

DOI: 10.5846/stxb202012173207

赵家豪,孙晓丹,叶钰倩,祝于红,雷平,陈斌,关庆伟.微地形对江西武夷山南方铁杉针阔混交林幼树更新的影响.生态学报, 2022, 42(6): 2357-2367.

Zhao J H, Sun X D, Ye Y Q, Zhu Y H, Lei P, Chen B, Guan Q W. Effect of micro-topography on the saplings regeneration in the coniferous (*Tsuga chinensis* var. *tchekiangensis*) and broadleaf mixed forest in the Wuyishan, Jiangxi Province. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(6): 2357-2367.

微地形对江西武夷山南方铁杉针阔混交林幼树更新的影响

赵家豪^{1,2}, 孙晓丹^{1,2}, 叶钰倩^{1,2}, 祝于红³, 雷平³, 陈斌^{1,2}, 关庆伟^{1,2,*}

1 南京林业大学生物与环境学院, 南京 210037

2 南京林业大学南京现代林业创新协同中心, 南京 210037

3 江西武夷山国家级自然保护区管理局, 上饶 334515

摘要:为探讨江西武夷山南方铁杉针阔混交林内不同微地形中幼树更新特征的差异,明晰不同微地形生境对幼树天然更新的影响。以江西武夷山国家级自然保护区内海拔约 1800m 的南方铁杉针阔混交原始林为研究对象,基于在其中建立的中亚热带南方铁杉针阔混交林动态监测固定样地首次调查数据,将固定样地中 160 个 20m×20m 的样方根据其海拔、凹凸度和坡度 3 种地形参数通过 C-均值模糊聚类划分成不同的微地形生境,比较这不同微地形下的更新幼树种类组成及幼树更新特征,包括幼树密度、幼树平均胸径、平均高、平均冠幅、空间分布格局,分析不同微地形下幼树更新特征与地形因子、林分因子之间的关系。结果显示:(1)通过聚类分析,最终将固定样地的微地形生境划分成 4 类,分别为陡坡、凹地、凸地、缓坡。(2)4 类微地形更新幼树优势种组成类似,但优势程度存在差异。闽皖八角幼树在 4 类微地形中的重要值皆为第一,均大于 43%。建群种南方铁杉的幼树在凸地的重要值为 9.09%,具有一定优势;在陡坡的重要值为 0.62%,优势程度较差。(3)陡坡的更新幼树密度最高,为 399 株/hm²,高于凹地、凸地和缓坡;幼树平均胸径和平均高的大小表现为:缓坡>凸地>凹地>陡坡,幼树平均冠幅表现为凸地>缓坡>凹地>陡坡。缓坡的幼树生长情况最优,凸地次之,陡坡的幼树生长情况最差。部分幼树更新特征指标在 4 类不同微地形中存在显著性差异($P<0.05$)。(4)更新幼树在不同微地形中的分布类型均为聚集分布,聚集强度依次为缓坡>凸地>凹地>陡坡。幼树优势种闽皖八角多数聚集于样地的右下坡区域,南方铁杉幼树偏好地势较高的地形。(5)相关分析结果表明,地形因子中仅海拔与幼树更新存在关联,4 类微地形下部分林分因子与幼树更新具有显著相关性($P<0.05$)。微地形对南方铁杉针阔混交林幼树的天然更新具有影响,林分密度是影响不同微地形中幼树更新的主要因素。更新幼树适宜定居和生长在陡坡微地形中,南方铁杉幼树更多分布在光照最为充足的微地形中。研究可为森林生态系统稳定性的维持和珍稀物种南方铁杉的保育提供科学依据。

关键词:南方铁杉;针阔混交林;微地形;幼树更新;空间分布

Effect of micro-topography on the saplings regeneration in the coniferous (*Tsuga chinensis* var. *tchekiangensis*) and broadleaf mixed forest in the Wuyishan, Jiangxi Province

ZHAO Jiahao^{1,2}, SUN Xiaodan^{1,2}, YE Yuqian^{1,2}, ZHU Yuhong³, LEI Ping³, CHEN Bin^{1,2}, GUAN Qingwei^{1,2,*}

1 College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

2 Co-Innovation Center for the Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

3 Administrative Bureau of Jiangxi Wuyishan National Nature Reserve, Shangrao 334515, China

基金项目:国家重点研发计划项目(2016YFC0502703)

收稿日期:2020-12-17; **网络出版日期:**2021-11-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: guanqian999@163.com

Abstract: Based on investigation data in permanent plot of coniferous (*Tsuga chinensis* var. *tchekiangensis*) and broadleaf mixed virgin forest in the Wuyishan National Natural Reserve of Jiangxi Province, species composition and renewal characteristics of saplings in different terrains were analyzed, and the relationship between saplings renewal and terrain factors were discussed, which provided scientific basis for maintaining biodiversity of forest ecosystem and conservation of rare and relic plant of *T. chinensis* var. *tchekiangensis*. The coniferous and broadleaf mixed virgin forest at an elevation around 1800 m was set as research site. One hundred and sixty samples of 20×20m plots were divided into different micro-topographies by fuzzy C-mean clustering analysis of three terrain factors; there are elevation, convexity and slope. Under different micro-topography habitats, we compared the species composition and regeneration characteristics of saplings, including saplings density, the average diameter at breast height (DBH), height, crown width and spatial distribution pattern of saplings. The relationship between regeneration characteristics and terrain factors and stand factors was analyzed. The results showed that: (1) through cluster analysis, the micro-topographic habitats in permanent plot were divided into four categories: steep slope, concave, ridge and gentle slope. (2) The compositions of the regeneration dominant saplings in four micro-topography types were similar, but the degrees of dominance were different. *Illicium minwanense* was in an absolute dominant position in these four types, and *T. chinensis* var. *tchekiangensis* saplings had certain advantages in ridge, but the degree of dominance in steep slope was poor. (3) The saplings density in steep slope was the highest, followed by concave, ridge and gentle slope. The average DBH and average height of saplings were as follows: gentle slope>ridge>concave>steep slope, and the average crown width of saplings was ridge>gentle slope>concave>steep slope, which showed saplings growth status in gentle slope was the best, followed by ridge, and saplings growth status in steep slope was the worst. (4) Regenerated saplings in different micro-topographies were all showed an aggregated distribution pattern spatially, and the order of aggregation intensity was gentle slope>ridge>concave>steep slope. The saplings dominant specie *I. minwanense* mostly gathered in the right lower part of the sample plot. The saplings dominant specie *I. minwanense* mostly gathered in the right lower part of the sample plot, while *T. chinensis* var. *tchekiangensis* saplings preferred a high-lying terrain. while *T. chinensis* var. *tchekiangensis* saplings preferred a high-lying terrain. (5) Only elevation of the terrain factors was associated with saplings regeneration, and some stand factors under four micro-topography categories were significantly correlated with saplings regeneration ($P<0.05$). Micro-topography had a certain influence on saplings regeneration in this virgin forest. Stand density was the major factor affecting saplings regeneration in different micro-topographies. Saplings were suitable for settlement and growth on steep slope and concave, and *T. chinensis* var. *tchekiangensis* saplings were more distributed on the micro-topography with the most abundant light. The results could provide scientific basis for maintaining stability and biodiversity of forest ecosystem and conservation of rare and relic plant of *T. chinensis* var. *tchekiangensis*.

