

林分结构和树种组成对宜昌九岭头 马尾松林更新幼苗密度的影响

胡文杰¹, 王晓荣¹, 崔鸿侠^{1,2}, 庞宏东¹, 付甜¹, 潘磊^{1,①}, 唐万鹏^{1,2}, 孟莹³

(1. 湖北省林业科学研究院, 湖北 武汉 430075; 2. 湖北神农架森林生态系统国家定位观测研究站, 湖北 神农架 442421;

3. 武汉市园林科学研究院, 湖北 武汉 430081)

摘要: 在宜昌九岭头马尾松 (*Pinus massoniana* Lamb.) 林中划分 25 个面积 20 m×20 m 的标准样地, 采用样地调查方法研究了该林分的结构和树种组成特征, 并对影响更新幼苗密度的林分结构和树种组成因子进行了分析。结果表明: 该林分的乔木层树种共有 12 科 20 属 21 种, 乔木平均胸径 15.48 cm; 各样地中马尾松均为优势种, 重要值为 21.82%~65.73%。更新层幼苗共有 9 科 11 属 11 种, 均为阔叶树, 无马尾松更新幼苗, 更新幼苗平均密度为 1 756 hm⁻²。在林分结构变量中, 乔木树高为 11.74 m, 主冠层和下冠层的面积分别为 523.74 和 251.18 m², 主冠层面积与下冠层面积比值 (MCA/LCA) 为 2.91; 乔木的胸高断面面积、密度和冠幅总面积分别为 29.99 m²·hm⁻²、1 201.0 hm⁻² 和 774.92 m², 草本层盖度为 30.53%, 林分开敞度为 0.24, 乔木胸径大小比数为 0.45; 其中, 更新幼苗密度与乔木的胸高断面面积、树高、胸径大小比数和主冠层面积呈显著或极显著正相关, 与开敞度呈显著负相关。在 25 个样地中, 平均乔木种数为 7.7, 马尾松和阔叶树的立木比例、胸高断面面积、冠幅面积和胸径大小比数分别为 44% 和 56%、23.60 和 6.39 m²·hm⁻²、409.04 和 365.88 m²、0.26 和 0.60; 更新幼苗密度随乔木种数及马尾松和阔叶树的胸高断面面积的增加呈先减小后增大的趋势, 均呈二项式关系; 更新幼苗密度随马尾松的冠幅面积、立木比例和胸径大小比数的增加而增大, 但随阔叶树的冠幅面积和立木比例的增加而减小, 均呈线性关系。综合分析结果显示: 该林分的垂直结构较为明显, 主冠层面积明显大于下冠层面积, 但林分内透光条件较差, 林木生长空间不足; 马尾松个体的胸径较为均匀, 但阔叶树个体间的胸径差异较大。影响更新幼苗密度的主要因子为马尾松胸径大小比数和 MCA/LCA 值以及草本层盖度, 以马尾松胸径大小比数的影响效应最为明显。

关键词: 马尾松; 林分结构; 树种组成; 更新幼苗密度; 胸径大小比数

中图分类号: Q948.15⁺7; S718.54 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2020)04-0052-09

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2020.04.07

Effects of stand structure and tree species composition on density of regeneration seedling of *Pinus massoniana* forest in Jiulingtou of Yichang City HU Wenjie¹, WANG Xiaorong¹, CUI Hongxia^{1,2}, PANG Hongdong¹, FU Tian¹, PAN Lei^{1,①}, TANG Wanpeng^{1,2}, MENG Ying³ (1. Hubei Academy of Forestry, Wuhan 430075, China; 2. Shennongjia Forest Ecosystem Research Station, Shennongjia 442421, China; 3. Wuhan Institute of Landscape Architecture, Wuhan 430081, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2020, 29(4): 52-60

Abstract: 25 standard plots with area of 20 m×20 m were divided in *Pinus massoniana* Lamb. forest in Jiulingtou of Yichang City, and stand structure and tree species composition characteristics were studied by using plot survey method, meanwhile, stand structure and tree species composition factors affecting density of regeneration seedling were analyzed. The results show that there are 21 species of trees belonging to 20 genera of 12 families in arbor layer of this stand, and average diameter at breast height of

收稿日期: 2019-09-02

基金项目: “十二五”农村领域国家科技支撑计划(2015BAD07B0403); 国家林业和草原局生态站监测运行补助项目(2019132066)

作者简介: 胡文杰(1989—), 男, 湖北咸宁人, 硕士, 助理研究员, 主要从事森林生态方面的研究。

①通信作者 E-mail: panlei2008@126.com

arbor is 15.48 cm; *P. massoniana* is the dominant species in each plot with important value of 21.82%–65.73%. There are 11 species of seedlings belonging to 11 genera of 9 families in regeneration layer, and all of them are broad-leaved trees without regeneration seedling of *P. massoniana*, average density of regeneration seedling is $1\ 756\ \text{hm}^{-2}$. Among stand structure variables, height of arbor is 11.74 m, areas of main canopy layer and lower canopy layer are 523.74 and 251.18 m^2 , respectively, and ratio of main canopy area to lower canopy area (MCA/LCA) is 2.91; cross-sectional area at breast height, density, and total canopy area of arbor are $29.99\ \text{m}^2 \cdot \text{hm}^{-2}$, $1\ 201.0\ \text{hm}^{-2}$, and $774.92\ \text{m}^2$, respectively, coverage of herb layer is 30.53%, stand open degree is 0.24, and neighborhood comparison of diameter at breast height of arbor is 0.45; in which, density of regeneration seedling shows significant or extremely significant positive correlations with cross-sectional area at breast height, height, neighborhood comparison of diameter at breast height, and main canopy area of arbor, but shows a significant negative correlation with open degree. Among 25 plots, average species number of arbor is 7.7, and proportion of standing tree, cross-sectional area at breast height, canopy area, and neighborhood comparison of diameter at breast height of *P. massoniana* and broad-leaved trees are 44% and 56%, 23.60 and 6.39 $\text{m}^2 \cdot \text{hm}^{-2}$, 409.04 and 365.88 m^2 , and 0.26 and 0.60, respectively; density of regeneration seedling shows a tendency of first decrease and then increase with the increase of species number of arbor and cross-sectional area at breast height of *P. massoniana* and broad-leaved trees, and both show a binomial relationship; density of regeneration seedling increases with the increase of canopy area, proportion of standing tree, and neighborhood comparison of diameter at breast height of *P. massoniana*, but decreases with the increase of canopy area and proportion of standing tree of broad-leaved trees, and both show a linear relationship. The comprehensive analysis result shows that vertical structure of this stand is relatively evident, and main canopy area is significantly greater than lower canopy area, but light transmittance in this stand is relatively poor and growth space of trees is limited; diameter at breast height of *P. massoniana* individuals is relatively even, but differences in diameter at breast height among broad-leaved tree individuals are relatively big. Main factors affecting density of regeneration seedling are neighborhood comparison of diameter at breast height and MCA/LCA value of *P. massoniana* and coverage of herb layer, and the influential effect of neighborhood comparison of diameter at breast height of *P. massoniana* is the most evident.

