

•研究报告•

群落物种及结构多样性对森林地上生物量的影响 及其尺度效应：以巴拿马BCI样地为例

谭珊珊² 王忍忍^{1,2} 龚筱羚^{1,2} 蔡佳瑶² 沈国春^{1,2*}

1 (浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114)

2 (华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241)

摘要: 随着全球物种多样性丧失速率的日益加剧, 森林群落(特别是占陆地碳储量一半的热带森林)内物种多样性与地上生物量之间的关系愈加受到关注。一般认为森林群落的物种多样性能够促进地上生物量的累积。但随着研究的深入, 研究人员发现物种多样性对地上生物量的促进作用可能会受到结构多样性和非生物环境因子的干扰或抵消, 而且对于影响地上生物量的各类因素的作用强度是否会随空间尺度的不同而发生变化也还存在争议。本文基于巴拿马Barro Colorado岛(BCI) 50 ha大型森林动态监测样地的调查数据, 采用结构方程模型对影响其地上生物量的直接及间接因素进行分析。结果表明: 随着空间尺度的增加, 物种多样性对地上生物量的作用由不显著转为显著负作用, 且强度逐渐增加; 而结构多样性对地上生物量均具有显著正作用, 且强度逐渐减弱。非生物因子与两种多样性之间均具有一定的相关性, 并进而对地上生物量产生间接影响。这一结果暗示未考虑结构多样性而得到的物种多样性与地上生物量的正相关关系可能是由结构多样性介导或受非生物因素的间接作用所致, 而在森林群落特殊的林窗及强烈的非对称性竞争中, 物种多样性与地上生物量更可能呈现负相关关系。

关键词: 地上生物量; 物种多样性; 结构多样性; 空间尺度; 非生物因素; 结构方程模型; 大型森林动态样地

Scale dependent effects of species diversity and structural diversity on aboveground biomass in a tropical forest on Barro Colorado Island, Panama

Shanshan Tan², Renren Wang^{1,2}, Xiaoling Gong^{1,2}, Jiayao Cai², Guochun Shen^{1,2*}

1 Tiantong National Station for Forest Ecosystem Research, Ningbo, Zhejiang 315114

2 School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241

Abstract: With global decreases in species diversity, the effects of species diversity on aboveground biomass of forest communities, especially tropical forests which store nearly half of terrestrial carbon, have received much attention. It is commonly assumed that species diversity can promote the accumulation of aboveground biomass in forest communities. However, increasing evidence suggests that this positive effect of species diversity can be influenced or neutralized by structural diversity and various abiotic environmental variables. It is still far from clear whether scale dependent effects of various drivers of aboveground biomass exist. Using structural equation modeling, we examined direct and indirect drivers of aboveground biomass in a 50 ha tropical forest dynamics plot on Barro Colorado Island (BCI), Panama. Our results showed that the effect of species diversity on aboveground biomass was non-significant at the smallest scale and became significantly negative at larger scales. The strength of this negative effect increased with spatial scales. Conversely, structural diversity had a significant positive effect on aboveground biomass and the strength of this effect decreased with scale. Abiotic variables had some relationships with both types of diversity and can indirectly affect aboveground biomass. These results suggest that positive relationships between species diversity and aboveground biomass in conventional studies may be caused by structural diversity. The relationship between

收稿日期: 2017-05-26; 接受日期: 2017-09-01

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503102)和国家自然科学基金(31470487)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: gcschen@des.ecnu.edu.cn

species diversity and aboveground biomass is more likely to be negative, due to under the gap dynamics and strong asymmetric competition in forest communities.

Key words: aboveground biomass; species diversity; structural diversity; spatial scale; abiotic factors; structural equation modeling; large-scale forest dynamics plot

生物多样性与生态系统生产力之间的关系及其作用机制是近代生态学研究的焦点之一(Loreau et al, 2001; Fraser et al, 2015; Grace et al, 2016)。近年来由于人类活动导致物种多样性丧失持续加剧,使得物种多样性与生态系统生产力之间的关系进一步受到关注(Naeem et al, 2012)。较高的生物多样性是否能够促进生态系统生产力这一问题关系到碳汇调控和全球生物多样性的保护,并对理解全球陆地碳循环及积极应对全球气候变化有重要作用(Schimel et al, 2001)。作为陆地生态系统之一的热带森林生态系统保存着地球50%左右的已知物种,并拥有40–50%的陆地碳储量(Wilson, 1988)。研究该系统的物种多样性与其地上生物量的关系,对理解森林生态系统在全球陆地碳循环中的作用以及预测未来大气CO₂浓度变化等都具有重要意义(Pan et al, 2011)。

物种多样性与地上生物量之间的关系及其作用机制的研究在草地群落中开展较早,且目前的研究已较为深入(Tilman & Downing, 1994; Tilman et al, 2001; Grace et al, 2016),许多国内学者也在该领域做出了重要贡献(Ma et al, 2010; Yuan et al, 2015; Chen et al, 2016)。但由于森林群落与草地群落之间差异较大(Lohbeck et al, 2015),由草地群落控制实验得到的结论在森林群落中不一定适用。目前针对森林群落的类似控制实验研究也已展开,但因为树木生长较慢,其结果仍受限于较短的时间尺度、过于简单的物种组成以及相对均一的环境,成熟的自然森林群落是否存在控制实验中观测到的结果仍然未知(Pedro et al, 2017)。此外,不同生态过程的相对重要性会随着空间尺度的变化而改变(Chisholm et al, 2013),基于单一较小空间尺度的控制实验结果是否能够推广到较大空间尺度的自然森林群落中仍不得而知。所以目前关于自然森林群落的物种多样性与地上生物量的关系仍然存在较大争议(Chisholm et al, 2013; Lasky et al, 2014; Ali et al, 2016; Bracken et al, 2017; Pedro et al, 2017),需要在自然森林群落(特别是热带森林)中进行进一步

探索。

除物种多样性外,森林群落的结构多样性也会影晌其地上生物量,并可能干扰物种多样性与地上生物量之间的关系(McElhinny et al, 2005; Ryan et al, 2010; Hardiman et al, 2011; Fahey et al, 2015)。结构多样性表示的是在水平及垂直方向上的树木结构异质性(Pach & Podlaski, 2014)。复杂的结构能够增加树木对光的捕捉及有效利用,并增加树木对水及土壤养分的利用效率,因此可能会促进森林生态系统地上生物量的累积(Hardiman et al, 2011; Wang et al, 2011)。同时,较高的物种多样性往往会导致较高的结构多样性(Zhang & Chen, 2015),从而间接促进地上生物量的累积。因此,剥离结构多样性的影响来探讨物种多样性对森林群落地上生物量的直接贡献仍是当前研究的热点之一(Wang et al, 2011; Ali et al, 2016; Pedro et al, 2017),而且物种多样性和结构多样性对森林群落地上生物量的相对贡献是否会随空间尺度的变化而改变仍然未知。

