林分光照空间异质性对水曲柳更新的影响

韩有志^{1 2} 王政权^{1 *} 谷加存¹

(1 东北林业大学森林资源与环境学院, 哈尔滨 150040)

(2 山西农业大学林学院, 山西太谷 030801)

摘要 光照是森林更新动态中极为关键的环境因子。本研究在东北天然次生林中选择样地, 应用地统计学理论结合实验生态学方法, 定量分析林分光照空间异质性特征, 同时进行林下播种水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*) 的更新实验, 探测更新格局特征。通过空间关联性分析, 研究探讨是否林分光照的空间变异对水曲柳更新有重要影响作用。研究结果表明: 1) 生长季林分平均光照仅为全光照的 4.2%~4.6%, 在空间分布上呈现非常明显的异质性特征, 空间自相关变异(62.5%~78.2%)主要体现在 10.9~12.4 m 的尺度上。2) 林分光照不同的空间样点上, 水曲柳更新幼苗发生数量和秋季幼苗存活数量均存在显著差异, 光照相对强的微生境中, 更新苗发生数量较多且存活率高, 而在光照较弱的微生境中则更新较差, 更新具有十分明显的空间格局。3) 更新格局与林分光照空间异质性特征紧密关联。在光照空间异质性程度较高、空间变异较复杂的条件下, 更新相应呈现出较复杂的空间格局, 自相关的变异表现在较小尺度范围(2.12~6.97 m)。在光照空间异质性程度较低、空间变异复杂性较小的条件下, 更新格局的复杂程度明显变小, 空间自相关变异(>83%)表现在较大的尺度上(30 m), 对更新格局起主要的影响作用, 随机变异的影响很小(<17%)。这些研究结果说明, 林分光照环境在水曲柳更新中的作用十分关键, 林分光照的空间异质性对更新格局起决定性作用。

关键词 林分光照 空间异质性 更新 水曲柳

THE EFFECTS OF SPATIAL HETEROGENEITY OF UNDERSTOREY LIGHT AVAILABILITY ON REGENERATION OF MANCHURIAN ASH

HAN You-Zhi^{1 2} WANG Zheng-Quan^{1 *} and GU Jia-Cun¹

(1 School of Forest Resources and Environment, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

(2 Forest College, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China)

Abstract Understorey light availability is a major environmental factor affecting the growth and survival of many forest species. The spatial heterogeneity of light availability most likely influences forest regeneration dynamics and determines stand-level spatial patterns of seedling regeneration. However, the implications of heterogeneity in understorey light availability on regeneration patterns have not been carefully investigated. We examined spatial patterns of understorey light availability and Manchurian ash (*Fraxinus mandshurica*) seedlings within two experimental plots in secondary hardwood forests at the Silviculture Research Station of Northeast Forestry University, northeastern China (127°30'–127°34' E, 45°21'–45°25' N). Our objectives were to compare spatial patterns of understorey light with seedling distribution patterns to determine whether patterns of seedling regeneration were linked to spatial patterns of understorey light availability.

Understorey light availability was measured at 297 sample points in a regular grid-based spatial sample design. The minimum interval distance between measurements was 0.5 m and the maximum interval distance was 30 m. Light levels were measured at a height of 70 cm using an LAI-2000 Plant Canopy Analyzer at each point. Seedlings were counted at 193 sown grid subplots (20 cm × 20 cm) in each plot (30 m × 30 m) during the growing season. Semivariograms from geostatistical analysis methods were used to quantify the spatial variations of understorey light availability and seedling distributions. We also examined the statistical relationships between light availability and seedling regeneration at different spatial scales.

