

DOI:10.13332/j.1000-1522.20190017

东北温带森林林分结构与生产力关系研究

吴兆飞¹ 张雨秋¹ 张忠辉² 何怀江² 张春雨¹ 赵秀海¹

(1. 北京林业大学国家林业和草原局森林经营工程技术研究中心, 北京 100083; 2. 吉林省林业科学研究院, 吉林 长春 130033)

摘要:【目的】探讨林分结构与森林生产力之间的关系及其驱动机制, 为合理改善林分结构, 优化森林生态系统功能, 提高林分生产力提供科学依据。【方法】以东北地区温带森林为研究对象, 采用机械布点的方式在东北地区 7 座温带森林分布的主要山脉上设置了 327 个调查取样点, 调查面积共计 32.7 hm²。研究以 26 348 株活立木的野外调查数据为基础, 利用结构方程模型探讨了基于大尺度条件下物种多样性和结构多样性对森林生产力的作用路径和大小, 分析了温度、降水和林分优势高与森林生产力之间的关系及其驱动机制。【结果】在结构方程模型中: (1) 物种多样性和结构多样性与生产力之间的关系都呈显著正相关, 且二者间有很强的相关性; (2) 温度和降水对生产力没有直接影响, 而是分别通过影响结构多样性和物种多样性作用于生产力; (3) 林分优势高对生产力也无直接影响, 通过影响林分结构作用于森林生产力, 且影响比温度和降水更大。【结论】中国东北温带森林林分生产力的直接驱动因子是结构多样性和物种多样性, 气候和林分优势高是通过作用于林分结构间接影响森林生产力。研究结果为东北地区温带森林的可持续经营和管理提供了理论依据, 具有重要的现实意义。

关键词: 温度; 降水; 林分优势高; 物种多样性; 结构多样性; 林分生产力; 结构方程模型

中图分类号: S757.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522-(2019)05-0048-08

引文格式: 吴兆飞, 张雨秋, 张忠辉, 等. 东北温带森林林分结构与生产力关系研究 [J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(5):48-55. Wu Zhaofei, Zhang Yuqiu, Zhang Zhonghui, et al. Study on the relationship between forest structure and productivity of temperate forests in Northeast China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(5): 48-55.

Study on the relationship between forest structure and productivity of temperate forests in Northeast China

Wu Zhaofei¹ Zhang Yuqiu¹ Zhang Zhonghui² He Huaijiang² Zhang Chunyu¹ Zhao Xiuhai¹

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

2. Jilin Provincial Academy of Forestry Sciences, Changchun 130033, Jilin, China)

Abstract: [Objective] The objectives of this paper is to study the relationship between forest structure and forest productivity and its driving mechanism, so as to improve the forest structure, optimize forest ecosystem function, and improve forest productivity. [Method] Then temperate forests in the Northeastern was taken as the research object and a network of 327 survey plots was established on the seven main mountain ranges distributed in temperate forests, with a total area of 32.7 hm². Based on the field survey data of 26 348 trees, the structural equation model (SEM) was used to study the path and strength of forest productivity based on species diversity and structure diversity under large-scale conditions. Besides, the relationship between climatic factors and forest productivity and their driving mechanism were also analyzed. [Results] (1) Both species diversity and structure diversity showed significant positive correlations

收稿日期: 2019-01-15 修回日期: 2019-03-15

基金项目: 国家重点研发计划重点专项项目(2017YFC0504005), 国家自然科学基金项目(31670643), 吉林省科技发展计划项目(20180519020JH)。

第一作者: 吴兆飞。主要研究方向: 森林生态学。Email: stwuzf@qq.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号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。

责任作者: 张春雨, 教授, 博士生导师。主要研究方向: 森林经营理论与技术。Email: zcy_0520@163.com 地址: 同上。

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

with forest productivity, and these two factors were strongly correlated. (2) Temperature and precipitation have no direct impact on productivity, but instead act on productivity by adjusting structure diversity and species diversity. (3) Similarly, dominant height of stand put impacts on productivity by adjusting forest structure and showed stronger influence than temperature and precipitation. [Conclusion] Structure diversity and species diversity are direct driving factors for forest productivity in temperate forests in Northeast China, while climatic factors and dominant height of stand affect forest productivity by influencing forest structure. The results provide a theoretical basis for the sustainable management and management of temperate forests in Northeast China, showing important practical significance.

Key words: temperature; precipitation; dominant height of stand; species diversity; structure diversity; forest productivity; structural equation model

近年来, 由于全球变暖, 气候对森林生产力的影响逐渐成为研究的热点^[1-3]。全球变暖主要体现在温度升高和降水的重新分配, 温度和降水是调控森林生态系统初级生产力的关键因素, 许多研究表明温度和降水等气候因子通过影响植物生理直接影响森林生态系统的功能。此外, 气候还可以通过影响森林物种组成和养分循环对森林生产力产生间接影响^[4-7]。一些研究注意到, 气候差异会导致物种多样性和生产力之间的关系发生变化, 但是关于其内在作用机制仍存在争议^[8-9]。

