

温带针阔混交林生物量稳定性影响机制

于水今 王娟* 张春雨 赵秀海

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

摘要 森林生态系统通过响应环境波动和干扰而产生时间变化, 对其稳定性机制的研究有利于生态系统服务。温带针阔混交林是全球森林生态系统的重要组成部分, 该研究致力于探索超产效应、林分结构、物种异步性及优势物种稳定性对温带天然针阔混交林群落稳定性的影响, 以明确主要影响机制。该研究分别设定物种丰富度、胸径变异系数、物种异步性和优势物种稳定性为解释变量, 群落生物量稳定性、生物量平均值和生物量标准差为响应变量, 构建3个结构方程模型, 比较各变量间直接与间接效应的相对大小。主要结果为: (1)结构方程模型提供了良好的拟合效果, 并占群落生物量稳定性变化的40.6%; (2)物种丰富度与生物量平均值、生物量标准差均呈显著负相关关系, 路径系数分别为-0.103和-0.061; (3)胸径变异系数与群落生物量稳定性及生物量平均值均呈显著负相关关系, 路径系数分别为-0.123和-0.097; (4)物种异步性与群落生物量稳定性、生物量平均值、生物量标准差均呈显著正相关关系, 路径系数分别为0.055、0.085和0.055; (5)优势物种稳定性与群落生物量稳定性和生物量平均值呈显著正相关关系, 路径系数分别为0.623和0.085, 与生物量标准差间显著负相关, 路径系数为-0.608。研究结果表明尽管林分结构和物种异步性对温带针阔混交林群落生物量稳定性均有显著影响, 但优势物种稳定性是最主要的直接影响因素。

关键词 群落生物量稳定性; 超产效应; 林分结构; 物种异步性; 优势物种稳定性

于水今, 王娟, 张春雨, 赵秀海 (2022). 温带针阔混交林生物量稳定性影响机制. 植物生态学报, 46, 632-641. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0282

Impact and mechanism of maintaining biomass stability in a temperate coniferous and broadleaved mixed forest

YU Shui-Jin, WANG Juan*, ZHANG Chun-Yu, and ZHAO Xiu-Hai

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

Abstract

Aims Forest ecosystem changes with time in response to environmental fluctuations and disturbances, and the research on its stability and influence mechanism is conducive to maintaining ecosystem services. The temperate coniferous and broadleaved mixed forest is an important component of the global forest ecosystem. Therefore, we aimed to investigate the influence of overyielding, stand structure, species asynchrony and dominant species stability on the community stability of a temperate natural coniferous and broadleaved mixed forest and to clarify its main influence mechanism.

Methods In this study, species richness, coefficient of variation of diameter at breast height (DBH), species asynchrony, and dominant species stability were used as independent variables, and community biomass stability, mean biomass and standard deviation of biomass were set as dependent variables, respectively. In this case, three structural equation models were constructed to quantify the relative size of the direct and indirect effects among all variables.

Important findings (1) The structural equation model provides a good fit for the data and accounts for 40.6% of the community biomass stability changes. (2) Species richness was significantly negatively correlated with mean biomass and standard deviation of biomass, with the path coefficients -0.103 and -0.061, respectively. (3) The coefficient of variation of DBH was significantly negatively correlated with the community biomass stability and mean biomass, and the path coefficients were -0.123 and -0.097, respectively. (4) Species asynchrony was significantly positively correlated with the community biomass stability, mean biomass and standard deviation of biomass, and the path coefficients were 0.055, 0.085 and 0.055, respectively. (5) Dominant species stability was

收稿日期Received: 2021-08-04 接受日期Accepted: 2021-12-29

基金项目: 国家自然科学基金(31971650)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31971650).

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

significantly positively correlated with the community biomass stability and mean biomass, with the path coefficients 0.623 and 0.085, respectively. And it has a significant negative correlation with the standard deviation of biomass, with the path coefficient -0.68 . The results showed that although species asynchrony and stand structure both have significant effects on the community's biomass stability in the temperate coniferous and broadleaved mixed forest, but the dominant species stability is the main factor that directly affects the community biomass stability.

Key words community biomass stability; overyielding; stand structure; species asynchrony; dominant species stability

Yu SJ, Wang J, Zhang CY, Zhao XH (2022). Impact and mechanism of maintaining biomass stability in a temperate coniferous and broadleaved mixed forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 632-641. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0282

随着全球气候变化的加剧, 维持生态系统稳定性至关重要, 那么了解维持不同群落稳定性的机制则十分必要。目前已被提出的稳定性机制包括物种多样性、林分结构多样性、优势物种稳定性以及一些非生物因素影响等。

超产效应和物种异步性是建议用来解释物种多样性对生态系统过程时间稳定性的两个主要机制(Hector *et al.*, 2010)。超产效应指的是物种丰富度通过物种之间的功能互补或选择更具生产力的物种来增加群落生物量(Thibaut & Connolly, 2013), 通过增加生物量平均值(μ)多于增加生物量标准差(σ)来增加生态系统稳定性(Hector *et al.*, 2010)。物种异步性是物种间对波动环境的异步动态, 是生态位分化的结果(Loreau & de Mazancourt, 2008), 最近, 一些研究还表明, 物种对波动环境的异步反应驱动了物种多样性的稳定, 这些反应的种内变异引起了物种多样性的稳定(Aussenac *et al.*, 2017)。一个相反的观点是, 优势物种, 而非物种多样性, 会提高群落的稳定性, 正如Grime (1998)的质量比假说所预测的那样。该假说认为, 包括稳定性在内的生态系统功能在短期内很大程度上受优势物种控制, 而次优势物种和稀有物种等次要植被成分可能通过影响优势物种的补充来调节长期稳定性(Grime, 1998), 一些研究(Sasaki & Lauenroth, 2011)支持了该假说。

以往对草地的研究表明, 物种丰富度、系统发育多样性、物种异步性、优势物种稳定性和环境变化对群落时间稳定性有显著影响(Hillebrand *et al.*, 2008; Xu *et al.*, 2015; Duffy *et al.*, 2017; Huang *et al.*, 2018; Aussenac *et al.*, 2019)。森林生态系统不仅为大量的物种提供了主要栖息地, 而且为人类社会提供各种生态系统服务(Isbell, 2017; Ferreira *et al.*, 2018)。生态系统过程通过响应环境波动和干扰而产生时间变化(García-Palacios *et al.*, 2018; Wayne

