北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

林窗对黄檗幼树空间分布及生长发育的影响

刘昌 路琦 汪生财 陈梦缘 邢韶华 王清春 杨军

Effects of forest gaps on spatial distribution and growth of *Phellodendron amurense* saplings

Liu Chang, Lu Qi, Wang Shengcai, Chen Mengyuan, Xing Shaohua, Wang Qingchun, Yang Jun

引用本文:
刘昌, 路琦, 汪生财, 陈梦缘, 邢韶华, 王清春, 杨军. 林窗对黄檗幼树空间分布及生长发育的影响[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(2):9–17. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220030
Liu Chang, Lu Qi, Wang Shengcai, Chen Mengyuan, Xing Shaohua, Wang Qingchun, Yang Jun. Effects of forest gaps on spatial distribution and growth of *Phellodendron amurense* saplings[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(2):9–17. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220030

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220030

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

长白山云冷杉针阔混交林幼苗幼树空间分布与关联性

Spatial distribution and association of seedlings and saplings in a spruce–fir forest in the Changbai Mountains area of northeastern China

北京林业大学学报, 2020, 42(4): 1–11. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190071

长白山云冷杉林林隙冠层特征及与幼苗幼树的关系

Canopy characteristics in gaps and its relationship with seedlings and saplings in a spruce–fir forest in the Changbai Mountain area of northeastern China

北京林业大学学报, 2021, 43(7): 54–62. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200131

基于无人机激光雷达的人工林碳储量线性与非线性估测模型比较

Comparison in linear and nonlinear estimation models of carbon storage of plantations based on UAV LiDAR

北京林业大学学报, 2021, 43(12): 9–16. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200417

转录组分析氧化胁迫对毛白杨悬浮细胞生长发育的影响

Effects of oxidative stress on growth and development of suspension cells of *Populus tomentosa* by transcriptome analysis

北京林业大学学报, 2019, 41(9): 90–98. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190157

格氏栲林窗土壤微生物群落功能多样性季节动态特征

Seasonal dynamics of functional diversity of soil microbial communities in *Castanopsis kawakamii* forest gaps

北京林业大学学报, 2020, 42(7): 77–88. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200052

油松人工林林隙天然更新及与环境相关性分析

Correlation analysis between natural regeneration and environment in canopy gap of Chinese pine (*Pinus tabuliformis*) plantation

北京林业大学学报, 2019, 41(9): 59–68. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20180416

DOI:10.12171/j.1000−1522.20220030

林窗对黄檗幼树空间分布及生长发育的影响

刘　昌[1]　路　琦[1]　汪生财[1]　陈梦缘[1]　邢韶华[1]　王清春[1]　杨　军[2]
（1. 北京林业大学生态与自然保护学院，北京 100083；2. 北京百花山国家级自然保护区管理处，北京 102311）

摘要:【目的】林窗增加了林分空间结构的复杂性和林下生境的异质性，对林下幼树的更新具有重要影响。黄檗是我国国家重点保护野生植物，研究黄檗幼树的生长状况、空间分布与林窗空间结构的关系，有助于了解其对林下生境的适应性，对促进黄檗种群的更新具有重要意义。**【方法】**本文以 2014 年在北京百花山自然保护区内林下栽种的黄檗幼树为研究对象，于 2021 年对黄檗的生长及存活状况进行了调查，并使用背包式激光雷达获取了样地的林窗空间结构数据。采用空间点格局、生境关联性检验和方差分析等方法研究了林窗对黄檗幼树空间分布及生长状况的影响。**【结果】**(1)自然生长条件下，7 年后黄檗幼树存活率为 19.25%，在排除扩散限制后，存活黄檗幼树的空间分布表现为聚集分布。(2)林窗空间结构是黄檗幼树空间分布格局形成的重要原因，黄檗幼树分布与林窗边缘呈显著正关联，而与林冠区呈显著负关联。(3)黄檗幼树的基径在林窗边缘显著高于林冠区和林窗中心($P < 0.01$)，在林冠区与林窗中心之间没有显著差异；黄檗幼树的冠幅和树高则呈现显著的梯度变化($P < 0.05$)，即林窗边缘 > 林冠区 > 林窗中心。**【结论】**研究表明林窗对黄檗幼树的空间分布格局和生长状况具有重要的影响。林窗边缘的生境条件更有利于黄檗幼树的存活和生长，而林窗中心和林冠区则会对黄檗幼树的生长发育产生一定的抑制作用。

关键词：激光雷达；空间点格局；物种−生境关联；林窗；幼树
中图分类号：S792.31　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2024)02−0009−09
引文格式：刘昌，路琦，汪生财，等. 林窗对黄檗幼树空间分布及生长发育的影响［J］. 北京林业大学学报，2024，46(2)：9−17. Liu Chang, Lu Qi, Wang Shengcai, et al. Effects of forest gaps on spatial distribution and growth of *Phellodendron amurense* saplings［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(2): 9−17.

Effects of forest gaps on spatial distribution and growth of *Phellodendron amurense* saplings

Liu Chang[1]　Lu Qi[1]　Wang Shengcai[1]　Chen Mengyuan[1]　Xing Shaohua[1]
Wang Qingchun[1]　Yang Jun[2]
(1. School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Administration Department of Baihuashan Nature Reserve, Beijing 102311, China)

Abstract:［**Objective**］Forest gaps have an important impact on the regeneration of understory saplings by increasing the complexity of stand spatial structure and the heterogeneity of understory habitat. *Phellodendron amurense* is a national key protected wild plant in China. Analysing the correlation between growth status as well as spatial distribution of understory *Ph. amurense* saplings and the spatial structure of forest gaps is helpful to explore adaptability of *Ph. amurense* to understory habitat, which is of great significance to promote the regeneration of *Ph. amurense* population.［**Method**］*Ph. amurense* sapling data were collected in 2021, which were planted under the natural forest of Baihuashan Nature Reserve in 2014, and we also obtained the point cloud data of forest gaps by backpack LiDAR. We assessed the effects of spatial structure of forest gaps on the spatial distribution patterns and the growth status of *Ph. amurense*