Key words: *Pinus massoniana* Lamb.; stand structure; tree species composition; density of regeneration seedling; neighborhood comparison of diameter at breast height

林分天然更新对提高群落多样性、促进森林群落演替等具有重要作用^[1-2]。影响林分天然更新的因子较多^[3-6],且因不同研究区域和林分类型而异,导致不同区域的森林定向经营缺乏相应的理论依据,因此,开展区域性典型森林天然更新的主要影响因子研究尤为必要。

马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)是中国南方早期造林的先锋树种,其林分质量及演替趋势对区域生态环境有重要影响,了解马尾松林的天然更新状况及其主要影响因子对该林分的经营具有重要意义。马尾松林是三峡库区森林生态系统的主要组成部分,分布面积最大,是三峡库区森林生态系统有机碳储量最高的林分类型^[7],在维持三峡库区森林生产力、促进养分循环等方面有重要作用。当前,三峡库区马尾松林胸径大小分化程度总体处于亚优势状态,混交强度多为中度混交或强度混交^[8],当马尾松作为上林层

主要树种时,其林分结构因子对林下灌木层植被生长有明显影响^[9],说明林分结构会影响林下植被生长,甚至对林分的演替趋势产生影响^[8]。林分更新层是林下植被生长的主要层次之一,其天然更新状况通常是衡量林分稳定演替的重要指标,更是未来林分发挥多功能效益的保障。有研究表明:林木个体在空间上的排列方式^[10]、林分垂直结构变化^[11-12]、林分空间结构改变^[13-14]以及树种组成的方式和比例^[15]等均可能对更新幼苗的建立、存活和生长有不同程度的影响,由于林分生长环境的特异性,关于林分结构对天然更新的影响机制仍无明确定论,且在马尾松林天然更新有关研究中,多是比较分析单一林分特征与天然更新的关系^[16-18],少有探讨林分结构和树种组成对天然更新幼苗密度的影响情况。在三峡库区,马尾松林的幼苗更新情况以及影响更新幼苗密度的主要影响因子尚不明确。

鉴于此,作者以湖北省宜昌市秭归县九岭头林场的马尾松林为研究对象,基于林分结构和树种组成分析,明确三峡库区马尾松林天然更新的主要影响因素,以期为维持该区域马尾松林的生态系统稳定以及合理经营提供理论依据。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于湖北省宜昌市秭归县九岭头林场,具体地理坐标为东经 110°47′、北纬 30°59′,平均海拔 1 200 m;该区域属亚热带大陆性季风气候,年均温约 18 ℃,降水主要集中在 4 月份至 9 月份,雨量充沛。土壤以黄棕壤为主。

研究区域的林地面积约 2 785 hm²,马尾松林是主要林型之一。供试马尾松林的林龄接近 50 a,林分生长状况良好,马尾松的伴生树种包括亮叶桦 (*Betula luminifera* H. Winkl.)、檫木 [*Sassafras tzumu* (Hemsl.) Hemsl.] 和漆树 [*Toxicodendron vernicifluum* (Stokes) F. A. Barkl.] 等阔叶树;草本层主要包括粉被薹草 (*Carex pruinosa* Boott)、野青茅 [*Deyeuxia pyramidalis* (Host) Veldkamp]、中日金星蕨 [*Parathelypteris nipponica* (Franch. et Sav.) Ching]、珠芽狗脊 (*Woodwardia prolifera* Hook. et Arn.)、三脉紫菀 [*Aster trinervius* subsp. *ageratoides* (Turcz.) Grierson]、戟叶堇菜 (*Viola betonicifolia* J. E. Smith) 和芒 (*Miscanthus sinensis* Anderss.) 等种类。

1.2 方法

1.2.1 样地设置与调查 于 2017 年的 5 月份至 6 月份,在研究区内立地条件相似的同—坡面设置 25 个面积 20 m×20 m 的标准样地,样地位于中坡,坡度 31°~34°,坡向为西坡,海拔 1 209.4~1 785.7 m;对样地内所有胸径大于或等于 5 cm 的乔木进行定位,记录种名;采用胸径尺(精度 0.1 cm)测量胸径,采用 Vertex IV 测高仪(精度 0.1 m)测量树高,采用卷尺(精度 1 cm)测量东西向和南北向的冠幅。在每个样地的 4 个顶角分别设置 1 个面积 5 m×5 m 的小样方,记录每个小样方内所有胸径小于 5 cm 且树高小于 3 m 的更新幼苗的种类、株数和盖度,采用钢卷尺(精度 0.1 cm)测量株高,各样地更新幼苗密度(单位面积内的更新幼苗数量)以 4 个小样方内所有更新幼苗密度平均值计;在 4 个小样方内分别划分 1 个面积

