

中南林业科技大学学报

Journal of Central South University of Forestry & Technology

ISSN 1673-923X，CN 43-1470/S

《中南林业科技大学学报》2026年第5期

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923X.2026.05.012

论文标题： 森林生物多样性及多功能性与生态系统稳定性关系研究进展

作　　者： 周彦君，宋沼鹏，李博文，等

收稿日期： 2026-01-26

引文格式： 周彦君,宋沼鹏,李博文,等.森林生物多样性及多功能性与生态系统稳定性关系研究进展[J].中南林业科技大学学报,2026,46(5):114-126.

ZHOU Y J, SONG Z P, LI B W, et al. Research advances in relationships among biodiversity, multifunctionality and ecosystem stability in forests[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(5):114-126.

相关论文推荐

Recommended articles

森林生态系统多功能性及经营优化途径

Forest ecosystem multifunctionality and optimizing management pathway

土壤微食物网与森林土壤固碳的进展与思考

Research advance and reflection on soil micro-food webs and soil carbon sequestration in forests

南岭山地天然林受损现状及生态恢复研究进展

Research progress on the damage status and ecological restoration of natural forests in the Nanling mountains

天然林保护工程对长白山施业区森林植被稳定性与恢复的贡献

Contribution of natural forest protection project to the stability and restoration of forest vegetation in Changbai mountain

草海国家自然保护区4种森林群落稳定性评价

Stability evaluation of four forest community types in the Caohai national natural reserve

基于生态系统健康指数的宁波四明山区域森林服务功能价值评估

Evaluation of forest service function at the Siming mountain area in Ningbo based on ecosystem health index

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923x.2026.05.012 http: //qks.csuft.edu.cn

森林生物多样性及多功能性与生态系统稳定性关系研究进展

周彦君[1, 2]，宋沼鹏[1]，李博文[2]，宋　杰[3]，苟密红[3]，赵俪茗[3]，刘勇波[1, 2]

（1. 中国环境科学研究院 生态环境部区域生态过程与功能评估重点实验室，北京 100012；
2. 兰州大学 生态学院，甘肃 兰州 730000；3. 河北省大海陀国家级自然保护区管理处，河北 张家口 075500）

摘　要：在全球气候变化与生物多样性丧失的背景下，理解生物多样性与森林生态系统稳定性对维持生态平衡和生态系统服务功能至关重要。传统研究多聚焦于单一功能或稳定性指标，难以揭示生态系统发生动态变化的机制。生物多样性主要通过功能冗余和异步性响应环境波动等机制提升多功能性，进而增强生态系统对干扰的抵抗力与恢复力，即生态系统稳定性。然而，生物多样性、多功能性与生态系统稳定性关系受到多种因素的交互影响，其内在机理仍不清楚。本文系统梳理了森林生态系统稳定性作为关键纽带的“生物多样性 - 稳定性 - 多功能性”协同框架；生物多样性与稳定性之间存在互补效应、选择效应、正反馈作用、负反馈作用等机制；多功能系统通过功能冗余、功能多样性、功能协同与权衡以及空间异质性和时间动态性等方面来提升生态系统稳定性；生物多样性和多功能性与生态系统稳定性之间的关系表现在地上 - 地下互作、多营养级网络等关键机制。通过增加生物多样性和多功能性来提升生态系统稳定性，以应对气候变化等因素，对推动生态系统保护、恢复与可持续发展具有重要的理论与实践价值。

关键词：森林生态系统；生态系统多功能性；互补效应；选择效应；互馈机制

中图分类号：S718.5　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1673-923X(2026)05-0114-13

Research advances in relationships among biodiversity, multifunctionality and ecosystem stability in forests

ZHOU Yanjun[1,2], SONG Zhaopeng[1], LI Bowen[2], SONG Jie[3], GOU Mihong[3], ZHAO Liming[3], LIU Yongbo[1,2]

(1. MEE Key Laboratory of Regional Ecological Processes and Functions Assessment, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China; 2. College of Ecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, Gansu, China; 3. Management Office of the Dahaituo National Nature Reserve in Hebei Province, Zhangjiakou 075500, Hebei, China)

Abstract: In the context of global climate change and biodiversity loss, understanding the relationship between biodiversity and the stability of forest ecosystems is crucial in maintaining ecological balance and ecosystem services and functions. Most studies have mainly focused on single function or stability indicators, making it difficult to comprehensively reveal the complex mechanisms of ecosystem dynamics. Biological diversity enhances multifunctionality mainly through mechanisms such as functional redundancy and asynchronous responding to environmental fluctuations, thereby increasing the resistance and resilience of ecosystems to disturbances. However, this relationship of biodiversity-stability is influenced by multiple interacting factors, and its underlying mechanisms remain controversial and unclear. This study systematically examines a “biodiversity-stability-multifunctionality” collaborative framework, with forest ecosystem stability as the critical nexus. The mechanisms between biodiversity and stability are complementary effects, selective pressures, positive feedback mechanisms, and negative feedback. Multifunctional systems enhance ecosystem stability through functional redundancy, diversity, synergy, trade-offs, spatial heterogeneity, and temporal dynamics. The relationships among biodiversity, multifunctionality, and ecosystem stability are manifested through key mechanisms such as aboveground-underground interactions and multi-trophic-level networks. Increasing biodiversity and multifunctionality to improve ecosystem stability holds significant theoretical and practical values for promoting ecosystem conservation, restoration, and sustainable development in response to climate change and other factors in the future.

Keywords: forest ecosystem; ecosystem multifunctionality; complementary effects; selection effects; feedback mechanism

收稿日期（Received）：2026-01-26　　**修订日期**（Revised）：2026-03-06

基金项目：国家重点研发计划项目（2024YFF1307604）。

第一作者：周彦君（2021951537@qq.com），硕士研究生。**通信作者：**刘勇波（liuyb@craes.org.cn），研究员，博士，博士研究生导师。

引文格式：周彦君 , 宋沼鹏 , 李博文 , 等 . 森林生物多样性及多功能性与生态系统稳定性关系研究进展 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2026, 46(5):114-126.

ZHOU Y J, SONG Z P, LI B W, et al. Research advances in relationships among biodiversity, multifunctionality and ecosystem stability in forests[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(5):114-126.

森林生态系统作为地球上最重要的陆地生态系统之一，其稳定性对全球生态平衡和人类福祉至关重要[1]。森林生态系统的生物多样性与稳定性关系是生态学研究的核心议题，随着气候变化和人类活动干扰的加剧，相关研究逐步从单一机制转向多维度、多尺度综合分析，多维生物多样性（物种、系统发育、功能多样性）的综合作用显著影响森林生态系统的稳定性。乔木层生物量与功能多样性（如比叶面积）呈正相关关系，而灌木的稳定性与种子大小的多样性或多性状综合的功能多样性相关联[2]；林分密度调控和水平结构优化可提升水源涵养功能，缓解土壤水分亏缺，增强生态系统的韧性[3]；乔木可通过调节根际土壤无机磷含量维持磷稳态，而草本依赖有机磷矿化，导致乔木在酸化环境下更具恢复力[4]；气候变暖初期可促进种内互利与更新，但近十年暖干化抑制更新速率，导致植被格局退化，威胁高寒生态系统的稳定性[5]；合理的森林经营可平衡生物多样性与功能稳定性，选择性采伐虽短期内降低 α 多样性，但在适度采伐强度下可通过促进 β 多样性维持区域稳定性[6]；物种组成与功能群的合理配置发挥着关键作用，特定树种或功能群对生态系统稳定性具有显著影响。微生物群落中，真菌关键种通过调控土壤有机碳和氮循环，直接驱动土壤多功能性，阔叶林因其真菌网络复杂而表现出更高的稳定性[7]；在气候变化背景下，森林生态系统的稳定性正面临多重压力，高海拔地区物种组成时间变异性随温度升高而显著加剧，而低海拔地区因管理强度差异呈现同质化或多样性损失[8]。