收稿日期: 2022−01−17　**修回日期:** 2023−12−23
基金项目: 自然保护地保护成效快速评估与可持续发展研究(2022YFF1301405)。
第一作者: 刘昌。主要研究方向：生物多样性保育。Email: 630569563@qq.com　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学生态与自然保护学院。
责任作者: 邢韶华，副教授。主要研究方向：自然保护建设与管理。Email: 124517362@qq.com　地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

saplings using spatial point pattern analysis, habitat association analysis and ANOVA. [**Result**] (1) Under natural conditions, the survival rate of *Ph. amurense* saplings after 7 years was 19.25%. All of the saplings showed an aggregated distribution under the condition of completely excluding the dispersal limitation. (2) The heterogeneity of understory habitat caused by the forest gaps was main reason for the formation of spatial distribution patterns of *Ph. amurense* saplings. The distribution of *Ph. amurense* saplings had a significant positive association with the distribution area of the canopy edge, while it had a significant negative association with the canopy area. (3) The basal diameter of *Ph. amurense* saplings was significantly higher at the edge of forest gap than in the canopy area and the center of gap (P<0.01), and there was no significant difference between the canopy area and the center of gap. The crown width and height of *Ph. amurense* saplings showed a significant gradient change (P<0.05), with the edge of forest gap> crown area> the center of forest gap. [**Conclusion**] The results show that the spatial distribution pattern and growth status of *Ph. amurense* saplings are significantly affected by forest gaps. *Ph. amurense* saplings prefer the habitat conditions under the canopy edge, and may be inhibited by the forest gaps and forest canopy.

Key words: LiDAR; spatial point pattern; species-habitat association; forest gap; sapling

在树木的生活史中，幼树阶段的生长和定居非常关键，决定着其种群的更新与发展[1]。分析幼树的生长状况、空间分布与环境之间的相互关系有助于揭示其在生活史早期对环境的适应机制，对制定科学的物种保育措施有着重要的意义[2]。幼树生活在森林下层，光照是其生长发育的主要限制因子[3]，受到林冠层结构的影响显著[4]。此外，林下幼树生长还与物种的耐阴性有关[5−6]。

林窗是群落中因树木死亡而形成的不连续的林冠空隙[7]，对森林更新具有重要意义。林窗会改变林下的光照强度[8]、温湿度[9]以及化感作用[10]等环境条件，增加了林分空间结构的复杂性和林下生境的异质性，并显著影响林下幼树的分布和生长发育[11]。精确的林窗描述可以更好地模拟林窗干扰对林下幼树的作用，推断生态学机制[12−14]。研究林窗对林下幼树的影响，如何准确得量化林窗空间结构是关键。传统方法常使用鱼眼镜头拍摄、椭圆模型拟合等方法得到冠层林窗结构，但是这些都很难测定林窗连续的空间变化和准确结构信息。激光雷达能够精确得呈现目标物的三维结构信息以获得这些极具价值但过去难以测量的林分参数，相较于传统方法，可以更加真实的提取到林窗的面积、形状和位置等特征。

黄 檗（*Phellodendron amurense*）是 芸 香 科（Rutaceae）黄 檗 属（*Phellodendron*）的落叶乔木[15]，在 2021 年公布的《国家重点保护野生植物名录》中被列为国家二级重点保护野生植物。由于过去人为破坏严重，致使其种群数量急剧减少，因此开展黄檗的迁地保护研究对其种群的恢复非常重要。我们于 2014 年在北京百花山自然保护区实验区内的两块样地中随机种植了 800 株黄檗幼树，经过 7 年自然淘汰后，于 2021 年调查了存活黄檗的生长状况和空间分布情况，本文据此数据揭示了黄檗幼树对环境的适应，尤其是对林窗引起的环境变化的适应，以期为黄檗的迁地保护提供理论依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

百花山国家级自然保护区位于北京市门头沟区清水镇境内（115°25′～115°42′E，39°48′～40°05′N），总面积为 21 743.1 hm^2。该地区年平均降水量 450～720 mm，年平均温度 6～7 ℃，最热月 8 月份，平均温度 22 ℃；最冷月 1 月份，平均温度−5.7 ℃，全年无霜期 110 d 左右。土壤为本地区地带性土类褐色土。百花山国家级自然保护区分布有野生黄檗种群，气候适宜黄檗的生长。

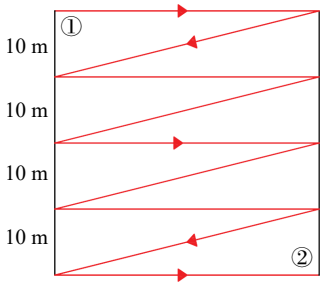
课题组于 2014 年在自然保护区实验区内建立 2 块 40 m × 40 m 的固定样地。两个样地均为 1970 年开始营造的人工林，未经择伐和抚育。样地 A（115°34′56″E，39°50′11″N）是以胡桃楸（*Juglans mandshurica*）和华北落叶松（*Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii*）为建群种的针阔混交林，伴生树种有蒙古栎（*Quercus mongolica*），郁闭度 0.7，林分密度为 650 株/hm^2，平均胸径 18.3 cm，平均树高 11.1 m，平均冠幅 4.8 m。样地 B（115°34′49″E，39°49′52″N）是以胡桃楸和华北落叶松为建群种的针阔混交林，伴生树种有白桦（*Betula platyphylla*）、北京丁香（*Syringa pekinensis*）等，郁闭度 0.7，林分密度为 600 株/hm^2，平均胸径 21.1 cm，树高 12.1 m，平均冠幅 5.3 m。研究区域位于自然保护区封闭区域，人为干扰较弱，群落中的乔木树种均为野生黄檗的常见伴生树种。在每个样地内随机种植黄檗幼树

400 株，共 800 株，平均密度 0.25 株/m^2，栽种的黄檗幼树为同一批次苗圃苗，其平均基径为 1 cm，平均高度为 1 m。

1.2　数据收集与处理

（1）样地植物数据的收集。经过 7 年自然生长和淘汰，我们于 2021 年 9 月对样地内的黄檗进行了调查，调查样地内所有存活黄檗幼树的基径、冠幅、树高并记录在样地内的相对坐标。同时对样地中的枯立木和幼龄乔木也进行了调查，记录树种、胸径、树高和冠幅。枯立木通过树皮和枝干形态辨认种类，其冠幅通过样地中同种个体的胸径和冠幅比计算。

