

地形对阔叶红松林幼苗更新的影响*

赵雪 刘妍妍 金光泽**

(东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040)

摘要 依托黑龙江凉水国家级自然保护区 9 hm² 典型阔叶红松林动态监测样地的 900 个 2 m×2 m 多年生幼苗 ($H \geq 30$ cm, DBH < 1 cm) 样方, 基于 2006、2008 和 2010 年 3 次调查数据, 分析了地形对幼苗建立的影响. 结果表明: 样地内共有乔木幼苗 26 种, 2006、2008 和 2010 年的乔木幼苗总数分别为 4514、6464 和 5611 株·hm⁻². 其中个体数前 10 位树种的幼苗数量占幼苗总数的 90% 以上. 地形对 8 个主要乔木幼苗的分布有显著的影响, 其中暴马丁香、冷杉、色木槭、春榆、花楷槭、紫椴和青楷槭幼苗与其成树分布基本一致, 而红松幼苗的空间分布与成树分布有所不同. 暴马丁香、冷杉、裂叶榆、青楷槭和紫椴幼苗的死亡与地形显著相关. 暴马丁香、春榆、红松、冷杉、水曲柳、色木槭和紫椴新增幼苗与地形显著相关.

关键词 阔叶红松林 幼苗组成 地形 死亡 新增

文章编号 1001-9332(2013)11-3035-08 中图分类号 Q145.2 文献标识码 A

Effects of topography on seedling regeneration in a mixed broadleaved-Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains, Northeast China. ZHAO Xue, LIU Yan-yan, JIN Guang-ze (Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2013, 24(11): 3035-3042.

Abstract: To explore the responses of forest seedlings to topographic heterogeneity, nine hundreds of 4 m² (2 m×2 m) quadrats with perennial seedlings ($H \geq 30$ cm, DBH < 1 cm) were installed in a 9 hm² plot in a typical mixed broadleaved-Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains. Based on the investigation data in 2006, 2008, and 2010, the effects of topography on the seedling establishment were studied. There were a total of 26 tree species in these quadrats. In 2006, 2008, and 2010, the total number of the tree seedlings was 4514, 6464, and 5611 individuals·hm⁻², respectively, among which, the seedlings of the top 10 species occupied >90% of the total. Topography had significant effects on the seedling distribution of the 8 major tree species. For *Syringa reticulata* var. *mandshurica*, *Abies nephrolepis*, *Acer mono*, *Ulmus japonica*, *A. ukurunduense*, *Tilia amurensis*, and *A. tegmentosum*, the spatial distribution of the seedlings was consistent with that of grown trees; but for *Pinus koraiensis*, the spatial distribution of seedlings was inconsistent with that of the grown trees. The mortality of *S. reticulata* var. *mandshurica*, *A. nephrolepis*, *U. laciniata*, *A. tegmentosum*, and *T. amurensis* seedlings was significantly correlated with the topography. The recruitment of *S. reticulata* var. *mandshurica*, *U. japonica*, *P. koraiensis*, *A. nephrolepis*, *Fraxinus mandshurica*, *A. mono*, and *T. amurensis* seedlings was also significantly correlated with the topography.

Key words: mixed broadleaved-Korean pine forest; seedling composition; topography; mortality; recruitment.

森林的天然更新是群落演替和生态系统恢复的重要途径. 幼苗期是植物生活史的重要阶段, 是个体对环境变化最为敏感的时期^[1-4]. 幼苗更新受到光

照、水分和温度等诸多生态因素的影响^[5-6]. 在小尺度的地理群落中, 地形因子通过对太阳辐射和降水的再分配, 影响土壤温、湿度和养分的空间格局^[7-8], 进而影响幼苗更新和随后的树木生长^[9-10], 间接决定森林植被的分布规律^[11].

在森林群落内, 不同生活史幼苗对地形环境变

* 林业公益性行业科研专项(200904012)和国家自然科学基金项目(31270473)资助.

** 通讯作者. E-mail: taxus@126.com

2013-04-10 收稿, 2013-08-23 接受.

化的适应能力不同,比如顶极树种幼苗需要稳定的立地条件,可以忍耐较荫蔽的环境,而先锋树种幼苗可以在不稳定的立地上生长,但需要较强的光照环境^[12-13],不同生态习性的幼苗通过占用地形差异形成的多种生境和资源来实现生态位的分化,从而促进森林群落物种的共存^[14]. Daws 等^[15]对巴拿马BCI样地的研究发现,在热带地区,地形引起的水分含量梯度和枯枝落叶层厚度的变化会影响树木的出苗率和死亡,为物种共存提供有效条件. Frey 等^[16]对美国南部新英格兰落叶混交林的研究表明,山脊处的幼苗容易受到水分限制,而谷地中的幼苗却受到光的限制. Tsujino 和 Yumoto^[17]在屋久岛的研究表明,幼苗在地形上的分布可以反映出成树的分布特征. 国内现有的研究大多关注地形对成树植被的影响^[18-20],而地形对幼苗更新的影响研究还不多见.

阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林是我国东北东部山区的地带性顶极植被,是北温带生物多样性最高的森林类型. 由于长期的过度采伐,目前阔叶红松林的资源大量减少. 本文依托黑龙江凉水国家级自然保护区内9 hm²的典型阔叶红松林动态监测样地,深入系统地研究不同地形因子对阔叶红松林主要树种幼苗的组成、分布,以及幼苗新增和死亡的影响及其机理,旨在为理解森林生物多样性维持机制以及阔叶红松林的保育和恢复提供科学依据.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究地位于黑龙江省伊春市的凉水国家级自然保护区(47°10'50" N, 128°53'20" E),系小兴安岭南端达里带支脉的东坡,低山丘陵地貌,海拔在280~707 m,地带性土壤为暗棕壤. 该地区属大陆性季风气候,年平均气温-0.3℃,年平均降水量676 mm. 地带性植被是以红松为主的温带针阔叶混交林,以红松为优势种,伴生的阔叶树种有:青楷槭(*Acer tegmentosum*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、色木槭(*A. mono*)、紫椴(*Tilia amurensis*)和裂叶榆(*Ulmus laciniata*)等;针叶树种有:冷杉(*Abies nephrolepis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)和鱼鳞云杉(*P. jezoensis*)等;灌木树种有:刺五加(*Acanthopanax senticosus*)、毛榛子(*Corylus mandshurica*)、东北山梅花(*Philadelphus schrenkii*)和光萼溲疏(*Deutzia gladata*)等.