1 m×1 m 的草本层样方,记录其中所有植物的种类、数量和盖度,采用钢卷尺测量株高。

1.2.2 林分结构变量测定 林分结构变量包括垂直结构变量、密度相关变量和空间结构变量,所有林分结构变量均以 25 个样地的平均值计。

垂直结构变量包括树高、主冠层面积(MCA)、下冠层面积(LCA)和主冠层面积与下冠层面积比值(MCA/LCA)4 个指标。参照 Veblen 等^[19]的方法依据胸径(DBH)划分主冠层(DBH>12 cm)和下冠层(5 cm≤DBH≤12 cm);以乔木个体的东西向和南北向冠幅分别作为长轴和短轴,采用椭圆面积计算公式计算单株乔木冠幅面积,主冠层和下冠层内所有乔木冠幅面积之和分别为主冠层面积和下冠层面积^[13];依据主冠层面积和下冠层面积计算 MCA/LCA 值,该值越大,表明主冠层的冠幅越发达。

密度相关变量包括乔木胸高断面积、乔木密度、草本层盖度和乔木冠幅总面积 4 个指标。胸高断面积为样地内所有乔木的胸高断面积之和,根据胸径实测值计算单株乔木的胸高断面积;草本层盖度以样地内 4 个草本层样方的盖度平均值计;乔木密度为单位面积的乔木株数;乔木冠幅总面积为样地内所有乔木的冠幅面积之和。

空间结构变量包括开敞度和胸径大小比数 2 个指标。参考汪平等^[20]的方法计算开敞度,取值为(0.0,0.2]、(0.2,0.3]、(0.3,0.4]、(0.4,0.5]和(0.5,+∞) 5 个区间,分别代表乔木生长空间状态严重不足、不足、基本充足、充足和很充足 5 个状态^[21],以反映林内透光条件;参考惠刚盈等^[22]的方法计算胸径大小比数,以反映乔木大小分化程度,胸径大小比数越小,表明该林分中乔木的胸径分布越均匀,即个体间的胸径差异较小。

1.2.3 乔木层树种组成变量测定 将马尾松林乔木层树种划分为 2 类,即马尾松和阔叶树。树种组成变量包括乔木种数;马尾松的立木比例、胸高断面积、冠幅面积和胸径大小比数,其中,马尾松的立木比例为马尾松立木数占立木总数的百分比;阔叶树的立木比例、胸高断面积、冠幅面积和胸径大小比数,其中,阔叶树的立木比例为阔叶树立木数占立木总数的百分比。参考常伟等^[23]的方法计算乔木重要值。所有树种组成变量均以 25 个样地的平均值计。

1.3 数据处理

用 ZT15pro 全站仪[中纬测量系统(武汉)有限

公司]对乔木进行定位,用 Winkelmass 软件处理立木空间位置信息,用 SPSS 22.0 和 Origin 8.0 软件对数据进行统计分析和作图等。用相关性分析探索林分结构变量与更新幼苗密度的关系;用曲线拟合分析更新幼苗密度与树种组成变量的关系,选择 R^2 最高的模型成图,如果拟合模型均不能通过显著性验证 ($P>0.05$),则以线性模型成图。采用多元逐步回归分析研究林分结构和树种组成对更新幼苗密度的影响,在进行多元逐步回归分析前,对不满足正态分布的原始变量进行数据转换,并对转换后的变量进行 K-S 检验以确保数据呈正态分布;并用偏回归系数及 P 值检验回归模型中自变量的解释程度。

2 结果和分析

2.1 乔木层和更新层幼苗的种类组成

宜昌九岭头马尾松林乔木层和更新层幼苗的种类组成见表 1。由表 1 可以看出:该马尾松林的乔木层树种共有 12 科 20 属 21 种,主要种类包括马尾松、亮叶桦、檫木、木姜子 (*Litsea pungens* Hemsl.)、漆树、盐肤木 (*Rhus chinensis* Mill.) 和香椿 [*Toona sinensis* (A. Juss.) Roem.] 等,乔木平均胸径 15.48 cm。在供试 25 个样地中,马尾松均为优势种,重要值为 21.82%~65.73%。

表 1 宜昌九岭头马尾松林乔木层和更新层幼苗的种类组成¹⁾

Table 1 Species composition of arbor layer and seedling in regeneration layer of *Pinus massoniana* Lamb. forest in Jiulingtou of Yichang City¹⁾

样地编号 No. of plot	乔木层种类组成 ²⁾ Species composition of arbor layer ²⁾		更新层幼苗种类组成 Species composition of seedling in regeneration layer		
	主要种类 Main species	DBH/cm ($\bar{X} \pm SD$)	种数 Species number	种类 Species	密度/hm ⁻² Density
1	PM(32.01%),LP(17.84%),BL(17.35%)	14.44±9.41	6	CS1,CS2,QS,TF,TS,TV	1 200
2	PM(26.14%),BL(15.01%),ST(10.35%)	15.56±9.32	5	BL,CS1,CS2,QS,TS	500
3	PM(32.60%),BL(18.85%),TV(16.08%)	15.10±11.35	3	CS2,TS,TV	400
4	PM(32.99%),BL(24.47%),RC(10.40%)	17.90±9.11	3	CS2,TS,TV	1 600
5	PM(23.99%),BL(20.69%),ST(13.62%)	14.96±9.28	4	CS1,CS2,TS,TV	1 100
6	PM(28.45%),BL(13.71%),TS(12.00%)	15.05±9.56	4	BL,CS2,TS,TV	1 200
7	PM(39.22%),ST(18.31%),BL(13.20%)	16.06±8.75	5	BL,CS2,ST,TS,TV	2 300
8	PM(30.06%),ST(23.87%),BL(13.36%)	15.42±9.78	5	CS2,PS,QS,ST,TS	2 000
9	PM(21.82%),RP(15.90%),TS(14.24%)	11.49±6.56	4	CS2,PS,ST,TS	1 800
10	PM(31.81%),ST(10.39%),RC(10.05%)	15.20±10.16	3	BL,CS2,TS,	3 500
11	PM(28.01%),BL(16.11%),RC(13.86%)	12.24±8.60	5	BL,CV,ST,TS,TV,	700
12	PM(31.00%),ST(15.24%),TS(9.40%)	13.50±7.53	3	CS2,TS,TV	900
13	PM(52.52%),RC(17.64%),BL(15.59%)	18.15±8.58	5	CS1,CS2,CP,PS,TS	2 600
14	PM(39.96%),RC(15.23%),BL(12.60%)	19.75±8.90	6	BL,CS1,CS2,PS,TS,TV	1 700
15	PM(48.42%),TS(13.14%),TV(12.15%)	18.65±7.81	5	CS1,CS2,QS,TS,TV	2 500
16	PM(31.69%),BL(21.65%),TS(18.63%)	14.72±8.39	2	TS,TV	2 600
17	PM(31.01%),BL(15.93%),LP(14.88%)	14.55±9.11	5	CS1,CS2,TF,TS,TV,	1 200
18	PM(23.84%),BL(14.44%),TV(11.49%)	14.04±9.04	4	BL,CS1,CS2,TS	700
19	PM(31.34%),TV(10.07%),BL(9.53%)	15.54±11.85	4	CS1,CS2,TS,TV	1 000
20	PM(25.13%),ST(20.16%),BL(13.88%)	13.80±8.46	6	BL,CS1,CS2,ST,TS,TV,	2 800
21	PM(22.86%),ST(18.43%),BL(12.45%)	14.15±8.65	4	CS1,CS2,ST,TS	1 600
22	PM(33.41%),ST(13.09%),BL(11.06%)	13.38±8.62	4	CS1,ST,TS,TV	1 400
23	PM(50.91%),BL(17.93%),RC(17.16%)	17.57±7.51	6	CS1,CP,CS2,PS,QS,TS	3 000
24	PM(65.73%),RC(14.27%),TS(11.37%)	20.68±7.83	7	BL,CS1,CP,CS2,PS,TS,TV	2 500
25	PM(29.48%),TS(23.90%),BL(19.27%)	15.06±7.69	4	CS2,QS,TS,TV	3 100
平均值 Average		15.48±2.22	4.5		1 756

