北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

采伐干扰对吉林蛟河针阔混交林林下层木本植物生物量影响

程福山 罗也 孙越 张忠辉 何怀江 张跃革 李庚奇 刘国良

Effects of logging disturbance on biomass of understory woody plants in conifer-broadleaved mixed forests in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China

Cheng Fushan, Luo Ye, Sun Yue, Zhang Zhonghui, He Huaijiang, Zhang Yuege, Li Gengqi, Liu Guoliang

引用本文:
程福山, 罗也, 孙越, 张忠辉, 何怀江, 张跃革, 李庚奇, 刘国良. 采伐干扰对吉林蛟河针阔混交林林下层木本植物生物量影响[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(12):76–86. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250117
Cheng Fushan, Luo Ye, Sun Yue, Zhang Zhonghui, He Huaijiang, Zhang Yuege, Li Gengqi, Liu Guoliang. Effects of logging disturbance on biomass of understory woody plants in conifer–broadleaved mixed forests in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(12):76–86. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250117

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250117

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

长白山阔叶红松林不同林层物种与结构多样性对群落生长的影响

Effects of species and structural diversity in different forest layers on community growth in broadleaved Korean pine forests in Changbai Mountain, northeastern China

北京林业大学学报, 2025, 47(8): 64–76. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240368

长白山典型天然林不同演替阶段物种多样性和结构多样性对生产力影响

Effects of species diversity and structural diversity on productivity in different succession stages of typical natural forest in Changbai Mountains of northeastern China

北京林业大学学报, 2021, 43(12): 1–8. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210071

基于邻近木的林分结构多样性研究

Study on forest structure diversity based on the neighbourhood trees

北京林业大学学报, 2020, 42(6): 52–58. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190120

吉林蛟河针阔混交林不同尺度下生物量稳定性及影响因子

Biomass stability and influencing factors of mixed coniferous and broadleaved forests at different scales in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China

北京林业大学学报, 2024, 46(7): 55–66. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220315

林分密度对云顶山柏木人工林群落结构和物种多样性的影响

Effects of stand density on community structure and species diversity of *Cupressus funebris* plantation in Yunding Mountain, southwestern China

北京林业大学学报, 2020, 42(1): 10–17. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190202

城市森林结构与木本植物物种多样性的耦合关系

Coupling relationship between urban forest structure and woody plant species diversity: a case study of Beijing

北京林业大学学报, 2025, 47(7): 41–49. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240434

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250117

采伐干扰对吉林蛟河针阔混交林林下层木本植物生物量影响

程福山[1,2]　罗　也[3,4]　孙　越[3,4]　张忠辉[4,5]　何怀江[3,4]
张跃革[6]　李庚奇[7]　刘国良[8]

（1. 吉林农业大学林学与草学学院，吉林 长春 130118；2. 北京林业大学林学院，北京 100083；3. 吉林省林业科学研究院，吉林 长春 130022；
4. 吉林省退化森林生态系统恢复与重建跨区域合作科技创新中心，吉林 长春 130022；5. 吉林省林木种子调制储备中心，吉林 长春 130703；
6. 吉林省敦化市牡丹岗国有林场，吉林 敦化 133703；7. 吉林省敦化市太平国有林场，吉林 敦化 133702；
8. 南京加林系统工程技术有限公司，江苏 南京 211100）

摘要:【目的】林下层植被作为森林生态系统中物质循环和能量流动的重要参与者，研究采伐干扰对其下层木本植物生物量的影响机制，对于理解森林生态统恢复过程、生物多样性维持及可持续经营管理具有重要意义。**【方法】**以东北地区针阔混交林为研究对象，采用混合效应模型和结构方程模型，分析林下层木本植物生物量的影响因素。**【结果】**(1)采伐释放了林下层植被的生长空间，林下层木本生物量随采伐强度增加而显著增加($p < 0.05$)。(2)林下层物种多样性和结构多样性是影响其生物量的最主要因素，解释率达到 51.00%。其次是采伐干扰(29.48%)，而林冠层物种多样性和林分结构的综合作用解释率为 16.92%。光环境对林下层生物量变异的直接影响较低，解释率仅为 2.53%。(3)采伐干扰显著影响林下层木本植物中乔木型灌木生物量的变化($p < 0.05$)，而对幼树和典型灌木生物量的影响并不显著($p > 0.05$)。(4)结构方程模型进一步揭示：采伐干扰不仅直接促进了林下层植被的生物量积累，还通过调控林冠层林分结构和物种多样性，间接影响林下层生物量。**【结论】**本研究全面解析了采伐干扰对吉林蛟河针阔混交林林下层木本植物生物量的直接和间接作用机制，强调了林下层物种多样性和采伐干扰在促进林下层生物量积累中的核心作用，为科学评估采伐干扰的长期生态效应和优化森林经营策略提供了重要理论依据，为实现可持续管理目标提供了实践指导。

关键词：采伐干扰；物种多样性；结构多样性；林内光环境；冠层结构复杂度
中图分类号：S718.4　**文献标志码：**A　**文章编号：**1000−1522(2025)12−0076−11
引文格式：程福山，罗也，孙越，等. 采伐干扰对吉林蛟河针阔混交林林下层木本植物生物量影响 [J]. 北京林业大学学报，2025，47(12)：76−86. Cheng Fushan, Luo Ye, Sun Yue, et al. Effects of logging disturbance on biomass of understory woody plants in conifer-broadleaved mixed forests in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(12): 76−86.

Effects of logging disturbance on biomass of understory woody plants in conifer-broadleaved mixed forests in Jiaohe, Jilin Province of northeastern China

Cheng Fushan[1,2]　Luo Ye[3,4]　Sun Yue[3,4]　Zhang Zhonghui[4,5]　He Huaijiang[3,4]
Zhang Yuege[6]　Li Gengqi[7]　Liu Guoliang[8]

(1. College of Forestry and Grassland Science, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, Jilin, China;
2. School of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
3. Jilin Provincial Academy of Forestry Sciences, Changchun 130022, Jilin, China;
4. Jilin Province Degraded Forest Ecosystem Restoration and Reconstruction Interregional Cooperation Science and Technology Innovation Center, Changchun 130022, Jilin, China;

收稿日期: 2025−04−07　**修回日期:** 2025−05−23
基金项目: 吉林省科技厅项目(20240402031GH)，国家重点研发计划(2023YFF1304004)。
第一作者: 程福山，博士，讲师。主要研究方向：生物多样性与生态系统功能关系。Email: fscheng1410@163.com　地址：130118 吉林省长春市新城大街 2888 号吉林农业大学林学与草学学院。
责任作者: 何怀江，研究员。主要研究方向：生物多样性与生态系统功能。Email: 442488087.2007@163.com　地址：130022 吉林省长春市临河街 3528 号吉林省林业科学研究院。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

5. Jilin Provincial Forestry Seed Processing and Storage Center, Changchun 130703, Jilin, China;
6. Mudangang National Forest Farm, Dunhua 133703, Jilin, China;
7. Taiping National Forest Farm, Dunhua 133702, Jilin, China;
8. Nanjing Jialin System Engineering Ltd, Nanjing 211100, Jiangsu, China)