Key Words: *Tsuga chinensis* var. *tchekiangensis*; coniferous and broadleaf mixed forest; micro-topography; saplings regeneration; spatial distribution

天然更新是森林生态系统维持生物多样性和资源自我繁衍的重要方式,对森林群落稳定及演替具有重要影响^[1]。研究表明,森林更新不仅受更新树种自身遗传学^[2]和生态学特性^[3]因素决定,同时也受环境条件^[4]、林分结构^[5]、病原体^[6]及干扰^[7]等外部因素的影响。其中,地形因子一直被认为是天然更新的环境驱动因素^[8-9],赵雪等^[10]发现地形对典型阔叶红松林主要乔木幼苗的存活和死亡具有显著影响。在海南甘什岭,地形是影响海南低地次生雨林华南省藤(*Calamus rhabdocladus*)种群数量及生长特征的重要环境因子^[11]。植物由于不同的生态学特性对环境因子主动或被动的适应,都驱使植物向利于生存的地形条件分布^[12]。Gunatilleke 等^[13]发现沟谷地形具有较高的生物多样性,是因为生长速度快、不耐荫的幼苗偏好沟谷地形,而喜光树种则倾向于山脊地形进行天然更新^[14]。

地形是一类复杂的综合环境因子,可由海拔、坡度、坡位及凹凸度等多种因子进行区分^[15]。更新在很大程度上受海拔和坡向的影响^[16]。在大尺度的海拔梯度变化中,长白山地区红松(*Pinus koraiensis*)在排除采伐干扰下,高海拔地区的针、阔叶树更新幼苗密度均高于低海拔地区^[17]。秦岭山地的幼树密度随海拔的升高呈现先增加后逐渐减少的趋势^[18]。美国针叶林中北坡植物更新密度要多于南坡,不同坡向对水分、土壤因子影响较大,幼苗表现出对坡向较高的依赖性^[19-20]。因此地形能很好地解释温带森林中物种的分布格局。坡度

在一定程度上可以影响幼苗和幼树的多度和密度^[21]。在黄土丘陵沟壑区,凹凸度是影响植物种子萌发、存活和生长的决定性因子^[22]。综上发现,在亚热带地区,地形因子对山地森林天然更新影响的研究较少。

南方铁杉(*Tsuga chinensis* var. *tchekiensis*)是我国固有的第三纪孑遗植物,具有很高的科研价值。江西武夷山国家级自然保护区保存有 1560hm²的南方铁杉天然林,是南方铁杉在我国仅有的较大局域种群分布区域^[23]。近年来南方铁杉原生植被不断遭受破坏,造成生境丧失及碎片化、空间分布斑块化、竞争能力降低、种群数量锐减的现状^[24]。已有研究发现在广西猫儿山^[25]、湖南桃源洞^[26]等地南方铁杉林更新能力不足,无法实现天然更新,但都是从种群动态的角度来进行诠释,关于南方铁杉天然林的更新特征及更新机制的研究仍较少。因此,本研究以南方铁杉针阔混交原始林为研究对象,基于江西武夷山国家级自然保护区内的长期监测固定样地的调查数据,分析固定样地不同微地形中幼树更新特征的差异,旨在明晰微地形对南方铁杉针阔混交林天然更新的影响,以期对森林生态系统稳定性的维持和珍稀物种南方铁杉的保育提供科学依据。

1 研究区概况

研究地点为江西武夷山国家级自然保护区,位于江西省上饶市铅山县南沿、武夷山脉北段西北坡,地理位置 117°39'30"—117°55'47"N,27°48'11"—28°00'35"E,平均海拔约 1200m,保护区东南方与福建武夷山国家级自然保护区相连^[23]。该地属海洋性气候和大陆性气候的过渡地带,区内地貌形态为强烈侵蚀的岩浆岩中山地貌。年平均气温 14.2℃;月平均气温 1 月最低,为 3.6℃,7 月最高,为 23.8℃;年均降水量 1814—3545mm;年均蒸发量 553—941mm;年均湿度 80%—92%。保护区土壤是典型的亚热带中山土壤,成土母岩为火山凝灰岩,土壤腐殖质厚度约 5cm^[27]。

保护区主要生态系统类型中亚热带中山山地森林生态系统,南方铁杉天然林分布面积达 1560hm²^[23],其他常见植被类型有常绿落叶阔叶混交林(海拔 1300—1800m)、中山针阔混交林(海拔 1500—1900m)、山地暖性常绿针叶林(海拔 1700—1900m)^[28]。保护区内的植物地理区系呈现由温带向亚热带过渡的现象^[29];植物种类十分丰富,南方铁杉、红豆杉(*Taxus chinensis*)、香榧(*Torreya grandis*)、鹅掌楸(*Liriodendron chinensis*)、川黄檗(*Phellodendron chinensis*)等 21 种野生植物是保护区的重点保护对象。

2 研究方法

2.1 固定样地设置

根据史密斯桑尼亚热带研究所的热带森林科学研究中心(The Center for Tropical Forest Science, CTFS)样地建设标准^[30],2014 年于江西武夷山国家级自然保护区内黄岗山区西北坡设置了中亚热带南方铁杉针阔混交林动态监测固定样地,固定样地中心点坐标为 27°50'26"N,117°45'43"E,平均海拔约 1800m,最低海拔 1758m,最高海拔 1843m,高差约 85m,地形变化多样且明显(图 1)。样地面积为 6.4hm²(400m×160m),运用全站仪将样地分成 160 个 20m×20m 的样方并测量每个顶点的海拔^[29]。

2015 年 8 月,在固定样地中进行植物资源调查,在

每个 20m×20m 样方内进行每木检尺,包括物种鉴别、坐标定位、胸径测量和编号挂牌,记录每个调查对象的胸径、树高、冠幅等生长指标。样地中 DBH≤4cm 且 H≤3m 的乔木幼树划分为更新幼树^[31],本文采用 5 个更新指标来描述幼树更新特征,分别为:幼树密度、幼树平均胸径、幼树平均高、幼树平均冠幅和幼树空间分布格局^[32]。每个 20m×20m 样方随机设置 5 个 2m×2m 和 16 个 1m×1m 的小样方,分别记录每个小样方内灌木和

