

DOI: 10.5846/stxb202008042031

鲁君悦,张春雨,赵秀海.吉林省蛟河市针阔混交林林层结构与地形的关系.生态学报,2021,41(16):6613-6620.

Lu J Y, Zhang C Y, Zhao X H. Relationship between forest strata structure and topography of coniferous and broad-leaved mixed forest in Jiaohe Cith, Jilin Province. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(16): 6613-6620.

吉林省蛟河市针阔混交林林层结构与地形的关系

鲁君悦,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: 探讨不同林层群落结构动态及其与地形因子之间的关系,为群落结构优化和可持续经营管理提供理论支持。基于吉林蛟河 30 hm² 针阔混交林固定监测样地的野外调查数据,以 2010 和 2015 年胸径 (DBH) ≥ 1 cm 的木本植物为研究对象,分析了不同林层物种组成、林分密度、群落结构多样性差异及其 5 年间的动态变化,利用偏相关分析研究了不同林层群落结构特征和地形因子的关系。结果表明:(1) 林下层物种丰富度略高于林冠层,林冠层蓄积生产力是整个森林群落蓄积生产力的主要贡献者,林下层的物种多样性和林分结构多样性变化较林冠层明显;(2) 林冠层优势树种的重要值在群落演替过程中逐渐扩大,整个样地林冠层树木个体数量减少了 175 株,林下层树木个体增加了 3503 株;(3) 地形因子中海拔是影响群落结构动态最主要的因子,通过影响土壤和光照等条件从而影响群落结构变化。该林分处于相对稳定状态,不同林层群落结构特征差异显著,正确把握地形因子与不同林层群落结构动态变化的关系对森林的可持续经营具有重要意义。

关键词: 群落结构; 动态变化; 林冠层; 林下层; 地形

Relationship between forest strata structure and topography of coniferous and broad-leaved mixed forest in Jiaohe Cith, Jilin Province

LU Junyue, ZHANG Chunyu, ZHAO Xiuhai*

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

Abstract: This study aims to explore the dynamic of the community structure of different forest layers and its relationship with topographical factors, as well as to provide theoretical support for community structure optimization and sustainable management. Based on the field survey data of the 30 hm² coniferous and broad-leaved mixed forest fixed monitoring plot in Jiaohe, Jilin, the woody plants with a diameter at breast height (DBH) ≥ 1 cm in 2010 and 2015 were used as the research object to analyze the difference of species composition, forest density, community structure diversity and its dynamic changes in 5 years across different forest strata. In addition, the relationship between the community structure characteristics and topographic factors was studied by using partial correlation analysis. The results showed that (1) the species richness of the understorey was slightly higher than that of the overstorey. The accumulated productivity of the overstorey was the main contributor to the accumulated productivity of the whole forest community. (2) The important value of dominant tree species in the overstorey gradually expanded during the process of community succession. The number of individual trees in the overstorey decreased by 175, while the number of individual trees in the understorey increased by 3,503. (3) The altitude is the most important factor affecting the dynamics of community structure, by affecting the soil and light conditions to affect the community structure changes. The stand is in a stable state but the community structure characteristics across different forest strata are obviously different. Correctly grasping the relationship between topographical factors and the dynamic

基金项目:国家重点研发计划重点专项项目(2017YFC050400103);国家自然科学基金项目(31670643)

收稿日期:2020-08-04; 网络出版日期:2021-05-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaohx@bjfu.edu.cn

changes of the community structure of different forest layers is of great significance to the sustainable management of forests.

Key Words: community structure; dynamic changes; overstorey; understorey; topography

森林结构是森林生态学研究中的基础内容,对揭示群落演替动态和物种多样性维持机制具有重要意义^[1]。物种组成、密度结构等森林结构指标是森林可持续经营管理中必须测定和调控的内容^[2-3]。森林群落的结构特征不仅表现在水平方向上,也表现在垂直方向^[4]。对森林群落垂直结构进行优化有利于其充分利用环境资源,提高资源的高效配置,从而提高整个森林群落的生产力^[5-6]。相比林下层,林冠层是森林同外部环境相互作用较活跃和直接的界面。林冠层对光照和土壤等一些资源的主导作用会对林下层林木的生存条件以及物种组成和生产力产生重要影响^[7]。在天然林中,林冠层对森林生物量的贡献远超于林下层,而林下层对生物多样性的贡献较大^[8]。