Abstract:［**Objective**］Understory vegetation, as a key participant in the material cycling and energy flow of forest ecosystems, plays a significant role in understanding forest ecosystem recovery processes, biodiversity maintenance and sustainable management. Studying the impact mechanisms of logging disturbances on biomass of understory woody plants is of great importance.［**Method**］This study focused on conifer-broadleaved mixed forests in northeastern China, employing mixed-effect models and structural equation modeling (SEM) to analyze the factors influencing biomass of understory woody plants.［**Result**］(1) Thinning released growing space for understory woody plants, leading to a significant increase in understory biomass with higher thinning intensity ($p < 0.05$). (2) Understory species diversity and structural diversity were primary factors influencing understory biomass, accounting for 51.00% of the variance explained. Logging disturbance ranked second (29.48%), while the combined effects of overstory species diversity and stand structure explained 16.92%. The direct impact of light environment on understory biomass variation was minimal, explaining only 2.53%. (3) Logging disturbance significantly affected ($p < 0.05$) changes in tree-like shrub biomass of understory woody plants, whereas it did not significantly affect ($p > 0.05$) the biomass of treelets and typical shrubs. (4) SEM further revealed that logging disturbance not only directly promoted understory biomass accumulation, but also indirectly influenced it by regulating overstory stand structure and species diversity.［**Conclusion**］This study elucidates the direct and indirect mechanisms of logging disturbance on understory biomass, highlighting central roles of understory diversity and logging intensity in enhancing biomass accumulation. These findings provide a theoretical foundation for scientifically evaluating long-term ecological effects of logging disturbance and optimizing forest management strategies, and provide a practical guidance for achieving sustainable management goals.

Key words: logging disturbance; species diversity; structural diversity; light environment in forest; canopy structural complexity

林下层植被（understory vegetation）包含着 80% 以上[1−2]森林生态系统维管植物的物种多样性，在发挥生物多样性、生产力、森林稳定性等生态系统功能和提供养分循环、水土保持、固碳等生态系统服务功能中发挥着重要作用[3]。大量研究为物种多样性和生态系统功能关系提供了证据，但复杂的森林生态系统为这类研究带来很大的不确定性。林下层植被作为森林生态系统中物质循环和能量流动的重要参与者，研究林下木本植物生态功能的驱动机制，其科学价值在于通过解析局域尺度生态过程，为全面评价森林生态系统生物多样性−功能关系提供理论支撑。

了解森林生态系统不同林层中多样性和生态系统功能关系的驱动机制，对于全面把握生态系统应对外界环境变化的能力至关重要[4]。然而，以往的研究大多关注于林冠层多样性与生物量或生产力的关系，多数研究结果表明[5]，二者之间存在正向关系，当然也有研究结果[6]显示，二者之间存在负向或可忽略的关系。这种关系会受到干扰因素（人为干扰和自然干扰）、生物因素（竞争、演替）和非生物因素（环境异质性、空间尺度）的影响。通常，针对生物多样性与生态系统功能关系，提出 2 种假说[6]：生态位互补假说和质量比假说。生物多样性与生态系统功能之间的正相关关系是由物种间生态位互补（生态位互补假说）[7]、资源利用效率最大化决定的；非正相关关系是由优势物种的性状（质量比假说）驱动的[8]。对于林下层来说，多样性和下层植被生物量预计也存在类似的关系[9−11]。例如，Zhang 等[10]研究温带森林上下层多样性−生物量关系，结果表明林下层植被属性和生态位互补是影响生物量变化的主要因素。他们还研究了森林不同林层中物种丰富度与生物量关系，发现林冠层生物多样性与生态系统功能关系高于林下层，这可能是由于林冠层树木资源的过滤减弱了林下层生物多样性与生态系统功能的关系强度。

林下层和林冠层植被之间的相互作用在驱动生态系统结构和功能及森林组成中起着关键作用。驱动林冠层和林下层相互作用的 3 个主要过程为：（1）林冠层结构能够影响资源空间异质性，进而影响林下

层植被的资源可利用性;(2)林下层植被塑造的地表微环境能够决定凋落物分解和养分矿化速度,从而影响土壤养分变化;(3)地下形成的复杂根系网络决定了资源和信息的传递效率[12−14]。然而,这些复杂的相互作用尚未被充分量化,尤其是林冠层和林下层变量通过直接与间接路径,共同作用于林下层生物量的机制仍需进一步探索。光、温度、土壤养分、水分的有效性共同调节着森林生产力。光通常不是林冠层树木的限制资源,但是是林下层植被生长的主要限制因素[15]。林下层植被群落组成与物种对光的竞争有关,植物的避荫策略使林下植被具有较高的丰富度[16−17]。光的空间异质性随着森林结构复杂性的增加而增加,决定了林下层植被光的可利用性[15]。采伐干扰作为一种重要的森林管理措施,通过降低林分密度、释放资源限制来调节林冠层与林下层之间的相互作用关系[18−19]。低强度间伐是保持生态系统多样性最常用的管理方式,能够在不改变物种丰富度的前提下,增强森林生态系统功能(生产力,生物量等)[20];高强度干扰会改变现有的物种多样性组成与格局[21]。然而,不同强度的采伐如何通过影响森林上、下层之间相互作用关系,间接影响林下层生态系统功能,以及不同强度采伐迹地在长期恢复过程中是否会出现变化,目前仍缺乏更为系统的研究。

基于此,本文以吉林蛟河地区针阔混交林为研究对象,采用混合效应模型和结构方程模型,综合探讨了采伐干扰对林下层木本植物地上生物量的直接和间接影响,重点解决林下层物种多样性、结构多样性和光环境对生物量变化的贡献程度,采伐干扰如何通过直接和间接途径影响林下层植被的生物量积累,林冠层植被的物种多样性、生产力稳定性和林分结构在这一过程中扮演怎样的角色?通过以上研究,旨在揭示林冠层与林下层之间的复杂关系。通过深入探讨这些问题,为进一步优化森林经营管理策略、增强生态系统服务功能提供科学依据和高效经营管理措施。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于吉林省蛟河市林业实验管理局(43°57′31″ ~ 43°58′03″N, 127°44′07″ ~ 127°44′40″E)(图 1)。研究区气候属温带大陆性山地气候,冷热分化明显,最热月份是 7 月,最高气温可达 31℃;最冷月份是 1 月,最低气温−31℃。降水集中在 6—8 月,年平均降水量为 696 mm。研究区域地势较为平坦,80%以上森林坡度小于 15°。土壤类型为暗棕壤,深度 > 60 cm。研究区森林类型为针阔混交林,主要乔木有红松(*Pinus koraiensis*)、白桦(*Betula platyphylla*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、水曲柳(*Fraxinus mandchurica*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、春榆(*Ulmus davidiana* var. *japonica*)等;灌木树种主要有东北山梅花(*Philadelphus schrenkii*)、青楷槭(*Acer tegmentosum*)、栓翅卫矛(*Euonymus phellomanus*)、瘤枝卫矛(*Euonymus verrucosus*)、长白忍冬(*Lonicera ruprechtiana*)、暴马丁香(*Syringa reticulata* subsp. *amurensis*)等。

1.2 样地设置

2011 年 7 月,在林分状况相对一致的区域选取 4 个 1 hm^2(面积 100 m × 100 m)的样方(图 1),进行不同采伐强度的处理,样地基本情况见表 1,每个样地间距大于 50 m。将每个样地划分为 25 个小样方,以 20 m × 20 m(0.04 hm^2)的小样方作为调查单元,计算每个小样方的实际断面积采伐强度(0 ~ 73%)。将所有小样方的采伐强度分为 5 个等级:T1 = 0(无采伐,对照);0 < T2 ≤ 20%;20% < T3 ≤ 40%;40% < T4 ≤ 60%;T5 > 60%。对样地内胸径 ≥ 5 cm 的树木进行测量,记录物种名称、胸径、树高、冠幅

