

林分结构对烟台黑松海岸防护林天然更新的影响

张志东, 毛培利, 刘玉虹, 李秋艳, 刘苏静, 薛钦昭

(中国科学院烟台海岸带可持续发展研究所, 山东 烟台 264003)

摘要:为阐明黑松(*Pinus thunbergii*)海岸防护林天然更新的影响机制,在对烟台2个典型样地6条样带共60个样方(10 m × 10 m)调查的基础上,采用拟合模型和多重回归分析技术,探讨林分结构指标中,垂直结构(树冠指数、小树比例和大树比例)和密度因素(基面积、郁闭度和灌木盖度)对黑松种群天然更新的影响。结果表明在垂直结构变量中,树冠指数(CI)与幼龄植株个数之间存在典型的抛物线关系,在CI 5–6范围内,幼龄植株个数达到最高;幼龄植株个数与小树比例关系较弱,但与大树比例表现出显著的正线性关系。在密度变量中,幼龄植株随着郁闭度的增加,个体数呈上升趋势,而随着灌木盖度的增加,则表现出显著的下降倾向;幼龄植株个数与基面积关系不明显。幼龄植株个体数变化取决于垂直结构变量CI和密度变量郁闭度和灌木盖度共同作用的影响。理解这些更新规律,是黑松海岸防护林可持续管理的前提。

关键词:林分垂直结构;密度;天然更新;黑松;海岸防护林

Effects of forest structure on natural regeneration of *Pinus thunbergii* coastal shelter forest in Yantai region

ZHANG Zhidong*, MAO Peili, LIU Yuhong, LI Qiuyan, LIU Sujing, XUE Qinzhaoh

Yantai Institute of Coastal Zone Research for Sustainable Development, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, China

Abstract: In order to understand the natural regeneration mechanism of the *P. thunbergii* coastal shelter forest, we established 60 plots (10 m × 10 m) on six transects distributed throughout two stands in Yantai region of Shandong province, China. Using fitting model and multiple techniques, the effects of forest vertical structural indicators (crown index, proportion of small and large trees) and density indicators (basal area, canopy coverage and shrub coverage) on natural regeneration of *P. thunbergii* coastal shelter forest were studied. The results indicated that a parabolic model could delineate the relationship between crown index and number of juveniles well. The highest number of juveniles occurred when crown index (CI) ranged from 5 to 6. The positive correlation between the number of juveniles and the proportion of large trees was strong, while that between the number of juveniles and the proportion of small trees was not significant. As long as the density indicators, the number of juveniles was positively related to canopy coverage, but negatively to shrub coverage and not apparently to basal area. Regression analysis indicated that the variation of juvenile density was determined by the combined effects of vertical structural indicator (e. g. CI) and density indicators (canopy coverage, shrub coverage). A full understanding of those regeneration rules is a prerequisite for sustainable management of *P. thunbergii* coastal shelter forest.

Key Words: forest vertical structure; density; natural regeneration; *Pinus thunbergii*; coastal shelter forest

沿海防护林是国家防护林体系的重要组成部分,是沿海地区的绿色屏障。这一体系不仅具有防风固沙、保持水土、涵养水源的功能,而且具有抵御海啸和风暴潮危害、护卫滨海土地、美化人居环境的作用,对于维护

基金项目:中国科学院烟台海岸带可持续发展研究所前沿领域资助项目(A3J0708BX和HJ0810BX-047);烟台市科学技术发展计划资助项目(2008155)

收稿日期:2009-02-19; 修订日期:2009-05-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zdzhang@yic.ac.cn

沿海地区生态安全具有重要的意义^[1]。但由于沿海防护林多处于海陆相互作用活跃的过渡地带,生态环境脆弱,风害、盐害、雾害、水淹等自然灾害频繁发生,恶劣的生境条件以及经营管理粗放等问题,严重影响了海岸防护林生长和天然更新。如何维持海岸林的防护效益的可持续性,已成为目前海岸防护林经营管理的一个难点^[2]。

