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

# 林分起源、年龄与纬度梯度对兴安落叶松林植被多样性及乔木层碳密度的影响

郭艳荣 吉亚娜 王洪林 刘洋 朱静怡 韩鹏 苏鑫森

# Effects of stand origin, age, and latitudinal gradients on biodiversity and tree-layer carbon density in *Larix gmelinii* forests

Guo Yanrong, Ji Yana, Wang Honglin, Liu Yang, Zhu Jingyi, Han Peng, Su Xinsen

引用本文:
郭艳荣, 吉亚娜, 王洪林, 刘洋, 朱静怡, 韩鹏, 苏鑫森. 林分起源、年龄与纬度梯度对兴安落叶松林植被多样性及乔木层碳密度的影响[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(5):26–36. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250458
Guo Yanrong, Ji Yana, Wang Honglin, Liu Yang, Zhu Jingyi, Han Peng, Su Xinsen. Effects of stand origin, age, and latitudinal gradients on biodiversity and tree–layer carbon density in *Larix gmelinii* forests[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(5):26–36. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250458

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250458

---

**您可能感兴趣的其他文章**

**Articles you may be interested in**

基于结构方程模型的兴安落叶松天然林碳汇量驱动因素

Driving factors of carbon sink in natural *Larix gmelinii* forests based on structural equation models

北京林业大学学报, 2024, 46(9): 1–10. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230284

内蒙古大兴安岭林区白桦天然林单木胸径生长模型构建

Construction of individual tree DBH growth models for natural *Betula platyphylla* forests in Daxing’an Mountains, Inner Mongolia of northern China

北京林业大学学报, 2024, 46(8): 101–110. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230086

基于林木分级的大兴安岭天然兴安落叶松树高曲线研究

Height curve of natural *Larix gmelinii* in the Daxing’anling Mountains of northeastern China based on forest classification

北京林业大学学报, 2023, 45(5): 88–96. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210513

兴安落叶松林气候适宜性与生产力的关系

Relationship between climatic suitability and productivity of *Larix gmelinii* forest

北京林业大学学报, 2023, 45(11): 1–10. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220361

基于气候因子的兴安落叶松天然林单木直径生长模型构建

Development of individual–tree diameter increment model for natural *Larix gmelinii* forests based on climatic factors

北京林业大学学报, 2022, 44(8): 1–11. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210353

采伐强度对阔叶红松林生态系统碳密度恢复的影响

Effects of logging intensity on restoration of carbon density in broadleaved Korean pine forest ecosystem

北京林业大学学报, 2022, 44(10): 33–42. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220190

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250458

# 林分起源、年龄与纬度梯度对兴安落叶松林植被多样性及乔木层碳密度的影响

郭艳荣[1] 吉亚娜[1] 王洪林[2] 刘 洋[1] 朱静怡[1] 韩 鹏[1] 苏鑫森[1]
（1. 内蒙古农业大学林学院，内蒙古 呼和浩特 010019；2. 内蒙古森工集团乌尔旗汉森林工业有限公司，内蒙古 牙克石 022159）

**摘要:【目的】**兴安落叶松是大兴安岭寒温带森林的建群树种，其植被多样性与碳密度格局对区域碳汇功能和生态安全至关重要。然而林分起源、林分年龄与纬度梯度如何共同影响其结构与碳动态仍缺乏系统量化。本文旨在明确三者对林下植被多样性和乔木层碳密度的影响及其交互作用。**【方法】**基于大兴安岭 929 块兴安落叶松样地实测调查数据，采用线性混合效应模型与结构方程模型，系统评估林分起源、年龄及纬度梯度对林下植被多样性与碳密度的独立与交互效应。**【结果】**不同起源林分在乔木层碳密度上存在显著差异，天然林整体上具有更高的乔木层碳密度，而人工林在幼龄阶段碳密度较低，随林龄增加明显上升，并在成、过熟林阶段趋于下降。林下植被多样性与乔木层碳密度均呈显著年龄依赖性变化，且不同起源林分的碳密度年龄响应模式存在差异，表明林龄是影响森林结构与碳储量形成的关键因子。沿纬度梯度、林下植被多样性指数和乔木层碳密度总体呈低纬向高纬递减的空间格局，反映出气候梯度的显著调控作用。多因素分析表明，林分起源、年龄与纬度三因素交互作用不显著，但纬度与林分起源或年龄交互作用显著，说明纬度主要通过调节林分年龄效应或起源效应来影响乔木层碳密度和植被多样性的空间分布特征。**【结论】**兴安落叶松林植被多样性与乔木层碳密度受林分起源、林分年龄与纬度梯度的综合驱动，其中林分年龄起主导作用，林分起源影响在早期发育阶段更为显著，纬度梯度通过调节林分发育过程间接影响碳密度格局。研究结果对提升区域碳汇能力、支撑东北寒温带森林适应气候变化、推动生态保护与高质量发展具有重要科学依据。

**关键词：**兴安落叶松林；林分起源；林分年龄；纬度梯度；碳密度；线性混合效应模型；结构方程模型；大兴安岭
**中图分类号：**S791.222；S750 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2026)05−0026−11
**引文格式：**郭艳荣，吉亚娜，王洪林，等. 林分起源、年龄与纬度梯度对兴安落叶松林植被多样性及乔木层碳密度的影响[J]. 北京林业大学学报，2026，48(5)：26−36. Guo Yanrong, Ji Yana, Wang Honglin, et al. Effects of stand origin, age, and latitudinal gradients on biodiversity and tree-layer carbon density in *Larix gmelinii* forests[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(5): 26−36.

# Effects of stand origin, age, and latitudinal gradients on biodiversity and tree-layer carbon density in *Larix gmelinii* forests

Guo Yanrong[1] Ji Yana[1] Wang Honglin[2] Liu Yang[1] Zhu Jingyi[1] Han Peng[1] Su Xinsen[1]
(1. College of Forestry, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, Inner Mongolia, China;
2. Uerqihan Forest Industry Company Limited of Inner Mongolia Forest Industry Group, Yakeshi 022159, Inner Mongolia, China)

**Abstract:**［**Objective**］*Larix gmelinii* is the dominant species forming the cold-temperate forests of the Greater Khingan Mountains, and its biodiversity and carbon-density patterns are critical for regional carbon sequestration and ecological security. However, the combined effects of stand origin, stand age, and latitudinal gradients on forest structure and carbon dynamics remain insufficiently quantified. This study

**收稿日期:** 2025−11−15 **修回日期:** 2026−03−06
**基金项目:** 国家自然科学基金项目（32160363、32401575），内蒙古自治区自然科学基金青年基金项目（2024QN03016），内蒙古自治区高等学校青年科技英才支持项目（NJYT25018），内蒙古自治区自然科学基金杰出青年基金项目（2025JQ021）。
**第一作者:** 郭艳荣，讲师。主要研究方向：气候变化对森林生长的影响。Email: gyr163@163.com 地址：010019 内蒙古自治区呼和浩特市学苑东街 275 号内蒙古农业大学林学院。
**本刊网址:** https://j.bjfu.edu.cn; https://journal.bjfu.edu.cn

