

山西灵空山典型天然林空间结构特征及其对生产力的影响

刘铭波,韩海荣*,程小琴,蔡锰柯,刘慧敏

(北京林业大学 生态与自然保护学院,北京 100083)

摘要:通过探究辽东栎林、油松林空间结构特征,揭示林分生产力变化的影响因素,为天然林保护和管理提供科学依据。以山西灵空山典型辽东栎林、油松林为例,选取角尺度(W)、混交度(M)、大小比数(U)、密集度(C)和林层指数(S)5个指标表征林分空间结构特征,通过年轮条估算林分生产力,采用冗余分析探讨天然林空间结构对林分生产力的影响。结果表明,2种天然林具有相似的空间结构特征,呈现出聚集分布的水平格局,整体林分呈弱中度混交状态。其中,辽东栎林处轻微劣势状态,油松林则呈中庸状态($U_1=0.502, U_2=0.471$)。2种天然林密集度均持较高水平,辽东栎林略优于油松林($C_1=0.955, C_2=0.994$)。2种天然林垂直结构均较为简单,油松林垂直结构略优于辽东栎林($S_1=0.408, S_2=0.419$)。辽东栎林生产力($V_1=3.828 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)显著大于油松林($V_2=2.909 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)($P<0.05$)。冗余分析表明,辽东栎林林分生产力与 U 呈极显著正相关($P<0.01$),与 W 、 C 、 M 、 S 呈负相关,空间结构指标中 U 是其变化的主要驱动因子(解释度达50.7%);油松林林分生产力与 U 、 C 和 M 呈正相关,与 S 呈负相关,与 W 呈显著负相关($P<0.05$),空间结构指标中 W 是其变化的主要驱动因子(解释度达57.1%)。林分空间结构能有效解释天然林生产力变化(75%以上),可依据空间结构参数对林分进行优化管理,从而更好地发挥天然林的生态价值。

关键词:辽东栎林;油松林;空间结构参数;生产力;驱动因子

中图分类号:S718.5

文献标志码:A

文章编号:1001-7461(2022)01-0033-08

Spatial Structure Characteristics and Their Influences on Productivity of Typical Natural Forests in the Lingkong Mountain, Shanxi Province

LIU Ming-bo, HAN Hai-rong*, CHENG Xiao-qin, CAI Meng-ke, LIU Hui-min

(College of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: The objectives of this study were to provide a scientific basis for the protection and management of natural forest by exploring the spatial structure characteristics of *Quercus wutaishanica* forest and *Pinus tabulaeformis* forest, and to reveal the influencing factors of stand productivity change. Typical *Q. wutaishanica* forest and *P. tabulaeformis* forest occurring in the Lingkong Mountain of Shanxi Province were taken as the research objects, 5 factors were selected to characterize the stand spatial structure, including uniform angle index (W), mingling index (M), dominance index (U), crowding index (C), and storey index (S). The stand productivity was estimated through annual ring width, the impact of natural forest spatial structure on stand productivity was examined by using redundancy analysis method. The results showed that the two natural forests had similar spatial structure characteristics, presenting a horizontal pattern of aggregation, and the overall stands were in weak-moderate mixed state. Among them, *Q. wutaishanica* stand was in a slightly disadvantaged state, while *P. tabulaeformis* was in a moderate state ($U_1 =$

收稿日期:2021-02-02 修回日期:2021-04-06

基金项目:国家重点研发计划资助项目(2019YFA0607304)。

第一作者:刘铭波。研究方向:生态管理与规划。E-mail:liumingbo920@163.com

*通信作者:韩海荣,教授,博士生导师。研究方向:生态管理与规划、生态系统全球变化。E-mail:hanhr@bjfu.edu.cn

0.502, $U_2=0.471$). The crowding index of the two natural forests was at a high level, but *Q. wutaishanica* forest was slightly better than *P. tabuliformis* forest ($C_1=0.955, C_2=0.994$). The vertical structure of the two natural forests was simple, while *P. tabuliformis* forest was slightly better than *Q. wutaishanica* forest ($S_1=0.408, S_2=0.419$). The productivity of *Q. wutaishanica* forest ($V_1=3.828 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) was significantly higher than *P. tabuliformis* forest ($V_2=2.909 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}, P<0.05$). Redundancy analysis showed that the stand productivity of *Q. wutaishanica* forest was positively correlated with U significantly ($P<0.01$), negatively correlated with W, C, M , and S , and U was the main driving factor in spatial structure index (the accountability reached 50.7%); the stand productivity of *P. tabuliformis* forest was positively correlated with U, C , and M , negatively correlated with S , and negatively correlated with W significantly ($P<0.05$), and W was the main driving factor in spatial structure index (the accountability reached 57.1%). Stand spatial structure can effectively explain the change of natural forest productivity (more than 75%), and can optimize the management of stand according to the spatial structure parameters, so as to better play the ecological value of the natural forest.