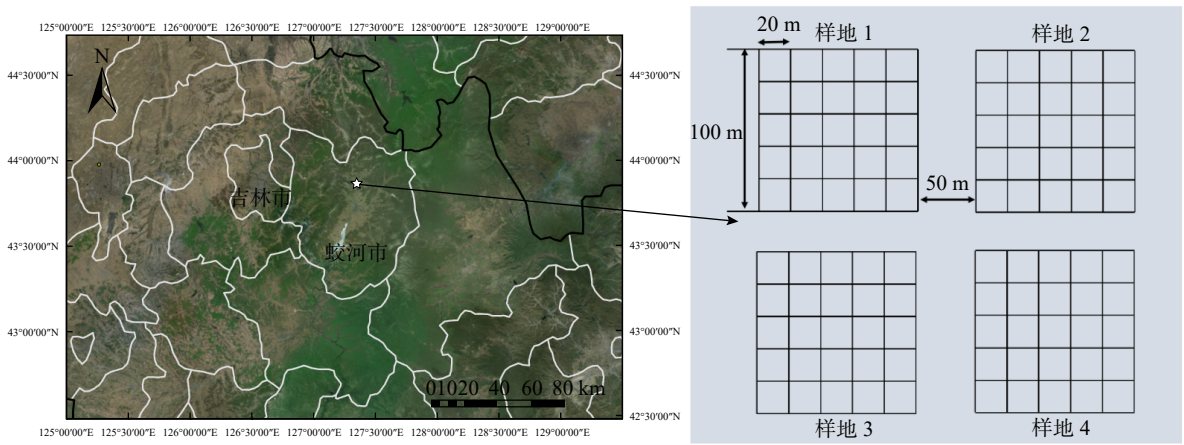


图 1 研究区位置

Fig. 1 Location of study area

表 1　针阔混交林中 4 个采伐强度样地环境和森林特征（采伐前）

Tab. 1　Environmental and forest characteristics of four sample plots with varied logging intensities in a mixed conifer-broadleaved forests (before logging)

项目	样地1	样地2	样地3	样地4
纬度	43°57′45″N	43°57′47″N	43°58′04″N	43°58′23″N
经度	127°43′53″E	127°44′23″E	127°44′19″E	127°45′32″E
海拔/m	453	443	430	447
坡度/(°)	1	4	5	3
坡向	东北	东北	东北	东北
平均树高/m	9.7	9.6	9.7	8.8
平均胸径/cm	14.6	13.9	14.8	12.4
胸高断面积/m^2	30.0	29.4	30.4	30.5
林分密度/(株·hm^{-2})	1 106	1 045	1 007	1 298
郁闭度	0.9	0.9	0.9	0.9
采伐强度/%	0	17.24	34.74	51.87

和相对位置等参数。前人[22]对 4 个样地采伐前条件的对比研究发现：林分胸径、林分密度、胸高断面积和林分蓄积均无显著差异，这表明样地在伐木前的林分状况相似。基于 2011 年初测，后续分别于 2013、2015、2018 和 2022 年进行了 4 次复测，共计开展了 5 次连续调查。

林下层木本植物主要包括乔木幼树和灌木，灌木分为乔木型灌木和典型灌木，乔木型灌木具有单一茎，分枝较少，有明显主干；典型灌木有较多茎，分枝较多且分枝位置较低，无明显主干。2022 年 8 月，在每个 20 m × 20 m 小样方内正中心设置 1 个 5 m × 5 m 的灌木样方，共计 100 个灌木样方。记录其中胸径 < 5 cm 的乔木幼树、灌木物种、地径、株高、冠幅（东西、南北）、盖度等信息。

1.3　相关参数确定与计算

林冠层变量包括物种丰富度、平均树高、胸径基尼指数、生产力稳定性、冠层结构复杂度。物种丰富度以样方内所有物种数目来表示。胸径基尼指数（D_{gini}）表示结构多样性。计算公式如下所示。

$$D_{\mathrm{gini}}=\frac{\sqrt{\frac{1}{N}\left(D_i-\overline{D}\right)}}{\overline{D}}\times 100\% \tag{1}$$

式中：D_i为样方内第 i 棵树的胸径值；$\overline{D}$为样方内所有个体的胸径平均值；N 是样方内个体数。森林生产力是现存林木地上生物量的年均增长量，即为每个调查周期（2011—2013 年、2013—2015 年、2015—2018 年、2018—2022 年）样方内地上生物量的年均增长量。林分生产力的时间稳定性（T_{S}）是指生产力随时间的变化，通常以 4 个调查期的生产力标准差与平均值比值来计算，公式如下。

$$T_{\mathrm{S}}=\frac{\mu_i}{\sigma_i} \tag{2}$$

式中：μ_i表示第 i 个子样地相邻清查期之间的平均生产力，σ_i表示第 i 个子样地的生产力标准差。另外，为获取林内冠层结构复杂程度指标，2022 年 8 月，通过背包雷达获得点云数据，按 Liu 等[23]方法计算林分三维空间的冠层熵来表示冠层结构复杂度。

林下层变量包括物种丰富度、平均高、地径基尼指数、林内光环境。林内光环境的测量使用的相机是 Cannon EOS 50D 数码照相机，鱼眼镜头型号为 Sigma EX DG 8 mm。将每个 20 m × 20 m 的小样方划分为 4 个 10 m × 10 m 的区域，使用鱼眼相机在每个 10 m × 10 m 的中心点且距地面 1 m 的位置，按照指南针南北方向拍摄鱼眼照片[24]，并对 4 张鱼眼照片所提取的指标计算均值，即为该 20 m × 20 m 的小样方林内光环境值。用 Gap Light Analyzer（GLA）软件分析冠层照片，获得林内直射光和散射光指标。

生物量采用 He 等[25−27]在该区域构建的各树种异速生长方程来计算。对于未构建生长模型的乔木树种，则采用与其亲缘关系相近或形态特征相似的同属或同科树种的异速生长方程来替代。

1.4　统计分析

采用线性混合效应模型和结构方程模型，对整个数据集进行分析，量化各解释因子对不同时期林下层木本植物地上生物量的相对重要性。在分析之前，对所有解释因子进行对数转换，然后进行标准化处理，使其符合正态分布。另外，为消除变量之间多重共线性引起的偏差，对所有因子进行多重共线性检验，使用 R 包 performance 包中的 vif()函数进行检验，去除 VIF > 5 的因子。模型构建后，使用 relaimpo 包量化各解释因子的相对解释比例。构建线性混合

效应模型如下所示。

$$U_{AGB}=\beta_0+\beta_1U_H+\beta_2U_R+\beta_3U_D+\beta_4O_H+\beta_5O_D+\beta_6E+\beta_7O_R+\beta_8T_S+\beta_9L+\beta_{11}T+\varepsilon \quad (3)$$

式中：U_{AGB} 表示林下层木本植物生物量，U_H 表示林下层平均高度，U_R 表示林下层物种丰富度，U_D 表示林下层地径的基尼指数，O_H 表示林冠层平均高度，O_D 表示林冠层胸径的基尼指数，E 表示林分冠层结构复杂性，O_R 表示林冠层物种丰富度，L 表示直射光，T 表示散射光。$\beta_0\sim\beta_{11}$ 是每个变量的系数，ε 为残差。

利用结构方程模型，研究林冠层树木（高度、物种多样性、结构多样性、生物量）和林下层植被（物种多样性、结构多样性）对林下层植被地上生物量的直接和间接影响。模型拟合度通过 Fisher C 统计量进行评估，$p>0.05$ 表示模型拟合良好。类似地，卡方检验用于评估模型拟合度，$p>0.05$ 表示数据与模型之间没有显著差异，表明模型拟合良好。所有统计分析均使用 R 软件 4.4.0 版进行。