aimed to clarify the independent and interactive effects of these three factors on biodiversity and tree-layer carbon density. [**Method**] Based on field-survey data from 929 *L. gmelinii* plots across the Greater Khingan Mountains, linear mixed-effects models and structural equation modeling were applied to evaluate the independent and interactive effects of stand origin, stand age, and latitude on biodiversity and carbon density. [**Result**] Significant differences in tree-layer carbon density were observed between forest origins, with natural forests generally exhibiting higher carbon density than plantations. In plantations, carbon density was relatively low at the young stage, increased markedly with stand age, and declined at the mature and over-mature stages. Both understory vegetation diversity and carbon density in trees showed significant age-dependent changes, and the age-related response patterns of carbon density differed between forest origins, indicating that stand age is a key factor shaping forest structure and carbon storage. Along the latitudinal gradient, biodiversity indices and tree-layer carbon density generally decreased from lower to higher latitudes, reflecting strong climatic regulation. Multifactor analyses showed that the three-way interaction among stand origin, stand age, and latitude was not significant; however, latitude significantly interacted with either stand origin or stand age, indicating that latitude mainly influenced the spatial patterns of carbon density in trees and understory vegetation diversity by modulating the effects of stand age or stand origin. [**Conclusion**] Biodiversity and tree-layer carbon density in *L. gmelinii* forests are jointly driven by stand origin, stand age, and latitudinal gradients. Among these factors, stand age plays a dominant role, the effect of stand origin is more pronounced during early developmental stages, and latitudinal gradients indirectly influence carbon density patterns by regulating stand development. These findings provide a scientific basis for enhancing regional carbon-sink capacity, promoting climate adaptation of cold-temperate forests in Northeast China, and advancing ecological conservation and high-quality development.

**Key words:** *Larix gmelinii* forests; stand origin; stand age; latitudinal gradient; carbon density; linear mixed-effects model; structural equation modeling; Greater Khingan Mountains

森林生态系统是全球陆地生物圈的重要组成部分，在维持碳循环、调节气候过程和提供多样化生态系统服务等方面发挥着关键作用[1−2]。其中，寒温带森林作为北半球重要的生态屏障，贡献了全球森林碳储量的约四分之一[3]，在全球陆地碳汇与气候调节中具有不可替代的地位。大兴安岭位于亚洲北方林的最南端，是中国寒温带森林分布的典型区域，该区域森林类型以兴安落叶松（*Larix gmelinii*）为主，在防风固沙、涵养水源、调节区域气候和维持生物多样性等方面具有重要生态功能[4]。

林分起源是决定森林结构、群落组成及生态功能的关键因子之一[5]。天然林经历长期自然更新与演替，通常具有更复杂的垂直结构、更高的物种多样性及相对稳定的碳储量；而人工林在造林初期因树种单一、空间结构较为简单，往往表现出较低的生物多样性与碳密度[6]。在大兴安岭兴安落叶松林中，已有研究证实天然林与人工林在乔木层碳密度上存在显著差异，其主要原因在于林分起源的不同[7]。同时，不同林分起源条件下，森林生物多样性也存在明显差异，天然林的生物多样性普遍高于人工林[8]。然而，也有研究[9−10]指出，兴安落叶松林碳密度的变化更多受林分年龄的影响，而非单纯由林分起源决定。不同林分年龄阶段的兴安落叶松林在乔木层碳密度积累速率和林下多样性方面表现出明显的阶段性差异，表明林分发育过程伴随着碳密度动态与群落结构的系统调整。随林龄增加，天然林群落结构趋于复杂、物种多样性提升，从而增强了生态系统碳固定能力与稳定性[3]；人工林植被碳库贮量虽逐渐增加，但增幅随年龄增加逐渐减缓[11]。上述结果表明，林分起源与林分年龄可能共同调控森林生物多样性和碳密度，但二者的相对贡献度及其交互作用尚需进一步厘清。

在空间尺度上，寒温带森林沿纬度梯度呈现出显著的气候与生物地理差异，普遍表现为随纬度升高生物多样性降低的趋势[12−13]。高纬度地区因温度更低、冷季冻融与冻害暴露更强，导致生长季缩短，限制树木的生长潜力与生长速率，并进一步促使其形成较长的组织寿命[12, 14]，从而改变树木生长限制条件和群落功能性状的资源利用策略，进而影响森林植被碳密度积累与碳分配格局[15−17]。北半球针叶林在不同纬度和气候背景下普遍表现出显著的碳库结构差异[3]。近年来，关于随纬度变化兴安落叶松生长响应的研究，多集中于干形变化[18]、径向生长[17]及其对气候敏感性的纬度或海拔梯度差异。结果均

表明高纬(或高海拔)区域升温对生长具有抑制效应，而低、中纬区域升温则可促进生长。基于此，有研究认为纬度梯度与年均温度或生长季长度高度耦合，可采用温度梯度来表征纬度对兴安落叶松林碳密度的影响[19]。然而，这种将温度作为纬度替代指标的做法可能引入偏差，因为纬度梯度不仅反映温度变化，同时还伴随光周期、季节性、辐射、降水及其他环境因子的协同变化，纬度与年均温度并非线性对应，纬度对兴安落叶松林生长的影响亦不能简单等同于温度效应[20]。

在生物多样性方面，纬度对林下植被多样性的影响并非简单的线性关系，而是受到海拔、林龄及坡度等的共同调节[21]；同时，生物多样性(以 Shannon-Wiener 指数表征)已被证实是兴安落叶松林碳汇量的重要驱动因子之一[22]。然而，生物多样性对乔木层碳密度的影响是独立存在，还是受林分起源、林分年龄及纬度梯度单独或交互调控，尚不明确。在大兴安岭寒温带地区，不同纬度下、不同林分起源和林分年龄的兴安落叶松林是否表现出差异化的碳密度积累水平和生物多样性机制，仍缺乏系统研究。因此，亟需从多维度综合揭示生物多样性与乔木层碳密度的协同变化规律，以回答以下科学问题：(1)林分起源是否在碳密度变化中发挥独立作用；(2)林分年龄是否在寒温带森林碳密度积累稳定性与演替过程中具有阶段性调节功能；(3)纬度梯度是否影响寒温带森林林下植被多样性和乔木层碳密度的变化，以及这种影响是否受林分起源和林分年龄的调节。这些问题的解决将直接关系到区域森林碳汇稳定性、生物多样性保护以及森林可持续经营成效。

基于此，本文利用大兴安岭 929 块兴安落叶松标准地数据，结合野外调查与模型分析，系统探讨不同林分起源、林分年龄及纬度梯度对兴安落叶松林乔木层碳密度和林下植被多样性的影响机制，具体目标包括：(1)量化林分起源与林分年龄对乔木层碳密度和林下植被多样性的影响规律；(2)揭示纬度梯度对乔木层碳密度和林下植被多样性的驱动作用；(3)阐明林分起源、林分年龄、纬度梯度在碳密度积累过程中的交互作用。研究结果将有助于深化对寒温带针叶林碳汇维持的生态学机制的认识，并为制定区域化、分类型的森林碳汇提升与经营策略提供科学依据。