物种多样性和生产力之间的关系是生态学研究的一个热点问题, 大量实验证明较高的物种多样性可以提高森林生态系统的生产力^[10-12], 但是二者之间的作用强度和内在作用机制还有争议^[13]。一些学者认为物种多样性和生产力关系的研究应该考虑气候、立地质量和群落结构等因素及其与物种多样性和生产力的内在关系, 从而更好的理解多驱动因素对天然林多样性和生态系统功能的影响^[13-15]。Zhang等通过结构方程模型将结构多样性和树种多样性联系起来, 证明了树种多样性对生产力没有直接的影响, 而是通过调整结构多样性间接作用于林分生产力^[12], 而 Dănescu 等认为物种多样性和结构多样性的增大都可以直接提高林分生产力^[16]。谭凌照等在探讨物种多样性和群落结构与生产力关系时考虑了土壤环境, 并通过结构方程模型表达了土壤条件对生产力的影响^[17]。但是将气候因子考虑进去的研究还并不多见, 关于综合气候与物种多样性、结构多样性以及生产力之间关系的研究相对缺乏。

东北地区森林面积占全国的 37%, 木材蓄积量占 1/3, 对于调节东北平原、华北平原气候, 缓解全球变暖, 都具有不可或缺的生态功能, 但是由于长期以来不合理的经营, 森林生态系统结构明显改变、服务能力显著下降。当前对于东北森林生产力的研究主要集中在局域尺度, 无法充分考虑气候因素, 因此大尺度地开展东北地区气候差异对森林生产力的影响

及其作用机制对合理经营和保护好现有天然林资源具有重要的现实和长远意义。

本研究以东北地区天然林为研究对象, 采用机械布点的方法在 7 座山脉上共设置了 327 个调查点, 通过结构方程模型: (1) 比较基于大尺度条件下物种多样性和结构多样性对生产力的作用路径及大小; (2) 探讨温度和降水与森林生产力之间的关系及其驱动机制。旨在进一步理解中国东北地区温带森林生产力影响因素和作用机制, 以期对东北地区森林的可持续经营和管理提供理论支持。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于我国东北温带森林分布区, 包括黑龙江、吉林和辽宁的 7 座山脉, 由北至南依次为: 小兴安岭、完达山、老爷岭、张广才岭、长白山、哈达岭和龙岗山。东北地区气候类型复杂多样, 主要为温带季风气候, 冬季时间长, 1 月平均最低温在 -20°C 以下, 降雨主要集中于夏季, 森林植被主要分布在山脉和丘陵^[18]。根据各山脉植被类型、物种组成、森林面积、气候条件、林分受干扰以及破碎化程度等差异, 采用机械布点的方法, 将 7 个温带森林分布区划分成了 327 个调查点 ($122^{\circ}03' \sim 134^{\circ}01' \text{ E}$ 、 $39^{\circ}42' \sim 50^{\circ}44' \text{ N}$) (图 1)。

研究区年均温为 $-2.10 \sim 9.88^{\circ}\text{C}$, 年降水量为 $484.66 \sim 1\,134.3 \text{ mm}$, 海拔 $79 \sim 1\,255 \text{ m}$, 森林类型主要为阔叶混交林和针阔混交林, 纯林以蒙古栎 (*Quercus mongolica*) 林和桦木林为主。阔叶树种主要为蒙古栎、白桦 (*Betula platyphylla*)、紫椴 (*Tilia amurensis*)、黑桦 (*Betula davurica*)、春榆 (*Ulmus japonica*)、色木槭 (*Acer mono*)、糠椴 (*Tilia mandschurica*)、胡桃楸 (*Juglans mandshurica*)、山杨 (*Populus davidiana*) 和水曲柳 (*Fraxinus mandschurica*), 针叶树种主要是红松 (*Pinus koraiensis*)、臭松 (*Abies nephrolepis*) 和落叶松 (*Larix*

