

DOI: 10.5846/stxb201312313079

张树梓, 李梅, 张树彬, 张志东, 黄选瑞. 塞罕坝华北落叶松人工林天然更新影响因子. 生态学报, 2015, 35(16): 5403-5411.

Zhang S Z, Li M, Zhang S B, Zhang Z D, Huang X R. Factors affecting natural regeneration of *Larix principis-rupprechtii* plantations in Saihanba of Hebei, China. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(16): 5403-5411.

塞罕坝华北落叶松人工林天然更新影响因子

张树梓^{1,2}, 李梅³, 张树彬², 张志东², 黄选瑞^{2,*}

1 中国林业科学研究院, 森林生态环境与保护研究所, 北京 100091

2 河北农业大学 林学院, 保定 071000

3 中国林业科学研究院 资源信息研究所, 北京 100091

摘要:为了探讨影响塞罕坝地区华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)人工林天然更新的关键因子,基于两个龄级(Ⅲ龄级, 20—30a、Ⅳ龄级, 30—40a)共计 18 块(50m × 50m)华北落叶松人工林标准地的调查资料,采用冗余度分析法(RDA)对标准地中不同高度等级华北落叶松更新苗密度与环境因子之间的关系进行了分析,并运用偏冗余度分析法(partial RDA)对影响林分更新的土壤-枯落物因子、林分结构因子进行了定量分解。结果表明:(1)土壤-枯落物因子是影响该地区华北落叶松人工林林分更新的关键因子。(2)Ⅲ龄级林分更新主要影响因子有林分密度、土壤有机质含量、土壤速效磷、土壤碱解氮含量和枯落物厚度;Ⅳ龄级林分更新主要影响因子有枯落物厚度、土壤全钾、林分密度、土壤 pH 值和基面积。两个龄级林分更新都表现出高个体数,低成活率的现象,枯落物厚度是造成这种现象的主要因素。(3)Ⅲ龄级林分更新苗在早期生长中受土壤-枯落物因子限制比较大,而后林分结构因子逐渐成为主要的限制性因子;在Ⅳ龄级林分中,除基面积外的林分结构因子与 5 个高度等级更新苗密度呈正相关。

关键词:天然更新; RDA; 因子分解; 华北落叶松; 人工林

Factors affecting natural regeneration of *Larix principis-rupprechtii* plantations in Saihanba of Hebei, China

ZHANG Shuzi^{1,2}, LI Mei³, ZHANG Shubin², ZHANG Zhidong², HUANG Xuanrui^{2,*}

1 Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

2 College of Forestry, Agricultural University of Hebei, Baoding 071000, China

3 Research Institute of Forest Resource Information Techniques, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract: The *Larix principis-rupprechtii* plantation, which is the dominant forest type in Saihanba, Hebei Province, accounts for 70.6% of the total forest area. However, natural regeneration in the *L. principis-rupprechtii* plantation is extremely poor due to the low seedling and sapling recruitment rate. Exploring the limiting factors that affect the natural regeneration and growth of *L. principis-rupprechtii* seedlings in stands of different ages is not only urgent but also important for forest management and natural resource conservation. In this study, we conducted a field vegetation survey and collected environmental samples (soil and litter) from 18 plots (50 m × 50 m) of two age classes (Ⅲ age class, 20—30 year-old stand; Ⅳ age class, 40—30 year-old stand). Redundancy analysis (RDA) and partial RDA were applied to study the relationship between the density of naturally recruited seedlings and environmental factors, and the relative importance of soil-litter and stand structure factors, respectively. Our objective was to answer the following questions: (1) What is the dominant factor affecting natural regeneration in the *L. principis-rupprechtii* plantation? (2) Are there any differences in

基金项目:国家十二五科技支撑计划(2012BAD22B0304); 国家自然科学基金项目(31370636)

收稿日期:2013-12-31; **网络出版日期:**2014-10-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hxr1962@163.com

factors affecting the natural regeneration of *L. principis-rupprechtii* in two stands of different ages? (3) Is there any change in the relative importance among environmental factors affecting the growth of *L. principis-rupprechtii* seedlings in different growth stages? Our results showed that: (1) soil-litter factors played a dominant role in the natural regeneration of *L. principis-rupprechtii*. The total variance explained by soil physical-chemical properties and litter was more than 55%. On the contrary, the effect of pure stand structure was relatively weak; (2) the dominant factors that affect the natural regeneration of *L. principis-rupprechtii* in stands of two age classes were different. For stands of the III age class, the main factors affecting stand regeneration were the stand density, soil organic matter, soil available P, soil alkali-hydrolyzed N, and the thickness of litter. However, the thickness of litter, soil total K content, soil pH, stand density, and basal area were the main factors hindering natural regeneration in stands of the IV age class. Variation in the relative importance of factors between two age class stands was mainly due to the high density and low survival rate of seedlings. The death rate of seedlings < 5 cm in height was 94% and 70% in stands of the III age class and the IV age class, respectively; (3) the growth of seedlings was mainly affected by soil-litter factors during the earlier growth stage, while the stand structure gradually became the critical factor. However, this tendency was not obvious in the stands of the IV age class. The stand structure variables (except for the basal area) were positively correlated with the seedlings across five-height levels. Our results reveal the critical factors that affect the natural regeneration of the *L. principis-rupprechtii* plantation, and provide a theoretical foundation for improving the natural regeneration as well as ameliorating stand structure.