# 1 研究区概况与数据来源

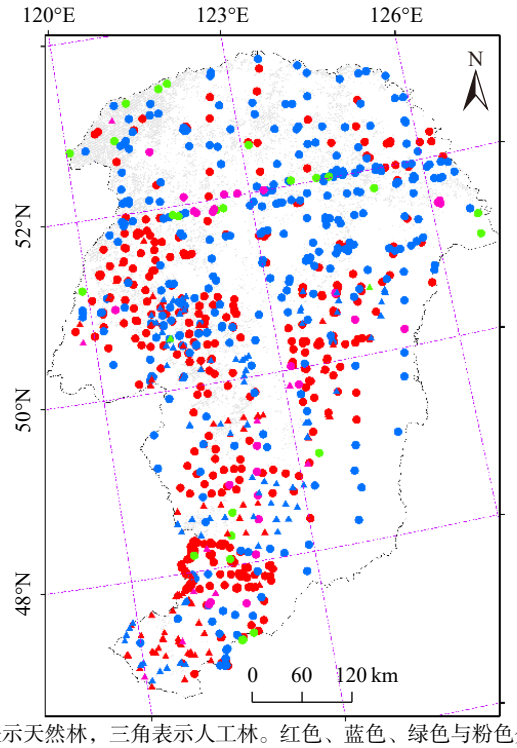
## 1.1 研究区概况

大兴安岭(46°26′～53°34′N，119°30′～127°10′E)位于中国东北，总面积约为 $24.7 \times 10^4$ km$^2$，横跨内蒙古自治区和黑龙江省，属于寒温带地区。大兴安岭森林构成了东亚寒温带森林的南缘，优势树种为兴安落叶松。其他针叶树种包括樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、红皮云杉(*Picea koriensis*)、鱼鳞云杉(*Picea jezoensis* var. *microsperma*)、偃松(*Pinus pumila*)。主要阔叶树种有白桦(*Betula platyphylla*)、山杨(*Populus davidiana*)和蒙古栎(*Quercus mongolica*)等。该区域年平均气温约为 −3 ℃，月平均最高气温出现在 7 月，最低气温出现在 1 月。年降水量为 300～500 mm，主要集中在 5—10 月。海拔范围为 330～1 750 m，地势总体较缓。积雪期长达 5 个月，积雪厚度为 300～500 mm。多年冻土厚度变化范围为 5～40 m，最深可达 120 m。主要土壤类型为暗棕色森林土[19]。

## 1.2 数据来源

数据来源于 1985—1988 年调查的 780 块样地和在 2017—2018 年调查的 149 块样地(图 1)，两期样地调查的主要方法遵循于森林资源连续清查技术规程(GB/T 38590-2-20)，且两期样地(共 929 块)均分布于大兴安岭兴安落叶松的主要区域。标准地数量符合统计学原理，抽样精度可达 95%，其确定方法详见 Liu 等[19]。每块标准地数据均记录了经纬度、林分年龄、林分起源、树种、胸径、树高、优势木高、林下植被多样性以及乔木层碳密度等信息。

林分年龄计算：标准地调查结束后，利用掌上森




圆表示天然林，三角表示人工林。红色、蓝色、绿色与粉色分别表示幼龄林、中龄林、近熟林与成过熟林。

图 1 收集的 929 块样地的空间分布

Fig. 1 Spatial distribution of 929 sample plots

林资源调查仪生成标准地的平均直径($D_g$)，并确定平均树高($H_D$)。依据 $D_g$、$H_D$(误差不超过 ± 5%)选取 3 株干形中等的树木作为平均标准木(3 株平均标准木分布在固定标准地外)，利用生长锥在胸高位置处钻取木芯，查数年轮数，将 3 株标准木年龄取平均值作为天然林林分年龄。对于人工林，林分年龄查阅造林档案，若查阅不了则取 1 株干形中等的树木作为平均标准木，利用生长锥在胸高位置处钻取木芯，查数年轮数，作为人工林林分年龄。

林下植被多样性计算：在每块标准地内沿着对角线及其延长线上设置 3 个 2 m × 2 m 的样方，调查样方内出现的灌木与草本名称、株数、盖度，并依据 Shannon-Wiener 多样性指数($H'$)进行计算，具体公式

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

式中：$P_i$ 为种 $i$ 的个体数在总体中所占的比例，$s$ 为物种数。

林下植被多样性主要受光照、土壤养分、水分和基质等资源的可利用性与空间异质性控制，并随林分发育阶段和环境梯度发生系统变化[23]。在这一生态学背景下，本文采用的 Shannon-Wiener 指数可被视为林下植被多样性复杂性和微环境异质性的综合代理，而不仅是物种数的简单度量。

乔木层碳密度计算：乔木层单位面积生物量(包含干、皮、枝、叶、根的生物量)通过转换因子连续函数法[24]获得。植物生物量转化为碳储量是按照植物干物质中含碳比例换算的，IPCC 推荐的传统转换系数的平均值为 0.5[25]，然而碳含量在同一树种的不同部位以及不同树种组成、树龄和林分结构的森林之间存在着−2% ~ 3% 的偏差，在估算碳储量时会引起−4% ~ 6% 的系统偏差，但是与估算碳储量时的不确定性相比，−4% ~ 6% 的系统偏差相对来说是非常小的[19]。因此，本文使用 IPCC 推荐的含碳率 0.5 作为单位面积生物量转化为碳密度的系数。

$$C_{D_t} = (aV + b) \times 0.5 \tag{2}$$

式中：$C_{D_t}$ 是乔木层每公顷碳密度(Mg/hm$^2$)(以 C 计)；$V$ 是乔木层每公顷蓄积量(m$^3$/hm$^2$)，由二元材积表估算[26]；$a$ 与 $b$ 是参数，各树种不同林龄对应的参数 $a$ 和 $b$ 详见文献 [27]。

## 2　研究方法

### 2.1　线性混合效应模型

本文采用三因子分层设计(林分起源 × 林分年龄 × 纬度梯度)，将林分起源(天然林、人工林)、林分年龄(幼龄林、中龄林、近熟林、成过熟林)与纬度梯度(< 48°N、48° ~ 50°N、50° ~ 52°N、≥ 52°N)作为分类变量加入模型，在分层框架内评估其对乔木层碳密度与林下植被多样性的独立效应及交互效应。

为检验林分起源($O$)与林分年龄($A$)在所有纬度梯度下的基础效应，采用以下模型

$$Y_{ijl} = u + O_i + A_j + (OA)_{ij} + \varepsilon_{l(ij)} \tag{3}$$

式中：$Y_{ijl}$ 表示第 $i$ 类林分起源、第 $j$ 个龄组中的第 $l$ 个样地(观测值)的乔木层碳密度或林下植被多样性；$u$ 表示总体均值；$O_i$ 表示林分起源($i$ = 1, 2)；$A_j$ 表示龄组($j$ = 1, 2, 3, 4，分别表示幼龄林、中龄林、近熟林和成过熟林)；$\varepsilon_{l(ij)}$ 表示误差项。

对于每个拟合模型，检验并满足正态性和均匀性假设。采用均值 95% bootstrap 置信区间比较不同林分起源与不同林分年龄差异。

在此基础上，为解析乔木层碳密度与林下植被多样性在不同气候情境下的响应差异，进一步构建包含纬度梯度($L$)的分层混合线性效应模型。

$$\begin{aligned} Y_{ijkl} = {} & O_i + A_j + (OA)_{ij} + L_{k(l)} + (OL)_{k(l)} + \\ & (AL)_{k(l)} + (OAL)_{k(l)} + \pi_l + \varepsilon_{l(ijk)} \end{aligned} \tag{4}$$

式中：$Y_{ijkl}$ 表示第 $i$ 类林分起源、第 $j$ 个龄组、第 $k$ 个纬度梯度中的第 $l$ 个样地(观测值)的乔木层碳密度或林下植被多样性；$L_{k(l)}$ 表示纬度梯度(< 48°N、48° ~ 50°N、50° ~ 52°N、≥52°N)，其作为因子变量嵌套于样地内；$\pi_l$ 表示样地随机效应；$\varepsilon_{l(ijk)}$ 表示误差项。

采用 lme4 软件包进行限制最大似然估计(restricted maximum likelihood estimation，REML)。对模型残差进行正态性假设估计，满足正态分布假设。

### 2.2　结构方程模型构建

为探讨林分起源、林分年龄、纬度梯度及林下植被多样性对乔木层碳密度的直接与间接作用。本文采用结构方程模型(structural equation modeling，SEM)开展路径分析。SEM 能够同时刻画多个自变量与因变量之间的复杂因果关系及其相互作用，并在整体模型框架下估计各路径的标准化系数(相对重要性)和显著性水平。在 SEM 概念图中，假设林下植被多样性作为表征林分结构异质性与林下竞争状态的中介变量，用于刻画林分年龄与纬度梯度通过群落结构变化对乔木层碳密度的间接影响路径。