Key words: *Quercus wutaishanica* forest; *Pinus tabuliformis* forest; spatial structure parameter; productivity; driving factor

天然林在无人干扰情况下形成的复杂林分结构能代表该地区植物的最优配置^[1],是维持生态系统功能与稳定性的重要因子,不仅反映了个体间竞争状态、分布格局及物种多样性^[2],还影响着林分更新、发展的方向^[3]。通过研究森林生态系统林分空间结构,揭示影响生产力变化的主要空间结构因子,有助于探究林分空间结构潜在作用机制,为“近自然”理念下的生产实践提供理论依据和研究基础^[4]。

目前已有大量研究探讨林分结构多样性^[5]与生产力的相关关系,如吴兆飞等^[6]选取物种与胸径的丰富度、香农指数、辛普森指数来反映物种与结构多样性,以此探究东北温带森林生产力驱动因子;谭凌照等^[7]选取胸径香农指数、均匀度、变异系数、基尼系数等指标表征群落结构变异,从而探讨其与生产力的关系。然而这些研究多采用与距离无关的林分非空间结构指标,难以体现林木空间分布状态。近年来许多学者提出了更为系统地描述林分空间特征的方法^[8]。其中4株相邻木法^[9]应用最为广泛,不仅可操作性强^[10],还能充分反映参照树与周围树木的关系,精确地描述林分空间特征。但现有研究多针对结构相对简单的人工林,且侧重于林分空间结构描述^[11]、人工林空间结构优化模拟^[12]和结构参数综合评价^[13]等方面,空间结构对天然林生产力驱动机制的研究较少。本研究基于该方法,结合表征林分垂直结构多样性的林层指数(S)^[14],综合探讨二者相关关系。

辽东栎(*Quercus wutaishanica*)是我国暖温带落叶阔叶林的主要优势种和建群种之一,常生于华北东部地区的阳坡和半阳坡,具有抗干旱、耐瘠薄的特性^[15];油松(*Pinus tabuliformis*)是我国暖温带森林特

有的优势树种,主要生长于北方地区^[16]。灵空山国家级自然保护区地处华北暖温带落叶阔叶林和温带草原的过渡地带,生态环境优良且受人为干扰较少,具有较高研究价值。现有关于辽东栎林和油松林研究多集中在生物多样性^[17]、间伐对土壤酶活性的影响^[18],以及土壤理化性质对林分生产力影响等方面^[19],关于林分空间结构因子对天然林生产力的影响机制鲜见报道。因此,本研究选取该地典型辽东栎林、油松林为对象,通过分析天然林空间结构特征,探究空间结构对乔木层生产力变化的驱动机制,以期对灵空山地区天然林保护、管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于山西灵空山自然保护区,地处太岳山系中部($36^{\circ}39'N, 112^{\circ}5' - 112^{\circ}6'E$),属于典型暖温带大陆性季风气候,年均温 $8^{\circ}C$,无霜期 125 d,年降水量 600~650 mm,集中于 7—9 月。地势北高南低,平均海拔 1 600 m,土壤类型以褐土为主^[15]。该地地带性植被有暖温带针叶林、落叶阔叶林和针阔混交林,主要乔木树种有辽东栎、油松、白桦(*Betula platyphylla*)、核桃楸(*Juglans mandshurica*)、山杨(*Populus davidiana*)等;主要灌木有胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、黄刺玫(*Rosa xanthina*)、土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)等;草本主要有细叶苔草(*Carex rigescens*)、糙苏(*Phlomis umbrosa*)、山罗花(*Melampyrum roseum*)等。

1.2 样地设置与调查

2019 年 7—8 月在灵空山自然保护区采用典型抽样法选取立地条件基本相似,林相整齐,具有代表

性的辽东栎林和油松林,设置样地大小为 20 m×30 m,各 9 块,调查时将其划分为 24 个 5 m×5 m 的小样方,以便于每木检尺和树木准确定位。样地的调查因子主要包括树种名称、胸径(DBH≥2 cm)、树高、树木坐标及海拔、坡度等基本样地信息(表 1)。同时,在样地内以 4 cm 为 1 个径级,每个径级选取

1~3 株作为标准木,在胸径(1.3 m)高处向东西和南北 2 个方向垂直钻取 2 根树芯(钻至髓心处),取出后及时放入吸管中保存,编号并记录相应信息,每块样地约 20 棵树,40 根树芯。样本采集后带回实验室,固定于定制木槽中于通风处阴干,并依次使用 200、400、600 目砂纸打磨,直至年轮清晰。

表 1 样地基本信息
Table 1 Basic information of sample plots

样地	平均高 /m	平均胸径 /cm	密度 /(株·hm ⁻²)	坡度 /(°)	坡向	坡位	海拔 /m
辽-1	9.598±1.280	18.240±2.012	1 533	40	东南	下	1 620
辽-2	7.197±1.694	22.861±3.398	850	26	西南	下	1 660
辽-3	6.789±1.581	18.953±3.112	1 300	28	南	中	1 757
辽-4	8.060±1.646	18.225±3.218	783	35	东南	下	1 650
辽-5	8.799±1.634	17.149±2.689	1 083	30	西南	中	1 580
辽-6	6.618±1.666	15.804±2.819	1 350	31	东南	下	1 660
辽-7	8.587±1.678	18.012±2.962	966	30	南	中	1 710
辽-8	8.633±1.617	17.192±2.841	966	30	西南	下	1 630
辽-9	8.048±1.449	19.497±2.755	983	30	东南	下	1 690
油-1	12.346±1.861	28.658±3.194	800	24	东南	下	1 550
油-2	9.854±1.919	24.153±3.639	1 083	19	东南	下	1 480
油-3	10.821±1.816	25.610±3.469	1 250	22	东南	中	1 570
油-4	9.756±2.000	23.429±3.497	817	20	南	中	1 610
油-5	9.784±1.830	19.548±3.304	1 200	22	东南	中	1 610
油-6	9.529±1.862	18.858±3.172	1 450	23	南	中	1 610
油-7	10.912±1.532	25.084±2.846	633	25	东南	下	1 560
油-8	10.880±1.790	25.865±2.845	550	29	东南	下	1 610
油-9	11.529±1.942	29.319±3.777	433	30	东南	下	1 630