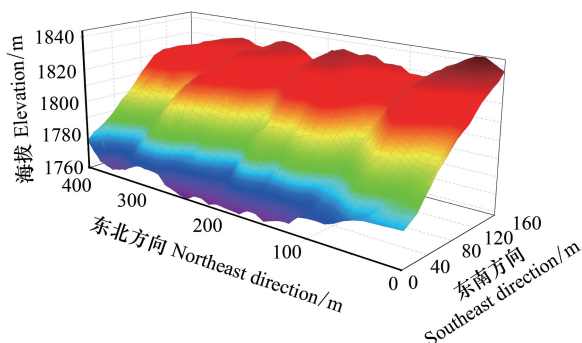


图 1 江西武夷山固定样地地形立体图

Fig.1 Relief map of permanent plot in Jiangxi Wuyishan

草本的种名及盖度等指标。

2.2 地形聚类

因整个固定样地皆处于同一个坡向,故只选取海拔、坡度、凹凸度 3 个地形参数进行聚类分析。其中样方海拔为 20m×20m 的样方 4 个顶点的海拔平均值;凹凸度为该样方的海拔减相邻 8 个样方的海拔平均值的差值,处于固定样地边缘的样方凹凸度为样方中心的海拔减去 4 个顶点的海拔平均值,若凹凸度>0,则该样方地势高于周围样方,反之则低;从样方 4 个顶点取 3 个顶点组成一个平面,4 个顶点可以组合成 4 个不同的平面,这 4 个平面与样方投影面夹角的平均值为该样方的坡度^[33]。

参考宫贵权等^[34]在浙江古田山划分地形的办法,通过对固定样地中每个 20×20m 样方的平均海拔、坡度和凹凸度进行 C-均值模糊聚类分析^[35],将 160 个样方划分为不同的微地形生境类型。

2.3 数据处理

采用 Excel 2016 进行原始数据校对和整理分析。通过 SPSS 21.0 对不同微地形中的基础特征、幼树更新特征之间进行方差分析、对不同微地形下幼树更新特征与地形因子、林分因子之间进行相关性分析。根据海拔、坡度和凹凸度 3 个地形参数,使用 R3.4.3 软件对样地进行 C-均值模糊聚类并划分不同的微地形。利用 Origin 9.0 软件完成数据制图。参考郑元润^[36]的分析方法,运用方差均值比法(V/m)、聚块性指标(I_{PI})和负二项参数(K)对更新幼树进行种群分布格局分析。幼树物种重要值=相对密度+相对频度^[37]。

3 结果

3.1 微地形划分

根据海拔、凹凸度、坡度 3 种地形因子最终将整个固定样地划分为陡坡、凹地、凸地和缓坡 4 类不同的微地形生境,4 类微地形特征详见表 1。陡坡所占的面积最大,凹地所占的面积最小,凸地和缓坡所占的面积相近。4 类微地形的海拔和凹凸度表现出显著差异($P<0.05$),海拔由高到低为缓坡>凸地>凹地>陡坡,凹凸度由大到小为凸地>陡坡>缓坡>凹地;坡度由大到小为陡坡>凹地>凸地>缓坡,但凹地和凸地之间的坡度没有显著性差异,其余微地形生境的坡度之间存在显著性差异($P<0.05$)。树种平均胸径在各微地形生境中表现为陡坡>凹地>凸地>缓坡。缓坡的林分密度最大,陡坡最小;而缓坡的母树密度最小,陡坡最大。凹地的灌木盖度最小,其余 3 类微地形的灌木盖度相近,凸地和缓坡草本盖度显著高于陡坡和凹地的草本盖度。图 2 显示陡坡主要分布在坡下,缓坡主要分布在坡上,凹地和凸地主要分布在坡中。

表 1 江西武夷山固定样地 4 类微地形特征
Table 1 Features of four micro-topographies of permanent plot in Jiangxi Wuyishan

微地形 Micro-topography	陡坡 Steep slope	凹地 Concave	凸地 Ridge	缓坡 Gentle slope
样方数 Sample numbers	50	29	41	40
面积 Area/hm ²	2	1.16	1.64	1.6
丰富度 Abundance	76	62	52	53
平均海拔 Mean elevation/m	1780.36±1.36d	1802.76±1.76c	1818.60±1.62b	1825.28±1.00a
平均凹凸度 Mean convexity	0.14±0.17b	-2.20±0.19d	2.92±0.13a	-0.29±0.14bc
平均坡度 Mean slope/(°)	35.47±1.71a	28.53±2.36b	23.15±1.28bd	10.65±2.18c
平均胸径 Average DBH/cm	10.28±1.55a	8.76±1.28b	7.95±0.99b	7.19±1.29b
林分密度 Stand density/(株/hm ²)	2247±145b	2520±250b	3400±257a	3654±234a
母树密度 Parent tree density/(株/hm ²)	330±19a	206±17b	224±21b	134±14c
灌木盖度 Shrub coverage/%	44.00±1.83a	37.07±2.24b	44.22±2.23a	42.03±2.17ab
草本盖度 Herbaceous coverage/%	26.90±2.80b	29.79±4.53b	42.20±3.99a	41.46±4.58a

DBH:胸径 Diameter at breast height.

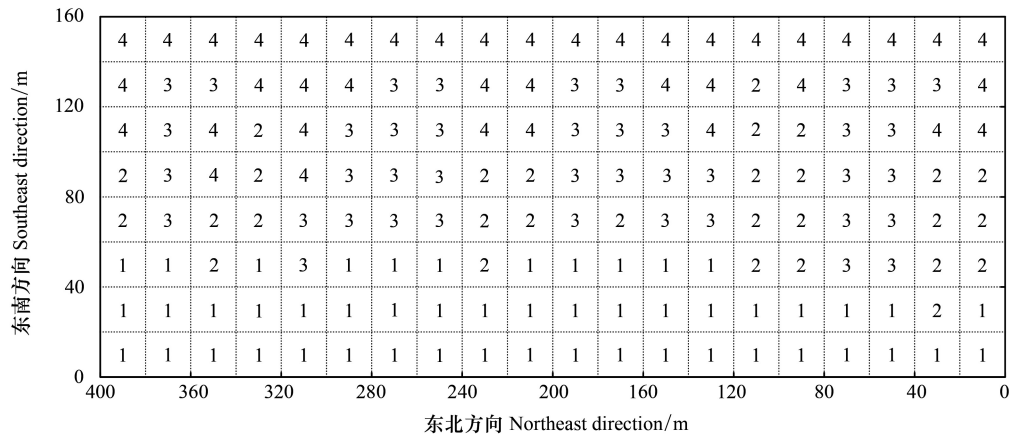


图2 江西武夷山固定样地中4类微地形的分布

Fig.2 Distribution of four micro-topographies of permanent plot in Jiangxi Wuyishan

