长白山次生针阔混交林乔木幼苗存活的影响因素分析

刘 帅^{1,2} 廖嘉星¹ 肖 翠¹ 范秀华^{2*}

¹北京林业大学森林资源与生态系统过程北京市重点实验室, 北京 100083; ²北京林业大学理学院, 北京 100083

摘 要 基于长白山次生针阔混交林样地, 以520个1 m × 1 m幼苗样方中胸径小于1 cm的乔木幼苗为研究对象, 选取2013年和2014年的幼苗调查数据, 运用广义线性混合模型(GLMM)分析了生物邻体和生境异质对幼苗存活的影响, 探讨了次生针阔混交林幼苗存活影响因素及物种共存机制。结果表明: (1)适宜大树生长的局域生境同样也适宜幼苗的存活, 幼苗存活率与土壤含水量和有效氮等土壤养分显著正相关。(2)幼苗个体之间存在明显的竞争, 较多的幼苗邻体显著降低幼苗的存活率。同种大树邻体和同种幼苗邻体与幼苗存活显著负相关, 表明存在负密度制约效应。(3)随着幼苗年龄的增加, 生境异质对幼苗存活的影响逐渐增大。该研究证实了密度制约效应和生境异质对幼苗存活有着重要影响, 其相对重要性随着幼苗年龄级、功能群以及物种种类而变化。

关键词 次生针阔混交林; 广义线性混合模型; 乔木幼苗存活; 生物邻体; 生境异质性

引用格式: 刘帅, 廖嘉星, 肖翠, 范秀华 (2016). 长白山次生针阔混交林乔木幼苗存活的影响因素分析. 植物生态学报, 40, 711–722. doi: 10.17521/cjpe.2015.0366

Effects of biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree seedling survival in a secondary mixed conifer and broad-leaved forest in Changbai Mountain

LIU Shuai^{1,2}, LIAO Jia-Xing¹, XIAO Cui¹, and FAN Xiu-Hua^{2*}

¹Key Laboratory for Forest Resources & Ecosystem Processes of Beijing, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; and ²College of Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract

Aims Our study aimed to understand the effects and the relative importance of biotic neighborhood and habitat heterogeneity for tree seedling survival in a secondary mixed conifer and broad-leaved forest in Changbai Mountain, north-eastern China.

Methods The generalized mixed linear model was used to examine the relative effects of biotic neighborhood and habitat heterogeneity on seedling survival over two years.

Important findings Our results showed that both biotic neighborhood and habitat heterogeneity had significant effects on the seedling survival at community level. The local environment suitable for the adult growth was also suitable for seedling survival. The soil moisture and soil available nitrogen exhibited significant positive effects on seedling survival. On the other hand, seedling density had significant negative effects on seedling survival due to the individual competition. Particularly, we found significant negative density-dependent effects on seedling survival which was caused by conspecific adult and seedling neighbors. As expected, with the increasing of seedling survival age, the habitat heterogeneity became more important on seedling survival. These results suggest that both local biotic neighborhood and habitat heterogeneity drive seedling survival in this temperate forest, and their relative importance varies with different seedling age classes and species traits.

Key words secondary mixed conifer and broad-leaved forest; generalized linear mixed model; tree seedling survival; biotic neighborhood; habitat heterogeneity

Citation: Liu S, Liao JX, Xiao C, Fan XH (2016). Effects of biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree seedling survival in a secondary mixed conifer and broad-leaved forest in Changbai Mountain. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 711–722. doi: 10.17521/cjpe.2015.0366

收稿日期Received: 2015-10-13 接受日期Accepted: 2016-03-26

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: blfanxh@bjfu.edu.cn)

在植物生活史中, 幼苗阶段是植物个体生长最为脆弱、对生境变化最为敏感的时期(Clark & Clark, 1984; Wright *et al.*, 2005; Muller-Landau *et al.*, 2008), 植物体在幼苗阶段具有较明显的时空变化(李晓亮等, 2009; 张健等, 2009)。因此探究导致群落乔木幼苗动态变化的原因对于理解群落物种共存具有重要意义(Kelly & Bowler, 2002; Queenborough *et al.*, 2007), 有助于我们了解和预测群落的组成、演替过程, 以及进行合理的森林经营(Wright *et al.*, 2005; Muller-Landau *et al.*, 2008)。

林下幼苗的更新过程是森林生态学研究的重要内容, 近年来国内外学者做了大量研究, 其主要内容包括: 1) 幼苗的时空格局与动态(Wright *et al.*, 2005), 如Metz等(2008)分析了4块热带样地的幼苗数据, 表明幼苗数量存在较大的时间和空间变异, 这些变异主要是由幼苗个体的新生和死亡所导致的; 2) 负密度制约理论和生态位理论等物种共存机制假说的验证(Canham *et al.*, 2004; Muller-Landau *et al.*, 2008; Comita & Engelbrecht, 2009; Queenborough *et al.*, 2009; Metz *et al.*, 2010; Metz, 2012; Oshima *et al.*, 2015), 如Comita和Hubbell (2009)探讨了生物邻体对幼苗存活的影响, 验证了存在负密度制约效应。Engelbrecht等(2005)发现干旱导致了更强的负密度效应, 从而降低了幼苗的存活率。而Oshima等(2015)研究南亚热带雨林幼苗存活时发现负密度制约在该地并不显著, 幼苗存活率与林冠开阔度和土壤水分等生境因子显著相关。随着2004年中国森林生物多样性监测网络的建立, 基于固定大样地的动态监测使得中国幼苗更新研究取得了巨大的进展, 主要研究内容包括: 1) 群落幼苗的组成、空间分布和年际变化(宾粤等, 2011; 巩合德等, 2011; 陈贝贝等, 2012; 路兴慧等, 2012)。如张健等(2009)分析了长白山25 hm²阔叶红松林幼苗的物种组成、空间分布和年际动态。2) 不同季节幼苗的存活与死亡。如李晓亮等(2009)重点探讨了西双版纳20 hm²热带森林幼苗的旱季存活, 认为幼苗在干旱胁迫下死亡格局表现出明显的种间差异。3) 幼苗存活与生境相关性(田锴等, 2013; 赵雪等, 2013; 施璐璐等, 2014; 苏嫒等, 2014)。如田锴等(2013)分析了古田山亚热带常绿阔叶林幼苗分布格局及其对生境过滤的响应, 认为样地内不同树种幼苗与其同种非幼苗个体的生境关联性存在显