1.3 林分空间结构参数计算

基于相邻木关系的林分空间结构描述方法为群落结构的表达提供了科学依据。林分中任意一株单木(参照树)和其周围的 4 株最近相邻木构成基本结构单元^[9]。结构参数主要有 4 个, W 用于描述树木个体水平分布格局; M 用于描述树种空间隔离程度; U 用于描述参照树与相邻木胸径的相对大小状态,即相对优劣状态; C 用于描述林木冠层拥挤程度。本研究增加了描述林分垂直结构多样性的林层指数(S)^[14]。

1)角尺度(W)^[9]指任意 2 株最近相邻木与参照树所夹小角 α 小于标准角 α_0 ($\alpha_0=72^\circ$) 的个数占所考察的 4 个 α 角的比例:

$$W_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 z_{ij} \tag{1}$$

$$W = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N W_i \tag{2}$$

式中: $z_{ij} = \begin{cases} 1, \alpha < \alpha_0 \\ 0, \alpha \geq \alpha_0 \end{cases}$; i 代表参照树; j 为相邻木; N 表示林分的树木总株数。

W 取值依次是 0、0.25、0.50、0.75、1.00,分别

对应绝对均匀、均匀、随机、不均匀、团状分布 5 种生物学意义。具体研究实践表明,分布格局也可划分为以下 3 种类型:当 $W < 0.457$ 时为均匀分布,当 $0.457 \leq W \leq 0.517$ 时为随机分布,当 $W > 0.517$ 时,为聚集分布。

2)大小比数(U)^[9]指胸径大于参照树的相邻木个数占所考察的 4 株相邻木的比例:

$$U_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 k_{ij} \tag{3}$$

$$U = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N U_i \tag{4}$$

式中 $k_{ij} = \begin{cases} 1, j > i \\ 0, \text{否则} \end{cases}$

U 取值同上,分别对应优势、亚优势、中庸、劣势、绝对劣势,明确定义了参照树在其结构单元中所处的生态位即竞争能力,生物意义明显。

3)混交度(M)^[9]指参照树 i 的 4 株最近相邻木与参照树不属同种的个体所占的比例:

$$M_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 v_{ij} \tag{5}$$

$$M = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N M_i \tag{6}$$

式中 $v_{ij} = \begin{cases} 1, i \text{ 与 } j \text{ 非同种} \\ 0, \text{否则} \end{cases}$

M 取值同上, 分别对应零度混交、弱度混交、中度混交、强度混交、极强度混交 5 种生物学意义, 表示参照树在该结构单元的隔离程度。

4) 密集度(C)^[20]指林木冠层拥挤程度:

$$C_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 y_{ij} \quad (7)$$

$$C = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N C_i \quad (8)$$

式中 $y_{ij} = \begin{cases} 1, \text{当参照树 } i \text{ 与第 } j \text{ 株相邻木的树冠} \\ \text{投影相重叠时} \\ 0, \text{否则} \end{cases}$

C 取值同上, 分别对应很稀疏、稀疏、中等密集、比较密集、十分密集, 表示参照树与其 4 个最近相邻木的竞争拥挤程度, 还反映了森林冠层是否连续覆盖林地。

5) 林层指数(S)^[14]描述林分垂直结构多样性, 用公式表示为:

$$S_i = \frac{z_i}{3} \times \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 s_{ij} \quad (9)$$

式中: $s_{ij} = \begin{cases} 1, \text{当参照树 } i \text{ 与第 } j \text{ 株相邻木不属于同层时;} \\ 0, \text{否则} \end{cases}$

z_i 为参照树 i 的空间结构单元内林层数; s_{ij} 为离散性变量, 林层指数越接近 1, 表明林分在垂直方向上成层性越复杂。

1.4 乔木层生产力计算

通过 Lintab6 树木年轮分析仪测量年轮宽度, 精确至 0.01 mm。根据各树种异速生长模型计算历年乔木整株生物量, 相邻 2 a 生物量之差即为该样地林分生产力。各树种异速生长模型及生产力计算公式如下。

