

# 不同分布区栓皮栎实生苗更新及其影响因子\*

吴 敏 张文辉\*\* 周建云 马 闯 马莉薇

(西北农林科技大学西部环境与生态教育部重点实验室, 陕西杨凌 712100)

**摘 要** 分别在栓皮栎分布的边缘区黄土高原、半干旱核心区秦岭北坡以及湿润核心区秦岭南坡设置8块固定样地,调查了栓皮栎实生苗的年龄结构、生长状况、干质量累积与分配,并采用通径分析对影响实生苗更新的因子进行分析.结果表明:各分布区栓皮栎实生苗密度均随苗龄的增长而减小,且1~8年生实生苗密度均为秦岭南坡>秦岭北坡>黄土高原;各分布区相邻苗龄间的转化率差异显著,在黄土高原,7年生向8年生的转化率最低,为 $(30.2 \pm 2.9)\%$ ,在秦岭北坡和南坡,4年生向5年生的转化率最低,分别为 $(53.9 \pm 3.7)\%$ 和 $(50.0 \pm 2.1)\%$ .随苗龄增长,各分布区实生苗的高度和干质量积累呈增加趋势,且秦岭南坡>秦岭北坡>黄土高原;主根长/株高逐渐下降,根幅/冠幅、根茎比则先升高后降低,三者均是黄土高原最高,秦岭南坡最低.温度、光照、林分郁闭度和灌层盖度是影响栓皮栎实生苗更新的直接因子,其中温度和光照起促进作用,郁闭度和灌层盖度起阻碍作用;而土壤速效氮含量和草本层盖度是重要的间接因子,分别起正向和负向作用.

**关键词** 栓皮栎 幼苗更新 黄土高原 秦岭

**文章编号** 1001-9332(2013)08-2106-09 **中图分类号** Q948.1 **文献标识码** A

**Seedling regeneration and affecting factors of *Quercus variabilis* in different distribution regions.** WU Min, ZHANG Wen-hui, ZHOU Jian-yun, MA Chuang, MA Li-wei (Ministry of Education Key Laboratory of Environment and Ecology in West China, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2013, 24(8): 2106–2114.

**Abstract:** Twenty four fixed plots in three distribution regions of *Quercus variabilis* (Loess Plateau, marginal distribution zone; north slope of Qinling Mountains, semi-arid core area; and south slope of Qinling Mountains, moist core area) were installed, respectively, to investigate the age structure, growth status, and dry mass accumulation and allocation of 1–8 years old *Q. variabilis* seedlings, and path analysis was adopted to determine the key factors affecting the regeneration of the seedlings. In the distribution regions, the density of the seedlings decreased with their increasing age, and the density of the 1–8 years old seedlings all decreased in the order of south slope of Qinling Mountains > north slope of Qinling Mountains > Loess Plateau. The transformation rate of the seedlings with adjacent ages differed significantly among the three distribution regions. On Loess Plateau, the transformation rate of 7 years old to 8 years old seedlings was the lowest  $(30.2 \pm 2.9)\%$ ; on the north and south slopes of Qinling Mountains, the transformation rate of 4 years old to 5 years old seedlings was the lowest, being  $(53.9 \pm 3.7)\%$  and  $(50.0 \pm 2.1)\%$ , respectively. With the increasing age of the seedlings, their height and dry mass presented an increasing trend, with the order of south slope of Qinling Mountains > north slope of Qinling Mountains > Loess Plateau, the rate of root length to plant height tended to decline, and the rates of root breadth to canopy breadth and of root dry mass to shoot dry mass decreased after an initial increase. The rates of root length to plant height, root breadth to canopy breadth, and root dry mass to shoot dry mass were all the highest on Loess Plateau, and the lowest on south slope of Qinling Mountains. Air temperature, irradiance, canopy density and shrub coverage were the direct key factors affecting *Q. variabilis* seedling regeneration, among which, air temperature and irradiance were the positive factors, while canopy density and shrub coverage were the negative ones. Soil available nitrogen content and herb

\* 林业公益性行业科研专项(201004011)和国家自然科学基金项目(30872018)资助.

\*\* 通讯作者. E-mail: zwhckh@163.com

2012-10-14 收稿, 2013-06-03 接受.

coverage were the indirect key factors affecting the *Q. variabilis* seedling regeneration positively and negatively, respectively.

**Key words:** *Quercus variabilis*; seedling regeneration; Loess Plateau; Qinling Mountains.

实生苗更新是以种子为繁殖体所进行的有性生殖过程,是植物生活史中最重要的阶段<sup>[1]</sup>,对促进种群进化、维持种群遗传多样性意义重大<sup>[2]</sup>。在天然条件下,地形(坡向、海拔、坡位、坡度等)、土壤水分和养分,以及林分生境(光、温度、湿度、郁闭度、灌草层)等均影响实生苗的更新<sup>[3-4]</sup>。同时,实生苗可通过调整生存策略、特化形态及干质量的分配格局,适应环境因子的变化<sup>[5-6]</sup>。研究不同生境条件下实生苗生长状况和干质量的分配,揭示环境因子对实生苗更新的影响,对于种群天然更新和持续发展具有重要的意义。

栓皮栎(*Quercus variabilis*)作为珍贵的用材树种和软木、栲胶资源树种<sup>[7]</sup>,其分布跨越22°—42°N,99°—122°E,是我国华北、西北、华南和西南地区重要的地带性植被建群种,也是我国落叶阔叶林的成林树种,在涵养水源、保持水土和维持生态平衡中发挥着巨大作用<sup>[7-8]</sup>。陕西省是我国栓皮栎资源分布大省,秦岭南北坡是种群分布的核心区,黄土高原是其分布的边缘区<sup>[9]</sup>。受人为活动的严重影响,许多栓皮栎天然林已沦为次生林,林地生产力下降,生态和经济效益降低<sup>[8]</sup>。因此,恢复栓皮栎天然林,实现高品位木材及林产品持续经营利用,已成为研究栓皮栎种群的热点问题<sup>[10]</sup>。

目前,对栓皮栎的研究主要集中在生物学特性、种群生殖生态、种群空间分布格局以及无性繁殖机理方面,而对栓皮栎林实生苗天然更新的研究很少<sup>[7,11-13]</sup>,尤其是从分布区域角度分析幼苗更新的状况及其影响因子至今尚未见报道。而这对栓皮栎林的持续发育和次生林的恢复有着重要意义。

