



引用格式: 何念军, 朱文婷, 谢峰淋, 等. 亚热带-温带过渡区秦岭落叶阔叶林幼苗存活机制[J]. 西北植物学报, 2024, 44(1): 0098-0104. [HE N J, ZHU W T, XIE F L, et al. Seedling survival mechanism of a deciduous broad-leaved forest in the sub-tropical to temperate transition zone in the Qinling Mountains[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2024, 44(1): 0098-0104.] DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.20230271

亚热带-温带过渡区秦岭落叶阔叶林 幼苗存活机制

何念军¹, 朱文婷^{2,3}, 谢峰淋^{2,4}, 李 涛¹, 党海山^{2*}

(1 陕西佛坪国家级自然保护区管理局, 陕西汉中 723400; 2 中国科学院 武汉植物园, 武汉 430074; 3 西藏大学 理学院, 拉萨 850000; 4 武汉市科籁恩科技发展有限公司, 武汉 430074)

摘 要 【目的】物种幼苗的存活与各种生物和非生物因素密切相关, 研究关键因素对幼苗存活的影响有助于理解群落物种共存的主要作用机制。【方法】以秦岭落叶阔叶林 25 hm² 固定样地的木本植物幼苗为对象, 对 11 408 棵幼苗的生存动态开展连续 5 年(2015—2019 年)的监测, 利用广义线性混合模型(GLMMs)在群落水平上对影响不同年龄阶段幼苗存活的主要生物与非生物因素进行分析。【结果】(1)从群落水平来看, 对幼苗存活影响最大的是生物因素, 幼苗存活率与同种幼苗邻体密度和同种大树邻体胸高断面面积呈显著负相关, 与异种幼苗邻体密度呈显著正相关, 表明物种在幼苗时期受到强烈的负密度制约效应; (2)从苗龄水平上来看, 除了生物因素, 影响幼苗存活的主要因素还包括海拔等非生物因素, 但非生物因素的影响随着苗龄增大而减小。【结论】影响幼苗存活因素是多样的, 其中生物因素的影响更显著, 促进秦岭大样地中幼苗共存的主要机制为负密度制约效应。

关键词 幼苗存活; 负密度制约; 生物因素; 非生物因素

中图分类号 Q948 文献标志码 A

Seedling survival mechanism of a deciduous broad-leaved forest in the sub-tropical to temperate transition zone in the Qinling Mountains

HE Nianjun¹, ZHU Wenting^{2,3}, XIE Fenglin^{2,4}, LI Tao¹, DANG Haishan^{2*}

(1 Administration of Foping National Nature Reserve, Hanzhong, Shaanxi 723400, China; 2 Wuhan Botanical Garden of Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; 3 College of Science, Tibet University, Lhasa 850000, China; 4 Wuhan Kelain Technology Development Co., Ltd, Wuhan 430070, China)

Abstract [Objective] Survival of species seedlings is closely related to various biotic and abiotic factors. Exploring the key factors affecting seedling survival is helpful for the understanding of species coexistence mechanisms. [Methods] This study was focused on the survival dynamics of the woody species seedlings in a 25 hm² permanent forest of a deciduous broad-leaved forest in the Qinling Mountains, and the survivals of 11 408 seedlings were examined for five consecutive years (2015—2019). The generalized linear mixed models (GLMMs) were used to examine the effect of major biotic and abiotic factors on the survival of seedlings of different ages at the community level. [Results] (1) At the community level, biotic factors played a major role in seedling survival. Seedling survival was negatively correlated with conspecific seed-

收稿日期: 2023-04-26; 修改稿收到日期: 2023-10-19

基金项目: 国家自然科学基金项目(31971491, 31770517); 中华环境保护基金会美团外卖青山公益专项基金项目(CEPFQS202169-20)

作者简介: 何念军(1985—), 男, 本科, 林业工程师, 主要从事自然保护和大熊猫保护生态学研究。E-mail: 1055829743@qq.com

* 通信作者: 党海山, 男, 研究员, 主要从事森林生态学和生物多样性研究。E-mail: dangkey@wbgeas.cn

ling density and basal area of conspecific adults. It also positively correlated with interspecific seedling density. The results showed that negative density-dependence (NDD) had significant effects on seedling dynamics. (2) From the seedling age level, in addition to biological factors, abiotic factors such as altitude also affected seedling survival. The effect of abiotic factors decreased with the increase of seedling age. [Conclusion] There are many factors affecting seedling survival, among which biological factors are more significant, and the main mechanism promoting seedling coexistence is the negative density restriction effect in the Qinling Mountains.

