

吉林蛟河针阔混交林乔木幼苗组成及其密度格局影响因素

孟令君 姚杰 秦江环 范春雨 张春雨 赵秀海*

北京林业大学国家林业和草原局森林经营工程技术研究中心, 北京 100083

摘要 以吉林蛟河次生针阔混交林42 hm²固定监测样地中209个幼苗监测站内的乔木幼苗为研究对象, 基于2016和2017年幼苗调查数据, 探究幼苗物种组成、数量动态等特征, 并运用广义线性混合效应模型分析了幼苗密度与生物邻体及其生境因素的相关性。结果表明: (1)该样地内所有幼苗监测站共调查到幼苗4 245株, 分属10科12属18种, 新生幼苗的数量在物种和调查年份间均有明显差异, 其中水曲柳(*Fraxinus manschurica*)和紫椴(*Tilia amurensis*)幼苗表现出大量出生和死亡的动态特征。(2)群落水平上, 幼苗密度与局域同种成体胸高断面面积之和、土壤全磷和有效钾等养分含量显著正相关, 适宜大树生长的生境同样适宜幼苗的生长。(3)水曲柳幼苗密度的影响因素与群落水平一致, 红松(*Pinus koraiensis*)存在明显的生境偏好, 在湿度较小、土壤全磷、有效氮和有效磷含量较低的生境中密度更高。相对于多年生幼苗, 同种成年邻体对当年生幼苗密度影响更加显著。该研究证实了扩散限制和生境过滤共同影响幼苗密度格局, 生物邻体和生境异质性的相对重要性随幼苗物种种类和年龄级变化。

关键词 次生针阔混交林; 广义线性混合模型; 乔木幼苗密度; 生物邻体; 生境异质性

孟令君, 姚杰, 秦江环, 范春雨, 张春雨, 赵秀海 (2018). 吉林蛟河针阔混交林乔木幼苗组成及其密度格局影响因素. 植物生态学报, 42, 653–662. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0025

Drivers of composition and density pattern of tree seedlings in a secondary mixed conifer and broad-leaved forest, Jiaohe, Jilin, China

MENG Ling-Jun, YAO Jie, QIN Jiang-Huan, FAN Chun-Yu, ZHANG Chun-Yu, and ZHAO Xiu-Hai*

Research Center of Forest Management Engineering of State Forestry and Grassland Administration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract

Aims Our aim is to explore the composition and temporal dynamics of tree seedlings and to further understand the impacts and relative importance of biotic neighborhood and habitat heterogeneity on seedling density patterns in a secondary mixed conifer and broad-leaved forest in Jiaohe, Jilin Province, North-eastern China.

Methods We established 209 seedling census stations in the mixed conifer and broad-leaved forest. Based on two seedling censuses conducted in 2016 and 2017, we analyzed species composition and quantitative dynamics of seedlings. Generalized mixed linear models were used to test the relative effects of biotic neighborhood and habitat heterogeneity on seedling density patterns.

Important findings (1) A total of 4 245 seedlings were investigated in all seedling census stations of this plot, belonging to 12 genera, 10 families and 18 species. The number of new-born seedlings varied greatly among species and census years. *Fraxinus manschurica* and *Tilia amurensis* seedlings occurred and died in large numbers. (2) At the community level, the sum of conspecific adult basal area, the soil total phosphorus and available potassium exhibited significant positive effects on seedling density. The habitat suitable for trees was also suitable for seedlings. (3) The factors influencing seedling density of *Fraxinus manschurica* were consistent with those of seedling density at the community level. *Pinus koraiensis* had significant habitat preference, it had higher density in the habitat with lower moisture, soil total phosphorus, available nitrogen, and available phosphorus. Conspecific adult neighbor effects on annual seedling density was more significant than on perennial seedling density. This study suggests that dispersal limitation and habitat filtering together affect seedling density pattern, and the relative

收稿日期Received: 2018-01-16 接受日期Accepted: 2018-06-09

基金项目: 国家重点研发计划重点专项(2017YFC0504005)和国家自然科学基金(31670643)。Supported by the Key Project of National Key Research and Development Plan (2017YFC0504005), and the Program of National Natural Science Foundation of China (31670643).

* 通信作者Corresponding author (zhaoxh@bjfu.edu.cn)

importance of biotic neighbors and habitat heterogeneity varies among seedling species and age classes.

Key words secondary mixed conifer and broad-leaved forest; generalized linear mixed-effect model; tree seedling density; biotic neighbor; habitat heterogeneity

Meng LJ, Yao J, Qin JH, Fan CY, Zhang CY, Zhao XH (2018). Drivers of composition and density pattern of tree seedlings in a secondary mixed conifer and broad-leaved forest, Jiaohe, Jilin, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 653–662. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0025

木本植物的天然更新是种群延续和群落演替的前提, 其中幼苗阶段是植物生活史中最敏感脆弱的环节(Brewer & Webb, 2001; 李小双等, 2007; 尹华军等, 2011; Yan *et al.*, 2015)。任何外界条件所引起的幼苗存活率和生长速率的变化都将对种群数量和群落组成起到关键作用, 从而决定群落结构的稳定和群落更新的方向(李帅锋等, 2008; 于飞等, 2013)。

幼苗的存活与更新受到多种因素的影响, 主要分为生物和非生物因素两大类。生物因素包括植物自身的属性、生物邻体、植食性动物以及病原体等(Mangan *et al.*, 2010; Johnson *et al.*, 2012; Norghauer & Newbery, 2014; 苏嫵等, 2014; 骆杨青等, 2017); 非生物因素包括光照、水分、土壤等(Kammesheidt, 1998; Connell & Green, 2000; Poorter & Rose, 2005; 王传华等, 2011; 刘帅等, 2016)。植物种子的产量、扩散距离、传播方式等直接影响幼苗更新密度格局(Clark *et al.*, 1999)。幼苗更新空间中包含大量邻体, 基于J-C假说的研究发现同种邻体间可能通过传播专一宿主的自然天敌和食草动物的取食抑制同种幼苗的存活, 而异种邻体的聚集可能会阻碍特异性天敌的传播, 从而有利于同种幼苗的存活(Janzen 1970; Connell 1971; Makana & Thomas, 2004; Johnson *et al.*, 2012; Comita *et al.*, 2014)。此外, Johnson等(2014)发现当幼苗周围同种成体密度较大时, 幼苗密度较高, 与母树多度相关的植物种子的扩散限制可能是决定乔木幼苗密度格局的一个重要因素。