¹⁾ PM: 马尾松 *Pinus massoniana* Lamb.; LP: 木姜子 *Litsea pungens* Hemsl.; BL: 亮叶桦 *Betula luminifera* H. Winkl.; ST: 檫木 *Sassafras tzumu* (Hemsl.) Hemsl.; TV: 漆树 *Toxicodendron vernicifluum* (Stokes) F. A. Barkl.; RC: 盐肤木 *Rhus chinensis* Mill.; TS: 香椿 *Toona sinensis* (A. Juss.) Roem.; RP: 刺槐 *Robinia pseudoacacia* Linn.; CS1: 山樱花 *Cerasus serrulata* (Lindl.) G. Don ex London; CS2: 茅栗 *Castanea seguinii* Dode; QS: 枹栎 *Quercus serrata* Murray; TF: 棕榈 *Trachycarpus fortunei* (Hook.) H. Wendl.; PS: 化香树 *Platycarya strobilacea* Sieb. et Zucc.; CV: 雷公鹅耳枥 *Carpinus viminea* Lindl.; CP: 樱桃 *Cerasus pseudocerasus* (Lindl.) G. Don.

²⁾ 括号中数值为各种类的重要值 The values in brackets are important value of each species. DBH: 胸径 Diameter at breast height.

由表1还可以看出:更新层幼苗共有9科11属11种,包括香椿、檫木、亮叶桦和茅栗(*Castanea seguinii* Dode)等。供试25个样地中,更新幼苗平均种数为4.5,但均无马尾松更新幼苗;更新幼苗平均密度为 $1\ 756\ \text{hm}^{-2}$,最低密度为 $400\ \text{hm}^{-2}$,最高密度为 $3\ 500\ \text{hm}^{-2}$ 。

2.2 林分结构和树种组成特征

宜昌九岭头马尾松林的林分结构变量分析结果显示:在垂直结构变量中,乔木树高为(11.74 ± 1.32) m ($\bar{X} \pm SD$,下同),主冠层和下冠层的面积分别为(523.74 ± 127.39)和(251.18 ± 123.90) m^2 ,主冠层面积与下冠层面积比值为(2.91 ± 2.82)。在密度相关变量中,乔木胸高断面积为(29.99 ± 7.00) $\text{m}^2 \cdot \text{hm}^{-2}$,乔木密度为($1\ 201.0 \pm 233.8$) hm^{-2} ,乔木冠幅总面积为(774.92 ± 172.42) m^2 ,草本层盖度为30.53%。在空间结构变量中,林分开敞度为0.24,乔木胸径大小比数为0.45。综合分析结果表明:该林分垂直结构较明显,主冠层面积明显大于下冠层面积,但林分内透光

条件较差,林木生长空间不足,个体间的胸径存在一定差异。

宜昌九岭头马尾松林中马尾松和阔叶树的组成特征见表2。由表2可以看出:宜昌九岭头马尾松林各样地平均乔木种数为7.7。在供试25个样地中,马尾松的立木比例小于阔叶树,但其胸高断面积和冠幅面积均大于阔叶树,其中,马尾松的胸高断面积是阔叶树的3.69倍,说明尽管马尾松个体数少于阔叶树,但仍是该林分的主要优势种;阔叶树的胸径大小比数明显大于马尾松,达到0.60,表明阔叶树个体的胸径分布处于较劣势状态,个体间的胸径差异较大,在一定程度上说明阔叶树间的生长竞争较为激烈;而马尾松的胸径大小比数为0.26,表明马尾松个体的胸径分布总体处于较均匀状态,个体间的胸径差异相对较小。

2.3 林分结构与更新幼苗密度的关系

宜昌九岭头马尾松林的林分结构变量以及更新幼苗密度间的相关系数见表3。由表3可以看出:宜

表2 宜昌九岭头马尾松林中马尾松和阔叶树的组成特征($\bar{X} \pm SD$)

Table 2 Composition characteristics of *Pinus massoniana* Lamb. and broad-leaved trees in *P. massoniana* forest in Jiulingtou of Yichang City ($\bar{X} \pm SD$)

树种类型 Tree species type	立木比例/% Proportion of standing tree	胸高断面积/ $(\text{m}^2 \cdot \text{hm}^{-2})$ Cross-sectional area at breast height	冠幅面积/ m^2 Canopy area	胸径大小比数 Neighborhood comparison of diameter at breast height
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	44±20	23.60±9.00	409.04±165.48	0.26±0.10
阔叶树 Broad-leaved trees	56±20	6.39±3.54	365.88±170.79	0.60±0.11