著差异, 表明生境过滤的影响会随着树木生活史阶段的不同而发生变化。这些研究抑或是单一因素对幼苗存活影响的研究(闫兴富和曹敏, 2007; 赵雪等, 2013), 或是分析影响某一物种幼苗存活的因素(王传华等, 2011; 闫兴富等, 2011; 韩文娟等, 2012), 而综合探讨群落尺度上影响幼苗存活因素的研究还比较少(Chen *et al.*, 2010; Bai *et al.*, 2012; Lin *et al.*, 2014; 肖翠等, 2015)。

原始阔叶红松林是长白山北坡地带性顶级植被群落。自20世纪以来, 长白山北坡的原始阔叶红松林遭到了严重破坏, 形成了大面积的次生林群落。很多研究人员对原始阔叶红松林的幼苗动态和影响因素进行了分析(张健等, 2009; Bai *et al.*, 2012; 肖翠等, 2015), 但对次生针阔混交林幼苗更新过程以及影响幼苗更新的各类因子的研究还未见报道。次生林在物种组成、群落结构上与原始林存在着很大的差异, 环境因子对群落内物种分布的影响随着演替的进行逐渐减弱(张春雨等, 2009), 而且次生林由于受到人为清林干扰等因素, 使得种间的竞争减弱(闫琰等, 2012), 生物邻体对幼苗存活贡献有可能降低, 因此针对次生针阔混交林的幼苗更新研究具有重要意义。本文旨在通过分析影响长白山次生针阔混交林乔木幼苗存活的生物邻体和生境因子, 探讨以下问题: (1) 在长白山次生针阔混交林中生物邻体和生境异质性是如何影响幼苗存活的? 二者的相对重要性如何变化? (2) 生物邻体和生境异质性对幼苗存活的影响是否会随着幼苗年龄级、功能群以及物种而变化?

1 研究地概况和研究方法

1.1 研究地概况

研究地点位于吉林省白河林业局光明林场。该地属于受季风影响的温带大陆性山地气候, 年平均气温3.6 °C, 最热月7月平均气温19.6 °C, 最冷月1月平均气温-15.4 °C, 极端最高气温32.3 °C, 极端最低气温-37.6 °C。年降水量707 mm。土壤类型为山地暗棕色森林土, 土层厚度20–100 cm。群落植被主要包括紫椴(*Tilia amurensis*)、臭松(*Abies nephrolepis*)、假色槭(*Acer pseudo-sieboldianum*)、白桦(*Betula platyphylla*)、花楷槭(*Acer ukurunduense*)、簇毛槭(*Acer barbinerve*)和色木槭(*Acer mono*), 形成了复层混交林(张春雨等, 2009)。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置

2005年, 参照美国CTFS (Center for Tropical Forest Science)样地建设标准和操作规范, 选择典型的次生针阔混交林, 采用全站仪建立了面积5.2 hm² (260 m × 200 m)的固定监测样地。样地坐标为42.35° N, 128.13° E, 海拔为748 m。记录样地内所有胸径 ≥ 1 cm的木本植物, 记录其物种名、胸径、空间坐标和冠幅等, 并挂牌标记。

1.2.2 乔木幼苗调查

2006年在样地内按机械布点的方式均匀设置了260个0.5 m × 0.5 m的种子收集器, 这里我们定义一个种子收集器为一个样站, 同时在每个种子收集器两侧距离收集器1 m处分别设置1个面积1 m² (1 m × 1 m)的幼苗调查样方(图1)。对幼苗样方内胸径小于1 cm的乔木个体进行调查, 记录其种类、数量、年龄和高度等, 并挂牌标记。

1.2.3 数据分析

采用样地胸径 ≥ 1 cm木本植物的调查数据、2013和2014年520个1 m²样方的幼苗调查数据以及土壤养分指标、林冠开阔度指标和土壤含水量指标进行数据分析。

1.2.3.1 生物邻体变量 生物邻体变量包括幼苗邻体和大树邻体。幼苗邻体是指与目标幼苗同一样方内同种或异种幼苗个体数。大树邻体(A)是以目标幼苗为中心、半径为10 m范围内的所有同种或异种大树的胸高断面积除以其与目标幼苗的距离之和 (Canham *et al.*, 2004):

$$A = \sum_i^N BA_i / DISTANCE_i$$

其中, *i*是某一棵大树; *BA*是大树胸高断面积; *DISTANCE*是目标幼苗与大树的距离; *N*是目标幼苗为中心、半径10 m范围内的同种或异种大树个体数。

1.2.3.2 生境变量 生境变量包括土壤养分、pH值、含水量, 以及林冠开阔度。在每个种子收集器周围的土壤表层(0–20 cm), 各随机采集2份500 g的土样, 分别测定其有机质、有效氮、全氮、有效磷、全磷、有效钾、全钾含量和pH值。对同一收集器周围土壤的两次取样和测量结果求平均值。对土样养分进行主成分分析(PCA), 得到3个主成分, 能解释70.6%的土壤养分指标变异(表1)。第一主成分表示与有机质、有效钾、全磷呈负相关的土壤, 第一主成分能

图1 幼苗样方在样地中的分布。□, 种子收集器; ■, 幼苗样方。
Fig. 1 Distribution of seedling quadrats within the plot. □, seed trap; ■, seedling quadrats.

表1 土壤变量分别在3个主成分上的载荷值
Table 1 Soil variables loadings on the three PCAs

土壤变量 Soil variable	PCA1	PCA2	PCA3
有机质 Organic matter	-0.455	–	0.367
全磷 Total phosphorus	-0.476	–	-0.202
有效磷 Available phosphorus	-0.223	0.721	-0.372
全钾 Total potassium	0.395	0.166	-0.353
有效钾 Available potassium	-0.435	0.344	–
全氮 Total nitrogen	-0.396	-0.285	–
有效氮 Available nitrogen	-0.117	-0.489	-0.745
变量解释 Variation explained	39.9%	15.6%	15.1%

PCAs, 主成分分析轴。

PCAs, principal component analysis axis.