近年来,特别是巴拿马巴洛科罗拉多岛(BCI)在热带雨林建立首个 50 hm²森林动态监测大样地后^[9],许多学者借助森林动态监测样地开展了大量关于森林群落结构的研究^[10-12],对群落动态的长期研究、物种多样性维持机制和物种空间分布格局等作出了巨大贡献^[13-14],推动了大样地在全球范围内建立^[15]。21 世纪初,在中国科学院森林生物多样性委员会的组织下多家单位建立了长期固定监测样地,推动了中国森林生物多样性监测网络的形成^[16],进而为探索我国森林群落结构、物种共存和物种多样性维持机制等生态学机理提供数据支撑^[17]。

森林群落的结构特征受海拔、坡向和坡度等地形因子的影响^[18],地形异质性在一定程度上会改变环境条件,如土壤厚度和土壤养分分布,同时也会影响光照和降水的空间再分配。近年来,群落水平上的植物分布受地形因子的影响已受到广泛关注,但目前大部分研究多集中在群落水平上的结构特征与地形因子的关系^[19-20],而忽略了地形因子对不同林层群落结构动态变化的影响。

东北林区在改善气候、防风固沙和生物多样性保护方面都发挥着重要作用^[21-22],针阔混交林是东北地区重要的森林类型之一^[23]。近年来,大部分研究只关注了群落水平上的森林结构特征及动态变化^[24-25]。因此,深入了解温带针阔混交林不同林层结构特征及其动态变化具有重要意义。本文以吉林蛟河 30 hm²的针阔混交林固定监测样地为基础,利用 2010 和 2015 年的野外调查数据,探讨了不同林层群落结构动态变化及其与地形因子之间的关系,旨在进一步阐明温带针阔混交林的演替规律,以期对针阔混交林的结构优化和可持续经营管理提供理论支持。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究地点在我国吉林省蛟河市林业实验区管理局林场内,属于长白山系张广才岭山脉。该区域为受季风影响的温带大陆性气候,年均降水量在 700—800 mm 之间,多集中于 6—8 月,年平均气温 3.8℃,最冷月为 1 月,平均气温为-18.6℃,最热月为 7 月,平均气温为 21.7℃。研究样地地势起伏较大,地面凹凸不平,海拔在 577.84—780.67 m 之间。土壤类型为暗棕色森林土,富含有机质,土层厚为 20—100 cm。研究区植被类型属于长白山植物区系,主要的乔木树种包括红松(*Pinus koraiensis*)、裂叶榆(*Ulmus laciniata*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、白牛槭(*Acer mandshuricum*)、枫桦(*Betula costata*)、色木槭(*Acer monoMaxim*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)。主要灌木树种包括毛榛(*Corylus mandshurica*)、东北鼠李(*Rhamnus davurica*)、簇毛槭(*Acer barbinerve*)、暴马丁香(*Syringa reticulata*)等。

1.2 样地设置与数据获取

参照 CTFS(Center for Tropical Forest Science)样地建设标准和操作规范,于 2010 年夏季,在吉林省蛟河市林业实验区管理局的林场内建立了 500 m×600 m 的固定样地。利用全站仪将样地划分为 750 个 20 m×20 m

的连续样方,在 20 m 处结点位置用水泥桩固定,水泥桩用喷漆喷上样方编号。同年对样地内所有胸径大于等于 1 cm 的木本植物进行初测,除一些倒木和枯立木无法定名外,记录个体的种名、胸径、树高、冠幅(东西、南北)、枝下高及相对位置等信息,同时挂牌标记。2015 年对样地进行复测调查。

地形因子选择海拔、坡向、坡度和凹凸度这 4 个变量,测量海拔因子时,使用 GPS 仪器测量 20m×20m 小样方内 4 个角位置上的海拔,该样方的海拔高度为这 4 个角上的海拔平均值。该样方的坡向值为垂直平面与样方内各顶角组成平面的夹角度数的平均值。坡度的计算方法与坡向的大致相同,在小样方内通过四个顶角的其中任意三个角的顶点组成的平面与水平面所产生的夹角的平均值为该样方的坡度。凹凸度的计算方法分为两种,第一种处于样地边缘的样方计算方法为样方中心的海拔高度值减去四个角位置的海拔平均值,第二种样地内的样方计算方法为样方中心的海拔高度值减去与这个小样方相邻的所有样方的海拔平均值。

1.3 林层划分和生产力计算

林层分层研究包括定性、定量和遥感等研究方法,本文依据林层定性划分方法将森林划分为林冠层和林下层两部分^[26],树高占总体前 30% 归为林冠层,其余个体归于林下层。本文以样地内胸径大于等于 1 cm 的活立木为研究对象,在分析数据之前对数据进行处理,剔除存在异常数据的树木。根据吉林省不同区域各物种的胸径树高公式和立木材积公式^[27],求得不同林层 5 年内的年均蓄积增长量作为各林层的蓄积生产力。

