

神农架巴山冷杉群落更新特点及影响因素

符婵娟¹, 刘艳红^{1,*}, 赵本元²

(1. 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室 北京 100083; 2. 湖北神农架国家级自然保护区管理局, 湖北 442421)

摘要:采用样方法对神农架自然保护区巴山冷杉群落更新特性、环境因子对其更新的影响进行了研究。研究表明:(1)林窗更新是巴山冷杉群落重要的更新方式,以红桦为代表的阔叶树种和巴山冷杉等耐荫树种在林窗内外均存在更新差异;(2)巴山冷杉在林窗更新中具有最大优势,3a 以下的巴山冷杉幼苗数量占 45.7%,随着年龄的增加下降明显,7a 以上的幼树数量只占 6.3%;(3)用 SPSS 将影响巴山冷杉更新的四类环境因子进行主成分分析表明,林窗面积、坡向、林窗微环境、乔灌木盖度依次是影响巴山冷杉幼苗生长和分布的主要因子;(4)林窗微环境因子的相关分析表明,在不同的生活史阶段,更新影响因子重要性不同,光照水平和土壤水分分别对幼苗和幼树的生长具有显著影响;(5)坡向和密度的相关分析表明在北坡巴山冷杉更新幼苗数量丰富,灌草层是巴山冷杉更新过程的潜在障碍。

关键词:巴山冷杉;自然更新;林窗;环境因子

文章编号:1000-0933(2009)08-4179-08 中图分类号:Q948 文献标识码:A

Regeneration characteristics and influencing factors of *Abies fargesii* forests in Shennongjia National Nature Reserve

FU Chan-Juan¹, LIU Yan-Hong^{1,*}, ZHAO Ben-Yuan²

1 The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Shennongjia National Nature Reserve Administration in Hubei Province, Hubei 42421, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(8): 4179 ~ 4186.

Abstract: Community regeneration and the environmental causes of *Abies fargesii* forests in Shennongjia National Nature Reserve were studied by sampling plot method. Results showed that (1) forest gap regeneration was an important pathway for regeneration of *Abies fargesii* communities, and broad-leaved species such as *Betula albo-sinensis* Burk. and shade-tolerant species such as *Abies fargesii* in gaps differed from those under canopies in their regeneration characteristics; (2) *Abies fargesii* was most predominant in the early gap regeneration but gradually displaced by other species with time, and accounted for 45.7% of the seedlings below age 3 and 6.3% of the saplings older than 7 years; (3) principal component analysis of four types of environmental factors by SPSS indicated that the controlling factors of growth and distribution of *Abies fargesii* seedlings were ranked in the order of gap area, slope aspect, gap micro-environment, and tree-shrub-herb cover; (4) correlation analysis of the gap micro-environment suggested varying controlling factors of *Abies fargesii* regeneration with developmental stages, and that irradiance and soil water were the most influential factors on growth of seedlings and saplings; (5) correlation analysis of slope aspect and population density showed that *Abies fargesii* seedlings were more abundant on the northern slope, and the shrub-herb layer was a potential barrier in the process of *Abies fargesii* regeneration.

基金项目:国家林业局自然保护区研究与评价中心重点资助项目;国家林业公益性行业科研专项资助项目(200804001)

收稿日期:2009-03-08; **修订日期:**2009-04-27

致谢:野外调查工作得到湖北神农架国家级自然保护区管理局及监测站工作人员的大力帮助。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuyh0710@sohu.com

Key Words: *Abies fargesii*; regeneration; gap; environmental factors

巴山冷杉(*Abies fargesii*)为松科(Pinaceae)常绿乔木,产于秦巴山地,是我国特有的重要用材树种和经济林树种^[1]。巴山冷杉林是我国亚热带地区暗针叶林的主要类型之一,是湖北神农架亚高山地区最重要的建群种,是濒危动物金丝猴最主要的栖息场所,对当地植被景观和濒危物种动物保护都具有重要意义。以往对巴山冷杉群落的研究主要涉及种内及种间竞争分析^[2]等方面,并集中于群落学特征和群落演替研究^[3-9],而对其繁殖特征和更新影响因素研究较少^[10]。植物天然更新是一个非常复杂的生态学过程,受环境条件、自然、人为干扰,以及更新树种的遗传学、生理学、生态学特性及其与周围树种之间的关系(如植物种间的竞争、化感作用)等影响^[11-13]。多年来,由于对巴山冷杉群落及种群繁殖特征、更新机制了解不够深入,采伐和保育方式不合理,许多地区的巴山冷杉群落处于衰退状态,原始林日趋减少^[6,14-17]。

