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

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

刘健 刘琪璟 董淳超 石宽 钱尼澎 孙震 孟德琛 李港墩

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

Liu Jian, Liu Qijing, Dong Chunchao, Shi Kuan, Qian Nipeng, Sun Zhen, Meng Dechen, Li Gangdun

引用本文:
刘健, 刘琪璟, 董淳超, 石宽, 钱尼澎, 孙震, 孟德琛, 李港墩. 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[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(8):64–76. doi: 10.12171/j.1000–1522.20240368
Liu Jian, Liu Qijing, Dong Chunchao, Shi Kuan, Qian Nipeng, Sun Zhen, Meng Dechen, Li Gangdun. Effects of species and structural diversity in different forest layers on community growth in broadleaved Korean pine forests in Changbai Mountain, northeastern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(8):64–76. doi: 10.12171/j.1000–1522.20240368

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240368

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

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

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

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

不同火烈度下山西太岳山油松林灌木层物种多样性和叶功能性状

Species diversity and leaf functional traits of shrub layer in *Pinus tabuliformis* forest under different fire intensities in Taiyue Mountain, Shanxi Province of northern China

北京林业大学学报, 2024, 46(6): 38–47. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230324

阔叶红松林功能多样性与森林碳汇功能关系

Relationship between functional diversity of broadleaved Korean pine forest and forest carbon sink function

北京林业大学学报, 2022, 44(10): 68–76. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220237

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

DOI:10.12171/j.1000−1522.20240368

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

刘 健 刘琪璟 董淳超 石 宽 钱尼澎 孙 震 孟德琛 李港墩
（北京林业大学林学院，北京 100083）

摘要:【目的】探究长白山阔叶红松林群落物种多样性与结构多样性对林木生长的调控机制，阐明两者对群落结构和动态的影响规律。**【方法】**以 2023 年长白山阔叶红松林样地调查数据为基础，划分林层结构，采用相关分析和通径分析，研究群落物种多样性、结构多样性及其与群落生长指标（地上生物量、叶面积、胸高断面积、林分密度）的关系。**【结果】**（1）样地各物种胸径结构主要呈倒“J”型、单峰型和双峰型。（2）次林层具有最优的多样性特征（物种 Shannon 指数 1.30，和均匀度指数 0.90）。物种多样性与地上生物量、叶面积和胸高断面积呈显著正相关（$P < 0.01$），在次林层效果最为显著。（3）通径分析结果表明，物种多样性通过直接效应显著促进群落生长，而结构多样性在不同林层中对生长指标的影响存在显著的异质性。**【结论】**长白山阔叶红松林中不同林层的物种及结构多样性显著影响群落的生长和生态功能。高物种多样性和适宜的结构多样性有助于提升地上生物量、叶面积和胸高断面积，提高森林群落的生产力和生态稳定性。研究结果为森林的分层经营和阔叶红松林生态保护提供了科学依据，有助于提升森林生态系统的稳定性与可持续性。

关键词：阔叶红松林；物种多样性；结构多样性；林层
中图分类号：S757 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2025)08−0064−13
引文格式：刘健，刘琪璟，董淳超，等. 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［J］. 北京林业大学学报，2025，47(8)：64−76. Liu Jian, Liu Qijing, Dong Chunchao, et al. Effects of species and structural diversity in different forest layers on community growth in broadleaved Korean pine forests in Changbai Mountain, northeastern China［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(8): 64−76.

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

Liu Jian Liu Qijing Dong Chunchao Shi Kuan Qian Nipeng Sun Zhen
Meng Dechen Li Gangdun
(School of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract:［**Objective**］This study aims to reveal the regulatory mechanisms of species diversity and structural diversity on tree growth in the broadleaved Korean pine forest of Changbai Mountain of northeastern China and to explore the effects of species diversity and structural diversity on community structure and growth.［**Method**］Based on the field survey data of broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain in 2023, the forest was divided into different canopy layers. Correlation analysis and path analysis were used to study the relationship between community species diversity, structural diversity, and community growth indicators, including aboveground biomass, leaf area, basal area at breast height, and

收稿日期: 2024−11−06 **修回日期:** 2025−07−02
基金项目: 国家科技基础资源调查专项（200-612004009）。
第一作者: 刘健。主要研究方向：森林资源调查与监测。Email: qiuye6@bjfu.edu.cn 地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学林学院。
责任作者: 刘琪璟，博士，教授。主要研究方向：森林资源调查与监测。Email: liuqijing@bjfu.edu.cn 地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

stand density. [**Result**] (1) The diameter structure of species in the sample plots mainly presented three patterns: inverse-J shape, unimodal shape, and bimodal shape. (2) The understory layer exhibited the highest species diversity (Shannon index = 1.30) and species evenness (Evenness index = 0.90). Correlation analysis showed that species diversity was significantly positively correlated with aboveground biomass, leaf area, and basal area at breast height ($P < 0.01$), with the most pronounced effect observed in the midstory layer. (3) Path analysis indicated that species diversity significantly promoted community growth through direct effects, whereas the influence of structural diversity on growth indicators varied significantly among different canopy layers. [**Conclusion**] Species diversity and structural diversity in different canopy layers of the broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain significantly affect community growth and ecological functions. Higher species diversity and an appropriate level of structural diversity contribute to the enhancement of aboveground biomass, leaf area, and basal area at breast height, improving forest productivity and ecological stability. The findings provide a scientific basis for stratified forest management and the ecological conservation of broadleaved Korean pine forests, helping to enhance the stability and sustainability of forest ecosystems.

Key words: broadleaved Korean pine forest; species diversity; structural diversity; forest layers

近年来，物种多样性和结构多样性对森林生产力及其作用机制的研究已成为森林生态学的重要课题[1]。物种多样性与森林生态功能之间的关系较为复杂，受空间尺度、环境条件以及结构多样性等多因素的综合影响。多数研究认为，物种丰富度增加有利于提升森林生产力和碳储量[2−3]。但也有研究发现，物种多样性与地上生物量（aboveground biomass，AGB）可能呈负相关或无显著关系。例如，对巴拿马 Barro Colorado 岛的研究[4]表明，随着空间尺度的扩大，物种多样性对 AGB 的影响由不显著转为负相关，且强度逐渐增加，这种影响可能被结构多样性和非生物环境因素所干扰或抵消。

森林结构多样性通常指树木大小（如高度和直径）及其空间分布的多样性，反映林分结构的复杂性[5]。研究[6−7]表明，树木大小多样性是 AGB 和森林生产力的可靠指标。在亚热带天然林中，结构多样性被确定为地上碳储量的重要预测因子，对碳储量有积极影响[8]。结构多样性包括树高和直径等特征，显著影响生物多样性和 AGB[9−10]。树木大小和树龄结构更丰富的森林通常生产力更高，结构多样化有助于高效利用资源（如光照），提升地上生物量[11]。森林结构多样性与叶面积指数（leaf area index，LAI）显著相关，较高的结构多样性会促进复杂冠层的形成及提高 LAI，研究 LAI 与结构多样性的关系，对于理解森林生态系统的功能和生产力具有重要意义[12]。天目山常绿阔叶林的研究[13]发现，胸径结构多样性与胸高断面积呈显著相关，结构多样性增加可促进胸高断面积增长，进而提升森林生产力和生态功能。林分密度与结构多样性密切相关。川北白云山亮叶桦（*Betula albosinensis* var. *luminifera*）人工林研究显示，不同密度下群落结构和物种多样性存在差异，林分密度变化影响林下光环境，进而影响植物生长和多样性[14]。此外，结构多样性还能减轻气候干扰，增强森林生态系统的恢复力[15]。

