

长白山北坡云冷杉林和落叶松林 物种组成与群落结构*

匡旭^{1,2} 邢丁亮^{1,2} 张昭臣^{1,2} 宋厚娟^{1,2} 王芸芸^{1,2} 房帅^{1,2} 原作强¹ 叶吉¹
蔺菲^{1,2} 王绪高¹ 郝占庆^{1**}

(¹中国科学院沈阳应用生态研究所森林与土壤生态国家重点实验室, 沈阳 110164; ²中国科学院大学, 北京 100049)

摘要 云冷杉林是长白山北坡保存最完整的森林植被, 而落叶松林是长白山的隐域性森林植被. 为了更好地了解其物种组成和群落结构等基本特征, 于2010年在长白山北坡自然保护区内分别建立了4 hm²的云冷杉林和落叶松林长期监测样地, 对样地内所有胸径≥1 cm的木本植物进行了定位、调查和挂牌. 结果表明: 云冷杉林样地木本植物有22种, 隶属于6科12属; 落叶松林样地木本植物有22种, 隶属于8科16属. 两样地物种组成差异不大, 区系组成基本上都属于北温带成分. 云冷杉林样地木本植物独立个体数为8640株, 包括分支数为9257株; 落叶松林样地木本植物独立个体数为3696株, 包括分支数为4060株. 两样地优势种明显, 云冷杉林样地, 臭冷杉和长白落叶松处于优势地位, 其重要值分别占有所有物种的38.7%和23.9%; 落叶松林样地, 长白落叶松占绝对优势, 其重要值占有所有物种的61.9%. 两样地群落更新良好, 径级结构均呈倒“J”型. 云冷杉林样地, 臭冷杉径级结构呈倒“J”型, 长白落叶松径级结构呈正态分布; 落叶松林样地, 长白落叶松胸径≥10 cm个体的径级结构呈正态分布. 主要物种空间分布在两个样地中随径级和空间尺度的变化表现出不同的格局, 共有种在不同样地间表现出不同的格局.

关键词 云冷杉林 落叶松林 物种组成 径级结构 空间分布

文章编号 1001-9332(2014)08-2149-09 中图分类号 Q145.2 文献标识码 A

Species composition and community structure of a spruce-fir forest and a larch forest on the northern slope of Changbai Mountains, Northeast China. KUANG Xu^{1,2}, XING Ding-liang^{1,2}, ZHANG Zhao-chen^{1,2}, SONG Hou-juan^{1,2}, WANG Yun-yun^{1,2}, FANG Shuai^{1,2}, YUAN Zuo-qiang¹, YE Ji¹, LIN Fei^{1,2}, WANG Xu-gao¹, HAO Zhan-qing¹ (¹State Key Laboratory of Forest and Soil Ecology, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110164, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2014, 25(8): 2149-2157.

Abstract: Spruce-fir forest is the best protected forest vegetation, while larch forest is intrazonal vegetation on the northern slope of Changbai Mountains. To further understand their species composition and community structure, we established a 4 hm² forest permanent plot in each of these two forests in 2010. All free-standing plant species with DBH (diameter at breast height) ≥1 cm were mapped, tagged, and identified to species. The results showed that there were 9257 stems belonging to 8640 genotype individuals, 22 species, 6 genera and 12 families in the spruce-fir forest plot, while 4060 stems belonging to 3696 genotype individuals, 22 species, 8 genera and 16 families in the larch forest plot. Species composition in the two plots was very similar. Most of the species belonged to the Changbai Mountains plant flora. The analysis of species' importance values showed that there were dominant species in both communities. The spruce-fir forest was dominated by *Abies nephrolepis* and *Larix olgensis*, whose importance values accounted for 38.7% and 23.9% of the sum of importance values over all species in the plot, respectively. The larch forest was dominated

* 国家自然科学基金项目(31370444, 31300517)资助.

** 通讯作者. E-mail: hzq@iae.ac.cn

2013-11-06 收稿, 2014-05-27 接受.

solely by *L. olgensis*, whose importance value accounted for 61.9% of the sum of importance values over all species in the plot. Both forests were in good condition of regeneration and showed a reversed 'J' type in tree size distributions at community level. However, different species showed different shapes in size distribution in the two forests. *A. nephrolepis* showed a reversed 'J' type size distribution in the spruce-fir forest, while *L. olgensis* with $DBH \geq 10$ cm showed a hump-shaped distribution in the larch forest. Spatial distribution patterns of the main species changed differently with size class and spatial scales. Common species had different spatial distribution patterns in the two plots.

Key words: spruce-fir forest; larch forest; species composition; size class structure; spatial distribution.

群落的组成与结构是研究生态系统过程和功能的基础,是探究群落分类和演替的重要内容^[1]. 物种组成和群落结构的研究,在种群特性、物种更新和群落形成及其稳定性与演替规律的阐明中具有重要作用,同时能够为进一步揭示群落的生态学机制提供重要信息^[2]. 长白山是我国东北地区最高的山系,最高峰海拔达 2700 m. 在长白山北坡,随着海拔的升高,雨量增加,气温降低,形成明显的森林垂直分布带^[3-5]. 针叶林是长白山区主要森林植被类型,其中云冷杉林是长白山北坡保存最好的森林植被,主要分布于海拔 1100 ~ 1700 m 的高原上,而落叶松林是长白山的隐域性森林植被,在海拔 500 ~ 1950 m 范围内均有分布,尤其多分布于沿河低洼沼泽地上^[3]. 鉴于不同森林群落的组成与结构存在很大的差异^[6],按照统一规范开展对比研究十分必要.