黑松(*Pinus thunbergii*)适应性强,抗海风,耐瘠薄,在中性或微碱性沙滩、岩质海岸均能良好生长,为沿海防护林主要造林树种之一^[2]。目前国内针对黑松海岸防护林的研究主要集中于生物量和生产力^[3]、更新方式^[4]、种群结构^[5]、土壤物理性状和水源涵养^[6]、立地质量和防护成熟龄确定^[4]以及人为活动(如间伐)对更新的影响^[2]等方面,但是有关林分垂直结构和密度因素对黑松海岸防护林天然更新的影响却很少有学者进行研究。

林分结构是影响林分生长和恢复的一个重要的因素,同时在调节关键生态系统过程(如天然更新)方面也发挥着重要的作用^[7]。研究表明一些结构变量对幼苗更新存在着较好的指示作用。如在含有较少的大树比例,同时次级样木含量中等的样地幼苗往往出现较多^[8];小树比例少的样地幼苗更新概率较低^[9];此外垂直结构多样性高的林分(如复层林)很可能比多样性低的林分(如单层林)更有利于幼苗的更新^[8]。除了垂直结构变量的影响,幼苗更新和补充还受水平结构变量如密度因素的制约。研究表明基面积高的林分不利于幼苗的存活和生长^[10],而郁闭度保持在 0.5—0.6 的林分更有利于幼苗的成活^[4];此外,随着灌木盖度^[11]和样地密度^[12]的增加,幼苗数量趋于下降。综上所述,林分结构确实对天然更新存在着一定程度的影响,但影响程度大小以及作用是否积极却因不同的变量、树种、林分和区域而异^[8,13]。林分结构对黑松海岸防护林天然更新的影响机制是亟待研究的问题。

本文在对山东烟台地区黑松海岸防护林典型样地调查的基础上,探讨林分垂直结构和密度因素对天然更新的影响。并在此基础上,对 3 个假设进行检验。H1: 在垂直结构变量中,幼龄植株个数随垂直结构复杂性和大树比例的增加而增加,而受小树比例的影响较小;H2: 在密度变量中,幼龄植株个数随郁闭度和灌木盖度的增加而下降,而随基面积的增加而增加;H3: 幼龄植株个数变化取决于垂直结构和密度因素共同作用的影响,而非决定于单一结构或密度特征。

1 研究区概况及研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于山东省烟台市牟平区,属暖温带季风气候区,四季分明,热量充足,雨量充沛。年平均温度 11.5 ℃,年平均降水量 680—930 mm,无霜期平均为 180 d,年平均绝对湿度为 71%,年平均日照时数为 2400—2500 h,日照率为 60%。海拔高度 1—2 m,地势平坦,坡度 < 5°,土壤为滨海砂地土壤,基质以中、粗砂为主,有机质含量很低,含有少量的盐分^[3]。此区黑松林栽植始于 20 世纪 50 年代,林下植被比较简单,灌木主要由紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)、单叶蔓荆(*Vitex trifolia* var. *simplicifolia*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、野蔷薇(*Rosa multiflora*)等树种组成;草本层主要由羊胡子草(*Carex rigescens*)、软毛虫实(*Corispermum puberulum*)、刺沙蓬(*Salsola ruthenica* Iljin var. *ruthenica*)、白茅(*Imperata cylindrica* var. *major*)、马齿苋(*Portulaca oleracea*)等构成。在全面踏查的基础上,选择了西山北头(I 号样地)和云溪(II 号样地)两个典型样地,样地的具体情况见表 1。

1.2 调查方法

在垂直于海岸线方向上,根据典型地段防护林面积,设置样线数和样方数。I 号和 II 号样地分别设置 3 条样线,样线间距 200 m,在样线上以 50 m 为间距设置样方,样方大小为 10 m × 10 m。I 号样地每条样线设置 14 个样方,II 号样地每条样线设置 6 个样方。共调查 60 个样方。在样方内,调查乔木树种的高度、胸径(DBH)、冠幅、生活力等指标。高度低于 150 cm 的幼苗、幼树记录其高度、基径和数量,并通过查数轮生枝法确定其年龄。同时记录灌木的丛径等。

表 1 烟台黑松海岸防护林样地基本特征

Table 1 The plot characteristics of the *P. thunbergii* coastal shelter forest in Yantai region