本研究在黄土高原、秦岭北坡和南坡分别设置固定样地,调查了栓皮栎实生苗的年龄结构、密度、生长发育状况、干质量的积累及分配,分析了环境因子对幼苗更新的影响,旨在阐明从核心区到边缘区栓皮栎种群的更新规律,为栓皮栎次生林的恢复和持续经营提供科学依据。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

陕西秦岭林区是栓皮栎分布的中心,其中,秦岭南坡是其分布的半湿润中心区,北坡则是其分布的

半干旱中心区;而位于黄土高原南部的黄龙山地区为其分布区的边缘地带<sup>[7-9]</sup>。本研究根据栓皮栎分布的环境梯度差异,将研究区选择在栓皮栎林分布较集中的秦岭南坡中段陕西山阳县和佛坪县,秦岭北坡中段楼观台、南五台、太白山,以及黄土高原黄龙山地区的白马滩林场。各分布区林内主要乔木建群种均为栓皮栎。

秦岭南坡中段的山阳和佛坪(33°13'—33°46' N, 107°21'—109°32' E),属亚热带气候,年均气温15℃,极端最高气温40.1℃,极端最低气温-14.8℃,无霜期240 d,年均降水量854.8 mm,年均蒸发量611.4 mm,土壤为黄棕壤。伴生树种为侧柏(*Platycladus orientalis*)、华山松(*Pinus armandii*)等;灌木层有黄刺玫(*Rosa xanthina*)、野山楂(*Crataegus cuneata*)、悬钩子(*Rubus corchorifolius*)等;草本层有景天(*Hylotelephium erythrostictum*)、堇菜(*Viola alai-ca*)、败酱(*Patrinia scabiosaefolia*)等。

秦岭北坡中段的楼观台、南五台、太白山(33°42'—34°14' N, 107°39'—108°37' E),属暖温带气候区,年均气温13.2℃,极端最高气温41.4℃,极端最低气温-18.1℃,无霜期220 d,年均降水量674.3 mm,年均蒸发量1142.1 mm,土壤为棕壤。伴生树种有槲栎(*Quercus aliena*)、槲树(*Quercus dentata*)、麻栎(*Quercus acutissima*)、黄连木(*Pistacia chinensis*)等;灌木层有鼠李(*Rhamnus dahurica*)、绿叶胡枝子(*Lespedeza buergeri*)、绣线菊(*Spiraea salicifolia*)等。草本层为麦冬(*Ophiopogon japonicus*)、荩草(*Arthraxon hispidus*)、兔儿伞(*Syneilesis aconitifolia*)等。

黄土高原的白马滩林场(35°24'—36°02' N, 109°38'—110°16' E),属暖温带气候区,年平均气温9.5℃,极端最高温39.7℃,极端最低温-22.5℃,无霜期190 d,年均降水量563.4 mm,年均蒸发量1775.9 mm,土壤为灰褐土或褐土。伴生树种为山杨(*Populus davidiana*)、白桦(*Betula platylla*)等;林下灌木层有榛(*Corylus heterophylla*)、黄蔷薇(*Rosa hugonis*)、连翘(*Forsythia suspensa*)、刚毛忍冬(*Lonicera hispida*)等;草本层有白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、长芒草(*Stipa bungeana*)等。

### 1.2 样地设置

以20世纪50年代以来保护较好的秦岭南坡中

段、北坡中段和黄土高原南部黄龙山地区的栓皮栎天然次生林为对象,于2009年,在3个分布区的阳坡或半阳坡共设24块20 m×20 m固定样地.其中,秦岭南坡中段的山阳县和佛坪县各设置4块固定样地;秦岭北坡中段的楼观台和南五台各设置3块固定样地,太白山设置2块固定样地;黄土高原黄龙山地区的白马滩林场设置8块固定样地.这些固定样地均远离居民点,近年来未进行过采伐或大规模破坏活动,林龄相近,栓皮栎占林分组成的90%以上,林相发育较好.

1.3 样地调查

1.3.1 生态因子调查 于2010年6—8月实生苗的生长发育旺盛季,每隔10 d采集一次数据,每月3次.用GPS (Explorist 310型, Magellan Company, USA)测定样地的地理坐标和海拔;罗盘仪测定坡度和坡向.用温湿数据采集器(HOBO UA-002-08型, Onset Company, USA)和光照计(ZDS-10F-3D型,上海恒磁电子科技有限公司)测定各样地中心距地表以上0.5 m处的空气温度、湿度及光照强度,每次测定时间为10:00—16:00,每隔2 h测定一次.于连续5 d晴朗天气后测定土壤的水分、养分:沿样地的对角线均匀布置3个土壤取样点,每个样点土壤剖面试分成0~10、10~20、20~30、30~40和40~50 cm 5层,每层取20 g土壤均匀混合,采用烘干法(105℃)测定0~50 cm土壤含水率,采用重铬酸钾法测定土壤有机质含量<sup>[14]</sup>,分别采用碱解扩散法、NaHCO<sub>3</sub>浸提-钼蓝比色法和火焰光度法测定土壤速效氮、磷和钾的含量<sup>[14]</sup>.将相同分布区各样地的生态因子数值合并,取平均值,具体结果见表1.

1.3.2 乔灌木调查 于2010年8月对各样地的建群种每木检尺、调查林分特征和郁闭度.并沿各样地中一条对角线设置3个5 m×5 m样方和3个1 m×1 m样方,分别用于调查灌木和草本植物的种类、盖度和株数.

1.3.3 实生苗数量调查 于2010年8月下旬至9月上旬,当各分布区均不再有新的实生苗出现时,在每个样地中的3个5 m×5 m灌木样方中,仔细寻找<2.5 m的栓皮栎实生苗(主干基部没有明显伐桩痕迹),统计样方中实生苗数量,并测量其基径、高度,合并相同分布区的调查数据,计算出各分布区实生苗的平均密度、平均基径和平均高度,作为确定苗龄和选择标准株的依据.通过大龄幼苗个体数量与相邻小龄个体数量之比,计算出相邻苗龄间的转化率(%)<sup>[15]</sup>,分别记为:2/1年生、3/2年生、4/3年生、5/4年生、6/5年生、7/6年生、8/7年生.

