

DOI: 10.20103/j.stxb.202404150823

张喜亭, 肖路, 王文杰. 大兴安岭落叶松林物种多样性和空间结构对生物量、土壤养分的影响. 生态学报, 2025, 45(9): - .

Zhang X T, Xiao L, Wang W J. Effects of species diversity and spatial structure on biomass and soil nutrients in *Larix gmelinii*, Daxing'anling Mts., NE China. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(9): - .

# 大兴安岭落叶松林物种多样性和空间结构对生物量、土壤养分的影响

张喜亭<sup>1</sup>, 肖路<sup>2</sup>, 王文杰<sup>3,\*</sup>

1 乐山师范学院生命科学学院, 乐山 614000

2 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130102

3 浙江农林大学林业与生物技术学院, 杭州 310000

**摘要:** 落叶松林是北方森林的重要碳汇, 同时也是我国大兴安岭地区的优势群落类型, 研究其物种组成和空间结构对地上生物量和土壤养分的影响有助于为我国北方森林碳汇提升和科学管理提供理论依据。本研究选取多布库尔国家级自然保护区落叶松林长期固定样为研究对象, 根据植被调查数据计算林分空间结构特征指数、物种多样性指数和木本植物生物量, 测定 0—20 cm、20—40 cm<sup>2</sup> 层土壤有机碳、全氮和全磷含量, 并通过相关分析、冗余分析与方差分解分析相结合, 揭示植物物种多样性、林分空间结构对木本植物生物量及土壤养分的影响。研究结果表明: (1) 林层差异化指数与树木生物量显著正相关, 角尺度和胸径分异指数均与生物量显著负相关 ( $P < 0.05$ ), 树木多样性指数与生物量相关性不显著。(2) 混交度与 0—20 cm 土壤有机碳含量显著正相关, 与 20—40 cm 土层相关性不显著; 植物物种丰富度、Shannon 多样性指数和 Simpson 多样性指数与 0—20 cm 土层有机碳含量显著正相关, Pielou 均匀度指数与 0—20 cm 土层有机碳含量显著负相关, 但与 20—40 cm 土层相关性不显著。(3) 木本植物生物量受林分空间结构特征影响; 而土壤养分主要受物种多样性影响, 其解释率是林分空间结构特征的 5.8 倍。(4) 冗余分析表明物种丰富度越高, 越有利于土壤碳氮磷含量的积累。综上所述, 调整林分空间结构的综合经营措施来提高森林生物量, 而注重物种多样性的保护可以提高土壤养分整体水平。

**关键词:** 林分空间结构; 物种多样性; 生物量; 土壤养分; 落叶松

## Effects of species diversity and spatial structure on biomass and soil nutrients in *Larix gmelinii*, Daxing'anling Mts., NE China

ZHANG Xiting<sup>1</sup>, Xiao Lu<sup>2</sup>, WANG Wenjie<sup>3,\*</sup>

1 School of life science, Leshan Normal University, Leshan, 614000, China

2 Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China

3 College of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A&F University, Hangzhou, 311300, China

**Abstract:** The *Larix gmelinii* forest is a significant carbon sink in northern forests and also a dominant community type in the Daxing'anling Mountains. Studying its species composition and spatial structure in relation to aboveground biomass and soil nutrients can provide a theoretical basis for enhancing and scientifically managing carbon sinks in northern forests in China. This study established permanent plots of *Larix gmelinii* forest in the Dobukur National Nature Reserve as the research subject, calculated the spatial structure characteristic index, species diversity index, and woody plant biomass of the forest stand, measured the organic carbon content, total nitrogen content, and total phosphorus content in the 0—20 cm

**基金项目:** 乐山师范学院科研培育项目 (KYPY2025-0020); 乐山师范学院高层次人才引进科研启动项目 (RC2023018); 国家自然科学基金 (41730641)

**收稿日期:** 2024-04-15; **网络出版日期:** 2025-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wjwang225@hotmail.com

and 20—40 cm soil layers, and combined correlation analysis, redundancy ranking, and variation partitioning analyses to reveal the effects of tree diversity and forest spatial structure on tree biomass and soil nutrients. The results showed that: (1) Storey differentiation was significantly positively correlated with biomass, while the uniform angle index and diameter difference index were significantly negatively correlated with biomass ( $P < 0.05$ ). The correlation between tree diversity index and biomass is not significant. (2) Species mingling was significantly positively correlated with the organic carbon content in the 0—20 cm soil layer, but not significantly correlated with the 20—40 cm soil layer. The woody plant richness, Shannon-Wiener index, and Simpson index were significantly positively correlated with the organic carbon content in the 0—20 cm soils, while the evenness index was significantly negatively correlated with the organic carbon content in the 0—20 cm soils, but not significantly correlated with the 20—40 cm soil layer. (3) The biomass of woody plants was affected by stand spatial structure characteristics, and soil nutrients were mainly affected by tree species diversity, with an explanatory rate 5.8 times higher than the spatial structure characteristics of forest stands. (4) Redundancy analysis showed that the higher the richness of tree species, the higher the soil carbon, nitrogen, and phosphorus content. In summary, comprehensive management measures that adjust the spatial structure of forest stands can increase forest biomass, while emphasizing the protection of species diversity can enhance the overall level of soil nutrients.

