

DOI:10.12403/j.1001-1498.20230072

东北针阔混交林生物量动态过程及稳定性研究

贾勃, 王新杰*

(北京林业大学林学院, 北京 100083)

摘要: [目的] 探讨东北地区混交林地上生物量动态过程驱动因子, 以准确理解森林服务和功能。[方法] 基于东北金沟岭林场的 110 块固定样地, 描述了 1987—2017 年的森林动态变化过程。利用分段结构方程模型来评估森林结构、气候、地形和多样性对地上生物量的森林动态过程(生长、进界和死亡)的影响, 并进一步探究生物量动态过程对稳定性的作用。[结果] 表明, 生物量生长量受到林分断面积 ($\beta=0.562$)、海拔 ($\beta=0.853$) 和年均温 ($\beta=0.820$) 的正向影响, 与胸径基尼系数呈负相关 ($\beta=-0.274$)。生物量进界增长量随海拔 ($\beta=0.913$)、年均温 ($\beta=0.944$) 的增加而增加, 与胸径变异系数呈显著负相关 ($\beta=-0.233$)。生物量死亡损失量只与林分断面积 ($\beta=0.467$) 呈显著正相关。另外, 本研究还发现, 死亡是影响森林生物量稳定性的最重要因素。[结论] 总体来看, 海拔和年均温是林分生物量变化的重要驱动因素, 以后要更加关注死亡树木的情况, 从而更好地进行森林经营。

关键词: 森林动态; 多样性; 稳定性; 分段结构方程模型

中图分类号: S718.5

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498(2023)05-0041-09

森林生态系统是地球上最大的陆地生态系统, 对全球碳循环和缓解气候变化有着重要作用^[1]。森林植被动态变化过程包括植物生长、进界和死亡等阶段, 是一个渐进的演替过程^[2]。了解树木生长、进界和死亡模式及其影响因素一直是生态学研究的主题^[3], 对于解释和预测物种分布至关重要。

众所周知, 森林动态过程通常会受到多种生物和非生物因素的影响。有研究发现, 物种多样性对森林生态系统的生长有积极影响^[4]; 还有人认为, 物种多样性对树木生长的影响会随着森林演替而改变^[5]。除物种多样性外, 也应考虑表示树木不同大小的结构多样性指标。结构多样性可通过改变林下植物的光照和降水量^[6]影响到附属树木的生长。树木生长会随着树木尺寸变异程度的增加而增加、减少或保持不变^[7]。另外, 气候也是影响森林动态的关键因素^[8]。随着全球气候变化, 森林面临着快速

的变化^[9]。近年来, 与干旱相关的树木死亡率逐渐增加^[10]。罗旭等^[11]研究发现, 在气候变暖情景下, 大兴安岭地区不同树种的地上生物量表现为不同程度的增加。因此, 在气候变暖的背景下, 有必要评估温度、降水等指标在森林动态过程中的作用。

地形作为植被格局和资源利用的代表, 可以通过重新分配土壤水分和太阳辐射影响植物生长, 在森林生态系统中扮演着重要的角色。Gordillo 等^[12]得出结论, 林分断面积的净变化与海拔呈正相关。而张恰吟等^[13]研究发现, 不同坡度的沙棘人工林天然更新率存在显著差异。坡度的变化会影响土壤厚度, 改变土壤水分, 间接影响植物的生长发育。所以, 进一步研究海拔、坡度对林分生长发育变化的影响具有重要意义。

已知森林本身的特征会影响生物量净变化^[14]。森林特征影响植物对光的捕获和利用, 且可反映物

收稿日期: 2023-02-24 修回日期: 2023-04-10

基金项目: 国家重点研发项目; 东北天然次生林抚育更新技术与示范 (2017YFC050410101)

* 通讯作者: 王新杰, 副教授。主要研究方向: 森林结构与生长模型模拟。Email: xinjie@bjfu.edu.cn

种间的竞争情况。林分断面积和林分密度通常被量化为森林特征属性，二者可被认为是不完善的竞争指数，有助于理解树木对资源和空间的竞争。不同密度的林分树木死亡率可能存在差异，因为林分密度的变化可以改变例如蒸腾作用^[15]和光合作用有效辐射的吸收^[16]等过程。林分断面积会对群落动态产生显著影响，具有高初始林分断面积的森林群落可能会阻止光线照射到较小的物种，从而抑制生长或物种进界^[17]。

森林植物群落的稳定性即森林在扰动环境下的抵抗力和适应力水平，由多种因素驱动^[18]。值得关注的是，随着时间的推移，群落中物种组成变化对稳定性的影响已经开始受到更多的关注^[19]。已知生长、进界、枯死等森林动态对于森林各项服务和功能具有不同的影响^[20]，然而，森林生长量、进界增长量和死亡损失量对生物量稳定性的影响尚不清楚^[21]。因此，进一步量化生物量稳定性的各因素的相对效应，将有助于更深入地了解森林动态变化机理，从而更好地探索混交林的发展模式。

