草原灌丛化对灌丛间地草本群落物种多样性和生物量的影响

Effects of shrub encroachment in Xilin Gol Steppe on the species diversity and biomass of herbaceous communities in shrub interspaces area

DOI:10.12171/j.1000-1522.20220315

吉林蛟河针阔混交林不同尺度下生物量 稳定性及影响因子

邓雯文¹ 代莹² 赵秀海¹ 张春雨¹

(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. 吉林省长春市绿化管理中心, 吉林 长春 136200)

摘要:【目的】探讨不同空间尺度下物种多样性、结构多样性、物种异步性、林分密度和环境因素对群落生物量稳定性的影响及相互之间的作用路径, 旨在解析生物量的稳定性在不同空间尺度上的主要驱动因素, 为森林的可持续经营及科学管理提供理论基础。【方法】以吉林蛟河针阔混交林为研究对象, 利用 2010—2020 年的样地群落调查数据, 通过结构方程模型探讨 20 m × 20 m 和 40 m × 40 m 两个空间尺度上生物因素(物种多样性、结构多样性、物种异步性、林分密度)和非生物因素(地形因子、土壤理化性质)与群落生物量稳定性间的关系及作用机制。【结果】在 20 m × 20 m 空间尺度上, 生物量稳定性与物种异步性、结构多样性、林分密度均有显著正向关系, 非生物因素中地形因子(坡度、凹凸度)与生物量稳定性呈正相关关系; 而在 40 m × 40 m 空间尺度上, 生物量稳定性与物种异步性呈现显著正相关, 非生物因素中土壤理化性质(速效钾、全磷和速效氮)与生物量稳定性呈现负相关关系。结构方程模型分析表明, 在 20 m × 20 m 空间尺度上, 物种异步性对生物量稳定性的影响高于林分密度和结构多样性, 路径系数为 0.40。土壤理化性质(全钾、全氮和速效氮)通过显著影响物种多样性间接作用于生物量稳定性, 路径系数为 0.10。在 40 m × 40 m 空间尺度上, 生物因素中只有物种异步性对生物量稳定性有显著正向影响, 路径系数为 0.64。地形因子(坡度、凹凸度)通过调整结构多样性间接作用于林分生物量稳定性, 路径系数为 0.35。【结论】在不同的空间尺度上, 虽然生物因素与非生物因素对生物量稳定性的作用路径和影响力不尽相同, 但物种异步性均为生物量稳定性的主要驱动因子。在 20 m × 20 m 空间尺度上, 物种异步性、林分密度、结构多样性等生物因素通过直接正向效应来影响生物量稳定性, 非生物因素通过间接效应作用于生物量稳定性; 在 40 m × 40 m 空间尺度上, 林分生物量稳定性主要影响因子则是物种异步性和土壤理化性质。

关键词: 生物量稳定性; 空间尺度; 物种异步性; 群落结构; 环境因子

中图分类号: S750 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2024)07-0055-12

引文格式: 邓雯文, 代莹, 赵秀海, 等. 吉林蛟河针阔混交林不同尺度下生物量稳定性及影响因子 [J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(7): 55-66. Deng Wenwen, Dai Ying, Zhao Xiuhai, et al. Biomass stability and influencing factors of mixed coniferous and broadleaved forests at different scales in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(7): 55-66.

Biomass stability and influencing factors of mixed coniferous and broadleaved forests at different scales in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China

Deng Wenwen¹ Dai Ying² Zhao Xiuhai¹ Zhang Chunyu¹

(1. Research Center of Forest Management Engineering of National Forestry and Grassland Administration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2. Changchun City Greening Management Center of Jilin Province, Changchun 136200, Jilin, China)

Abstract: [Objective] This paper aims to explore the effects of species diversity, structural diversity, species asynchronism, stand density and environmental factors on community biomass stability and their

收稿日期: 2022-10-20 修回日期: 2023-03-25

基金项目: 国家重点研发计划重点专项(2022YFD2201003)。

第一作者: 邓雯文。主要研究方向: 群落生物量稳定性。Email: dengwenwen0750@163.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学林学院。

责任作者: 张春雨, 教授。主要研究方向: 生物多样性与生态系统功能。Email: zcy_0520@163.com 地址: 同上。

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

interaction paths at different spatial scales, and to analyze the main driving factors of biomass stability at different spatial scales, so as to provide a theoretical basis for sustainable forest management and scientific management. [Method] Based on the survey data of coniferous and broadleaved mixed forest in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China from 2010 to 2020, the relationship between biotic factors (species diversity, structural diversity, species asynchronism, stand density) and abiotic factors (topographic factors, soil physical and chemical properties) and community biomass stability at $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ and $40\text{ m} \times 40\text{ m}$ spatial scales and their mechanism were investigated by structural equation model. [Result] At the scale of $20\text{ m} \times 20\text{ m}$, biomass stability was significantly positively correlated with species asynchrony, structural diversity, and stand density. Among abiotic factors, topographic factors (slope and convexity) were positively correlated with biomass stability. At the scale of $40\text{ m} \times 40\text{ m}$, biomass stability was positively correlated with species asynchrony, while soil physicochemical properties (available potassium, total phosphorus and available nitrogen) were negatively correlated with biomass stability. The structural equation model analysis showed that the effect of species asynchrony on biomass stability was higher than that of stand density and structural diversity at the scale of $20\text{ m} \times 20\text{ m}$, and the path coefficient was 0.40. Soil physicochemical properties indirectly affected stand biomass stability by significantly affecting species diversity, and the path coefficient was 0.10. At the scale of $40\text{ m} \times 40\text{ m}$, only species asynchrony had a significant positive effect on biomass stability, with a path coefficient of 0.64. Topographic factors (slope and convexity) indirectly affected stand biomass stability by adjusting structural diversity, and the path coefficient was 0.35. [Conclusion] At different spatial scales, although biotic factors and abiotic factors have different paths and influences on biomass stability, species asynchrony is the main driving factor for biomass stability. At the scale of $20\text{ m} \times 20\text{ m}$, biological factors such as species asynchrony, stand density, and structural diversity affect biomass stability through direct positive effects, while environmental factors affect biomass stability through indirect effects. At the scale of $40\text{ m} \times 40\text{ m}$, species asynchrony and soil physicochemical properties (available potassium, total phosphorus and available nitrogen) are the main influencing factors for biomass stability.