**Key Words:** forest stand spatial structure, species diversity, biomass, soil nutrients; *Larix gmelinii*

空间结构是树木及其属性在空间上的分布,是森林经营过程中最易调控的因子<sup>[1]</sup>。相较于传统的森林结构特征(树高、胸径、林分密度等),森林空间结构可以反映出林分内部的变异,能够决定树木间的竞争和空间生态位<sup>[2-3]</sup>。森林空间结构对评价可持续森林经营具有重要的作用,合理的林分空间结构是森林发挥多种生态服务功能和提升森林质量的基础<sup>[4]</sup>。森林空间结构作为森林经营过程中最易调控的因子,探究天然林空间结构特征与生物量、土壤养分的关系,为通过优化林分空间结构来促进生物量的积累和土壤养分的提升具有重要的实践意义。植物物种多样性对于维持植物群落结构及生态系统功能也具有重要意义,包括提高生态系统生产力稳定性,提高土壤微生物碳利用效率和养分循环<sup>[5-6]</sup>。我国已把 18 亿亩天然林全部纳入了天然林保护工程,林分生物量和土壤养分动态是衡量天然林植被和土壤恢复效果的重要指标。目前针对森林生物量和土壤养分的研究主要集中在自然及人为干扰(林火、引种种植、采伐等)<sup>[7-9]</sup>、林分类型<sup>[10]</sup>、环境因子<sup>[11]</sup>等方面,但系统研究林分空间结构和物种多样性对生物量、土壤养分的研究较少。大兴安岭地区是我国北方森林集中分布区域,揭示该地区气候顶极群落—落叶松林物种组成和空间结构特征对地上生物量和土壤养分的影响有助于为我国北方森林碳汇提升和科学管理提供理论依据。

本研究选取大兴安岭多布库尔国家级自然保护区为研究对象,提出的科学假设是:地上木本植物生物量主要受林分空间结构特征调控,而土壤养分主要受物种多样性影响。具体回答以下问题:(1)空间结构特征和物种多样性如何影响生物量和土壤养分?(2)空间结构特征和物种多样性对生物量和土壤养分积累二者谁贡献更大?本研究结果为保护区制定以提高森林生物量和改善土壤养分为目标保护区森林可持续经营提供数据支撑。

## 1 研究地区和方法

### 1.1 研究区概况与取样方法

大兴安岭多布库尔国家级自然保护区地理位置介于北纬 50°19'—50°43',东经 124°18'—125°04',面积约为 12.9 万  $\text{hm}^2$ ,海拔在 400—600 m 之间。该区域属寒温带大陆性气候,年温差较大,全年平均气温 -1.3—2.0  $^{\circ}\text{C}$ ,年平均降水量为 500 mm。保护区属中低山丘陵地貌,山势平缓,平均坡度为 10  $^{\circ}$ 。土壤类型主要以棕色针叶林土为主<sup>[12]</sup>。

固定样地设置标准参照美国史密斯热带森林科学中心的大样地建设技术标准<sup>[13]</sup>,本研究于 2019 年 8 月

在多布库尔国家级自然保护区落叶松林设置 2 hm<sup>2</sup> (200 m×100 m) 的固定样地。用全站仪将每 1 hm<sup>2</sup> 固定样地划分为 25 块 20 m×20 m 的样方,对样方中所有胸径≥1 cm 的木本植物(乔木和灌木)进行调查并挂牌编号,记录 xy 坐标值、高度和胸径。落叶松林固定样地林龄平均为 50 a,木本植物平均高为 9.02 m,平均胸径为 8.07 cm。主要乔木树种为兴安落叶松(*Larix gmelinii*)、白桦(*Betula platyphylla*)、山杨(*Populus davidiana*)等,主要灌木为越橘(*Vaccinium vitis-idaea*)、笃斯越桔(*Vaccinium uliginosum*)、榛(*Corylus heterophylla*)等。

于每 20 m×20 m 小样方按 S 形取样法(共 5 点)用标准环刀采集 0—20 cm 和 20—40 cm 2 层土壤样品并装入土壤袋,再用粉碎机研磨过 0.25 mm 土壤筛后装瓶,用于后期测定土壤有机碳、全氮、全磷含量。

## 1.2 林分空间结构指标、树种多样性指标及生物量的计算

用混交度  $M_i$ 、角尺度  $W_i$ 、胸径分异指数  $TD$  和林层差异化指数  $S_i$  这 4 个指数分析林分空间结构,相邻木株数  $n$  取 4。空间结构特征指数详细计算公式已在前人研究中详细说明<sup>[14-15]</sup>。木本植物生物量(乔木和灌木)计算的异速生长方程参见文献<sup>[16]</sup>。木本植物多样性(乔木和灌木)计算公式如下<sup>[17-18]</sup>:

Shannon-Wiener 多样性指数:  $H' = - \sum (P_i \ln P_i)$

Simpson 多样性指数:  $D = 1 - \sum P_i^2$

丰富度指数:  $R = S$

Pielou 均匀度指数:  $J_{sw} = H' / \ln S$

其中: $P_i$ 为样地内第  $i$  种木本植物的个体数占所有种个体数的比例, $S$  是木本植物物种总数。

## 1.3 土壤养分指标测定

土壤有机碳(SOC)含量测定采用重铬酸钾油浴法,土壤全氮(TN)用半微量凯氏定氮法,土壤全磷(TP)采用氢氧化钠熔融-钼锑抗比色法。相关详细测定方法在以往研究中多次记录<sup>[19]</sup>。