Key words seedling survival; negative density dependence; biotic factors; environmental factors

植物幼苗在生活史周期中是最脆弱和敏感的^[1],其存活和生长与各种生物和非生物因素密切相关。对幼苗影响较大的因素包括林分条件、植物邻体、食草动物、微生物等生物因子^[2],还有光照、水分、地形、土壤等环境因子^[3]。植物幼苗的存活状态和生长速度影响着种群数量和群落组成,因此探究导致群落幼苗动态变化的因素对理解群落多样性维持及物种共存机制具有重要意义。

目前解释群落共存机制的2个重要理论分别为生态位分化和负密度制约效应。生态位分化理论认为不同的物种占有不同的生态位,影响物种共存的主要是生境因子,适宜某一生境的物种存活下来,反之则被淘汰^[4-5]。负密度制约效应则认为同种物种由于资源竞争和有害生物侵害导致种群死亡率增加,从而为其他物种的生存提供资源和空间,促进物种共存^[6-8]。因此探究幼苗存活是受到生物还是非生物因素的影响,即是探究物种共存的潜在机制。目前有许多研究证实负密度制约效应的存在,在温带和热带森林进行的大量研究发现,较高的同种邻体密度及距母树较近的幼苗死亡率较高^[9-10]。也有研究以环境因子作为自变量对幼苗存活进行分析,证明生态位分化的重要性^[11-12]。目前关于这2个理论的研究还没有定论。

亚热带-温带秦岭落叶阔叶林位于南北气候分界线处,拥有丰富而独特的植物资源,是进行植物多样性及物种共存机制研究的重要地点^[13]。目前在此地进行的研究大多集中在物种组成、群落结构、物种多样性、幼苗组成及数量动态、种间关联等方面^[14-16],而综合探讨生物和非生物等多种因素对幼苗存活影响的研究较少。文章以秦岭落叶阔叶林25 hm²动态监测样地为研究平台,对2015—2019年收集的植物数据和环境因子数据进行分析,探究生物及非生物因素对幼苗存活的影响,讨论群落物种共存的机制。旨在探明生物因素与非生物因素对幼苗存活的影响以及二者相对重要性的变化特征,并在群落水平上揭示不同苗龄阶段生物因素和非生

物因素影响差异,以期为亚热带-温带过渡区森林物种共存维持机制的研究提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国秦岭中段南坡的陕西省佛坪国家级自然保护区内,地理坐标为33°33′—33°46′N、107°41′—107°55′E,总面积约29 240 hm²。保护区的海拔在980~2 904 m之间^[17],地貌以山、沟、谷为主。研究区气候为北亚热带向暖温带过渡的山地暖温带气候,保护区内森林面积占总面积的98.98%,存在明显的山地森林小气候特征。年均温为11.5℃,春秋季均温在6~12℃之间,夏季均温在15℃以上,冬季均温低于0℃;夏秋季湿润,9月降水较多,冬季干燥少雨,年均降雨量980 mm^[18]。植被和土壤均具有垂直地带性,土壤主要包括棕壤、黄棕壤、暗棕壤等^[19]。

1.2 样地建设与调查

2015年参照CTFS(centre for tropical forest science)大样地建设标准^[20],在保护区内建立1块25 hm²(500 m×500 m)的动态监测样地。以西南角为坐标原点,利用全站仪将样地分为625个20 m×20 m的大样方,每个大样方又划分为16个5 m×5 m的小样方,对每个小样方内所有胸径(DBH)≥1 cm的木本植物进行普查,记录其种名、胸径、坐标及生长状态并挂牌,调查以“S形”顺序进行。

1.3 幼苗监测样方设置及调查

在秦岭样地中根据实际地形情况,设置135个种子雨收集器(图1),用于监测种子雨动态。以种子雨收集器为中心,在避开道路的另外3个方向分别设置1个1 m×1 m的幼苗小样方,小样方与种子雨收集器的距离为2 m,分别编号为1—3,共405个小样方,每个种子雨收集器和其周围的3个小样方共同构成1个样站,用于长期监测幼苗动态(图2)。本研究将小样方内所有胸径<1 cm的木本植物定义为幼苗,2015年7月对小样方内所有的幼苗

进行清查编号并挂牌,记录幼苗的种名、叶片数、主干高度等指标。2015—2019 年,每年分别在 6—7 月和 8—9 月进行幼苗复查并记录更新情况,期间年累计监测到幼苗 11 408 株,2019 年仍存活的有 4 477 株。

研究将 2018—2019 年记录的新生幼苗作为 1~2 年生幼苗;2016—2017 年记录的新生幼苗作为 3~4 年生幼苗;将 2015 年记录的所有幼苗作为≥5 年生幼苗。