森林生态系统多功能性（Ecosystem multifunctionality，EMF）旨在解析生物多样性多维度驱动机制、森林类型与管理策略优化、地上 - 地下生物互作与土壤健康、气候变化响应与适应性管理如何协同调控生态系统同时提供多种功能（如碳汇、水文调节、养分循环等）的能力。近年来，研究从单一功能评估转向多维度、多营养级及跨尺度综合分析，并结合气候变化与可持续发展需求提出管理优化策略。研究森林生态系统多功能性调节生物多样性与稳定性关系：首先，需要明确多功能性在生物多样性与稳定性间的中介作用，在退化森林恢复中，通过调控多功能性，可增强生态系统应对干扰（如火灾、病虫害、气候变化）的韧性；其次，森林多功能性可缓冲气候变化对稳定性的负面影响，且微生物多样性或地下生态过程对森林多功能性具有重要贡献，拓展了对森林稳定性的认知边界；最后，物种 α 多样性与系统发育 β 多样性共同促进区域尺度 EMF，环境异质性通过调节多样性分布间接增强多功能性[9]。在高黎贡山亚热带森林中，外生菌根（Ectomycorrhiza，ECM）优势度与 EMF 呈正相关，ECM 树种通过高效养分吸收和碳分配提升生态系统服务功能[10]。对长白山阔叶红松林的研究发现，土壤微生物多样性虽不直接影响 EMF 均值，却是维持高阈值功能的关键；植物谱系多样性通过林分结构复杂性间接调控温带森林多功能性[11]。

1　生物多样性与生态系统稳定性关系

自 MacArthur[12] 和 Elton[13] 提出生态系统稳定性与群落多样性之间的关系以来，学者们开展了大量研究，例如在度量生态系统稳定性方面，包括生态系统对外界干扰的抵抗力（Resistance）和干扰去除后生态系统恢复到初始状态的能力（Resilience）[14]。研究认为，多样性与稳定性之间存在互补效应、选择效应、正反馈作用、负反馈作用等[15]（表 1），并且这种关系受到多种因素的影响，例如林分结构、养分循环和气候变化等。

1.1　互补效应

互补效应是指不同物种具有不同的生态位和功能特性，通过物种间的资源利用差异化和功能互补，更充分地利用资源，提高生态系统生产力，

表 1　生物多样性与生态系统稳定性关系机制

Table 1　Mechanisms underlying the relationship between biodiversity and ecosystem stability

机制 Mechanism	核心观点 Core viewpoints	主要优点 Main advantages	局限性 Limitation
互补效应 Complementarity effect	物种通过生态位分化与资源利用差异，实现功能互补，提升群落生产力与资源利用效率	提高资源捕获效率与生产力；缓解种间竞争；提升系统对环境波动的缓冲能力	依赖物种功能性状差异；在资源极度受限或物种贫乏系统中效应减弱
选择效应 Selection effect	高功能性状物种（如速生、深根、耐旱）在群落中占优势，主导生态系统功能与稳定性	快速提升特定生态系统功能（如碳汇、抗旱性）；在环境胁迫下维持系统适应性	可能导致群落结构单一化；长期依赖单一优势种增加系统脆弱性（如病虫害风险）
正反馈作用 Positive feedback	物种间协同互惠（如菌根共生、结构异质性）强化资源交换与功能整合，提升系统稳定性	形成稳定的共生网络；增强系统对干扰的恢复力；促进多营养级协同	依赖特定物种组合与共生关系；关系一旦破坏，系统恢复难度大
负反馈作用 Negative feedback	密度制约、植物 - 土壤反馈等机制抑制优势种过度扩张，维持物种共存与群落动态平衡	防止竞争排斥；维持物种多样性；增强系统自我调节能力	在强烈人为干扰或环境剧变下可能失效；反馈强度受空间尺度影响

增强系统应对环境变化的能力。研究人员在中国亚热带森林开展森林生物多样性与生态系统功能（Biodiversity ecosystem functioning，BEF）试验（BEF-China），8 年的试验周期结束后，高多样性样地的地上生物量积累显著高于单一物种样地，这种超产现象主要归因于互补效应，特别是物种间功能性状的差异导致的生态位分化 [16]。互补效应认为资源分配或积极的相互作用导致资源使用总量的增加 [17]，或者不同物种通过占据不同的时空生态位，减少竞争并提高资源利用效率。Feng 等 [18] 基于 255 个地点的数据研究表明，相较于单一树种纯林种植，多树种混植能够提升植株径级生长水平与地上生物量累积能力，物种间的互补效应是其核心驱动机制。欧洲一项研究发现，结构化混交林通过时空资源的合理分配（如深浅根系搭配），维持长期生产力波动处于最低水平，而生物多样性通过互补效应，显著提升森林生态系统的稳定性 [19]。在贵州省马尾松人工林改造过程中，引入阔叶树种后能有效提升马尾松纯林土壤碳氮固持能力，这源于合理的林分郁闭度避免了太阳长期照射对土壤微生物活力的抑制，不同树种搭配在光能捕获与蒸腾调节方面形成功能互补，增加了森林生态系统的物种多样性，进一步证实了结构优化能够显著增强林分的稳定性与抗逆能力 [20]。

土壤氮、磷等养分的可利用性直接影响植物生长和微生物群落，进而调节森林物种组成和稳定性。例如，森林生态系统的养分循环通过调节资源分配影响物种共存，增强互补效应，在巴拿马中部进行的为期 15 a 的施肥试验表明，氮添加会显著促进速生树种生长，降低群落物种多样性，而磷添加则可能缓解养分限制，改变竞争格局 [21]。深根系树种可吸收深层土壤的氮、磷，而浅根系树种依赖表层养分，这种互补性减少了种间竞争，促进物种多样性维持。一项覆盖了中国温带、亚热带和热带 3 个生物群落的调查发现，非根际土壤养分循环越快的物种，其根际效应越弱，从而将植物特性和土壤状况相结合，促进森林生态系统碳循环和养分循环并增强群落多样性 [22]。亚热带地区混交林种植园中，纯林转为混交林的经营趋势是增加稳定性和可持续性 [23]。二氧化碳施肥效应可能因土壤氮、磷限制而失效，导致碳汇能力下降，而混交林通过菌根网络的作用增强养分矿化能力，可缓解这一矛盾，维持碳吸收的稳定性。Liu 等 [24] 研究发现，不同树种及其关联的菌根真菌在养分觅食策略上存在互补性，混交林能容纳更多样的菌根类型和功能，从而更高效地吸收土壤中不同形态、不同空间的养分。

1.2 选择效应

在森林生态系统中，物种丰富的群落更可能包含某些高功能性状的物种（如生长迅速或抗逆性强、资源高效利用），这些优势物种在竞争中占据主导地位，从而对群落生产力或稳定性产生决定性影响 [25]，即具有特定特征的物种在群落中占优势会影响生态系统进程 [17]。例如某些先锋树种（如杨树、桉树）在演替早期快速生长，可显著提升森林碳汇能力，但其主导地位可能导致群落结构单一化，而长期单一化种植易引发土壤退化、病虫害暴发等问题，降低系统抗干扰能力 [26]。同时，优势物种占据特定生态位，通过排除低竞争力物种，导致生态位分化，最终优化资源分配 [27]。然而，在资源受限环境中，竞争筛选可能促进功能更高效的物种留存，增强系统适应性，干旱胁迫下深根树种通过高效利用水分主导群落，缓解水分限制对其生产力的负面影响。通过根系观测数据进行全球的 Meta 分析，结果证明，高生物量和干旱压力会驱使根系向下扎深数米，深根系统能有效缓冲干旱对初级生产力的负面影响 [28]。

干扰类型和强度直接影响选择效应的方向与强度，从而影响森林生态系统的恢复力与抵抗力。研究表明，温带阔叶红松林在中高强度择伐（10% ～ 30% 强度）后，土壤有机碳密度、持水力等指标超过原始林，同时物种和土壤微生物多样性显著提升，表明适度的干扰可通过选择效应促进保留木生长和地下生物多样性 [29]。但是，多因子复合干扰（如热浪 + 污染）通过协同作用放大选择效应，可能导致生态系统稳定性下降。Kong 等 [30] 提出，土壤吸附与生物降解的协同作用可增强对复合干扰的抵抗力，但若其中任一过程失效，均会导致系统的稳定性显著降低。此外，气候变暖加速耐寒植物退化，促进耐热或入侵物种扩张，进而排除低竞争力物种，提高选择效应，改变森林群落结构，降低本地物种多样性 [31]。同时，连续极端气候事件可能导致生态系统恢复力突破阈值，研究人员在美国明尼苏达州北方森林南部展开为期 5 a 的试验表明，在经历增温或者降水量的减少后，会增加 9 种共存的北美树种幼苗时期的死亡率，导致群落抵抗力稳定性降低 [32]。