在森林群落中,物种多样性和结构多样性可能都会对地上生物量产生影响,但它们自身还会受到地形因素、土壤资源、气候条件等非生物因素的作用(贺金生等, 2003; Lin et al, 2013; 郭屹立等, 2016)。例如Chen等(2016)对半干旱的蒙古草原生物多样性和生物量的关系进行分析时指出,在统计分析过程中加入环境因子后会显著降低生物量与多样性成分之间的关系强度。张全国和张大勇(2003)认为非生物因素甚至可能是多样性-生产力关系的幕后操纵者。因此在研究森林地上生物量的影响因素时,不能仅限于地上生物量与物种多样性或与结构多样性之间的两两关系,而是需要将土壤养分及地形因子等非生物因素包含到相互作用的框架中进行度量(Lin et al, 2013; Grace et al, 2016)。结构方程模型这一统计方法能较好地度量多变量之间的结构关系,它除了能研究变量间的直接作用,还可以研究变量间的间接作用。我们采用该方法对影响巴拿马Barro Colorado岛(BCI) 50 ha热带森林动态监测样地(简称BCI样地)地上生物量的因素进行了

综合分析,试图回答以下问题:(1)在热带森林群落中,物种多样性和结构多样性是否能够独立影响地上生物量的生成?哪种多样性的影响作用更为强烈?(2)物种多样性和结构多样性对地上生物量的影响是否会随空间尺度的不同而发生变化?

1 材料与方法

1.1 研究地概况

BCI样地位于拉丁美洲巴拿马的Barro Colorado岛,该地区日平均最高温31.1℃,日平均最低温23.2℃,年平均降水量2,551 mm,每年11月至次年4月为旱季。森林类型属于低地热带湿雨林,林冠高度约20–40 m。自1923年以后整个Barro Colorado岛丰富的自然植被一直被很好地保护,人为干扰较少(Leigh et al, 1982)。关于该地区更详细的气候、地质和动植物信息可以参考Croat (1978)和Leigh等(1982)。

1.2 样地设置与调查

BCI样地($9^{\circ}9'4.5''$ – $9^{\circ}9'20.7''$ N, $79^{\circ}51'18.6''$ – $79^{\circ}51'19.1''$ W)始建于1980年,东西长1,000 m,南北宽500 m。样地地势较为平坦,海拔范围在120–160 m之间。该样地的建立及数据收集均由美国热带森林研究中心(Center for Tropical Forest Sciences, CTFS)完成,本文采用的是2005年的调查数据(Hubbell et al, 2005)(数据下载地址:<http://www.forestgeo.si.edu/group/Data/Access+the+data/>)。

植物群落调查包括对所有胸径(DBH)≥1 cm的木本植物进行挂牌标记,并记录物种名、胸径、坐标和分枝情况。样地的环境因子包括4个地形因子(海拔、凹凸度、坡度和方位)(Harms et al, 2001)及0–10 cm土层的无机氮、氮净矿化速率、可溶性磷、pH值及其他养分(Al、B、Ca、Cu、Fe、K、Mg、Mn、Zn)含量数据(John et al, 2007)。样地被划分成大小均一且相邻的样方。为研究不同尺度上多样性与地上生物量的关系,将样方大小分别设置为10 m×10 m、20 m×20 m和50 m×50 m。

1.3 计算方法

1.3.1 生物量

森林中地上生物量主要储存在大树中(Medjibe et al, 2011; Chisholm et al, 2013; Stephenson, 2014),参照Chave等(2014)提出的树木异速生长方程计算

样地中所有DBH≥5 cm的木本植物地上生物量:

$$\begin{aligned} AGB_{est} = & \exp [-1.803 - 0.976E + 0.976\ln(\rho) \\ & + 2.673\ln(D) - 0.0299\ln(D)^2] \end{aligned} \quad (1)$$

式中, E为环境压力参数,参考Chave等(2014)给出的全球E值及BCI样地的经纬度估计,本样地确定为0.0465。 ρ 为木材密度(g/cm³), D为胸径(cm)。其中木材密度参考Chave等(2006)对新热带2,456种树木木材密度的研究成果,如果缺少某物种则用该种同属物种的平均木材密度代替。经过计算,BCI样地中DBH≥5 cm的木本植物地上生物量占样地中所有DBH≥1 cm的木本植物地上生物量的97.69±1.55%。

1.3.2 物种多样性和结构多样性

采用物种丰富度(species richness)作为物种多样性的指标。物种丰富度指一个群落中存在的总物种数,它是群落多样性描述中最简单直接的指标(Magurran, 1988),也是许多关于群落结构的生态模型的基础,并与丰富度–生态系统功能理论的机制相关(例如生态位互补和取样效应)。不同空间尺度下的物种丰富度以不同尺度样方(10 m×10 m、20 m×20 m和50 m×50 m)中所有DBH≥5 cm的个体数表示。为避免不同样方内总个体数差异对物种丰富度的影响,我们在结构方程模型中还纳入了不同样方尺度的总个体数。我们还对稀释物种多样性(rarefied species richness)及其对地上生物量的影响进行了计算,得到的结果与物种丰富度相似,故文中只展示了基于物种丰富度的结果。

结构多样性以不同空间尺度下样方中树木个体所占的胸径级数(DBH-layers)表示,这是因为在森林调查时胸径是最容易测得的结构指标,并且胸径与树高和林冠大小有较好的相关性(Fahey et al, 2015)。本文将胸径分为12个等级:[5, 10), [10, 15), [15, 20)……[55, 60), [60, ∞)。

1.3.3 统计分析

在统计分析前,采用半变差函数(Semivariogram)检验不同空间尺度上的地上生物量是否存在空间自相关,并用随机置换(4,999次)不同样方地上生物量的方法估计每一空间尺度上半变差函数的95%置信区间。由于未检测到显著的空间自相关关系(附录1),因此之后的统计分析将不考虑空间自相关的影响。为探索地上生物量与物种丰富度和结构多样性的关系,我们首先采用简单线性回归的方法分别分

析了在不同空间尺度上其两两之间的关系; 然后采用结构方程模型探索多变量的相互作用对地上生物量的影响。由于纳入结构方程模型的变量越多, 所需的样本数量也越大, 受样方数量限制, 我们在进行结构方程模型分析之前, 首先使用Pearson相关性检验选择出与地上生物量、物种丰富度、结构多样性和立木密度相关性最高的3个土壤变量或地形变量, 再将其纳入最初的结构方程模型中。结构方程模型参数采用R程序包lavaan进行估计(Rosseel, 2012)。在运算之前对所有自变量进行标准化, 对因变量(地上生物量)进行对数转换, 并通过了正态性检验。结构方程模型筛选综合考虑卡方检验(Chi-square)、比较拟合指数(comparative fit index, CFI)、Tucker-Lewis指数(Tucker-Lewis index, TLI)、渐进残差均方和平方根(root mean square error of approximation, RMSEA)和标准化残差均方和平方根(standardized root mean square residual, SRMR)等评价指标。所有统计分析均使用R Version 3.3.0软件