Key words: biomass stability; spatial scale; species asynchrony; community structure; environmental factor

森林构成了陆地生态系统的主体^[1]。人类活动和气候变化破坏了森林生态系统的平衡^[2],威胁着树木生长和生存,损害了森林的生态系统服务功能。森林生态系统会随着时间的变化而调整,以响应环境的波动和干扰^[3]。稳定性,即森林生态系统随着时间的推移和面对环境压力时保持其生态功能的能力^[4],已成为生态学的研究热点。因此,深入了解森林生态系统稳定性的影响因素及驱动因子是十分必要且迫切的。

森林生态系统稳定性体现在群落的抵抗力、恢复力、持久性,受多种因素的共同影响,大致分为生物因素(如物种多样性、功能特征、结构多样性)和非生物因素(如地形变量、土壤理化性质等)。不同因素对生态系统的动态、结构和功能具有不同程度的贡献。稳定的生态系统能够提高持续性的生态系统功能和服务价值。群落生物量的时间稳定性是森林生态系统的重要关注点,其受到几个互不排斥的机制影响。首先,物种多样性的变化可能会影响生物量的时间稳定性^[5]。物种多样性通过促进物种间不

同步的种群动态,对生物量稳定性产生积极的影响^[6]。其次,即使在物种多样性变化不大的情况下,非生物和生物条件的变化也可能导致种群动态的不同程度变化,进而影响群落生物量的稳定性^[7]。优势物种的种群稳定性对群落生物量的稳定性具有显著影响,特别是在群落中优势物种数量较少时^[8]。因此,改变物种多样性的变动、物种间不同步程度的变化或优势物种稳定性的改变,都可能对群落生物量的时间稳定性产生影响。然而,不同途径的相对重要性,及其与生态系统中环境之间的相互作用仍知之甚少。尽管探索稳定性影响因素的研究越来越多,但大多只涉及森林动态的某一方面,影响森林生态系统生物量稳定性的关键因素仍然知之甚少^[9]。对整体生态稳定性设置一个框架,可以更清晰地了解物种多样性和生态系统功能之间的关系,更直观地理解实验中观察到的物种多样性与生物量稳定性间表现出的不同关系^[10],提升自然群落中稳定性的预测能力,并且更实际地把握稳定性与其他因素之间的相互作用。

大多研究表明,物种多样性增强了森林生物量稳定性以及生态系统功能和生态服务能力^[11-12],从而证实了物种多样性的积极作用。然而,物种多样性与生态系统稳定性间的正向关系大多在人工和定期刈割的草原生态系统中得到了证实^[13-14]。物种多样性与稳定性的关系在森林和草原之间有所不同,森林中群落组成的变化更为缓慢。对于天然林中物种多样性对森林生态系统稳定性影响机制的了解仍然有限^[15]。物种异步性和超产效应是解释物种多样性对生态系统时间稳定性的影响提出的两个主要机制^[16]。物种异步性代表了物种对于干扰和自然波动反应出的内在差异^[17],被认为是通过减少群落生物量的标准差(σ)来实现群落生物量稳定性的关键驱动因素^[18]。超产效应指在较高的物种多样性水平下,不同物种间由于资源互补利用或减少物种间的竞争表现出相对单株植物更高的性能从而增强群落生物量的稳定性^[19],通过相对于群落生物量的标准差(σ)更快地增加生物量平均值(μ)而影响群落稳定性^[20]。基于人工群落的多样性试验报告了物种多样性对生态系统功能的强烈影响^[21],然而森林物种组成和每年地上生物量的变化是相对缓慢的,这些结论是否能够推及到群落结构更为复杂的自然群落,长期以来一直存在争议^[22-23]。

结构多样性是影响群落动态的另一个重要生物因素^[24-25]。林分结构多样性(如密度、大树或小树的比例)被认为比物种丰富度更能预测生态系统功能^[26-28]。多样化的森林结构来自于叶片的分层及多层树冠,这两者都会影响森林的光合作用和呼吸作用以及林分生产力^[29]。研究表明,胸径结构变异(如基尼系数^[30]、标准差和树干直径变异系数^[31-32]等)与林分密度均对森林生产力有很大影响^[33-34]。如较高的林分密度通过调节树冠来捕获更多的光线,从而增加森林碳储量和木材生产力^[35-36]。物种多样性和结构多样性之间是相互关联的,当不同习性的物种共存时,物种多样性能促进树木大小和树高的异质性,并通过结构多样性间接影响森林功能^[37]。然而,结构多样性对纯林群落的生产力有负面影响^[38],对混交林则为正向影响^[29]。物种多样性与林分结构在影响森林生物量的时间稳定性方面的相对作用仍需进一步的检验。

除了生物因素外,其他环境因素在森林动态中也起着关键作用。在大范围内,环境变化可能促进生物多样性对森林生态系统功能的调节作用^[3,39-40]。例如,物种多样性和森林生物量之间的关系强度取决于环境背景,物种多样性与生物量的关系会随物种相互作用的变化而在压力环境梯度上发生变化,

压力环境包括影响树种生长的大多数因素(光照、温度、水和营养供应),高环境压力与低生产力有关^[41-42]。地形能很好地预测植物资源的可利用性^[43],是物种多样性、林分结构和生产力的关键驱动因子^[44-45],会影响群落生物量和物种组成,并在局部范围内重新分配热量和水分^[46],进而影响多样性和森林生产力之间的关系^[23,47]。例如,海拔和凹凸度可以通过影响土壤湿度和温度改变小气候,坡向与光照强度直接相关,坡度与立地状况密切相关^[48]。森林土壤是植物生长发育的保障和基石^[49],土壤理化性质直接反映森林的生态条件^[50]。土壤理化性质的变化会引起物种对环境变化的响应差异,进而通过改变物种的不同步程度影响群落的稳定性^[11,51]。例如,肥沃的土壤可以减少树木生长对有限资源的依赖,使得生物量的积累受其随时间变化的影响较小,即稳定性更强。然而,如果资源的可获得性增加导致种间竞争加剧,死亡率上升,这种稳定性会被削弱^[52-53]。此外,优势树种由于对可利用资源的需求更高,可能会在资源可用性增加的情况下受到更强烈的限制,可能会进一步影响群落的稳定性。

东北温带针阔混交林树种丰富,森林具有很高的固碳能力^[51]。然而,人类活动的干扰导致生态条件的急剧变化,造成生物多样性的损失,并降低了森林维持重要生态系统功能和服务的能力。本研究运用结构方程模型量化物种多样性、物种异步性、结构多样性和环境因素(地形和土壤理化性质),对生物量稳定性的影响以及各因素的相对贡献,探究不同因素对维持生物量稳定性的直接和间接路径,为森林资源的合理经营管理及可持续利用提供理论依据。

1 研究区概况与研究方法

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辖区(43°51'~44°05'N、127°35'~127°51'E)。该地区属于温带大陆性气候,受季风影响,1月为最冷月,平均气温为-18.6℃,7月为最热月,平均气温为21.7℃。年平均降水量为700~800mm。土壤类型为深褐色森林土壤,土壤厚度为20~100cm。研究区植被属长白山植物区系,为天然针阔混交林,主要树种有红松(*Pinus koraiensis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、春榆(*Ulmus japonica*)、色木槭(*Acer mono*)等。

1.2 样地设置与植被调查

于2010年夏季,在研究区内建立了500m×600m的固定监测样地,样地地形起伏较大,海拔变

化范围在 578~781 m 之间。东南角为样地原点,用全站仪每隔 20 m 间隔设置节点,将样地划分为 750 个 20 m×20 m 的连续样方,并用石桩固定加以标记。对样地内所有胸径 1 cm 以上的木本植物进行挂牌,并调查记录其种名、胸径、树高、冠幅(东西、南北)、枝下高及位置坐标等信息。2015 年、2020 年以相同的方法进行了样地复测。