1.4 森林结构指标计算

1.4.1 物种组成及特征

物种多样性采用物种香农指数(H_s)作为代表,物种香农指数可以同时反应群落的物种分布的均匀程度和丰富度。

$$H_s = - \sum_{i=1}^{N_s} \frac{n_i}{N} \times \ln\left(\frac{n_i}{N}\right)$$

式中, N_s 是样方内物种总数; N 是样方内总个体数; n_i 是第 i 个物种的个体数。

重要值(importance value, IV)是以综合数值衡量植物物种在群落中的相对重要值,用重要值来表征树种优势度。计算公式如下:

$$\text{重要值}(IV) = \frac{(\text{相对多度} + \text{相对频度} + \text{相对断面积})}{3}$$

1.4.2 林分密度结构

用树木个体胸高断面积之和与数量表示林分密度和株树密度。采用胸径变异系数($\text{Var}D$)和树高变异系数($\text{Var}H$)这 2 个指标代表林分结构多样性。

$$\text{Var}D = 100\% \times \frac{\sqrt{\frac{1}{N} (\text{DBH}_k - \mu)^2}}{\mu}$$

$$\text{Var}H = 100\% \times \frac{\sqrt{\frac{1}{N} (H_k - \mu_h)^2}}{\mu_h}$$

式中, N 是样方内总个体数; DBH_k 是样方内第 k 个树木个体的胸径值; μ 是样方中所有树木个体的胸径平均值。 H_k 是样方内第 k 个树木个体的树高值; μ_h 是样方中所有树木个体的树高平均值。

1.5 数据处理

常见的相关分析方法包括简单相关分析、偏相关分析和距离分析。本文使用的相关分析方法为偏相关分析法,偏相关分析法也称为净相关分析法,当想要分析两个变量之间的关系时,通过排除其他相关联的变量的影响后,再对这两个变量的相关性进行分析。与简单的相关分析相比,偏相关分析能更准确的反映变量间最本质的联系。

所有数据在 R 3.5.1 软件和 SPSS 软件中进行统计与分析。

2 结果与分析

2.1 不同林层群落结构动态变化

基于 2015 年 750 个小样方的计算结果表明(表 1),林冠层胸径范围较大,林下层胸径范围较小,林冠层的胸径平均值为林下层的 6 倍。林下层物种丰富度略微高于林冠层。林冠层是整个森林群落蓄积生产力的主要贡献者,林下层蓄积生产力约为林冠层的 1/10。林冠层林分密度远远高于林下层,而林下层的株树密度约为林冠层株树密度的 2 倍。2010—2015 年林冠层胸径变异系数、树高变异系数和物种香农指数变化很小。相比林冠层,林下层的三个指标稍有变化,呈增大趋势(图 1)。

表 1 样地内基础变量计算结果

Table 1 Calculation results of basic variables in the sampling plot

	林冠层 Overstorey		林下层 Understorey	
	范围 Range	平均值 Mean	范围 Range	平均值 Mean
胸径 Diameter at breast height/cm	8.50—115.50	26.10	1.00—8.50	4.40
树高 Tree height/m	9.53—32.53	15.95	1.56—13.29	5.40
物种丰富度 Species richness	1—13	7.06	1—16	7.48
蓄积生产力 Volume productivity/(m ³ /hm ²)	0.23—18.75	5.48	0.03—2.63	0.55
林分密度 Stand density/(m ² /hm ²)	0.61—62.84	27.48	0.13—3.24	1.68
株数密度 Density of tree number/(株/hm ²)		378.43		837.63

