

林分结构与生态功能耦合关系及其结构方程模型研究进展

袁蔡燕¹, 王 瑜¹, 王中旭^{2*}

¹诸暨市自然资源和规划局环境绿化工作站, 浙江 诸暨

²浙江农林大学暨阳学院园林学院, 浙江 诸暨

收稿日期: 2025年6月9日; 录用日期: 2025年7月9日; 发布日期: 2025年7月17日

摘 要

林分结构作为森林生态系统长期演化及植物多样性协同作用的产物, 是反映群落物种组成、空间配置及其与生态系统功能关系的重要指标。研究表明, 林分结构参数与森林生态系统服务功能之间存在显著关联, 对碳储量、水源涵养、土壤养分及植物多样性等具有直接影响。深入探索林分结构与生态系统功能的耦合关系, 有助于揭示森林内部运行机制, 并为科学制定森林精准经营策略提供理论依据。结构方程模型(SEM)因具备分析多变量间路径与因果关系的能力, 已逐渐成为研究该领域的重要工具。本文基于生态系统理论与实地调查数据, 综述了结构方程模型在林分结构与生态系统功能关系研究中的应用进展, 旨在为我国森林高质量经营管理与生态功能提升提供技术支持。

关键词

林分结构, 结构方程模型, 生态功能

Research Progress on the Coupling Relationship between Stand Structure and Ecological Function and Its Structural Equation Modeling

Canyan Yuan¹, Yu Wang¹, Zhongxu Wang^{2*}

¹Environmental Greening Station, Zhuji Natural Resources and Planning Bureau, Zhuji Zhejiang

²College of Landscape Architecture, Jiyang College of Zhejiang A&F University, Zhuji Zhejiang

Received: Jun. 9th, 2025; accepted: Jul. 9th, 2025; published: Jul. 17th, 2025

*通讯作者。

文章引用: 袁蔡燕, 王瑜, 王中旭. 林分结构与生态功能耦合关系及其结构方程模型研究进展[J]. 林业世界, 2025, 14(3): 412-422. DOI: 10.12677/wjf.2025.143051

Abstract

As a product of long-term forest ecosystem evolution and the synergistic development of plant diversity, stand structure serves as a key indicator reflecting species composition, spatial configuration, and their relationship with ecosystem functions. Studies have shown that stand structural parameters are significantly associated with forest ecosystem services, exerting direct influences on carbon storage, water retention, soil nutrient maintenance, and plant biodiversity. In-depth exploration of the coupling relationship between stand structure and ecosystem functions is essential for revealing internal forest dynamics and provides a theoretical foundation for the scientific formulation of precise forest management strategies. Structural Equation Modeling (SEM), with its capacity to analyze multivariate pathways and causal relationships, has increasingly become a vital tool in this field of research. Based on ecological theory and field survey data, this paper reviews recent advances in the application of SEM to the study of stand structure and ecosystem function relationships, aiming to support high-quality forest management and the enhancement of ecological functions in China.

Keywords

Stand Structure, Structural Equation Modeling, Ecological Function

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

林分结构作为森林生态系统功能的基础要素,在森林经营管理中占据核心地位[1]。林分结构的研究领域既是生态学领域揭示森林生态系统特征的关键方向,也是恢复生态学与林业工程学科的研究重点与难点。量化分析林分结构动态演化规律成了当下优化林分配置模式的重要研究路径[2]。

森林生态系统服务功能通过物质循环和能量流动过程给人类社会带来诸多福祉,如水源涵养、土壤养分保持、植物多样性维持以及生态防护等[3];近年来许多研究表明林分结构特征和生态系统服务功能之间有明显相关性,林分结构参数(林分密度、垂直分层复杂度、径级分布格局之类的)对碳储量、水分调节效率、森林生产力水平和生物量积累速率有直接影响[4]-[7]。这种双向作用机制表明,合理的林分结构可以促进森林生态系统服务功能的有效发挥[8],维持所属森林生态系统内的各项良性循环,构建良好的生态环境[9] [10]。开展林分结构与生态系统功能关系的研究有助于揭示森林生态系统内在的运行规律且能为制定精准化森林经营策略提供理论支撑,科学调控林分组成和空间配置可使森林资源数量增长和质量提升协同发展,这为我国林业现代化建设和“双碳”目标达成提供重要技术路径。

2. 林分结构研究现状

现代林分结构研究体系主要有非空间结构和空间结构两大方面,其中非空间结构分析的重点是群落属性特征,像物种组成、树高分布、胸径结构、物种多样性指数等参数,而空间结构研究关注林木空间分布特征,混交度、林冠郁闭度、角尺度、竞争指数、大小比数等空间分析指标能对其量化表征[11]。这两大方面的研究构建起完整的林分结构评价体系,从而为揭示森林生态系统功能机制提供了多尺度分析框架。

2.1. 林分非空间结构

非空间结构分析涉及多个核心参数, 其中林分树种组成作为基础属性, 不仅决定群落类型特征, 还通过单一或混交配置模式显著影响林下植物多样性的形成与维持[12]; 林分生态系统的多样性通常通过树种组成来体现, 常用的指标包括香农-维纳指数(Shannon-Wiener)、辛普森指数(Simpson)以及反映物种丰富程度的均匀度指数(Pielou), 这些多样性指标同时也属于生态研究的范畴[13]。树种组成的类型、数量同时也是林分最基础的特征之一[14], 这对所在地生态系统功能的稳定性维持有着重要意义, 因为当生态系统树种组成单一时, 将会造成林分的抗病能力和生态功能下降[15]; 胸径和树高是反映林分生长状态的关键指标, 胸径的分布格局能揭示林分的竞争动态和生长潜力, 而树高结构对林冠层光能截获效率和垂直分层特征有直接影响。此外, 林龄结构是时间维度的重要参数, 它不仅决定着森林生态系统的地上生产力水平, 还能根据年龄分布特征预测群落演替趋势[16]。

