



濒危植物闽楠幼苗更新及环境解释

姜冬冬^{1,2}, 林建勇^{1*}, 李娟¹, 罗应华²

(1 广西壮族自治区林业科学研究院, 国家林业局中南速生材繁育实验室, 南宁 530002; 2 广西大学 林学院, 南宁 530004)

摘要:为了更好地理解濒危植物闽楠幼苗天然更新与微环境的关系, 以广西富川县蚌贝村闽楠天然林胸径 5.0 cm 以下的更新个体为研究对象, 基于 0.64 hm² 固定监测样地调查数据, 采用 Pearson 相关系数、冗余分析等方法对幼苗更新密度与样地微环境因子关系进行分析。结果表明, (1) 闽楠小幼苗更新个体数最多, 随龄级增加更新密度呈下降趋势; 幼苗向幼树转化率低, 小幼苗向中幼苗转化率是闽楠更新成功的关键阶段; (2) 闽楠幼苗更新密度与样地灌木层高度、最近母树距离、灌木层覆盖度极显著正相关, 与样地光照、草本层覆盖度显著负相关; (3) 灌木层高度、最近母树的距离、灌木层覆盖度、叶面积指数、光照、草本层覆盖度、凋落物厚度、土壤盐分是影响闽楠幼苗更新的主要微环境因子, 光照和草本层覆盖度是闽楠幼苗更新的限制因子。研究表明, 降低光照强度、减少草本层的覆盖度、增大灌木层的覆盖度等有利于闽楠种群更新发展。

关键词: 闽楠; 幼苗更新; 微环境因子; 冗余分析

中图分类号: Q948.1 **文献标志码:** A

Characteristics and Environmental Interpretation of Seedling Regeneration in the Endangered Species *Phoebe bournei*

JIANG Dongdong^{1,2}, LIN Jianyong^{1*}, LI Juan¹, LUO Yinghua²

(1 Guangxi Academy of Forestry, Key Laboratory of Central South Fast-growing Timber Cultivation of Forestry Ministry of China, Nanning 530002, China; 2 College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China)

Abstract: In order to understand the relationship between the natural regeneration and the micro-environment of the endangered species *Phoebe bournei* seedlings, the research object was the regeneration individuals of *P. bournei* natural forest with DBH < 5.0 cm in Bangbei Village, Fuchuan County, Guangxi. Based on survey data of 0.64 hm² fixed monitoring sample plots, Pearson correlation coefficient, redundancy analysis and other methods were used to analyze the relationship between seedling regeneration density and micro-environment factors of the sample plot. The results showed that, (1) the largest number of small seedling recruit individuals of *P. bournei*, the density decreased with the increase of age. Low transformation rate from seedlings to saplings, and the transformation rate from small seedlings to medium seedlings was the key stage of successful regeneration of *P. bournei*. (2) The seedling regeneration density of *P. bournei* was significantly positively correlated with the shrub height, the distance from the nearest parent tree, and the shrub coverage of the plot, while it was significantly negatively correlated with the light intensity and the herb layer coverage of the plot. (3) Through redundancy analysis, it could be seen that the key factors affecting the regeneration of *P. bournei* seedlings were shrub height, the distance from the nearest parent tree, shrub coverage, the leaf area index, light, herb coverage, litter thickness, and soil salinity. Light and herb coverage were the limiting factors for the regeneration of seedlings.

收稿日期: 2023-03-07; 修改稿收到日期: 2023-05-10

基金项目: 广西自然科学基金项目(2021GXNSFAA220025)

作者简介: 姜冬冬(1998—), 女, 硕士研究生, 主要从事森林群落生态学研究。E-mail: 2442664272@qq.com

* 通信作者: 林建勇, 硕士, 高级工程师, 主要从事群落生态学与植物分类研究。E-mail: ake85@qq.com

Therefore, reducing the light intensity, reducing herb coverage, and enhancing shrub coverage were conducive to the regeneration and development of population.