解释39.9%的土壤养分变异; 第二主成分表示与有效磷和有效钾呈正相关的土壤, 第二主成分能解释15.6%的土壤养分变异; 第三主成分表示与有效氮和有效磷呈负相关的土壤, 第三主成分能解释15.1%的土壤养分变异。林冠开阔度指地面被树冠垂直投影所覆盖的比例。用冠层分析仪 (WinSCANOPY, Regent Instruments, Quebec, Canada) 在每个种子收集器周围距离地面1 m (因此本研究所分析的幼苗高度为1 m以下) 处随机拍摄2张半球状照片, 用Win-SCANOPY和XLS canopy软件处理照片, 2次测量值取平均值。用手持土壤水分测定仪 (HH2Delta-T Devices Moisture Meter, Delta-T, Cambridge, UK) 测定种子收集器周围表层土壤水分含量, 随机测量3次, 取平均值为该种子收集器所在样站的土壤含水量。研究样地所处地势较平缓, 坡

度小于5°, 没有明显的沟壑山谷等地形, 因此不考虑地形的影响。

1.2.3.3 统计分析 以2013年到2014年间幼苗的存活状态为因变量, 即1 (存活)或0 (死亡), 以生物邻体和生境因子为自变量(表2), 运用广义线性混合模型(GLMM)分析生物邻体和生境因子对幼苗存活的影响。所有连续型自变量在进入模型之前都进行标准化, 即该值减去平均值后除以标准偏差。

为了检验生物邻体和生境异质对幼苗存活的相对重要性, 研究比较了4个模型: (1)零模型(以幼苗高度作为固定效应, 包含随机效应); (2)生物模型(在零模型基础上, 以生物邻体作为固定效应, 包括大树邻体和幼苗邻体); (3)生境模型(在零模型基础上, 以林冠开阔度、土壤养分、含水量和pH值作为固定效应); (4)生物生境模型(在零模型基础上, 生物邻体和生境因子作为固定效应)。模型的比较选择运用赤池信息量准则(AIC), AIC值越小, 代表模型拟合越好, 模型之间AIC值的差值小于2时, 这两个模型被视为是等同的(Burnham & Anderson, 2002)。我们分析了4组幼苗数据: (1)群落水平(包括所有幼苗); (2)功能群水平: 共分析了2个功能群, 物种耐阴性(喜光、中性和耐阴)和种子传播方式(风媒传播、

重力传播和动物传播, 其中动物传播的物种(主要是红松)因调查期间幼苗数量未达到统计水平故未做分析); (3)年龄级水平(一年生、二到三年生和四年生及以上); (4)物种水平(调查年份中个体数排名前五的树种, 包括紫椴、簇毛槭、花楷槭、色木槭和假色槭)。同一个样站或样方的幼苗具有相似的存活概率, 为了考虑这种幼苗存活的空间自相关, 模型将样站和样方作为随机效应, 同一物种不同幼苗间也存在相似的存活概率, 因此, 除了物种水平的模型外, 其他模型中也以物种作为随机效应。采用似然比检验(likelihood ratio test)法来检验随机效应变量是否显著。

为了评估比较每个自变量对幼苗存活的贡献, 计算了每个参数的优势比率(Odds. ratio)。Odds. ratios > 1 (95%的置信区间)表明是正相关; 而Odds. ratios < 1 (95%的置信区间)表明是负相关。采用国际通用统计软件R3.1.2 (<http://www.r-project.org/>)进行数据分析和绘图, 其中GLMM分析采用‘lme4’软件包。

2 结果

2013年共调查到2 335株乔木幼苗, 2014年调查

表2 幼苗存活模型中出现的参数
Table 2 Parameters present in models of seedling survival

变量 Variables	数据 Data			
	最小值 Min	最大值 Max	平均值 Mean	中值 Median
幼苗高度 Seedling height (<i>h</i> , cm)	1	98	11.82	7
大树邻体作用 Adult effect				
同种个体数 No. of conspecific individuals (<i>ind.c</i>)	0	76	8.69	5.00
异种个体数 No. of heterospecific individuals (<i>ind.h</i>)	19	132	73.34	73.50
同种胸高断面面积 Conspecific basal area (<i>ba.c</i>)	0.000	0.510	0.007	0.001
异种胸高断面面积 Heterospecific basal area (<i>ba.h</i>)	0.002	4.700	0.096	0.047
幼苗邻体作用 Seedling effect				
同种幼苗 Conspecific seedlings (<i>s.c</i>)	1	20	4.39	3
异种幼苗 Heterospecific seedlings (<i>s.h</i>)	0	37	6.89	5
幼苗年龄 Seedling age	1	未知 Unknown	—	—
土壤特性 Soil property				
第一主成分 The first principal component (PC1)	−3.901	3.646	0.572	0.789
第二主成分 The second principal component (PC2)	−1.978	2.840	−0.112	−0.144
第三主成分 The third principal component (PC3)	−2.286	4.385	0.186	0.169
土壤pH值 Soil pH value	4.29	6.73	5.22	5.18
土壤含水量 Soil water content (%)	29.06	69.46	40.31	39.78
林冠开阔度 Canopy openness (%)	6.76	29.73	11.96	11.88

到2 112株乔木幼苗, 其中2013–2014年存活1 772株, 存活率为75.9%。

2.1 群落水平

群落水平上生物生境模型对幼苗存活的拟合最好, 乔木幼苗存活率与异种大树个体、土壤PC2及土壤含水量显著正相关(Odds. ratio = 1.31, p = 0.002; Odds. ratio = 1.43, p < 0.001; Odds. ratio = 2.25, p < 0.001), 与幼苗高度、异种幼苗邻体、土壤PC1和土壤pH值呈显著负相关关系(Odds. ratio = 0.86, p = 0.031; Odds. ratio = 0.62, p < 0.001; Odds. ratio = 0.66, p < 0.001; Odds. ratio = 0.56, p < 0.001) (图2)。

