

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2017.50659

徐文秀, 路俊盟, 卢志军, 刘梦婷, 刘检明, 江明喜. 八大公山常绿落叶阔叶混交林影响幼苗存活的主要因子分析[J]. 植物科学学报, 2017, 35(5): 659~666

Xu WX, Lu JM, Lu ZJ, Liu MT, Liu JM, Jiang MX. Analysis of main factors affecting seedling survival in Badagongshan evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest[J]. Plant Science Journal, 2017, 35(5): 659~666

八大公山常绿落叶阔叶混交林影响幼苗存活的主要因子分析

徐文秀^{1,2}, 路俊盟³, 卢志军¹, 刘梦婷^{1,2}, 刘检明^{1,2}, 江明喜^{1*}

(1. 中国科学院武汉植物园, 中国科学院水生植物与流域生态重点实验室, 武汉 430074;

2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 济南市工程咨询院, 济南 250002)

摘要: 幼苗是植物生活史中最脆弱的阶段, 对幼苗存活影响因子的分析有助于我们更清楚的了解森林群落的天然更新机制。利用广义线性混合模型(GLMM)对八大公山常绿落叶阔叶混交林中影响幼苗存活的主要生物与非生物因子进行了研究。结果表明: (1)在群落水平上, 幼苗存活与生物因子中的同种幼苗密度呈显著负相关, 与非生物因子中的冠层开阔度呈显著正相关; (2)从年龄上看, 4年生以下龄级的幼苗存活更容易受到同种幼苗密度的影响, 与同种幼苗密度呈显著负相关; 4年生及其以上的幼苗存活则主要受非生物因子影响; (3)从生活型上看, 相对于常绿物种, 落叶物种的幼苗存活率更容易受到同种幼苗密度的影响, 也与冠层开阔度呈正相关; (4)在物种水平上, 生物因子与非生物因子对不同物种幼苗存活率的影响也不相同。其中, 宜昌润楠(*Machilus ichangensis* Rehd. et Wils.)的存活率与冠层开阔度呈正相关; 薄叶山矾(*Symplocos anomala* Brand)幼苗的存活率与同种幼苗密度、异种大树胸高断面积、林冠开阔度、坡向均呈显著负相关, 而与异种幼苗密度和海拔呈显著正相关。本研究表明影响幼苗存活的因子是多样的, 而且不是随机发生的。在不同水平上影响幼苗存活的因子不同。

关键词: 负密度制约; 广义线性混合模型; 森林天然更新; 幼苗存活

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2017)05-0659-08

Analysis of main factors affecting seedling survival in Badagongshan evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest

Xu Wen-Xiu^{1,2}, Lu Jun-Meng³, Lu Zhi-Jun¹, Liu Meng-Ting^{1,2}, Liu Jian-Ming^{1,2}, Jiang Ming-Xi

(1. Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Jinan Engineering Consulting Institute, Jinan 250002, China)

Abstract: The seedling stage is the most vulnerable stage of life for a plant, and analysis of the factors influencing seedling survival can help us understand species coexistence mechanisms. We examined the importance of biotic and abiotic factors using Generalized Linear Mixed Models with survival data from 3554 seedlings of 128 species in a 25 hm² Badagongshan forest dynamic plot in central China. Results showed that: (1) At the community level, focal seedling survival was significantly negatively correlated with conspecific neighbor density, indicating negative density-dependence (NDD) effects in this plot, but was positively related to canopy openness. (2) At the age class, the survival of <4-year-old seedlings showed significant negative correlation with conspecific neighbor density; for seedlings ≥ 4 years old, the importance of NDD was exceeded by environmental factors. (3)

收稿日期: 2017-03-01, 退修日期: 2017-03-10。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31570528)。

This work was supported by a grant from the National Natural Science Foundation of China (31570528).

作者简介: 徐文秀(1989-), 女, 硕士研究生, 研究方向为森林生态学(E-mail: vinceywu@126.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: mxjiang@wbgcas.cn)。

Compared with the evergreen species, the survival rate of deciduous species was more susceptible to conspecific neighbor density, and significantly positively related to canopy openness. (4) The effects of biotic and abiotic factors on seedlings differed among species. For instance, *Machilus ichangensis* Rehd. et Wils. was positively related to canopy openness, whereas *Symplocos anomala* Brand seedling survival showed significant negative correlation with conspecific neighbor density, heterospecific adult basal area, and canopy openness, and significant positive correlation with heterospecific seedling neighbor density and elevation.

