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

小陇山林区不同类型锐齿槲栎次生林乔木层多样性与碳储量研究

萨日娜 杜月伟 金海炎 胡艳波 张弓乔 刘文桢 赵中华

Arboreal layer diversity and carbon storage in secondary forests of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* across different types in Xiaolongshan Mountain forest area, Gansu Province of northwestern China

Sarina , Du Yuewei, Jin Haiyan, Hu Yanbo, Zhang Gongqiao, Liu Wenzhen, Zhao Zhonghua

引用本文:
萨日娜, 杜月伟, 金海炎, 胡艳波, 张弓乔, 刘文桢, 赵中华. 小陇山林区不同类型锐齿槲栎次生林乔木层多样性与碳储量研究[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(9):14–23. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250096
Sarina , Du Yuewei, Jin Haiyan, Hu Yanbo, Zhang Gongqiao, Liu Wenzhen, Zhao Zhonghua. Arboreal layer diversity and carbon storage in secondary forests of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* across different types in Xiaolongshan Mountain forest area, Gansu Province of northwestern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(9):14–23. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250096

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250096

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

林窗对华北落叶松天然次生林林下物种多样性的影响

Effects of forest gaps on understory species diversity of *Larix principis–rupprechtii* natural secondary forest

北京林业大学学报, 2024, 46(6): 48–56. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220223

小陇山锐齿栎林木本植物物种丰富度与生产力关系研究

Relationship between tree species richness and productivity of *Quercus aliena* var. *acutiserrata* forest in Xiaolongshan Mountain, Gansu Province of northwestern China

北京林业大学学报, 2021, 43(11): 11–19. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200192

胡桃楸次生林径级结构及乔木生物量研究

DBH class structure and arbor biomass of *Juglans mandshurica* secondary forest

北京林业大学学报, 2022, 44(1): 29–37. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200348

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250096

小陇山林区不同类型锐齿槲栎次生林乔木层多样性与碳储量研究

萨日娜[1]　杜月伟[1]　金海炎[2]　胡艳波[1]　张弓乔[1]　刘文桢[2]　赵中华[1]
（1. 林木资源高效生产全国重点实验室，国家林业和草原局林木培育重点实验室，中国林业科学研究院林业研究所，北京 100091；
2. 甘肃省小陇山林业试验局林业科学研究所，甘肃省栎类次生林生态系统重点实验室，甘肃 天水 741022）

摘要:【目的】探究小陇山林区不同类型锐齿槲栎次生林乔木层树种多样性、结构多样性和碳储量及分配特征，为该地区森林经营及精准提升碳汇功能提供科学依据。**【方法】**依据林分断面积组成将研究区典型锐齿槲栎次生林划分为 3 个类型（栎阔混交林、栎类林和松栎混交林），计算 3 类次生林乔木层的树种多样性、结构多样性和碳储量及各器官碳分配，并用非参数检验方法进行差异性分析；利用结构方程模型分析树种多样性、结构多样性和碳储量的关系。**【结果】**（1）不同类型锐齿槲栎次生林乔木层多样性存在显著差异，栎阔混交林树种多样性显著高于栎类林和松栎混交林，其结构多样性均值（4.133 ± 0.595）也显著高于栎类林（3.469 ± 0.537）和松栎混交林（3.201 ± 0.199）。（2）3 类锐齿槲栎次生林乔木层在碳储量积累与分配上呈现显著差异，栎类林整体平均碳储量最高（（94.528 ± 2.523）t/hm^2），栎阔混交林次之（（88.855 ± 16.297）t/hm^2），松栎混交林最低（（82.094 ± 7.527）t/hm^2）；3 类次生林碳储量器官分配也呈现显著的干、枝−根系碳储量为主导特征，干、枝碳储量占比合计达 67.9% ~ 79.1%，根系碳储量占比 12.6% ~ 19.4%，两者合计超过 90%。（3）结构方程模型结果显示结构多样性对碳储量是显著正向影响（0.484，$P < 0.001$），树种多样性对碳储量也是正向积极影响，但并不显著。**【结论】**3 种类型锐齿槲栎次生林树种多样性、结构多样性和碳储量都存在显著差异，栎阔混交林的树种多样性、结构多样性和碳储量高于栎类林与松栎混交林；结构多样性相较于树种多样性对碳储量的贡献更大，提升森林生态系统结构多样性，可能更有利于增加碳储量。

关键词：锐齿槲栎；次生林；乔木层；树种多样性；结构多样性；碳储量；结构方程模型
中图分类号：S750　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2025)09−0014−10
引文格式：萨日娜，杜月伟，金海炎，等. 小陇山林区不同类型锐齿槲栎次生林乔木层多样性与碳储量研究［J］. 北京林业大学学报，2025，47(9)：14−23. Sarina, Du Yuewei, Jin Haiyan, et al. Arboreal layer diversity and carbon storage in secondary forests of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* across different types in Xiaolongshan Mountain forest area, Gansu Province of northwestern China［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(9): 14−23.

Arboreal layer diversity and carbon storage in secondary forests of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* across different types in Xiaolongshan Mountain forest area, Gansu Province of northwestern China

Sarina[1]　Du Yuewei[1]　Jin Haiyan[2]　Hu Yanbo[1]　Zhang Gongqiao[1]
Liu Wenzhen[2]　Zhao Zhonghua[1]
(1. State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation of National Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;
2. Key Laboratory of Oak Secondary Forest Ecosystem of Gansu Province, Xiaolongshan Research Institute of Forestry in Gansu Province, Tianshui 741022, Gansu, China)

收稿日期: 2025−03−18　**修回日期:** 2025−05−19
基金项目: 国家重点研发计划（2022YFD2200503），国家自然科学基金面上项目（32171780）。
第一作者: 萨日娜。主要研究方向：森林经营理论与技术研究。Email: sarina@caf.ac.cn　地址：100091 北京市海淀区香山路青龙桥街道东小府 1 号中国林业科学研究院林业所。
责任作者: 赵中华，研究员。主要研究方向：森林经营理论与技术研究。Email: zzhwl@caf.ac.cn　地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

