



# 阔叶红松林不同演替阶段凋落物产量及其稳定性的影响因素

孙浩哲 王襄平\* 张树斌 吴 鹏 杨 蕾

北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083

**摘 要** 凋落物产量是生态系统净初级生产力的重要组分,也是连接地下与地上生态过程的关键环节。但在森林演替进程中,生物多样性、林分因子、功能性状如何共同影响凋落物产量及其时间稳定性,其机理有待进一步研究。该文在阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林分布的北界黑龙江胜山保护区,选择从演替早期到红松原始林的4个演替(或发育)阶段,连续3年测定凋落物产量,以3年凋落物产量的变异系数的倒数( $1/CI$ )反映其稳定性。采用层次划分和变异分离等方法研究林分因子(最大树高、胸径、胸高断面积、林冠空隙度)、群落水平功能性状(叶碳、氮含量及比叶面积)和乔木多样性(物种、功能、谱系多样性)对凋落物产量及其稳定性的相对作用大小。结果表明,演替早期凋落物产量显著低于后3个演替阶段,从演替中期至演替晚期凋落物产量无显著差异。凋落物产量的稳定性随演替进展显著提高。对变量重要性的评价表明,凋落物产量主要受林分因子(最大树高、胸高断面积、林冠空隙度)和性状(叶碳含量)的影响,物种丰富度也起一定作用;而功能多样性对于凋落物稳定性的作用最大,其次是林分因子(如最大胸径)。生物多样性对凋落物产量的独立解释力仅为0.41%,而对其稳定性的独立解释力为33.12%,说明多样性对凋落物稳定性有着独立于林分因子、性状之外的重要作用。同时,林分因子、生物多样性、性状之间存在较强的协同作用(最高达53.8%),说明这3种因素共同作用于凋落物产量及其稳定性。研究结果表明,森林的恢复演替不仅能提高森林生产力,还可有效提高生态系统稳定性,因此,保护原始林及促进森林恢复演替是提高生态系统功能的有效手段。

**关键词** 凋落物产量; 稳定性; 生物多样性; 林分因子; 演替; 功能性状; 阔叶红松林

孙浩哲, 王襄平, 张树斌, 吴鹏, 杨蕾 (2021). 阔叶红松林不同演替阶段凋落物产量及其稳定性的影响因素. 植物生态学报, 45, 594-605. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0372

## Abiotic and biotic modulators of litterfall production and its temporal stability during the succession of broad-leaf and Korean pine mixed forest

SUN Hao-Zhe, WANG Xiang-Ping\*, ZHANG Shu-Bin, WU Peng, and YANG Lei

College of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

### Abstract

**Aims** Litterfall is an important component of ecosystem net primary productivity, and a key link between above- and below-ground carbon processes. However, it remains unclear how biodiversity, stand factors and functional traits work together in affecting litterfall production and its temporal stability during forest succession.

**Methods** We measured litterfall production for three years in plots from four successional stages of broad-leaf and Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forests, at the northern limit of Korean pine forest in the Shengshan Reserve of Heilongjiang. Functional traits (leaf carbon and nitrogen contents, specific leaf area) were measured to quantify functional diversity and community weighted mean (*CWM*) of traits. Tree diameter and height, total basal area (*TBA*) and gap fraction were measured to quantify stand structure. We used hierarchy partitioning analysis and variance partitioning to evaluate the relative effects of stand factors, community level traits, and (species, functional and phylogenetic) diversity on annual litterfall production, and its temporal stability (=  $1/\text{coefficient of variation for annual litterfall production}$ ).

**Important findings** Litterfall production was significantly lower in the early successional stage, but did not vary

收稿日期Received: 2020-11-11 接受日期Accepted: 2021-03-19

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFC0503901)和国家自然科学基金(31870430)。Supported by the National Key R&D Program of China (2017YFC0503901), and the National Natural Science Foundation of China (31870430).

\* 通信作者Corresponding author (wangxiangping@bjfu.edu.cn)

from the middle to late successional stages. The litterfall stability increased continuously with forest succession. The variable importance of multivariate models also suggest that, the litterfall production was mainly affected by stand factors (e.g. height, *TBA*, gap fraction) and functional traits (leaf carbon content), with species richness also playing a role. For stability of litterfall production, however, functional diversity was the strongest predictor, followed by stand factors (such as maximum tree diameter). The independent effect of biodiversity on litterfall production was only 0.41%, but was as much higher (33.12%) for temporal stability of litterfall, suggesting that biodiversity have an important influence on litterfall stability that is independent of stand factors and traits. There was also a strong joint effect (up to 53.8%) among the stand factors, biodiversity and functional traits, indicating that these factors collectively affect litterfall production and its stability. Our results suggest that forest succession not only increases forest productivity but also improves ecosystem stability. Therefore, protecting primary forests and promoting forest restoration are effective ways to improve ecosystem functions.

**Key words** litterfall production; stability; biodiversity; stand factors; succession; functional traits; broad-leaf and Korean pine mixed forest

Sun HZ, Wang XP, Zhang SB, Wu P, Yang L (2021). Abiotic and biotic modulators of litterfall production and its temporal stability during the succession of broad-leaf and Korean pine mixed forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 594-605. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0372

近半个世纪以来快速的全球气候变暖直接或间接导致了生物多样性的锐减, 改变了生态系统的结构, 严重影响了生态系统的服务功能(Tilman, 2000; Wan *et al.*, 2007)。由于环境变迁和人类活动造成的生物多样性丧失对全球生态系统带来的影响, 使得生物多样性-生态系统功能(BEF)关系一直备受关注(Lasky *et al.*, 2014; Zhang & Chen, 2015)。以往的研究一般认为生物多样性能够促进生产力等生态系统功能, 目前已经提出的两种主要假说为: 质量比假说和互补假说。其中, 质量比假说认为生态系统功能主要由优势种的组成及其功能属性决定(Grime, 1998); 互补假说认为群落生产力的增加是由于物种间的相互促进作用和生态位分化导致竞争减少, 使物种获得的资源更多, 从而增加生态系统的生产力(Tilman *et al.*, 1997; Forrester, 2014)。此外, 有关生态系统功能的影响机制, 还有其他一些假说。如有研究认为森林生态系统功能主要由植被生物量所驱动(Lohbeck *et al.*, 2015), 即植被数量假说。

凋落物是生态系统净初级生产力的一个重要贡献者(Clark *et al.*, 2001), 也是联结生态系统地上和地下碳循环过程的一个关键环节, 对维持森林土壤肥力以及森林生态系统结构和功能的稳定性具有重要作用(Vogt *et al.*, 1986)。以往对凋落物产量已有较多研究, 但多集中于研究凋落物的组分、季节动态, 以及气候、林型等因素如何影响凋落物产量(张新平等, 2008; 贾丙瑞等, 2016)。关于多样性对凋落物产量的影响, 则研究相对较少(Guo *et al.*, 2019; Zheng *et al.*, 2019)。其中, 多样性如何影响凋落物产量的