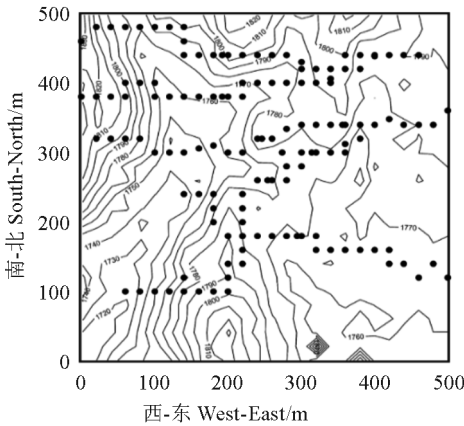


图 1 25 hm² 样地中种子雨收集器分布
Fig. 1 Distribution of seed traps in the 25 hm² permanent plot

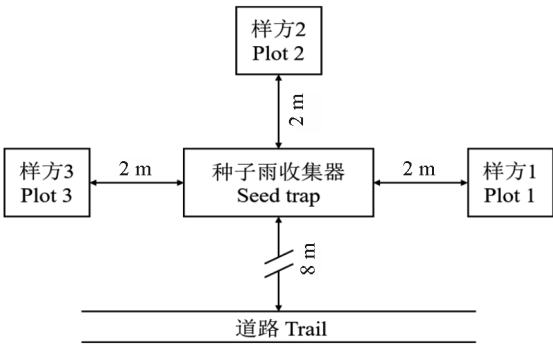


图 2 幼苗监测样站示意图
Fig. 2 The components of a census station

1.4 环境因子测量

在建立秦岭大样地时使用全站仪获得 676 组高程数据,通过计算得到每个 20 m×20 m 大样方内的坡度、坡向、海拔及凹凸度的平均值。海拔为每个样方 4 个顶点海拔的平均值^[21];凹凸度是样方与其周围所有相邻样方平均值的差值;坡度是样方的 4 个顶点中随机选择 3 个,连接起来组成的 4 个不同平面与水平面夹角的平均值;坡向为上述 4 个不同平面与正北方向夹角的平均值^[22]。

用五点取样法采集土壤样品^[23],在 20 m×20 m 的样方内,隔 1 个样方进行 1 次采样,共采集土壤样品 313 个。用直径为 5 cm 的土钻钻取 0—10 cm 的表层土壤,再用四分法取 100 g 土样充分混匀后装入密封袋中。将土样风干、去除杂质后过筛,测量 pH 值、容重、含水量、有机碳、全氮和全磷 6 种成分含量。

1.5 数据分析

将 2015—2019 年收集的幼苗数据进行整理,计算每株幼苗的大树邻体与幼苗邻体,幼苗邻体是指与目标幼苗在同一样方内的同种或异种幼苗的个体数;大树邻体是以目标幼苗所在的样站为圆心,半径为 10 m 范围内的所有胸径≥1 cm 的同种或异种大树胸高断面面积除以其与目标幼苗的距离之和。用 Akaike's information criterion(AIC)对数据进行预分析,发现半径为 10 m 时 AIC 值最小,即模型的拟合优度最高,所以选择以 10 m 为半径计算大树变量,公式为:

$$A = \sum_i^N \int S_{BA_i} / D_i$$

式中: S_{BA_i} 为第 i 棵大树的胸高断面积; D_i 为第 i 棵大树与目标幼苗的距离。

根据收集的土壤数据,对其中所有变量进行主成分分析(PCA),选取对幼苗存活解释度较大的前 2 位作为土壤因子的变量。按照计算得出的相关系数,选取前 2 个主成分,第 1 主成分中有机碳、全氮和全磷所占比重较高;第 2 主成分中含水量和 pH 所占比重较高。主成分分析的结果如表 1 所示。

表 1 土壤变量的主成分分析

Table 1 Soil variables loadings on the two PCAs		
项目 Item	成分 Component	
	1	2
有机碳 Organic C	0.570	1.200
全氮 Total N	0.586	0.110
全磷 Total P	0.495	0.157
含水率 Water content	0.157	0.652
pH	—	0.729
容重 Volumetric weight	−0.249	−0.128

利用广义线性混合效应模型(generalized linear mixed-effect model,GLMMs)分析幼苗存活状态与各影响因素之间的关系。模型的因变量为幼苗存活状态:0(死亡)和 1(存活);固定效应包括同种大树邻体(acon)和异种大树邻体(ahet)的胸高断面积、