1.4 测定方法

1.4.1 实生苗年龄确定 分别在各分布区样地中选取1~8年生栓皮栎实生苗,每个苗龄4株.其中,1~4年生个体苗龄通过主茎上的芽鳞痕、茎干颜色确定<sup>[7]</sup>;5~8年生个体苗龄通过观察主茎上的芽鳞痕,同时砍伐接近5~8年生苗龄平均基径的栓皮栎个体,用放大镜观察基部年轮数来确定<sup>[7]</sup>.最后,采用Origin 7.5软件将各分布区中测量的实生苗基径和苗龄的原始数据进行拟合,得到各地区中实生苗基径与苗龄的关系:

$$y_1=0.05+0.07x_1+0.01x_1^2 \quad (R^2=0.98)$$
$$y_2=0.12+0.06x_2+0.03x_2^2 \quad (R^2=0.97)$$
$$y_3=0.11+0.11x_3+0.03x_3^2 \quad (R^2=0.99)$$

表1 不同分布区栓皮栎林样地的生态因子特征  
Table 1 Ecological characteristics of *Quercus variabilis* stands in different distribution regions (mean±SE)

项目 Item	A	B	C
海拔 Altitude (m)	852~1012	793~1103	900~1063
坡度 Slope (°)	20~24	18~23	19~24
坡向 Aspect (°)	108~297	95~312	167~326
空气温度 Air temperature (℃)	19.88±0.49	22.68±0.53	25.73±0.89
空气湿度 Air humidity (%)	41.0±0.8	49.0±1.1	53.8±0.9
光照 Light (lx)	5964.10±134.28	5681.69±128.77	6368.30±177.17
土壤含水率 Soil moisture (%)	8.0±0.1	11.3±0.2	13.5±0.3
土壤有机质 Soil organic matter (mg·kg <sup>-1</sup> )	6.81±0.30	6.18±0.36	22.25±0.34
土壤速效磷 Available P (mg·kg <sup>-1</sup> )	15.11±1.25	21.33±0.59	29.43±0.41
土壤速效钾 Available K (mg·kg <sup>-1</sup> )	9.95±0.25	20.33±0.85	41.51±0.89
土壤速效氮 Available N (mg·kg <sup>-1</sup> )	14.85±0.16	19.78±0.52	55.00±0.84
林分郁闭度 Canopy density (%)	70.0±0.5	75.0±0.7	65.0±0.8
灌木层盖度 Shrub layer coverage (%)	34.0±0.8	36.9±0.5	33.2±0.7
草本层盖度 Herb layer coverage (%)	57.8±0.6	63.2±0.7	55.1±0.6

A:黄土高原 Loess Plateau; B:秦岭北坡 North slope of Qinling Mountains; C:秦岭南坡 South slope of Qinling Mountains. 下同 The same below.



式中： $y_1$ 、 $y_2$ 、 $y_3$  和  $x_1$ 、 $x_2$ 、 $x_3$  分别为黄土高原、秦岭北坡和南坡栓皮栎苗龄和基径，样本数均为  $n=32$ 。

分别应用上式计算各分布区不同年龄实生苗基径的理论值，并与实测值比较，经卡方检验， $P<0.01$ ，说明拟合方程符合实际要求。

**1.4.2 实生苗标准株的选择及野外测定** 在各样地中，选取接近各苗龄平均高度和基径的实生苗作为标准株，每个苗龄 4 株，测量其高度、基径、冠幅、一级分枝数量和叶片数量。标准株挖出后，小心去掉表面泥土，将其分为叶、主茎、一级分枝、根 4 部分，测量主根长度和根幅。其中，1~4 年生实生苗叶片数量较少，直接进行测定，并将 4 部分器官带回实验室；5~8 年生实生苗用标准枝法调查整株叶片数量<sup>[16]</sup>，在分别称取叶、主茎、一级分枝、根的鲜质量之后，对各部分器官取样<sup>[17-18]</sup>，带回实验室进一步测定。

**1.4.3 实生苗室内测定** 采用 EPSON V7000 扫描仪 (Epson Company, Japan) 和 Win-FOLIA Pro 2004a (Regent Instruments, Quebec, Canada) 软件对叶面积扫描、测定。1~4 年生实生苗在 75℃ 下烘干至恒量，称量各部分器官干质量，并以其总和作为单株的总干质量；5~8 年生实生苗待烘干后，测定各器官的含水率，据此计算各器官的干质量和总干质量<sup>[16]</sup>。将相同分布区数据合并取其平均值，并依据下式计算幼苗单株的叶面积指数<sup>[17]</sup>、根茎比<sup>[18]</sup>和各器官的干质量比率<sup>[17]</sup>：叶面积指数 =  $LA \times N / (\pi R^2)$  ( $LA$  为平均单叶面积； $N$  为单株实生苗总叶片数； $\pi$  为圆周率； $R$  为冠幅的半径)；根茎比 = 地下干质量/地上干质量 (地上干质量为叶、主茎和侧枝干质量之和；地下干质量为根系干质量)；主茎干质量比率 = 主茎干质量/总干质量；叶干质量比率 = 叶干质量/总干质量；一级分枝干质量比率 = 一级分枝干质量/总干质量；根干质量比率 = 根干质量/总干质量。

1.5 数据处理

通径系数的计算：某一自变量 ( $x_i$ ) 对因变量 ( $y$ ) 的直接通径系数 ( $P_{x_iy}$ ) 为线性回归方程的标准系数<sup>[19]</sup>； $x_i$  通过另一自变量 ( $x_j$ ) 对  $y$  的间接通径系数  $P_{x_ix_jy} = r_{x_ix_j} P_{x_jy}$  ( $r_{x_ix_j}$  为任意两自变量间的简单相关系数； $P_{x_jy}$  为  $x_j$  对  $y$  的直接通径系数)<sup>[20]</sup>。决定系数的计算： $x_i$  对  $y$  的直接决定系数  $d_{x_iy} = P_{x_iy}^2$ ； $x_i$  通过  $x_j$  对  $y$  的间接决定系数  $d_{x_ix_jy} = 2P_{x_ix_jy} P_{x_jy} r_{x_ix_j}$ <sup>[20]</sup>。

采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 比较不同分布区实生苗的密度、生长、干质量积累和分配的差异，采用 Tukey 检验法进行多重比较。所有数据处理均使用 SPSS 16.0 统计软件。使用 Origin 7.5 软件作图。