本研究以吉林省汪清县金沟岭林场的云冷杉针阔混交林为研究对象，采用分段结构方程模型和多元线性回归进行处理分析，探究混交林生物量动态变化过程的驱动因素并分析其对稳定性的影响，为混交林的森林经营提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于吉林汪清林业局金沟岭林场

(43°17'~43°25' N, 130°05'~130°20' E)，属长白山系老爷岭山脉雪岭支脉，地貌属低山丘陵，海拔300~1 200 m。常见的土壤是暗棕壤土，平均厚度在40 cm左右。该地区属于温带大陆性季风气候，夏季高温多雨，冬季寒冷干燥，1月份平均最低气温为-32℃，年降水量为600~700 mm。金沟岭林场植物物种丰富，结构复杂，乔木树种包括鱼鳞云杉(*Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carrière)，冷杉(*Abies fabri* (Mast.) Craib)，枫桦(*Betula costata* Trautv.)、紫椴(*Tilia amurensis* Rupr.)、红松(*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.)和色木槭(*Acer pictum* Thunb.)等。

1.2 数据来源

1987年10月，金沟岭林场一大区固定样地开始设立，共分为5个小区，各小区面积基本相同。采用机械布点在5个小区内设立了112个固定样地。每个固定样地面积为0.04 hm²，各样地间隔90 m，每个样点中心埋设一个注明标号的水泥桩。之后研究人员对固定样地中的森林群落进行了多次测量，长期监测样地内所有胸径大于5 cm的树木并进行编号，记录树木状态、胸径、物种、样地信息等内容。各小区样地经历过多次采伐，其基本概况及采伐记录见表1。在本研究中，在剔除异常数据后，最终选取了110个固定样地的数据，涵盖了从1987年到2017年的7期数据(1987、1992、1997、2002、2007、2012、2017)。

表1 样地的基本概况

Table 1 The basic information of plots

小区号	面积/hm ²	蓄积/(m ³ ·hm ⁻²)	平均胸径/cm	采伐时间/采伐强度/%
1-1	0.76	184~265	18.6	1990/6.0;1992/5.2
1-2	0.92	156~256	17.4	1990/8.6;1995/10.3
1-3	0.88	141~224	17.6	1989/15.4;1994/14.5
1-4	0.88	163~242	18.5	1987/19.9;1993/10.0;2002/16.6
1-5	1.04	162~254	18.6	1987/21.7;1992/13.9;2001/13.7

1.3 指标选取

1.3.1 森林生物量动态及时间稳定性 以森林地上生物量为研究变量，首先使用树木异速生长方程^[22-23]计算森林地上生物量，并以每2次调查期之间的生物量变化量来计算林分生物量生长量(ΔW -surv)、进界树木引起的生物量增长量

(ΔW -recr)、死亡树木引起的生物量损失量(ΔW -mort)，单位为t·hm⁻²·a⁻¹。森林生物量时间稳定性(TS)被量化为森林群落生物量平均值(μ)与标准差(σ)之间的关系，反映了群落生物量在不同年份之间的波动程度。

$$TS = \mu/\sigma \quad (1)$$

其中 μ 和 σ 分别代表重复测量期间的生物量平均值和生物量标准差。

1.3.2 地形、气候、多样性、森林特征属性 采用海拔、坡度作为代表地形的 2 种因子。

气候因子方面,选取年均温 (MAT) 和年均降水量 (MAP) 作为候选变量。每个林地的年平均降水量和年平均温度数据取自 Climate AP 3.20 软件^[24],该软件根据样地的经度、纬度以及海拔数据可为特定位置生成气候数据。考虑到不同调查期之间的气候变化也会对林分生长动态造成影响,因此共收集了 30 a 的气候数据。

生物多样性指标可以衡量出群落内生物资源的丰富程度,本研究采用了多种物种和结构多样性指标,其中,计算了 2 种常见的物种多样性指标,即辛普森指数和香农指数作为物种多样性表征因子,辛普森指数和香农指数的公式如下所示,二者可利用 Vegan 包中进行计算^[25]。

$$S_{\text{simpson}} = 1 - \sum_{i=1}^n P_i^2 \quad (2)$$

$$S_{\text{shannon}} = - \sum_{i=1}^n P_i \ln(P_i) \quad (3)$$

式中, P_i 是每个样地第 i 个物种个体数占总体的比例, n 是每个子地块中的物种数。

结构多样性采取胸径的变异系数 (CV_{DBH}) 和胸径基尼系数 ($Gini$) 表示。胸径变异系数是胸径的标准差与样地平均胸径的比率。

$$CV_{\text{DBH}} = 100 * \frac{SD_{\text{DBH}}}{\bar{X}_{\text{DBH}}} \quad (4)$$