## 1.4 数据处理方法

利用 R 3.6.1 软件进行森林空间结构的运算分析,包括 Spatstat 程序包和 Forest SAS 程序包。木本植物生物量和土壤养分含量特征使用 JMP 10.0 软件对各指标进行频率分布分析。针对林分空间结构特征和物种多样性等指标,采用算数平均值和标准误的方法表示。0—40 cm 土壤有机碳、全氮、全磷含量为 0—20 cm 和 20—40 cm 土层碳氮磷含量的均值。林分空间结构、物种多样性和木本植物生物量、土壤养分含量的相关性采用 Pearson 相关进行分析。使用 SPSS Statistics 22.0 软件进行平均值、标准误和 Pearson 相关分析。

为了判断林分空间结构特征和物种多样性对土壤养分的解释程度,采用 Canoco 5.0 软件中冗余分析(Redundancy analysis, RDA)和方差分解分析(Variation partitioning analyses, VPA),方差分解分析划分为林分空间结构(混交度  $M_i$ 、角尺度  $W_i$ 、胸径分异指数  $TD$  和林层差异化指数  $S_i$ )与物种多样性(物种丰富度  $R$ 、Simpson 多样性指数、Shannon-Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数)2 组。

## 2 结果分析

### 2.1 林分生物量和土壤养分含量频率分布

多布库尔保护区落叶松林各样方木本植物生物量频率分布呈单峰型变化趋势,均值为 100.89 t/hm<sup>2</sup>,分布在 75—100 t/hm<sup>2</sup> 所占比例最高,占比高达 40%。土壤有机碳含量均值为 39.23 g/kg,有机碳含量分布在 20—30 g/kg 和 40—50 g/kg 所占比例总计高达 64%。土壤全氮含量平均值为 2.66 g/kg,分布 1.5—2.0 g/kg 和 3.0—3.5 g/kg 所占比例总计高达 44%。土壤全磷含量均值为 0.23 g/kg,分布 0.20—0.25 g/kg 所占比例最高,比例高达 32%(表 1)。

### 2.2 林分空间结构与生物量、土壤养分的相关分析

多布库尔保护区落叶松林混交度平均值为 0.32,说明该保护区落叶松林混交度整体偏低,处于弱度混交水平。角尺度均值为 0.50,分布类型属于随机分布,树木水平分布处于比较理想的分布状态。胸径分异指数均值为 0.65,属于强度分异。林层差异化指数均值为 0.50,林层差异化指数较为理想,属于中度差异,说明落

叶松林空间结构单元的中心木和一半的邻近木不属于同一林层,林分垂直空间利用较为充分(表 2)。

表 1 林分生物量和土壤养分含量频率分布统计表  
Table 1 Frequency distribution for forest biomass and soil nutrient content

| 项目<br>Item                              | 平均值<br>Mean | 标准差<br>Standard deviation | 标准误差<br>Standard error | 中位数<br>Median | 25%中位数<br>25%Median | 75%中位数<br>75%Median | 最大分布区间<br>Max interval | 分布区间<br>Distribution interval | 类型<br>Type |
|-----------------------------------------|-------------|---------------------------|------------------------|---------------|---------------------|---------------------|------------------------|-------------------------------|------------|
| 生物量 Biomass/(t/hm <sup>2</sup> )        | 100.89      | 43.85                     | 8.77                   | 96.68         | 76.56               | 107.38              | 75—100                 | 23.53—213.47                  | 单峰         |
| 有机碳含量/(g/kg)<br>Organic carbon content  | 39.23       | 15.04                     | 2.13                   | 41.40         | 26.64               | 48.02               | 20—30,<br>40—50        | 16.54—81.10                   | 多峰         |
| 全氮含量/(g/kg)<br>Total nitrogen content   | 2.66        | 1.04                      | 0.15                   | 2.52          | 1.79                | 3.45                | 1.5—2,<br>3—3.5        | 1.06—4.87                     | 多峰         |
| 全磷含量/(g/kg)<br>Total phosphorus content | 0.23        | 0.08                      | 0.01                   | 0.22          | 0.18                | 0.30                | 0.2—0.25               | 0.10—0.40                     | 单峰         |