2 结果与分析

2.1 不同采伐强度下林下层木本植物生物量差异

林下层木本植物生物量随着采伐强度的增加而增加（图 2 a），表明采伐释放了林下层木本植物的生长空间。进一步分析发现，林下层木本植物中，仅有乔木型灌木和典型灌木的生物量随采伐强度增加而显著增加（$p<0.05$），但对幼树生物量而言，差异并不显著（$p>0.05$）（图 2b~d）。经过 12 年（2011—2022 年）的采伐恢复，不同采伐强度下，林下层物种丰富度未表现出显著差异（$p>0.05$）（图 2e）。对于林下层结构属性，与对照样地相比，采伐样地平均树高有升高趋势，但并不显著（$p>0.05$）（图 2 c）。另外，地径

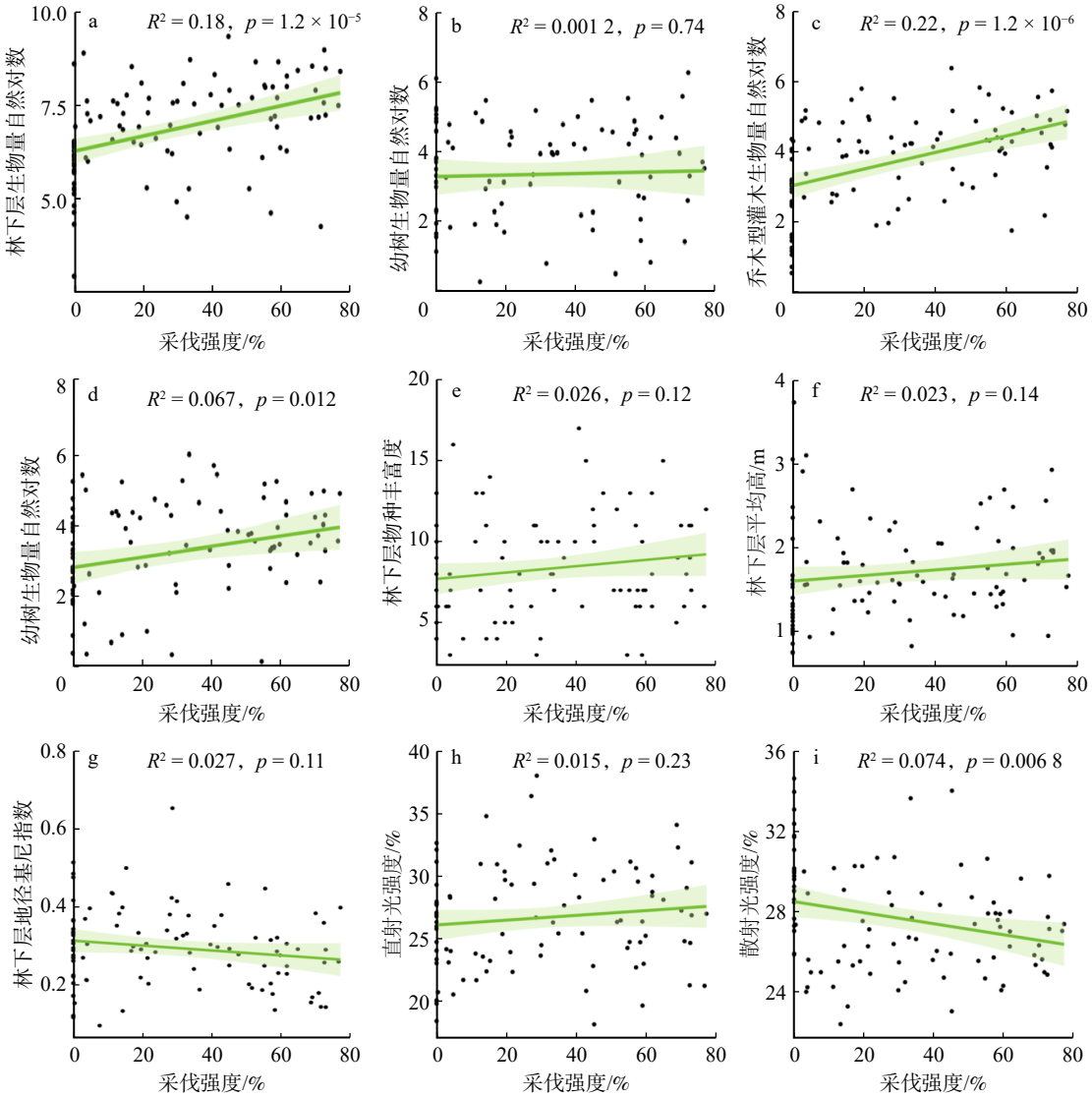


图 2 采伐后 12 年内（2011—2022 年）林下层木本植物变化

Fig. 2 Changes in understory woody plants within 12 years after logging (2011−2022)

大小分化程度无显著差异($p > 0.05$)(图 2 g)。对于林内光环境而言，直射光在各样地间无显著差异($p > 0.05$)(图 2 h)，但在未采伐样地，散射光显著高于对照样地(图 2 i)($p < 0.05$)，表明光照可能不是限制林下层木本植物生长的主要因子。

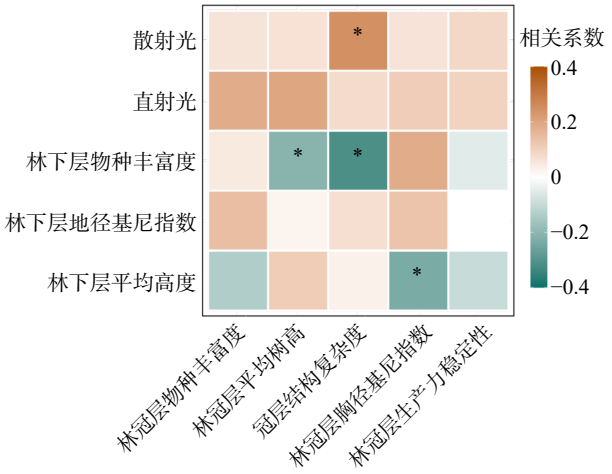
2.2　林冠层和林下层木本植物关系

林冠层物种丰富度、结构多样性、生产力稳定性和林下层植被结构和物种多样性以及光因子的相关性表明(图 3)，林冠层植被平均树高和林下层物种多样性呈显著负相关($r = -0.21$, $p < 0.05$)，冠层结构复杂度与林下层物种多样性呈显著负相关($r = -0.32$, $p < 0.05$)，说明冠层异质性虽然增强了上层的竞争格局，但可能降低了林下层光照通量与空间可利用性，从而不利于林下植物多样性维持。另外，冠层结构复杂度与林内散射光呈显著正相关($r = 0.25$, $p < 0.05$)。此外，林冠层结构多样性与林下层植被平均树高也存在显著负相关($r = -0.24$, $p < 0.05$)，林冠层物种多样性和生产力稳定性与林下层结构多样性和物种多样性相关关系较弱，且不显著($p > 0.05$)。

2.3　林下层木本植物生物量的影响因素

各变量在多重共线性检测以后，保留 VIF < 5 的变量进行混合效应模型分析。林下层物种多样性和结构多样性对林下层生物量变异的解释最多(51.00%)，这一高解释率凸显了多样性−生产力之间的正反馈机制；其次是采伐干扰(29.48%)和林冠层物种多样性和林分结构(16.92%)，且采伐强度越大，相对于对照样地，林下层生物量差异越显著；光环境对林下层生物量变异的解释率最低(2.53%)(图 4)。