当前研究多聚焦于物种多样性以及结构多样性与森林生产力之间的关系探讨[16−17]，但对两者与地上生物量、叶面积、胸高断面积、林分密度等群落生长指标的相互关系研究较少。在全球气候变化背景下，长白山森林生态系统面临物种多样性下降以及生态系统功能退化的严峻挑战[18]。深入探讨物种多样性和结构多样性与生长指标的相关性，对于揭示森林生态系统功能的维持和恢复机制具有重要意义。阔叶红松（*Pinus koraiensis*）林在气候调节、维护生物多样性及固碳功能等生态服务方面具有关键作用[19]，本研究基于长白山阔叶红松林样地数据，分析乔木群落的物种组成及其多样性、结构多样性与森林生长指标（地上生物量、叶面积、胸高断面积、林分密度）的相关性，旨在科学评估乔木层的物种组成并分析其多样性特征；分析物种多样性和结构多样性与群落生长指标之间的关系；为制定合理的森林管理策略，增强森林韧性提供理论支持。

1　研究区概况与研究方法

1.1　研究区概况

研究区位于我国东北吉林省东南部长白山国家级自然保护区（41°41′～42°25′N，127°42′～128°16′E）的北部阔叶红松林，海拔约 750 m。该地区属于温带大陆性季风气候，冬季寒冷漫长、夏季温暖多雨且短暂[20]。年平均气温约为 3.6 ℃，年均降水量为 736 mm。地带性土壤为暗棕壤。主要乔木树种有红松、紫椴

(*Tilia amurensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、色木槭(*Acer mono*)和假色槭(*Acer pseudosieboldianum*)等。

1.2 样地设置

大样地于 2023 年设立在长白山北坡原始阔叶红松林，样地中心地理坐标为 42°23′53″N，127°54′24″E，海拔约 750 m，地势平坦。样地大小为 500 m × 480 m，总面积 24 hm^2，划分为 600 个 20 m × 20 m 的样方。对样地内胸径≥5 cm 的林木进行每木检尺，记录树种、胸径、坐标、生长状况等(表 1)。

1.3 研究方法

1.3.1 种群组成

依据《东北植物检索表》(第二版)[21]确定树种名称，采用重要值(importance value，IV)[1]表征树种优势度。

利用物种 Shannon 指数(H_1)、Simpson 指数(D_1)和 Pielou 指数(J_1)量化物种多样性[22]。

$$H_1 = -\sum_{i=1}^{S} P_i \ln P_i \tag{1}$$

$$D_1 = 1 - \sum_{i=1}^{S} P_i^2 \tag{2}$$

$$J_1 = H_1 / \ln S \tag{3}$$

式中：S 为乔木层的种类数量；P_i 为第 i 个树种的个体数占群落总个体数的比值。

1.3.2 结构多样性

(1)利用胸径 Shannon 指数(H_D)和胸径 Pielou 指数(J_D)衡量林分内森林结构多样性[23]。

$$H_D = -\sum_{i=1}^{T} Q_i \ln Q_i \tag{4}$$

$$J_D = H_D / \ln T \tag{5}$$

式中：将样方内树木的胸径以 1 cm 为 1 个等级进行划分(例如，5 ~ 6 cm 划为 1 个等级)，统计样方内划分出的胸径等级数量，记为 T。其中，Q_i 表示第 i 个胸径级中的树木数目占样方内总树木数目的比例。

表 1 样地各树种基本信息统计

Tab. 1 Basic information statistics of tree species in sample plots

树种	胸径范围/cm	平均胸径/cm	总胸高断面积/m^2	断面积/(m^2·hm^{-2})
红松 *Pinus koraiensis*	5.1 ~ 103.2	39.8	300.621 6	12.525 9
紫椴 *Tilia amurensis*	5.0 ~ 107.0	35.7	208.933 5	8.705 6
假色槭 *Acer pseudosieboldianum*	5.0 ~ 50.5	9.1	21.107 0	0.879 5
色木槭*Acer pictum*	5.0 ~ 66.2	16.6	55.561 9	2.315 1
蒙古栎 *Quercus mongolica*	5.2 ~ 118.0	52.3	159.438 8	6.643 3
水曲柳 *Fraxinus mandshurica*	5.5 ~ 96.0	57.1	142.638 2	5.943 3
糠椴 *Tilia mandshurica*	5.0 ~ 94.4	19.3	44.580 2	1.857 5
春榆 *Ulmus japonica*	5.0 ~ 97.8	24.0	41.505 5	1.729 4
青楷槭 *Acer tegmentosum*	5.1 ~ 49.0	10.5	4.950 0	0.206 3
拧筋槭 *Acer triflorum*	5.4 ~ 55.6	16.6	6.339 2	0.264 1
白牛槭 *Acer mandshuricum*	5.0 ~ 49.5	16.4	6.073 8	0.253 1
怀槐 *Maackia amurensis*	5.3 ~ 39.8	15.7	3.072 4	0.128 0
裂叶榆 *Ulmus laciniata*	5.0 ~ 45.7	12.4	2.280 1	0.095 0
簇毛槭 *Acer barbinerve*	5.0 ~ 12.0	6.2	0.468 7	0.019 5
黄檗 *Phellodendron amurense*	7.9 ~ 52.0	28.3	6.221 8	0.259 2
大青杨 *Populus ussuriensis*	16.2 ~ 122.2	65.8	13.745 0	0.572 7
黑樱桃 Cerasus maximowiczii	5.2 ~ 22.8	10.2	0.675 8	0.028 2
白桦 *Betula platyphylla*	11.3 ~ 53.0	29.0	4.129 3	0.172 1
水榆花楸 *Sorbus alnifolia*	5.3 ~ 19.7	9.7	0.363 9	0.015 2
山杨 *Populus davidiana*	5.0 ~ 46.0	9.7	0.498 0	0.020 7
山荆子 *Malus baccata*	5.1 ~ 40.9	13.8	0.645 0	0.026 9
暴马丁香 *Syringa reticulata*	5.0 ~ 11.1	7.2	0.136 3	0.005 7
胡桃楸 *Juglans mandshurica*	7.7 ~ 53.1	29.9	1.243 0	0.051 8
鼠李 *Rhamnus davurica*	6.2 ~ 17.3	10.1	0.030 2	0.001 3
辽东楤木 *Aralia elata*	6.5	6.5	0.003 3	0.000 1
总计	5.0 ~ 122.2	22.1	1 025.262 5	42.719 3

(2)样地或样方的胸径结构离散程度用用胸径变异系数(V_D)和胸径基尼系数(G_D)描述。

$$V_D = \frac{\sigma}{\mu} \tag{6}$$

$$G_D = \frac{\sum_{k=2}^{N}(2k-N-1)\times b_k}{\sum_{k=2}^{N}(N-1)\times b_k} \tag{7}$$

式中: σ 为胸径标准差; μ 为胸径平均值; N 为样地或样方内乔木个体数; b_k 表示按升序第 k 个个体的胸高断面积。

1.3.3　林层划分及叶面积、生物量的计算

树木胸径与树高存在显著的正相关关系[24], 参照 Shao 等[25]和肖欢等[22]方法, 将红松阔叶林分为林下层(DBH < 10 cm)、次林层(10 cm≤DBH < 30 cm)、主林层(DBH≥30 cm)3 个不同的林层。

生物量及叶面积的计算参考徐振招[26]、孟盛旺[27]、孙雪[28]、秦立厚[29]的研究方法。其中部分树种没有对应的方程, 采用展叶物候及树体形态近似树种的方程代替(水榆花楸 *Sorbus alnifolia* 替代黑樱桃 *Cerasus maximowiczii* 和山荆子 *Malus baccata*, 毛榛 *Corylus mandshurica* 替代辽东楤木 *Aralia elata*)。利用滑动窗口法计算各样方总叶面积。

1.3.4　数据分析与统计检验

本研究采用单因素方差分析(analysis of variance, ANOVA)检验不同林层在物种多样性、结构多样性及生长指标上的差异。若 ANOVA 结果显示显著差异($\alpha = 0.05$), 则进一步进行 Tukey 检验以确定具体差异组。此外, 利用 Pearson 相关性分析探讨物种多样性、结构多样性与生长指标之间的关系。在相关系数($|r| < 0.8$)与方差膨胀因子(VIF < 10)的约束下, 筛选物种 Shannon 指数代表物种多样性, 胸径基尼系数代表结构多样性, 并进行通径分析。所有数据分析与可视化均在 Origin 2024、R 4.2.1 及 SPSS 21 中完成。