Key Words: natural regeneration; RDA; variation partitioning; *Larix principis-rupprechtii*; plantation

森林天然更新是森林资源自我繁衍的主要手段,对未来森林群落的结构及其生物多样性具有重要影响^[1],然而,森林天然更新受土壤因子^[2]、枯落物因子^[3]、林分结构^[4]、林内光温条件^[5]和林下植被^[6]等诸多因素的影响。研究发现在森林树种生活史中,植株幼龄阶段对环境因子的敏感性比成年个体更强,是决定林分能否天然更新的重要阶段^[5, 7];朱教君等研究表明,在辽东地区,种源不是长白落叶松更新失败的障碍因素,林内光环境以及地被物才是天然更新的主要障碍因子^[8];Scariot 研究表明森林的枯枝落叶层对森林更新有较大影响^[9],在众多环境因子中,土壤理化性质是重要因素之一;Muscolo 等研究表明,土壤 C、N、P 含量对乔木更新有重要影响^[10];任学敏等研究发现林下土壤碱解 N、全 P 含量和 pH 值与牛皮桦更新苗密度呈显著正相关^[11]。因此,在种源充足的林分中,环境因子是影响森林更新的主要因素^[12],是天然更新成功的关键。研究环境因子与森林天然更新的关系,在众多环境因子中探求影响森林天然更新的关键因子具有重要意义。

塞罕坝机械林场总经营面积 9.5 万 hm^2 ,有林地面积 7.5 万 hm^2 ,森林覆盖率达到 78%,其中以华北落叶松为主的人工林面积 5.3 万 hm^2 ,占有林地面积的 70.6%,是该林场主要的森林类型,但是目前该地区华北落叶松人工林普遍存在天然更新能力差、更新苗难以成树的现象,迫切需要找出影响其天然更新的关键因子,为制定合理可行的森林经营管理方法提供依据和方向,旨在提高林分的更新能力、改善林下植被结构、丰富林分物种多样性,营造复层异龄健康的林分。

冗余度分析(RDA)是一种直接梯度分析方法,是基于统计学角度评价一组变量与另一组变量数据之间的关系^[13],能够保持各个环境因子对生物群落变化的贡献率,其分析结果可以直观的揭示植物群落的关联性、多样性以及群落或物种与环境之间的复杂关系^[14]。目前该方法已经广泛应用于植物生态学研究^[15]。针对当地华北落叶松人工林天然更新能力差、更新苗难以成树的特点,以标准地调查为基础,采用冗余度分析(RDA),主要探讨以下 3 个问题:(1)众多环境因子中,哪种因子是影响塞罕坝林区华北落叶松人工林天然更新的关键因素?(2)对于不同龄级的华北落叶松人工林,影响其更新的因素是否相同?(3)对于不同龄级华北落叶松人工林,在天然更新苗的不同生长阶段,影响其生长的主要环境因子是否发生变化?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于河北省承德市围场满族蒙古族自治县塞罕坝机械林场,是阴山山脉、大兴安岭余脉和浑善达克沙地的交合点,属于坝下、坝上过渡带和森林-草原、干旱-半干旱地区的交错带。寒温带大陆性季风气候,林区气候寒冷,冬季长,春秋短,夏季不明显,年均气温 -1.40°C ,极端最高、最低气温分别为 30.9°C 和 -42.8°C ;年均降水量 438mm ,蒸发量 1230mm ;年均无霜期 60d ,积雪时间长达7个月;年均日照 2368h 。本研究所选取林分为华北落叶松人工纯林,林下植被物种比较简单,灌木主要由稠李(*Prunus padus*)、山刺玫(*Rosa davurica*)、华北忍冬(*Lonicera tatarinowii*)、东北茶藨子(*Ribes mandshuricum*)等物种组成,草本层主要由披针叶苔草(*Carex lanceolata*)、小红菊(*Dendranthema chaneltii*)、早熟禾(*Poa annua*)、紫斑风铃草(*Campanula punctata*)、猫眼草(*Euphorbia lunulata*)等物种构成。

1.2 标准地设置与调查

为避免立地条件及人为干扰等因素对实验结果产生影响,在全面踏查的基础上,遵循立地条件一致、林地经营历史相近的原则,分别在Ⅲ龄级(20—30a)和Ⅳ龄级(30—40a)的华北落叶松人工林中选择了3个具有代表性的林分,每个林分内设置 $50\text{m}\times 50\text{m}$ 标准地3块。标准地调查内容,1)乔木层调查(起测胸径为 5cm):林木胸径、树高、冠幅。2)林下植被调查:由于林下灌木只有零星分布,所以本研究只对林下的草本进行了调查,沿标准地对角线方向设置16个 $1\text{m}\times 1\text{m}$ 的样方,记录主要草本种类、株数及盖度,并估算整个标准地的草本总盖度。3)土壤样品采集:在标准地的四角及中心位置按照0—10cm,10—20cm,20—30cm,3个土壤层次采集土壤样品,带回实验室测定土壤理化性质,并挖掘1个土壤剖面,沿剖面按0—10cm,10—20cm,20—30cm,用环刀采集各层土壤,带回实验室测定土壤容重。4)枯落物调查:在采集土壤样品的5个样方附近分别设置5个 $1\text{m}\times 1\text{m}$ 的样方,测量样方内枯落物厚度,并将样方内所有枯落物收集装袋,带回实验室称其鲜重和干重测定其含水量。5)更新层调查:将高度低于 120cm 的华北落叶松幼苗定为更新苗,统一编号挂牌,记录其高度、基径,并通过查轮生枝法确定其年龄。更新苗按高度划分为5个等级,第Ⅰ级(H1):苗高 $<5\text{cm}$;第Ⅱ级(H2): $5\text{cm}\leq$ 苗高 $<20\text{cm}$;第Ⅲ级(H3): $20\text{cm}\leq$ 苗高 $<40\text{cm}$;第Ⅳ级(H4): $40\text{cm}\leq$ 苗高 $<80\text{cm}$;第Ⅴ级(H5): $80\text{cm}\leq$ 苗高 $<120\text{cm}$ 。

