

林分、土壤及空间因子对谷地云冷杉林叶面积指数空间异质性的影响

杨焕莹¹ 宋建达¹ 周 焄¹ 金光泽^{2,3} 姜 峰² 刘志理^{2,3*}

¹东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040; ²东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040; ³东北林业大学森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 哈尔滨 150040

摘 要 叶面积指数(LAI)的空间异质性对研究植物的生长状况、分布格局及其对气候变化的响应机制至关重要, 然而关于不同因素对解释LAI空间变异相对贡献率的报道尚少。该研究依托小兴安岭9.12 hm² (380 m × 240 m)谷地云冷杉林固定样地, 采用LAI-2200植物冠层分析仪测定了228个小样方(20 m × 20 m)的LAI, 基于地统计学方法分析了LAI的空间异质性; 测定了每个小样方的28个林分因子和10个土壤因子, 利用主轴邻距法(PCNM)量化了空间因子, 并采用方差分解的方法解析了林分、土壤、空间因子及其相互作用对LAI空间变异的相对贡献率。结果表明: LAI在37 m尺度内具有强烈的空间自相关, 且在不同方向上LAI呈现相异的空间格局; 3种因子及其相互作用共同解释了LAI空间变异的50.4%, 其中空间因子的贡献率最大, 单独解释了LAI空间变异的25.5%; 中等树(5 cm < 胸径 ≤ 10 cm)的密度和主要树种(冷杉(*Abies nephrolepis*)和云杉(*Picea* spp.))的胸高断面积均与LAI显著正相关, 质量含水率与LAI显著负相关。总体来看, 空间自相关对小兴安岭谷地云冷杉林LAI空间异质性的决定作用明显强于林分因子和土壤因子。

关键词 谷地云冷杉林; 叶面积指数; 空间异质性; 地统计学分析

杨焕莹, 宋建达, 周焄, 金光泽, 姜峰, 刘志理 (2019). 林分、土壤及空间因子对谷地云冷杉林叶面积指数空间异质性的影响. 植物生态学报, 43, 342–351. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0310

Influences of stand, soil and space factors on spatial heterogeneity of leaf area index in a spruce-fir valley forest in Xiao Hinggan Ling, China

YANG Huan-Ying¹, SONG Jian-Da¹, ZHOU Tao¹, JIN Guang-Ze^{2,3}, JIANG Feng², and LIU Zhi-Li^{2,3*}

¹School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; ²Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; and ³Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management-Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract

Aims Spatial heterogeneity of leaf area index (LAI) is very important for exploring the growth and spatial distributions of plants, as well as response strategy of plants to climate changes. Many previous studies have shown that biotic and abiotic factors had significant influences on spatial heterogeneity of LAI. However, few studies have been conducted to show the relative contributions of different influencing factors to the total variations of LAI. Our aim was to quantify the relative contributions of stand, soil and space factors to the total spatial variations of LAI in a spruce-fir valley forest in northeast China.

Methods We relied on a 9.12 hm² (380 m × 240 m) spruce-fir valley forest plot in Xiao Hinggan Ling, China, which was divided into 228 subplots (20 m × 20 m). First, we measured LAI for each subplot by using the LAI-2200 plant canopy analyzer and then analyzed the spatial heterogeneity of LAI using geo-statistic methods (semivariogram and Kriging interpolation). Second, we measured 28 stand factors and 10 soil factors for each subplot, and quantified space factors using principal coordinates of neighbor matrices (PCNM). Finally, we quantified the relative contributions of stand, soil and space factors to the total spatial variations of LAI using the variance partitioning method.

Important findings The results showed that strong spatial autocorrelations of LAI values within 37 m distances

收稿日期Received: 2018-12-07 接受日期Accepted: 2019-04-16

基金项目: 国家自然科学基金(31600587)、中国博士后科学基金(2016M590271)和黑龙江博士后基金(LBH-TZ1802)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31600587), the China Postdoctoral Science Foundation (2016M590271), and the Heilongjiang Postdoctoral Foundation (LBH-TZ1802).

* 通信作者Corresponding author (liuzl2093@126.com)

in the spruce-fir valley forest, and the *LAI* presented different spatial patterns along distinct directions. The stand, soil and space factors totally explained 50.4% of the total spatial variations of *LAI* in the forest plot. The space factors explained greater spatial variations of *LAI* in relative to stand and soil factors, and solely explained 25.5% of the total spatial variations. The density of middle tree group ($5\text{ cm} < \text{diameter at breast height} \leq 10\text{ cm}$) and basal area of major tree groups (including *Abies nephrolepis* and *Picea* spp.) were both significantly and positively correlated with *LAI*; and soil mass moisture content was significantly and negatively correlated with *LAI*. These results generally suggest that the spatial autocorrelation is more important than stand factor and soil factor for determining spatial heterogeneity of *LAI* of the spruce-fir valley forest in Xiao Hinggan Ling, China.

Key words spruce-fir valley forest; leaf area index; spatial heterogeneity; geostatistical analysis

Yang HY, Song JD, Zhou T, Jin GZ, Jiang F, Liu ZL (2019). Influences of stand, soil and space factors on spatial heterogeneity of leaf area index in a spruce-fir valley forest in Xiao Hinggan Ling, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 342–351. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0310

叶面积指数(*LAI*)通常定义为单位地面面积上总绿叶表面积的一半(Chen & Black, 1992)。*LAI*对植物的光合作用、蒸腾作用及呼吸作用等许多植物生理生态过程具有调控作用(Tor-ngern *et al.*, 2015; Wu *et al.*, 2016), 也是常用于模拟森林生态系统碳-水循环及森林生产力的关键参数(Majasalmi *et al.*, 2017)。此外, *LAI*的空间异质性是植物与环境相互作用的综合体现(Spadavecchia *et al.*, 2008; Zhu *et al.*, 2016), 因此, 准确地量化*LAI*的空间异质性及其影响因素有助于了解植被的分布格局及其对全球气候变化的响应机制。