Polley & Wilsey, 2018)。在这种情况下, 研究维持森林生态系统稳定性的机制有利于维持生态系统服务和应对全球变化(Millar & Stephenson, 2015; Wayne Polley & Wilsey, 2018)。

然而, 很少有研究致力于了解这些决定因素实际上如何有助于森林群落稳定, 鉴于群落组成的变化在森林中发生得非常缓慢, 很可能在更大范围内影响群落的时间稳定性。有证据表明物种多样性增强了森林稳定性和生态系统的运作与服务(Hautier *et al.*, 2014; Yuan *et al.*, 2018), 物种多样性对稳定性的影响已有广泛报道, 而结构多样性的研究相对较少(Soares *et al.*, 2016; Forrester, 2019)。结构多样性的度量, 如基尼系数(Weiner & Solbrig, 1984), 胸径的标准差和变异系数(Soares *et al.*, 2016; Schnabel *et al.*, 2019)已被发现能够影响森林生产力(Zhang & Chen, 2015)。此外, 物种异步性和优势物种稳定性对森林群落稳定性影响的研究还相对较少。

因此, 本研究致力于探索超产效应、林分结构、物种异步性及优势物种稳定性对森林群落稳定性的影响, 以明确维持温带天然针阔混交林中群落稳定性的主要机制。其中森林群落稳定性大多指生产力时间稳定性, 但由于有限的森林资源调查数据, 我们使用地上生物量的时间稳定性代替(以下简称群落生物量稳定性), 构建3个结构方程模型, 解释变量为超产效应(用物种丰富度来量化)、林分结构(用胸径变异系数来量化)、物种异步性和优势物种稳定性, 响应变量分别为群落生物量稳定性、 μ 和 σ , 以比较各变量间直接与间接效应的相对大小。

1 材料和方法

1.1 研究地点与数据集

研究地点为吉林省蛟河林业实验区管理局, 位于蛟河市前进乡境内。该区域属于受季风影响的温

带大陆性山地气候, 年平均气温3.8 °C; 月平均气温最低在1月份(-18.6 °C), 最高气温在7月份(21.7 °C); 年降水量695.9 mm。土壤类型属于典型的山地暗棕色森林土, 土层深度在10–20 cm。研究区域由两个大样地组成: 第一个样地面积为21.12 hm² (320 m × 660 m), 位于43.96°–43.97° N, 127.71°–127.72° E, 该样地在2009年夏季进行初次植被调查, 并于2014和2019年夏季进行复测; 第二个样地面积为33.00 hm² (500 m × 660 m), 位于43.96°–43.97° N, 127.7° E, 该样地在2010年夏季进行初次植被调查, 并于2015和2020年夏季进行复测。由于地理空间上比较接近, 两个样地具有类似的物种组成和环境条件, 并且都处于群落演替的中后期阶段(Wang *et al.*, 2016)。植被类型为原始阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林受到采伐干扰后形成的针阔混交林, 最后一次采伐树木活动是在50多年前进行的, 对实验样地中所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物都进行了标记和测量, 并确定了物种(Zhang *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2016)。

为了探究超产效应、物种异步性和优势物种稳定性3种机制对群落生物量稳定性的影响, 我们在排除异常值后使用了样地中所有样方(20 m × 20 m)的数据来计算各项指标。

1.2 群落生物量稳定性

鉴于DBH < 1 cm的植株对林分生物量贡献极低, 研究对象为DBH ≥ 1 cm的乔木和大灌木。样地中共调查到116 611株个体, 隶属于23科38属72种。每个样方中的平均物种数为11 (范围为5–18)。

树木的地上生物量利用以DBH为自变量的异速方程进行估算(He *et al.*, 2018), 不同物种的异速方程见附录I。每个样方的总生物量为样方内所有个体(包括随后死亡的个体)的生物量之和。完成首次样地植被调查之后, 每隔5年复测一次, 目前共完成了3次样地调查。3次调查的林分平均生物量分别为150.76、167.30、176.88 t·hm⁻²。使用这3次 μ 与 σ 的比值计算每个样方的群落生物量稳定性(Jucker *et al.*, 2014; Wang & Loreau, 2016)。

$$\text{群落生物量稳定性} = \frac{\mu}{\sigma} \quad (1)$$

1.3 优势物种稳定性

优势物种稳定性使用生物量时间稳定性量化。

将树种按照地上生物量总和由高到低进行排序, 前6名分别为五角枫(*Acer pictum* subsp. *mono*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、红松、紫椴(*Tilia amurensis*)和蒙古栎(*Quercus mongolica*), 其生物量占比分别为16.23%、14.60%、13.38%、10.51%、8.70%和7.70%, 总和超过70%, 故将这6个树种作为优势物种。每个样方的优势物种生物量为样方内所有优势物种个体(包括随后死亡的个体)的生物量之和。使用该优势物种3次测量的生物量平均值(μ_d)与标准差(σ_d)比值计算每个样方的优势树种稳定性。

$$\text{优势物种稳定性} = \frac{\mu_d}{\sigma_d} \quad (2)$$

1.4 超产效应与物种异步性

超产效应是物种多样性作用机制之一, 主要通过物种丰富度对群落生物量稳定性产生影响, 因此用物种丰富度(样方中的物种数量)来量化超产效应。同时我们还计算了Faith系统发育多样性指数以增加解释性, 该指数基于物种的进化距离来量化生物多样性, 用特定面积样方中物种的分支长度总和表征。我们首先利用R软件的“phytools”包以及S.PhyloMaker函数构建包含样地中所有物种的系统发育树, 再利用“picante”包计算物种分支长度总和。

物种异步性是物种间对波动环境条件的异步动态, 使用公式(3)计算每个样方的物种异步性(Loreau & de Mazancourt, 2013)。

$$\text{物种异步性} = 1 - \frac{\sigma^2}{\left(\sum_{i=1}^S \sigma_i\right)^2} \quad (3)$$