1.2 研究方法

1.2.1 幼苗调查

自然保护区9 hm²的阔叶红松林动态监测样地,位于保护区的中段,从凉水沟谷地到海拔600 m的中山山脊. 将样地设置成900个10 m×10 m样方. 2005年7月以每个样方的西北角为原点,在离原点1.5 m处设置平行于样方的2 m×2 m的小样方. 于2006年调查小样方内所有多年生乔木幼苗($H \geq 30$ cm, DBH<1 cm),记录种名、高度和坐标,并挂有固定号码的铝牌,2008年和2010年进行了2次复查. 本文中新增幼苗是指调查年新出现符合要求的多年生幼苗,死亡幼苗是指上一次调查出现而本调查年没有再出现的幼苗.

1.2.2 地形调查 将每个10 m×10 m的样方划分成4个5 m×5 m小样方,调查每个小样方的坡位、坡向、坡度,以此作为样方内幼苗的地形因子. 其中坡位分为:谷地、下坡、上坡和山脊;坡向分为:阴坡(337.5°~22.5°,22.5°~67.5°)、半阴坡(67.5°~112.5°,292.5°~337.5°)、平地、半阳坡(112.5°~157.5°,247.5°~292.5°)和阳坡(157.5°~247.5°)5个等级;坡度分为:<6°、6°~15°、16°~25°和>25°4个等级^[21].

1.3 数据处理

采用标准方法计算死亡率(m)和新增率(r)^[22]:

$$m = (\ln N_0 - \ln S_1) / T \quad (1)$$

$$r = (\ln N_1 - \ln S_1) / T \quad (2)$$

式中: N_0 和 N_1 分别为样地中第1次和第2次调查木本植物的个体数; S_1 为第2次调查时仍存活的个体数; T 为两次调查的时间间隔.

利用 χ^2 检验分析不同坡位、坡向以及坡度地形条件对主要乔木幼苗树种组成、死亡木及新增木的影响. 利用Excel软件对数据进行整理分析.

2 结果与分析

2.1 典型阔叶红松林乔木树种的幼苗组成及动态

由表1可以看出,2006—2010年的3次调查中共记录到26个乔木幼苗树种,分属于13科18属. 其中,裸子植物1科3属4种,被子植物12科15属22种,以松科居多,有4个树种. 2006、2008和2010年调查出现的乔木树种数分别为23、24和24个树种,个体数分别为4514、6464和5611株·hm⁻².

调查中发现,2006年幼苗个体数 ≥ 100 株·hm⁻²的乔木树种有10种,分别为暴马丁香(*Syringa reticulata* var. *mandshurica*)、春榆(*U. japonica*)、红松、花楷槭(*A. ukurunduense*)、冷杉、裂叶榆、

表 1 不同年份阔叶红松林乔木幼苗的树种组成、死亡和新增数量及其比例

Table 1 Species composition, number of mortality and recruitment, mortality rate and recruitment rate of seedlings of tree species in a mixed broadleaved-Korean pine forest in different years

树种 Species	幼苗个体数 No. of seedlings (ind · hm ⁻²)			死亡个体数 No. of mortality (ind · hm ⁻²)		新增个体数 No. of recruitment (ind · hm ⁻²)		死亡率 Mortality rate		新增率 Recruitment rate	
	2006	2008	2010	A	B	A	B	A	B	A	B
	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	28	39	28	6	11	17	0	0.112	0.168	0.280
暴马丁香 <i>Syringa reticulata</i> var. <i>mandshurica</i>	333	617	633	42	81	325	97	0.067	0.070	0.374	0.083
稠李 <i>Prunus padus</i>	78	164	114	19	56	106	6	0.144	0.207	0.517	0.025
春榆 <i>Ulmus japonica</i>	125	131	100	28	33	33	3	0.126	0.147	0.147	0.014
大青杨 <i>Populus ussuriensis</i>	0	36	0	0	36	36	0	0	0	0	0
枫桦 <i>Betula costata</i>	36	53	25	3	28	19	0	0.040	0.374	0.230	0.000
红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	14	28	22	0	8	14	3	0.000	0.178	0.347	0.067
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	197	186	178	42	22	31	14	0.119	0.064	0.090	0.041
胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
花楷槭 <i>Acer ukurunduense</i>	325	433	392	53	97	161	56	0.089	0.127	0.232	0.076
花楸 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	28	33	14	11	19	17	0	0.255	0.438	0.347	0.000
糠椴 <i>Tilia mandshurica</i>	89	94	78	39	33	44	17	0.288	0.218	0.318	0.121
冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	222	272	275	8	31	58	33	0.019	0.060	0.121	0.065
裂叶榆 <i>Ulmus laciniata</i>	289	394	236	39	161	144	3	0.072	0.263	0.228	0.006
龙牙楸木 <i>Aralia elata</i>	75	150	89	22	67	97	6	0.176	0.294	0.522	0.032
毛赤杨 <i>Alnus sibirica</i>	0	64	78	0	6	64	19	0	0.045	0	0.144
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	8	8	11	3	0	3	3	0.203	0.000	0.203	0.144
青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	883	1414	1222	158	358	689	167	0.099	0.146	0.334	0.073
山槐 <i>Maackia amurensis</i>	50	50	44	17	8	17	3	0.203	0.091	0.203	0.032
山桃稠李 <i>Prunus maackii</i>	11	6	6	6	3	0	3	0.347	0.347	0.000	0.347
山杨 <i>Populus davidiana</i>	8	28	11	6	22	25	6	0.549	0.805	1.151	0.347
鼠李 <i>Rhamnus davarica</i>	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	606	833	756	133	200	361	122	0.124	0.137	0.284	0.088
色木槭 <i>Acer mono</i>	753	1047	969	97	178	392	100	0.069	0.093	0.234	0.054
鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i>	6	6	11	0	0	0	6	0.000	0.000	0.000	0.347
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	347	378	317	81	103	111	42	0.132	0.159	0.174	0.071
总计 Total	4514	6464	5611	814	1561	2764	708	0.099	0.138	0.279	0.067

A:2006—2008 年 From 2006 to 2008; B:2008—2010 年 From 2008 to 2010.