式中, SD_{DBH} 和 \bar{X}_{DBH} 分别是样地的胸径的标准差和平均胸径。

胸径基尼系数公式如下,较高的指数值反映出多样性程度较高。

$$Gini = \frac{\sum_{j=1}^n (2j - n - 1) D_j}{\sum_{j=1}^n (n - 1) D_j} \quad (5)$$

j 是树的等级从 1 到 n 的升序, n 是胸径按等级划分的等级数。

因为树木的数量和树种特征也会影响森林动态变化,为了解释这种现象,本研究在模型中选择了林分断面积 ($\text{m}^2 \cdot \text{hm}^{-2}$) 和林分密度 ($\text{株} \cdot \text{hm}^{-2}$) 作为森林特征属性的候选变量。

1.4 分段结构方程模型

结构方程模型 (SEM) 是一种综合运用多元

回归分析、路径分析、因子分析方法的统计分析工具,是基于变量的相关系数或者协方差矩阵分析变量间关系的一种统计方法^[26]。分段结构方程模型 (pSEM) 与 SEM 相比具有重要优势,其扩展了传统的结构方程模型,包括能够分析具有分层结构和非正态误差分布的数据^[27]。在这里,使用样地作为随机效应 (即分类变量),因为分类变量的影响在建模中通常是非系统和不可预测的,但它们可以解释固定因子中的随机变化^[28]。变量间所有的影响都可使用标准化系数进行量化,其中大于 0.1 的系数表示强影响,小于 0.1 的系数代表弱影响。在 pSEM 中,对于过度拟合或拟合不良的模型,本研究在验证路径分析中应用了方向分离测试,以测试是否应包含任何缺失的关键路径或是否应排除任何额外路径。

1.5 数据处理

将每个地块 7 期调查中获得的变量及 30 a 的年均气候值进行平均,以代表整个调查间隔期间的平均状况。在进入模型前,对数据进行标准化处理,将不同量级的变量转化为同一量级,以保证变量间标准化系数的可比性。为了更好地构建模型,本研究进一步探究了森林各动态过程与候选变量间的双变量关系。

接着对数据进行分类,选择最优变量进行结构方程模型的构建。数据可分为:地形 (海拔、坡度)、气候 (年平均气温和年平均降水量)、物种多样性 (辛普森指数和香农指数)、结构多样性 (胸径基尼指数和胸径变异系数)、森林特征属性 (林分密度、林分断面积)。最后利用多元线性回归分析了生长、进界、死亡等森林动态对森林生物量稳定性的作用,并基于层次分割量化三者贡献大小。

对于分段结构方程模型,本研究统计 Fisher's C 和 P 值评估了每个 pSEM 的模型拟合效果, $P > 0.05$ 说明模型拟合效果良好。采用 Excel 和 R 4.2.2 进行数据分析,使用“piecewise”包、“nlme”包进行结构方程模型的构建,层次分割采用“hier.part”包,绘图采用 origin 2022 软件。

2 结果与分析

2.1 特征描述

在 1987 年,共调查 4 329 株树木,隶属于 15 个物种。而在 2017 年,共调查到 15 个物种的 2 986 株树木。由图 1 可以看出 30 a 的生长间隔

内的树木变化规律。样地年平均生长量为 $3.95 \text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ，年平均进界增长量为 $0.63 \text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ，年平均死亡损失量为 $0.95 \text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 。样地各特征变量统计信息见表2。

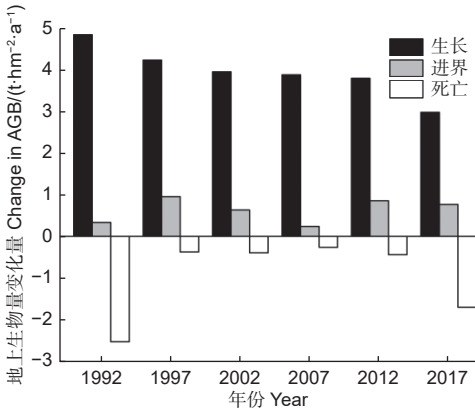


图1 不同组成的地上生物量年均变化量
Fig. 1 Average annual change of different components in aboveground biomass

2.2 森林动态过程与各变量的双变量关系

本研究分析了众影响因素和森林动态之间的关系，由表3可以看出，生物量生长量与年均温、年降水量、林分断面积和林分密度呈显著正相关 ($P < 0.05$)，与海拔、坡度呈显著负相关 ($P < 0.05$)。进界增长量与年均温、年降水量呈显著正相关 ($P < 0.01$)，与胸径变异系数、胸径基尼系

数、海拔和林分断面积呈显著负相关 ($P < 0.05$)。死亡损失量与胸径变异系数、胸径基尼系数、林分断面积和林分密度呈显著正相关 ($P < 0.01$)。

2.3 分段结构方程模型

基于变量间的关系对变量进行筛选，建立多种结构方程模型，根据 Fisher' C 值和 P 值来确定模型的最优形式。最后，使用海拔代表地形因子，林分断面积代表森林特征属性，年均温代表气候因子，胸径基尼系数代表结构多样性，辛普森指数代表物种多样性。