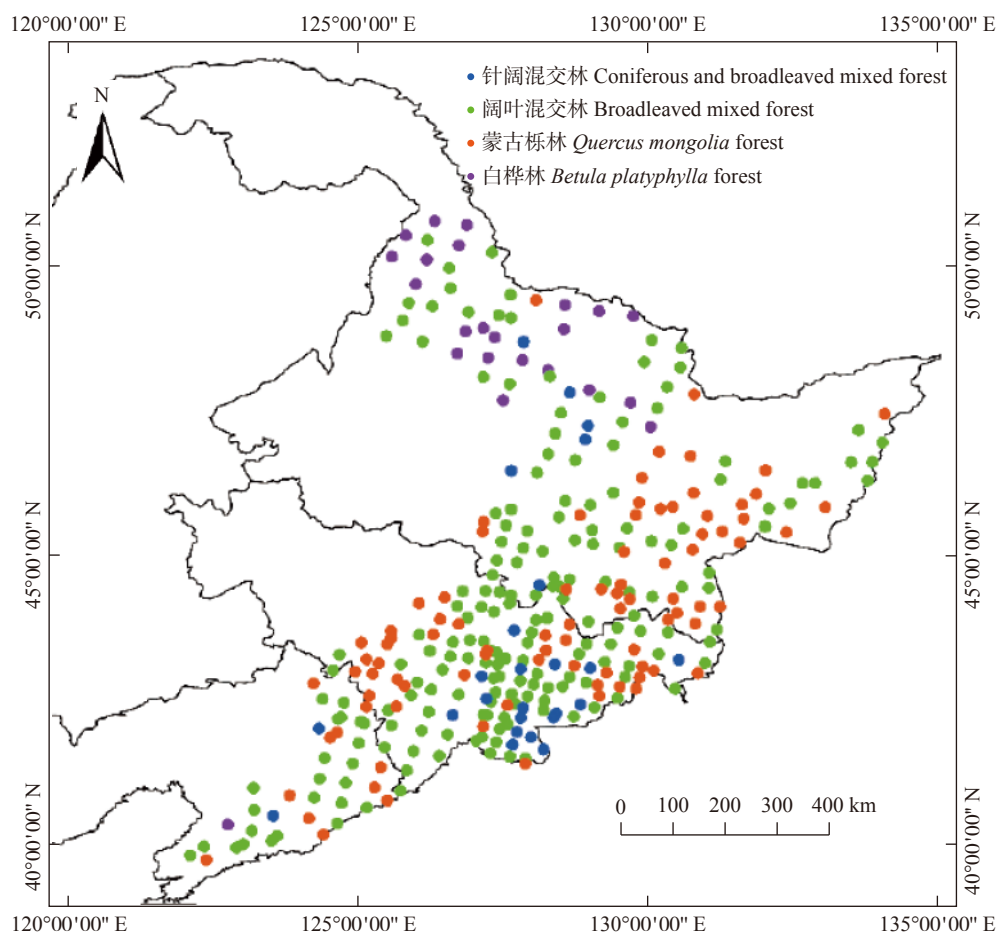


图 1 研究区各调查点的地理分布

Fig. 1 Geographical distribution of survey plots within the study area

gmelinii)。

1.2 野外调查和数据获取

2017 年夏季, 根据机械布点的经纬度坐标, 结合现实林分确定调查点的具体位置并开展了外业调查, 所有实际调查点均为天然林。根据林分的实际情况, 选取中心点架设罗盘仪, 调平并确定正北方向, 建立一个以罗盘仪为圆心, 半径为 17.85 m, 面积约为 1 000 m² 的样圆。使用手持 GPS 和罗盘仪确定实际调查点的经纬度坐标和海拔(m)、坡度(°)、坡向等地形因子。使用胸径尺、卷尺、测高器和测距仪等工具, 由正北方向开始, 按顺时针方向对样圆内胸径 DBH ≥ 5 cm 的乔木进行每木测量, 并将其作为对象木, 记录各对象木的物种名称、相对位置(北偏角, (°); 距离, m)、胸径 DBH(cm)、高度(m)、冠幅(东西和南北方向, m)。

使用内径为 5.15 mm 的生长锥对样圆内 DBH ≥ 5 cm 的乔木进行年轮条取样, 在树高 1.3 m 处由北向南进钻, 入钻方向与树干保持垂直, 避开巴结或其他异常树皮处, 进钻深度应超过髓心 2~3 cm。对所有年轮条进行编号保存, 待年轮条干燥后进行内业

处理, 并测定所有对象木近 5 年的胸径生长量(d , mm)。根据对象木 2017 年的胸径以及近 5 年的胸径生长量, 计算各对象木 2012 年的胸径, 结合各地区各树种的胸径树高式和立木材积公式^[19-21], 求得单木蓄积(m³), 进而计算出各样圆 2012 年和 2017 年的林分蓄积以及各调查点每年的蓄积生长量(VI)。基于 2017 年调查点内各树种的蓄积比例, 将调查点划分成不同的林型, 林型划分标准见表 1。根据实际调查点的经纬度坐标范围, 从 KNMI Climate Explorer(<https://climexp.knmi.nl/start.cgi>)获取了覆盖研究区的 340 个点位 2012—2017 年的温度和降水数据, 利用 ArcGIS 中的反距离插值法将年均温(°C)和年均降水量(mm)赋值给实际调查点。此外, 选取各样圆内树高前 10% 的对象木作为优势木, 利用优势木树高的平均值(H_{dom})反映林分整体的立地质量^[18,22-23]。

1.3 数据处理

1.3.1 物种多样性和结构多样性

选取物种丰富度(Richness)、香农指数(Shannon index)和辛普森指数(Simpson index)反映各调查点

表 1 林型划分标准

Tab. 1 Forest type classification standard

森林类型 Forest type	划分标准 Classification standard
纯林 Pure forest	某一树种蓄积量占总蓄积的65%以上 Single tree species ≥ 65% of total volume
针叶混交林 Coniferous mixed forest	针叶树种蓄积量占总蓄积的65%以上 Coniferous species ≥ 65% of total volume
阔叶混交林 Broadleaved mixed forest	阔叶树种蓄积量占总蓄积的65%以上 Broadleaved species ≥ 65% of total volume
针阔混交林 Coniferous and broadleaved mixed forest	针叶和阔叶树种蓄积量各占25%~65% Broadleaved or coniferous species account for 25%–65%

的物种多样性情况。基于胸径和树高，根据各控制点胸径和树高的实际分布情况，分别以 1 cm 和 1 m 间隔将胸径和树高划分成不同的等级，统计各调查点胸径和树高的等级数以及各等级内的个体数，采用物种香农指数和辛普森指数的公式分别计算胸径、树高的香农指数和辛普森指数，以此来反映各调查点结构多样性(表 2)。

表 2 物种多样性和结构多样性计算公式和统计

Tab. 2 Calculation formulas and statistics of species diversity and structure diversity