1.3 正反馈作用

正反馈作用是森林生态系统中物种间协同互惠的重要形式，通过资源互补、抗逆性增强和功能协同等机制，显著提升生物多样性与生态系统

稳定性的耦合程度。最经典的范例就是菌根共生网络，这种资源交换将会突破单个物种的资源限制，共生关系能帮助宿主植物抵御生物和非生物胁迫，并且不同物种通过共生形成功能整合体[33]。而正反馈关系往往形成复杂的生态网络，其稳定性依赖于物种多样性（如多种共生真菌组合），保护此类共生关系是维持森林健康的关键[34]。Simard 等[35]研究了外生菌根树种纸桦和花旗松之间的碳传递关系，表明纸桦和花旗松之间的碳转移主要通过直接菌丝途径进行。树木根系与菌根真菌形成共生网络，真菌帮助树木吸收水分和养分，树木则通过光合产物反哺真菌。未来研究需量化不同森林类型中正反馈作用的临界值，以实现生态恢复与气候适应的双重目标。

林分结构的复杂性将直接影响物种共存状态，并增强种间正反馈作用。例如，通过提供多样化的光照、湿度和资源条件，促进动植物、微生物的共存，显著提升鸟类、昆虫及附生植物的多样性水平。对德国温带森林进行研究发现，结构异质性（林分内树木大小和排列的变异）对鸟类、节肢动物和植物多样性等的正面影响，比单纯的树种丰富度所产生的影响更为广泛[36]。Omari 等[37]研究了林分结构对幼林叶面积、林木生长和生长效率的影响，发现间伐通过增加剩余树的叶面积而不是通过提高其生长效率来增加单株蓄积量。而复层林分（乔木层、灌木层、草本层）通过光、水分和养分的垂直分层利用，提升资源捕获效率。亚热带常绿阔叶林复层结构可提高光能利用率，支持更多耐阴物种存活[38]。同时，复层林分可通过碳汇功能的时间互补性（速生树种短期固碳、慢生树种长期固碳），显著提升森林碳储量的稳定性[31]。

养分在植物、土壤和微生物之间的动态分配会触发自我强化的反馈环路，从而影响物种组成、功能多样性及生态系统的恢复力。Bondaruk 等[39]基于 6 大洲 9 个国家 26 个草地及其主要植物功能群开展研究，分析了生物量对干旱和养分添加的响应规律，结果表明，温带草原中，高多样性群落在养分添加时生产力提升更为显著，而干旱时生产力下降幅度更大，因此多样性既增强养分利用的正反馈，也增加群落对干扰的敏感性。此外，在草原恢复过程中，高物种多样性群落可通过提高养分利用效率，在干旱条件下提升生产力，进而形成“多样性—养分利用—抗逆性”的正反馈。这表明，人类活动既可破坏自然正反馈（如酸化），也可通过恢复策略重建有益反馈。

气候变暖[40]、极端天气事件和 CO_2 浓度升高等环境变化会触发一系列自我强化的生态过程，从而加速或抑制生物多样性的变化，并影响生态系统的稳定性[41-42]。采用 ^{18}O 同位素示踪技术测定微生物生长速率，探讨气候、土壤属性等对微生物生长速率的影响，发现来自寒冷和潮湿地区且资源丰富的酸性至中性土壤中，微生物群落具有较高的潜在生长速率；长期变暖虽然改变了群落组成，但可能通过增强微生物网络的复杂性和稳定性来维持生态系统的正常功能[43]。长期氮添加导致土壤 pH 值下降，增加微生物多样性，进一步加强碳固定，形成“磷输入—酸化—碳汇能力提升”的正反馈[44]。

1.4　负反馈作用

负反馈（Negative feedback）是生态系统自我调节的核心机制，通过平衡种间竞争、资源分配和种群动态，维持森林生物多样性与稳定性的动态平衡。Margules 等[45]认为负反馈作用通过密度制约效应抑制优势种的过度扩张，减缓竞争排斥，为其他物种提供了生态位。生物多样性可以增强生态系统的负反馈调节能力，使系统在受到干扰后能够恢复到稳定状态。例如，Mangan 等[46]分别在科罗拉多岛（Barro Colorado Island，BCI）和 Gigante 半岛，采用完全可逆的荫棚和田间试验相结合的方法开展研究，结果表明，森林生态系统中通过植物—土壤反馈调节物种共存，平衡群落结构，防止单一物种垄断资源。植物可通过根系分泌物改变土壤微生物群落，抑制自身生长或促进其他物种生长；某些植物会释放化感物质，不仅抑制自身幼苗生长，避免种内竞争，同时为其他物种创造生存空间，从而促进物种多样性的提升。对印第安纳州门罗县布卢明顿 Griffy Lake 自然保护区的黑樱桃树展开调查，研究发现，天敌会降低黑樱桃树下的后代密度，为异种（如鹅掌楸、山茱萸）补充创造机会[47]。负反馈调节是森林生态系统维持稳定的关键机制，保护森林生物多样性不仅是维持负反馈调节的基础，也是应对自然和人为干扰的关键策略。

林分结构（密度等）通过负反馈效应抑制竞争失衡，缓冲干扰的负面影响，维持生态系统的动态平衡。例如，Kannenberg 等[48]开发了一种新的方法来衡量林分密度和当地气候如何驱动光合产物（Gross primary productivity，GPP）向地上木质生物量（Aboveground woody biomass carbon，AGBC）的分配，结果表明，干旱期间 AGBC 的分配比例下降约 30%，密度调控可通过调节碳分

配路径缓解气候胁迫。另外，温带森林中，林分密度增加可降低草本优势度指数（Herb dominance index，HDI），间接提升草本植物多样性，而树高变化则与草本多样性呈负相关，表明林分结构通过负反馈作用调控光照和资源可用性，进而影响林下群落的组成与结构 [49]。

2 多功能性与生态系统稳定性关系

Hector 和 Bagchi 于 2007 年首次通过试验验证了生物多样性对生态系统多功能性的影响，发现不同生态系统功能可能由不同的物种维持，从此生态系统多功能性研究才成为生态学研究的热点 [50]。关于多功能性与生态系统稳定性的关系，理论上认为多功能系统可能通过功能冗余、功能多样性、功能协同与权衡以及空间异质性和时间动态性等方面来提升稳定性 [51]（表 2）。

2.1 功能冗余

功能冗余（Functional redundancy）是指生态系统中不同物种在功能上存在重叠或互补的现象。Naeem 等 [52] 通过受控试验，首次明确证实了物种多样性（通过功能冗余机制）可以提高生态系统过程（如生产力）的可靠性（即降低时间波动性），为功能冗余的“保险假说”提供了早期关键证据。功能冗余通过分散风险，降低单一物种失效对系统的冲击。研究表明，物种多样性高的森林在面对干旱或火灾等干扰时，因多物种协同作用表现出更强的抵抗力，且在干扰发生后，功能冗余物种可加速生态系统的恢复。在不同的土壤条件下，决定生态系统多功能性的关键物种是不同的，应根据不同土壤条件选择合适的植物组合 [53]。不过，功能冗余水平往往决定生态系统崩溃的临界点，研究者在中国亚热带万年青阔叶林的 5 个典型区域，设置了 250 个森林样地进行调查，发现当冗余物种损失超过阈值时，森林固碳功能与水文调节功能显著下降；而在高冗余系统中，功能稳定性可维持至大部分物种丧失 [54]。

功能冗余的有效性依赖于栖息地面积和连通性阈值，功能冗余可以缓冲物种丧失的负面影响，维持生态系统功能与过程的稳定性。研究表明，当栖息地总量损失较低时，生境破碎化可通过抑制竞争优势物种，促进功能冗余物种的共存；但若栖息地损失超过临界值，会显著削弱功能冗余，导致优势物种灭绝和生态系统功能崩溃 [55]。栖息地破碎化可通过改变物种组成和增加边缘效应，抑制功能冗余，进而影响森林的多功能性和稳定性，一项长达 22 a 的亚马逊森林碎片化生境研究发现，其物种组成通过边缘效应过滤了具有关键功能性状的树种，降低了功能冗余，从而导致植物群落在时间上的功能稳定性下降 [56]。随着栖息地的持续退化和破碎，局部和景观尺度上的生物多样性会丧失，因此需要恢复栖息地和增加连通性，以维持生态系统的稳定性 [57]。

地形因素（如海拔、坡度、坡向、生境异质性等）通过垂直差异、水文调控和环境异质性，成为森林多功能性与稳定性的重要调节因子。Wiegand 等 [58] 发现，温带高海拔森林中大多数树种依赖外生菌根（ECM）真菌，该菌根具有较强的病害防护作用，可增强树木抗逆性（如抗寒、抗病），而热带低海拔森林以丛枝菌根（Arbuscular mycorrhizal，AM）为主，幼树分布更依赖动物传播的种子扩散。全球联网极端干旱试验（Extreme drought in grasslands experiment，EDGE）表明，欧亚草原比北美草原对干旱更敏感，微地形（如洼地）通过调节土壤水分再分配，保障非优势种在干旱中存活，进而增强群落稳定性 [59]。