青楷槭、水曲柳、色木槭、紫椴,其个体数之和占样地总乔木幼苗个体数的 90%,而 2008 和 2010 年有 11 种,比 2006 年均新增了 1 个树种——稠李 (*Prunus padus*),其个体数之和均占同年样地总乔木幼苗个体数的 93%. 2006、2008 和 2010 年乔木幼苗个体数最多的树种均为青楷槭,占同年样地总乔木幼苗个体数的 20%、22% 和 22%. 2006—2008 和 2008—2010 年乔木幼苗死亡个体数和新增个体数最多的树种也为青楷槭,分别占同年样地总乔木幼苗死亡个体数的 19.5% 和 23.0% 及同年样地总乔木幼苗新增个体数的 24.9% 和 23.5%. 2006—2008、2008—2010 年死亡率和新增率最高的树种为山杨 (*Populus davidiana*),2008—2010 年新增率最高的树种还有山桃稠李 (*P. maackii*) 和鱼鳞云杉。胡桃楸 (*Juglans mandshurica*)、大青杨 (*P. ussuriensis*) 和鼠李 (*Rhamnus davarica*) 分别仅在 2006、2008 和

2010 年出现,而毛赤杨 (*Alnus sibirica*) 在 2006 年没有出现。

2.2 地形对典型阔叶红松林主要乔木树种幼苗组成的影响

以 2006 年为基准,利用 χ^2 检验分析了地形对 10 个主要乔木幼苗分布的影响,结果如表 2 所示。除裂叶榆和水曲柳,其他 8 种乔木树种的分布均与地形显著相关 ($P < 0.05$)。坡位对 4 种主要乔木树种幼苗的分布有显著影响,暴马丁香在斜坡(下坡和上坡),红松在下坡和山脊,青楷槭在下坡,紫椴在斜坡和山脊的分布显著高于其他坡位,其中紫椴幼苗密度随着坡位的上升而增加,山脊密度最高;6 种乔木树种在坡向的分布差异显著,暴马丁香在半阴坡和阳坡,春榆在平地 and 半阳坡,红松在半阳坡,冷杉在阴坡、平地 and 半阳坡,青楷槭在半阴坡、半阳坡和阳坡,色木槭在平地 and 阳坡分布的数量均显著高

表 2 不同地形阔叶红松林主要乔木幼苗的数量分布及 χ^2 检验Table 2 Distribution of dominant tree seedlings and χ^2 -test on different topography in a mixed broadleaved-Korean pine forest (mean \pm SD)

地形 Topography		暴马丁香 <i>S. reticulata</i> var. <i>mandshurica</i>	春榆 <i>U.</i> <i>japonica</i>	红松 <i>P.</i> <i>koraiensis</i>	花楷槭 <i>A.</i> <i>ukurunduense</i>	冷杉 <i>A.</i> <i>nephrolepis</i>	裂叶榆 <i>U.</i> <i>laciniata</i>	青楷槭 <i>A.</i> <i>tegmentosum</i>	水曲柳 <i>F.</i> <i>mandshurica</i>	色木槭 <i>A.</i> <i>mono</i>	紫椴 <i>T.</i> <i>amurensis</i>
坡位 Topographic position	谷地 Valley	0.07 \pm 0.41 *	0.06 \pm 0.30	0.03 \pm 0.20▲	0.13 \pm 0.49	0.13 \pm 0.83	0.11 \pm 0.48	0.18 \pm 0.63▲	0.23 \pm 0.79	0.30 \pm 0.74	0.07 \pm 0.34 *
	下坡 Lower slope	0.15 \pm 0.55	0.05 \pm 0.43	0.11 \pm 0.55	0.13 \pm 0.55	0.09 \pm 0.38	0.12 \pm 0.44	0.43 \pm 1.34	0.26 \pm 0.81	0.30 \pm 0.83	0.15 \pm 0.61
	上坡 Upper slope	0.16 \pm 0.52	0.05 \pm 0.40	0.03 \pm 0.21	0.16 \pm 0.47	0.06 \pm 0.30	0.13 \pm 0.40	0.29 \pm 1.04	0.21 \pm 0.62	0.31 \pm 0.90	0.17 \pm 0.56
	山脊 Ridge	0.07 \pm 0.26	0.00 \pm 0.00	0.20 \pm 0.41	0.00 \pm 0.00	0.07 \pm 0.26	0.07 \pm 0.26	0.33 \pm 0.82	0.20 \pm 0.56	0.33 \pm 0.62	0.33 \pm 0.62
坡向 Aspect	阴坡 Shady (NE,N)	0.00 \pm 0.00 Δ	0.00 \pm 0.00 *	0.07 \pm 0.26▲	0.00 \pm 0.00	0.13 \pm 0.52▲	0.07 \pm 0.26	0.00 \pm 0.00▲	0.13 \pm 0.35	0.00 \pm 0.00▲	0.07 \pm 0.26
	半阴坡 Semi-shady (E,NW)	0.14 \pm 0.60	0.01 \pm 0.08	0.05 \pm 0.36	0.09 \pm 0.30	0.02 \pm 0.19	0.09 \pm 0.36	0.37 \pm 1.05	0.23 \pm 0.79	0.26 \pm 0.64	0.20 \pm 0.70
	平地 Flat	0.05 \pm 0.30	0.06 \pm 0.31	0.03 \pm 0.20	0.13 \pm 0.50	0.14 \pm 0.86	0.11 \pm 0.50	0.19 \pm 0.64	0.24 \pm 0.81	0.32 \pm 0.76	0.08 \pm 0.35
	半阳坡 Semi-sunny (SE,W)	0.12 \pm 0.45	0.08 \pm 0.61	0.14 \pm 0.67	0.13 \pm 0.51	0.13 \pm 0.46	0.11 \pm 0.35	0.38 \pm 1.23	0.24 \pm 0.85	0.23 \pm 0.66	0.14 \pm 0.51
	阳坡 Sunny (S,SW)	0.19 \pm 0.61	0.05 \pm 0.31	0.07 \pm 0.29	0.16 \pm 0.64	0.06 \pm 0.32	0.14 \pm 0.53	0.44 \pm 1.43	0.26 \pm 0.66	0.40 \pm 1.08	0.14 \pm 0.60
坡度 Gradient ($^{\circ}$)	<6	0.06 \pm 0.33 Δ	0.05 \pm 0.27	0.06 \pm 0.40 *	0.17 \pm 0.65 *	0.13 \pm 0.78 *	0.12 \pm 0.53	0.25 \pm 0.82▲	0.20 \pm 0.73	0.30 \pm 0.76	0.08 \pm 0.33 Δ
	6~15	0.16 \pm 0.53	0.05 \pm 0.44	0.11 \pm 0.54	0.14 \pm 0.51	0.09 \pm 0.39	0.13 \pm 0.46	0.45 \pm 1.40	0.23 \pm 0.68	0.32 \pm 0.95	0.14 \pm 0.62
	16~25	0.15 \pm 0.61	0.04 \pm 0.27	0.04 \pm 0.22	0.10 \pm 0.41	0.05 \pm 0.31	0.06 \pm 0.24	0.27 \pm 0.98	0.33 \pm 1.02	0.25 \pm 0.57	0.22 \pm 0.61
	>25	0.15 \pm 0.55	0.13 \pm 0.73	0.06 \pm 0.30	0.00 \pm 0.00	0.02 \pm 0.14	0.13 \pm 0.39	0.23 \pm 0.78	0.19 \pm 0.57	0.35 \pm 0.67	0.15 \pm 0.41