Abstract: ［**Objective**］ To investigate the species diversity, structural diversity, carbon stocks, and allocation patterns in the arboreal layer of *Quercus aliena* var. *acuteserrata*-dominated secondary forests across different types in Xiaolongshan Mountain forest region, Gansu Province of northwestern China, and to provide a scientific foundation for forest management practices and precision-based enhancement of carbon sequestration capacity in this region. ［**Method**］ Based on stand basal area composition, the typical *Quercus aliena* var. *acuteserrata* secondary forests in the study area were classified into three types (oak-broadleaved mixed forest, oak forest, pine-oak mixed forest). The species diversity, structural diversity, carbon storage, and carbon allocation among different organs in the arborous layer of these secondary forest types were systematically calculated, with comparative analysis conducted using Kruskal-Wallis tests. Structural equation modeling (SEM) was subsequently employed to elucidate the relationship between species diversity, structural diversity, and carbon stocks. ［**Result**］ (1) There were significant differences in the tree layer diversity of different types of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* secondary forests. The tree species diversity of oak-broadleaved mixed forest was significantly higher than oak forest and the pine-oak mixed forest, and its average structural diversity was 4.133 ± 0.595, which was also significantly higher than oak forest (3.469 ± 0.537) and pine-oak mixed forest (3.201 ± 0.199). (2) There were significant differences in carbon storage accumulation and allocation among tree layers of three types of secondary forests of *Q. aliena* var. *acuteserrata*. The overall average carbon storage of oak forest was the highest ((94.528 ± 2.523) t/ha), followed by oak broadleaved mixed forest ((88.855 ± 16.297) t/ha), and the lowest ((82.094 ± 7.527) t/ha) in pine oak mixed forest. The allocation of carbon storage organs in the three types of secondary forests also showed a significant dominance of stem branch-root carbon storage, with a total proportion of stem and branch carbon storage ranging from 67.9% to 79.1%, and root storage ranging from 12.6% to 19.4%, totaling over 90%. (3) The structural equation modeling results showed that structural diversity had a significant positive impact on carbon storage (0.484, $P < 0.001$), and tree species diversity also had a positive impact on carbon storage, but it was not significant. ［**Conclusion**］ Significant differences in species diversity, structural diversity, and carbon stocks are identified among the three *Quercus aliena* var. *acuteserrata* secondary forest types. The oak-broadleaved mixed forest consistently exhibites higher species diversity, structural diversity, and carbon stocks compared with the oak forest and pine-oak mixed forest. Structural diversity contributes more substantially to carbon stocks than species diversity, highlighting that enhancing forest ecosystem structural complexity may represent a more effective strategy for augmenting carbon sequestration potential.

Key words: *Quercus aliena* var. *acuteserrata*; secondary forests; arborous layer; tree species diversity; structural diversity; carbon stocks; structural equation model (SEM)

森林作为地球上最大的陆地生态系统，在全球碳循环中扮演着至关重要的角色。它通过光合作用吸收大气中的二氧化碳，并将其封存在植被和土壤中，从而成为重要的碳汇，有效减缓全球变暖的进程[1−2]。研究表明，全球森林碳储量约为 861 Pg（以 C 计），其中土壤碳库占比约 40% ~ 50%，植被碳库占比约 30% ~ 40%[3]。森林碳储量不仅直接影响全球碳平衡，还是评估森林生态系统服务功能的重要组成部分。研究森林碳储量的变化及其影响因素，制定有效的森林管理策略，不仅能增加碳储量、减缓全球变暖，还能为生物多样性保护和可持续发展提供重要支撑。

物种多样性与碳储量之间的关系是生态学研究的热点问题之一[4−6]。大量研究表明，物种多样性对森林碳储量具有显著影响。Zaman 等[5]研究表明物种丰富度和林分平均密度是地上碳储量的重要积极预测因子；孙伟等[7]对东北天然次生林物种多样性与碳储量关系研究发现，随着物种多样性的增加碳储量呈先增加后降低的趋势；杨润路等[8]研究天然次生林乔木层碳储量变化，发现物种多样性对碳储量有显著正向效应；Kaushal 等[9]研究林分结构和物种多样性对碳储量的调节作用时发现，物种丰富度和物种多样性等指标是对碳储量产生重大积极影响的主要变量；田俊霞[10]研究不同恢复年限森林生态系统物种多样性与碳储量之间的关系，发现物种多样性指数中香农指数和辛普森指数对碳储量的影响较大。

物种多样性高的生态系统往往能够更有效地固定和储存碳[11−13]，这是因为物种多样性通过生态位互补和抗干扰等机制，显著影响森林生态系统碳储量[14−15]。尽管这种关系可能受阈值效应和环境条件的调节，但总体表现为正相关。值得注意的是，近年来学者逐渐意识到，单纯分析物种多样性指标与碳储量的关系可能还不足以了解森林生态系统碳存储功能的机制，因此，还需进一步揭示物种多样性与碳储量的内在机制，为森林管理和气候变化应对提供科学依据。

相对于物种多样性，森林生态系统的结构多样性对碳储量的调控作用正成为新的研究热点，其在生态系统碳储量维持中的作用尚未得到充分的认识和评价[11]。结构多样性指的是生态系统内部生物体在空间排列上的复杂性和异质性，包括林木大小多样性、树种多样性和林木空间分布等方面[16−17]。当前的研究多关注传统结构指标，如林分密度、直径结构和垂直分层对碳储量的影响[18−22]。Rahman 等[21]研究表明，森林生态系统需维持更高的多样性及树木的高度来维持和提高碳储量；Cysneiros 等[22]研究影响森林碳储量的关键决定因素时发现，地上部分的碳储量与多样性无关，而与树木的大小和密度密切相关。Forrester 等[23]研究发现，复层林的碳储量通常比单层林高 20% ~ 40%，热带雨林的复杂垂直结构使其成为全球重要的碳汇。Wang 等[20]研究林分结构对生物量分配的影响，发现随着林分年龄和林分密度的增长，根的生物量和地上部分的生物量显著下降；Cardinale 等[24]认为空间分布格局复杂的林分，其碳储量显著高于均匀分布的林分。以上研究表明结构多样性对生态系统的碳储量有一定影响，这可能是由于森林生态系统通过垂直和水平空间的复杂配置，提高了资源利用效率和生态系统的稳定性，从而增加碳储量。但其具体作用机制尚不明确，还需进一步探讨垂直结构多样性和水平结构多样性对森林生态系统碳储量的影响机制。