样地 Plot	经度 Longitude	纬度 Latitude	黑松生活力 Vitality of <i>P. thunbergii</i> /%			样方数 No. of stands
			强 Strong	中 Moderate	弱 Weak	
I	121°41'52"E	37°26'55"N	35.3	31.8	32.9	42
II	121°47'19"E	37°26'59"N	74.8	14.4	10.8	18

1.3 垂直结构变量

在本文研究中,与垂直结构相关变量包括:树冠指数(crown index, *CI*),小树比例和大树比例。*CI* 是衡量林分垂直结构特征的一个指标,描述了在林分垂直结构中处于不同垂直位置冠层面积的分配情况^[9]。依据 Veblen 等^[14]的分类方法,本研究将样地每个立木的树冠所处位置分为 3 层:主冠层(main canopy, *MC*; > 12 cm *DBH*),下冠层(below main canopy, *BMC*; 5—12 cm *DBH*)和被压层(overtopped, *OT*; < 5 cm *DBH*)。各层的冠层面积采用各样方所处层的立木的树冠面积相加求得。单株树冠面积是依据实测的树冠最宽轴和与之相垂直的短轴直径,利用椭圆面积公式计算所得。这样,通过将主冠层面积分别除以本身及下冠层和被压层面积,再相加求和即可计算 *CI* 值。*CI* 具体的计算公式如下: $CI = (MC/MC + MC/BMC + MC/OT)/3$ 。*CI* = 1 表明树冠面积在不同胸径类之间平均分配;*CI* > 1 表明林分树冠面积主要由大树所构成;*CI* < 1 表明小树在树冠面积构成中占有优势。因此,*CI* 是衡量不同胸径类之间树冠面积是否相对均衡的有效指标;根据调查所得数据,本研究将 *DBH* 大于 10 cm 的立木定义为大树,将 *DBH* 小于 5 cm、高度大于 150 cm 的立木定义为小树。大树比例和小树比例分别用各个体数除以总株数求得。

1.4 密度变量

在本研究中,与密度相关变量包括:基面积、郁闭度和灌木盖度。灌木面积依据实测的(丛)径长和(丛)径宽,利用椭圆面积公式计算所得。灌木盖度以单位样方(100 m²)所有灌木面积相加求得。

1.5 数据分析

幼龄植株个数以单位样方(100 m²)的个体数表示。采用散点图结合拟合模型分析了幼龄植株个体数与垂直结构变量(*CI*、小树比例和大树比例)和密度变量(基面积、郁闭度和灌木盖度)之间的相互关系。具体拟合优度检验采用决定系数(*R*²)来反映;为了验证 H3 是否正确,采用逐步多重线性回归分析探讨所调查样地黑松种群垂直结构和密度相关变量对其天然更新的影响。为了满足线性和正态性要求,在分析之前,所有变量进行了必要的转换,如 $\ln x$, $\log_{10} x$ 等^[15]。经 Kolmogorov Smirnov 检验,证明了转换后的应变量符合正态分布。在多元回归模型中,采用标化偏回归系数(β)和 *P* 值检验各自变量对应变量的影响程度。所有统计分析采用 SPSS16.0 和 JMP7.0 软件进行。

2 结果

2.1 样地特征

样地间黑松种群结构差异程度因不同的特征而异(表 2)。黑松个体平均树高和树冠指数(*CI*) 在两个样地差异较小;小树比例(*PST*) 在样地 I 中较高(43.9 ± 22.2),而在样地 II 中较低(23.1 ± 14.3);大树比例(*PLT*) 则与 *PST* 相反,在样地 II 中较高(35.3 ± 19.8),而在样地 I 中较低(27.5 ± 16.5)。

表 2 调查样地黑松种群树高(*DBH* > 15 cm) (*H*)、树冠指数(*CI*)、小树比例(*PST*) 和大树比例(*PLT*)Table 2 Height at > 15 cm *DBH* (*H*), crown index (*CI*), proportion of small trees (*PST*) and proportion of large trees (*PLT*) of the *P. thunbergii* population in each stand

样地 Plot	<i>H</i> /m	<i>CI</i>	<i>PST</i> /%	<i>PLT</i> /%
I	7.0 ± 1.2	3.4 ± 2.0	43.9 ± 22.2	27.5 ± 16.5
II	7.9 ± 1.2	4.1 ± 1.9	23.1 ± 14.3	35.3 ± 19.8