2　结果与分析

2.1　各林层乔木树种组成

主林层总株数为 4 165 株(表 2), 占样地总株数的 32.94%。该层主要由红松、紫椴、蒙古栎和水曲柳等优势树种组成。红松株数最多(1 531 株), 占比 36.76%, 其相对断面积(31.14%)和重要值(30.76%)显示出其在资源获取和生态位占据上的优势。紫椴次之(944 株, 占比 22.67%), 蒙古栎和水曲柳株数分别占 12.94% 和 10.59%。其他树种如色木槭、糠椴和春榆的株数和重要值较低, 主要分布于次林层和林下层, 适应较低光照和资源受限的环境。

次林层的总株数为 4 545 株(表 3), 占样地总株数的 35.95%, 略高于主林层。该层乔木种类最为丰富, 主要包括色木槭、红松、假色槭、糠椴和紫椴等。色木槭为次林层中最多的树种(885 株, 19.47%), 相对断面积为 21.62%。红松在次林层中虽株数减少(590 株, 12.98%), 但重要值(15.11%)仅次于色木槭, 显示出其在次林层中的竞争力。假色槭和糠椴株数分别占 16.72% 和 13.44%, 表明其在中等光照下的适应能力较强。紫椴(477 株, 10.50%)同样具备较强竞争力。其他树种如青楷槭、拧筋槭和春榆等在次林层中占比较低。

林下层总株数为 3 933 株(表 4), 占样地总株数的 31.11%。该层主要由假色槭、色木槭、青楷槭和糠椴组成。假色槭在林下层中占据主导地位(1 865 株, 47.42%), 其相对断面积为 45.52%, 重要值为 40.03%。色木槭在林下层中占据重要位置, 其株数达 696 株, 占比 17.70%。青楷槭和糠椴株数分别占 6.15% 和 6.41%, 显示出对低光照的良好适应性。紫椴、春榆和簇毛槭等树种的相对密度(< 5%)和重要值(< 6%)较低。

2.2　各林层物种多样性

次林层的 Shannon 多样性指数(均值 1.30)高于主林层(均值 1.11)和林下层(均值 0.89)(表 5), 表明次林层具有更高的物种丰富度和种间差异。次林层的 Simpson 多样性指数(均值 0.68)亦高于主林层(均值 0.61)和林下层(均值 0.50), 反映出次林层物种分布更加均匀, 种间竞争更平衡。林下层的 Simpson 多样性低值表明该层物种分布较为集中, 优势种较为明显。Pielou 均匀度指数在次林层(均值 0.90)略高于主林层(均值 0.88), 而林下层(均值 0.74)显著低于次林层和主林层。由此可见, 林下层物种分布相对集中, 种群间均匀度较低。次林层在物种多样性和均匀度方面均表现最佳, 说明该层能够支持更多物种的共存和均匀分布。

2.3　结构多样性

2.3.1　样地胸径结构多样性

样地乔木的径级分布多呈现倒“J”形(图 1)。在所有胸径类别中, 胸径为 5 ~ 9 cm 的个体数量最多, 共计 3 353 株, 占总个体数的 26.52%。林下层乔木个体数为 4 004 株, 占样地总个体数的 31.67%; 次林层 4 486 株, 占 35.48%; 主林层 4 153 株, 占 32.85%。

根据树种的径级结构特征, 可将其归纳为 3 种类型[30](图 1)。(1)倒“J”型分布, 包括假色槭、色木槭、糠椴、春榆、青楷槭和白牛槭。这些树种大多分布在次林层, 适应资源丰富的环境, 能够持续生产大量幼龄个体。(2)单峰型(正态型)分布, 包括主林层

表 2 主林层乔木树种组成

Tab. 2 Composition of tree species in main forest layer

树种	株数	相对密度/%	相对断面积/%	重要值/%
红松 *Pinus koraiensis*	1 531	36.76	31.14	30.76
紫椴 *Tilia amurensis*	944	22.67	21.95	21.73
蒙古栎 *Quercus mongolica*	539	12.94	17.76	15.31
水曲柳 *Fraxinus mandshurica*	441	10.59	15.90	13.49
色木槭*Acer pictum*	245	5.88	2.95	5.85
糠椴 *Tilia mandshurica*	182	4.37	3.15	4.55
春榆 *Ulmus japonica*	121	2.91	4.01	3.90
黄檗 *Phellodendron amurense*	41	0.98	0.49	1.09
大青杨 *Populus ussuriensis*	34	0.82	1.55	1.03
白桦 *Betula platyphylla*	26	0.62	0.32	0.61
白牛槭 *Acer mandshuricum*	14	0.34	0.16	0.38
裂叶榆 *Ulmus laciniata*	11	0.26	0.14	0.29
假色槭 *Acer pseudosieboldianum*	9	0.22	0.15	0.26
怀槐 *Maackia amurensi*	9	0.22	0.09	0.24
胡桃楸 *Juglans mandshurica*	8	0.19	0.12	0.23
拧筋槭 *Acer triflorum*	4	0.10	0.07	0.12
青楷槭 *Acer tegmentosum*	2	0.05	0.03	0.06
山杨 *Populus davidiana*	2	0.05	0.03	0.06
山荆子 *Malus baccata*	2	0.05	0.02	0.05
总计	4 165	100	100	100

表 3 次林层乔木树种组成

Tab. 3 Tree species composition in subcanopy layer

树种	株数	相对密度/%	相对断面积/%	重要值/%
色木槭*Acer pictum*	885	19.47	21.62	19.33
红松 *Pinus koraiensis*	590	12.98	20.07	15.11
假色槭 *Acer pseudosieboldianum*	760	16.72	10.11	13.82
糠椴 *Tilia mandshurica*	611	13.44	12.58	12.13
紫椴 *Tilia amurensis*	477	10.50	11.09	11.03
青楷槭 *Acer tegmentosum*	249	5.48	2.91	5.09
拧筋槭 *Acer triflorum*	212	4.66	4.45	5.06
春榆 *Ulmus japonica*	195	4.29	4.26	4.44
白牛槭 *Acer mandshuricum*	161	3.54	3.60	3.72
怀槐 *Maackia amurensi*	96	2.11	1.73	2.17
蒙古栎 *Quercus mongolica*	67	1.47	1.68	1.74
水曲柳 *Fraxinus mandshurica*	54	1.19	1.49	1.37
黄檗 *Phellodendron amurense*	45	0.99	1.50	1.36
裂叶榆 *Ulmus laciniata*	37	0.81	0.63	0.88
白桦 *Betula platyphylla*	31	0.68	1.04	0.83
黑樱桃 Cerasus maximowiczii	26	0.57	0.39	0.65
山荆子 *Malus baccata*	14	0.31	0.30	0.37
水榆花楸 *Sorbus alnifolia*	15	0.33	0.18	0.36
胡桃楸 *Juglans mandshurica*	6	0.13	0.18	0.18
山杨 *Populus davidiana*	5	0.11	0.11	0.14
暴马丁香 *Syringa reticulata*	4	0.09	0.03	0.09
簇毛槭 *Acer barbinerve*	3	0.07	0.02	0.07
鼠李 *Rhamnus davurica*	1	0.02	0.02	0.03
大青杨 *Populus ussuriensis*	1	0.02	0.02	0.03
总计	4 545	100	100	100