2.2 功能多样性

功能多样性（Functional diversity）是森林生态系统稳定性的关键驱动因素，通过调节资源

表 2 多功能性与生态系统稳定性关系机制

Table 2 Mechanisms underlying the relationship between multifunctionality and ecosystem stability

机制 Mechanism	核心观点 Core viewpoints	主要优点 Main advantages	局限性 Limitations
功能冗余 Functional redundancy	多个物种承担相似生态功能，在干扰发生时相互替代，维持生态系统稳定性	增强生态系统对物种丧失的缓冲能力；提升生态系统稳定性；延缓系统崩溃阈值	冗余度过高可能掩盖功能衰退信号；依赖栖息地面积与生境连通性
功能多样性 Functional diversity	物种功能性状差异越大，资源利用方式越多样，系统对波动的响应越稳健	提高资源利用效率；增强系统对气候波动的适应能力；促进物种异步性	功能性状选择与量化标准不统一；不同性状间可能存在权衡
功能协同与权衡 Functional synergy and trade-off	不同功能之间相互促进或制约，构成复杂网络，共同影响系统多功能性与稳定性	优化资源分配；提升系统应对复合干扰的能力；揭示多功能性内在机制	协同与权衡关系复杂，难以量化；受环境背景与尺度影响显著
空间异质性 - 时间动态性 Spatial heterogeneity - temporal dynamics	功能在空间上分布不均、时间上动态变化，增强系统对环境和干扰的适应能力	提高系统的恢复力与抵抗力；促进物种的共存；增强生态韧性	需要高分辨率数据支持；异质性本身可能带来管理复杂性

利用效率、功能互补性及系统抗干扰能力，直接影响生态系统的综合服务能力和长期稳定性。Villéger 等 [60] 在 2008 年提出了功能丰富度、功能均匀度和功能离散度指数，奠定了现代功能多样性多维度量化的基础，功能多样性可以通过这些指数进行有效量化。功能多样性高的森林中，不同物种在资源利用、耐旱性、生长策略等方面存在差异，形成异步性响应机制。例如：在江西德兴新岗山森林生物多样性试验中发现，耐旱性特征（如水分传导率、气孔控制）的多样性显著缓冲了干旱对群落生产力的影响，高多样性群落在气候波动下生产力年际变化更小，进而提高其稳定性 [61]。在一项亚热带森林生物多样性试验中，研究者评估了来自 40 种被子植物的 315 个混合样地物种（功能群）嵌套度和周转率对林分生产力的影响，认为选择适宜的物种组成，与增加物种多样性对提高森林生产力同等重要，并且树种的选择应该基于其功能，因为功能多样性对生产力的长期作用强度高于物种组成 [62]。在乌兰布和沙漠沙冬青群落中，固定沙地与半固定沙的沙冬青，资源分配倾向于叶片较大且薄、生长速率较高的“快速资源获取”策略；在盐碱滩地生境里，植物则更偏向叶片较小较厚、防御能力较强、生长速率低的“保守资源利用”策略，通过优化资源分配，充分利用有限资源，进而增强在异质性生境中的生存能力 [63]。

土壤通过生物互作、化学平衡及物理结构等多维度影响森林生态系统的稳定性和多功能性，土壤生物通过分解有机质和调控养分循环，直接增强生态系统的多功能性，提升功能多样性。在云南省新平彝族傣族自治县磨盘山国家级森林公园亚热带原始森林区，研究发现不同林分类型之间会因为细菌群落不同而引起功能带代谢通路变化，较高细菌多样性使得常绿阔叶林土壤生境恢复力和抵抗力较强，稳定性较高 [64]。

2.3　功能协同与权衡

功能性状（Functional traits）作为连接物种与生态系统功能的桥梁，在调节多功能性与稳定性关系中扮演着核心角色。这些性状不仅决定了物种对环境变化的响应策略，还通过物种间的相互作用塑造了生态系统功能的表现形式。基于世界植被数据库，Bruelheide 等 [65] 揭示了植物功能性状与环境梯度之间的宏观格局，将性状研究推向了全球尺度。值得注意的是，功能性状之间并非独立存在，而是形成了复杂的协同与权衡网络（Synergy and trade-off networks）[66]。例如，高木材密度通常与慢生长速率相关（生长 - 存活权衡），而深根系可能与耐旱性增强协同变化，这些性状间的协同与权衡关系从根本上决定了森林生态系统多功能性的内涵及其稳定性，而生态系统服务之间的权衡与协同关系则是森林多功能性最直接的体现。二者通过调整生态过程的效率与冗余性，共同维持森林多功能性（如碳汇、水文调节、生物多样性保持）与生态系统稳定性的动态平衡。

栖息地破碎化增加森林斑块边缘比例，边缘区域因光照、温度和湿度变化形成异于核心区的微环境，破碎化初期可能因边缘效应暂时增加局部物种多样性，但长期会导致特化物种丧失。已有试验表明，全球森林生境破碎化初期，林缘会形成生物多样性过滤器，短期内促进部分类群增殖，但在破碎化发生 30 ～ 50 a 后，区域生物多样性将下降 13% ～ 75%，同时生态系统功能随之削弱 [67]。另有研究 [68] 表明，在 21 世纪前 20 年，全球 75.1% 的森林景观破碎化程度有所下降，但高多样性群落因破碎化导致生态位狭窄化，稳定性反而低于原生林。多样化的森林群落通过功能协同效应可显著提升抗旱能力，而破碎化导致的单一化使这一机制失效 [69]。研究人员提出，边缘化导致耐旱草本植物入侵，改变原有森林群落结构，降低水文调节和土壤保持能力 [70]。在入侵初期，群落的物种丰富度与功能多样性对外来种的入侵会产生显著的抑制作用；但随着入侵进程的推进，这种抵抗效应的强度和方向可能发生转变，这种动态性意味着功能协同与权衡关系同样会随入侵阶段而变化，而非静态不变 [71]。此外，本地树木多样性越高，外来物种的入侵严重程度往往越低，因为多样化的森林中大多数生态位已被本地树种占据，使非本地树种难以获得立足之地。这一抑制效应在自然生态系统中尤为显著，但当人类活动干扰强烈时，本地多样性对外来入侵的缓冲作用可能被掩盖 [72]。

2.4　空间异质性和时间动态性

多功能性生态系统通常具有较高的空间异质性和时间动态性，即生态系统功能在空间和时间上存在差异和变化，这种异质性和动态性可以增强生态系统的适应力和恢复力，使其能够应对环境变化和干扰。研究发现，在低纬度热带森林中，树种的聚集度与多度没有明显关系，稀有树种个体分布相对分散；而在高纬度温带森林中，两者呈现显著负相关，稀有树种个体高度聚集，常见树种则较为分散 [58]。阳坡干旱条件更有利于某些

耐旱型 ECM 真菌的分布，而阴坡则可能支持不同类型真菌的生长。这种菌根真菌通过与不同树种的特定共生关系，形成多样化的资源获取途径，从而提升其稳定性 [10]。升温可能促进速生树种的固碳过程，抑制慢生树种的生长。而高生物多样性森林可通过物种响应异步性（如光合速率与水分利用效率的季节错峰）维持功能稳定性。例如，一些树种在春季较早展叶进行光合作用，而另一些则在夏季雨季高效利用水分；在缺水年份，深根系树种能维持生态系统多功能性，而浅根系树种可能出现生长衰退。这种时间上的错位形成了植物水力性状的多样性，在增强森林生态系统应对干旱的恢复力方面发挥关键作用，使得生态系统的整体生产力和水分利用效率在波动环境中保持更高的稳定性 [73]。

空间异质性和时间动态性共同调控森林多功能性与稳定性的关系。Liu 等 [74] 基于 2000 至 2020 年归一化植被指数（Normalized difference vegetation index，NDVI）时间自相关（Temporal autocorrelation，TAC）结果构建恢复力指标，定量评估了北方森林对覆盖变化的响应。结果表明，北方森林恢复力对覆盖度减少比覆盖度增加更敏感，尤其是原生林。地形通过影响养分循环和干扰扩散路径，加剧或缓解这种不对称性，说明提高森林覆盖可增强生态恢复力，而覆盖度降低则削弱生态系统功能。此外，物种丰富度主要通过促进物种异步性来增加生物量稳定性，而结构多样性直接影响碳储量分配格局，空间异质性通过创造多样化的微生境，增强群落对环境波动的抵抗能力 [75]。