The results demonstrated that there was significant spatial patterning of both understorey light availability and seedling regeneration. The transmittance of light to the ground within stands was 40.2%–52.3% after the growing season and only 4.2%–4.6% during the growing season. According to theoretical model parameters, understorey light availability was significantly spatially autocorrelated over scales at 10.9–12.4 m, and spatially structured variance accounted for 62.5%–78.2%. Seedling density in each subplot differed signifi-

cantly among microsites with significantly higher numbers of seedlings in high-light microsites than in low-light microsites. Seedling regeneration showed strong spatial patterning. Patterns of seedling regeneration were strongly linked to spatial heterogeneity of light availability. In stands with more spatially heterogeneous light availability patterns had more complex patterns of seedling distribution patterns and were spatially autocorrelated at smaller scales (2.12 – 6.97 m). In stands with lower complexity of light spatial distribution patterns, the patterns of seedling regeneration were relatively simple. Regeneration patterns were significantly spatially autocorrelated (> 83%) at slightly larger scales (30 m) with little random variation (< 17%).

Our results confirmed that the spatial heterogeneity of understory light availability is a critical factor influencing the performance of seedling regeneration of Manchurian ash.

Key words Understory light availability, Spatial heterogeneity, Regeneration, *Fraxinus mandshurica*, Spatial analysis

光照是森林生态系统中最重要环境因素,也是空间变化最明显的环境资源之一(Martens *et al.*, 2000)。在森林更新动态中,林分有效光照是决定许多森林树种能否成活、生长和完成正常更新过程的关键(Holmes, 1995; Agyeman *et al.*, 1999; 吴泽民等, 2000)。由于林分树种组成、冠层结构、垂直变化和水平变化、以及枝叶分布状况等因素的差异,太阳辐射透过林冠层后发生很大变化,使林分中不同空间位置接受的有效光照产生明显差别(Brown & Parker, 1994; Watling & Press, 2000; Hale, 2001)。林分光照在空间分布上的变化,可能会影响到更新苗的空间分布,在很大程度上制约林分水平的更新格局(Nicotra *et al.*, 1999; Kato & Yamamoto, 2001)。因此,详细研究林分光照资源环境的空间变异特征,探测其在更新过程中的作用,有助于深入认识光照空间变化在森林更新动态过程中潜在的生态学功能。

在东北天然次生林中,水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)是极为珍贵的阔叶用材树种。为研究天然次生林中林分有效光照的空间异质性的水曲柳更新的重要影响,探测更新过程中潜在的生态学机制,进而为科学地进行森林经营管理,促进水曲柳资源的更新提供理论依据,本研究在未受人为经营管理活动干扰的天然次生林中选择样地,应用地统计学理论和实验生态学方法,1)定量分析天然次生林中有有效光照空间分布的异质性特征;2)在研究样地设置不同尺度的空间样点,进行林下播种水曲柳更新实验,研究探测更新的空间格局特征;3)进行空间比较分析,研究水曲柳更新格局是否与林分有效光照的空间变异存在显著的空间关联性。

1 研究地点及研究方法

1.1 研究地自然概况

研究地设在东北林业大学帽儿山实验林场尖砬

沟森林培育实验站(127°30′ ~ 127°34′E, 45°21′ ~ 45°25′N)。该区为低山丘陵区,属温带大陆性季风气候。年平均气温 2.8℃,1 月平均温度 -19.6℃,7 月平均温度 20.9℃。年平均降水量 723 mm,年平均蒸发量 1 094 mm。样地海拔高 300 m,坡度 < 10°。土壤为暗棕壤,平均土层厚度 > 50 cm。

研究区的地带性植被为原始阔叶红松林遭破坏后形成的天然次生林,林分平均年龄 70 ~ 80 年,平均高 24.6 m。研究样地林冠层主要树种为水曲柳。其它树种有黄波罗(*Phellodendron amurense*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、山杨(*Populus davidiana*)、白桦(*Betula platyphylla*)和色木槭(*Acer mono*)等。灌木树种以暴马丁香(*Syringa amurensis*)为主。草本植物主要为木贼(*Hippochaete hyemale*)。