Key words: *Phoebe bournei*; seeding recruitment; microenvironment factor; redundancy analysis

植物种群更新是森林自我繁殖和演替的重要途径,其幼苗期是植物生活史中生长最脆弱、对外界环境反映最敏感的阶段^[1],当幼苗成功转成幼树,表明它成功逃离了整个生活史最危险的阶段^[2]。种子从母树上产生、扩散、萌发、定植,进而成为幼苗进入种群,期间会受到 3 种更新限制^[3-6]:一是种源限制,种子数量少,使得有效传播率低;二是扩散限制,种子不能扩散到适合萌发地点,导致种子萌发率低;三是微环境限制,种子成功扩散到微生境后,由于群落中剩余生态位有限,且受微环境的生物和非生物因素影响而不能萌发形成幼苗或幼苗不能生长成幼树,仅有少量种子能建成幼树完成更新。种源限制决定了种子库的数量,扩散限制决定了种群的分布,微环境限制决定了种子萌发和幼苗建成的成功率^[5-7]。幼树的成功建成是决定种群命运的重要因素,是植物种群维持和更新的重要阶段^[8]。影响种群更新的微环境因子主要有土壤因子(土壤温度、湿度、盐分)、生物因子(林分郁闭度、灌草层覆盖、凋落物覆盖、物种竞争等)、光因子等。植物种群更新证实了幼树更新成功率远低于母树繁殖投入成本。从小尺度而言,微生境限制是幼苗建成和生长的重要影响因素。

闽楠(*Phoebe bournei*)是中国特有的国家二级重点保护植物,是中国暖温带和亚热带地区珍贵用材“金丝楠木”中商品材量最大、分布范围最广、生长最快的一种^[9-10]。闽楠主要分布于广西北部 and 西北部、贵州东南部、湖南、江西、福建西北部,浙江南部、广东北部、湖北南部有少量分布。闽楠材质优良、木纹美观、价值高,但长期的人为破坏导致野生资源日益减少,已处于濒危状态。富川县是广西闽楠野生资源分布面积最大和数量最多的区域,分别占广西闽楠总量的 38.33% 和 66.73%^[9],其中蚌贝村种群个体密度高达 80 249 株/hm²^[10],是全国个体密度最大的种群。在前期研究中笔者发现,富川县白面寨闽楠天然林在以采集种实为主的非破坏性干扰下,闽楠更新个体向高龄级个体补充的成功率更高,种群的生存率也有所提高,而在相距仅 1.1 km 无干扰的蚌贝村闽楠天然林中,幼苗密度很大,但幼苗死亡率高,种群出现衰退趋势^[10]。

研究表明,闽楠幼苗更新与凋落物厚度、林下植

被盖度、坡度呈负相关,而与土壤养分呈正相关^[11-12],遮荫会降低闽楠幼苗光合效率和生物量积累^[13]。植物天然更新状况是多种影响因子共同作用的结果,各种微环境因子是如何影响闽楠天然更新的?环境因子之间的关系如何?决定种子萌发和幼苗存活的微环境因子对闽楠天然更新的影响有多大?这些问题仍不够清楚。基于此,本研究以未受人为干扰的富川县蚌贝村闽楠种群为对象,通过分析闽楠幼苗种群结构与环境因子的关系,掌握闽楠幼苗定居的影响因子,探讨各种环境因子对闽楠种群幼苗更新过程的相对影响,并找出影响种群更新的关键限制因子,为促进闽楠天然更新和野生资源保护提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

研究区域位于广西东北部的富川县(111°5′—111°29′E, 24°37′—25°9′N),样地附近地貌属溶蚀平原,气候属亚热带季风气候,年平均气温 19℃,年均降雨量 1 700 mm,降雨集中于夏季,年相对湿度 75%。富川县朝东镇蚌贝村拥有广西面积最大、个体集中分布的闽楠天然林。群落优势种除闽楠外,还有苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、木荷(*Schima superba*)、枫香树(*Liquidambar formosana*)。

1.2 野外调查

1.2.1 样地设置与调查

蚌贝村闽楠天然林为风水林,面积 2.1 hm²,四周农田环绕,无人为破坏。海拔 290 m,地势平坦无坡向,土壤类型为红壤。避开林缘部分,于群落中设置 80 m×80 m 固定监测样地。样地划分为 10 m×10 m 的乔木层调查样方,每个样方东北角再划分出 1 个 5 m×5 m 的更新层调查小样方。小样方内按划分的高度级统计胸径 5.0 cm 以下个体的数量,共调查 80 个 5 m×5 m 样方。