林冠层变量中，生产力稳定性与林下层生物量



*表示显著相关，$p < 0.05$。

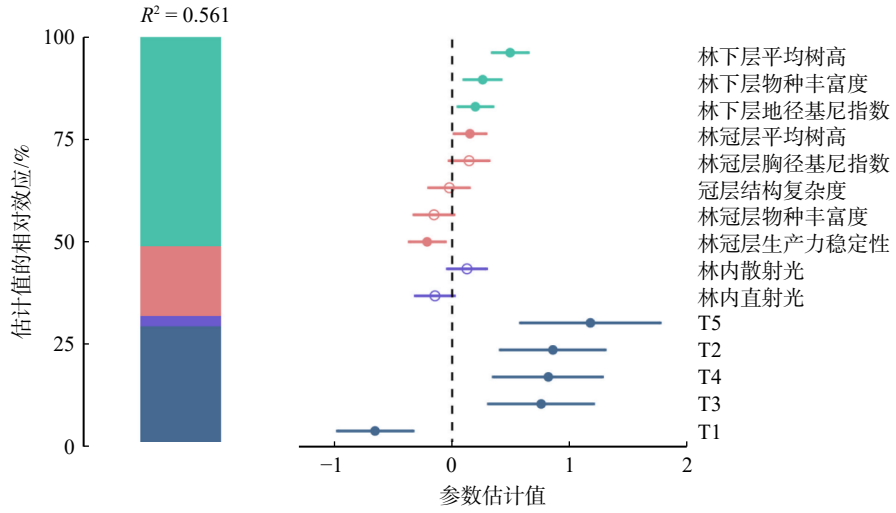
图 3　林冠层变量与林下层变量间相关性

Fig. 3　Correlations between canopy variables and understory variables

呈显著负相关($p < 0.05$)，而树木平均高与其呈显著正相关($p < 0.05$)，反映出适度的冠层高度有助于维持林下微气候的适宜性。林下层这些变量对林下层的生物量均表现出显著正向影响($p < 0.05$)。光环境对林下层生物量无显著影响($p > 0.05$)；采伐强度的增加能够促进林下层木本植物生物量增加。进一步讲，采伐干扰主要影响乔木型灌木生物量变化，林内直射光仅促进典型灌木生物量增加(图 5)。林下层木本植物物种丰富度是幼树生物量增加的重要驱动因素。

2.4　采伐干扰对林下层木本植物生物量的直接和间接影响

结构方程模型表明了采伐干扰对林下层植被生物量的直接和间接影响(Fisher C 统计量：$C = 11.921$, $p = 0.851$, df = 18)(图 6)。受采伐干扰的森林在恢



T1 = 0；0 < T2 ≤ 20%；20% < T3 ≤ 40%；40% < T4 ≤ 60%；T5 > 60%。点和条分别代表解释变量的系数和95%置信区间，空心表示影响不显著，实心表示影响显著。下同。

图 4　林冠层变量、林下层光照和采伐对林下层地上生物量的影响

Fig. 4　Effects of canopy variables, understory lighting and logging on aboveground biomass in the understory of forests

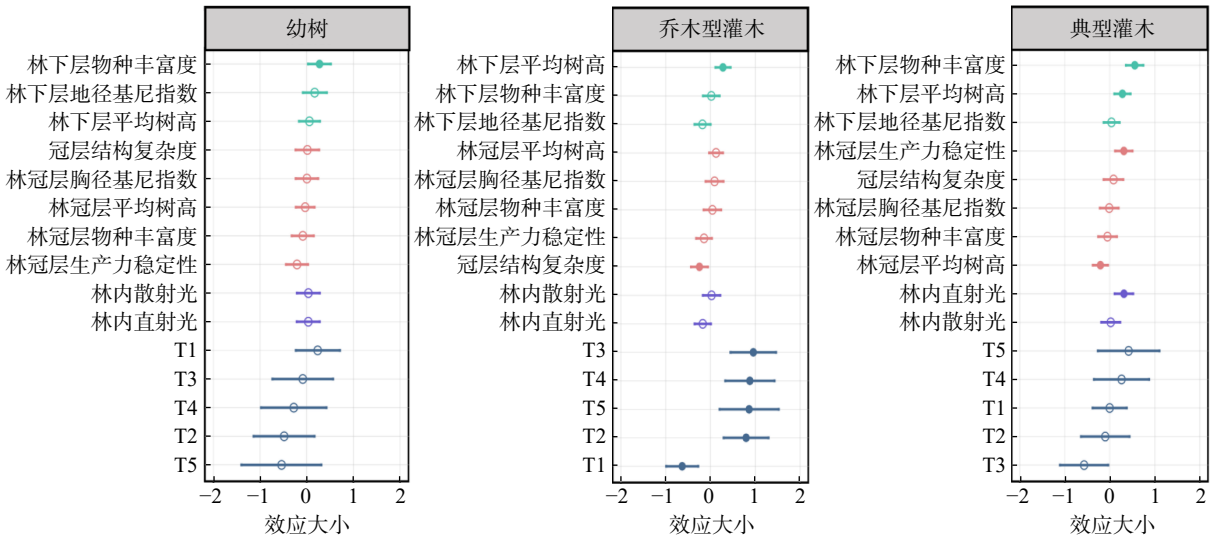


图 5 幼树、乔木型灌木和典型灌木生物量驱动因素

Fig. 5 Driving factors of biomass of treelets, tree-like shurbs and typical shurbs

复 12 年后，先前采伐强度越高的样地，林下层生物量越高。另一方面，采伐通过影响林冠层物种多样性和复杂程度，间接影响林下层地上生物量。这表明，林冠层树种组成变化会影响林下资源供给的稳定性。林冠层物种多样性和冠层结构复杂度对林下层生物量无直接影响，林冠层物种多样性通过直接影响林冠层植被生产力稳定性，间接影响林下层生物量。冠层结构复杂度是通过影响林下层物种多样性和林下层树高，间接影响林下层生物量。以上表明，冠层异质性虽提高了上层资源的利用效率，却可能造成资源的空间分布不均匀，从而抑制下层物种更新，而光对林下层生物量无显著直接影响。总的来说，林冠层物种丰富度和生产力稳定性对林下层生物量产生负向影响，林下层平均高、林下层物种丰富度和采伐强度对林下层生物量产生正向影响(图 6)。

3 讨 论

本研究评估了温带森林林冠层植被物种多样性和林分冠层结构复杂性对林下层物种多样性和生物量的影响，并研究了采伐干扰在林冠层和林下层关系中的作用机制。结果表明，林下层植被生物量受采伐干扰、林冠层和林下层物种多样性和结构多样性的共同驱动。本研究结果强调了森林经营在维持生物多样性和生态系统功能关系中的关键作用。通过科学的森林经营手段，可以有效改善森林生态系统的结构和稳定性，从而促进生物多样性的保护与提升。