2 结果与分析

2.1 栓皮栎实生苗的年龄结构与转化

由图 1 可以看出，各分布区栓皮栎实生苗的密度均随苗龄增长而降低。1~8 年生实生苗密度均为秦岭南坡>秦岭北坡>黄土高原，且差异显著。

由表 2 可以看出，相同分布区中不同苗龄间的转化率有差异，黄土高原 7、8 年生间的转化率最低，为  $(30.2 \pm 2.9)\%$ ；秦岭南、北坡 4、5 年生间的转化率最低，分别为  $(53.9 \pm 3.7)\%$  和  $(50.0 \pm 2.1)\%$ 。各苗龄间的转化率在不同分布区间差异显著，秦岭北坡 1 向 2 年生、5 向 6 年生、以及 6 向 7 年生的转化率显著高于秦岭南坡和黄土高原区；黄土高原区 4、5 年生间的转化率显著高于秦岭南北坡；而秦岭南坡 2 年生向 3 年生、7 年生向 8 年生幼苗的转化率显著高于秦岭北坡和黄土高原区。

2.2 栓皮栎实生苗的生长发育特征

**2.2.1 实生苗的形态特征** 由图 2 可以看出，随着苗龄增长，各分布区中实生苗的株高、基茎、冠幅、一级分枝数量、叶面积指数、主根长、根幅均增加，而主根长/株高均降低，根幅/冠幅则呈先增加后降低的趋势。此外，对比不同分布区，随苗龄的增长，1~

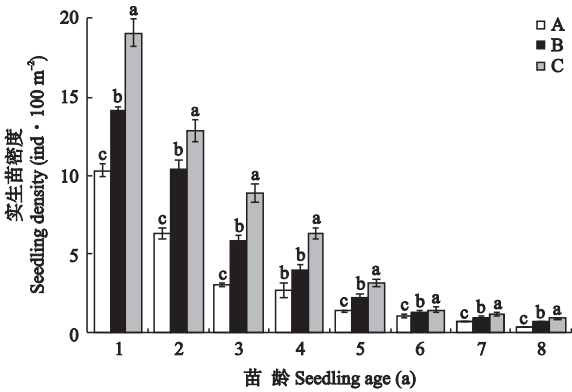


图1 不同分布区栓皮栎实生苗的年龄结构  
**Fig.1** Age structure of *Quercus variabilis* seedlings in different distribution regions (mean±SE).  
A: 黄土高原 Loess Plateau; B: 秦岭北坡 North slope of Qinling Mountains; C: 秦岭南坡 South slope of Qinling Mountains. 不同小写字母表示分布区间差异显著 ( $P<0.05$ ) Different small letters meant significant difference among different distribution regions at 0.05 level. 下同 The same below.

表 2 不同分布区栓皮栎相邻年龄实生苗的转化率  
Table 2 Transformation rate of *Quercus variabilis* seedlings with adjacent ages in different distribution regions ( mean±SE)

分布区 Distribution region	实生苗转化率 Seedling transformation rate (%)						
	2 / 1	3 / 2	4 / 3	5 / 4	6 / 5	7 / 6	8 / 7
A	61.3±1.2b	54.3±2.5b	63.0±3.2b	61.5±1.9a	50.0±2.3b	39.9±2.0b	30.2±2.9c
B	73.9±4.3a	55.9±2.0b	68.4±3.0ab	53.9±3.7ab	57.2±1.8a	66.9±3.2a	60.2±4.6b
C	72.4±2.1a	63.9±1.8a	71.0±1.6a	50.0±2.1b	55.0±1.1ab	66.1±2.8a	75.0±3.2a

同列不同小写字母表示分布区间差异显著 ( $P<0.05$ ) Different small letters in the same column meant significant difference among different distribution regions at 0.05 level.