1.3 更新限制因子分析方法

运用冗余度分析(RDA)和偏冗余度分析(partial RDA)探讨环境因子对华北落叶松人工林天然更新的影响,采用5个等级的更新苗密度为控制因子,共选取了15个环境因子,其中将土壤因子与枯落物因子划为一类,定义为土壤-枯落物因子,林分密度、基面积、草本盖度、郁闭度定义为林分结构因子(表1)。

用去趋势对应分析(DCA)估计排序轴梯度长度(LGA)。理论上 $\text{LGA}<3$ 适合采用线性模型, $\text{LGA}>4$ 适合单峰模型,介于3—4之间,两种模型均适合。通过对Ⅲ龄级和Ⅳ龄级华北落叶松人工林天然更新的数据文件进行DCA分析,发现排序轴最大梯度长度分别为0.390、0.329,表明两个数据文件均具有较好的线性反应,因此对此2个数据矩阵利用线性响应模型分析(如RDA和partial RDA等)比较适宜。

为了满足环境因子数据正态性要求,对原始观测数据用公式 $Y = \log(10 \times Y + 1)$ 进行对数转换后再进行中心化和标准化处理。

为检验环境因子对不同高度级更新苗密度的影响程度,利用CANOCO软件的自动向前选择程序对环境因子进行逐一筛选,并利用Monte Carlo检验(置换次数为999)判断其重要性是否显著,当候选变量 $P\geq 0.05$ 时,予以排除。鉴于某环境因子具有高的变异膨胀因子(VIF)意味着它与其他因子具有高的多重共线性,对模型的贡献很小,对变量进行筛选,当 $\text{VIF}>20$ 时予以排除。

1.4 因子分解

为了更好的反映环境因子对华北落叶松人工林天然更新影响的解释效果,充分考虑土壤-枯落物因子、林

分结构因子的综合作用,将解释变量分解为以下几个部分:1)总解释变异(R_t) 15 个因子全部参加分析;2)部分变异:纯土壤-枯落物解释部分(R_{sl})、纯林分结构解释部分(R_{st})、混合的土壤-枯落物和林分结构因子解释部分(R_{slst})。各部分计算过程为:在各功能型矩阵中以土壤-枯落物变量为解释变量,林分结构变量为协变量得到 R_{sl} 。类此的以林分结构变量为解释变量,土壤-枯落物变量为协变量求得 R_{st} , R_{slst} 是由 $R_t - R_{sl} - R_{st}$ 计算所得。

表 1 环境因子的选择与定义

Table 1 Selection and definition of environmental variables		
环境因子 Environmental variables	定义 Definition	
土壤-枯落物因子 Soil-Litter	土壤 pH 值 Soil pH	S-pH
	土壤有机质 Soil organic matter(g/kg)	S-OM
	全磷含量 Soil total P content(g/kg)	S-TP
	土壤速效磷含量 Soil rapidly available P(mg/kg)	S-RAP
	全氮 Soil total N content(g/kg)	S-TN
	碱解氮 Soil alkali-hydrolyzed N(mg/kg)	S-HN
	土壤速效钾 Soil rapidly available K(mg/kg)	S-RAK
	土壤全钾量 Soil total K content(k/kg)	S-TK
	土壤容重 Soil bulk density	S-BD
	枯落物厚度 Litter thickness(cm)	LT
	枯落物持水量 Litter natural water content(%)	LNW
	林分密度 Stand density(trees/hm ²)	STDE
林分结构因子 Forest structure	基面积 Basal area(m ² /hm ²)	BA
	草本盖度 Herbage coverage(%)	HC
	郁闭度 Canopy coverage(%)	CACO

2 结果与分析

2.1 两个龄级林分更新特征及环境因子对比分析

通过对两个龄级华北落叶松人工林林分环境因子进行单因素方差分析,发现所选的 15 个环境因子中,土壤全钾、枯落物厚度、林分密度、草本盖度达到显著水平($P<0.05$),其余各因子差异不显著(表 2)。