表3 宜昌九岭头马尾松林林分结构变量以及更新幼苗密度间的相关系数¹⁾

Table 3 Correlation coefficients among stand structure variables and density of regeneration seedling of *Pinus massoniana* Lamb. forest in Jiulingtou of Yichang City¹⁾

指标 Index	不同变量间的相关系数 Correlation coefficient among different variables										
	CABH	H	TCA	OD	NCD	MCA	LCA	MCA/LCA	DA	CHL	DRS
CABH	1.000	0.732**	0.460*	-0.519**	0.180	0.744**	-0.125	0.438*	0.471*	-0.047	0.476*
H		1.000	0.043	-0.493*	0.389	0.589**	-0.546**	0.595**	0.017	0.121	0.523**
TCA			1.000	-0.497*	-0.101	0.697**	0.675**	-0.127	0.640**	-0.297	0.088
OD				1.000	-0.526**	-0.518**	-0.159	-0.111	-0.504*	0.607**	-0.416*
NCD					1.000	0.129	-0.274	0.340	0.075	-0.273	0.444*
MCA						1.000	-0.059	0.426*	0.409*	-0.103	0.470*
LCA							1.000	-0.614**	0.470*	-0.308	-0.361
MCA/LCA								1.000	-0.208	0.28	0.333
DA									1.000	-0.467*	0.292
CHL										1.000	-0.382
DRS											1.000

¹⁾ CABH: 乔木胸高断面积 Cross-sectional area at breast height of arbor; H: 乔木树高 Height of arbor; TCA: 乔木冠幅总面积 Total canopy area of arbor; OD: 开敞度 Open degree; NCD: 乔木胸径大小比数 Neighborhood comparison of diameter at breast height of arbor; MCA: 乔木主冠层面积 Main canopy area of arbor; LCA: 乔木下冠层面积 Lower canopy area of arbor; MCA/LCA: 主冠层面积与下冠层面积的比值 Ratio of main canopy area to lower canopy area; DA: 乔木密度 Density of arbor; CHL: 草本层盖度 Coverage of herb layer; DRS: 更新幼苗密度 Density of regeneration seedling. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

宜昌九岭头马尾松林林分结构变量以及更新幼苗密度间的相关性存在差异。乔木的胸高断面积与树高、冠幅总面积、主冠层面积、主冠层面积与下冠层面积比值(MCA/LCA)、乔木密度和更新幼苗密度呈极显著($P<0.01$)或显著($P<0.05$)正相关,与开敞度呈极显著负相关;树高与开敞度和下冠层面积呈显著或极显著负相关,与主冠层面积、MCA/LCA值和更新幼苗密度呈极显著正相关;冠幅总面积与开敞度呈显著负相关,与主冠层面积、下冠层面积和乔木密度呈极显著正相关;开敞度与胸径大小比数、主冠层面积、乔木密度和更新幼苗密度呈极显著或显著负相关,与草本层盖度呈极显著正相关;胸径大小比数与更新幼苗密度呈显著正相关;主冠层面积与MCA/LCA值、乔木密度和更新幼苗密度呈显著正相关;下冠层面积与MCA/LCA值呈极显著负相关,与乔木密度呈显著正相关;乔木密度与草本层盖度呈显著负相关。总体上看,更新幼苗密度与乔木胸高断面积、树高、开敞度、胸径大小比数和主冠层面积有显著或极显著相关关系。

为进一步明确影响马尾松林更新幼苗密度的主要林分结构变量,以马尾松林更新幼苗密度为因变量(y)、各林分结构变量为自变量(x)进行多元逐步回归分析,结果显示:MCA/LCA值(x_1)和草本层盖度(x_2)是影响更新幼苗密度的主要因子,获得的回归方程为 $y = 5\ 216.02 - 1\ 835.69/x_1 - 798.89\ln x_2$ ($R^2 = 0.46$),对更新幼苗密度的解释程度为46.0%。从回归方程可以看出,MCA/LCA值越大、草本层盖度越小,更新幼苗密度越高。

2.4 树种组成与更新幼苗密度的关系

宜昌九岭头马尾松林不同样地的更新幼苗密度与乔木种数的拟合曲线见图1,更新幼苗密度与马尾松和阔叶树的胸高断面积、冠幅面积、立木比例和胸径大小比数的拟合曲线见图2。

结果显示:该马尾松林不同样地的更新幼苗密度随乔木种数增多呈先减小后增大的趋势(图1)。供试样地中,马尾松和阔叶树的胸高断面积与更新幼苗密度均呈二项式关系(图2-A,E),即随胸高断面积增加更新幼苗密度呈先减小后增大的趋势,但阔叶树的胸高断面积与更新幼苗密度的拟合程度更高($R^2 = 0.32$),说明与马尾松的胸高断面积相比,阔叶树的胸高断面积对更新幼苗密度的影响效应更明显。马尾松和阔叶树的冠幅面积与更新幼苗密度均呈线性关系(图2-B,F),其中,更新幼苗密度随马尾松冠幅面