2.2 年龄级水平

影响幼苗存活的因素随着幼苗年龄的增加而不同。生物生境模型拟合1年生幼苗效果最好(表3), 幼苗存活与异种大树个体、土壤PC2和土壤含水量显著正相关(Odds. ratio = 1.61, p < 0.001, Odds. ratio = 1.65, p < 0.001, Odds. ratio = 2.04, p < 0.001), 与幼苗高度、同种幼苗邻体、异种幼苗邻体、土壤PC1、土壤PC3和土壤pH值显著负相关(Odds. ratio = 0.63, p = 0.001, Odds. ratio = 0.71, p = 0.038, Odds. ratio = 0.58, p < 0.001, Odds. ratio = 0.63, p < 0.001, Odds. ratio = 0.77, p = 0.037, Odds. ratio = 0.47, p < 0.001)。

图2 群落水平乔木幼苗存活最优模型各参数的优势比率。圆圈表示各参数在模型中的估计值, 水平线表示95%的置信区间, 显著的参数估计值用实心圆表示, 参数缩写见表2。
Fig. 2 Odds. ratios for model parameters of tree seedling survival for the fullest most likely models at community level. Circles show estimated Odds. ratios for each parameter, with 95% confidence limits indicated by horizontal lines. Odds. ratios significantly different from 1 (95% confidence limits do not overlap 1) are indicated by filled circles. See Table 2 for variable abbreviations.

表3 幼苗存活模型的赤池信息量准则(AIC)和ΔAIC值
Table 3 Akaike's information criterion (AIC) and ΔAIC values of models of seedling survival

数据子集 Data subsets	备选模型 Candidate model							
	零模型 Null model		生物模型 Biotic model		生境模型 Habitat model		生物生境模型 Biotic + Habitat model	
	AIC	ΔAIC	AIC	ΔAIC	AIC	ΔAIC	AIC	ΔAIC
群落水平 Community level	1 683.30	361.94	1 563.96	242.61	1 346.31	24.96	1 321.36	0.00
种子传播方式 Seed dispersal mode								
风媒传播 Wind dispersal	788.51	67.56	792.04	71.09	724.23	3.28	720.95	0.00
重力传播 Gravity dispersal	253.48	6.79	289.26	42.57	246.69	0.00	249.40	2.71
年龄级 Age class								
一年生 One year old	994.63	257.96	882.44	145.78	766.17	29.50	736.66	0.00
二至三年生 Two to three years old	266.32	35.69	258.77	28.14	230.63	0.00	235.21	4.58
四年生以上 Above four years old	290.00	9.53	297.74	17.27	280.47	0.00	287.74	7.28
耐阴性 Shade tolerance								
阳性 Light-demanding	344.57	0.72	368.37	24.51	343.85	0.00	353.90	10.05
中性 Mid shade-tolerant	108.20	0.00	117.34	9.14	113.90	5.70	113.70	5.50
阴性 Shade-tolerant	587.24	40.95	585.02	38.73	547.34	1.04	546.30	0.00
物种 Species								
紫椴 Tilia amurensis	209.68	4.31	218.52	13.15	205.37	0.00	206.29	0.92
簇毛槭 Acer barbinerve	255.25	56.51	236.21	37.47	207.61	8.87	198.74	0.00

最优模型以粗体数字表示。
The most likely models are shown in bold data.

生境模型能够很好地拟合2–3年生幼苗, 幼苗存活与幼苗高度、林冠开阔度、土壤PC2和土壤含水量显著正相关(Odds. ratio = 1.24, $p < 0.001$, Odds. ratio = 1.01, $p = 0.012$, Odds. ratio = 1.53, $p < 0.001$, Odds. ratio = 2.56, $p < 0.001$), 而与土壤PC1、土壤PC3和土壤pH值显著负相关(Odds. ratio = 0.55, $p < 0.001$; Odds. ratio = 0.98, $p < 0.001$; Odds. ratio = 0.71, $p < 0.001$)。生境模型拟合4年生及以上的幼苗效果最好, 4年生及以上的幼苗存活与土壤含水量显著正相关(Odds. ratio = 4.02, $p < 0.001$)(图3)。

2.3 种子传播水平

影响乔木幼苗存活的因子在不同的种子传播类型间存在差异(表3)。对于重力传播物种的幼苗, 生境模型的拟合效果最好, 幼苗存活与土壤含水量显著正相关(Odds. ratio = 130.01, $p < 0.001$), 与幼苗高度和土壤PC1显著负相关(Odds. ratio < 0.01, $p = 0.020$; Odds. ratio = 0.04, $p < 0.001$)。风媒传播物种的幼苗, 生物生境模型拟合最好, 幼苗存活与土壤

含水量显著正相关(Odds. ratio = 5.29, $p < 0.001$), 与幼苗高度和土壤PC1显著负相关(Odds. ratio = 0.76, $p = 0.043$; Odds. ratio = 0.33, $p < 0.001$) (图4)。

2.4 耐阴水平

物种耐阴性不同, 乔木幼苗存活的影响因子也不同。对于阳性物种, 生境模型是拟合效果最好的(表3), 幼苗存活与土壤含水量显著正相关(Odds. ratio = 18.98, $p < 0.001$), 与土壤PC1显著负相关(Odds. ratio = 0.14, $p = 0.009$)(图5)。阴性物种, 生物生境模型拟合效果最好(表3), 幼苗存活与土壤含水量显著正相关(Odds. ratio = 6.00, $p < 0.001$), 与土壤PC1显著负相关(Odds. ratio = 0.34, $p = 0.004$)(图5)。而中性物种, 零模型拟合最优, 幼苗存活并未检验出任何显著生物或生境因子。

2.5 物种水平

通过分析群落中幼苗数量排名前五树种的幼苗存活结果可知, 不同物种之间影响幼苗存活的因子是不同的(表3)。生境模型拟合紫椴幼苗存活最好,

图3 不同年龄级乔木幼苗存活最优模型各参数的优势比率, 圆圈表示各参数在模型中的估计值, 水平线表示95%的置信区间, 显著的参数估计值用实心圆表示, 参数缩写见表2。

Fig. 3 Odds. ratios for model parameters of tree seedling survival of different age classes for the fullest most likely models. Circles show estimated Odds. ratios for each parameter, with 95% confidence limits indicated by horizontal lines. Odds. ratios significantly different from 1 (95% confidence limits do not overlap 1) are indicated by filled circles. See Table 2 for variable abbreviations.