目前研究植物群落更新主要从种子更新方式过程中的某一或几个阶段来进行,试图找出一个因子来说明对自然更新的影响。然而,在复杂的自然环境中,影响植物自然更新并不仅仅是单个因子的影响,而是多个因子的综合作用^[18]。Bungard 等^[19]研究表明,土壤有效养分(尤其是有效氮)是幼苗生长的限制因子之一。Beckage 等^[20]和 Tabarelli 等^[21]研究认为,林下灌木层对乔木幼苗的生长有强烈的抑制作用。Howe^[22]的研究表明,草本和林冠郁闭度对幼苗的存活和生长也有显著影响。因此,要充分揭示环境因子对巴山冷杉幼苗生长的影响,还应对林分结构(垂直结构、郁闭度和水平结构)、林内物理因子(枯枝落叶层厚度、地被物盖度)与生境因子(光、温、水、养分)的影响,等进行深入的综合研究。本文采用 SPSS 中主成分分析和相关分析法,综合分析了影响巴山冷杉更新的主要环境因素,旨在为巴山冷杉种群更新机制研究和群落演替积累材料,为天然林的保护提供理论参考。

1 研究地区与方法

1.1 自然概况

神农架自然保护区位于湖北省神农架林区西南部,地处长江中游,地理位置为 E 110°03'05" ~ 110°33'50", N 31°21'20" ~ 31°36'20",总面积 70467 km²。山峰海拔多在 1500m 以上,由大巴山脉东沿的余脉组成中高山地貌,它具有山高、坡陡、谷深的特点。神农架地处中亚热带向北亚热带的过度带,气候主要受东南季风影响,降水集中在夏季,降水量随海拔增高而增加;水热状况随地理位置、南北坡向及海拔高低不同而有很大差异。保护区内土壤类型随海拔升高主要分为:山地黄棕壤、山地棕壤、山地暗棕壤、山地棕色针叶林土和山地草甸土。神农架地区植被组成丰富,具有明显的垂直地带性,随海拔升高依次为常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林、针阔混交林、针叶林及杜鹃箭竹灌丛^[23]。由于拥有在当今世界中纬度地区唯一保持完好的亚热带森林生态系统,拥有大量的珍稀动植物,因此神农架被列为联合国教科文组织“人与生物圈计划”(MAB)成员之一^[24]。

1.2 样地设置与调查方法

选择该地区海拔 2600 ~ 3000m 范围内具有代表性的巴山冷杉典型群落类型建立 20m × 20m 典型样地 30 个,对样地内胸径 4cm 以上的乔木记录树种名、胸径、树高、冠幅、郁闭度等;在每个 20m × 20m 样方中设置 2m × 2m 的小样方 5 个,记录其中胸径 4cm 以下的所有乔木更新幼苗(Seedling, $H < 1$ m)和幼树(Sapling, $H > 1$ m)的种类、株数、高度、盖度、年龄^[25]等;记录林窗长、短轴长度、高度、形成方式、形成木种类、数量;调查灌木层和草本层植物,记录各物种的高度、盖度等;利用 GPS 测定样方的地理坐标和海拔,同时记录其坡位和坡向;土壤含水量采用便携式 TRIME-TDR(德国)在样方中心现场测定;在 2008 年 7 月 27 ~ 8 月 3 日每日 8:00、10:00、12:00、14:00、16:00 用干湿温度计测量地上 1.5m 高处气温和地下 20cm 处温度;在晴天选择不同时段用 TES1336A 照度仪分别测定林窗内和林下的光照强度。

利用 Excel 和 SPSS13.0 进行计算,并对环境因子进行主成分分析和相关分析,其中物种的重要值采用公式:重要值 = (相对密度 + 相对盖度 + 相对高度)/3;林窗面积采用椭圆面积公式计算: $S = \pi ab/4$ (其中 S 为林

窗面积, a 为长轴长, b 为短轴长)。

2 结果与分析

2.1 神农架巴山冷杉群落更新特点

2.1.1 林窗内外乔木树种的组成差异

在所调查的 50 个林窗中,共有乔木树种 14 种,灌木树种 25 种,而样地中乔木树种 5 种,灌木树种 15 种,林窗内树种组成较林下丰富。计算得到林窗内外主要乔木树中的数量变化,见表 1。从表中可以看出,无论在林窗还是林下,巴山冷杉重要值都是最大,相对密度、相对频度和相对显著度均居首位,为该群落中的优势种,其次是红桦、粉红杜鹃、四蕊槭,构成亚优势种(表 1)。巴山冷杉和红桦优势明显,二者最大程度地利用了林窗环境,直至达到冠层。从林窗向郁闭林的转变过程中,红桦在林内的重要值迅速减小,说明红桦是典型的林窗更新先锋树种。巴山冷杉的耐荫性使得它在林冠下层也占据主导地位^[26],在郁闭度高的情况下,伴生的红桦、粉红杜鹃等阳性树种生长不良,难以达到林冠上层。巴山冷杉重要值在林窗内小于林下,说明在林窗内更新苗多样性较高,物种较丰富,而在林内巴山冷杉占绝对优势。林窗内外灌木树种有明显差异,许多灌木只在林窗中存在,箭竹在林窗内外的重要值均最大,且远高于其它树种,是灌木层的优势种。