1.3 生物量稳定性和物种异步性

林木个体的地上生物量根据树木胸径(cm)使用物种异速生长方程^[54]进行计算。单个样方的地上生物量等于样方内所有个体地上生物量的总和。根据划分的尺度分别统计得到 20 m×20 m 和 40 m×40 m 两个不同空间尺度的生物量。在不同空间尺度上,生物量稳定性(I_{CV})以地上生物量在时间尺度上的变异系数的倒数表示。

$$I_{CV} = \frac{\mu}{\sigma}$$

式中: μ 和 σ 分别为生物量的平均值和标准差。

物种异步性(species asynchrony, A_s)反映了物种对干扰和自然波动响应的内在差异^[17],每个样方的物种异步性计算公式如下

$$A_s = 1 - \frac{\delta^2}{(\sum_{i=1}^N \delta_i)^2}$$

式中: δ^2 是群落生物量的方差, δ_i 是第 i 个物种生物

量的标准差, N 表示物种总数。物种异步性值在 0~1 之间,当物种异步性值越接近 1 时表示异步性越强,否则异步性越弱。

1.4 生物因素指标

选用物种丰富度、Shannon-Wiener 指数、均匀度指数和 Simpson 指数^[55]代表各样方的物种多样性,探讨物种多样性对群落生物量稳定性的影响。

结构多样性采用了胸径 Shannon-Wiener 指数、胸径均匀度、胸径 Simpson 指数和胸径变异系数^[55] 4 个指标来表示。本研究以 1 cm 为间隔划分为不同等级,统计得到每个样方内共出现的等级数和各等级对应的个体数。按照 Shannon-Wiener 指数的计算公式,将物种数替换为胸径等级数,即可计算得到胸径 Shannon-Wiener 指数。胸径均匀度和胸径 Simpson 指数同理。采用每公顷的胸高断面面积来代表林分密度。各指标计算公式见表 1。

1.5 非生物因素指标

1.5.1 地形变量

地形变量包括海拔、坡度、坡向、凹凸度。样方海拔数据通过 GPS 记录样方 4 个顶点的海拔值,然后计算平均值得到;样方凹凸度由该样方高程减去与之相邻的 8 个样方高程的平均值计算所得,边缘样方的凹凸度为样方的中心点高程减去 4 个顶点高程均值;坡度计算为连接 4 个角中的 3 个角所形成的 4 个三角形平面中每个角与水平面的平均角度偏

表 1 物种多样性和结构多样性各指数计算公式

Tab. 1 Calculation formulas for each index of species diversity and structural diversity

多样性 Diversity	指数 Index	计算公式 Formula
物种多样性 Species diversity	物种丰富度 Species richness (S)	$S = N_s$
	物种Shannon-Wiener指数 Species Shannon-Wiener index (H_s)	$H_s = - \sum_{i=1}^{N_s} \frac{n_i}{N} \times \ln \frac{n_i}{N}$
	物种均匀度 Species evenness (E_s)	$E_s = H_s / \ln N_s$
	物种Simpson指数 Species Simpson index (D_s)	$D_s = 1 - \sum_{i=1}^{N_s} \left(\frac{n_i}{N} \right)^2$
结构多样性 Structural diversity	胸径Shannon-Wiener指数 DBH Shannon-Wiener index (H_d)	$H_d = - \sum_{j=1}^{N_d} \frac{n_j}{N} \times \ln \frac{n_j}{N}$
	胸径均匀度 DBH evenness (E_d)	$E_d = H_d / \ln N_d$
	胸径Simpson指数 DBH Simpson index (D_d)	$D_d = 1 - \sum_{j=1}^{N_d} \left(\frac{n_j}{N} \right)^2$
	胸径变异系数 Coefficient of variation of DBH (D_{var})	$D_{var} = \frac{\sqrt{\frac{1}{N} (D_k - \mu)^2}}{\mu} \times 100\%$

注: N_s 样方内总物种数; N 样方内的总个体数; n_i 样方内第*i*个物种的数量; n_j 样方内第*j*个胸径等级的数量; N_d 样方内胸径等级总数; D_k 样方内第*k*个个体的胸径值; μ 样方内所有个体的胸径平均值。Notes: N_s , total number of species in a quadrat; N , total number of individuals in a quadrat; n_i , number of the i th species in the quadrat; n_j , number of the j th DBH grade in the quadrat; N_d , total number of DBH grades in the quadrat; DBH_k , DBH value of the k th individual in the quadrat; μ , average DBH of all individuals in the quadrat.

差,即为样方坡度值;坡向是指坡度所面对的方向,将正南方向的坡向定义为 0°,按顺时针方向依次将正西、正北、正东定义为 90°、180°和 270°。

1.5.2 土壤养分

结合规则采样和随机采样两种取样设计获取土壤样本,以 40 m × 40 m 交叉节点为基础,共有 180 个取样点,在样方中心点、中心点东南西北任一

方向上 2、8、15 m 中任选两个距离,共 3 种组合方式进行取样。最终共获得 540 个取样点,所有土壤样本装入自封袋内,自然风干后在实验室内测定土壤速效氮、速效磷、速效钾、全氮、全磷、全钾、有机质含量和土壤 pH 值。最后运用 ArcGIS 反距离加权法(IDW)^[56]插值得到 20 m × 20 m 的土壤理化性质值(表 2)。

表 2 不同空间尺度样方环境因子数据

Tab. 2 Environmental factor data from different spatial scales of sample plots

环境因子 Environmental factor	20 m × 20 m			40 m × 40 m		
	均值 Mean	范围 Range	标准差 Standard deviation	均值 Mean	范围 Range	标准差 Standard deviation
土壤pH Soil pH	6.07	5.31 ~ 6.87	0.20	6.07	5.31 ~ 6.87	0.32
土壤全氮 Soil total nitrogen/(g·kg ⁻¹)	1.31	0.53 ~ 2.70	0.17	1.31	0.53 ~ 2.70	0.29
土壤全磷 Soil total phosphorus/(g·kg ⁻¹)	1.24	0.77 ~ 1.74	0.12	1.24	0.77 ~ 1.74	0.20
土壤全钾 Soil total potassium/(g·kg ⁻¹)	58.38	23.78 ~ 114.41	11.60	58.49	23.78 ~ 114.41	17.07
土壤速效氮 Soil available nitrogen/(mg·kg ⁻¹)	569.24	49.99 ~ 961.57	87.80	563.67	49.98 ~ 961.58	144.73
土壤速效磷 Soil available phosphorus/(μg·g ⁻¹)	36.80	20.83 ~ 54.11	4.74	36.87	20.83 ~ 54.11	6.94
土壤速效钾 Soil available potassium/(μg·g ⁻¹)	507.74	236.37 ~ 1 060.28	84.45	512.95	236.35 ~ 1 060.29	141.60
土壤有机质 Soil organic matter/(mg·g ⁻¹)	117.87	41.95 ~ 236.88	27.68	118.06	41.94 ~ 236.88	38.97
海拔 Elevation/m	665.32	581.46 ~ 780.39	51.17	662.52	580.06 ~ 776.94	51.96
坡度 Slope/(°)	19.91	5.56 ~ 40.86	6.45	16.52	5.45 ~ 26.40	4.35
坡向 Aspect/(°)	190.75	72.81 ~ 299.93	35.06	231.57	0.18 ~ 359.85	151.28
凹凸度Convexity degree	0.05	-4.36 ~ 5.71	1.41	0.12	-16.40 ~ 10.82	3.74