由图2可以看出，在林分生长量模型中，海拔 ($\beta=0.853$, $P < 0.001$)、林分断面积 ($\beta=0.562$, $P < 0.001$)、年均温 ($\beta=0.820$, $P < 0.01$) 发挥了最强的积极作用，胸径基尼系数 ($\beta=-0.274$, $P < 0.01$) 表现出负面效应 (图2a)。进界增长量的模型结果表明，海拔 ($\beta=0.913$, $P < 0.05$) 和年均温 ($\beta=0.944$, $P < 0.01$) 发挥了直接正效应，胸径基尼系数 ($\beta=-0.233$, $P < 0.05$) 发挥了直接负效应 (图2b)。死亡损失量的模型结果表明，林分断面积 ($\beta=0.467$, $P < 0.001$) 促进了死亡损失量的增大 (图2c)。预测变量之间，只有海拔会显著影响辛普森指数 ($\beta=0.946$, $P < 0.05$)，选定的固定变量共同解释了29%的林分生长量，共同解释了21%的进界

表2 生物量动态、气候、地形、多样性、森林特征变量统计

Table 2 Statistical values of dynamics of biomass, climate, topography and forest attributes

变量 Variables	指标 Index	平均值 Mean	最小值 Min	最大值 Max
因变量 Dependent variables	林分生长量 Increment of surviving trees/($\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)	3.95	1.06	4.84
	进界增长量 Increment of tree recruitment/($\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)	0.63	0.23	0.95
	死亡损失量 Loss of dead trees/($\text{t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)	0.95	0.37	2.53
地形 Topography	海拔 Altitude/m	675.39	600.24	783.09
	坡度 Slope/(°)	10.55	2.01	20.79
气候 Climate	年均温 Mean annual temperature/(°C)	3.18	3.08	3.28
	年均降水 Mean annual precipitation/mm	642.02	630.14	656.29
物种多样性 Species diversity	辛普森指数 Simpson index	0.76	0.50	0.89
	香农指数 Shannon index	1.60	0.69	2.15
结构多样性 Structural diversity	胸径变异系数 Coefficient of variation of DBH/%	63.48	20.78	94.75
	胸径基尼系数 Gini index of DBH	0.31	0.11	0.43
森林特征 Forest attributes	林分断面积 Basal area/($\text{m}^2\cdot\text{hm}^{-2}$)	21.07	4.74	41.13
	林分密度 Stand density/($\text{Stem}\cdot\text{hm}^{-2}$)	973.86	200	1 950

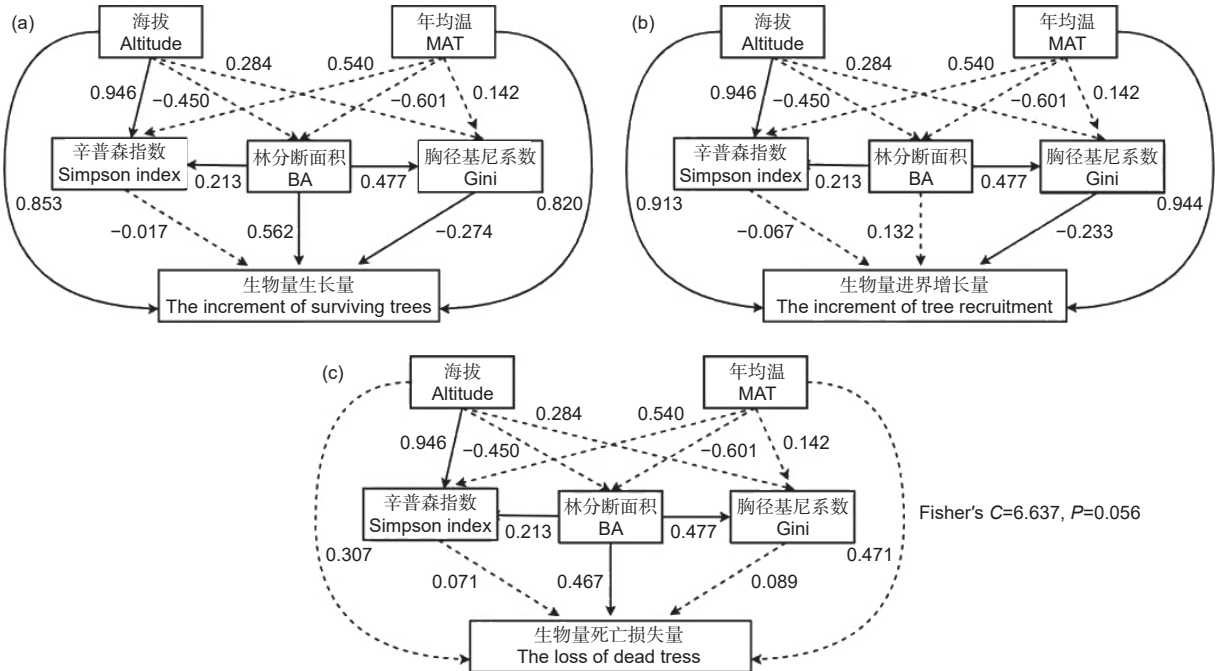
此处显示的所有变量均未转换 (即原始数据)。在统计分析中使用标准化之后的数值

All variables shown here are not converted (i.e. raw data). Use standardized values in statistical analysis