表 2 两个龄级林分环境因子对比分析

Table 2 Environmental variables (mean±SE)				
环境因子 Environmental variables	Ⅲ 龄级 Age class Ⅲ	Ⅳ 龄级 Age class Ⅳ	F	P
S-pH	5.61±0.12	5.52±0.03	0.51	0.4875
S-OM/(g/kg)	39.02±3.83	37.69±3.19	0.07	0.7932
S-TP/(g/kg)	0.31±0.02	0.37±0.03	3.23	0.0910
S-RAP/(mg/kg)	6.52±0.85	4.67±0.82	2.40	0.1411
S-TN/(g/kg)	2.31±0.11	2.29±0.14	0.02	0.8843
S-HN/(mg/kg)	219.93±15.03	223.29±6.54	0.04	0.8401
S-RAK/(mg/kg)	130.56±12.31	114.16±11.63	0.94	0.3473
S-TK/(k/kg)	17.6±0.76	13.88±1.22	6.64	0.0202
S-BD	1.11±0.01	1.09±0.03	0.27	0.6110
LT/cm	3.11±0.30	4.39±0.35	7.55	0.0143
LNW/%	80.68±6.33	99.39±10.44	2.35	0.1448
STDE/(trees/hm ²)	1651.00±125	694.00±47	51.33	<0.001
BA/(m ² /hm ²)	34.76±3.07	31.24±2.19	0.87	0.3649
HC/%	58.77±7.43	90.30±3.87	14.16	0.0017
CACO/(m ² /hm ²)	7691.94±1073.22	9663.83±864.23	2.05	0.1717

表中符号含义与表 1 中一致, $P=0.05$

由图 1 可知除了 H1(苗高<5cm)外,其余高度级更新苗密度对比都达到了显著水平($P<0.05$)。两个龄

级华北落叶松人工林都表现出苗高<5cm 的更新苗占绝大部分,分别占到总密度的 85.28%、96.48%。由图 2 可知,两个龄级林分更新苗的苗高随年龄增长而增长。通过 Pearson 相关性分析显示,两个龄级林分更新苗的苗高与年龄均呈极显著的正相关关系(Ⅲ龄级: $r=0.893, P<0.001$;Ⅳ龄级: $r=0.961, P<0.001$)。据此,按苗高将更新苗划分为 5 个等级可以代表更新苗的 5 个不同生长阶段。

2.2 解释变量典范分析

由表 3 可知,环境因子组合对Ⅲ龄级林分更新变异有 58.4%的解释率,效果显著($P<0.05$);对Ⅳ龄级林分更新可解释能力达到总变异的 60.3%,解释效果极显著($P<0.01$)。由前 4 个排序轴所占的总信息量看,前 3 个排序轴均占了总信息量的 90% 以上,可见两个龄级华北落叶松人工林的更新状况完全可由前 3 个排序轴进行解释。

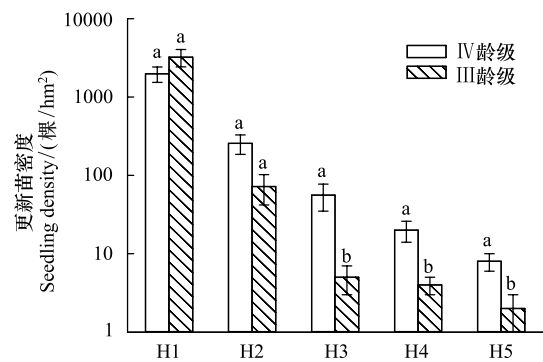


图 1 两个龄级林分不同高度级更新苗密度对比分析

Fig.1 Different height level seedling density comparative analysis at two different ages stand (mean±SE)

H1、H2、H3、H4、H5:分别代表 5 个苗高等级;Ⅲ、Ⅳ:分别代表Ⅲ龄级、Ⅳ龄级;柱状图顶部字母的不同表示存在显著差异($P<0.05$)

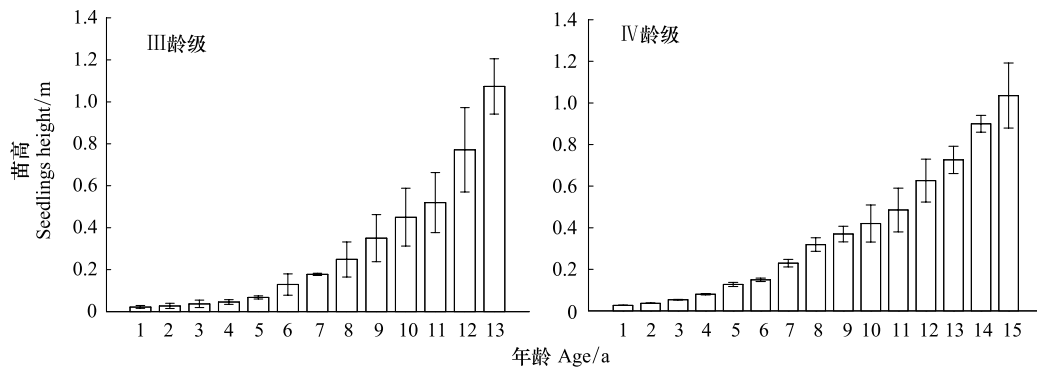


图 2 两个龄级林分更新苗苗高和年龄的关系

Fig.2 The relationship between height and age of seedlings

表 3 影响更新的解释变量线性冗余度分析结果

Table 3 Linear redundancy analysis (RDA) influences of the population regeneration