1:陡坡;2:凹地;3:凸地;4:缓坡;海拔、坡度和凹凸度数值是用离差标准化后进行C-均值聚类,再还原为实际聚类中心值

3.2 不同微地形下的更新幼树种类组成

从表2可以看出,4类微地形更新幼树优势种组成类似,但优势程度存在差异。陡坡的乔木更新幼树丰富度最多,共有30种;其次为凹地,共有22种;凸地与缓坡最少,皆为20种,与样地中的物种丰富度大小顺序一致。同时出现在4类微地形中的乔木幼树共有12种,占有更新幼树的32.43%,闽皖八角(*Illicium minwanense*)在4类微地形皆处于绝对优势地位,重要值分别为86.97%、80.10%、63.71%和43.26%。除去闽皖八角,陡坡更新优势树种有多脉青冈(*Cyclobalanopsis multinervis*)、叶萼山矾(*Symplocos phyllocalyx*)和山矾(*Symplocos sumuntia*),重要值均大于10%。凹地更新优势树种有多脉青冈和叶萼山矾,重要值均大于20%。凸地更新优势树种有红桉杨(*Rhus punjabensis* var. *sinica*)、多脉青冈、老鸱铃(*Styrax hemsleyanus*)和红柴枝(*Meliosma oldhamii*),重要值均大于12%。缓坡更新优势树种有老鸱铃、红桉杨、多脉青冈和云锦杜鹃(*Rhododendron fortunei*),重要值均大于11%。建群种南方铁杉在4类微地形中的重要值分别处于0.62%—9.09%之间,在凸地的幼树中具有一定的优势,在陡坡的优势程度较差。

表2 不同微地形乔木幼树组成及其重要值/%

Table 2 Composition and importance values of saplings in different micro-topographies

树种 Tree species	微地形 Micro-topography			
	陡坡 Steep slope	凹地 Concave	凸地 Ridge	缓坡 Gentle slope
闽皖八角 <i>Illicium minwanense</i>	86.97	80.10	63.71	43.26
多脉青冈 <i>Cyclobalanopsis multinervis</i>	18.76	23.64	19.52	12.94
叶萼山矾 <i>Symplocos phyllocalyx</i>	12.55	26.02	3.94	1.84
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	10.94	6.31	3.94	3.69
老鸱铃 <i>Styrax hemsleyanus</i>	8.69	14.19	17.43	42.07
锈叶新木姜子 <i>Neolitsea cambodiana</i>	8.32	1.97	2.23	
浙闽新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>undulata</i>	6.33	2.36		
天目木姜子 <i>Litsea auriculata</i>	6.21		6.86	2.47
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	5.71	4.74	7.37	5.56
天目紫茎 <i>Stewartia gemmata</i>	4.97	5.92	3.43	1.84
香冬青 <i>Ilex suaveolens</i>	4.47	4.33		
红柴枝 <i>Meliosma oldhamii</i>	4.22	1.58	12.33	9.85
白蜡树 <i>Fraxinus chinensis</i>	3.23	1.58	1.72	8.03
红桉杨 <i>Rhus punjabensis</i> Stewart var. <i>sinica</i>	3.10	3.55	26.33	25.32
柯 <i>Lithocarpus glaber</i>	2.36		1.72	1.84
具柄冬青 <i>Ilex pedunculosa</i>	1.86		3.94	1.84

续表

树种 Tree species	微地形 Micro-topography			
	陡坡 Steep slope	凹地 Concave	凸地 Ridge	缓坡 Gentle slope
云锦杜鹃 <i>Rhododendron fortunei</i>	1.86	6.72	6.86	11.69
枳椇 <i>Hovenia acerba</i>	1.25			
冬青 <i>Ilex chinensis</i>	1.24			
灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	0.75			1.84
南方铁杉 <i>Tsuga chinensis</i> var. <i>tchekiangensis</i>	0.62	5.52	9.09	7.38
赤杨叶 <i>Alniphyllum fortunei</i>	0.62			
小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinifolia</i>	0.62			
雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i>	0.62		4.45	
秀丽槭 <i>Acer elegantulum</i>	0.62	1.58		
短尾柯 <i>Lithocarpus brevipendulus</i>	0.62			
银钟花 <i>Halesia macgregorii</i>	0.62	1.58		
天目木兰 <i>Magnolia amoena</i>	0.62			
毛漆树 <i>Toxicodendron trichocarpum</i>	0.62			4.94
青榨槭 <i>Acer davidii</i>	0.62	1.58		
棕脉花楸 <i>Sorbus dunnii</i>		1.97		4.94
豆梨 <i>Pyrus calleryana</i>		1.58	1.72	6.78
短柱柃 <i>Eurya brevistyla</i>		1.58		
甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>		1.58		
乐昌含笑 <i>Michelia chapensis</i>			1.72	
黄山松 <i>Pinus taiwanensis</i>			1.72	
毛山荆子 <i>Malus mandshurica</i>				1.84

3.3 不同微地形下的幼树更新特征

图 3 显示,陡坡的幼树密度显著高于其他 3 种微地形 ($P<0.05$),为 399 株/hm²,相对具备一定的更新能力,凹地其次,其幼树密度显著高于凸地和缓坡 ($P<0.05$),凸地和缓坡的幼树密度仅 124 株/hm²和 100 株/hm²,更新能力最差。陡坡的幼树平均胸径显著低于其他 3 种微地形 ($P<0.05$),其他 3 种微地形的幼树平均胸径之间不存在显著性差异 ($P>0.05$)。幼树平均高的大小趋势表现为:缓坡>凸地>凹地>陡坡,其中陡坡、凹地和缓坡之间存在显著性差异 ($P<0.05$),而凸地与凹地、缓坡之间不存在显著性差异 ($P>0.05$)。缓坡的幼树平均冠幅仅次于凸地,且缓坡的幼树平均冠幅与凹地和凸地不存在显著性差异 ($P>0.05$),陡坡的幼树平均冠幅最小。综合表明,缓坡的幼树生长情况最优,凸地次之,陡坡的幼树生长情况最差。

表 3 显示各微地形中的幼树分布的方差均值比 (V/m) 均大于 1,聚块性指标 (I_{PI}) 均大于 1,且负二项参数 (K) 均大于 0,综合表明更新幼树在不同微地形中的分布类型均为聚集分布。当 K 值越小,聚集强度越大,陡坡中的更新幼树聚集强度最大,其次为凹地、凸地和缓坡。