迄今,针对长白山不同森林植被类型的组成和结构已有许多研究,其中,有不少是关于云冷杉林物种组成和群落结构的研究^[7-9],而对于落叶松林,由于其分布幅度较广,海拔变化较大,研究相对较少. 过去几十年来的研究都是某一时间、针对某一样地调查数据的分析,缺乏较大面积样地的长期动态监测. 森林植被群落组成、结构及个体的空间分布格局随尺度的变化不同^[10]. 样地面积小、监测时间短,稀有物种难以涵盖,很难反映群落水平上的生物多样性格局和过程,不足以认识群落水平上生物多样性的维持机制^[11]. 而建立较大面积的固定样地进行长期的动态监测,是解答诸多问题的有效途径^[12]. 为此,参照巴拿马巴洛科罗拉多岛 (Barro Colorado Island, BCI) 热带雨林样地建设的技术规范,于 2010 年分别建立了 4 hm² 云冷杉林样地和落叶松林样地,对样地的物种组成、区系特征、径级结构和空间分布格局等进行分析和总结,以期今后的长期监测及群落格局、动态的深入研究奠定基础.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

长白山位于中国东北地区吉林省东南部,由于特殊的自然条件及历史、社会原因,使得长白山基本上保持着较原始的自然状态,1960 年建立的长白山自然保护区在 1979 年被联合国科教文组织纳入“人与生物圈计划”保护网^[5].

本地区受太平洋季风气候的影响,雨量丰沛,气候温和,属于温带大陆性气候,夏季温暖多雨且短暂,冬季寒冷而漫长,冬夏气温相差悬殊. 气温的年较差和日较差都很大,无霜期短,冰冻期长. 在长白山北坡,气候随海拔变化较大. 山下(海拔 740 m)年均温度约 2.8 °C,而山顶天池(海拔 2623.5 m)平均温度只有 -7.3 °C 左右. 雨量充沛,山下年均降水量 695 mm,山顶天池年均降水量为 1340 mm^[13]. 海拔升高,气温降低,雨量增加,形成了长白山自下而上明显的森林垂直分布带.

1.2 试验设计

两块样地均位于长白山北坡自然保护区内. 云冷杉林样地(42°08' N, 128°08' E),面积为 200 m × 200 m;样地平均海拔为 1248 m,最低海拔 1244 m,最高海拔 1252 m,高差约 8 m(图 1). 落叶松林样地(42°04' N, 128°14' E),面积 200 m × 200 m;样地平均海拔 1430 m,最低海拔 1425 m,最高海拔 1435 m,高差约为 10 m(图 1). 采用 BCI 热带雨林样地的技术规范,用全站仪把样地分成 100 个 20 m × 20 m 样方,每个 20 m × 20 m 样方又分为 16 个 5 m × 5 m 小样方. 对样方内所有胸径 ≥ 1 cm 的木本植物进行定位、调查和挂牌. 调查内容包括每株植物的胸径和坐标. 物种重要值 = (相对频度 + 相对密度 + 相对优势度) / 3^[14]. 种-面积曲线采用随机取样法,径级分布图以 2 cm 大小的径级间隔进行分析.

1.3 数据处理

利用 R 3.0.1^[15] 软件对数据进行统计分析和作

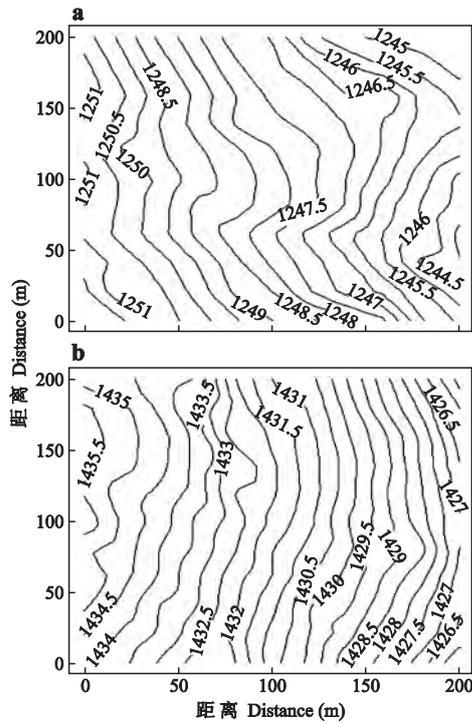


图 1 4 hm²云冷杉林样地和落叶松林样地等高线图
Fig.1 Topographical map in the 4 hm² spruce-fir forest and larch forest plots.
 a) 云冷杉林样地 Spruce-fir forest plots; b) 落叶松林样地 Larch forest plots. 下同 The same below.

图. 图表中数据为平均值 ± 标准差.

2 结果与分析

2.1 区系特征

云冷杉林样地物种共 22 种, 隶属于 6 科 12 属, 其中, 裸子植物 1 科 4 属, 被子植物 5 科 8 属. 物种数最多的科为松科和槭树科, 物种数均为 6, 其次为桦木科、杨柳科、蔷薇科和椴树科, 物种数分别为 5、2、2 和 1. 物种数最多的槭属 (*Acer*) 有 6 个物种, 桦木属 (*Betula*) 有 4 个物种, 冷杉属 (*Abies*) 和云杉属 (*Picea*) 各有 2 个物种, 其余 8 个属均为单种属. 落叶松林样地的物种数为 22 种, 隶属于 8 科 16 属, 其中, 裸子植物 1 科 4 属, 被子植物 7 科 12 属. 所有科中蔷薇科的物种数最多, 为 5. 在所有属中, 槭属的物种数最多, 为 4, 而单种属有 13 个. 两个样地物种共有 32 种, 其中, 共有种 12 个, 隶属于 5 科 8 属. 此外, 根据吴征镒属级类型的区系分类标准^[16], 两样地内的木本植物除了极少的东亚成分外, 主要为北温带成分.