小陇山林区是我国西北地区重要的天然林区，是《全国主体功能区规划》“两屏三带”生态安全战略格局中“黄土高原—川滇生态屏障”的重要组成部分，在水源涵养、生物多样性保护、碳汇、维护区域生态平衡以及林业生产等方面发挥着重要的作用。近些年来，学者针对小陇山林区的主要森林类型的生物量、群落数量特征、空间结构特征、生物多样性等方面的研究较多[25−26]，但对小陇山林区不同类型锐齿槲栎次生林生物多样性与碳储量间的关系很少涉及。因此，本研究针对小陇山林区典型次生林类型，分析其乔木层的树种多样性、结构多样性和碳储量分配规律，并探讨上述多样性指标与碳储量的关系，以期为小陇山林区次生林的精准修复与经营、提升森林生态功能提供科学依据。

1 研究区概况

甘肃省小陇山林区（104°22′ ~ 106°43′ E、33°30′ ~ 34°49′ N）位于甘肃省，地跨长江、黄河两大流域，是中国暖温带–亚热带气候过渡带（南北气候分水岭）上最原始的森林生态系统地区，属于森林生态系统类型的自然保护区。海拔高度在 700 ~ 3 300 m 之间。该区域气候温和，雨量充沛，夏无酷暑，冬无严寒。年均气温在 7 ~ 12 ℃ 之间，年均降水量为 460 ~ 800 mm，无霜期为 140 ~ 218 d。小陇山林区生物多样性丰富，有野生动物 61 科 389 种，植物 224 科 945 属 2 800 多种，其中木本植物 800 余种。该区域总面积达 825 933.333 hm^2，林业用地面积为 745 800 hm^2。主要树种包括锐齿槲栎（*Quercus aliena* var. *acuteserrata*）、白桦（*Betula platyphylla*）、油松（*Pinus tabuliformis*）、铁木（*Ostrya japonica*）、华山松（*Pinus armandii*）、太白槭（*Acer giraldii*）、青榨槭（*Acer davidii*）、漆树（*Toxicodendron vernicifluum*）、甘肃山楂（*Crataegus kansuensis*）、辽东栎（*Quercus wutaishansea*）等。

2 研究方法

2.1 样地设置与调查

2023 年 11 月，在小陇山林区百花林场、观音林场、龙门林场、李子园林场、党川林场等典型锐齿槲栎次生林内，采用 TOPCON 全站仪（GTS- 601）系统布设 15 块每木定位监测样地。由于小陇山林区的地形变化复杂，样地面积 30 m × 30 m 至 100 m × 100 m 不等。对样地内胸径大于 5 cm 的林木进行定位挂牌，调查树种、胸径、树高、冠幅等测树因子，记录林木起源、林木健康等基本信息。同时，在样地的 4 个角和中心设置 5 个 5 m × 5 m 小样方，调查林分更新情况，并查阅了各样地所在林班的经营历史。

2.2 林分类型划分

小陇山林区的次生林比例高达 84.56%，其中，以锐齿槲栎为主的次生林占 10.59%，松栎混交、栎阔混交比例分别为 9.54% 和 55.13%。20 世纪 80 年代，小陇山林区开展了大面积的“次生林综合培育”实践，现有次生林大多是经历了“次生林综合培育”后自然恢复的森林。由于经营时间和经营强度不同，乔木层树种多样，林分的树种组成和密度差异较大（表 1）。本研究基于林分的现实状态分析锐齿槲栎次生林乔木层的多样性和碳储量特征，以期为不同类型锐齿槲栎次生林后续经营提供依据。研究基于

样地调查数据，按树种断面积组成将 15 个样地划分为 3 种林分类型：栎阔混交林（LK）、栎类林（LL）和松栎混交林（SL）。其中，栎阔混交林的树种组成中锐齿槲栎占比 5 成，其他均为阔叶树种；栎类林的树种组成为锐齿槲栎占比 7 成以上，其余树种均为阔叶树种；松栎混交林的树种组成为华山松或油松占比至少 1 成以上，其余树种为锐齿槲栎和其他阔叶树种。

2.3　树种多样性计算

选择 Shannon-Wiener 指数（H'）、Simpson 指数（D'）计算树种多样性。

$$H' = -\sum_{i=1}^{S} P_i \ln P_i \tag{1}$$

式中：P_i 为第 i 个树种株数在林分树木总株数中所占百分比，S 为林分中树种的数目。

$$D' = 1 - \sum_{i=1}^{S} (P_i)^2 \tag{2}$$

2.4　结构多样性计算

运用森林空间结构分析软件 Winkelmass 分析林分空间结构参数，主要计算的参数有角尺度、混交度。

林分结构多样性能表达不同林分和林型的结构异质性，包括树种多样性、格局分布、混交度和大小分化。采用 Zhao 等[16]提出的林分结构多样性表达方法分析。

$$S_{\mathrm{D}} = C_{\mathrm{V}}(H' + D_{\mathrm{u}}) \tag{3}$$

$$S_{\mathrm{D}} = -C_{\mathrm{V}}\left(\sum_{j=1}^{S} P_j \lg P_j + \sum_{i=1}^{N} u_i \lg u_i\right) \tag{4}$$

式中：S_{D} 是结构多样性指数，P_j 是林分中第 j 个树种的比例，N 是结构单元类型的数量，u_i 是第 i 个结构单元类型所占的比例。D_{u} 是结构单元类型的多样性，C_{V} 是树木大小的变异系数。S_{D} 的值由林分中树种的多样性、结构单元类型的多样性和单株大小的变化决定。