处在林下环境的植物幼苗往往受光照、水分、土壤养分等环境因子的限制(闫兴富和曹敏, 2007; Pasquini & Santiago, 2012; 施璐璐等, 2014)。在环境资源竞争中部分幼苗占据优势得以生存, 而处于劣势的幼苗生长受到抑制甚至死亡(祝燕等, 2009)。近年来, 探讨幼苗更新影响因素的研究有很多, 研究的出发点有以下两种: (1)单一环境因素对幼苗更新的影响(Montgomery & Chazdon, 2002; 闫兴富和曹敏, 2007; Song *et al.*, 2013)。如闫兴富和曹敏(2007)分析了光照强度对望天树(*Parashorea chinensis*)幼

苗更新的影响, 发现中等程度的遮阴有利于种子萌发, 强光照和深度遮阴均对种子萌发不利, 幼苗株高、基径等生长指标均在部分遮阴处理条件下最大。李晓亮等(2009)发现幼苗会因水分胁迫发生大量的死亡, 且这种死亡格局有明显的种间差异。Wright等(2011)通过土壤养分元素(N、P、K)连续11年的添加实验发现土壤养分对植物幼苗生长有强烈的影响。(2)多个环境因素对幼苗更新的综合影响(王传华等, 2011; 尹华军等, 2011; 施璐璐等, 2014; Oshima *et al.*, 2015)。如施璐璐等(2014)发现幼苗的种子萌发、存活数量与光照和水分都有极显著的相关性, 且与水分关联最大。Oshima等(2015)发现南亚热带雨林幼苗存活与光照和土壤水分等生境因子显著相关。刘帅等(2016)对长白山次生针阔混交林研究发现幼苗存活率与土壤含水量和土壤有效氮等养分含量显著正相关。有关温带森林幼苗存活机制的研究已有报道(张健等, 2009; Bai *et al.*, 2012; Lin *et al.*, 2014; Yan *et al.*, 2015), 而幼苗密度格局影响因素的研究比较有限。

本研究通过对2016和2017年次生针阔混交林中209个幼苗监测站内的木本植物幼苗的动态监测, 分析了幼苗物种组成及动态特征, 并运用广义线性混合效应模型分析了影响幼苗密度格局的因素, 旨在通过探讨: (1)乔木幼苗物种组成与数量特征; (2)影响幼苗密度格局的因素; (3)生物邻体和生境异质性在群落和物种水平上对幼苗密度格局的影响, 揭示幼苗更新与扩散限制和生境过滤之间的关系, 为温带森林物种多样性维持机制提供理论依据和数据支撑。

1 材料和方法

1.1 研究样地概况

吉林蛟河林业试验区管理局林场位于吉林省蛟河市前进乡境内(43.85°–44.08° N, 127.58°–127.85° E), 海拔330–1 176 m。该区域属长白山系张广才岭, 具有受季风影响的温带大陆性山地气候, 年平均气

温为3.8℃, 最热月7月平均气温为21.7℃, 最冷月1月平均气温为-18.6℃, 年降水量为700–800 mm, 土壤类型主要为暗棕色森林土, 土层厚度一般在20–100 cm之间。该区域属长白山植物区系, 主要林分类型是天然次生针阔混交林(闫琰等, 2016)。乔木树种主要包括水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、白桦(*Betula platyphylla*)、东北枫(*Acer mandshuricum*)、色木槭(*Acer mono*)、簇毛枫(*Acer barbinerve*)、红松(*Pinus koraiensis*)、杉松(*Abies holophylla*)、千金榆(*Carpinus cordata*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、春榆(*Ulmus davidiana* var. *japonica*)、裂叶榆(*Ulmus laciniata*)等。

1.2 样地设置与幼苗调查

参照CTFS (Center for Tropical Forest Science) 样地建设方案(<http://www.ctfs.si.edu/>), 2010年夏季在吉林省蛟河林业实验区管理局林场内选择典型的次生针阔混交林, 建立了一块固定监测样地(图1), 总面积42 hm² (500 m × 840 m), 样地坐标为43.96° N, 127.74° E, 海拔为459–517 m。调查样地内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物, 记录其物种名、胸径(cm)、树高(m)、枝下高(m)、冠幅(m)和空间坐标等, 并挂牌标记。按机械布点的方式在样地内每隔40 m设置一个种子雨收集器, 共设置了209个种子雨收集器。在种子雨收集器四周1 m处设置4个1 m × 1 m的幼苗监测样方, 与种子雨收集器一起构成一个样站(station)(图2)。2016和2017年7–8月各进行一次幼苗调查, 记录样方内幼苗种类、高度、基径、年龄、存活死亡状态等, 并挂牌。

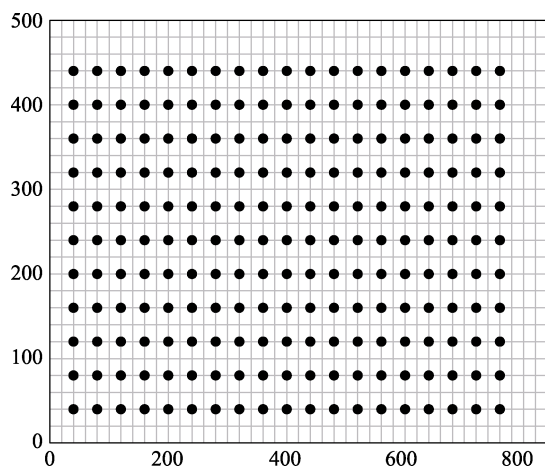


图1 幼苗样站示意图。

Fig. 1 The sketch map of the census station.

1.3 数据分析

1.3.1 幼苗数量组成

(1) 幼苗重要值和密度

幼苗重要值 = (相对多度 + 相对频度) / 2

幼苗密度 = 幼苗个体数 / 样方面积 (m²)

(2) 幼苗新生率与死亡率

新生率 = (调查年份当年生个体数 / 调查年份总个体数) × 100%

死亡率 = (经过1年或者几年死亡的个体数 / 调查年份总个体数) × 100%

1.3.2 生境变量

生境变量包括林冠开阔度、土壤水分、养分和pH值。研究样地所处地势较平缓, 没有明显的沟壑山谷等地形, 因此不考虑地形的影响。林冠开阔度用叶面积指数(LAI)表示, LAI指单位土地面积上植物叶片总面积占土地面积的比例, LAI值越大, 林冠开阔度越低。2017年7月阴天条件下用冠层分析仪(Win SCANOPY, Quebec, Canada)在每个样站的4个幼苗监测小样方内距离地面1 m处各进行一次测量, 4次测量取平均值, 同时用手持土壤水分测定仪(HH2Delta-T Devices Moisture Meter, Delta-T, Cambridge, UK)测定种子收集器及其四周幼苗小样方表层土壤水分含量, 取平均值作为该种子收集器所在样站的土壤含水量。2017年8月在每个种子收集器周围的土壤表层(0–10 cm), 各随机采集2份500 g的土样, 分别测定其有机质、全氮、全磷、全钾、有效氮、有效磷、有效钾含量和pH值, 两份取样和测量结果求平均值, 参照Bai等(2012)对环境因子的处理