指数 Index	计算公式 Formula	范围 Range	平均值 Mean	标准偏差 Standard deviation
物种丰富度 Species richness	$S=N_s$	1 ~ 20	7.66	4.32
物种多样性 Species diversity	物种香农指数 Species Shannon index $H_s=-\sum_{i=1}^{N_s}\frac{n_i}{N}\times\ln\left(\frac{n_i}{N}\right)$ 物种辛普森指数 Species Simpson index $D_s=1-\sum_{i=1}^{N_s}\left(\frac{n_i}{N}\right)^2$	0 ~ 2.66 0 ~ 0.92	1.33 0.59	0.69 0.26
	胸径香农指数 DBH Shannon index $H_d=-\sum_{j=1}^{N_d}\frac{n_j}{N}\times\ln\left(\frac{n_j}{N}\right)$ 胸径辛普森指数 DBH Simpson index $D_d=1-\sum_{j=1}^{N_d}\left(\frac{n_j}{N}\right)^2$	0 ~ 2.28 0 ~ 0.90	1.90 0.82	0.29 0.09
结构多样性 Structure diversity	树高香农指数 Tree height Shannon index $H_h=-\sum_{k=1}^{N_h}\frac{n_k}{N}\times\ln\left(\frac{n_k}{N}\right)$ 树高辛普森指数 Tree height Simpson index $D_h=1-\sum_{k=1}^{N_h}\left(\frac{n_k}{N}\right)^2$	0.53 ~ 2.30 0.29 ~ 0.94	2.24 0.86	0.42 0.08

注： N 是样圆内总个体数； N_s 是样圆内物种总数； n_i 是第*i*个物种的个体数； N_d 是样圆内胸径级数； n_j 是第*j*个胸径级的个体数； N_h 是样圆内树高级数； n_k 是第*k*个树高级的个体数。Notes: N is the total number of individual trees in each survey plots; N_s is the total number of species in each survey plots; n_i is the number of individuals in the i th species; N_d is the total number of the diameter class in each survey plots; n_j is the individual number of the j th diameter class; N_h is the total number of the height class in each survey plots; n_k is the individual number of the k th height class.

1.3.2 模型构建

根据各变量的统计结果，通过 Z-score 方法对数据进行标准化处理。利用方差膨胀因子(VIF)对转换后的数据进行多重共线性检验，VIF < 10 时认为变量之间没有多重共线性^[24]。基于多重共线性的检验结果，在已有的生产力结构方程模型的基础上^[12,17]，将气候因子引入模型，确定了结构方程模型的基本回归关系： $VI = a_1 \times BAD + a_2 \times H_{dom} + a_3 \times Climates + a_4 \times Diversity + a_5 \times Structure + b$ 。式中：VI 为林分蓄积生产力，BAD 为林分断面积， H_{dom} 为林分优势高，Climates 为气候因子，Diversity 为物种多样性，Structure 为结构多样性， b 为常数项， $a_1 \sim a_5$ 为相应的解释变量的系数。

从低纬度到高纬度地区，水热条件沿纬度梯度发生变化，低纬度地区良好的水热条件为更多的树

种创造了适宜的生存环境，物种丰富度显著提升，林分结构也逐渐复杂，森林生产力提升。因此，为研究气候因子对生产力的影响机制，探讨物种多样性和结构多样性影响生产力相对作用大小和路径。基于林分断面积和林分结构构建了以生产力为响应变量的结构方程模型，模型中不仅考虑了温度和降水对物种多样性、结构多样性和生产力的影响，而且还考虑了林分断面积和林分优势高与物种多样性、结构多样性、林分生产力之间的关系。

为确定最佳模型，利用拟合优度指数(comparative fit index, CFI)和标准化残差均方根(standardized root mean square residual, SRMR)对模型进行优度评价。当 CFI 接近 1 时表明拟合非常好，大于 0.95 小于 1 拟合较好，大于 0.90 可以接受；SRMR 小于 0.08 代表模型可接受。通过比较结构方程模型

的 CFI 和 SRMR 值, 确定优度最佳的变量和模型。

2 结果与分析

2.1 森林生产力

研究区内共调查到乔木 26 348 株, 属于 80 个种, 根据各调查点 2017 年各树种的蓄积比例, 将 327 个控制点划分成阔叶混交林(190 个)、针阔混交林(25 个)、蒙古栎林(89 个)和白桦林(23 个)4 种主要林型。其中阔叶混交林数量最多, 占调查点的

58.1%, 为东北地区的主要林型, 其次为蒙古栎纯林, 占调查点的 27.2%。

模型构建主要变量的分布情况如图 2 所示, 各调查点主要变量基本呈正态分布, 株数密度(N)为 $150 \sim 2\,100$ 株/ hm^2 , 林分断面积(BAD)为 $2.76 \sim 37.69$ m^2/hm^2 , 5 年的蓄积生长量从 5.57 到 50.10 m^3/hm^2 , 林分优势高(H_{dom})为 $5.42 \sim 28.00$ m, 2012 到 2017 年的年均温(MAT)为 $-2.10 \sim 9.88$ $^{\circ}\text{C}$, 年均降水量(MAP)为 $484.66 \sim 1\,134.30$ m。