表 2 林分空间结构与生物量、土壤养分含量的 Pearson 相关分析  
Table 2 Pearson correlation analysis of stand spatial structure with biomass and soil nutrient content

|                     |          | 混交度<br>Species mingling | 角尺度<br>Uniform angle index | 胸径分异<br>Diameter difference | 林层差异化<br>Storey differentiation |
|---------------------|----------|-------------------------|----------------------------|-----------------------------|---------------------------------|
| 均值 Mean             |          | 0.32                    | 0.50                       | 0.65                        | 0.50                            |
| 标准误 Standard error  |          | 0.03                    | 0.01                       | 0.01                        | 0.01                            |
| 生物量 Biomass         |          | 0.321                   | -0.443 *                   | -0.547 **                   | 0.492 *                         |
| 有机碳 Organic carbon  | 0—40 cm  | 0.569 **                | -0.081                     | -0.332                      | 0.257                           |
|                     | 0—20 cm  | 0.419 *                 | -0.089                     | -0.268                      | 0.149                           |
|                     | 20—40 cm | 0.404 *                 | -0.004                     | -0.179                      | 0.236                           |
| 全氮 Total nitrogen   | 0—40 cm  | 0.430 *                 | -0.191                     | -0.322                      | 0.273                           |
|                     | 0—20 cm  | 0.297                   | -0.252                     | -0.251                      | 0.141                           |
|                     | 20—40 cm | 0.324                   | 0.036                      | -0.200                      | 0.277                           |
| 全磷 Total phosphorus | 0—40 cm  | 0.074                   | 0.209                      | 0.072                       | 0.168                           |
|                     | 0—20 cm  | 0.061                   | 0.085                      | 0.040                       | 0.175                           |
|                     | 20—40 cm | 0.046                   | 0.214                      | 0.064                       | 0.070                           |

\* 表示  $P < 0.05$ , \*\* 表示  $P < 0.01$

木本植物生物量与角尺度、胸径分异指数显著负相关,与林层差异化指数显著正相关,而与混交度相关性不大。这说明角尺度、胸径分异和林层差异化是影响木本植物生物量的重要空间结构指标(表 2)。

0—40 cm 土壤有机碳含量和全氮含量只和林分混交度有显著的正相关关系,而土壤全磷与林分空间结构 4 个指标均无显著相关性。这说明混交度是影响土壤有机碳、全氮含量的重要指标。混交度与土壤有机碳相关性最高,在 2 个土层和整体(0—40 cm)数据均达统计学显著相关。混交度与 0—20 cm、20—40 cm 土壤全氮含量相关性不显著,但与 0—40 cm 整体土壤全氮含量显著正相关(表 2)。

2.3 物种多样性与生物量、土壤养分的相关分析

木本植物生物量与物种丰富度  $R$ 、Simpson 多样性指数和 Shannon 多样性指数正相关,而与 Pielou 均匀度指数负相关,但均未达到统计学显著水平,说明植物物种多样性对地上生物量影响不大(表 3)。

0—20 cm 表层、0—40 cm 整体土壤有机碳含量和物种丰富度、Simpson 多样性指数、Shannon 多样性指数显著正相关,与 Pielou 均匀度指数显著负相关,而 20—40 cm 深层土壤与 4 个物种多样性指数均未达到显著相关。这说明木本植物物种多样性是影响土壤有机碳含量的重要指标。土壤全氮含量与木本植物丰富度和多样性指数都表现为正相关,但均未达到显著水平。深层(20—40 cm)土壤全磷与树种丰富度显著正相关。在所有多样性指数中,木本植物丰富度与土壤有机碳、全氮和全磷含量相关性最高(表 3)。

表 3 植物多样性与生物量、土壤养分含量的 Pearson 相关分析

Table 3 Pearson correlation analysis of plant diversity with biomass and soil nutrient content

|                     |          | 丰富度<br>Richness | Simpson 指数<br>Simpson index | Shannon-Wiener 指数<br>Shannon-Wiener index | Pielou 指数<br>Pielou index |
|---------------------|----------|-----------------|-----------------------------|-------------------------------------------|---------------------------|
| 均值 Mean             |          | 3.44            | 0.38                        | 0.61                                      | 0.55                      |
| 标准误 Standard error  |          | 0.25            | 0.03                        | 0.05                                      | 0.03                      |
| 生物量 Biomass         |          | 0.388           | 0.284                       | 0.296                                     | -0.194                    |
| 有机碳 Organic carbon  | 0—40 cm  | 0.712 **        | 0.485 *                     | 0.527 **                                  | -0.462 *                  |
|                     | 0—20 cm  | 0.755 **        | 0.450 *                     | 0.518 **                                  | -0.465 *                  |
|                     | 20—40 cm | 0.182           | 0.163                       | 0.128                                     | -0.095                    |
| 全氮 Total nitrogen   | 0—40 cm  | 0.370           | 0.366                       | 0.368                                     | -0.284                    |
|                     | 0—20 cm  | 0.374           | 0.320                       | 0.337                                     | -0.298                    |
|                     | 20—40 cm | 0.085           | 0.177                       | 0.154                                     | -0.062                    |
| 全磷 Total phosphorus | 0—40 cm  | 0.369           | 0.206                       | 0.191                                     | -0.309                    |
|                     | 0—20 cm  | 0.100           | 0.049                       | 0.017                                     | -0.146                    |
|                     | 20—40 cm | 0.428 *         | 0.246                       | 0.255                                     | -0.298                    |

\* 表示  $P < 0.05$ , \*\* 表示  $P < 0.01$

2.4 土壤养分与林分空间结构特征、物种多样性的耦合关系分析

方差分解分析表明,物种多样性的独立效应对土壤养分变化的解释量最大,解释量为 77.2%,是林分空间结构特征的 5.8 倍,而二者的交互作用对土壤养分变化也具有一定解释作用,解释量为 10.3%(图 1)。这说明落叶松林土壤养分主要受植物物种多样性影响。