龄级 Age class	P	典范特征值总和 Sum of canonical eigenvalues	前四轴累积贡献百分比 Cumulative percentage of canonical variance accounted for by axes 1—4			
			I	II	III	IV
Ⅲ	0.02	0.584	42.9	74.2	95.2	98.9
Ⅳ	0.001	0.603	55.9	80.9	92.0	98.5

由表 4 可知,对于Ⅲ龄级林分林下更新苗密度的影响因子来说,第一轴更多的反映了土壤 pH 值、土壤磷含量、林分密度、草本盖度、郁闭度、枯落物持水量的影响。第二轴则主要反映了土壤有机质、土壤碱解氮、土壤速效钾、土壤容重的影响。第三轴反映了土壤全钾、枯落物厚度、土壤速效磷与基面积的影响。对于Ⅳ龄级林分,第一轴更多反映了枯落物厚度、土壤 pH 值、土壤全氮、碱解氮含量、土壤全钾含量、林分郁闭度、林分密度的影响。第二轴更多反映了土壤全钾、土壤碱解氮含量、枯落物厚度、林分密度的影响。第三轴反映了土壤全磷、土壤全钾、土壤全氮及土壤有机质的变化;对比分析两个龄级林分的前 3 轴所反映的信息,发现土壤 pH 值、枯落物厚度、土壤碱解氮含量、林分密度和郁闭度都是其主要的限制性因子。

表 4 解释变量与排序轴的相关关系

变量 Variables	Ⅲ龄级 Age class Ⅲ			Ⅳ龄级 Age class Ⅳ		
	轴一 Axis 1	轴二 Axis 2	轴三 Axis 3	轴一 Axis 1	轴二 Axis 2	轴三 Axis 3
S-pH	-0.8208	-0.0747	0.1129	0.7802	0.2730	0.0357
S-OM	0.3034	0.6649	0.4699	0.3998	0.0738	0.3338
S-TP	-0.5801	0.0303	0.4931	-0.2284	0.0626	0.5632
S-RAP	0.5738	0.1612	0.6480	-0.4303	0.066	-0.1930
S-TN	0.1960	0.0936	0.1205	-0.7413	-0.2255	0.3055
S-HN	0.2974	0.5728	0.1893	0.5141	-0.6438	0.0626
S-RAK	0.3364	0.5314	0.4375	0.0891	-0.0149	-0.1365
S-TK	-0.0317	-0.1866	-0.5354	0.6463	0.4765	-0.3443
S-BD	-0.0748	-0.6420	0.2764	0.0159	0.0223	-0.0182
LT	-0.2676	-0.2489	-0.6647	0.8273	-0.3548	-0.2641
LNW	-0.5596	0.3887	0.0758	-0.0375	0.0491	0.1499
STDE	0.7788	-0.3047	-0.4775	-0.7778	0.3516	-0.2953
BA	0.4636	-0.4112	-0.6998	0.1527	-0.1436	0.1037
HC	0.6532	-0.2599	0.0933	-0.2044	-0.2309	0.0239
CACO	-0.5398	-0.0535	-0.2848	-0.6888	0.2362	-0.1377

符号含义与表 1 中一致

由图 3 可知,与Ⅳ龄级林分 5 个高度等级华北落叶松更新苗密度表现为正相关的环境因子差异不大,表现为与林分密度、郁闭度、土壤全氮、土壤速效磷的正相关关系。与 H1、H2 呈负相关的环境因子主要为枯落物厚度和土壤碱解氮, H3、H4、H5 与土壤全钾、pH 值、枯落物厚度和土壤有机质呈负相关。Ⅲ龄级林分表现了较大的不同, H1 的华北落叶松更新苗主要受到有机质及土壤养分变化的影响, 表现为正相关, 与枯落物厚度、草本盖度、土壤容重和基面积呈负相关关系; H2、H3 两个高度等级的华北落叶松更新苗密度表现为与枯落物持水量、土壤 pH 值、郁闭度、枯落物厚度、土壤全磷含量具有正相关性; 对于影响 H4、H5 两个等级更新苗密度的因子主要表现为土壤容重、林分密度、基面积、以及草本盖度表现为正相关。对于两个年龄段的华北落叶松人工林, 枯落物厚度都与苗高<5cm 的更新苗密度呈较强的负相关的关系。

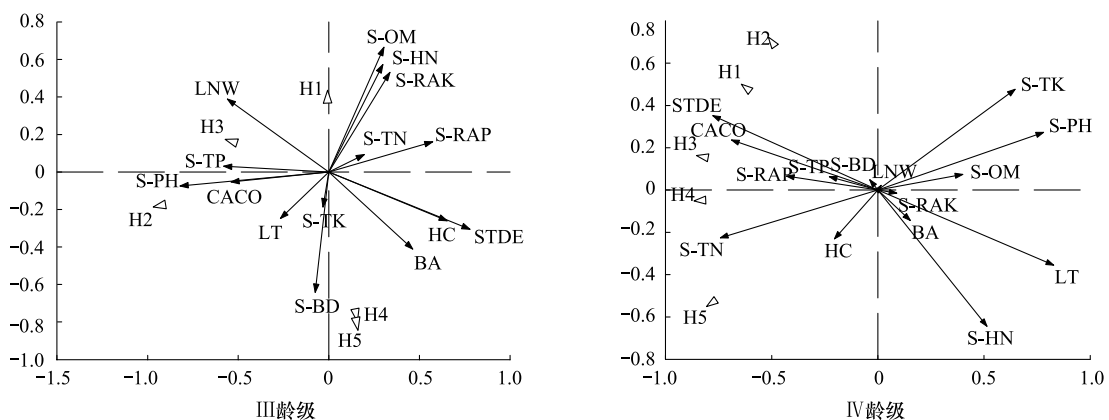


图 3 不同高度等级更新苗密度-环境因子 RDA 排序图

Fig.3 Redundancy analysis ordination diagram of the seedling density at different heights level and environmental factors