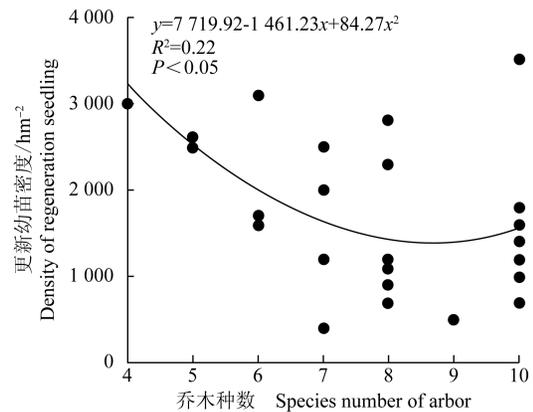


图1 宜昌九岭头马尾松林25个样地的更新幼苗密度与乔木种数的拟合曲线

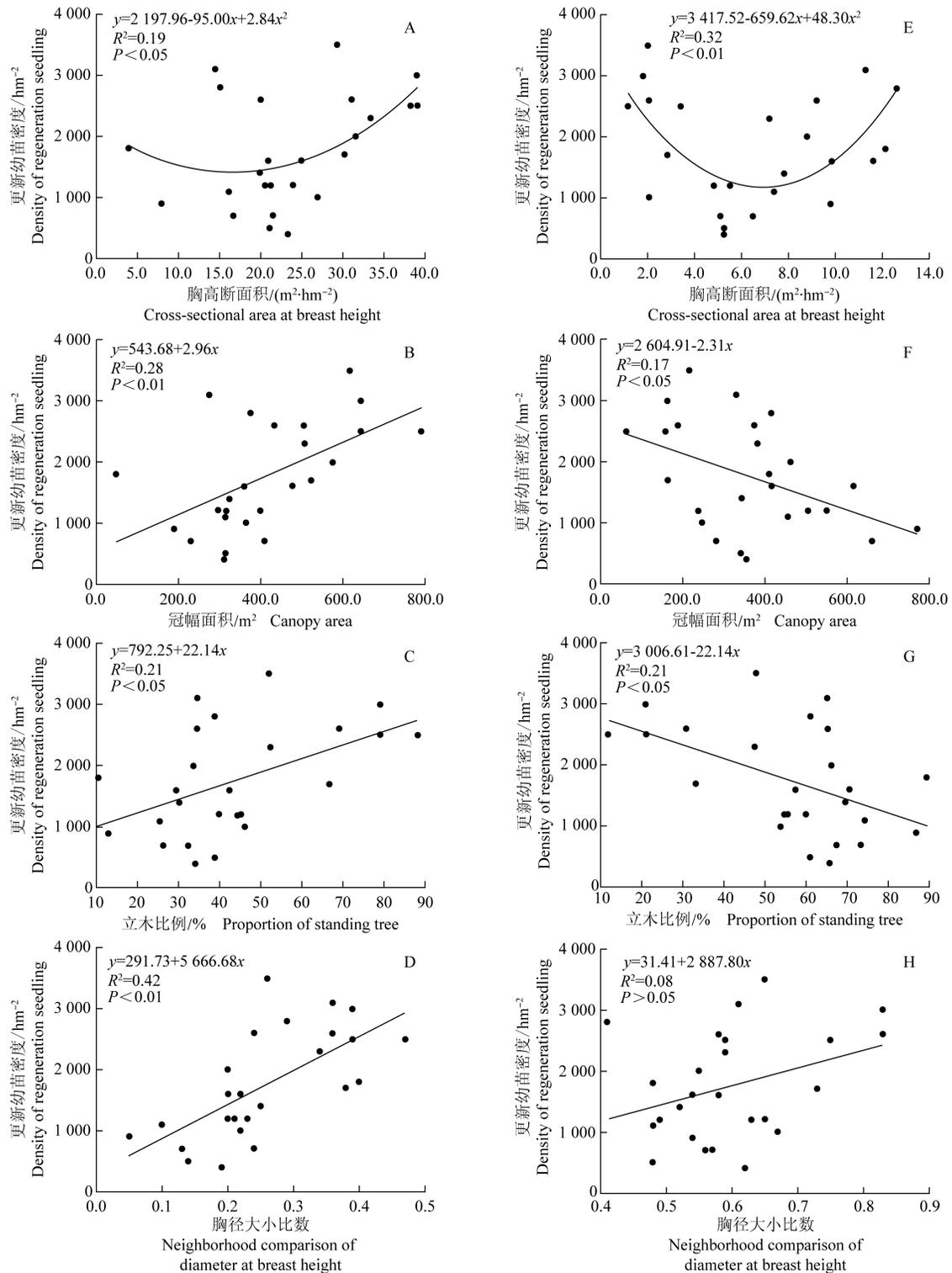
Fig. 1 Fitting curve of density of regeneration seedling with species number of arbor in 25 plots of *Pinus massoniana* Lamb. forest in Jiulingtou of Yichang City

积的增加而增大,但随阔叶树冠幅面积的增加而减小,且马尾松冠幅面积对更新幼苗密度的影响效应更明显($R^2 = 0.28$)。马尾松和阔叶树的立木比例与更新幼苗密度也均呈线性关系(图2-C,G),其中,更新幼苗密度随马尾松立木比例的增加而增大,但随阔叶树的立木比例增加而减小。供试样地中,马尾松胸径大小比数均小于0.5,且马尾松胸径大小比数与更新幼苗密度呈线性关系,即更新幼苗密度随马尾松胸径大小比数的增加而增大(图2-D);阔叶树胸径大小比数则与更新幼苗密度也呈线性关系(图2-H),但相关系数无统计学意义($P>0.05$)。

为进一步明确影响马尾松林更新幼苗密度的主要树种组成变量,以马尾松林更新幼苗密度为因变量(y)、各树种组成变量为自变量(x)进行多元逐步回归分析。结果显示:马尾松胸径大小比数(x_1)是影响更新幼苗密度的主要因子,获得的回归方程为 $y = 291.73 + 5\ 666.68x_1$ ($R^2 = 0.42$),对更新幼苗密度的解释程度为42.0%。从回归方程可以看出,马尾松胸径大小比数越大,更新幼苗密度越高。

2.5 林分结构和树种组成对更新幼苗密度的影响

以该马尾松林的更新幼苗密度为因变量(y)、以林分结构和树种组成变量为自变量(x)进行多元逐步回归分析,结果显示:马尾松胸径大小比数(x_1)和主冠层面积与下冠层面积比值(x_2)以及草本层盖度的(x_3)是影响更新幼苗密度的主要因子,回归方程为 $y = 3\ 612.49 + 3\ 982.99x_1 - 1\ 160.60/x_2 - 715.50\ln x_3$ ($R^2 = 0.63$),对更新幼苗密度的解释程度为63.0%。



A, B, C, D: 分别为更新幼苗密度与马尾松的胸高断面积、冠幅面积、立木比例和胸径大小比数的拟合曲线 The fitting curves of density of regeneration seedling with cross-sectional area at breast height, canopy area, proportion of standing tree and neighborhood comparison of diameter at breast height of *Pinus massoniana* Lamb., respectively; E, F, G, H: 分别为更新幼苗密度与阔叶树的胸高断面积、冠幅面积、立木比例和胸径大小比数的拟合曲线 The fitting curves of density of regeneration seedling with cross-sectional area at breast height, canopy area, proportion of standing tree and neighborhood comparison of diameter at breast height of broad-leaved trees, respectively.