（2）样地环境数据的收集与处理。使用 Li Backpack DGC50 背包式激光雷达对样地进行采样，获取样地内所有植物的三维点云数据，采样路径如图 1 所示。



①为起点，沿 Z 字形走到② Start from ① and walk along the Z-shaped path to ②

图 1　行走路径规划

Fig. 1　Walking path planning

使用 LiDAR360 软件对样地的点云数据进行去噪、滤波、根据地面点分类、根据地面点归一化等预处理。地面激光雷达点云是从冠层下面获取，可以清晰地识别树干，并以此分割出单木，使用点云分割工具将预处理完的点云数据进行单木分割，然后用单木点云编辑工具将林下高度低于 6 m 的低矮乔灌点云删除后，再按树 ID 提取点云[16]，得到样地的冠层图（图 2）。最后将点云数据转为栅格大小为 0.1 m 的 TIFF 文件，导入到 ArcGIS 10.2 中进行下一步分析。

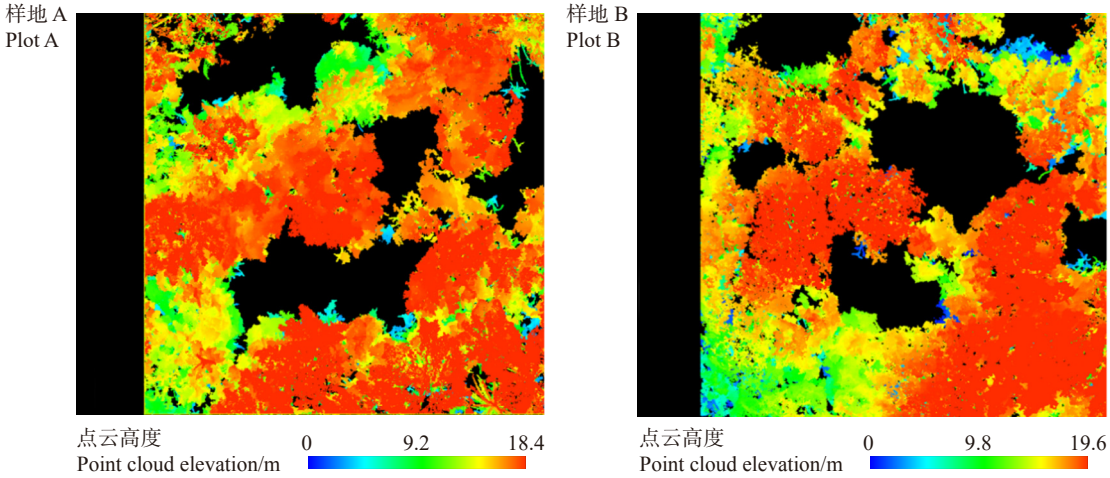


图 2　林冠层点云数据

Fig. 2　Point cloud data of canopy layer

由于研究目的和研究区域不同，对林窗的判定标准存在差异[17−19]。依据前人研究，我们将面积大于 4 m^2 的林间空隙定义为林窗区域[20−21]，并按照 Omelko 等[22]的方法，依据个体所处位置来划分其与林窗的关系类型，由于黄檗幼树树冠平均半径为 1 m，在林窗边缘 1 m 范围内的黄檗幼树树冠不是完全处于林窗或林冠下的，所以我们将林窗边缘向林冠内 1 m 和向林窗中心 1 m 的范围定为林窗边缘，以此将样地的林冠覆盖情况分为林窗中心、林窗边缘和林冠区 3 类生境。

1.3　数据分析

1.3.1　空间点格局分析

点格局以每个树木个体的空间坐标为基本数据，所有个体构成了二维空间上种群空间分布的点图[23]，Ripley's $K(r)$函数可以从多尺度上研究种群分布格局，是空间格局分析最主要的方法[24]。Ripley's $K(r)$函数是以任意点为圆心，r 为半径的圆内期望点数与样方点密度的比值[25]，公式为

$$K(r)=\frac{A}{n^2}\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{n}\frac{I_r(d_{ij})}{W_{ij}}(i\neq j)$$

式中：A 为样地面积；n 为样地内黄檗数量；$I_r(d_{ij})$ 为指示函数，d_{ij} 为圆心 i 和圆心 j 两点间的距离，当 $d_{ij}\leqslant r$ 时，$I_r(d_{ij})=1$，否则 $I_r(d_{ij})=0$；W_{ij} 为边缘矫正的权重。

$L(r)$函数为 $K(r)$函数的修正函数，可以更直观地解析种群空间格局，其公式为

$$L(r)=\sqrt{K(r)/\pi}-r$$

在自然群落中，很难区分幼树的空间分布格局是源于环境异质性，还是因由于种子扩散、母树分蘖等扩散限制因素所致[26]，通常会选择 Thomas 等聚集型性零模型模拟扩散限制以消除对幼树空间分布的影响[27]。本研究中黄檗幼树为随机栽种，样本之间相互独立，所以采用完全随机零模型来分析黄檗幼树的分布格局，使用 Monte Carlo 方法检验观测点的 $L(r)$值偏离随机分布的显著程度。通过完全随机模拟技术得到显著性为 95% 的置信区间，如果 $L(r)$值分布在置信区间内，则分布格局为随机分布；在置信区间之上为聚集分布，在置信区间之下为均匀分布[28]；研究尺度 r 的取值范围为 0 ~ 15 m，在 R 4.02 中使用 spatstat 包完成。

1.3.2 生境关联性检验

生境关联分析时，首先要进行生境类型划分[29]，有多种方法和标准来决定分类结果，比如 Zhang 等[2]使用多元回归树进行划分，Zuleta 等[30]使用了 Ward 最小方差法，但目前还没有固定统一的方法进行划分。本文以乔木层树冠覆盖情况作为变量划分生境类型，将 40 m × 40 m 的样地划分为 1 600 个 1 m × 1 m 的小样格，根据样地内的树冠和林窗的分布情况，利用 ArcGIS 的空间统计分析功能，将每个小样格划分为林窗中心、林窗边缘和林冠区 3 种生境类型（以下称为生境 1、生境 2、生境 3）中的一种。