表 1 林窗内外主要乔木树种的数量差异

Table 1 Quantitative characteristics of major tree species in gaps and understory

种名 Species	相对密度(%) Relative density		相对频度(%) Relative frequency		相对显著度(%) Relative dominance		重要值 Importance value	
	林窗 Gap	林下 Understory	林窗 Gap	林下 Understory	林窗 Gap	林下 Understory	林窗 Gap	林下 Understory
巴山冷杉 <i>Abies fargesii</i>	53.17	79.17	24.30	66.49	37.73	93.09	95.45	257.9
红桦 <i>Betula albo-sinensis</i>	12.22	8.53	16.11	23.53	30.21	4.25	92.52	28.42
粉红杜鹃 <i>Rhododendron oreodoxa</i> var. <i>fargesii</i>	11.98	7.98	13.40	5.54	4.12	0.91	32.42	7.53
四蕊槭 <i>Acer oliverianum</i>	4.43	1.94	10.13	3.44	3.41	0.69	21.84	6.12
响叶杨 <i>Buxus sinica</i>	3.83	2.38	7.43	—	7.41	—	10.31	—
短筒莢蒾 <i>Viburnum henryi</i>	2.12	—	6.11	—	4.21	—	8.82	—
毛核木 <i>Symphoricarpos sinensis</i>	1.94	—	5.15	—	3.22	—	7.52	—
湖北花楸 <i>Sorbus hupehensis</i>	1.56	—	5.19	—	3.06	—	7.57	—
矩圆叶卫矛 <i>Euonymus oblongifolius</i>	1.34	—	3.89	—	3.12	—	6.41	—
扇叶槭 <i>Acer flabellatum</i>	1.60	—	2.68	—	2.31	—	4.71	—
青榨槭 <i>Acer davidii</i>	1.74	—	1.31	—	1.98	—	4.36	—
二列叶柃 <i>Eurya distichophyllas</i>	1.52	—	1.19	—	1.02	—	3.43	—
山杨 <i>Populus davidiana</i>	1.63	—	1.21	—	0.62	—	2.34	—
樱桃 <i>Cerasus pseudocerasus</i>	0.93	—	1.90	—	0.34	—	2.23	—

2.1.2 乔木幼苗、幼树密度及巴山冷杉幼苗年龄组成

在以巴山冷杉为优势种的群落中,林窗和林冠下主要乔木幼苗和幼树的密度和频度变化如表 2。4 种主要的更新树种中,巴山冷杉和红桦占优势,在林窗和林下均具有较高的密度和出现频率,粉红杜鹃和四蕊槭幼苗的数量和出现频率都很小。其它树种在林冠下和林窗出现较少且没有显著差异。表明不同物种、不同更新阶段对林窗的依赖性是不同的。

对组成群落的优势种群,年龄数据相对于种在不同条件下的定居和持久性而言是重要的参考值,种群大小是树种生殖能力(即树种更新潜力)的指示者。巴山冷杉径级结构表现为典型的反“J”型(图 1),径级越大个体数越少,过熟林数量增加;巴山冷杉幼苗的年龄结构(图 2)表明,幼年个体数量多,幼苗的补充率大于死

亡率,种群有继续扩展的趋势,但是年龄小的个体幼苗数量多,并且种间竞争激烈,红桦、杜鹃和四蕊槭的天然更新优势也比较显著。随着种群年龄的增加,幼苗年龄在 3a 以下接近一半(45.7%)随年龄增大而减少,大于 7a 的幼苗数量极少(6.3%)。较大的幼苗库持久存在,并不能保证有较好的更新,种群的死亡高峰出现在幼树期,幼树阶段数量比幼苗大幅度减少,成为影响巴山冷杉能否进入主林层的关键。

表 2 乔木幼苗的密度和频度

Table 2 Quantitative characteristics of major tree species in gaps and understory