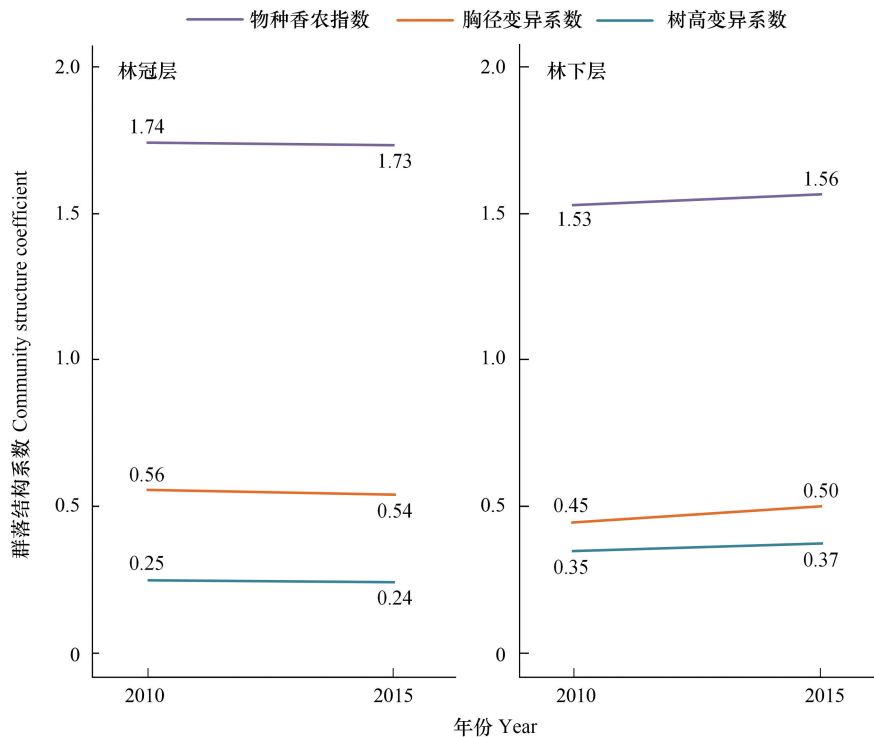


图 1 不同林层物种多样性和林分结构多样性动态

Fig.1 Dynamics of species diversity and stand structure diversity across tree strata

2010 和 2015 年的群落调查发现林冠层树木依然保持为 17 科 24 属 37 种,林下层树木由 18 科 27 属 42 种增至 18 科 27 属 43 种。在这两次调查期间,仅有 1 个偶见种(总株数 ≤ 3) 出现变动,其中臭松(*Abies nephrolepis*)进入群落。2010—2015 年,林冠层重要值排在前 10 位的优势物种组成和树种排列次序都没有发

生变化,优势物种在林冠层的优势度稍微扩大,累计重要值由 80.72 增至 81.02(表 2)。林下层优势物种的累计重要值由 83.66 降至 83.53(表 3)。在林冠层重要值排在前 10 位的优势物种的胸高断面积值均提高,其中紫椴、裂叶榆、胡桃楸、色木槭、枫桦和红松这 6 个树种胸高断面积增长量之和占总断面积增长量的 66.3%,但其多度和频度均下降(表 2)。林下层优势物种的胸高断面积值大部分略微增加。林冠层树木个体数量总体上减少 175 株,林下层树木个体数量总体上增加 3503 株。

表 2 2010 年和 2015 年林冠层优势树种主要指标统计

Table 2 Main indicator statistics of dominant species in overstorey in 2010 and 2015

林冠层树种 Overstorey species	重要值 Important value		胸高断面积/(m ² /hm ²) Basal area		多度 Abundance		频度 Frequency	
	2010 年	2015 年	2010 年	2015 年	2010 年	2015 年	2010 年	2015 年
	裂叶榆 <i>U. laciniata</i>	12.46	12.40	3.72	4.09	1325	1307	575
色木槭 <i>A. mono Maxim</i>	11.53	11.46	3.27	3.58	1328	1312	523	520
紫椴 <i>T. amurensis</i>	11.44	11.45	3.42	3.82	1316	1297	480	478
千金榆 <i>C. cordata</i>	8.98	9.04	1.02	1.14	1667	1656	446	444
白牛槭 <i>A. mandshuricum</i>	7.51	7.52	1.29	1.43	946	933	486	484
枫桦 <i>B. costata</i>	6.55	6.60	2.04	2.29	579	577	339	338
胡桃楸 <i>J. mandshurica</i>	6.32	6.52	1.61	1.95	715	706	332	331
红松 <i>P. koraiensis</i>	6.27	6.23	2.55	2.80	417	416	257	256
黄檗 <i>P. amurensis</i>	5.41	5.46	1.10	1.25	643	637	331	330
水榆花楸 <i>S. alnifolia</i>	4.26	4.32	0.67	0.78	486	485	311	311

表 3 2010 年和 2015 年林下层优势树种主要指标统计

Table 3 Main indicator statistics of dominant species in understorey in 2010 and 2015