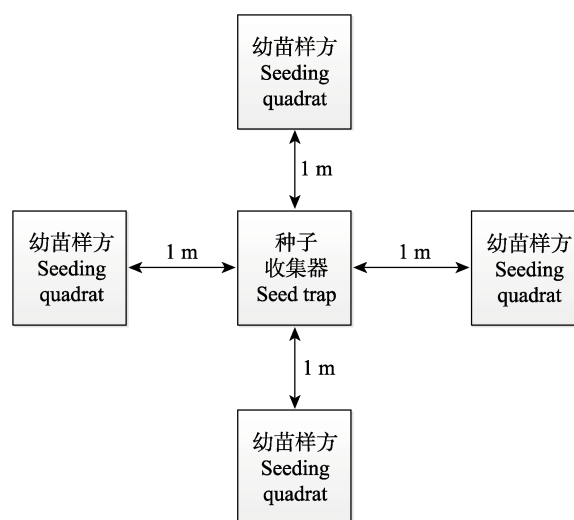


图2 样站幼苗小样方设置示意图。

Fig. 2 Quadrat layout at each of the census station.

方法,我们对这7个代表土壤养分的化学变量进行主成分分析,得到3个主成分,能解释70.6%的土壤养分指标变异(表1)。第一主成分(PC1)表示全氮、全磷、有机质、有效氮和有效钾含量较高的土壤,第二主成分(PC2)代表全氮、全钾、有机质、有效氮和有效磷含量较低的土壤,第三主成分(PC3)代表全磷、有效氮和有效磷含量较低的土壤;第一、二、三主成分轴分别解释了34.2%、19.0%和16.4%的土壤养分变异。

1.3.3 统计分析

采用样地 $DBH \geq 1$ cm木本植物的调查数据、2016和2017年209个幼苗监测样站内的乔木幼苗调查数据以及林冠开阔度和土壤含水量、pH值、土壤养分指标进行数据分析。运用广义线性混合效应模型(GLMMs),以2016和2017年两次调查中每个样站所有高度 ≤ 1 m的存活幼苗的幼苗密度作为因变量,分析其与生物和生境变量之间的关系,所有连续型自变量在进入模型之前都进行标准化,即该值减去平均值后除以标准偏差。

为了检验生物邻体和生境异质性对幼苗密度格局的相对重要性,研究划分了4个模型:(1)零模型(以样站和物种作为随机效应)。(2)生物模型(在零模型基础上,以大树邻体作为固定效应)。大树效应是指以幼苗样方为中心一定半径范围内的同种大树胸高断面面积之和与异种大树胸高断面面积之和(Comita & Hubbell, 2009)。大树邻体效应随距离(半径)增大而逐渐减弱,有关温带森林的研究发现距离超过20 m后树种间的相互作用变得极小(Wang *et al.*, 2010),故选取半径20 m研究大树邻体的影响(Canham *et al.*, 2004; Bai *et al.*, 2012)。(3)生境模型(在零模型基础上,以林冠开阔度、土壤含水量、pH值和土壤养分作为固定效应)。(4)全模型(在零模型基础上,生

物邻体和生境因子作为固定效应)。模型的比较选择运用赤池信息量准则(AIC), AIC值越小,代表模型拟合越好,模型之间AIC值的差值小于2时,这两个模型被视为是等同的(Burnham & Anderson, 2002)。我们在3个水平下检验了影响幼苗密度的生物与生境因素:(1)群落水平,包括所有物种幼苗;(2)龄级水平,当年生和多年生幼苗;(3)物种水平,以2016年存活的幼苗个体中重要值排名前5位的物种进行分析。为考虑群落空间自相关,所有模型将样站作为一个随机效应(Bai *et al.*, 2012),不同物种间幼苗密度差异较大,因此将物种作为另一个随机效应加入到群落水平和年龄级的模型中(Chen *et al.*, 2010)。本文中所有数据分析与绘图均采用Microsoft Excel 2016和国际通用软件R 3.4.2 (<http://www.r-project.org>),其中GLMM分析采用‘lme4’软件包完成。

2 研究结果

2.1 物种组成与数量特征

在2016和2017年两次调查期间,累计调查到18个树种,分属10科12属,其中水曲柳、色木槭、紫椴、东北枫、红松是重要值排名前五的树种(表2)。调查期间累计调查到幼苗4 245株,其中新生苗1 906株。2016和2017年分别监测到幼苗2 852和1 672株,其中2016到2017年存活的有1 159株,死亡率达59.4%。水曲柳幼苗数量最多,2016和2017年分别调查到1 769和796株,各包括新生苗873和213株;其次是色木槭、紫椴、东北枫和红松,幼苗数量均超过100株,而杉松、千金榆等幼苗数量不超过10株。幼苗死亡数量最多的是水曲柳和紫椴,分别达到1 186和271株,死亡率分别是67.0%和88.6%(表2)。2016和2017年在样地内209个样站几乎都出现过幼苗分布。物种数为2或3的样站数最多,约占总样站数的1/4。2016和2017年分别有5和21个样站中没有出现任何幼苗,没有出现新生苗的样站数分别是32和90个,新生幼苗物种的样站分布呈现出明显的偏峰现象(图3)。

2.2 幼苗密度的影响因素

2.2.1 群落水平

幼苗密度模型中用到的参数见表3。在3种模型中,群落水平上拟合效果最优的是生物模型,且全模型与其具同等优度的拟合效果(表4),幼苗密度与同种成年邻体胸高断面面积之和、土壤养分的第一、二主成分显著正相关(图4),表明群落水平上幼苗密

表1 各土壤变量分别在3个主成分上的载荷值

Table 1 The loadings of the soil variables for each of the three PCA axes

土壤变量 Soil variables	PC1	PC2	PC3
全氮 Total nitrogen	0.320	-0.337	0.538
全磷 Total phosphorus	0.450	0.182	-0.218
全钾 Total potassium	-0.371	-0.492	-
有机质 Organic matter	0.378	-0.523	0.233
有效氮 Available nitrogen	0.421	-0.319	-0.359
有效磷 Available phosphorus	-	-0.258	-0.688
有效钾 Available potassium	0.480	0.411	-
变异解释 Proportion of variance	34.224%	18.990%	16.428%