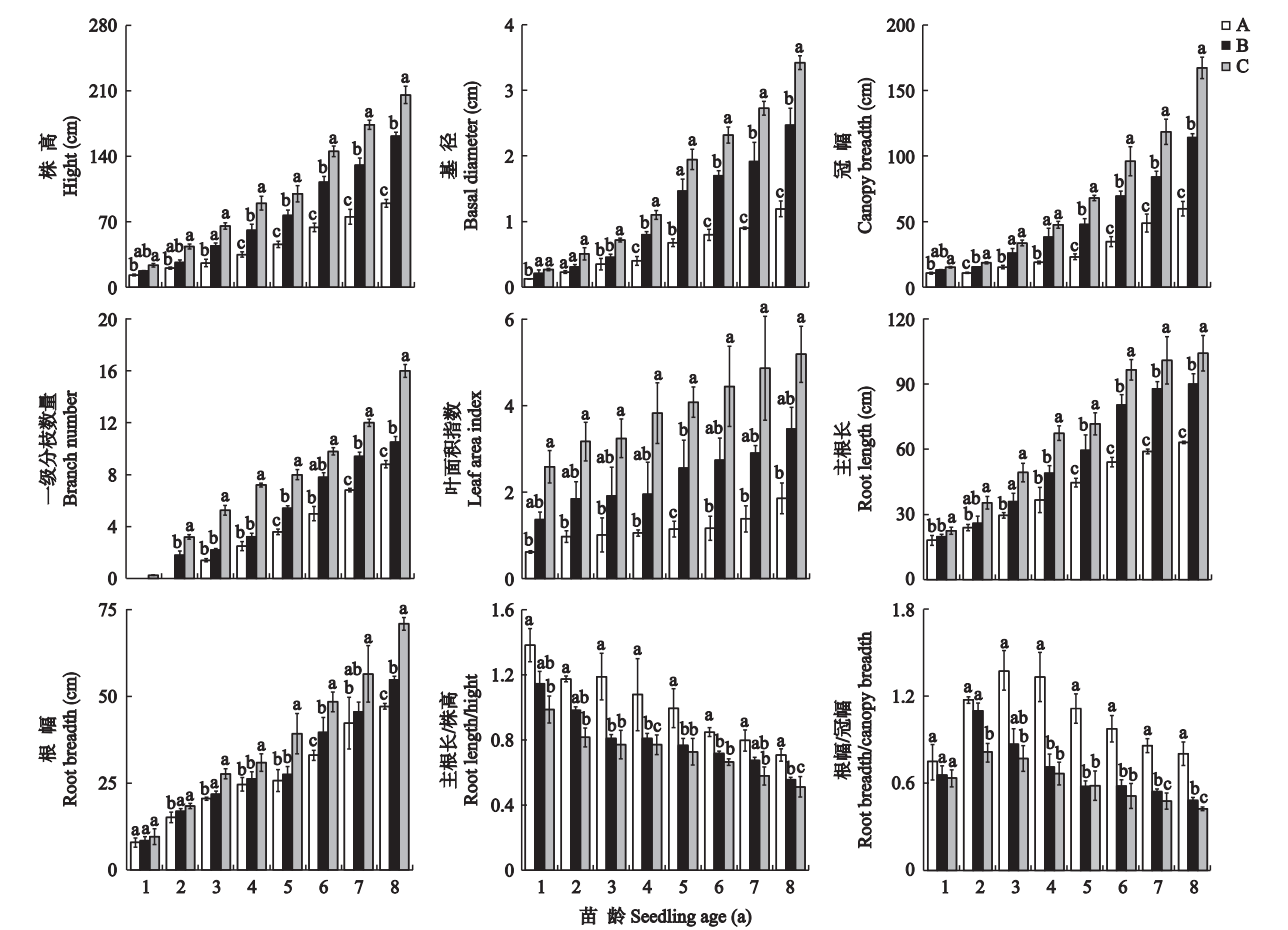


图 2 不同分布区栓皮栎实生苗的形态特征  
Fig.2 Morphological characteristics of *Quercus variabilis* seedlings in different distribution regions ( mean±SE).

8 年生幼苗的生长差异愈来愈显著;株高、基茎、冠幅、一级分枝数量、叶面积指数、主根长和根幅均是秦岭南坡>秦岭北坡>黄土高原,而主根长/株高、根幅/冠幅均是黄土高原>秦岭北坡>秦岭南坡。  
2.2.2 实生苗的干质量积累及分配特征 由图 3 可以看出,实生苗的总干质量、叶、一级分枝、主茎和根的干质量均为秦岭南坡>秦岭北坡>黄土高原区 ( $P<0.05$ ),且随苗龄增长其差异呈扩大的趋势。秦岭南坡 8 年生幼苗的总干质量分别比秦岭北坡和黄土高原增加了 24.9%、36.7%,叶干质量分别增加了 29.5%、46.7%,一级分枝干质量分别增加 30.7%、

47.5%,主茎干质量分别增加 32.1%、43.1%,根干质量分别增加 18.0%、27.4%。  
随苗龄增长,各分布区幼苗根茎比均呈先增加后降低的趋势;在黄土高原和秦岭北坡,3 年生幼苗根茎比最大,分别为(1.89±0.52)和(1.46±0.07);在秦岭南坡,2 年生幼苗的根茎比最大,为(1.20±0.06)。不同分布区各苗龄的根茎比均为黄土高原>秦岭北坡>秦岭南坡(图 3)。  
由图 4 可以看出,不同苗龄期实生苗的根干质量比率最大,但随苗龄的增长,根的干质量比率呈逐渐下降的趋势。不同分布区实生苗各器官的干质量

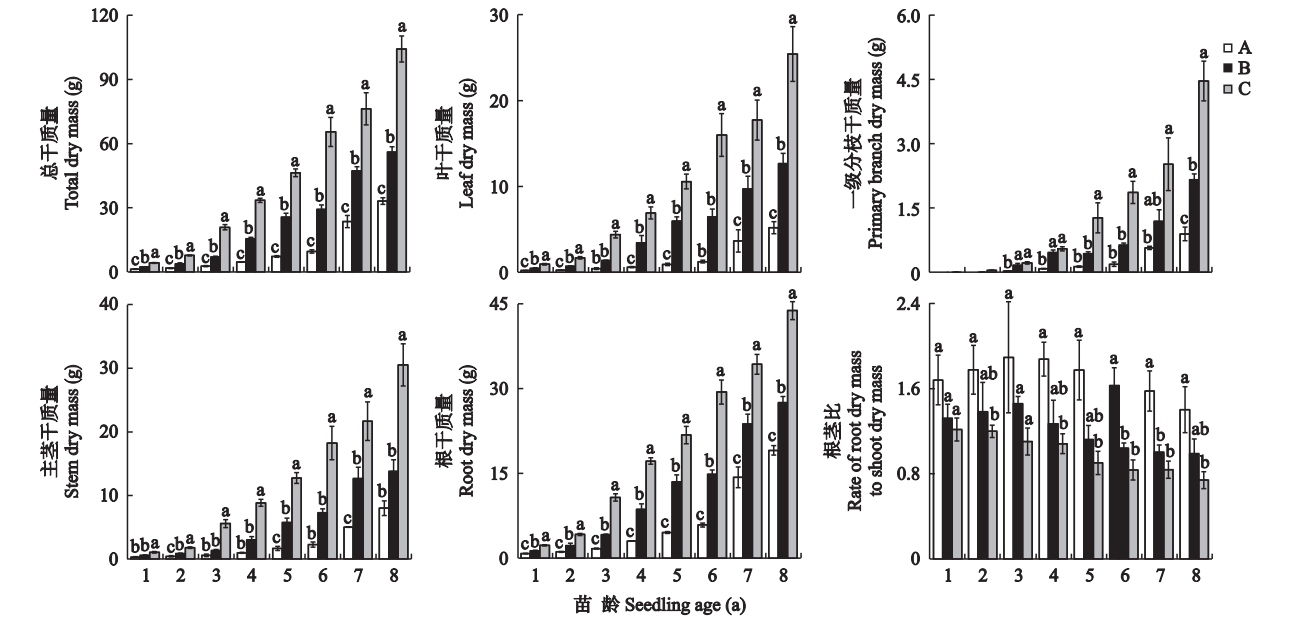


图3 不同分布区栓皮栎实生苗各器官的干物质量及根茎比  
Fig. 3 Dry mass and rate of root and shoot of *Quercus variabilis* seedlings in different distribution regions (mean±SE).