稳定性的研究还十分匮乏(Huang *et al.*, 2017)。近年来不少研究认为, 多样性不但能够促进群落生产力, 还可提高生态系统在环境波动下的稳定性(Cardinale *et al.*, 2012)。凋落物作为森林生产力的一个重要组分, 多样性是否对其产量及其稳定性也有显著的促进作用? 这是本文主要研究的一个问题。

稳定性表征群落抵抗干扰、维持结构与功能保持原状的能力, 是衡量生态系统功能和生态系统健康程度的一个重要方面(Mazzochini *et al.*, 2019)。保险假说是多样性可促进生态系统稳定性的主要假说之一, 该假说认为由于物种对环境变化的异步响应, 使得不同物种在时间生态位上也可实现功能互补, 从而增强生态系统在环境波动、干扰下的稳定性(Morin *et al.*, 2014; Mazzochini *et al.*, 2019)。此外, 多样性还可通过空间上的生态位互补提高生产力, 也可降低生态系统功能在环境变化时的波动性, 从而提高生态系统的稳定性(Naeem & Li, 1997; Mori *et al.*, 2013)。

多年来的BEF研究表明, 除了多样性, 森林生产力还受到林分因子、群落物种组成(功能性状)、环境梯度等因素的强烈影响(Wu *et al.*, 2015; Fotis *et al.*, 2018; Ali *et al.*, 2019)。随着演替进展, 森林群落的多样性、林分因子、功能性状等都会发生显著的变化(Letcher & Chazdon, 2009), 而这些因素都可能影响生产力和凋落物产量, 因此森林演替系列是BEF研究的一个理想对象(Huang *et al.*, 2017)。如在林分因子中, 有研究发现较高的胸高断面积可以显著增加凋落物产量(Guo *et al.*, 2019); 树冠的多层结

构通过提高群落的光利用效率来增加凋落物产量 (Zheng *et al.*, 2019)。功能性状对凋落物产量也有显著影响, 如Niinemets等(2002)发现较高的比叶面积和叶片N含量可以通过光合作用增加植物对周围环境中资源的获取能力和利用效率, 从而提高凋落物产量。关于多样性、林分因子、功能性状对生态系统功能的相对影响大小, 近期研究发现林分因子 (Fotis *et al.*, 2018; Ouyang *et al.*, 2019)和功能性状 (Garnier *et al.*, 2004)对生物量、生产力影响明显大于多样性。对于凋落物产量是否也是如此, 目前还缺乏相关研究。关于生态系统的稳定性, 以往研究多集中于探讨多样性对其影响机制 (Cleland, 2011; Mori *et al.*, 2013)。但近年来的研究表明, 森林生长在气候变化下的稳定性, 不仅受到气候变化、环境条件的影响, 林分因子(树高、密度、胸高断面积等)和物种组成也有着重要作用 (温晓示等, 2019)。这说明林分因子和功能性状同样可能影响森林生产力的稳定性, 但二者和生物多样性的相对重要性还少研究, 但这对于如何进行森林经营以维持生态系统在未来气候变化下的稳定有着重要意义。本研究的另一个主要目标, 是利用凋落物产量的年际稳定性来探讨这一问题。

东北地区是我国气候变暖较为剧烈的地区 (Piao *et al.*, 2006), 而阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林则是东北东部山地的地带性森林植被, 由于长期的干扰形成了大量处于不同演替或恢复阶段的次生林。研究阔叶红松林不同演替阶段的凋落物产量, 尤其是其稳定性与多样性、林分因子、性状的关系, 对于全球变化下阔叶红松林生态系统功能的恢复和维持, 有着重要的理论意义。黑龙江黑河为我国温带阔叶红松林分布的北界, 也是寒温性落叶针叶林的南界, 对于研究红松林的生产力、演替、分布及其对气候变化的响应有着独特的意义 (梁鹏鸿等, 2016)。本研究在黑河的胜山保护区, 选择了阔叶红松林的不同演替或发育阶段(软阔叶林、硬阔叶林、阔叶红松近熟林和红松成熟林), 连续3年开展了凋落物产量的测定, 探究林分因子、功能性状和生物多样性对凋落物产量及其稳定性的影响, 以回答如下科学问题: (1)凋落物产量及其稳定性随演替如何变化? (2)林分因子、功能性状和多样性对凋落物产量及其稳定性的相对影响大小。(3)在考虑了林分因子和功能性状的影响之后, 多样性是否仍对凋落物

产量及其稳定性有显著影响?

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况及样地设置

黑龙江胜山国家级自然保护区(49.42°–49.67° N, 126.42°–127.03° E)位于黑龙江省黑河市爱辉区西南部, 位于小兴安岭西北坡, 是大小兴安岭交错过渡的地带。本区域处于温带大陆性季风气候区, 四季变化明显。春季早霜干旱多风, 夏季温和多雨, 秋季短暂, 冬季干燥寒冷。年平均气温-2 °C, 最低气温-40 °C, 年降水量550–620 mm, 主要集中在夏季。本地区多为低山, 海拔一般为500 m左右, 没有明显的植被垂直分布, 呈现出大小兴安岭植物区交错过渡的特点, 代表林型是以红松为主的针阔混交林, 主要阔叶树包括蒙古栎(*Quercus mongolica*)、白桦(*Betula platyphylla*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、裂叶榆(*Ulmus laciniata*)、色木槭(*Acer pictum* subsp. *mono*)、大青杨(*Populus ussuriensis*)等, 同时还伴生一些寒温性针叶树种, 如红皮云杉(*Picea koraiensis*)、臭冷杉(*Abies nephrolepis*)、鱼鳞云杉(*Picea jezoensis* var. *microsperma*)等 (梁鹏鸿等, 2016)。

本研究于2013年夏季在胜山自然保护区选择阔叶红松林的4个演替或发育阶段, 即软阔叶林、硬阔叶林、阔叶红松近熟林和成熟林。软阔叶林的主要树种为白桦、山杨(*Populus davidiana*), 硬阔叶林的主要树种为蒙古栎、紫椴, 阔叶红松近熟林和成熟林的主要树种包括红松、红皮云杉。需要说明的是, 阔叶红松近熟林和成熟林物种组成接近, 属于同一演替阶段, 只是发育时期不同。为了下文叙述方便, 将这4个演替或发育阶段简称为演替阶段。每个林型设置3块样地, 样地面积为20 m × 50 m。在样地设立时, 记录每个样地的经度、纬度和海拔等基本信息, 在每个样地中进行群落调查, 对样地中胸径大于3 cm的乔木记录物种名, 并测定胸径、树高等指标, 具体操作按方精云等(2009)的调查规范执行。同时, 在各样地进行功能性状、林冠空隙度的测定。林冠空隙会影响光照、热量、水分等在林冠层下的再分配, 是影响群落内部光环境的重要因素。每个样地均匀布设5个点, 通过WinScanopy林冠分析系统拍摄数码照片, 用WinScanopy For Canopy Analysis软件进行分析, 得到林冠空隙度, 具体方法详见Sun等(2017)。各演替阶段样地的林分特征见表1。

表1 黑龙江胜山保护区阔叶红松林各演替阶段样地的林分特征

Table 1 Stand characteristics for plots of different succession stages of broadleaf Korean pine forest in the Shengshan Nature Reserve, Heilongjiang Province of China

演替阶段 Succession stage	平均树高 Mean tree height (m)	平均胸径 Mean DBH (cm)	最大树高 $H_{\max}$ (m)	最大胸径 $DBH_{\max}$ (cm)	林分密度 Stem density (tree·hm <sup>-2</sup> )	林冠空隙度 Gap fraction (%)	胸高断面积 $TBA$ (m <sup>2</sup> ·hm <sup>-2</sup> )
早期 Early stage	13.3	13.2	22.6	29.8	853	32.1	14.8
中期 Middle stage	8.9	11.1	24.3	43.8	1 577	13.1	30.9
中晚期 Mid-late stage	12.0	11.9	28.9	51.8	1 723	15.9	21.4
晚期 Late stage	13.1	16.6	28.6	67.7	1 180	6.6	42.4

$DBH_{\max}$ , maximum diameter at breast height;  $H_{\max}$ , maximum tree height;  $TBA$ , total basal area.