进行。

2 结果

不同空间尺度下物种多样性与地上生物量的关系分别为: 在最小空间尺度下($10 \text{ m} \times 10 \text{ m}$)二者呈正相关(斜率为0.129, $P < 0.001$), 但随着空间尺度的增加($20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$), 逐渐由正相关转变为负相关(斜率为-0.007, $P = 0.064$), 且随着空间尺度的继续增加($50 \text{ m} \times 50 \text{ m}$), 其负相关程度(斜率为-0.016, $P < 0.001$)进一步增强(图1)。

不同空间尺度下结构多样性与地上生物量均为正相关关系, 但结构多样性对地上生物量的作用强度随着空间尺度的增加而逐渐减弱(图2)。

通过进一步的结构方程模型分析发现: (1)在BCI样地中, 结构多样性的确能促进地上生物量的生成, 但物种多样性可能会与地上生物量呈负相关。具体而言, 在3种不同空间尺度下, 群落的结构多样性均能显著促进地上生物量的累积, 但促进强

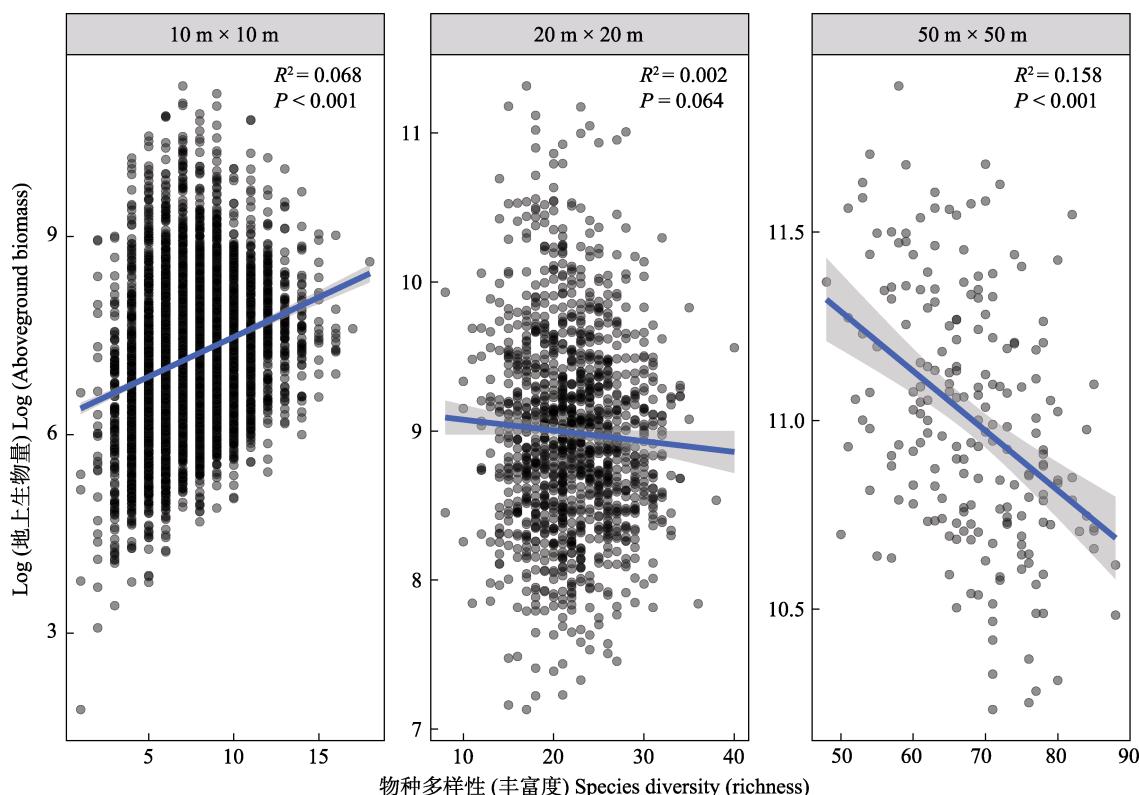


图1 热带雨林BCI样地内不同空间尺度下物种多样性与地上生物量的关系。实线及灰色区间为线性回归模型得到的最优拟合直线及其95%的置信区间, R^2 表示调整后的拟合系数, P 值表示整个模型的显著度。

Fig. 1 Relationships between species diversity and total aboveground biomass at different spatial scales in a 50 ha tropical forest dynamics plot (BCI plot). Solid lines and their corresponding grey area are the regression lines and 95% confidence intervals from the best fitted model. R^2 and P are the adjusted R^2 and significance of the whole regression model, respectively.

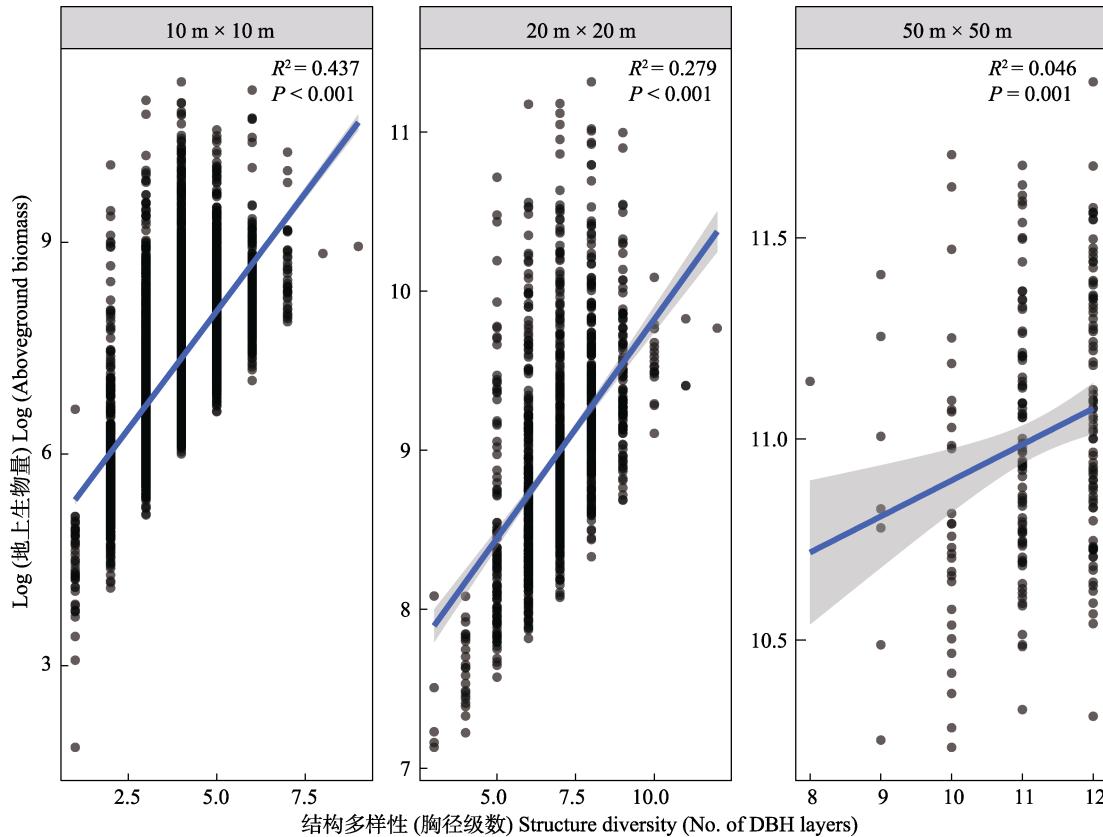


图2 热带雨林BCI样地内不同空间尺度下结构多样性与地上生物量的关系。实线及灰色区间为线性回归模型下得到的最优拟合直线及其95%的置信区间。 R^2 表示调整后的拟合系数， P 值表示整个模型的显著度。

Fig. 2 Relationships between structural diversity and total aboveground biomass at different spatial scales in a 50 ha tropical forest dynamics plot (BCI plot). Solid lines and their corresponding grey area are the regression lines and 95% confidence intervals from the best fitted model. R^2 and P are the adjusted R^2 and significance of the whole regression model, respectively.