所有变量在建模前进行 $Z$ 分数标准化处理，以消除量纲差异。模型拟合采用最大似然估计(maximum likelihood estimation，MLE)，并通过多项拟合优度指标进行评价，包括卡方与自由度比值(chi-square/df)、比较拟合指数(CFI)、拟合优度指数(GFI)、修正的拟合优度指数(AGFI)、近似误差均方根(RMSEA)等。一般认为，chi-square/df 介于 3.0 ~

5.0 之间，CFI、GFI、AGFI 大于 0.7 且 RMSEA 小于 0.08 时模型拟合良好。模型在 R 软件中通过“lavaan”包进行计算，并使用“lavaanPlot”绘制标准化路径图。

## 3 结果与分析

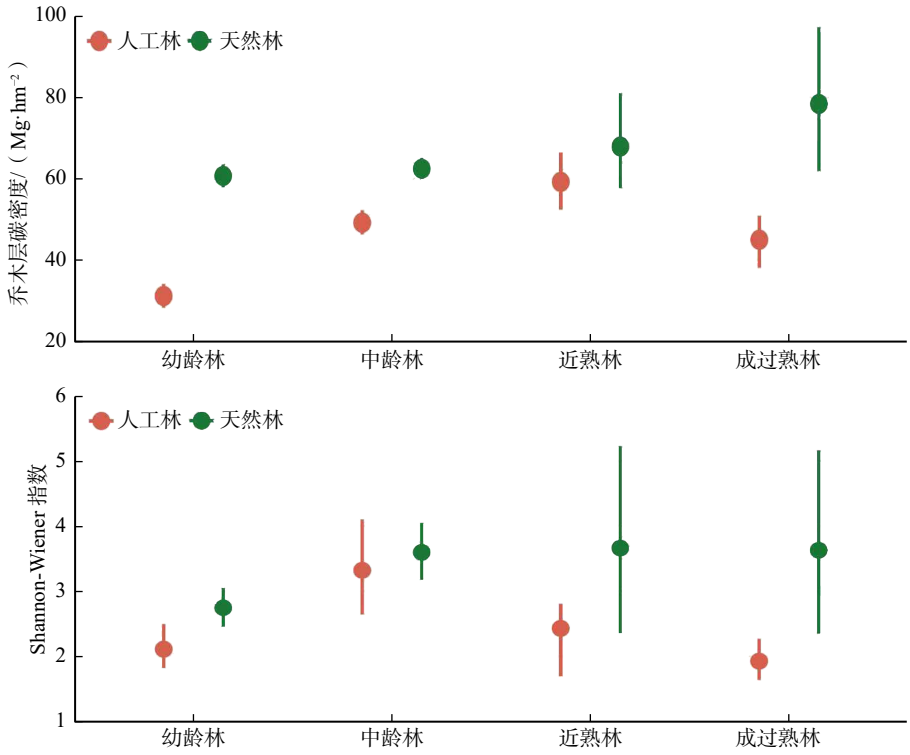
在所有纬度梯度范围内，兴安落叶松林乔木层碳密度均受到林分起源($p < 0.001$)、林分年龄($p < 0.001$)及其交互作用的显著影响($p < 0.001$)(表 1，图 2)。这表明不同起源林分在不同发育阶段表现出受多因素调控的碳密度变化规律，而非单一年龄效应。具体而言，人工林乔木层碳密度随林分年龄增加呈显著上升趋势，在近熟林阶段达到较高水平，在成过熟林阶段出现下降，呈现典型的“先升后降”趋势。相比之下，在天然林乔木层碳密度随林龄持续增加，在成过熟林阶段仍维持较高水平，未出现明显下降(图 2)。这一差异表明，天然林在林分演替后期阶段具有更强的碳积累稳定性。林分起源与林分年龄之间的显著交互作用($p < 0.001$)进一步表明，天然林与人工林在老龄阶段的碳密度动态变化中存在根本差异。林下植被多样性主要受到林分年龄控制($p < 0.001$，表 1)，幼龄林与中龄林之间的差异性显著(图 2)，而林分起源对林下植被多样性的影响不显著(表 1)。

当引入纬度梯度后，其与林分年龄的交互作用显著，乔木层碳密度表现出明显的发育阶段差异(表 2)。在低纬区( < 48°N)和中纬区(48° ~ 50°N)，天然林乔木层碳密度的峰值出现在近熟林阶段；而在较高纬区(50° ~ 52°N)和高纬区(≥52°N)，碳密度

**表 1 不同起源与林分林龄对兴安落叶松林乔木层碳密度与林下植被多样性的影响**

Tab. 1 Effects of stand origin and stand age on the tree-layer carbon density and understory vegetation diversity of *Larix gmelinii* forests

| 属性 | 来源 | 自由度 | *F*值 | *p*值 |
|---|---|---|---|---|
| 乔木层碳密度 | 林分起源 | 1 | 115.534 | < 0.001 |
| | 林分年龄 | 3 | 7.208 | < 0.001 |
| | 林分起源 × 林分年龄 | 3 | 5.526 | < 0.001 |
| 林下植被多样性 | 林分起源 | 1 | 3.633 | 0.056 |
| | 林分年龄 | 3 | 5.753 | < 0.001 |
| | 林分起源 × 林分年龄 | 3 | 0.454 | 0.714 |




图中数值为 bootstrap 抽样均值 ±95% 置信区间。林分年龄和林分起源的置信区间不重叠时，表示在 $\alpha = 0.05$ 置信水平下差异显著。

图 2 兴安落叶松林乔木层碳密度和林下植被多样性与林分年龄、起源的关系

Fig. 2 Relationships of tree-layer carbon density and understory vegetation diversity with stand age and stand origin of *L. gmelinii* forests

峰值则延迟至成过熟林阶段(图 3)，表明兴安落叶松林在高纬度地区需要更长的发育时间才能达到较高的碳密度水平。相比之下，人工林在各纬度梯度下的碳密度峰值对林分年龄与纬度变化更为敏感，其老龄阶段(成过熟林)在中高纬区普遍出现碳密度下降的现象。