森林生态系统的*LAI*通常具有较高的空间异质性(Zhu *et al.*, 2016; Liu *et al.*, 2018), 主要源于其具有高大、复杂的林冠结构。*LAI*受多种因素的影响, 如Naithani等(2013)表明*LAI*随海拔的升高呈增大趋势; Bequet等(2012a)报道林分密度和优势木的树高是*Fagus sylvatica*林*LAI*的主要预测因子, 而林分年龄和树木胸径(*DBH*)增长量对夏栎(*Quercus robur*)林的*LAI*具有决定作用; Schleppi等(2011)表明树高及乔木层、灌木层及草本层的覆盖率能显著影响*LAI*的变异; Zhu等(2016)报道不同林分内针叶和阔叶胸高断面面积(*BA*)的比例对其*LAI*的变异具有显著影响; 姚丹丹等(2015)报道在云冷杉针阔混交林内, 林分平均*DBH*和平均高度与*LAI*显著负相关, 而林分密度和树种数与*LAI*显著正相关。可见, *LAI*空间异质性的影响因素可概括为2类: (1)能够决定植物对环境变化响应规律的生物因子, 如林分因子(*DBH*, *BA*和密度等)(Bequet *et al.*, 2012a; Zhu *et al.*, 2016); (2)能够影响植物生长的非生物因子, 主要包括土壤因子(土壤含水率、容重和土壤养分等)和地形因子(海拔、坡度和坡向等), 其中地形因子不仅可以直接影响

植物的生长, 也可通过影响土壤因素的分布而间接影响植物的生长(Bequet *et al.*, 2012b; Liu *et al.*, 2018)。

空间因子(空间自相关)可以通过影响环境变量及群落组成进而影响*LAI*的分布(Spadavecchia *et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2018)。然而, 关于解析不同因子对*LAI*空间变异相对贡献率的报道尚少。主轴邻距法(PCNM)是能够有效量化空间结构特性的有效手段, 只是该方法以往常用于群落生态学研究(Borcard & Legendre, 2002; Jones *et al.*, 2008)。方差分解的方法因能有效区分不同因素对某特征值变异的相对贡献率而备受关注(Xu *et al.*, 2015; Anderegg *et al.*, 2018; Yang *et al.*, 2018)。结合这两种方法, 即可有效区分生物因子、非生物因子和空间自相关对解释*LAI*空间异质性的相对贡献率。Liu等(2018)报道在小兴安岭9 hm^2 阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林内, 相对于生物因子和非生物因子, 空间自相关对*LAI*的变异具有更加显著的决定作用, 然而这种结论是否具有普适性应进行进一步验证。

小兴安岭地区的云冷杉林是我国谷地云冷杉林天然分布的南界, 对全球气候变化具有很强的敏感性(李文华, 1980)。然而, 近年来关于云冷杉林树木大面积死亡和衰退的报道越来越多(王庆贵, 2004), 但其原因尚不清楚。掌握*LAI*的空间异质性及其影响因素, 对解析树木死亡格局及其原因具有重要的指示作用。本研究以小兴安岭9.12 hm^2 (380 m \times 240 m)谷地云冷杉林固定样地为研究平台, 采用*LAI*-2200植物冠层分析仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定云冷杉林228个小样方(20 m \times 20 m)的*LAI*, 并测定每个样方的林分因子(*DBH*, *BA*和密度等28个因子)和土壤因子(容重、含水率和土壤养分等10个因子); 基于

PCNM分析样方的空间结构特性(即空间因子),最后利用方差分解的方法量化林分因子、土壤因子、空间因子及其相互作用对LAI空间异质性的相对贡献率,研究结果旨在阐明小兴安岭谷地云冷杉林LAI空间异质性的决定因子,进一步为解析该区域的树木死亡格局提供参考依据。

1 研究方法

1.1 研究区域概况

野外调查在黑龙江省伊春市带岭区凉水国家级自然保护区(47.18° N, 128.89° E)进行,保护区地处小兴安岭南坡达里带岭支脉东坡,海拔280–707 m,山地坡度在10°–15°,为典型的低山丘陵地貌。年平均气温-0.3 °C,年降水量676 mm,年积雪期130–150天,年无霜期100–120天。谷地云冷杉林是本地区的非地带性顶极植被,主要树种为冷杉(*Abies nephrolepis*)和云杉(*Picea* spp.),相对优势度合计为67%;伴生树种主要为落叶松(*Larix gmelinii*)和白桦(*Betula platyphylla*),相对优势度合计为30%(刘志理和金光泽, 2014)。

1.2 研究方法

1.2.1 样方设置

谷地云冷杉林固定样地面积为9.12 hm² (380 m × 240 m),划分成228个20 m × 20 m的小样方。以每个样方为调查单位,测定样方内所有DBH ≥ 1 cm的木本植物的树种、DBH、坐标,并挂树牌对其定位。该样地于2016年7–8月进行第三次复查,本研究中林分因子的测定基于该次复查数据。

1.2.2 LAI的测定

于2016年7–8月,采用LAI-2200植物冠层分析仪测定每个小样方的LAI值,包括0°–13°、16°–28°、32°–43°、47°–58°和61°–74° 5个天顶角范围内的LAI值。采集点在每个小样方的中心处,采集时间在阴天或日出、日落前后。采集数据时确保感应探头离地面1.3 m,且保持水平,并使用90°顶盖。每次测量的初始值和结束值,即天空空白值均采自样地附近的空地。该林分的平均冠层高度(*height*)为18 m,而LAI-2200测量LAI的水平覆盖面是半径为tag (30°) × (*height* – 1.3) m (约9.5 m)的圆形。因此,为避免因两个样方的LAI被重复测量而影响结果,本文采用前2环(约0°–30°天顶角) LAI值。此外, LAI-2200测定值并非真实LAI,通常受木质部及集聚效应的影响

(苏宏新等, 2012; Woodgate *et al.*, 2016),为提高LAI-2200测量精度,采用校正系数1.3 (Liu *et al.*, 2015)对其测量值进行校正,即文中LAI均为校正后的值(图1)。

1.2.3 LAI的空间异质性

变异函数(也称为半方差函数)经常用于描述空间异质性(李哈滨等, 1998),本文LAI的空间异质性即采用该函数来评估。分析数据前,对LAI数据进行正态性检验(K-S检验),符合正态分布的数据直接进行计算,对于不符合正态分布的数据,进行对数或方根转换后以满足正态分布。变异函数的计算公式如下:

$$\lambda(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [Z(x_i) - Z(x_i + h)]^2 \quad (1)$$