* $P<0.05$; Δ $P<0.01$; \blacktriangle $P<0.001$. 下同 The same below.

于其他坡向;坡度对 6 个树种的分布影响显著,暴马丁香在 $\geq 6^{\circ}$,红松和青楷槭在 $6^{\circ} \sim 15^{\circ}$,花楷槭和冷杉在 $\leq 15^{\circ}$,紫椴在 $\geq 16^{\circ}$ 分布的数量均显著高于其他坡度,其中花楷槭和冷杉的数量分布随着坡度变大而减少。

2.3 地形对典型阔叶红松林主要乔木树种幼苗死亡和新增的影响

以 10 个主要乔木树种幼苗为对象,分析地形对 2006—2010 年幼苗死亡和新增的影响,结果如表 3 所示。5 种乔木树种幼苗的死亡与地形显著相关。坡位对暴马丁香、冷杉、青楷槭和紫椴幼苗的死亡有显著影响,暴马丁香和青楷槭在下坡,冷杉在谷地,紫椴在上坡和山脊的死亡数量显著高于其他坡位,其中冷杉幼苗的死亡数量随着坡位升高而减少;坡向仅对冷杉的死亡影响显著,主要发生在平地 and 半阳坡;坡度对 4 种乔木的幼苗死亡影响显著,冷杉和裂叶榆在 $\leq 15^{\circ}$,青楷槭在 $6^{\circ} \sim 15^{\circ}$,紫椴在 $\geq 16^{\circ}$ 幼苗死亡数量显著高于其他坡度,其中冷杉幼苗的死亡表现出随着坡度增大而减少。

7 种乔木幼苗的新增与地形显著相关。坡位对暴马丁香和紫椴幼苗新增的影响极显著 ($P < 0.001$),暴马丁香在下坡和山脊,紫椴在上坡和山

脊的新增数量显著高于其他坡位,其中紫椴幼苗的新增数量随坡位上升而增多。坡向对 5 种乔木幼苗的新增有显著影响,暴马丁香和春榆在半阳坡和阳坡,红松在阴坡、半阳坡和阳坡,色木槭在平地 and 阳坡,紫椴在阴坡 and 阳坡的分布显著高于其他坡向。坡度对 5 种乔木幼苗的新增有显著影响,暴马丁香在 $6^{\circ} \sim 15^{\circ}$ 和 $>25^{\circ}$ 、春榆在 $16^{\circ} \sim 25^{\circ}$ 、冷杉在 $\leq 15^{\circ}$ 、水曲柳在 $\geq 16^{\circ}$ 、紫椴在 $\geq 6^{\circ}$ 处显著高于其他坡度,其中紫椴新增幼苗数量随着坡度增大而增多。

3 讨 论

3.1 典型阔叶红松林幼苗组成与数量分布

黑龙江凉水 9 hm² 典型阔叶红松林动态监测样地中共有 30 种乔木和小乔木^[23],而 2006—2010 年 3 次调查中共出现 26 种乔木和小乔木幼苗,黄波罗 (*Phellodendron amurense*)、大黄柳 (*Salix raddeana*)、香杨 (*P. koreana*) 和伪粉枝柳 (*S. rorida* var. *roridaeformis*) 的幼苗没有出现。由于所处阔叶红松林的亚区不同,凉水典型阔叶红松林样地与长白山阔叶红松林样地在乔木幼苗组成上既存在较多共有物种 (12 种),又存在较大的差异。在凉水样地出现而长白山样地没有出现的幼苗有 14 种,分别为冷杉、红