图4 不同种子传播模式乔木幼苗存活最优模型各参数的优势比率, 圆圈表示各参数在模型中的估计值, 水平线表示95%的置信区间, 显著参数估计值用实心圆表示, 参数缩写见表2。

Fig. 4 Odds. ratios for model parameters of tree seedling survival of dispersal-mode groups for the fullest most likely models in Table 3, Circles show estimated Odds. ratios for each parameter, with 95% confidence limits (CL) indicated by horizontal lines. Odds. ratios significantly different from 1 (95% CL do not overlap 1) are indicated by filled circles. See Table 2 for variable abbreviations.

幼苗存活与土壤含水量显著正相关(Odds. ratio = 23.72, $p < 0.001$), 与幼苗高度和土壤PC1显著负相关(Odds. ratio = 0.03, $p = 0.003$; Odds. ratio = 0.12, $p = 0.003$)(图6)。生物生境模型拟合簇毛槭幼苗存活最好, 簇毛槭幼苗存活与土壤含水量显著正相关(Odds. ratio = 68.55, $p < 0.001$), 与同种大树个体和异种幼苗邻体显著负相关(Odds. ratio = 0.08, $p = 0.004$; Odds. ratio = 0.23, $p = 0.037$)(图6)。色木槭幼苗、花楷槭幼苗和假色槭幼苗的最优模型都是零模型, 这3个物种的幼苗并未显示出任何显著的生物或生境作用。

3 讨论

3.1 群落水平上生境异质性和生物邻体对幼苗存活的影响

在不同研究水平上, 幼苗存活率都随土壤含水量减小而降低, 在一定程度上表明在该次生林中地

表土壤水分是幼苗存活的一个限制因子。幼苗由于生长时间较短, 根系较浅, 不能充分吸收利用土壤中较深层的水分, 使得土壤表层的水分含量成为幼苗生长和存活的限制因素(施璐璐等, 2014)。研究表明土壤含水量对幼苗存活的限制作用是由于在干旱条件下负密度制约效应的作用增强, 从而降低了幼苗存活率(Engelbrecht *et al.*, 2005; 李晓亮等, 2009; Lin *et al.*, 2012)。张春雨(2009)在分析该群落生境变量对幼树的影响时发现: 土壤水分对群落结构形成的贡献最大, 本文研究结果与之类似, 即幼苗阶段土壤水分对幼苗存活有显著影响。幼苗对土壤水分的敏感性是制约其空间分布的重要机制(Engelbrecht *et al.*, 2007), 在干旱条件下, 幼苗存活会影响群落组成和物种共存(Engelbrecht *et al.*, 2005)。在本研究中, 幼苗存活与土壤PC1显著负相关, 与土壤PC2显著正相关, 表明幼苗存活率随土壤有机质和有效钾含量的升高而升高。幼苗由于其脆弱的根系

图5 不同耐阴性乔木幼苗存活最优模型各参数的优势比率，圆圈表示各参数在模型中的估计值，水平线表示95%的置信区间，显著的参数估计值用实心圆表示，参数缩写见表2。

Fig. 5 Odds. ratios for model parameters of tree seedling survival of shade tolerant-mode groups for the fullest most likely models, Circles show estimated Odds. ratios for each parameter, with 95% confidence limits (CL) indicated by horizontal lines. Odds. ratios significantly different from 1 (95% CL do not overlap 1) are indicated by filled circles. See Table 2 for variable abbreviations.

和茎干并不能储存较多的化学元素供其生长，使得它们对土壤中可利用元素的依赖性增强，因此相对肥沃的土壤更有利于幼苗存活。本研究还发现幼苗存活与土壤pH值显著负相关，这可能是由于该次生林样地中土壤pH值的范围为4.3–6.6，为酸性土壤，相对偏酸性的土壤有利于幼苗的存活，这可能与幼苗的生境偏好有关。

群落水平上幼苗存活与异种大树个体数显著正相关，即适宜大树生长的局域生境可能同样也适宜幼苗的存活，因而会提高该群落中所有幼苗的存活率(Comita & Hubbell, 2009)。幼苗存活与异种幼苗邻体显著负相关，这可能是由于该次生林幼苗个体之间多聚集分布(张健等, 2009; 陈贝贝等, 2012)，幼苗生长需要类似的资源和空间，使得幼苗个体之间存在较强的竞争关系，因而较多的幼苗个体会降低存活率。

以往研究(Chen *et al.*, 2010; Bai *et al.*, 2012;

Oshima *et al.*, 2015)发现：在幼苗阶段，生物邻体和生境异质性对幼苗存活都有显著影响，本文也得到类似的结论。而且在该次生林中相对于生物邻体对幼苗存活的贡献，生境因子的影响可能更大，幼苗对生境因子的变化更敏感(Wright, 2002)。幼苗的存活更易受到土壤水分和土壤养分的限制，随着监测时间尺度的增大，生境异质性的影响效果可能更明显(Metz, 2012; Corrià-Ainslie *et al.*, 2015)。

3.2 不同年龄级水平上影响幼苗存活因子的分析

本文研究结果表明一年生幼苗存活受到生物邻体和生境异质性的共同影响，而二至三年生和四年生以上的幼苗存活更多受到生境异质性的限制。随着幼苗年龄增加，生境因子对幼苗生长越来越重要。可能的一个解释是幼苗随着年龄的增加，其枝干木质化程度增加，使得其对真菌、病菌或者非生物胁迫的耐受力增加，对生境中土壤水分和养分的需求也增加，因而相对生物邻体更易受到生境的限

图6 不同物种乔木幼苗存活最优模型各参数的优势比率, 圆圈表示各参数在模型中的估计值, 水平线表示95%的置信区间, 显著的参数估计值用实心圆表示, 参数缩写见表2。

Fig. 6 Odds. ratios for model parameters of tree seedling survival of different species for the fullest most likely models, circles show estimated Odds. ratios for each parameter, with 95% confidence limits (CL) indicated by horizontal lines. Odds. ratios significantly different from 1 (95% CL do not overlap 1) are indicated by filled circles. See Table 2 for variable abbreviations..