式中, $\lambda(h)$ 为变异函数, $N(h)$ 为间距为向量 h 的点对总数, $Z(x_i)$ 为系统某属性 Z 在空间位置 x_i 处的值,即LAI值, $Z(x_i + h)$ 为 Z 在 $(x_i + h)$ 处的值。通过变异函数及曲线图可得到3个重要参数:基台值(sill, $C_0 + C$)、块金值(nugget, C_0)和变程(range, A)。基台值是当采样点间的距离 h 增大时,变异函数 $\lambda(h)$ 从初始的块金值达到一个相对稳定的常数,基台值越大,表明LAI总的空间异质性程度越高;块金值表示随机因素产生的空间异质性,较大的块金方差表明较小尺度上的某种过程不可忽视,其主要源于LAI在空间尺度上存在的差异或测量误差;变程反映空间变异的尺度,在变程内, LAI存在空间自相关,反之不存在(李哈滨等, 1998; 王政权, 1999)。此外,空间结构比($C_0 / (C_0 + C)$)常用来反映自相关引起的空间变异在总空间异质性中的比例(王政权等, 2000)。当空间结构比>0.75时, LAI的空间自相关性很弱;空间结构比在0.25–0.75之间时,空间自相关为中等强度;当空间结构比<0.25时,空间自相关性很强(Li & Reynolds, 1995)。本研究采用的变异函数理论模型包括球状模型、高斯模型和指数模型(Rossi *et al.*, 1992),且决定系数(R^2)值最高者为最优模型。Kriging空间插值是一种估计观测样点间内插值的地统计学方法,它基于区域化变量理论;当获得了变量的半变异函数的模拟模型后,就可以利用样点观测值对研究区域上未取样点的区域化变量值进行估测(Bivand *et al.*, 2013),进而可得到LAI的空间格局。

空间异质性不仅与尺度有关,而且与方向(东、南、西、北等)有关(Li & Reynolds, 1995),方向不同,

LAI 的空间分布也存在差异。 $\lambda(h)$ 表示各向同性的变异函数, 而当一个变异函数是由某一特定方向 θ 构造时, 称为各向异性变异函数, 表示为 $\lambda(h, \theta)$ 。通常利用各向异性比 $K(h)$ 来描述各向异性结构的特点(李哈滨等, 1998), 即

$$K(h) = \lambda(h, \theta_1) / \lambda(h, \theta_2) \quad (2)$$

式中, $\lambda(h, \theta_1)$ 和 $\lambda(h, \theta_2)$ 分别为方向 θ_1 和 θ_2 上的变异函数。如果 $K(h)$ 等于或接近于1, 则空间异质性为各向同性, 否则为各向异性。

1.2.4 林分因子的测定

以每个20 m × 20 m的小样方为单位, 根据样方内每木检尺数据, 按 DBH 将树木分为小树($1 \leq DBH \leq 5$ cm)、中等树($5 < DBH \leq 10$ cm)和大树($DBH > 10$ cm)三个等级(Piao *et al.*, 2013)。针对全部树、小树、中等树和大树4个类别, 分别测定其密度、平均 DBH 、最大 DBH 、 BA 、针阔比(每个样方内针叶树种 BA 与阔叶树种 BA 的比值, $PBNB$)和阔针比(每个样方内阔叶树种 BA 与针叶树种 BA 的比值, $PBBN$), 共计24个林分因子; 此外, 针对主要树种(包括冷杉和云杉), 测定其密度、平均 DBH 、最大 DBH 和 BA , 共测定28个林分因子。

1.2.5 土壤因子的测定

以每个20 m × 20 m的小样方为采样单位, 为捕捉细微尺度上 LAI 的空间变异, 除在每个样方的原点进行采样外, 另在每个原点附近随机选择一个方向(东、南、西、北、东南、东北、西南和西北), 添加距离原点2、5、8 m处的任意2个采样点, 在每个采样点取表层(0–10 cm)土样品(每个样方3个采样点)(Han *et al.*, 2019), 并进行土壤因子的测定, 包括有机碳含量、全氮含量、水解氮含量、全磷含量、有效磷含量、有效钾含量、pH、容重、质量含水率和体积含水率。采用Kriging插值法对土壤数据进行插值, 获得5 m × 5 m网格的数据后进行分析。

1.2.6 空间因子的测定

由于生态过程的空间尺度依赖性, 采用PCNM变量作为空间因子(Jones *et al.*, 2008; Legendre *et al.*, 2009)。首先, 基于样方的中心坐标计算样方之间的欧氏距离矩阵; 其次, 对距离矩阵设定阈值, 保留矩阵中小于阈值的部分, 大于阈值的部分用其4倍的值替换, 阈值设定为链接各个样方的最小链接树最长边; 最后, 对转换后的距离矩阵进行主坐标分析, 获得PCNM特征向量, 最后使用的空间变量为

特征值大于0的PCNM特征向量。PCNM变量由vegan包内的pcnm函数计算得到。

1.2.7 数据分析

LAI 的空间异质性采用GS+ 7.0地统计学软件(Gamma Design Software, 2004)分析完成, 在运行变异函数理论模型过程中, 采用自动获取步长值(20 m)的方法。采用方差分解的方法解析林分、土壤、空间因子各自以及相互作用解释 LAI 空间变异的相对贡献率。在进行方差分解前, 采用前向选择算法选择对解释 LAI 具有显著作用的林分、土壤及空间因子。前向选择算法采用packfor软件包的forward.sel函数(Blanchet *et al.*, 2008), 方差分解方法采用“vegan”软件包的varpart函数(Oksanen *et al.*, 2009)。文中所有数据分析均在R 3.5.0中完成(R Core Team, 2018)。

2 结果和分析

2.1 LAI 的空间异质性

小兴安岭谷地云冷杉林 LAI 在样地内呈正态分布, LAI 值为4–5的样方约占总样方数的25%; 且 LAI 具有中等强度变异性, 变异系数(CV)为32% (图1)。 LAI 变异函数的最优理论模型为高斯模型, R^2 值为0.887 (表1)。由随机因素产生的变异占 LAI 总变异的11.7%, 即空间结构比为0.117, LAI 在37 m尺度内具有很强的空间自相关(表1)。此外, 谷地云冷杉林的 LAI 呈斑块状分布, 样地边缘的 LAI 主要分布在4–5之间(图2)。

在60 m尺度内, LAI 在4个方向上的空间异质性均呈增大趋势(图3); 随着尺度增大不同方向上的空间异质性均呈波浪形变化, 除南-北方向(90°)外,

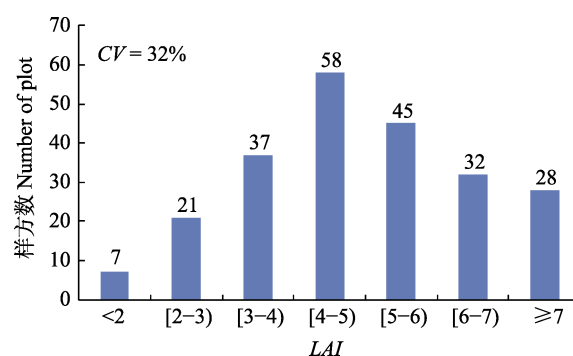


图1 小兴安岭谷地云冷杉林叶面积指数(LAI)的频率分布图。 CV , 变异系数。

Fig. 1 Frequency distribution of leaf area index (LAI) in a spruce-fir valley forest in Xiao Hinggan Ling, China. CV , variable coefficient.