式中, σ 为样方内总生物量的标准差, S 为样方内总物种数, σ_i 为第*i*个物种的生物量标准差。

1.5 林分结构多样性指标

林分结构多样性主要由胸径多样性来量化。我们使用Schnabel等(2019)建议的方法, 计算了3个林分结构多样性指标: 胸径标准差(公式(4)), 胸径变异系数(公式(5))和胸径基尼系数(公式(6))。另使用每hm²的胸高断面面积(m²·hm⁻²)来量化林分密度以代表树木在森林中的分布, 因天然林中树木大小变化十分显著, 以每hm²树木株数来衡量林分密度则会导致误差大大增加。

$$SD_D = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^N (DBH_i - \overline{DBH})^2}{N-1}} \quad (4)$$

$$Var_D = \frac{SD_D}{\overline{DBH}} \quad (5)$$

$$Gini_D = 100\% \frac{\sqrt{\frac{1}{N} (DBH_i - \overline{DBH})^2}}{\overline{DBH}} \quad (6)$$

式中, SD_D 为胸径的标准差; Var_D 为胸径变异系数; $Gini_D$ 为胸径基尼系数; N 为样方内总个体数; DBH_i 为样方内第*i*个个体的胸径值; \overline{DBH} 为样方内所有个体的胸径平均值。

1.6 统计分析

在进行统计分析之前, 首先对最终响应变量, 即群落生物量及其两个部分进行底数为10的对数转换, 以满足线性和正态性假设, 之后将所有变量的观测值做中心化处理, 以避免偏离正态性并使所有变量在相似范围内具有可比性。使用R软件中的“CAR”包计算方差膨胀因子(*VIF*), 以 $VIF < 5$ 为标准来识别并去除多元回归模型中的多元共线性变量(Chen *et al.*, 2019)。最终保留的指标为物种丰富度、胸径标准差、胸径变异系数、林分密度、物种异步性和优势物种稳定性。

使用结构方程模型检验上述变量对群落生物量稳定性的影响, 之后将群落生物量稳定性分为两个部分(μ 和 σ), 分别作为响应变量再次构建两个结构方程模型, 这代表了稳定性的基本机制(Craven *et al.*, 2018)。对结构方程模型进行参数化处理, 并使用拟合优度指数(*GFI*), Chi-Square检验和标准化残

差均方根(*SRMR*)测试了其拟合度。可接受模型的要求是Chi-Square检验不显著, 包括 $p > 0.05$, $GFI > 0.95$ 和 $SRMR < 0.08$ (Grace *et al.*, 2016)。使用R软件“Lavaan”包构建结构方程模型, 所有统计分析都在R 4.0.5软件中进行。结构方程模型去掉了一些拟合效果不好的变量, 最终解释变量包括物种丰富度、胸径变异系数、物种异步性和优势物种稳定性, 最后我们获得了标准化的直接、间接和总效应以及相关的*p*, 以便解释它们对群落生物量稳定性及其两个部分的相对影响。

为增加解释性和对比性, 构建3个多元回归模型, 响应变量仍分别为群落生物量稳定性及其两个部分, 但与结构方程模型相比, 解释变量增加了胸径标准差和林分密度。但由于多元回归模型难以考虑变量间的交互作用, 故最终结果以结构方程模型为主, 多元回归模型为辅。

2 结果

在多元线性回归中(图1), 物种丰富度与 μ 和 σ 均显著正相关, 且与前者相关性更大, 与生物量稳定性无显著相关性。林分结构中的胸径标准差也与 μ 和 σ 显著正相关, 而与生物量稳定性无显著关系; 胸径变异系数与生物量稳定性显著负相关, 与 μ 呈负相关关系, 与 σ 呈正相关关系, 但均不显著; 林分密度与生物量稳定性显著正相关, 与生物量稳定性的两部分也均呈显著正相关关系。物种异步性与生物量稳定性及其两个部分均呈显著正相关关系。优势物种稳定性与群落生物量稳定性显著正相关, 标准化后的系数最大(0.61), 且明显高于物种异步

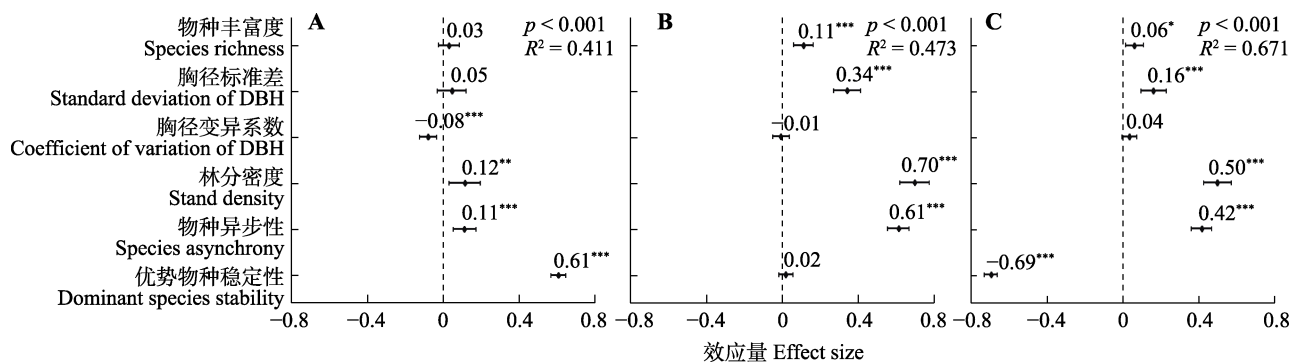


图1 多元回归模型中的预测变量对温带针阔混交林群落生物量稳定性(A)、生物量平均值(B)和生物量标准差(C)的影响(平均值±标准误)。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 1 Effect of the predictor variables on community biomass stability (A), mean biomass (B) and standard deviation of biomass (C) in a temperate coniferous and broadleaved mixed forest, from multiple regression models (mean \pm SE). DBH, diameter at breast height. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

性(0.11); 与 σ 显著负相关, 标准化后的系数也为最大(-0.69)但与物种异步性(0.42)的差异相对较小; 与 μ 之间无显著关系, 且标准化后的系数较小(0.02), 明显低于物种异步性(0.61)。