由表 3 可知,与密度相关特征基面积(BA)和郁闭度在两个样地差异较小,而灌木盖度则表现为在样地 I 中较高,而在样地 II 中较低(表 3)。

表 3 调查样地黑松种群基面积、郁闭度和灌木盖度

Table 3 Basal area and canopy cover of the *P. thunbergii* population, and shrub coverage in each stand

样地 Plot	基面积 Basal area/($\text{m}^2 \cdot \text{hm}^{-2}$)	郁闭度 Canopy coverage/($\text{m}^2 \cdot \text{hm}^{-2}$)	灌木盖度 Shrub coverage/($\text{m}^2 \cdot \text{hm}^{-2}$)
I	16.0 ± 4.8	11349.0 ± 1814.8	1935.3 ± 2582.7
II	17.4 ± 4.2	11272.9 ± 2256.4	1031.9 ± 2365.1

幼龄植株数量在样地 II 中较高,平均每个样方为 50.0 ± 43.70 ,比样地 I 平均每个样方多出 9 个(表 4);与数量相似,高度和基径在样地 II 中稍高于样地 I,但相差不大;平均样方年龄在两个样地相差较小。

表 4 调查样地黑松种群幼龄植株高度、基径、年龄和数量

Table 4 Juvenile height, diameter at base, age, and number per 100 m^2 are presented for each stand

样地 Plot	高度 Height/cm	基径 Diameter base/cm	年龄 Age	数量/(No. 100 m^{-2})
I	0.33 ± 0.19	0.72 ± 0.52	5.0 ± 2.16	41.0 ± 50.28
II	0.48 ± 0.25	0.93 ± 0.58	4.0 ± 2.10	50.0 ± 43.70

2.2 垂直结构对更新的影响(H1)

树冠指数(CI)显著相关幼龄植株个数($R^2 = 0.12$),随着 CI 值的增加,幼龄植株个数不断增加,当 CI 值达到 5—6 之间时,幼龄植株个数达到最高,随后趋于下降,呈现出典型的抛物线关系(图 1a);幼龄植株个数与小树比例关系较弱($P = 0.45$)(图 1b),但与大树比例表现出显著的正线性关系($R^2 = 0.14$),随着样地中大树比例的增加,幼龄植株个数逐渐增加(图 1c)。

2.3 密度因素对更新的影响(H2)

随着基面积的增加,幼龄植株个数呈现增加趋势,但是当基面积达到每公顷 22.5 m^2 时,样方间幼龄植株个数变化不大($R^2 = 0.05$)(图 2a);与期待的相反,郁闭度和幼龄植株个数表现出显著的正相关关系($R^2 = 0.09$)。但由散点图可看出,最高的幼龄植株个数发生在郁闭度为中等的样方内(图 2b);随着灌木盖度的增加,幼龄植株个数呈现出下降趋势($R^2 = 0.12$)(图 2c)。

2.4 垂直结构和密度因素共同对更新的影响(H3)

多重回归分析表明由结构变量和密度变量共同组成的模型对幼龄植株个数进行了较好的拟合($R^2 = 0.67$, $P = 0.005$)(表 5)。但是由模型可知,结构变量中,大树比例和小树比例两个变量并没有入选,唯独 CI 对幼龄植株个数表现出了积极显著的影响($\beta = 0.249$; $P < 0.05$);密度变量中,灌木盖度与幼龄植株个数表现出了负相关关系($P < 0.001$),而郁闭度与幼龄植株个数则呈现正相关($P = 0.046$),基面积的解释能力较弱,在模型中并没有体现(表 5)。

表 5 调查样地黑松种群幼龄植株个数多重回归模型

Table 5 Multiple regression models for the number of juveniles in stands sampled

	B	β	t	P
幼龄植株个数 $\ln(\text{no. juveniles})$: $R^2 = 0.67$ $P = 0.005$				
常数项 Constant	-13.265		-1.578	0.120
$\log_{10}SC$	-0.953	-0.320	-2.078	0.000
$\ln CI$	0.769	0.249	1.547	0.021
$\ln CC$	0.328	0.187	1.258	0.046