Key words: Negative density dependence; Generalized linear mixed model; Natural forest regeneration; Seedling survival

幼苗阶段是植物生活史最脆弱的时期^[1]，其存活容易受到多方面因素的影响。不同因子对幼苗的存活情况、生长状况会产生不同的影响，而幼苗不同的生长状态也会对整个森林群落的更新速率、种群数量以及群落的组成、发展和稳定具有较大的意义^[2]。目前，对森林中木本幼苗存活影响因子的研究已有很多。譬如：Lin等^[3]对西双版纳热带雨林样地研究发现，幼苗存活受到负密度制约与旱雨季的影响；Recode等^[4]对哥斯达黎加森林样地长达13年的研究发现，幼苗年龄对幼苗的存活有很大的影响，随着年龄的增加，幼苗对生境中的各类因子需求也不相同；Lin等^[5]对台湾垦丁样地研究发现，土壤深度对森林中幼苗的存活有显著影响；施璐璐等^[6]对百山祖5 hm²样地研究发现，幼苗的存活与环境因子中的水分有一定的关联。这些研究结果对探讨森林群落的天然更新过程具有重要的参考价值。

八大公山国家级自然保护区位于湘西北武陵山系北端，原生植被保存相对完好。本地区植被类型属于山地常绿落叶阔叶混交林，位于中国特有属川东-鄂西分布中心和中国特有植物的环形地带^[7]，物种种类丰富，生物多样性价值极高，是我国珍稀植物和特有植物属的分布中心之一。因此，该区域对于研究山地常绿落叶阔叶混交林动态和川东-鄂西植物多样性形成及维持机制具有重要意义。目前，有关八大公山的研究已有很多，Wang等^[8]通过多元回归树和空间统计学方法分析了生境过滤、竞争和随机过程对八大公山亚热带山地常绿落叶阔叶混交林物种共存和群落构建的重要性，发现随机过程和生境过滤过程是八大公山样地内群落构建的主要驱动动力；Guo等^[9]在研究中发现，生境异质性和物种自身功能属性差异等因素通过影响负密

度制约的发生及发生强度，进而在维持森林生物多样性和群落构建中发挥作用。这些研究对象的胸径均为DBH≥1 cm的木本植物，而涉及幼苗阶段(DBH<1 cm)的研究才刚刚开始。Lu等^[10]对八大公山幼苗两年的生长状况进行研究发现，地形因子、邻居密度以及谱系发育距离对幼苗存活有不同的影响，负密度制约效应是八大公山样地幼苗阶段主要的物种共存机制。此外，还有研究发现^[11, 12]，光照条件影响森林中幼苗的更新。虽然八大公山地处保留完好的天然林中，不存在较大的干扰，但是夏季强降水和雷击事件也会在样地中产生林窗，造成光照条件的异质性。那么当加入光因子进行分析后，生物因子与非生物因子对幼苗存活的重要性是否受到影晌？随着幼苗调查年限的增加，森林中影响幼苗存活的因子是否发生变化？这些问题都有待进一步研究。

本文以八大公山山地常绿落叶阔叶混交林动态监测样地为平台，研究影响幼苗存活的生物和非生物因素，以期了解：(1)影响八大公山常绿落叶阔叶混交林幼苗存活的主要因素有哪些？(2)负密度制约现象在八大公山山地常绿落叶阔叶混交林中是否普遍存在？(3)生物因素和非生物因素在不同水平上对幼苗存活率的影响是否一致？

1 研究方法

1.1 研究地区概况

八大公山样地中心坐标为26°46.041'N、110°5.248'E。气候属于亚热带山地湿润季风气候。年均温11.5℃，最冷月1月平均气温为0.1℃，最热月7月平均气温为22.8℃；年均降水量达2105.4 mm，全年相对湿度90%以上，属较湿润地区^[13]。该区主要土壤类型为山地黄棕壤和

石灰土及局部山地沼泽土。样地为典型山地常绿落叶阔叶混交林。

1.2 研究方法

1.2.1 样地建设与调查

八大公山 25 hm^2 ($500 \text{ m} \times 500 \text{ m}$) 亚热带山地常绿落叶阔叶混交林动态监测样地建成于 2011 年, 样地地形崎岖陡峭, 最高海拔 1456 m, 最低海拔 1355 m, 最大高差为 101 m, 坡度 $3^\circ \sim 68^\circ$ 。遵循 CTFS (Centre For Tropical Forest Science) 样地建设标准 (<http://www.ctfs.si.edu/>), 将样地划分成 625 个 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 的大样方, 每个样方又划分为 16 个 $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ 的小样方, 记录各小样方中所有胸径(树高 1.3 m 处) $\geq 1 \text{ cm}$ 的木本植物(不含竹藤)名称、胸径、分枝数量、坐标, 挂牌标记, 以便长期进行监测^[7]。

1.2.2 幼苗监测样方设置

为监测种子雨动态, 我们参照巴拿马 Barro Colorado Island (BCI) 热带雨林 50 hm^2 样地的布置方法, 在八大公山样地布设了 135 个种子雨收集器(图 1)。然后, 以每个种子雨收集器为中心, 避开小道的 3 个方向各设置 1 个面积为 1 m^2 的幼苗小样方(图 2), 共 405 个, 用于长期监测幼苗动态。