综合林分空间结构特征、植物物种多样性(解释变量)与土壤养分(响应变量)的排序结果来看,空间结构特征、植物物种多样性对土样养分的总解释量为 54.2%,第一轴解释了土壤养分变化的 38.64%,第二轴解释了 13.41%(图 1)。简单效应结果表明,植物物种丰富度  $R$  对土壤养分变化解释量最大,达 25.8% ( $P < 0.01$ ),其次是混交度  $M_i$ 、Shannon 多样性指数和 Simpson 多样性指数,解释量也都超过 10% ( $P < 0.05$ )。条件效应结果显示,木本植物丰富度依然对土样养分变化贡献最大,解释量与单独作用相等,  $P < 0.01$ ;其余指标均未达到显著差异(表 4)。

表 4 简单效应和条件效应统计表

Table 4 Statistics of simple term effects and conditional term effects

| 简单效应 Simple term effects |               |     |       | 条件效应 Conditional term effects |               |     |       |
|--------------------------|---------------|-----|-------|-------------------------------|---------------|-----|-------|
| 项目 Name                  | 解释量 Explains% | $F$ | $P$   | 项目 Name                       | 解释量 Explains% | $F$ | $P$   |
| $R$                      | 25.8          | 8.0 | 0.002 | $R$                           | 25.8          | 8.0 | 0.002 |
| $M_i$                    | 17.1          | 4.8 | 0.016 | $M_i$                         | 5.3           | 1.7 | 0.196 |
| Shannon                  | 15.0          | 4.1 | 0.030 | Pielou                        | 5.9           | 2.0 | 0.144 |
| Simpson                  | 13.7          | 3.7 | 0.030 | $TD$                          | 3.3           | 1.1 | 0.376 |
| Pielou                   | 13.0          | 3.4 | 0.064 | Simpson                       | 2.5           | 0.8 | 0.468 |
| $TD$                     | 7.3           | 1.8 | 0.166 | Shannon                       | 8.7           | 3.2 | 0.046 |
| $S_i$                    | 5.6           | 1.4 | 0.256 | $W_i$                         | 2.1           | 0.8 | 0.492 |
| $W_i$                    | 2.9           | 0.7 | 0.514 | $S_i$                         | 0.7           | 0.2 | 0.874 |

表中简写的中文名称: $R$ , 木本植物丰富度 Richness of woody plant;Shannon, 木本植物 Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index of woody plant;Simpson, 木本植物 Simpson 指数 Simpson index of woody plant;Pielou, 木本植物 Pielou 指数 Pielou index of woody plant;  $M_i$ , 混交度 Mingling index;  $W_i$ , 角尺度 Uniform angle index;  $TD$ , 胸径分异指数 Diameter difference index;  $S_i$ , 林层差异化指数 Storey differentiation index

3 讨论

森林空间结构决定了它们之间的竞争优势和空间生态位,这在很大程度上决定了林分的生长和稳定性;

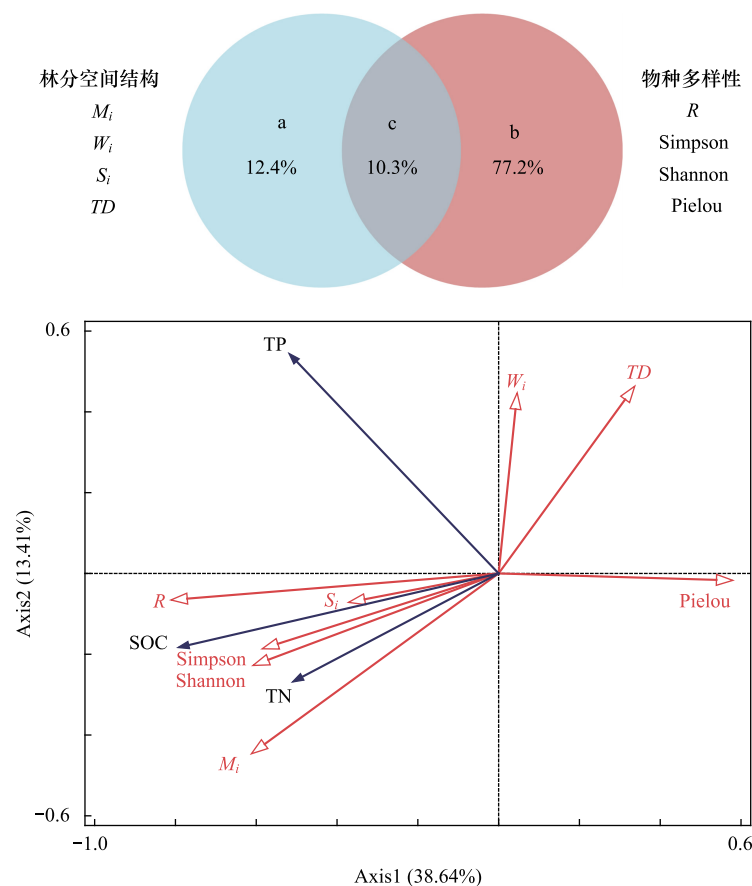


图1 林分空间结构、植物多样性与土壤养分的方差分解分析和 RDA 排序

Fig.1 Variance decomposition analysis and RDA ordination of stand spatial structure, plant diversity and soil nutrients