表 3 不同地形阔叶红松林主要乔木幼苗的死亡个体数和新增数及 χ^2 检验Table 3 Mortality and recruitment of dominant tree seedlings and χ^2 -test on different topography in a mixed broadleaved-Korean pine forest (mean±SD)

项目 Item	地形 Topography		暴马丁香 <i>S. reticulata</i> var. <i>mandshurica</i>	春榆 <i>U.</i> <i>japonica</i>	红松 <i>P.</i> <i>koraiensis</i>	花楷槭 <i>A.</i> <i>ukurunduense</i>	冷杉 <i>A.</i> <i>nephrolepis</i>	裂叶榆 <i>U.</i> <i>laciniata</i>	青楷槭 <i>A.</i> <i>tegmentosum</i>	水曲柳 <i>F.</i> <i>mandshurica</i>	色木槭 <i>A.</i> <i>mono</i>	紫椴 <i>T.</i> <i>amurensis</i>	
死亡数 Mortality	坡位 Topographic position	谷地 Valley	0.02±0.15 *	0.03±0.22	0.01±0.15	0.05±0.24	0.04±0.22 *	0.07±0.35	0.14±0.62 *	0.19±0.74	0.12±0.41	0.03±0.17 [△]	
		下坡 Lower slope	0.07±0.36	0.03±0.26	0.03±0.27	0.06±0.26	0.01±0.13	0.09±0.40	0.24±0.89	0.11±0.43	0.11±0.37	0.07±0.34	
	坡向 Aspect	上坡 Upper slope	0.02±0.19	0.01±0.08	0.02±0.19	0.09±0.38	0.00±0.00	0.08±0.29	0.20±0.71	0.14±0.57	0.13±0.56	0.13±0.46	
		山脊 Ridge	0.00±0.00	0.00±0.00	0.07±0.26	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.07±0.26	0.00±0.00	0.13±0.35	
	坡度 Gradient (°)	阴坡 Shady (NE,N)	0.00±0.00	0.00±0.00	0.07±0.26	0.00±0.00	0.00±0.00 [△]	0.00±0.00	0.07±0.26	0.07±0.26	0.00±0.00	0.07±0.26	
		半阴坡 Semi-shady (E,NW)	0.06±0.36	0.00±0.00	0.01±0.11	0.04±0.19	0.00±0.00	0.08±0.37	0.22±0.64	0.09±0.35	0.11±0.36	0.10±0.46	
		平地 Flat	0.03±0.17	0.02±0.22	0.01±0.16	0.05±0.25	0.04±0.23	0.07±0.36	0.13±0.62	0.19±0.75	0.13±0.43	0.03±0.17	
		半阳坡 Semi-sunny (SE,W)	0.05±0.33	0.04±0.30	0.04±0.34	0.07±0.32	0.02±0.17	0.06±0.27	0.21±0.76	0.11±0.44	0.08±0.28	0.07±0.32	
		阳坡 Sunny (S,SW)	0.05±0.30	0.03±0.22	0.03±0.19	0.08±0.31	0.00±0.06	0.11±0.45	0.25±1.01	0.15±0.55	0.14±0.54	0.08±0.36	
		<6	0.02±0.15	0.02±0.19	0.01±0.15	0.08±0.31	0.03±0.20 *	0.09±0.48 *	0.16±0.66 *	0.16±0.68	0.13±0.42	0.03±0.18 [△]	
	新增数 Recruitment	坡位 Topographic position	6~15	0.06±0.31	0.02±0.25	0.04±0.29	0.06±0.30	0.02±0.14	0.10±0.38	0.25±0.93	0.11±0.43	0.11±0.47	0.07±0.35
			16~25	0.05±0.38	0.03±0.20	0.02±0.18	0.04±0.23	0.00±0.00	0.03±0.18	0.18±0.68	0.16±0.60	0.07±0.25	0.13±0.39
>25		0.04±0.29	0.04±0.20	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.04±0.20	0.08±0.45	0.15±0.36	0.17±0.43	0.10±0.47		
新增数 Recruitment	坡位 Topographic position	谷地 Valley	0.08±0.36 [▲]	0.00±0.00	0.00±0.00	0.05±0.26	0.06±0.23	0.08±0.29	0.30±1.25	0.23±1.03	0.19±0.64	0.01±0.08 [▲]	
		下坡 Lower slope	0.21±0.75	0.02±0.19	0.02±0.16	0.09±0.42	0.04±0.21	0.06±0.29	0.36±1.09	0.19±0.70	0.20±0.67	0.05±0.27	
	坡向 Aspect	上坡 Upper slope	0.13±0.54	0.02±0.13	0.02±0.15	0.12±0.47	0.02±0.19	0.05±0.21	0.33±1.00	0.16±0.51	0.18±0.55	0.10±0.40	
		山脊 Ridge	0.40±1.55	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.40±0.74	0.27±0.80	0.27±0.59	0.60±1.06	
	坡度 Gradient (°)	阴坡 Shady (NE,N)	0.07±0.26 [▲]	0.00±0.00 *	0.13±0.35 [△]	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.13±0.52	0.00±0.00	0.07±0.26 [▲]	0.20±0.41 [▲]	
		半阴坡 Semi-shady (E,NW)	0.13±0.60	0.00±0.00	0.01±0.11	0.12±0.48	0.01±0.11	0.05±0.35	0.37±1.03	0.14±0.54	0.15±0.47	0.05±0.27	
		平地 Flat	0.08±0.37	0.00±0.00	0.00±0.00	0.05±0.27	0.06±0.24	0.08±0.30	0.31±1.30	0.22±1.04	0.21±0.67	0.01±0.08	
		半阳坡 Semi-sunny (SE,W)	0.17±0.61	0.03±0.24	0.02±0.17	0.10±0.45	0.04±0.25	0.05±0.22	0.36±1.08	0.19±0.67	0.13±0.59	0.06±0.30	
		阳坡 Sunny (S,SW)	0.25±0.90	0.02±0.16	0.02±0.15	0.08±0.36	0.04±0.21	0.06±0.25	0.34±1.06	0.23±0.75	0.29±0.75	0.10±0.42	
		<6	0.08±0.38 [△]	0.00±0.00 *	0.00±0.00	0.08±0.30	0.05±0.21 *	0.07±0.28	0.38±1.33	0.18±0.93 [▲]	0.19±0.63	0.02±0.22 *	
	新增数 Recruitment	坡位 Topographic position	6~15	0.21±0.79	0.01±0.13	0.03±0.18	0.10±0.42	0.05±0.25	0.06±0.30	0.36±1.09	0.15±0.62	0.23±0.72	0.06±0.29
			16~25	0.17±0.60	0.04±0.28	0.02±0.13	0.08±0.46	0.01±0.07	0.03±0.18	0.28±0.88	0.25±0.77	0.15±0.46	0.09±0.40
>25		0.19±0.76	0.00±0.00	0.00±0.00	0.04±0.29	0.00±0.00	0.06±0.25	0.29±0.92	0.42±0.82	0.13±0.39	0.10±0.47		