SC 灌木盖度; CI 树冠指数; CC 郁闭度

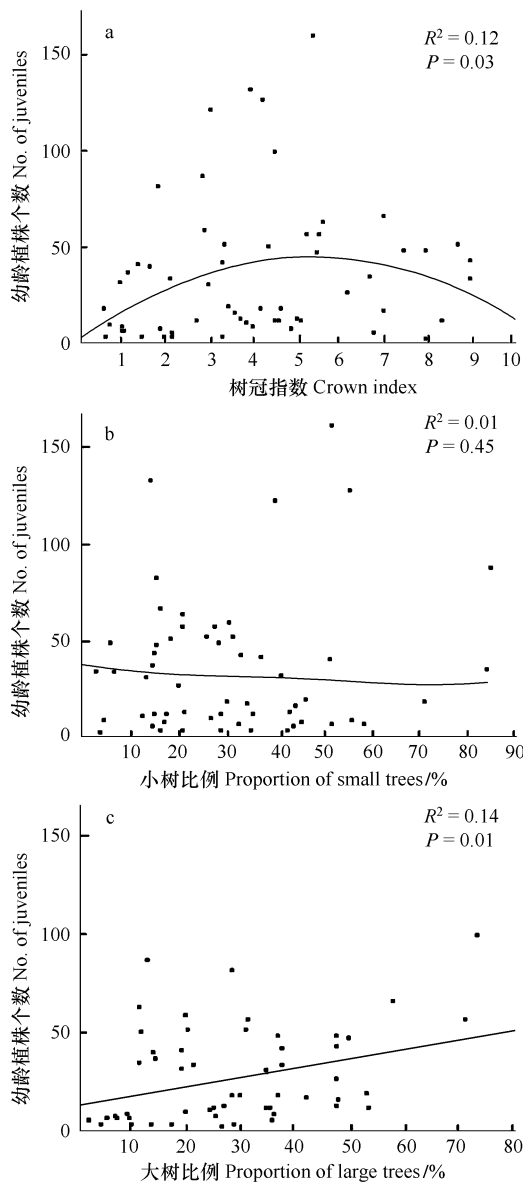


图1 调查样地垂直结构变量与幼龄植株个数关系

Fig.1 Relationships of vertical structural variables with numbers of juveniles in stands sampled

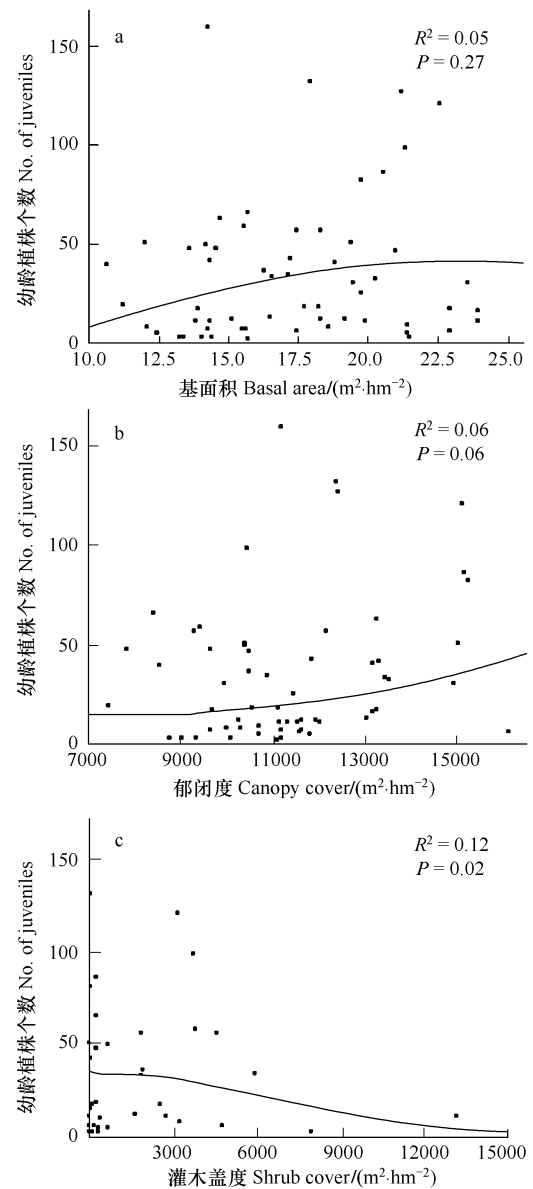


图2 调查样地密度变量与幼龄植株个数关系

Fig.2 Relationships of density variables with numbers of juveniles in stands sampled