1.2 样地设置及空间样点布设

1999 年 10 月,在研究区天然次生林中选择地势平缓的地段,设置两个 30 m × 30 m 的样地,两样地间隔 50 m,林分结构相似。其中,样地 1 未进行人为干扰。在样地 2 中,对胸径小于 3 cm、高度小于 3 m 的 360 株灌木进行了清除。各样地划分为 225 个 2 m × 2 m 的规则网格,依据地统计学理论及空间格局分析的取样方法(王政权,1999),沿网格线布设不同尺度(0.5 ~ 30 m)的样点 297 个。

1.3 林分光照的测定方法

林分光照使用冠层分析仪(LAI-2000 Plant Canopy Analyzer, LI-COR Inc., Lincoln, USA)测定(Welles, 1990; Nicotra *et al.*, 1999)。利用测定值叶面积指数 LAI(Leaf area index)评价林分光照, LAI 值小表示光照较强; LAI 值大,表示光照较弱。由于 LAI 值是对所有挡光物体的估测,不只限于植物叶,还包括植物干和枝等等。因此, LAI 实际上是一个无量纲指数,但研究中可视其为单位地面上的叶面积($m^2 \text{ foliage area} \cdot m^{-2} \text{ ground area}$) (Gower & Norman, 1990)。野外测定共进行两次,即 2000 年 6 月中旬

(生长季)和 11 月上旬(落叶后)。测定时探头距离地面的高度统一为 70 cm。6 月,每个样地实测点均为 297 个。11 月,由于个别样点的标记丢失而未进行测定,所以样地 1 的实测点为 289 个,样地 2 为 293 个。*LAI* 室内计算借助 LI-COR C2000 软件完成(C2000-90 Support Software for the LAI-2000 Plant Canopy Analyzer, LI-COR, Inc.)。

1.4 水曲柳更新实验

2000 年 5 月上旬,在布设的空间样点上播种经低温沙藏催芽处理的水曲柳种子。每点挑选 100 粒饱满种子,均匀撒播在 20 cm × 20 cm 的小区,覆土厚度 1 ~ 3 cm,并覆盖 2 ~ 3 cm 厚的枯落物,用蓝色塑料标签编号标记。每样地播种 193 个样点。5 月下旬,观察到大部分样点有幼苗出土。6 月中旬进行调查,统计各样点幼苗数量。9 月上旬,在幼苗落叶之前,调查统计各样点仍存活的幼苗数量。

1.5 数据分析

应用描述统计分析,估计样地林分光照(*LAI*)的统计学特征,比较样地之间的差异性水平及样地内不同样点间的差异性。

计算 *LAI* 的变异函数值并拟合理论模型,应用模型参数(王政权, 1999)定量描述林分光照(*LAI*)的空间异质性特征。其中理论模型参数基台值(*Sill*, $C_0 + C$)表示变量的最大变异程度,它的值越大表示变量的异质性程度越高。结构方差(*Spatially structure variance*, C)与基台值之比 $C/(C_0 + C)$ 可度量空间自相关的变异所占的比例,而块金值(*Nugget*, C_0)与基台值之比 $C_0/(C_0 + C)$ 则可用于估计随机因素在所研究的空间异质性中的相对重要性。变程(*Range*, A)表示研究变量的空间变异中,空间自相关变异的尺度范围。分数维(*Fractal dimension*, D)可对不同变量之间的空间自相关强度

进行比较。
为分析探测水曲柳更新与林分光照环境条件之间的关系,应用方差分析,对 *LAI* 不同时的更新苗测定数据进行差异显著性检验,据此判断不同光照条件下水曲柳更新的差异性。并通过更新苗数量与 *LAI* 之间的相关分析,判断更新与光照的相关程度。更新空间格局也依据变异函数计算及理论模型拟合结果进行估计。然后在相同的空间尺度范围内,拟合更新变异函数值与光照变异函数值之间的关系式,由此进行更新与光照的空间关联性分析。