1.2.3 幼苗调查

将样方内所有胸径 $< 1 \text{ cm}$ 的木本植物个体作为幼苗, 进行监测。每棵幼苗给予一个单独的编号, 并尽量鉴定到种。第 1 次调查时间为 2012 年 5 月, 此后每年进行 2 次调查(时间分别为 5 月和 8 月)。到 2016 年 8 月, 共进行了 5 年 10 次调查。

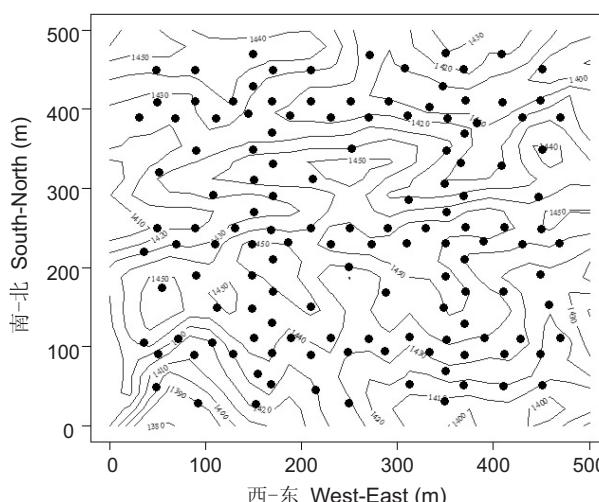
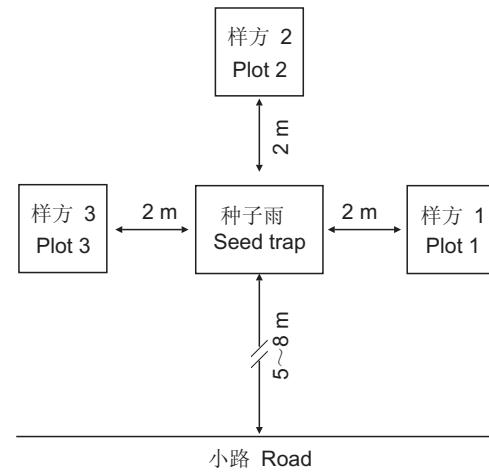


图 1 种子雨收集器分布

Fig. 1 Distribution of seed traps



图中每个 1 m^2 苗区距离种子雨收集器 2 m, 样站距离步道 5~8 m。The three 1 m^2 seedling plots were 2 m from the central seed trap, and the station was 5~8 m from the trial.

图 2 苗区设置图

Fig. 2 Components of census station

1.2.4 幼苗年龄的划分

我们以 2015 年 5 月调查的幼苗为研究对象, 故将 2015 年调查的当年生幼苗作为 1 年生幼苗, 2014 年 2 次调查到的当年生幼苗作为 2 年生幼苗, 2013 年 2 次调查到的当年生幼苗作为 3 年生幼苗。2012 年调查到的所有幼苗称为 ≥ 4 年生幼苗。

1.2.5 环境因子测量

地形参数包括每个 $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ 小样方的坡度、坡向、凹凸度及海拔。平均海拔是指每个样方的 4 个顶点海拔的平均值^[14]; 凹凸度是样方与周围相邻的 8 个样方的平均海拔的差值, 边缘样方的凹凸度一般用该样方中心的海拔值减去其周围 4 个顶点海拔的平均值。坡度是从样方的 4 个顶点中随机选择 3 个, 组成 4 个不同的平面, 平面与样方投影面夹角的平均值就是该样方的坡度值; 而坡向是指上面 4 个平面与正北方向角度的平均值, 由于坡向是 360° 范围内的环形变量, 因此需要对坡向进行正弦(sine)和余弦(cosine)转换^[15]。

光的可利用性用冠层开阔度表示。利用鱼眼镜头相机对冠层进行拍照, 拍照时间为 2015 年 8 月, 选择早晨或傍晚(或阴天)时间以避开太阳直射产生的光斑。拍摄地点位于每个样站种子雨收集框所在的位置, 相机高度为 1.3 m(以铅垂为衡量标准, 测量其垂直高度)。每个样站拍摄 3 张照片, 取平均值用于分析。

1.2.6 数据分析方法

选取 2015 年 5 月至 2016 年 8 月所监测到的

幼苗数据, 用0(死亡)和1(存活)来标定每株幼苗状态。利用广义线性混合模型(generalized linear mixed-effect model, GLMM)分析幼苗存活率与各参数之间的关系。以幼苗最终存活状态为因变量, 以生物因子和非生物因子为自变量放在模型固定部分。各变量在分析前均要标准化(各变量值减去均值后再除以标准差)。