2.2. 林分空间结构

随着非空间结构研究不断深入发展, 这使得水平与垂直方向的结构特征解析持续深化, 从而推动林分空间结构研究向精细化方向拓展。林分空间结构是森林生态系统的关键属性, 它驱动森林演替, 是当前森林经营中最具调控潜力的结构要素[17]。通过林木个体在水平空间的分布格局及其属性排列方式来体现, 角尺度、大小比数、混交度、郁闭度等是其主要量化指标, 这些空间结构参数可有效反映林分空间分布格局、大小分化程度、树种隔离状况, 为揭示群落动态演替规律提供空间维度的科学依据[18]。

林分空间结构参数里, 惠刚盈等[19]提出的角尺度(Uniform Angle Index)是个重要的量化指标, 能有效表征林分水平空间分布的均匀性, 林分分布格局的整体评估靠这一参数借助邻域树木空间排列特征来实现, 它常和混交度、大小比数等指标一起构成林分空间结构的多维分析体系。混交度(Mingling Degree)是计算目标树种与相邻树种差异程度以量化林分的空间隔离特征[20]。这一指标在森林经营实践中具有重要价值, 既能用于指导木材收获策略制定, 也能提供优化林分空间配置、协调植物多样性保护与林业经济效益的技术支持。林分空间结构正逐渐被众多学者视为评估森林结构稳定性的重要依据, 一个稳定且合理的空间结构, 有助于森林生态系统各项功能的高效发挥[21]。

光照、温湿度、气体交换等微环境要素受林分空间结构的调控并显著影响森林生态系统物质循环与能量流动过程, 并直接作用于林分生长态势和功能稳定性[22]。研究林分空间结构和生长的关系有助于揭示树木个体生长规律、种间互作机制, 也能提供结构-功能耦合模型建立的理论依据[23]。大量研究表明, 林分空间异质性特征与植物多样性维持、碳储量提升及水土保持效能增强等生态服务功能存在显著相关性[4]-[7]。例如, Wang 等人[24]通过优化刺槐林分结构改善了黄土高原水土保持功能; Li 等人[25]构建空间结构-植物多样性-碳储量关联模型, 证实林分空间异质性对碳密度具有显著正向影响。林分结构的分析构成了森林质量调控的基础, 不仅为制定科学的经营管理策略提供理论依据, 还可用于预测群落的演替方向, 辅助林分结构的动态优化, 从而全面增强生态系统的功能表现。

3. 林分结构与生态功能耦合关系研究进展

3.1. 植物多样性功能

植物多样性作为生态系统功能评估的核心指标之一, 它反映了群落结构的复杂性与资源丰富度并具有维持森林生态系统稳定、高效运行的作用[26] [27]。森林生态系统中林下灌木和草本层是重要组成部分, 在水源涵养、土壤养分循环等生态过程里协同调控[28]。研究表明, 林下植被多样性和乔木层结构特征关联显著, 乔木层空间配置模式调控林下光照强度、水分分布以及土壤理化性质, 间接影响灌木和草

本层的物种组成与分布格局[29]-[31]。这种垂直层间的相互作用机制让我们从多维角度理解森林生态系统的结构-功能关系。

国内外学者当前从光照、土壤、地形条件、林分结构等不同视角探讨研究植物多样性功能。如覃志杰[32]、赵燕波[33]、Alem[34]等人研究了林分密度、郁闭度、角尺度等林分结构因子和林下植被多样性的关系；Hemachandra[35]等通过多样性指数、物种丰富度以及均匀度指数等植物多样性相关指标，对群落生态系统中的植物多样性保护问题进行深入研究与探讨，已成为当前生态学研究的重要方向；崔静等[36]基于林龄梯度分析发现林分年龄结构与林下植被功能群分布存在明显相关性。不过现有研究存在两方面局限：一方面，林分空间结构对林下植物多样性的影响机制还未形成系统认知，尤其水平空间异质性与垂直分层特征的协同效应研究相当缺乏；另一方面，借助优化林分结构提升林下植被功能的实践路径还需深入，虽然已有研究显示林分水平分布格局、垂直分层复杂度、竞争指数及混交度等空间结构参数对林下物种多样性影响显著，但水平空间结构的调控作用还没被充分揭示[37]。未来研究需加强多尺度空间结构参数与林下植物功能群的关联分析，这样才能为构建结构优化、功能完善的森林生态系统提供理论支撑。

3.2. 水源涵养功能

陆地生态系统中，森林的水源涵养功能是关键部分且在水土保持方面处于核心地位[38][39]，主要靠林冠层、枯枝落叶层和土壤层协同作用来截留、储存、渗透降水，从而调控地表径流并维持水分循环，这一功能是森林生态体系里的核心生态功能，其作用机制包含从林冠拦截到深层土壤持水的整个水文过程，现在研究大多围绕林冠层截留、枯落物层蓄水、土壤层持水这三个关键环节，学者们通过分析林冠穿透雨率、枯落物最大持水量、土壤饱和导水率等不同层次的水文特征参数并结合生态系统物质循环理论，系统地揭示出森林水文调节功能的内在机制[40]-[42]。这些研究为优化森林结构、提高水源涵养效能提供了重要理论依据。

早期人们对森林水文调节功能的认知局限在土壤物理持水过程上，主要着眼于地表层对降水的吸收和储存情况，随着研究方法革新、理论体系完善，森林水文调节功能的内涵随之拓展，如今被看作是森林生态系统多尺度水文过程的综合体现。现代研究显示森林水源涵养功能靠林冠层、枯落物层和土壤层通过时空耦合机制来有效调控和再分配水资源[43]-[45]。本研究依据实地调查与室内实验得来的数据重点剖析枯落物层的持水特性和土壤渗透性能，量化枯落物最大持水量、含水率这些关键参数并测定土壤容重、孔隙度和饱和持水量，从而揭示研究区域森林水文调节功能的内在机制。