2 结果与分析

2.1 *LAI* 的统计分析和变异函数分析

统计分析表明(表 1),未受人为干扰的样地(样地 1),*LAI* 相对较高,生长季平均为 4.187,秋季落叶后平均为 1.132,*LAI* 的方差值与变异系数相对较高。这说明该样地林下光照较弱,且不同样点间光照存在较大差异。清除林下灌木的样地(样地 2),*LAI* 相对低,生长季和冬季分别为 3.893 和 0.820,生长季 *LAI* 方差值明显减小。方差分析显示,在生长季两个样地之间 *LAI* 差异达极显著水平($F = 2.46, p < 0.01$)。说明清理林下灌木的人为干扰,显著增加了到达林地的光照,同时明显地减小不同点间林下光照的差别。

频数分布显示(表 2),在生长季,未受干扰样地的 *LAI* 分布相对分散, $LAI = 3.5 \sim 4.0$ 的样点占 46.46%, $LAI < 2.5$ 的占 4.71%, $LAI > 5.0$ 的占 11.45%,表明该样地中存在较多的亮斑点和暗斑点微生境。清理灌木的样地,*LAI* 分布较集中, $LAI = 3.5 \sim 4.0$ 的占 75.08%, $LAI < 2.5$ 的占 1.35%, $LAI > 5.0$ 的仅占 1.01%,表明该样地中林下光照中等的点较多,光照较强和较弱的点相对少。

表 1 叶面积指数(*LAI*)的描述统计分析结果
Table 1 Descriptive statistics of leaf area index(*LAI*)

	样地 1 Plot 1		样地 2 Plot 2	
	6 月 June	11 月 November	6 月 June	11 月 November
平均 Mean	4.187	1.132	3.893	0.820
标准差 Standard deviation	0.688 1	0.151 1	0.438 9	0.136 9
样本方差 Sample variance	0.473 5	0.022 8	0.192 7	0.018 7
最小值 Minimum	1.950	0.820	2.570	0.001
最大值 Maximum	5.800	1.490	4.900	1.420
样点数 Number	297	293	297	289
变异系数 Coefficient of variation(%)	16.43	14.65	11.27	16.69

表 2 叶面积指数的频数分布
Table 2 Frequency distribution of LAI

叶面积指数分组 Midpoint of LAI	叶面积指数频数 LAI frequency	
	样地 1 Plot 1	样地 2 Plot 2
2.0	4	0
2.5	10	4
3.0	33	13
3.5	31	104
4.0	107	119
4.5	78	44
5.0	31	3
5.5	3	0

表 3 生长季叶面积指数 (LAI) 和更新幼苗的变异函数理论参数
Table 3 Parameters of semivariogram models for LAI in growing season and *Fraxinus mandshurica* seedlings

	样地 1 Plot 1			样地 2 Plot 2		
	LAI	更新苗 Seedling		LAI	更新苗 Seedling	
		6 月 June	9 月 September		6 月 June	9 月 September
块金值 Nugget (C_0)	0.183	8.030	1.160	0.043	19.900	2.500
基台值 Sill ($C_0 + C$)	0.488	27.290	7.260	0.197	117.800	66.000
变程 Range (A)	12.40	6.97	2.12	10.90	41.95	46.65
空间结构 Proportion [$C/(C_0 + C)$]	0.625	0.706	0.840	0.782	0.831	0.962
决定系数 Regression coefficient (R^2)	0.914	0.902	0.287	0.950	0.887	0.951
分数维值 Fractal dimension (D)	1.852	1.869	1.951	1.813	1.747	1.643

图 1 LAI 的变异函数
Fig. 1 Semivariograms for LAI
● 样地 1 Plot 1 ○ 样地 2 Plot 2

清理林下灌木的样地(样地 2), LAI 基台值明显减小(0.197)(表 3,图 1),只有未干扰样地的 40.4%,这意味着清理林下灌木后,使林分光照空间分布的异质性程度明显降低。同时还可看出,该样地 LAI 的空间结构方差比例相对增加(达 78.2%),块金方差占的比例降低(为 21.8%)。说明清理林下灌木后,林分光照的空间异质性中空间自相关因素引起的变异增加,随机因素导致的变异减小。林分光照空间分布的自相关变异主要体现在 0.5 ~ 10.9 m 的尺度范围。