结构方程模型具有良好的拟合效果, 并解释了群落生物量稳定性变化的40.6% (图2A), 当把群落生物量稳定性分别换成 μ 和 σ 后, 解释的百分比变为4.5% (图2B)和36.9% (图2C), 即后者的变化更能引起群落生物量稳定性的改变。物种异步性与群落生物量稳定性及其两个部分均呈显著正相关关系, 路径系数分别为0.055、0.085和0.055, 物种异步性主要通过增加 μ 来对群落生物量稳定性产生正向影响。结构方程模型的结果(图2)还表明, 物种丰富度、胸径变异系数与物种异步性均呈显著正相关关系, 路径系数分别为0.286和0.430, 并通过物种异步性间接影响群落生物量稳定性。优势物种稳定性与群落生物量稳定性呈显著正相关关系, 路径系数为0.623, 相对影响大于物种异步性; 与 μ 也呈显著正相关关系, 路径系数为0.148, 与物种异步性的相对影响差异不大; 与 σ 间显著负相关, 路径系数为-0.608, 相对影响显著大于物种异步性。总体上, 优势物种稳定性的相对影响显著大于物种异步性。此外, 物种丰富度、胸径变异系数与优势物种稳定性呈负相关关系, 但胸径变异系数与之关系显著, 路径系数为-0.065, 物种丰富度与之关系不显著, 路径系数为-0.054, 即林分结构通过优势物种稳定性对群落生物量稳定性产生了间接的负向影响。

3 讨论

3.1 林分结构对群落生物量稳定性的影响大于超产效应

群落生物量稳定性受到物种多样性和林分结构的共同影响且林分结构的影响更大更显著, 这意味着结构多样性是温带森林群落稳定性的重要决定因素, 这可能因树木复杂的尺寸结构提高光捕获或光线使用的效率而产生(Forrester, 2019; Forrester *et al.*, 2019)。此外, 胸径变异系数反映了树木大小的变异程度, 变异系数越大, 树木大小越不均匀, 生长速度愈加不稳定, 进而降低群落的生物量稳定性。

尽管超产效应的作用并不显著, 但这并不代表物种多样性不重要, 我们的结果表明, 一方面, 物种多样性通过在统计上降低 μ 多于降低 σ , 从而对群

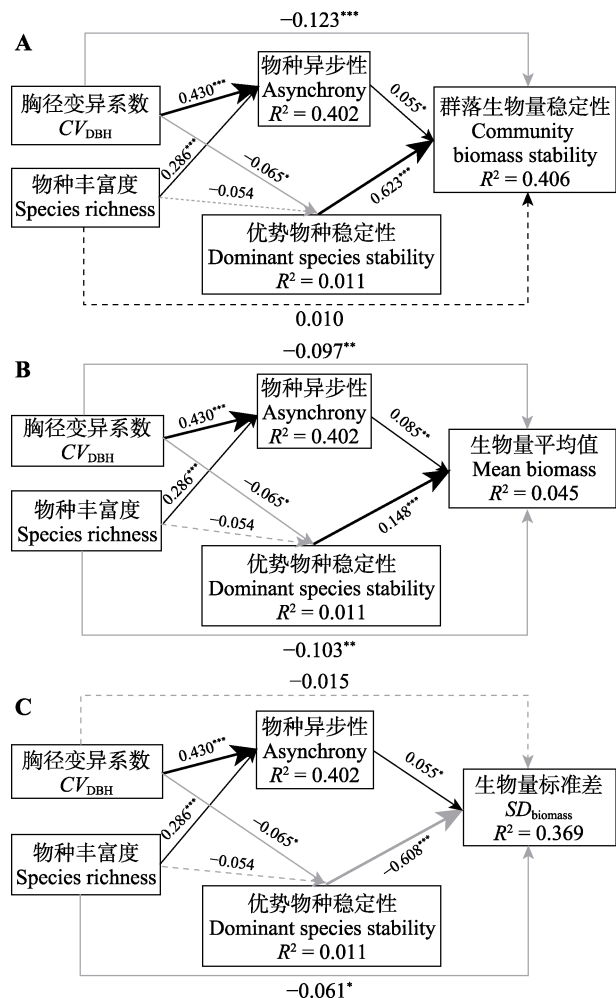


图2 用于测试物种丰富度、胸径变异系数、物种异步性和优势物种稳定性对温带针阔混交林群落生物量稳定性(A)、生物量平均值(B)和生物量标准差(C)相对影响的 结构方程模型。检验参数: $p = 0.692$, 比较拟合指数(CFI) = 1.000, 标准化均方根残差(SRMR) = 0.002。实线箭头表示显著路径, 虚线箭头表示不显著路径; 黑色为正, 灰色为负。对于每条路径, 都展示了标准化回归系数。箭头的粗细反映了标准化回归系数的大小。 R^2 表示解释的方差比例。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 2 Structural equation models for testing the relative effects of species richness, coefficient of variation of diameter at breast height (CV_{DBH}), species asynchrony and dominant species stability on community biomass stability (A), mean biomass (B) and standard deviation of biomass ($SD_{biomass}$) (C) in a temperate coniferous and broadleaved mixed forest. The test parameters were $p = 0.692$, comparative fit index (CFI) = 1.000, standardized root mean square residual (SRMR) = 0.002. Solid arrows represent significant paths and dashed arrows represent non-significant paths (black = positive; grey = negative). For each path, the standardized regression coefficient is shown. The thickness of the arrows reflects the magnitude of the standardized regression coefficients. R^2 denotes the proportion of variance explained. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

落生物量稳定性产生直接负向影响, 在草地生态系统中也有类似的研究结果(Roscher *et al.*, 2011); 另一方面, 物种多样性通过增加物种异步性对群落生

物量稳定性产生间接正向影响,这与大部分研究(Craven *et al.*, 2018; Ouyang *et al.*, 2021)一致,但Xu等(2021)的meta分析指出,种群平均稳定性可能随物种多样性的增加而下降,在这种情况下增加物种异步性必须克服种群稳定性下降的问题,以在更多样化的群落中维持良好的生态系统稳定性。并且物种多样性在一定程度上也会增加结构多样性。

3.2 物种异步性对群落生物量稳定性及其两个部分均有显著影响

物种异步性与群落生物量稳定性显著正相关,可以提高群落稳定性,因为一个物种生物量的减少可以被其他物种生物量的增加所补偿(Zhang *et al.*, 2019)。在天然森林中,生物量动态经常受到小干扰的驱动,如大型个体的死亡,导致林冠间隙和光可用性的增大,如果具有共存物种的林分具有较大的物种异步性,那么新的林冠间隙将比具有较低物种异步性的林分填充得更快,导致林冠占用率的优化(Morin *et al.*, 2014)。因此,物种异步性在稳定天然温带森林群落生物量稳定性中具有关键性作用。