同种幼苗邻体(scon)、异种幼苗邻体(shet)、海拔(elevation)、凹凸度(convexity)、坡度(slope)、坡向(aspect)、土壤主成分1(comp. 1)和土壤主成分2(comp. 2);随机效应包括样站(site)和物种(Sp.)。本研究采用3种候选模型:(1)生物模型,包括随机效应(site+Sp.)和生物因子(scon+shet+acon+ahet);(2)非生物模型,包括随机效应和生境因子(elevation+convexity+slope+aspect+comp. 1+comp. 2);(3)全模型,包括随机效应、生物因子和生境因子(scon+shet+acon+ahet+elevation+convexity+slope+aspect+comp. 1+comp. 2)。分别在群落水平和不同年龄阶段(1~2年生,3~4年生,≥5年生)这2个水平检验各因素对幼苗存活影响的贡献。

利用AIC对模型进行筛选,AIC值最小的模型具有较好的拟合度,不同模型间AIC的差值<2被认为具有同等拟合优度^[24]。为了更好地比较各参数对幼苗存活的贡献,计算出各参数的比值比(也称优势比率),当优势比率大于1(95%的置信区间)时表示此参数与幼苗存活呈正相关,小于1(95%的置信区间)时则呈负相关。使用R-3.5.1中的“lme4”和“ggplot2”等软件包进行数据分析和绘图。

2 结果与分析

2.1 群落水平幼苗存活影响因素分析

在3种模型中,群落水平上AIC值最小即拟合效果最好的是生物模型(表2)。

表2 秦岭25 hm²样地幼苗存活广义线性混合模型分析的AIC值

Table 2 Akaike's information criterion (AIC) values of GLMMs of seedling survival in the 25 hm² Qinling 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	14 130.220	14 185.080	14 137.450
不同年龄阶段 (1~2年生) Age class level (1-2 years old)	5 150.859	3 160.547	3 144.013
不同年龄阶段 (3~4年生) Age class level (3-4 years old)	2 574.361	2 599.465	2 571.911
不同年龄阶段 (5年生及以上) Age class level (not less than five years old)	6 596.133	6 625.192	6 598.610

通过模型分析(图3)可知,同种幼苗邻体密度和同种大树邻体与幼苗存活呈显著负相关($P<0.001$),即同种幼苗邻体密度和同种大树胸高断面越大越不利于幼苗的存活。异种幼苗邻体密度与幼苗存活呈显著正相关($P<0.001$),而异种大树邻体与幼苗存活呈正相关但是影响并不显著($P<0.32$)。

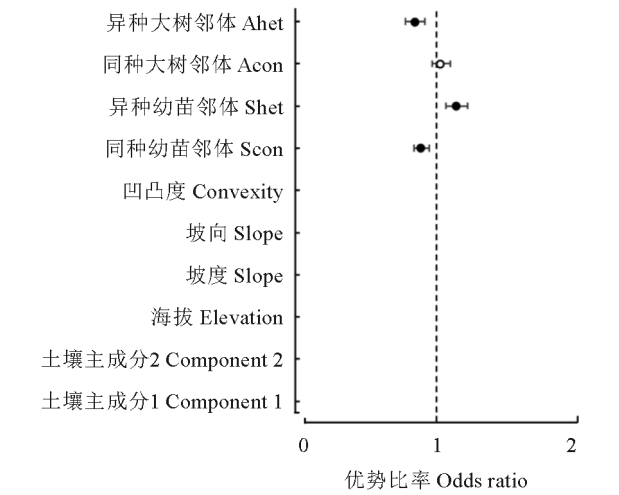


图3 秦岭25 hm²动态监测样地群落水平幼苗存活优势比率分析

Fig. 3 Odds ratio of seedling survival at community level in the 25 hm² Qinling forest dynamics plot

2.2 不同苗龄幼苗存活影响因素分析

1~2年生幼苗和3~4年生幼苗均在进行全模型拟合时AIC值最低,拟合效果最好(表2)。由模型分析可知(图4),1~2年生幼苗的存活率与土壤因素1(优势比率为0.87, $P<0.001$)、同种大树邻体(优势比率为0.81, $P<0.01$)还有海拔(优势比率为0.81, $P<0.01$)均呈显著负相关。异种大树邻体(ahet)的胸高断面积与幼苗存活呈显著正相关(优势比率为1.31, $P<0.001$)。

其余因素对幼苗存活也有一定影响,但效应均不显著。3~4年生幼苗拟合的最优模型中(图4),异种幼苗邻体密度(优势比率为1.31, $P<0.001$)和海拔(优势比率为1.29, $P<0.01$)与幼苗存活呈显著正相关,其余所有因素对幼苗存活影响的效应均不显著。≥5年生的幼苗拟合效果最优的是生物模型(表2),其中同种幼苗邻体密度与幼苗存活呈显著负相关(优势比率为0.83, $P<0.001$),表明幼苗邻体密度较大时幼苗存活率降低。