生境关联分析同样采用物种完全随机模型（complete spatial randomness，CSR）作为零模型，检验幼树与生境之间的关联性。利用 CSR 模型在空间上随机生成相同数量的植株，关联真实的生境地图，计算每种生境类型中黄檗幼树的多度，重复上述过程 1 000 次后得到黄檗幼树在不同生境中的多度分布（视其为零分布）。在显著水平 $\alpha = 0.05$ 条件下，比较幼树在不同生境中真实分布和模拟分布的多度[2]。

1.3.3 幼树个体生长与生境的关系

由于研究中黄檗幼树均为同一批次、苗圃 1 年生黄檗幼树，所以本次测量的幼树基径、树高和冠幅可以视为黄檗的生长量，以表征植株对环境因子的响应。利用 S-W 检验样本正态性，使用独立样本 t 检验比较不同生境的黄檗幼树生长指标，并在 R 中进行统计分析和绘图。

2 结果与分析

2.1 黄檗幼树的空间分布格局

两块样地中共有 154 株黄檗幼树存活。其中样地 A 存活 79 株，存活率 19.75%；样地 B 存活 75 株，存活率 18.75%。基于 CSR 模型的点格局分析显示（图 3），存活黄檗幼树的空间分布呈现明显的聚集格局，样地 A 的幼树在 2 ~ 15 m 尺度上表现为聚集分布，样地 B 幼树在 3 ~ 9 m 尺度上表现为聚集分布。

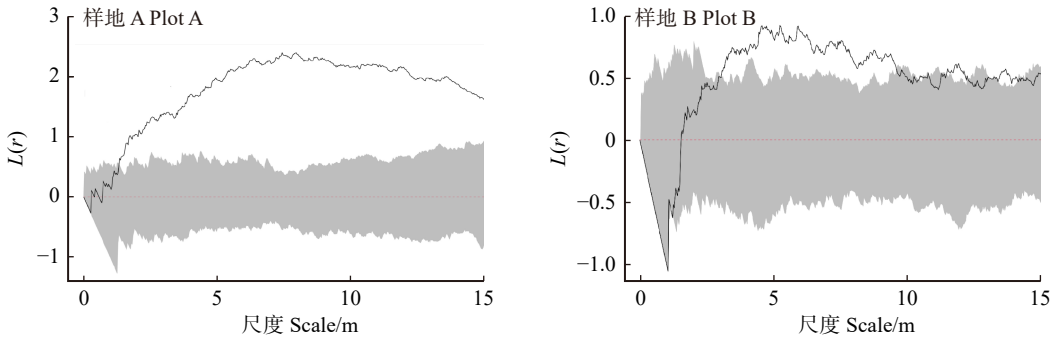


图 3 黄檗幼树空间点格局分析

Fig. 3 Spatial point pattern analyses of *Phellodendron amurense* saplings

2.2 黄檗幼树的生境关联性分析

黄檗样地的林窗空间格局如图 4 所示，2 个样地共提取林窗 15 个，其中样地 A 8 个，样地 B 7 个，单个林窗面积 4.1 ~ 155.4 m^2。样地 A 中华北落叶松数量较多，树冠相对较小并且稀疏，林窗形状相对狭长；样地 B 中由于树木枯死，留下较大的冠层空隙。

按照上述生境划分的方法将样地划分为 3 种不同的生境类型（图 5），样地 A 中林窗中心占总比例的 7.31%（117 个），林窗边缘占 32.62%（522 个），林冠区占 60.06%（961 个）；样地 B 中林窗中心占 10%

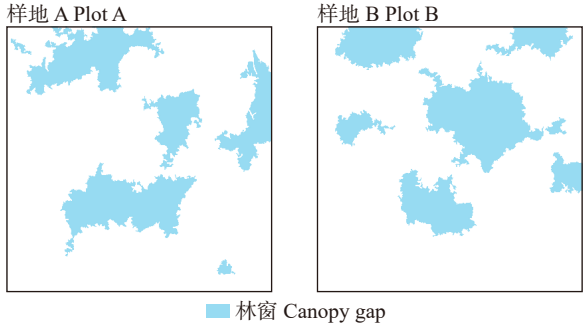
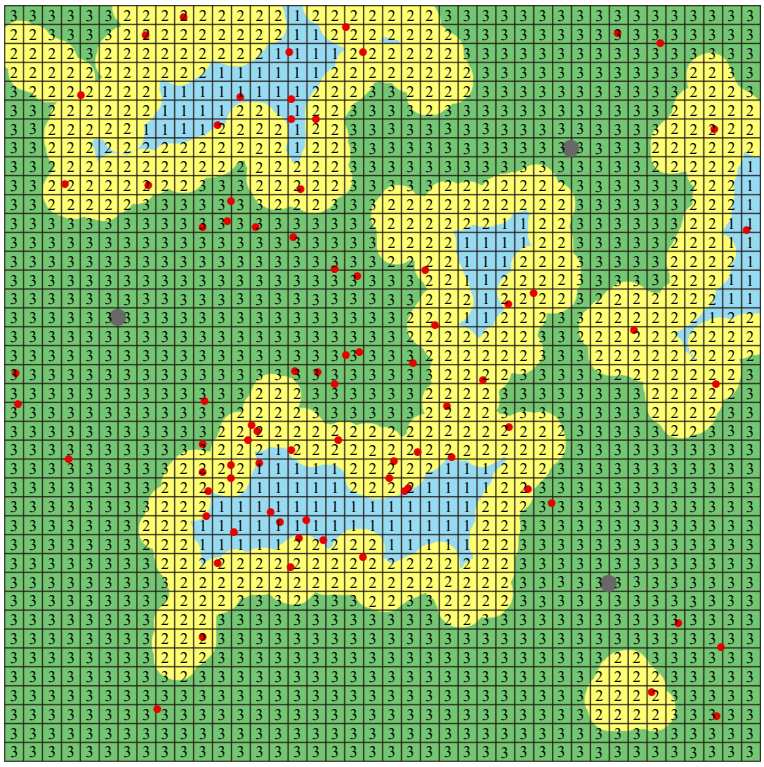
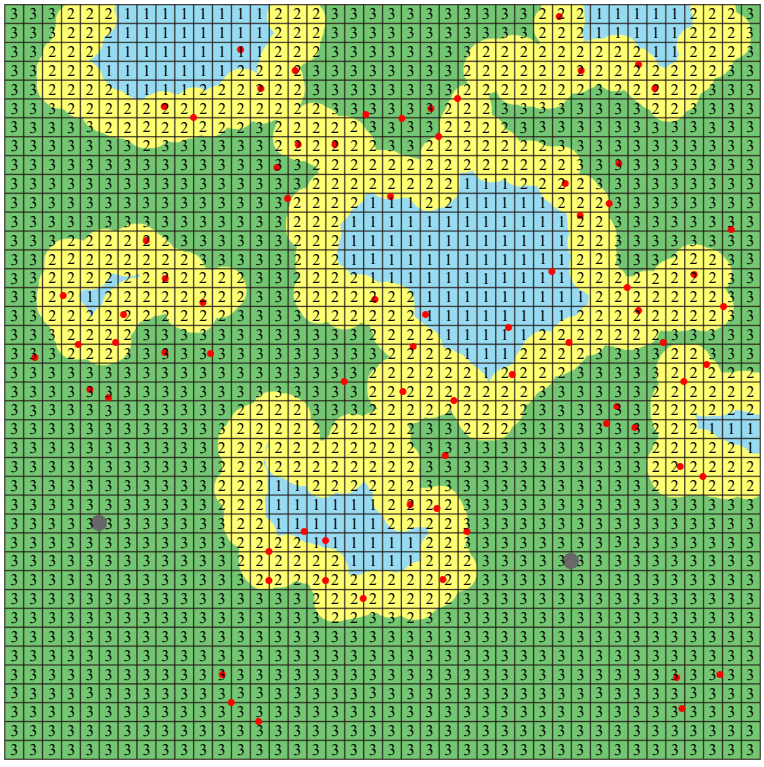