本文采用3类模型来检验生物因子和非生物因子对幼苗存活的相对重要性: (1)生物因子模型: 固定效应包括同种幼苗邻居(conspecific seedlings, Cons), 异种幼苗邻居(heterospecific seedlings, Hets), 并计算同种大树邻居胸高断面积(conspecific adults basal area, ConBa), 异种大树邻居胸高断面积(heterospecific adults basal area, HetBa)。根据Lu等^[10]对八大公山样地的研究结果来看, 对于大多数物种来说, 大树对幼苗的显著影响距离在20 m半径范围内模型拟合的AIC(Akaike's information criterion)值最小。因此, 本研究在计算同种和异种邻体胸高断面积时采用20 m半径计算。(2)非生物因子模型: 固定效应部分只包括海拔、凹凸度、坡向、冠层开阔度。因为在5 m×5 m尺度上海拔与坡度之间有很强的共线性, 因此, 本研究只采用3个地形因子。

表1 八大公山25 hm²样地幼苗存活广义线性混合模型分析的AIC值
Table 1 Akaike's information criterion (AIC) values of GLMMs of seedling survival in the 25 hm² Badagongshan forest dynamic plot

不同水平 Different level	模型 Models		
	生物因子模型 Biotic model	非生物因子模型 Habitat model	全模型 Full model
群落水平 Community level			
所有幼苗 All seedlings	2817.7	2829.2	2820.7
年龄结构 Age class			
1年生幼苗 1-yr	312.1	324.8	319.4
2~3年生 2~3 yr	615.9	619.5	618.1
4年生以上 4-yr	1526.2	1524.1	1531.2
生活型 Life form			
常绿 Evergreen	1505.1	1509.9	1513.5
落叶 Deciduous	1230.2	1236	1231.9
物种水平 Species level			
黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i> (Wall. ex Nees) Benth. et Hook. f.	218.7	217.8	222.9
铁山矾 <i>Symplocos pseudobarberina</i> Gontsch.	118.5	125.8	126.2
宜昌润楠 <i>Machilus ichangensis</i> Rehd. et Wils.	126	121.8	122.5
短柱柃 <i>Eurya brevistyla</i> Kobuski	76.2	78.4	85.6
薄叶山矾 <i>Symplocos anomala</i> Brand	115.9	115.3	116.2

注: 黑色字体表示最适模型。

Note: Best-fit models are shown in bold.

(3)全模型: 固定效应包括所有生物和非生物因子。利用AIC进行模型筛选, 若模型之间AIC值之差小于2则说明具有同等解释力^[16]。

分别在以下几个水平对影响幼苗存活的生物与非生物因子进行模型检验: (1)群落水平: 包括所有物种幼苗。(2)年龄段: 1年生、2~3年生与≥4年生幼苗。(3)生活型: 常绿种与落叶种。(4)物种水平: 选取2015年5月到2016年8月间幼苗存活数量排名前5位的5个物种进行分析。

为更好地比较各参数对幼苗存活的贡献, 计算每个参数的优势比率(odds ratio), 当优势比率大于1(95%的置信区间)时表明与幼苗存活呈正相关, 当优势比率小于1(95%的置信区间)时表明与幼苗存活呈负相关。

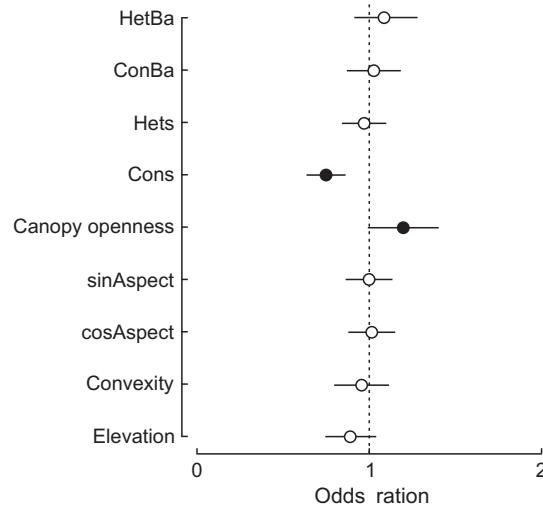
利用数据分析软件R-3.3.2中的‘lme4’包对数据进行分析和绘图。

2 结果与分析

2.1 群落水平的幼苗存活分析

2015年5月共监测到128个物种3554株幼苗, 到2016年8月存活的有124个物种2813株幼苗, 占幼苗总量的79.2%。在3种模型中, 群落水平上拟合效果最优的为生物因子模型(表1),

表明生物因子对幼苗存活的影响最大; 相同物种幼苗密度与幼苗存活呈现极显著负相关 (odds ratio = 0.748, $P < 0.01$), 相同物种幼苗密度 (Cons) 越大, 目标幼苗的存活率越低(图3)。



圆圈代表每个参数的优势比率, 实心点表示效应显著 ($P < 0.05$)。下同。

Circles show odds ratios for each parameter; solid circles indicate variables significantly different from 1 ($P < 0.05$). Same below.