1.2.2 闽楠更新个体年龄结构的划分与调查

在树种年龄结构研究中,常采用以大小级代替年龄级的“空间代替时间”方法,本研究根据闽楠生长特性,将幼苗幼树根据高度(H)分为 4 级:其中Ⅰ级(小幼苗), $H < 10$ cm;Ⅱ级(中幼苗), $10 \text{ cm} \leq H < 50$ cm;Ⅲ级(大幼苗), $50 \text{ cm} \leq H < 100$ cm;Ⅳ级

(幼树), $H \geq 100\text{ cm}$, $\text{DBH} < 5.0\text{ cm}$ 。记录更新层调查小样方内闽楠各级幼苗幼树的数量。

1.2.3 林内微环境因子的调查

在各小样方内用 TES-1332A 照度计测定林内光照, LAI-2200 冠层分析仪记录每个样方的叶面积指数(LAI), WET 土壤三参数速测仪测定土壤水分、温度、电导率, 以上数据每个样方测量 5 次, 分别在每个样方的中心和四角位置。为减少误差, 以上指标测定于 12:00—13:00 的 1 h 内完成。此外, 调查样方内的草本层覆盖度、灌木层覆盖度、凋落物覆盖度、草本层高度、灌木层高度、凋落物厚度及样方中心与最近母树的距离等指标。

1.3 数据处理

采用 Excel 进行数据初步整理, 采用 R 语言中的 corrplot 包对群落微环境因子之间、幼苗密度与微环境因子之间的关系进行 Pearson 相关系数分析, 用 vegan 包对幼苗密度与微环境因子之间的关系进行冗余分析(RDA)并用蒙特卡罗置换检验对 RDA 结果进行显著性分析, 用 ggplot2 包绘图。

2 结果与分析

2.1 闽楠更新幼苗高度级和龄级结构

闽楠更新层个体共调查到 12 834 株, 个体密度 $80\ 212.5\text{ 株}/\text{hm}^2$ 。由图 1 可以看出, 闽楠更新层种群高度级和龄级结构均呈典型的“J”形。小高度级个体占有较大比重, 尤其是 $H < 0.1\text{ m}$ 的小幼苗, 占总数比例高达 81.43%, $H \geq 0.3\text{ m}$ 之后的幼苗数量变化较稳定, 大幼苗和幼树比例分别仅占 2.07% 和 3.36%。幼苗死亡率最高时出现在 $H < 0.1\text{ m}$ 高度级至 $0.1 \sim 0.2\text{ m}$ 高度级的转化阶段, 死亡率达到 89.63%。

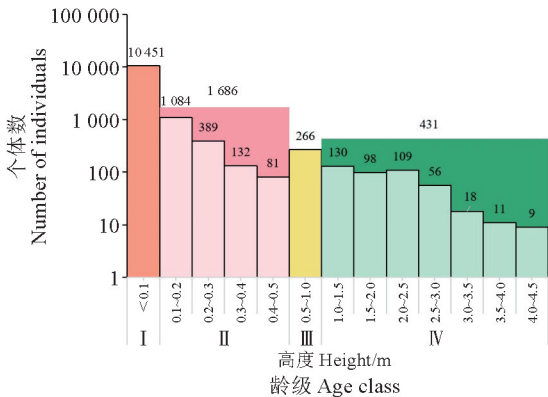


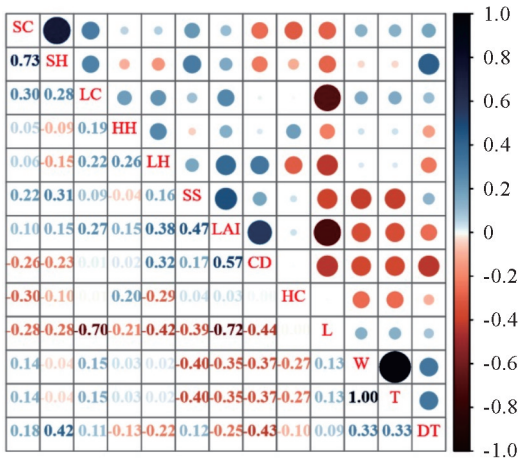
图 1 闽楠更新层种群高度级、龄级结构

Fig. 1 The age structure of *P. bournei* population in update layer

说明, 闽楠种群能在较长时间内保持稳定, 小幼苗库的建成不存在种源限制, 但幼苗死亡率高, 低龄级个体向高龄级的转化成功率低, 尤其是在小幼苗阶段更为明显, 闽楠种群存在严重的幼苗更新限制。