枯落物蓄水是森林水文调节系统中枯落物层的关键部分，对维持生态系统水分平衡意义重大[46]。林下植被凋落物(枝条、叶片、花果、树皮之类)和动物残体构成该层，其结构疏松多孔，这使其成为大气降水和土壤水分连接的关键界面。研究显示，枯落物层经物理吸附、孔隙截留、生物转化等可大大提高降水入渗效率、减少地表径流并改善土壤理化性质[47]。林分结构特征对枯落物层的水文功能调控明显。侯贵荣等[48]在晋西黄土区研究发现刺槐纯林、油松纯林、混交林等不同林分类型的枯落物持水性能差别显著，刺槐林密度 1575 株/hm²时水源涵养效能最佳，一旦密度偏离这个值，枯落物层有效拦蓄量和吸水速率都会下降，可见林分密度影响枯落物累积量和分解速率从而调控枯落物层水文调节功能的发挥。

土壤层持水是森林水文调节系统的核心部分，在垂直剖面上它是 SPAC (土壤-植被-大气连续体)系统的核心蓄存库和动态调节器，能靠物理吸附与孔隙储存将 70%~80%的大气降水拦截住，让水分长时间滞留，其持水效能对流域水文循环过程有着直接影响[49][50]。土壤持水能力主要由孔隙结构特征(总孔隙度、毛管孔隙占比)、理化性质(粘粒含量、有机质含量)和质地类型决定，且孔隙度和入渗速率显著

正相关,林分结构参数会调控土壤微环境从而对持水功能有显著影响。侯贵荣等[51]在晋西黄土区做的对比研究结果显示油松刺槐混交林比油松纯林的土壤持水量提升 18.5%,且饱和导水率提升 23.7%,这差异主要是因为混交林林分的根系网络复杂(深根性和浅根性树种结合),促进了土壤团聚体形成,让总孔隙度增加 12.3%,且毛管孔隙占比提升到 65.2%。研究表明,在退化林分改造时优化树种配置(像构建针阔混交模式这种)能显著改善土壤水文性能,这为提升区域水源涵养能力提供了有效途径。王帅军[52]通过分析典型立地类型下林冠层、枯落物层与土壤层的关键因子,明确了林分结构调控水源涵养功能的主要机制,识别出冠层郁闭度、枯落物厚度、土壤孔隙度与饱和导水率等为核心调控参数。结合青海云杉林典型样地的结构优化实践,发现通过择伐与补植手段提高林分混交度与结构异质性,可有效提升林分的最大滞留贮存量与整体水源涵养能力。在此基础上,针对不同立地条件提出了具有可操作性的林分结构优化路径,如在青杨林内配置青海云杉、在柠条林中引入祁连圆柏等,为低效林分的生态系统功能提升提供了理论依据与实践指引。

3.3. 土壤养分功能

土壤-植被系统是协同演化的有机整体,在森林生态系统里存在双向调控机制,植物生长以土壤为物质基础,植被群落所需的矿质营养和水分供应由土壤提供,且植物群落的分布格局与演替动态受土壤理化性质的显著影响,而植被靠光合产物输入和根系分泌物代谢不断改变土壤有机质组成与微生物群落结构,这种互馈机制是森林生态系统物质循环的核心过程[53]-[55]。植被恢复工程的核心目标是优化林分结构以调控这种互馈关系,进而改善土壤通气性、增强水分涵养能力,最终实现土壤环境的系统性改良。氮磷养分(全量与速效态)、有机质含量等核心指标是土壤养分功能评价体系的主要依据。李少宁等[56]通过对比不同植被配置模式后发现,针阔混交林比纯林能使土壤全氮、全磷及有机质含量分别提高 12.3%、9.7%和 15.6%,这主要是因为混交林分复杂的根系网络提升了养分循环效率;根据 Farooq 等[57]对杉木人工林密度效应的研究显示,杉木人工林里每公顷超过 2500 株的高密度林分能增加枯落物输入量,从而使土壤 pH 值降低 0.8 到 1.2、土壤含水量提升 18.5%,且微量元素分布格局被显著改变。这些研究成果为差异化森林管理策略的制定提供了科学依据,因为林分生长状态和土壤肥力之间双向指示关系明显,并且枯落物的数量和化学组成在不同林分类型下存在差异,其分解过程对土壤养分累积模式有直接影响,例如豆科树种枯落物含氮量高可促使土壤微生物固氮活性增强,针叶树枯落物含酸性物质可能影响磷的有效性[58],通过多树种凋落物输入促进土壤碳氮转化与微生物群落结构多样化。

据研究显示,在晋西黄土区,由于林分密度过大引起的其余林分结构因子不协调后造成的水土保持功能低效,是晋西黄土区乃至整个黄土高原区刺槐林林分结构不合理的共性之一[51][59][60]。因此,针对高林分密度低效林进行择伐或者间伐以降低林分密度至合理范围。对于低林分密度类型低效刺槐林林分改造应避免砍伐造成二次严重水土流失,给予补植更替措施。混交方式可因地制宜选择乔木混交、乔木与中小乔木混交、乔灌混交和综合混交,最终实现林分结构配置的合理化和水土保持功能的提升。

3.4. 森林碳储量

森林生态系统是陆地生态系统的重要组成部分,同时也是全球最大的碳储库,它在碳循环中扮演关键角色[61][62]。全球约 31%的陆地被森林覆盖,涵盖了 86%的植被碳储量和 73%的土壤碳储量[63]。估算发现全球陆地生态系统每年固定的有机碳超 60%都源于森林光合作用[64]。森林的碳储量功能在调节全球碳平衡、减缓气候变暖以及维持气候系统稳定性等方面有着不可替代的作用[65][66]。中国通过持续的生态工程建设让森林碳储量在过去数十年间显著增强,这给全球碳中和目标的实现提供了重要支撑[67]-[69]。区域森林碳储量取决于森林面积和植被碳密度,由于我国林地保护政策严格,靠扩大森林面积

增加碳储量的空间不大,因此提高植被碳密度成了增强区域碳储量的主要途径[70]。研究显示林分结构特征像树种组成、空间配置,还有环境要素如气候、土壤等,这些都是影响碳密度的关键自然因素[71]。深入解析这些因子与碳密度的耦合关系,不但利于揭示森林碳储量的形成机制,还能为精准化碳储量提升策略的制定提供理论依据,对推动“双碳”目标的实现有着重要科学意义。