## 1.2 凋落物收集

在每个样地均匀设置5个面积为1 m<sup>2</sup>的收集器, 收集框口距地表大约1 m。凋落物的收集时间为2013–2016年, 连续测定3年。由于胜山冬季大雪封山, 故不收集; 生长季前期凋落物较少, 隔月收集一次; 而生长季后期凋落物较多, 每月收集一次。因此, 凋落物的收集时间为每年的4、6、8、9、10、11月。每次收集的凋落物在65 °C恒温条件下烘至恒质量, 称量得到凋落物的干质量。每块样地5个收集器中的年凋落物总干质量的平均值(换算为kg·hm<sup>-2</sup>), 即为该样地每年的凋落物产量, 并取3年的平均值来反映样地的年凋落物产量。用每个样地3年的凋落物产量的变异系数(CV)的倒数来反映各样地凋落物产量的时间稳定性, 这也是文献中最常用的稳定性指标(Isbell *et al.*, 2009)。

## 1.3 林分因子

为研究林分因子对凋落物产量及其稳定性的影响, 在以往研究基础上, 本研究选择了4个变量, 包括: (1)最大树高( $H_{\max}$ ); (2)最大胸径( $DBH_{\max}$ ); (3)胸高断面积( $TBA$ ); (4)林冠空隙度(gap fraction)。近期研究表明群落中的大树对林分生物量、生产力及其波动都有重要影响, 因此本研究选择最大树高和最大胸径以反映大树的作用(Ali *et al.*, 2019; Xu *et al.*, 2019)。胸高断面积与林分生物量高度相关(Wang *et al.*, 2008), 也可以反映林分内的竞争强度(Zhang & Chen, 2015)。由于林分密度、平均树高和平均胸径与上述几个林分因子共线性较强, 解释力也较低, 所以在最终的多元模型中没有选择这几个因子。

## 1.4 功能性状

为了研究群落水平功能性状对凋落物产量及其稳定性的影响, 本研究选取了各个样地的优势树种对其功能性状进行了测定, 所选优势种的胸高断面积之和占各样地总胸高断面积的85%以上。测定的

功能性状包括: 比叶面积( $SLA$ )、叶片碳含量( $LC$ )和叶片氮含量( $LN$ )。在样地附近, 对每个优势树种随机选取健康成熟、长势均匀的5株平均木, 在树冠外侧的阳面, 剪下10片健康无损、暴露在日光下的叶片。采下的新鲜叶片当天用CanoScan LiDE 100扫描仪扫描叶片, 利用ImageJ软件计算全版叶面积, 之后将叶片在烘箱中70 °C烘干至恒质量, 测定叶片干质量, 用叶面积除以叶干质量获得比叶面积。采用C/N元素分析仪(2400 II CHNS/O Element Analyzer, Perkin-Elmer, Boston, USA)测定样品全C和全N含量。所有性状的取样、测定步骤都按照国际通用技术规范执行(Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013)。

叶功能性状的群落加权平均值可以用来表征群落中优势种性状与生态系统功能的关系(Garnier *et al.*, 2004)。根据各样地物种的相对胸高断面积数据, 使用R软件中“FD”包的“dbfd”函数计算每个样地叶功能性状的群落加权平均值。需要说明的是, 由于非优势种的胸高断面积占比很小, 所以本研究使用优势种性状计算群落加权平均值, 这也是多数研究采用的方法(Garnier *et al.*, 2004; Lasky *et al.*, 2014)。

## 1.5 生物多样性指标

本研究计算了各样地的物种多样性、功能多样性和系统发育多样性来研究生物多样性对凋落物产量及其稳定性的影响。本研究使用物种丰富度和物种均匀度代表样地的物种多样性, 以往研究表明这两个指标对凋落物产量以及其他生态系统功能有显著影响(Guo *et al.*, 2019)。功能多样性是指植物群落中功能性状的范围、分布或分散性(Laliberté & Legendre, 2010), 为了计算功能多样性, 使用R中的“FD”软件包, 计算了每个样地功能性状的Rao二次熵(Rao's Q)。Rao's Q指按相对多度加权的物种间成对距离之和, 表示随机选出的两个物种具有相同性状值的可能性, 即性状的重叠程度, 已被广泛用于

功能多样性研究(Cavanaugh *et al.*, 2014)。为了研究系统发育多样性的潜在影响,本研究基于Zanne等(2014)的进化树,建立了样地所包含的34个物种的带有枝长的系统发育树,并使用Faith的系统发育多样性(PD)指数(Faith, 1992)来量化每个样地乔木的系统发育 $\alpha$ 多样性。系统发育多样性代表了群落中物种的总系统发育分支长度,反映物种间谱系保守的表型和生态分异。系统发育多样性越高,物种的表型差异越大、进化次数越多,它们的生态学差异越大(Cadotte *et al.*, 2009)。

## 1.6 统计分析

综上所述,为了研究生态系统功能的潜在影响因素,本研究采用如下3类变量来解释各样地的凋落物产量及其稳定性: 1)林分因子(演替阶段、最大树高、最大胸径、胸高断面积、林冠空隙度); 2)功能性状(比叶面积、叶片碳含量、叶片氮含量); 3)生物多样性(物种丰富度、物种均匀度、Rao's Q、系统发育多样性)。

采用最小显著性差异(LSD)检验4个演替阶段(早期、中期、中晚期、晚期)的凋落物产量及其稳定性的差异。使用回归分析来检验各变量对于凋落物产量及其稳定性的影响作用。为了确定影响凋落物产量及其稳定性的主要因素,本研究采用了基于贝叶斯信息准则(BIC)的模型选择方法来获得最简约的模型,该方法在保留变量方面比常用的Akaike信息准则(AIC)更为保守(Johnson & Omland, 2004)。在数据预分析中,在多元模型中还考虑了林分因子、功能性状、多样性指数与演替阶段的交互作用,

但结果表明,这些交互项对凋落物产量及其稳定性并没有显著的解释力。这说明,至少在本研究中,上述因素对凋落物产量和稳定性的影响在不同演替阶段之间并没有明显差异(Crawley, 2007)。因此,在最终数据分析中,没有包括这些交互项。