2.2 物种组成

从物种多度来看, 云冷杉林样地 DBH ≥ 1 cm 木本植物的个体数为 8640, 包括分支的个体数为

9257, 以臭冷杉 (*Abies nephrolepis*) 与鱼鳞云杉 (*Picea jezoensis*) 为主构成云冷杉混交林, 林中还散生有红松 (*Pinus koraiensis*)、长白落叶松 (*Larix olgensis*)、枫桦 (*Betula costata*) 和其他阔叶树种; 落叶松林样地 DBH ≥ 1 cm 的木本植物个体数为 3696, 包括分支的个体数为 4060, 主林层以长白落叶松为主, 混有白桦 (*Betula platyphylla*)、崖柳 (*Salix floderusii*) 和臭冷杉等 (表 1). 基于 Hubbell 和 Foster 对于稀有种和偶见种的定义^[17], 云冷杉林样地内稀有种为 7 个 (每公顷个数 ≤ 1 的物种), 偶见种为 9 个 (即每公顷个数为 1 ~ 10 的物种), 分别占物种总数的 31.8% 和 40.9%; 落叶松林样地内稀有种为 9 个, 偶见种为

表 1 4 hm²云冷杉林样地和落叶松林样地 DBH ≥ 1 cm 树种个体数

Table 1 Number of DBH ≥ 1 cm tree species individuals in the 4 hm² spruce-fir forest and larch forest plots

物种 Species	云冷杉林样地 Spruce-fir forest plot	落叶松林样地 Larch forest plot
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	8	1077
崖柳 <i>Salix floderusii</i>	0	209
茶条槭 <i>Acer ginnala</i> subsp. <i>ginnala</i>	0	1
稠李 <i>Padus racemosa</i>	0	38
臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	5359	116
簇毛槭 <i>Acer barbinerve</i>	26	2
大青杨 <i>Populus ussuriensis</i>	1	1
枫桦 <i>Betula costata</i>	4	1
黑桦 <i>Betula dahurica</i>	1	0
红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	2	0
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	538	8
花楷槭 <i>Acer ukurunduense</i>	618	351
花楸 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	7	83
怀槐 <i>Maackia amurensis</i>	0	1
黄刺玫 <i>Rosa xanthina</i>	0	8
假色槭 <i>Acer pseudo-sieboldianum</i>	1	0
接骨木 <i>Sambucus williamsii</i>	0	1
毛山楂 <i>Crataegus maximowiczii</i>	0	1
毛榛 <i>Corylus mandshurica</i>	1	0
青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	215	17
色木槭 <i>Acer mono</i>	18	0
沙松冷杉 <i>Abies holophylla</i>	19	0
山刺玫 <i>Rosa davurica</i>	0	16
山丁子 <i>Malus baccata</i>	0	2
山杨 <i>Populus davidiana</i>	0	34
山樱 <i>Cerasus maximowiczii</i>	5	0
小楷槭 <i>Acer komarovii</i>	32	0
崖柳 <i>Salix floderusii</i>	3	0
鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i>	1035	9
岳桦 <i>Betula ermanii</i>	6	0
长白落叶松 <i>Larix olgensis</i>	734	1718
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	7	2
总计 Total	8640	3696

7 个,分别占物种总数的 40.9% 和 31.8%。此外, Hubell^[11] 假定能足以监测种群生长、更新和死亡动态过程的木本植物种群个体的数量是每公顷 100 个。依此标准,每公顷个体数超过 100 的物种,云冷杉林样地有 5 个,依次为臭冷杉、鱼鳞云杉、长白落叶松、花楷槭 (*Acer ukurunduense*) 和红松,占总物种数的 22.7%,这些物种的个体数占总个体数的 95.9%;落叶松林样地仅有 2 个,长白落叶松和白桦,占总物种数的 9.5%,它们的个体数占 75.6%。从物种多度累积分布图可以看出,云冷杉林样地,个体数最多的臭冷杉占总个体数的 62.0%,个体数最多的前 4 个物种已占总个体数的 89.7%,个体数最多的前 8 个物种占总个体数的 99.0%,其余 14 个物种个体数大约仅占总个体数的 1% (图 2);落叶松林样地,个体数最多的长白落叶松占总个体数的 46.5%,个体数最多的前 4 个物种已占总个体数的 90.8%,前 10 个物种占总个体数的 99.0%,其余 12 个物种个体数占总个体数的 1% (图 2)。共有种在两个样地中的数量差异因物种不同表现出不同的规律,云冷杉林样地臭冷杉、鱼鳞云杉、花楷槭、红松和青楷槭 (*Acer tegmentosum*) 的个体数明显大于落叶松林样地,落叶松林样地长白落叶松、白桦和花楸 (*Sorbus pohuashanensis*) 的个体数明显大于云冷杉林样地,而紫椴 (*Tilia amurensis*)、簇毛槭 (*Acer barbinerve*)、大青杨 (*Populus ussuriensis*) 和枫桦在两个样地中个