林分空间结构特征和碳储量显著相关,优化林分结构能使区域碳储量显著提升[72]。据 Hanggara 等[73]研究发现林分空间结构和碳库有潜在联系,且修复森林调整林分结构可大幅改善当地碳储量;Sun 等[74]通过研究林分密度对土壤碳储量的影响机制发现,在林分密度较高的落叶松人工林样地中,碳输出可能相对较低,而碳输入则可能更为强劲,从而导致其土壤碳储量相对较高;进一步分析可知,林分空间结构调控树木竞争指数影响单株生长潜力与群落稳定性对林分生产力和碳储量强度有显著影响[75][76]。现有研究大多聚焦乔木层结构参数(像胸径分布、垂直分层复杂度)和碳储量的关联性分析,且发现树种组成多样性和空间异质对碳密度有显著正向影响[77]。

由于不同树种的生产力存在差异,通过选用高生产力造林树种改善林分结构,将纯林改造为混交林,可在增强森林固碳能力的同时,生产高价值木材[78][79]。森林生态系统的主体是高大乔木层,决定系统的结构、功能与质量。高大乔木层可利用珍贵树种发挥建群和用材功能,如栓皮栎(*Quercus variabilis*)、麻栎(*Quercus acutissima*)、红锥(*Castanopsis hystrix*)、含笑(*Michelia figo*)、合欢(*Albizia julibrissin*)、格木(*Erythrophloeum fordii*)、黄檀(*Dalbergia hupeana*)、香樟(*Cinnamomum camphora*)、楠木(*Phoebe zhennan*)等。由于人工林营建普遍追求“速生”,珍贵树种在人工林经营中处于缺失状态。因此,构建以珍贵树种为主体的多树种混交林经营模式是恢复与提升人工林生态系统功能的有效途径之一[80]。同时,抚育间伐是森林经营管理中的关键措施,其科学实施对提升森林生态系统的碳汇功能具有重要意义。据曹正等[81]研究发现,过强间伐削弱了林分碳汇功能,轻度间伐(25%)显著提高了保留木的林分生物量碳增量,表明适度降低林分密度有利于提高单株树木生长效率与整体生产力。适度间伐(10%~30%)可优化林分结构,提高林木个体生产力和碳固定能力;同时应保持凋落物输入,维持土壤养分循环稳定,增强不同土层碳储量的形成与稳定。森林碳储量关系的研究虽有一定进展,但很多关键问题没达成共识,且不少研究在评估不同碳储量乔木或上层植被林分的结构或植物学特征[82]。

4. 结构方程模型研究

结构方程模型是能够用于表达生态系统许多不同指标之间关系的一种统计方法,可以对多个变量之间的相互关系进行有效处理,包括路径、因果关系以及直接与间接分析,而使用 SEM 构建的结构方程模型是多元统计模型,相较于回归模型更有优势,因为它可以构建更为全面的预测变量和因变量之间的所有假设因果关系[83]-[85]。关于林分结构的研究在深入理解研究对象基础特征的前提下,可以通过构建初步的理论结构模型,并明确设定各构成因子之间的潜在关联关系。通过模型运行,识别出变量间的路径影响机制,并借助拟合优度指标对模型的契合度进行评估。依据分析结果对模型结构进行适当调整与优化,以进一步揭示变量之间更为复杂且本质的互动关系,实现对系统内部机制的系统性解读[86]。

SEM 结构方程模型针对林分结构上的运用,是基于对生态系统理论的了解和实地调查所获得的数据作为统计依据,从而用于对生态系统的结构和功能的相应评估。例如, Wang [87]通过探讨北亚热带地区木荷林林分结构因子对生态系统功能的耦合机制,将结构方程模型(SEM)方法引入生态系统分析之中(图 1)。该模型构建过程中包括两个测量模型与一个结构模型,系统整合了潜变量、内生与外生观测指标、路径系数及误差项等多个关键要素。结构方程模型通过引入不可直接观测的潜在变量,使其在处理复杂变量之间的因果推理、路径分析和参数估计等方面展现出优越性,从而为挖掘生态系统中变量间的深层次作用关系提供了有力工具[88]。

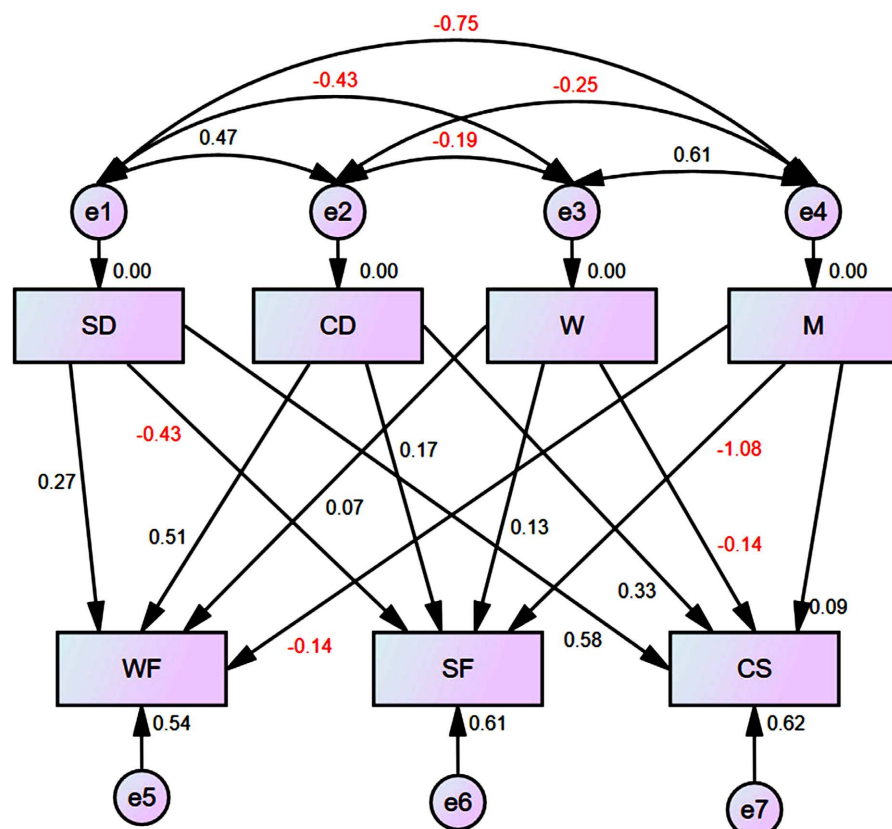


Figure 1. Structural equation model of the coupling between stand structure and ecosystem functions (black numbers denote positive effects, and red numbers denote negative effects. WF: water-holding function; SF: soil improvement function; CS: carbon sequestration; SD: stand density; W: uniform angle index; CD: canopy density; M: mixing degree)