1.6 结构方程模型构建

采用 Z-score 方法对所有解释变量进行了标准化处理,利用标准化后的变量构建线性回归模型。以生物量稳定性(I_{CV})为响应变量,物种多样性、结构多样性为解释变量构建的回归模型形式如下

$$I_{CV} = a_0 + a_1 D_1 + a_2 D_2 + \varepsilon$$

式中: D_1 为物种多样性指数(物种丰富度、Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数、Pielou 均匀度); D_2 为结构多样性指数(胸径 Shannon-Wiener 指数、胸径变异系数、胸径均匀度和胸径 Simpson 指数); a_0 为截距; a_1 、 a_2 为相应的解释变量系数; ε 为随机误差。

进行不同解释变量的选择时,将物种多样性指数和结构多样性指数依次两两组合,共计有 16 种物种多样性和结构多样性指数组合方式。计算不同组合方式与生物量稳定性回归模型的 AIC 值和相关系数的显著性,以此来筛选最优组合方式来构建结构方程模型。变量之间的共线性会影响解释变量对响应变量的预测能力,计算了方差膨胀因子去除变量间的共线性(当 VIF 小于 10 时,将变量纳入模型

中),从而确保解释变量间均无共线性。

为了建立最优的模型结构,采用逐步回归方法对地形因子(海拔、凹凸度、坡向、坡位)进行分析。这种方法不仅减少了回归方程中的变量数量,而且保留了最显著的重要变量。此外,这种方法还可有效规避计算复杂度高和信息冗余的问题。采用随机森林回归模型中的相对重要性得分指标(IncMSE、IncNodePurity)选择不同空间尺度上重要性指标得分较高的土壤理化性质构建结构方程模型。

由于解释变量较多,通过比较结构方程模型的几个关键拟合优度指数来评估模型的适配性,以确定最佳模型和变量组合。这些指数包括拟合优度指数(goodness of fit index, GFI)、标准化残差均方根(standardized root mean square residual, SRMR)和近似误差均方根(root mean square error of approximation, RMSEA)。GFI 值越接近 1,表示模型拟合效果越好;GFI 大于 0.9 通常表示模型拟合良好。对于 SRMR 和 RMSEA,值小于 0.08 通常认为模型是可接受的,而 RMSEA 值小于 0.05 则表明模型适配性良好。结

构方程分析均利用 R4.0.3 软件进行计算。

2 结果与分析

2.1 模型指标筛选

在 20 m × 20 m 和 40 m × 40 m 空间尺度上,物种丰富度和胸径变异系数($S + D_{\text{var}}$)组合方式作为解释变量的回归模型拟合效果最佳(AIC 分别为 104.015 和 89.060)。两个尺度的胸径变异系数与生物量稳定性均呈现显著正相关关系($P < 0.001$ 、 $P < 0.05$)(表 3)。这表明胸径差异越大,生物量稳定性越高。其他结构多样性指数与生物量稳定性无显著相关性。因此,选用物种丰富度代表物种多样性,胸径变异系数

指数代表结构多样性,构建不同空间尺度上的生物量稳定性结构方程模型。根据逐步回归分析的结果,在两个空间尺度上均选择坡度和凹凸度代表地形变量构建最优结构方程模型。根据土壤理化性质重要性排序结果(图 1):在 20 m × 20 m 空间尺度上,选择全钾、全氮和速效氮等因子作为土壤变量构建最优结构方程模型;在 40 m × 40 m 空间尺度上,则选择速效钾、全磷和速效氮作为土壤变量构建最优结构方程模型。

2.2 不同尺度上各因素对生物量稳定性贡献

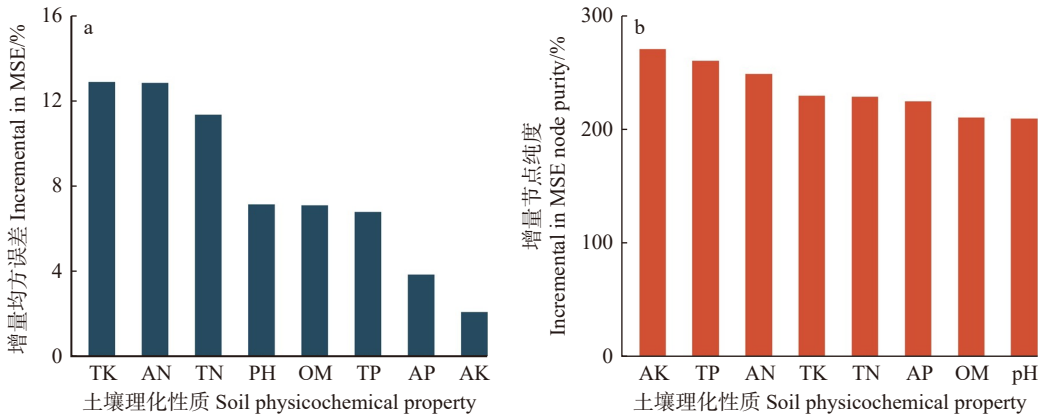
在 20 m × 20 m 空间尺度上构建的最优结构方程模型表明($GFI = 0.985$; $SRMR = 0.038$)(图 2),物

表 3 物种多样性和结构多样性与生物量稳定性线性回归模型评价

Tab. 3 Evaluation of linear regression models for species diversity, structural diversity and biomass stability

解释变量 Explanatory variable	20 m × 20 m			40 m × 40 m		
	a_1	a_2	AIC	a_3	a_4	AIC
$S + H_d$	0.054	-0.173	116.013	-0.116	-0.102	97.965
$H_s + H_d$	-0.304	0.153	123.193	-3.326*	0.998	105.945
$E_s + H_d$	-2.558	0.141	135.139	-8.093*	0.509	99.045
$D_s + H_d$	-1.676	0.206	131.031	-12.827**	0.691	103.339
$S + E_d$	0.034	-3.593	116.428	-0.121	-4.565	90.188
$H_s + E_d$	-0.165	-3.612	125.472	-2.934*	0.082	97.426
$E_s + E_d$	-2.145	-2.016	122.134	-7.675	0.181	91.882
$D_s + E_d$	-1.193	-3.181	128.699	-12.074*	0.059	96.008
$S + D_d$	0.053	-2.036	108.747	-0.112	-4.543	96.433
$H_s + D_d$	-0.254	-0.121	111.810	-3.094*	5.004	103.938
$E_s + D_d$	-2.577	0.894	120.351	-7.807*	2.113	97.280
$D_s + D_d$	-1.587	0.611	117.907	-12.337*	2.949	101.759
$S + D_{\text{var}}$	0.037	3.119***	104.015	-0.079	3.570*	89.060
$H_s + D_{\text{var}}$	0.134	3.163***	111.159	-2.143	2.774	96.282
$E_s + D_{\text{var}}$	-0.578	3.053***	115.869	-5.400	3.006	89.630
$D_s + D_{\text{var}}$	-0.159	3.113***	116.664	-9.577	2.759	94.836