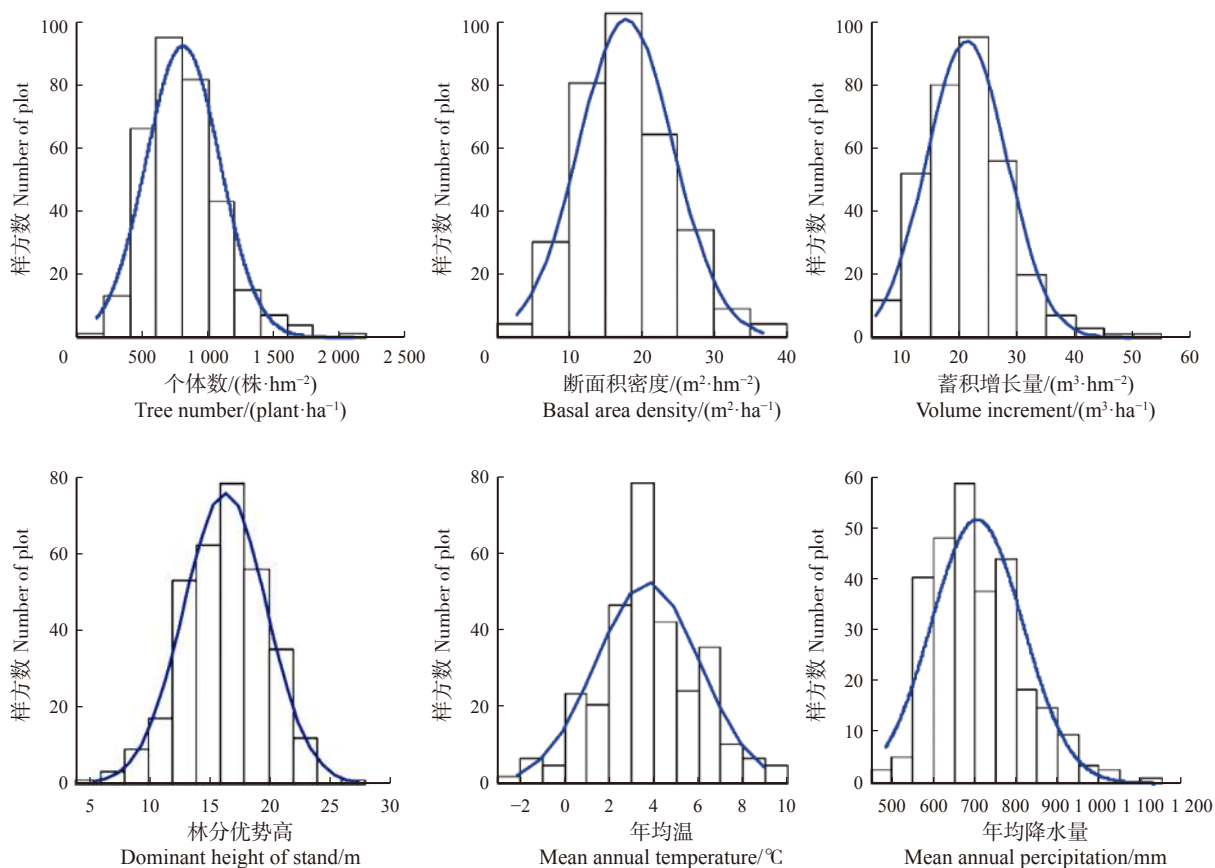


图2 327个调查点主要变量频数分布图与拟合趋势线

Fig. 2 Frequency distributions of the main variables of the 327 survey plots with fitted trend lines

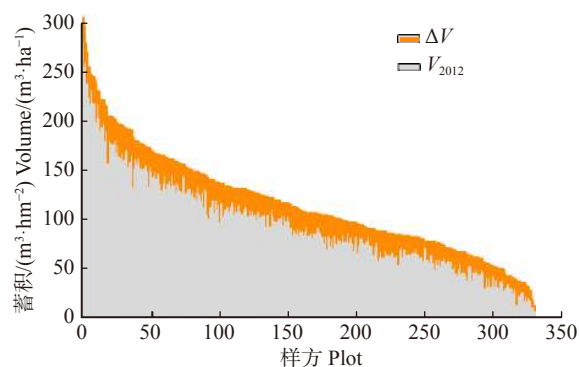
将 327 个调查点按 2017 年的蓄积积累量由大到小排列, 发现各调查点 2017 年的蓄积量差异较大且表现出不同程度的增长, 蓄积生长量从 5.57 到 50.10 m^3/hm^2 , 主要集中在 $10 \sim 20$ m^3/hm^2 (图 3)。从图 3 也可以看出, 生长量较大的调查点主要集中在图 3 的中间区域, 当 2012 年的蓄积量很小时, 林分的生产力受到显著的影响, 生长量也很小。

2.2 林分结构和森林生产力关系

根据变量筛选和模型比较的结果, 确定了模型的最优形式, 模型结果显示该结构方程与数据的匹配程度较高: CFI = 0.971; SRMR = 0.032。最优模型中, 使用物种丰富度(Richness)代表物种多样性, 使用胸径香农指数(DBH Shannon index)和树高辛普森

指数(tree height Simpson index)组成的潜变量表征结构多样性, 胸径香农指数和树高辛普森指数分别反映了胸径和树高分布的不均匀性, 年均温和年均降水量作为两个独立的变量加入模型。

与以往单独考虑物种多样性和森林生产力关系的研究不同, 本研究还关注了结构多样性和物种多样性以及生产力之间的关系。结果表明, 在同时考虑三者关系时, 物种多样性和结构多样性对生产力均有显著影响, 路径系数分别为 0.279 和 0.153, 物种多样性和结构多样性之间也存在相互作用(0.422)。模型重点关注了年均温和年均降水对林分生产力的影响, 最优模型结果显示: 年均温和年均降水对林分生产力影响均不显著, 年均温对结构多样



灰色区域代表 2012 年的蓄积量, 橘色部分代表 2012—2017 年的蓄积生长量。Grey area represents the amount of accumulation in 2012, and the orange area represents the growth during 2012 to 2017.