3 森林生物多样性及多功能性与生态系统稳定性关系

森林生态系统具有高度的多功能性，例如碳固定、水土保持、生物多样性维持等，这些功能之间相互关联、相互影响，共同维持着森林生物多样性与生态系统的稳定性，它们之间的关系主要包括以下几个方面：物种扩散与共生策略的协同演化、多营养级多样性与网络复杂性、功能性状与生态位互补以及地上 - 地下互作的协同效应。但当前仍存在许多挑战，例如，如何在不同空间和时间尺度上整合多功能性、生物多样性和稳定性之间的关系，如何预测和调控森林生态系统的多功能性和稳定性等（图 1）。

3.1 物种扩散与共生策略的协同演化

扩散能力强的物种可快速适应环境变化，而共生策略则通过优化资源利用效率，提升系统稳定性和生产力，两者相辅相成，共同构成了森林应对气候变化的适应性响应 [76]。研究发现，热带榕树依赖特定小蜂传粉，小蜂幼虫依赖榕果子房发育，两者缺一不可，这种榕树与传粉榕小蜂的

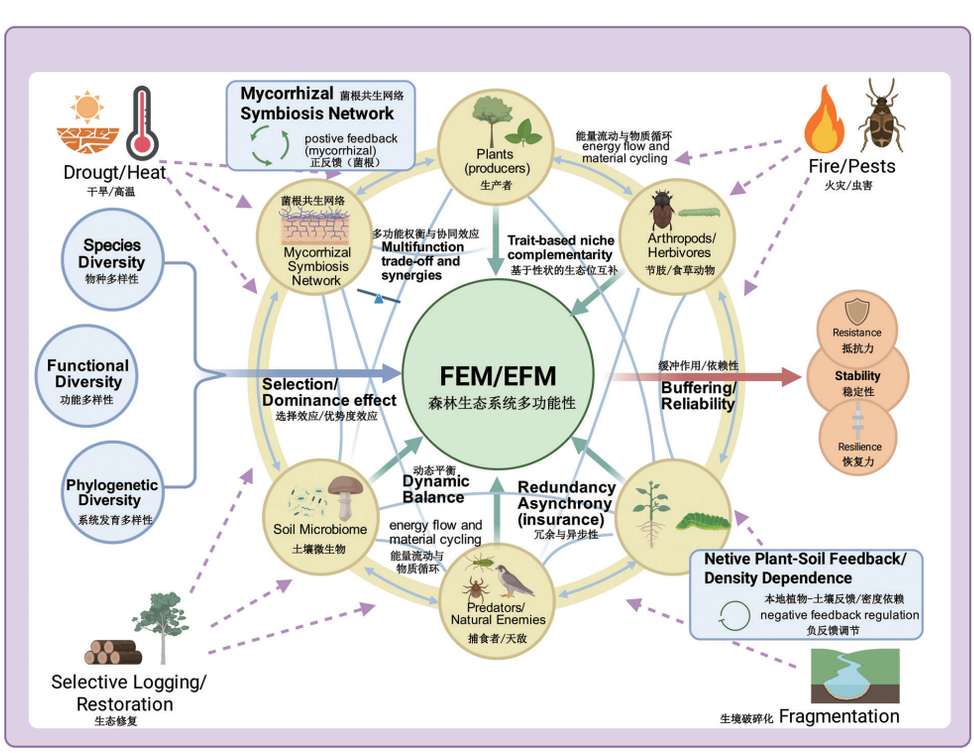


图 1 研究框架图

Fig. 1 Research framework diagram

专一的互惠关系，以及在雌雄异株榕树中的空间分离，是核心稳定机制 [77]。多杰加布等 [78] 以 3 个物种为例，构建了空间群落动态数学模型，研究物种的不同扩散模式对其共存结果的影响，结果表明，物种扩散模式在很大程度上决定了物种的生存，且不同扩散模式的物种对生境丧失和生境破碎的容忍度不同。而捕食者通过调控植食性动物数量间接保护植物群落，共生微生物通过改善植物健康状况，提升生态系统恢复力，形成多层次稳定机制。鸟类传播种子时，种子附着的菌根孢子可加速幼苗定植；幼苗的菌根网络进一步吸引传粉昆虫，形成正反馈循环。这种循环在热带雨林中表现尤为显著，复杂共生网络支持了全球一半以上的陆地生物多样性 [79]。研究表明，在油梨根际土壤中，微生物群落构建了复杂的共生网络以响应外界胁迫。当油梨受根腐病侵染时，其根际微生物共生网络的拓扑结构会发生显著变化，病原菌的侵染会破坏原有稳定的共生关系，导致网络复杂度降低，但同时也富集了具有拮抗功能的有益微生物类群，这揭示了植物在逆境下通过重塑根际共生网络来抵御病害的适应性机制。这种微观层面的共生网络动态调整，与宏观尺度的物种扩散策略相互补充，共同构成了生态系统应对环境变化的稳定性基础 [80]。

3.2　多营养级多样性与网络复杂性

多营养级多样性（植物、动物、微生物等）通过资源利用互补和功能冗余，显著增强生态系统多功能性。植物多样性作为基础营养级，通过提供栖息地和资源供给，为高营养级生物的生存与功能多样性提供支撑。相关研究表明，森林中植物多样性增加后，地上节肢动物多样性相应提升，土壤微生物多样性也会提高，最终显著增强病虫害抵抗能力和土壤碳封存功能 [81]。生态网络的复杂性通过功能冗余和动态平衡缓冲环境干扰，土壤中细菌、真菌和原生动物的多营养级互作网络可通过代谢途径的多样性维持养分循环稳定性 [82]。例如，闫文德 [83] 系统阐述了土壤微食物网（包含线虫、螨类、原生动物等）通过营养级联效应调控森林土壤有机碳分解与储存的机制，强调微食物网的复杂性和稳定性直接决定土壤固碳能力，为理解地下多营养级网络与生态系统碳封存功能的关系提供了新视角。在亚热带森林中，多营养级网络复杂性与生态系统多功能性呈显著正相关，中国东南部一项研究发现，乔木多样性可提升多营养级节肢动物网络的复杂性，进而显著增强生态系统生产力 [84]。网络越复杂，其在环境扰动中的抵抗力越强，因此多营养级与复杂网络的协同作用使生态系统多功能性显著高于单一营养级主导的系统 [85]。

3.3　功能性状与生态位互补

功能性状差异决定了物种在生态系统中的生态位分化，有效弱化种间竞争，提升环境资源利用效率，最终实现群落整体生产力与稳定性的协同提升。高比叶面积的先锋树种快速占领林冠上层，高效获取光照，而低比叶面积的耐阴树种充分利用林下弱光，这种垂直结构上的资源利用分化正是驱动生物多样性 - 生产力正关系的关键 [86]。在人工林经营中，利用树种功能性状差异构建混交模式，已被证实是提升林地生产力和空间稳定性的有效途径。徐芷妍等 [87] 在对油茶与罗田垂枝杉混交模式的研究中发现，利用垂枝杉树冠窄小的特性，其与油茶混交后显著提高了林分郁闭度，却未形成较大的冠层重叠度和较强的种间竞争关系，相较于油茶纯林，该混交模式下油茶的平均树高、地径和冠幅均有所提高，表明具有互补功能性状的树种配置，可通过生态位分化实现资源高效利用，进而提升群落生产力。生态位互补通过多物种协同作用缓冲环境扰动，提升生态系统的抵抗力与恢复力。在温带森林中，不同分解速率的凋落物通过微生物协同作用，维持土壤碳氮平衡，避免单一分解路径中断的风险，高功能分散指数（Functional dispersion index）的群落对极端降水的抵抗力更强 [88]。功能冗余表现为多物种可承担相似生态功能（如多个固氮树种共存），有效增强系统抗干扰能力，当某一固氮树种受病虫害侵袭时，其他固氮物种可维持氮循环稳定，功能冗余度一旦增加，森林抗干旱能力也会显著提升 [89]。

3.4　地上 - 地下互作的协同效应

森林生态系统的多功能性和稳定性依赖于地上植物与地下生物的协同互作，这种互作将通过资源交换与能量流动、功能互补以及网络复杂性等途径实现。土壤微生物通过资源交换直接影响植物多样性、生产力和生态系统稳定性，这是其养分供应与能量流动的具体体现 [90]。森林植物多样性通过凋落物输入与根系分泌物调控，增强土壤微生物活性，促进养分循环与固碳。土壤线虫与细菌的协同作用可提升有机质分解效率，进而增强生态系统稳定性，这一机制在温带森林中尤为显著 [91]。与此相关的是，AM 真菌通过菌丝网络连接不同植物个体，促进磷吸收和碳氮循环；ECM 真菌则通过增强宿主