表 4　林下层乔木树种组成

Tab. 4　Tree species composition in understory layer

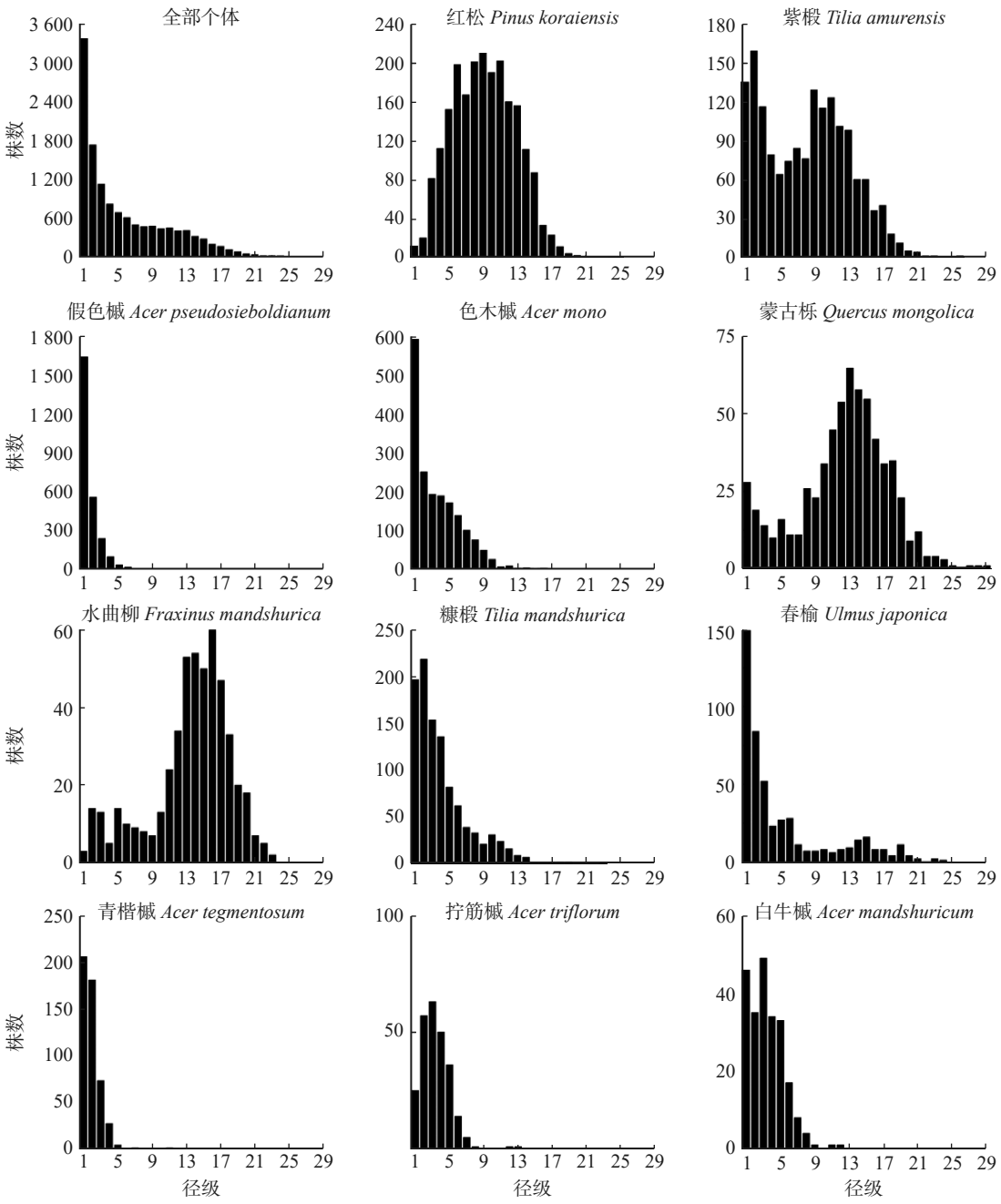
树种	株数	相对密度/%	相对断面积/%	重要值/%
假色槭 *Acer pseudosieboldianum*	1 865	47.42	45.52	40.03
色木槭 *Acer pictum*	696	17.70	16.91	17.36
青楷槭 *Acer tegmentosum*	242	6.15	6.78	7.39
糠椴 *Tilia mandshurica*	252	6.41	7.10	7.31
紫椴 *Tilia amurensis*	174	4.42	5.13	5.62
春榆 *Ulmus japonica*	177	4.50	4.59	5.43
簇毛槭 *Acer barbinerve*	122	3.10	2.75	3.47
裂叶榆 *Ulmus laciniata*	74	1.88	1.91	2.22
白牛槭 *Acer mandshuricum*	57	1.45	1.43	1.82
黑樱桃 Cerasus maximowiczii	44	1.12	1.24	1.45
拧筋槭 *Acer triflorum*	37	0.94	1.29	1.38
蒙古栎 *Quercus mongolica*	33	0.84	0.89	1.15
怀槐 *Maackia amurensi*	27	0.69	0.90	1.00
水榆花楸 *Sorbus alnifolia*	29	0.74	0.87	1.00
山杨 *Populus davidiana*	32	0.81	0.74	0.96
暴马丁香 *Syringa reticulata*	28	0.71	0.63	0.87
山荆子 *Malus baccata*	15	0.38	0.39	0.51
红松 *Pinus koraiensis*	14	0.36	0.43	0.48
水曲柳 *Fraxinus mandshurica*	8	0.20	0.28	0.29
黄檗 *Phellodendron amurense*	3	0.08	0.12	0.12
鼠李 *Rhamnus davurica*	2	0.05	0.04	0.07
胡桃楸 *Juglans mandshurica*	1	0.03	0.03	0.04
辽东楤木 *Aralia elata*	1	0.03	0.02	0.03
总计	3 933	100	100	100

表 5　不同林层物种和结构多样性及群落生长指标参数统计

Tab. 5　Parameter statistics of species, structural diversity and community growth index in different forest layers

项目		主林层		次林层		林下层	
		范围	均值	范围	均值	范围	均值
群落生长指标	地上生物量 /kg	709.02 ~ 32 492.40	9 556.95	26.57 ~ 3 430.21	1 053.30	2.15 ~ 901.16	145.21
	叶面积 /m^2	2 481.10 ~ 4 978.39	3 704.01	4 16.90 ~ 1 465.39	798.27	68.91 ~ 249.62	145.76
	胸高断面积 /m^2	0.15 ~ 3.30	1.46	0.01 ~ 0.65	0.21	0 ~ 0.08	0.03
	林分密度 /（株·hm^{-2}）	25 ~ 400	173	25 ~ 575	193	25 ~ 550	170
物种多样性	物种 Shannon 指数	0 ~ 1.91	1.11	0 ~ 2.2	1.30	0 ~ 2.03	0.89
	物种 Simpson 指数	0 ~ 0.84	0.61	0 ~ 0.88	0.68	0 ~ 0.86	0.50
	物种 Pielou 指数	0 ~ 1.00	0.88	0 ~ 1	0.90	0 ~ 1.00	0.74
结构多样性	胸径变异系数	0.02 ~ 0.54	0.27	0.04 ~ 0.56	0.31	0.01 ~ 0.39	0.19
	胸径基尼系数	0 ~ 0.59	0.30	0 ~ 0.69	0.34	0 ~ 0.51	0.21
	胸径 Shannon 指数	0 ~ 2.51	1.75	0 ~ 2.77	1.69	0 ~ 1.61	1.07
	胸径 Pielou 指数	0 ~ 0.61	0.41	0 ~ 0.82	0.51	0 ~ 0.70	0.48

的优势树种红松和水曲柳。拧筋槭主要分布在次林层，其径级结构呈正态分布或偏正态分布，显示出稳定的生长和资源占据能力。(3)双峰型分布，包括紫椴和蒙古栎。这些树种的径级结构在林下层和次林层各有一个峰值，呈现双峰分布特征，表明在不同林层中采取不同的生长策略，以适应多样化的资源条件。



起测径级(5 cm)开始，每 4 cm 划分一个径级。即径级 1 表示胸径 5 ~ 9 cm，2 表示胸径 10 ~ 14 cm，……，29 表示 117 ~ 121 cm。

图 1 阔叶红松林大样地及乔木树种径级结构

Fig. 1 Large scale sample plots of broadleaved Korean pine forest and diameter class structure of tree species