表 3 不同微地形下乔木幼树空间分布格局

Table 3 Spatial distribution pattern of saplings in different micro-topographies

微地形 Micro-topography	陡坡 Steep slope	凹地 Concave	凸地 Ridge	缓坡 Gentle slope
V/m	17.58	6.64	3.86	3.26
t	82.05 *	20.12 *	12.81 *	9.96 *
I_{PI}	2.04	1.61	1.58	1.56
K	0.98	1.71	1.80	1.85
分布类型 Pattern	聚集分布	聚集分布	聚集分布	聚集分布

V/m : 方差/均值比; t : 检验值; I_{PI} : 聚块性指数; K : 负二项参数; *: $P<0.05$

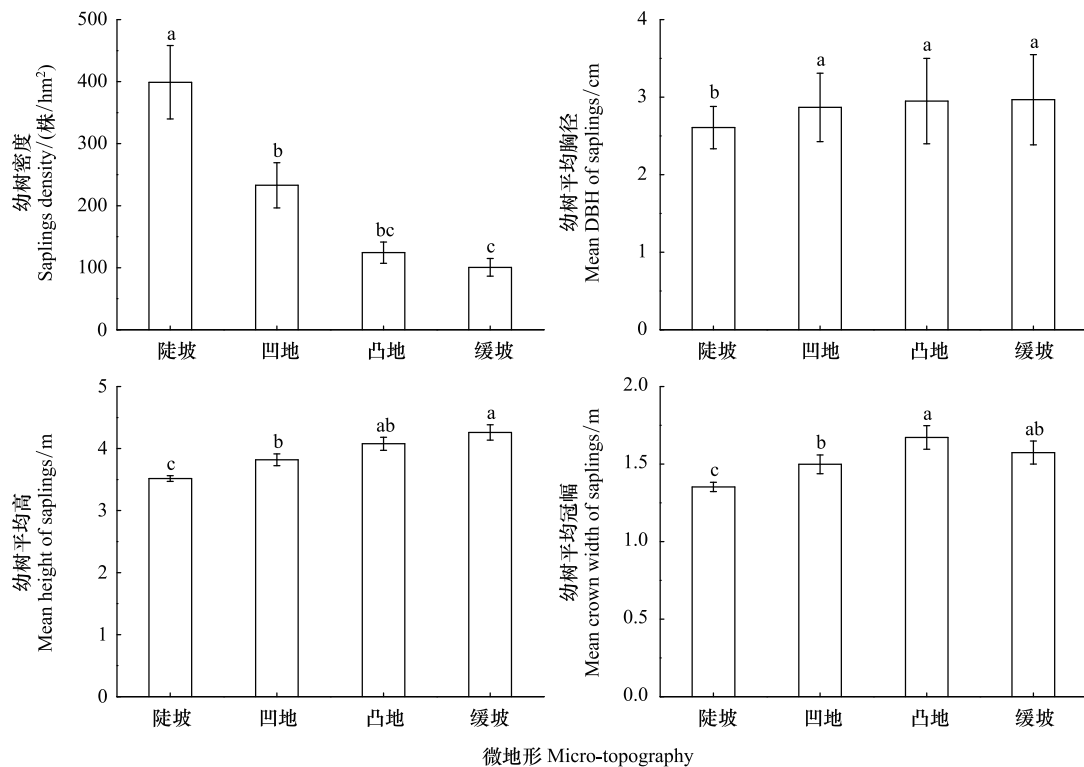


图3 不同微地形下的幼树密度及生长特征(均值±标准误)

Fig.3 Density and growth characteristics of saplings in different micro-topographies (Mean±SD)

图4显示,幼树优势种闽皖八角多数聚集于样地的右下坡,在坡上鲜有分布,与其有类似分布的有叶萼山矾和山矾。老鸱铃和红桤杨则主要分布在样地的左上坡,其余部分有零星分布。多脉青冈倾向于地势较低的地形,而南方铁杉更倾向于地势较高的地形。

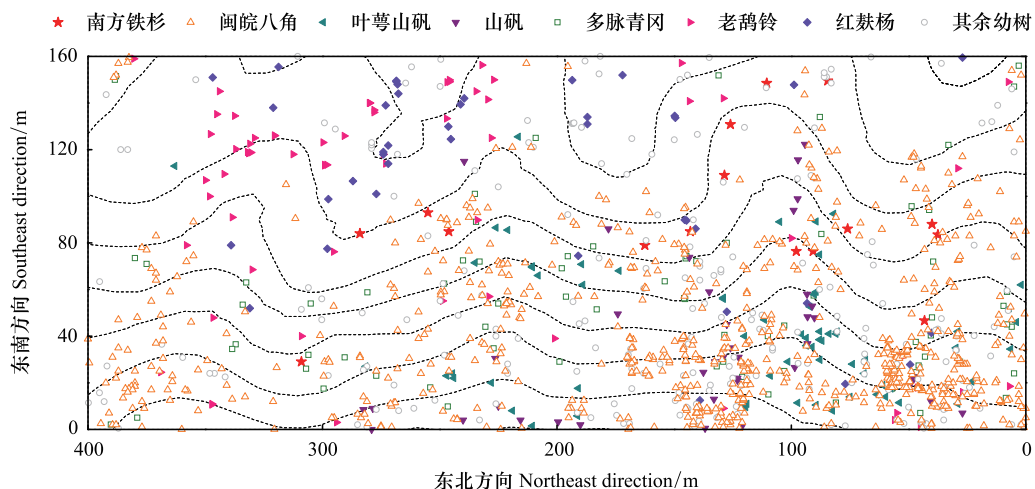


图4 不同幼树在固定样地中的空间分布

Fig.4 Spatial distribution of different saplings in permanent plot

3.4 不同微地形下幼树更新特征影响因子的相关性分析

从表4中可以看出,地形因子中仅海拔与幼树更新存在关联,4类微地形下部分林分因子与幼树更新具有显著相关性。陡坡中,幼树平均胸径和平均高与海拔呈显著正相关($P<0.05$),幼树密度与林分密度呈极显

著正相关 ($P<0.01$), 与母树密度呈显著正相关 ($P<0.05$), 而幼树密度与灌木盖度呈极显著负相关 ($P<0.01$)。凹地中幼树密度与海拔呈极显著负相关 ($P<0.01$), 与灌木盖度呈极显著负相关 ($P<0.01$); 幼树平均高与林分密度呈极显著正相关 ($P<0.01$)。凸地中仅幼树平均冠幅与草本盖度呈极显著正相关 ($P<0.01$)。缓坡中幼树平均胸径与海拔呈显著正相关 ($P<0.05$), 幼树平均冠幅与海拔呈显著负相关 ($P<0.05$)。