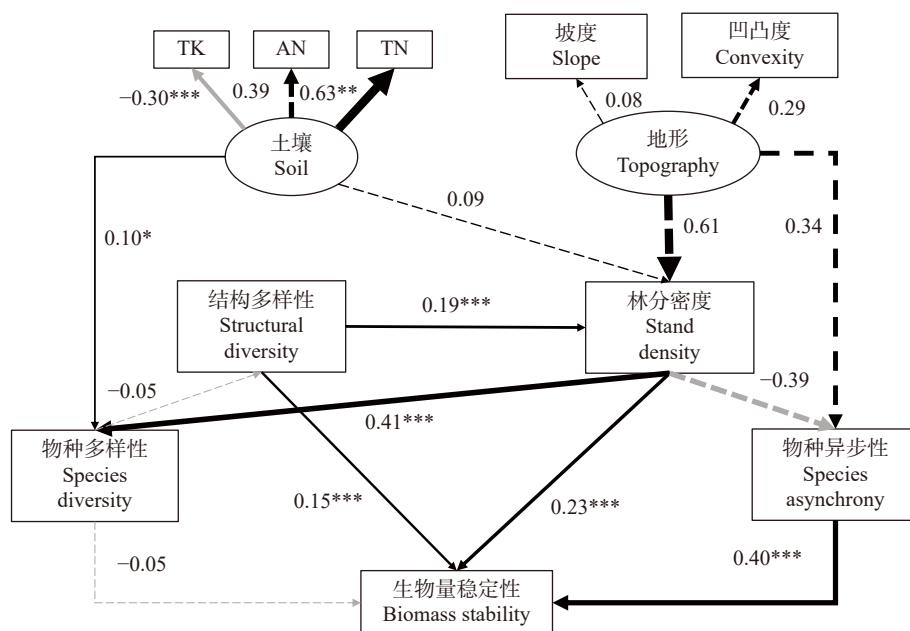
注: a_1 和 a_2 、 a_3 和 a_4 分别为20 m × 20 m、40 m × 40 m尺度上构建的回归模型中物种多样性指数和结构多样性指数所对应的解释变量系数。*、**、***分别表示在 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 和 $P < 0.001$ 的水平上显著。下同。Notes: a_1 , a_2 as well as a_3 and a_4 are coefficients of explanatory variables corresponding to the species diversity index and structural diversity index in the regression model constructed under 20 m × 20 m scale and 40 m × 40 m scale, respectively, *, **, *** indicate significance at the levels of $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P < 0.001$, respectively. The same below.



TK. 全钾; AN. 速效氮; TN. 全氮; pH. 土壤 pH 值; OM. 有机质含量; TP. 全磷; AP. 速效磷; AK. 速效钾。下同。TK, total potassium; AN, available nitrogen; TN, total nitrogen; pH, soil pH value; OM, organic matter content; TP, total phosphorus; AP, available phosphorus; AK, available potassium. The same below.

图 1 20 m × 20 m(a)和 40 m × 40 m(b)空间尺度上土壤理化性质重要性排序

Fig. 1 Importance ranking of soil physicochemical properties at spatial scale of 20 m × 20 m (a) and 40 m × 40 m (b)



灰色和黑色箭头分别代表负效应和正效应, 实线箭头代表显著路径, 虚线箭头代表非显著路径。线条的粗细反映了标准化预测系数的大小。下同。Gray and black arrows represent negative and positive effects, respectively, solid arrows represent significant paths, and dashed arrows represent non-significant paths. Thickness of lines reflects the size of standardized prediction coefficients. The same below.

图 2 20 m × 20 m 空间尺度上结构方程模型

Fig. 2 Structural equation models at 20 m × 20 m spatial scale

种异步性、结构多样性和林分密度对生物量稳定性均存在直接影响。物种异步性对生物量稳定性的影响程度明显高于结构多样性和林分密度, 路径系数为 0.40。同时结构多样性通过显著影响林分密度而间接作用于生物量稳定性, 路径系数为 0.19。物种多样性对生物量稳定性并没有显著的直接效应。林分密度不仅对生物量稳定性有直接显著影响, 还通过正向影响物种多样性来间接作用于生物量稳定性, 路径系数为 0.41。此外, 林分密度还通过负向影响物种异步性来间接影响生物量稳定性, 路径系数为 -0.39 , 并且林分密度对生物量稳定性的直接效应要比间接效应影响更大。非生物因素对生物量稳定性均没有直接影响。地形因子对生物量稳定性的总效应大于土壤理化性质。其中, 土壤因子通过显著影响物种多样性来间接作用于林分生物量稳定性, 路径系数为 0.10。地形因子通过影响物种异步性和林分密度间接影响林分生物量稳定性, 且与物种异步性和林分密度呈现正相关关系, 路径系数分别为 0.34 和 0.61。

在 40 m × 40 m 空间尺度上, 最优结构方程模型 (GFI = 0.961; SRMR = 0.064) 结果显示 (图 3), 生物因素更多地通过间接途径来影响林分生物量稳定性。物种异步性对生物量稳定性有显著正向影响, 路径系数为 0.64; 物种多样性、结构多样性、林分密度对生物量稳定性影响不显著, 但林分密度通过对物种多样性和物种异步性的显著影响而对生物量稳

定性产生间接效应, 路径系数分别为 0.39 和 -0.27 。此外, 物种多样性通过影响结构多样性间接作用于生物量稳定性, 路径系数为 -0.20 。结构多样性通过显著作用于林分密度而间接影响生物量稳定性, 路径系数为 0.18。在非生物因素中, 土壤理化性质对生物量稳定性的总效应大于地形因子。土壤因子对生物量稳定性有直接效应, 且对生物量稳定性均为负向影响路径。地形因子对结构多样性存在显著正向影响, 它们通过调整结构多样性和物种异步性间接影响林分生物量稳定性, 路径系数分别为 0.35 和 0.33。

3 讨 论

3.1 生物因素对生物量稳定性影响的尺度效应

在 20 m × 20 m 和 40 m × 40 m 空间尺度上, 物种多样性与生物量稳定性之间无显著正向关系, 即更高的物种多样性对于森林生物量稳定性的增强并没有较大影响。相关研究表明大尺度上物种多样性对生物量稳定性的贡献较小或物种多样性不是森林功能的主要驱动因素^[27,57], 本文研究结论与其一致, 即在天然林中多样性与生物量稳定性的关系大多呈现非显著或负向关系^[58-59]。森林的物种组成和每年地上生物量的变化是相对缓慢的, 因此在短期内很难在森林生态系统中监测到物种异步性, 这意味着与草原生态系统相比森林生态系统中物种间表达补偿性动态的程度是十分有限的^[7,60], 即不足以对该尺