图 1. 林分结构与生态功能结构方程模型图(黑色数字表示积极影响, 红色数字表示消极影响; WF: 水源涵养功能; SF: 土壤养分功能; CS: 碳储量; SD: 林分密度; W: 均匀角指数; CD: 郁闭度; M: 混合度)

5. 小结

林分结构作为森林生态系统功能发挥的基础, 对森林生态建设和可持续经营具有关键作用。明确影响生态功能的结构性指标, 筛选出合理的林分结构类型, 对于提升森林生态系统服务能力和优化管理具有重要意义。在现有的森林资源和管理条件下, 科学保存和调控林分结构, 有助于保护重要的生态功能和关键物种群落。当前研究在非空间结构与空间结构参数的综合评价以及其对生态功能的动态影响方面仍存在不足, 未来应结合多维数据与多组学技术, 构建林分结构-生态系统功能动态耦合模型, 提升评价和调控的精准性及科学性。

随着森林资源调查数据的不断积累和生态功能需求的多样化, 例如促进碳汇功能提升和增强水源涵养能力, 对林分结构的调控要求也日益详细和多样化。如何高效评估不同结构类型对关键生态功能的支持能力, 同时科学调控和优化林分结构指标成为推动现代林业高质量发展的重要方向。

参考文献

- [1] 汤孟平. 森林空间结构研究现状与发展趋势[J]. 林业科学, 2010, 46(1): 117-122.
- [2] 惠刚盈, 胡艳波, 赵中华. 结构化森林经营研究进展[J]. 林业科学研究, 2018, 31(1): 85-93.
- [3] 陆元昌, 栾慎强, 张守攻, 雷相东, 包源. 从法正林转向近自然林: 德国多功能森林经营在国家、区域和经营单位层面的实践[J]. 世界林业研究, 2010(1): 1-11.

- [4] Ali, A. (2019) Forest Stand Structure and Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Ecological Indicators*, **98**, 665-677. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.11.017>
- [5] Ishii, H.T., Tanabe, S. and Hiura, T. (2004) Exploring the Relationships among Canopy Structure, Stand Productivity, and Biodiversity of Temperate Forest Ecosystems. *Forest Science*, **50**, 342-355. <https://doi.org/10.1093/forestscience/50.3.342>
- [6] Lindenmayer, D.B., Margules, C.R. and Botkin, D.B. (2000) Indicators of Biodiversity for Ecologically Sustainable Forest Management. *Conservation Biology*, **14**, 941-950. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98533.x>
- [7] Ribe, R.G. (2009) In-Stand Scenic Beauty of Variable Retention Harvests and Mature Forests in the U.S. Pacific Northwest: The Effects of Basal Area, Density, Retention Pattern and down Wood. *Journal of Environmental Management*, **91**, 245-260. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.08.014>
- [8] 张兵. 林分改造对桉树林土壤养分含量及氮磷径流流失的影响[D]: [硕士学位论文]. 广州: 华南农业大学, 2016.
- [9] 魏晓慧, 孙玉军, 郭孝玉. 森林多功能经营技术研究综述[J]. 林草资源研究, 2011(6): 88.
- [10] 邓健睿, 杨艳波, 娄婧, 梁陈涛, 温慧, 井丽欣, 何兴元. 辽河上游森林土壤理化性质及持水能力研究[J]. 土壤与作物, 2021, 10(4): 449-459.
- [11] 刘菊卉. 林分直径分布及空间结构研究[D]: [硕士学位论文]. 南京: 南京林业大学, 2017.
- [12] Fisher, R.A., Corbet, A.S. and Williams, C.B. (1943) The Relation between the Number of Species and the Number of Individuals in a Random Sample of an Animal Population. *The Journal of Animal Ecology*, **12**, Article No. 42. <https://doi.org/10.2307/1411>
- [13] Pitkänen, S. (1997) Correlation between Stand Structure and Ground Vegetation: An Analytical Approach. *Plant Ecology*, **131**, 109-126. <https://doi.org/10.1023/a:1009723603098>
- [14] 汤浩藩, 杨旭, 李子光, 等. 滇池面山半湿润常绿阔叶林林分结构特征研究[J]. 西部林业科学, 2021, 50(4): 80-87.
- [15] 罗叶红. 细叶云南松天然林林分结构与林下植被多样性研究[D]: [硕士学位论文]. 南宁: 广西大学, 2016.
- [16] Gower, S.T., McMurtrie, R.E. and Murty, D. (1996) Aboveground Net Primary Production Decline with Stand Age: Potential Causes. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 378-382. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10042-2](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10042-2)
- [17] Wu, L., Liu, J., Takashima, A., Ishigaki, K. and Watanabe, S. (2013) Effect of Selective Logging on Stand Structure and Tree Species Diversity in a Subtropical Evergreen Broad-Leaved Forest. *Annals of Forest Science*, **70**, 535-543. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0292-x>
- [18] 惠刚盈, 赵中华, 胡艳波, 等. 基于结构参数均值的林分空间结构综合评价研究[J]. 林业科学研究, 2023, 36(2): 12-21.
- [19] 惠刚盈. 角尺度——一个描述林木个体分布格局的结构参数[J]. 林业科学, 1999(1): 39-44.
- [20] Ghalandarayeshi, S., Nord-Larsen, T., Johannsen, V.K. and Larsen, J.B. (2017) Spatial Patterns of Tree Species in Suserup Skov—A Semi-Natural Forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, **406**, 391-401. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.10.020>
- [21] 黄维, 薛卫鹏, 陈周娟, 等. 油松飞播林林分空间结构特征分析与评价[J]. 森林与环境学报, 2022, 42(4): 425-433.
- [22] Uutera, J. and Maltamo, M. (1995) Impact of Regeneration Method on Stand Structure Prior to First Thinning. Comparative Study North Karelia, Finland vs. Republic of Karelia, Russian Federation. *Silva Fennica*, **29**, Article No. 5562. <https://doi.org/10.14214/sf.a9213>
- [23] 谢伊, 杨华. 长白山天然云冷杉针阔混交林主要树种胸径生长与林分空间结构的关系[J]. 北京林业大学学报, 2022, 44(9): 1-11.
- [24] Wang, N., Bi, H., Cui, Y., Zhao, D., Hou, G., YUN, H., et al. (2022) Optimization of Stand Structure in *Robinia pseudoacacia* Linn. Based on Soil and Water Conservation Improvement Function. *Ecological Indicators*, **136**, Article ID: 108671. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108671>
- [25] Li, T., Wu, X., Wu, Y. and Li, M. (2023) Forest Carbon Density Estimation Using Tree Species Diversity and Stand Spatial Structure Indices. *Forests*, **14**, Article No. 1105. <https://doi.org/10.3390/f14061105>
- [26] 王玲. 林分密度对油松人工林群落结构和植物多样性的影响[J]. 生态环境学报, 2020, 29(12): 2328-2335.
- [27] 林开敏, 俞新妥, 黄宝龙, 何智英. 杉木人工林林下植物物种多样性的动态特征[J]. 应用与环境生物学报, 2001, 7(1): 13-19.
- [28] 曹小玉, 李际平, 委霞. 亚热带典型林分空间结构与林下草本物种多样性的差异特征分析及其关联度[J]. 草业科学, 2019, 36(10): 2466-2475.
- [29] Thakur, S., Negi, V.S., Dhyani, R., Bhatt, I.D. and Yadava, A.K. (2022) Influence of Environmental Factors on Tree Species Diversity and Composition in the Indian Western Himalaya. *Forest Ecology and Management*, **503**, Article ID:

119746. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119746>
- [30] Battaglia, M.A., Mou, P., Palik, B. and Mitchell, R.J. (2002) The Effect of Spatially Variable Overstory on the Understory Light Environment of an Open-Canopied Longleaf Pine Forest. *Canadian Journal of Forest Research*, **32**, 1984-1991. <https://doi.org/10.1139/x02-087>
- [31] Barbier, S., Gosselin, F. and Balandier, P. (2008) Influence of Tree Species on Understory Vegetation Diversity and Mechanisms Involved—A Critical Review for Temperate and Boreal Forests. *Forest Ecology and Management*, **254**, 1-15. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.038>
- [32] 覃志杰, 董威, 刘泰瑞, 等. 油松天然次生林林下植物多样性对林分密度的响应研究[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2019, 39(1): 61-67.
- [33] 赵燕波. 不同郁闭度马尾松人工林林下植物多样性及 5 种主要林下植物化学计量学特征[D]: [硕士学位论文]. 雅安: 四川农业大学, 2017.
- [34] Alem, S., Pavlis, J., Urban, J. and Kucera, J. (2015) Pure and Mixed Plantations of *Eucalyptus camaldulensis* and *Cupressus lusitanica*: Their Growth Interactions and Effect on Diversity and Density of Undergrowth Woody Plants in Relation to Light. *Open Journal of Forestry*, **5**, 375-386. <https://doi.org/10.4236/ojf.2015.54032>
- [35] Hemachandra, I.I., Edirisinghe, J.P., Karunaratne, W.A.I.P., Gunatilleke, C.V.S. and Fernando, R.H.S.S. (2014) Diversity and Distribution of Termite Assemblages in Montane Forests in the Knuckles Region, Sri Lanka. *International Journal of Tropical Insect Science*, **34**, 41-52. <https://doi.org/10.1017/s174275841300043x>
- [36] 崔静, 黄佳健, 陈云明, 曹扬, 王琳琳. 黄土丘陵区人工柠条林下草本植物物种多样性研究[J]. 西北林学院学报, 2018, 33(3): 14-20.
- [37] 曹小玉, 李际平, 赵文菲, 委霞, 庞一凡. 基于结构方程模型分析林分空间结构对草本物种多样性的影响[J]. 生态学报, 2020, 40(24): 9164-9173.
- [38] 王辉源, 宋进喜, 孟清. 秦岭水源涵养功能解析[J]. 水土保持学报, 2020, 34(6): 211-218.
- [39] 王利霞, 朱首军, 陈云明, 黄琳琳. 黄土高原森林带人工油松林水土保持作用[J]. 西北林学院学报, 2011, 26(4): 47-52.
- [40] 张雪峰, 牛建明, 张庆, 董建军, 张靖. 内蒙古锡林河流域草地生态系统水源涵养功能空间格局[J]. 干旱区研究, 2016, 33(4): 814-821.
- [41] 赵芳, 李雪云, 赖国桢, 欧阳勋志, 郭孝玉. 飞播马尾松林不同林下植被类型枯落物及土壤水文效应[J]. 中国水土保持科学, 2016, 14(4): 26-33.
- [42] McCulloch, J.S.G. and Robinson, M. (1993) History of Forest Hydrology. *Journal of Hydrology*, **150**, 189-216. [https://doi.org/10.1016/0022-1694\(93\)90111-1](https://doi.org/10.1016/0022-1694(93)90111-1)
- [43] 罗跃初, 韩单恒, 王宏昌, 刘建民, 魏晶, 吴钢. 辽西半干旱区几种人工林生态系统涵养水源功能研究[J]. 应用生态学报, 2004, 15(6): 919-923.
- [44] Mor-Mussery, A., Leu, S., Budovsky, A. and Lensky, I. (2014) Plant-Soil Interactions and Desertification: A Case Study in the Northern Negev, Israel. *Arid Land Research and Management*, **29**, 85-97. <https://doi.org/10.1080/15324982.2014.933455>
- [45] 闫峰陵, 罗小勇, 雷少平, 邱凉, 樊皓. 丹江口库区水土保持生态补偿标准的定量研究[J]. 中国水土保持科学, 2010, 8(6): 58-63.
- [46] Ogée, J. and Brunet, Y. (2002) A Forest Floor Model for Heat and Moisture Including a Litter Layer. *Journal of Hydrology*, **255**, 212-233. [https://doi.org/10.1016/s0022-1694\(01\)00515-7](https://doi.org/10.1016/s0022-1694(01)00515-7)
- [47] Stoppe, A.M., Comerford, N.B., Jokela, E.J., Mackowiak, C.L. and Higa, R.C.V. (2016) Effects of Loblolly Pine Litter, Forest Floor, and Root Exclusion on Mineral Soil Carbon in a Florida Spodosol. *Canadian Journal of Forest Research*, **46**, 122-131. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0097>
- [48] 侯贵荣, 毕华兴, 魏曦, 周巧稚, 孔凌霄, 王杰帅, 贾剑波. 黄土残塬沟壑区 3 种林地枯落物和土壤水源涵养功能[J]. 水土保持学报, 2018, 32(2): 357-363.
- [49] 余新晓, 等. 森林植被-土壤-大气连续体水分传输过程与机制[M]. 北京: 林业出版社, 2016.
- [50] 刘宇, 郭建斌, 邓秀秀, 刘泽彬. 秦岭火地塘林区 3 种土地利用类型的土壤潜在水源涵养功能评价[J]. 北京林业大学学报, 2016, 38(3): 73-80.
- [51] Hou, G., Bi, H., Wang, N., Cui, Y., Ma, X., Zhao, D., et al. (2019) Optimizing the Stand Density of *Robinia pseudoacacia* L. Forests of the Loess Plateau, China, Based on Response to Soil Water and Soil Nutrient. *Forests*, **10**, Article No. 663. <https://doi.org/10.3390/f10080663>