2.2 水曲柳更新格局分析

6 月中旬,在林分光照较弱(LAI 较大)的样地 1,

根据 LAI 变异函数曲线的变化趋势,拟合球状理论模型,各参数见表 3。在未经人为干扰的研究样地(样地 1), LAI 基台值较大(0.488),表明林分光照空间异质性程度相对较高。分析空间结构方差与块金方差发现,生长季 LAI 的总空间变异中,空间自相关变异占的比例较大(62.5%),随机变异较小(37.5%)。由此估计,林分光照空间异质性主要受空间自相关因素支配,而随机因素引起的变异较小。由理论模型的变程估计,林分光照空间分布自相关变异,主要体现在 0.5 ~ 12.4 m 的尺度范围,在此尺度之外,则为随机变异(图 1)。

小样方平均水曲柳幼苗数量为 8 株,变动范围为 0 ~ 25 株。9 月上旬调查时,平均每个小样方存活的幼苗数量不到 2 株,变动范围为 0 ~ 16 株。变异函数理论模型拟合结果表明(表 3,图 2),更新苗发生数量和存活数量均显示出相对较小的基台值(27.290 和 7.260),变程也较小(6.97 m 和 2.12 m)。这说明在该样地,更新空间变异的程度相对低,格局主要体现在小尺度范围。从空间结构方差占的比例估计,更新格局主要由空间自相关因素引起(70.6% ~ 84.0%),随机变异的影响较小(16.0% ~ 29.4%)。

清理林下灌木后林分光照相对增强(LAI 较小)的样地 2,水曲柳幼苗数量明显增多。6 月中旬,小样方平均幼苗数量为 15 株,最长达 38 株。9 月上旬样方平均存活幼苗 4 株。方差分析显示,与未干扰的样地 1 存在极显著差异(6 月: $F = 41.12, p < 0.01$; 9 月: $F = 23.86, p < 0.01$)。这些分析结果说明,林分光照的增加,能够明显促进水曲柳的更新。从变异函数分析结果看,6 月的基台值是样地 1 的 4.3 倍,9 月高达 9.1 倍。空间自相关变异体现在较大的尺度上(> 30 m),空间结构方差占的比例很高(> 83%)。由这些分析结果判断,清理林下灌木后,林分光照的增加,明显地增强了更新格局强度。空间自相关因素对更新格局起决定性作用。

图2 更新幼苗数量变异函数
Fig.2 Semivariograms for seedling regeneration
● 6月 June ○ 9月 September

图3 小样方幼苗数量与 LAI 相关性
Fig.3 Correlation between seedling regeneration and LAI in subplot
● 6月 June ○ 9月 September

2.3 水曲柳更新与林分光照环境相关性

对样地 1 更新数据进行分组统计分析表明 ,LAI 不同时 ,更新的差异很大。方差分析显示 ,6 月的更新差异达到极显著水平($F = 3.909, p < 0.01$),但 9 月更新苗保存数量差异不显著($F = 0.714, p = 0.665$)。相关分析表明(图 3),更新苗发生数量与 LAI 存在显著的负相关关系($R^2 = 0.160, p < 0.01$);更新苗保存数量与 LAI 也有一定的相关性($R^2 = 0.043, p = 0.027$)。清理林下灌木的样地 2 ,LAI 不同的样点上 ,更新也存在显著差异(6 月 : $F = 5.858, p < 0.01$ 9 月 : $F = 2.828, p = 0.028$)。同样地 1 的相似 ,更新苗发生数量与 LAI 存在显著的负相关性($R^2 = 0.144, p < 0.01$);保存数量与 LAI 存在弱相关性($R^2 = 0.065, p = 0.06$)。这些分析结果说明 ,不同样点之间的更新差异与光照环境存在密切的关联性 ,主要表现为弱光照微环境中 ,更新苗发生数量和