表2 幼苗物种数量组成

Table 2 Quantitative composition of seedling species

树种 Species	幼苗数量 No. of seedlings		新生幼苗数量(新生率) No. of recruitment (Recruitment rate (%))		死亡幼苗数量(死亡率) No. of mortality (Mortality rate (%))	幼苗密度 Seedling density (Ind. m ⁻²)		分布的样方数 No. of stations occupied		重要值 Important value	
	2016	2017	2016	2017	2016-2017	2016	2017	2016	2017	2016	2017
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	1 769	796	871 (49.2)	213 (26.8)	1 186 (67.0)	2.116	0.952	498	317	52.28	42.11
色木槭 <i>Acer mono</i>	199	177	7 (3.5)	16 (9.0)	38 (19.1)	0.238	0.212	143	124	9.59	12.45
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	306	124	274 (89.5)	89 (71.8)	271 (88.6)	0.366	0.148	169	81	12.58	8.38
东北枫 <i>Acer mandshuricum</i>	127	159	12 (9.4)	44 (27.7)	12 (9.4)	0.152	0.19	100	120	6.5	11.68
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	192	121	156 (81.3)	35 (28.9)	106 (55.2)	0.230	0.145	94	60	7.38	7.08
簇毛枫 <i>Acer barbinerve</i>	101	107	17 (16.8)	14 (13.1)	8 (7.9)	0.121	0.128	34	31	3.22	4.99
胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	43	29	20 (46.5)	14 (48.3)	28 (65.1)	0.051	0.035	40	25	2.46	2.31
杉松 <i>Abies holophylla</i>	35	29	13 (37.1)	5 (17.2)	11 (31.4)	0.042	0.035	28	24	1.81	2.25
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	1	62	0 (0)	62 (100)	1 (100)	0.001	0.074	1	27	0.06	3.41
千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	30	21	14 (46.7)	6 (28.6)	15 (50)	0.036	0.025	26	19	1.64	1.72
裂叶榆 <i>Ulmus laciniata</i>	24	21	0 (0)	0 (0)	3 (12.5)	0.029	0.025	16	17	1.10	1.61
糠椴 <i>Tilia mandshurica</i>	10	6	4 (40.0)	1 (16.7)	5 (50)	0.012	0.007	8	5	0.52	0.47
春榆 <i>Ulmus davidiana var. japonica</i>	9	5	3 (33.3)	1 (20.0)	5 (55.6)	0.011	0.006	8	4	0.50	0.38
三花枫 <i>Acer triflorum</i>	2	4	1 (50)	2 (50)	0	0.002	0.005	2	4	0.12	0.35
黄檗 <i>Phellodendron amurense</i>	2	3	1 (50.0)	3 (100)	2 (100)	0.002	0.004	2	3	0.12	0.26
青楷枫 <i>Acer tegmentosum</i>	2	3	0 (0)	3 (100)	2 (100)	0.002	0.004	2	2	0.12	0.21
毛榛 <i>Corylus mandshurica</i>	0	4	0	4 (100)	0	0	0.005	0	2	0	0.24
水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	0	1	0	1 (100)	0	0	0.001	0	1	0	0.09
共计 Total	2 852	1 672	1 393 (48.8)	513 (30.7)	1 693 (59.4)	3.411	2.001				

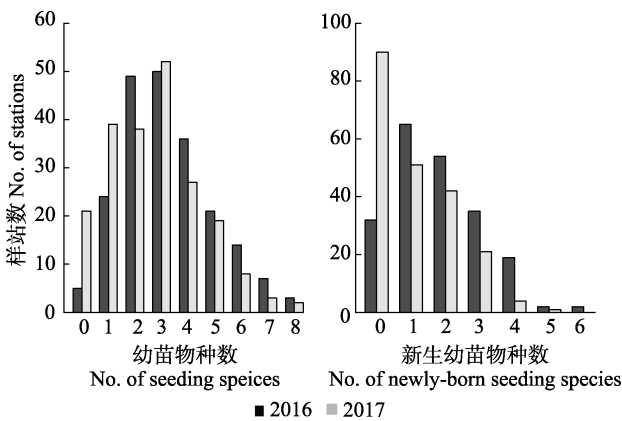


图3 幼苗样站物种数的频度分布。
Fig. 3 The frequency distributions of the species number in seedling stations.

度同时受生物邻体和生境因子的显著影响。

2.2.2 龄级水平

当年生幼苗的最优模型是全模型, 生物模型具有同等优度的拟合效果, 也是最优模型(表4), 当年生幼苗密度与同种成年邻体和土壤养分PC3正相关, 而与土壤水分呈显著负相关; 多年生幼苗的生境模

型是最优模型, 多年生幼苗密度与同种成年邻体和生境因素中的土壤养分PC1、PC2显著正相关(图5)。

2.2.3 物种水平

我们分别对重要值排名前5的物种分析发现生物邻体和生境异质性的相对重要性在物种间有明显差异(表4)。在物种水平上, 5个树种中有2个物种的最优模型是生物模型, 它们分别是水曲柳和色木槭, 红松的生境模型是最优模型, 而东北枫和紫椴的零模型拟合度最优(表4)。

水曲柳的生物模型AIC值最小, 且和全模型具同等优度的拟合效果, 该模型中幼苗密度与同种成年邻体, 土壤养分PC1、PC2呈显著正相关关系; 色木槭的最优模型是生物模型, 但零模型具有同等的拟合效果, 其幼苗密度与异种成年邻体表现出显著负相关关系, 与生境因素没有显著相关性; 红松的生境模型的拟合效果最优, 且全模型与其有同等优度的拟合效果, 其幼苗密度与生物邻体没有显著相关性, 与土壤水分呈显著负相关关系, 与土壤养分PC3呈显著正相关关系(图6)。

表3 幼苗密度模型中使用的参数
Table 3 Parameters used in models of seedling density

变量 Variables	数据 Data		
	最小值 Min.	最大值 Max.	平均值 Mean
生物邻体变量 Biotic neighbors variables			
同种成体胸高断面积 Conspecific adult basal area (ConBa)	0	2.466 1	0.407 2
异种成体胸高断面积 Heterospecific adult basal area (HetBa)	1.233	8.151	3.56
生境变量 Habitat variables			
林冠开阔度 Canopy openness	0.989	3.982	2.148
土壤含水量 Moisture (%)	13	76.4	26.74
土壤pH值 Soil pH value	3.96	5.44	4.603
第一主成分 The first principal component (PC1)	-3.140 6	4.209 1	0.188 2
第二主成分 The second principal component (PC2)	-6.833 9	3.225 3	0.312 3
第三主成分 The third principal component (PC3)	-4.091 0	2.157 4	0.176 6