种名 Species	幼苗数量 Seedling number		幼苗频度(%) Seedling frequency		幼苗密度(n/100m ²) Seedling density(n/100m ²)	
	林窗 Gap	林下 Understory	林窗 Gap	林下 Understory	林窗 Gap	林下 Understory
	林窗 Gap	林下 Understory	林窗 Gap	林下 Understory	林窗 Gap	林下 Understory
巴山冷杉 <i>Abies fargesii</i>	876	212	65.2	34.2	37.4	21.2
红桦 <i>Betula albo-sinensis</i>	479	161	24.23	19.2	12.13	
粉红杜鹃 <i>Rhododendron oreodoxa</i> var. <i>fargesii</i>	111	35	13.83	9.42	11.42	4.17
四蕊槭 <i>Acer oliverianum</i>	47	21	6.31	4.18	6.35	2.21

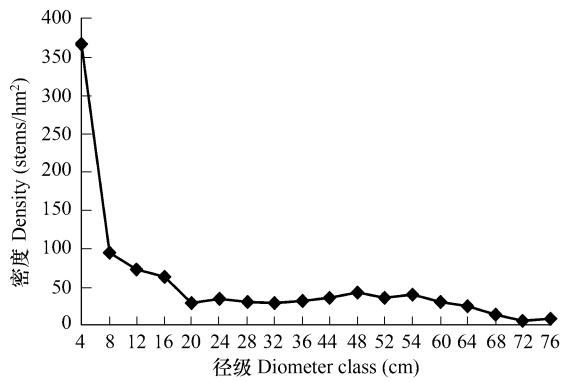


图 1 巴山冷杉种群径级结构图

Fig. 1 Diameter class structure of *Abies fargesii*

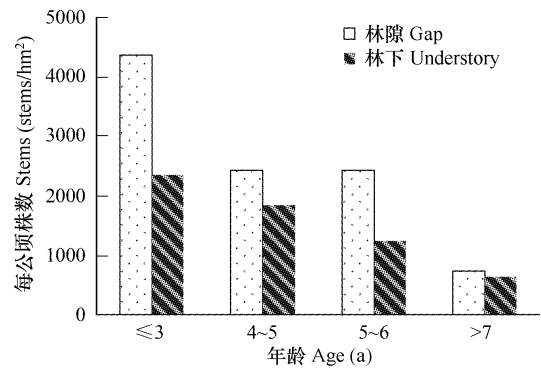


图 2 不同光照生境下巴山冷杉幼苗的年龄组成

Fig. 2 The age structure of *Abies fargesii* seedlings

2.2 环境因子对更新的影响

2.2.1 更新数量环境因子主成分分析

选择与更新相关的 4 类环境因子进行主成分分析(PCA)。4 类环境因子 $C_1 \sim C_{15}$ 分别是:① 林窗大小特征因子:冠林窗面积、扩展林窗面积、林窗直径与林窗高之比;② 气候因子:日平均气温(℃)、日平均照度(L)、土壤水分(L/m³)、地表温度(℃)、地下 20cm 处温度(℃);③ 地形因子:海拔(m)、坡度(°)、坡向(依据光照条件分为 1~8 级);④ 林窗形成木因子:形成木的物种数、形成木的总基面积、最大形成木基面积、形成木的数量。选择相关矩阵特征值累计百分比大于 70% 的前 5 个主成分。表 3 显示了各环境因子的载荷分布。

由表 3 可知, C_{13} 、 C_{14} 和 C_{15} 对 PC_1 贡献最大; C_2 、 C_3 和 C_4 对 PC_2 贡献最大; C_6 、 C_7 和 C_8 对 PC_3 贡献最大; C_{11} 、 C_5 、 C_{10} 和 C_9 对 PC_4 贡献最大; C_1 和 C_6 对 PC_5 贡献最大。由此可见, PC_1 反映了林窗形成木特征(形成木的物种数、形成木的总基面积、最大形成木基面积); PC_2 反映了林窗大小特征(冠林窗面积、扩展林窗面积、林窗直径与林窗高之比); PC_3 主要反映了林窗微环境的气候因子,间接反映出林窗干扰强度及土壤养分; PC_4 反映了地形因子(海拔、坡度和坡向); PC_5 主要反映了林窗大小和光照的影响。林窗面积、坡向、林窗微环境、乔灌木盖度依次成为影响巴山冷杉幼苗生长和分布的主要因子。

2.2.2 异质环境和林下层对巴山冷杉幼苗、幼树分布的影响

调查发现,该区林间空地多以红桦填充,反映出红桦对林内大斑块的选择优势,但对于小型的林窗干扰

(冠林窗小于 100m²),巴山冷杉相对优势度居更新幼苗之首。通过幼苗、幼树对林窗微环境特征的响应,可以看出林窗生境的差异对林窗更新种类分布差异的影响。与巴山冷杉显分布显著相关的微环境因子是:乔灌木盖度、光照强度、土壤湿度和坡向,这 4 个因子和巴山冷杉幼苗呈显著相关($P < 0.05$),各因素对巴山冷杉幼苗、幼树都有重要的影响。