4 讨论

4.1 不同微地形的林分条件基本特征及幼树物种组成

位于陡坡处的样地面积最大, 生境中物种丰富度最高, 其次是凹地, 尽管凹地面积最小, 但地形低洼更容易资源积累, 能为更多的物种提供生存的选择^[38]。一般来说, 陡坡的坡度较大, 会增加地表径流的通量和速度, 改变了土壤结构和植物所需的营养物质, 不利于植株的存活^[39]; 而凹地的整体光照条件较差, 一旦冠层出现较大径级植株, 林下光照条件将更为缺乏^[40], 另外由于凹地地势低洼, 水分在凹地中不易流失, 会导致土壤透气性差, 植物受水分和低氧胁迫而易死亡^[41]。缓坡地势平坦, 凸地光照充足, 皆有利于植物生长, 因此缓坡和凸地的林分密度显著高于陡坡和凹地。4 类微地形生境的植株平均胸径则相反, 在陡坡中最大, 凹地其次, 说明这两种微地形里中、大径级的植株占比较多, 可能是因为中、大径级的植株对林分水热条件利用率高^[42], 林下小径级的灌木不易存活, 占比较少。

表 4 不同微地形下幼树更新特征与影响因子相关性分析

Table 4 Correlation coefficient between sapling regeneration characteristics and influence factors in different micro-topographies

微地形 Micro-topography	更新特征 Regeneration characteristics	海拔 Elevation/m	坡度 Slope/(°)	凹凸度 Convexity	林分密度 Stand density/ (株/hm ²)	母树密度 Parent tree density/ (株/hm ²)	灌木盖度 Shrub coverage/%	草本盖度 Herbaceous coverage/%
陡坡 Steep slope	SD	-0.181	-0.114	-0.217	0.801 **	0.282 *	-0.691 **	0.238
	MD	0.313 *	0.097	-0.119	0.027	0.052	-0.190	0.097
	MH	0.295 *	0.250	-0.076	0.134	0.024	0.002	0.159
	MC	0.068	-0.160	-0.044	-0.079	-0.147	0.162	-0.109
凹地 Concave	SD	-0.654 **	0.091	-0.148	0.111	0.315	-0.606 **	-0.012
	MD	0.196	-0.015	-0.006	0.283	-0.239	-0.264	-0.186
	MH	0.282	-0.096	-0.037	0.634 **	-0.153	0.068	-0.337
	MC	0.279	-0.178	0.163	0.089	0.007	-0.037	-0.223
凸地 Ridge	SD	-0.239	-0.170	0.295	-0.069	0.072	0.297	0.139
	MD	0.178	0.291	-0.311	0.110	-0.066	0.024	-0.119
	MH	0.145	0.176	-0.091	0.284	-0.215	0.023	0.258
	MC	0.004	0.046	0.213	0.211	-0.185	-0.027	0.505 **
缓坡 Gentle slope	SD	0.062	-0.144	0.098	0.012	0.153	0.139	-0.058
	MD	0.363 *	0.303	0.107	-0.169	-0.092	0.069	0.108
	MH	-0.148	-0.104	0.101	0.237	0.143	0.027	0.013
	MC	-0.382 *	0.015	-0.080	0.142	0.141	-0.048	-0.054

SD: 幼树密度 Saplings density; MD: 幼树平均胸径 Mean DBH of saplings; MH: 幼树平均高 Mean height of saplings; MC: 幼树平均冠幅 Mean crown width of saplings;

*, $P<0.05$; **, $P<0.01$

当气候条件相近时, 林分条件和微地形导致的林内微气候是山地森林幼树更新的关键^[9]。4 类微地形皆存在的幼树优势种有闽皖八角和多脉青冈, 说明闽皖八角和多脉青冈幼树在该气候条件下具有很高的环境适应性; 另外, 闽皖八角和多脉青冈皆为乔木层优势树种, 种源不是限制其天然更新的因素。建群种南方铁杉的更新状况不良, 郭连金等^[43]认为南方铁杉幼苗存活量低的原因是南方铁杉的种子散布能力小, 自然迁移能力低, 且休眠期较长。另一方面, 南方铁杉为喜光树种, 幼树在光照最为充足的凸地微地形中的分布较多, 其次是缓坡。丁巧玲等^[26]发现郁闭度过高是种子萌发量的限制因子, 固定样地林内中下层植被覆盖度较高的岩

桫欏(*Eurya saxicola*)、灯笼树(*Enkianthus chinensis*)、鹿角杜鹃(*Rhododendron latoucheae*)等严重阻碍了南方铁杉种子萌发和幼苗幼树生长,因此适当的人为干扰调控对南方铁杉林下更新具有促进作用。

4.2 不同微地形的幼树更新特征与影响因子

微地形通过影响光照、温度、水分、土壤养分等因子的再分配,进而影响更新幼树的分布^[44]。坡度的变化主要影响土壤厚度,坡度越大土壤受冲刷程度越严重,土壤厚度和养分越低^[45],且土壤含水量较低;地势是影响水分存留时间的重要因子,其与土壤湿度有一定的关联性,因此地势低洼有利于水分的存留,土壤含水量较高^[41],但光照不足。

本研究发现 4 种微地形生境中的林分密度与幼树密度的大小趋势相反,表明林分密度是影响不同微地形中幼树更新的主要因素。其中乔木幼树在陡坡和凹地的密度最大,说明倾向于陡坡和凹地微地形定居和生长,其幼树密度显著高于凸地和缓坡的幼树密度。陡坡和凹地的林分密度显著低于凸地和缓坡,郁闭度较低且大几率能够形成林隙,一旦形成林隙,能很好的满足幼树对光照和生长空间的需求^[46]。陡坡中幼树的聚集强度最大,这很有可能也是受到林隙的影响^[47];另外,本固定样地中的土壤 P 元素相对缺乏,在样地中下坡区域的含量较高^[48],很有可能是导致幼树主要分布在陡坡和凹地的一大因素。当幼树密度过大时,林下空间和资源的竞争强度增高,不可避免地影响幼树的生长状况^[4],陡坡的幼树平均胸径、平均高和平均冠幅都显著低于其余微地形中的幼树。

黄萍等^[49]发现当林分由低密度到中等密度时,林分密度对幼苗的补充起到积极影响。秦岭中段次生林中幼苗、幼树的更新密度随着林分密度的增加呈现出先增加后减少的趋势^[50]。在陡坡中,林分密度与幼树密度呈极显著正相关,说明在该强度下的林分密度是对幼树更新产生有利影响,可降低甚至抵消灌木草本对幼树更新的阻碍作用。凹地的幼树平均高与林分密度呈极显著正相关,可能是因为当林分密度过大时,林下植被水平空间上生长受限,选择增加高度来获取资源和空间^[32]。幼树密度随母树密度的增大而增大,与黄萍等^[49]的研究一致,母树密度越大代表该地种源充足,能确保足够的优质种子萌发和生长。