表4 个体水平幼苗密度模型的赤池信息量准则(AIC)和ΔAIC值
Table 4 Akaike's information criteria (AIC) and ΔAIC values of the models for individual-level seedling density

水平 Level	零模型 Null		生物模型 Biotic		非生物模型 Habitat		全模型 Biotic + Habitat	
	AIC	ΔAIC	AIC	ΔAIC	AIC	ΔAIC	AIC	ΔAIC
群落 Community	3 758.3	19.5	3 738.8	0.0	3 760.8	22.0	3 740.3	1.5
龄级 Age class								
当年生 One year old	1 152.7	6.5	1 147.1	0.9	1 153.6	7.4	1 146.2	0.0
多年生 Over one year old	2 503.5	13.0	2 507.2	14.7	2 492.5	0.0	2 500.1	7.6
物种 Tree species								
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	1 330.2	9.2	1 321.0	0.0	1 328.9	7.9	1 321.8	0.8
色木槭 <i>Acer mono</i>	425.6	1.5	424.1	0.0	433.5	9.4	431.5	7.4
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	533.6	0.0	539.6	6.0	543.0	9.4	542.0	8.4
东北枫 <i>Acer mandshuricum</i>	329.8	0.0	333.3	3.5	333.9	4.1	333.4	3.6
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	337.9	10.1	340.3	12.5	327.8	0.0	328.8	1.0

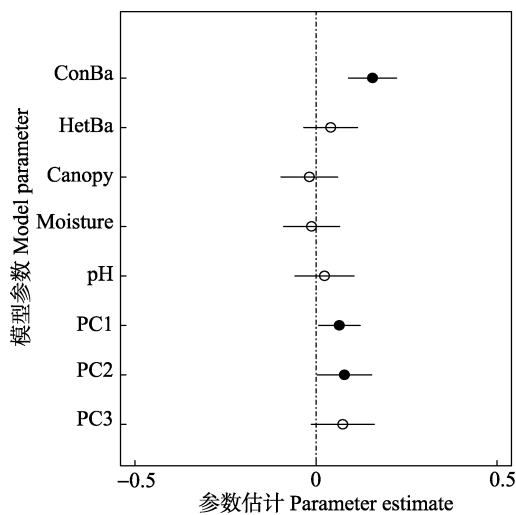


图4 群落水平上乔木幼苗密度最优模型各参数估计值(± 2 × 标准误差)。显著的参数估计值用实心圆表示, 不显著的用空心圆表示, 参数缩写见表3。

Fig. 4 Estimates of the coefficients (± 2 × SE) of the best models for seedling density over two years at the community level. Solid symbols indicate parameters significantly different from zero ($p < 0.05$), and hollow symbols indicate no significant difference from zero ($p > 0.05$). See Table 3 for variable abbreviations.

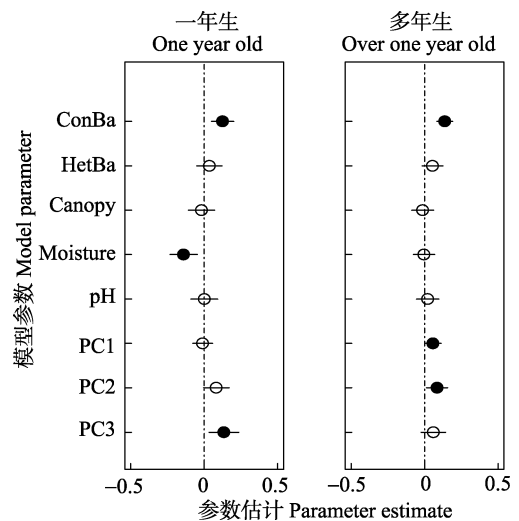


图5 不同年龄级乔木幼苗密度最优模型各参数估计值(± 2 × 标准误差)。显著的参数估计值用实心圆表示, 不显著的用空心圆表示, 参数缩写见表3。

Fig. 5 Estimates of the coefficients (± 2 × SE) of the best models for seedling density at different age classes. Solid symbols indicate parameters significantly different from zero ($p < 0.05$), and hollow symbols indicate no significant difference from zero ($p > 0.05$). See Table 3 for variable abbreviations.

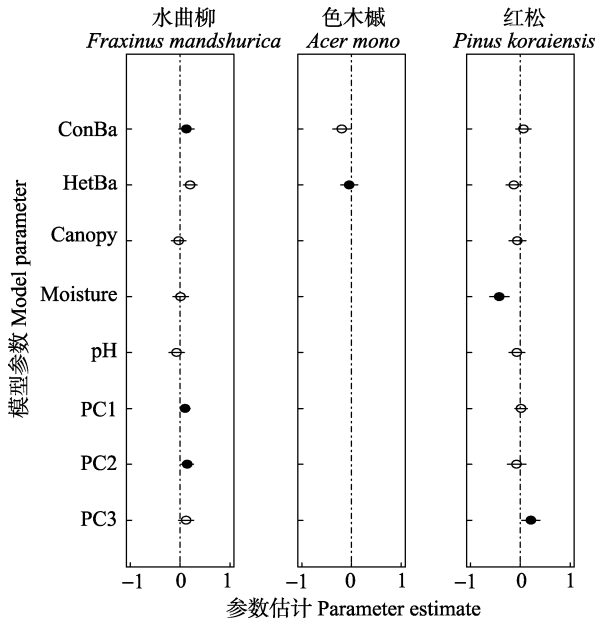


图6 不同物种乔木幼苗密度最优模型各参数估计值($\pm 2 \times$ 标准误差)。显著的参数估计值用实心圆表示, 不显著的用空心圆表示, 参数缩写见表3。

Fig. 6 Estimates of the coefficients ($\pm 2 \times SE$) of the best models for the seedling density of different species. Solid symbols indicate parameters significantly different from zero ($p < 0.05$), and hollow symbols indicate no significant difference from zero ($p > 0.05$). See Table 3 for variable abbreviations.