图 3 八大公山 25 hm² 样地群落水平上幼苗存活的优势比率分析

Fig. 3 Odds ratios of seedling survival at the community level in the 25 hm² Badagongshan forest dynamic plot

2.2 不同年龄段幼苗存活分析

1年生幼苗与2~3年生幼苗的最佳模型均为生物因子模型; 对于 ≥ 4 年生的幼苗来说, 非生物因子模型为最优模型(表1)。通过模型分析可知, 1年生幼苗存活与同种幼苗密度(Cons)呈现显著的负相关 (odds ratio = 0.251, $P < 0.05$)。2~3年生幼苗存活率除了与同种幼苗密度呈显著负相关 (odds ratio = 0.561, $P < 0.05$) 之外, 还与异种大树的胸高断面积(HetBa)呈显著正相关 (odds ratio = 1.312, $P < 0.05$)。对 ≥ 4 年生的幼苗, 其存活与非生物因子中的冠层开阔度 (Canopy openness) 呈显著正相关 (odds ratio = 1.194, $P < 0.05$) (图4)。

2.3 不同生活型幼苗存活分析

常绿物种的最优模型为生物因子模型, 而对落叶物种来说, 生物因子模型与全模型均可作为最优模型(表1)。在最优模型中, 落叶物种幼苗存活与同种幼苗密度(Cons)呈现极显著的负相关, 与冠

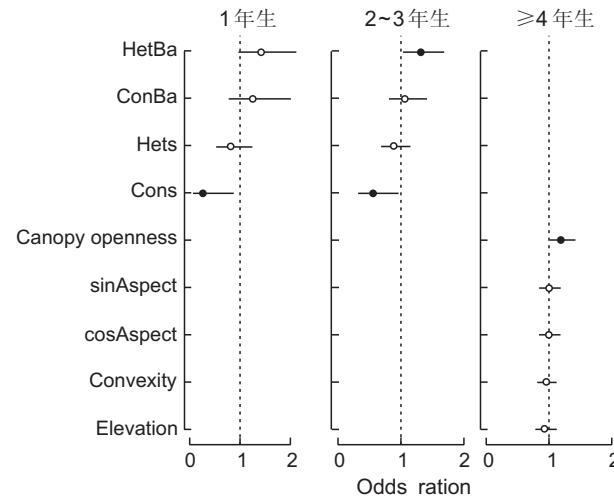


图 4 八大公山 25 hm² 样地不同年龄段幼苗存活的优势比率分析

Fig. 4 Odds ratios of seedling survival at different age level in the 25 hm² Badagongshan forest dynamic plot

层开阔度 (Canopy openness) 呈显著的正相关关系 (odds ratio = 0.195, $P < 0.001$; odds ratio = 1.339, $P < 0.05$); 但对于常绿树种, 模型设定的几个因子对幼苗存活均没有显著影响(图5)。

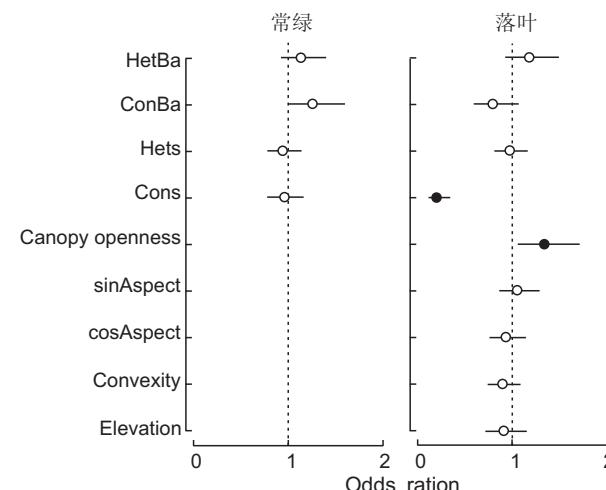


图 5 八大公山 25 hm² 样地不同生活型幼苗存活的优势比率分析

Fig. 5 Odds ratios of seedling survival with different life forms in the 25 hm² Badagongshan forest dynamic plot

2.4 物种水平上的幼苗存活分析

在物种水平上, 黄丹木姜子 (*Litsea elongata* (Wall. ex Nees) Benth. et Hook. f.)、宜昌润楠 (*Machilus ichangensis* Rehd. et Wils.)、薄叶山矾 (*Symplocos anomala* Brand) 的非生物因子模型 AIC 值最小, 铁山矾 (*Symplocos pseudobar-*

berina Gontsch.)、短柱柃 (*Eurya brevistyla* Kobuski) 的生物因子模型 AIC 值最小。同时, 对于黄丹木姜子, 生物因子模型与非生物因子模型差值小于 2, 具有同等优度拟合效果。同理, 宜昌润楠的非生物因子模型与全模型均为最佳模型, 而薄叶山矾的 3 个模型拟合效果均为最佳(表 1)。