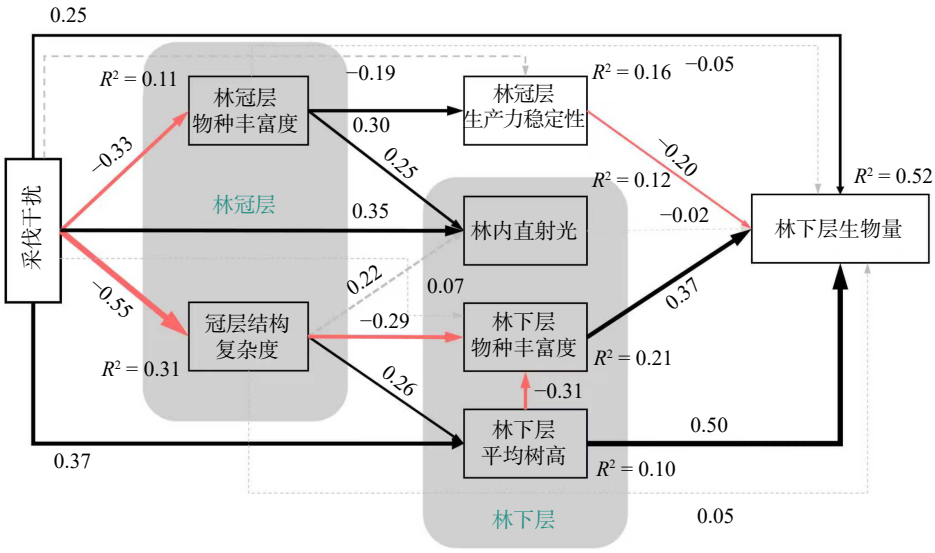
3.1 采伐干扰对林下层木本植物多样性和结构的影响

采伐干扰通过其严重程度和范围改变生物多样性，生物多样性对采伐干扰的响应取决于群落特征和物种对环境的适应能力[28]。采伐干扰影响着森林物种多样性和组成的变化，林下层植被物种多样性的变化也会导致森林生态系统功能的显著变化[29]。研究发现，尽管采伐增加了林下植被的生长空间和资源供给，但 12 年后，林下层木本植物的物种丰富度并未出现显著变化。这一结果与前人研究[30−31]一致，虽然采伐后短期内，灌木和草本物种多样性会表现出显著差异，但随着林冠再次郁闭，物种多样性差异逐渐减小。其他关于采伐干扰的研究[18, 32]指出，采伐对森林不同林层多样性的影响是不一致的，包括正向、负向和不显著影响。采伐干扰对下层物种多样性的作用机制尚不明确，这可能与采伐强度、植被对环境(小气候)的适应能力、新物种的入侵和替代模式有关[28, 33]。林下层植物群落通常对生态干扰具有一定的恢复能力和适应性，原生物种能够在较长时间内维持多样性和均匀度的稳定[34−35]。

气候变化、森林管理和林内空间资源是影响林分下层植被生态系统功能的重要因素[3, 36−37]。采伐显著提高了林下层的生物量(图 2a)，且呈现出随采伐强度增加而增加的趋势。同时，本研究还发现：采伐样地林下层植被的平均高显著高于其他未采伐样地。这一现象表明，采伐通过释放林冠层林木的资源限制，使林下层植被的光照、养分和水分供给有所增加，而植物通常会因为资源增加和竞争加剧而促进高生长[38]，进而促进了林下植被的生长与积累[37]。采伐样地直射光和散射光高于对照样地，这也同样说明了采伐会提高林下层的光资源。

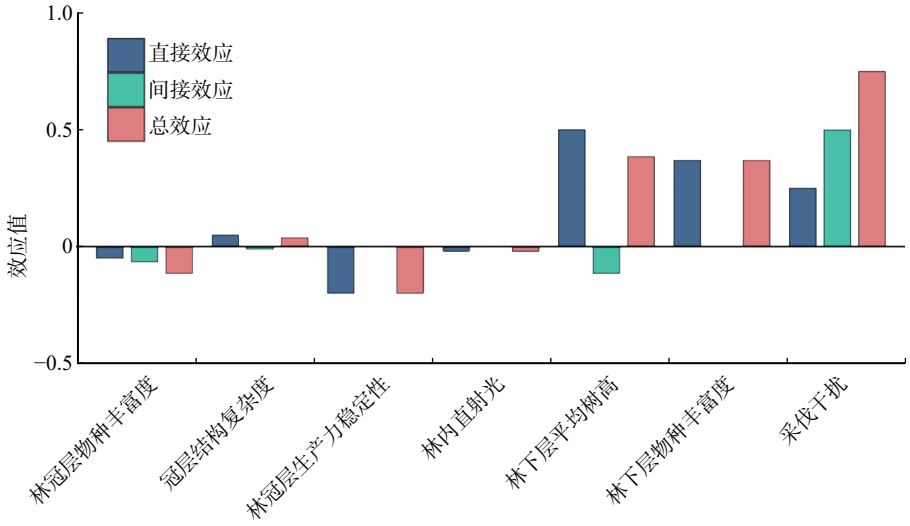
3.2 林冠层树木对林下层木本植物多样性和结构属性的影响

森林在演替过程中，形成复杂的林分结构和物种组合模式，而林分下层植被的发育往往依赖于环



黑色实线和红色实线分别表示显著的正影响和负影响，灰色虚线表示不显著影响，每条线箭头的宽度与标准化路径系数成正比。

a 结构方程模型



b 各变量效应值

图 6　分段结构方程模型结果

Fig. 6　Results of piecewise structural equation models

境、土壤养分和林冠层结构组成的差异[36, 39−40]。一些研究[9, 41]发现，林冠层和林下层物种丰富度之间存在正相关关系是由于林分上下层植物对气候、土壤和林分发育的相似响应，另外一方面，林冠层物种多样性增加会形成更复杂的森林结构，导致林下层植物所能够获得的资源异质性增加，进而引起林冠层和林下层植被丰富度的协同变化。而在本研究中，林冠层物种多样性与林下层木本植物物种多样性的相关性较弱且不显著，这主要是由于林下层木本植物，包括林冠层乔木树种的更新和灌木物种，其丰富度更高，应对环境和资源变化的方式更多样。采伐虽然释放了空间资源，但生物量高、树形较大的乔木会消耗更多的资源，尤其是水分、土壤养分和光[42−43]。而土壤养分在森林经营后会出现滞后效应，在采伐后，短时期的变化并不明显[44]。当林下层植被受到某些资源限制时，上下层物种多样性之间的正向关系往往会被抵消[45]。

林冠层植被的平均树高与林下层物种多样性呈显著负相关，冠层结构复杂度与林下层物种多样性和散射光之间存在显著负相关关系，这是由于高大的树木形成了更为复杂的林分结构，降低了林下层植物光资源的可利用性，特别是直射光的供给[46]，而更复杂的树叶排列方式会增加散射光的利用[47]。在光资源受限的环境下，林下层植物尤其是喜光物种的生长受到抑制，导致物种多样性降低[15]。林冠层结构多样性与林下层植被平均高度显著负相关(图 3)，这一结果同样是由于林分结构越复杂，林下层植被获取的资源越少[48]。这种资源竞争的加剧可能限制

了林下层植物的高度生长。

3.3 采伐干扰对林下层木本植物生物量的影响机制

无论是自然干扰还是人为干扰都会导致森林结构的变化，引起资源的变化，进而影响森林不同林层群落结构的动态变化[3, 49]。混合效应模型结果表明，林下层的物种多样性和林下层结构属性对林下层生物量的解释率最高(51.00%)。多样性较高的林下群落能够通过资源互补和生态位互补机制，增强资源的利用效率，促进生物量积累[50−51]。此外，由于采伐改变了林分结构，增加了光或者其他资源的捕获或利用，使林下层的植被垂直层次和空间分布得到优化，进一步增加了林下层植被生物量[47, 50]。结构方程模型结果同样支持了这一结果，显示林下层物种丰富度对林下层生物量具有直接的正向影响，而林下层平均高度则通过改善资源获取效率，对生物量产生正面作用。值得注意的是，这些结果强调了维持林下层多样性的重要性，这对于增强森林生态系统的稳定性和生产力具有重要意义。