3 讨论

3.1 乔木幼苗物种数量组成

通过2016和2017年对吉林蛟河42 hm²次生针阔混交林样地内209个样站的幼苗调查分析可以发现, 两次分别调查到了16和18个物种, 这些物种都是群落乔木层的主要优势物种, 幼苗物种与样地乔木大树物种组成保持一定的一致性(张健等, 2009; 姚杰等, 2015; 闫琰等, 2016), 但仍有许多树种幼苗并未在样站中出现。宾粤等(2011)认为这可能是由于样站周围许多树种个体胸径较小尚未繁殖, 而有些树种个体虽胸径较大, 由于强烈的扩散限制, 种子聚集在母树周围而没有到达样站。此外, 有些幼苗易受自然天敌(病原体和植食性动物等)的影响生存能力较弱导致幼苗缺失(Makana & Thomas, 2004; Paine & Harms, 2009; Yan *et al.*, 2015)。

不同年份幼苗的物种组成差异不大, 但幼苗数量变化较大且在各调查样方之间表现出一定的变异, 这可能是乔木幼苗的大量发生和死亡造成的(Kitajima & Augspurger, 1989; 张健等, 2009)。另外, 值得关注的是新生幼苗的数量在物种和调查年份间

有明显差异, 水曲柳、紫椴和红松的新生苗数量从2016到2017年大幅度减少, 而东北枫和蒙古栎的新生苗数量却大幅度增加。这种差异可能与植物的自身结实特点有关, 刘双和金光泽(2008)发现乔木树种的种子雨强度在不同的年份间存在差异, 水曲柳会在某一年份结实很少或几乎不结实, 而红松受人为干扰较大。另外, 有研究发现蒙古栎种子结实丰歉年波动明显(樊后保等, 1996)。除受种源限制的影响外, 植物种子及幼苗由于生物和环境因素波动而引起的大量死亡可能更加重要(张健等, 2009; Li *et al.*, 2010; 尹华军等, 2011), 相关原因仍需对种子雨动态和植物幼苗更新动态的影响因素做进一步的调查研究。

3.2 群落水平的幼苗密度格局的影响因素

扩散限制和生境过滤共同影响幼苗密度格局。本研究中, 群落水平上的幼苗密度与同种成年邻体和土壤PC1、PC2呈显著正相关, 生物邻体与生境异质性对幼苗密度都有显著影响, Bai等(2012)和Oshima等(2015)得到了一致的结论。适宜大树生长的局域环境同样适宜幼苗的更新(Comita & Hubbell, 2009; Comita *et al.*, 2014), 局域同种成体密度越高, 群落的幼苗密度越高, 这与闫琰等(2016)对吉林蛟河针阔叶混交林幼苗更新的研究结果一致, 一定程度上证明了种子的扩散限制是决定树木幼苗种群大小的一个重要因素(Makana & Thomas, 2004; Norden *et al.*, 2009)。

Qian (2009)发现扩散限制和生境过滤并非互斥, 植物幼苗首先要克服种源扩散限制, 然后经过生境条件的筛选得以存活定植。本研究发现幼苗密度与土壤养分中的全磷、有效钾等含量呈显著正相关, 植物幼苗由于脆弱的根系和茎干不能储存充足的化学元素, 从而对土壤中可利用元素的依赖性增强(刘帅等, 2016), 与土壤养分条件相联系的生境偏好有助于幼苗的建立, 这与许多相关研究结果是一致的(Chen *et al.*, 2010; Pasquini & Santiago, 2012; Yan *et al.*, 2015)。很多研究表明相对较好的光照条件显著有利于幼苗更新(Montgomery & Chazdon, 2002; 闫兴富和曹敏, 2007; 施璐璐等, 2014)。Montgomery和Chazdon (2002)研究发现林下光异质性显著影响幼苗更新, 幼苗对林下光照高度敏感且其响应强度存在种间差异。然而本研究发现幼苗密度与林冠开阔度无显著相关关系, 与Record等(2016)得到的结

论相似,其给出的可能性解释是林下光照水平较低且光照差异较小,而对于本研究中次生针阔混交林的大多数物种来说,林下的光照条件基本能够满足幼苗的生长,光照条件可能并非制约幼苗密度格局的主导因素。

3.3 龄级水平的幼苗密度格局的影响因素

影响幼苗密度格局的主导因素在年龄级上有差异,邻体作用对当年生幼苗密度影响更加显著,对于多年生幼苗的密度格局,生境因素是主导因素。不管是当年生还是多年生幼苗,幼苗密度与同种成体都呈显著正相关,这与群落水平的结果一致。幼苗的资源需求随年龄变化,驱动幼苗存活的主导因素发生变化从而影响幼苗密度格局(Bai *et al.*, 2012, 刘帅等, 2016)。对于当年生幼苗,其幼苗密度与水分呈显著负相关,当年生幼苗相对于多年生幼苗更加脆弱敏感,对生物邻体和环境变化都比较依赖,幼苗随年龄增加自身枝干木质化,对病原体、捕食者或非生物胁迫作用的耐受能力增强(Masaki & Nakashizuka, 2002)。

3.4 物种水平的幼苗密度格局的影响因素

影响幼苗密度格局的生物和生境因素的相对重要性存在明显的种间差异。物种水平上,水曲柳的幼苗密度与同种成体胸高断面面积之和存在显著的正相关关系,这与姚杰等(2015)和闫琰等(2016)的研究结果一致,表明水曲柳幼苗密度随周围母树多度的增加而增加;除了受同种大树邻体的影响,水曲柳的幼苗密度还与土壤养分PC1和PC2呈显著正相关,表明生物和生境因素对水曲柳的存活均有重要作用。色木槭的幼苗密度与异种成体胸高断面面积之和呈显著负相关关系,可能是由于聚集在幼苗周围的大量异种成体占据了同种成体的生长空间,母树多度减小从而导致幼苗密度降低。红松的幼苗密度与生物邻体无显著相关关系,而对生境因子的变化更敏感(Wright, 2002),其幼苗密度与土壤水分呈显著负相关关系。与水曲柳、色木槭等依靠风力传播的物种相比,红松种子主要靠动物传播,种子扩散能力较低,当其生境较为潮湿时,各种土壤微生物迅速生长,病原体侵害加剧导致种子失去活力无法萌发成苗,从而降低了幼苗密度。东北枫和紫椴幼苗的最优模型是零模型,幼苗密度与模型中的生物与生境因子均无显著相关性,这2个物种都是样地中的优势种,其大树分布范围较广,野外观测发现

这2个物种的幼苗萌发率较高,所以这可能是造成幼苗密度受光照和土壤环境因子影响较小的原因。

4 小结

通过对吉林蛟河次生针阔混交林木本植物幼苗2016和2017连续两年的幼苗调查发现,新生幼苗的数量在物种和调查年份间有明显差异,扩散限制和生境过滤共同影响幼苗更新密度格局,生物邻体和生境异质性的相对重要性随幼苗物种和年龄变化。由扩散限制导致的局域幼苗密度随其周围母树多度的增加而增加在本研究中得到了验证,与生境过滤相联系的土壤养分异质性对幼苗密度格局有显著影响,相对于多年生幼苗,生物邻体的作用对当年生幼苗更加重要,随幼苗年龄的增加,生境因素逐渐成为主导因素。