体数都不多 相差不大。

云冷杉林样地所有独立个体的平均胸径为 11.92 cm,最大胸径达 135.90 cm (长白落叶松),平均胸径最大的是红皮云杉 (*Picea koraiensis*),达 47.36 cm,但只有 2 个个体。长白落叶松的平均胸径为 40.56 cm,红松为 29.59 cm,鱼鳞云杉和臭冷杉分别为 14.10 和 7.18 cm,花楷槭为 2.72 cm。落叶松林样地内所有独立个体的平均胸径为 16.47 cm,最大胸径为 101.00 cm (长白落叶松)。平均胸径最大的是大青杨,为 29.50 cm,仅有 1 个个体。长白落叶松的平均胸径为 28.27 cm,个体数处于第二位的白桦仅为 6.88 cm。比较两个样地共有种的平均胸径,臭冷杉、簇毛槭、大青杨、花楷槭和青楷槭在两个样地中差异不大,而其他共有种平均胸径在云冷杉林样地整体大于落叶松林样地。

云冷杉林样地内 DBH ≥ 1 cm 的个体的总胸高断面积为 54.73 m² · hm⁻²。其中,胸高断面积 > 1 m² · hm⁻² 的树种有 4 个,依次为长白落叶松 (25.94 m² · hm⁻²)、红松 (11.20 m² · hm⁻²)、臭冷杉 (8.17 m² · hm⁻²) 和鱼鳞云杉 (8.12 m² · hm⁻²)。落叶松林样地 DBH ≥ 1 cm 个体的总胸高断面积为 41.13 m² · hm⁻²。胸高断面积大于 1 m² · hm⁻² 的树种有 2 个,为长白落叶松和白桦,分别为 38.47 和 1.60 m² · hm⁻²。其中,长白落叶松胸高断面积远大于样地中其他树种。对于两样地的共有种,长白落叶松的胸高断面积在落叶松林样地中较大,红松、臭冷杉和鱼鳞云杉的胸高断面积在云冷杉林样地大于落叶松林样地,其他共有种胸高断面积差异不明显。

云冷杉林样地中重要值 > 1 的物种有 6 个,依次为臭冷杉 (38.74)、长白落叶松 (23.93)、鱼鳞云杉 (15.24)、红松 (12.87)、花楷槭 (4.99) 和青楷槭 (2.00);落叶松林样地中重要值最大的前 6 个物种依次为长白落叶松、白桦、花楷槭、崖柳、臭冷杉和花楸,分别为 61.19、20.43、6.58、4.66、2.28 和 1.70,其他物种的重要值均 < 1。云冷杉林样地中臭冷杉和鱼鳞云杉的重要值明显大于落叶松林样地,落叶松林样地的长白落叶松的重要值明显大于云冷杉林样地。

利用随机取样方法,绘制了种-面积和个体数-面积关系散点图。由种-面积曲线可以看出,两个样地种-面积曲线的斜率都有逐渐变小的趋势,两样地种-面积曲线的斜率整体差异不大。两样地的个体数-面积曲线斜率基本保持恒定,个体数随取样面积增大呈线性增加趋势 (图 3)。

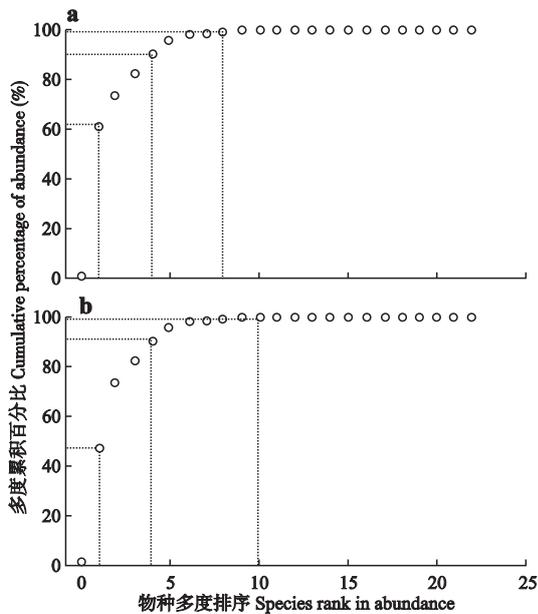


图 2 4 hm² 云冷杉林样地和落叶松林样地物种多度累积分布

Fig. 2 Cumulative distribution of species abundance in the 4 hm² spruce-fir forest and larch forest plots.