度会随着空间尺度的增大而逐渐减弱(图3)。在最小尺度下($10\text{ m} \times 10\text{ m}$)，树木的结构多样性对地上生物量的作用最强烈，作用总效应达0.650，但这种促进作用随着研究尺度的增大而逐渐减小，在 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 和 $50\text{ m} \times 50\text{ m}$ 尺度下作用的总效应从0.529降到0.181(表1)。我们观察到在 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 尺度，物种多样性对地上生物量的影响仅有通过结构多样性介导而产生的间接效应，当空间尺度逐渐增大时($20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 和 $50\text{ m} \times 50\text{ m}$)，物种多样性对地上生物量的作用转负，总效应分别为-0.084和-0.284(表1)，这与图1的回归分析结果基本一致。

(2)综合比较热带森林物种多样性和结构多样性对地上生物量的影响可知，在不同空间尺度上，结构多样性比物种多样性对地上生物量的促进作用更强，并且两种多样性对地上生物量的作用均具有尺度依赖效应，但前者的作用强度随尺度增加逐渐降低，而后者随尺度增加逐渐增强。

(3)森林土壤养分及地形因子与物种多样性和结构多样性之间具有一定的相关性，进而对地上生物量产生间接影响(图3)。例如在 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 尺度，土壤中的金属铁离子能够促进森林立木密度的增加，从而间接促进森林的物种丰富度增加。另一方面，铁离子还能促进树木胸径的增加，从而间接促进地上生物量的生成。但由于通径系数普遍较小(图3)，这些影响强度较低。

3 讨论

本文通过结构方程模型分析了影响BCI样地地上生物量的因素，发现在热带成熟森林群落中，结构多样性能够促进地上生物量的生成，这与多数研究结果一致(Hardiman et al, 2011; Fahey et al, 2015; Ali et al, 2016)；而物种多样性可能会对地上生物量产生负效应，该结果也被多次在其他森林群落(Brokaw & Busing, 2000; Guo et al, 2003; Fraser et al,

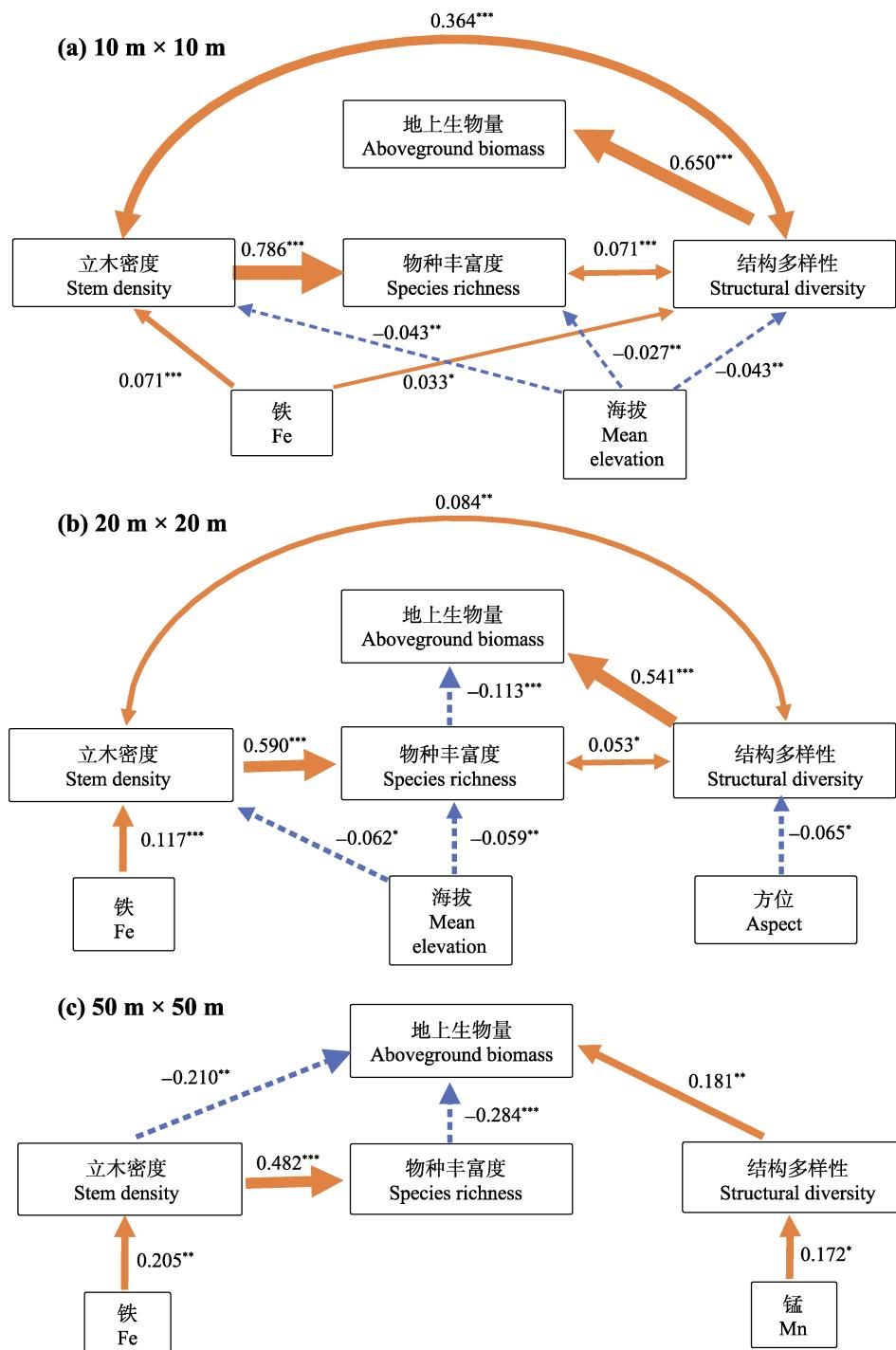


图3 不同空间尺度物种多样性和结构多样性与地上生物量的最佳结构方程模型, 以及土壤养分和地形因子对地上生物量的间接影响。实线和虚线箭头分别表示显著的正负作用; 线段粗细表示作用强弱; 线上的数值表示标准通径系数。 $*P < 0.05$; $**P < 0.01$; $***P < 0.001$ 。模型评价采用比较拟合指数(CFI)、Tucker-Lewis指数(TLI)、渐进残差均方和平方根(RMSEA)和标准化残差均方和平方根(SRMER)。不同空间尺度最佳结构方程模型评价指标的具体数值详见附录2。

Fig. 3 The best fitted structural equation models (SEM) relating aboveground biomass to species diversity, structural diversity, soil nutrient and topographic factors at different spatial scales. Solid and dashed arrow lines represent the positive and negative effects, respectively. Width of arrow line indicates the strength of the path. Number and its associated asterisks are standardized path coefficient and significant level ($*P < 0.05$; $**P < 0.01$; $***P < 0.001$) for each path. Comparative fit index (CFI), Tucker-Lewis index (TLI), Root mean square error of approximation (RMSEA) and standardized root mean square residual (SRMR) were used to compare different alternative models. The corresponding values of these indices for the best fitted model were given in Appendix 2.