不同树种的胸径基尼系数范围为 0.28 ~ 0.73，变异系数范围为 0.25 ~ 0.93(图 2)。其中，春榆的变异系数(0.93)和基尼系数(0.73)较高，且其径级结构呈现倒“J”型；暴马丁香的变异系数(0.25)和基尼系数(0.28)均为最低。红松、蒙古栎和水曲柳的胸径分布较为均匀，主要集中在 20 cm 以上，且其变异系数和基尼系数较低，表明这些树种的胸径分布一致性较高。

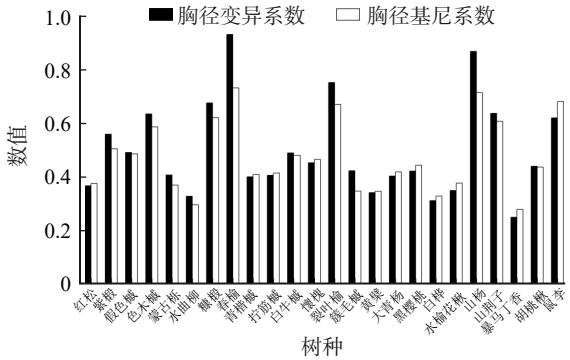


图 2 大样地各树种胸径变异系数和基尼系数

Fig. 2 Coefficient of variation and Gini coefficient of DBH of various tree species in large scale sample plots

2.3.2 各林层胸径结构多样性

主林层、次林层和林下层胸径变异系数分别为 0.27、0.31 和 0.19，胸径基尼系数分别为 0.30、0.34

和 0.21(表 5)。次林层的变异程度和不均匀性均最高，主林层次之，林下层最低。这表明次林层中胸径分布的差异较大，而林下层则表现出较为均匀的胸径分布。胸径 Shannon 指数在主林层(均值 1.75)和次林层(均值 1.69)较高，林下层(均值 1.07)显著较低(表 5)。高 Shannon 指数值表明主林层和次林层中胸径多样性较高，有利于资源的高效利用和生态位的分化。林下层的低 Shannon 指数值反映出胸径分布较为单一。次林层胸径 Pielou 均匀度指数(均值 0.51)高于主林层(均值 0.41)和林下层(均值 0.48)，表明次林层胸径分布更为均衡。主林层和林下层的 Pielou 均匀度指数较低，表明少数大径木对资源的集中利用，导致胸径分布不均。

2.4　方差分析及多重比较

不同林层在物种多样性指数以及结构多样性指数上存在显著差异($P < 0.05$，表 6)。其他变量(AGB、LA、BA、SD、V_D、G_D)在不同林层之间差异不显著。进一步进行 Tukey 多重比较(表 7)，不同林层在物种多样性指数(H_1、D_1、J_1)以及结构多样性指数(H_D、J_D)上存在显著差异，尤其是次林层在物种多样性方面表现出更高的多样性和均匀度。

2.5　不同林层物种多样性、结构多样性与群落生长特征的相关性

地上生物量(AGB)在所有林层中与叶面积(LA)、胸高断面积(BA)、林分密度(SD)、物种多样性指数(Shannon 指数 H_1、Simpson 指数 D_1)、胸径多样性指数(H_D、J_D)均呈显著正相关($P < 0.01$)。其中，AGB 与 BA 的相关性在主林层、次林层和林下层逐渐递减。AGB 与 LA、SD 和胸径均匀度(J_D)在次林层的相关性最强，主林层次之，林下层最低。物种多样性指数(H_1、D_1)对 AGB 的影响在次林层最大，主林层最小。AGB 与胸径变异系数及胸径基尼系数在主林层呈显著正相关($P < 0.001$)，而在次林层和林下层则无显著相关性。此外，AGB 与物种均匀度指数(J_1)在主林层呈负相关，但在次林层和林下

表 6　各林层物种和结构多样性及生长指标方差分析

Tab. 6　Analysis of variance in species, structural diversity and growth indicators of various forest layers

变量	自由度	方差	平均方差	F	P
AGB	2	0.58	0.29	1.38	0.253
LA	2	1.05	0.53	1.56	0.211
BA	2	0.07	0.04	0.15	0.862
SD	2	0.16	0.08	0.32	0.728
V_D	2	0.05	0.02	0.08	0.922
G_D	2	0.46	0.23	0.84	0.431
H_1	2	20.63	10.32	49.63	0.001
D_1	2	27.54	13.77	102.36	0.001
J_1	2	24.44	12.22	226.63	0.001
H_D	2	2.23	1.12	4.59	0.010
J_D	2	2.82	1.41	5.69	0.004

注: AGB. 总地上生物量; LA. 总叶面积; SD. 林分密度; BA. 总胸高断面积; V_D. 胸径变异系数; G_D. 胸径基尼系数; H_1. 物种Shannon指数; D_1. 物种Simpson指数; J_1. 物种Pielou指数; H_D. 胸径Shannon指数; J_D. 胸径Pielou指数。下同。

表 7　不同林层间差异显著变量的多重比较结果

Tab. 7　Multiple comparison results of variables with significant differences among varied forest layers

变量	比较组	差异	下限	上限	P
H_1	林下层−次林层	0.005 8	−0.073 6	0.085 1	0.984
	主林层−次林层	0.285 7	0.209 2	0.362 2	0.001
	主林层−林下层	0.279 9	0.201 2	0.358 6	0.001
D_1	林下层−次林层	0.006 1	−0.057 7	0.069 9	0.972
	主林层−次林层	0.329 8	0.268 3	0.391 4	0.001
	主林层−林下层	0.323 7	0.260 4	0.387	0.001
J_1	林下层−次林层	0.006 4	−0.03 4	0.046 8	0.926
	主林层−次林层	0.311	0.272 1	0.35	0.001
	主林层−林下层	0.304 6	0.264 5	0.344 7	0.001
H_D	林下层−次林层	0.002 2	−0.083 6	0.088 1	0.998
	主林层−次林层	0.094 1	0.016 5	0.171 8	0.022
	主林层−林下层	0.091 9	0.015 4	0.168 5	0.028
J_D	林下层−次林层	0.000 3	−0.089 7	0.090 3	1.000
	主林层−次林层	0.106 7	0.030 7	0.182 7	0.006
	主林层−林下层	0.103 5	0.018 8	0.188 1	0.017

层转为正相关，其中林下层的相关性显著($P<0.001$)。

LA 与物种多样性指数(H_1、D_1)在次林层和林下层中呈显著正相关($P<0.001$)。LA 与胸径多样性指数(H_D、J_D)在所有林层显著正相关($P<0.001$)。然而，LA 与胸径均匀度指数(J_1)在主林层和次林层无显著相关性，但在林下层呈显著正相关($P<0.05$)。此外，LA 与胸高断面积(BA)在所有林层均呈显著正相关($P<0.001$)，且在次林层的相关性最强，其次为林下层，主林层最低。LA 与胸径基尼系数(G_D)在次林层呈显著负相关($P<0.05$)。

BA 与 SD、物种多样性指数(H_1、D_1)以及胸径多样性指数(H_D、J_D)在各个林层中均呈显著正相关($P<0.001$)。BA 与物种均匀度指数(J_1)在主林层呈显著负相关($r=-0.12$，$P<0.001$)，在次林层无显著相关性，而在林下层则呈显著正相关($r=0.11$，$P<0.05$)。林分密度(SD)与物种多样性和结构多样性指数在各林层中均存在显著相关性($P<0.001$)，与胸径多样性指数(H_D)的相关性在主林层、次林层和林下层依次递减(图 3)。