油松生物量^[21]:

$$V = 2.905D^{0.549}e^{0.097D} \quad (10)$$

辽东栎生物量^[21]:

$$V = 0.187(D^2H)^{0.833} \quad (11)$$

山杨生物量^[21]:

$$V = 0.085D^{2.480} \quad (12)$$

生产力:

$$N = V_a - V_{a-1} \quad (13)$$

式中: V 为标准木乔木层生物量; D 为标准木胸径; H 为标准木树高; a 为年份; N 为该样地净生产力。

1.5 数据处理与分析

采用林分空间结构软件(Winkelmass 1.0)计算每株林木的空间结构参数 W 、 U 、 M ; 采用 Excel 2003 计算结构参数 C 、 S , 并统计林木空间结构相对

频率值; 使用 Canoco 5.0 软件进行冗余分析并绘图, 探讨林分空间结构参数对林分生产力的影响。

2 结果与分析

2.1 2 种林分空间结构特征

由表 2 可知, 2 种天然林角尺度频率值均以随机分布轴($W=0.50$)呈正态分布, 说明 2 种林分类型林木多呈随机分布状态; 各分布等级间大小比数频率值均无显著性差异($P>0.05$), 说明 2 种林分类型林木胸径大小分化程度较低; 当分布等级为 0 和 0.25 时, 2 种林分混交度频率值显著大于其他分布等级($P<0.05$), 说明 2 种天然林均以零、弱度混交状态为主; 分布等级为 1 时, 2 种天然林密集度频率值均显著大于其他等级($P<0.05$), 说明 2 种林分类型冠层分布十分密集。分布等级为 0 时, 辽东栎林角尺度频率值显著大于油松林($P<0.05$), 说明呈均匀分布状态的辽东栎更多; 相同分布等级下, 2 种林分间大小比数频率值无显著性差异($P>0.05$), 说明 2 种林分类型的林木胸径大小分化程度相近; 分布等级为 0.25 时, 辽东栎林混交度频率值显著大于油松林($P<0.05$), 说明弱度混交状态辽东栎更多; 分布等级为 0.50 和 0.75 时, 辽东栎林密集度频率值显著大于油松林($P<0.05$), 说明在林冠重叠程度较高时辽东栎林木分布更多。

综合各分布等级来看(表 3), 2 种林分整体水平格局均呈现聚集分布($W>0.517$); 辽东栎林大小比数为 0.50~0.75, 说明辽东栎林整体处轻微劣势状态, 油松林大小比数为 0.25~0.50, 说明油松林整体处于中庸状态; 2 种天然林混交度均为 0.25~0.50, 林分均呈现中度混交状态, 树种多样性较低; 2 种天然林密集度均大于 0.95, 林冠层整体处于十分拥挤状态; 林层指数相差不大, 且油松林垂直结构略优于辽东栎林。

2.2 2 种林分生产力特征

由表 4 可知, 辽东栎林蓄积量为 101.117~215.906 t·hm⁻², 林分生产力为 1.845~5.808 t·hm⁻²·a⁻¹; 油松林蓄积量为 57.430~135.540 t·hm⁻², 林分生产力为 1.670~5.126 t·hm⁻²·a⁻¹。辽东栎林蓄积量、生产力水平显著大于油松林($P<0.05$), 说明辽东栎林有机物积累能力更强, 乔木层资源更丰富。

2.3 林分空间结构与生产力的关系

对 2 种林分类型各 9 个样地生产力大小进行冗余分析, 以林分生产力、蓄积量为响应变量, 以 5 个空间结构参数作为解释变量, 探究其相关关系。由图 1 可知, 第 1 轴和第 2 轴共解释了生产力变异程

度的 76.19%,能很好地展现辽东栎林生产力与林分空间结构因子之间的关系。辽东栎林蓄积量(V_1)和 C_1 、 M_1 、 S_1 、 U_1 呈正相关,与 W_1 呈负相关。林分生产力(N_1)与 U_1 呈正相关,与 W_1 、 C_1 、 M_1 、 S_1 呈负相关。其中 U_1 与第 1 轴呈极显著正相关($P<0.01$),解释了林分生产力变异的 50.7%,说明 U_1 是辽东栎林林分生产力变化的主要驱动因子。

表 2 各分布等级下辽东栎、油松林空间结构参数分布频率

Table 2 Distribution frequency of spatial structure parameters of *Q. wutaishanica* and *P. tabuliiformis* forests in different distribution levels

林分类型	空间结构参数	分布频率				
		0.00	0.25	0.50	0.75	1.00
辽东栎林	W_1	0.011±0.092Ab	0.165±0.193Ab	0.562±0.298Aa	0.178±0.290Ab	0.084±0.159Ab
	U_1	0.205±0.126Aa	0.198±0.194Aa	0.200±0.217Aa	0.193±0.198Aa	0.205±0.133Aa
	M_1	0.402±0.368Aa	0.311±0.347Aa	0.124±0.304Ab	0.065±0.237Ab	0.098±0.175Ab
	C_1	0.000±0.00Ab	0.008±0.115Ab	0.031±0.236Ab	0.093±0.310Ab	0.868±0.371Aa
油松林	W_2	0.005±0.093Bb	0.147±0.224Ab	0.588±0.226Aa	0.175±0.214Ab	0.086±0.204Ab
	U_2	0.237±0.198Aa	0.199±0.208Aa	0.197±0.200Aa	0.182±0.204Aa	0.185±0.178Aa
	M_2	0.461±0.470Aa	0.213±0.358Ba	0.148±0.309Ab	0.109±0.212Ab	0.069±0.190Ab
	C_2	0.000±0.00Ab	0.000±0.00Ab	0.006±0.110Bb	0.014±0.125Bb	0.980±0.154Aa