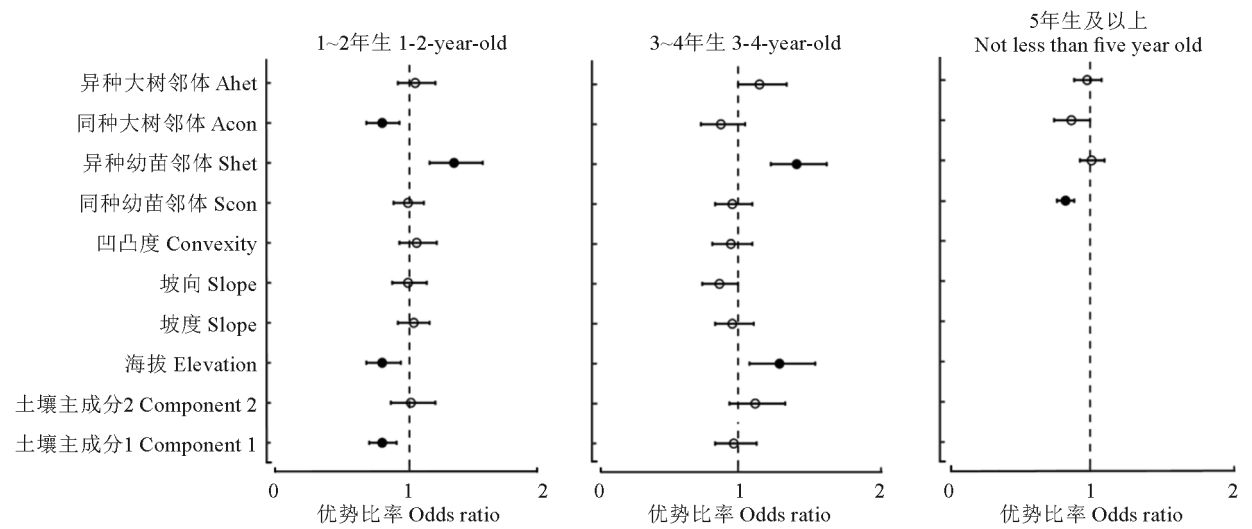


图 4 秦岭 25 hm² 动态监测样地不同年龄段幼苗存活优势比率分析

Fig. 4 Odds ratio of seedling survival at different ages in the 25 hm² Qinling forest dynamics plot

3 讨论

3.1 群落水平幼苗存活影响因素分析

在群落水平上,生物因素与非生物因素对幼苗的存活均有一定的影响,但生物模型的拟合度要高于非生物模型,生物因素中的密度变量对幼苗存活影响显著,而生境因子的影响较小。图 3 中显示异种幼苗邻体密度与目标幼苗存活呈显著正相关,异种大树邻体的胸高断面积对幼苗存活也呈正相关但不显著,表明异种邻居的存在对目标幼苗的存活有利。同种幼苗邻体密度与同种大树邻体胸高断面积和目标幼苗的存活均呈显著负相关,表明同种之间具有明显的负密度制约效应。在不同气候区进行的研究结果与本研究均类似,在西双版纳热带森林中,同种和异种物种密度对幼苗的存活分别呈显著的负相关和正相关^[25]。刘何铭等在天童山亚热带常绿阔叶林的研究结果显示,幼苗存活及幼苗的相对生长速率与异种大树邻体呈显著正相关^[26]。在热带喀斯特森林的研究显示,同种和异种幼苗邻体密度与幼苗的存活均呈负相关,但同种幼苗邻体的负效应更加显著^[27]。在凉水自然保护区的温带森林中,幼苗存活率随同种物种的增加而显著降低^[28]。

同种邻近个体之间存在负密度制约可能是由于同种幼苗产生了资源竞争或者天敌在同种之间的扩散^[29]。种子扩散距离受到各种因素限制,多数散落在母树附近,种子萌发后需要竞争有限的光照、水分、土壤等资源,激烈的竞争导致较高的幼苗死亡率,种群密度也随之下降^[7,30]。宿主专一性天敌主要包括专一性食草动物和病原微生物等天敌,其会