抗病性，缓解同种竞争压力。在温带森林中，AM 和 ECM 共存的群落表现出更高的碳储存效率和抗病能力。对青藏高原东部云杉和冷杉等典型森林生态系统的研究表明，土壤碳、氮、磷化学计量特征及其与土壤酶活性的耦合关系，直接调控着凋落物分解与养分循环过程，这一机制体现了地下微生物功能群落对地上植被物质输入的协同响应 [92]。在江西省吉安市永丰官山杉木人工林中，林分密度影响土壤微生物群落，变化后的土壤微生物群落又会影响地上植被，最终土壤群落与地上植被协同响应密度变化，该结果为地上 - 地下协同作用与生态网络构建的相关研究提供了新思路 [93]。

4 展 望

森林生物多样性、多功能性与生态系统稳定性之间相互作用，具有复杂的关系网络：生态系统多功能性（如碳固存、养分循环、生产力等）通过整合不同维度的生物多样性（物种 α 多样性、物种 β 多样性、功能性状多样性、系统发育多样性）和环境异质性等，直接或间接调节生态系统稳定性的关系；生物多样性也通过种间异步性（不同物种对环境波动的异步响应）和功能多样性（如耐旱性、资源利用策略的差异）等增强生态系统的稳定性。

受研究对象局限，当前有关生物多样性、多功能性与生态系统稳定性之间的关系研究多聚焦于单一森林层次，对森林垂直结构和多营养级的整合不足；对多维生物多样性与稳定性关系的驱动机制仍存在争议。现有研究多基于短期试验或静态数据，缺乏长期演替过程及极端气候对多样性 - 多功能性 - 稳定性关系的动态影响分析。

因此，未来的研究建议：1）加强多维度与跨尺度整合分析，除了物种多样性和功能多样性，还应该结合系统发育多样性等探讨调节森林生态系统稳定性的机制；2）在不同空间尺度和时间尺度研究生物多样性、多功能性与生态系统稳定性之间的交互效应，特别是在多营养级网络中，关注植物 - 分解者 - 土壤微生物的互作网络，解析其如何通过能量流动和物质循环影响生态系统稳定性；3）关注森林生态系统对未来气候变化的适应，开发基于生物多样性、多功能性和稳定性的森林经营策略，以增强生态系统对极端气候的抵抗力；4）未来的森林生态系统管理应注重技术手段创新，利用机器学习等先进模型搭建各地区森林生态系统联网实验平台，量化多因子对“生物多样性 - 多功能性 - 稳定性”之间关系的影响，高效管理森林生态系统，提高森林生态系统的生产力（图 2）。

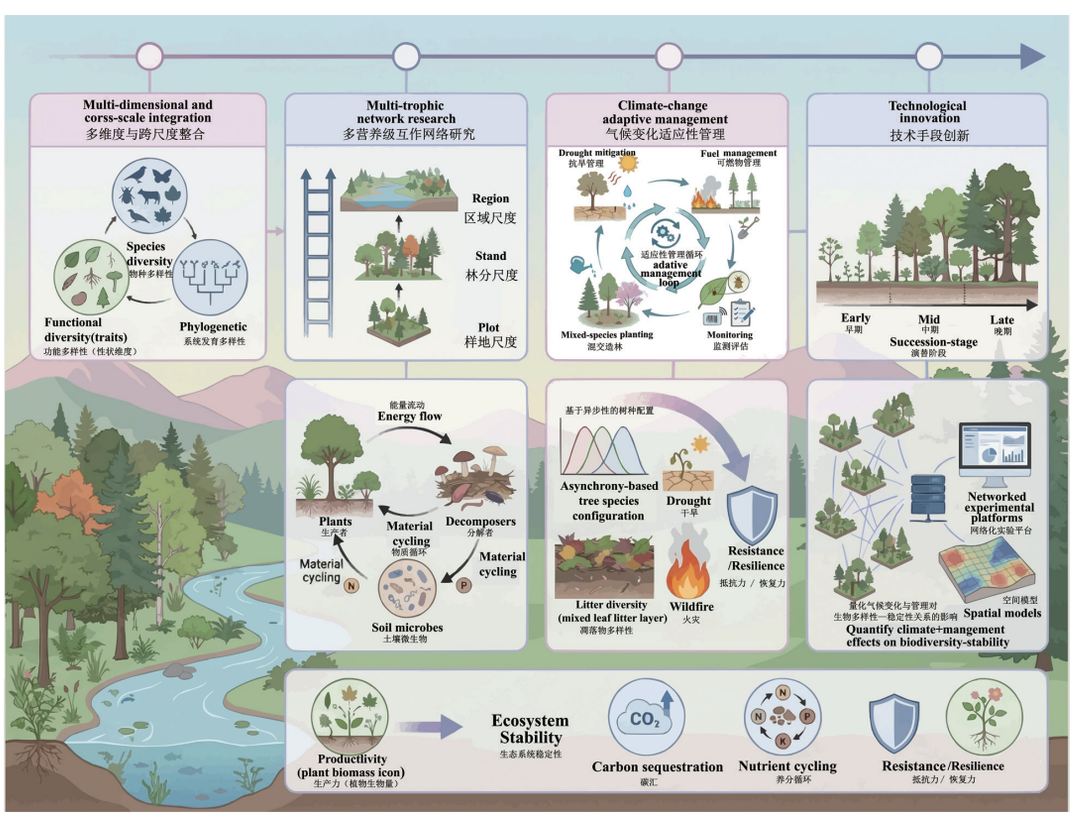


图 2 未来研究展望概念图

Fig. 2 Conceptual diagram of future research prospects

参考文献：

[1] LIANG M W, YANG Q, CHASE J M, et al. Unifying spatial scaling laws of biodiversity and ecosystem stability[J]. Science, 2025,387:eadl2373.

[2] LUO Y H, CADOTTE M W, BURGESS K S, et al. Greater than the sum of the parts: how the species composition in different forest strata influence ecosystem function[J]. Ecology Letters, 2019,22:1449-1461.

[3] WANG N, BI H X, PENG R D, et al. Sustainable forest development in the face of global warming: optimizing *Robinia pseudoacacia* L. stands to alleviate soil moisture depletion[J]. Journal of Cleaner Production,2024,470:143341.

[4] YU G C, ZHENG M H, WANG Y P, et al. Trees show higher resilience than herbs under phosphorus deficit induced by 12-year simulated acid rain[J]. Ecology,2025,106:e70071.

[5] WANG Y F, LIANG E Y, CAMARERO J J. Encroachment drives facilitation at alpine shrublines[J]. Forest Ecosystems,2024,11: 100168.

[6] QIAO X T, LAMY T, WANG S P, et al. Selective logging destabilizes the functioning and composition of forest ecosystems at multiple spatial scales[J]. Oikos,2023,11:e10099.

[7] WANG H X, WEI S X, WANG Z H, et al. The role of fungal keystone taxa in soil multifunctionality across subtropical forests[J]. Applied Soil Ecology,2025,211:106108.

[8] HEFTY K L, POVAK N A, MANLEY P N, et al. Spatiotemporal patterns of diversity and diversity-stability relationships as a function of compounding disturbances and forest management[J]. Landscape Ecology,2025,40:84.

[9] LI J, HAO M H, CHENG Y X, et al. Tree diversity across multiple scales and environmental heterogeneity promote ecosystem multifunctionality in a large temperate forest region[J]. Global Ecology and Biogeography,2024,33:e13880.

[10] LUO Y H, MA L L, CADOTTE M W, et al. Testing the ectomycorrhizal-dominance hypothesis for ecosystem multifunctionality in a subtropical mountain forest[J]. New Phytologist, 2024,243:2401-2415.

[11] YUAN Z Q, ALI A, RUIZ-BENITO P, et al. Above- and below-ground biodiversity jointly regulate temperate forest multifunctionality along a local-scale environmental gradient[J]. Journal of Ecology,2020,108:2012-2024.

[12] MACARTHUR R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability[J]. Ecology,1955,36(3):533-536.

[13] ELTON C S. The ecology of invasions by animals and plants[M]. London: Methuen, 1958: 1-181.