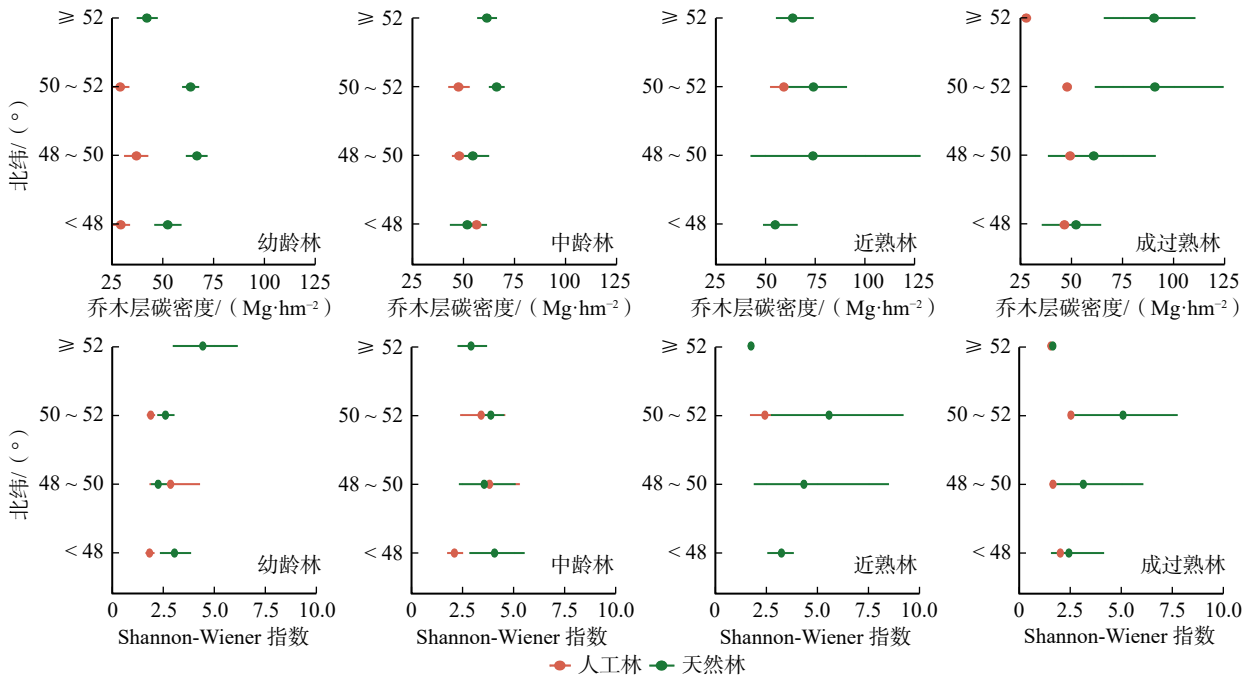
在不同纬度梯度下，林下植被多样性随林分年龄阶段发生变化，但天然林与人工林之间的差异在多数年龄阶段和纬度区间内较小，变化趋势在不同纬度之间并不完全一致(表 2，图 3)。

基于我们的假设最终筛选得到的最优 SEM 模型的整体拟合效果较好，天然林 $\chi^2/df = 0.245\ 8$，

**表 2　不同起源、林分林龄与不同纬度梯度对兴安落叶松林乔木层碳密度与林下植被多样性的影响**

Tab. 2　Effects of stand origin, stand age, and latitudinal gradients on tree-layer carbon density and understory vegetation diversity in *L. gmelinii* forests

| 属性 | 来源 | 自由度 | *F*值 | *p*值 |
|---|---|---|---|---|
| 乔木层碳密度 | 林分起源 | 1 | 120.411 | < 0.001 |
| | 林分年龄 | 3 | 7.512 | < 0.001 |
| | 纬度梯度 | 3 | 8.695 | < 0.001 |
| | 林分起源 × 林分年龄 | 3 | 3.629 | 0.01 |
| | 林分起源 × 纬度梯度 | 3 | 2.838 | 0.03 |
| | 林分年龄 × 纬度梯度 | 9 | 3.121 | 0.001 |
| | 林分起源 × 林分年龄 × 纬度梯度 | 4 | 0.396 | 0.811 |
| 林下植被多样性 | 林分起源 | 1 | 3.679 | 0.055 |
| | 林分年龄 | 3 | 5.825 | < 0.001 |
| | 纬度梯度 | 3 | 0.492 | 0.687 |
| | 林分起源 × 林分年龄 | 3 | 0.425 | 0.735 |
| | 林分起源 × 纬度梯度 | 3 | 1.782 | 0.148 |
| | 林分年龄 × 纬度梯度 | 9 | 2.518 | 0.007 |
| | 林分起源 × 林分年龄 × 纬度梯度 | 4 | 0.304 | 0.875 |




图中数值为 bootstrap 均值 ±95% 置信区间用于反映不同纬度梯度下的差异程度，当林分年龄和林分起源的置信区间不重叠时，表示在 $\alpha = 0.05$ 置信水平下差异显著。

图 3　不同纬度梯度的兴安落叶松林乔木层碳密度和林下植被多样性与林分年龄、起源的关系

Fig. 3　Relationships of carbon density in trees and understory vegetation diversity with stand age and stand origin in *L. gmelinii* forests across different latitudinal gradients

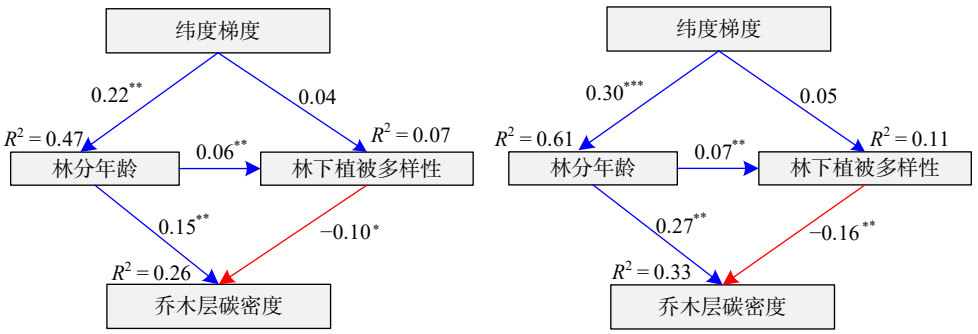
GFI = 0.999 8，CFI = 1.000 0，RMSEA = 0.063 0，人工林 $\chi^2$/df = 5.029 5，GFI = 0.995 7，CFI = 0.970 1，RMSEA = 0.073 6(图 4)，均达到良好拟合标准。天然林与人工林的最优 SEM 模型分别解释了乔木层碳密度变异的 26% 与 33%。SEM 结果表明，不论天然林还是人工林，纬度梯度、林分年龄及林下植被多样性均为影响乔木层碳密度的显著路径因子，其作用方向(正、负相关关系)相同，但作用强度在不同起源林分存在差异(路径系数：人工林 > 天然林，图 4a 和 b)。在不同起源的两种林分类型中，纬度梯度通过林分年龄间接对乔木层碳密度产生显著影响，其中天然林的间接效应为 $r = 0.03$($p < 0.01$)，人工林为 $r = 0.08$($p < 0.01$)；林分年龄(正效应)和林下植被多样性(负效应)对乔木层碳密度有显著的直接影响；林分年龄通过直接途径与经由林下植被多样性的间接途径共同调控乔木层碳密度。

## 4 讨 论

### 4.1 林分起源对乔木层碳密度形成的阶段性影响

兴安落叶松人工林幼龄林乔木层碳密度显著低于中龄林、近熟林、成过熟林，而天然幼龄林的乔木层碳密度仅显著低于成过熟林，与中龄林和近熟林差异不显著，表明天然林在幼龄至近熟阶段的乔木层碳密度在统计上处于相近水平，其碳密度积累过程表现为相对平缓的年龄阶段，而非像人工林那样从低碳起点快速上升。这一结果显示，不同起源林分在乔木层碳密度随林龄变化的统计模式上存在差异，且该差异主要体现在幼龄阶段。例如，在人工林中，幼龄阶段通常伴随较高密度和较小个体尺寸，随林龄增加，个体生长和冠层闭合度提高，乔木层碳密度随之上升；而在天然林中，即使被划分为幼龄阶段，也常包含遗留母树、中层个体及伴生树种(如白桦和樟子松)，形成复层异龄林，该结构特征符合多层冠层可提高整体生产力和碳密度积累水平的理论框架[28]，从而在单位面积上维持较高且稳定的乔木层生物量，使其碳密度在统计上不低于中龄和近熟林。需要指出的是，这种“早期碳密度较高”的表述应理解为一种结构性特征，而非意味着幼龄天然林在生长或碳密度积累上优于中龄和近熟阶段。同时，天然林与人工林在土壤碳库与养分循环过程上的差异，也可能进一步放大这种早期阶段的碳密度差异。人工林早期碳密度偏低的现象符合造林前土地扰动及土壤条件重建过程的理论预期理论[29−30]，而天然林土壤长期未经历强烈整地和人为扰动，其稳定的土壤团聚体结构和养分循环[31]可能有助于维持较高的土壤有机碳与氮有效性，从而为乔木层生长提供持续的养分与水分支持。然而，这些土壤过程在本文中未被直接观测，因此应被视为与结果一致的潜在机制，而非被验证的因果路径。此外，人工林中随林龄增加而出现的碳密度快速上升遵循自疏过程导致个体生长释放的经典林分密度−生长关系规律[32]；相比之下，天然林的空间异质性使竞争在时间和空间上更为分散，从而在统计上呈现出碳密度变化相对平缓。