凹地微地形的幼树密度随着海拔的升高而减少,与张凡兵等^[51]的研究结果一致。凹地整体呈凹陷型,光照较其他微地形略差,导致的土壤温度较低有利于种子贮藏,但种子萌发需要一定的温度条件,当海拔上升时温度降低不利于种子萌发^[52]。陡坡与凹地中的幼树密度与灌木盖度呈极显著负相关,且草本盖度较高的凸地和缓坡中的幼树密度显著低于陡坡与凹地中的幼树密度,这与 O'Brien 等^[53]的研究结果一致,随着灌木盖度、草本盖度的不断增加,会抑制林下更新。这是因为灌木等地被与幼树存在竞争关系,不仅共同竞争林下光照和土壤养分和水分,还会影响食草动物的行为来影响幼树生长^[54]。凸地中幼树平均冠幅与草本盖度呈极显著正相关,这可能因为当草本盖度的增大,幼树密度减少,更新幼树间对有限资源的竞争减弱,有利于幼树冠幅的扩大和生长^[32]。

5 结论

本研究通过 C-均值模糊聚类方法划分不同微地形生境,研究了中亚热带山地森林中的微地形对天然更新的影响。结果发现,在江西武夷山国家级自然保护区 6.4hm²的南方铁杉针阔混交林固定样地中,不同微地形下的幼树天然更新特征存在差异,林分密度是影响不同微地形中幼树更新的主要因素。受生存空间、光照等资源条件的影响,更新幼树适宜定居和生长在陡坡微地形中,而南方铁杉幼树主要分布在光照最为充足的凸地微地形中。

参考文献(References):

- [1] Moktan M R, Gratzer G, Richards W H, Rai T B, Dukpa D, Tenzin K. Regeneration of mixed conifer forests under group tree selection harvest management in western Bhutan Himalayas. *Forest Ecology and Management*, 2009, 257(10): 2121-2132.
- [2] Aläkärppä E, Taulavuori E, Valledor L, Marttila T, Jokipii-Lukkari S, Karppinen K, Nguyen N, Taulavuori K, Häggman H. Early growth of Scots pine seedlings is affected by seed origin and light quality. *Journal of Plant Physiology*, 2019, 237: 120-128.

- [3] 汤景明, 翟明普. 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.
- [4] Tinya F, Múrialigeti S, Bidló A, Ódor P. Environmental drivers of the forest regeneration in temperate mixed forests. Forest Ecology and Management, 2019, 433: 720-728.
- [5] 欧芷阳, 庞世龙, 谭长强, 郑威, 何琴飞, 申文辉. 林分结构对桂西南蚬木种群天然更新的影响. 应用生态学报, 2017, 28(10): 3181-3188.
- [6] Fukasawa Y, Ando Y, Song Z W. Comparison of fungal communities associated with spruce seedling roots and bryophyte carpets on logs in an old-growth subalpine coniferous forest in Japan. Fungal Ecology, 2017, 30: 122-131.
- [7] Prévosto B, Gavinet J, Ripert C, Fernandez C. Identification of windows of emergence and seedling establishment in a pine Mediterranean forest under controlled disturbances. Basic and Applied Ecology, 2015, 16(1): 36-45.
- [8] Cantón Y, Del Barrio G, Solé-Benet A, Lázaro R. Topographic controls on the spatial distribution of ground cover in the Tabernas badlands of SE Spain. CATENA, 2004, 55(3): 341-365.
- [9] Collins R J, Carson W P. The effects of environment and life stage on *Quercus* abundance in the eastern deciduous forest, USA: are sapling densities most responsive to environmental gradients? Forest Ecology and Management, 2004, 201(2/3): 241-258.
- [10] 赵雪, 刘妍妍, 金光泽. 地形对阔叶红松林幼苗更新的影响. 应用生态学报, 2013, 24(11): 3035-3042.
- [11] 李雁冰, 范少辉, 彭超, 陈本学, 梁昌强, 刘广路. 坡形对华南省藤种群天然更新及生长的影响. 生态学杂志, 2019, 38(5): 1346-1351.
- [12] Punchi-Manage R, Getzin S, Wiegand T, Kanagaraj R, Gunatilleke C V S, Gunatilleke I A U N, Wiegand K, Huth A. Effects of topography on structuring local species assemblages in a Sri Lankan mixed dipterocarp forest. Journal of Ecology, 2013, 101(1): 149-160.
- [13] Gunatilleke C V S, Gunatilleke I A U N, Esufali S, Harms K E, Ashton P M S, Burslem D F R P, Ashton P S. Species habitat associations in a Sri Lankan Dipterocarp forest. Journal of Tropical Ecology, 2006, 22(4): 371-384.
- [14] 商侃侃, 达良俊. 孑遗落叶阔叶树种微地形空间分异格局及共存机制研究概述. 生态学杂志, 2013, 32(7): 1912-1919.
- [15] 刘海丰, 桑卫国, 薛达元. 暖温带森林优势种群的地形生境变异性. 生态学杂志, 2013, 32(4): 795-801.
- [16] Redmond M D, Kelsey K C. Topography and overstory mortality interact to control tree regeneration in spruce-fir forests of the southern Rocky Mountains. Forest Ecology and Management, 2018, 427: 106-113.
- [17] 徐振邦, 代力民, 陈吉泉, 王战, 戴洪才, 李昕. 长白山红松阔叶混交林森林天然更新条件的研究. 生态学报, 2001, 21(9): 1413-1420.
- [18] 康冰, 王得祥, 李刚, 高妍夏, 张莹, 杜焰玲. 秦岭山地锐齿栎次生林幼苗更新特征. 生态学报, 2012, 32(9): 2738-2747.
- [19] Dodson E K, Root H T. Conifer regeneration following stand-replacing wildfire varies along an elevation gradient in a ponderosa pine forest, Oregon, USA. Forest Ecology and Management, 2013, 302: 163-170.
- [20] Francis D, Ex S, Hoffman C. Stand composition and aspect are related to conifer regeneration densities following hazardous fuels treatments in Colorado, USA. Forest Ecology and Management, 2018, 409: 417-424.
- [21] 董丽, 郭东翌, 段毅豪, 上官铁梁, 张婕, 王治明. 灵空山辽东栎-油松林更新空间分布格局及其与地形因子的关系. 应用与环境生物学报, 2013, 19(6): 914-921.
- [22] 王东丽, 焦菊英, 王宁, 杜华栋, 寇萌, 于卫洁, 胡澍. 黄土丘陵沟壑区不同侵蚀微环境对植物更新的影响. 干旱区研究, 2017, 34(5): 1141-1148.
- [23] 袁荣斌, 邹思成, 兰文军, 徐新宇. 江西武夷山国家级自然保护区南方铁杉资源调查初报. 江西林业科技, 2012, (4): 37-39, 60-60.
- [24] 杨清培, 金志农, 裴利洪, 施建敏, 程松林, 郭英荣, 陈伏生. 江西武夷山南方铁杉更新格局及代际关联性分析. 生态学杂志, 2014, 33(4): 939-945.
- [25] 李林, 魏识广, 黄忠良, 曹洪麟, 莫德清. 猫儿山两种孑遗植物的更新状况和空间分布格局分析. 植物生态学报, 2012, 36(2): 144-150.
- [26] 丁巧玲, 刘忠成, 王蕾, 蔡松辰, 石祥刚, 曾茂生, 廖文波. 湖南桃源洞国家级自然保护区南方铁杉种群结构与生存分析. 西北植物学报, 2016, 36(6): 1233-1244.
- [27] 矫恒盛, 钟志宇, 程林, 方毅, 程松林. 江西武夷山自然保护区森林群落木本植物多样性垂直规律研究. 江西林业科技, 2009, (1): 6-10.
- [28] 陈昌笃. 论武夷山在中国生物多样性保护中的地位. 生物多样性, 1999, 7(4): 320-326.
- [29] 陈斌, 赵家豪, 关庆伟, 薛建辉, 郭英荣. 江西武夷山中亚热带南方铁杉针阔混交林群落组成与结构. 生态学报, 2018, 38(20): 7359-7372.
- [30] Condit R. Research in large, long-term tropical forest plots. Trends in Ecology & Evolution, 1995, 10(1): 18-22.
- [31] 康冰, 刘世荣, 王得祥, 张莹, 刘红茹, 杜焰玲. 秦岭山地典型次生林木本植物幼苗更新特征. 应用生态学报, 2011, 22(12): 3123-3130.
- [32] 黄朗, 朱光玉, 康立, 胡松, 刘卓, 卢侃. 湖南栎类天然次生林幼树更新特征及影响因子. 生态学报, 2019, 39(13): 4900-4909.
- [33] Valencia R, Foster R B, Villa G, Condit R, Svenning J C, Hernández C, Romoleroux K, Losos E, Magård E, Balslev H. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. Journal of Ecology, 2004, 92(2): 214-229.