本研究采用R包“hier.part”对留在模型中的各变量进行层次划分分析(Walsh & Nally, 2013),以各变量对模型解释力的贡献百分率来反映变量的相对重要性。为了研究林分因子、功能性状和多样性如何共同作用于凋落物产量及其稳定性,对模型筛选后的3类变量进行变异分离,以反映各类因素的协同作用和独立作用。所有统计分析在R 3.5.1中进行。

## 2 结果

### 2.1 凋落物产量及其稳定性与生物和非生物因素的关系

凋落物产量及其稳定性均在不同演替阶段表现出显著差异。演替早期凋落物产量显著少于其他3个演替阶段,从演替中期至演替晚期凋落物产量无显著差异。凋落物产量的稳定性从演替早期的软阔叶林到演替晚期的红松成熟林显著提高(图1)。

凋落物产量与林分因子中的最大树高、最大胸径、胸高断面积呈显著正相关关系(表2),其中,最大树高是与凋落物产量相关性最高的变量( $R^2 = 0.57$ )。凋落物产量稳定性与各林分因子均呈显著正相关关系,其中与胸高断面积关系最密切( $R^2 = 0.57$ )。凋落物产量及其稳定性均与林冠空隙度显

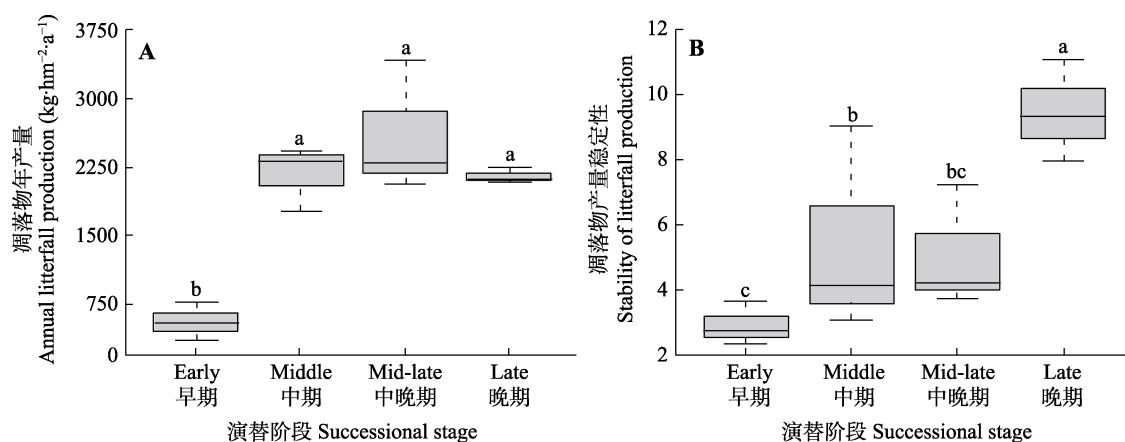


图1 阔叶红松林不同演替阶段凋落物产量及其稳定性的差异。不同小写字母表示在 $p < 0.05$ 水平上差异显著。

Fig. 1 Difference in annual litterfall production and its temporal stability among successional stages of Korean pine forest. Different lowercase letters indicate significant differences at  $p < 0.05$  level.

著负相关,  $R^2$  分别为0.68和0.53。在功能性状变量中, 凋落物产量与叶片碳含量、叶氮含量和比叶面积均没有显著关系, 而凋落物产量稳定性仅与比叶面积有显著负相关关系( $R^2 = 0.54$ )。在多样性变量中, 凋落物产量与物种丰富度( $R^2 = 0.65$ )、物种均匀度( $R^2 = 0.59$ )和功能多样性( $R^2 = 0.45$ )显著正相关, 凋落物产量稳定性仅与物种丰富度( $R^2 = 0.42$ )显著正相关(表2)。

## 2.2 生物和非生物因子对凋落物产量及其稳定性的相对重要性

对基于BIC筛选后的多元模型的层次划分结果

(图2)表明, 对凋落物产量影响较大的变量是最大树高、胸高断面积、林冠空隙度和叶碳含量, 分别占了模型解释力的19.8%、18.4%、16.7%和16.1%, 其余变量的解释力低于15%, 表明林分因子(最大树高、胸高断面积、林冠空隙度)和功能性状(叶碳含量)是影响凋落物产量的主要因素, 同时多样性也有一定影响。对凋落物产量稳定性影响最大的因素是功能多样性, 占了模型解释力的21.2%, 其次是最大胸径(19.2%)、胸高断面积(15.0%)和比叶面积(13.4%), 其余变量的解释率均低于10%, 表明功能多样性、林分因子和功能性状共同影响凋落物的稳定性。

表2 阔叶红松林不同演替阶段凋落物产量及其稳定性与各解释变量的决定系数( $R^2$ )

Table 2 Coefficients of determination ( $R^2$ ) for different factors in explaining annual litterfall production and its temporal stability across successional stages of Korean pine forest

变量 Variable	凋落物产量 Annual litterfall production	凋落物产量稳定性 Stability of litterfall production
林分因子 Stand factor		
最大树高 $H_{\max}$	0.57**	0.39*
最大胸径 $DBH_{\max}$	0.45*	0.55**
胸高断面积 $TBA$	0.43*	0.57**
林冠空隙度 Gap fraction	-0.68***	-0.53**
功能性状 Functional trait		
叶片碳含量 $CWM_{LC}$	-0.26	0.00
叶片氮含量 $CWM_{LN}$	0.05	0.05
比叶面积 $CWM_{SLA}$	-0.11	-0.54**
生物多样性 Biodiversity		
物种丰富度 Richness	0.65**	0.42*
物种均匀度 Evenness	0.59**	0.28
功能多样性 Rao's Q	0.45**	0.16
系统发育多样性 PD	0.32	0.24

“-”表示负相关关系; \*\*\*,  $p < 0.001$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$ 。

“-” denotes negative relationship; \*\*\*,  $p < 0.001$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$ .  $CWM_{LC}$  and  $CWM_{LN}$ , community weighted mean of leaf carbon and nitrogen content, respectively;  $CWM_{SLA}$ , community weighted mean of specific leaf area;  $DBH_{\max}$ , maximum diameter at breast height;  $H_{\max}$ , maximum tree height; PD, phylogenetic diversity; Rao's Q, Rao's quadratic entropy; TBA, total basal area.