图中简写的中文名称:  $R$ , 木本植物丰富度 Richness of woody plant; Shannon, 木本植物 Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index of woody plant; Simpson, 木本植物 Simpson 指数 Simpson index of woody plant; Pielou, 木本植物 Pielou 指数 Pielou index of woody plant; SOC, 土壤有机碳 Soil organic carbon; TN, 土壤全氮 Soil total nitrogen; TP, 土壤全磷 Soil total phosphorus;  $M_i$ , 混交度 Mingling index;  $W_i$ , 角尺度 Uniform angle index;  $TD$ , 胸径分异指数 Diameter difference index;  $S_i$ , 林层差异化指数 Storey differentiation index

林分结构处于合理状态时,其稳定性和功能性都会相应地提高<sup>[20-21]</sup>。前人研究表明,长白山阔叶红松林木本植物(胸径 $\geq 1$  cm)的胸径均值为 10.52 cm<sup>[22]</sup>,秦岭地区落叶阔叶林大样地木本植物胸径均值为 8.61 cm<sup>[23]</sup>。本研究中大兴安岭地区落叶松林固定样地木本植物胸径均值为 8.07 cm,较长白山红松林大样地和秦岭落叶阔叶林大样地胸径均值分别低了 23.28%和 6.27%。这可能与大兴安岭地区温度较低有关,低温使落叶松林树木生长缓慢。夏富才等人研究表明,长白山地区 1 hm<sup>2</sup>阔叶红松林混交度均值为 0.53,林分整体上处于中度混交水平<sup>[24]</sup>,而本研究中大兴安岭地区落叶松林整体处于弱度混交水平(混交度均值为 0.32)。

本研究发现林层差异化指数与生物量显著正相关,而角尺度、胸径分异指数则与生物量显著负相关。在落叶松林中,不同的空间结构特征对生物量影响程度不尽相同。林层结构特征在森林生态系统的能流过程和强度方面发挥重要作用,当森林内部林层简单时,垂直方向对空间的利用程度就相对较低<sup>[25]</sup>。林层指数能够描述森林内部的垂直分布格局,多层次的复层森林结构可以截获更多的光辐射,这有利于植物进行光合作用,进而促进植物的生长<sup>[26]</sup>。这与本研究得出林层差异化指数与生物量呈显著正相关的结果相一致。吕延杰在云冷杉林的研究中发现,当林分角尺度较大,树木处于团状分布时,胸径生长量较小<sup>[27]</sup>,这与本研究中角尺度与生物量关系的研究结果相似。此外,林木间的竞争也是影响林分生物量的重要因素之一,竞争程度的不同导致树木生长的差别。在落叶松林中,如果比参考木胸径大的临近木越多,即胸径变异越大,林木竞争越激

烈,生物量的积累就越低。这与徐美玲等人研究结果相吻合<sup>[28]</sup>。尽管物种多样性对生物量的影响在本研究中并不显著,但林分空间结构是影响生物量的关键指标。本研究发现,森林生物量随物种丰富度、Shannon 多样性指数和 Simpson 指数的增加而有所增加,但差异不显著。这之前研究结果相一致,即物种多样性和丰富度对生物量有正向作用,例如,乔木层多样性指数与生物量呈极显著正相关<sup>[17]</sup>。

林分空间结构的差异性显著影响群落的构成、土壤质地以及凋落物的特性,这些差异进一步对土壤养分产生重要影响<sup>[29]</sup>。森林空间结构还可以通过土壤微生物多样性间接促进土壤多功能性<sup>[30]</sup>。在本研究中,我们发现土壤养分含量的变化主要受林分空间结构特征中的混交度单一因素的影响。具体而言,混交度与土壤有机碳含量、全氮含量显著正相关,而与其他空间结构指标的相关性未达到显著水平( $P>0.05$ )。这与曹小玉等人的研究结果一致<sup>[31]</sup>。当混交度较高时,不同混交树种根系在土壤中深浅不一、纵横交错,这种分布模式使得林地土壤更加疏松且透气性增强,从而优化了微生物的生存环境,促进了微生物种群的繁盛,加速了土壤养分的循环和有效利用<sup>[32-33]</sup>,对土壤肥力的提升具有积极意义。可以通过优化落叶松林树木空间结构,合理利用森林空间,从而提升土壤养分和森林功能。

本研究表明,土壤养分的主要影响因素是木本植物物种多样性,其对土壤养分变化解释能力是林分空间结构特征的 5.8 倍(图 1)。此外,木本植物丰富度与土壤有机碳和全磷含量显著正相关(表 3)。本课题组前期研究结果也表明树种丰富度可以显著增加土壤碳汇稳定性,其影响深度可达整个土壤剖面(1 m 深)<sup>[34]</sup>。物种丰富的植物群落可以促进微生物生物量周转率的增加,进而促进微生物残体的形成,最终导致土壤有机碳的积累<sup>[35]</sup>。刘菊秀团队研究表明,在调节天然林土壤磷密度方面,树种丰富度比植被类型和土壤类型更重要<sup>[36]</sup>。选择典型天然林分(如国家级自然保护区),通过探究天然林空间结构特征和物种多样性对土壤碳氮磷含量的影响,能够作为天然林保护的范例与基准,为后续生态服务功能持续稳定的供给提供有益借鉴与参考<sup>[18]</sup>。