2.5　碳储量估算

本研究使用程堂仁[27]在甘肃小陇山构建的生物量−胸径异速生长方程计算样地中所有 DBH ⩾ 5 cm 的树木生物量。

表 1　样地基本概况

Tab. 1　Basic characteristics of sample plots

林分类型	样地编号	经营历史	面积/m²	平均胸径/cm	平均树高/m	断面积/（m²·hm⁻²）	树种组成	树种数	密度/（株·hm⁻²）
栎阔混交林(LK)	LK1	1988年开展了次生林综合培育(抚育间伐)	4 900	20.6 ± 0.6	13.6 ± 0.3	26.985	5锐齿槲栎2山榆1太白槭2其他	36	810
	LK2	1988年开展了次生林综合培育(抚育间伐)	4 900	22.8 ± 0.6	14.1 ± 0.3	29.124	5锐齿槲栎1太白槭1辽东栎1茶条槭1湖北海棠1其他	36	714
	LK3	没有经营	10 000	19.1 ± 0.3	12.4 ± 0.1	39.816	5锐齿槲栎1鹅耳枥4其他	51	1 384
	LK4	没有经营，但受到当地居民盗采干扰	1 600	13.8 ± 0.4	10.1 ± 0.2	22.032	5锐齿槲栎1槲树1春榆3其他	21	1 463
	LK5	1980年进行大强度择伐	1 250	14.4 ± 0.4	11.4 ± 0.1	29.948	5白桦1锐齿槲栎1榆树1漆树1灯台树1其他	18	1 845
	LK6	1980年进行大强度择伐	900	13.2 ± 0.4	8.7 ± 0.2	25.149	5锐齿槲栎2白桦1山榆2其他	19	1 844
栎类林(LL)	LL1	1983年开展了次生林综合培育(抚育间伐)	2 500	19.7 ± 0.7	10.3 ± 0.3	31.892	9锐齿槲栎1其他	18	1 048
	LL2	1983年次生林综合培育(抚育间伐)	2 500	19.9 ± 0.7	11.1 ± 0.3	32.794	7锐齿槲栎1春榆2其他	28	1 052
	LL3	1989年次生林综合培育后进行林冠下造林，补植油松	900	20.5 ± 0.9	13.9 ± 0.4	31.479	9锐齿槲栎1其他	9	956
松栎混交林(SL)	SL1	1986年进行大强度择伐	2 500	14.1 ± 0.3	11.9 ± 0.1	26.329	3锐齿槲栎1铁木1华山松1华椴1水榆花楸3其他	27	1 676
	SL2	没有经营	3 600	17.9 ± 0.4	13.4 ± 0.2	28.455	4锐齿槲栎1漆树1华山松4其他	40	1 136
	SL3	1989年次生林综合培育后进行林冠下造林，补植油松	900	20.6 ± 1.1	11.9 ± 0.5	31.760	8锐齿槲栎1油松1其他	5	956
	SL4	1989年次生林综合培育后进行林冠下造林，补植油松	900	20.2 ± 1.1	12.4 ± 0.5	26.999	7锐齿槲栎2油松1其他	8	844
	SL5	1989年次生林综合培育后进行林冠下造林，补植油松	900	19.7 ± 1.0	12.6 ± 0.4	33.184	8锐齿槲栎1油松1其他	13	1 089
	SL6	没有经营，但受到当地居民盗采干扰	1 600	11.9 ± 0.3	8.0 ± 0.1	27.182	6锐齿槲栎2油松1湖北海棠1其他	20	2 438

注：锐齿槲栎（*Quercus aliena* var. *acuteserrata*）、山榆（*Ulmus davidiana* var. *japonica*）、太白槭（*Acer giraldii*）、辽东栎（*Quercus wutaishansea*）、茶条槭（*Acer tataricum* subsp. *ginnala*）、湖北海棠（*Malus hupehensis*）、鹅耳枥（*Carpinus turczaninowii*）、槲树（*Quercus dentata*）、春榆（*Ulmus davidiana* var. *japonica*）、白桦（*Betula platyphylla*）、榆树（*Ulmus pumila*）、漆树（*Toxicodendron vernicifluum*）、灯台树（*Cornus controversa*）、铁木（*Ostrya japonica*）、华山松（*Pinus armandii*）、华椴（*Tilia chinensis*）、水榆花楸（*Sorbus alnifolia*）、油松（*Pinus tabuliformis*）。

$$\ln W = a + b\ln\left(D^2 H\right) \tag{5}$$

$$C = Wc \tag{6}$$

式中：W 为生物量，D 为胸径，H 为树高，C 为碳储量，c 为含碳率。a、b 是参数，具体见表 2。

2.6 统计方法

本研究考虑到面积大小的不同可能会造成多样性指数值产生差异，因此，采用稀疏化法将大样地的数据按照小样地的样地面积进行随机抽样，计算了 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数及 Margalef 指数，发现 15 个样地的 Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数排序变化很小，而 Margalef 指数则变化较大，因此，本研究没有采用强调物种丰富度的多样性指数。用非参数检验方法对 3 种不同类型锐齿槲栎次生林的树种多样性、结构多样性和碳储量进行差异性分析。用变异系数及标准差对同种类型不同样地间的差异程度做进一步分析。同时利用结构方程模型分析树种多样性和结构多样性对碳储量影响情况。以上数据分析均在 Rstudio4.4.2 上进行。

3 结果与分析

3.1 不同类型锐齿槲栎次生林乔木层树种多样性

小陇山林区的栎类林（LL）、栎阔混交林（LK）和松栎混交林（SL）的树种多样性存在显著差异。栎阔混交林的多样性水平较高，其 Simpson 指数为（0.837 ± 0.032），Shannon-Wiener 指数为（2.417 ± 0.193），均显著高于其他两种类型；松栎混交林的多样性次之，Simpson 指数与 Shannon-Wiener 指数均值分别达到（0.752 ± 0.045）和（1.903 ± 0.259）；栎类林的树种多样性较低，Simpson 指数为（0.683 ± 0.059），Shannon-Wiener 指数为（1.777 ± 0.289）（表 3）。利用 Kruskal-Wallis 非参数检验和 Dunn 多重比较方法分析不同类型锐齿槲栎次生林样地间 Simpson 指数差异，结果发现栎阔混交林与栎类林、松栎混交林与栎类林之间的差异显著，且松栎混交林的树种多样性介于栎阔混交林和栎类林之间。Shannon-Wiener 指数差异进一步表明，栎阔混交林多样性高于栎类林和松栎混交林。

从林型内部变异来看（表 3），栎类林的 Simpson 指数内部变异较大（CV = 14.9%）；栎阔混交林 Simpson 指数变异系数仅为 9.3%；松栎混交林（SL）Simpson 指数的变异系数虽达到了 14.7%，但样地间的差异未达到显著性水平。林型内部的 Shannon-Wiener 指数变异更为突出，SL 类型变异系数高达 33.4%。LL 和 LK 类型变异系数分别为 28.2% 和 19.5%，但样地间的差异未达到显著性水平。