3 讨论

由本文的分析结果可知,黑松幼龄植株个体数及其它指标数据在样地Ⅱ稍高于样地Ⅰ(表4),这一现象是与两个样地鲜明的立地条件、黑松种群结构和密度特征紧密联系的。在样地Ⅱ中具有较高的大树比例以及复杂的垂直分层(表2),而在样地Ⅰ中则具有较高的郁闭度和灌木盖度(表3)。此外样地Ⅱ中黑松种群的生活力要明显好于样地Ⅰ(表1)。这些样地特征的差异决定了两个样地在母树的数量、母树的繁殖能力以及所提供的更新环境等的不同,而这可能是造成两个样地在更新苗数量和生长状况存在差异的原因^[16-18]。小尺度生物和非生物因素异质性的存在,能影响更新苗的建立和存活^[17]。由表4可看出,在两个样地内部,幼龄植株数量在样方间变化较大,这是与垂直结构特征(如树高,树冠指数,大树比例和小树比例)和密度特征(如基面积,郁闭度和灌木盖度)在样方间较高的异质性分不开的(由标准差可体现)(表2,表3)。这些异质性存在,进一步说明了一些垂直结构和密度特征与幼龄植株数量存在着紧密的联系。

垂直结构在种群更新和动态方面发挥着重要的角色^[19]。它通过影响不同垂直分层光、风、湿度和温度的分配,对林木的生长和幼苗更新构成影响。一般来讲,从林冠层到地被物层,存在着光照和风速递减、湿度递增的梯度变化。然而这种微气候的变化程度会随着不同垂直分层冠层面积分配比例的变化而改变^[9]。本文我们用树冠指数(CI)作为衡量处于不同垂直位置冠层面积的分配情况,来检验其是否对黑松种群幼苗更新存在影响。研究表明树冠指数显著相关幼龄植株个数($R^2 = 0.12$),随着 CI 值的增加,幼龄植株个数不断增加。然而当 CI 值达到 5—6 之间时,幼龄植株个数达到最高,随后趋于下降(图 1a)。这一结果,与 H1 预测的情况并不完全相同。这很可能是因为 CI 值增加,一定程度上预示着林分垂直分层的增加,而这有利于太阳光穿透到下层,为幼苗更新创造条件^[20]。当 CI 值达到 5—6 之间时,垂直结构创造的适宜幼苗更新的微气候条件达到最佳。然而随着 CI 值的进一步增加,上层尤其是中间层的树冠总面积增加,进而造成穿透中、上林冠层的光总量降低。下层光照的不足,直接导致了下层林木之间光竞争的加剧,尤其是同种树木和幼龄植株之间,进而影响了幼苗补充^[21]。其它结构指标,与 H1 预测的情况较为一致,即幼龄植株个数与小树比例关系较弱($P = 0.45$)(图 1b),但与大树比例表现出显著的正线性关系($R^2 = 0.14$),随着样地中大树比例的增加,幼龄植株个数逐渐增加(图 1c)。Clark 等^[22]认为幼苗的补充限制了受微环境的影响外,是否有充足的种源也是限制幼苗更新的重要原因之一。大树比例的增加,在一定程度上增加了繁殖母树的数量,因而为幼苗的建立提供了潜在的种源保障。