图 2 宜昌九岭头马尾松林 25 个样地的更新幼苗密度与乔木层树种组成变量的拟合曲线
 Fig. 2 Fitting curves of density of regeneration seedling with composition variables of tree species in arbor layer in 25 plots of *P. massoniana* forest in Jiulingtou of Yichang City

3 讨论和结论

3.1 林分结构对更新幼苗密度的影响

随林龄的增长,林分结构逐渐成为影响林分天然更新的重要因子^[24]。上述研究结果显示:供试马尾松林更新幼苗密度与乔木胸高断面积、树高、胸径大小比数和主冠层面积呈显著或极显著正相关,但与开敞度呈显著负相关。一般而言,林分开敞度越大、林内透光条件越好,更有利于更新幼苗的生长^[23],但在本研究中,供试马尾松林各样地的开敞度仅为0.19~0.30(平均值为0.24),林内总体透光条件较差,且开敞度与草本层盖度呈极显著正相关,在这种情况下,当林分开敞度变大、林内透光度也逐渐变大时,草本层植被可能会迅速生长,导致更新幼苗生存空间变小,从而影响更新幼苗的生存。刘妍妍等^[25]和 Yao等^[26]认为,在透光条件有限的情况下,更新种类的种内或种间竞争非常激烈,导致供试马尾松林的开敞度与更新幼苗密度呈负相关。

在林分结构变量中,供试马尾松林的乔木主冠层面积与下冠层面积比值(MCA/LCA)和草本层盖度是影响马尾松林更新幼苗密度的主要因子,表现为MCA/LCA值越大、草本层盖度越小,更新幼苗密度越高。当草本层盖度较高时,草本层植被不仅会阻挡更新幼苗生长所需的光照,并能与更新幼苗共同竞争林下的生存空间和养分环境^[27],因此,草本层盖度越大、更新幼苗密度越小。MCA/LCA值能较为直观地反映林分冠层的垂直结构,并通过影响林内光照、风速、土壤、温度和湿度等条件的分配,造成微气候的异质性,从而对林木生长和林分更新产生影响^[28-30]。与单一结构的林分相比,林分垂直结构越复杂,其林下光照条件越好^[31]。供试马尾松林的更新幼苗密度与其MCA/LCA值呈正相关,这主要是因为该林分的主冠层优势种以马尾松居多,而更新幼苗种类大多数均为阳性树种,马尾松的树冠透光性较好,有利于阳光穿透到下层空间,为林下更新幼苗提供了良好的生长环境^[32]。

3.2 树种组成对更新幼苗密度的影响

上述研究结果显示:在供试马尾松林的树种组成变量中,乔木种数对更新幼苗密度有显著影响,随乔木种数及马尾松和阔叶树胸高断面积的增加,更新幼苗密度均呈先减小后增大的趋势。通常情况下,胸高

断面积增加可对林分的更新幼苗密度产生抑制效应^[33-34],但随胸高断面积增加,母树的结实能力随之增强,充足的“种子库”使得更新幼苗密度随林分胸高断面积的增加而增大^[14,35]。本研究中,阔叶树胸高断面积对更新幼苗密度的影响强于马尾松胸高断面积,主要是因为更新幼苗均为阔叶树幼苗,受阔叶树胸高断面积的影响较强;而更新幼苗中无马尾松幼苗,这在一定程度上表明马尾松天然更新能力欠缺,该林分未来有可能演替成以阔叶树为主的林分^[8]。供试马尾松林的更新幼苗密度随马尾松冠幅面积和立木比例的增加而增大,却随阔叶树冠幅面积和立木比例的增加而减小,这可能是阔叶树立木比例越大,其冠幅面积也越大,而阔叶树冠层的透光性不如马尾松,当马尾松作为主冠层优势种时,可对林下植物起到庇护作用并促进天然更新^[36],因此,马尾松冠幅面积和立木比例的增加更有利于更新幼苗密度的增大。在树种组成变量中,马尾松胸径大小比数是影响更新幼苗密度的主要因子,这可能是因为马尾松胸径的分化可改变林分的冠层及其空间结构等性状,从而有利于更新幼苗生长。

综合分析认为,宜昌九岭头马尾松林的更新幼苗均为阔叶树,马尾松的天然更新能力不及阔叶树;乔木的胸高断面积、树高、胸径大小比数及主冠层面积越大,更新幼苗密度越大;林分开敞度越大,更新幼苗密度越小;阔叶树胸高断面积对更新幼苗密度的影响比马尾松胸高断面积更明显,从冠幅面积、立木比例对更新幼苗密度的影响来看,马尾松表现为正效应,而阔叶树表现为负效应;总体而言,马尾松林更新幼苗密度受到林分结构和树种组成的共同影响,其中,马尾松胸径大小比数、主冠层面积与下冠层面积比值和草本层盖度是影响更新幼苗密度的主要因子,以马尾松胸径大小比数的影响效应最为明显,具体表现为马尾松胸径大小比数和主冠层面积与下冠层面积比值越大、草本层盖度越小,更新幼苗密度越大。

参考文献:

- [1] 马姜明,刘世荣,史作民,等.川西亚高山暗针叶林恢复过程中岷江冷杉天然更新状况及其影响因子[J].植物生态学报,2009,33(4):646-657.
- [2] SANSEVERO J B B, PRIETO P V, DE MORAES L F D, et al. Natural regeneration in plantations of native trees in lowland Brazilian Atlantic Forest: community structure, diversity, and dispersal syndromes [J]. Restoration Ecology, 2011, 19(3):