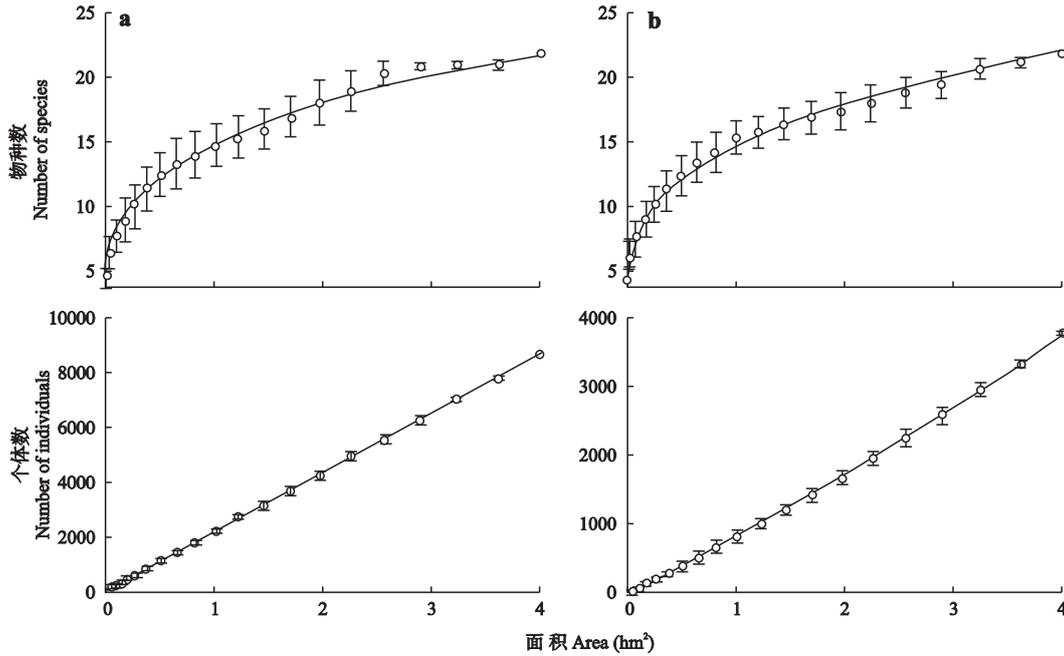


图 3 4 hm² 云冷杉林样地和落叶松林样地中不同取样面积下物种数和个体数
 Fig. 3 Numbers of species and individuals in different sampling area in the 4 hm² spruce-fir forest and larch forest plots.

2.3 径级结构

云冷杉林样地和落叶松林样地内所有独立个体的径级分布基本均呈倒“J”型,小径级的个体数较多,而大径级的个体数较少,两个样地更新较好(图 4). 在云冷杉林样地中, DBH ≤ 10 cm 的个体数为

5854, 占总个体数的 67.8%, DBH ≥ 30 cm 的个体数为 1115, 占总个体数的 12.9%; 在落叶松林样地中, DBH ≤ 10 cm 的个体数为 2125, 占总个体数的 57.5%, DBH ≥ 30 cm 的个体数为 942, 占总个体数的 25.5%.

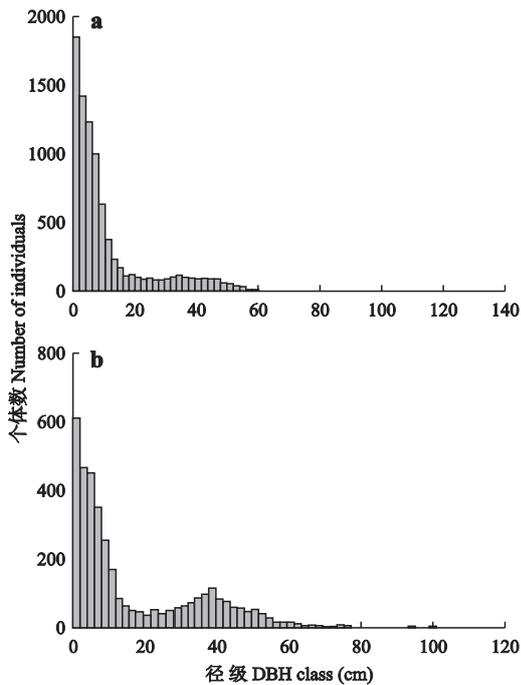


图 4 4 hm² 云冷杉林样地和落叶松林样地的径级结构
 Fig. 4 Size class of all individuals in the 4 hm² spruce-fir forest and larch forest plots.

对样地中物种重要值在前 4 位的物种进行径级分析. 在云冷杉样地, 臭冷杉径级分布呈倒“J”型, 小径级的个体数大于大径级的个体数; 鱼鳞云杉径级分布呈“L”型, DBH ≤ 6 cm 的个体数为 508, 占总个体数的 49.1%, DBH ≥ 6 cm 的各径级个体数相差不大; 长白落叶松径级分布呈正态分布, DBH 为 20 ~ 60 cm 的个体较多; 红松径级分布呈近似正态分布(图 5). 在落叶松林样地, 长白落叶松 DBH ≥ 10 cm 的径级分布呈正态分布; 白桦的径级分布呈倒“J”型, 小径级的个体较多; 花楷槭的径级分布呈 L 型, DBH ≥ 4 cm 的各径级个体数均较少; 崖柳的径级分布呈正态分布(图 5).

共有种在两个样地的径级分布表现出一定的差异性. 臭冷杉在云冷杉林样地的径级分布呈倒“J”型, 在云冷杉林样地个体主要分布在 DBH ≤ 14 cm 范围内, 此外, DBH 为 20 ~ 60 cm 也有少数个体. 鱼鳞云杉在云冷杉样地中个体数为 1015, 径级分布呈“L”型, 而在落叶松林样地仅有 9 个个体. 长白落叶松在两个样地都有较多个体, 在云冷杉林样地呈正态分布, 在落叶松林样地呈近似正态分布.