制(Masaki & Nakashizuka, 2002)。

Wright (2002)认为同种个体存活更易受到来自其他同种个体的限制, 尤其是幼苗受到来自同种大树对光照、水分和土壤养分的不对称竞争。本研究中一年生幼苗存活与同种幼苗邻体显著负相关, 以及簇毛槭幼苗存活与同种大树个体数显著负相关, 验证了在该次生针阔混交林中存在由同种邻体导致的负密度制约效应。虽然有研究认为温带森林的物种共存机制可能与热带或者亚热带有所不同, 幼苗邻体之间的负密度制约也应该是较弱甚至不存在的(Kraft *et al.*, 2011), 但是我们的研究结果发现负密度制约效应也存在于幼苗邻体之间(Webb *et al.*, 2006; Queenborough *et al.*, 2007; Comita & Engelbrecht, 2009; Chen *et al.*, 2010; Bai *et al.*, 2012; Lin *et al.*, 2014)。

本研究中, 二至三年生的幼苗存活与林冠开度显著正相关。很多研究表明相对较好的光照条件

能显著提高幼苗的存活率(闫兴富和曹敏, 2007; 王传华等, 2011; Lin *et al.*, 2014; 施璐璐等, 2014), 这在次生林中也得到了验证。

3.3 不同功能群水平上影响幼苗存活因子的分析

对于种子传播方式不同的物种, 影响其幼苗存活的因子是不同的。虽然风媒传播物种的种子相对重力传播物种能扩散到更远的地方, 可以相对降低来自母树的竞争压力(Bai *et al.*, 2012; Corrià-Ainslie *et al.*, 2015), 但本文研究表明风媒传播物种的幼苗依旧受到来自生物邻体和生境异质性的共同作用, 这可能是由于该次生林样地中风媒传播物种大多是处于林下的伴生种(包括簇毛槭、假色槭和花楷槭等), 树种高度较低, 种子并未传播到较远的地区, 再加上样地中风媒传播的物种大树个体数较多, 分布范围遍布整个样地(张春雨等, 2009), 从而导致风媒传播物种的幼苗存活受到来自生物邻体和生境异质性的显著作用。

分析不同耐阴性物种时发现, 幼苗存活与林冠开阔度之间并未显示出显著相关性, 仍是与土壤PC1和土壤含水量显著相关。而在原始林的研究中发现林冠开阔度与不同耐阴性幼苗存活显著相关。一个可能的解释是: 该次生林相对原始林有较高的林冠开阔度, 林下光照条件基本能满足幼苗的生长, 因而林冠开阔度并没有与不同耐阴性物种幼苗存活表现出显著相关性。中性物种的幼苗以及色木槭、假色槭和花楷槭的幼苗存活可能是由于幼苗样本量较小的缘故, 以致未检测到任何显著的生物或者生境因子, 而并非是随机过程在这一生态系统起主要作用(Bai *et al.*, 2012)。

3.4 次生针阔混交林中影响幼苗存活因素的特点分析

长白山地区不同演替阶段的森林群落的物种组成和群落结构差异比较明显, 次生林中生境因子主要作用于幼苗和小树, 对树种空间分布变异的解释能力较强, 说明树种与生境因子相互作用过程中形成了较好的适应关系(张春雨等, 2009)。本研究所在的次生林中生物邻体和生境异质性的对幼苗存活都有影响, 与原始林中生物邻体对幼苗存活的影响更大的报道(Bai *et al.*, 2012; Lin *et al.*, 2014; 肖翠等, 2015)不一致, 在该次生林中生境异质性反而对幼苗存活的影响更大, 这可能是由于该次生林处于演替的初级阶段, 林分结构相对不稳定, 各个林分因子相较原始林有较大的变异且人为的清林措施减弱了种间或种内的竞争。

之前的很多研究是选取大树的胸高断面积作为大树效应的代表, 认为以胸高断面积为基础的近似生物量指标能更好地解释其与幼苗存活的关系(Chen *et al.*, 2010; Bai *et al.*, 2012; Lin *et al.*, 2012), 但在该次生林中大树个体数对幼苗存活的影响更为显著, 这可能是由于次生林相对原始林有更高的个体密度, 更多的异种大树个体可能会阻隔部分专一性的病虫害, 而更小的胸高断面积又会减弱大树和幼苗之间的资源不对称竞争力(Peters, 2003; 张春雨等, 2009), 使得该次生林中大树个体数指标对幼苗存活的影响更显著。很多幼苗存活研究都发现幼苗高度与幼苗存活显著正相关(Lin *et al.*, 2012, 2014), 而在本研究所在的次生林中却是幼苗高度与幼苗存活显著负相关, 可能是因为该次生林幼苗大多为一至三年生幼苗, 因此在存活时间类似的条

件下较高的个体可能受到更多来自生境条件的限制, 如需要更多的水分和营养元素, 或者与生物邻体之间有更强的竞争。

4 小结

本研究证实了密度制约和生境异质性共同驱动长白山次生针阔混交林乔木幼苗存活动态, 其相对重要性随着幼苗年龄、功能性状及物种而变化。由同种邻体导致的负密度制约效应在本研究地得到了验证, 幼苗个体之间由于资源和空间存在明显的竞争。由土壤水分和养分形成的生境异质性的对幼苗存活有显著影响, 在土壤水分和养分相对较高的区域幼苗存活率较高。随着幼苗年龄的增加, 生境异质性的对幼苗存活的影响越来越重要, 物种功能性状的差异也会导致影响幼苗存活因子的不同。