图 4 2 个样地的林窗分布图

Fig. 4 Distribution diagram of forest gaps of two sample plots



样地 A Plot A



样地 B Plot B

黄檗 *Phellodendron amurense*　枯立木 Dead standing tree

林窗边缘 Forest gap edge　林窗中心 Forest gap center　林冠区 Canopy area

每个小样格为 1 m × 1 m。小样格内的数字表示生境类型。不同的颜色代表不同的生境类型，蓝色为林窗中心，标记为生境类型 1; 黄色为林窗边缘，标记为生境类型 2; 绿色为林冠区，标记为生境类型 3。The size of each plot is 1 m × 1 m. The number in the small square indicates the habitat type. Different colors represent varied habitat types, blue indicates the center of forest gaps, marked as habitat type 1; yellow indicates the edge of forest gaps, marked as habitat type 2; green indicates the area of canopy, marked as habitat type 3.

图 5　样地生境类型划分

Fig. 5　Classification of habitat types in the sample plot

(160 个)，林窗边缘占 29.43%（471 个），林冠区占 60.5%(969 个)。物种完全随机模型检验结果表明(表 1)，黄檗幼树在 2 个样地的空间分布均与林窗边缘呈显著正相关，与林冠区显著负相关，与林窗中心没有明显倾向性。林窗中心密度为 0.076 株/m^2 和 0.043 株/m^2，林窗边缘为 0.088 株/m^2 和 0.093 株/m^2，林冠区为 0.024 株/m^2 和 0.029 株/m^2。黄檗幼树在各生境类型中的存活密度梯度为林窗边缘 > 林窗中心 > 林冠区，林冠结构与存活黄檗幼树的空间分布有显著关联性，林窗边缘的生境条件最适宜黄檗存活。

表 1　幼树与每种生境类型的关联性

Tab. 1　Association between saplings and each habitat type

样地 Sample plot	生境1 Habitat 1		生境2 Habitat 2		生境3 Habitat 3	
	幼树数量 Sapling number	显著性 Significance	幼树数量 Sapling number	显著性 Significance	幼树数量 Sapling number	显著性 Significance
A	9	N	46	+	24	−
B	7	N	44	+	24	−

注：+.正关联；−.负关联；N.中性。Notes: +, positively associated; −, negatively associated; N, neutral.

2.3　幼树个体发育与其所处位置的关系

物种对不同生境的响应和利用存在差异，其基径、树高和冠幅大小等性状是植株对其所处生境适应性的表现。黄檗幼树长势的 t 检验结果表明(图 6)，冠层结构对林下黄檗幼树的生长产生了显著的影响，黄檗幼树基径的生长状况在林窗边缘显著高于林窗中心和林冠区($P < 0.01$)，但在林冠区与林窗中心之间没有显著差异。黄檗的冠幅和树高则呈现显著的梯度变化($P < 0.05$)，即林窗边缘 > 林冠区 > 林窗中心。

3　讨　　论

分析树木的空间分布可以推断该种群对环境的适应性[12]，幼树空间分布主要受生境异质性和扩散限制因素的影响[31−32]，在已经排除扩散限制的前提下，样地中存活黄檗的空间格局在 0 ~ 4 m 的小尺度上没有表现出明显的倾向性，但随着尺度增大，逐渐表现为聚集分布格局(图 3)，说明黄檗的分布格局主要受到生境异质性的影响。林下的微生境条件通常分布不均匀，有限资源的斑块状分布会影响植株的空间格局[33]，导致黄檗个体在样地中的某些区域中存活率更高，经过 7 年的自然生长和死亡，我们发现黄檗对不同生境的适应性不同。