注:不同大写字母表示同一分布等级下不同林分类型间差异显著($P<0.05$);不同小写字母表示同一林分类型下不同分布等级间差异显著($P<0.05$)。

表 3 辽东栎、油松林空间结构参数特征

Table 3 Average value of spatial structure parameters of *Q. wutaishanica* and *P. tabuliiformis* forests

林分类型	W	U	M	C	S
辽东栎林	0.530±0.037A	0.502±0.016A	0.288±0.088A	0.955±0.051A	0.408±0.061A
油松林	0.557±0.037A	0.472±0.024A	0.279±0.114A	0.994±0.009A	0.419±0.075A

注:不同大写字母表示同一空间结构参数下不同林分类型间差异显著($P<0.05$)。

表 4 辽东栎、油松林蓄积量、生产力特征

Table 4 Stock volume and productivity characteristics of *Q. wutaishanica* and *P. tabuliiformis* forests

林分类型		样地编号									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	—
辽东栎林	蓄积量	215.906	101.117	110.193	108.348	111.652	214.527	104.891	116.606	101.619	131.651±6.701A
	生产力	5.808	4.378	5.169	1.845	3.801	2.766	3.608	3.023	4.055	3.828±1.071A
油松林	蓄积量	114.660	89.910	135.540	60.710	73.850	68.030	76.570	57.430	58.220	81.658±5.062B
	生产力	3.720	2.143	5.126	2.540	2.350	3.070	3.510	2.050	1.670	2.909±1.007B

注:蓄积量单位为 $t \cdot hm^{-2}$,生产力单位为 $t \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$,不同大写字母表示同一林分特征指标下不同林分类型间差异显著($P<0.05$)。

3 结论与讨论

3.1 结论

研究发现,山西灵空山自然保护区辽东栎林、油松林总体呈聚集分布,树种多样性较低且冠层分布十分密集,林木大小分化不明显,垂直结构较为简单。影响辽东栎林生产力变化的主要空间结构因子是大小比数,油松林生产力主要空间结构驱动因子则是角尺度。因此,该保护区经营管理时,辽东栎林应首先关注林木间胸径大小差异程度,油松林则应侧重其水平分布格局。林分空间结构能有效解释林

由图 2 可知,第 1 轴和第 2 轴共解释生产力变异程度的 82.66%,能很好地展现油松林生产力与林分空间结构因子之间的关系。蓄积量(V_2)和生产力(N_2)均与 U_2 、 C_2 、 M_2 呈正相关,与 W_2 、 S_2 呈负相关。其中 W_2 与第 1 轴呈显著负相关($P<0.05$),解释了生产力与蓄积量变异的 57.1%,说明 W_2 是油松林林分生产力变化的主要驱动因子。

分生产力变化,必要时可以依据空间结构参数对林分进行优化,从而更好地发挥天然林的生态价值。

3.2 讨论

3.2.1 辽东栎、油松林林分空间结构特征 研究结果表明,2 种林分林木均呈现聚集分布格局。从单木角度来看,随机分布的结构单元数显著多于其他类型($P<0.05$),并且在绝对均匀和团状分布时角尺度相对频率值几乎为 0,符合林木自疏后呈随机分布状态这一生态学规律,与郝江勃等^[22]在黄土高原地区的研究结果一致。本研究区内辽东栎林处于轻微劣势状态,而油松林处于中庸状态,分布等级越

低,参照树的竞争压力越小,即辽东栎林竞争更激烈,结构单元多处于劣势。这可能是由于油松林大径级林木更多,其结构单元更具竞争优势^[23]。2种林分零、弱度混交结构单元均占据较大比例,非同种个体抢占空余生态位机会偏小,群落演替尚处于较低阶段。本研究区内林分密度较大,资源和空间有限,制约了林下植被的更新,这与伊力塔等^[15]、马映栋等^[24]观点一致。2种林分密集度相近,且林冠重叠度均较高,这种冠层结构造成林下环境时空异质性较差,致使光照条件等资源利用受限^[25]。2种林分垂直结构也较为简单,林层指数越小,其群落结构稳定性越差。这可能是由于该区域林分混交度低,导致树高差异不明显。

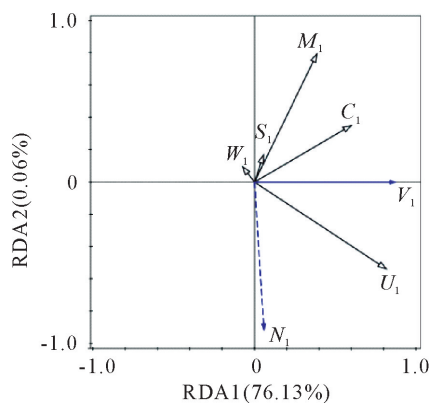


图1 辽东栎林林分空间结构对林分生产力影响的冗余分析

Fig. 1 Redundancy analysis of the effects of *Q. wutaishanica* forests spatial structure on stand productivity