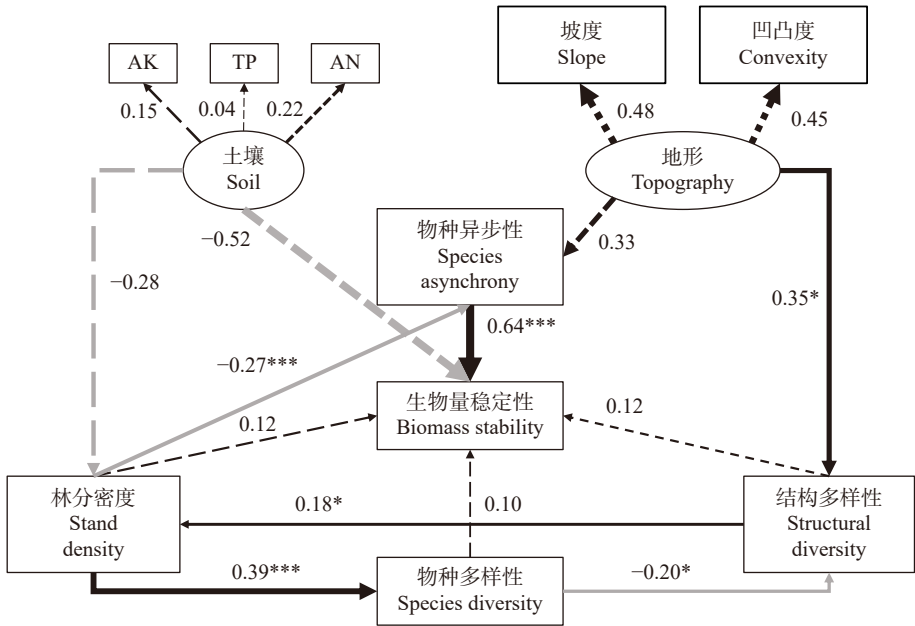


图 3 40 m × 40 m 空间尺度上结构方程模型

Fig. 3 Structural equation model at 40 m × 40 m spatial scale

度下的生物量稳定性产生较大影响。

物种异步性在 20 m × 20 m 和 40 m × 40 m 空间尺度上均是影响群落的生物量稳定性的主要驱动因素。物种异步性反映了物种对环境条件变化的反应的不同步。相关研究表明,物种异步性是群落稳定性的强大驱动力^[31,60],并且物种异步性对稳定性的不同效果可归因于调查的尺度大小和森林类型^[60]。本文研究表明物种异步性对稳定森林群落生物量起到较大作用,并且在解释群落的生物量稳定性时,物种异步性的重要性优于物种多样性对生物量稳定性的影响。在天然林中,由于外部环境的变化或物种间的不同步等干扰因素会驱动生物量的变化。本研究与以往来自欧洲森林的研究^[58]一致,物种异步性对地上生物量时间稳定性的维持起到关键作用。这是因为由不同习性物种组成的群落能够更有效地应对局部小规模干扰,并维持生物量的稳定性^[58]。

结构多样性相较于物种多样性对提高群落生物量稳定性的作用更强,是影响群落生物量稳定性的重要因素。地上生物量的时间稳定性同时受到林分结构、气候、地形和土壤因子的影响。在 20 m × 20 m 空间尺度上,林分密度、胸径变异系数与生物量稳定性呈显著正相关,在结构方程模型中对生物量稳定性也有显著直接效应(表 4),意味着结构多样性是群落生物量稳定性的重要决定因素,这与以往的研究结果一致^[61]。复杂的树木大小结构使得树木对光捕获或者光的利用效率提高^[62]。但随着空间尺度增大,结构多样性指标与生物量稳定性并无显著正向关系。在 40 m × 40 m 空间尺度上,林分密度与胸径变异系数对生物量稳定性的直接效应不显著(表 5),

表明结构多样性在较大尺度上是群落生物量稳定性的影响因素但并非决定要素。不同大小的物种通常具有不同的资源利用需求^[63]。在可利用资源有限的情况下,随着尺度的增大,树种之间的竞争将更加激烈,大树可能会通过竞争机制限制中小树对资源的

表 4 20 m × 20 m 空间尺度上生物因素和非生物因素对稳定性的标准化影响效应

Tab. 4 Standardized effects of biotic and abiotic factors on stability at 20 m × 20 m spatial scale

影响因子 Influencing factor	直接效应 Direct effect	间接效应 Indirect effect	总效应 Total effect
土壤 Soil	0	-0.002	-0.002
地形 Topography	0	0.164	0.164
林分密度 Stand density	0.229	-0.179	0.050
物种多样性 Species diversity	-0.053	-0.008	-0.061
结构多样性 Structural diversity	0.148	0.010	0.158
物种异步性 Species asynchrony	0.398	0	0.398

表 5 40 m × 40 m 空间尺度上生物因素和非生物因素对生物量稳定性的标准化影响效应

Tab. 5 Standardized effects of biotic and abiotic factors on biomass stability at a spatial scale of 40 m × 40 m

影响因子 Influencing factor	直接效应 Direct effect	间接效应 Indirect effect	总效应 Total effect
土壤 Soil	-0.518	0.016	-0.502
地形 Topography	0	0.247	0.247
林分密度 Stand density	0.122	-0.180	-0.058
物种多样性 Species diversity	0.008	-0.022	-0.014
结构多样性 Structural diversity	0.119	-0.010	0.109
物种异步性 Species asynchrony	0.637	0	0.637

获取及其在生态系统中的竞争优势^[64]。尽管复杂的林分结构能提高林冠对光的利用率, 但林冠中上部利用率的提高可能是以牺牲林下层个体为代价^[38]。

3.2 非生物因素对生物量稳定性影响的尺度效应

非生物因素(地形和土壤理化性质)在相对异质的环境中比生物因素能更好地预测地上生物量的变化^[65]。地形会制约着物种多样性的地理梯度^[66-67]。在高海拔, 树木能获取更多光照, 有利于树木的生长。而低海拔或山谷中, 光照受到限制, 土壤浅薄贫瘠, 这些条件不利于树木生长, 增加了树木的死亡风险^[68]。根据结构方程模型的结果, 非生物因素对生物量稳定性的直接效应及影响程度要弱于生物因素。在 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 空间尺度上, 非生物因素中地形因素对生物量稳定性的总效应要大于土壤理化性质, 通过间接作用路径影响群落生物量稳定性且与生物量稳定性呈正相关关系。地形因素主要通过调节林分密度和物种异步性来间接影响生物量稳定性, 说明在小尺度上树种间的积极相互作用及有利的环境条件超过了树木邻里间的负面竞争作用强度, 增强了群落生物量的稳定性。随着尺度变大, 对共享资源的竞争增加。在 $40\text{ m} \times 40\text{ m}$ 空间尺度上, 土壤因子对生物量稳定性的作用要大于地形因素, 且与生物量稳定性呈负相关关系。这可能是由于土壤养分不均衡, 个体之间的竞争更加激烈, 导致树木死亡率增加或生长变慢^[69]。

3.3 不同空间尺度上稳定性的决定性影响因素

长期以来, 研究主要集中在单一空间尺度上, 探究影响生物量稳定性的因素。本研究利用结构方程模型, 探究了生物因素(物种多样性、结构多样性、物种异步性、林分密度)和非生物因素(土壤理化性质、地形因素)对地上生物量时间稳定性的相对影响, 并分析了不同尺度下各因素对生物量稳定性的作用路径及其解释能力。从不同空间尺度上各因素的贡献可以发现, 物种异步性均对生物量稳定性起到决定性的作用, 并随着空间尺度的变大直接效应越强。在较小的空间尺度上, 物种多样性对结构多样性无显著影响, 而在大尺度上物种多样性通过影响结构多样性而间接对生物量稳定性产生影响。这表明物种间的相互作用和结构变化对生物量稳定性的影响强度可能依赖于尺度大小^[70]。随着物种多样性增加物种之间的相互作用通过较高的生态位异质性在较大空间尺度对生态系统稳定性产生影响^[71]。在 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 空间尺度上, 林分密度和结构多样性是生物量稳定性的强有力驱动因素, 并通过物种多样性和物种异步性间接影响生物量稳定性。林分密度较低时, 树木之间的相互作用较弱。但, 这种相互