进一步地，本文发现人工林乔木层碳密度随林龄变化呈现“先升后降”的趋势，而天然林乔木层碳密度则随林龄增加持续上升，在成过熟林阶段未出现明显下降(图 2)。这表明，在不同林分起源下，乔木层碳密度随林龄变化呈现出不同的变化模式。人工林在进入成过熟阶段后乔木层碳密度出现下降；相比之下，天然林在相同年龄阶段仍维持较高或继续增加的乔木层碳密度，该特征符合多龄级结构在




单箭头表示一个变量对另一个变量的因果影响方向，蓝色箭头表示正相关关系，红色箭头表示负相关关系；双箭头表示一个变量和另一个变量存在相关；箭头旁的数字为对应的标准化路径系数（$r$），标准化路径系数的绝对值越大，路径的重要性越高。***、**、*分别表示在 $p < 0.001$、0.01 和 0.05 水平上显著。

图 4 林分起源、年龄、纬度梯度和林下植被多样性对乔木层碳密度影响的路径分析

Fig. 4 Path analysis of the effects of stand origin, stand age, latitudinal gradient, and understory vegetation diversity on tree-layer carbon density

局部扰动背景下有助于维持整体生物量的理论[33−34]。天然林在老龄阶段通常保持较高的乔木层碳密度，这与其伴生树种的存在及复层异龄结构特征[35−36]，以及相对稳定的土壤碳与养分循环过程[37]具有一致性；相比之下，人工林在老龄阶段的乔木层碳密度相对较低，这一特征也与长期的人为经营干预密切相关，大兴安岭的区域兴安落叶松人工林普遍经历过抚育间伐、更新采伐等措施，相关研究指出这些经营活动可能加速碳以 $CO_2$ 形式损失[38]。

### 4.2　林分年龄在林下植被多样性调控中的主导作用

所有纬度梯度下，兴安落叶松林植被生物多样性在不同林分年龄阶段存在显著差异，而林分起源对林下植被多样性的影响不显著。该结果表明，林下植被多样性的变化主要受到林分年龄的影响。这一结果符合寒温带群落组成受强气候筛选约束的理论，在这种背景下，林分年龄所表征的演替阶段比起源差异更能解释多样性变化。林分起源在早期可能影响林分初始结构，但在长期发育与环境约束下，其效应在统计上被林龄所代表的演替过程所弱化。

随着林龄增加，兴安落叶松林依次经历幼龄、中龄、近熟及成过熟阶段，这些阶段在光照、土壤水分、养分条件与林下微气候上表现出差异。本文所观测到的林下植被多样性随林龄增加发生的变化，符合两类林分下微环境随演替阶段变化的理论预期[39]。本文覆盖了 46° ~ 53°N 的纬度带，该区域是兴安落叶松的主要分布区，在这种气候背景下，环境筛选效应在统计上可能强于林分起源效应，因此，即使初始林分结构不同，不同起源的林分随林龄增长表现出相似的多样性变化趋势（林分起源 × 林分年龄；$p$ = 0.714，表 1）。需要指出的是，尽管标准地来自两个不同调查时期（1985—1988 年与 2017—2018 年），但本文的分析框架并非基于时间序列比较，而是基于林分发育阶段、起源与纬度梯度构建的分层比较体系，因此结果反映的是森林结构与环境梯度对碳密度的调控机制，而非简单的年代变化。

无论天然林还是人工林，所有纬度的幼龄林林下植被多样性仅与中龄林存在显著差异（图 2），表明早期发育阶段是多样性变化最为敏感的阶段[40]，原因在于该阶段林分结构与资源可用性（尤其是光环境）在短时间内发生改变，从而驱动物种快速定殖与替代；这一观点符合幼龄林结构和资源分配快速变化的演替结论[23]。进入中龄林后，随着林冠趋于闭合和群落结构稳定，多样性变化在统计上趋于缓和。不同起源的林分在幼龄与中龄阶段表现出相似的多样性变化趋势，说明其群落发育过程在寒温带气候背景下呈现出一致的趋势。这种一致性与低温、短生长季对物种筛选作用强烈的区域特征[41]相符，使不同起源的林分在演替过程中趋向相似的群落特征。在所有纬度梯度下，天然林的林下植被多样性普遍高于人工林，这表明天然林与人工林在林分结构复杂性与群落完整性上存在差异。天然林通常经历更长时间的自然演替，其群落结构更接近稳定状态[42]，而大兴安岭人工林多为近 50 年形成，结构相对单一[43]。

在不同纬度梯度下，林下植被多样性峰值对应的林龄阶段呈现出明显的空间差异：低纬区在中龄林阶段达到最大，中纬及较高纬区在近熟林阶段达到最大，而高纬区在幼龄林阶段达到较高水平。这一规律表明：纬度梯度与林分年龄在统计上存在交互作用（$p$ = 0.007，表 2）。在低纬区，中龄林阶段通常具有较高的结构复杂性与林下异质性[44]；在中纬和较高纬区，近熟林阶段林分结构趋于稳定[45]；而在高纬区，由于生长季较短且温度受限，幼龄阶段在光照条件和竞争格局上可能有利于物种共存，从而形成较高的多样性水平。

### 4.3　纬度梯度对林分年龄−乔木层碳密度关系的调节作用

低纬区和中纬区兴安落叶松林乔木层碳密度的峰值主要出现在近熟林阶段，而在较高纬区和高纬区，其峰值则延迟至成过熟林阶段。这一现象表明，不同纬度梯度下，碳密度随林分发育阶段变化存在差异，反映了纬度梯度与林分年龄在统计上的显著交互作用（$p$ = 0.001，表 2）。这一结果符合林分生长速率和碳密度变化受到热量条件影响的理论[46]。由于在低纬区，热量条件相对充足，林分在早期发育阶段即可快速积累碳密度，因此近熟林阶段往往对应较高的碳密度；在中纬区，热量条件略低但仍能支持持续生长，碳密度峰值同样出现在近熟阶段（图 3）；而在较高纬区和高纬区，由于生长季缩短和温度受限，林分需要更长时间才能达到较高的碳存储水平，因此碳密度峰值（在统计上）延迟至成过熟林阶段[47]。这样的结果可能的原因是：随纬度升高，地上与地下生物量分配格局的变化[48]会影响乔木层碳密度随林龄的变化。已有基于全球数据研究发现，在更冷、更高纬度环境中，植物更倾向于将更多生物量分配至地下器官（如根系），使根茎比呈显著正相关的趋势，这种模式符合低温环境下碳积累速度降低但延长积累时间的理论预期[46]。此外，不同纬度下土壤水分与养分状况的差异[49]，也可能影响不同发育阶段的碳密度，从而间接影响碳密度峰值对应的林龄阶段。