表1 最优结构方程模型中立木密度、物种丰富度和结构多样性对地上生物量的标准化影响效应

Table 1 The standardized effects of stem density, species richness and structural diversity on the aboveground biomass in our best structural equation model

影响因子 Predictor	对地上生物量的效应 Pathway to aboveground biomass	空间尺度 Spatial scale		
		10 m × 10 m	20 m × 20 m	50 m × 50 m
立木密度 Stem density	直接效应 Direct effect	—	—	-0.210
	间接效应 Indirect effect	0.273	-0.005	-0.137
	总效应 Total effect	0.273	-0.005	-0.347
物种丰富度 Species richness	直接效应 Direct effect	—	-0.113	-0.284
	间接效应 Indirect effect	0.046	0.029	—
	总效应 Total effect	0.046	-0.084	-0.284
结构多样性 Structural diversity	直接效应 Direct effect	0.650	0.541	0.181
	间接效应 Indirect effect	—	-0.012	—
	总效应 Total effect	0.650	0.529	0.181

—表示对地上生物量无显著的直接或间接效应。— means that there is no significant direct or indirect effect on the aboveground biomass.

2015)和草地群落(Grace et al, 2016)中观察到。同时本研究首次展示了结构多样性与物种多样性对森林群落地上生物量的作用大小会随着空间尺度的变化而呈现相反的变化。

导致这种负的物种多样性作用的原因可能以下几个: (1)林窗引起的地上生物量锐减和物种多样性提升。对于成熟森林群落来说, 林窗是其群落结构变化的重要因素。林窗的形成往往是由占据较多地上生物量的大树倒下, 极大地降低了林窗所在区域的地上生物量(Slik et al, 2013); 同时林窗的形成往往会增加群落的环境异质性, 进而促进物种多样性的提高(Zang et al, 1999; Schnitzer & Carson, 2001), 最终可能会导致整个森林的物种丰富度与地上生物量之间呈负相关(Brokaw & Busing, 2000)。(2)在成熟森林群落的非林窗区域, 大树与小树间的非对称性竞争可能会导致大树所在区域物种多样性降低以及地上生物量的提升。有研究表明, 当样方中生长着较多大树时, 非对称性竞争会降低小树个体密度, 由此间接限制了物种多样性(Fraser et al, 2015)。同时也有研究显示, 大树的地上生物量累积速率显著高于小树, 由此使得含有较多大树的样方其地上生物量增速也较快(Stephenson et al, 2014)。在BCI样地中生长着许多胸径较大的个体(DBH > 50 cm的有1,364棵), 这些大树可能会通过非对称性竞争抑制其所在样方的物种多样性, 同时提高地上生物量, 进而导致了物种丰富度与地上生物量之间的负相关关系。但林窗效应和非对称性竞

争一般是在小尺度上表现得更为明显, 而我们的研究结果显示在大尺度下物种多样性对地上生物量的作用更为显著(图3), 因此推测产生这种负的物种多样性作用更可能是因为第三个原因, 即环境条件的影响。例如生物量可能会随着土壤肥力的增加而增加, 但植物物种丰富度可能是在中等肥力时达到最大值(Grime, 2001), 物种丰富度与地上生物量随土壤肥力增加的非一致性变化, 可能会导致在大尺度上出现物种丰富度对地上生物量的负效应。

结构多样性对地上生物量的促进作用近年来逐渐受到研究人员的关注, 我们的研究结果同样显示群落的结构多样性能显著促进地上生物量的累积。在不同尺度的样方中, 胸径级数越多, 意味着样方中的结构多样性越高, 这会使得样方中的树木在垂直方向及水平方向上的异质性更高, 在利用光照、水分及土壤养分时也更加高效(Poorter et al, 2015), 最终促进了地上生物量的生成。我们的结果还显示, 在森林群落中树木的结构多样性比物种多样性能够更好地促进地上生物量的生成。该结论与其他相关研究一致(Wang et al, 2011; Ali et al, 2016; Pedro et al, 2017)。例如Ali等(2016)对中国东部浙江省宁波市天童山和四明山的亚热带次生森林地上生物量的影响因子进行研究, 发现树木结构多样性(胸径和高度多样性)能够促进地上生物量的生成, 而物种多样性与地上生物量无显著相关性。Pedro等(2017)的研究结果明确指出结构多样性(胸径和林冠复杂度)对森林净初级生产力的显著促进作用

主要发生在森林演替的后期。

更有意思的是, 我们发现随着尺度的增加, 结构多样性和物种多样性对地上生物量的作用变化相反。其原因可能是随着空间尺度的增加, 不同样方间结构多样性的差异逐渐减弱(如图2中结构多样性的变化范围随着尺度的增加而迅速降低), 最终导致其与地上生物量之间的关系也呈现出逐渐减弱的趋势。而随着研究尺度的增加, 物种多样性对地上生物量的负影响却逐渐增强, 原因可能是在森林群落中, 过小的样方尺度(如 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$)下物种多样性主要受限于个体密度, 并容易受到随机干扰的影响。因此在本研究的最小尺度下, 物种多样性与地上生物量之间没有发现显著的相关关系。但随着研究尺度的增加, 物种多样性与地上生物量的关系逐渐趋于显著, 样方间环境条件的差异等因素使得物种多样性对地上生物量的负影响逐渐增强。

本研究发现, 部分可提取的土壤养分(例如土壤中铁元素的含量)对立木密度等具有显著影响, 从而间接影响森林的地上生物量。但通过结构方程模型分析得到的标准通径系数较小, 说明其影响不足以改变物种和结构多样性与地上生物量之间的关系。土壤中碳的氧化与铁的还原相耦合能够增加土壤中磷的可利用率(Liptzin & Silver, 2009), 而在热带森林中土壤磷元素的含量通常是影响净初级生产力的限制因素(Cleveland et al, 2011), 因此土壤中铁的含量可能会对森林的地上生物量产生影响。

Sande等(2017)对新热带森林的研究显示, 对于季节性干旱的热带森林来说, 土壤中可利用的水分对于植物补员和大树生长的影响比土壤养分更为显著, 而植物的补员和生长是影响森林生物量变化的重要因素。但本研究的土壤数据中缺乏与水分相关的参数, 因此削弱了土壤环境等非生物因素对多样性与地上生物量关系的作用强度。