在不同的生活史阶段,巴山冷杉的更新影响因子不同,光照强度和土壤水分分别对幼苗和幼树的生长具有显著影响。从表 4 可知,乔木层盖度与巴山冷杉幼苗呈负相关。光照水平与巴山冷杉幼苗呈显著正相关。乔木层盖度即成树树冠的遮蔽程度反映了林下光照的变化状况,说明光照是巴山冷杉天然更新中幼苗阶段最重要的环境因素。由于对光照和降水的阻挡作用,林下灌木盖度和草本层盖度与巴山冷杉幼苗幼树呈显著负相关,并且草本层盖度对幼苗影响较幼树大。土壤水分在幼苗阶段的作用不是特别明显,但是和幼树生长是显著正相关,反映了在幼树阶段其它环境因子已经相对稳定的状况下,林下充足的水分有利于幼树生长。

2.2.3 巴山冷杉多度在不同坡向的变化

由于坡向变化的复杂性,决定了巴山冷杉多度与坡向之间的关系要比与其它参数的线形关系更复杂。因此,本文以坡向为横坐标,以巴山冷杉幼苗、幼树和成树密度的对数为纵坐标作图,研究不同坡向上巴山冷杉多度的变化规律,结果见图 3。

结果表明,巴山冷杉主要集中分布在东北和西北的坡向上。调查发现,南坡上大多都是荒草和灌丛,而灌木层以箭竹占绝对优势,高 2 ~ 5m,直径 1 ~ 2cm,密度为 60 ~ 70 株/m²,茂密成丛,中间无其它灌木和草本,成为单一连续层次。因此,以后应该进一步西南坡向上巴山冷杉多度变化的研究。

3 讨论

林窗(gap)广泛分布于森林,是森林更新的起点,也是森林自然演替的一种重要机制^[27]。林窗更新对维持该地区巴山冷杉种群的稳定都具有重要作用。巴山冷杉和其它针叶林一样,林冠下更新普遍不好,因此主要是依靠林窗更新来维持系统的连续性和稳定性,在所调查的林窗中,巴山冷杉的更新成分(幼苗、幼树)的发生频率皆为 100%,且密度要比其它树种要高很多,这说明,即使是耐荫树种,其幼苗的正常生长也需要森林中有林窗形成。调查发现过熟林中断梢、腐倒木较多,它们的倒伏和死亡形成林窗,因此,间伐大型立木,定期清理粗死残体,改善林内过于荫蔽的环境,调节巴山冷杉种群的密度和结构,从而促进巴山冷杉的更新。

森林环境中具有较大的异质性,与林下相比,林窗内的光照明显增大,林窗内的气温、湿度、土壤温度等小气候因子发生相应的改变^[28],微生境异质能增加幼苗定居的生态位,为更多的幼苗萌发和生长提供机会和空

表 3 相关矩阵的特征值分析

Table 3 Eigenvalues of correlation matrix

环境变量 Variable	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
C1	-0.128	0.506	-0.07	0.168	-0.535
C2	-0.177	0.507	0.032	0.210	-0.123
C3	-0.099	0.250	-0.173	-0.209	0.152
C4	-0.155	0.453	-0.111	-0.227	-0.220
C5	0.091	-0.234	0.065	-0.431	-0.147
C6	-0.026	-0.078	-0.452	-0.183	-0.477
C7	0.053	-0.001	0.542	0.233	0.134
C8	-0.126	0.076	0.418	0.085	-0.151
C9	-0.187	-0.057	0.286	-0.262	-0.371
C10	-0.316	-0.269	-0.134	0.383	-0.125
C11	-0.158	-0.207	-0.273	0.529	-0.097
C12	-0.331	-0.079	0.306	-0.036	-0.223
C13	-0.468	-0.059	-0.033	-0.097	-0.287
C14	-0.464	-0.133	-0.07	-0.135	-0.201
C15	-0.432	-0.08	0.022	-0.166	0.042
特征值 Eigenvalue	3.546	2.795	2.287	1.471	1.032
贡献率 Proportion	0.236	0.186	0.152	0.098	0.069
累积贡献率 Cumulative	0.236	0.423	0.575	0.673	0.742

C1 ~ C15 分别代表冠林窗面积、扩展林窗面积、林窗直径与林窗高之比、…及形成木的数量 C1 — C15 represent respectively the canopy gap area, expended gap area, the ratio of gap diameter to gap height …and number of gap formation trees.