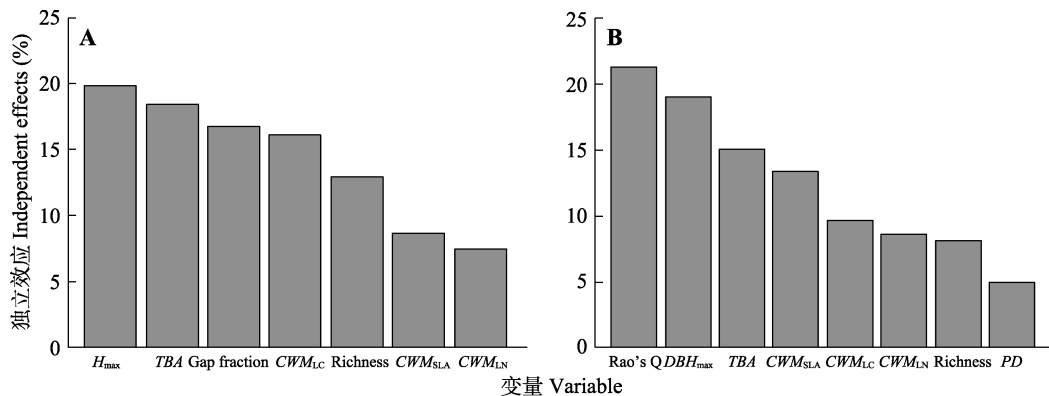


图2 最终多元模型中保留的各变量对于凋落物产量(A)和凋落物产量稳定性(B)的相对重要性的层次划分分析。 $CWM_{LC}$ , 叶片碳含量;  $CWM_{LN}$ , 叶片氮含量;  $CWM_{SLA}$ , 比叶面积;  $DBH_{\max}$ , 最大胸径;  $H_{\max}$ , 最大树高; PD, 系统发育多样性; Rao's Q, Rao二次熵; Richness, 物种丰富度; TBA, 胸高断面积。

Fig. 2 Relative importance of variables retained in the models explaining litterfall production (A) and temporal stability of litterfall (B), as obtained by the hierarchical partitioning analyses.  $CWM_{LC}$  and  $CWM_{LN}$ , community weighted mean of leaf carbon and nitrogen content, respectively;  $CWM_{SLA}$ , community weighted mean of specific leaf area;  $DBH_{\max}$ , maximum diameter at breast height;  $H_{\max}$ , maximum tree height; PD, phylogenetic diversity; Rao's Q, Rao's quadratic entropy; TBA, total basal area.



为进一步反映林分因子、功能性状和多样性如何共同作用,本研究还对BIC筛选后的多元模型进行了变异分离分析(图3)。结果表明林分因子是对凋落物产量影响最大的因素,其总解释力为82.56% ( $a + d + e + g$ ),功能性状的总解释力为68.55% ( $b + d + f + g$ ),多样性的总解释力为64.84% ( $c + e + f + g$ )。林分因子、功能性状均有较强的独立解释力(分别为21.02%和15.36%),而多样性对凋落物产量的独立解释力极弱(0.41%),说明多样性主要是通过与其林分因子和功能性状的协同作用来影响凋落物产量(3种因素之间的协同作用( $g$ ) = 53.8%)。林分因子、功能性状和多样性对凋落物产量稳定性的总解释力分别为59.68%、63.3%和47.67%;不同于凋落物产量的是,生物多样性对稳定性的独立解释力较强(33.12%),明显大于林分因子(21.14%)和功能性状(16.79%)的独立解释力。这3种因素对稳定性同样存在很强的协同作用,说明多样性除了自身的独立影响,还通过和林分因子、性状的相互影响对生态系统稳定性产生重要作用。

### 3 讨论

#### 3.1 不同演替阶段凋落物产量及其稳定性的变化

有研究认为凋落物产量沿演替序列增加(Zhou *et al.*, 2007),也有学者发现凋落物产量在不同演替阶段无显著差异(Huang *et al.*, 2017)。一般而言,在

林分发育直至林冠郁闭之前每年的凋落物产量会迅速增加,然后在相当长的一段时间内保持相对稳定(Albrektson, 1988),本研究的结果与之一致。胜山自然保护区演替早期的林分密度、树木个体都较小,林冠未达到郁闭导致其生产力有限,所以凋落物产量显著低于其他演替阶段,从演替中期至演替晚期林分高度郁闭(表1),群落可捕获的光能大致相同,使得3个演替阶段凋落物产量无显著差异。

群落在演替过程中逐渐趋于复杂化与多样化,生态系统稳定性会随着时间的推移而逐渐增加,通常顶级群落是区域内最稳定的群落(Anderson, 2007)。本研究中凋落物产量稳定性从演替早期到演替晚期显著提高,与经典的演替理论一致。演替早期的软阔叶林树种主要为白桦等先锋树种,其物种组成单一且群落结构简单,易受外部环境波动的影响;随着演替的进行,红松逐渐成为群落的建群种,物种渐趋丰富,群落的垂直和水平结构也更加复杂。本研究中 $DBH_{max}$ 、 $TBA$ 均随演替显著提高(表1),统计分析表明上述因子对凋落物产量稳定性有明显的促进作用(见下文),这也为生态系统稳定性随演替阶段的变化提供了依据。此外,本研究对凋落物稳定性的研究结果,也得到了树木年轮研究的支持。如梁鹏鸿等(2016)在胜山保护区对红松林不同演替阶段的研究表明,在过去几十年间的气候变化中,树木生长的波动和变异性从演替早期到晚期显

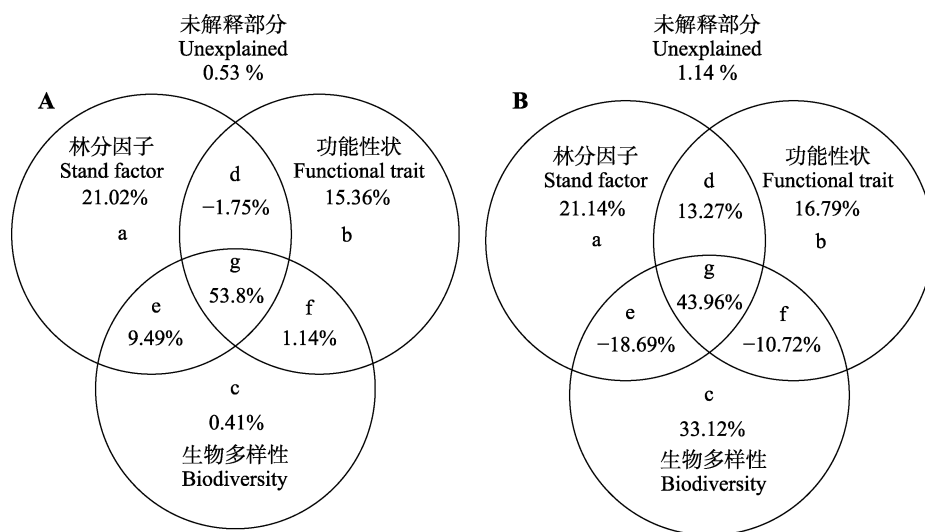


图3 最终多元模型中保留的林分因子、功能性状和生物多样性变量对凋落物产量(A)和凋落物产量稳定性(B)影响的变异分离图。a, b, c, 3种因素各自的独立作用; d, e, f, 两因素之间的协同作用; g, 3种因素之间的协同作用。

Fig. 3 Variance partitioning for the effects of stand factors, functional traits and biodiversity factors retained in the models on litterfall production (A) and temporal stability of litterfall (B). a, b, c, the independent effects by each of the three factors; d, e, f, the joint effects between two factors; g, the joint effect among three factors.