林窗对林下生境最直接的影响是改变生境中的光照条件，但林下的光环境并不是同质的，大林窗比小林窗可获得更多的光照，林窗中心的光照强度高于林窗边缘[34−35]。黄檗幼树基径的生长状况在林窗边缘的显著高于其他区域，而在林冠区和林窗中心之间没有显著差异；黄檗幼树的冠幅和树高则呈现显著的梯度变化($P < 0.05$)，即林窗边缘 > 林冠区 > 林窗中心(图 6)。耐阴的树种在弱光环境中会在基径、树高和树冠中进行碳的重分配以适应低光环境，通常会通过降低基径来增加树高和冠幅生长的方式以最大程度获取阳光[3]，植株表现为“细长”而“冠大”的特征。林冠区的黄檗幼树可能采取了类似的生长策略，将更多碳分配于植株高度和树冠的生长，以提高其对光的截获能力，所以其树高和树冠相较于林窗中心长势更好；在林窗中心，由于光照相对更强烈，树木暴露在无遮蔽的强光下，得到的有效光辐射可能超出了它们所能利用的最高水平，抑制了其树冠和树高的生长；在林窗边缘的中等遮蔽条件下，黄檗的生长状况好于林窗中心和林冠下，这与前人研究结论一致，李霞等[36]和张玲等[37]对不同遮荫条件下黄檗形态特征、生理指标的研究中发现轻度和中度遮蔽处理有利于黄檗植株地上形态生长，并增加叶绿素含量以适应遮荫环境，但重度遮蔽会降低其可溶性糖的积累。

不适宜的生境会抑制植物的生长速度，甚至导致个体死亡，存活个体的空间分布可以表示其对特定生境的倾向性[38]。生境关联分析的结果表明，存活黄檗幼树的空间分布与林窗边缘呈显著正关联，与林冠区显著负关联，而林窗中心对其存活没有显著影响(表 1)，黄檗幼树在各类生境的存活密度梯度为林窗边缘 > 林窗中心 > 林冠区，这与黄檗生长状况的结果存在差异，虽然黄檗树高和树冠的长势在林冠下高于林窗中心，但可能是其在弱光环境胁迫下引起的徒长现象[39]，长期的逆境胁迫最终会导致其死亡。

即使在相同的林冠环境下，不同植物的幼苗存活率也可能存在显著差异，这与该物种对林下遮蔽环境的耐受性[40]有关，顶级种的幼苗通常生活在郁闭度高的森林下层，其幼年期可以忍耐较荫蔽的环境，而先锋种幼苗则需要较强的光照[41]。在野生黄檗分布及生长的研究中，通常认为黄檗为喜光植

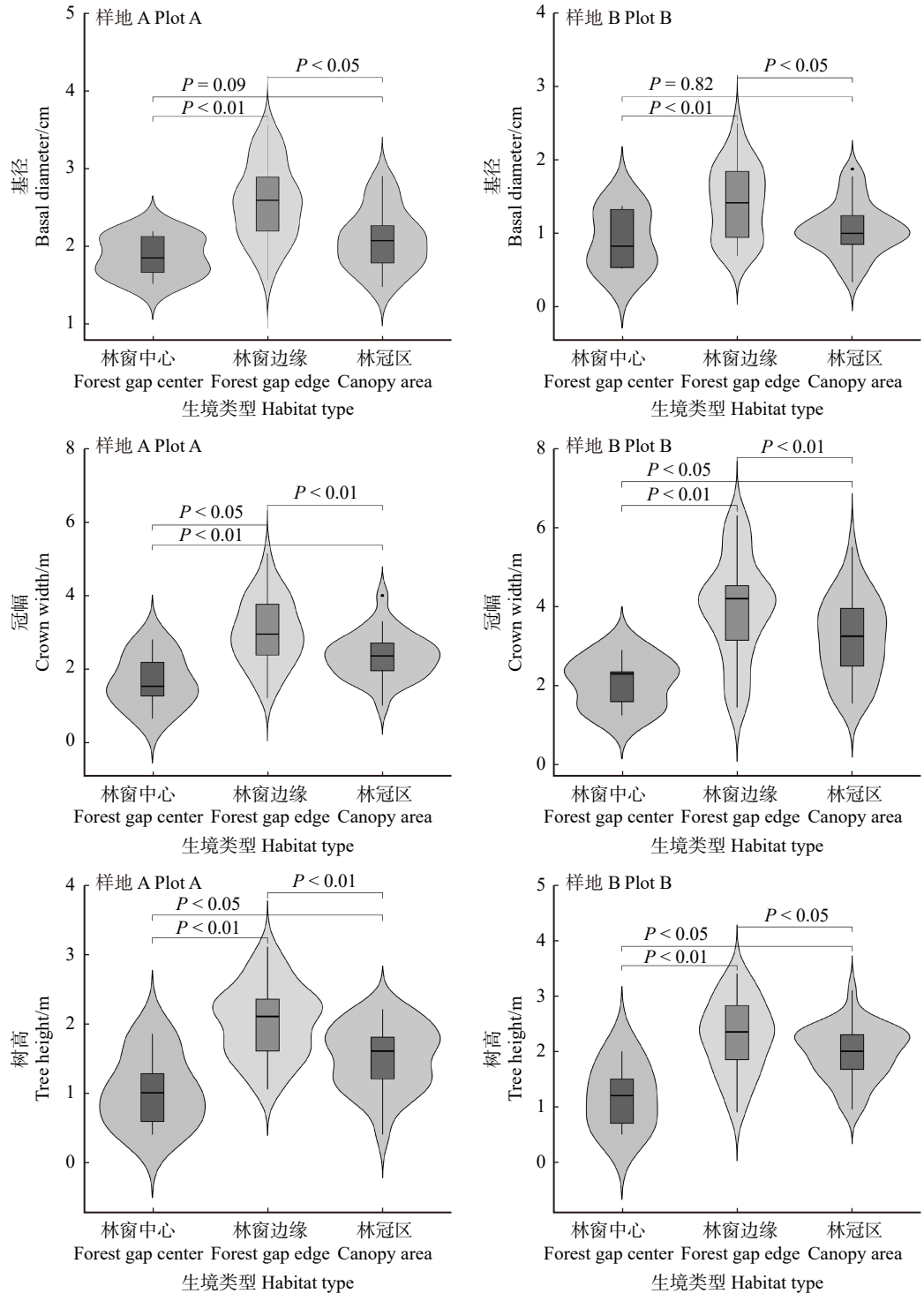


图 6　黄檗幼树在各生境类型中的生长状况

Fig. 6　Growth status of *Phellodendron amurense* saplings in various habitat types