表 4 乔木幼苗、幼树与环境因子的相关分析

Table 4 Correlation analysis on main tree species seedlings and environmental factors

环境因子 Factors	幼苗 Seedlings	幼树 Saplings
乔木层盖度 Canopy cover	-0.086	0.198
灌木层盖度 Shrub cover	-0.451 *	-0.415 *
草本层盖度 Undergrowth cover	-0.092	-0.147
光照水平 Light density	0.496 *	0.094
土壤湿度 Soil moisture	0.017	0.311

* 显著相关 0.05 水平 Means correlation is significant at the 0.05 level

间,使森林容纳更多的物种。不同生态特性的树种在林窗内有不同的更新和生长特性,林窗植物种类及数量不断发生变化。从演替过程来看,最先占据空地的乔木树种首先是红桦、山杨等喜光阳性阔叶树种,幼苗喜光的特性使它们林窗中表现较强的更新能力,与巴山冷杉竞争激烈。但这些阔叶树不断改善着林窗的立地条件,为耐荫的巴山冷杉更新苗的生长发育提供季节性的荫蔽,促进了巴山冷杉幼苗的生长。巴山冷杉和红桦二者幼苗和幼树不同的生态学特性是物种稳定共存的原因。

树种更新受到许多因素的影响,除了由于林隙的产生造成微环境变化是影响巴山冷杉更新的重要因素以外,区域自然环境背景也是影响林隙更新的重要因素之一,如地形因子和土壤因子等^[29]。从本研究看出,群落

中灌木层的组成和数量特征对树木种群更新过程起重要的作用,甚至成为巴山冷杉更新过程的潜在障碍。西南坡向更新明显较差,是自然因素综合作用的结果,其中比较明显的特征是,除箭竹外,其它灌木的密度都很低,箭竹也明显地抑制了其它灌木的定居。林下的箭竹等灌草层成为一种重要的生态学滤筛,林冠下幼苗要想长成成年个体,就必须突破林下的灌草层。灌草层改变了微生境的条件,如温度、土壤湿度以及凋落物的分布,对幼苗出现和定居的干预不仅直接与其进行资源竞争,而且间接影响种子捕食者的行为,从而对幼苗的定居产生影响^[30]。同时,箭竹盘根错节的竹鞭和稠密的茎秆妨碍了乔木树种幼苗的定居。乔木幼苗比下层灌木更需要光照,乔木幼树必须达到竹层以上的高度,伸出林冠之上才能在群落中定居,反之,则被稠密的竹丛遮盖而幼苗生长受抑制。因此,在人工种植巴山冷杉时,选择 1m 以上幼苗比较容易成活。在幼苗附近,喜光的杂草繁殖很快,大面积的箭竹也会严重影响巴山冷杉幼树的生长,一定要定期除灌草。

本研究虽综合考虑到多个环境因子的变化,但未涉及根系间的竞争、病原体感染对幼苗存活的影响、苔藓植物对植物天然更新的影响^[31]和枯枝落叶层对森林天然更新的障碍^[32]。巴山冷杉的生理生态学特征以及对不同大小林窗和小生境资源的利用状况等方面尚待深入研究。

References:

- [1] Zheng W J, Fu L G. Flora of China (Vol. 7). Beijing: Science Press, 1978.
- [2] Duan R Y, Wang X A, Huang M Y, et al. Study on intraspecific and interspecific competition in *Abies fargesii* on Taibai Mountain. Journal of Wuhan Botanical Research, 2007, 25(6): 581—585.
- [3] Li B, Ban J D. Studies on farges fir forests of Shennongjia Nature Reserve in west Hubei. Journal of Wuhan Botanical Research, 1988, 4: 345—356.
- [4] Li T Y. Preliminary study on *Abies fargesii* community in Shirensan Nature Preserve in Lushan County. Journal of Xinyang Normal University, 1991, 4(1): 80—85.
- [5] Liu J J, Ling Z Z. A primary study on farges fir (*Abies fargesii*) forests in the Taibai Mountains. Journal of Northwest Forestry University, 1995, 10: 9—14.
- [6] Yu Q, Xie Z Q, Xiong G M, et al. Community characteristics and population structure of dominant species of *Abies fargesii* forests in Shennongjia National Nature Reserve. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(5): 1931—1941.
- [7] Fu Z J. Preliminary studies on *Abies fargesii* in Taibai Mountain in Qinling. Journal of Baoji College of Arts and Sciences, 1997, 17(4): 60—63.
- [8] Li J X, Zhang W H. Study on *Abies fargesii* population structure and spatial pattern. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2001, 29: 115—118.
- [9] Fan J S. Comparison analysis on essential oil of *Abies fargesii* and *A. chinensis*. Journal of Northwest Forestry College, 1998, 13(3): 42—44.
- [10] Zou L, Xie Z Q, Li Q M, et al. Spatial and temporal pattern of seed rain of *Abies fargesii* in Shennongjia National Nature Reserve, Hubei. Biodiversity Science, 2007, 15(5): 500—508.
- [11] Ponge J, Andre J, Zackrisson O, et al. The forest regeneration puzzle: biological mechanisms in humus layer and forest vegetation dynamics.