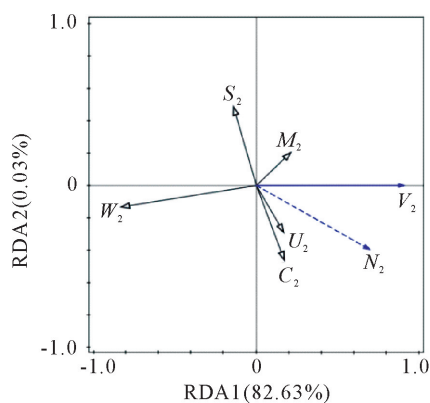


图2 油松林林分空间结构生产力的冗余分析

Fig. 2 Redundancy analysis of the effects of *P. tabulaeformis* forests spatial structure on stand productivity

3.2.2 辽东栎、油松林空间结构特征对生产力的影响 对辽东栎林分析发现,大小比数与林分生产力呈显著正相关($P < 0.05$),即大小比数越大,处于劣势的结构单元数量越多,林分生产力越高。辽东栎林中小径级树木较多,易处于劣势地位,竞争压力较大,但是处于发育早期的小径级林木生长速度较快,更易积累林分有机物质^[26]。仇建习等^[27]探究天目

山近自然毛竹林空间结构与胸径关系所得结论与本研究相似。郭梦昭等^[28]也得出了生产力与径级结构多样性呈负相关的结论。此外,密集度、混交度、角尺度和林层指数均与辽东栎林生产力呈负相关关系。密集度越大,林分趋于郁闭,穿透雨量低从而阻碍降雨再分配过程,使有机物积累缓慢。随混交度的增加,整体群落结构趋于完善,林下灌草同乔木层竞争环境要素,致使可利用资源和空间减少^[29],种间竞争越加激烈。这与巫志龙等^[30]认为中度混交降低了林分稳定性及 M. Vilà *et al.*^[31]对木材生产力的研究结果一致。

对油松林分析发现,角尺度与林分生产力呈显著负相关($P < 0.05$)。林分角尺度越大,林木水平格局越聚集,加剧了有限空间内乔木层的资源竞争^[32],造成林木胸径增长缓慢。此外,林木聚集分布会导致林分透光条件变差,抑制灌草层更新,整体群落结构变差。这与陈昊泓等^[33]对湖南栎类天然次生林的研究结论一致。油松林生产力与密集度呈正相关,与辽东栎林结果相反。综合2种林分生物与区域特性考虑可能是由于:1)油松作为喜阳针叶林树种,同密集度水平的林下光照条件优于辽东栎林。2)研究区油松林林下枯落物层较辽东栎林薄,物质循环过程存在差异。3)所测研究区各样点油松林生产力均 $< 6 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,低于山西省平均水平($7.4 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)^[34],可能会对研究结果产生影响。

林分生产力大小不仅受光照、水分、土壤养分等环境条件影响,也会因林分空间结构所处微环境的改变而影响树木生长状态和有机物积累。山西灵空山辽东栎林、油松林生产力主要驱动因子不同,这归结于2种林分的树种生物学特性迥异与研究区域地理环境特殊性,从而造成空间结构与生产力响应机制不同。研究林分空间结构不能局限于描述林分状态,更要侧重于调整结构、提高林分生产力及生态系统服务功能等问题上^[35]。当被调查林分结构并非理论上最优值时,可以通过改善小型结构单元来实现空间结构优化^[36]。

参考文献:

- [1] YANG M, CAI T J, JU C Y, *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.
- [2] 娄明华, 白超, 惠刚盈, 等. 7个林木大小多样性指数表达能力比较[J]. 生物多样性, 2019, 27(4): 449-456.
- [3] LOU M H, BAI C, HUI G Y, *et al.* Comparison of distinguishability on seven tree size diversity indices [J]. Biodiversity Sci-