2.2 微环境因子之间的相关性

对林下微环境各因子之间的相关性进行分析, 结果见图 2。光照强度与土壤盐分含量、乔木层叶面积指数、灌木层覆盖度和高度、凋落物覆盖度和高度等环境因子均存在显著或极显著的负相关。土壤水分与土壤温度呈正相关, 与土壤盐分含量和叶面积指数呈负相关。土壤温度与土壤盐分含量、乔木层叶面积指数、草本层覆盖度显著负相关。土壤盐分含量与乔木层叶面积指数显著正相关, 与光照、土壤水分、土壤温度显著负相关。群落微环境因子之间关系复杂, 并且有着不一样的关联性, 说明林下微环境因子对林下幼苗更新并非由单一因子决定而是多因子综合作用的结果。



L. 光照; W. 土壤水分; T. 土壤温度; SS. 土壤盐分含量; LAI. 叶面积指数; CD. 林冠层郁闭度; DT. 与最近母树距离; HC. 草本层覆盖度; SC. 灌木层覆盖度; LC. 凋落物覆盖度; HH. 草本层高度; SH. 灌木层高度; LH. 凋落物厚度。
0~0.1 无相关, 0.1~0.24 弱相关, 0.25~0.30 显著相关, 0.31~1.0 极显著相关。下同。

图 2 环境因子之间的相关性分析

L. Light; W. Soil water; T. Soil temperature; SS. Soil salt content; LAI. Leaf area index; CD. Canopy closure; DT. Distance from the nearest parent tree; HC. Herb coverage; SC. Shrub coverage; LC. Litter coverage; HH. Herb height; SH. Shrub height; LH. Litter thickness. 0~0.1 no correlation, 0.1~0.24 weak correlation, 0.25~0.30 significant correlation, 0.31~1.0 extremely significant correlation. The same below.

Fig. 2 Correlation between environmental factors

2.3 更新个体与环境因子的相关性

将各样方中的闽楠更新个体密度与微环境因子

进行相关分析,结果如图 3。小幼苗密度与光照、草本层盖度呈负相关,与乔木层叶面积指数、凋落物厚度呈正相关;中幼苗与草本层盖度呈负相关,与灌木层盖度、灌木层高度存在正相关;大幼苗和幼树与微环境因子的关系相似,均与光照呈负相关,而与土壤盐分含量、叶面积指数、与母树距离、灌木层盖度、灌木层高度呈正相关。闽楠不同龄级间的个体密度呈正相关关系,大幼苗的更新个体数对幼树的更新

最为显著。综合分析表明,闽楠幼苗更新的限制因子有光照和草本层盖度;乔木层叶面积指数、土壤养分含量、灌木层盖度、灌木层高度、凋落物厚度则是闽楠幼苗更新的促进因子;土壤水分、土壤温度、林冠层郁闭度、凋落物盖度、草本层高度等因子与幼苗密度不相关,不是闽楠幼苗更新的影响因子。大部分微环境因子对不同龄级更新个体的影响相同,或在部分龄级无影响,未在不同龄级间出现明显相反作用。