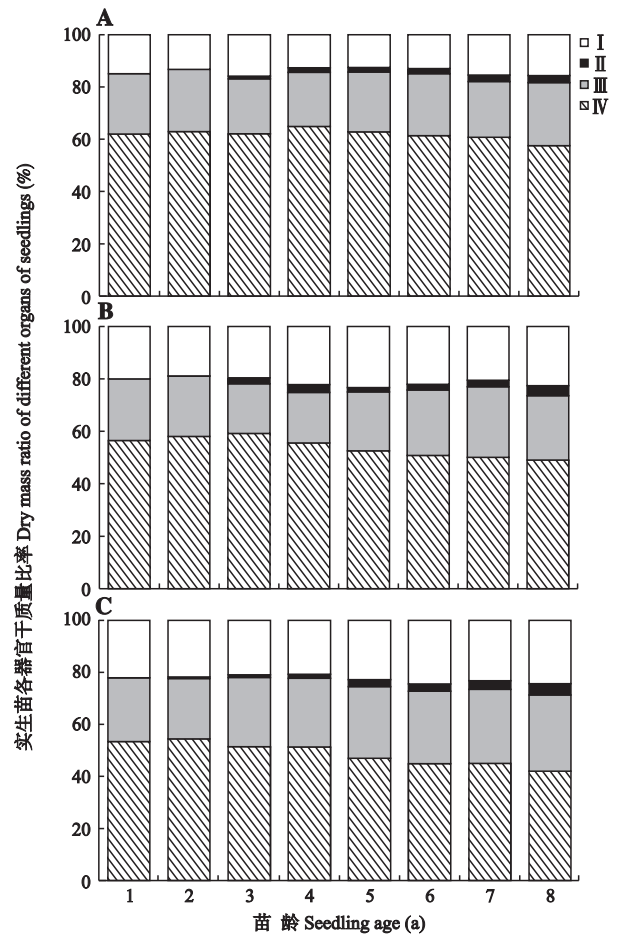


图4 不同分布区栓皮栎实生苗的干质量比率  
Fig. 4 Dry mass rate of *Quercus variabilis* seedlings in different distribution regions.  
I: 叶 Leaf; II: 一级分枝 Primary branch; III: 主茎 Stem; IV: 根 Root.

比率呈显著差异:1~8年生实生苗的根干质量比率均为黄土高原>秦岭北坡>秦岭南坡;而叶、一级分枝和主茎干质量比率则为秦岭南坡>秦岭北坡>黄土高原。

### 2.3 环境因子与栓皮栎实生苗更新的关系

以11个环境因子为自变量( $X$ ),实生苗密度为因变量( $Y$ ),经简单相关分析(表3),发现实生苗密度与林内空气温度、光照、土壤含水率、土壤有机质、土壤速效磷、速效钾和速效氮含量呈极显著正相关;而与林分郁闭度、灌木和草层盖度呈负相关。其中,草本层盖度对其的影响达到极显著水平。通过通径分析得到各因子与实生苗密度的关系,空气温度和光照对实生苗密度产生直接的正面影响;而林分郁闭度和灌木层盖度均对其产生直接的负面影响。此外,土壤速效氮含量通过其他因子产生的间接正面作用最大;而草本层盖度通过其他因子产生的间接负面作用最大。

### 3 讨论

从秦岭南坡到北坡再到黄土高原,栓皮栎实生苗的密度、生长均显著降低,说明从其分布核心区到边缘区,气候条件的变化限制了林内温度、光照、土壤水分和养分等环境资源的发展,导致实生苗生长发育缓慢,阻碍了幼苗的定居。而从秦岭林区到黄土高原,实生苗地上与地下器官的干质量分配不均,导致其根茎比呈增加趋势,说明栓皮栎实生苗个体可

表 3 栓皮栎实生苗密度与环境因子的简单相关分析与通径分析  
Table 3 Pearson correlation and path analysis between environmental factors and density of *Quercus variabilis* seedlings

环境因子 Environ- mental factor	简单相关 系数 Pearson correlation coefficient	直接效应 Direct effect	间接效应 Indirect effect											合计 Total
			X <sub>1</sub> →Y	X <sub>2</sub> →Y	X <sub>3</sub> →Y	X <sub>4</sub> →Y	X <sub>5</sub> →Y	X <sub>6</sub> →Y	X <sub>7</sub> →Y	X <sub>8</sub> →Y	X <sub>9</sub> →Y	X <sub>10</sub> →Y	X <sub>11</sub> →Y	
X <sub>1</sub>	0.871 ** (0.197)	0.444 ** (0.197)		-0.004 (-0.004)	0.128 (0.114)	0.039 (0.035)	0.078 (0.069)	0.050 (0.044)	0.071 (0.063)	-0.008 (-0.007)	-0.003 (-0.002)	0.017 (0.015)	0.060 (-0.021)	0.427
X <sub>2</sub>	0.066 (0.013)	0.116 (0.013)	-0.017		-0.074 (-0.017)	0.026 (0.006)	0.016 (0.004)	0.020 (0.005)	0.033 (0.008)	-0.002 (0.000)	0.012 (0.003)	-0.040 (-0.009)	-0.024 (0.005)	-0.049
X <sub>3</sub>	0.675 ** (0.032)	0.178 * (0.032)	0.320	-0.048		0.018 (0.006)	0.049 (0.017)	0.027 (0.009)	0.043 (0.015)	-0.006 (-0.002)	-0.001 (-0.000)	0.038 (0.013)	0.059 (0.021)	0.497
X <sub>4</sub>	0.706 ** (0.004)	0.066 (0.004)	0.262	0.045	0.049		0.161 (0.021)	0.067 (0.009)	0.109 (0.014)	-0.013 (-0.002)	0.004 (0.001)	-0.072 (-0.010)	0.029 (0.004)	0.640
X <sub>5</sub>	0.568 ** (0.056)	0.237 (0.056)	0.146	0.008	0.036	0.045		0.060 (0.028)	0.113 (0.054)	-0.015 (-0.007)	0.007 (0.003)	-0.075 (-0.035)	0.005 (0.002)	0.331
X <sub>6</sub>	0.723 ** (0.007)	0.086 (0.007)	0.258	0.026	0.055	0.051	0.165		0.017 (0.018)	-0.012 (-0.002)	0.022 (0.004)	-0.065 (-0.130)	0.028 (0.005)	0.637
X <sub>7</sub>	0.756 ** (0.017)	0.129 (0.017)	0.243	0.030	0.059	0.056	0.208	0.072		-0.015 (-0.004)	0.015 (0.004)	-0.062 (-0.016)	0.022 (0.006)	0.627
X <sub>8</sub>	0.726 ** (0.000)	-0.016 (0.000)	0.228	0.012	0.066	0.052	0.222	0.065	0.121		0.012 (-0.000)	-0.057 (0.002)	0.021 (-0.001)	0.742
X <sub>9</sub>	-0.170 (0.010)	-0.101 * (0.010)	0.012	-0.014	0.002	-0.003	-0.017	-0.019	-0.019	0.002		-0.015 (0.003)	0.003 (-0.001)	-0.068
X <sub>10</sub>	-0.080 (0.038)	-0.195 * (0.038)	-0.038	0.024	-0.035	0.024	0.091	0.029	0.041	-0.005	-0.008		-0.009 (0.004)	0.115
X <sub>11</sub>	-0.608 ** (0.007)	-0.084 (0.007)	-0.318	0.032	-0.125	-0.023	-0.014	-0.029	-0.034	0.004	0.003	-0.021		-0.524