通过对样地中常见的这 5 种幼苗的存活影响因子分析发现, 黄丹木姜子、铁山矾、短柱柃 3 个物种与模型中设定的生物因子与非生物因子均无相关性。由图 6 可知, 宜昌润楠与非生物因子中的冠层开阔度呈正相关, 与坡向的正弦值呈负相关。薄叶山矾幼苗的存活与生物因子中的同种幼苗密度 (Cons)、异种大树胸高断面积 (HetBa) 呈负相关, 与异种幼苗密度 (Hets) 呈正相关; 且与非生物因子中的冠层开阔度 (Canopy openness)、坡向 (Aspect) 呈显著负相关, 与海拔 (Elevation) 呈显著正相关。

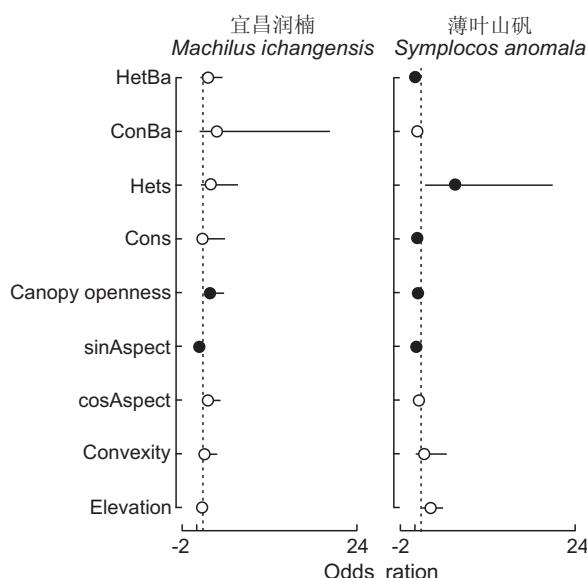


图 6 八大公山 25 hm² 样地物种水平幼苗存活的优势比率分析

Fig. 6 Odds ratios of seedling survival at the species level in the 25 hm² Badagongshan forest dynamic plot

3 讨论

通过以上分析发现, 八大公山样地幼苗的存活并不是随机的。幼苗邻居密度与生境因子都可以影响幼苗的存活。生物模型对于幼苗的解释要优于非生物模型, 在所有 11 个水平上(表 1), 生物模型为最优模型的高达 9 个。幼苗邻居密度与生境因子

对不同年龄阶段、不同生活型以及不同物种的幼苗存活存在差异。

3.1 群落水平上影响幼苗存活的主要因子

在群落水平上, 同种幼苗密度对幼苗存活呈显著负相关, 表明八大公山样地内幼苗阶段存在负密度制约效应, 这与我们前期的研究结果一致^[10]。造成负密度制约的原因可能是幼苗之间的资源竞争或者天敌在同种之间的扩散^[17], 但是越来越多的研究表明天敌是造成幼苗存活负密度制约的主要原因^[18,19]。Janzen-Connell 假说认为专性天敌对幼苗和种子的捕食会降低母树周围的幼苗密度^[20,21], 土壤微生物以及食草动物的专一性取食也有可能造成同种幼苗死亡率增大^[22]。在本研究样地野外观测中发现许多物种幼苗存在严重的病虫害现象, 所以天敌在同种之间的扩散很可能是本样地负密度制约效应的主要成因。

群落水平上影响幼苗存活的非生物因子模型虽然没有进入到最优模型, 但冠层开阔度与幼苗存活呈显著正相关。光是幼苗阶段最重要的环境因子, 林下层可利用光的增加可以显著提高植物的生长、存活以及密度^[23]。除了冠层开阔度外, 其他非生物因子对幼苗存活没有影响, 但由于本研究中缺乏土壤数据, 可能低估了生境因子对幼苗存活的影响。

3.2 不同年龄段幼苗存活的影响因子

影响幼苗存活的主要因子随着年龄变化而不同。大于等于 4 年生幼苗受非生物因子影响较大, 而小于 4 年生幼苗受生物因子影响较大(图 4), 表明随着幼苗年龄的增加, 生物因子对幼苗存活的影响程度减小, 非生物因子对幼苗存活的影响则增大, 这与 Bai 等^[24]对长白山样地的研究结果一致。可能是因为随着幼苗年龄的增大, 茎干逐渐木质化, 对真菌感染^[25]、食草性动物的取食以及病原菌侵染的抗性增强, 使得生物因子的作用逐渐降低。相反, 随着年龄增加, 幼苗需要更多环境因子中的水分、光照等, 从而凸显出生境因子的重要性。譬如 4 年生以上的幼苗存活与冠层开阔度呈显著正相关, 表明幼苗对光的需求逐渐增加。