3.2 不同类型锐齿槲栎次生林林分结构多样性

Zhao 等[16]提出的林分结构多样指数（S_D）综合了林木位置、树种以及大小的多样性，反映了林分结构的复杂性。分析结果表明（表 4），栎阔混交林的结构多样性较高，均值为（4.133 ± 0.595），显著高于栎类林（3.469 ± 0.537）和松栎混交林（3.201 ± 0.199），且同类型内结构多样性变异较大。通过 Kruskal-Wallis 非参数检验和 Dunn 多重比较方法分析林分结构多样性差异性，发现栎阔混交林内部存在显著差异。这种显著的内部空间异质性是其变异系数高的重要成因。不同林分类型间结构多样性对比分析发现，栎阔混交林的结构多样性与其余两类林型差异显著。

表 2 小陇山主要树种生物量方程参数及不同组分含碳率

Tab. 2 Parameters of biomass equations and carbon contents of different components for main tree species in Xiaolongshan Mountain

树种	干			枝			叶			皮			根		
	a	*b*	*c*	*a*	*b*	*c*	*a*	*b*	*c*	*a*	*b*	*c*	*a*	*b*	*c*
锐齿槲栎 *Quercus aliena* var. *acuteserrata*	4.034 7	0.995 3	0.477 2	8.474 1	1.367 4	0.461 0	8.417 0	1.088 8	0.481 3	4.591 4	0.865 7	0.457 8	3.363 0	0.777 3	0.449 2
桦树 *Betula* 白桦 *Betula platyphylla*	3.904 1	0.963 0	0.473 2	4.095 7	0.918 6	0.490 0	4.835 9	0.793 6	0.513 5	4.617 6	0.806 0	0.533 2	8.371 0	1.345 6	0.482 6
桦树 *Betula* 红桦 *Betula albosinensis*			0.481 0			0.488 0			0.508 1			0.492 9			0.474 5
油松 *Pinus tabuliformis*	3.882 8	0.935 9	0.493 5	6.380 7	1.124 2	0.499 6	5.327 7	0.881 2	0.524 1	5.112 9	0.864 9	0.525 8	4.755 7	0.920 4	0.481 7
华山松 *Pinus armandii*	3.802 3	0.963 1	0.492 7	5.907 0	1.090 3	0.488 1	3.910 8	0.610 4	0.519 0	5.833 0	0.968 2	0.488 0	3.275 6	0.769 2	0.493 2
其他 五角枫 *Acer pictum* subsp. *mono*	3.885 2	0.980 3	0.480 9	5.636 0	1.085 1	0.462 2	4.532 0	0.737 7	0.486 4	4.448 0	0.771 3	0.447 2	3.157 5	0.775 8	0.467 9
其他 其他			0.469 2			0.468 0			0.483 3			0.469 2			0.462 8

注：a、b为生物量方程参数，c为含碳率。

表 3　不同类型锐齿槲栎次生林内部树种多样性变异程度

Tab. 3　Variation degree of internal tree species diversity in different types of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* secondary forests

林分类型	多样性指数	最大值	最小值	均值 ± 标准误差	标准差	变异系数/%
栎阔混交林	Simpson指数	0.933	0.736	0.837 ± 0.032	0.078	9.3
	Shannon-Wiener指数	3.093	1.873	2.417 ± 0.193	0.472	19.5
栎类林	Simpson指数	0.799	0.608	0.683 ± 0.059	0.045	14.9
	Shannon-Wiener指数	2.335	1.365	1.777 ± 0.289	0.501	28.2
松栎混交林	Simpson指数	0.895	0.640	0.752 ± 0.045	0.111	14.7
	Shannon-Wiener指数	2.823	1.261	1.903 ± 0.259	0.635	33.4

3.3　不同类型锐齿槲栎次生林乔木层碳储量

3.3.1　不同类型锐齿槲栎次生林乔木层各组分碳分配

采用程堂仁[27]构建的生物量–胸径异速生长方程对 3 种林分类型乔木层碳储量进行分析，结果表明栎阔混交林、栎类林和松栎混交林在碳储量积累与分配上存在显著差异(表 5)。栎阔混交林乔木层总碳储量范围为 48.278 ~ 152.100 t/hm^2，其中 LK3 样地碳储量达 152.100 t/hm^2，显著高于其他样地，主要贡献来自于干(78.871 t/hm^2)、枝(41.123 t/hm^2)和根(19.355 t/hm^2)。栎类林乔木层总碳储量较稳定，范围为 90.232 ~ 98.967 t/hm^2，各组分分配比例较为均衡。主干占比最高，达 53.8% ~ 54.5%，根系贡献稳定，为 13.2% ~ 13.8%，枝和叶碳储量占比(叶 1.9% ~ 2.1%，枝 21.4% ~ 22.7%)低于栎阔混交林。松栎混交林总碳储量波动较大，总碳储量介于 49.894 ~ 100.089 t/hm^2。其主干、叶和皮的碳储量在 3 个类型中居中，根系碳储量占比最高，为 12.6% ~ 19.4%。从器官分配规律看，3 种类型锐齿槲栎次生林乔木层碳储量均以干、枝碳储量占比最高，合计高达 67.9% ~ 79.1%; 根系碳储量次之(12.6% ~ 19.4%); 而叶和皮的碳储量占比合计在 10% 左右。3 种林分类型乔木层碳储量器官分配呈现显著的干、枝–根系碳储量为主导的特征。

3.3.2　不同类型锐齿槲栎次生林乔木层碳储量差异性分析

不同类型锐齿槲栎次生林乔木层的碳储量特征差异性分析表明(表 6)，栎类林整体平均碳储量最高((94.528 ± 2.523) t/hm^2)，栎阔混交林次之((88.855 ± 16.297) t/hm^2)，松栎混交林最低((82.094 ± 7.527) t/hm^2)。利用 Kruskal-Wallis 非参数检验和 Dunn 多重比较方法对不同类型碳储量之间的差异性分析表明，栎阔混交林与松栎混交林之间差异显著。而栎类林与另外两个林分类型的所有样地间均未检测到统计学差异。值得注意的是，栎阔混交林样地间碳储量变异系数高达 44.9%，显著高于松栎混交林(22.5%)和栎类林(4.6%)。