保存数量明显减少。

空间关联分析显示 ,更新幼苗变异函数与 LAI 变异函数之间的关系非常密切(图 4)。未干扰的样地 1 中 ,不同空间样点间 LAI 差异大 ,LAI 的变异函数值变动范围较大(0.060 ~ 0.565)。但更新变异函数的变动范围相对较小(6 月为 8.81 ~ 31.46 9 月为 5.14 ~ 8.61)。这说明在未干扰样地总的林分光照相对弱 ,更新的空间变异程度相对较低。在相同的空间尺度范围内拟合相关曲线表明 ,更新与 LAI 的变异函数存在显著相关性(6 月 : $R^2 = 0.738, p < 0.001$ 9 月 : $R^2 = 0.266, p = 0.024$)。据此可推测 ,更新苗发生格局和存活格局均与光照空间变异存在显著关联性。

样地 2 中 ,LAI 变异函数值变小(0.011 ~ 0.275) ,更新变异函数值增大(6 月为 10.58 ~ 98.12 , 9 月为 2.71 ~ 56.02)。表明该样地林分光照相对较

强,光照的提高促进了水曲柳更新,同时也增加了更新的空间格局强度。关联分析结果显示,更新苗发生和存活空间格局均与光照空间变异存在极显著相

关性(6月: $R^2 = 0.529$, $p < 0.001$; 9月: $R^2 = 0.357$, $p = 0.007$)。这些研究结果说明,在研究样地,光照空间异质性是产生更新格局的主要原因。

图4 更新幼苗空间格局与林分光照条件(LAI)空间变异
Fig.4 Relationship between spatial distribution variation of seedling regeneration and understory light availability(LAI)
● 6月 June ○ 9月 September

3 小节与讨论

3.1 林分光照空间分布特征

本研究在东北天然次生林中进行,样地内主要为落叶阔叶树,秋季无浓密的枝叶遮挡光线,林冠层透射率较高,为40.2%~52.3%(无林空地透射率计为100%)。林下光照条件较好,不同点间光照的变动性小,光照的空间异质性程度相对低。在生长季,茂密的树木枝叶使林冠层透射率大大下降,仅为4.2%~4.6%,林下光照明显减弱,光照空间分布呈现非常明显的异质性,空间异质性程度为秋季的12~19倍。

有研究资料表明,林分光照分布与林冠层间隙大小有更密切的关系,在间隙度中等的林分中,林分光照空间分布的变异性最大(Martens *et al.*, 2000)。据对热带湿地森林的研究报道,林冠层结构类型的差异是形成林分光照空间分布格局变异的主要原因。老龄林中,光照空间分布斑块较大,自相关尺度为16.1~24.9 m。在次生林中,林冠层树种丰富度较低,冠层结构没有老龄林复杂,所以林分光照呈现相对均匀的小斑块分布,自相关尺度较小,为5.7~10.7 m(Nicotra *et al.*, 1999)。

我们的研究结果表明,在未受经营活动干扰的东北天然硬阔叶次生林中(样地1),林分光照空间

自相关变异(>62.5%)主要体现在0.5~12.4 m的尺度范围。林下暗斑块较多,斑块结构复杂程度高($D = 1.852$)。从干扰样地的研究结果看,清理林下灌木后,空间异质性特征发生显著变化,林下亮斑块增多,斑块格局的复杂性降低($D = 1.813$)。林分光照的这些空间异质性特征具有极重要的生态学意义,特别是在生长季,林下有效光照极其有限,甚至光照的微弱改变,可直接引起林下植物对有效养分资源环境的利用效率及光合作用发生变化,进而对更新格局和过程产生重要的影响(Elliott & White, 1994; Agyeman *et al.*, 1999; Tang *et al.*, 1999)。