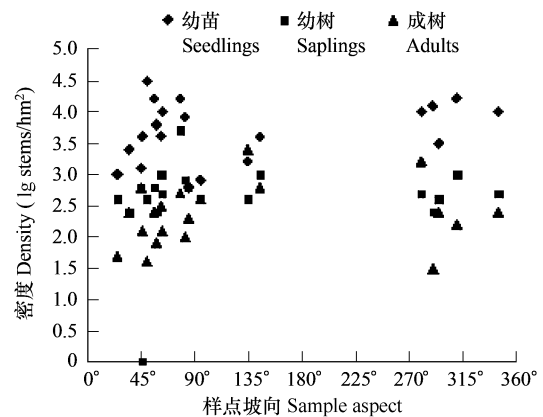


图3 巴山冷杉幼苗、幼树和成树在各坡向上的密度变化

Fig. 3 Density across aspect for *Abies fargesii*

- Bioscience, 1998, 48(7): 523—530.
- [12] Wang Z. Beijing: Larch forest of China. Beijing: China Forestry Publishing House, 1992. 1—265.
- [13] Zhu J J, Xu H, Xu M L, *et al.* Review on the ecological relationships between forest trees and ectomycorrhizal fungi. Chinese Journal of Ecology, 2003, 22(6): 212—217.
- [14] Li B. Brief analysis on the fir forest contabescence in Montain Emei. Journal of Nei Jiang Teachers College, 1995, 10(2): 47—50.
- [15] Li L H, Dang G D, Wang T J, *et al.* Study on coarse woody debris in *Abies fargesii* forests in Qinling Mountains. Acta Ecologica Sinica, 1998, 22(5): 434—440.
- [16] Zhuang P, Peng Q X, Liu R Y. Study on the population of *Abies fabri* in Montain Emei. Journal of Wuhan Botanical Research, 1995, 13(4): 317—328.
- [17] Ning S H, Tang R Q. A preliminary study on degenerate mechanism of the population of *Abies ziyuanensis* in Yinzhuashan, Guangxi. Guhaia, 2005, 25(4): 289—294.
- [18] Li X S, Peng M C, Dang C L, *et al.* Research progress on natural regeneration of plants. Chinese Journal of Ecology, 2007, 26(12): 2081—2088.
- [19] Ralph A, Bungard, Shirley A, Zipperlen, *et al.* The influence of nutrients on growth and photosynthesis of seedlings of two rainforest dipterocarp species. Functional Plant Biology, 2002, 29(4): 505—515.
- [20] Brian Beckage, James S. Clark, Barton D. Clinton, *et al.* A long-term study of tree seedling recruitment in southern Appalachian forests: the effects of canopy gaps and shrub understories. Canadian Journal of Forest Research, 2000, 30(10): 1617—1631.
- [21] Tabarellia M, Mantovani W, Peres C A. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. Biological Conservation, 1999, 91(12): 119—127.
- [22] Howe H F, Smallwood J. Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics, 1982, 13(11): 201—228.
- [23] Shen Z H, Hu H F, Zhou Y, *et al.* Altitudinal patterns of plant species diversity on the southern slope of Moutain Shennongjia, Hubei, China. Biodiversity Science, 2004, 12(1): 99—107.
- [24] Chen L Z. Present situation of biodiversity and its protection in China. Beijing: Science Press, 1993. 1—243.
- [25] Ren Q S, Yang X L, Cui G F, *et al.* Smith fir population structure and dynamics in the timberline ectone of the Sejila Mountain, Tibet, China, Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(7): 2670—2677.
- [26] Miyadokoro T, Nishimura N, Yamamoto S. Population structure and spatial patterns of major trees in a subalpine old-growth coniferous forest. Forest Ecology and Management, 2003, 182(9): 259—272.
- [27] Nicholas V. L. Brokaw. Gap phase regeneration in a tropical forest. Ecology, 1985, 66: 682—687.
- [28] Zheng J G, Dong D P, Zhao D H, *et al.* Relationship between vegetation community characteristics and its environmental factors in the west slope of Helan Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(9): 4559—4567.
- [29] Yang J, Ge J P, Liu L J. Gap phase regeneration rules of conifer broad-leaved mixed forest in Wolong Natural Reserve, China, Journal of Plant Ecology (Chinese version), 2007, 31(3): 425—430.
- [30] Denslow JS, Newell E, Ellison M. The effect of understory palms and cyclanths on the growth and survival of Inga seedlings. Biotropica, 1991, 23: 225—234.
- [31] LIN F, HAO Z Q, YE J. Effects of bryophytes on plant natural regeneration. Chinese Journal of Ecology, 2006, 25(4): 456—460.
- [32] Wang H X, Li G Z, Yu D M, *et al.* Barrier effect of litter layer on natural regeneration of forests. Chinese Journal of Ecology, 2008, 27(1): 83—88.