著下降。这些结果都说明, 演替晚期的森林具有较高的抵御环境波动的稳定性。

### 3.2 多样性对凋落物产量及其稳定性的影响

多年来的研究一般认为, 物种丰富的植物群落可支持较高的生物量和生产力, 并使群落的组成和功能在长期的动态变化中维持较高的稳定性。尽管多数研究认为多样性与生产力之间为正相关关系(Cavanaugh *et al.*, 2014; Liang *et al.*, 2016), 但也有部分研究结果发现两者之间为负相关关系或不相关(Finegan *et al.*, 2015)。在本研究中3个生物多样性指标与凋落物产量均有显著的正相关关系(表2), 其中物种多样性增加了物种数量和物种多度分布的均匀程度; 功能多样性使不同物种能够更有效地利用功能生态位、从而获取更多的资源(Harpole & Tilman, 2007); 而系统发育多样性增加了物种间进化关系和功能上的差异(Cadotte *et al.*, 2009)。多样性高的群落可以通过更有效地利用光照、养分和水等资源来提高生态系统生产力, 从而提高凋落物产量。不过, 通过消除协同变化的因子的影响, 本研究发现多样性在林分因子、功能性状之外对凋落物产量的独立作用很微弱(图3), 这说明多样性主要是通过与其他因素的共同作用来影响凋落物产量(Wu *et al.*, 2015; Ouyang *et al.*, 2019)。

不少研究发现生物多样性可提高生态系统稳定性(Caldeira *et al.*, 2005), 但也有研究认为二者没有显著相关关系(Zhang & Zhang, 2006)。本研究发现虽然物种丰富度与凋落物稳定性的相关性较高(表2), 但在考虑了其他生物和非生物因子共同作用时(图2), 功能多样性更能体现生物多样性对稳定性的作用(Mazzochini *et al.*, 2019)。相对于物种和系统发育多样性, 功能多样性可以更好地反应生态系统的功能冗余度和生态位重叠(Tilman *et al.*, 1997)。当一个生态系统中有多个具有相似生态位的物种时, 可能会产生功能冗余, 但是当环境变化而使某个物种丧失或衰退时, 这种功能冗余会使其生态位被另一个物种所补偿, 从而起到增强生态系统生产力稳定性的作用(Cleland, 2011), 即功能多样性可以通过物种间生活史策略的互补提高群落的稳定性(Mori *et al.*, 2013)。物种和系统发育多样性也进入了凋落物产量稳定性的模型, 不过影响较弱(图2)。物种丰富度的解释力可能反映了物种间生长发育的不同步性对生态系统稳定性的影响(Loreau & de Mazancourt,

2013; Morin *et al.*, 2014), 系统发育多样性的解释力则可能体现了物种间进化上的差异导致的资源获取、储存和利用等策略的不同(Souza *et al.*, 2016), 从而提高了生态系统稳定性。综上, 本研究的结果表明, 物种、功能和系统发育多样性共同影响凋落物产量稳定性, 其中功能多样性可能起着最主要的作用。此外, 变异分离分析表明, 多样性还可通过和林分因子、性状的协同作用影响稳定性, 也支持多样性较高的演替后期林分具有较高的稳定性。

### 3.3 林分因子的作用

林分因子在早期BEF研究中未得到足够重视, 但近年越来越多的研究认为, 林分因子对生物量、生产力的作用可能大于多样性(Fotis *et al.*, 2018; Ali *et al.*, 2019; Ouyang *et al.*, 2019)。本研究的结果也表明, 林分因子对凋落物产量及其稳定性均有重要影响(图2)。其中, 最大树高对凋落物产量影响最大, 这与近期研究发现大树对林分生产力有决定性影响的结果一致(Ali *et al.*, 2019; Xu *et al.*, 2019)。大树往往在群落中更具竞争力, 它们可以达到较高的树冠高度并具有更高的光利用率(King *et al.*, 2006), 因此大树可以显著提高森林的生产力(Xu *et al.*, 2019)。森林生产力是决定凋落量多少的关键因素, 生产力较低的林分凋落量自然较低。最大树高、胸高断面积都和林分生物量有密切的关系, 常被用作生物量的替代指标(Wang *et al.*, 2008)。因此, 本研究中二者对凋落物产量的重要影响(图2)也支持植被数量假说, 即生态系统过程的速率(如生产力、凋落物产量)主要决定于林分生物量(Lohbeck *et al.*, 2015)。此外, 林冠空隙度较低的群落可能具有更复杂的多层冠层结构, 不仅可更充分利用垂直生态位, 还为光合作用提供了更广泛的吸收光谱(Atkins *et al.*, 2018), 因此可更有效地利用光能来提高生产力。

以往关于生态系统稳定性的研究多探讨其与多样性的关系(Cleland, 2011; Mori *et al.*, 2013), 而很少考虑林分因子。本研究的结果表明, 最大胸径、TBA等林分因子对凋落物产量稳定性的影响仅次于功能多样性(图2), 并通过与多样性、性状的协同作用影响稳定性(图3)。大直径的树木通常具有更高的树高和更大的冠幅, 能够调节林分水平叶面积、可利用水资源和小气候(Martin *et al.*, 2001)。Needham等(2016)的研究表明, 大树较多的森林具有较高的结构异质性, 这样的森林在应对环境波动时能更好



地维持生态系统功能。Xu等(2019)对东北地区纬度梯度上不同类型森林的研究表明,大树占据了绝大多数林分生物量和生产力,因此林分生产力的稳定性主要决定于大树。这些结果都说明,除了多样性之外,林分因子(尤其是大树),也是影响森林生产力稳定的重要因素。

### 3.4 功能性状的影响

本研究发现叶片碳含量对凋落物产量的影响较为明显(图2),碳是构成植物叶片干物质含量的主要元素,当植物将较多的碳用于叶片维持和防御结构上的投资时会相应减少在光合上的投资,使植物生长变慢(He *et al.*, 2006)。本研究中叶片碳含量与凋落物产量的负相关性也支持这一点。以往研究多认为SLA、LN对生产力有显著影响(Niinemets *et al.*, 2002),但本研究中,二者对凋落物产量的解释力明显低于LC。这可能说明影响凋落物产量和生长的性状存在一定差异,因为凋落物产量只是林分生产力的一部分,还涉及到功能性状如何影响资源分配等问题。比如,在树叶凋落之前植物会通过将部分养分从叶中转运回体内储存,来减弱植物对环境养分供应的依赖(Aerts & Chapin III, 1999)。功能性状如何影响类似这样的资源分配过程,还有待进一步研究。

本研究结果表明凋落物产量稳定性与SLA显著负相关(表2)。叶片的功能性状对气候比较敏感,反映了植物对环境的高度适应能力和在复杂生境下的自我调控能力(Scoffoni *et al.*, 2011),叶片大小随着年平均气温及年降水量的降低而减小(Peppe *et al.*, 2011)。叶面积可显著影响植物的生长速度(Souza *et al.*, 2016),具有较低SLA的物种的生长策略为保守型,其表现为生长速度较慢,但更能适应环境变化且具有更高的稳定性。比如,低SLA的物种增加了在木质素等结构物质上的投资(Poorter & De Jong, 1999),并产生具有较小细胞和较厚细胞壁的叶片,从而降低细胞弹性并减少叶片水势(Klein, 2014),使它们在干旱时期蒸腾的水分更少(Sterck *et al.*, 2011),从而在外部环境变化时更好地保持水分平衡,进而影响凋落物产量的稳定性。此外,本研究结果表明,群落水平的功能性状对凋落物产量及其稳定性都有重要影响(图2, 图3),这也支持质量比假说(Grime, 1998),说明除了多样性和林分因子,优势种的功能性状对群落生产力及生态系统的稳定性也有重要影响。