3.2 更新格局与林分光照空间异质性

在天然次生林中播种水曲柳进行更新实验,目的是探测并定量分析更新的空间变异规律,研究这些变异是否与林分光照空间异质性有密切联系。从研究结果看,不同样地之间及样地内的不同空间样点,更新幼苗发生数量以及秋季幼苗保存数量,均存在显著差异,且与林分光照环境有非常密切的关系。林下光照相对弱的样地,更新幼苗发生的数量少(每样方8株),存活幼苗数也低(每样方<2株)。林下光照较强的样地,更新幼苗发生数量明显增高(每样方15株),存活幼苗数也显著提高(每样方4株)。在同一研究样地内,不同小样方之间的更新差异,与样方所处光照条件存在显著的相关关系(图3),光

照较强的亮斑块环境更有利于更新,而在光照较弱的暗斑块环境中更新较差。形成这种更新格局的主要原因可能是:在林下总光照较低条件下,空间局部范围截获相对高的光能可提高微生境的温度,形成利于更新苗发生的土壤物理化学和生物环境。同时,相对高的光照能够提高幼苗的光合速率,促进幼苗的生理过程,增强生长势,可提高更新幼苗的生存竞争能力。而在光照相对弱的微生境,更新苗发生和生长过程中得不到充足光照,光合积累少,生长势弱,结果影响了更新幼苗的生存竞争能力。

许多研究认为,光照较弱的林下,更新苗少,而光照较强的微生境或林隙中往往有更多的更新苗(Vickers & Palmer, 2000)。在一定范围,更新幼苗生长与林分光照呈现密切的正相关(McGuire *et al.*, 2001)。特别是在生长季,林下有效光照极其有限,往往是更新的主要限制因子。因此,林下光照空间分布的强弱变化,会对更新空间格局产生明显的影响(Hall & Harcombe, 1998; Sherman *et al.*, 2000)。在本研究样地水平上,更新空间格局变异的强度、尺度、空间结构组成等与林分光照环境的空间异质性有紧密的联系。在林分光照相对弱、光照空间异质性程度较高、且空间变异较复杂的样地,更新格局强度小,空间自相关变异的尺度也小。在林分光照相对较强、空间分布的复杂性较小的样地,更新格局强度明显增加,空间自相关尺度加大,自相关变异占的比例加大,随机变异占的比例减小。这些研究结果说明,林分光照空间异质性对更新格局起决定性作用。

在本研究中还发现,林分光照相对较强的样地,更新幼苗发生格局和保存格局在研究样地水平上具有空间梯度变化特征,这与该样地光照空间异质性特征并未完全吻合。这说明,更新格局不仅受光照支配,而且与其它环境因子有重要联系。当林分有效光照增强到一定范围后,则可能不再是更新的直接限制因子(Wetzel & Burgess, 2001)。这时更新格局与光照空间变异之间的关系,很可能被其它环境因子的空间异质性作用所掩盖。因此,观察到的更新格局是许多因素综合作用的结果(Han & Wang, 2000; 韩有志等, 2002),单个因子对更新格局的直接影响程度,不可能都明显地表现出来。

林分光照空间分布的变异既是林分动态的结果,又是林分动态的原因(Nicotra *et al.*, 1999)。林分冠层结构及枝叶分布等的空间变异,导致林分光照呈现明显的空间异质性特征。林分光照的空间变

化,又直接制约林分水平的更新格局。同时,它还可能改变林内空气和土壤温度、土壤湿度等因子的空间格局,对更新格局产生间接的影响。因此,进一步详细研究林分内光照空间异质性特征与更新格局的关系,是深入认识光照在森林更新格局和过程中的潜在作用的重要基础。