→: 环境因子 environmental factors; △: 不同高度等级更新苗密度 Seedling density at different heights level; 图中符号与表 1、图 1 一致

利用 Canoco 的自动向前选择程序,对两个龄级林下更新苗密度的主要影响因子进行筛选,结果显示,影响Ⅲ龄级林分林下更新苗密度的主要因子有林分密度、土壤有机质含量、土壤速效磷、土壤碱解氮含量、枯落物厚度;影响Ⅳ龄级林分林下更新苗密度的主要因子有枯落物厚度、土壤全钾、林分密度、土壤 pH 值和基

面积。

表 5 利用冗余度分析(RDA)进行因子分解结果
Table 5 Partitioning of the variation by linear redundancy analysis (RDA)

变异解释构成 Variance components fractions	Ⅲ 龄级 Age class Ⅲ		Ⅳ 龄级 Age class Ⅳ	
	总变异 Total variance	总变异的解释部分 Total variance explained	总变异 Total variance	总变异的解释部分 Total variance explained
纯土壤-枯落物因子 Purely soil-litter (R_{sl})	0.336	57.53	0.401	65.42
纯林分结构因子 Purely structure (R_{st})	0.207	35.45	0.155	25.29
混合的土壤-枯落物-林分结构(R_{slst}) Soil-litter and structure (R_{slst})	0.041	7.02	0.047	7.67
残差 Residuals	0.416		0.397	

由表 5 可知,对于两个龄级华北落叶松人工林的更新特征,纯土壤-枯落物因子均占到了总解释变异的 55%以上,而纯林分结构因子的解释效果相对较弱,分别只占到了 25.3%、35.5%,混合的土壤-枯落物和林分结构因子对两个龄级林分更新苗矩阵的贡献最小,只占了总变异的 7%。对两个龄级林分林下更新苗密度的变异不可解释部分分别为 41.6%、39.7%。由此可见影响两个龄级华北落叶松人工林更新的主要因子除了所选的环境因子外,还有其他因素。

3 讨论

3.1 土壤-枯落物因子对天然更新的影响

天然更新是森林生态系统一个重要的生态学过程,受多个环境因子综合作用影响,找出关键影响因子对把握更新过程具有重要意义。通过冗余度分析发现,土壤-枯落物因子在华北落叶松人工林天然更新过程中发挥了重要作用,表现出了较强的相关性,解释了总变异的 55%以上(表 5)。出现这种现象主要是由两个龄级华北落叶松更新苗都表现出高个体数,低成活率所决定,研究所选取的两个龄级林分,高度<5cm 的更新苗都占到 85%以上。结合图 3 信息可知,土壤-枯落物因子在更新苗生长前期起到决定性作用,这就决定了土壤-枯落物因子成为限制当地华北落叶松人工林更新的主要因子。

土壤是植物更新的基质,其理化性质是影响乔木更新过程中的重要因素之一,两个龄级华北落叶松林分更新苗密度与土壤养分含量相关性都较大,土壤 pH 值的大小及营养元素的缺乏可对植物的更新、生长产生直接影响^[10]。Catovsky 等^[16]研究发现针阔混交林中更新苗的存活和生长与土壤 pH 值相关,华北落叶松更新苗与土壤 pH 值的相关性说明了华北落叶松适合于在弱酸性或中性土壤中生长。任学敏等^[6]研究证明林下土壤碱解 N、全 P 含量和 pH 值与牛皮桦更新苗密度呈显著正相关,Bungard 等^[17]认为,土壤有效养分(尤其是有效氮)是更新苗生长的限制因子之一。本次研究结果也证明了两个龄级林分更新苗密度与土壤碱解氮含量都表现较强的相关性。

华北落叶松种子长度仅约 1—2mm,主要集中在枯落物层,枯落物层的保温保水能力为种子的萌发提供了良好条件。有研究表明,在枯落物中种子存活率明显高于裸露生境^[18]。所以在研究区两个龄级的华北落叶松人工林都表现出高萌发量,林分更新不良主要表现为更新苗难以成活,在更新苗萌发后的前两年出现大面积死亡,两个龄级林分天然更新更新苗生长到 80cm 以上分别仅占 0.35%、0.06%(图 1)。这是由于更新苗萌发后的进一步生长需要扎根土壤,在枯落物中萌发的更新苗常常由于胚根不能达到土壤,无法获得充足的养分,导致更新苗死亡率增加^[19-20]。研究发现两个龄级林分在更新苗高度<5cm 时都与枯落物厚度呈负相关,说明枯落物厚度是影响更新苗成活的主要限制性因素。有学者的研究也证明了这一现象^[21]。枯落物的持续积累也会对植被的自然更新形成阻碍,主要表现为物理上的机械阻挡、化学上的他感作用、生物方面的动物侵害和微生物致病作用等^[22]。为了使林分天然更新能力能够维持林分持续发展需要,在林分经营活动中应及时对大量堆积的枯落物进行适当清理。由于枯落物除了对更新形成阻碍外,还承担着为土壤提供营养元

素的供给,增加土壤肥力的作用,这就为下一阶段的研究提供了方向:对于枯落物层采取什么经营方案,能达到既不影响林分天然更新,又能完成土壤养分循环的效果?