综上所述, 在BCI样地的热带森林群落中, 物种多样性在小尺度上对地上生物量没有显著作用, 但在更大尺度上与地上生物量呈负相关关系; 而结构多样性对地上生物量有促进作用, 且作用强度比物种多样性更大, 不过这种作用强度在更大空间尺度上变弱。该结果暗示以往在较小空间尺度下不考虑结构多样性的研究中发现的森林物种多样性与地上生物量的正相关关系可能是由结构多样性介导而产生的, 但这仅为作者的猜测, 还需更多的研

究进一步检验。同时在林窗和非对称性竞争作用下, 成熟森林群落的物种多样性与地上生物量也可能或更应该期望呈现负相关关系。不过受限于研究对象, 本研究结果是否能在其他森林演替阶段或其他森林群落类型上重现还有待进一步考证。本研究发现的物种多样性和结构多样性与地上生物量关系相反的尺度依赖特性显示了空间尺度在研究和比较这些关系上的重要性。

致谢: BCI森林动态监测样地研究项目由Hubbell SP和Foster RB共同建立, 目前由设立在巴拿马的史密森热带研究院热带科学研究中心的Condit R、Lao S和Perez R共同管理。感谢许多组织为样地的建立提供了经费支持, 特别是美国自然科学基金, 以及数以百计的样地工作者为此做出的贡献。

参考文献

- 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.
- Bracken MES, Douglass JG, Perini V, Trussell GC (2017) Spatial scale mediates the effects of biodiversity on marine primary producers. *Ecology*, 98, 1434–1443.
- Brokaw N, Busing RT (2000) Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 183–188.
- Chave J, Muller-Landau HC, Baker TR, Easdale TA, Steege H, Webb CO (2006) Regional and phylogenetic variation of wood density across 2,456 neotropical tree species. *Ecological Applications*, 16, 2356–2367.
- Chave J, Réjou-Méchain M, Bürquez A, Chidumayo E, Colgan MS, Delitti WBC, Duque A, Eid T, Fearnside PM, Goodman RC, Henry M, Martínez-Yrízar A, Mugasha WA, Muller-Landau HC, Mencuccini M, Nelson BW, Ngomanda A, Nogueira EM, Ortiz-Malavassi E, Péllissier R, Ploton P, Ryan CM, Saldarriaga JG, Vieilledent G (2014) Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20, 3177–3190.
- Chen DM, Cheng JH, Chu PF, Mi J, Hu SJ, Xie YC, Tuvshintogtokh I, Bai YF (2016) Effect of diversity on biomass across grasslands on the Mongolian Plateau: contrasting effects between plants and soil nematodes. *Journal of Biogeography*, 43, 955–966.
- Chisholm RA, Muller-Landau HC, Rahman KA, Bebber DP, Bin Y, Bohlman SA, Bourg NA, Brinks J, Bunyavejchewin S, Butt N, Cao HL, Cao M, Cárdenas D, Chang LW, Chiang

- JM, Chuyong G, Condit R, Darraraja HS, Davies S, Duque A, Fletcher C, Gunatileke N, Gunatileke S, Hao ZQ, Harrison RD, Howe R, Hsieh CF, Hubbell SP, Akira I, Kenfack D, Kiratiprayoon S, Larson AJ, Lian JY, Lin DM, Liu HF, Lutz JA, Ma KP, Malhi Y, McMahon S, McShea W, Meegaskumbura M, Razman SM, Morecroft MD, Nyctch CJ, Oliveira A, Parker GG, Pulla S, Punchi-Manage R, Romero-Salros H, Sang WG, Schurman J, Su SH, Sukumar R, Sun IF, Suresh HS, Tan S, Thomas D, Thomas S, Thompson J, Valencia R, Woll A, Yap S, Ye WH, Yuan ZQ, Zimmerman JK (2013) Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests. *Journal of Ecology*, 101, 1214–1224.
- Cleveland CC, Townsend AR, Taylor P, Alvarez-Clare S, Bustamante MMC, Chuyong G, Dobrowski SZ, Grierson P, Harms KE, Houlton BZ, Marklein A, Parton W, Porder S, Reed SC, Sierra CA, Silver WL, Tanner EVJ (2011) Relationships among net primary productivity, nutrients and climate in tropical rain forest: a pan-tropical analysis. *Ecology Letters*, 14, 939–947.
- Croat TB (1978) Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press, Stanford.
- Fahey RT, Fotis AT, Woods KD (2015) Quantifying canopy complexity and effects on productivity and resilience in late-successional hemlock-hardwood forests. *Ecology Applications*, 25, 834–847.
- Fraser LH, Pither J, Jentsch A, Sternberg M, Zobel M, Askari-zadeh D, Bartha S, Beierkuhnlein C, Bennett JA, Bittel A, Boldgiv B, Boldrini I, Bork E, Brown L, Cabido M, Cahill J, Carlyle CN, Campetella G, Chelli S, Cohen O, Csergo AM, Diaz S, Enrico L, Ensing D, Fidelis A, Fridley JD, Foster B, Garris H, Goheen JR, Henry HAL, Hohn M, Journe MH, Klironomos J, Koorem K, Lawrence-Lodge R, Long RJ, Manning P, Mitchell R, Moora M, Miiller SC, Nabinger C, Naseri K, Overbeck GE, Palmer TM, Parsons S, Pesek M, Pillar VD, Pringle RM, Roccaforte K, Schmidt A, Shang ZH, Stahlmann R, Stotz GC, Sugiyama S, Szentes S, Rooyen MV, Wellstein C, Wilson JB, Zupo T (2015) Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. *Science*, 349, 302–305.
- Grace JB, Anderson TM, Seabloom EW, Borer ET, AdlerPB, Harpole WS, Hautier Y, Hillebrand H, Lind EM, Pärtel M, Bakker JD, Buckley YM, Crawley MJ, Damschen EI, Davies KF, Fay PA, Firn J, Gruner DS, Hector A, Knops JM, MacDougall AS, Melbourne BA, Morgan JW, Orrock JL, Prober SM, Smith MD (2016) Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature*, 529, 390–393.
- Grime JP (2001) Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties. John Wiley and Sons, Chichester.
- Guo Q (2003) Temporal species richness-biomass relationships along successional gradients. *Journal of Vegetation Science*, 14, 121–128.
- Guo YL, Wang B, Xiang WS, Ding T, Lu SH, Huang FZ, Wen SJ, Li DX, He YL, Li XK (2016) Responses of spatial pattern of woody plants' basal area to topographic factors in a tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, southern China. *Biodiversity Science*, 24, 30–39. (in Chinese with English abstract) [郭屹立, 王斌, 向悟生, 丁涛, 陆树华, 黄甫昭, 文淑均, 李冬兴, 何运林, 李先锐(2016) 喀斯特季节性雨林木本植物胸高断面面积分布格局及其对地形因子的响应. 生物多样性, 24, 30–39.]
- Hardiman BS, Bohrer G, Gough CM, Vogel CS, Curtiss PS (2011) The role of canopy structural complexity in wood net primary production of a maturing northern deciduous forest. *Ecology*, 92, 1818–1827.
- Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 89, 947–959.
- He JS, Fang JY, Ma KP, Huang JH (2003) Biodiversity and ecosystem productivity: why is there a discrepancy in the relationship between experimental and natural ecosystems? *Acta Phytocologica Sinica*, 27, 835–843. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 方精云, 马克平, 黄建辉(2003) 生物多样性与生态系统生产力: 为什么野外观测和受控实验结果不一致? 植物生态学报, 27, 835–843.]
- Hubbell SP, Condit R, Foster RB (2005) Barro Colorado Forest Census Plot Data. <http://ctfs.si.edu/webatlas/datasets/bci/>. (accessed on 2017-01-08)
- John R, Dalling JW, Harms KE, Yavitt JB, Stallard RF, Mirabello M, Hubbell SP, Valencia R, Navarrete H, Vallejo M, Foster RB (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceeding of the National Academy of Sciences USA*, 104, 864–869.
- Lasky JR, Uriarte M, Boukili VK, Erickson DL, Kress JW, Chazdon RL (2014) The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with topical forest succession. *Ecology Letters*, 17, 1158–1167.
- Leigh EG, Rand AS, Windsor DM (1982) The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-Term Changes. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Lin DM, Lai JS, Muller-Landau HC, Mi XC, Ma KP (2012) Topographic variation in aboveground biomass in a subtropical evergreen broad-leaved forest in China. *PLoS ONE*, 7(10), e48244.
- Liptzin D, Silver WL (2009) Effects of carbon additions on iron reduction and phosphorus availability in a humid tropical forest soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 1696–1702.
- Lohbeck M, Poorter L, Martínez-Ramos M, Bongers F (2015) Biomass is the main driver of changes in ecosystem process during tropical forest succession. *Ecology*, 96, 1242–1252.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Benítez J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Ecology-biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*,