[14] 黄建辉 , 韩兴国 . 生物多样性和生态系统稳定性 [J]. 生物多样性 ,1995,3(1):31-37.
HUANG J H, HAN X G. Biodiversity and ecosystem stability[J]. Chinese Biodiversity,1995,3(1):31-37.

[15] IVES A R, CARPENTER S R. Stability and diversity of ecosystems[J]. Science,2007,317:58-62.

[16] HUANG Y Y, CHEN Y X, CASTRO-IZAGUIRRE N, et al. Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment[J]. Science,2018,362:80-83.

[17] LOREAU M, HECTOR A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments[J]. Nature,2001, 412:72-76.

[18] FENG Y H, SCHMID B, LOREAU M, et al. Multispecies forest plantations outyield monocultures across a broad range of conditions[J]. Science,2022,376:865.

[19] HECTOR A, SCHMID B, BEIERKUHNLEIN C, et al. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands[J]. Science,1999,286:1123-1127.

[20] 王浩东 , 陈梦 , 袁丛军 , 等 . 马尾松纯林阔叶化改造对土壤碳氮固持的短期效应 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2024,44(10): 126-137.
WANG H D, CHEN M, YUAN C J, et al. The short-term effects of converting pure *Pinus massoniana* forests into mixed broadleaved forests on soil carbon and nitrogen sequestration[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2024,44(10):126-137.

[21] WRIGHT S J, TURNER B L, YAVITT J B, et al. Plant responses to fertilization experiments in lowland, species-rich, tropical forests[J]. Ecology,2018,99(5):1129-1138.

[22] SUN L J, TSUJII Y, XU T L, et al. Species of fast bulk-soil nutrient cycling have lower rhizosphere effects: a nutrient spectrum of rhizosphere effects[J]. Ecology,2023,104:e3981.

[23] BU W S, GU H J, ZHANG C C, et al. Mixed broadleaved tree species increases soil phosphorus availability but decreases the coniferous tree nutrient concentration in subtropical China[J]. Forests,2020,11:461.

[24] LIU B T, LI H B, ZHU B, et al. Complementarity in nutrient foraging strategies of absorptive fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi across 14 coexisting subtropical tree species[J]. New Phytologist,2015,208:125-136.

[25] CHEN C, XIAO W Y, CHEN H Y H. Meta-analysis reveals global variations in plant diversity effects on productivity[J]. Nature,2025,638:435-440.

[26] BAZZAZ F A. The physiological ecology of plant succession[J]. Annual Review of Ecology and Systematics,1979,10:351-371.

[27] GODOY O, GÓMEZ-APARICIO L, MATÍAS L, et al. An excess of niche differences maximizes ecosystem functioning[J]. Nature

Communications,2020,11:4180.

[28] FAN Y, MIGUEZ-MACHO G, JOBBÁGY E G, et al. Hydrologic regulation of plant rooting depth[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2017,114(40):10572-10577.

[29] YUAN Z Q, ALI A, LOREAU M, et al. Divergent above- and below-ground biodiversity pathways mediate disturbance impacts on temperate forest multifunctionality[J]. Global Change Biology,2021,27:2883-2894.

[30] KONG X, XU B L, ORR J A, et al. Ecosystems have multiple interacting processes that buffer against co-occurring stressors[J]. Trends in Ecology & Evolution,2025,40(5):479-488.

[31] 刘国华 , 傅伯杰 . 全球气候变化对森林生态系统的影响 [J]. 自然资源学报 ,2001,16(1):71-78.
LIU G H, FU B J. Effects of global climate change on forest ecosystems[J]. Journal of Natural Resources,2001,16(1):71-78.

[32] REICH P B, BERMUDEZ R, MONTGOMERY R A, et al. Even modest climate change may lead to major transitions in boreal forests[J]. Nature,2022,608:540-545.

[33] LOREAU M, DE MAZANCOURT C. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms[J]. Ecology Letters,2013,16(Suppl. 1):106-115.

[34] VAN DER HEIJDEN M G A, HORTON T R. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems[J]. Journal of Ecology,2009,97:1139-1150.

[35] SIMARD S W, PERRY D A, JONES M D, et al. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field[J]. Nature,1997,388:579-582.

[36] HEIDRICH L, BAE S, LEVICK S, et al. Heterogeneity-diversity relationships differ between and within trophic levels in temperate forests[J]. Nature Ecology & Evolution,2020,4:1204-1212.

[37] OMARI K, MACLEAN D A, LAVIGNE M B, et al. Effect of local stand structure on leaf area, growth, and growth efficiency following thinning of white spruce[J]. Forest Ecology and Management,2016,368:55-62.

[38] 杨欣 , 姚志良 , 王彬 , 等 . 亚热带常绿阔叶林林分结构对物种组成变异的驱动作用 : 从局域到区域尺度 [J]. 生物多样性 , 2023,31(2):5-16.
YANG X, YAO Z L, WANG B, et al. Driving effects of forest stand structure of a subtropical evergreen broad-leaved forest on species composition variation: from local to regional scales[J]. Biodiversity Science,2023,31(2):5-16.

[39] BONDARUK V F, XU C, WILFAHRT P, et al. Aridity modulates grassland biomass responses to combined drought and nutrient addition[J]. Nature Ecology & Evolution,2025,9:937-946.

[40] 秦文宽 , 李晓杰 , 王旭东 , 等 . 土壤溶解性有机碳对气候变暖的响应研究进展 [J]. 北京大学学报 (自然科学版),2024,60(4):758-766.
QIN W K, LI X J, WANG X D, et al. Responses of soil dissolved organic carbon to climate warming: a review[J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis,2024,60(4):758-766.

[41] 吴欣宇 , 朱秀芳 . 中国不同植被区对极端气候的响应差异 [J]. 生态学报 ,2023,43(24):10202-10215.
WU X Y, ZHU X F. Differential analysis of vegetation response to extreme climate in different vegetation regions of China[J]. Acta Ecologica Sinica,2023,43(24):10202-10215.

[42] 赵广 , 张扬建 . 大气 CO_2 浓度升高对土壤碳库稳定性的影响 [J]. 生态学报 ,2023,43(20):8493-8503.
ZHAO G, ZHANG Y J. Effect of elevated CO_2 on the persistence of soil carbon pool[J]. Acta Ecologica Sinica,2023,43(20):8493-8503.

[43] YUAN M M, GUO X, WU L W, et al. Climate warming enhances microbial network complexity and stability[J]. Nature Climate Change,2021,11:343-348.

[44] ZHOU Z H, WANG C K, CHA X Y, et al. The biogeography of soil microbiome potential growth rates[J]. Nature Communications,2024,15:9472.

[45] MARGULES C R, SARKAR S. Systematic conservation planning[M]. New York: Cambridge University Press,2007.

[46] MANGAN S A, SCHNITZER S A, HERRE E A, et al. Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest[J]. Nature,2010,466:752-755.

[47] PACKER A, CLAY K. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree[J]. Nature,2000,404:278-281.

[48] KANNENBERG S A, BABST F, BARNES M L, et al. Stand density and local climate drive allocation of GPP to aboveground woody biomass[J]. New Phytologist,2025,246:543-553.

[49] LI J, YIN Z, CHENG F S, et al. Effects of stand structure, individual dominant species and environment on herb diversity in a temperate forest region[J]. Ecological Indicators,2025,172:113262.

[50] HECTOR A, BAGCHI R. Biodiversity and ecosystem multifunctionality[J]. Nature,2007,448:188-190.

[51] PENNEKAMP F, PONTARP M, TABI A, et al. Biodiversity increases and decreases ecosystem stability[J]. Nature,2018,563:109-112.

[52] NAEEM S, LI S B. Biodiversity enhances ecosystem reliability[J]. Nature,1997,390:507-509.

[53] LI X S, CHEN Y C, LIU F, et al. Plant species composition and key-species abundance drive ecosystem multifunctionality[J]. Journal of Applied Ecology,2024,61:2100-2110.

[54] HUANG C S, XU Y, ZANG R G. Low functional redundancy revealed high vulnerability of the subtropical evergreen broadleaved forests to environmental change[J]. Science of the Total Environment,2024,935:173307.

[55] ZHANG H L, CHASE J M, LIAO J B. Habitat amount modulates biodiversity responses to fragmentation[J]. Nature Ecology & Evolution,2024,8:1437-1447.

[56] LAURANCE W F, NASCIMENTO H E M, LAURANCE S G, et al. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2006,103(50):19010-19014.

[57] GONÇALVES-SOUZA T, CHASE J M, HADDAD N M, et al. Species turnover does not rescue biodiversity in fragmented landscapes[J]. Nature,2025,640:702-706.