以往对凋落物产量的研究,大多没有探讨凋落物稳定性的影响因素,也很少系统研究多样性、林分因子及功能性状的相对影响大小(见引言)。本研究通过3年连续监测不同演替(发育)阶段的凋落物产量,揭示了凋落物产量及其稳定性的影响因素存在明显差异。但需要说明的是,本研究的结果仍存在不确定性。由于连续3年监测凋落物生产工作量很大,本研究中每个演替阶段的3个重复样地设置并非使用区组设置,尚难以完全避免立地条件对不同处理的可能干扰。立地条件会显著影响林分因子、多样性、功能性状,因此本研究通过分析这些指标对凋落物的影响,已经在很大程度上把立地条件的影响反映进来。即便如此,仍然存在一定的不确定性。同时,以3年的数据计算稳定性,可能时间长度尚不足以很精确地反映凋落物的时间稳定性。由于这些不确定性,本研究的结果还有待于在今后的工作中进一步进行验证。但本研究的初步结果足以说明,同时研究生态系统功能及其稳定性,对于理解林分因子、多样性、性状对森林生态系统的影响机制,是一种有效的研究途径。

## 4 结论

本研究的结果表明,多样性对凋落物产量及其稳定性均有明显的促进作用,但对于凋落物产量,多样性主要与林分因子和功能性状(叶碳含量)协同作用,且林分因子和性状的影响大于多样性;相反,对于凋落物稳定性,多样性(主要是功能多样性)不仅作用最强,而且有着独立于林分因子和性状的显著影响。这些结果说明,森林的恢复演替,不仅能提高森林生产力,还可有效提高生态系统稳定性,因此,保护原始林及促进森林恢复演替是提高森林生产力和生态系统稳定性的有效手段。在促进森林恢复演替时,不仅需调整林分和树种结构以提高森林生产力,还需研究如何提高功能多样性以提高林分生产力在气候变化下的稳定性。

## 参考文献

- Aerts R, Chapin III FS (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1-67.
- Albrektson A (1988). Needle litterfall in stands of *Pinus sylvestris* L. in Sweden, in relation to site quality, stand age and latitude. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 3,

- 333-342.
- Ali A, Lin SL, He JK, Kong FM, Yu JH, Jiang HS (2019). Big-sized trees overrule remaining trees' attributes and species richness as determinants of aboveground biomass in tropical forests. *Global Change Biology*, 25, 2810-2824.
- Anderson KJ (2007). Temporal patterns in rates of community change during succession. *The American Naturalist*, 169, 780-793.
- Atkins JW, Fahey RT, Hardiman BS, Gough CM (2018). Forest canopy structural complexity and light absorption relationships at the subcontinental scale. *Journal of Geophysical Research*, 123, 1387-1405.
- 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. DOI: 10.1371/journal.pone.0005695.
- Caldeira MC, Hector A, Loreau M, Pereira JS (2005). Species richness, temporal variability and resistance of biomass production in a Mediterranean grassland. *Oikos*, 110, 115-123.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA, Kinzig AP, Daily GC, Loreau M, Grace JB, Larigauderie A, Srivastava DS, Naeem S (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59-67.
- Cavanaugh KC, Gosnell JS, Davis SL, 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 and Biogeography*, 23, 563-573.
- Clark DA, Brown S, Kicklighter DW, Chambers JQ, Thomlinson JR, Ni J (2001). Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications*, 11, 356-370.
- Cleland EE (2011). Biodiversity and ecosystem stability. *Nature Education Knowledge*, 3, 10-14.
- Crawley MJ (2007). *The R Book*. Wiley, Hoboken, USA.
- Faith DP (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1-10.
- Fang JY, Wang XP, Shen ZH, Tang ZY, He JS, Yu D, Jiang Y, Wang ZH, Zheng CY, Zhu JL, Guo ZD (2009). Methods and protocols for plant community inventory. *Biodiversity Science*, 17, 533-548. [方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪 (2009). 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. 生物多样性, 17, 533-548.]
- Finegan B, Peña-Claros M, de Oliveira A, Ascarrunz N, Bret-Harte MS, Carreño-Rocabado G, Casanoves F, Díaz S, Eguiguren Velepucha P, Fernandez F, Licona JC, Lorenzo L, Salgado Negret B, Vaz M, Poorter L, Canham C (2015). Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology*, 103, 191-201.
- Forrester DI (2014). The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: from pattern to process. *Forest Ecology and Management*, 312, 282-292.
- Fotis AT, Murphy SJ, Ricart RD, Krishnadas M, Whitacre J, Wenzel JW, Queenborough SA, Comita LS (2018). Above-ground biomass is driven by mass-ratio effects and stand structural attributes in a temperate deciduous forest. *Journal of Ecology*, 106, 561-570.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630-2637.
- Grime JP (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902-910.
- Guo Y, Chen HYH, Mallik AU, Wang B, Li D, Xiang W, Li X (2019). Predominance of abiotic drivers in the relationship between species diversity and litterfall production in a tropical karst seasonal rainforest. *Forest Ecology and Management*, 449, 117452. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.117452.
- Harpole WS, Tilman D (2007). Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*, 446, 791-793.
- He JS, Fang J, Wang Z, Guo D, Flynn DFB, Geng Z (2006). Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*, 149, 115-122.
- Huang Y, Ma Y, Zhao K, Niklaus PA, Schmid B, He JS (2017). Positive effects of tree species diversity on litterfall quantity and quality along a secondary successional chronosequence in a subtropical forest. *Journal of Plant Ecology*, 10, 28-35.
- Isbell FI, Polley HW, Wilsey BJ (2009). Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: patterns and processes. *Ecology Letters*, 12, 443-451.
- Jia BR, Zhou GS, Liu YZ, Jiang YL (2016). Spatial pattern and environmental controls of annual litterfall production in natural forest ecosystems in China. *Scientia Sinica Vitae*, 46, 1304-1311. [贾丙瑞, 周广胜, 刘永志, 蒋延玲 (2016). 中国天然林凋落物量的空间分布及其影响因子分析. 中国科学: 生命科学, 46, 1304-1311.]
- Johnson JB, Omland KS (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 101-108.
- King DA, Davies SJ, Noor NSM (2006). Growth and mortality are related to adult tree size in a Malaysian mixed dipterocarp forest. *Forest Ecology and Management*, 223, 152-158.