致谢 感谢北京林业大学陈桂莲在数据处理分析过程中给予的帮助,感谢西北农林科技大学闫琰老师在论文修改过程中给予的帮助。

参考文献

- Bai X, Queenborough SA, Wang X, Zhang J, Li B, Yuan Z, Xing D, Lin F, Ye J, Hao Z (2012). Effects of local biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree and shrub seedling survival in an old-growth temperate forest. *Oecologia*, 170, 755–765.
- Bin Y, Ye WH, Cao HL, Huang ZL, Lian JY (2011). Seedlings distribution in a subtropical evergreen broad-leaved forest plot in the Dinghu Mountain. *Biodiversity Science*, 19, 127–133. [宾粤, 叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 练琰愉 (2011). 鼎湖山亚热带常绿阔叶林20公顷样地幼苗的分布. *生物多样性*, 19, 127–133.]
- Brewer SW, Webb M (2001). Ignorant seed predators and factors affecting the seed survival of a tropical palm. *Oikos*, 93, 32–41.
- Burnham KP, Anderson DR (2002). *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer Science & Business Media, New York.
- Canham CD, LePage PT, Coates KD (2004). A neighborhood analysis of canopy tree competition: Effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 778–787.
- Chen L, Mi X, Comita LS, Zhang L, Ren H (2010). Community-level consequences of density dependence and habitat association in a subtropical broad-leaved forest. *Ecology Letters*, 13, 695–704.
- Clark JS, Silman M, Kern R, Macklin E, HilleRisLambers J (1999). Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, 80, 1475–1494.

- Comita LS, Hubbell SP (2009). Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank. *Ecology*, 90, 328–334.
- Comita LS, Queenborough SA, Murphy SJ, Eck JL, Xu K, Krishnadas M, Beckman N, Zhu Y (2014). Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis: A meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. *Journal of Ecology*, 102, 845–856.
- Connell JH (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Boer PJ, Gradwell GR eds. *Dynamics of Population*. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands. 289–312.
- Connell JH, Green PT (2000). Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. *Ecology*, 568–584.
- Fan HB, Zang RG, Li DZ (1996). Natural regeneration of Mongolian oak population. *Chinese Journal of Ecology*, 15(3), 15–20. [樊后保, 臧润国, 李德志 (1996). 蒙古栎种群天然更新的研究. 生态学杂志, 15(3), 15–20.]
- Janzen DH (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Society of Naturalists*, 104, 501–528.
- Johnson DJ, Beaulieu WT, Bever JD, Clay K (2012). Conspecific negative density dependence and forest diversity. *Science*, 336, 904–907.
- Johnson DJ, Bourg NA, Howe R, McShea WJ, Wolf A, Clay K (2014). Conspecific negative density-dependent mortality and the structure of temperate forests. *Ecology*, 95, 2493–2503.
- Kammesheidt L (1998). The role of tree sprouts in the restoration of stand structure and species diversity in tropical moist forest after slash-and-burn agriculture in Eastern Paraguay. *Plant Ecology*, 139, 155–165.
- Kitajima K, Augspurger CK (1989). Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree. *Ecology*, 70, 1102–1114.
- Li SF, Liu WD, Su JR, Zhang ZJ, Liu QY (2008). Woody seedling regeneration in secondary succession of monsoon broad-leaved evergreen forest in Puer, Yunnan, Southwest China. *Acta Ecologica Sinica*, 18, 5653–5662. [李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 张志钧, 刘庆云 (2008). 普洱季风常绿阔叶林次生演替中木本植物幼苗更新特征. 生态学报, 18, 5653–5662.]
- Li SG, Bai B, Lu CH (2010). Seed rain and seed bank of Chinese yew (*Taxus chinensis* var. *mairei*) population in Tianmu Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 276–279.
- Li XL, Wang H, Zheng Z, Lin LX, Deng XB, Cao M (2009). Composition, spatial distribution and survival during the dry season of tree seedlings in a tropical forest in Xishuang-Banna, SW China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 658–671. [李晓亮, 王洪, 郑征, 林露湘, 邓晓保, 曹敏 (2009). 西双版纳热带森林树种幼苗的组成、空间分布和旱季存活. 植物生态学报, 33, 658–671.]
- Li XS, Peng MC, Dang CL (2007). Research progress on natural regeneration of plants. *Chinese Journal of Ecology*, 26, 2081–2088. [李小双, 彭明春, 党承林 (2007). 植物自然更新研究进展. 生态学杂志, 26, 2081–2088.]
- Lin F, Comita LS, Wang XG, Bai XJ, Yuan ZQ, Xing DL, Hao ZQ (2014). The contribution of understory light availability and biotic neighborhood to seedling survival in secondary versus old-growth temperate forest. *Plant Ecology*, 215, 795–807.
- Liu S, Jin GZ (2008). Spatiotemporal dynamics of seed rain in a broadleaved-Korean pine mixed forest in Xiaoxing'an Mountains, China. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 5731–5740. [刘双, 金光泽 (2008). 小兴安岭阔叶红松 (*Pinus koraiensis*) 林种子雨的时空动态. 生态学报, 28, 5731–5740.]
- Liu S, Liao JX, Xiao C, Fan XH (2016). Effects of biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree seedling survival in a secondary mixed conifer and broad-leaved forest in Changbai Mountain. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 711–722. [刘帅, 廖嘉星, 肖翠, 范秀华 (2016). 长白山次生针阔混交林乔木幼苗存活的影响因素分析. 植物生态学报, 40, 711–722.]
- Luo YQ, Yu MS, Yu JJ, Zheng SL, Liu JJ, Yu MJ (2017). Effects of plant traits and the relative abundance of common woody species on seedling herbivory in the Thousand Island Lake region. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1033–1040. [骆杨青, 余梅生, 余晶晶, 郑诗璐, 刘佳佳, 于明坚 (2017). 千岛湖地区常见木本植物性状和相对多度对幼苗植食作用的影响. 植物生态学报, 41, 1033–1040.]
- Makana J, Thomas SC (2004). Dispersal limits natural recruitment of African mahoganies. *Oikos*, 106, 67–72.
- Mangan SA, Schnitzer SA, Herre EA, Mack KM, Valencia MC, Sanchez EI, Bever JD (2010). Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature*, 466, 752–755.
- Masaki T, Nakashizuka T (2002). Seedling demography of *Swida controversa*: Effect of light and distance to conspecifics. *Ecology*, 83, 3497–3507.
- Montgomery RA, Chazdon RL (2002). Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*, 131, 165–174.
- Norden N, Chazdon RL, Chao A, Jiang YH, Vilchez-Alvarado B (2009). Resilience of tropical rain forests: Tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*, 12, 385–394.
- Norghauer JM, Newbery DM (2014). Herbivores differentially limit the seedling growth and sapling recruitment of two dominant rain forest trees. *Oecologia*, 174, 459–469.
- Oshima C, Tokumoto Y, Nakagawa M (2015). Biotic and abiotic drivers of dipterocarp seedling survival following mast fruiting in Malaysian Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 31, 129–137.
- Paine CT, Harms KE (2009). Quantifying the effects of seed