种群密度制约机制是影响植物种群动态变化的重要因素之一。种群密度能引起植株个体间因生长资源的强制分配而产生相互作用。本文用 3 个指标(基面积、种群密度和灌木盖度)研究了密度制约效应对黑松林天然更新的影响。结果表明基面积与幼龄植株个数存在着弱的正相关($P < 0.05$),随着基面积的增加,幼龄植株个数小幅增加(图 2a)。这一结果与 Donoso 和 Nyland^[8]在智利常绿林探讨这一因子与更新苗密度的关系时所得的结果较为一致。这很可能是因为基面积的增加,在一定程度上增加了繁殖母树数量的缘故;幼龄植株个数与郁闭度表现出显著的正相关关系($R^2 = 0.09$),而与灌木盖度($R^2 = 0.12$)则表现出显著的负相关(图 2b,图 2c)。这一结果与 H2 预测的不太相符。究其原因,认为这很可能是郁闭度和灌木盖度相互作用的缘故。通过皮尔逊相关分析显示灌木盖度和郁闭度之间存在着显著的负相关($r = -0.405$, $P < 0.05$),这表明两者之间存在抑制效应。Oliver 和 Larson^[23]认为林冠越密,截留的光越多,留给竞争种的资源有效性越低。随着郁闭度的增加,抑制了灌木的建立和生长,在一定程度上减弱了灌木与建立初期的幼苗在营养等方面的直接竞争^[24],因而间接促进了黑松种群的天然更新。另一方面,林冠通过改变土壤和温度条件^[25]以及降低风速和减少蒸腾^[24]等来为幼苗建立和生长提供适宜的微生境环境。然而郁闭度对更新的积极作用并不是绝对的。由以上的讨论可知,灌木消极的影响幼苗补充,而郁闭度消极的影响灌木的生长,灌木对幼苗补充的消极作用更强于郁闭度对更新的积极作用(图 2b,图 2c)。这些复杂的相互作用可能隐藏了郁闭度对幼苗建立、存活和生长的负作用。如果在样地中移除所有的灌木或是选择一块没有灌木的典型样地,探讨郁闭度对幼苗建立和生长的影响,可能会得出与本文相悖的结论。当然这个假设在以后的研究中需要进一步证实。

多重回归分析表明树冠指数、灌木盖度和郁闭度是影响黑松种群天然更新的主要因子(表 5)。这一结果与假设 H3(幼龄植株个数变化取决于垂直结构和密度因素共同作用的影响,而非决定于单一结构或密度特征)相符。在对黑松海岸防护林的经营管理中,要兼顾结构和密度特征两方面的影响,努力控制灌木的生长,摒弃同龄和单层传统结构,营造异龄和复层林,同时保留一定的郁闭度,为幼苗建立和生长提供适宜的微生境。当然,在人工促进天然更新的过程中,要加强对阈值的掌控,减小各影响因素对更新的抑制,如对于垂直结构来说,维持树冠指数在 5—6 水平以下是合理的,加强各因素对更新的促进作用。只有认知各因素对黑松种群天然更新的影响,才能保证黑松海岸防护林健康生长和自我维持。

References:

- [1] Hu H B, Zhang J C, Lu X Z. Study on environmental benefits of coastal windbreak system in China. *World Forestry Research*, 2001, 14(5): 37-43.