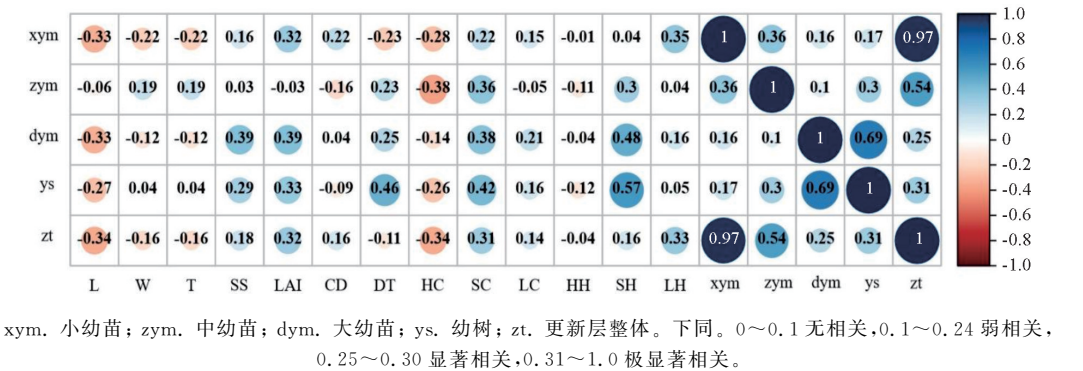


图 3 更新苗密度与微环境因子相关性

xym. Small seedlings; zym. Medium seedlings; dym. Large seedlings; ys. Sapling; zt. Whole regeneration. The same below.
0 - 0.1 no correlation, 0.1 - 0.24 weak correlation, 0.25 - 0.30 significant correlation, 0.31 - 1.0 extremely significant correlation.

Fig. 3 Correlation between density of regenerated seedlings and microenvironmental factors

2.4 冗余分析

闽楠幼苗更新是多种微环境因子共同作用的结果,直观表现闽楠更新过程中所受微环境的影响,对不同龄级更新个体与微环境因子进行 RDA 排序,环境因子对闽楠幼苗更新的解释量为 85.91%;从图 4、表 1 可以看出,RDA 前两轴均反映了多个环境因子的综合影响,RDA 第一轴与土壤盐分含量、灌木层盖度、灌木层高度、凋落物盖度、叶面积指数显著正相关,与草本层盖度、草本层高度、光照负相关;RDA 第二轴与林冠层郁闭度、凋落物厚度正相关,与土壤水分、土壤温度负相关。

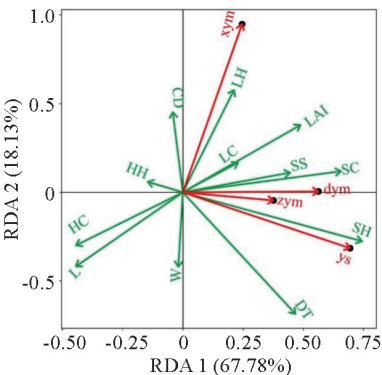


图 4 更新苗密度与微环境因子冗余分析

Fig. 4 Redundancy analysis of regeneration seedling density and microenvironment factors

表 1 更新苗密度与微环境因子的蒙特卡罗检验

因子 Factor	第一排序轴 RDA1	第二排序轴 RDA2	R^2	$Pr(>r)$
L	-0.892 4	-0.451 2	0.157 8	0.013 *
W	0.062 3	-0.998 1	0.059 8	0.147
T	0.062 3	-0.998 1	0.059 8	0.147
SS	0.997 9	0.064 4	0.116 0	0.034 *
LAI	0.929 8	0.368 1	0.171 3	0.007 **
CD	-0.283 3	0.959 0	0.072 4	0.087
DT	0.767 2	-0.641 4	0.319 9	0.001 ***
HC	-0.949 9	-0.312 7	0.133 5	0.010 **
SC	0.999 7	0.023 9	0.250 4	0.001 ***
LC	0.939 4	0.342 8	0.036 7	0.312
HH	-0.956 5	0.291 7	0.014 4	0.636
SH	0.960 8	-0.277 3	0.370 7	0.001 ***
LH	0.460 8	0.887 5	0.128 6	0.014 *

注: L. 光照;W. 土壤水分;T. 土壤温度;SS. 土壤盐分含量;LAI. 叶面积指数;CD. 林冠层郁闭度;DT. 与最近母树距离;HC. 草本层盖度;SC. 灌木层盖度;LC. 凋落物盖度;HH. 草本层高度;SH. 灌木层高度;LH. 凋落物厚度。*, ** 和 *** 分别表示在 0.05, 0.01 和 0.001 水平相关性显著。

Note: L. Light; W. Soil water; T. Soil temperature; SS. Soil salt content; LAI. Leaf area index; CD. Canopy closure; DT. Distance from the nearest parent tree; HC. Herb coverage; SC. Shrub coverage; LC. Litter coverage; HH. Herb height; SH. Shrub height; LH. Litter thickness. *, ** and *** indicate significant correlation at the 0.05, 0.01 and 0.001 levels, respectively.