作用的方向会随着林分结构的改变而变化, 其方向取决于互补效应和竞争强度的相对大小^[72]。在本研究中, 随着尺度变大, 林分密度增加, 物种之间的竞争作用增强。不同习性的物种之间对光的不对称竞争可能引起树木生长抑制或抵抗外部干扰能力降低。然而, 从整体来看, 结构多样性对生物量稳定性的积极影响要比物种多样性更强。

4 结 论

本研究以吉林蛟河针阔混交林为研究对象, 探讨了不同空间尺度上各因素对生物量稳定性的关系。在 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 空间尺度上, 结构多样性、物种异步性和地形因子是促进生物量稳定性的主要影响因素; 在 $40\text{ m} \times 40\text{ m}$ 空间尺度上, 物种异步性和土壤理化性质对生物量稳定性有显著影响。未来的研究应考虑尺度效应, 探索各因素在不同空间尺度上对群落生物量稳定性的影响, 以期通过调控生物和非生物因素提高森林生态系统的生物量稳定性。

参 考 文 献

- [1] Ferreira J, Lennox G D, Gardner T A, et al. Carbon-focused conservation may fail to protect the most biodiverse tropical forests[J]. *Nature Climate Change*, 2018, 8(8): 744-749.
- [2] Allan E, Manning P, Alt F, et al. Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition[J]. *Ecology Letters*, 2015, 18(8): 834-843.
- [3] García-Palacios P, Gross N, Gaitán J, et al. Climate mediates the biodiversity-ecosystem stability relationship globally[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115(33): 8400-8405.
- [4] Schnabel F, Liu X, Kunz M, et al. Species richness stabilizes productivity via asynchrony and drought-tolerance diversity in a large-scale tree biodiversity experiment[J]. *Science Advances*, 2021, 7(51): eabk1643.
- [5] Hautier Y, Tilman D, Isbell F, et al. Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity[J]. *Science*, 2015, 348: 336-340.
- [6] Bai Y, Han X, Wu J, et al. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland[J]. *Nature*, 2004, 431: 181-184.
- [7] Xu Z, Ren H, Li M H, et al. Environmental changes drive the temporal stability of semi-arid natural grasslands through altering species asynchrony[J]. *Journal of Ecology*, 2015, 103(5): 1308-1316.
- [8] Hillebrand H, Bennett D M, Cadotte M W. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes[J]. *Ecology*, 2008, 89(6): 1510-1520.
- [9] Albrich K, Rammer W, Thom D, et al. Trade-offs between

- temporal stability and level of forest ecosystem services provisioning under climate change[J]. *Ecological Applications*, 2018, 28(7): 1884–1896.
- [10] White L, O'Connor N E, Yang Q, et al. Individual species provide multifaceted contributions to the stability of ecosystems[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(12): 1594–1601.
- [11] Hautier Y, Seabloom E W, Borer E T, et al. Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands[J]. *Nature*, 2014, 508: 521–525.
- [12] Isbell F, Craven D, Connolly J, et al. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes[J]. *Nature*, 2015, 526: 574–577.
- [13] Tilman D, Downing J A. Biodiversity and stability in grasslands[J]. *Nature*, 1994, 367: 363–365.
- [14] Craven D, Eisenhauer N, Pearse W D, et al. Multiple facets of biodiversity drive the diversity–stability relationship[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(10): 1579–1587.
- [15] Mazzochini G G, Fonseca C R, Costa G C, et al. Plant phylogenetic diversity stabilizes large-scale ecosystem productivity[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2019, 28(10): 1430–1439.
- [16] Hector A, Hautier Y, Saner P, et al. General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding[J]. *Ecology*, 2010, 91(8): 2213–2220.
- [17] Loreau M, de Mazancourt C. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms[J]. *Ecology Letters*, 2013, 16: 106–115.
- [18] Loreau M, de Mazancourt C. Species synchrony and its drivers: neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments[J]. *The American Naturalist*, 2008, 172(2): E48–E66.
- [19] Loreau M, Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments[J]. *Nature*, 2001, 412: 72–76.
- [20] Lehman C L, Tilman D. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities[J]. *The American Naturalist*, 2000, 156(5): 534–552.
- [21] van der Plas F. Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities[J]. *Biological Reviews*, 2019, 94(4): 1220–1245.
- [22] Satdichanh M, Ma H, Yan K, et al. Phylogenetic diversity correlated with above-ground biomass production during forest succession: Evidence from tropical forests in Southeast Asia[J]. *Journal of Ecology*, 2019, 107(3): 1419–1432.
- [23] Poorter L, van der Sande M T, Arets E J M M, et al. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(12): 1423–1434.
- [24] Forrester D I, Bauhus J. A review of processes behind diversity: productivity relationships in forests[J]. *Current Forestry Reports*, 2016, 2(1): 45–61.
- [25] Zhang Y, Chen H Y H. Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass[J]. *Journal of Ecology*, 2015, 103(5): 1245–1252.
- [26] Vilà M, Vayreda J, Gracia C, et al. Does tree diversity increase wood production in pine forests?[J]. *Oecologia*, 2003, 135(2): 299–303.
- [27] Yuan Z, Ali A, Wang S, et al. Abiotic and biotic determinants of coarse woody productivity in temperate mixed forests[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 630: 422–431.
- [28] Ali A, Lin S L, He J K, et al. Climate and soils determine aboveground biomass indirectly via species diversity and stand structural complexity in tropical forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 2019, 432: 823–831.
- [29] Lei X, Wang W, Peng C. Relationships between stand growth and structural diversity in spruce-dominated forests in New Brunswick, Canada[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2009, 39(10): 1835–1847.
- [30] Weiner J, Solbrig O T. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations[J]. *Oecologia*, 1984, 61(3): 334–336.
- [31] Schnabel F, Schwarz J A, Dănescu A, et al. Drivers of productivity and its temporal stability in a tropical tree diversity experiment[J]. *Global Change Biology*, 2019, 25(12): 4257–4272.
- [32] Soares A A V, Leite H G, Souza A L, et al. Increasing stand structural heterogeneity reduces productivity in Brazilian *Eucalyptus* monoclonal stands[J]. *Forest Ecology and Management*, 2016, 373: 26–32.
- [33] Jucker T, Sanchez A C, Lindsell J A, et al. Drivers of aboveground wood production in a lowland tropical forest of West Africa: teasing apart the roles of tree density, tree diversity, soil phosphorus, and historical logging[J]. *Ecology and Evolution*, 2016, 6(12): 4004–4017.
- [34] Ouyang S, Xiang W, Wang X, et al. Effects of stand age, richness and density on productivity in subtropical forests in China[J]. *Journal of Ecology*, 2019, 107(5): 2266–2277.
- [35] Forrester D I, Ammer C, Annighöfer P J, et al. Effects of crown architecture and stand structure on light absorption in mixed and monospecific *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests along a productivity and climate gradient through Europe[J]. *Journal of Ecology*, 2018, 106(2): 746–760.
- [36] Morin X. Species richness promotes canopy packing: a promising step towards a better understanding of the mechanisms driving the diversity effects on forest functioning[J]. *Functional Ecology*, 2015, 29(8): 993–994.
- [37] Barry K E, Mommer L, van Ruijven J, et al. The future of complementarity: disentangling causes from consequences[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2019, 34(2): 167–180.
- [38] Ryan M G, Stape J L, Binkley D, et al. Factors controlling