表1 小兴安岭谷地云冷杉林叶面积指数(LAI)变异函数的理论模型及参数

Table 1 Theory semivariogram theoretical models and fitted parameters for leaf area index (LAI) values in a spruce-fir valley forest in Xiao Hinggan Ling, China

理论模型 Theory model	块金值 Nugget (C_0)	基台值 Sill ($C_0 + C$)	空间结构比 Spatial structure ratio $C_0/(C_0 + C)$	变程 Range (A , m)	决定系数 R^2
高斯模型 Gaussian	0.204	1.751	0.117	37	0.887
指数模型 Exponential	0.251	2.541	0.099	53	0.859
球状模型 Spherical	0.079	2.519	0.031	43	0.880

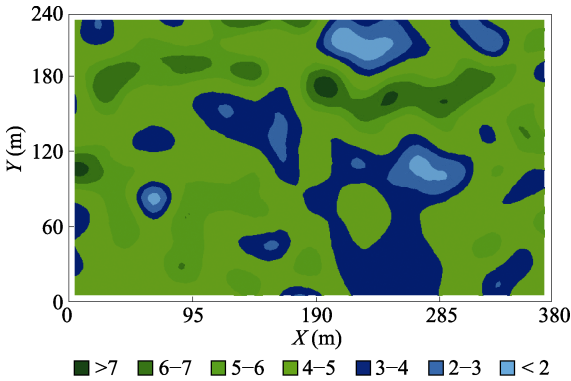


图2 小兴安岭谷地云冷杉林叶面积指数(LAI)空间分布图。
Fig. 2 Spatial distribution of leaf area index (LAI) in a spruce-fir valley forest in Xiao Hinggan Ling, China.

LAI在其他3个方向上的空间异质性均整体呈减小趋势;当尺度大于140 m时,LAI在东-西方向(0°)上的空间异质性随尺度的增大持续降低(图3);表明LAI的空间异质性不仅与尺度相关,而且受方向的影响,各向异性比的结果再次验证了该结论(图4)。在100 m尺度内,东北-西南和东南-西北(45° vs 135°)2个方向上的各向异性比接近于1.0,即各向同性,但其他尺度内均是各向异性。在60 m尺度内,东西-南北方向上的各向异性比大于东北-西南和东南-西北,而随尺度增大,呈相反结果(图4)。

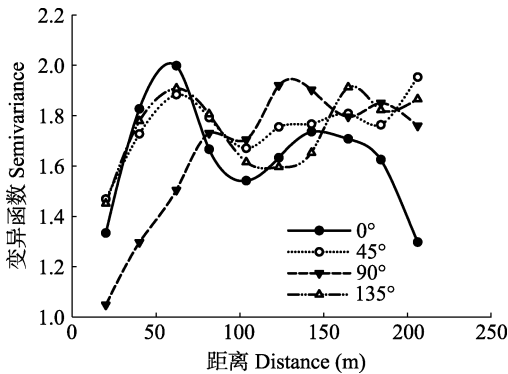


图3 小兴安岭谷地云冷杉林叶面积指数(LAI)在4个方向上(0°、90°、45°和135°)的各向异性变异函数图。
Fig. 3 Anisotropic semivariograms at four directions (east-west (0°), south-north (90°), northeast-southwest (45°), and northwest-southeast (135°)) of leaf area index (LAI) in a spruce-fir valley forest in Xiao Hinggan Ling, China.

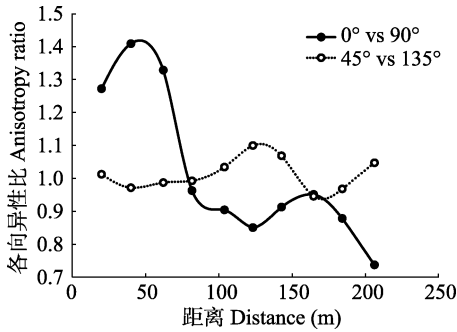


图4 小兴安岭谷地云冷杉林叶面积指数(LAI)在4个方向上(0° vs 90°和45° vs 135°)的各向异性比。
Fig. 4 Anisotropy ratios of semivariograms between two directions (0° vs 90° and 45° vs 135°) of leaf area index (LAI) in a spruce-fir valley forest in Xiao Hinggan Ling, China.

2.2 LAI的影响因素

方差分解的结果表明林分、土壤和空间因子共同解释了LAI变异的50.4%(图5)。相对于林分因子和土壤因子,空间因子对LAI变异的贡献更大,单独解释了LAI总变异的25.5%,林分因子解释了4.0%,而土壤因子的单独解释率仅为0.1%;不同因子并非单独影响LAI的变异,而是存在相互作用,如林分因子与空间因子共同解释了LAI变异的14.7%,林分、土壤和空间因子共同解释了LAI变异的5.4%(图5)。

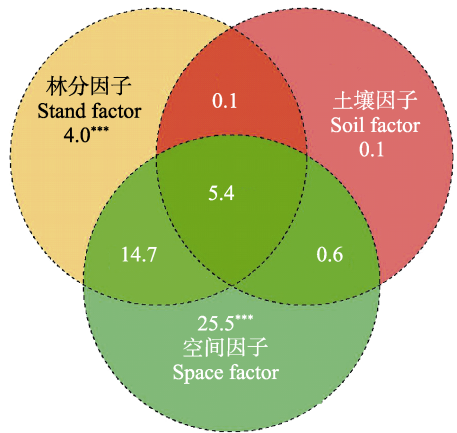


图5 林分、土壤和空间因子对小兴安岭谷地云冷杉林叶面积指数(LAI)变异的相对贡献率(%)。***, $p < 0.001$ 。
Fig. 5 Relative contribution (%) of stand, soil and space factors to variations of leaf area index (LAI) in a spruce-fir valley forest in Xiao Hinggan Ling, China. ***, $p < 0.001$.