结合 RDA 排序图与微环境因子的蒙特卡罗检验分析可知,灌木层高度对闽楠幼苗更新影响最大,其次为与母树的距离、灌木层覆盖度,再者是叶面积指数、光照、草本层覆盖度、凋落物厚度、土壤盐分,这些都是决定闽楠幼苗更新的主导因子,其中限制因子是光照和草本层覆盖度;而较高水平的土壤盐分、凋落物覆盖度、叶面积指数、灌木层覆盖度、灌木层高度、与母树距离对幼苗更新有促进作用。

3 讨 论

母树对幼苗更新的影响一直是种群生态学研究热点,土壤种子库是植物种群天然更新的基础^[14],种源限制是种群更新需要克服的第一步。本研究闽楠更新层种群高度级和龄级均呈典型的“J”形,小幼苗的密度很高,不存在种源限制,种群稳定,但小幼苗死亡率高。从更新个体整体上看,母树并未产生明显影响,但在不同龄级中的影响差异较大,小幼苗与母树距离之间存在弱负相关,且相关性已接近显著水平,随着龄级变大,更新个体密度与母树距离的相关性转变为正相关,且相关性逐渐变大。说明小幼苗密集分布于母树下,但母树下环境对小幼苗生长不利,远离母树的环境中更适宜大幼苗和幼树的生长,这可能是受密度制约效应^[15-16]和种内竞争^[17]的影响。

影响植物天然更新的环境因子可以归纳为光、水、土壤、林下植被、凋落物、地形等,环境因子之间关系复杂,有些因子并非直接影响植物天然更新,如坡向、坡位、坡度、海拔等地形因子,其作用是因为改变了环境中的光、水、土壤等环境因子^[18-19],乔木层郁闭度、叶面积指数则是通过改变透光率而影响林下光照强度。众多研究^[11,18,20]表明,环境因子对闽楠幼苗更新的影响是多因子综合作用的结果,本研

究所选环境因子对闽楠幼苗更新的解释率为 85.91%,限制因子主要有光照和草本层覆盖度。对闽楠天然更新有促进作用的环境因子有土壤养分、灌木层覆盖度和高度等,小幼苗的影响因子还有凋落物。

林下植被对幼苗更新有较大的影响,这多与密度制约效应和种内种间竞争有关。刘晓静等^[21]在宝天曼落叶阔叶林中的研究表明,小径级个体的生存在较小范围内受密度制约的影响比中大径级个体更为明显,何中声等^[22]认为竞争强度与幼苗的高度呈显著负相关,这与本研究中小幼苗密度大但死亡率高的结果相同。随着高度增加,幼苗受到的种内竞争强度越来越小,但种间竞争强度却逐渐增大^[22]。徐来仙等^[23]发现,林下环境对种群天然更新有显著影响,林下灌木、草本、凋落物均有阻碍作用。李雪云等^[11]认为,闽楠天然更新与林下植被盖度负相关,与林下植被高度不相关,本研究中,草本层盖度呈负相关,但灌木层盖度为正相关,灌木层高度对中、大幼苗和幼树也有极显著相关,产生研究结果不同的原因可能是李雪云等^[11]的研究中未把灌木层和草本层区别分析,这也说明了林下植被对幼苗更新的复杂性。为促进闽楠天然更新,应适当去除林下草本植物,以缓解草本植物对闽楠幼苗的限制作用,但要保留林下木本植物。在营造闽楠人工林的幼林阶段,也应控制草本植物生长。

光照环境对闽楠幼苗更新有较大影响,在森林的不同位置中,闽楠幼苗生长差异显著^[24-25]。闽楠更新个体耐阴性强,较强的光照条件对闽楠幼苗更新有明显的抑制作用。在闽楠野生资源保育实践中,为促进其天然更新,应保证所在群落有较高的郁闭度,结合李雪云等^[11]的研究,建议把林分郁闭度控制在 0.5 以上。

参考文献:

[1] WRIGHT S J, MULLER-LANDAU H C, CALDERÓN O, *et al.* Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest[J]. *Ecology*, 2005, **86**(4): 848-860.