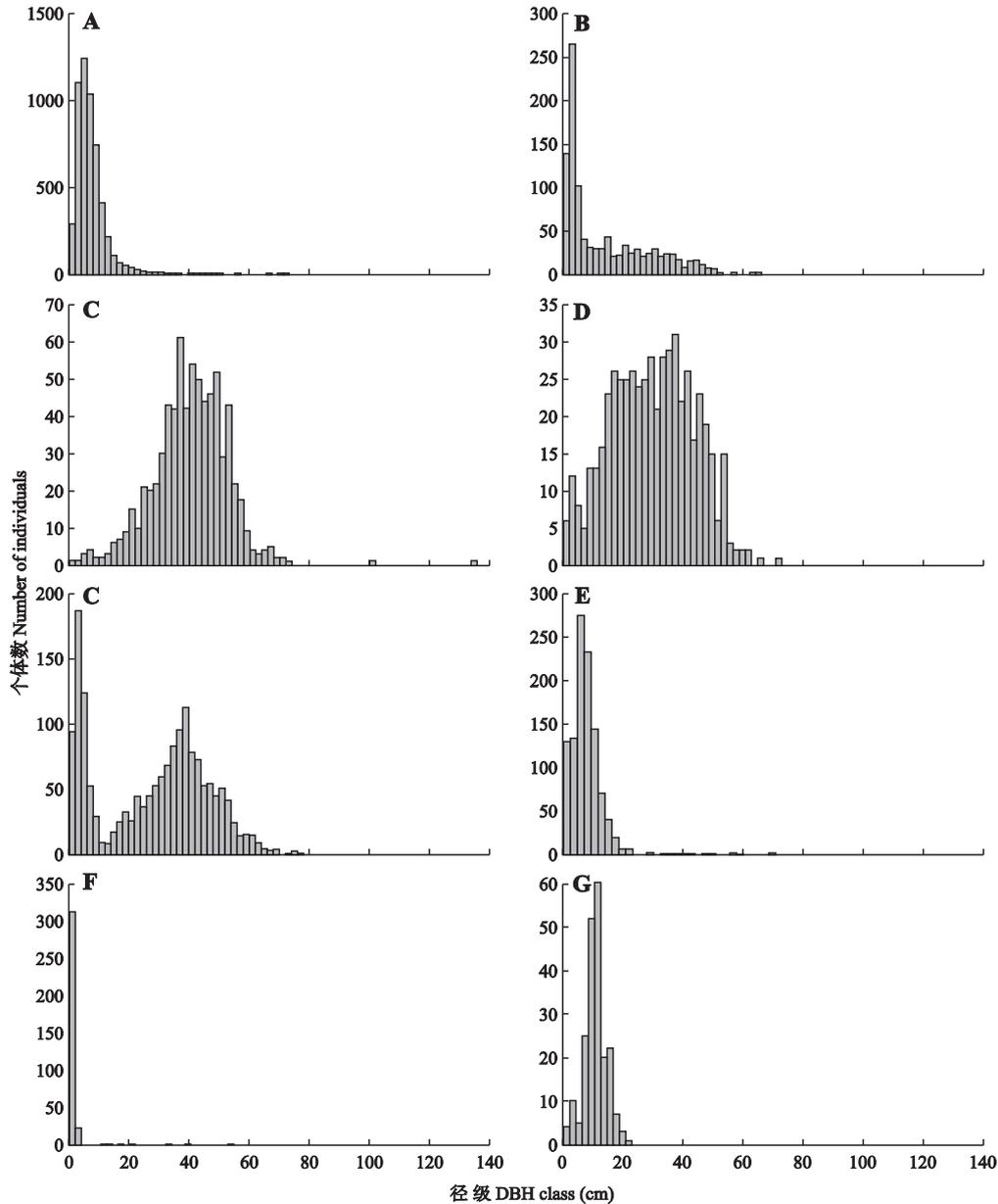


图 5 4 hm² 云冷杉林和落叶松林样地主要树种的径级结构

Fig. 5 Size class of dominant species in the 4 hm² spruce-fir forest and larch forest plots.

A: 臭冷杉 *Abies nephrolepis*; B: 鱼鳞云杉 *Picea jezoensis*; C: 长白落叶松 *Larix olgensis*; D: 红松 *Pinus koraiensis*; E: 白桦 *Betula platyphylla*; F: 花楷槭 *Acer ukurunduense*; G: 崖柳 *Salix floderusii*. 下同 The same below. 上面 4 个小图为云冷杉林样地, 下面 4 个小图为落叶松林样地 The 4 small figures on the front are spruce-fir forest plots, and the 4 small figures on the back are larch forest plots.

2.4 优势种的空间分布格局

由图 6 可以看出, 对两个样地的主要物种的空间格局进行分析, 臭冷杉在云冷杉林中呈明显的聚集分布, 在样地内由西南到东北方的对角线上, 聚集程度大于东南-西北的对角线; 臭冷杉在落叶松林中个数约为云冷杉林中个体数的 1/50, 主要分布于样地的西南角. 鱼鳞云杉在云冷杉林中分布比较均匀, 没有表现出明显的聚集分布; 鱼鳞云杉在落叶松林样地中仅有 9 个个体, 散落在样地中. 长白落叶松均

匀分布在云冷杉林样地中, 而在落叶松林样地, 除东北角表现出一定的聚集性外, 其他空间分布较为均匀. 红松较均匀地分布于整个云冷杉林样地内. 白桦在落叶松林样地的西南-东北方对角线上分布较少.

3 讨 论

3.1 区系特征

云冷杉林样地和落叶松林样地的植物区系基本上都属于北温带分布, 这侧面反映出北温带分布在

不同的环境条件有关. 云冷杉林样地生长着大量的臭冷杉和鱼鳞云杉, 还存在着一定量的长白落叶松和红松等树种. 王战等^[3]根据海拔不同将暗针叶林带分为苔藓岳桦云冷杉林(海拔 1620 m)和苔藓红松云冷杉林(1270 m), 并认为苔藓红松云冷杉林是暗针叶林带的下限. 从海拔和物种组成来看, 云冷杉林样地属于苔藓红松云冷杉林. 落叶松林样地的个体数平均每公顷 924 株, 远大于王战等^[3]在落叶松林样地中每公顷 360 株的调查结果, 这可能与本研究调查树木胸径较小(1 cm)有关. 此外, 云冷杉林样地每公顷树木株数远大于落叶松林样地. 结合长白山阔叶红松林样地和长白山次生杨桦林样地的调查结果, 单位面积株数(株·hm⁻²)大小顺序为次生杨桦林样地 > 云冷杉林样地 > 阔叶红松林样地 > 落叶松林样地, 其中, 单位面积株数没有随海拔变化发生简单减小或增加的规律. 另外, 云冷杉林样地和落叶松林样地内有较多的稀有种, 其种数分别占物种总数的 31.8% 和 40.9%, 这与热带雨林^[22-23]和亚热带森林^[24]相近.