物种异步性与 μ 和 σ 均呈显著正相关关系,并且主要通过增加 μ 来对群落生物量稳定性产生正向影响,这个机制可能是由于不同耐阴树种组成的群落可能具有更强的快速响应局部干扰和维持生物量稳定性的能力(Pretzsch, 2014; del Río *et al.*, 2017),同时物种异步性可以通过减少种间竞争和生境异质性来响应不断变化的环境条件(Loreau & de Mazancourt, 2013),从而在一定范围内促进树木生物量的增加,最近有研究表明大树(即林分中生物量或胸径占比超过1%的树木)在解释地上生物量存量、增长和损失方面始终比植物多样性和功能性状组成更重要(Yuan *et al.*, 2021)。生物量大的树木通常具有更强的光捕获能力,而优化光捕获的能力有助于物种动态的异步性(Ali *et al.*, 2016; Dănescu *et al.*, 2016)。也有研究表明物种异步性与物种间的时间互补性有关,可以通过降低 σ 产生稳定影响(Loreau & de Mazancourt, 2013)。但由于森林生态系统中树木对环境变化响应较慢,物种异步性的作用有时候并不显著(Yu *et al.*, 2020)。还有研究使用年度数据来表明树种异步性是群落稳定性一个强大的驱动因子(Schnabel *et al.*, 2019),树种异步性在短时间范围内保障了稳定性(Aussenac *et al.*, 2019),证明物种异步性对稳定性的这些不同效果可归因于调查的时间尺

度和森林类型(Yu *et al.*, 2020)。此外,尽管人们认为物种异步性对于稳定生态系统特性很重要,但其在群落中普遍存在的经验证据是模棱两可的(Valencia *et al.*, 2020),基于这些结果,我们建议未来的研究应测试物种异步性对不同天然森林类型和不同时间尺度稳定性的影响。

3.3 优势物种稳定性是直接影响群落生物量稳定性的最主要因素

虽然物种异步性对群落生物量稳定性具有显著影响,但优势物种稳定性的影响相对更大,是直接影响群落生物量稳定性的最主要因素。这与前人的研究结果(Hillebrand *et al.*, 2008; Yang *et al.*, 2011)一致,当生物量在物种间均匀分布时,组合效应对于高物种均匀度的群落尤其重要,但当群落被几个优势物种所支配时,这些优势种的时间变化很可能是群落生物量稳定性更重要的促进因素,因为均匀度通常比物种丰富度等其他生态系统属性对环境变化的响应更快,这可能导致生态系统功能更快速的响应(Chapin III *et al.*, 2000)。此外,响应环境条件变化的种群稳定性的变化可能转化为群落水平稳定性的变化,特别是当群落少数物种占极大优势时(Wayne Polley *et al.*, 2007; Xu *et al.*, 2015)。

由于树木的寿命和生物量产生所需的时间较长,森林生态系统的物种组成的变化相对缓慢,这削弱了物种异步性作为稳定性促进因素的重要性(Jucker *et al.*, 2014)。优势物种通常是森林群落中最主要、最常见和最多的物种,可能通过对其他植物物种的出现、大小、分布或丰度施加强烈影响而决定森林结构、多样性和生物量(Hillebrand *et al.*, 2008; Rodrigues *et al.*, 2019),因为在质量比效应的假设下,优势物种可能会减少物种多样性对生物量的影响(Hillebrand *et al.*, 2008; Chiang *et al.*, 2016; Ali & Yan, 2017),即优势物种直接通过促进生物量来影响群落生物量稳定性。优势物种通常包含林分中更高比例的大树,通常也具有较大的叶面积指数,使它们能够通过光合作用拦截更多的光并固存更多的碳(Michaletz *et al.*, 2014),且净生物量的精细空间变化很大程度上取决于大型成熟树木死亡导致的生物量损失(Yuan *et al.*, 2019)。此外,优势物种对气候变化和土壤条件的反应可能会影响天然林中其他剩余物种的分布、丰度和优势度(Figueiredo *et al.*, 2018; Ali *et al.*, 2020)。

3.4 影响和局限性

近10%的包括空间尺度在内的生物多样性变化对生态驱动因素的响应研究中,展示了生物多样性频繁和强烈的尺度依赖性,生物多样性变化在不同尺度上发生了方向转换(Chase *et al.*, 2018)。分类和功能多样性的变化也取决于空间尺度(Jarzyna & Jetz, 2018),这可能也是物种多样性对群落生物量稳定性影响不显著的原因之一。

值得注意的是,森林生态系统稳定性或群落生物量稳定性大多指生产力时间稳定性,但由于有限的森林资源调查数据,我们研究了地上生物量的时间稳定性,而不是生产力随时间的变化。具体而言,计算森林生产力和地上生物量的时间稳定性都需要较长的时间重复才能尽量减小误差,且森林生产力稳定性的计算至少需要4次重复的森林调查数据。目前,地上生物量也经常被看作重要森林功能(Conti & Díaz, 2013),因此是天然森林生产力的理想代表(Lohbeck *et al.*, 2015; Yuan *et al.*, 2018)。另外,天然森林的地上生物量和生产力在所有空间尺度上都是正相关的(Chisholm *et al.*, 2013)。然而,进一步的研究可能需要利用森林生产力的时间稳定性来阐明和确认这些复杂的路径关系。尽管如此,这项研究展示了超产效应、胸径结构、物种异步性和优势物种稳定性对天然林地上生物量时间稳定性的影响,证明了质量比效应在温带针阔混交林中的重要作用。

4 结论

超产效应对温带针阔混交林群落稳定性的影响并不显著,更多的是物种丰富度通过其他机制产生间接影响,而林分结构的影响显著大于超产效应。尽管物种异步性和优势树种稳定性均对温带针阔混交林群落生物量稳定性有显著影响,但优势物种稳定性是直接影响群落生物量稳定性的主要因素,我们强调优势树种而不是物种异步性或超产效应在维持森林生态系统稳定性中的重要作用,为森林生态系统维稳措施提供了一定的理论基础。此外,各种机制与群落生物量稳定性间的关系是不同且复杂的,其复杂性很可能源于各机制和稳定性的不同定义、时间空间尺度、森林类型、森林演替阶段以及生态系统受到干扰的背景等,未来我们需要在不同研究背景下探索更准确和更全面的机制。