[2] 赵高卷, 徐兴良, 马焕成, 等. 红河干热河谷木棉种群的天然更新[J]. 生态学报, 2016, **36**(5): 1 342-1 351.

ZHAO G J, XU X L, MA H C, *et al.* Causes of difficulties with natural regeneration of a *Bombax ceiba* population in Hong-He dry-hot valleys(DHV)[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(5): 1 342-1 351.

[3] 李 宁, 白 冰, 鲁长虎. 植物种群更新限制:从种子生产到幼树建成[J]. 生态学报, 2011, **31**(21): 6 624-6 632.

LI N, BAI B, LU C H. Recruitment limitation of plant population: From seed production to sapling establishment[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(21): 6 624-6 632.

[4] 韩大勇, 张 维, 努尔买买提·依力亚斯, 等. 植物种群更新的补充限制[J]. 植物生态学报, 2021, **45**(1): 1-12.

HAN D Y, ZHANG W, NUERMAIMAITI YILYASI, *et al.* Recruitment limitation of plant population regeneration[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, **45**(1): 1-12.

[5] 韦菊玲, 刘福妹, 雷丽群, 等. 植物种群天然更新障碍机制研

究进展[J]. 林业科技通讯, 2019(6): 22-26.

WEI J L, LIU F M, LEI L Q, *et al.* Research progress on natural regeneration barrier of plant population[J]. *Forest Science and Technology*, 2019(6): 22-26.

[6] ABIEM I, DICKIE I, KENFACK D, *et al.* Factors limiting plant recruitment in a tropical Afromontane Forest[J]. *Biotropica*, 2023, **55**(1): 221-231.

[7] 陈本学, 李雁冰, 范少辉, 等. 海南甘什岭白藤土壤种子库特征及幼苗更新能力[J]. 生态学杂志, 2020, **39**(4): 1 091-1 100.

CHEN B X, LI Y B, FAN S H, *et al.* Seed bank and seedling regeneration of *Calamus tetradactylus* in Ganzhaling, Hainan Province[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, **39**(4): 1 091-1 100.

[8] 杨旭, 杨志玲, 雷虢, 等. 濒危植物凹叶厚朴幼苗更新及环境解释[J]. 林业科学, 2013, **49**(12): 36-42.

YANG X, YANG Z L, LEI X, *et al.* Characteristics and environmental interpretation of seedling regeneration in the endangered species *Magnolia officinalis* subsp. *biloba*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2013, **49**(12): 36-42.

[9] 林建勇, 唐复呈, 何应明, 等. 人为干扰对闽楠群落结构及物种多样性的影响[J]. 西部林业科学, 2019, **48**(4): 72-78.

LIN J Y, TANG F C, HE Y M, *et al.* Effects of human disturbance on community structure and species diversity of *Phoebe bournei* community[J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2019, **48**(4): 72-78.

[10] 林建勇, 李娟, 李俊福, 等. 采集干扰对闽楠种群结构和数量的动态影响[J]. 森林与环境学报, 2020, **40**(4): 377-385.

LIN J Y, LI J, LI J F, *et al.* Dynamic effects of collection disturbance on the population structure and quantity of *Phoebe bournei*[J]. *Journal of Forest and Environment*, 2020, **40**(4): 377-385.

[11] 李雪云, 潘萍, 臧颢, 等. 闽楠天然次生林自然更新的影响因子研究[J]. 林业科学研究, 2017, **30**(5): 701-708.

LI X Y, PAN P, ZANG H, *et al.* Study on factors affecting natural regeneration of natural secondary *Phoebe bournei* forest[J]. *Forest Research*, 2017, **30**(5): 701-708.

[12] 韩豪. 闽楠天然林种群特征及其天然更新研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2020.

[13] 薛黎, 李志辉, 童方平, 等. 遮荫对闽楠幼苗光合及其叶片解剖特性的影响[J]. 西北植物学报, 2019, **39**(7): 1 221-1 229.

XUE L, LI Z H, TONG F P, *et al.* Effect of shading on photosynthetic characteristics and anatomical structure in leaves of *Phoebe bournei* seedlings[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, **39**(7): 1 221-1 229.