参考文献:

- [1] 郑万钧, 傅立国. 中国植物志(第七卷). 北京: 科学出版社, 1978. 1~572.
- [2] 段仁燕, 王孝安, 黄敏毅, 等. 秦岭太白山巴山冷杉种内和种间竞争特性的研究. 武汉植物学研究, 2007, 25(6): 581~585.
- [3] 李博, 班继德. 鄂西神农架自然保护区巴山冷杉林的研究. 武汉植物学研究, 1988, 4: 345~356.
- [4] 李天煜. 鲁山县石人山自然保护区巴山冷杉群落的初步研究. 信阳师范学院学报(自然科学版). 1991, 4(1): 80~84.
- [5] 刘建军, 令志哲. 太白山巴山冷杉林初步研究, 西北林学院学报, 1995, 10: 9~14.
- [6] 于倩, 谢宗强, 熊高明, 等. 神农架巴山冷杉(*Abies fargesii*)林群落特征及其优势种群结构. 生态学报, 2008, 28(5): 1931~1941.
- [7] 傅志军. 秦岭太白山巴山冷杉林初步研究. 宝鸡文理学院学报(自然科学版), 1997, 17(4): 60~63.
- [8] 李景侠, 张文辉. 稀有濒危植物独叶草种群分布格局的研究. 西北植物学报, 2001, 29: 115~118.
- [9] 樊金拴. 巴山冷杉精油抑菌作用研究. 西北林学院学报, 1998, 13(3): 42~44.

- [10] 邹莉, 谢宗强, 李庆梅, 等. 神农架巴山冷杉种子雨的时空格局. 生物多样性, 2007, 15(5): 500 ~ 508.
- [12] 王战. 中国落叶松林. 北京: 中国林业出版社, 1992. 1 ~ 265.
- [13] 朱教君, 徐慧, 许美玲, 等. 外生菌根菌与森林树木的相互关系. 生态学杂志, 2003, 22(6): 212 ~ 217.
- [14] 李波. 峨眉山冷杉林衰亡浅析. 内江师专学报, 1995, 10(2): 47 ~ 50.
- [15] 李凌浩, 党高弟, 汪铁军, 等. 秦岭巴山冷杉林粗死木质残体研究. 植物生态学报, 1998, 22(5): 434 ~ 440.
- [16] 庄平, 彭启兴, 刘仁英. 峨眉山冷杉森林衰退状况研究. 武汉植物学研究, 1995, 13(4): 317 ~ 328.
- [17] 宁世江, 唐润琴. 广西银竹老山资源冷杉种群退化机制初探. 广西植物, 2005, 25(4): 289 ~ 294.
- [18] 李小双, 彭明春, 党承林, 等. 植物自然更新研究进展. 生态学杂志, 2007, 26(12): 2081 ~ 2088.
- [23] 沈泽昊, 胡会峰, 周宇, 等. 神农架南坡植物群落多样性的海拔梯度格局. 生物多样性, 2004, 12(1): 99 ~ 107.
- [24] 陈灵芝. 中国的生物多样性现状及其保护对策. 北京: 科学出版社, 1993. 1 ~ 243.
- [25] 任青山, 杨小林, 崔国发, 等. 西藏色季拉山林线冷杉种群结构与动态. 生态学报, 2007, 27(7): 2670 ~ 2677.
- [28] 郑敬刚, 董东平, 赵登海, 等. 贺兰山西坡植被群落特征及其与环境因子的关系. 生态学报, 2008, 28(9): 4559 ~ 4567.
- [29] 杨娟, 葛剑平, 刘丽娟, 等. 卧龙自然保护区针阔混交林林隙更新规律. 植物生态学报, 2007, 31(3): 425 ~ 430.
- [31] 蔺菲, 郝占庆, 叶吉. 苔藓植物对植物天然更新的影响. 生态学杂志, 2006, 25(4): 456 ~ 460.
- [32] 王贺新, 李根柱, 于冬梅, 等. 枯枝落叶层对森林天然更新的障碍. 生态学杂志, 2008, 27(1): 83 ~ 88.