2.6 物种多样性和结构多样性与群落生长指标的通径分析

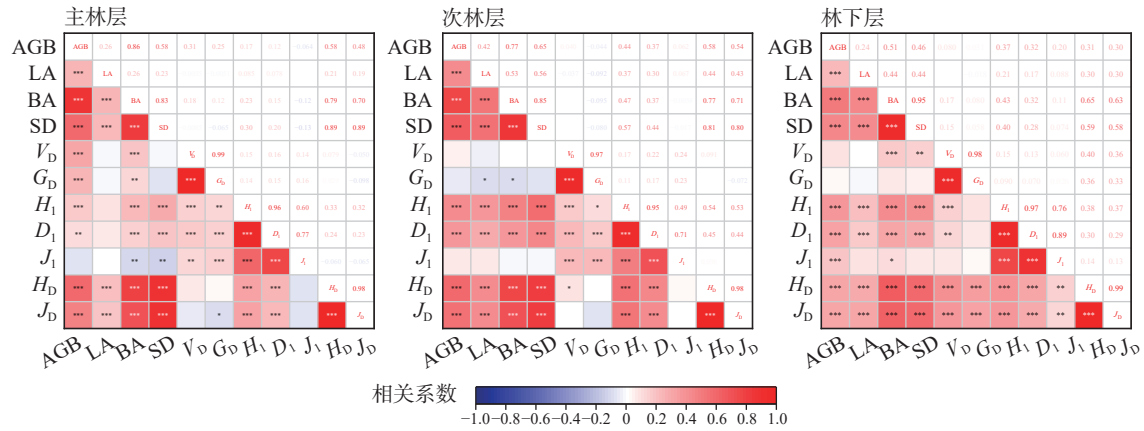
H_1 对 AGB、BA 和 SD 直接效应和总效应均在次林层最高，林下层次之，主林层最低，表明物种多样性的提升对这些生长指标均具有显著的促进作用。在次林层，AGB(总效应 0.670 4)、BA(总效应 0.579 2)和 SD(总效应 0.689 4)受到 H_1 的直接作用占比分别高达 99.58%、99.22% 和 99.43%，间接效应贡献极小，表明 H_1 的促进作用主要通过直接效应实现。在主林层和林下层，H_1 的间接效应在 AGB、BA 和 SD 中占比均低于 13%，说明物种多样性通过结构多样性(G_D)对这些指标的间接影响较小。同时，H_1 和 G_D 对 LA 的总效应均小于 0.2，表明物种多样性和结构多样性对叶面积的促进作用相对较小，其中 H_1 的总效应在次林层最高(0.188 0)，但直接效应占比达 99.04%，间接效应可以忽略不计；而 G_D 在主林层和林下层对 LA 的促进作用主要通过 H_1 的间接效应实现(间接效应占比分别为 54.69% 和 60.11%)，但总体效应较低。G_D 对各生长指标的作用呈现显著的林层异质性：在次林层，G_D 对 AGB(−0.265 3)、BA(−0.407 3)和 SD(−0.356 8)均表现为负向直接效应，直接效应占比分别为 95.74%、97.62% 和 96.75%，表明在次林层，过高的结构多样性可能加剧资源分配不均和种间竞争，从而抑制生长；在主林层，G_D 对 AGB(0.174 8)表现为正向促进作用，但对 SD 的直接效应为负(−0.091 5)，通过 H_1 的间接效应对 SD 的正向调节(0.037 9)部分缓解了直接负效应；在林下层，G_D 对 AGB(0.332 8)、BA(0.269 2)和 SD(0.199 7)的总效应均为正，其中通过 H_1 的间接效应占比分别达到 45.28%、39.45% 和 50.13%，表明在林下层结构多样性通过提升物种多样性显著促进群落发育(表 8)。

3 讨 论

3.1 阔叶红松林乔木树种组成及其结构特征

3.1.1 垂直分布与光照适应

阔叶红松林中树种的垂直分布反映了其对光照条件的适应。主林层中，红松因较高的光合作用效率和较低的光抑制特性[18]占据主导地位，其单峰型胸径结构显示在强光下的稳定生长。相比之下，紫椴和色木槭展现出较强的耐阴性，紫椴在弱光下保持较高的叶片呼吸率[31]，并通过独特的叶片形态和生理结构高效碳同化[32]，适应次林层和林下层的低光环境。次林层物种多样性较高，色木槭和假色槭通过生态位分化和资源互补减少直接竞争，促进群



*、**和***分别表示 $P<0.05$、$P<0.01$ 和 $P<0.001$。

图 3 不同林层生物量、叶面积、胸高断面积、群落结构多样性和物种多样性的相关性

Fig. 3 Correlations between biomass, leaf area, basal area, community structure diversity and species diversity in different forest layers

表 8　各林层物种多样性和结构多样性对生长指标的通径分析

Tab. 8　Path analysis of species diversity and structural diversity on growth indicators across different forest layers

因变量	自变量	林层	直接效应	通过G_D的间接效应	通过H_1的间接效应	总效应
AGB	H_1	主林层	0.168 1	0.023 0	0	0.191 0
		次林层	0.667 6	0.002 9	0	0.670 4
		林下层	0.551 9	0.030 7	0	0.582 5
	G_D	主林层	0.149 2	0	0.025 7	0.174 8
		次林层	−0.254 0	0	−0.011 3	−0.265 3
		林下层	0.182 1	0	0.150 7	0.332 8
LA	H_1	主林层	0.075 7	0.002 5	0	0.078 3
		次林层	0.186 2	0.001 8	0	0.188 0
		林下层	0.078 5	0.003 2	0	0.081 8
	G_D	主林层	0.008 7	0	0.010 5	0.019 2
		次林层	−0.158 6	0	−0.003 2	−0.161 8
		林下层	0.013 9	0	0.021 1	0.035 1
BA	H_1	主林层	0.218 2	0.009 1	0	0.227 4
		次林层	0.574 7	0.004 4	0	0.579 2
		林下层	0.385 9	0.024 8	0	0.410 6
	G_D	主林层	0.038 6	0	0.030 5	0.069 1
		次林层	−0.397 6	0	−0.009 8	−0.407 3
		林下层	0.163 0	0	0.106 2	0.269 2
SD	H_1	主林层	0.295 1	−0.011 9	0	0.283 2
		次林层	0.685 5	0.003 9	0	0.689 4
		林下层	0.368 5	0.018 4	0	0.386 9
	G_D	主林层	−0.129 5	0	0.037 9	−0.091 5
		次林层	−0.345 2	0	−0.011 6	−0.356 8
		林下层	0.099 6	0	0.100 1	0.199 7

落稳定性和生产力。色木槭的高相对断面积显示其在资源获取和空间占据上的优势，假色槭在林下层占比 47.42%，其倒“J”型胸径结构持续产生幼树，适应资源有限环境，维持群落动态平衡。

这种垂直分层优化了资源利用，减少物种间竞争，提升森林生态系统的稳定性和抗干扰能力。主林层以红松和紫椴为主，次林层和林下层分别由色木槭和假色槭主导，促进多样性和功能协同[33]，通过树种分工和资源共享增强可持续性[34]。

3.1.2　胸径结构与生态意义

红松等优势树种的胸径结构呈单峰型，表明在群落中地位稳定[33]，有较强的适应性。有研究[35−36]指出红松在高竞争环境中的更新能力有限，但其近似正态分布的径级结构却显示出种群的长期稳定性[37]。紫椴和蒙古栎的径级结构呈双峰型，反映其在不同发育阶段的竞争差异，这可能与资源利用模式和种间竞争压力密切相关[38]。各物种通过不同的资源利用策略和竞争机制维持了群落的生态平衡，为种群更新和竞争研究提供了新视角。

3.2　林层间物种多样性和结构多样性与生长指标的关系

3.2.1　不同林层地上生物量与多样性关系

主林层中，大径木的大胸高断面积驱动 AGB。研究显示，在优势林层中，大树对 AGB 的贡献显著，胸高断面积是成熟林地上生物量的主要预测因子[39]。森林结构的复杂性，如胸径多样性化可增强生产力，尤其是在竞争性较强的林层[40−41]。高胸径变异（V_D）或基尼系数（G_D）增强大径木的资源利用优势，提升整体生物量。但物种均匀度（J_1）与 AGB 负相关，表明在大树为主林层中，均匀度提高可能意味削弱大径木数量和尺寸优势，不利于 AGB 的积累。而在中下层，适度均匀的物种分布促进光能和养分利用协调，促进生物量的增长[42]。通径分析显示，物种多样性在次林层对 AGB 的直接促进效应最强，而在主林层和林下层较低。结构多样性（G_D）在次林层对 AGB 的直接效应为负，表明过高的胸径不均匀加剧