## 4 结论

通过对大兴安岭地区落叶松林空间结构特征、物种多样性对地上生物量、土壤养分影响的分析,可以得出:森林生物量受空间结构特征影响,而土壤养分主要受植物物种多样性影响。林层差异化指数与生物量显著正相关、角尺度和胸径分异指数与生物量显著负相关。冗余分析表明,木本植物丰富度是影响土壤养分变化的最主要因子,木本植物丰富度越高,越有利于土壤养分含量的积累。对于北方落叶松林而言,欲提高森林生物量水平,应采用调整林分空间结构的综合经营措施;而要提高土壤有机碳含量及整体养分水平,需更加注重植物多样性的保护。本研究强调在今后可以改变林分空间结构和加强生物多样性的保护综合措施来促进林分的生长和土壤养分的积累,进而提升北方森林碳汇功能。

## 参考文献(References):

- [1] 惠刚盈,赵中华,陈明辉.描述森林结构的重要变量.温带林业研究,2020,3(1):14-20.
- [2] 武秀娟,奥小平,姚丽敏,田建华.油松天然林林分空间结构特征.中南林业科技大学学报,2024,44(2):83-90.
- [3] Ji Y R, Zhang P, Shen H L. Competition intensity affects growing season nutrient dynamics in Korean pine trees and their microhabitat soil in mixed forest. *Forest Ecology and Management*, 2023, 539: 121018.
- [4] 王剑武,徐森,季碧勇,杜群.地形和林分空间结构对浙江省天然阔叶混交林主要先锋树种胸径生长的影响.应用生态学报,2024,35(2):298-306.
- [5] Huang Y Y, Chen Y X, Castro-Izagirre N, Baruffol M, Brezzi M, Lang A, Li Y, Härdtle W, von Oheimb G, Yang X F, Liu X J, Pei K Q, Both S, Yang B, Eichenberg D, Assmann T, Bauhus J, Behrens T, Buscot F, Chen X Y, Chesters D, Ding B Y, Durka W, Erfmeier A, Fang J Y, Fischer M, Guo L D, Guo D L, Gutknecht J L M, He J S, He C L, Hector A, Hönig L, Hu R Y, Klein A M, Kühn P, Liang Y, Li S, Michalski S, Scherer-Lorenzen M, Schmidt K, Scholten T, Schuldt A, Shi X Z, Tan M Z, Tang Z Y, Trogisch S, Wang Z W, Welk E, Wirth C, Wubet T, Xiang W H, Yu M J, Yu X D, Zhang J Y, Zhang S R, Zhang N L, Zhou H Z, Zhu C D, Zhu L, Brühlheide H, Ma K P, Niklaus P A, Schmid B. Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment. *Science*, 2018, 362(6410):80-83.
- [6] Domeignoz-Horta L A, Cappelli S L, Shrestha R, Gerin S, Lohila A K, Heinonsalo J, Nelson D B, Kahmen A, Duan P P, Sebg D, Verrecchia E, Laine A L. Plant diversity drives positive microbial associations in the rhizosphere enhancing carbon use efficiency in agricultural soils. *Nature*