- 294, 804–808.
- Ma WH, He JS, Yang YH, Wang XP, Liang CZ, Anwar M, Zeng H, Fang JY, Schmid B (2010) Environmental factors covary with plant diversity-productivity relationships among Chinese grassland sites. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 233–243.
- Magurran AE (1988) *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- McElhinny C, Gibbons P, Brack C, Bauhus J (2005) Forest and woodland stand structural complexity: its definition and measurement. *Forest Ecology and Management*, 218, 1–24.
- Medjibe VP, Putz FE, Starkey MP, Ndouna AA, Memiaghe HR (2011) Impacts of selective logging on above-ground forest biomass in the Monts de Cristal in Gabon. *Forest Ecology and Management*, 262, 1799–1806.
- Naeem S, Duffy JE, Zavaleta E (2012) The functions of biological diversity in an age of extinction. *Science*, 336, 1401–1406.
- Pach M, Podlaski R (2014) Tree diameter structural diversity in Central European forests with *Abies alba* and *Fagus sylvatica*: managed versus unmanaged forest stands. *Ecological Research*, 30, 367–384.
- Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Pacala SW, McGuire AD, Piao S, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D (2011) A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333, 988–993.
- Pedro MS, Rammer W, Seidl R (2017) Disentangling the effects of compositional and structural diversity on forest productivity. *Journal of Vegetation Science*, 28, 649–658.
- Poorter L, Sande MT, Thompson J, Arends EJMM, Alarcón A, Álvarez-Sánchez J, Ascarrunz N, Balvanera P, Barajas-Guzmán G, Boit A, Bongers F, Carvalho FA, Casanoves F, Cornejo-Tenorio G, Costa FRC, Castilho CV, Duivenvoorden JF, Dutrieux LP, Enquist BJ, Fernández-Méndez F, Finegan B, Gormley LHL, Healey JR, Hoosbeek MR, Ibarra-Manríquez, Junqueira AB, Levis C, Licona JC, Lisboa LS, Magnusson WE, Martínez-Yrizar A, Martorano LG, Maskell LC, Mazzei L, Meave JA, Mora F, Muñoz R, Nytko C, Pansonato MP, Parr TW, Paz H, Pérez-García EA, Renteria LY, Rodriguez-Velazquez J, Rozendaal DMA, Ruschel AR, Sakschewski BS, Salgado-Negret B, Schietti J, Simões M, Sinclair FL, Souza PF, Souza FC, Stropp J, Steege HT, Swenson NG, Thonicke K, Toledo M, Uriarte M, Hout PVD, Walker P, Zamora N, Peña-Claros (2015) Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 1314–1328.
- Rosseel Y (2012) lavaan: an R package for structural equation modeling. *Journal of Statistical Software*, 48, 1–36.
- Ryan MG, Stape JL, Binkley D, Fonseca S, Loos RA, Takahashi EN, Silva CR, Siva SR, Hakamada RE, Ferreira JM, Lima AMN, Gava JL, Leite FP, Andrade HB, Alves JM, Silva GGC (2010) Factors controlling *Eucalyptus* productiv-
ity: how water availability and stand structure alter production and carbon allocation. *Forest Ecology and Management*, 259, 1695–1703.
- Sande MT, Peña-Claros M, Ascarrunz N, Arends EJMM, Licona JC, Toledo M, Poorter L (2017) Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest. *Journal of Ecology*, 105, 1223–1234.
- Schimel DS, House JI, Hibbard KA, Bousquet P, Ciais P, Peylin P, Braswell BH, Apps MJ, Baker D, Bondeau A, Canadell J, Churkina G, Cramer W, Denning AS, Field CB, Friedlingstein P, Goodale C, Heimann M, Houghton RA, Melillo JM, Moore B, Murdiyarso ID, Noble I, Pacala SW, Prentice IC, Raupach MR, Rayner PJ, Scholes RJ, Steffen WL, Wirth C (2001) Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature*, 414, 169–172.
- Schnitzer SA, Carson WP (2001) Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology*, 82, 913–919.
- Slik JWF, Paoli G, McGuire K, Amaral I, Barroso J, Bastian M, Blanc L, Bongers F, Boundja P, Clark C, Collins M, Dauby G, Ding Y, Doucet JL, Eler E, Ferreira L, Forshed O, Fredriksson G, Gillet JF, Harris D, Leal M, Laumonier Y, Malhi Y, Mansor A, Martion E, Miyamoto K, Murakami AA, Nagamasu H, Nilus R, Nurtjahya E, Oliveira Á, Onrizal O, Parada-Gutierrez A, Permana A, Poorter L, Poulsen J, Ramirez-Angulo H, Reitsma J, Rovero F, Rozak A, Sheil D, Silva-Espejo J, Silveira M, Spironelo W, Suzuki E, Tang JW, Theilade I, van der Heijden G, van Valkenburg J, Do TV, Vilanova E, Vos V, Wich S, Wöll H, Yoneda T, Zang RG, Zhang MG, Zweifel N (2013) Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 1261–1271.
- Stephenson NL, Das AJ, Condit R, Russo SE, Baker PJ, Beckman NG, Coomes DA, Lines ER, Morris WK, Rüger N, Álvarez E, Blundo C, Bunyavejchewin S, Chuyong G, Davies SJ, Duque Á, Ewango CN, Flores O, Franklin JF, Grau HR, Hao Z, Harmon ME, Hubbell SP, Kenfack D, Lin Y, Makana JR, Malizia A, Malizia LR, Pabst RJ, Pongpattanarunak N, Su SH, Sun IF, Tan S, Thomas D, Mantgem PJ, Wang X, Wiser SK, Zavala MA (2014) Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature*, 507, 90–93.
- Tilman D, Downing JA (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 363–365.
- Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294, 843–845.
- Wang WF, Lei XD, Ma ZH, Kneeshaw DD, Peng CH (2011) Positive relationship between aboveground carbon stocks and structural diversity in spruce-dominated forest stands in New Brunswick, Canada. *Forest Science*, 57, 506–515.