皮云杉、鱼鳞云杉 3 种针叶树种幼苗和白桦、暴马丁香、大青杨、枫桦、胡桃楸、花楷槭、花楸、龙牙楸木、毛赤杨、山桃稠李、鼠李 11 种阔叶树种幼苗;而在长白山原始阔叶红松林出现但凉水样地没有出现的幼苗有:假色槭 (*A. pseudo-sieboldianum*)、白牛槭 (*A. mandshuricum*)、拧筋槭 (*A. triflorum*)、茶条槭 (*A. ginnala*)、山丁子 (*Malus baccata*)、山梨 (*Pyrus ussuriensis*)、毛山楂 (*Crataegus maximowiczii*)、山樱 (*Cerasus maximowiczii*)、乌苏里鼠李 (*R. ussuriensis*) 9 种阔叶树种幼苗^[24]。由此可见,气候的差异引起红松伴生树种及其幼苗组成也存在明显差异。

红松的天然更新一直是东北地区生态研究的热点。近年来,由于松籽价格的上升,导致人为连年红松球果的采摘,使阔叶红松林及相邻其他林型的幼苗库中的红松幼苗数量远远小于采摘前^[25]。本研究中也发现,作为建群种红松在乔木层占有优势地

位,但其个体数<200 株·hm⁻²。青楷槭、色木槭和水曲柳的幼苗数量在 3 次调查中均占较大比例,尤其是 2008 年幼苗数量最多,而且部分为新增幼苗,其原因之一可能是 3 种树种均主要以风力传播种子,便于扩散,并且 2006 和 2007 年分别为其种子的丰年^[26]。但同为风力扩散种子的花楷槭幼苗数量相对较少,这可能与能结实的母树数量较少有关。暴马丁香的幼苗数量在 2008 年为 2006 年的一倍,且大部分为新增幼苗。冷杉、裂叶榆和紫椴的幼苗数量均不多,而且年际之间的数量差异不大,均表现为 2008 年新增幼苗比 2010 年多。由于本研究只调查了苗高≥30 cm 的幼苗,无法与种子丰歉情况相结合,说明幼苗数量的丰歉波动。

3.2 地形对典型阔叶红松林乔木幼苗分布、死亡和新增的影响

成功的幼苗更新需要有活力的种子供给、种子

表 4 地形对阔叶红松林主要组成树种不同发育阶段的数量分布及幼苗的分布、死亡和新增的 χ^2 检验结果
 Table 4 χ^2 -test for multiple life stages of dominant tree species and mortality and recruitment of seedlings in a mixed broad-leaved-Korean pine forest on different topography

树种 Species	发育阶段 Life stage	坡位 Topographic position				坡向 Aspect					坡度 Gradient (°)			
		谷地 Valley	下坡 Lower slope	上坡 Upper slope	山脊 Ridge	阴坡 Shady (NE, N)	半阴坡 Semi-shady (E, NW)	平地 Flat	半阳坡 Semi-sunny (SE, W)	阳坡 Sunny (S, SW)	< 6	6 ~ 15	16 ~ 25	> 25
暴马丁香 <i>S. reticulata</i>	SD		* ★ ☆	*	☆		*		☆	* ☆		* ☆	*	* ☆
var. <i>mandshurica</i>	I		*						*	*		*	*	
	II													
	III													
春榆 <i>U. japonica</i>	SD							*	* ☆	☆			☆	
	I	*					*		*	*		*		*
	II	*					*		*	*		*		*
	III	*					*		*	*		*		*
红松 <i>P. koraiensis</i>	SD		*		*	☆			* ☆	☆		*		*
	I	*	*				*	*	*	*		*		*
	II	*	*	*	*	*	*	*	*	*		*	*	*
	III	*	*	*	*	*	*	*	*	*		*	*	*
花楷槭 <i>A. ukurunduense</i>	SD											*	*	
	I	*					*	*	*	*		*		*
	II	*			*	*	*	*	*	*		*		*
	III	*			*	*	*	*	*	*		*		*
冷杉 <i>A. nephrolepis</i>	SD	★				*		* ★	* ★	*		* ★ ☆	* ★ ☆	
	I	*		*		*		*	*	*		*		*
	II	*	*	*		*	*	*	*	*		*		*
	III	*				*		*	*	*		*		*
裂叶榆 <i>U. laciniata</i>	SD											★	★	
	I	*			*	*	*	*	*	*		*	*	*
	II	*				*	*	*	*	*		*	*	*
	III	*				*	*	*	*	*		*	*	*
青楷槭 <i>A. tegmentosum</i>	SD		* ★					*	*	*		* ★		*
	I		*					*	*	*		*	*	*
	II													
	III													
水曲柳 <i>F. mandshurica</i>	SD												☆	☆
	I	*						*	*	*		*		*
	II	*						*	*	*		*		*
	III	*						*	*	*		*		*
色木槭 <i>A. mono</i>	SD							* ☆		* ☆				
	I	*	*	*	*	*		*	*	*		*	*	*
	II	*	*	*	*	*		*	*	*		*	*	*
	III	*	*	*	*	*		*	*	*		*	*	*
紫椴 <i>T. amurensis</i>	SD		*	* ★ ☆	* ★ ☆	☆				☆		☆	* ★ ☆	* ★ ☆
	I	*	*	*	*	*	*	*	*	*		*	*	*
	II	*	*	*	*	*	*	*	*	*		*	*	*
	III	*	*	*	*	*	*	*	*	*		*	*	*