图3 蓄积增长图

Fig. 3 Volume growth diagram

性影响显著 (-0.194), 年均降水对物种丰富度和林分断面积的影响显著, 路径系数分别为 0.220 和 0.096 。这表明年均温和年均降水对森林生产力都没有直接的影响, 而是通过调整林分结构间接作用于生产力。此外, 模型还考虑了林分优势高和林分断面积对林分生产力的影响, 林分优势高对生产力的作用与气候因子相似, 直接影响不显著, 通过调整结构多样性、物种多样性以及林分断面积间接作用于生产力, 且林分断面积对生产力的影响显著高于结构和物种多样性。

3 讨论

3.1 物种多样性和结构多样性与生产力之间的关系

以往关于物种多样性和结构多样性与生产力关系的研究主要集中在单因素, 即仅考虑物种多样性或结构多样性^[10-11,16]。本研究通过结构方程模型同时考虑了物种和结构多样性与生产力之间的相互作用, 结果表明物种和结构多样性与生产力之间的关系都呈显著正相关, 且二者间有较强的相关性, 这和大多数研究的结果都保持一致^[10-11,16-17]。但是 Zhang 等通过结构方程模型发现仅研究物种多样性时, 它与生产力呈显著正相关关系, 但是当模型中同时考虑结构多样性后, 物种多样性对生产力便无直接的影响, 而是通过调整结构多样性间接作用于林分生产力^[12]。这与本研究的结果并不完全一致, 本研究认为物种多样性和结构多样性对生产力的影响都是直接的, 这也在 Dănescu 的研究中证实: 结构多样化的混交林生产力受到结构和物种多样性的双重影响, 物种和结构多样性的增加都会导致生产力的直接增加^[16]。出现不同结果的原因可能是因为森林类型的不同或者在选取多样性指标上存在差异^[16]。

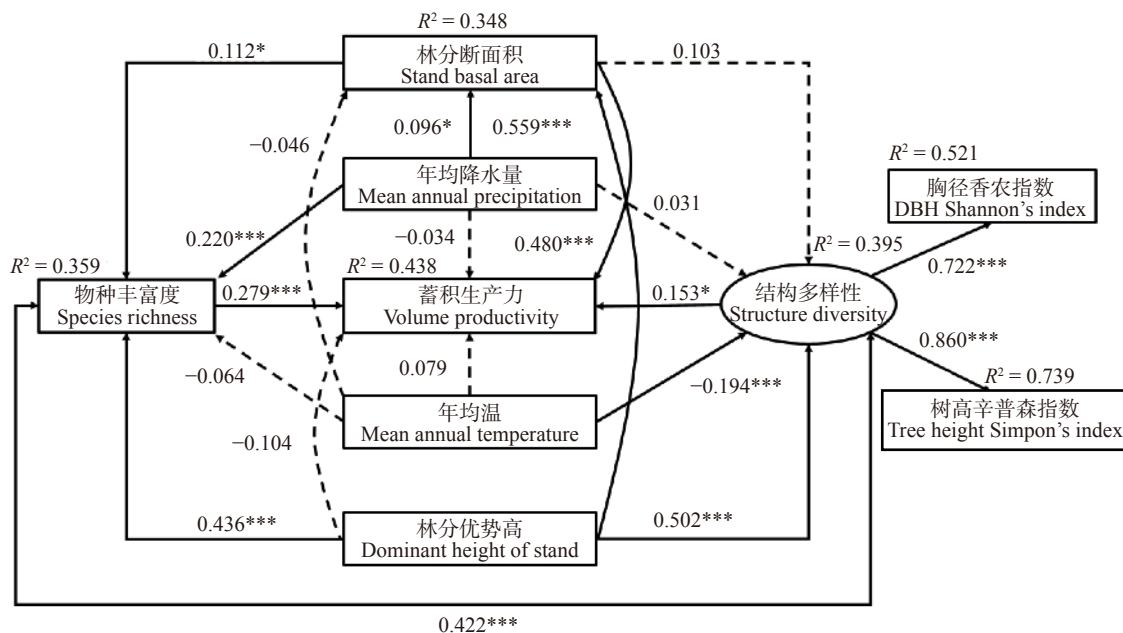
在物种丰富的林分中, 由于不同物种在资源利

用上的差异性(生态位互补效应), 通过生态位分化可降低彼此间的竞争^[12,14,17]。较高的物种多样性也有利于提高树种混交度, 使各物种充分利用资源, 提高林分生产力, 优化生态系统功能^[25]。此外, 不同树种的自身生长特性导致其分布在不同的林层, 提高了林分结构的复杂性。结构多样性反映了样地内树木胸径和树高分布的异质性, 结构单一的林分由于个体大小差异不明显, 彼此对资源的竞争(尤其是对光的竞争)相对激烈, 降低了资源利用率, 不利于个体的生长^[17]。胸径和树高分布的异质性越大, 林分冠层结构越复杂, 中林层和下林层可通过冠层间隙获得更多的光资源, 导致单位面积上更加密集的树冠, 提高光利用率, 促进林分生产力^[16-17,26]。