[58] WIEGAND T, WANG X G, FISCHER S M, et al. Latitudinal scaling of aggregation with abundance and coexistence in forests[J]. Nature,2025,640:967-973.

[59] YU Q, XU C, WU H H, et al. Contrasting drought sensitivity of Eurasian and North American grasslands[J]. Nature,2025, 639:114-118.

[60] VILLÉGER S, MASON N W H, MOUILLOT D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology[J]. Ecology,2008,89(8):2290-2301.

[61] SCHNABEL F, LIU X J, KUNZ M, et al. Species richness stabilizes productivity via asynchrony and drought-tolerance diversity in a large-scale tree biodiversity experiment[J]. Science Advances,2021,7:eabk1643.

[62] ZHANG L, SCHMID B, BONGERS F J, et al. Strong nestedness and turnover effects on stand productivity in a long-term forest biodiversity experiment[J]. New Phytologist,2025,245:130-140.

[63] 董雪 , 韩春霞 , 王英姿 , 等 . 生境异质性对沙冬青群落功能多样性与物种多样性的影响 [J]. 中南林业科技大学学报 , 2025,45(12):105-118.
DONG X, HAN C X, WANG Y Z, et al. Impact of habitat heterogeneity on the functional diversity and species diversity of *Ammopiptanthus mongolicus* communities[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2025,45(12):105-118.

[64] 毛煜民 , 王克勤 , 宋娅丽 , 等 . 滇中亚高山森林土壤细菌多样性及群落结构对 N 沉降的响应 [J]. 中南林业科技大学学报 , 2023,43(8):125-137.
MAO Y M, WANG K Q, SONG Y L, et al. Responses of soil bacterial diversity and community structure to N sedimentation in alpine forests in central Yunnan[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2023,43(8):125-137.

[65] BRUELHEIDE H, DENGLER J, PURSCHKE O, et al. Global trait-environment relationships of plant communities[J]. Nature Ecology & Evolution,2018,2:1906-1917.

[66] MAYNARD D S, BIALIC-MURPHY L, ZOHNER C M, et al. Global relationships in tree functional traits[J]. Nature Communications,2022,13:3185.

[67] HADDAD N M, BRUDVIG L A, CLOBERT J, et al. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems[J]. Science Advances,2015,1:e1500052.

[68] MA J, LI J W, WU W B, et al. Global forest fragmentation change from 2000 to 2020[J]. Nature Communications,2023,14:3752.

[69] LIU D, WANG T, PEÑUELAS J, et al. Drought resistance enhanced by tree species diversity in global forests[J]. Nature Geoscience,2022,15:800-804.

[70] LEWIS S L, EDWARDS D P, GALBRAITH D. Increasing human dominance of tropical forests[J]. Science,2015,349:827-832.

[71] GUO K, PYŠEK P, CHYTRÝ M, et al. Stage dependence of Elton's biotic resistance hypothesis of biological invasions[J]. Nature Plants,2024,10:1484-1492.

[72] DELAVAUX C S, CROWTHER T W, ZOHNER C M, et al. Native diversity buffers against severity of non-native tree invasions[J]. Nature,2023,621:773-781.

[73] ANDEREGG W R L, KONINGS A G, TRUGMAN A T, et al. Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought[J]. Nature,2018,561:538-541.

[74] LIU X Y, WANG D S, CHEN A P, et al. Asymmetric sensitivity of boreal forest resilience to forest gain and loss[J]. Nature Ecology & Evolution,2025,9:505-514.

[75] WU A C, ZHOU G Y, HE H L, et al. Tree diversity depending on environmental gradients promotes biomass stability via species asynchrony in China's forest ecosystems[J]. Ecological Indicators,2022,140:109021.

[76] HÜLSMANN L, CHISHOLM R A, COMITA L, et al. Latitudinal patterns in stabilizing density dependence of forest communities[J]. Nature,2024,627:564-571.

[77] COOK J M, RASPLUS J Y. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs[J]. Trends in Ecology & Evolution,2003,18(5): 241-248.

[78] 多杰加布 , 巴桑卓玛 . 生境破坏景观中物种不同扩散模式对杂食食物网的影响 [J]. 生态学报 ,2026,46(2):1103-1113.
DUOJIEJIABU, BASANGZUOMA. Effects of different dispersal patterns of species on omnivorous food web in habitat-damaged landscapes[J]. Acta Ecologica Sinica,2026,46(2):1103-1113.

[79] FRANKLIN O, NÄSHOLM T, HÖGBERG P, et al. Forests trapped in nitrogen limitation: an ecological market perspective on ectomycorrhizal symbiosis[J]. New Phytologist,2014,203:657-666.

[80] 何应会 , 黄耀恒 , 陆荣民 , 等 . 油梨根际土壤微生物群落及其共生网络对根腐病的响应 [J]. 中南林业科技大学学报 ,

2024,44(4):106-115.
HE Y H, HUANG Y H, LU R M, et al. Responses of avocado rhizosphere soil microbial community and its co-occurrence network to root rot disease[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2024,44(4):106-115.

[81] LI Y, SCHULDT A, EBELING A, et al. Plant diversity enhances ecosystem multifunctionality via multitrophic diversity[J]. Nature Ecology & Evolution,2024,8:2037-2047.

[82] WU L W, ZHANG Y, GUO X, et al. Reduction of microbial diversity in grassland soil is driven by long-term climate warming[J]. Nature Microbiology,2022,7:1054-1062.

[83] 闫文德 . 土壤微食物网与森林土壤固碳的进展与思考 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2023,43(11):1-12.
YAN W D. Research advance and reflection on soil micro-food webs and soil carbon sequestration in forests[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2023,43(11):1-12.

[84] LI Y, SCHMID B, SCHULDT A, et al. Multitrophic arthropod diversity mediates tree diversity effects on primary productivity[J]. Nature Ecology & Evolution,2023,7:832-840.

[85] LUO Y H, CADOTTE M W, LIU J, et al. Multitrophic diversity and biotic associations influence subalpine forest ecosystem multifunctionality[J]. Ecology,2022,103:e3745.

[86] LIANG J J, CROWTHER T W, PICARD N, et al. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests[J]. Science,2016,354:aaf8957.

[87] 徐芷妍 , 杜超群 , 袁慧 , 等 . 油茶与罗田垂枝杉混交模式林分生长及空间结构分析 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2025,45(9):29-38.
XU Z Y, DU C Q, YUAN H, et al. Analysis of stand growth and spatial structure in mixed stand of *Camellia oleifera* and *Cunninghamia lanceolata* var. Luotian[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2025,45(9):29-38.

[88] 李杰 , 郝珉辉 , 范春雨 , 等 . 东北温带森林树种和功能多样性对生态系统多功能性的影响 [J]. 植物生态学报 ,2023,47(11):1507-1522.
LI J, HAO M H, FAN C Y, et al. Effect of tree species and functional diversity on ecosystem multifunctionality in temperate forests of northeast China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2023,47(11):1507-1522.

[89] HUA F Y, BRUIJNZEEL L A, MELI P, et al. The biodiversity and ecosystem service contributions and trade-offs of forest restoration approaches[J]. Science,2022,376:839-844.

[90] VAN DER HEIJDEN M G A, BARDGETT R D, VAN STRAALEN N M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems[J]. Ecology Letters,2008,11:296-310.

[91] EISENHAUER N, YEE K, JOHNSON E A, et al. Positive relationship between herbaceous layer diversity and the performance of soil biota in a temperate forest[J]. Soil Biology and Biochemistry,2011,43:462-465.

[92] 黄百莹 , 杨玉婷 , 周汶宏 , 等 . 青藏高原东部不同森林类型土壤碳氮磷化学计量特征及酶活性 [J]. 兰州大学学报 (自然科学版),2025,61(5):613-620.
HUANG B Y, YANG Y T, ZHOU W H, et al. Soil nutrient characteristics and enzyme activities of different forest types in eastern Qinghai-Xizang plateau[J]. Journal of Lanzhou University (Natural Sciences),2025,61(5):613-620.

[93] 王丽艳 , 李虹茹 , 黄文超 , 等 . 不同密度对杉木林根际土壤丛枝菌根真菌群落结构及共生格局的影响特征 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2023,43(11):151-162.
WANG L Y, LI H R, HUANG W C, et al. Effects characteristic of different densities on arbuscular mycorrhizal fungal community structure and symbiotic patterns in rhizosphere soil of Cunninghamia lanceolata plantations[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2023,43(11):151-162.

[本文编校：谢荣秀]