3.4　多样性指数对碳储量的影响

结构方程模型拟合评估自由度为 3，P 值为 0.188 > 0.05，表明观察数据与模型预测数据之间没有显著差异。另外 3 个重要的拟合指数: 比较拟合指数(cfi)为 0.965、近似误差均方根(rmsea)为 0.046 < 0.05 和标准化残差均方根(srmr)为 0.033 < 0.08。综合以上指数，该结构方程模型拟合非常好。从图 1 可以看出，胸径变异系数和结构单元多样性对林分结构多样性有显著正向影响(P < 0.001)，其路径系数分别为 0.907 和 0.376，而角尺度对结构多样性的影响并不显著。结构单元多样性和角尺度对树种多样性有显著正向影响(P < 0.05)，路径系数分别为 0.237 和 0.249，但胸径变异系数对树种多样性并没有显著影响。结构多样性及树种多样性之间存在显著的正向协变关系(P < 0.001)，且标准化协方差较大(0.927)，说明两者关系较为紧密。但这两个指标对碳储量的影响存在显著差异，结构多样性对碳储量有显著正向影响(P < 0.001)，其路径系数为 0.484，而树种多样性对碳储量的影响并不显著，说明结构多样性相较于树种多样性在碳储存的过程中贡献更大。

表 4　不同类型锐齿槲栎次生林内部结构多样性变异程度

Tab. 4　Variation degree of internal structural diversity in different types of *Q. aliena* var. *acuteserrata* secondary forests

林分类型	最大值	最小值	均值 ± 标准误差	标准差	变异系数/%
栎阔混交林	5.745	2.409	4.133 ± 0.595	1.458	35.3
栎类林	4.227	2.430	3.469 ± 0.537	0.931	26.8
松栎混交林	3.822	2.491	3.201 ± 0.199	0.487	15.2

表 5 不同类型锐齿槭栎次生林各组分碳储量

Tab. 5 Carbon stock of different components in various types of *Q. aliena* var. *acuteserrata* secondary forests

t/hm^2

林分类型	样地编号	干	枝	叶	皮	根	总
栎阔混交林	LK1	54.343	28.629	2.431	6.212	13.327	104.941
	LK2	55.943	27.680	2.500	5.908	14.171	106.202
	LK3	78.871	41.123	3.507	9.244	19.355	152.100
	LK4	26.956	9.325	1.500	3.975	9.356	51.113
	LK5	34.637	16.890	3.029	4.718	11.224	70.498
	LK6	25.200	9.278	1.556	4.189	8.056	48.278
栎类林	LL1	48.756	20.176	1.724	7.632	11.944	90.232
	LL2	50.800	21.428	1.976	7.204	12.976	94.384
	LL3	53.944	21.144	1.933	8.689	13.256	98.967
松栎混交林	SL1	38.780	15.136	2.284	5.148	13.352	74.700
	SL2	46.358	19.603	2.228	5.961	13.644	87.794
	SL3	52.844	22.356	2.078	8.322	12.367	97.967
	SL4	43.733	18.778	2.089	6.722	10.800	82.122
	SL5	53.689	22.522	2.289	8.311	13.278	100.089
	SL6	16.924	4.748	1.004	3.064	6.192	49.894

4 讨 论

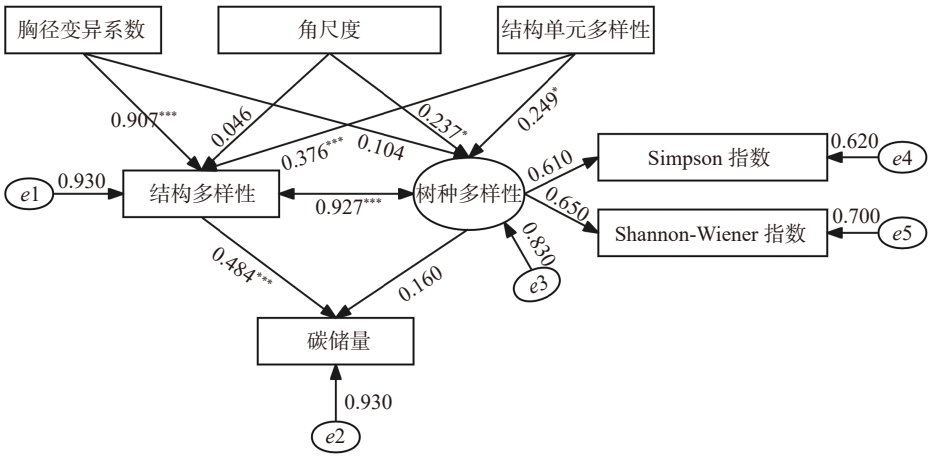
森林生态系统树种多样性研究对理解群落结构特征、生态系统稳定性及功能至关重要，是森林生态学长期研究重点，备受国内外学者关注。近年来，森林结构多样性研究也日益受到重视。LaRue 等[28]用胸径大小及类别数表达水平丰富度，用树高类别的数量表达垂直丰富度，综合水平和垂直丰富度度量三维丰富度，分析结构多样性与森林生产力的关系，认为结构多样性是更强的生产力预测量因子。Gadow 等[29]和 Pommerening 等[30]研究认为，林分水平的结构多样性可以从树种多样性、树木位置和林木 3 个方面来刻画。在本研究中，采用了 Zhao 等[16]构建的基于相邻木关系的林分结构多样性指数。该指数不仅包含了林木的位置多样性、树种多样性以及林木的大小多样性，还通过林木大小变异系数间接表达了垂直结构上的多样性。它能够更综合、深入地体现森林结构的复杂程度。研究发现，栎阔混交林乔木层结构多样性显著高于松栎混交林和栎类林，这一方面是由于栎阔混交林树种组成丰富，相同树种的隔离程度大，从而形成更复杂的空间结构。不同树种的年龄、个体生长发育速率、占据的空间和位置不同，导致直径变异系数显著提升[30]。栎类林中锐齿槭栎占比达 70% ~ 90%，其单一优势种主导的群落结构限制了生态位分化，导致空间分布趋向均质化。Dănescu 等[31]在欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)纯林中也发现单优群落往往形成规则的树冠层和均质的根系分布模式。松栎混交林的结构多样性低，一方面是由于其树种多样性相对较低，另一方面可能源于针阔叶树种的功能性状冲突。油松的强光竞争特性抑制了伴生树种的垂直分层[32]，其深根系特性也与栎类产生资源利用重叠[33]。

国内外学者针对森林生态系统物种多样性与生产力、碳储量的关系开展了大量的研究，但尚未得出明确的结论。本研究尝试使用结构方程模型分析不同类型锐齿槭栎次生林乔木层树种多样性、结构多样性与碳储量的关系，发现锐齿槭栎次生林生态系统中结构多样性对碳储量有显著正向影响，而树种