\*  $P<0.05$ ; \*\*  $P<0.01$ . 括号内数字为决定系数 Figures in parenthesis indicated the decision coefficient. X<sub>1</sub>:空气温度 Air temperature; X<sub>2</sub>:空气湿度 Air humidity; X<sub>3</sub>:光照 Light; X<sub>4</sub>:土壤含水率 Soil moisture; X<sub>5</sub>:土壤有机质 Soil organic matter; X<sub>6</sub>:土壤速效磷 Soil available P; X<sub>7</sub>:速效钾 Available K; X<sub>8</sub>:速效氮 Available N; X<sub>9</sub>:林分郁闭度 Canopy density; X<sub>10</sub>:灌木层盖度 Coverage of shrub; X<sub>11</sub>:草本层盖度 Coverage of herbage; Y:实生苗密度 Seedling density.

以通过调整生存策略,应对环境的变化<sup>[5,21]</sup>. 在黄土高原,由于光、温、土壤水、养分等环境资源相对贫乏,植物为了确保苗木的存活和生长,一方面将更多的资源集中分配到根部,便于储存更多的养分和水分;另一方面,降低地上器官的生长,以减少养分和水分的消耗. 这与 Asbjornsen 等<sup>[22]</sup>对 *Q. acutifolia* 和 *Q. castanea* 的研究结论一致. 而在秦岭南坡,栓皮栎实生苗通过促进地上器官的生长发育(如增加叶干质量比率、提高叶面积指数)来获取更多的光照资源,以提高光竞争能力,壮大实生苗个体.

在本研究中,1年生栓皮栎实生苗数量均占各分布区幼苗库总量的45%以上,说明从种子萌发到发育成苗这一过程并不是阻碍栓皮栎种群天然更新的主要因素;但随着苗龄的增长,其数量大幅度减少,说明在栓皮栎实生苗更新(尤其是小龄级向大龄级幼苗转化)的过程中易受环境因素的干扰,而保证充足的大龄级实生苗是实现种群天然更新和持续发展的关键<sup>[23]</sup>. 在黄土高原,相邻大龄(7、8年生间)幼苗间的转化率仅有(30.2±2.9)%,说明在此

生境条件下,有限的环境资源难以维持较多大龄实生苗定居存活,使得大龄实生苗在整个群落中的竞争力下降,最终导致其数量迅速减少. 另外,野外踏查中还发现,黄土高原大龄级栓皮栎实生苗的数量较少,而萌生苗的数量较多,说明萌生苗可作为有性生殖的一种有益补充,是栓皮栎种群应对恶劣环境的一种适应策略<sup>[24]</sup>. 在位于栓皮栎分布核心区的秦岭南北坡,尽管存在4年向5年生实生苗转化困难的阶段,但其转化率均不低于50%;同时,5年生栓皮栎幼苗个体的生长发育速度加快,对环境资源的需求增强,因而,淘汰一部分长势较弱的小龄级实生苗,可以增强大龄级实生苗的竞争力,有利于种群的进化.

栓皮栎实生苗更新是影响因子之间相互作用的结果. 气温和光照条件对实生苗更新均产生直接的显著正影响,且通过增加光照强度来间接增加林内温度,这意味着改善光照条件可以提高林内空气温度,促进实生苗更新. 然而,林分郁闭度和灌木层盖度的增加会导致林内光照强度下降,阻碍实生苗更



新,对更新产生直接显著的消极影响. 马莉薇等<sup>[25]</sup>研究表明,郁闭的环境导致林内光强下降,不利于栓皮栎实生苗的更新;马姜明等<sup>[20]</sup>研究发现,适当清除林下灌木,为岷江冷杉(*Abies faxoniana*)幼苗生长提供了更多的光照,减少了竞争. 而符婵娟等<sup>[3]</sup>研究则证实,乔木幼苗比下层灌木更需要光照,密集的灌木层对乔木幼苗的定居生长有强烈的抑制作用.

土壤速效氮含量对栓皮栎实生苗的更新会产生直接且微弱的负面影响,但与其他因子共同作用所产生的间接正效应最大. 综合考虑其直接负效应和总间接正效应的共同作用,最终土壤速效氮含量与实生苗更新密度之间存在极显著的简单正相关,表明适当的土壤速效氮含量可以促进栓皮栎实生苗更新. Bungard 等<sup>[26]</sup>研究表明,土壤养分中的氮含量减少限制了实生苗的生长与定居,特别是在干旱环境下,适当增加土壤速效氮含量可以促进幼苗根系的生长,增强其抗旱能力<sup>[18,27]</sup>. 此外,草本层盖度对栓皮栎实生苗更新的直接负面影响不显著,但通过其他因子对更新的间接负效应最大,导致其与实生苗更新之间呈极显著的简单负相关,说明增加草本层盖度对于栓皮栎实生苗的更新有一定的阻碍作用. 丰富的草本层可以阻隔栓皮栎种子与土壤直接接触,同时形成潮湿的微生境,加速种子霉烂,降低种子萌发率,从而影响栓皮栎实生苗更新<sup>[28-29]</sup>.

综合上述分析,在未来栓皮栎次生林的经营管理中,可通过合理间伐来降低群落密度,改善林内光温条件,实现幼苗成功定居,从而促进种群天然更新. 同时,对于秦岭北坡半干旱区和黄土高原分布边缘区,应尽量避免破坏固氮能力强的灌、草植物,或适当保留地表枯落物,以提高土壤速效氮的含量,降低土壤表面的水分蒸发,促进幼苗的生长发育. 由于实生苗更新的动态性及环境因子的复杂性,全面揭示各分布区栓皮栎实生苗更新过程中环境因子的作用机制还需进行深入的研究.