3.2 林分结构因子对天然更新的影响

在更新苗不同生活史阶段,其影响因子也不同,更新苗的高度结构是探讨树种更新模式的重要途径^[23],也是反映林分更新现状的重要指标。因子分解结果表明,两个龄级林分的纯林分结构因子分别占总解释变异的 35.5%、25.3%。林分结构因子是影响林分生长和恢复的一个重要的因素,在调节森林的天然更新方面发挥着重要的作用^[24]。从图 3 可以看出Ⅲ龄级林分更新苗在早期生长中受土壤-枯落物因子限制比较大,之后林分结构因子逐渐成为主要的限制性因子,这种现象在Ⅳ龄级林分中体现不明显,表现为除基面积外的林分结构因子对 5 个高度等级更新苗呈正相关。两个龄级林分上层木密度差异的显著性($F=51.33, P<0.001$)是导致这种现象的主要原因。林分密度的差异,导致了林下光环境的不同,进而对林下更新苗的密度与生长产生一定程度的影响。林分密度因子能引起植株个体之间因生长资源的强制分配而产生相互作用,因此密度因子与林下更新苗的生长呈负相关^[25-26]。

林下植被是森林生态系统的重要驱动因子之一^[27],对乔木更新苗有一定抑制作用,进而对森林动态产生影响^[28]。林下植被过于茂盛会导致光环境较差,不利于更新苗的萌发与生长^[29]。Howe^[30]的研究表明,草本盖度对更新苗的存活和生长有显著影响。这种现象在本次研究所选取的Ⅲ龄级华北落叶松人工林林分中得到了充分体现,由于塞罕坝林区林下灌木只有零星分布,对林分更新影响效果很小,所以本次研究只选取了草本盖度这一指标,发现在Ⅲ龄级林分中,草本盖度对高度<40cm 的更新苗影响较大,呈负相关,与高度>40cm 更新苗密度呈正相关关系,由于林下植被是通过改变林内光环境进而影响到更新苗,所以当幼苗高度达到 40cm 以上后,与草本植物的竞争能力增强,受草本植物的影响逐渐减弱。草本盖度对其影响效果发生变化。而在Ⅳ龄级林分中表现不明显,主要是由于在调查的这个年龄段的标准地中草本盖度达到 90%以上(表 2),导致对比效果不明显。

通过分析,两个年龄段的华北落叶松人工林更新的不可解释部分分别为 41.6%、39.7%,有学者认为不可解释部分,在一定程度上归因于不全面的解释变量、取样的影响、生物之间的相互作用以及随机因素的影响^[13, 31]。

4 结论

(1) 土壤-枯落物因子在影响华北落叶松人工林天然更新过程中发挥了重要作用。由因子分解结果可知,土壤理化性质与枯落物变量所引起的变异是影响华北落叶松人工林天然更新的关键因素,解释了总变异的 55%以上。此外,纯林分结构因子的解释效果相对较弱。

(2) 两个龄级华北落叶松人工林更新主要限制因子具体表现为:对于Ⅲ龄级林分,主要影响的因子有林分密度、土壤有机质含量、土壤速效磷、土壤碱解氮含量、枯落物厚度;Ⅳ龄级林分,主要影响因子有枯落物厚度、土壤全钾、林分密度、土壤 pH 值、基面积。两个龄级林分更新都表现出高个体数,低成活率的现象,Ⅳ龄级林分中 70%的华北落叶松天然更新苗在高度<5cm 的时候死亡,Ⅲ龄级林分天然更新苗的死亡率更是达到了 94%,枯落物厚度是造成这种现象的主要因素。

(3) Ⅲ龄级林分天然更新苗在早期生长中受土壤-枯落物因子限制比较大,而后林分结构因子逐渐成为主要的限制性因子,这种现象在Ⅳ龄级林分中体现不明显,表现为除基面积外的林分结构变量对 5 个高度等级幼苗呈正相关。

以上结论揭示了影响塞罕坝华北落叶松人工林更新不良的关键因子,有助于针对当地华北落叶松人工林的实际林分状况进行相应的经营管理,以提高林分更新能力,改善林分结构,提升林分健康水平。

参考文献(References):

- [1] 闫海冰,韩有志,杨秀清,李乐. 关帝山云杉天然更新与土壤有效氮素异质性的空间关联性. 应用生态学报, 2010, 21(3): 533-540.