- Eucalyptus productivity: how water availability and stand structure alter production and carbon allocation[J]. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(9): 1695–1703.
- [39] Jucker T, Avăcăritei D, Bănoaiea I, et al. Climate modulates the effects of tree diversity on forest productivity[J]. *Journal of Ecology*, 2016, 104(2): 388–398.
- [40] Conradi T, van Meerbeek K, Ordonez A, et al. Biogeographic historical legacies in the net primary productivity of Northern Hemisphere forests[J]. *Ecology Letters*, 2020, 23(5): 800–810.
- [41] Callaway R M, Brooker R W, Choler P, et al. Positive interactions among alpine plants increase with stress[J]. *Nature*, 2002, 417: 844–848.
- [42] Paquette A, Messier C. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, 20(1): 170–180.
- [43] Guo Y, Wang B, Mallik A U, et al. Topographic species–habitat associations of tree species in a heterogeneous tropical karst seasonal rain forest, China[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2017, 10(3): 450–460.
- [44] Bohlman S A, Laurance W F, Laurance S G, et al. Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2008, 19(6): 863–874.
- [45] Guo Q, Ren H. Productivity as related to diversity and age in planted versus natural forests[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(12): 1461–1471.
- [46] Luizão R C C, Luizão F J, Paiva R Q, et al. Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest[J]. *Global Change Biology*, 2004, 10(5): 592–600.
- [47] Takyu M, Aiba S I, Kitayama K. Effects of topography on tropical lower montane forests under different geological conditions on Mount Kinabalu, Borneo[J]. *Plant Ecology*, 2002, 159(1): 35–49.
- [48] Xu Y, Franklin S B, Wang Q, et al. Topographic and biotic factors determine forest biomass spatial distribution in a subtropical mountain moist forest[J]. *Forest Ecology and Management*, 2015, 357: 95–103.
- [49] 王媚臻, 毕浩杰, 金锁, 等. 林分密度对云顶山柏木人工林林下物种多样性和土壤理化性质的影响 [J]. *生态学报*, 2019, 39(3): 981–988.
- Wang M Z, Bi H J, Jin S, et al. Effect of stand density on understory species diversity and soil physicochemical properties of a *Cupressus funebris* plantation in Yunding Mountain[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(3): 981–988.
- [50] Kabzems R, Haeussler S. Soil properties, aspen, and white spruce responses 5 years after organic matter removal and compaction treatments[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2005, 35(8): 2045–2055.
- [51] Xiang W, Zhou J, Ouyang S, et al. Species-specific and general allometric equations for estimating tree biomass components of subtropical forests in southern China[J]. *European Journal of Forest Research*, 2016, 135(5): 963–979.
- [52] Quesada C A, Phillips O L, Schwarz M, et al. Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate[J]. *Biogeosciences*, 2012, 9(6): 2203–2246.
- [53] Russo S E, Davies S J, King D A, et al. Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest[J]. *Journal of Ecology*, 2005, 93(5): 879–889.
- [54] He H, Zhang C, Zhao X, et al. Allometric biomass equations for 12 tree species in coniferous and broadleaved mixed forests, Northeastern China[J]. *PLoS ONE*, 2018, 13(1): e0186226.
- [55] 谭凌照, 范春雨, 范秀华. 吉林蛟河阔叶红松林木本植物物种多样性及群落结构与生产力的关系 [J]. *植物生态学报*, 2017, 41(11): 1149–1156.
- Tan L Z, Fan C Y, Fan X H. Relationships between species diversity or community structure and productivity of woody-plants in a broad-leaved Korean pine forest in Jiaohe, Jilin, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, 41(11): 1149–1156.
- [56] 刘家畅, 唐斌, 邹源. 应用 GIS 分析影响森林火灾发生的因子和时空分布特征: 以美国加利福尼亚州为例 [J]. *东北林业大学学报*, 2020, 48(7): 70–74.
- Liu J C, Tang B, Zou Y. GIS-based spatial and temporal distribution characteristics and factor analysis of forest fires-taking California, USA as an example [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2020, 48(7): 70–74.
- [57] Lohbeck M, Poorter L, Martínez-Ramos M, et al. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession[J]. *Ecology*, 2015, 96(5): 1242–1252.
- [58] del Río M, Pretzsch H, Ruiz-Peinado R, et al. Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris*–*Fagus sylvatica* mixtures across Europe[J]. *Journal of Ecology*, 2017, 105(4): 1032–1043.
- [59] Sasaki T, Lauenroth W K. Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities[J]. *Oecologia*, 2011, 166(3): 761–768.
- [60] Jucker T, Bouriaud O, Avăcaritei D, et al. Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes[J]. *Ecology Letters*, 2014, 17(12): 1560–1569.
- [61] Dănescu A, Albrecht A T, Bauhus J. Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany[J]. *Oecologia*, 2016, 182(2): 319–333.
- [62] Forrester D I, Rodenfels P, Haase J, et al. Tree-species interactions increase light absorption and growth in Chinese subtropical mixed-species plantations[J]. *Oecologia*, 2019, 191(2): 421–432.

- [63] Bohn F J, May F, Huth A. Species composition and forest structure explain the temperature sensitivity patterns of productivity in temperate forests[J]. *Biogeosciences*, 2018, 15(6): 1795–1813.
- [64] Ali A, Lin S L, He J K, et al. Big-sized trees overrule remaining trees' attributes and species richness as determinants of aboveground biomass in tropical forests[J]. *Global Change Biology*, 2019, 25(8): 2810–2824.
- [65] van der Sande M T, Peña-Claros M, Ascarrunz N, et al. Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest[J]. *Journal of Ecology*, 2017, 105(5): 1223–1234.
- [66] Belote R T. Species-rich national forests experience more intense human modification, but why?[J]. *Forests*, 2018, 9(12): 753.
- [67] Nüchel J, Böcher P K, Svenning J C. Topographic slope steepness and anthropogenic pressure interact to shape the distribution of tree cover in China[J]. *Applied Geography*, 2019, 103: 40–55.
- [68] Ouyang S, Xiang W, Gou M, et al. Stability in subtropical forests: The role of tree species diversity, stand structure, environmental and socio-economic conditions[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2021, 30(2): 500–513.
- [69] Prado J A, Schiavini I, Vale V S, et al. Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests[J]. *Journal of Ecology*, 2016, 104(3): 817–827.
- [70] Gonzalez A, Germain R M, Srivastava D S, et al. Scaling-up biodiversity-ecosystem functioning research[J]. *Ecology Letters*, 2020, 23(4): 757–776.
- [71] Dolezal J, Fibich P, Altman J, et al. Determinants of ecosystem stability in a diverse temperate forest[J]. *Oikos*, 2020, 129(11): 1692–1703.
- [72] Forrester D I, Kohnle U, Albrecht A T, et al. Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density[J]. *Forest Ecology and Management*, 2013, 304: 233–242.

(责任编辑 范 娟
责任编辑委 臧润国)