- Communications, 2024, 15(1): 8065.
- [7] 胡梦婷, 罗旭, 赵鑫田, 李璐. 模拟西伯利亚红松种植对大兴安岭中北部森林地上生物量的长期影响. 生态学杂志, 2023, 42(5): 1253-1263.
- [8] 陈韵如, 杨扬, 张喜亭, 杨艳波, 王慧梅, 王文杰. 大兴安岭森林火烧恢复年限对土壤磷及其有效性的影响. 生态学报, 2019, 39(21): 7977-7986.
- [9] 姜宁, 牟长城, 韩丽冬, 申忠奇. 采伐对大兴安岭非连续冻土区毛赤杨沼泽碳源/汇的影响. 北京林业大学学报, 2020, 42(3): 1-13.
- [10] 朱柳霏, 戴艳花, 黎立港, 吴滢, 宋贤冲, 王会利, 覃祚玉, 谭一波, 邓小军. 猫儿山自然保护区不同林分类型土壤有机碳储量及其剖面分配特征. 土壤通报, 2024, 55(4): 968-973.
- [11] 路健, 史蓓涵, 杨倩, 张雪倩, 闫琰. 秦岭典型群落木本植物生物量影响因素研究. 西北林学院学报, 2024, 39(5): 151-158.
- [12] 张喜亭, 张建新, 肖路, 陈胜仙, 仲召亮, 高薇, 王文杰. 大兴安岭多布库尔国家级自然保护区植物多样性和群落结构特征. 生态学报, 2022, 42(1): 176-185.
- [13] 施国杉, 刘峰, 陈典, 邓云, 林露湘. 云南纳板河热带季节雨林 20 ha 动态监测样地的树种组成与群落分类. 生物多样性, 2021, 29(1): 10-20.
- [14] 王亚飞, 蒋乙东, 段文标, 朱海嫒, 王秋宇. 小兴安岭南端 2 种红松天然林优势树种的空间结构和生态位特征. 中南林业科技大学学报, 2023, 43(10): 117-128.
- [15] 池静姚, 潘磊磊, Kwon SeMyung, 张晓, 李雨衡, 杨晓晖, 时忠杰. 呼伦贝尔沙地樟子松天然林结构多样性和竞争对树木生长的影响. 中国沙漠, 2024, 44(5): 29-40.
- [16] 刘帆, 王传宽, 王兴昌, 张建双, 张著, 王家骏. 帽儿山温带落叶阔叶林通量塔风浪区生物量空间格局. 生态学报, 2016, 36(20): 6506-6519.
- [17] 王丽红, 辛颖, 邹梦玲, 赵雨森, 刘双江, 任清胜. 大兴安岭火烧迹地植被恢复中植物多样性与生物量分配格局. 北京林业大学学报, 2015, 37(12): 41-47.
- [18] 张喜亭, 张建新, 仲召亮, 王文杰. 大兴安岭绰纳河保护区植物多样性特征. 植物研究, 2024, 44(5): 730-737.
- [19] Wang Q, Wang W J, He X Y, Zhou W, Zhai C, Wang P J, Tang Z, Wei C H, Zhang B, Xiao L, Wang H Y. Urbanization-induced glomalin changes and their associations with land-use configuration, forest characteristics, and soil properties in Changchun, NorthEast China. Journal of Soils and Sediments, 2019, 19(5): 2433-2444.
- [20] 刘燕, 李春旭, 王子纯, 赵衍征, 李耀翔. 大兴安岭两种主要天然次生林林分空间结构特征. 东北林业大学学报, 2020, 48(6): 128-134.
- [21] 李燕, 刘成功, 李秀芹, 宋曰钦, 万志兵, 胡茶青. 岭南林场混交林林分空间结构特征分析. 分子植物育种, 2018, 16(11): 3768-3776.
- [22] 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.
- [23] 谢峰淋, 周全, 史航, 舒泉, 张克荣, 李涛, 冯水园, 张全发, 党海山. 秦岭落叶阔叶林 25 ha 森林动态监测样地物种组成与群落特征. 生物多样性, 2019, 27(4): 439-448.
- [24] 夏富才, 赵秀海, 潘春芳, 贾玉珍, 汪金松. 长白山阔叶红松林林分空间结构. 应用与环境生物学报, 2010, 16(4): 529-533.
- [25] 李德志, 臧润国. 森林冠层结构与功能及其时空变化研究进展. 世界林业研究, 2004, 17(3): 12-16.
- [26] 张志, 张梦翌, 申欢欢, 张煜苑. 关帝山云杉次生林冠层结构对天然更新的影响. 生态学杂志, 2023, 42(5): 1043-1048.
- [27] 吕延杰, 杨华, 张青, 王全军, 孙权. 云冷杉天然林林分空间结构对胸径生长量的影响. 北京林业大学学报, 2017, 39(9): 41-47.
- [28] 徐美玲, 王俊峰, 胥辉, 欧光龙. 思茅松天然林空间结构与单木地上生物量分配关系. 云南大学学报: 自然科学版, 2020, 42(2): 364-373.
- [29] 耿玉清, 单宏臣, 谭笑, 孙向阳, 王登芝. 人工针叶林林冠空隙土壤的研究. 北京林业大学学报, 2002, 24(4): 16-19.
- [30] Zhou G H, Long F Y, Zu L, Jarvie S, Peng Y, Zang L P, Chen D M, Zhang G Q, Sui M Z, He Y J, Liu Q F. Stand spatial structure and microbial diversity are key drivers of soil multifunctionality during secondary succession in degraded Karst forests. Science of the Total Environment, 2024, 937: 173504.
- [31] 曹小玉, 李际平, 委霞. 中亚热带典型林分空间结构对土壤养分含量的影响. 林业科学, 2020, 56(1): 20-28.
- [32] 黄勇来. 枫香与不同树种混交林的培肥土壤功能. 浙江林学院学报, 2006, 23(5): 497-500.
- [33] 胡靓达, 李远发, 周海菊, 叶绍明, 喻素芳. 细叶云南松混交林土壤微生物群落功能特性及与林分结构关系的研究. 西北林学院学报, 2022, 37(3): 16-23, 44.
- [34] Zhang X T, She D Q, Chen S X, Cao X D, Wang K, Cheng G C, Zhu M N, Zhang Z H, Wang H M, Wang W J. Tree diversity and arbuscular mycorrhizal trees increase soil carbon sequestration and stability in 1-m soils as regulated by microbial CAZymes-coworking in high-latitude Northern Hemisphere forests. Catena, 2024, 236: 107746.
- [35] Prommer J, Walker T W N, Wanek W, Braun J, Zezula D, Hu Y T, Hofhansl F, Richter A. Increased microbial growth, biomass, and turnover drive soil organic carbon accumulation at higher plant diversity. Global Change Biology, 2020, 26(2): 669-681.
- [36] Liu X J, Tang X L, Lie Z Y, He X H, Zhou G Y, Yan J H, Ma K P, Du S, Li S G, Han S J, Ma Y X, Wang G X, Liu J X. Tree species richness as an important biotic factor regulates the soil phosphorus density in China's mature natural forests. Science of the Total Environment, 2022, 845: 157277.