竞争，抑制中层树种生长。但在主林层，G_D 则对 AGB 呈显著正向促进，支持胸径差异在竞争性林层中增强生产力[41]；林下层 G_D 通过提升 H_1 间接促进 AGB，与资源高效利用和生态位分化相符[33]。

3.2.2 叶面积与群落多样性的耦合

叶面积(LA)总体上与物种多样性(H_1、D_1)以及胸径多样性(H_D、J_D)正相关。符合“多样性增强资源利用效率，促进光合作用与叶面积扩张”的观点[43]。在主林层与次林层中，LA 与物种均匀度(J_1)无显著相关性，表明大树或中层树种在光资源充足时对均匀度变化并不敏感；林下层树种对光资源的敏感性较高[44]，均匀度的提升通常有利于次级植被的光能获取[45]。次林层 H_1 对 LA 的直接促进效应最高，主林层与林下层更多依赖于 G_D 通过 H_1 产生的间接作用。光照充足的上层林分中，结构多样性较难直接扩大叶面积；资源受限的下层环境中，结构与物种多样性协同缓解竞争，促进叶面积累积。

3.2.3 胸高断面积和林分密度与多样性关系

胸高断面积与林分密度是群落生长的重要指标[46]，与物种多样性(H_1、D_1)及结构多样性(H_D、J_D)均呈显著正相关，表明多样性通过生态位分化和资源互补提升群落胸高断面积与林分密度。均匀度较高的群落在资源丰富时表现出更高的生产力[47]，均匀的物种分布促进资源的均衡利用，如林下层。但不一定适用于资源有限或竞争激烈的环境[48]，如主林层，资源往往集中在优势大径木，从而导致物种均匀度下降[49−50]。通径分析印证了这一规律：次林层 H_1 对胸高断面积与林分密度直接促进最强，而 G_D 呈负效应，表明过大胸径差异加剧中层竞争。相反，在主林层，G_D 对林分密度的直接效应为负，但通过 H_1 间接正向调节；林下层 G_D 通过 H_1 间接促进胸高断面积与林分密度的增长。这表明结构分化与多样性协同避免过度竞争，促进群落生长。

综上所述，不同林层对物种和结构多样性的响应各异：主林层由大径木主导生产力，次林层对多样性敏感需控制结构差异，林下层依赖均匀度和多样性协同。管理上，主林层应适度保留大径木提升生物量，但避免资源垄断降低多样性；次林层保持物种丰富度和适度结构差异，避免竞争失衡；林下层通过间伐或补植优化均匀度和多样性，最大化资源利用效率。通过调控多样性与结构特征，可提升森林生产力和生态系统稳定性。

4 结 论

本研究揭示了长白山阔叶红松林不同林层乔木树种的组成及其分布特征。物种多样性分析表明，次林层的物种多样性和均匀度最高，支持更多物种的共存与资源的高效利用。胸径结构呈现倒“J”型、单峰型和双峰型 3 种类型，反映出不同树种在资源获取和竞争策略上的差异。物种多样性显著促进地上生物量、叶面积和胸高断面积的增长，在次林层效果最为显著。胸径基尼系数在次林层对生物量呈负向影响，提示过高的结构不均可能加剧竞争压力，抑制生长指标的提升。而在主林层和林下层，结构多样性通过不同机制对生长指标产生正向促进作用，增强了群落的生产力和生态稳定性。

总体而言，不同林层的物种及结构多样性对森林群落的生长和生态功能具有重要影响。研究结果为森林的分层管理和生态保护提供了科学依据，有助于提升森林生态系统的稳定性与可持续性。

致谢 北京林业大学森林培育与保护教育部重点实验室为本研究提供实验条件，吉林省长白山国家级自然保护区管理局为本研究开展野外工作提供方便。

参 考 文 献

[1] 鲁君悦, 吴兆飞, 张春雨, 等. 吉林蛟河针阔混交林林层结构对生产力的影响 [J]. 生态学报, 2021, 41(5): 2024−2032.
Lu J Y, Wu Z F, Zhang C Y, et al. Influence of forest strate structure on productivity of coniferous and broad-leaved mixed forest in Jiaohe, Jilin[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(5): 2024−2032.

[2] 吴初平, 韩文娟, 江波, 等. 浙江定海次生林内物种丰富度与生物量和生产力关系的环境依赖性 [J]. 生物多样性, 2018, 26(6): 545−553.
Wu C P, Han W J, Jiang B, et al. Relationships between species richness and biomass/productivity depend on environmental factors in secondary forests of Dinghai, Zhejiang Province[J]. Biodiversity Science, 2018, 26(6): 545−553.

[3] Ouyang S, Xiang W, Wang X, et al. Significant effects of biodiversity on forest biomass during the succession of subtropical forest in south China[J]. Forest Ecology and Management, 2016, 372: 291−302.

[4] 谭珊珊, 王忍忍, 龚筱羚, 等. 群落物种及结构多样性对森林地上生物量的影响及其尺度效应: 以巴拿马 BCI 样地为例 [J]. 生物多样性, 2017, 25(10): 1054−1064.
Tan S S, Wang R R, Gong X L, et al. Scale dependent effects of species diversity and structural diversity on aboveground biomass in a tropical forest on Barro Colorado Island, Panama[J]. Biodiversity Science, 2017, 25(10): 1054−1064.

[5] Lie Z, Lin W, Huang W, et al. Warming changes soil N and P supplies in model tropical forests[J]. Biology and Fertility of Soils, 2019, 55(7): 751−763.

[6] Ali A, Lin S L, He J K, et al. Climate and soils determine aboveground biomass indirectly via species diversity and stand structural complexity in tropical forests[J]. Forest Ecology and Management, 2019, 432: 823−831.

[7] 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.

[8] Ali A, Mattsson E. Individual tree size inequality enhances aboveground biomass in homegarden agroforestry systems in the dry zone of Sri Lanka[J]. Science of the Total Environment, 2017, 575: 6−11.

[9] Staudhammer C L, LeMay V M. Introduction and evaluation of possible indices of stand structural diversity[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2001, 31(7): 1105−1115.

[10] Lei X, Wang W, Peng C. Relationships between stand growth and structural diversity in spruce-dominated forests in New Brunswick, Canada[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2009, 39(10): 1835−1847.

[11] LaRue E A, Hardiman B S, Elliott J M, et al. Structural diversity as a predictor of ecosystem function[J]. Environmental Research Letters, 2019, 14(11): 114011.

[12] Zhao A, Hu T, Chen X. Multiple-scale spatial analysis of community structure in a mountainous mixed evergreen-deciduous broad-leaved forest, Southwest China[J]. Biodiversity Science, 2009, 17(1): 43.

[13] 窦啸文, 吴登瑜, 张笑菁, 等. 天目山常绿阔叶林胸高断面积生长量影响因子研究 [J]. 浙江农林大学学报, 2023, 40(5): 1063−1072.
Dou X W, Wu D Y, Zhang X J, et al. Study on the factors affecting breast-height basal area increment of evergreen broad-leaved forest in Mount Tianmu[J]. Journal of Zhejiang A& F University, 2023, 40(5): 1063−1072.

[14] 姚小兰, 郝建锋, 伍炫蓓, 等. 川北白云山地区不同密度下亮叶桦人工林群落结构和物种多样性 [J]. 华南农业大学学报, 2017, 38(4): 95−102.
Yao X L, Hao J F, Wu X B, et al. Community structure and species diversity of *Betula luminifera* plantation under different stand densities in Baiyunshan, north Sichuan[J]. Journal of South China Agricultural University, 2017, 38(4): 95−102.