3.2 非生物因子与生产力之间的关系及其驱动机制

作为反映气候条件的两个重要指标, 温度和降水对物种分布和林分结构以及生产力都有显著的影响^[7,27]。但是以往的研究大多以温度和降水作为综合的气候因子, 本研究通过结构方程模型分别探讨了温度和降水与生产力的关系及其驱动机制, 并且进一步考虑了温度和降水对结构多样性和物种多样性的影响。结果表明在中国东北地区, 温度和降水对生产力均无直接的影响, 温度通过影响结构多样性间接作用于林分生产力, 降水通过增大物种丰富度提高生产力, 这说明温度和降水在调整生产力上发挥的作用存在差异^[6,28]。温度对结构多样性的影响是负向的, 这可能是因为东北地区, 温度常年较低, 生长在东北地区的树种对于温度的依赖相对较低。较高的温度可以满足大多数树木生长的基本温度需求, 从而个体间因温度造成的生长差异小, 降低结构多样性。但是温度对生产力的影响仍然表现为正向, 因为温度高的区域, 不仅可以满足树木的热量需求, 还可以延长树木的生长季, 提高林分生产力^[28]。降水提供了树木生长必须的水分, 不同树种对水分的依赖性有所差异, 与温度不同, 降水主要通过调整物种多样性影响生产力, 这可能是因为东北地区树种对水分的依赖程度较高, 降水量低的区域, 树种分布受到限制, 降水量高的区域, 树种多样、冠层结构复杂, 分别占据不同的生态位, 资源利用率高, 从而提高了林分生产力。

林分优势高反映林分整体的立地状况, 是影响生产力的综合指标, 是评估森林局部生长环境以及环境对森林生产力影响的一个重要手段^[29-30]。本研究发现, 林分优势高对生产力的影响不是直接的, 而是通过影响物种多样性、结构多样性以及林分断面积密度间接影响森林生产力, 并且林分优势高的影响比温度和降水强度更大(图4)。这可能是因为较



实线表示作用路径显著, 虚线表示作用路径不显著。*表示在 $P < 0.05$ 水平上显著, **表示在 $P < 0.01$ 水平上显著, ***表示在 $P < 0.001$ 水平上显著。Solid line indicates significant path, while dashed line indicates insignificant path. * indicates significant at $P < 0.05$ level; ** indicates significant at $P < 0.01$ level; *** indicates significant at $P < 0.001$ level.

图4 年均温和年均降水对生产力的作用路径图

Fig. 4 Impact paths of mean annual temperature and mean annual precipitation on productivity

好的立地质量为大多数树种的生存提供了良好的环境, 可以满足树木生长的营养需求^[31-32], 从而提高了物种多样性。不同树种的生长差异和发育阶段会提高林分的空间异质性, 在一定程度上提高了各树木对光资源的利用率, 促进林分生产力^[17]。

4 结 论

本研究以我国东北地区温带森林为研究对象, 基于大尺度条件下, 通过结构方程模型探讨了物种多样性和结构多样性与生产力之间的关系, 分析了温度和降水影响生产力的内在作用机制。结果表明物种多样性和结构多样性都可以提高林分生产力, 而温度和降水分别通过调整结构多样性和物种多样性影响生产力, 这主要是因为东北地区树种的适应性导致了对温度和降水产生了不同程度的依赖。因此, 物种多样性和结构多样性是森林生产力的直接调控因子, 科学的森林经营能够优化林分结构, 在森林经营的过程中要充分考虑择伐树种和保留木的胸径、树高级分布, 进而提高林分生产力, 促进森林的可持续经营和管理。

参 考 文 献

- [1] Piao S, Sitch S, Ciais P, et al. Evaluation of terrestrial carbon cycle models for their response to climate variability and to CO₂ trends[J]. *Global Change Biology*, 2013, 19(7): 2117-2132.
- [2] Ruiz-Benito P, Madrigal-Gonzalez J, Ratcliffe S, et al. Stand structure and recent climate change constrain stand basal area

change in European forests: a comparison across boreal, temperate, and Mediterranean biomes[J]. *Ecosystems*, 2014, 17(8): 1439-1454.

- [3] Spatthelf P, Van Der Maaten E, Van Der Maaten-Theunissen M, et al. Climate change impacts in European forests: the expert views of local observers[J]. *Annals of Forest Science*, 2014, 71(2): 131-137.
- [4] Charru M, Seynave I, Hervé J C, et al. Spatial patterns of historical growth changes in Norway spruce across western European mountains and the key effect of climate warming[J]. *Trees*, 2014, 28(1): 205-221.
- [5] Bosela M, Štefánčík I, Petráš R, et al. The effects of climate warming on the growth of European beech forests depend critically on thinning strategy and site productivity[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2016, 222: 21-31.
- [6] Burkhardt H E, Tomé M. Modeling forest trees and stands[M]. Berlin: Springer Science & Business Media, 2012.
- [7] Ratcliffe S, Liebergesell M, Ruiz-Benito P, et al. Modes of functional biodiversity control on tree productivity across the European continent[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2016, 25(3): 251-262.
- [8] Potter K M, Woodall C W. Does biodiversity make a difference? Relationships between species richness, evolutionary diversity, and aboveground live tree biomass across US forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 2014, 321: 117-129.
- [9] Wu X, Wang X, Tang Z, et al. The relationship between species richness and biomass changes from boreal to subtropical forests in China[J]. *Ecography*, 2015, 38(6): 602-613.
- [10] Liang J, Crowther T W, Picard N, et al. Positive biodiversity-