- ence, 2019, 27(4): 449-456. (in Chinese)
- [3] ZHANG L, HUI G, HU Y, *et al.* Spatial structural characteristics of forests dominated by *Pinus tabulaeformis* Carr. [J]. PLoS One, 2018, 13(4): e194710.
- [4] 惠刚盈, 赵中华, 陈明辉. 描述森林结构的重要变量[J]. 温带林业研究, 2020, 3(1): 14-20.
HUI G Y, ZHAO Z H, CHEN M H. Important variables describing forest structure[J]. Journal of Temperate Forestry Research, 2020, 3(1): 14-20. (in Chinese)
- [5] 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. (in Chinese)
- [6] 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. (in Chinese)
- [7] 谭凌照, 范春雨, 范秀华. 吉林蛟河阔叶红松林木本植物物种多样性及群落结构与生产力的关系[J]. 植物生态学报, 2017, 41(11): 1149-1156.
TAN L Z, FAN C Y, FAN X H. Relationships between species diversity or community structure and productivity of woody-plants in a broad-leaved Korean pine forest in Jiaohe, Jilin, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(11): 1149-1156. (in Chinese)
- [8] 周远博, 卜元坤, 陈佳琦, 等. 黄龙山油松林水平空间结构分析[J]. 西北林学院学报, 2020, 35(1): 45-53.
ZHOU Y B, BU Y K, CHEN J Q, *et al.* Horizontal spatial structures of *Pinus tabulaeformis* forests in Huanglong Mountain[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2020, 35(1): 45-53. (in Chinese)
- [9] 惠刚盈. 基于相邻木关系的林分空间结构参数应用研究[J]. 北京林业大学学报, 2013, 35(4): 1-9.
HUI G Y. Studies on the application of stand spatial structure parameters based on the relationship of neighborhood trees[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2013, 35(4): 1-9. (in Chinese)
- [10] 惠刚盈, 胡艳波, 赵中华. 再论“结构化森林经营”[J]. 世界林业研究, 2009, 22(1): 14-19.
HUI G Y, HU Y B, ZHAO Z H. Further discussion on “structure-based forest management”[J]. World Forestry Research, 2009, 22(1): 14-19. (in Chinese)
- [11] 李语晨, 程金花, 李明峰, 等. 湖北省九华山林场不同树种配置杉阔混交林林分空间结构特征分析[J]. 生态学报, 2019, 39(6): 1908-1916.
LI Y C, CHENG J H, LI M F, *et al.* Analysis of the stand spatial structure of *Cunninghamia lanceolata*-broadleaved mixed plantation on a Jiuhua Mountain farm, Hubei Province[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(6): 1908-1916. (in Chinese)
- [12] 魏红洋, 董灵波, 刘兆刚. 大兴安岭主要森林类型林分空间结构优化模拟[J]. 应用生态学报, 2019, 30(11): 3824-3832.
- WEI H Y, DONG L B, LIU Z G. Spatial structure optimization simulation of main forest types in Great Xing'an Mountains, northeast China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(11): 3824-3832. (in Chinese)
- [13] LI Y, HUI G, ZHAO Z. Spatial structural characteristics of three hardwood species in Korean pine broad-leaved forest—validating the bivariate distribution of structural parameters from the point of tree population[J]. Forest Ecology and Management, 2014, (314): 17-25.
- [14] 曹小玉, 李际平. 林分空间结构指标研究进展[J]. 林业资源管理, 2016(4): 65-73.
- [15] 伊力塔, 韩海荣, 程小琴, 等. 灵空山林区辽东栎(*Quercus liaotungensis*)种群空间分布格局[J]. 生态学报, 2008, 28(7): 3254-3261.
- [16] 张笑菁, 赵秀海, 康峰峰, 等. 太岳山油松天然林林木的空间格局[J]. 生态学报, 2010, 30(18): 4821-4827.
- [17] 段嘉瑞, 张全喜, 白家焯, 等. 山西灵空山天然松栎混交林群落特征与冠层结构[J]. 应用生态学报, 2019, 30(1): 49-57.
DUAN J R, ZHANG Q X, BAI J Y, *et al.* Community characteristics and canopy structure of pine-oak forest at the Lingkong Mountain in Shanxi, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(1): 49-57. (in Chinese)
- [18] 霍萌萌, 郭东盟, 张婕, 等. 灵空山油松-辽东栎林乔木树种群落学特征及空间分布格局[J]. 生态学报, 2014, 34(20): 5925-5935.
HUO M M, GUO D G, ZHANG J, *et al.* Tree community characteristics and spatial patterns of the forms *Pinus tabulaeformis*-*Quercus wutaishanica* in Lingkong Mountain[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(20): 5925-5935. (in Chinese)
- [19] 杨凤萍, 胡兆永, 侯琳, 等. 秦岭火地塘林区油松和华山松林乔木层净生产力与气候因子的关系[J]. 生态学报, 2014, 34(22): 6489-6500.
- [20] 张岗岗, 刘瑞红, 惠刚盈, 等. 林分空间结构参数 N 元分布及其诠释—以小陇山锐齿栎天然混交林为例[J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(4): 21-31.
ZHANG G G, LIU R H, HUI G Y, *et al.* N-variate distribution and its annotation on forest spatial structural parameters: a case study of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* natural mixed forest in Xiaolong Mountains, Gansu Province of northwestern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(4): 21-31. (in Chinese)
- [21] 王宁. 山西森林生态系统碳密度分配格局及碳储量研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2014.
- [22] 郝江勃, 王孝安, 郭华, 等. 黄土高原柴松群落空间结构[J]. 生态学杂志, 2010, 29(12): 2379-2383.
- [23] 和敬渊, 王新杰, 郭韦韦, 等. 金沟岭林场两种天然起源的杨桦次生林空间结构特征 1[J]. 东北林业大学学报, 2020, 48(9): 1-7.
- [24] 马映栋, 张宋智, 王鹏, 等. 不同采伐强度对小陇山辽东栎天然林空间结构的影响[J]. 西北林学院学报, 2014, 29(6): 164-170.
MA Y D, ZHANG S Z, WANG P, *et al.* Effect of different cutting intensities on spatial structure of *Quercus wutaishanica* natural secondary forests in Xiaolong Mountains[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2014, 29(6): 164-170.