林下层树种 Understorey species	重要值 Important value		胸高断面积/(m ² /hm ²) Basal area		多度 Abundance		频度 Frequency	
	2010 年	2015 年	2010 年	2015 年	2010 年	2015 年	2010 年	2015 年
	千金榆 <i>C. cordata</i>	15.36	14.93	0.25	0.36	3324	3709	465
白牛槭 <i>A. mandshuricum</i>	13.51	13.41	0.17	0.25	3138	3656	572	594
簇毛槭 <i>A. barbinerve</i>	12.25	13.13	0.11	0.17	3859	4960	494	540
色木槭 <i>A. mono Maxim</i>	8.61	8.26	0.11	0.15	1549	1693	494	517
暴马丁香 <i>S. reticulata</i>	8.21	7.28	0.09	0.12	1681	1692	454	460
毛榛 <i>C. mandshurica</i>	7.72	8.49	0.04	0.07	2708	3513	364	408
裂叶榆 <i>U. laciniata</i>	5.26	5.46	0.06	0.11	813	934	335	357
花楷槭 <i>A. ukurunduense</i>	5.00	4.62	0.06	0.09	928	980	266	271
青楷槭 <i>A. tegmentosum</i>	4.32	4.48	0.06	0.10	618	653	266	281
红松 <i>P. koraiensis</i>	3.41	3.47	0.03	0.05	583	678	246	271

2.2 不同林层群落结构变化与地形因子关系

林冠层物种多样性变化与海拔和坡向这两个地形因子的相关性较大(图 2),与海拔的偏相关系数为 0.082($P < 0.05$),与坡向的偏相关系数为 0.093($P < 0.05$),与凹凸度和坡度无显著相关性。林下层物种多样性变化与海拔、坡向、凹凸度和坡度均无显著相关性。

不同林层林分结构多样性变化均与海拔呈负相关关系。林冠层胸径变异系数变化与海拔和坡向这两个地形因子呈显著负相关关系(-0.118 和 -0.093)。林冠层树高变异系数变化与海拔和凹凸度这两个地形因子呈相关关系(-0.190 和 0.083)。林下层胸径变异系数变化和树高变异系数变化与海拔的偏相关系数分别为 -0.111($P < 0.001$)和 -0.147($P < 0.001$)。不同林层林分结构多样性和物种多样性变化均为显著正相关。

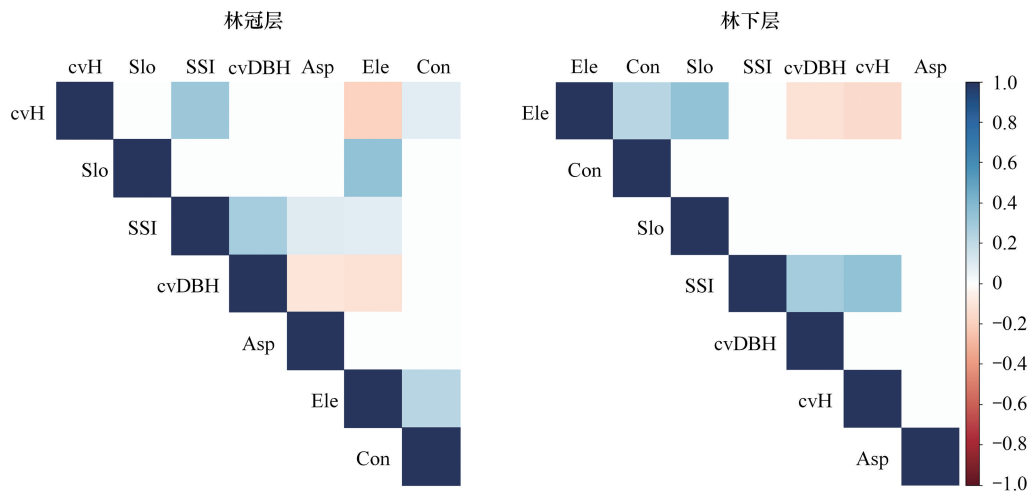


图2 不同林层物种群落结构及地形因子的偏相关系数图

Fig.2 Partial correlation among species diversity, structure diversity and terrain factor across tree strata