参考文献

[1] Kanno H, Seiwa K. Sexual vs. vegetative reproduction in relation to forest dynamics in the understorey shrub, *Hydrangea paniculata* (Saxifragaceae). *Plant Ecology*, 2004, **170**: 43–53

[2] Willson MF. Plant Reproductive Ecology. New York: Wiley & Sons, 1983: 136–141

[3] Fu C-J (符婵娟), Liu Y-H (刘艳红), Zhao B-Y (赵本元). Regeneration characteristics and influencing factors of *Abies fargesii* forests in Shennongjia National Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报),

2009, **29**(8): 4179–4185 (in Chinese)

[4] Li K-H (李凯辉), Hu Y-K (胡玉昆), Wang X (王鑫), et al. Relationships between aboveground biomass and environmental factors along an altitude gradient of alpine grassland. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18**(9): 2019–2024 (in Chinese)

[5] Enquist BJ, Niklas KJ. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science*, 2002, **295**: 1517–1520

[6] Weiner J. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2004, **6**: 207–215

[7] Zhang W-H (张文辉), Lu Z-J (卢志军). A study on the biological and ecological property and geographical distribution of *Quercus variabilis* population. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2002, **22**(5): 1093–1101 (in Chinese)

[8] Fu H-G (傅焕光), Yu G-M (于光明). The Cultivation and Utilization of *Quercus variabilis*. Beijing: China Forestry Press, 1986: 7–10 (in Chinese)

[9] Han Z-X (韩照祥), Zhu H-J (朱慧娟), Zhang W-H (张文辉), et al. Spatial distribution patterns of *Quercus variabilis* population in different regions by different measurement yardsticks. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2005, **25**(6): 1216–1221 (in Chinese)

[10] Zhou J-Y (周建云), Lin J (林 军), He J-F (何景峰), et al. Review and perspective on *Quercus variabilis* research. *Journal of Northwest Forestry University* (西北林学院学报), 2010, **25**(3): 43–49 (in Chinese)

[11] Wu M-Z (吴明作), Liu Y-C (刘玉萃), Jiang Z-L (姜志林). The reproductive ecology and stable mechanism of *Quercus variabilis* (Fagaceae) population. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2001, **21**(2): 225–230 (in Chinese)

[12] Zhang W-H (张文辉), Lu Y-C (卢彦昌), Zhou J-Y (周建云), et al. Population structure and dynamics of *Quercus variabilis* in different habitats on northern slope of Bashan Mountain. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2008, **44**(7): 12–15 (in Chinese)

[13] Xue Y-Q (薛瑶芹), Zhang W-H (张文辉), Zhou J-Y (周建云), et al. Sprouting and growth characteristics of *Quercus variabilis* stump after cutting in different habitats of the southern slope of the Qinling mountains. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2011, **47**(7): 57–64 (in Chinese)

[14] Bao S-D (鲍士旦). Soil and Agrochemistry Analysis. Beijing: China Agriculture Press, 2000 (in Chinese)

[15] Xu J-W (许建伟), Shen H-L (沈海龙), Zhang X-L (张秀亮), et al. Natural regeneration characteristics of *Sorbus pohuashanensis* in forest region of eastern Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(1): 9–15 (in Chinese)

[16] Chen F (陈 芳), Zhou Z-X (周志翔), Wang P-C (王鹏程), et al. Green space vegetation quantity in



- workshop area of Wuhan iron and steel company. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(4): 592–596 (in Chinese)
- [17] Xu F (徐 飞), Guo W-H (郭卫华), Xu W-H (徐伟红), *et al.* Effects of water stress on morphology, biomass allocation and photosynthesis in *Robinia pseudoacacia* seedlings. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 2010, **32**(1): 24–32 (in Chinese)
- [18] Wu FZ, Bao WK, Li FL, *et al.* Effects of drought stress and N supply on the growth, biomass partitioning and water-use efficiency of *Sophora davidii* seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, **63**: 248–255
- [19] Du J-J (杜家菊), Chen Z-W (陈志伟). Path analysis is computed by SPSS linear regression. *Bulletin of Biology* (生物学通报), 2010, **45**(2): 4–6 (in Chinese)
- [20] Ma J-M (马姜明), Liu S-R (刘世荣), Shi Z-M (史作民), *et al.* Natural regeneration of *Abies faxoniana* along restoration gradients of subalpine dark coniferous forest in Western Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2009, **33**(4): 646–657 (in Chinese)
- [21] Henderson DE, Jose S. Biomass production potential of three short rotation woody crop species under varying nitrogen and water availability. *Agroforestry Systems*, 2010, **80**: 259–273
- [22] Asbjornsen H, Vogt KA, Ashton MS. Synergistic responses of oak, pine and shrub seedlings to edge environments and drought in a fragmented tropical highland oak forest, Oaxaca, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 2004, **192**: 313–334
- [23] Chen Z-G (陈志刚), Fan D-Y (樊大勇), Zhang W-F (张旺锋), *et al.* Effects of gap and understory environments on the regeneration of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* and *Fagus engleriana*. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2005, **29**(3): 354–360 (in Chinese)
- [24] Han Z-X (韩照祥), Shan L (山 仑). Variation and adaptive countermeasures of *Quercus variabilis* population in Shaanxi Province. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2005, **41**(6): 16–22 (in Chinese)
- [25] Ma L-W (马莉薇), Zhang W-H (张文辉), Xue Y-Q (薛瑶芹), *et al.* Growth characteristics and influencing factors of *Quercus variabilis* seedlings on the north slope of Qinling Mountains. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2010, **30**(23): 6512–6520 (in Chinese)
- [26] Bungard RA, Zipperlen SA, Press MC, *et al.* The influence of nutrients on growth and photosynthesis of seedlings of two rainforest dipterocarp species. *Functional Plant Biology*, 2002, **29**: 505–515
- [27] Qu Q-L (曲秋玲), Wang G-L (王国梁), Liu G-B (刘国彬), *et al.* Effect of N addition on root morphological characteristics and growth of *Bothriochloa ischaemum*. *Bulletin of Soil and Water Conservation* (水土保持通报), 2012, **32**(2): 74–79 (in Chinese)
- [28] Wu M (吴 敏), Zhang W-H (张文辉), Zhou J-Y (周建云), *et al.* Dynamics of seed rain and soil seed bank of *Quercus variabilis* forest in different habitats on the north slope of Qinling Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(11): 2807–2814 (in Chinese)
- [29] Kang B (康 冰), Wang D-X (王得祥), Li G (李刚), *et al.* Characteristics of seedlings regeneration in *Quercus aliena* var. *acuteserrata* secondary forests in Qinling Mountains. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2012, **32**(9): 2738–2747 (in Chinese)

---

作者简介 吴 敏,女,1983 年生,博士研究生.主要从事植物生殖生态研究. E-mail: wumin63843@126.com

责任编辑 李凤琴

---