研究样地中物种个体数必须达到一定量才能足以对其存活和生长进行监测, 小面积很难对群落中所有物种的个体数进行全面的认识. 例如, 云冷杉林样地和落叶松林样地包含了大量的稀有种(分别占物种总数的 31.8% 和 40.9%), 用传统的方法是很难发现这一现象的, 更难以解释稀有种在群落中发挥的作用.

3.3 径级结构

云冷杉林样地和落叶松林样地的所有个体的径级结构均呈倒“J”型, 说明群落处于正常的生长状态. 云冷杉林样地中, 优势物种臭冷杉呈倒“J”型, 有较好的生活史; 鱼鳞云杉呈“L”型, DBH ≤ 6 cm 的小径级个体较多, 物种更新较好; 长白落叶松呈正态分布, DBH 为 20 ~ 60 cm 的中径级个体占多数. 与典型云冷杉林样地不同, 本研究中, 臭冷杉的重要值明显大于鱼鳞云杉, 这可能与鱼鳞云杉和臭冷杉的树种组成在不同林龄阶段发生有规律的更替现象有关^[25]. 臭冷杉和鱼鳞云杉的生长更新明显优于长白落叶松, 这与林内的郁闭程度更适合阴性树种生长有关. 落叶松林样地, 长白落叶松有较多 DBH < 10 cm 的个体, DBH ≥ 10 cm 个体的径级结构呈正态分布, 其生长状况良好; 白桦尽管有较多的小径级个体, 但作为阳性先锋树种很可能成为衰退型树种; 臭冷杉重要值排在第五位, 但主要是小径级个体, 未来可能有较好的更新. 此外, 共有种长白落叶松在两样

地表现出了不同的径级结构: 落叶松林样地中有更多的小径级个体, 这与落叶松林的形成原因有关. 在长白山, 落叶松林是干扰后形成的次生群落, 郁闭度较低, 致使阳性物种长白落叶松的小径级个体能够进入.

森林群落的结构和组成是决定其演替方向的基础^[26-27]. 赵大昌^[4]和徐文锋等^[28]先后指出, 落叶松是云冷杉林遭到破坏后, 由于森林环境的改变, 阳光暴露, 落叶松、白桦等阳性先锋树种进入形成的; 从演替过程来看, 它不是一种稳定植被类型. 随着时间的推移、群落内种间关系的发展以及环境条件的变化, 终将被云冷杉林更替. 本研究发现了相关现象. 如在云冷杉样地中, 臭冷杉重要值最大, 长白落叶松次之, 鱼鳞云杉处在第三位, 但长白落叶松中径级个体较多, 而臭冷杉和鱼鳞云杉小径级个体占优势, 更新状况更好. 随着时间的推移, 鱼鳞云杉和臭冷杉在群落中的地位将更加重要; 在落叶松林样地中, 先锋树种长白落叶松和白桦仍处于优势地位, 它们无论在多度、胸径还是重要值上都远大于臭冷杉和鱼鳞云杉.

3.4 优势树种的空间分布格局

物种空间格局是分析种内和种间竞争、种子扩散、干扰等生态学过程的基础^[29-30]. 在样地中, 由于物种对环境适应能力不同, 其空间格局表现出以下规律: 1) 同一样地中的不同物种表现出了不同的分布格局. 如在云冷杉林样地中, 臭冷杉主要分布在样地的对角线上, 而鱼鳞云杉则分布比较均匀. 2) 同一物种在不同样地表现出不同的格局. 如长白落叶松在云冷杉林样地中分布均匀, 而在落叶松林样地中东北角则较多. 不同物种适应不同环境, 形成在局部的竞争优势, 促进了群落内物种的共存. 尽管不同物种的空间分布随径级和空间尺度的变化表现出了不同的格局, 然而在样地中大多数树种还是表现出与其他研究相似的规律: 在幼树、成树和老树 3 个阶段中, 树木的分布格局出现了不同程度地逐渐稀疏趋势^[31].

生态学过程影响着群落物种多度, 生态学过程的作用随着物种空间分布的不同而变化, 这就要求收集到所有个体的空间分布信息^[32]. 本研究通过对样地的物种组成、区系特征、径级结构和空间分布格局等的分析和总结, 为进一步研究样地中树木的空间关联、树木存活等提供了研究基础.