[14] DOS SANTOS D M, DOS SANTOS J M F F, DA SILVA K A, *et al.* Composition, species richness, and density of the germinable seed bank over 4 years in young and mature forests in Brazilian semiarid regions[J]. *Journal of Arid Environments*, 2016, **129**: 93-101.

[15] 安璐, 吴兆飞, 范春雨, 等. 长白山次生杨桦林种群空间格局及密度制约效应[J]. 生态学报, 2021, **41**(4): 1 461-1 471.

AN L, WU Z F, FAN C Y, *et al.* Spatial point patterns and effects of density dependence in secondary poplar-birch forest, Changbai Mountains, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(4): 1 461-1 471.

[16] YAO J, ZHANG X N, ZHANG C Y, *et al.* Effects of density dependence in a temperate forest in northeastern China[J]. *Scientific Reports*, 2016, **6**: 32 844.

[17] 王雁青, 姚凯, 王晓双, 等. 茂兰喀斯特区圆果化香的种内和种间竞争强度分析[J]. 西北植物学报, 2021, **41**(5): 880-888.

WANG Y Q, YAO K, WANG X S, *et al.* Intraspecific and interspecific competition intensity analysis of *Platycarya longipes* in Karst area of Maolan[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(5): 880-888.

[18] 余江洪, 安明态, 张央, 等. 茂兰喀斯特森林植物物种丰富度的垂直分布特征及环境解释[J]. 西北植物学报, 2023, **43**(2): 326-334.

YU J H, AN M T, ZHANG Y, *et al.* Vertical distribution characteristics and environmental interpretation of plant species richness in Maolan Karst forest[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, **43**(2): 326-334.

[19] 张天玉, 邱才飞, 万自成, 等. 不同覆盖物对红壤旱坡地土壤环境和花生生长的影响[J]. 热带作物学报, 2016, **37**(5): 870-875.

ZHANG T Y, QIU C F, WAN Z C, *et al.* Effects of different mulching materials on the soil environment and the growth of peanut on dry sloping land in red soil[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2016, **37**(5): 870-875.

[20] 吴昊. 水生空心莲子草入侵群落数量分类及其物种分布的环境解释[J]. 西北植物学报, 2019, **39**(2): 319-329.

WU H. Quantitative classification and environmental interpretations for the species distributions of plant communities invaded by aquatic *Alternanthera philoxeroides*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, **39**(2): 319-329.

[21] 刘晓静, 任思远, 李鹿鑫, 等. 宝天曼国家级自然保护区落叶阔叶林密度制约效应对树木存活的影响[J]. 生物多样性, 2016, **24**(6): 639-648.

LIU X J, REN S Y, LI L X, *et al.* Detecting density dependence on tree survival in a deciduous broadleaved forest in Baotianman National Nature Reserve[J]. *Biodiversity Science*, 2016, **24**(6): 639-648.

[22] 何中声, 刘金福, 洪伟, 等. 中亚热带格氏栲天然林幼苗竞争强度研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2011, **19**(3): 230-236.

HE Z S, LIU J F, HONG W, *et al.* Study on the seedlings competition intensity in a mid-subtropical *Castanopsis kawakamii* nature forest[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2011, **19**(3): 230-236.

[23] 徐来仙, 姚兰, 艾训儒, 等. 植被和凋落物对水杉天然幼苗萌发的影响[J]. 森林与环境学报, 2022, **42**(5): 456-464.

XU L X, YAO L, AI X R, *et al.* Effects of vegetation and litter on natural seedling germination of *Metasequoia glyptostroboides*[J]. *Journal of Forest and Environment*, 2022, **42**(5): 456-464.

[24] 王金盾. 不同林下生境闽楠生长影响及表型可塑性[J]. 农学报, 2015, **5**(2): 57-60.

WANG J D. Growth influence and the phenotypic plasticity of 10-years-old *Phoebe bournei* in different understory habitats[J]. *Journal of Agriculture*, 2015, **5**(2): 57-60.

[25] 钟圣. 观光木和闽楠幼树的光合生理生态特性研究[D]. 福州: 福建师范大学, 2010.