表 3 森林动态过程与各变量的双变量关系

Table 3 Bivariate relationships between variables and forest dynamics

	辛普森指数 $S_{Simpson}$	香农指数 $S_{shannon}$	胸径变异系数 CV_{DBH}	胸径基尼系数 $Gini$	年均温 MAT	年降水量 MAP	海拔 Altitude	坡度 Slope	林分断面积 BA	林分密度 Density
林分生长量 $\Delta W-surv$	-0.033	-0.010	-0.144	-0.053	0.225*	0.256*	-0.189*	-0.071*	0.362**	0.207*
进界增长量 $\Delta W-recr$	-0.203	-0.106	-0.339**	-0.350**	0.254**	0.391**	-0.200*	-0.006	-0.311**	-0.111
死亡损失量 $\Delta W-mort$	0.164	0.150	0.367**	0.317**	0.0478	0.012	-0.037	-0.079	0.498**	0.320**



a) 生长量模型, b) 进界增长量模型, c) 死亡损失量模型。实心箭头显示关系显著, 虚线箭头显示关系不显著

a) Structural equation model of growth, b) Structural equation model of recruitment, c) Structural equation model of mortality. Solid arrows displayed significant relationships, dashed arrows displayed insignificant relationships

图 2 生物量动态的结构方程模型

Fig. 2 Piecewise structural equation model of biomass dynamics

增长量, 共同解释了 28% 的死亡损失量。

此外, 自变量不仅具有直接影响, 而且通过间接作用影响地上生物量。其中, 海拔与物种辛普森指数呈显著正相关关系 ($\beta=0.946, P < 0.05$)。林分断面积与辛普森指数 ($\beta=0.213, P < 0.05$) 和胸径基尼系数 ($\beta=0.477, P < 0.05$) 均呈显著正相关关系。

根据变量的直接效应和间接效应加和计算了众变量的总效应, 然后统计了它们的相对贡献 (图 3)。结果表明, 在生长量模型中, 海拔是最重要因素, 解释了地上生物量变化的 31.5%; 而在其他模型中, 年均温的影响最大, 分别解释了地上生物量变化的 44.4% 和 33.7%。

2.4 生物量稳定性的驱动因素分析

使用多元线性回归模型来拟合存活树木的生物量生长 ($\Delta W-surv$)、死亡导致的生物量损失量 ($\Delta W-mort$)、进界木的生物量增长量 ($\Delta W-recr$) 和生物量时间稳定性之间的关系, 并采用层次分割量化三者的贡献率 (图 4)。由图 4a 可以看出, $\Delta W-surv$ 和稳定性之间存在显著的正相关 ($P < 0.001$), $\Delta W-recr$ 与稳定性之间关系并不显著 ($P > 0.05$); $\Delta W-mort$ 与稳定性之间呈显著负相关 ($P < 0.001$), 模型的总体解释率 R^2 为 0.50。由图 4b 可知, 死亡是影响生物量稳定性的最重要因素。