- [2] 杨秀清, 韩有志, 李乐, 陈欣, 游静. 华北山地典型天然次生林土壤氮素空间异质对落叶松幼苗更新的影响. 生态学报, 2009, 29(9): 4656-4664.
- [3] 陈永富. 森林天然更新障碍机制研究进展. 世界林业研究, 2012, 25(2): 41-45.
- [4] 张志东, 毛培利, 刘玉虹, 李秋艳, 刘苏静, 薛钦昭. 林分结构对烟台黑松海岸防护林天然更新的影响. 生态学报, 2010, 30(8): 2205-2211.
- [5] 陈圣宾, 宋爱琴, 李振基. 森林幼苗更新对光环境异质性的响应研究进展. 应用生态学报, 2005, 16(2): 365-370.
- [6] 丁易, 臧润国, 杨世彬, 蔡笃磊, 王进强, 周照骊. 海南霸王岭棕榈植物对热带低地雨林树木更新的影响. 林业科学, 2009, 45(9): 18-23.
- [7] 韩广轩, 王光美, 毛培利, 张志东, 于君宝, 许景伟. 山东半岛北部黑松海防林幼龄植株更新动态及其影响因素. 林业科学, 2010, 46(12): 158-164.
- [8] 朱教君, 刘足根, 王贺新. 辽东山区长白落叶松人工林天然更新障碍分析. 应用生态学报, 2008, 19(4): 695-703.
- [9] Scariot A. Seedling mortality by litterfall in Amazonian forest fragments. Biotropica, 2000, 32(4): 662-669.
- [10] Muscolo A, Sidari M, Mercurio R. Influence of gap size on organic matter decomposition, microbial biomass and nutrient cycle in Calabrian pine (*Pinus laricio*, Poiret) stands. Forest Ecology and Management, 2007, 242(2/3): 412-418.
- [11] 任学敏, 杨改河, 秦晓威, 王得祥, 刘振学, 赵双喜, 白宇. 巴山冷杉-牛皮桦混交林乔木更新及土壤化学性质对更新的影响. 林业科学, 2012, 48(1): 1-6.
- [12] 朱教君, 李凤芹, 松崎健, 榎田. 间伐对日本黑松海岸林更新的影响. 应用生态学报, 2012, 13(11): 1361-1367.
- [13] Borcard D, Legendre P, Drapeau P. Partialling out the spatial component of ecological variation. Ecology, 1992, 73(3): 1045-1055.
- [14] Ter Braak C J F. Canonical correspondence analysis; a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. Ecology, 1986, 67(5): 1167-1179.
- [15] Burrascano S, Lombardi F, Marchetti M. Old-growth forest structure and deadwood: Are they indicators of plant species composition? A case study from central Italy. Plant Biosystems, 2008, 142(2): 313-323.
- [16] Catovsky S, Bazzaz F. Feedbacks between canopy composition and seedling regeneration in mixed conifer broad-leaved forests. Oikos, 2002, 98(3): 403-420.
- [17] Bungard R A, Zipperlen S A, Press M C, Scholes J D. The influence of nutrients on growth and photosynthesis of seedlings of two rainforest dipterocarp species. Functional Plant Biology, 2002, 29(4): 505-515.
- [18] Cintra R. Leaf litter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in Amazonian forest. Journal of Tropical Ecology, 1997, 13(5): 709-725.
- [19] 王贺新, 李根柱, 于冬梅, 陈英敏. 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.
- [20] Nakagawa M, Kurahashi A, Hogetsu T. The regeneration characteristics of *Picea jezoensis* and *Abies sachalinensis* on cut stumps in the sub-boreal forests of Hokkaido Tokyo University Forest. Forest Ecology and Management, 2003, 180(1/3): 353-359.
- [21] 李根柱, 王贺新, 朱书全, 朱教君, 于冬梅, 陈英敏. 东北次生林区枯落物对天然更新的障碍作用. 辽宁工程技术大学学报: 自然科学版, 2008, 27(2): 295-298.
- [22] 李霄峰, 胥晓, 王碧霞, 黄尤优, 王志峰, 李俊钰. 小五台山森林落叶层对天然青杨种群更新方式的影响. 植物生态学报, 2012, 36(2): 109-116.
- [23] 张志东, 韩广轩, 毛培利, 王光美, 薛钦昭. 成年个体密度、距海远近及下层植被对烟台黑松海防林天然更新的影响. 自然资源学报, 2009, 24(5): 782-790.
- [24] 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.
- [25] Hofgaard A. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. Journal of Vegetation Science, 1993, 4(5): 601-608.
- [26] Leemans R. Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden. Vegetatio, 1991, 93(2): 157-165.
- [27] Nilsson M C, Wardle D A. Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. Frontiers in Ecology and the Environment, 2005, 3(8): 421-428.
- [28] Monti L, Campanello P I, Gatti M G, Blundo C, Austin A T, Sala O E, Goldstein G. Understory bamboo flowering provides a very narrow light window of opportunity for canopy-tree recruitment in a neotropical forest of Misiones, Argentina. Forest Ecology and Management, 2011, 262(8): 1360-1369.
- [29] 王永健, 陶建平, 李媛, 余小红, 席一. 华西箭竹对卧龙高山森林不同演替阶段物种多样性与乔木更新的影响. 林业科学, 2007, 43(2): 1-7.
- [30] Howe H F, Smallwood J. Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics, 1982, 13: 201-228.
- [31] 张志东, 臧润国. 海南岛霸王岭热带天然林景观中木本植物功能型分布的影响因素. 植物生态学报, 2007, 31(6): 1092-1102.