3.3 不同生活型幼苗存活的影响因子

对于八大公山样地, 常绿物种幼苗存活与设定的所有因子都没有显著相关性; 而落叶物种幼苗存活与同种幼苗密度存在显著负相关, 与非生物因子

中的冠层开阔度呈显著正相关。这可能是因为落叶植物将大量生产资源投入到生长相关的性状中去, 防御性物质的缺乏使得幼苗更容易遭受天敌的伤害^[26], 而常绿树种将大量的资源投入到防御性物质(如单宁和木质素等)生产中, 其抵抗生物与非生物因素的伤害能力更强^[27,28]。另外, 相对于常绿树种, 落叶树种多为阳生植物, 偏好林窗并且能迅速在光照条件较好的地段定居^[29], 所以冠层开阔度对落叶树种幼苗存活率的影响更大。

3.4 物种水平上影响幼苗存活的主要因子

不同物种的幼苗存活率受到不同因子的影响, 但黄丹木姜子、短柱柃与铁山矾的幼苗存活与本研究设定的所有因子均不相关。可能是由于这3个树种均是常绿物种, 其结果与3.3一致。另外, 这3个物种都是样地中的优势种^[7], 其大树分布范围较广, 据野外观测, 这3个物种的结实率较高, 幼苗萌发率也高, 所以这也可能是造成幼苗存活受地形与光照环境因子影响较小的原因。至于这3种物种幼苗存活是否与样地中的土壤因素有关还有待进一步研究。

宜昌润楠幼苗存活主要受非生物因子的影响, 与冠层开阔度呈正相关。尽管该物种为常绿种, 但是宜昌润楠亦为喜光物种, 在光照充足的林窗环境中其存活率更大。薄叶山矾幼苗的存活率则受生物与非生物因子的共同影响。Bagchi等^[22]研究发现, 产生种子越多的物种对同种邻居的敏感性越强。野外观测发现, 薄叶山矾每年的结实率较高, 其种子萌发呈现明显的聚集状态, 局域范围内同种幼苗密度较大, 同种幼苗邻居可能是影响其幼苗存活率的主要原因之一。此外, 在八大公山样地内, 薄叶山矾属于灌木层的优势种^[7], 其幼苗多生长在郁闭度较大的林下环境, 且本研究中薄叶山矾与冠层开阔度呈显著负相关, 表明该物种为耐荫物种。在光照好的地方, 喜阳物种的竞争可能是导致其幼苗存活率低的原因之一。海拔对薄叶山矾幼苗存活的影响表现出正效应, 可能由于海拔较低的地区草本植物分布密集, 草本植物与幼苗的竞争以及释放的化感物质^[17,30], 都不利于薄叶山矾幼苗的存活。

4 结论

影响幼苗存活的因子是多样的, 而且不是随机

发生的。在不同水平上影响幼苗存活的因子不同。(1)在群落水平上, 幼苗存活受到生物因子中同种幼苗密度的影响, 表明山地常绿落叶阔叶混交林幼苗阶段存在显著的负密度制约效应。非生物因子中只有冠层开阔度显著促进幼苗的存活, 但是并未进入最优模型中。(2)不同年龄的幼苗所受到的影响因子也不一样, 4年以上的幼苗相对于1年生与2~3年生的幼苗, 更容易受到非生物因子的影响。(3)落叶树种比常绿树种更容易受到负密度制约的影响。(4)不同的物种受到的影响因子也不相同, 黄丹木姜子、短柱柃和铁山矾没有受到本研究中设定因子的显著影响, 但是喜阳种宜昌润楠与光照呈正相关, 而耐荫树种薄叶山矾更容易受到负密度制约影响, 且其存活与光照呈负效应、与海拔呈正效应。

参考文献:

- Clark DA, Clark DB. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model [J]. *Am Nat*, 1984, 124(6): 769~788.
- Szwagrzyk J, Szewczyk J, Bodziarczyk J. Dynamics of seedling banks in beech forest: results of a 10-year study on germination, growth and survival [J]. *Forest Ecol Manag*, 2001, 141(3): 237~250.
- Lin L, Comita LS, Zheng Z, Cao M. Seasonal differentiation in density-dependent seedling survival in a tropical rain forest [J]. *J Ecol*, 2012, 100(4): 905~914.
- Record S, Kobe RK, Vriesendorp CF, Finley AO. Seedling survival responses to conspecific density, soil nutrients, and irradiance vary with age in a tropical forest [J]. *Ecology*, 2016, 97(9): 2406~2415.
- Lin Y, Comita LS, Johnson DJ, Chen M, Wu S. Biotic vs. abiotic drivers of seedling persistence in a tropical karst forest [J]. *J Veg Sci*, 2017, 28(1).
- 施璐璐, 骆争荣, 夏家天, 赵文娟, 吴友贵, 丁炳扬. 亚热带中山常绿阔叶林木本植物幼苗数量动态及其与生境的相关性 [J]. 生态学报, 2014, 34(22): 6510~6518.
Shi LL, Luo ZR, Xia JT, Zhao WJ, Wu YG, Ding BY. Wood seedling dynamics and the correlation between habitat and regeneration / mortality in a subtropical evergreen broad-leaved forest in China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(22): 6510~6518.
- 卢志军, 鲍大川, 郭屹立, 路俊盟, 王庆刚, 何东, 等. 八大公山中亚热带山地常绿落叶阔叶混交林物种组成与结构 [J]. 植物科学学报, 2013, 31(4): 336~344.
Lu ZJ, Bao DC, Guo YL, Lu JM, Wang QG, He D, et al. Community composition and structure of Badagongshan