- [34] 官贵权,程积民,米湘成,陈声文,方腾. 古田山常绿阔叶林木本植物与生境的相关性. 中国水土保持科学, 2007, 5(3): 79-83.
- [35] 王家鸣,许涵,李意德,林明献,周璋,骆土寿,陈德祥. 地形异质性对尖峰岭热带山地雨林林木本植物群落结构及多样性的影响. 林业科学, 2018, 54(1): 1-11.
- [36] 郑元润. 不同方法在沙地云杉种群分布格局分析中的适用性研究. 植物生态学报, 1997, 21(5): 480-484.
- [37] 袁在翔,金雪梅,马婷瑶,陈斌,关庆伟,王玲. 南京灵谷寺栓皮栎种群结构与动态. 生态学杂志, 2017, 36(6): 1488-1494.
- [38] 杨鹏,赵锦梅,雷隆举,徐长林,王正安. 微地形对高寒草地土壤有机碳及氮含量的影响. 水土保持通报, 2018, 38(3): 94-98.
- [39] Eger A, Yoo K, Almond P C, Boitt G, Larsen I J, Condon L M, Wang X, Mudd S M. Does soil erosion rejuvenate the soil phosphorus inventory? Geoderma, 2018, 332: 45-59.
- [40] Körner C. The use of 'altitude' in ecological research. Trends in Ecology & Evolution, 2007, 22(11): 569-574.
- [41] 郭屹立,王斌,向悟生,丁涛,陆树华,黄甫昭,文淑均,李冬兴,何运林,李先琨. 喀斯特季节性雨林林木本植物胸高断面面积分布格局及其对地形因子的响应. 生物多样性, 2016, 24(1): 30-39.
- [42] 黄甫昭,王斌,丁涛,向悟生,李先琨,周爱萍. 弄岗北热带喀斯特季节性雨林群丛数量分类及与环境的关系. 生物多样性, 2014, 22(2): 157-166.
- [43] 郭连金,洪森荣,夏华炎. 武夷山自然保护区濒危植物南方铁杉种群数量动态分析. 上饶师范学院学报, 2006, 26(6): 74-78.
- [44] Kobayashi Y, Koike F. Separating the effects of land-use history and topography on the distribution of woody plant populations in a traditional rural landscape in Japan. Landscape and Urban Planning, 2010, 95(1/2): 34-45.
- [45] Baggaley N, Potts J. Sensitivity of the PESERA soil erosion model to terrain and soil inputs. Geoderma Regional, 2017, 11: 104-112.
- [46] 刘何铭,杨庆松,方晓峰,马遵平,沈国春,张志国,王樟华,王希华. 亚热带常绿阔叶林林窗物种丰富度的影响因素. 生物多样性, 2015, 23(2): 149-156.
- [47] Grogan J, Landis R M, Ashton M S, Galvão J. Growth response by big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) advance seedling regeneration to overhead canopy release in Southeast Pará, Brazil. Forest Ecology and Management, 2005, 204(2/3): 399-412.
- [48] 赵家豪,袁景西,袁在翔,王小民,陈斌,郑元庆,关庆伟. 武夷山南方铁杉针阔混交林不同地形土壤营养元素分析. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2020, 44(4): 176-182.
- [49] 黄萍,刘艳红. 北京松山油松林分结构和地形对幼苗更新的影响. 生态学杂志, 2018, 37(4): 1003-1009.
- [50] 高妍夏,康冰,迪玮峙,杜焰玲,李万春,张莹. 秦岭中段红桦次生林更新特征研究. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2013, 41(1): 163-169.
- [51] 张凡兵,龙婷,金文斌,李景文. 红松林天然更新对连续小梯度海拔变化的响应. 东北林业大学学报, 2017, 45(5): 1-10.
- [52] Han A R, Kim H J, Jung J B, Park P S. Seed germination and initial seedling survival of the subalpine tree species, *Picea jezoensis*, on different forest floor substrates under elevated temperature. Forest Ecology and Management, 2018, 429: 579-588.
- [53] 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, 2017, 240(1/3): 178-185.
- [54] Duclos V, Boudreau S, Chapman C A. Shrub cover influence on seedling growth and survival following logging of a tropical forest. Biotropica, 2013, 45(4): 419-426.