基金项目 国家“十二五”科技支撑计划项目(2012BAD22B0203)。

致谢 感谢北京林业大学闫琰博士、张新娜博士、范春雨博士、谭凌照、王均伟、侯嫚嫚、李晓宇和吉林省长白山保护开发管理委员会周海成在野外实验和数据处理中给予的帮助。

参考文献

- Bai XJ, Queenborough SA, Wang XG, Zhang J, Li BH, Yuan ZQ, Xing DL, Lin F, Ye J, Hao ZQ (2012). Effects of local biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree and shrub seedlings survival in an old-growth temperate forest. *Oecologia*, 170, 755–765.
- Bin Y, Ye WH, Cao HL, Huang ZL, Lian JY (2011). Seedlings distribution in a subtropical evergreen broad-leaved forest plot in the Dinghu Mountain. *Biodiversity Science*, 19, 127–133. (in Chinese with English abstract) [宾粤, 叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 练琰愉 (2011). 鼎湖山亚热带常绿阔叶林20公顷样地幼苗的分布. 生物多样性, 19, 127–133.]
- Burnham KP, Anderson DR (2002). *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer Science & Business Media, New York.
- Canham CD, Lepage PT, Coates KD (2004). A neighborhood analysis of canopy tree competition: Effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 778–787.
- Chen BB, Zhao XH, Ni RQ, Huang Z (2012). Composition and spatial pattern of tree seedlings in Korean pine broad-leaved forest in Changbai Mountains. *Journal of Northeast Forestry University*, 40(10), 39–42. (in Chinese with English abstract) [陈贝贝, 赵秀海, 倪瑞强, 黄珍 (2012).

- 长白山阔叶红松林乔木树种幼苗组成与空间分布. 东北林业大学学报, 40(10), 39–42.]
- Chen L, Mi XC, Comita LS, Zhang LW, Ren HB, Ma KP (2010). Community-level consequences of density dependence and habitat association in a subtropical broad-leaved forest. *Ecology Letters*, 13, 695–704.
- Clark DA, Clark DB (1984). Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: Evaluation of the Janzen-Connell Model. *American Naturalist*, 124, 769–788.
- Comita LS, Engelbrecht BMJ (2009). Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. *Ecology*, 90, 2755–2765.
- Comita LS, Hubbell SP (2009). Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank. *Ecology*, 90, 328–334.
- Corrià-Ainslie R, Camarero JJ, Toledo M (2015). Environmental heterogeneity and dispersal processes influence post-logging seedling establishment in a Chiquitano dry tropical forest. *Forest Ecology & Management*, 349, 122–133.
- Engelbrecht BMJ, Comita LS, Condit R, Kursar TA, Tyree MT, Turner BL, Hubbell SP (2007). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447, 80–82.
- Engelbrecht BMJ, Kursar TA, Tyree MT (2005). Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees*, 19, 312–321.
- Gong HD, Yang GP, Lu ZY, Liu YH, Cao M (2011). Composition and spatio-temporal distribution of tree seedlings in an evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains, Yunnan. *Biodiversity Science*, 2, 151–157. (in Chinese with English abstract) [巩合德, 杨国平, 鲁志云, 刘玉洪, 曹敏 (2011). 哀牢山常绿阔叶林乔木树种的幼苗组成及时空分布特征. 生物多样性, 2, 151–157.]
- Han WJ, Yuan XQ, Zhang WH (2012). Effects of gap size on seedling natural regeneration in artificial *Pinus tabulaeformis* plantation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 2940–2948. (in Chinese with English abstract) [韩文娟, 袁晓青, 张文辉 (2012). 油松人工林林窗对幼苗天然更新的影响. 应用生态学报, 23, 2940–2948.]
- Kelly CK, Bowler MG (2002). Coexistence and relative abundance in forest trees. *Nature*, 417, 437–440.
- Kraft NJB, Comita LS, Chase JM, Sanders NJ, Swenson NG, Swenson NG, Crist TO, Stegen JC, Vellend M, Boyle B, Anderson MJ, Cornell HV, Davies KF, Freestone AL, Inouye BD, Harrison SP, Myers JA (2011). Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science*, 333, 1755–1758.
- Li XL, Wang H, Zheng Z, Lin LX, Deng XB, Cao M (2009). Composition, spatial distribution and survival during the dry season of tree seedlings in a tropical forest in Xishuangbanna, SW China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 658–671. (in Chinese with English abstract) [李晓亮, 王洪, 郑征, 林露湘, 邓晓保, 曹敏 (2009). 西双版纳热带森林树种幼苗的组成、空间分布和旱季存活. 植物生态学报, 33, 658–671.]
- Lin F, Comita LS, Wang XG, Bai XJ, Yuan ZQ, Xing DL, Hao ZQ (2014). The contribution of understory light availability and biotic neighborhood to seedling survival in secondary versus old-growth temperate forest. *Plant Ecology*, 215, 795–807.
- Lin LX, Comita LS, Zheng Z, Cao M (2012). Seasonal differentiation in density-dependent seedlings survival in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 100, 905–914.
- Lu XH, Ding Y, Zang RG, Cai DL, Lin C, Huang LB, Xu YY (2012). Recovery dynamic of seedling composition and functional groups in the tropical lowland rain forest on Hainan island. *China. Forest Research*, 25, 726–731. (in Chinese with English abstract) [路兴慧, 丁易, 臧润国, 蔡笃磊, 林崇, 黄卢标, 许洋瑜 (2012). 海南岛热带低地雨林木本植物幼苗层组成与功能群恢复动态. 林业科学研究, 25, 726–731.]
- Masaki T, Nakashizuka T (2002). Seedling demography of *Swida controversa*: Effect of light and distance to conspecifics. *Ecology*, 83, 3497–3507.
- Metz MR, Comita LS, Chen YY, Norden N, Condit R, Hubbell SP, Sun IF, Noor NSM, Wright SJ (2008). Temporal and spatial variability in seedling dynamics: A cross-site comparison in four lowland tropical forests. *Journal of Tropical Ecology*, 24, 9–18.
- Metz MR, Sousa WP, Valencia R (2010). Widespread density-dependent seedling mortality promotes species coexistence in a highly diverse Amazonian rain forest. *Ecology*, 91, 3675–3685.
- Metz MR (2012). Does habitat specialization by seedlings contribute to the high diversity of a lowland rain forest? *Journal of Ecology*, 100, 969–979.
- Muller-Landau HC, Wright SJ, Calderón O, Condit R, Hubbell SP (2008). Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 96, 653–667.
- Oshima C, Tokumoto Y, Nakagawa M (2015). Biotic and abiotic drivers of dipterocarp seedling survival following mast fruiting in Malaysian Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 31, 129–137.
- Peters HA (2003). Neighbour-regulated mortality: The influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters*, 6, 757–765.
- Queenborough SA, Burslem DFRP, Garwood NC, Valencia R (2007). Neighborhood and community interactions determine the spatial pattern of tropical tree seedling survival. *Ecology*, 88, 2248–2258.
- Queenborough SA, Burslem DFRP, Garwood NC, Valencia R (2009). Taxonomic scale-dependence of habitat niche