在林分因子中, 中等树密度($p < 0.001$)、主要树种BA ($p < 0.001$)和全部树阔针比($p < 0.05$)显著影响LAI的变异, 分别解释了LAI变异的17%、5%和2%。对于土壤因子, 容重($p < 0.05$)和质量含水率($p < 0.01$)显著影响LAI, 分别解释了LAI变异的4%和2% (表2)。在谷地云冷杉林内, 5个显著因子均具有较大的变异, 变异系数范围39%–118% (表3)。3个林分因子均与LAI显著正相关, 而2个土壤因子均与LAI显著负相关, 但全部树阔针比和容重与LAI的相关性较弱(图6)。

3 讨论

3.1 LAI的空间异质性

LAI能够很好地反映植物的生长状况及分布格局(Liu *et al.*, 2015; Zhu *et al.*, 2016), 因此, 揭示谷地云冷杉林LAI的空间异质性及其影响因素对于探究目前谷地云冷杉林处于衰退状态的原因具有重要指示作用, 还可为确定最优的调查样方面积提供科学依据。调查样方面积大, 更具代表性, 且调查结果更可靠, 但需耗费更多的人力、物力和财力; 样方面积小, 虽然降低了工作量, 但缺乏代表性, 调查结果的可靠性较差, 因此, 确定最优的调查样方面积, 对于群落生态学研究至关重要(Bequet *et al.*, 2012b)。本研究发现谷地云冷杉林的LAI在37 m (变程)范围内具有强烈的空间自相关性, 因此, 为避免空间自相关对调查结果的影响, 测定谷地云冷杉林LAI的最优样方面积为37 m \times 37 m, 这对日后研究具有重要参考价值。其他学者得到类似结论, 如Zhu等(2016)通过分析7月份亚热带常绿阔叶林和落叶阔叶林内LAI的空间异质性, 得到变程(A)分别为18 m和23 m。然而也有其他学者得到的变程远大于本文结果, 如姚丹丹等(2015)利用半球摄影法分析

了吉林省谷地云冷杉林LAI的空间异质性, 得到平

表2 小兴安岭谷地云冷杉林叶面积指数(LAI)空间变异的显著影响因子统计分析
Table 2 Summary statistics of significant influence factors of the spatial distribution of leaf area index (LAI) in a spruce-fir valley forest in Xiao Hinggan Ling, China.

因子 Factor	调整 R^2 Adjusted R^2	F	p
^a 中等树密度 ^a Density _{mid} (N·hm ⁻²)	0.17	46.77	0.000 1
^a 主要树种胸高断面面积 ^a BA _{major} (m ² ·hm ⁻²)	0.05	14.03	0.000 4
^a 全部树阔针比 ^a PBBN _{total} (%)	0.02	6.36	0.013 0
^b 容重 ^b Bulk density (g·cm ⁻³)	0.04	9.89	0.036 5
^b 质量含水率 ^b Mass moisture content (g·g ⁻¹)	0.02	4.55	0.002 3

a, 林分因子; b, 土壤因子。

a, stand factors; b, soil factors. Density_{mid}, the density of middle tree group (5 cm < DBH \leq 10 cm); BA_{major}, basal area of major trees; PBBN_{total}, the proportion of basal area of broadleaf species to needleleaf species for total trees in a plot.

均变程为66 m; Zhu等(2016)得到7月份亚热带针阔混交林内的变程为93 m; Liu等(2018)报道小兴安岭阔叶红松林中的变程为92 m。这些不同结论可能主要源于森林类型、调查时期以及LAI测定方法的差异。此外, LAI的空间异质性不仅与尺度相关, 还受方向的影响, 方向不同, LAI呈现不同的空间分布格局(图3, 图4), 其他学者也得到相同的结论(王政权等, 2000; Liu *et al.*, 2018), 表明在日后研究LAI或其他变量的空间异质性时应给予方向性更多关注。

3.2 LAI空间异质性的影响因素

DBH、BA或密度等林分因子均与LAI密切相关已得到普遍认可(Bequet *et al.*, 2012a, 2012b; 姚丹丹等, 2015; Zhu *et al.*, 2016), 这在小兴安岭谷地云冷杉林中也得到类似结论。例如, 在28个林分因子中, 中等树密度、主要树种BA和全部树阔针比与LAI显著正相关, 可见, 生活史(按DBH将树木分为小树、中等树及大树3类)对探究LAI的空间异质性具有重要意义, 其他学者也得到类似结论, 如Bequet等

表3 小兴安岭谷地云冷杉林叶面积指数(LAI)空间变异的显著影响因子统计信息

Table 3 Descriptive statistical characteristics of the significant influence factors of the spatial distribution of leaf area index (LAI) in a spruce-fir valley forest in Xiao Hinggan Ling, China

参数 Parameter	林分因子 Stand factor			土壤因子 Soil factor	
	中等树密度 Density _{mid} (N·hm ⁻²)	主要树种胸高断面面积 BA _{major} (m ² ·hm ⁻²)	全部树阔针比 PBBN _{total}	容重 Bulk density (g·cm ⁻³)	质量含水率 Mass moisture content (g·g ⁻¹)
最大值 Maximum	2 750	37.8	2.70	0.63	5.53
最小值 Minimum	50	2.9	0.00	0.12	0.53
平均值 Mean	1 006	15.9	0.26	0.27	2.97
标准偏差 SD	553	6.3	0.31	0.11	1.15
变异系数 CV (%)	55	40	118	40	39

Density_{mid}, the density of middle tree group (5 cm < DBH \leq 10 cm); BA_{major}, basal area of major trees; PBBN_{total}, the proportion of basal area of broadleaf species to needleleaf species for total trees in a plot.