参考文献

- Ali A, Sanaei A, Li M, Nalivan OA, Ahmadaali K, Pour MJ, Valipour A, Karami J, Aminpour M, Kaboli H, Askari Y (2020). Impacts of climatic and edaphic factors on the diversity, structure and biomass of species-poor and structurally-complex forests. *Science of the Total Environment*, 706, 135719. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.135719.
- Ali A, Yan ER (2017). Functional identity of overstorey tree height and understorey conservative traits drive aboveground biomass in a subtropical forest. *Ecological Indicators*, 83, 158-168.
- Ali A, Yan ER, Chen HYH, Chang SX, Zhao YT, Yang XD, Xu MS (2016). Stand structural diversity rather than species diversity enhances aboveground carbon storage in secondary subtropical forests in Eastern China. *Biogeosciences*, 13, 4627-4635.
- Aussenac R, Bergeron Y, Ghotso Mekontchou C, Gravel D, Pilch K, Drobyshv I (2017). Intraspecific variability in growth response to environmental fluctuations modulates the stabilizing effect of species diversity on forest growth. *Journal of Ecology*, 105, 1010-1020.
- Aussenac R, Bergeron Y, Gravel D, Drobyshv I (2019). Interactions among trees: a key element in the stabilising effect of species diversity on forest growth. *Functional Ecology*, 33, 360-367.
- Chapin III FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Díaz S (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234-242.
- Chase JM, McGill BJ, McGlinn DJ, May F, Blowes SA, Xiao X, Knight TM, Purschke O, Gotelli NJ (2018). Embracing scale-dependence to achieve a deeper understanding of biodiversity and its change across communities. *Ecology Letters*, 21, 1737-1751.
- Chen L, Xiang WH, Wu HL, Ouyang S, Zhou B, Zeng YL, Chen YL, Kuzyakov Y (2019). Tree species identity surpasses richness in affecting soil microbial richness and community composition in subtropical forests. *Soil Biology & Biochemistry*, 130, 113-121.
- Chiang JM, Spasojevic MJ, Muller-Landau HC, Sun IF, Lin Y, Su SH, Chen ZS, Chen CT, Swenson NG, McEwan RW (2016). Functional composition drives ecosystem function through multiple mechanisms in a broadleaved subtropical forest. *Oecologia*, 182, 829-840.
- Chisholm RA, Muller-Landau HC, Abdul Rahman K, Bebbler DP, Bin Y, Bohlman SA, Bourg NA, Brinks J, Bunyavejchewin S, Butt N, Cao HL, Cao M, Cárdenas D, Chang LW, Chiang JM, *et al.* (2013). Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. *Journal of Ecology*, 101, 1214-1224.

- Conti G, Díaz S (2013). Plant functional diversity and carbon storage—An empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 101, 18-28.
- Craven D, Eisenhauer N, Pearse WD, Hautier Y, Isbell F, Roscher C, Bahn M, Beierkuhnlein C, Bönisch G, Buchmann N, Byun C, Catford JA, Cerabolini BEL, Cornelissen JHC, Craine JM, *et al.* (2018). Multiple facets of biodiversity drive the diversity-stability relationship. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1579-1587.
- Dănescu A, Albrecht AT, Bauhus J (2016). Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. *Oecologia*, 182, 319-333.
- del Río M, Pretzsch H, Ruíz-Peinado R, Ampoorter E, Annighöfer P, Barbeito I, Bielak K, Brazaitis G, Coll L, Drössler L, Fabrika M, Forrester DI, Heym M, Hurt V, Kurylyak V, *et al.* (2017). Species interactions increase the temporal stability of community productivity in *Pinus sylvestris* - *Fagus sylvatica* mixtures across Europe. *Journal of Ecology*, 105, 1032-1043.
- Duffy JE, Godwin CM, Cardinale BJ (2017). Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity. *Nature*, 549, 261-264.
- Ferreira J, Lennox GD, Gardner TA, Thomson JR, Berenguer E, Lees AC, Nally RM, Aragão LEOC, Ferraz SFB, Louzada J, Moura NG, Oliveira VHF, Pardini R, Solar RRC, Vieira ICG, Barlow J (2018). Carbon-focused conservation may fail to protect the most biodiverse tropical forests. *Nature Climate Change*, 8, 744-749.
- Figueiredo FOG, Zuquim G, Tuomisto H, Moulatlet GM, Balslev H, Costa FRC (2018). Beyond climate control on species range: the importance of soil data to predict distribution of Amazonian plant species. *Journal of Biogeography*, 45, 190-200.
- Forrester DI (2019). Linking forest growth with stand structure: tree size inequality, tree growth or resource partitioning and the asymmetry of competition. *Forest Ecology and Management*, 447, 139-157.
- Forrester DI, Rodenfels P, Haase J, Härdtle W, Leppert KN, Niklaus PA, von Oheimb G, Scherer-Lorenzen M, Bauhus J (2019). Tree-species interactions increase light absorption and growth in Chinese subtropical mixed-species plantations. *Oecologia*, 191, 421-432.
- García-Palacios P, Gross N, Gaitán J, Maestre FT (2018). Climate mediates the biodiversity-ecosystem stability relationship globally. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115, 8400-8405.
- Grace JB, Anderson TM, Seabloom EW, Borer ET, Adler PB, Harpole WS, Hautier Y, Hillebrand H, Lind EM, Pärtel M, Bakker JD, Buckley YM, Crawley MJ, Damschen EI, Davies KF, *et al.* (2016). Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature*, 529, 390-393.
- Grime JP (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902-910.
- Hautier Y, Seabloom EW, Borer ET, Adler PB, Harpole WS, Hillebrand H, Lind EM, MacDougall AS, Stevens CJ, Bakker JD, Buckley YM, Chu C, Collins SL, Daleo P, Damschen EI, *et al.* (2014). Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands. *Nature*, 508, 521-525.
- He HJ, Zhang CY, Zhao XH, Fousseni F, Wang JS, Dai HJ, Yang S, Zuo Q (2018). Allometric biomass equations for 12 tree species in coniferous and broadleaved mixed forests, Northeastern China. *PLOS ONE*, 13, e0186226. DOI: 10.1371/journal.pone.0186226.
- Hector A, Hautier Y, Saner P, Wacker L, Bagchi R, Joshi J, Scherer-Lorenzen M, Spehn EM, Bazeley-White E, Weilenmann M, Caldeira MC, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, Huss-Danell K, Jumpponen A, *et al.* (2010). General stabilizing effects of plant diversity on grassland productivity through population asynchrony and overyielding. *Ecology*, 91, 2213-2220.
- Hillebrand H, Bennett DM, Cadotte MW (2008). Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology*, 89, 1510-1520.
- Huang YY, Chen YX, Nadia CI, Martin B, Matteo B, Anne L, Li Y, Werner H, Goddert VO, Yang XF, Liu XJ, Pei KQ, Sabine B, Yang B, David E, *et al.* (2018). Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment. *Science*, 362, 80-83.
- Isbell F, Gonzalez A, Loreau M, Cowles J, Díaz S, Hector A, Mace GM, Wardle DA, Connor MI, Duffy JE, Turnbull LA, Thompson PL, Larigauderie A (2017). Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. *Nature*, 546, 65-72.
- Jarzyna MA, Jetz W (2018). Taxonomic and functional diversity change is scale dependent. *Nature Communications*, 9, 2565. DOI: 10.1038/s41467-018-04889-z.
- Jucker T, Bouriaud O, Avacaritei D, Coomes DA (2014). Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. *Ecology Letters*, 17, 1560-1569.
- 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 (2008). Species synchrony and its drivers: neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments. *The American Naturalist*, 172, E48-E66.
- Loreau M, de Mazancourt C (2013). Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology*