物[15,42−43]，而试验条件下的黄檗幼苗在全光照下受到抑制，更适宜中等遮蔽的光照条件[36−37]。这可能是因为研究中黄檗的生活史阶段不同，对野生黄檗的研究多为成年木，而试验条件下的黄檗为幼年期。结合前人研究，我们认为黄檗在幼树期具有一定的耐阴性，但如其他演替后期物种一样[44]，黄檗需要借助林窗的帮助以到达主林层，所以林窗边缘的中等光照条件最适宜其定植。

此外，枯立木和幼龄乔木可以表示样地的林分动态和冠层结构变化情况。森林中的枯木分解时间较长，枯立木可以证明其所处位置在过去几年曾有过树冠遮蔽。在样地调查过程中，我们对研究区域的枯立木及幼龄乔木的数量和分布进行了记录（图 5），但研究区域的枯立木数量很少，这可能有两个原因：(1)关于冠层扰动的研究表明，在 10 年尺度上的冠层扰动不会很多[22]，我们的样地布置时间相

对而言仍较短；(2)人类活动干扰造成的树木死亡是林窗形成的重要原因，我们的研究区域位于自然保护区中且没有进行人工择伐和抚育，人类干扰较弱，从而没有较多的冠层扰动情况。幼龄乔木可以代表其所处位置在过去几年可能没有树冠遮蔽，我们在点云数据处理时，已将低矮的幼龄乔木去掉。所以本文认为冠层动态在研究区域较弱，没有进行冠层动态对林下黄檗幼树影响的研究。

4 结　　论

本文分析了林窗空间格局对林下黄檗幼树生长和分布的影响，研究结果表明，林窗空间结构导致的林下异质性生境是影响黄檗幼树生长发育和空间分布的重要原因，林窗中心和林冠区都会对黄檗幼树的生长发育产生抑制，林窗边缘的生境条件更适宜黄檗存活。如果对黄檗进行迁地保护，建议在微生境选择上，以林窗边缘为宜，或者在其偏上方开辟人工林窗，可以为黄檗幼树的生长和存活提供适宜的生境条件。

参 考 文 献

[1] Runkle J R. Pattern of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern north America[J]. Ecology, 1982, 63(5): 1533−1546.

[2] Zhang C Y, Zhao Y Z, Zhao X H, et al. Species-habitat associations in a northern temperate forest in China[J]. Silva Fennica, 2012, 46: 501−519.

[3] 殷东生, 沈海龙. 森林植物耐荫性及其形态和生理适应性研究进展 [J]. 应用生态学报, 2016, 27(8): 2687−2698.
Yin D S, Shen H L. Shade tolerance and the adaptability of forest plants in morphology and physiology: a review[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(8): 2687−2698.

[4] de Avila A L, Schwartz G, Ruschel A R, et al. Recruitment, growth and recovery of commercial tree species over 30 years following logging and thinning in a tropical rain forest[J]. Forest Ecology and Management, 2017, 385: 225−235.

[5] Petritan I C, von Lupke B, Petritan A M. Effects of root trenching of overstorey Norway spruce (*Picea abies*) on growth and biomass of underplanted beech (*Fagus sylvatica*) and Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) saplings[J]. European Journal of Forest Research, 2011, 130(5): 813−828.

[6] Vickers L A, Larsen D R, Knapp B O, et al. The impact of overstory density on sapling height growth in the Missouri Ozarks: implications for interspecific differentiation during canopy recruitment[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2014, 44(11): 1320−1330.

[7] Watt A S. Pattern and process in the plant community[J]. Journal of Ecology, 1947, 35(1/2): 1−22.

[8] Agyeman V K, Swaine M D, Thompson J. Responses of tropical forest tree seedlings to irradiance and the derivation of a light response index[J]. Journal of Ecology, 1999, 87(5): 815−827.

[9] 王成, 庞学勇, 包维楷. 低强度林窗式疏伐对云杉人工纯林地表微气候和土壤养分的短期影响 [J]. 应用生态学报, 2010, 21(3): 541−548.
Wang C, Pang X Y, Bao W K. Short term effects of low in tensity thinning siulated by gap on ground microclimate and soil nutrients of pure spruce plantation[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(3): 541−548.

[10] 成钢, 张丹, 王伟亮, 等. 植物间化感作用机理研究进展 [J]. 福建林业科技, 2015, 42(1): 246−250.
Cheng G, Zhang D, Wang W L, et al. Advances in research on the allelopathic of plants[J]. Journal of Fujian Forestry Science and Technology, 2015, 42(1): 246−250.

[11] Muscolo A, Bagnato S, Sidari M, et al. A review of the roles of forest canopy gaps[J]. Journal of Forestry Research, 2014, 25(4): 725−736.

[12] Kerstin W, Florian J, David W. Do spatial effects play a role in the spatial distribution of desert-dwelling *Acacia raddiana*?[J]. Journal of Vegetation Science, 2000, 11(4): 473−484.

[13] He F, Duncan R P. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth douglas fir forest[J]. Journal of Ecology, 2000, 88(4): 676−688.

[14] de Lima R A F, Prado P I, Martini A M A, et al. Improving methods in gap ecology: revisiting size and shape distributions using a model selection approach[J]. Journal of Vegetation Science, 2013, 24(3): 484−495.

[15] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志 第 43 卷第 2 册芸香科 [M]. 北京: 科学出版社, 1990: 2−100.
Flora of China Editorial Committee of Chinese Academy of Sciences. Flora reipublicae *Popularis sinicae*[M]. Beijing: Science Press, 1990: 2−100.

[16] 郭庆华, 陈林海. 激光雷达数据处理方法: LiDAR360 教程 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2020.
Guo Q H, Chen L H. LiDAR data processing: LiDAR360 tutorial[M]. Beijing: Higher Education Press, 2020.