另一方面，采伐干扰对林下层生物量的直接和间接影响在研究中得到了清晰的揭示。采伐强度越大，林下层生物量增加越多，表明采伐通过释放林冠层资源限制(如光照、水分和土壤养分)，显著促进了林下植被的生长。采伐强度对林下层物种多样性和结构多样性的正向调节提升了林下层生物量的积累。结构多样性对生物量的影响是通过选择效应和生态位互补效应共同影响的，后续的研究应该关注群落加权平均性状值的变化[52]。随着采伐强度增加，冠层结构复杂程度下降，林内气温升高，水汽压亏缺，使林下层植被生境小气候和资源可利用性受到影响[53−54]。这些结果表明，适度采伐不仅能提高森林资源利用效率，还可通过促进林下层植被的恢复来增强整体生态系统的生产力。然而，过高强度的采伐可能导致生态系统结构的过度简化，因此在实际管理中，需平衡生态与生产目标。

研究发现[55−57]，林冠层物种多样性和森林结构复杂程度对林下层生物量无直接显著影响，但通过间接路径产生一定作用。物种多样性通过影响生产力稳定性，间接对林下层生物量产生负向作用。这可能反映了物种多样性与资源分配的竞争关系，高物种多样性会增加森林生产力的稳定性，这在一定程度上，可能导致资源分布的波动性下降，从而影响林下植被的生物量积累[57]。林冠层结构复杂程度通过调节光环境，对林下层木本植物生物量产生间接作用。冠层复杂性和树木平均高度的变化可能通过影响资源的垂直分布和下层植物的竞争格局，进而改变林下层的生长动态[15]。

光、温和水的差异是影响林下层植被多样性和生物量的关键因子[17, 19]。虽然采伐调控了林下光环境，但模型结果表明，光对林下层生物量的直接影响并不显著，其解释率仅为 2.53%。这可能表明，光资源并非是唯一限制林下层植被生长的因子，水分、土壤养分等资源供给的限制可能在更大程度上决定了林下层丰富度和生物量的动态。研究表明，光能够影响林下层植被丰富度，但当土壤资源异质性较低时，光的异质性并不会影响林下层植被丰富度[15]。这一结果表明，尽管光照条件是林下层植物的重要生长因子，但其影响可能被多种生态过程所掩盖。因此，未来研究需进一步探索光照与其他资源因子(温度、降水、土壤和地形等)的交互作用对林下层生长的综合影响。

4 结　　论

采伐干扰能够显著提升林下层木本植物生物量，也能直接释放生长空间和改变冠层结构，显著促进林下层生物量恢复(尤其是灌木)。林下层物种多样性和林分结构对林下层木本植物生物量的主导作用提示了多样性维持的重要性，管理措施应优先保护林下层多样性，以增强生态系统的生产力和恢复力。资源的综合调控对于提高森林整体功能至关重要，未来需进一步研究不同资源因子间的交互作用，及其对生态系统功能的调控机制。本文通过整合林冠层和林下层变量的直接与间接效应，为森林管理与可持续发展提供科学依据。

参 考 文 献

[1] Hollunder R K, Garbin M L, Scarano F R, et al. Vapor pressure deficit drives the mortality of understorey woody plants during drought recovery in the Atlantic forest [J]. Journal of Vegetation Science, 2024, 35(1): e13222.

[2] Gilliam F S. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems [J]. BioScience, 2007, 57(10): 845−858.

[3] Landuyt D, de Lombaerde E, Perring M P, et al. The functional role of temperate forest understorey vegetation in a changing world [J]. Global Change Biology, 2019, 25(11): 3625−3641.

[4] 张全国, 张大勇. 生物多样性与生态系统功能: 最新的进展与动向 [J]. 生物多样性, 2003, 11(5): 351−363.
Zhang Q G, Zhang D Y. Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances and trends [J]. Biodiversity Science, 2003, 11(5): 351−363.

[5] van der Plas F. Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities [J]. Biological Reviews, 2019, 94(4): 1220−1245.

[6] 黄建辉, 白永飞, 韩兴国. 物种多样性与生态系统功能: 影响机制及有关假说 [J]. 生物多样性, 2001, 9(1): 1−7.

Huang J H, Bai Y F, Han X G. Effects of species diversity on ecosystem functioning: mechanisms and hypotheses[J]. Biodiversity Science, 2001, 9(1): 1−7.

[7] Tilman D, Knops J, Wedin D, et al. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes [J]. Science, 1997, 227: 1300−1302.

[8] Grime J. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects [J]. Journal of Ecology, 1998, 86(6): 902−910.

[9] Xu W, Luo W, Zhang C, et al. Biodiversity-ecosystem functioning relationships of overstorey versus understorey trees in an old-growth temperate forest[J]. Annals of Forest Science, 2019, 76(64): 1−13.

[10] Zhang Y, Chen H Y H, Taylor A R, et al. Positive species diversity and above-ground biomass relationships are ubiquitous across forest strata despite interference from overstorey trees [J]. Functional Ecology, 2016, 31(2): 419−426.

[11] Ali A, Chen H Y H, You W H, et al. Multiple abiotic and biotic drivers of aboveground biomass shift with forest stratum [J]. Forest Ecology and Management, 2019, 436: 1−10.

[12] Balandier P, Mårell A, Prévosto B, et al. Tamm review: forest understorey and overstorey interactions: so much more than just light interception by trees [J]. Forest Ecology and Management, 2022, 526: 120584.

[13] Mudrák O, Hermová M, Tesnerová C, et al. Above-ground and below-ground competition between the willow *Salix caprea* and its understorey [J]. Journal of Vegetation Science, 2016, 27(1): 156−164.

[14] Deng J, Fang S, Fang X, et al. Forest understory vegetation study: current status and future trends [J]. Forestry Research, 2023, 3(1): 1−23.

[15] Helbach J, Frey J, Messier C, et al. Light heterogeneity affects understory plant species richness in temperate forests supporting the heterogeneity-diversity hypothesis [J]. Ecology and Evolution, 2022, 12(2): e8534.

[16] Lee B R, Yancy A J, Heberling J M. Phenological escape and its importance for understory plant species in temperate forests [J]. International Journal of Plant Sciences, 2024, 185(4): 321−333.

[17] Lorer E, Landuyt D, Blondeel H, et al. Forest floor environment overrules global change treatment effects on understorey communities in a mesocosm experiment[J]. Global Change Biology, 2024, 30(7): 1−15.

[18] Bowd E J, Banks S C, Bissett A, et al. Direct and indirect disturbance impacts in forests [J]. Ecology Letters, 2021, 24(6): 1225−1236.

[19] Sanczuk P, de Pauw K, de Lombaerde E, et al. Microclimate and forest density drive plant population dynamics under climate change [J]. Nature Climate Change, 2023, 13(8): 840−847.

[20] Sullivan M K, Vleminckx J, Bissiemou P A M, et al. Low-intensity logging alters species and functional composition, but does not negatively impact key ecosystem services in a Central African tropical forest [J]. Global Ecology and Conservation, 2024, 53: e02996.

[21] Bekris Y, Prevéy J S, Brodie L C, et al. Effects of variable-density thinning on non-native understory plants in coniferous forests of the Pacific Northwest [J]. Forest Ecology and Management, 2021, 502: 119699.

[22] Geng Y, Yue Q, Zhang C, et al. Dynamics and drivers of aboveground biomass accumulation during recovery from selective harvesting in an uneven-aged forest [J]. European Journal of Forest Research, 2021, 140(5): 1163−1178.

[23] Liu X, Ma Q, Wu X, et al. A novel entropy-based method to quantify forest canopy structural complexity from multiplatform lidar point clouds[J]. Remote Sensing of Environment, 2022, 282:1−16.

[24] He D, Peng D, Yang H, et al. The response of seedlings and saplings to canopy structure and light in different gaps in a spruce-fir mixed stand in Changbai Mountains, China [J]. Forest Ecology and Management, 2023, 546: 121365.