- productivity relationship predominant in global forests[J/OL]. Science, 2016, 354: aaf8957 [2018-12-23]. <http://doi.org/10.1126/science.aaf8957>.
- [11] Zhang Y, Chen H Y H, Taylor A R. Positive species diversity and above-ground biomass relationships are ubiquitous across forest strata despite interference from overstorey trees[J]. *Functional Ecology*, 2017, 31(2): 419-426.
- [12] Zhang Y, Chen H Y H. Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass[J]. *Journal of Ecology*, 2015, 103(5): 1245-1252.
- [13] Zhang Y, Chen H Y H, Reich P B. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis[J]. *Journal of Ecology*, 2012, 100(3): 742-749.
- [14] Forrester D I. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: from pattern to process[J]. *Forest Ecology and Management*, 2014, 312: 282-292.
- [15] Jucker T, Avăcăriței D, Bănoaiea I, et al. Climate modulates the effects of tree diversity on forest productivity[J]. *Journal of Ecology*, 2016, 104(2): 388-398.
- [16] Dănescu A, Albrecht A T, Bauhus J. Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany[J]. *Oecologia*, 2016, 182(2): 319-333.
- [17] 谭凌照, 范春雨, 范秀华. 吉林蛟河阔叶红松林木本植物物种多样性及群落结构与生产力的关系[J]. 植物生态学报, 2017, 41(11): 1149-1156.
- Tan L Z, Fan C Y, Fan X H. Relationships between species diversity or community structure and productivity of woody-plants in a broadleaved Korean pine forest in Jiaohe, Jilin, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, 41(11): 1149-1156.
- [18] 王春晶. 东北森林植物多样性分析及保护建议[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2014.
- Wang C J. The analysis and conservation suggestion for plant diversity of northeastern China[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2014.
- [19] 刘琪璟, 孟盛旺, 周华, 等. 中国立木材积表[M]. 北京: 中国林业出版社, 2017.
- Liu Q J, Meng S W, Zhou H, et al. Chinese timber table[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2017.
- [20] 吉林省立木材积、出材率表[S]. 吉林: 吉林省林业厅, 2015.
- Jilin Province standing volume, out-put table[S]. Jilin: Jilin Provincial Forestry Department, 2015.
- [21] 黑龙江省立木材积表[S]. 哈尔滨: 黑龙江省营林局, 1981.
- Heilongjiang provincial standing volume table[S]. Harbin: Heilongjiang Forestry Administration, 1981.
- [22] Clutter J L. Compatible growth and yield models for loblolly pine[J]. *Forest Science*, 1963, 9(3): 354-371.
- [23] Skovsgaard J P, Vanclay J K. Forest site productivity: a review of the evolution of dendrometric concepts for even-aged stands[J]. *Forestry: an International Journal of Forest Research*, 2008, 81(1): 13-31.
- [24] Fox J. Applied regression analysis and generalized linear models[M]. London: Sage Publications, 2015.
- [25] Fahey R T, Fotis A T, Woods K D. Quantifying canopy complexity and effects on productivity and resilience in late-successional hemlock-hardwood forests[J]. *Ecological Applications*, 2015, 25(3): 834-847.
- [26] Wright I J, Reich P B, Atkin O K, et al. Irradiance, temperature and rainfall influence leaf dark respiration in woody plants: evidence from comparisons across 20 sites[J]. *New Phytologist*, 2006, 169(2): 309-319.
- [27] Schaphoff S, Reyer C P O, Schepaschenko D, et al. Tamm Review: observed and projected climate change impacts on Russia's forests and its carbon balance[J]. *Forest Ecology and Management*, 2016, 361: 432-444.
- [28] Forrester D I, Ammer C, Annighöfer P J, et al. Effects of crown architecture and stand structure on light absorption in mixed and monospecific *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests along a productivity and climate gradient through Europe[J]. *Journal of Ecology*, 2018, 106(2): 746-760.
- [29] 郭艳荣, 吴保国, 刘洋, 等. 立地质量评价研究进展[J]. 世界林业研究, 2012, 25(5): 47-52.
- Guo Y R, Wu B G, Liu Y, et al. Research progress of site quality evaluation[J]. *World Forestry Research*, 2012, 25(5): 47-52.
- [30] 唐诚, 王春胜, 曾杰, 等. 立地指数-环境因子模型评价森林立地生产力研究进展[J]. 世界林业研究, 2018, 31(4): 48-53.
- Tang C, Wang C S, Zeng J, et al. Advances in forest site productivity evaluation with relationship model of site index and environmental factors[J]. *World Forestry Research*, 2018, 31(4): 48-53.
- [31] Gonzalez-Benecke C A, Teskey R O, Dinon-Aldridge H, et al. *Pinus taeda* forest growth predictions in the 21st century vary with site mean annual temperature and site quality[J]. *Global Change Biology*, 2017, 23(11): 4689-4705.
- [32] Palahí M, Pukkala T, Kasimiadis D, et al. Modelling site quality and individual-tree growth in pure and mixed *Pinus brutia* stands in north-east Greece[J]. *Annals of Forest Science*, 2008, 65(5): 501.

(责任编辑 范娟
责任编委 惠刚盈)