- 379-389.
- [3] 陈永富. 森林天然更新障碍机制研究进展[J]. 世界林业研究, 2012, 25(2): 41-45.
- [4] PUNCHI-MANAGE R, GETZIN S, WIEGAND T, et al. Effects of topography on structuring local species assemblages in a Sri Lankan mixed dipterocarp forest [J]. *Journal of Ecology*, 2013, 101: 149-160.
- [5] XU M, WANG Y, YU S. Conspecific negative density dependence decreases with increasing species abundance[J]. *Ecosphere*, 2015, 6(12): 257.
- [6] 王家鸣, 许 涵, 李意德, 等. 地形异质对尖峰岭热带山地雨林木本植物群落结构及多样性的影响[J]. *林业科学*, 2018, 54(1): 1-11.
- [7] 王鹏程, 邢乐杰, 肖文发, 等. 三峡库区森林生态系统有机碳密度及碳储量[J]. *生态学报*, 2009, 29(1): 97-107.
- [8] 胡文杰, 崔鸿侠, 王晓荣, 等. 三峡库区马尾松次生林林分结构特征分析[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2019, 43(3): 67-76.
- [9] 胡文杰, 潘 磊, 雷静品, 等. 三峡库区马尾松 (*Pinus massoniana*) 林分结构特征对灌木层物种多样性的影响[J]. *生态环境学报*, 2019, 28(7): 1332-1340.
- [10] MONTGOMERY R A, CHAZDON R L. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests [J]. *Ecology*, 2001, 82(10): 2707-2718.
- [11] LOCHHEAD K D, COMEAU P G. Relationships between forest structure, understorey light and regeneration in complex Douglas-fir dominated stands in south-eastern British Columbia [J]. *Forest Ecology and Management*, 2012, 284: 12-22.
- [12] 蒋 政, 丁雨龙, 宋东杰, 等. 安徽横山植物群落的组成、结构与多样性分析[J]. *植物资源与环境学报*, 2015, 24(3): 99-106.
- [13] 欧芷阳, 庞世龙, 谭长强, 等. 林分结构对桂西南蚬木种群天然更新的影响[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(10): 3181-3188.
- [14] CLARK J S, MACKLIN E, WOOD L. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests [J]. *Ecological Monographs*, 1998, 68(2): 213-235.
- [15] TERWEI A, ZERBE S, ZEILEIS A, et al. Which are the factors controlling tree seedling establishment in North Italian floodplain forests invaded by non-native tree species? [J]. *Forest Ecology and Management*, 2013, 304: 192-203.
- [16] 罗应华, 孙冬婧, 林建勇, 等. 马尾松人工林近自然化改造对植物自然更新及物种多样性的影响[J]. *生态学报*, 2013, 33(19): 6154-6162.
- [17] 潘 登, 张合平, 潘 高. 桂南马尾松人工林不同年龄阶段群落动态与稳定性[J]. *生态学杂志*, 2016(6): 1481-1490.
- [18] 戴 冬, 彭楚才, 黄 鑫, 等. 鄂中地区马尾松人工林群落演替特征研究[J]. *林业科学研究*, 2019, 32(6): 48-55.
- [19] VEBLEN T T, CLAUDIO D Z, SCHLEGEL F M, et al. Forest dynamics in south-central Chile [J]. *Journal of Biogeography*, 1981, 8: 211-247.
- [20] 汪 平, 贾黎明, 魏松坡, 等. 基于 Voronoi 图的侧柏游憩林空间结构分析[J]. *北京林业大学学报*, 2013, 35(2): 39-44.
- [21] 曹小玉, 李际平, 封 尧, 等. 杉木生态公益林林分空间结构分析及评价[J]. *林业科学*, 2015, 51(7): 37-48.
- [22] 惠刚盈, VON GADOW K, ALBERT M. 一个新的林分空间结构参数——大小比数[J]. *林业科学研究*, 1999, 12(1): 1-6.
- [23] 常 伟, 党坤良, 武朋辉, 等. 秦岭林区锐齿栎次生林种群空间分布格局[J]. *生态学报*, 2016, 36(4): 1021-1029.
- [24] 张树梓, 李 梅, 张树彬, 等. 塞罕坝华北落叶松人工林天然更新影响因子[J]. *生态学报*, 2015, 35(16): 5403-5411.
- [25] 刘妍妍, 金光泽, 李凤日. 典型阔叶红松林林隙对幼苗建立的影响[J]. *科学通报*, 2014, 59(24): 2396-2406.
- [26] YAO J, ZHANG X, ZHANG C, et al. Effects of density dependence in a temperate forest in northeastern China [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 32844.
- [27] DUCLOS V, BOUDREAU S, CHAPMAN C A. Shrub cover influence on seedling growth and survival following logging of a tropical forest [J]. *Biotropica*, 2013, 45: 419-426.
- [28] AUSSENAC G. Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture [J]. *Annals of Forest Science*, 2000, 57: 287-301.
- [29] 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 [J]. *Forestry*, 2005, 78(4): 337-351.
- [30] SONG B, CHEN J, WILLIAMS T M. Spatial relationships between canopy structure and understorey vegetation of an old-growth Douglas-fir forest [J]. *Forest research*, 2014, 3(2): 118.
- [31] VON PELT R, Franklin J F. Influence of canopy structure on the understorey environment in tall, old-growth, conifer forests [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, 30: 1231-1245.
- [32] 梁建平. 马尾松、红锥混交林林冠结构的研究[J]. *广西林业科技*, 1992, 21(1): 11-16.
- [33] 刘 帅, 廖嘉星, 肖 翠, 等. 长白山次生针阔混交林乔木幼苗存活的影响因素分析[J]. *植物生态学报*, 2016, 40(7): 711-722.
- [34] MANGAN S A, SCHINITZER S A, HERRE E A, et al. Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest [J]. *Nature*, 2010, 466: 752-755.
- [35] ZHU J-J, MATSUZAKI T, LEE F-Q, et al. Effect of gap size created by thinning on seedling emergency, survival and establishment in a coastal pine forest [J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, 182: 339-354.
- [36] 修勤绪, 陆元昌, 曹旭平, 等. 目标树林分作业对黄土高原油松人工林天然更新的影响[J]. *西南林学院学报*, 2009, 29(2): 13-19.

(责任编辑: 郭严冬)