[25] He H, Zhang C, Zhao X, et al. Allometric biomass equations for 12 tree species in coniferous and broadleaved mixed forests, northeastern China [J]. PLoS ONE, 2018, 13(1): e0186226.

[26] 何怀江, 叶尔江·拜克吐尔汉, 张春雨, 等. 吉林蛟河针阔混交林 12 个树种生物量分配规律 [J]. 北京林业大学学报, 2016, 38(4): 53−62.
He H J, Yeerjiang B, Zhang C Y, et al. Biomass allocation of twelve tree species in coniferous and broadleaved mixed forest in Jiaohe, Jilin Province, northeast China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2016, 38(4): 53−62.

[27] Wang L, Zhang Z, He H, et al. Biomass equations for 24 understory species in a temperate forest in northeastern China[J/OL].2025:1−19. [2025−04−30]. DOI: https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-42035/v1.

[28] Viljur M L, Abella S R, Adámek M, et al. The effect of natural disturbances on forest biodiversity: an ecological synthesis [J]. Biological Reviews, 2022, 97(5): 1930−1947.

[29] Elliott K J, Vose J M, Knoepp J D, et al. Functional role of the herbaceous layer in eastern deciduous forest ecosystems [J]. Ecosystems, 2015, 18(2): 221−236.

[30] Naves R P, Grøtan V, Prado P I, et al. Tropical forest management altered abundances of individual tree species but not diversity[J]. Forest Ecology and Management, 2020, 475: 1−9.

[31] Sullivan M K, Biessiemou P A M, Niangadouma R, et al. A decade of diversity and forest structure: post-logging patterns across life stages in an Afrotropical forest[J]. Forest Ecology and Management, 2022, 513: 1−11.

[32] Bezerra T G, Ruschel A R, Emmert F, et al. Changes caused by forest logging in structure and floristic diversity of natural regeneration: relationship between climate variables and forest dynamics in the eastern Amazon[J]. Forest Ecology and Management, 2021, 482: 1−11.

[33] Bartels S F, Macdonald S E. Dynamics and recovery of forest understory biodiversity over 17 years following varying levels of retention harvesting [J]. Journal of Applied Ecology, 2023, 60(4):

725−736.

[34] Muurinen L, Oksanen J, Vanha-Majamaa I, et al. Legacy effects of logging on boreal forest understorey vegetation communities in decadal time scales in northern Finland [J]. Forest Ecology and Management, 2019, 436: 11−20.

[35] Bergstedt J, Milberg P. The impact of logging intensity on field-layer vegetation in Swedish boreal forests [J]. Forest Ecology and Management, 2001, 154(1): 105−115.

[36] Wen B, Blondeel H, Baeten L, et al. Predicting trajectories of temperate forest understorey vegetation responses to global change[J]. Forest Ecology and Management, 2024, 566: 1−13.

[37] Govaert S, Vangansbeke P, Blondeel H, et al. Rapid thermophilization of understorey plant communities in a 9 year-long temperate forest experiment [J]. Journal of Ecology, 2021, 109(6): 2434−2447.

[38] Craine J M, Dybzinski R. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light [J]. Functional Ecology, 2013, 27(4): 833−840.

[39] Evy A, Federico S, Harald A, et al. Driving mechanisms of overstorey-understorey diversity relationships in European forests [J]. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2016, 19: 21−29.

[40] Perring M P, Diekmann M, Midolo G, et al. Understanding context dependency in the response of forest understorey plant communities to nitrogen deposition [J]. Environmental Pollution, 2018, 242: 1787−1799.

[41] 李建, 彭鹏, 何怀江, 等. 采伐对吉林蛟河针阔混交林空间结构的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2017, 39(9): 48−57.
Li J, Peng P, He H J, et al. Effects of thinning intensity on spatial structure of multi-species temperate forest at Jiaohe in Jilin Province, northeastern China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2017, 39(9): 48−57.

[42] Echiverri L F I, Ellen M S. A topographic moisture index explains understory vegetation response to retention harvesting [J]. Forest Ecology and Management, 2020, 474: 118358.

[43] Lehtonen A, Leppä K, Rinne-Garmston K T, et al. Fast recovery of suppressed Norway spruce trees after selection harvesting on a drained peatland forest site [J]. Forest Ecology and Management, 2023, 530: 120759.

[44] Roy M È, Surget-Groba Y, Delagrange S, et al. Legacies of forest harvesting on soil properties along a chronosequence in a hardwood temperate forest [J]. Forest Ecology and Management, 2021, 496: 119437.

[45] Lin S, Fan C, Zhang C, et al. Anthropogenic disturbance mediates soil water effect on diversity-productivity relationships in a temperate forest region [J]. Forest Ecology and Management, 2022, 525: 120544.

[46] 鲁君悦. 吉林蛟河针阔混交林垂直结构变化及其与生产力关系研究 [D]: 北京: 北京林业大学, 2021.
Lu J Y. A study on the vertical structure change and relationship between the vertical structure and productivity of coniferous and broad-leaved mixed forest in Jiaohe, Jilin[D].Beijing: Beijing Forestry University, 2021.

[47] Forrester D I. Linking forest growth with stand structure: tree size inequality, tree growth or resource partitioning and the asymmetry of competition [J]. Forest Ecology and Management, 2019, 447: 139−157.

[48] Li Q, Liu Z, Jin G. Impacts of stand density on tree crown structure and biomass: a global meta-analysis [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2022, 326: 109181.

[49] Smith M D, Knapp A K, Collins S L. A framework for assessing ecosystem dynamics in response to chronic resource alterations induced by global change [J]. Ecology, 2009, 90(12): 3279−3289.

[50] Zhang Q Y, Zhang Q, Zhai Y, et al. Drivers of aboveground biomass shift with forest stratum in temperate forest of North China [J]. Science of the Total Environment, 2023, 860: 160548.

[51] 何怀江, 张忠辉, 张春雨, 等. 采伐强度对东北针阔混交林林分生长和物种多样性的短期影响 [J]. 林业科学, 2019, 55(2): 1−12.
He H J, Zhang Z H, Zhang C Y, et al. Short-term effects of thinning intensity on stand growth and species diversity of mixed coniferous and broad-leaved forest in northeastern China [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2019, 55(2): 1−12.

[52] Noulèkoun F, Mensah S, Dimobe K, et al. Both the selection and complementarity effects underpin the effect of structural diversity on aboveground biomass in tropical forests [J]. Global Ecology and Biogeography, 2023, 33(2): 325−340.

[53] de Pauw K, Sanczuk P, Meeussen C, et al. Forest understorey communities respond strongly to light in interaction with forest structure, but not to microclimate warming [J]. New Phytologist, 2021, 233(1): 219−235.

[54] Powers M D, Pregitzer K S, Palik B J, et al. Water relations of pine seedlings in contrasting overstory environments [J]. Forest Ecology and Management, 2009, 258(7): 1442−1448.

[55] Jourdan M, Piedallu C, Baudry J, et al. Tree diversity and the temporal stability of mountain forest productivity: testing the effect of species composition, through asynchrony and overyielding [J]. European Journal of Forest Research, 2021, 140(2): 273−286.

[56] Qiao X, Lamy T, Wang S, et al. Latitudinal patterns of forest ecosystem stability across spatial scales as affected by biodiversity and environmental heterogeneity [J]. Global Change Biology, 2023, 29(8): 2242−2255.

[57] Zhang Y, Chen H Y H, Taylor A R. Aboveground biomass of understorey vegetation has a negligible or negative association with overstorey tree species diversity in natural forests [J]. Global Ecology and Biogeography, 2015, 25(2): 141−150.

（责任编辑 范 娟 李 契
责任编委 赵秀海）