- arrival and environmental conditions on tropical seedling community structure. *Oecologia*, 160, 139–150.
- Pasquini SC, Santiago LS (2012). Nutrients limit photosynthesis in seedlings of a lowland tropical forest tree species. *Oecologia*, 168, 311–319
- Poorter L, Rose SA (2005). Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: A meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia*, 142, 378–387.
- Qian H (2009). Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 327–332.
- Record S, Kobe RK, Vriesendorp CF, Finley AO (2016). Seedling survival responses to conspecific density, soil nutrients, and irradiance vary with age in a tropical forest. *Ecology*, 97, 2406–2415.
- Shi LL, Luo ZR, Xia JT, Zhao WJ, Wu YG, Ding BY (2014). Woody seedling dynamics and the correlation between habitat and regeneration/mortality in a subtropical evergreen broad-leaved forest in China. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 6510–6518. [施璐璐, 骆争荣, 夏家天, 赵文娟, 吴友贵, 丁炳扬 (2014). 亚热带中山常绿阔叶林木本植物幼苗数量动态及其与生境的相关性. 生态学报, 2014, 34, 6510–6518.]
- Song B, Stöcklin J, Gao YQ, Zhang ZQ, Yang Y, Li ZM, Sun H (2013). Habitat-specific responses of seed germination and seedling establishment to soil water condition in two *Rheum* species in the high Sino-Himalayas. *Ecological research*, 28, 643–651.
- Su Y, Jiao JY, Wang ZJ (2014). Characteristics of seedling survival in habitats of hill and gully slopes in hill-gully Loess Plateau region of northern Shaanxi. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 694–709. [苏嫻, 焦菊英, 王志杰 (2014). 陕北黄土丘陵沟壑区坡沟立地环境下幼苗的存活特征. 植物生态学报, 38, 694–709.]
- Wang CH, Li JQ, Chen FQ, Yang Y (2011). Factors affecting seedling regeneration of *Liquidambar formosana* in the *L. formosana* forests in hilly regions of Southeast Hubei, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 187–194. [王传华, 李俊清, 陈芳清, 杨莹 (2011). 鄂东南低丘地区枫香林下枫香幼苗更新限制因子. 植物生态学报, 35, 187–194.]
- Wang X, Wiegand T, Hao Z, Li B, Ye J, Lin F (2010). Species associations in an old-growth temperate forest in north-eastern China. *Journal of Ecology*, 98, 674–686.
- Wright SJ (2002). Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1–14.
- Wright SJ, Yavitt JB, Wurzbarger N, Turner BL, Tanner EV, Sayer EJ, Santiago LS, Kaspari M, Hedin LO, Harms KE, Garcia MN, Corre MD (2011). Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. *Ecology*, 92, 1616–1625.
- Yan XF, Cao M (2007). Effects of light intensity on seed germination and seedling early growth of *Shorea wantianshuae*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 23–29. [闫兴富, 曹敏 (2007). 不同光照对望天树种子萌发和幼苗早期生长的影响. 应用生态学报, 18, 23–29.]
- Yan Y, Zhang C, Wang Y, Zhao X, von Gadow K (2015). Drivers of seedling survival in a temperate forest and their relative importance at three stages of succession. *Ecology and Evolution*, 5, 4287–4299.
- Yan Y, Zhang XN, Yao J, Zhang CY, Zhao XH (2016). Composition and temporal dynamics of tree seedlings at different successional stages of conifer and broad-leaved mixed forests in Jiaohe, Jilin Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 127–139. [闫琰, 张新娜, 姚杰, 张春雨, 赵秀海 (2016). 吉林蛟河不同演替阶段针阔混交林乔木幼苗数量组成及其时间动态. 植物生态学报, 40, 127–139.]
- Yao J, Yan Y, Zhang CY, Pi TH, Zhao XH (2015). Composition and monthly dynamics of tree seedlings in a coniferous and broad-leaved mixed forest in Jiaohe, Jilin Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 717–725. [姚杰, 闫琰, 张春雨, 邗田辉, 赵秀海 (2015). 吉林蛟河针阔混交林乔木幼苗组成与月际动态. 植物生态学报, 39, 717–725.]
- Yin HJ, Cheng XY, Lai T, Lin B, Liu Q (2011). Seed rain, soil seed bank and seedling regeneration in a 65-year *Picea asperata* plantation in subalpine coniferous, western Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 35–44. [尹华军, 程新颖, 赖挺, 林波, 刘庆 (2011). 川西亚高山65年人工云杉林种子雨、种子库和幼苗定居研究. 植物生态学报, 35, 35–44.]
- Yu F, Shi XX, Chen LL, Huang QP, Song B (2013). Species composition and regeneration characteristics of main woody plant seedlings in a pine-oak mixed forest in Qinling Mountains. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 33, 592–598. [于飞, 史晓晓, 陈莉莉, 黄青平, 宋彬 (2013). 秦岭山地松栎混交林主要木本植物组成及更新特征. 西北植物学报, 33, 592–598.]
- Zhang J, Li BH, Bai XJ, Yuan ZQ, Wang XG, Ye J (2009). Composition and interannual dynamics of tree seedlings in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountain. *Biodiversity Science*, 17, 385–396. [张健, 李步杭, 白雪娇, 原作强, 王绪高, 叶吉 (2009). 长白山阔叶红松林乔木树种幼苗组成及其动态. 生物多样性, 17, 385–396.]
- Zhu Y, Mi XC, Ma KP (2009). A mechanism of plant species coexistence: The negative density-dependent hypothesis. *Biodiversity Science*, 17, 594–604. [祝燕, 米湘成, 马克平 (2009). 植物群落物种共存机制: 负密度制约假说. 生物多样性, 17, 594–604.]