在幼龄林阶段，不同纬度梯度下天然林与人工林的乔木层碳密度差异显著，而在中龄至成过熟林

阶段这种差异不再显著(图 3)。这一结果表明:起源对碳密度的影响在早期发育阶段最为明显,而随着林分年龄的增加,这种影响在统计上趋于减弱。这一现象遵循已有研究中关于人工林与天然林在初始林分结构和群落碳密度积累差异随林分发育阶段逐渐弱化、结构趋同的规律[41],由于天然林通常源于自然更新,往往分布于较肥沃且结构较完整的立地,而人工林多建立在扰动迹地上,其早期土壤条件差、植被结构相对简单[50]。此外,不同起源的林分在遗传多样性与气候适应性上的差异[51],也可能影响幼龄林阶段在不同纬度梯度的碳密度差异。随着林龄增加,人工林逐步完成结构恢复与生态功能重建,天然林与人工林在不同纬度梯度下的乔木层碳密度差异性逐渐减弱,且这一变化在不同林分年龄阶段均有所体现。需要说明的是,在 ⩾ 52°N 纬度带未包含人工林样地,这主要反映了研究区内该高纬度区域人工造林活动本身较为稀少的客观现实。由于该纬度带以天然林为主,人工林样地的缺失可能限制了对高纬度条件下人工林−天然林差异的直接比较。未来研究有必要在更大空间尺度或通过定向样地补充,进一步验证高纬度人工林的乔木层碳密度与生物多样性特征。

### 4.4 纬度、林分年龄与林下植被多样性对乔木层碳密度的耦合关系

路径分析表明:无论天然林还是人工林,纬度梯度、林分年龄与林下植被多样性均为影响乔木层碳密度的重要因子,且作用方向一致,但作用强度人工林 > 天然林。其中,林分年龄对乔木层碳密度具有显著的正向直接效应,而林下植被多样性表现出负向影响。这与前人关于森林结构复杂性与碳积累关系的研究结果一致。Pan 等[52]Kuuluvainen 和 Gauthier [5]指出,中龄至近熟林阶段结构最稳定,资源利用效率与碳储量最高;Noulèkoun 等[53]基于 SEM 分析也发现:树木大小多样性是决定地上碳储量差异的主要驱动因子,结构特征较物种丰富度更能解释碳存储格局。纬度梯度通过林分年龄间接影响乔木层碳密度(天然林 $r = 0.03$,人工林 $r = 0.08$,$p < 0.01$),反映了气候差异对林分结构发育及碳积累的间接调控作用。这一结果与王晓莉等[54]的研究一致,他们指出大兴安岭中高纬度温度与水分匹配良好,森林生产力与碳储量均较高。人工林的 SEM 模型中路径系数普遍高于天然林,说明人工林碳密度变化对气候及林分年龄、林下植被多样性的响应更为敏感,这可能与人工林结构单一、物种组成均质及经营活动频繁有关[55]。另外,尽管 Shannon-Wiener 指数无法区分物种功能类型,但在寒温带兴安落叶松林中,林下层主要由灌木、草本与苔藓组成,其物种组成受光照、土壤湿度与养分可用性制约,因此,该指数在本文中主要反映的是林下资源竞争强度与微环境异质性,而非单纯的物种丰富度,这也解释了其在 SEM 中对乔木层碳密度呈现负向路径效应。

## 5 结 论

基于大兴安岭 929 块样地的实测调查数据,本文系统评估了林分起源、林分年龄及纬度梯度对林下植被多样性与乔木层碳密度的影响及其协同作用机制。结果显示:林分起源对乔木层碳密度具有显著影响;林分年龄是共同调控碳密度与林下植被多样性的主导因子;两者均沿纬度梯度呈现显著空间差异。同时,起源−年龄−纬度三者之间共同塑造了区域内林下植被多样性与乔木层碳密度的空间格局。本文揭示了兴安落叶松林生物多样性−碳密度格局的基本结构及其主要气候驱动因素,为大兴安岭的森林经营优化、天然林保护与人工林改培提供了科学依据。未来应加强长期定位观测体系建设,集成高分辨遥感与地面观测技术,以实现兴安落叶松林碳动态的连续监测与评估。

## 参 考 文 献


[1] Gamfeldt L, Snäll T, Bagchi R, et al. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species [J]. Nature Communications, 2013, 4(1): 1340.

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

[3] Pan Y, Birdsey R A, Fang J, et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests [J]. Science, 2011, 333: 988−993.

[4] Sheng H, Cai T. Spatial variability of throughfall in a Larch (*Larix gmelinii*) forest in Great Kingan Mountain, northeastern China [J]. Forests, 2021, 12(4): 393.

[5] Kuuluvainen T, Gauthier S. Young and old forest in the boreal: critical stages of ecosystem dynamics and management under global change [J]. Forest Ecosystems, 2018, 5: 26.

[6] Brockerhoff E G, Barbaro L, Castagneyrol B, et al. Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services [J]. Biodiversity and Conservation, 2017, 26(13): 3005−3035.

[7] Widagdo F R A, Xie L, Dong L, et al. Origin-based biomass allometric equations, biomass partitioning, and carbon concentration variations of planted and natural *Larix gmelinii* in northeast China [J]. Global Ecology and Conservation, 2020, 23: e01111.

[8] Brockerhoff E G, Jactel H, Parrotta J A, et al. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? [J]. Biodiversity and Conservation, 2008, 17: 925-951.

[9] Zhao K, Yue Y, Qin F, et al. Carbon storage and carbon pool

characteristics of *Larix gmelinii* forest in Daxing'anling, Inner Mongolia, China [J]. Frontiers in Forests and Global Change, 2024, 7: 1419023.

[10] 魏亚伟, 周旺明, 周莉, 等. 兴安落叶松天然林碳储量及其碳库分配特征 [J]. 生态学报, 2015, 35(1): 189−195.
Wei Y W, Zhou W M, Zhou L, et al. Carbon storage and its distribution in the natural *Larix gmelinii* forests on Daxing'an mountains [J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(1): 189−195.

[11] 齐光, 王庆礼, 王新闯, 等. 大兴安岭林区兴安落叶松人工林植被碳贮量 [J]. 应用生态学报, 2011, 22(2): 273−279.
Qi G, Wang Q L, Wang X C, et al. Vegetation carbon storage in *Larix gmelinii* plantations in Great Xing'an Mountains [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2011, 22(2): 273−279.

[12] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto [J]. Journal of Ecology, 2014, 102(2): 275−301.

[13] Wang X, Fang J, Zhu B. Forest biomass and root-shoot allocation in northeast China [J]. Forest Ecology and Management, 2008, 255(12): 4007−4020.

[14] Chave J, Coomes D, Jansen S, et al. Towards a worldwide wood economics spectrum [J]. Ecology Letters, 2009, 12(4): 351−366.

[15] Gaston K J. Global patterns in biodiversity [J]. Nature, 2000, 405: 220−227.

[16] Chagnon C, Moreau G, D'Orangeville L, et al. Strong latitudinal gradient in temperature-growth coupling near the treeline of the Canadian subarctic forest [J]. Frontiers in Forests and Global Change, 2023, 6: 1181653.

[17] Jiang Y, Zhang J, Han S, et al. Radial growth response of *Larix gmelinii* to climate along a latitudinal gradient in the Greater Khingan Mountains, northeastern China [J]. Forests, 2016, 7(12): 295.

[18] Liu Y, Trancoso R, Ma Q, et al. Incorporating climate effects in *Larix gmelinii* improves stem taper models in the Greater Khingan Mountains of Inner Mongolia, northeast China [J]. Forest Ecology and Management, 2020, 464: 118065.

[19] Liu Y, Trancoso R, Ma Q, et al. Carbon density in boreal forests responds non-linearly to temperature: an example from the Greater Khingan Mountains, northeast China [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2023, 338: 109519.

[20] De Frenne P, Graae B J, Rodríguez-Sánchez F, et al. Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature [J]. Journal of Ecology, 2013, 101(3): 784−795.