- (BDGS) forest dynamic plot in a mid-subtropical mountain evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest, central China[J]. *Plant Science Journal*, 2013, 31(4): 336–344.
- [8] Wang Q, Xu Y, Lu Z, Bao D, Guo Y, Lu J, et al. Disentangling the effects of topography and space on the distributions of dominant species in a subtropical forest [J]. *Chin Sci Bull*, 2014, 59(35): 5113–5122.
- [9] Guo Y, Lu ZJ, Wang QG, Lu JM, Xu YZ, Meng HJ, et al. Detecting density dependence from spatial patterns in a heterogeneous subtropical forest of central China[J]. *Can J Forest Res*, 2015, 45(6): 710–720.
- [10] Lu J, Johnson DJ, Qiao X, Lu Z, Wang Q, Jiang M. Density dependence and habitat preference shape seedling survival in a subtropical forest in central China[J]. *J Plant Ecol*, 2015, 8(6): 568–577.
- [11] Denslow JS, Guzman G. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama[J]. *J Veg Sci*, 2000, 11(2): 201–212.
- [12] Lin F, Comita LS, Wang XG, Bai XJ, Yuan ZQ, Xing DL, et al. The contribution of understory light availability and biotic neighborhood to seedling survival in secondary versus old-growth temperate forest[J]. *Plant Ecol*, 2014, 215(8): 795–807.
- [13] 湖南省生态学会, 湖南省林学会. 湘西八大公山自然资源综合科学考察报告[M]. 长沙: 湖南省林学会, 1982.
- [14] Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot[J]. *J Ecol*, 2001, 89(6): 947–959.
- [15] Legendre P, Mi X, Ren H, Ma K, Yu M, Sun IF, He F. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China[J]. *Ecology*, 2009, 90(3): 663–674.
- [16] Burnham KP, Anderson DR. Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-Theoretic Approach[M]. Springer Science & Business Media, 2003.
- [17] Wright SJ. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence [J]. *Oecologia*, 2002, 130(1): 1–14.
- [18] Bell T, Freckleton RP, Lewis OT. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree[J]. *Ecol Lett*, 2006, 9(5): 569–574.
- [19] Comita LS, Queenborough SA, Murphy SJ, Eck JL, Xu K, Krishnadas M, et al. Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance-and density-dependent seed and seedling survival[J]. *J Ecol*, 2014, 102(4): 845–856.
- [20] Janzen DH. Herbivores and the number of tree species in tropical forests[J]. *Am Nat*, 1970, 104(940): 501–528.
- [21] Connell JH. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees [J]. *Dynamics of Populations*, 1971, 298: 298–312.
- [22] Bagchi R, Gallery RE, Gripenberg S, Gurr SJ, Narayan L, Addis CE, et al. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition [J]. *Nature*, 2014, 506(7486): 85–88.
- [23] Barberis IM, Tanner EVJ. Gaps and root trenching increase tree seedling growth in Panamanian semi-evergreen forest[J]. *Ecology*, 2005, 86(3): 667–674.
- [24] Bai XJ, Queenborough SA, Wang XG, Zhang J, Li BH, Yuan ZQ, et al. Effects of local biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree and shrub seedling survival in an old-growth temperate forest[J]. *Oecologia*, 2012, 170(3): 755–765.
- [25] Masaki T, Nakashizuka T. Seedling demography of Swida controversa: effect of light and distance to conspecifics [J]. *Ecology*, 2002, 83(12): 3497–3507.
- [26] Coley PD. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense[J]. *Oecologia*, 1998, 74(4): 531–536.
- [27] Coley PD, Barone JA. Herbivory and plant defenses in tropical forests[J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 1996, 27(1): 305–335.
- [28] Villar R, Robleto JR, De Jong Y, Poorter H. Differences in construction costs and chemical composition between deciduous and evergreen woody species are small as compared to differences among families [J]. *Plant Cell Environ*, 2006, 29(8): 1629–1643.
- [29] Sakai A, Ohsawa M. Topographical pattern of the forest vegetation on a river basin in a warm-temperate hilly region, central Japan[J]. *Ecol Res*, 1994, 9(3): 269–280.
- [30] Rey B, Espigares T, Castro-Díez P. Simulated effects of herb competition on planted *Quercus faginea* seedlings in Mediterranean abandoned cropland [J]. *Appl Veg Sci*, 2003, 6(2): 213–222.