SSI: 物种香农指数; cvDBH: 胸径变异系数; cvH: 树高变异系数; Ele: 海拔; Asp: 坡向; Con: 凹凸度; Slo: 坡度

3 讨论

3.1 不同林层结构动态变化

森林群落结构是了解森林生态系统功能形成和维持机制的重要基础^[28], 以往的研究大都只关注整个群落水平上群落结构特征及其变化^[10,24-25], 而忽略了不同林层之间的差异, 本研究重点关注了不同林层群落结构特征及其动态。林下层的物种丰富度高于林冠层, 这是因为除了少数仅出现在林冠层的物种如朝鲜柳、拧筋槭、山杨和香杨外, 林下层还有林冠层树木的幼树和幼苗存在。此外, 群落内还有一些仅存在于林下层的树种, 如东北山梅花、金银忍冬、东北鼠李、卫矛和山葡萄等。这与大部分人的研究一致, 随着林层向上, 物种丰富度指数下降^[8,29]。簇毛槭、稠李、接骨木和长白忍冬等非林冠层优势种在林冠层消失或少量存在, 仅紫椴、枫桦和胡桃楸等少数物种成为林冠层的优势种, 这可能是由于环境资源的异质性和物种本身的特性所造成的^[30]。大部分研究发现, 在天然的森林群落中生产力或生物量主要是由林冠层树种所贡献, 而林下层树种对物种丰富大贡献较大^[8,31], 这与本文的研究结果一致。

林冠层林分结构多样性的指标减小, 造成这一现象的原因可能是因为在林冠层树木株数减少较多, 从而使林冠层产生林隙, 因此林下层群落能进行更多的更新和演替, 产生更多优势树种的幼树^[32]。在林下层林分结构的分化程度增加, 可能是因为林分结构越复杂, 群落就会产生更多异质性的光环境, 使得耐阴树种的存活率变高^[33]。不同林层物种丰富度变化不大, 这可能是因为本研究样地处于老龄林发展阶段, 群落稳定性较高。

2010年到2015年, 物种组成增加1种, 偶见种引起了物种丰富度的变化, 体现了偶见种在维持物种多样性中的重要性^[34]。林冠层优势树种的重要值在群落演替过程中逐渐扩大, 以此来确定在群落中的优势地位, 这将会导致一些竞争力弱的物种被淘汰^[35]。在这5年内, 林冠层的优势树种的相对重要性没有发生改变。其他林冠层树种例如香杨、山杨和白桦等先锋物种的重要值降低, 且香杨和山杨仅存活于林冠层, 这可能是由于树种的竞争和庇护作用导致林下层已经没有其更新的幼树和幼苗^[36], 林冠层的紫椴、红松和色木槭等阴性树种在林下层更新良好。在长白山对阔叶红松林的研究发现群落演替实质是紫椴、红松和色木槭等阴性树种取代黄檗、山杨和白桦等阳性或半阴性树种的过程^[37], 这与本研究的结果基本一致。

3.2 地形因子对不同林层群落结构变化的影响

地形是影响物种变化和物种丰富度的主要环境因子之一, 地形因子中的海拔、坡向、坡度等因子的改变将

会引起土壤养分、土壤水分、光照、湿度和温度等环境因子的变化^[38]。以往的研究大多只考虑了整个群落水平上的森林结构特征和地形因子之间的关系^[19-20],本研究利用偏相关分析法考虑了不同林层群落结构动态变化与地形因子之间的关系,结果表明在林冠层物种多样性变化与海拔和坡向呈正相关关系,在林下层物种多样性变化和四个地形因子无显著关系,在不同林层林分结构多样性变化和海拔均呈负相关关系。但是王志恒等人的研究发现物种丰富度随着海拔的升高呈现先升高后下降的趋势^[39],出现不同结果的原因可能是研究地整体海拔不高,处于升高的前半部分,未到达下降的临界海拔,或是林分年龄存在差异。

在林冠层物种多样性变化和海拔呈正相关关系可能是因为研究样地在低海拔的山谷处有一条溪流,由于河流的冲洗作用使得土壤厚度变低,且河道旁的石块非常多,所以植株在低海拔地区难以生长,随着由低海拔山谷向高海拔山脊过渡时,土壤厚度增加使得物种多样性增强^[40],且林冠层树种在山脊处可以获得更多光照,造成的生态位差异会使物种更有效的利用资源^[5],进而增加物种多样性。这和大多数人的研究结果一致,随着海拔升高物种多样性增加^[40-41]。在林下层,地形因子对物种多样性变化的影响不显著,可能是因为林冠层树种对资源的主导资源会削弱林下层树木的资源利用率^[42-43],使得两者间不存在显著关系。

在林冠层和林下层林分结构多样性均随着海拔升高而减少,可能是因为随着海拔的升高植物可以接受的光照资源变多,林冠层的优势树种相比劣势树种能更有效的利用这些资源,造成林冠层的劣势树种获取的资源有限而生长缓慢^[44-45],使得林冠层大部分树木的胸径和树高变化较小,从而随着海拔升高林冠层林分结构多样性变化减少。而由于林下层树木随着海拔升高死亡个体增加,林分结构多样性减少。