表 6 不同类型锐齿槭栎次生林内部碳储量变异程度

Tab. 6 Variation degree of internal carbon storage in different types of *Q. aliena* var. *acuteserrata* secondary forests

林分类型	最大值/(t·hm^{-2})	最小值/(t·hm^{-2})	均值 ± 标准误差/(t·hm^{-2})	标准差/(t·hm^{-2})	变异系数/%
栎阔混交林	152.100	48.278	88.855 ± 16.297	39.919	44.9
栎类林	98.967	90.232	94.528 ± 2.523	4.369	4.6
松栎混交林	100.089	49.894	82.094 ± 7.527	18.438	22.5



*和***分别表示 $P < 0.05$ 和 $P < 0.001$。e 为误差。

图 1　结构方程模型路径图

Fig. 1　Path diagram of structural equation model

多样性与碳储量之间虽呈现正向影响，但未达到显著性水平。这一发现与 Mensah 等[4]的研究结论一致，表明在特定生态系统中，结构多样性可能是驱动碳储量变化的主导因素。而 Huang 等[34]在中国亚热带人工林研究中发现，树种多样性对碳储量有显著促进作用。这种差异可能源于研究对象所处发育阶段及环境的不同。对于人工林而言，由于起源、年龄、栽植的人为均匀性，林分结构呈现均质化，树种多样性可能成为驱动碳积累的主导因子。而锐齿槲栎次生林中，锐齿槲栎占主导地位，形成了较高的功能冗余，限制了树种多样性对碳储量的贡献，而结构多样性对资源分配的调控作用更为显著[35]。具体而言，垂直层次丰富的林分通过树高和胸径的分化(即林木大小分化)优化了光能利用效率。冠层分层使不同高度乔木分别占据高光强和低光强生态位，从而提高单位面积生物量积累[23]。例如，在温带混交林中，多层冠层结构可使碳储量较单层林分提升 15% ~ 30%[31]。此外，林木空间分布格局(如随机或聚集分布)通过调节个体间资源竞争强度影响碳固定效率，适度的聚集分布能缓解干旱胁迫区的资源限制，而随机分布则更利于稳定环境下的持续固碳。对于树种多样性而言，除了功能冗余效应，气候和土壤因子常通过调节物种组成间接影响碳储量。例如，在养分贫瘠区域，耐逆树种的竞争优势可能抵消物种丰富度带来的潜在增益[36]。这一现象在热带次生林中尤为明显，其碳储量差异的 65% 可由结构参数解释，而物种多样性的贡献不足 8%[37]。

进一步分析表明，树种多样性和结构多样性之间存在显著的协同关系。Bohn 等[38]发现，树种多样性单独作用时对生产力的影响较弱且不稳定，但其与结构多样性共同作用可解释生产力变化的 70% ~ 95%。该结果与本研究发现高度一致，二者在生态系统功能中具有协同作用。树种多样性为结构多样性提供了物质基础，即不同树种的存在为林分结构的复杂化创造了条件。而结构多样性则通过创造多样化的微生境(如光照梯度、土壤异质性)维持树种共存[39]，从而形成正向反馈循环。这种协同关系不仅增强了生态系统的稳定性，还提高了碳储量和生产力。这一发现提示我们，在次生林经营和修复过程中，应注重同时提升树种多样性和结构多样性，以实现碳储量和生态系统功能的协同优化。另外，本研究多样性和碳储量仅在乔木层层面进行探讨，后续研究可以调查灌木层、草本层和枯落物层的碳储量及多样性，并对其进行更深入的研究。

5　结　　论

小陇山林区的栎类林、栎阔混交林和松栎混交林 3 类次生林乔木层树种多样性存在显著差异，栎阔混交林高于栎类混交林和松栎混交林。同一类型次生林不同样地间，树种多样性变异较大。在结构多样性方面，栎阔混交林同样表现出较高的水平，显著高于栎类林和松栎混交林，且其内部样地间的结构多样性变异系数也显著高于其他两种林型。在碳储量方面，栎阔混交林的乔木层整体碳储量较高，但波动也较大；栎类林的乔木层碳储量变化相对较小；松栎混交林的乔木层碳储量介于两者之间，且与栎阔混交林之间存在显著差异。这 3 类锐齿槲栎次生林乔木层碳储量器官分配上，均以干枝和根系为主导。结构方程模型分析表明，林分结构多样性对乔木层碳储量有显著正向影响，而树种多样性对其影响并不显著。这表明，提升森林生态系统结构多样性，更有利于提高多维度资源利用效率，增加碳储量。

参 考 文 献

[1] Martin T, Christian B M S, Nuno C, et al. Carbon stock and density of northern boreal and temperate forests[J]. Global Ecology and Biogeography, 2014, 23(3−4): 297−310.

[2] Bonan G B. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests[J]. Science, 2008, 320: 1444−1449.

[3] Shukla P R, Skeg J, Buendia E C, et al. Climate change and land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems[R]. Geneva: IPCC, 2019.

[4] Mensah S, Salako V K, Seifert T. Structural complexity and large-sized trees explain shifting species richness and carbon relationship across vegetation types[J]. Functional Ecology, 2020, 34(8): 1731−1745.

[5] Zaman M R, Saidur M R, Shamim A, et al. What drives carbon stocks in a mangrove forest? The role of stand structure, species diversity and functional traits[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2023, 295: 108556.

[6] Carol A E, Hooper U D, Alain P, et al. Ecosystem context illuminates conflicting roles of plant diversity in carbon storage[J]. Ecology Letters, 2018, 21(11): 1604−1619.

[7] 孙伟, 杨帆, 贡桑旦珍, 等. 东北天然次生林物种多样性与碳储量关系研究 [J]. 吉林林业科技, 2024, 53(5): 1−6.
Sun W, Yang F, Gongsang D Z, et al. Research on the relationship between species diversity and carbon storage of natural secondary forest in northeast China[J]. Journal of Jilin Forestry Science and Technology, 2024, 53(5): 1−6.

[8] 杨润露, 王娟, 张春雨. 东北天然次生针阔混交林乔木层碳储量变化的采伐干扰响应 [J]. 林业科学, 2024, 60(7): 17−27.
Yang R L, Wang J, Zhang C Y. Response of carbon storage to logging disturbance in canopy layer of natural secondary coniferous-broadleaved mixed forest in northeast China[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2024, 60(7): 17−27.