参考文献

- [1] Qu Z-X (曲仲湘), Wu Y-S (吴玉树), Wang H-X

- (王焕校), *et al.* Plant Ecology. Beijing: Higher Education Press, 1984 (in Chinese)
- [2] Loreau M, Naeem S, Inchausti P, *et al.* Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 2001, **294**: 804 - 808
- [3] Wang Z (王 战), Xu Z-B (徐振邦), Li X (李 昕), *et al.* The main forest types and their features of community structure in northern slope of Changbai Mountain. *Research of Forest Ecosystem* (森林生态系统研究), 1980, **1**: 25 - 42 (in Chinese)
- [4] Zhao D-C (赵大昌). The altitudinal distribution belts of vegetation on Changbai Mountain. *Research of Forest Ecosystem* (森林生态系统研究), 1980, **1**: 65 - 70 (in Chinese)
- [5] Hao Z-Q (郝占庆), Guo S-L (郭水良), Cao T (曹 同). Plant Diversity and Distribution Patterns in Changbai Mountain. Shenyang: Liaoning Science and Technology Press, 2002 (in Chinese)
- [6] Watkins AJ, Wilson JB. Plant community structure and its relation to the vertical complexity of communities: Dominance/diversity and spatial rank consistency. *Oikos*, 1994, **70**: 91 - 98
- [7] Li W-H (李文华), Deng K-M (邓坤枚), Shao B (邵彬), *et al.* Studies on the community characteristics of dark conifer forest of Changbai Mountain. *Research of Forest Ecosystem* (森林生态系统研究), 1994, **7**: 1 - 15 (in Chinese)
- [8] Cheng B-R (程伯容), Xu G-S (许广山), Geng X-Y (耿晓源), *et al.* Nutrient input of throughfall in a pine-spruce-fir forest of Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 1993, **4** (4): 447 - 449 (in Chinese)
- [9] Hao Z-Q (郝占庆), Wu G (吴 钢), Deng H-B (邓红兵), *et al.* Community characteristics of dark coniferous forest on north slope of Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2000, **20** (6): 916 - 921 (in Chinese)
- [10] Wang X-G (王绪高), Hao Z-Q (郝占庆), Ye J (叶吉), *et al.* Relationships between species abundance and spatial distribution pattern of broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountains of China. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2008, **27** (2): 145 - 150 (in Chinese)
- [11] Hubbell SP. Two decades of research on the BCI Forest Dynamics Plot: Where we have been and where we are going // Losos EC, Leigh Jr EG, eds. Tropical Forest Diversity and Dynamism: Findings from a Large-Scale Plot Network. Chicago: University of Chicago Press, 2004: 8 - 30
- [12] Condit R. Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology & Evolution*, 1995, **10**: 18 - 22
- [13] Li B-H (李步航), Wang X-G (王绪高), Zhang J (张健), *et al.* Changbaishan Temperate Forest Dynamic Plots Broad-Leaved Korean Pine Mixed Forest and Secondary Polar-Birch Forest Species Composition and Their Spatial Patterns. Beijing: China Forestry Publishing House, 2010 (in Chinese)
- [14] Zhang J-T (张金屯). Methods in Vegetation Quantitative Ecology. Beijing: China Science and Technology Press, 1995 (in Chinese)
- [15] R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing R Foundation for Statistical Computing, 2013 [EB/OL]. [2013-10-08]. <http://www.R-project.org>
- [16] Wu Z-Y (吴征镒). The areal-types of Chinese genera of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 1991, **13** (suppl. 4): 1 - 3 (in Chinese)
- [17] Hubbell SP, Foster RB. Commonness and rarity in a neotropical forest: Implications for tropical tree conservation // Soul ME, ed. Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity. Sunderland, MA: Sinauer Press, 1986: 205 - 231
- [18] Hao Z-Q (郝占庆), Li B-H (李步航), Zhang J (张健), *et al.* Broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest plot in Changbaishan (CBS) of China: Community composition and structure. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2008, **32** (2): 238 - 250 (in Chinese)
- [19] Hao Z-Q (郝占庆), Zhang J (张 健), Li B-H (李步航), *et al.* Natural secondary poplar-brich forest in Changbai Mountain: Species composition and community structure. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2008, **32** (2): 251 - 261 (in Chinese)
- [20] Cao W (曹 伟), Li Y-Y (李媛媛). Vertical pattern of flora from Changbai Mountain, China. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 2008, **30** (4): 53 - 58 (in Chinese)
- [21] Hao Z-Q (郝占庆), Yu D-Y (于德永), Yang X-M (杨晓明), *et al.* α diversity of communities and their variety along altitude gradient on northern slope of Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2002, **13** (7): 785 - 789 (in Chinese)
- [22] He FL, Legendre P, LaFrankie JV. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 1997, **8**: 105 - 114
- [23] Peters HA. Neighbour-regulated mortality: The influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters*, 2003, **6**: 757 - 765
- [24] Zhu Y (祝 燕), Zhao G-F (赵谷风), Zhang L-W (张 徧文), *et al.* Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, east China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2008, **32** (2): 262 - 273 (in Chinese)
- [25] Chen L-Z (陈灵芝). A preliminary study on the structure of *Picea jezoensis* var. *komarovii* forest in southwest slope of Changbai Mountain. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学丛刊), 1963, **1** (1-2): 69 - 70 (in Chinese)
- [26] Hooper DU, Chapin FS III, Ewel JJ, *et al.* Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 2005, **75**: 3 - 35
- [27] Tilman D, Reich PB, Knops JMH. Biodiversity and ecosystem stability in a decade long grassland experiment. *Nature*, 2006, **441**: 629 - 632
- [28] Xu W-D (徐文铎), He X-Y (何兴元), Chen W (陈玮), *et al.* Characteristics and succession rules of vegetation types in Changbai Mountain. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2004, **23** (5): 162 - 174 (in Chinese)
- [29] Druckenbrod DL, Shugart HH, Davies I. Spatial pattern and process in forest stands within the Virginia piedmont. *Journal of Vegetation Science*, 2005, **16**: 37 - 48
- [30] Nathan R. Long-distance dispersal of plants. *Science*, 2006, **313**: 786 - 788
- [31] Xu L-N (徐丽娜), Jin G-Z (金光泽). Species composition and community structure of a typical mixed broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest plot in Liangshui Nature Reserve, Northeast China. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2012, **20** (4): 470 - 481 (in Chinese)
- [32] Sun W-Z (孙伟中), Zhao S-D (赵士洞). Distribution patterns of main tree species in *Tilia* broadleaf Korean pine forest on northern slope of Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 1997, **8** (2): 119 - 122 (in Chinese)

作者简介 匡 旭 男, 1987 年生, 硕士研究生. 主要从事森林生物多样性研究. E-mail: kuang_xu@126.com

责任编辑 孙 菊