- partitioning and biotic neighbourhood on survival of tropical tree seedlings. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276, 4197–4205.
- Shi LL, Luo ZR, Xia JT, Zhao WJ, Wu YG, Ding BY (2014). Woody seedling dynamics and the correlation between habitat and regeneration / mortality in a subtropical evergreen broad-leaved forest in China. *Acta Ecologica Sinica*, 22, 6510–6518. (in Chinese with English abstract) [施璐璐, 骆争荣, 夏家天, 赵文娟, 吴友贵, 丁炳扬 (2014). 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. *生态学报*, 22, 6510–6518.]
- Su Y, Jiao JY, Wang ZJ (2014). Characteristics of seedling survival in habitats of hill and gully slopes in hill-gully Loess Plateau region of northern Shaanxi. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 694–709. (in Chinese with English abstract) [苏嫻, 焦菊英, 王志杰 (2014). 陕北黄土丘陵沟壑区坡沟立地环境下幼苗的存活特征. *植物生态学报*, 38, 694–709.]
- Tian K, Chen L, Mi XC, Ma KP, Chen JH (2013). The effect of habitat filtering on tree seedlings distribution in a subtropical evergreen broadleaf forest in China. *Chinese Science Bulletin*, 58, 3561–3569. (in Chinese) [田锴, 陈磊, 米湘成, 马克平, 陈建华 (2013). 亚热带常绿阔叶林木本植物幼苗分布格局及其对生境过滤的响应. *科学通报*, 58, 3561–3569.]
- Wang CH, Li JQ, Chen FY, Yang Y (2011). Factors affecting seedling regeneration of *Liquidambar formosana* in the *L. formosana* forests in hilly regions of Southeast Hubei, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 187–194. (in Chinese with English abstract) [王传华, 李俊清, 陈芳清, 杨莹 (2011). 鄂东南低丘地区枫香林下枫香幼苗更新限制因子. *植物生态学报*, 35, 187–194.]
- Webb CO, Gilbert GS, Donoghue MJ (2006). Phylodiversity-dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest. *Ecology*, 87, 123–131.
- Wright SJ (2002). Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1–14.
- Wright SJ, Muller-Landau HC, Calderón O, Hernández A (2005). Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology*, 86, 848–860.
- Xiao C, Liu S, Huang Z, Fan Y, Wang JW, Zhao XH, Tang JY (2015). Effects of biotic neighbors and environmental factors on tree seedlings survival in a broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 1–11. (in Chinese with English abstract) [肖翠, 刘帅, 黄珍, 樊莹, 王均伟, 赵秀海, 唐景毅 (2015). 长白山阔叶红松林中影响乔木幼苗存活的关键因素分析. *生态学报*, 35, 1–11.]
- Yan XF, Cao M (2007). Effects of light intensity on seed germination and seedling early growth of *Shorea wantianshuae*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 23–29. (in Chinese with English abstract) [闫兴富, 曹敏 (2007). 不同光照对望天树种子萌发和幼苗早期生长的影响. *应用生态学报*, 18, 23–29.]
- Yan XF, Wang JL, Zhou LB (2011). Effects of light intensity on *Quercus liaotungensis* seed germination and seedling growth. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22, 1682–1688. (in Chinese with English abstract) [闫兴富, 王建礼, 周立彪 (2011). 光照对辽东栎种子萌发和幼苗生长的影响. *应用生态学报*, 22, 1682–1688.]
- Yan Y, Zhang CY, Zhao XH (2012). Species-abundance distribution patterns at different successional stages of conifer and broad-leaved mixed forest communities in Changbai Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 923–934. (in Chinese with English abstract) [闫琰, 张春雨, 赵秀海 (2012). 长白山不同演替阶段针阔混交林群落物种多度分布格局. *植物生态学报*, 36, 923–934.]
- Zhang CY (2009). *Population Structure of Tree Species and Environmental Interpretation in Coniferous and Broad-leaved Mixed Forest in Changbai Mountain*. PhD dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. 33–45. (in Chinese with English abstract) [张春雨 (2009). 长白山针阔混交林种群结构及环境解释. 博士学位论文, 北京林业大学, 北京. 33–45.]
- Zhang CY, Zhao XH, Zhao YZ (2009). Community structure in different successional stages in north temperate forests of Changbai Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 1090–1100. (in Chinese with English abstract) [张春雨, 赵秀海, 赵亚洲 (2009). 长白山温带森林不同演替阶段群落结构特征. *植物生态学报*, 33, 1090–1100.]
- Zhang J, Li BH, Bai XJ, Yuan ZQ, Wang XG, Ye J, Hao ZQ (2009). Composition and interannual dynamics of tree seedlings in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountain. *Biodiversity Science*, 17, 385–396. (in Chinese with English abstract) [张健, 李步杭, 白雪娇, 原作强, 王绪高, 叶吉, 郝占庆 (2009). 长白山阔叶红松林乔木树种幼苗组成及其年际动态. *生物多样性*, 17, 385–396.]
- Zhao X, Liu YY, Jin GZ (2013). Effects of topography on seedlings regeneration in a mixed broadleaved-Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains, Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 3035–3042. (in Chinese with English abstract) [赵雪, 刘妍妍, 金光泽 (2013). 地形对阔叶红松林幼苗更新的影响. *应用生态学报*, 24, 3035–3042.]

特邀编委: 米湘成 责任编辑: 王 葳

植物生态学报官网

微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布

微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览