[9] Kaushal S, Ratul B. Stand structure and species diversity regulate biomass carbon stock under major central Himalayan forest types of India[J]. Ecological Processes, 2021, 10(1): 8.

[10] 田俊霞. 不同恢复年限森林生态系统碳储量与物种多样性研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
Tian J X. Study on carbon storage and species diversity in forest ecosystems with different years of restory[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2019.

[11] Crockett E T H, Atkins J W, Guo Q F, et al. Structural and species diversity explain aboveground carbon storage in forests across the United States: evidence from GEDI and forest inventory data[J]. Remote Sensing of Environment, 2023, 295: 113703.

[12] Isbell F, Craven D, Connolly J, et al. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes[J]. Nature, 2015, 526: 574−577.

[13] Wang K, She D Q, Zhang X T, et al. Tree richness increased biomass carbon sequestration and ecosystem stability of temperate forests in China: interacted factors and implications.[J]. Journal of Environmental Management, 2024, 368: 122214.

[14] 郭志文. 局域到全球尺度上林分结构和多样性对森林生物量和生产力的影响 [D]. 北京: 北京林业大学, 2022.
Guo Z W. Effects of stand structure and diversity on forest biomass and productivity from local to global scales[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2022.

[15] Xi L, Wang H, Luan J W, et al. Functional diversity dominates positive species mixture effects on ecosystem multifunctionality in subtropical plantations[J]. Forest Ecosystems, 2022, 9(3): 417−426.

[16] Zhao Z H, Hui G Y, Liu W Z, et al. A novel method for calculating stand structural diversity based on the relationship of adjacent trees[J]. Forests, 2022, 13(2): 343.

[17] 赵中华, 惠刚盈. 林分结构多样性研究进展 [J]. 林业科学, 2020, 56(9): 143−152.
Zhao Z H, Hui G Y. Advances in structural diversity of stand structure[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2020, 56(9): 143−152.

[18] Wang G Z, Liu Y G, Wu X Q, et al. Stand structural diversity and species with leaf nitrogen conservation drive aboveground carbon storage in tropical old-growth forests[J]. Forests, 2020, 11(9): 994.

[19] Ma Y D, Zhang X W, Jiang R, et al. Effects of stand structural characteristics, diversity, and stability on carbon storage across different densities in natural forests: a case study in the Xiaolong Mountains, China[J]. Forests, 2025, 16(1): 71.

[20] Wang X, Huang X N, Wang Y H, et al. Impacts of site conditions and stand structure on the biomass allocation of single trees in larch plantations of Liupan Mountains of northwest China[J]. Forests, 2022, 13(2): 177.

[21] Rahman M M, Kumar K G, Enamul K M, et al. Assessing tree coverage and the direct and mediation effect of tree diversity on carbon storage through stand structure in homegardens of southwestern bangladesh[J]. Forests, 2021, 12(12): 1661.

[22] Cysneiros V C, Pelissari A L, Filho A F. Stand structure and brazilian pine as key determinants of carbon stock in a subtropical atlantic forest[J]. Carbon Balance and Management, 2024, 19(1): 36.

[23] Forrester D I, Bauhus J. A review of processes behind diversity-productivity relationships in forests[J]. Current Forestry Reports, 2016, 2(1): 45−61.

[24] Cardinale B J, Duffy J E, Gonzalez A W, et al. Biodiversity loss and its impact on humanity[J]. Nature, 2012, 486(7401): 59−67.

[25] 赵中华, 惠刚盈, 刘文桢, 等. 小陇山林区 2 种锐齿栎次生林林分的结构特征 [J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2019, 47(8): 75−82.

Zhao Z H, Hui G Y, Liu W Z, et al. Structural characteristics of two *Quercus aliena* secondary forest on the Xiaolongshan forest area[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2019, 47(8): 75−82.

[26] 彭潔莹, 谢缘铭, 刘文帧, 等. 小陇山锐齿栎林木本植物物种丰富度与生产力关系研究 [J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(11): 11−19.
Peng J Y, Xie Y M, Liu W Z, et al. Relationship between tree species richness and productivity of *Quercus aliena* var. *acutiserrata* forest in Xiaolongshan Mountain, Gansu Province of northwestern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2021, 43(11): 11−19.

[27] 程堂仁. 甘肃小陇山森林生物量及碳储量研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2007.
Cheng T R. Research on the forest biomass and carbon storage in Xiaolong Mountains, Gansu Province [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2007.

[28] Larue E A, Knott J A, Domke G M, et al. Structural diversity as a reliable and novel predictor for ecosystem productivity[J]. Frontiers in Ecology and the Environment, 2023, 21(1): 33−39.

[29] Gadow K V. Setting goals in forest management[J]. South African Forestry Journal, 2012, 106(1): 2−9.

[30] Pommerening A, Dietrich S. Edge-correction needs in estimating indices of spatial forest structure[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2006, 36(7): 1723−1739.

[31] 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.

[32] Martin B, Schmid B, Bruelheide H, et al. Correction: biodiversity promotes tree growth during succession in subtropical forest[J]. PLoS ONE, 2013, 8(12): 101371−148869.

[33] Bolte A, Rahmann T, Kuhr M, et al. Relationships between tree dimension and coarse root biomass in mixed stands of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.)[J]. Plant and Soil, 2004, 264(1−2): 1−11.

[34] Huang Y Y, Chen Y X, Nadia C I, et al. Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment[J]. Science, 2018, 362: 80−83.

[35] Hans P, Biber P, Enno U, et al. Crown size and growing space requirement of common tree species in urban centres, parks, and forests[J]. Urban Forestry & Urban Greening, 2015, 14(3): 466−479.

[36] Alain P, Messier C. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests[J]. Global Ecology and Biogeography, 2011, 20(1): 170−180.

[37] Poorter L, van der Sande M T, Thompson J, et al. Diversity enhances carbon storage in tropical forests[J]. Global Ecology and Biogeography, 2015, 24(11/12): 1314−1328.

[38] Bohn F J, Huth A. The importance of forest structure to biodiversityâ productivity relationships[J]. Royal Society Open Science, 2016, 4(1): 160521.

[39] Laurent L, Cabanettes A, Brin A, et al. Tree microhabitats at the stand scale in montane beech–fir forests: practical information for taxa conservation in forestry[J]. European Journal of Forest Research, 2014, 133(2): 355−367.

（责任编辑　孟　瑶
责任编委　张会儒）