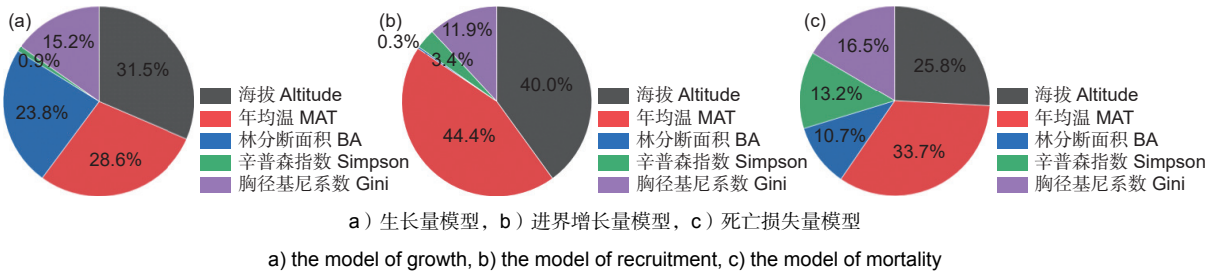


图 3 相对贡献图

Fig. 3 Pie chart of relative contributions

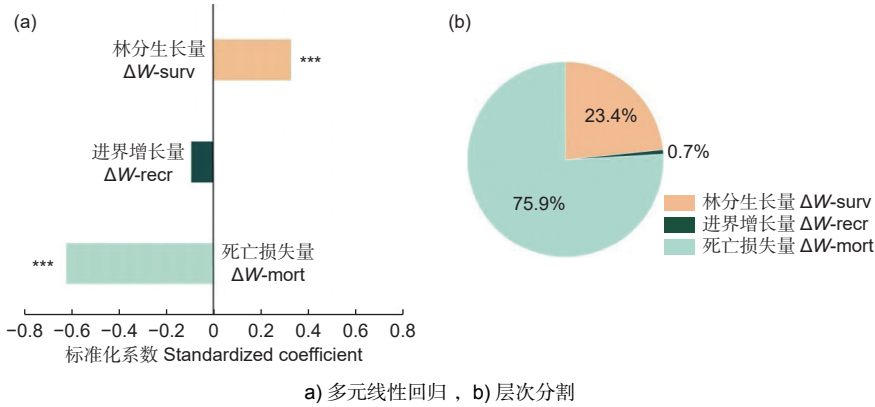


图 4 森林生物量稳定性的驱动因素分析

Fig. 4 Analysis of driving factors for the stability of forest biomass

3 讨论

3.1 生物量动态过程影响因素分析

结果表明,在模型中辛普森指数与生物量变化量均不显著,胸径基尼系数与林分生长量 ($\beta = -0.274$) 和进界增长量 ($\beta = -0.233$) 均呈显著负相关。Liang 等^[29]研究曾发现,林分进界增长量会随树木大小多样性的增大而减少,这可能是由于样地内进界生长量较低所导致的。海拔与辛普森指数呈显著正向相关,有研究认为,木本植物物种多样性会随着海拔高度的增加而增加直到中等海拔^[30]。

林分断面积与林分生长量 ($\beta = 0.562$)、林分死亡损失量 ($\beta = 0.467$) 呈显著正相关。具体而言,森林死亡损失量随着林分断面积的增加而增加,这与前人文献中的结果相同^[31-32],这是树木的相对竞争力降低和对光的需求较高的综合结果^[33]。一方面,由于断面积高的群落通常有更多的大树,大树的生物量对生物量变化的贡献最大^[34];此外,大型树木的树冠较大且光照良好,良好的生长环境会促进林木进一步生长^[35],二者均会导致生物量大幅变化。

海拔与林分生长量 ($\beta = 0.853$)、进界增长量 ($\beta = 0.913$) 呈显著正相关关系,与前人研究结果相符。本研究区内云冷杉等优势树种耐阴耐寒,适宜在中高海拔环境生长。随着海拔的上升,受干扰程度也逐渐降低,有助于幼苗幼树生长^[36],这也侧面印证了海拔在林分生长量模型的主要影响。

另外,温度也与生物量生长量 ($\beta = 0.820$)、进界增长量 ($\beta = 0.944$) 呈显著正相关,前人研究表明,年平均温度是混交林物种动态的重要气候驱动因素^[37],这可能是由于温度通常与植物代谢有关,而植物代谢会通过影响植物呼吸速率进而影响森林生长变化^[38]。温暖舒适的环境会导致林分内进界增长量变大,前人研究中也证明温度与树木进界之间存在类似的正向关系^[39]。这些结果都印证了树木生长对温暖环境的敏感性^[40]。通过相对贡献值可知,温度对于生物量变化很关键,因此在预测树木进界时应该着重考虑气候变量的重要性^[41]。

值得注意的是,死亡损失量与除林分断面积外,其他变量均不显著相关 ($P < 0.05$),这可能是由于在调查期内曾发生台风干扰,导致树木出现部分死亡情况,而影响本研究结果。前人研究中已

经证明该地区死亡率与众环境因素均不显著^[42],应该进一步增加树种多样性,提高抗风灾能力。

3.2 生物量时间稳定性的主导因素分析

研究表明,稳定性与林分生长量呈显著正相关($\beta=0.327$, $P < 0.001$),与林分死亡损失量呈显著负相关($\beta=-0.621$, $P < 0.001$),然而稳定性与进界增长量的关系并不显著。这表明东北混交林的生物量变化是一个缓慢而长期的过程,与增长量和死亡损失量损失相比,进界发生较少,故不具有普遍规律。已知死亡是生物量净变化的重要驱动因素^[43-44],异龄林中存在不少成熟的大型树木,而大型树木的死亡会显著改变生物量变化情况,相应地对森林稳定性产生影响,所以研究大树死亡对林分生物量稳定性的影响可作为下一阶段研究的重点。

4 结论

本研究采用结构方程模型,探讨了地形因子、气候因子、多样性因子、林分特征属性对东北混交林生物量动态过程的影响。结果表明,东北云冷杉混交林的生物量动态变化受到多种生物、非生物因子的综合影响。海拔是影响森林生长量的最重要因素,贡献率为31.5%,年均温对林分进界增长量和枯死损失量的贡献率分别为44.4%和33.7%。另外,死亡过程对生物量稳定性的贡献率最大(75.9%)。总体而言,要充分保持树种多样性,今后应当充分关注树木的死亡情况,从而更好地进行森林经营管理。

参考文献:

- [1] Grassi G, House J, Dentener F, et al. The key role of forests in meeting climate targets requires science for credible mitigation[J]. Nature Climate Change, 2017, 7(3): 220-226.
- [2] Rozendaal D M A, Chazdon R L, Arreola-Villa F, et al. Demographic drivers of aboveground biomass dynamics during secondary succession in neotropical dry and wet forests[J]. Ecosystems, 2017, 20: 340-353.
- [3] Purves D W. The demography of range boundaries versus range cores in eastern US tree species[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2009, 276(1661): 1477-1484.
- [4] Balvanera P, Pfisterer A B, Buchmann N, et al. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services[J]. Ecology Letters, 2006, 9(10): 1146-1156.
- [5] Taylor A R, Gao B, Chen H Y H. The effect of species diversity on tree growth varies during forest succession in the boreal forest of central Canada[J]. Forest Ecology and Management, 2020, 455: 117641.
- [6] Anderson R C, Loucks O L, Swain A M. Herbaceous response to canopy cover, light intensity, and throughfall precipitation in coniferous forests[J]. Ecology, 1969, 50(2): 255-263.
- [7] Forrester D I. Linking forest growth with stand structure: Tree size inequality, tree growth or resource partitioning and the asymmetry of competition[J]. Forest Ecology and Management, 2019, 447: 139-157.
- [8] Mathys A S, Brang P, Stillhard J, et al. Long-term tree species population dynamics in Swiss forest reserves influenced by forest structure and climate[J]. Forest Ecology and Management, 2021, 481: 118666.
- [9] Allen C D, Macalady A K, Chenchouni H, et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests[J]. Forest Ecology and Management, 2010, 259(4): 660-684.
- [10] 闫明,刘青青,刘志萍,等. 干旱和林分因子对树木死亡的影响——以美国德克萨斯州东部国家森林为例[J]. 应用生态学报, 2022, 33(11): 2897-2906.
- [11] 罗旭,王婵,张金荃. 气候变化和林火干扰对大兴安岭林区地上生物量影响的动态模拟[J]. 应用生态学报, 2018, 29(3): 713-724.
- [12] Hernández Gordillo A L, Vilchez Mendoza S, Ngo Bieng M A, et al. Altitude and community traits explain rain forest stand dynamics over a 2 370 m altitudinal gradient in Costa Rica[J]. Ecosphere, 2021, 12(12): e03867.
- [13] 张恰吟,朱清科,任正龔,等. 地形对陕北黄土区衰退沙棘人工林天然更新的影响[J]. 林业科学研究, 2017, 30(2): 300-306.
- [14] Peña M A, Feeley K J, Duque A. Effects of endogenous and exogenous processes on aboveground biomass stocks and dynamics in Andean forests[J]. Plant Ecology, 2018, 219: 1481-1492.
- [15] Bréda N, Granier A, Aussenac G. Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) [J]. Tree Physiology, 1995, 15(5): 295-306.
- [16] Marková I, Pokorný R, Marek M V. Transformation of solar radiation in Norway spruce stands into produced biomass—the effect of stand density [J]. Journal of Forest Science, 2011, 57(6): 233-241.
- [17] Lohbeck M, Poorter L, Martínez-Ramos M, et al. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession [J]. Ecology, 2015, 96(5): 1242-1252.
- [18] 于水今,王娟,张春雨,等. 温带针阔混交林生物量稳定性影响机制[J]. 植物生态学报, 2022, 46(6): 632-641.
- [19] White L, O'Connor N E, Yang Q, et al. Individual species