- [52] 王帅军. 基于水源涵养功能的近自然林分结构优化技术[D]: [硕士学位论文]. 北京: 北京林业大学, 2020.
- [53] 魏曦. 晋西黄土区典型人工林分结构与水土保持功能耦合关系研究[D]: [博士学位论文]. 北京: 北京林业大学, 2018.
- [54] 张勇强. 杉木林下植物功能群构建及其对土壤性质的影响[D]: [硕士学位论文]. 北京: 中国林业科学研究院, 2020.
- [55] 张向峰, 王玉杰, 王云琦, 刘春霞, 郭平. 缙云山水源涵养林保育土壤的功能[J]. 水土保持通报, 2013, 33(1): 68-73.
- [56] 李少宁, 鲁韧强, 潘青华, 张玉平, 白金, 金万梅. 北京山地绿化树种引进效果及其土壤保育功能研究[J]. 灌溉排水学报, 2008, 27(6): 83-87.
- [57] Farooq, T.H., Ma, X., Rashid, M.H.U., Wu, W., Xu, J., Tarin, M.W.K., *et al.* (2019) Impact of Stand Density on Soil Quality in Chinese Fir (*Cunninghamia lanceolata*) Monoculture. *Applied Ecology and Environmental Research*, **17**, 3553-3566. https://doi.org/10.15666/aeer/1702_35533566
- [58] 陈国平, 俎丽红, 高张莹, 周美利, 乔艳云, 赵铁建, 等. 八仙山不同立地落叶阔叶林凋落物养分特征及土壤肥力评价研究[J]. 植物研究, 2016, 36(6): 878-884.
- [59] 周巧稚, 倪晋, 杜婧, 周婷昀, 冯昶栋. 太湖流域片水土流失状况及动态变化特征研究[C]//太湖流域管理局太湖流域水土保持监测中心站, 水利部太湖流域管理局. 2023 中国水利学术大会论文集(第五分册). 2023: 257-262.
- [60] 王宁, 毕华兴, 孔凌霄, 侯贵荣, 崔艳红, 周巧稚, 常译方. 晋西黄土区不同密度刺槐林地土壤水分补偿特征[J]. 水土保持学报, 2019, 33(4): 255-262.
- [61] Zhao, M., Yang, J., Zhao, N., Liu, Y., Wang, Y., Wilson, J.P., *et al.* (2019) Estimation of China's Forest Stand Biomass Carbon Sequestration Based on the Continuous Biomass Expansion Factor Model and Seven Forest Inventories from 1977 to 2013. *Forest Ecology and Management*, **448**, 528-534. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.06.036>
- [62] Kuuluvainen, T. and Gauthier, S. (2018) Young and Old Forest in the Boreal: Critical Stages of Ecosystem Dynamics and Management under Global Change. *Forest Ecosystems*, **5**, Article No. 26. <https://doi.org/10.1186/s40663-018-0142-2>
- [63] Dixon, R.K., Solomon, A.M., Brown, S., Houghton, R.A., Trexler, M.C. and Wisniewski, J. (1994) Carbon Pools and Flux of Global Forest Ecosystems. *Science*, **263**, 185-190. <https://doi.org/10.1126/science.263.5144.185>
- [64] Kramer, P.J. (1981) Carbon Dioxide Concentration, Photosynthesis, and Dry Matter Production. *BioScience*, **31**, 29-33. <https://doi.org/10.2307/1308175>
- [65] Węgiel, A. and Polowy, K. (2020) Aboveground Carbon Content and Storage in Mature Scots Pine Stands of Different Densities. *Forests*, **11**, Article No. 240. <https://doi.org/10.3390/f11020240>
- [66] Poorter, L., van der Sande, M.T., Arets, E.J.M.M., Ascarrunz, N., Enquist, B.J., Finegan, B., *et al.* (2017) Biodiversity and Climate Determine the Functioning of Neotropical Forests. *Global Ecology and Biogeography*, **26**, 1423-1434. <https://doi.org/10.1111/geb.12668>
- [67] Piao, S., Fang, J., Zhu, B. and Tan, K. (2005) Forest Biomass Carbon Stocks in China over the Past 2 Decades: Estimation Based on Integrated Inventory and Satellite Data. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **110**, G01006. <https://doi.org/10.1029/2005jg000014>
- [68] Fang, J., Guo, Z., Hu, H., Kato, T., Muraoka, H. and Son, Y. (2014) Forest Biomass Carbon Sinks in East Asia, with Special Reference to the Relative Contributions of Forest Expansion and Forest Growth. *Global Change Biology*, **20**, 2019-2030. <https://doi.org/10.1111/gcb.12512>
- [69] Zhang, C., Ju, W., Chen, J.M., Wang, X., Yang, L. and Zheng, G. (2015) Disturbance-Induced Reduction of Biomass Carbon Sinks of China's Forests in Recent Years. *Environmental Research Letters*, **10**, Article ID: 114021. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/11/114021>
- [70] Zhang, C., Deng, Q., Liu, A., Liu, C. and Xie, G. (2021) Effects of Stand Structure and Topography on Forest Vegetation Carbon Density in Jiangxi Province. *Forests*, **12**, Article No. 1483. <https://doi.org/10.3390/f12111483>
- [71] McEwan, R.W., Lin, Y., Sun, I., Hsieh, C., Su, S., Chang, L., *et al.* (2011) Topographic and Biotic Regulation of Above-ground Carbon Storage in Subtropical Broad-Leaved Forests of Taiwan. *Forest Ecology and Management*, **262**, 1817-1825. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.07.028>
- [72] Farooqi, T.J.A., Li, X., Yu, Z., Liu, S. and Sun, O.J. (2020) Reconciliation of Research on Forest Carbon Sequestration and Water Conservation. *Journal of Forestry Research*, **32**, 7-14. <https://doi.org/10.1007/s11676-020-01138-2>
- [73] Hanggara, B.B., Murdiyarso, D., Ginting, Y.R., Widha, Y.L., Panjaitan, G.Y. and Lubis, A.A. (2021) Effects of Diverse Mangrove Management Practices on Forest Structure, Carbon Dynamics and Sedimentation in North Sumatra, Indonesia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **259**, Article ID: 107467. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107467>
- [74] Sun, X., Sun, H., Chen, J., Gao, G., Li, R., Li, J., *et al.* (2023) Effect of Stand Density on Soil Organic Carbon Storage