4 结论

本研究以吉林省蛟河市针阔混交林为研究对象,分析了不同林层群落结构动态变化及其与地形因子的关系。不同林层的群落结构特征存在较大差异,这主要是由于环境资源的异质性和物种本身的生理特性所引起的。林冠层优势树种重要值的扩大将会导致一些竞争力弱的物种被淘汰。地形因子中的海拔是影响群落结构动态变化最重要的因子。现阶段的研究只分析了不同林层结构动态变化及其与地形因子的关系,并未深入阐释其它环境因子如土壤营养状况、水分、光照与不同林层结构动态变化的关系,这需要进行更深入的研究,以便更好的理解森林的结构特征和变化规律,为保护利用天然林资源提供更加科学的理论依据。

参考文献 (References):

- [1] Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime J P, Hector A, Hooper D U, Huston M A, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle D A. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 2001, 294(5543): 804-808.
- [2] 王均伟. 长白山阔叶红松林主要树种空间格局及环境解释[D]. 北京: 北京林业大学, 2016.
- [3] 汤孟平. 森林空间结构研究现状与发展趋势. *林业科学*, 2010, 46(1): 117-122.
- [4] 牛翠娟, 娄安如, 孙儒泳, 李庆芬. 基础生态学(第二版). 北京: 高等教育出版社, 2007.
- [5] Cardinale B J, Matulich K L, Hooper D U, Byrnes J E, Duffy E, Gamfeldt L, Balvanera P, O'connor M I, Gonzalez A. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany*, 2011, 98(3): 572-592.
- [6] Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277(5330): 1300-1302.
- [7] Barbier S, Gosselin F, Balandier P. Influence of tree species on understorey vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 2008, 254(1): 1-15.
- [8] Gilliam F S. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 2007, 57(10): 845-858.
- [9] Condit R. Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology & Evolution*, 1995, 10(1): 18-22.
- [10] 李建, 李晓宇, 曹静, 谭凌照, 赵秀海. 长白山次生针阔混交林群落结构特征及群落动态. *生态学报*, 2020, 40(4): 1195-1206.
- [11] 孙越, 夏富才, 赵秀海, 轩志龙, 徐敏敏, 李良. 张广才岭温带次生针阔混交林物种组成和群落结构特征. *生态学报*, 2017, 37(10): 3425-3436.
- [12] 丁晖, 杨云方, 徐海根, 方炎明, 陈晓, 杨青, 伊贤贵, 徐辉, 温小荣, 徐鲜均. 武夷山典型常绿阔叶林物种组成与群落结构. *生态学报*, 2015, 35(4): 1142-1154.
- [13] Condit R, Ashton P S, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell S P, Foster R B, Itoh A, LaFrankie J V, Lee H S, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 2000, 288(5470): 1414-1418.