- provide multifaceted contributions to the stability of ecosystems[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(12): 1594-1601.
- [20] Astigarraga J, Andivia E, Zavala M A, *et al.* Evidence of non-stationary relationships between climate and forest responses: Increased sensitivity to climate change in Iberian forests[J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(9): 5063-5076.
- [21] Poorter L, van der Sande M T, Arets E J M M, *et al.* Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(12): 1423-1434.
- [22] 陈传国, 朱俊凤. 东北主要林木生物量手册[M]. 北京: 中国林业出版社, 1989
- [23] Wang C. Biomass allometric equations for 10 co-occurring tree species in Chinese temperate forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 2006, 222(1-3): 9-16.
- [24] Wang T, Hamann A, Spittlehouse D L, *et al.* Climate WNA—high-resolution spatial climate data for western North America[J]. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 2012, 51(1): 16-29.
- [25] Oksanen J, Blanchet F G, Kindt R, *et al.* Vegan: community ecology package. R package vegan, vers. 2.2-1[J]. *World Agro Cent*, 2015, 3: 7-81.
- [26] 王西石, 储诚进. 结构方程模型及其在生态学中的应用[J]. *植物生态学报*, 2011, 35 (3): 337-344.
- [27] 石亚飞, 石善恒, 黄晓敏. 基于R的结构方程模型在生态学中的应用[J]. *生态学杂志*, 2022, 41 (5): 1015-1023.
- [28] Howard, A. L. Handbook of Structural Equation Modeling[J]. *Struct. Equ. Model. A Multidiscip.*, 2013, 20: 354-360.
- [29] Liang J, Buongiorno J, Monserud R A, *et al.* Effects of diversity of tree species and size on forest basal area growth, recruitment, and mortality[J]. *Forest Ecology and Management*, 2007, 243(1): 116-127.
- [30] Tetemke B A, Birhane E, Rannestad M M, *et al.* Species diversity and stand structural diversity of woody plants predominantly determine aboveground carbon stock of a dry Afromontane forest in Northern Ethiopia[J]. *Forest Ecology and Management*, 2021, 500: 119634.
- [31] Bordin K M, Müller S C. Drivers of subtropical forest dynamics: The role of functional traits, forest structure and soil variables[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2019, 30(6): 1164-1174.
- [32] Ruiz-Benito P, Madrigal-Gonzalez J, Ratcliffe S, *et al.* Stand structure and recent climate change constrain stand basal area change in European forests: a comparison across boreal, temperate, and Mediterranean biomes[J]. *Ecosystems*, 2014, 17: 1439-1454.
- [33] Rohner B, Bigler C, Wunder J, *et al.* Fifty years of natural succession in Swiss forest reserves: changes in stand structure and mortality rates of oak and beech[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2012, 23(5): 892-905.
- [34] Stephenson N L, Das A J, Condit R, *et al.* Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size[J]. *Nature*, 2014, 507(7490): 90-93.
- [35] Poorter L, van der Sande M T, Thompson J, *et al.* Diversity enhances carbon storage in tropical forests[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(11): 1314-1328.
- [36] Gworek J R, Vander Wall S B, Brussard P F. Changes in biotic interactions and climate determine recruitment of Jeffrey pine along an elevation gradient[J]. *Forest Ecology and Management*, 2007, 239(1-3): 57-68.
- [37] Condés S, del Río M, Forrester D I, *et al.* Temperature effect on size distributions in spruce-fir-beech mixed stands across Europe[J]. *Forest Ecology and Management*, 2022, 504: 119819.
- [38] Dusenge M E, Duarte A G, Way D A. Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO₂ and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration[J]. *New Phytologist*, 2019, 221(1): 32-49.
- [39] Käber Y, Meyer P, Stillhard J, *et al.* Tree recruitment is determined by stand structure and shade tolerance with uncertain role of climate and water relations[J]. *Ecology and Evolution*, 2021, 11(17): 12182-12203.
- [40] Milbau A, Vandeplas N, Kockelbergh F, *et al.* Both seed germination and seedling mortality increase with experimental warming and fertilization in a subarctic tundra[J]. *AoB Plants*, 2017, 9(5): plx040.
- [41] Canham C D, Murphy L. The demography of tree species response to climate: seedling recruitment and survival[J]. *Ecosphere*, 2016, 7(8): e01424.
- [42] 姚丹丹, 余黎, 雷相东, 等. 台风“布拉万”对东北近天然落叶松云冷杉试验林的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35 (11): 3674-3683.
- [43] van der Sande M T, Peña-Claros M, Ascarrunz N, *et al.* Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest[J]. *Journal of Ecology*, 2017, 105(5): 1223-1234.
- [44] Johnson M O, Galbraith D, Gloor M, *et al.* Variation in stem mortality rates determines patterns of above-ground biomass in Amazonian forests: implications for dynamic global vegetation models[J]. *Global Change Biology*, 2016, 22(12): 3996-4013.

Dynamics and Stability of Biomass of Coniferous and Broad-leaved Mixed Forests in Northeast China

JIA Bo, WANG Xin-jie

(College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: [Objective] To explore the driving factors of the dynamic processes of aboveground biomass of mixed forests in Northeast China for accurately understanding the forest services and functions. [Methods] Based on 110 fixed plots in Jingouling Forest Farm in Northeast China, forest dynamics processes from 1987 to 2017 were described. Piecewise structural equation models were used to assess the impact of forest structure, climate, topography and diversity on the dynamic processes (growth, recruitment and mortality) of biomass, and the effects of dynamic processes on stability were further explored. [Result] The results showed that the growth of biomass was positively affected by stand basal area ($\beta=0.562$), altitude($\beta=0.853$), and mean annual temperature ($\beta=0.820$), and negatively correlated with the Gini coefficient of diameter at breast height ($\beta=-0.274$). The increment of tree recruitment was positively associated with altitude ($\beta=0.913$), mean annual temperature ($\beta=0.944$), and negatively related to the coefficient of variation of diameter at breast height ($\beta=-0.233$). The biomass loss was only significantly positively correlated with the stand basal area ($\beta=0.467$). In addition, this study also found that mortality was the most important factor affecting the biomass stability. [Conclusion] In general, altitude and MAT plays an important role in the biomass change. We should pay more attention to the situation of dead trees in the future for forest management.

Keywords: forest dynamics; diversity; stability; piecewise structural equation model

(责任编辑: 彭南轩)