[15] Koontz M J, North M P, Werner C M, et al. Local forest structure variability increases resilience to wildfire in dry western U. S. coniferous forests[J]. Ecology Letters, 2020, 23(3): 483−494.

[16] 朱杰, 吴安驰, 邹顺, 等. 南亚热带常绿阔叶林树木多样性与生物量和生产力的关联及其影响因素 [J]. 生物多样性, 2021, 29(11): 1435−1446.
Zhu J, Wu A C, Zou S, et al. Relationships between tree diversity and biomass/productivity and their influence factors in a lower subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. Biodiversity Science, 2021, 29(11): 1435−1446.

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

[18] Pak U, Guo Q, Liu Z, et al. Spatial distribution of *Pinus koraiensis* trees and community-level spatial associations in broad-leaved Korean pine mixed forests in northeastern China[J]. Plants, 2023, 12(16): 2906.

[19] Yang M, Cai T, Ju C, et al. Evaluating spatial structure of a mixed broad-leaved/Korean pine forest based on neighborhood relationships in Mudanfeng National Nature Reserve, China[J]. Journal of Forestry Research, 2019, 30(4): 1375−1381.

[20] 徐玮泽, 刘琪璟, 孟盛旺, 等. 长白山阔叶红松林树木种群动态的长期监测 [J]. 应用生态学报, 2018, 29(10): 3159−3166.
Xu W Z, Liu Q J, Meng S W, et al. Long-term monitoring of tree population dynamics of broad-leaved Korean pine forest in Changbai Mountains, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(10): 3159−3166.

[21] 傅沛云. 东北植物检索表 [M]. 北京: 科学出版社, 1995.
Fu P Y. Key to Northeast China plants[M]. Beijing: Science Press, 1995.

[22] 肖欢, 叶尔江·拜克吐尔汗, 张春雨, 等. 长白山阔叶红松林林层群落结构与生产力的关系 [J]. 林业科学, 2024, 60(3): 57−64.
Xiao H, Yeerjiang B K T E H, Zhang C Y, et al. Relationship between forest layer community structure and productivity of broad-leaved Korean pine forest in Changbai Mountain[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2024, 60(3): 57−64.

[23] Fatunsin O E, Staudhammer C, Hart J, et al. Disentangling the contributions of ecological conditions to biomass in longleaf pine forests[J]. Forest Ecology and Management, 2024, 572: 122297.

[24] Li Y, Deng X, Huang Z, et al. Development and evaluation of models for the relationship between tree height and diameter at breast height for Chinese-fir plantations in subtropical China[J]. PloS one, 2015, 10(4): e0125118.

[25] Shao G, Schall P, Weishampel J F. Dynamic simulations of mixed broadleaved-*Pinus koraiensis* forests in the Changbaishan Biosphere Reserve of China[J]. Forest Ecology and Management, 1994, 70(1−3): 169−181.

[26] 徐振招. 长白山阔叶红松林光合固碳能力及碳利用效率研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2022.
Xu Z Z. Photosynthetic carbon assimilation and carbon use efficiency of mixed-broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2022.

[27] 孟盛旺. 大兴安岭主要树种地上生物量研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2018.
Meng S W. The aboveground biomass of the main tree species in Daxing'anling Mountains[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2018.

[28] 孙雪. 东北温带森林混合树种生物量方程构建与应用 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2023.
Sun X. Construction and application of biomass equations of mixed tree species in northeast temperate forests[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2023.

[29] 秦立厚. 长白山阔叶红松林凋落叶分解特性研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2021.
Qin L H. Leaf litter decomposition characteristics in the mixed-broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain[D].

Beijing: Beijing Forestry University, 2021.

[30] 温韩东, 林露湘, 杨洁, 等. 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林 20 hm²动态样地的物种组成与群落结构 [J]. 植物生态学报, 2018, 42(4): 419−429.
Wen H D, Lin L X, Yang J, et al. Species composition and community structure of a 20 hm² plot of mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest on the Mts. Ailaoshan, Yunnan Province, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2018, 42(4): 419−429.

[31] Sun J W, Yao F Q, Zhang Z H. Differences of leaf dark respiration and light inhibition between saplings and mature trees of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis*[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(5): 1454−1468.

[32] Bai X, Brenes-Arguedas T, Ye J, et al. Dynamics of two multi-stemmed understory shrubs in two temperate forests[J]. PLoS One, 2014, 9(6): e98200.

[33] Li Y, He J, Yu S, et al. Spatial structure of the vertical layers in a subtropical secondary forest 57 years after clear-cutting[J]. iForest-Biogeosciences and Forestry, 2019, 12(5): 442−450.

[34] Long J, Tang M, Chen G. Influence of strata-specific forest structural features on the regeneration of the evergreen broad-leaved forest in Tianmu Mountain[J]. PLoS One, 2021, 16(2): e0247339.

[35] Li J. Regeneration and restoration of broad-leaved Korean pine forests in Lesser Xing'an Mountains of Northeast China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(7): 1268−1277.

[36] Dai L M, Qi L, Wang Q W, et al. Changes in forest structure and composition on Changbai Mountain in Northeast China[J]. Annals of Forest Science, 2011, 68(5): 889−897.

[37] Zhou G, Liu Q, Xu Z, et al. How can the shade intolerant Korean pine survive under dense deciduous canopy?[J]. Forest Ecology and Management, 2020, 457: 117735.

[38] Pond N C, Froese R E. Interpreting stand structure through diameter distributions[J]. Forest Science, 2015, 61(3): 429−437.

[39] Zeng P, Zhang W, Li Y, et al. Forest total and component above-ground biomass (AGB) estimation through C-and L-band polarimetric SAR data[J]. Forests, 2022, 13(3): 442.

[40] Ishii H T, Tanabe S I, Hiura T. Exploring the relationsh0ips among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems[J]. Forest Science, 2004, 50(3): 342−355.

[41] Wang L, Ju Y, Ji Y, et al. Estimation of forest above-ground biomass in the study area of Greater Khingan ecological station with integration of airborne LiDAR, Landsat 8 OLI, and hyperspectral remote sensing data[J]. Forests, 2024, 15(11): 1861.

[42] Chen J, Song B, Rudnicki M, et al. Spatial relationship of biomass and species distribution in an old-growth *Pseudotsuga-tsuga* forest[J]. Forest Science, 2004, 50(3): 364−375.

[43] Klinger R, Brooks M. Alternative pathways to landscape transformation: invasive grasses, burn severity and fire frequency in arid ecosystems[J]. Journal of Ecology, 2017, 105(6): 1521−1533.

[44] Ligot G, Balandier P, Courbaud B, et al. Managing understory light to maintain a mixture of species with different shade tolerance[J]. Forest Ecology and Management, 2014, 327: 189−200.

[45] Wang K, Wang C, Feng X M, et al. Research progress on the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(1): 11−23.

[46] Liu D, Zhou C, He X, et al. The effect of stand density, biodiversity, and spatial structure on stand basal area increment in natural spruce-fir-broadleaf mixed forests[J]. Forests, 2022, 13(2): 162.

[47] Lemieux J, Cusson M. Effects of habitat-forming species richness, evenness, identity, and abundance on benthic intertidal community establishment and productivity[J]. PloS One, 2014, 9(10): e109261.

[48] Hordijk I, Maynard D S, Hart S P, et al. Evenness mediates the global relationship between forest productivity and richness[J]. Journal of Ecology, 2023, 111(6): 1308−1326.

[49] Ondei S, Buettel J C, Aandahl R Z, et al. Tree species richness and evenness affect forest biomass differently across biogeographic regions[J]. bioRxiv, 2023: 2023.12. 07.570720.

[50] Collet C, Ningre F, Barbeito I, et al. Response of tree growth and species coexistence to density and species evenness in a young forest plantation with two competing species[J]. Annals of Botany, 2014, 113(4): 711−719.

（责任编辑 孟 瑶 李 契
责任编委 张会儒）