参 考 文 献

- Agyeman, V. K., M. D. Swaine & J. Thompson. 1999. Response of tropical forest tree seedlings to irradiance and the derivation of a light response index. *Journal of Ecology*, **87**: 815 ~ 827.
- Brown, M. J. & G. C. Parker. 1994. Canopy light transmittance in a chronosequence of mixed-species deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research*, **24**: 1694 ~ 1703.
- Gower, S. T. & J. M. Norman. 1990. Rapid estimation of leaf area index in forests using the LI-COR LAI-2000. *Ecology*, **72**: 1896 ~ 1900.
- Elliott, K. J. & A. S. White. 1994. Effects of light, nitrogen, and phosphorus on red pine seedling growth and nutrient use efficiency. *Forest Science*, **40**: 47 ~ 58.
- Hale, S. E. 2001. Light regime beneath Sitka spruce plantations in northern Britain: preliminary results. *Forest Ecology and Management*, **151**: 61 ~ 66.
- Hall, R. B. W. & P. A. Harcombe. 1998. Flooding alters apparent position of floodplain saplings on a light gradient. *Ecology*, **79**: 847 ~ 855.
- Han, Y. Z. & Z. Q. Wang. 2000. Effect of spatial heterogeneity on natural regeneration of Manchurian ash. *Journal of Forestry Research*, **11**: 89 ~ 94.
- Han, Y. Z. (韩有志) & Z. Q. Wang (王政权). 2002. Spatial heterogeneity and forest regeneration. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, **13**: 615 ~ 619. (in Chinese with English abstract)
- Holmes, T. H. 1995. Woodland canopy structure and the light response of juvenile *Quercus lobata* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, **82**: 1432 ~ 1442.
- Kato, K. & S. Yamamoto. 2001. Effect of canopy heterogeneity on the sapling bank dynamics of a subalpine old-growth forest, central Japan. *Ecoscience*, **8**: 96 ~ 104.
- Martens, S. N., D. D. Breshears & C. W. Meyer. 2000. Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies. *Ecological Modelling*, **126**: 79 ~ 93.
- McGuire, J. P., R. J. Mitchell, E. B. Moser, S. D. Pecot, D. H. Gjerstad & C. W. Hedman. 2001. Gaps in a gappy forest: plant resources, longleaf pine regeneration, and understory response to tree removal in longleaf pine savannas. *Canadian Journal of Forest Research*, **31**: 765 ~ 778.
- Nicotra, A. B., R. L. Chazdon & S. V. B. Iriarte. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in trop-

ical wet forests. *Ecology*, **80**: 1908 ~ 1926.

Sherman, R. E., T. J. Fahey & J. J. Battkes. 2000. Small-scale disturbance and regeneration dynamics in a neotropical mangrove forest. *Journal of Ecology*, **88**: 165 ~ 178.

Tang, Y. H., N. Kachi, A. Furukawa & M. B. Awang. 1999. Heterogeneity of light availability and its effects on simulated carbon gain of tree leaves in a small gap and the understory in a tropical rain forest. *Biotropica*, **31**: 268 ~ 278.

Vickers, A. D. & S. C. F. Palmer. 2000. The influence of canopy cover and other factors upon the regeneration of Scots pine and its associated ground flora within Glen Tanar National Nature Reserve. *Forestry*, **73**: 37 ~ 49.

Wang, Z. Q. (王政权). 1999. Geostatistics and application in ecology. Beijing: Science Press. (in Chinese)

Watling, J. R. & M. C. Press. 2000. Light heterogeneity in tropical rain forests: photosynthetic responses and their ecological consequences. In: Hutchings, M. J., E. A. John & A. J. A. Steward eds. *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. London: Blackwell Science. 131 ~ 154.

Welles, J. 1990. Some indirect methods of estimating canopy structure. *Remote Sensing Reviews*, **5**: 31 ~ 43.

Wetzel, S. & D. Burgess. 2001. Understorey environment and vegetation response after partial cutting and site preparation in *Pinus strobus* L. stands. *Forest Ecology and Management*, **151**: 43 ~ 59.

Wu, Z. M. (吴泽民), C. L. Huang (黄成林) & C. L. Wei (韦朝领). 2000. Light effect of gaps in Huangshan pine community and regeneration of Huangshan pine. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, **11**: 13 ~ 18. (in Chinese with English abstract)

责任编辑：周广胜 责任编辑：周玉荣