造成同种幼苗的大量死亡,所以被认为是影响物种分布和植物物种密度的主要因素^[31]。有研究表明部分物种的母树附近会积累更多的专一性土壤病原菌,会使母树附近的幼苗大量死亡,且物种越丰富的种群会遭受更强的负密度制约^[32]。负密度制约效应是维持物种共存的重要机制,同种幼苗的死亡为其他幼苗的存活提供空间和资源。异种邻居对幼苗的促进作用可以用“异种保护假说”来解释^[33],本研究中异种幼苗邻体密度与目标幼苗存活呈显著正相关的结果,就符合此假说的预测。不同物种附近的食草动物或微生物等的种类不同,可以降低目标幼苗与其专一性天敌相遇的概率,从而提高目标幼苗的存活率^[33]。

在群落水平上,非生物因素模型虽然不是最优模型,但检验后发现土壤主成分 1 与幼苗存活呈显著负相关。即土壤中有有机碳、全氮和全磷含量较高不利于幼苗生长存活。而含水量和 pH 值解释度较高的土壤主成分 2 与幼苗存活呈正相关,但效应不显著,可能是因为幼苗时期根系并不发达,只能利用土壤表层的水分,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^[34]。另外土壤的 pH 值越大越有利于幼苗存活,秦岭大样地的 pH 值在 4.54~6.21 之间,为酸性偏中性土壤,有利于幼苗的存活。

3.2 不同苗龄幼苗存活影响因素分析

幼苗苗龄不同,影响其存活的主要因子也不同。1~2 年生和 3~4 年生幼苗拟合的最优模型都是全模型,但显著影响幼苗存活的因素有差异。1~2 年生幼苗的存活与土壤主成分、海拔和同种幼苗邻体

均呈显著负相关,与异种大树邻体呈显著正相关。3~4年生幼苗的存活与海拔和异种幼苗邻体呈显著正相关。5年生及以上幼苗与生物因子模型拟合较好,其幼苗存活只与同种幼苗邻体密度呈显著负相关(图4)。此结果与前人在八大公山和长白山等地的研究^[35-36]有差异。其结果为幼苗存活时间越长,生物邻体的影响逐渐减小,而环境因子影响变大,其原因可能是幼苗在生长过程中,茎干逐渐木质化,对病菌感染和动物啃食的抗性增加^[37],生物因素的影响逐渐减少,在生长过程中幼苗对环境中的光照、水分、土壤肥力等资源的需求上升,易受到环境胁迫^[38]。本研究的结果显示随着幼苗年龄增长,显著影响幼苗存活的因素逐渐减少,可能是由于幼苗在早期经过环境过滤与密度制约后,将分布在较为适宜的环境中^[27]。另外幼苗在生长中组织和器官逐渐发达,对

环境的耐受力逐渐增加,受环境的影响会逐年减弱。

4 结 论

影响幼苗存活的因子是多样的,在不同水平上分析时影响因子也有一定差异。在群落水平上,幼苗存活受生物因素的影响较大,与同种幼苗邻体和同种大树邻体呈显著负相关,与异种幼苗邻体呈显著正相关,表明物种幼苗受到强烈的负密度制约。在不同苗龄水平上,1~2年生和3~4年生幼苗的最优拟合模型是全模型, ≥ 5 年生幼苗的最优模型是生物模型。苗龄较小时受到生物因素和环境因素的共同影响,随着苗龄增大,环境因素的影响逐渐减小。综合来看,生物和非生物因素对幼苗存活均有显著影响,但生物因素的影响更加明显。秦岭大样地中物种幼苗共存的主要调控机制为负密度制约效应。

参考文献:

- [1] DETTO M, VISSER M D, WRIGHT S J, *et al.* Bias in the detection of negative density dependence in plant communities [J]. *Ecology Letters*, 2019, 22(11): 1923-1939.
- [2] SEIWA K, MASAKA K, KONNO M, *et al.* Role of seed size and relative abundance in conspecific negative distance-dependent seedling mortality for eight tree species in a temperate forest [J]. *Forest Ecology and Management*, 2019, 453: 117537.
- [3] PYLES M V, PRADO-JUNIOR J A, MAGNAGO L F S, *et al.* Loss of biodiversity and shifts in aboveground biomass drivers in tropical rainforests with different disturbance histories [J]. *Biodiversity and Conservation*, 2018, 27(12): 3215-3231.
- [4] CORRIÀ-AINSLIE R, JULIO CAMARERO J, TOLEDO M. Environmental heterogeneity and dispersal processes influence post-logging seedling establishment in a Chiquitano dry tropical forest [J]. *Forest Ecology and Management*, 2015, 349: 122-133.
- [5] 张大勇. 集合种群与生物多样性保护 [J]. 生物学通报, 2002, 37(2): 1-4.
ZHANG D Y. Aggregate population and biodiversity protection [J]. *Bulletin of Biology*, 2002, 37(2): 1-4.
- [6] 徐佳文, 石福习, 张朝晖, 等. 中亚热带濒危植物毛红椿和南方红豆杉种内与种间竞争差异 [J]. 应用生态学报, 2020, 31(1): 1-8.
XU J W, SHI F X, ZHANG C H, *et al.* Difference in intra- and inter-specific competition of two endangered plant species (*Toona ciliata* var. *pubescens* and *Taxus chinensis* var. *mairei*) in the middle subtropical zone of China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(1): 1-8.
- [7] COMITA L S, HUBBELL S P. Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank [J]. *Ecology*, 2009, 90(2): 328-334.
- [8] METZ M R, SOUSA W P, VALENCIA R. Widespread density-dependent seedling mortality promotes species coexistence in a highly diverse Amazonian rain forest [J]. *Ecology*, 2010, 91(12): 3675-3685.
- [9] JOHNSON D J, BEAULIEU W T, BEVER J D, *et al.* Con-specific negative density dependence and forest diversity [J]. *Science*, 2012, 336(6 083): 904-907.
- [10] GRIPENBERG S, BAGCHI R, GALLERY R E, *et al.* Testing for enemy-mediated density-dependence in the mortality of seedlings: Field experiments with five neotropical tree species [J]. *Oikos*, 2014, 123(2): 185-193.
- [11] BREUGEL M, CRAVEN D, LAI H R, *et al.* Soil nutrients and dispersal limitation shape compositional variation in secondary tropical forests across multiple scales [J]. *Journal of Ecology*, 2019, 107(2): 566-581.
- [12] OSHIMA C, TOKUMOTO Y, NAKAGAWA M. Biotic and abiotic drivers of dipterocarp seedling survival following mast fruiting in Malaysian Borneo [J]. *Journal of Tropical Ecology*, 2015, 31(2): 129-137.
- [13] 马琪, 王鹏涛, 杨晓俊, 等. 秦岭山地生物多样性保护红线划分研究 [J]. 长江流域资源与环境, 2020, 29(3): 634-642.
MA Q, WANG P T, YANG X J, *et al.* Research on delineation of ecological protection red line for biodiversity conservation in Qinling Mountains [J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2020, 29(3): 634-642.
- [14] 何春梅, 刘润清, 杨治春, 等. 秦岭皇冠暖温性落叶阔叶林物种组成与群落结构 [J]. 应用生态学报, 2021, 32(8): 2737-2744.
HE C M, LIU R Q, YANG Z C, *et al.* Species composition and community structure of warm temperate deciduous broadleaved forests in Huangguan of Qinling Mountains, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(8): 2737-2744.
- [15] 何念军, 朱文婷, 李涛, 等. 亚热带-温带过渡区秦岭落叶阔叶林幼苗组成及数量动态研究 [J]. 植物科学学报, 2022, 40(3): 334-343.
HE N J, ZHU W T, LI T, *et al.* Seedling composition and dynamics of a deciduous broad-leaved forest in the subtropical-temperate transitional zone of the Qinling Mountains, China [J]. *Plant Science Journal*, 2022, 40(3): 334-343.