SD: 幼苗 Seedlings; I: 1 cm ≤ DBH < 10 cm; II: 10 cm ≤ DBH < 30 cm; III: DBH ≥ 30 cm. *: 分布 Distribution; ★: 死亡 Mortality; ☆: 新增 Recruitment. 不同径级的分布结果引自文献 [23] Results of DBH were cited from the literature [23].

萌发的适合林床, 以及利于幼苗生长的微环境, 这 3 要素是幼苗更新所必须的, 缺一不可 [27]. 地形作为间接因子对光、温度、水分和养分等生态因子进行再分配, 进而显著影响主要组成树种的空间分布 [23]. 如坡位的变化影响着土壤含水量, 从谷地到山脊, 水分逐渐变少; 坡向的变化影响着光照、温度和水分

分 [21, 28], 从阴坡到阳坡, 光照愈来愈充足, 温度相应变高, 水分却愈来愈少; 坡度的变化影响着土壤的厚度 [29], 缓坡处, 土层比较厚, 水分充足; 陡坡处, 土层比较薄, 水分比较少 [30-31]. 典型阔叶红松林 10 种主要乔木幼苗在不同坡向的分布规律与树种的生态习性密切相关, 喜光树种暴马丁香多分布在阳坡、半阳

性树种红松分布在半阳坡、较喜阴的冷杉分布在阴坡、稍喜阴的青楷槭分布在半阴坡,两者差异显著,中生性的色木槭在平地 and 阳坡分布较多($P < 0.05$, 表 2)。坡位、坡向和坡度对暴马丁香、红松和青楷槭幼苗的分布有显著影响,暴马丁香和青楷槭幼苗的分布与其成树分布基本一致,而红松幼苗在坡位和坡向的分布与成树分布一致,坡度却不同;色木槭和春榆的幼苗受坡向的影响显著,并与其成树分布相一致,而其成树在坡位和坡度上的分布也有显著差异;冷杉幼苗在坡向及坡度的分布有显著差异,并与其成树分布一致,但冷杉成树在坡位的分布也有差异;花楷槭成树在坡位、坡向和坡度上的分布均有显著差异,而幼苗只在坡度上分布有差异,且与成树分布一致;紫椴幼苗在坡位和坡度的分布均有显著差异,并且与成树的分布一致,但紫椴成树在坡向的分布也有显著差异;裂叶榆和水曲柳的成树在坡位、坡向和坡度上的分布均有显著差异,而幼苗均没有显著差异(表 4)。

暴马丁香、冷杉、裂叶榆、青楷槭和紫椴 5 种乔木幼苗在不同地形下死亡数量的分布均与其成树的分布一致。成树周围的生境适合幼苗生长,幼苗密度较高,种内竞争强烈。暴马丁香、春榆、红松、冷杉、色木槭和紫椴 6 种新增幼苗显著分布的地形基本与其成树分布一致,尽管这些树种种子大部分靠风力传播,但是大多数的种子并不能散布到离成树较远之处^[32-33],成树周围有充足的种源,新增幼苗会较多。由表 4 还发现,紫椴幼苗和成树的分布几乎遍及整个样地,但是在谷地、平地 and 坡度较小的地区($< 6^\circ$),幼苗和成树均没有显著分布,说明紫椴不耐水湿。水曲柳成树大部分分布于谷地、平地 and 坡度 $< 6^\circ$ 的地区,说明其喜湿润;而新增幼苗却在缓坡($16^\circ \sim 25^\circ$)和陡坡($> 25^\circ$)较多,说明缓坡和陡坡处种源充足。但根据成树的分布,缓坡和陡坡并不是水曲柳最终定植的最佳生境。

有研究表明,幼苗的建立受种子丰歉、光照、土壤温湿度、动物活动等直接因子^[34]以及幼苗与母树的距离、地形等间接因子^[35]的影响。本文着重分析了地形对典型阔叶红松林主要乔木幼苗树种分布、死亡和新增的影响,而有关种子丰歉、幼苗建立、成树之间的关系及其对地形的响应等有待于长期监测和研究。