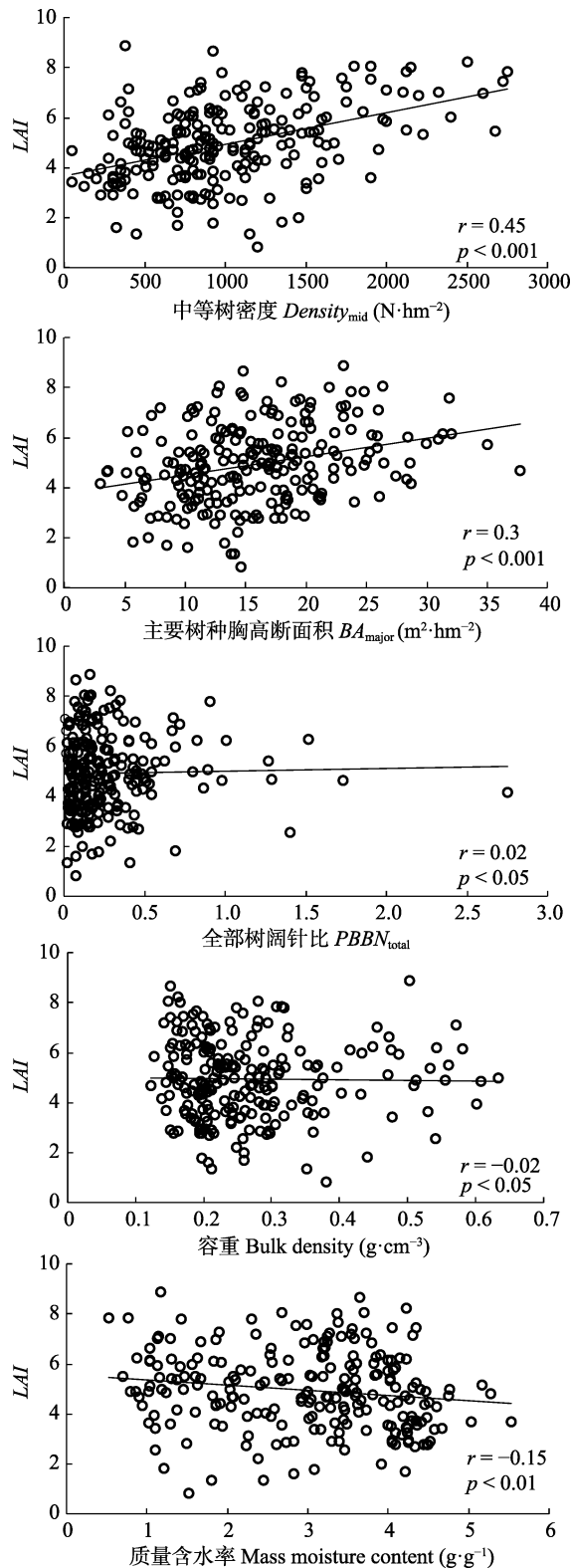


图6 5个显著因子与小兴安岭谷地云冷杉林叶面积指数(LAI)的相关关系。

Fig. 6 Relationships between five significant influence factors and leaf area index (LAI) in a spruce-fir valley forest in Xiao Hinggan Ling, China. $Density_{mid}$, the density of middle tree group ($5\text{ cm} < DBH \leq 10\text{ cm}$); BA_{major} , basal area of major trees; $PBBN_{total}$, the proportion of basal area of broadleaf species to needleleaf species for total trees in a plot.

(2012b)发现在不同森林类型内, 大树($DBH > 30\text{ cm}$)的平均 DBH 与 LAI 的空间异质性显著相关; Liu等(2018)在阔叶红松林内也发现大树的平均 DBH ($DBH > 10\text{ cm}$)与 LAI 显著相关。然而, 本研究中未发现 DBH 与 LAI 显著相关, Zhu等(2016)在亚热带的3种森林类型内也未发现 DBH 和 LAI 存在显著相关性, 可见 LAI 与林分因子的相关关系受森林类型等多种因素的影响。相对而言, 中等树密度对解释 LAI 空间变异的贡献率最大, 而且密度越大, LAI 越大, 可能源于: 1)生物量分配, DBH 在5–10 cm范围内的树木通常处于快速生长期, 且处于中林层(Piao *et al.*, 2013), 此时光会成为树木生长的限制因子, 因此, 植物个体很可能会通过增加对叶生物量的分配(即增大 LAI)来提高光合收益; 2) LAI 测定方法, $LAI-2200$ 通过测定透光率来反演 LAI (Chen *et al.*, 1997; Leblanc *et al.*, 2005), 而当处于中林层的树木越多, 冠层越茂密, 能穿透冠层到达地面的光越少, 致使 LAI 会越大。主要树种指云冷杉, 其相对优势度占整个林分的67%, 即该树种的 LAI 对谷地云冷杉林的 LAI 具有决定作用, 这与刘志理和金光泽(2015)的研究相符, 即该区域冷杉的 BA 和 LAI 具有很强的正相关关系($R^2 = 0.81$)。阔针比越大, 表明林分内阔叶树种的 BA 所占的比例越大。全部树阔针比和 LAI 显著正相关可能主要受 LAI 测定方式的影响, 相对于阔叶树, 针叶树存在簇内集聚效应, 而 $LAI-2200$ 测定 LAI 时会因无法量化这种集聚效应而低估 LAI (Chen *et al.*, 1997; Jonckheere *et al.*, 2004), 虽然对 $LAI-2200$ 测定值进行了校正, 但可能仍低估了这种簇内集聚效应对 LAI 的影响, 而阔叶树不存在这种簇内集聚效应, 因此, 阔针比越大, $LAI-2200$ 对整个林分 LAI 的低估程度越低, 反而增大了 LAI 值; 其他学者也得到相似结论, 如Zhu等(2016)发现在常绿阔叶林、落叶阔叶和针阔混交林内阔针比和针阔比对 LAI 的空间异质性具有显著影响。

在10个土壤因子中, 容重和质量含水率对谷地云冷杉林 LAI 的空间变异具有显著影响(图6)。土壤容重是指单位体积的土壤重量($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), 其对土壤的物理结构和化学性质都有重要影响, 随着土壤容重的增大, 会使土壤变得硬实, 从而降低土壤透气性(郑纪勇等, 2004), 因此, 过大的土壤容重通常会抑制植物叶片生长(Oussible *et al.*, 1992; Andrade *et al.*, 1993), 进而造成 LAI 的减小。质量含水率与 LAI

显著负相关可能源于该区域的谷地云冷杉林具有湿度大、温度低、土壤含水率较高等特点,且土壤具有岛状永冻层分布(李文华, 1980)。然而,随着近年来全球气温的不断上升(丁一汇和孙颖, 2006),使得多年永冻层融化,急剧增加了该林分的土壤含水率(王庆贵, 2004),但当含水率持续增大时,很可能会影响植物根系的呼吸作用,从而限制植物的生长,进而造成 LAI 的减小,这很可能也是造成谷地云冷杉林内大面积树木死亡的一个重要原因。