- [16] 谢峰淋, 周全, 史航, 等. 秦岭落叶阔叶林 25 hm² 森林动态监测样地物种组成与群落特征[J]. 生物多样性, 2019, 27(4): 439-448.
XIE F L, ZHOU Q, SHI H, *et al.* Species composition and community characteristics of a 25 hm² forest dynamics plot in deciduous broad-leaved forest, Qinling Mountains, north-central China[J]. *Biodiversity Science*, 2019, 27(4): 439-448.
- [17] 刘新玉, 党坤良, 马亦生. 陕西佛坪国家级自然保护区生物多样性与大熊猫栖息地研究[M]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学出版社, 2017.
- [18] 党超琪, 赵凯辉, 刘新玉. 气象因子对秦岭大熊猫季节性垂直迁徙等活动的影响[J]. 陕西林业科技, 2019, 47(3): 1-5.
DANG C Q, ZHAO K H, LIU X Y. The influence of meteorological factors on the seasonal vertical migration of giant pandas[J]. *Shaanxi Forest Science and Technology*, 2019, 47(3): 1-5.
- [19] 王宇超, 王得祥. 佛坪自然保护区植物群落物种多样性和复杂性的海拔格局研究[J]. 西北植物学报, 2013, 33(1): 169-176.
WANG Y C, WANG D X. Study on elevational patterns of plant species diversity and community complexity in Foping natural reserve[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, 33(1): 169-176.
- [20] CONDIT R. Tropical forest census plots: Methods and results from Barro Colorado Island, Panama, and a comparison with other plots[M]. Berlin: Springer, 1998.
- [21] WIEGAND T, WANG X G, ANDERSON-TEIXEIRA K J, *et al.* Consequences of spatial patterns for coexistence in species-rich plant communities[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2021, 5(7): 965-973.
- [22] 丁佳, 吴茜, 闫慧, 等. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响[J]. 生物多样性, 2011, 19(2): 158-167.
DING J, WU Q, YAN H, *et al.* Effects of topographic variations and soil characteristics on plant functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. *Biodiversity Science*, 2011, 19(2): 158-167.
- [23] 王德, 傅伯杰, 陈利顶, 等. 不同土地利用类型下土壤粒径分形分析: 以黄土丘陵沟壑区为例[J]. 生态学报, 2007, 27(7): 3081-3089.
WANG D, FU B J, CHEN L D, *et al.* Fractal analysis on soil particle size distributions under different land-use types: A case study in the loess hilly areas of the Loess Plateau, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(7): 3081-3089.
- [24] GUTHRY F S, BURNHAM K P, ANDERSON D R. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach [J]. *The Journal of Wildlife Management*, 2003, 67(3): 655.
- [25] SONG X Y, JOHNSON D J, CAO M, *et al.* The strength of density-dependent mortality is contingent on climate and seedling size[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2018, 29: 662-670.
- [26] 刘何铭, 马遵平, 杨庆松, 等. 天童常绿阔叶林定居幼苗存活和生长的关联[J]. 生物多样性, 2017, 25(1): 11-22.
LIU H M, MA Z P, YANG Q S, *et al.* Relationships between established seedling survival and growth in evergreen broad-leaved forest in Tiantong [J]. *Biodiversity Science*, 2017, 25(1): 11-22.
- [27] LIN Y, COMITA L, JOHNSON D J, *et al.* Biotic vs abiotic drivers of seedling persistence in a tropical Karst forest[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2017, 28: 206-217.
- [28] PU X C, JIN G Z. Conspecific and phylogenetic density-dependent survival differs across life stages in two temperate old-growth forests in Northeast China[J]. *Forest Ecology and Management*, 2018, 424: 95-104.
- [29] FICHTNER A, HÄRDITL W, LI Y, *et al.* From competition to facilitation: How tree species respond to neighbourhood diversity[J]. *Ecology Letters*, 2017, 20(7): 892-900.
- [30] XU M, WANG Y F, YU S X. Conspecific negative density dependence decreases with increasing species abundance[J]. *Ecosphere*, 2015, 6(12): 1-11.
- [31] BAGCHI R, GALLERY R E, GRIPENBERG S, *et al.* Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition[J]. *Nature*, 2014, 506(7486): 85-88.
- [32] CHEN L, SWENSON N G, JI N N, *et al.* Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest[J]. *Science*, 2019, 366(6461): 124-128.
- [33] LU M Z, DU H, SONG T Q, *et al.* Effects of density dependence in an evergreen-deciduous broadleaf Karst forest in southwest China [J]. *Forest Ecology and Management*, 2021, 490: 119-142.
- [34] 施璐璐, 骆争荣, 夏家天, 等. 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 L L, LUO Z R, XIA J T, *et al.* Woody 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.
- [35] 徐文秀, 路俊盟, 卢志军, 等. 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 W X, LU J M, LU Z J, *et al.* 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.
- [36] 刘帅, 廖嘉星, 肖翠, 等. 长白山次生针阔混交林乔木幼苗存活的影响因素分析[J]. 植物生态学报, 2016, 40(7): 711-722.
LIU S, LIAO J X, XIAO C, *et al.* Effects of biotic neighbors and habitat heterogeneity on tree seedling survival in a secondary mixed conifer and broad-leaved forest in Changbai Mountain[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, 40(7): 711-722.
- [37] GUO Y L, CHEN H Y H, WANG B, *et al.* Conspecific and heterospecific crowding facilitate tree survival in a tropical Karst seasonal rainforest[J]. *Forest Ecology and Management*, 2021, 481: 118751.
- [38] 刘帅, 侯嫚嫚, 廖嘉星, 等. 生物邻体和生境异质性共同驱动乔木幼苗存活动态[J]. 应用与环境生物学报, 2016, 22(4): 639-645.
LIU S, HOU M M, LIAO J X, *et al.* Local biotic neighborhood and habitat heterogeneity drive tree seedling survival dynamics in a temperate forest[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2016, 22(4): 639-645.