参考文献

[1] Clark DA, Clark DB. Spacing dynamics of a tropical

- rain forest tree: Evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist*, 1984, **124**: 769-788
- [2] Kitajima K, Augspurger CK. Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. *Ecology*, 1989, **70**: 1102-1114
- [3] Wright SJ, Muller-Landau HC, Calderón O, *et al.* Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology*, 2005, **86**: 848-860
- [4] Queenborough SA, Burslem DFRP, Garwood NC, *et al.* Neighborhood and community interactions determine the spatial pattern of tropical tree seedling survival. *Ecology*, 2007, **88**: 2248-2258
- [5] Fenner M, Thompson K. *The Ecology of Seeds*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005
- [6] Yu Y (于 洋), Cao M (曹 敏), Zheng L (郑 丽), *et al.* Effects of light on seed germination and seedling establishment of a tropical rainforest canopy tree, *Pometia tomentosa*. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2007, **31**(6): 1028-1036 (in Chinese)
- [7] Cantón Y, Del Barrio G, Solé-Benet A, *et al.* Topographic controls on the spatial distribution of ground cover in the Tabernas badlands of SE Spain. *Catena*, 2004, **55**: 341-365
- [8] Parker AJ. The topographic relative moisture index: An approach to soil-moisture assessment in mountain terrain. *Physical Geography*, 1982, **3**: 160-168
- [9] Nagamatsu D, Seiwa K, Sakai A. Seedling establishment of deciduous trees in various topographic positions. *Journal of Vegetation Science*, 2002, **13**: 35-44
- [10] Tang CQ, Ohsawa M. Coexistence mechanisms of evergreen, deciduous and coniferous trees in a mid-montane mixed forest on Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology*, 2002, **161**: 215-230
- [11] Jin GZ, Tang Y, Kim JH. The interpretation of community structure for the natural deciduous forest of Mt. Chumbong classified by TWINSPLAN. *Journal of Korean Forestry Society*, 2002, **91**: 523-534
- [12] Swaine MD, Whitmore TC. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 1988, **75**: 81-86
- [13] Yang Y-C (杨永川), Da L-J (达良俊). A brief review of studies on differentiation of vegetation pattern along a topographic gradient in hilly regions. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2006, **30**(3): 504-513 (in Chinese)
- [14] Bell G, Lechowicz MJ, Waterway MJ. Environmental heterogeneity and species diversity of forest sedges. *Journal of Ecology*, 2000, **88**: 67-87
- [15] Daws MI, Pearson TRH, Burslem DFRP, *et al.* Effects of topographic position, leaf litter and seed size on seedling demography in a semi-deciduous tropical forest in Panama. *Plant Ecology*, 2005, **179**: 93-105
- [16] Frey BR, Ashton MS, McKenna JJ, *et al.* Topographic and temporal patterns in tree seedling establishment, growth, and survival among masting species of southern

- New England mixed-deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 2007, **245**: 54–63
- [17] Tsujino R, Yumoto T. Seedling establishment of five evergreen tree species in relation to topography, sika deer (*Cervus nippon yakushimae*) and soil surface environments. *Journal of Plant Research*, 2008, **121**: 537–546
- [18] Ou Y-D (区余端), Su Z-Y (苏志尧), Li Z-K (李镇魁), *et al.* Effects of topographic factors on the distribution patterns of ground plants with different growth forms in montane forests in North Guangdong, China. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2011, **22**(5): 1107–1113 (in Chinese)
- [19] Chang LW, Chiu ST, Yang KC, *et al.* Changes of plant communities classification and species composition along the micro-topography at the Lienhuachih forest dynamics plot in the Central Taiwan. *Taiwania*, 2012, **57**: 359–371
- [20] Zhang YT, Li JM, Chang SL, *et al.* Spatial distribution pattern of *Picea schrenkiana* population in the Middle Tianshan Mountains and the relationship with topographic attributes. *Journal of Arid Land*, 2012, **4**: 457–468
- [21] Liu Y-Y (刘妍妍), Jin G-Z (金光泽). Influence of topography on coarse woody debris in a mixed broad leaved-Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains, China. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 2009, **29**(3): 1398–1407 (in Chinese)
- [22] Condit R, Ashton PS, Manokaran N, *et al.* Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: Comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 1999, **354**: 1739–1748
- [23] 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)
- [24] Zhang J (张健), Li B-H (李步杭), Bai X-J (白雪娇), *et al.* Composition and interannual dynamics of tree seedlings in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountain. *Biodiversity Science (生物多样性)*, 2009, **17**(4): 385–396 (in Chinese)
- [25] Jin G-Z (金光泽), Yang G-Y (杨桂燕), Ma J-Z (马建章), *et al.* Effect of anthropogenic cone-picking on seed bank and seedling bank of Korean pine in the major forest types in Lesser Hing'an Mountains. *Journal of Natural Resources (自然资源学报)*, 2010, **25**(11): 1845–1854 (in Chinese)
- [26] Liu S (刘双). Seed Rain and Seedling Regeneration in the Mixed Broad-leaved Korean Pine Forest in Xiaoxing'an Mountains, China. Master Thesis. Harbin: Northeast Forestry University, 2009 (in Chinese)
- [27] Roe AL, Alexander RR, Andrews MD. Engelmann Spruce Regeneration Practices in the Rocky Mountains. USA Forest Service Research Report, Washington DC, 1970
- [28] Hutchinson TF, Boerner REJ, Iverson LR, *et al.* Landscape patterns of understory composition and richness across a moisture and nitrogen mineralization gradient in Ohio (U. S. A.) *Quercus* forests. *Plant Ecology*, 1999, **144**: 177–189
- [29] Tokuchi N, Takeda H, Yoshida K, *et al.* Topographical variations in a plant-soil system along a slope on Mt Ryuoh, Japan. *Ecological Research*, 1999, **14**: 361–369
- [30] Shen Z-H (沈泽昊), Zhang X-S (张新时), Jin Y-X (金义兴). Gradient analysis of the influence of mountain topography on vegetation pattern. *Chinese Journal of Plant Ecology (植物生态学报)*, 2000, **24**(4): 430–435 (in Chinese)
- [31] Zhu X-Q (朱晓勤), Liu K (刘康), Qin Y-M (秦耀民). GIS-based study of vegetation-environment gradient relationship in Qinling Mountain. *Journal of Soil and Water Conservation (水土保持学报)*, 2006, **20**(5): 192–196 (in Chinese)
- [32] Janzen DH. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 1970, **104**: 501–528
- [33] Zhang J (张健), Hao Z-Q (郝占庆), Li B-H (李步杭), *et al.* Composition and seasonal dynamics of seed rain in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountain, China. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 2008, **28**(6): 2445–2454 (in Chinese)
- [34] Poorter L, Rose SA. Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: A meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia*, 2005, **142**: 378–387
- [35] Peng S-J (彭闪江), Huang Z-L (黄忠良), Peng S-L (彭少麟), *et al.* Factors influencing mortality of seed and seedling in plant nature regeneration process. *Guihaia (广西植物)*, 2004, **24**(2): 113–124 (in Chinese)

作者简介 赵雪,女,1987年生,硕士研究生.主要从事森林生态学研究. E-mail: zhaoxue0907@126.com

责任编辑 李凤琴