地形因子也是影响 LAI 空间分布的一个重要非生物因子(Spadavecchia *et al.*, 2008; Naithani *et al.*, 2012; Liu *et al.*, 2018),但该区域的谷地云冷杉林处于沟谷、地势较平坦,海拔高差小于5 m (Han *et al.*, 2019),因此,本研究未考虑地形因子对 LAI 空间异质性的影响。近年来,空间因子对 LAI 空间异质性的影响逐渐引起大家的关注(Spadavecchia *et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2018)。本研究结果表明空间自相关对 LAI 空间变异的贡献率最大,解释了 LAI 总变异的46.2%,与以往结论相符,如Xu等(2015)表明空间自相关比地形和生物因子更能影响生物量的空间变异;Liu等(2018)也发现在阔叶红松林内空间自相关比林分、地形和土壤因子解释了更多的 LAI 空间变异。

本研究同时考虑了林分、土壤和空间因子对 LAI 空间异质性的影响,而且量化了各个因子对 LAI 空间变异的相对贡献率。结果表明不同因子并非单独影响着 LAI 的分布,而是存在一定的相互作用,其共同决定着 LAI 的空间变异,如林分和空间因子共同解释了 LAI 空间变异的14.7%,林分、土壤和空间因子共同解释了 LAI 空间变异的5.4%。此外,虽然本研究中考虑了多个因子对 LAI 空间变异的影响,但仍有接近一半的空间变异来源于其他因素,可能包括植物个体间的竞争作用、树高、平均冠幅、土壤温度及空气温湿度等(von Arx *et al.*, 2013; Öztürk *et al.*, 2015; 姚丹丹等, 2015),这需要进一步的研究来验证。

4 结论

通过方差分解的方法量化了林分、土壤和空间因子及其相互作用对小兴安岭谷地云冷杉林 LAI 空间异质性的相对贡献率。结果表明不同因子共解释了 LAI 空间变异的50.4%,且相对于林分和土壤因子,空间因子更能显著地影响 LAI 的空间变异。在林分因

子和土壤因子中,中等树密度、主要树种胸高断面质量和含水率均显著影响 LAI 的空间分布格局。此外, LAI 的空间异质性不仅与研究尺度有关,还与方向有关。因此,空间因子与方向性对 LAI 空间变异的影响应在其后的研究中给予更多关注。

参考文献

- Anderegg LDL, Berner LT, Badgley G, Sethi ML, Law BE, HilleRisLambers J (2018). Within-species patterns challenge our understanding of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, 21, 734–744.
- Andrade A, Wolfe DW, Fereres E (1993). Leaf expansion, photosynthesis, and water relations of sunflower plants grown on compacted soil. *Plant and Soil*, 149, 175–184.
- Bequet R, Campioli M, Kint V, Muys B, Bogaert J, Ceulemans R (2012a). Spatial variability of leaf area index in homogeneous forests relates to local variation in tree characteristics. *Forest Science*, 58, 633–640.
- Bequet R, Kint V, Campioli M, Vansteenkiste D, Muys B, Ceulemans R (2012b). Influence of stand, site and meteorological variables on the maximum leaf area index of beech, oak and Scots pine. *European Journal of Forest Research*, 131, 283–295.
- Bivand RS, Pebesma EJ, Gómez-Rubio V (2013). *Applied Spatial Data Analysis with R*. Springer, New York.
- Blanchet FG, Legendre P, Borcard D (2008). Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89, 2623–2632.
- Borcard D, Legendre P (2002). All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153, 51–68.
- Chen JM, Black TA (1992). Defining leaf area index for non-flat leaves. *Plant, Cell & Environment*, 15, 421–429.
- Chen JM, Rich PM, Gower ST, Norman JM, Plummer S (1997). Leaf area index of boreal forests: Theory, techniques, and measurements. *Journal of Geophysical Research*, 102, 29429–29443.
- Ding YH, Sun Y (2006). New progress in international climate change research. *Advances in Climate Change Research*, 2, 161–167. [丁一汇, 孙颖 (2006). 国际气候变化研究新进展. 气候变化研究进展, 2, 161–167.]
- Han M, Shi B, Jin G (2019). Spatial patterns of soil respiration in a spruce-fir valley forest, Northeast China. *Journal of Soils and Sediments*, 19, 10–22.
- Jonckheere I, Fleck S, Nackaerts K, Muys B, Coppin P, Weiss M, Baret F (2004). Review of methods for in situ leaf area index determination: Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, 121, 19–35.
- Jones MM, Tuomisto H, Borcard D, Legendre P, Clark DB, Olivas PC (2008). Explaining variation in tropical plant