- [14] Condit R, Pitman N, Leigh Jr E G, Chave J, Terborgh J, Foster R B, Núñez P, Aguilar S, Valencia R, Villa G, Muller-Landau H C, Losos E, Hubbell S P. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 2002, 295(5555): 666-669.
- [15] Kochummen K M, Lafrankie Jr J V, Manokaran N. Floristic composition of Pasoh Forest Reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science*, 1990, 3(1): 1-13.
- [16] 米湘成, 郭静, 郝占庆, 谢宗强, 郭柯, 马克平. 中国森林生物多样性监测: 科学基础与执行计划. *生物多样性*, 2016, 24(11): 1203-1219.
- [17] 吴兆飞. 东北天然林主要林型生长动态模拟[D]. 北京: 北京林业大学, 2020.
- [18] 马旭东, 张苏峻, 苏志尧, 区余端, 刘刚. 车八岭山地常绿阔叶林群落结构特征与微地形条件的关系. *生态学报*, 2010, 30(19): 5151-5160.
- [19] 唐志红, 尉秋实, 刘虎俊, 姜生秀, 何芳兰, 张莹花, 王芳琳, 张裕年, 赵赫然, 赵鹏. 祁连山东段高寒植被群落特征及其与地形气候因子关系研究. *生态学报*, 2020, 40(1): 223-232.
- [20] Fu B J, Liu S L, Ma K M, Zhu Y G. Relationships between soil characteristics, topography and plant diversity in a heterogeneous deciduous broad-leaved forest near Beijing, China. *Plant and Soil*, 2004, 261(1/2): 47-54.
- [21] 吴兆飞, 张雨秋, 张忠辉, 何怀江, 张春雨, 赵秀海. 东北温带森林林分结构与生产力关系研究. *北京林业大学学报*, 2019, 41(5): 48-55.
- [22] 李明, 柴旭荣, 张连芝. 中国东北三省森林生物量及其空间格局. *东北师大学报: 自然科学版*, 2017, 49(3): 131-135.
- [23] Wu Z F, Zhang Z H, Wang J. Estimating the productive potential of five natural forest types in northeastern China. *Forest Ecosystems*, 2019, 6(1): 42.
- [24] 徐玮泽, 刘琪璟, 孟盛旺, 周光. 长白山阔叶红松林树木种群动态的长期监测. *应用生态学报*, 2018, 29(10): 3159-3166.
- [25] 倪瑞强. 长白山典型针阔混交林群落结构与动态研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2014.
- [26] 庄崇洋, 黄清麟, 马志波, 罗芬, 张寅. 林层划分方法综述. *世界林业研究*, 2014, 27(6): 34-40.
- [27] 吉林省林业厅. 吉林省立木材积、出材率表. 吉林: 吉林省林业厅, 2015.
- [28] 郝占庆, 李步杭, 张健, 王绪高, 叶吉, 姚晓琳. 长白山阔叶红松林样地(CBS): 群落组成与结构. *植物生态学报*, 2008, 32(2): 238-250.
- [29] 桂旭君, 练璐愉, 张入匀, 李艳朋, 沈浩, 倪云龙, 叶万辉. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林群落垂直结构及其物种多样性特征. *生物多样性*, 2019, 27(6): 619-629.
- [30] Si X F, Baselga A, Leprieux F, Song X, Ding P. Selective extinction drives taxonomic and functional alpha and beta diversities in island bird assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 2016, 85(2): 409-418.
- [31] 林敦梅, 庞梅, 赖江山, 米湘成, 任海保, 马克平. 亚热带常绿阔叶林不同林层物种多样性与地上生物量的多变量关系. *科学通报*, 2017, 62(17): 1861-1868.
- [32] Liu S C, Duan W B, Feng J, Han S Z. Effects of forest gap on tree species regeneration and diversity of mixed broadleaved Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(6): 1381-1388.
- [33] Valladares F, Niinemets Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39: 237-257.
- [34] 葛结林, 熊高明, 邓龙强, 赵常明, 申国珍, 谢宗强. 湖北神农架山地米心水青冈-多脉青冈混交林的群落动态. *生物多样性*, 2012, 20(6): 643-653.
- [35] 刘晓静, 任思远, 李鹿鑫, 叶永忠, 袁志良, 王婷. 宝天曼国家级自然保护区落叶阔叶林密度制约效应对树木存活的影响. *生物多样性*, 2016, 24(6): 639-648.
- [36] 张春雨, 赵秀海, 赵亚洲. 长白山温带森林不同演替阶段群落结构特征. *植物生态学报*, 2009, 33(6): 1090-1100.
- [37] 郭利平, 姬兰柱, 王珍, 王智轩. 长白山红松阔叶林不同演替阶段优势种的变化. *应用生态学报*, 2011, 22(4): 866-872.
- [38] Swenson N G, Anglada-Cordero P, Barone J A. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2011, 278(1707): 877-884.
- [39] 王志恒, 陈安平, 朴世龙, 方精云. 高黎贡山种子植物物种丰富度沿海海拔梯度的变化. *生物多样性*, 2004, 12(1): 82-88.
- [40] 李金, 徐海量, 赵新风, 徐俏. 阿勒泰小克兰河上游植物群落的垂直分布格局及环境分析. *环境监测管理和技术*, 2020, 32(4): 10-14, 42-42.
- [41] 王雨茜. 吉林蛟河老齡林群落特征及其与地形关系[D]. 北京: 北京林业大学, 2013.
- [42] Hooper D U, Chapin III F S, Ewel J J, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton J H, Lodge D M, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad A J, Vandermeer J, Wardle D A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 2005, 75(1): 3-35.
- [43] 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. *Functional Ecology*, 2017, 31(2): 419-426.
- [44] Campoe O C, Stape J L, Nouvellon Y, Laclau J P, Bauerle W L, Binkley D, Maire G L. Stem production, light absorption and light use efficiency between dominant and non-dominant trees of *Eucalyptus grandis* across a productivity gradient in Brazil. *Forest Ecology and Management*, 2013, 288: 14-20.
- [45] Binkley D, Stape J L, Ryan M G, Barnard H R, Fownes J. Age-related decline in forest ecosystem growth: an individual-tree, stand-structure hypothesis. *Ecosystems*, 2002, 5(1): 58-67.