- and Extracellular Enzymes Activity of Larch Plantation in Northeast China. *Forests*, **14**, Article No. 1412. <https://doi.org/10.3390/f14071412>
- [75] Liu, L., Zeng, F., Song, T., Wang, K. and Du, H. (2020) Stand Structure and Abiotic Factors Modulate Karst Forest Biomass in Southwest China. *Forests*, **11**, Article No. 443. <https://doi.org/10.3390/f11040443>
- [76] Farrior, C.E., Dybzinski, R., Levin, S.A. and Pacala, S.W. (2013) Competition for Water and Light in Closed-Canopy Forests: A Tractable Model of Carbon Allocation with Implications for Carbon Sinks. *The American Naturalist*, **181**, 314-330. <https://doi.org/10.1086/669153>
- [77] Xue, W., Zhang, W. and Chen, Y. (2022) Heavy Thinning Temporally Reduced Soil Carbon Storage by Intensifying Soil Microbial Phosphorus Limitation. *Plant and Soil*, **484**, 33-48. <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05782-x>
- [78] Huang, Y., Chen, Y., Castro-Izaguire, N., et al. (2018) Impacts of Species Richness on Productivity in a Large-Scale Subtropical Forest Experiment. *Science*, **362**, 80-83.
- [79] Liu, X., Trogisch, S., He, J., Niklaus, P.A., Bruelheide, H., Tang, Z., et al. (2018) Tree Species Richness Increases Ecosystem Carbon Storage in Subtropical Forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **285**, Article ID: 20181240. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1240>
- [80] 付玉杰, 田地, 侯正阳, 王明刚, 张乃莉. 全球森林碳汇功能评估研究进展[J]. 北京林业大学学报, 2022, 44(10): 1-10.
- [81] 曹正, 苏宝玲, 张岩松, 孙志虎, 周莉, 于大炮, 王庆伟. 抚育间伐对辽东山区日本落叶松人工林碳储量及其组成的影响[J]. 应用生态学报, 36(7): 1-10. <https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.202507.003>
- [82] Zhang, J., Zhang, L., Hao, H., Liu, C. and Wang, H. (2018) Carbon Storage of a Subtropical Forest Ecosystem: A Case Study of the Jinggang Mountain National Nature Reserve in South-Eastern China. *Journal of Forestry Research*, **30**, 1011-1021. <https://doi.org/10.1007/s11676-018-0649-y>
- [83] Eisenhauer, N., Bowker, M.A., Grace, J.B. and Powell, J.R. (2015) From Patterns to Causal Understanding: Structural Equation Modeling (SEM) in Soil Ecology. *Pedobiologia*, **58**, 65-72. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2015.03.002>
- [84] Valdés, A. and García, D. (2011) Direct and Indirect Effects of Landscape Change on the Reproduction of a Temperate Perennial Herb. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 1422-1431. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02047.x>
- [85] Grace, J.B., Anderson, T.M., Olff, H. and Scheiner, S.M. (2010) On the Specification of Structural Equation Models for Ecological Systems. *Ecological Monographs*, **80**, 67-87. <https://doi.org/10.1890/09-0464.1>
- [86] 周健平. 基于结构方程模型的林分特征因子间耦合关系分析[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2015.
- [87] Wang, Z., Han, Y., Yuan, C., Li, X., Qian, P. and Jin, S. (2024) Optimization of Key Stand Structural Factors to Enhance Water-Holding Function, Soil Conservation, and Carbon Sequestration in Schima Superba Forests: Insights from Sub-tropical Dongbai Mountain. *Forests*, **16**, Article No. 48. <https://doi.org/10.3390/f16010048>
- [88] 李慧, 汪景宽, 裴久渤, 李双异. 基于结构方程模型的东北地区主要旱田土壤有机碳平衡关系研究[J]. 生态学报, 2015, 35(2): 517-525.