DOI: 10.17521/cjpe.2021.0282

- Letters*, 16, 106-115.
- Michaletz ST, Cheng D, Kerkhoff AJ, Enquist BJ (2014). Convergence of terrestrial plant production across global climate gradients. *Nature*, 512, 39-43.
- Millar CI, Stephenson NL (2015). Temperate forest health in an era of emerging megadisturbance. *Science*, 349, 823-826.
- 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.
- Ouyang S, Xiang W, Gou M, Chen L, Lei P, Xiao W, Deng X, Zeng L, Li J, Zhang T, Peng C, Forrester DI (2021). Stability in subtropical forests: the role of tree species diversity, stand structure, environmental and socio-economic conditions. *Global Ecology and Biogeography*, 30, 500-513.
- Pretzsch H (2014). Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *Forest Ecology and Management*, 327, 251-264.
- Rodrigues AC, Villa PM, Neri AV (2019). Fine-scale topography shape richness, community composition, stem and biomass hyperdominant species in Brazilian Atlantic forest. *Ecological Indicators*, 102, 208-217.
- Roscher C, Weigelt A, Proulx R, Marquard E, Schumacher J, Weisser WW, Schmid B (2011). Identifying population and community-level mechanisms of diversity-stability relationships in experimental grasslands. *Journal of Ecology*, 99, 1460-1469.
- Sasaki T, Lauenroth WK (2011). Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities. *Oecologia*, 166, 761-768.
- Schnabel F, Schwarz JA, Dănescu A, Fichtner A, Nock CA, Bauhus J, Potvin C (2019). Drivers of productivity and its temporal stability in a tropical tree diversity experiment. *Global Change Biology*, 25, 4257-4272.
- Soares AAV, Leite HG, Souza AL, Silva SR, Lourenço HM, Forrester DI (2016). Increasing stand structural heterogeneity reduces productivity in Brazilian *Eucalyptus* monoclonal stands. *Forest Ecology and Management*, 373, 26-32.
- Thibaut LM, Connolly SR (2013). Understanding diversity-stability relationships: towards a unified model of portfolio effects. *Ecology Letters*, 16, 140-150.
- Valencia E, de Bello F, Galland T, Adler PB, Lepš J, E-Vojtkó A, van Klink R, Carmona CP, Danihelka J, Dengler J, Eldridge DJ, Estiarte M, García-González R, Garnier E, García DG, *et al.* (2020). Synchrony matters more than species richness in plant community stability at a global scale. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117, 24345-24351.
- Wang J, Cheng YX, Zhang CY, Zhao YZ, Zhao XH, von Gadow K (2016). Relationships between tree biomass productivity and local species diversity. *Ecosphere*, 7, e01562. DOI: 10.1002/ecs2.1562.
- Wang SP, Loreau M (2016). Biodiversity and ecosystem stability across scales in metacommunities. *Ecology Letters*, 19, 510-518.
- Wayne Polley H, Wilsey BJ (2018). Variability in community productivity—Mediating effects of vegetation attributes. *Functional Ecology*, 32, 1410-1419.
- Wayne Polley H, Wilsey BJ, Derner JD (2007). Dominant species constrain effects of species diversity on temporal variability in biomass production of tallgrass prairie. *Oikos*, 116, 2044-2052.
- Weiner J, Solbrig OT (1984). The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia*, 61, 334-336.
- Xu Q, Yang X, Yan Y, Wang S, Loreau M, Jiang L (2021). Consistently positive effect of species diversity on ecosystem, but not population, temporal stability. *Ecology Letters*, 24, 2256-2266.
- Xu Z, Ren H, Li MH, van Ruijven J, Han X, Wan S, Li H, Yu Q, Jiang Y, Jiang L (2015). Environmental changes drive the temporal stability of semi-arid natural grasslands through altering species asynchrony. *Journal of Ecology*, 103, 1308-1316.
- Yang Z, van Ruijven J, Du G (2011). The effects of long-term fertilization on the temporal stability of alpine meadow communities. *Plant and Soil*, 345, 315-324.
- Yu Q, Rao X, Chu C, Liu S, Lin Y, Sun D, Tan X, Hanif A, Shen W (2020). Species dominance rather than species asynchrony determines the temporal stability of productivity in four subtropical forests along 30 years of restoration. *Forest Ecology and Management*, 457, 117687. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.117687.
- Yuan Z, Ali A, Jucker T, Ruiz-Benito P, Wang S, Jiang L, Wang X, Lin F, Ye J, Hao Z, Loreau M (2019). Multiple abiotic and biotic pathways shape biomass demographic processes in temperate forests. *Ecology*, 100, e02650. DOI: 10.1002/ecy.2650.
- Yuan Z, Ali A, Sanaei A, Ruiz-Benito P, Jucker T, Fang L, Bai E, Ye J, Lin F, Fang S, Hao Z, Wang X (2021). Few large trees, rather than plant diversity and composition, drive the above-ground biomass stock and dynamics of temperate forests in northeast China. *Forest Ecology and Management*, 481, 118698. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118698.
- Yuan Z, Ali A, Wang S, Gazol A, Freckleton R, Wang X, Lin F, Ye J, Zhou L, Hao Z, Loreau M (2018). Abiotic and biotic determinants of coarse woody productivity in temperate mixed forests. *Science of the Total Environment*, 630, 422-431.
- Zhang C, Zhao Y, Zhao X, von Gadow K (2012). Species-