- [2] Zhu J J, Li F Q, Matsuzaki T, Gonda Y. Influence of thinning on regeneration in a coastal *Pinus thunbergii* forest. Chinese Journal of Applied Ecology, 2002, 13(11): 1361-1367.
- [3] Xu J W, Li C R, Wang W D, Qiao Y J, Cheng H Y, Wang Y H. Biomass and productivity of *Pinus thunbergii* protective forests in sandy coastal area. Journal of Northeast Forestry University, 2005, 33(6): 29-32.
- [4] Xu J W, Wang W D, Qiao Y J, Wang Y H, Dong Z L, Ding S H. Regeneration methods of *Pinus thunbergii* protective forests Belt in backbone forest of sandy seashore. Journal of Northeast Forestry University, 2003, 31(5): 4-6.
- [5] Han G X, Wang G M, Zhang Z D, Li Q Y, Xue Q Z. Population structure of the *Pinus thunbergii* coastal protection forest and its spatial variation at different distances to coastline in Yantai. Scientia Silvae Sinicae, 2008, 44(10): 8-13.
- [6] Wang G X, Li C R, Xu J W, Qi Q, Wang Y H, Wang W D. Soil properties and water conservation function of 5 types of vegetation on sandy coast. Journal of Soil and Water Conservation, 2005, 19(2): 142-146.
- [7] Boyden S, Binkley D, Shepperd W. Spatial and temporal patterns in structure, regeneration, and mortality of an old-growth ponderosa pine forest in the Colorado Front Range. Forest Ecology and Management, 2005, 219(1): 43-55.
- [8] Donoso P J, Nyland R D. Seedling density according to structure, dominance and understory cover in old-growth forest stands of the evergreen forest type in the coastal range of Chile. Revista Chilena de Historia Natural, 2005, 78(1): 51-63.
- [9] Donoso P J. Crown index: a canopy balance indicator to assess growth and regeneration in uneven-aged forest stands of the coastal range of Chile. Forestry, 2005, 78(4): 337-351.
- [10] Leak W B, Graber R E. Seedling input, death, and growth in uneven-aged northern hardwoods. Canadian Journal of Forest Research, 1976, 6(3): 368-374.
- [11] O'brien M J, O'hara K L, Erbilgin N, Wood D L. Overstory and shrub effects on natural regeneration processes in native *Pinus radiata* stands. Forest Ecology and Management, 2007, 240(1/3): 178-185.
- [12] Pessin L J. The effect of vegetation on the growth of longleaf pine seedlings. Ecological Monographs, 1938, 8(1), 115-149.
- [13] Tang J M, Zhai M P. Advances in the factors affecting natural forest regeneration. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 25(4): 379-383.
- [14] Veblen T T, Donoso C, Schlegel F, Escobar B. Forest dynamics in south-central Chile. Journal of Biogeography, 1981, 8(3): 211-247.
- [15] Legendre P, Legendre L. Numerical ecology: developments in environmental modeling. Netherlands: Elsevier, 1998.
- [16] Calama R, Montero G. Cone and seed production from stone pine (*Pinus pinea* L.) stands in Central Range (Spain). European Journal of Forest Research, 2007, 126(1): 23-35.
- [17] Christie D A, Armesto J J. Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chilo Island, Chile. Journal of Ecology, 2003, 91(5): 776-784.
- [18] Kollmann J, C rdova J P P, Andersen R M. Factors limiting regeneration of an endangered conifer in the highlands of Guatemala. Journal for Nature Conservation, 2008, 16(3): 146-156.
- [19] Hao Z Q, Zhang J, Song B, Ye J, Li B H. Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest. Forest Ecology and Management, 2007, 252(1/3): 1-11.
- [20] Van Pelt R, Franklin J F. Influence of canopy structure on the understory environment in tall, old-growth, conifer forests. Canadian Journal of Forest Research, 2000, 30(8): 1231-1245.
- [21] Kohyama T. Size-structured tree populations in gap-dynamic forest- the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species. Journal of Ecology, 1993, 81(1): 131-143.
- [22] Clark J S, Macklin E, Wood L. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. Ecological Monographs, 1998, 68(2): 213-235.
- [23] Oliver C D, Larson B C. Forest stand dynamics. New York: McGraw-Hill, 1990.
- [24] Aussenac G. Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. Annals of Forest Science, 2000, 57(3): 287-301.
- [25] Schupp E W. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. American Journal of Botany, 1995, 82(3): 399-409.

参考文献:

- [1] 胡海波, 张金池, 鲁小珍. 我国沿海防护林体系环境效应的研究. 世界林业研究, 2001, 14(5): 37-43.
- [2] 朱教君, 李凤芹, 松崎健, 榎田豊. 间伐对日本黑松海岸林更新的影响. 应用生态学报, 2002, 13(11): 1361-1367.
- [3] 许景伟, 李传荣, 王卫东, 乔勇进, 程鸿雁, 王月海. 沿海沙质岸黑松防护林的生物量及生产力. 东北林业大学学报, 2005, 33(6): 29-32.
- [4] 许景伟, 王卫东, 乔勇进, 王月海, 董治良, 丁守和. 沿海沙质岸基干林带黑松防护林的更新方式. 东北林业大学学报, 2003, 31(5): 4-6.
- [5] 韩广轩, 王光美, 张志东, 李秋艳, 薛钦昭. 烟台海岸黑松防护林种群结构及其随离岸距离的变化. 林业科学, 2008, 44(10): 8-13.
- [6] 王贵霞, 李传荣, 许景伟, 齐清, 王月海, 王卫东. 沙质海岸 5 种植被类型土壤物理性状及其水源涵养功能. 水土保持学报, 2005, 19(2): 142-146.
- [13] 汤景明, 瞿明普. 影响天然林树种更新因素的研究进展. 福建林学院学报, 2005, 25(4): 379-383.