- Klein D, Humpenöder F, Bauer N, Dietrich JP, Popp A, Bodirsky BL, Bonsch M, Lotze-Campen H (2014). The global economic long-term potential of modern biomass in a climate-constrained world. *Environmental Research Letters*, 9, 074017. DOI: 10.1088/1748-9326/9/7/074017.
- Laliberté E, Legendre P (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299-305.
- 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.
- Letcher SG, Chazdon RL (2009). Rapid recovery of biomass, species richness, and species composition in a forest chronosequence in northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 41, 608-617.
- 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, *et al.* (2016). Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354, aaf8957. DOI: 10.1126/science.aaf8957.
- Liang PH, Wang XP, WU YL, Xu K, Wu P, Guo X (2016). Growth responses of broad-leaf and Korean pine mixed forests at different successional stages to climate change in the Shengshan Nature Reserve of Heilongjiang Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 425-435. [梁鹏鸿, 王襄平, 吴玉莲, 徐凯, 吴鹏, 郭鑫 (2016). 黑龙江胜山保护区阔叶红松林不同演替阶段径向生长与气候变化的关系. 植物生态学报, 40, 425-435.]
- Lohbeck M, Poorter L, Martínez-Ramos M, Bongers F (2015). Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology*, 96, 1242-1252.
- Loreau M, de Mazancourt C (2013). Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 16, 106-115.
- Martin TA, Brown KJ, Kučera J, Meinzer FC, Sprugel DG, Hinckley TM (2001). Control of transpiration in a 220-year-old *Abies amabilis* forest. *Forest Ecology and Management*, 152, 211-224.
- Mazzochini GG, Fonseca CR, Costa GC, Santos RM, Oliveira-Filho AT, Ganade G (2019). Plant phylogenetic diversity stabilizes large scale ecosystem productivity. *Global Ecology and Biogeography*, 28, 1430-1439.
- Mori AS, Furukawa T, Sasaki T (2013). Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews*, 88, 349-364.
- Morin X, Fahse L, de Mazancourt C, Scherer-Lorenzen M, Bugmann H (2014). Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. *Ecology Letters*, 17, 1526-1535.
- Naeem S, Li S (1997). Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 390, 507-509.
- Needham J, Merow C, Butt N, Malhi Y, Marthews TR, Morecroft M, McMahon SM (2016). Forest community response to invasive pathogens: the case of ash dieback in a British woodland. *Journal of Ecology*, 104, 315-330.
- Niinemets Ü, Hauff K, Bertin N, Tenhunen JD, Steinbrecher R, Seufert G (2002). Monoterpene emissions in relation to foliar photosynthetic and structural variables in Mediterranean evergreen *Quercus* species. *New Phytologist*, 153, 243-256.
- Ouyang S, Xiang W, Wang XP, Xiao W, Chen L, Li S, Sun H, Deng X, Forrester DI, Zeng L, Lei P, Lei X, Gou X, Peng C (2019). Effects of stand age, richness and density on productivity in subtropical forests in China. *Journal of Ecology*, 107, 2266-2277.
- Peppe DJ, Royer DL, Cariglino B, Oliver SY, Newman S, Leight E, Enikolopov G, Fernandez-Burgos M, Herrera F, Adams JM, Correa E, Currano ED, Erickson JM, Hinojosa LF, Hoganson JW, *et al.* (2011). Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, 190, 724-739.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, *et al.* (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167-234.
- Piao S, Fang J, Zhou L, Ciais P, Zhu B (2006). Variations in satellite-derived phenology in China's temperate vegetation. *Global Change Biology*, 12, 672-685.
- Poorter H, De Jong R (1999). A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist*, 143, 163-176.
- Scoffoni C, Rawls M, McKown A, Cochard H, Sack L (2011). Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiology*, 156, 832-843.
- Souza MC, Rossatto DR, Cook GD, Fujinuma R, Menzies NW, Morellato LPC, Habermann G (2016). Mineral nutrition and specific leaf area of plants under contrasting long-term fire frequencies: a case study in a mesic savanna in Australia. *Trees*, 30, 329-335.
- Sterck F, Markesteijn L, Schieving F, Poorter L (2011). Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 20627-20632.
- Sun H, Wang XP, Wu P, Han W, Xu K, Liang PH, Liu C, Yin

- WL, Xia XL (2017). What causes greater deviations from predictions of metabolic scaling theory in earlier successional forests? *Forest Ecology and Management*, 405, 101-111.
- Tilman D (2000). Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, 405, 208-211.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300-1302.
- Vogt KA, Grier CC, Vogt DJ (1986). Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research*, 15, 303-377.
- Walsh C, Nally RM (2013). hier.part: Hierarchical partitioning. [2021-04-06]. <https://cran.rproject.org/web/packages/hier.part/index.html>.
- Wan SQ, Norby RJ, Ledford J, Weltzin JF (2007). Responses of soil respiration to elevated CO<sub>2</sub>, air warming, and changing soil water availability in a model old-field grassland. *Global Change Biology*, 13, 2411-2424.
- Wang XP, Fang JY, Zhu B (2008). Forest biomass and root-shoot allocation in northeast China. *Forest Ecology and Management*, 255, 4007-4020.
- Wen XS, Chen BH, Zhang SB, Xu K, Ye XY, Ni WJ, Wang XP (2019). Relationships of radial growth with climate change in larch plantations of different stand ages and species. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 27-36. [温晓示, 陈彬杭, 张树斌, 徐凯, 叶新宇, 倪伟杰, 王襄平 (2019). 不同林龄、树种落叶松人工林径向生长与气候变化的关系. *植物生态学报*, 43, 27-36.]
- 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.
- Xu K, Wang XP, Liang PH, Wu YL, An HL, Sun H, Wu P, Wu X, Li QY, Guo X, Wen XS, Han W, Liu C, Fan DY (2019). A new tree-ring sampling method to estimate forest productivity and its temporal variation accurately in natural forests. *Forest Ecology and Management*, 433, 217-227.
- Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, Fitzjohn RG, McGlenn DJ, O'Meara BC, Moles AT, Reich PB, Royer DL, Soltis DE, Stevens PF, Westoby M, Wright IJ, et al. (2014). Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89-92.
- Zhang QG, Zhang DY (2006). Species richness destabilizes ecosystem functioning in experimental aquatic microcosms. *Oikos*, 112, 218-226.
- Zhang XP, Wang XP, Zhu B, Zong ZJ, Peng CH, Fang JY (2008). Litter fall production in relation to environmental factors in northeast China's forests. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 32, 1031-1040. [张新平, 王襄平, 朱彪, 宗占江, 彭长辉, 方精云 (2008). 我国东北主要森林类型的凋落物产量及其影响因素. *植物生态学报*, 32, 1031-1040.]
- Zhang Y, Chen HYH (2015). Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass. *Journal of Ecology*, 103, 1245-1252.
- Zheng LT, Chen HYH, Yan ER (2019). Tree species diversity promotes litterfall productivity through crown complementarity in subtropical forests. *Journal of Ecology*, 107, 1852-1861.
- Zhou GY, Guan LL, Wei XH, Zhang DQ, Zhang QM, Yan JH, Wen DZ, Liu JX, Liu SG, Huang ZL, Kong GH, Mo JM, Yu QF (2007). Litterfall production along successional and altitudinal gradients of subtropical monsoon evergreen broadleaved forests in Guangdong, China. *Plant Ecology*, 188, 77-89.

责任编辑: 王传宽 编辑: 赵航