habitat associations in a northern temperate forest in China. *Silva Fennica*, 46, 501-519.

Zhang Y, Chen HYH (2015). Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass. *Journal of Ecology*, 103, 1245-1252.

Zhang Y, Feng J, Loreau M, He N, Han X, Jiang L (2019).

Nitrogen addition does not reduce the role of spatial asynchrony in stabilising grassland communities. *Ecology Letters*, 22, 563-571.

责任编辑: 郝占庆 编辑: 赵 航

附录I 温带针阔混交林各树种生物量计算公式

Supplement I Biomass calculation formula of each tree species in a temperate coniferous and broadleaved mixed forest

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2021.0282-S1.pdf>

于水今, 王娟, 张春雨, 赵秀海 (2022). 温带针阔混交林生物量稳定性影响机制. 植物生态学报, 46, 632-641.

DOI: 10.17521/cjpe.2021.0282

Yu SJ, Wang J, Zhang CY, Zhao XH (2022). Impact and mechanism of maintaining biomass stability in a temperate coniferous and broadleaved mixed forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 632-641. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0282

<https://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2021.0282>

附录 I 温带针阔混交林各树种生物量计算公式

Supplement I Biomass calculation formula of each tree species in a temperate coniferous and broadleaved mixed forest

序号 No.	树种 Tree species	异速方程 Allometric equation
1	杉松、臭冷杉、冷杉、红皮云杉、鱼鳞云杉 <i>Abies holophylla</i> , <i>A. nephrolepis</i> , <i>A. fabri</i> , <i>Picea koraiensis</i> , <i>P. jezoensis</i>	$AGB = \exp(-2.989 + 2.613 \ln DBH)$
2	白牛槭、簇毛槭、茶条槭、青楷槭、花楷槭、拧筋槭 <i>Acer mandshuricum</i> , <i>A. barbinerve</i> , <i>A. tataricum</i> subsp. <i>ginnala</i> , <i>A. tegmentosum</i> , <i>A. ukurunduense</i> , <i>A. triflorum</i>	$AGB = \exp(-2.111 + 2.310 \ln DBH)$
3	色木槭 <i>Acer pictum</i> subsp. <i>mono</i>	$AGB = \exp(-2.164 + 2.336 \ln DBH)$
4	白桦、硕桦、黑桦 <i>Betula platyphylla</i> , <i>B. costata</i> , <i>B. dahurica</i>	$AGB = \exp(-1.941 + 2.286 \ln DBH)$
5	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	$AGB = \exp(-1.909 + 2.111 \ln DBH)$
6	胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	$AGB = \exp(-2.466 + 2.381 \ln DBH)$
7	水曲柳、花曲柳、黄檗 <i>Fraxinus mandshurica</i> , <i>F. chinensis</i> subsp. <i>rhynchophylla</i> , <i>Phellodendron amurense</i>	$AGB = \exp(-2.301 + 2.443 \ln DBH)$
8	红松 <i>Pinus koraiensis</i>	$AGB = \exp(-3.394 + 2.582 \ln DBH)$
9	青杨、山杨、香杨、崖柳 <i>Populus cathayana</i> , <i>P. davidiana</i> , <i>Deutzia parviflora</i> , <i>Salix floderusii</i>	$AGB = \exp(-2.507 + 2.358 \ln DBH)$
10	蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	$AGB = \exp(-2.797 + 2.571 \ln DBH)$
11	糠椴、紫椴 <i>Tilia mandshurica</i> , <i>T. amurensis</i>	$AGB = \exp(-2.364 + 2.323 \ln DBH)$
12	春榆、大果榆、黑榆、裂叶榆、水榆花楸、花楸树 <i>Ulmus davidiana</i> , <i>U. macrocarpa</i> , <i>U. davidiana</i> , <i>U. laciniata</i> , <i>Sorbus alnifolia</i> , <i>S. pohuashanensis</i>	$AGB = \exp(-2.058 + 2.271 \ln DBH)$
13	山丁子、山槐、刺槐、山梨、稠李、暴马丁香、乌苏里鼠李、小叶鼠李、东北鼠李、鼠李、黑樱桃、接骨木、珍珠梅、溲疏属、毛榛、东北山梅花、忍冬属、卫矛属、大叶小檗、榉木 <i>Malus baccata</i> , <i>Albizia kalkora</i> , <i>Robinia pseudoacacia</i> , <i>Pyrus ussuriensis</i> , <i>Padus avium</i> , <i>Syringa reticulata</i> subsp. <i>amurensis</i> , <i>Rhamnus ussuriensis</i> , <i>R. parvifolia</i> , <i>R. schneideri</i> var. <i>mandshurica</i> , <i>R. davurica</i> , <i>Cerasus maximowiczii</i> , <i>Sambucus williamsii</i> , <i>Sorbaria sorbifolia</i> , <i>Deutzia</i> , <i>Corylus mandshurica</i> , <i>Philadelphus schrenkii</i> , <i>Lonicera</i> , <i>Euonymus</i> , <i>Berberis ferdinandi-coburgii</i> , <i>Aralia elata</i>	$AGB = \exp(-2.001 + 2.198 \ln DBH)$

AGB, 地上生物量; DBH, 胸径。

AGB, aboveground biomass; DBH, diameter at breast height.