- community composition: Influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, 155, 593–604.
- Leblanc SG, Chen JM, Fernandes R, Deering DW, Conley A (2005). Methodology comparison for canopy structure parameters extraction from digital hemispherical photography in boreal forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 129, 187–207.
- Legendre P, Mi XC, Ren HB, Ma KP, Yu MJ, Sun I, He FL (2009). Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 90, 663–674.
- Li H, Reynolds J (1995). On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, 73, 280–284.
- Li HB, Wang ZQ, Wang QC (1998). Theory and methodology of spatial heterogeneity quantification. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 9, 651–657. [李哈尔滨, 王政权, 王庆成 (1998). 空间异质性定量研究理论与方法. 应用生态学报, 9, 651–657.]
- Li WH (1980). Study on community structure and succession of spruce-fir valley forest in the Xiaoxing'an Mountains, China. *Natural Resources*, 4, 17–29. [李文华 (1980). 小兴安岭谷地云冷杉林群落结构和演替的研究. 自然资源, 4, 17–29.]
- Liu ZL, Chen JM, Jin GZ, Qi YJ (2015). Estimating seasonal variations of leaf area index using litterfall collection and optical methods in four mixed evergreen-deciduous forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 209, 36–48.
- Liu ZL, Jiang F, Zhu Y, Li F, Jin GZ (2018). Spatial heterogeneity of leaf area index in a temperate old-growth forest: Spatial autocorrelation dominates over biotic and abiotic factors. *Science of the Total Environment*, 634, 287–295.
- Liu ZL, Jin GZ (2014). Estimation of seasonal changes in leaf area index based on optical methods in spruce-fir valley forest. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 3420–3428. [刘志理, 金光泽 (2014). 基于光学仪器法测定谷地云冷杉林叶面积指数的季节变. 应用生态学报, 25, 3420–3428.]
- Liu ZL, Jin GZ (2015). Using litter collection and tree data to model leaf area index in the mixed broadleaved-Korean pine forest in the Xiaoxing'an Mountains, China. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 3190–3198. [刘志理, 金光泽 (2015). 利用凋落物法和林木因子模拟小兴安岭阔叶红松林叶面积指数. 生态学报, 35, 3190–3198.]
- Majasalmi T, Stenberg P, Rautiainen M (2017). Comparison of ground and satellite-based methods for estimating stand-level f_{PAR} in a boreal forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 232, 422–432.
- Naithani KJ, Baldwin DC, Gaines KP, Lin H, Eissenstat DM (2013). Spatial distribution of tree species governs the spatio-temporal interaction of leaf area index and soil moisture across a forested landscape. *PLOS ONE*, 8, e58704. DOI: 10.1371/journal.pone.0058704.
- Naithani KJ, Ewers BE, Pendall E (2012). Sap flux-scaled transpiration and stomatal conductance response to soil and atmospheric drought in a semi-arid sagebrush ecosystem. *Journal of Hydrology*, 464–465, 176–185.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2009). The vegan Package. <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>. Cited: 2019-02-04.
- Oussible M, Crookston RK, Larson WE (1992). Subsurface compaction reduces the root and shoot growth and grain yield of wheat. *Agronomy Journal*, 84, 34–38.
- Öztürk M, Bolat İ, Ergün A (2015). Influence of air-soil temperature on leaf expansion and LAI of *Carpinus betulus* trees in a temperate urban forest patch. *Agricultural and Forest Meteorology*, 200, 185–191.
- Piao TF, Comita LS, Jin GZ, Kim JH (2013). Density dependence across multiple life stages in a temperate old-growth forest of northeast China. *Oecologia*, 172, 207–217.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>.
- Rossi RE, Mulla DJ, Journel AG, Franz EH (1992). Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs*, 62, 277–314.
- Schleppi P, Thimonier A, Walthert L (2011). Estimating leaf area index of mature temperate forests using regressions on site and vegetation data. *Forest Ecology and Management*, 261, 601–610.
- Spadavecchia LW, Mathew, Bell R, Stoy PC, Huntley B, Van Wijk MT (2008). Topographic controls on the leaf area index and plant functional type of a tundra ecosystem. *Journal of Ecology*, 96, 1238–1251.
- Su HX, Bai F, Li GQ (2012). Seasonal dynamics in leaf area index in three typical temperate montane forests of China: A comparison of multi-observation methods. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 231–242. [苏宏新, 白帆, 李广起 (2012). 3类典型温带山地森林的叶面积指数的季节动态: 多种监测方法比较. 植物生态学报, 36, 231–242.]
- Tor-ngern P, Oren R, Ward EJ, Palmroth S, McCarthy HR, Domec JC (2015). Increases in atmospheric CO₂ have little influence on transpiration of a temperate forest canopy. *New Phytologist*, 205, 518–525.
- von Arx G, Pannatier EG, Thimonier A, Rebetez M (2013). Microclimate in forests with varying leaf area index and soil moisture: Potential implications for seedling establishment in a changing climate. *Journal of Ecology*, 101, 1201–1213.
- Wang QG (2004). *Study on Spruce Forest Decline Mechanism in Low-lying Land in Eastern Mountain Area in Heilongjiang Province*. PhD dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. [王庆贵 (2004). 黑龙江省东部山区谷

- 地云冷杉林衰退机理的研究. 博士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]
- Wang ZQ (1999). *Geostatistics and Its Application in Ecology*. Science Press, Beijing. [王政权 (1999). 地统计学及在生态学中的应用. 科学出版社, 北京.]
- Wang ZQ, Wang QC, Li HB (2000). Characteristics and comparison of spatial heterogeneity of the main species of Korean pine in old growth forests. *Acta Phytocological Sinica*, 24, 718–723. [王政权, 王庆成, 李哈滨 (2000). 红松老龄林主要树种的空间异质性特征与比较的定量研究. 植物生态学报, 24, 718–723.]
- Woodgate W, Armston JD, Disney M, Jones SD, Suarez L, Hill MJ, Wilkes P, Soto-Berelov M (2016). Quantifying the impact of woody material on leaf area index estimation from hemispherical photography using 3D canopy simulations. *Agricultural and Forest Meteorology*, 226–227, 1–12.
- Wu J, Albert LP, Lopes AP, Restrepo-Coupe N, Hayek M, Wiedemann KT, Guan K, Stark SC, Christoffersen B, Prohaska N, Tavares JV, Marostica S, Kobayashi H, Ferreira ML, Campos KS, da Silva R, Brando PM, Dye DG, Huxman TE, Huete AR, Nelson BW, Saleska SR (2016). Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. *Science*, 351, 972–976.
- Xu Y, Franklin SB, Wang Q, Shi Z, Luo Y, Lu Z, Zhang J, Qiao X, Jiang M (2015). Topographic and biotic factors determine forest biomass spatial distribution in a subtropical mountain moist forest. *Forest Ecology and Management*, 357, 95–103.
- Yang Y, Wang H, Harrison SP, Prentice IC, Wright IJ, Peng C, Lin G (2018). Quantifying leaf-trait covariation and its controls across climates and biomes. *New Phytologist*, 221, 155–168.
- Yao DD, Lei XD, Yu L, Lu J, Fu LY, Yu RG (2015). Spatial heterogeneity of leaf area index of mixed spruce-fir-deciduous stands in northeast China. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 71–79. [姚丹丹, 雷相东, 余黎, 卢军, 符利勇, 俞锐刚 (2015). 云冷杉针阔混交林叶面积指数的空间异质性. 生态学报, 35, 71–79.]
- Zheng JY, Shao MA, Zhang XC (2004). Spatial variation of surface soil's bulk density and saturated hydraulic conductivity on slope in loess region. *Journal of Soil and Water Conservation*, 18, 53–56. [郑纪勇, 邵明安, 张兴昌 (2004). 黄土区坡面表层土壤容重和饱和导水率空间变异特征. 水土保持学报, 18, 53–56.]
- Zhu W, Xiang W, Pan Q, Zeng Y, Ouyang S, Lei P, Deng X, Fang X, Peng C (2016). Spatial and seasonal variations of leaf area index (LAI) in subtropical secondary forests related to floristic composition and stand characters. *Bio-geosciences*, 13, 3819–3831.

特邀编委: 代力民 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答