[17] Goulamoussene Y, Bedeau C, Descroix L, et al. Environmental control of natural gap size distribution in tropical forests[J]. Biogeosciences, 2017, 14(2): 353−364.

[18] He Z S, Wang L J, Jiang L, et al. Effect of microenvironment on species distribution patterns in the regeneration layer of forest gaps and non-gaps in a subtropical natural forest, China[J]. Forests, 2019, 10(2): 90.

[19] Zhu C Y, Zhu J J, Wang G G, et al. Dynamics of gaps and large openings in a secondary forest of Northeast China over 50years[J]. Annals of Forest Science, 2019, 76(3): 72.

[20] 臧润国, 徐化成. 林隙 (GAP) 干扰研究进展 [J]. 林业科学, 1998, 34(1): 92−100.
Zang R G, Xu H C. Advances in forest gap disturbance research[J]. Scientia Silvae Sinicae, 1998, 34(1): 92−100.

[21] Pedersen B S, Howard J L. The influence of canopy gaps on overstory tree and forest growth rates in a mature mixed-age, mixed-species forest[J]. Forest Ecology and Management, 2004,

196(2−3): 351−366.

[22] Omelko A, Ukhvatkina O, Zhmerenetsky A. Disturbance history and natural regeneration of an old-growth Korean pine-broadleaved forest in the Sikhote-Alin mountain range, southeastern Russia[J]. Forest Ecology and Management, 2016, 360: 221−234.

[23] Ripley B D. The second-order analysis of stationary point processes[J]. Journal of Applied Probability, 1976, 13(2): 255−266.

[24] 王本洋, 余世孝. 种群分布格局的多尺度分析 [J]. 植物生态学报, 2005, 29(2): 235−241.
Wang B Y, Yu S X. Multi-scale analyses of population distribution patterns[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2005, 29(2): 235−241.

[25] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology[J]. Oikos, 2004, 104(2): 209−229.

[26] Fangliang H, Legendre P, Lafrankie J V. Distribution patterns of tree species in a Malaysia tropical rain forest[J]. Journal of Vegetation Science, 1997, 8(1): 105−114.

[27] 张树梓. 海南岛热带天然老龄林物种多样性维持机制研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017.
Zhang S Z. Study on the maintenance mechanisms of species diversity in the natural old growth tropical forests on Hainan Island, China[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2017.

[28] 郝珉辉, 张忠辉, 赵珊珊, 等. 吉林蛟河针阔混交林树木生长的空间关联格局 [J]. 生态学报, 2017, 37(6): 1922−1930.
Hao M H, Zhang Z H, Zhao S S, et al. Spatial autocorrelation patterns of tree growth in a coniferous and broad-leaved mixed forest in Jiaohe of Jilin Province[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(6): 1922−1930.

[29] Legendre P, Mi X C, Ren H B, et al. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China[J]. Ecology, 2009, 90(3): 663−674.

[30] Zuleta D, Russo S E, Barona A, et al. Importance of topography for tree species habitat distributions in a terra firme forest in the Colombian Amazon[J]. Plant and Soil, 2020, 450: 133−149.

[31] 王婷, 任思远, 袁志良, 等. 密度制约对宝天曼落叶阔叶林锐齿栎死亡前后分布格局的影响 [J]. 生物多样性, 2014, 22(4): 449−457.
Wang T, Ren S Y, Yuan Z L, et al. Effects of density dependence on the spatial patterns of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* trees in deciduous broad-leaved forest in the Baotianman Nature Reserve, central China[J]. Biodiversity Science, 2014, 22(4): 449−457.

[32] Lin Y C, Chang L W, Yang K C, et al. Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation[J]. Oecologia, 2011, 165(1): 175−184.

[33] Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, et al. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands[J]. Journal of Ecology, 2008, 96(4): 807−820.

[34] Chazdon R L, Pearcy R W. The importance of sunflecks for forest understory plants[J]. Bioscience, 1991, 41(11): 760−766.

[35] Charles D C, Julie S D, William J P, et al. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1990, 20(5): 620−631.

[36] 李霞, 于涛, 阎秀峰. 光强对黄檗幼苗生长及抗氧化酶活性的影响 [J]. 东北林业大学学报, 2008, 35(1): 25−27.
Li X, Yu T, Yan X F. Effects of light intensity on growth and antioxidant enzyme activities of *Amur* corktree seedings[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2008, 35(1): 25−27.

[37] 张玲, 张东来. 遮荫条件下黄檗生长和生理响应的性别差异研究 [J]. 植物研究, 2020, 40(5): 1−8.
Zhang L, Zhang D L. Gender differences in growth and physiological respond of *Phellodendron amurense* Rupr. in condition of overshadow[J]. Bulletin of Botanical Research, 2020, 40(5): 1−8.

[38] Potts M D, Ashton P S, Kaufman L S, et al. Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in Northwest Borneo[J]. Ecology, 2002, 83(10): 2782−2797.

[39] 王进欣, 张一平. 林窗微环境异质性及物种的响应 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2002, 26(1): 69−74.
Wang J X, Zhang Y P. A review on within-gap micro-environmental heterogeneity and species' response[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2002, 26(1): 69−74.

[40] Paquette A, Bouchard A, Cogliastro A. Survival and growth of under-planted trees: a meta-analysis across four biomes[J]. Ecological Applications, 2006, 16(4): 1575−1589.

[41] Swaine M D, Whitmore T C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests[J]. Vegetatio, 1988, 75: 81−86.

[42] 黄治昊, 周鑫, 张孝然, 等. 北京地区黄檗分布与环境因子的关系 [J]. 植物科学学报, 2017, 35(1): 56−63.
Huang Z H, Zhou X, Zhang X R, et al. Relationship between the distribution of *Phellodendron amurense* and environmental factors in the Beijing area[J]. Plant Science Journal, 2017, 35(1): 56−63.

[43] 李静贤. 北京山区野生黄檗数量特征研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2013.
Li J X. Study on quantitative characteristics of wild *Phellodendron amurense* in Beijing mountainous area[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2013.

[44] Whitmore T C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees[J]. Ecology, 1989, 70: 536−538.

（责任编辑　范　娟
责任编委　臧润国）