- Wilson EO (1988) The current state of biological diversity. In: *Biodiversity* (eds Wilson EO, Peter F), pp. 3–18. National Academies Press, Washington, DC.
- Yuan F, Wu JG, Li A, Rowe H, Bai YF, Huang JH, Han XG (2015) Spatial patterns of soil nutrients, plants diversity, and aboveground biomass in the Inner Mongolia grassland before and after a biodiversity removal experiment. *Landscape Ecology*, 30, 1737–1750.
- Zang RG, Yu SX, Liu JY, Yang YC (1999) The gap phase regeneration in a tropical montane rain forest in Bawangling, Hainan Island. *Acta Ecologica Sinica*, 19, 151–158.
- Zhang QG, Zhang DY (2003) Biodiversity and ecosystem function: recent advances and trends. *Biodiversity Science*, 11, 351–363. (in Chinese with English abstract) [张全国, 张大勇 (2003) 生物多样性与生态系统功能: 最新的进展与动向. 生物多样性, 11, 351–363.]
- Zhang Y, Chen HYH (2015) Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass. *Journal of Ecology*, 103, 1245–1252.

(责任编辑: 米湘成 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录 1 不同空间尺度下 BCI 样地地上生物量的半变差函数观测值及其 95% 的置信区间

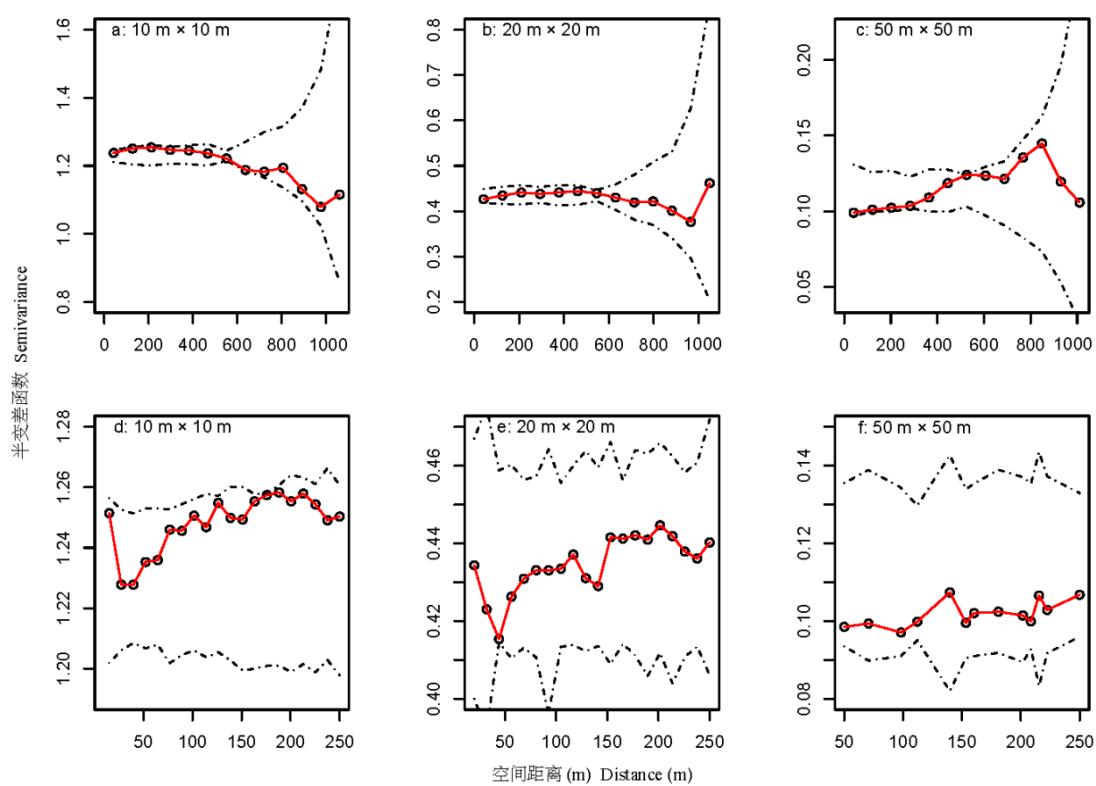
Appendix 1 Semivariograms and their 95% confidence intervals of aboveground biomass of BCI plot on different spatial scales

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017155-1.pdf>

附录 2 不同空间尺度(样方大小)下 BCI 样地内的物种丰富度和结构多样性与地上生物量的最佳结构方程模型评价指标

Appendix 2 Indices of goodness of the best fitted structural equation models on different spatial scales (quadrat sizes) for the relationship between species richness, structural diversity and aboveground biomass of the BCI plot

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2017155-2.pdf>



2

附录 1 不同空间尺度下(其中 a, b, c 最大空间尺度为 1,100 m; d, e, f 最大空间尺度为 250 m)

4 BCI 样地地上生物量的半变差函数观测值(圈点)及其 95% 的置信区间(虚线, 基于 4,999 次重
5 复)

6 Appendix 1 Semivariograms (points) and their 95% confidence intervals (dashed lines, based on
7 4,999 replicates) of aboveground biomass of BCI plot on different spatial (Maximum spatial
8 scales of the Semivariance are 1,100 m in a, b, c and 250 m in d, e, f, respectively)

12

附录 2 不同空间尺度(样方大小)下 BCI 样地内的物种丰富度和结构多样性与地上生物量的最佳结构方程模型评价指标

14

Appendix 2 Indices of goodness of the best fitted structural equation models on different spatial scales (quadrat sizes) for the relationship between species richness, structural diversity and aboveground biomass of the BCI plot

空间尺度 Spatial scales (m)	卡方检验 <i>P</i> 值 <i>P</i> -value (Chi-square)	比较拟合指数 (CFI)	Tucker-Lewis 指数 (TLI)	渐进残差均方和平方根 Root mean square error of approximation (RMSEA)	标准化残差均方和平方根 Standardized root mean square residual (SRMR)
10 × 10	0.001	0.999	0.993	0.029	0.010
20 × 20	0.550	1.000	1.002	0.000	0.015
50 × 50	0.714	1.000	1.041	0.000	0.039

16