(in Chinese)

- [25] 张君钰,杨培华,李卫忠,等. 油松林分空间结构分析及评价指标构建[J]. 西北林学院学报, 2020, 35(5): 166-172.
ZHANG J Y, YANG P H, LI W Z, *et al.* Analysis of stand spatial structure and construction of evaluation index of *Pinus tabulaeformis* forest[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2020, 35 (5): 166-172. (in Chinese)
- [26] 郝云庆,王金锡,王启和,等. 柳杉人工林林分不同变量大小比较研究 [J]. 应用生态学报, 2006, 17(4): 751-754.
- [27] 仇建习,汤孟平,沈利芬,等. 天目山近自然毛竹林空间结构与胸径的关系[J]. 生态学报, 2015, 35(12): 4081-4088.
QIU J X, TANG M P, SHEN L F, *et al.* The relationship between spatial structure and DBH of close-to-nature *Phyllostachys edulis* stands in Tianmu Mountain[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(12): 4081-4088. (in Chinese)
- [28] 郭梦昭,高露双,范春雨. 物种多样性与生产力研究进展[J]. 世界林业研究, 2019, 32(3): 18-23.
- [29] ZHANG G, HUI G, HU Y, *et al.* Designing near-natural planting patterns for plantation forests in China[J]. Forest Ecosystems, 2019, 6(1).
- [30] 巫志龙,周成军,周新年,等. 杉阔混交人工林林分空间结构分析[J]. 林业科学研究, 2013, 26(5): 609-615.
- [31] VILÀ M, CARRILLO-GAVILÁN A, VAYREDA J, *et al.* Disentangling biodiversity and climatic determinants of wood production [J]. PLoS One, 2013, 8(2): 53530.
- [32] DE GROOTE S R E, Vanhellemont M, BAETEN L, *et al.* Competition, tree age and size drive the productivity of mixed forests of pedunculate oak, beech and red oak[J]. Forest Ecology and Management, 2018, 430: 609-617.
- [33] 陈昊泓,朱昕,朱光玉,等. 林分结构对湖南栎类天然次生林林下植被生物量的影响[J]. 应用生态学报, 2020, 31(2): 349-356.
CHEN H H, ZHU X, ZHU G Y, *et al.* Effects of stand structure on understory biomass of the *Quercus* spp. secondary forests in Hunan Province, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(2): 349-356. (in Chinese)
- [34] 程小琴,韩海荣,康峰峰. 山西油松人工林生态系统生物量、碳积累及其分布[J]. 生态学杂志, 2012, 31(10): 2455-2460.
- [35] ZHANG R B, DING G J, LUO X M, *et al.* Bivariate distribution characteristics of spatial structure in five different *Pinus massoniana* forests[J]. Dendrobiology, 2017, 78: 75-84.
- [36] 陈明辉,惠刚盈,胡艳波,等. 结构化森林经营对东北阔叶红松林森林质量的影响[J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(5): 19-30.
CHEN M H, HUI G Y, HU Y B, *et al.* Impacts of structure-based forest management on forest quality of broadleaved Korean pine forests in northeastern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(5): 19-30. (in Chinese)

(上接第 9 页)

- [27] 罗娜娜,赵文吉,晏星. 在滞尘影响下的植被叶片光谱变化特征研究[J]. 光谱学与光谱分析, 2013, 33(10): 2715-2720.
- [28] 王涛,刘洋,吴海云,等. 叶面尘对作物反射光谱及氮营养监测的影响[J]. 光谱学与光谱分析, 2012, 32(7): 1895-1898.
- [29] LIU Y L, CHEN H, WU G F, *et al.* Feasibility of estimating heavy metal concentrations in *Phragmites australis* using laboratory-based hyperspectral data—a case study along Le'an River, China[J]. International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation, 2010, 2(Supp. 2): 166-170.
- [30] 李淑敏,李红,孙丹峰,等. 利用光谱技术分析北京地区农业土壤重金属光谱特征[J]. 土壤通报, 2011, 42(3): 730-735.
LI S M, LI H, SUN D F, *et al.* Characteristic and diagnostic bands of heavy metals in Beijing agricultural soils based on spectroscopy[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2011, 42 (3): 730-735. (in Chinese)
- [31] 解宪丽,孙波,郝红涛. 土壤可见光-近红外反射光谱与重金属含量之间的相关性[J]. 土壤学报, 2007, 44(6): 982-993.
- [32] PALING E I, HUMPHRIES G, MCCARDLE I, *et al.* The effects of iron ore dust on mangroves in western Australia: lack of evidence for stomatal damage[J]. Wetlands Ecology and Management, 2001, 9(5): 363-370.
- [33] 黄慧娟. 保定常见绿化植物滞尘效应及尘污染对其光合特征的影响[D]. 保定:河北农业大学, 2008.
- [34] LI L, MU G. Short-term effects of surface dust: alleviating photoinhibition of cotton under high irradiance in the Tarim Basin[J]. Photosynthetica, 2017, 56(3): 1-5.
- [35] 张付春,潘明启,麦麦提阿卜拉·麦麦提图尔荪,等. 浮尘天气对墨玉河流域葡萄叶片光合及水势的影响[J]. 中国生态农业学报, 2018, 26(7): 990-998.
ZHANG F C, PAN M Q, MEMETABLA M, *et al.* Effect of floating dust weather on leaf photosynthesis and water potential of grapes in Karakash River Basin[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2018, 26(7): 990-998. (in Chinese)