[21] 史恭发, 徐诺, 牛钊倩, 等. 内蒙古大兴安岭东部林下植物生物多样性海拔差异 [J]. 生态学报, 2024, 44(7): 3004−3015.
Shi G F, Xu N, Niu Z Q, et al. Altitudinal differences of understory plant biodiversity in eastern Greater Xing'an Mountains, Inner Mongolia [J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(7): 3004−3015.

[22] 梅雪松, 董灵波, 陈冠谋. 基于结构方程模型的兴安落叶松天然林碳汇量驱动因素 [J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(9): 1−10.
Mei X S, Dong L B, Chen G M. Driving factors of carbon sink in natural *Larix gmelinii* forests based on structural equation models [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(9): 1−10.

[23] Su X, Wang M, Huang Z, et al. Forest understorey vegetation: colonization and the availability and heterogeneity of resources [J]. Forests, 2019, 10(11): 944.

[24] Fang J, Chen A, Peng C, et al. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998 [J]. Science, 2001, 292: 2320−2322.

[25] Houghton J T, Jenkins G J, Ephraums J J. Climate Change: The IPCC scientific assessment [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1990.

[26] 刘琪璟, 孟盛旺, 周华, 等. 中国立木材积表 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2017.
Liu Q J, Meng S W, Zhou H, et al. Chinese standing tree volume table[M]. Beijing: China Forestry Press, 2017.

[27] Pan Y, Luo T, Birdsey R, et al. New estimates of carbon storage and sequestration in China's forests: effects of age-class and method on inventory-based carbon estimation [J]. Climatic Change, 2004, 67(2): 211−236.

[28] Deng X, Schmid B, Bruelheide H, et al. Forest biodiversity increases productivity via complementarity from greater canopy structural complexity [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2025, 122(40): e2506750122.

[29] Nave L E, Vance E D, Swanston C W, et al. Harvest impacts on soil carbon storage in temperate forests [J]. Forest Ecology and Management, 2010, 259(5): 857−866.

[30] Schenk H J, Jackson R B. The global biogeography of roots [J]. Ecological Monographs, 2002, 72(3): 311−328.

[31] An S, Mentler A, Mayer H, et al. Soil aggregation, aggregate stability, organic carbon and nitrogen in different soil aggregate fractions under forest and shrub vegetation on the Loess Plateau, China [J]. Catena, 2010, 81(3): 226−233.

[32] Long J N, Vacchiano G. A comprehensive framework of forest stand property-density relationships: perspectives for plant population ecology and forest management [J]. Annals of Forest Science, 2014, 71(3): 325−335.

[33] Ray T, Delory B, Beugnon R, et al. Tree diversity increases productivity through enhancing structural complexity across mycorrhizal types [J]. Science Advances, 2023, 9(40): eadi2362.

[34] Luyssaert S, Schulze E D, Börner A, et al. Old-growth forests as global carbon sinks [J]. Nature, 2008, 455: 213−215.

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

[36] Tian A, Halik Ü, Fu W, et al. Research history of forest gap as small-scale disturbances in forest ecosystems [J]. Forests, 2024, 15(1): 21.

[37] Dong X, Zhao K, Wang J, et al. Effects of forest types on soil carbon content in aggregate faction under climate transition zone [J]. Frontiers in Environmental Science, 2023, 10: 1052575.

[38] James J, Harrison R. The effect of harvest on forest soil carbon: a meta-analysis [J]. Forests, 2016, 7(12): 308.

[39] Duan B, Xiao R, Cai T, et al. Understory species composition mediates soil greenhouse gas fluxes by affecting bacterial

community diversity in boreal forests [J]. Frontiers in Microbiology, 2023, 13: 1090169.

[40] Swanson M E, Franklin J F, Beschta R L, et al. The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites [J]. Frontiers in Ecology and the Environment, 2011, 9(2): 117−125.

[41] Aubin I, Messier C, Bouchard A. Can plantations develop understory biological and physical attributes of naturally regenerated forests? [J]. Biological Conservation, 2008, 141(10): 2461−2476.

[42] 牛一迪, 蔡体久. 大兴安岭北部次生林演替过程中物种多样性的变化及其影响因子 [J]. 植物生态学报, 2024, 48(3): 349−363.
Niu Y D, Cai T J. Changes in species diversity and influencing factors in secondary forest succession in northern Da Hinggan Mountains [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2024, 48(3): 349−363.

[43] Carnus J M, Parrotta J, Brockerhoff E, et al. Planted forests and biodiversity [J]. Journal of Forestry, 2006, 104(2): 65−77.

[44] 刘家霖, 满秀玲, 胡悦. 兴安落叶松天然林不同分化等级林木树干液流对综合环境因子的响应 [J]. 林业科学研究, 2016, 29(5): 726−734.
Liu J L, Man X L, Hu Y. Response of tree sap flow of *Larix gmelinii* with various differentiation classes to multiple environmental factors [J]. Forest Research, 2016, 29(5): 726−734.

[45] Zhang Y, Xu M, Chen H, Adams J. Global pattern of NPP to GPP ratio derived from MODIS data: effects of ecosystem type, geographical location and climate [J]. Global Ecology and Biogeography, 2009, 18(3): 280−290.

[46] Reich P B, Luo Y, Bradford J B, et al. Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2014, 111(38): 13721−13726.

[47] 胡海清, 罗碧珍, 魏书精, 等. 大兴安岭 5 种典型林型森林生物碳储量 [J]. 生态学报, 2015, 35(17): 5745−5760.
Hu H Q, Luo B Z, Wei S J, et al. Estimating biological carbon storage of five typical forest types in the Daxing'anling Mountains, Heilongjing, China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(17): 5745−5760.

[48] Guo Y R, Peng C H, Trancoso R, et al. Stand carbon density drivers and changes under future climate scenarios across global forests [J]. Forest Ecology and Management, 2019, 449: 117463.

[49] Mahardika S B, Xin S, Wang W, et al. Effects of climate on stand-level biomass for larch plantations in Heilongjiang Province, Northeast China [J]. Forests, 2023, 14(4): 820.

[50] Liao C, Luo Y, Fang C, et al. The effects of plantation practice on soil properties based on the comparison between natural and planted forests: a meta-analysis [J]. Global Ecology and Biogeography, 2012, 21(3): 318−327.

[51] Liao C, Luo Y, Fang C, et al. Ecosystem carbon stock influenced by plantation practice: implications for planting forests as a measure of climate change mitigation [J]. PLoS One, 2010, 5(5): e10867.

[52] Pan Y, Birdsey R A, Phillips O L, et al. The structure, distribution, and biomass of the world's forests [J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2013, 44(1): 593−622.

[53] Noulèkoun F, Mensah S, Kim H, et al. Tree size diversity is the major driver of aboveground carbon storage in dryland agroforestry parklands [J]. Scientific Reports, 2023, 13(1): 22210.

[54] 王晓莉, 常禹, 陈宏伟, 等. 黑龙江省大兴安岭森林生物量空间格局及其影响因素 [J]. 应用生态学报, 2014, 25(4): 974−982.
Wang X L, Chang Y, Chen H Y, et al. Spatial pattern of forest biomass and its influencing factors in the Great Xing'an Mountains, Heilongjiang Province, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(4): 974−982.

[55] Li F, Liu Y, Zhang C, et al. Precipitation and understory vegetation diversity drive variations in soil organic carbon density: results from field surveys and satellite data of two different periods in the greater Khingan mountains of northeast China [J]. Applied Ecology & Environmental Research, 2022, 20(3): 2303−2328.

（责任编辑 范 娟
责任编委 臧润国）