



典型阔叶红松林林隙对幼苗建立的影响

刘妍妍^①, 金光泽^{①*}, 李凤日^②

① 东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040;

② 东北林业大学科学技术研究院, 哈尔滨 150040

* 联系人, E-mail: taxus@126.com

2014-05-01 收稿, 2014-07-18 接受

国家自然科学基金(31270473)资助

摘要 林隙干扰是阔叶红松林林分结构维持和发展的重要驱动力, 然而大多研究只考虑林隙对幼苗建立初期和末期总体的数量变化, 忽视了此阶段中曾经出现而又死亡的动态过程. 本文以 9 hm²凉水典型阔叶红松林动态监测样地 915 个 2 m × 2 m 小样方内的多年生幼苗($H \geq 30$ cm, DBH < 1 cm)为研究对象, 基于 2006, 2008, 2010 和 2012 年 4 次调查数据, 分析了幼苗的新增、死亡、高生长及其动态, 探讨了林隙与非林隙下幼苗的建立过程. 结果表明, 样地内共有幼苗 42 种, 其中林隙对 11 种幼苗的建立具有显著的促进作用. 在林隙内稠李、枫桦、裂叶榆、龙牙楸木、珍珠梅、山槐和红皮云杉的幼苗新增显著高于非林隙, 而稠李、裂叶榆、龙牙楸木、珍珠梅和山槐幼苗的死亡数量显著高于非林隙; 林隙对冷杉、春榆、红皮云杉、花楸和山槐幼苗的高生长具有促进作用. 2008 年新增并在以后调查中死亡的幼苗有 31 种, 其中 5 种幼苗的密度变化在林隙内显著高于非林隙; 而 2010 年新增在 2012 年调查时死亡的幼苗中只有水曲柳在林隙内显著高于非林隙. 本研究还发现, 阔叶红松林幼苗的建立不仅对不同的林冠条件有偏好, 还与地形因子及其他生物因子密切相关.

关键词

阔叶红松林
林隙
幼苗建立
更新动态

幼苗阶段是植物生活史的一个重要时期, 幼苗的生活力及其在不同生境下的生长速率影响着种群的数量及种群的发展^[1-3], 对种群的稳定和群落的构成具有重大的意义^[4-7]. 幼苗的发生、生长与存活对林内光非常敏感^[8,9], 耐荫性很强的树种, 其更新也需要林隙的存在, 林隙的产生给很多树种提供重要的更新机会^[10-12]. 林隙的动态特征与森林更新有着密切的联系, 林隙为森林提供更新场所的同时, 也起到维持生态稳定性的重要作用^[13-16]. 林隙异质的微环境对种子的存活、萌发和幼苗的定居起到选择性的作用^[17-21]. 因此, 林隙特征与其他生物、非生物因素的相互作用, 共同决定物种能否到达并存活于林隙中, 进而发育成熟^[22-24].

林隙干扰是温带森林林分结构维持和发展的非

常重要的驱动力. 于振良等人^[25]发现, 长白山阔叶红松林林隙内的树种更新密度比林冠下提高了 30% 左右. Vogt 等人^[26]的研究表明, 林隙干扰促进了多样的森林结构; Miura 等人^[27]研究发现, 日本地区温带常绿阔叶林林分的组成和结构与林隙的动态密切相关. 国内很多研究也对阔叶红松林林隙内的更新进行了探讨. 徐振邦等人^[28]研究发现, 林窗对杨桦树种的天然更新有显著的影响; 国庆喜等人^[29]的研究表明, 均匀分布的林隙和生长过程中上层林冠的多次疏开, 为红松幼树提供了多次的生长空间和机会, 有利于红松幼龄个体的存活和生长; 臧润国等人^[30]发现, 所有树种在林隙内的更新密度都大于其在非林隙林分下的密度; Jin 等人^[3]的研究结果指出, 在阔叶红松林中, 灌木幼苗和幼树的多样性在林隙与非

引用格式: 刘妍妍, 金光泽, 李凤日. 典型阔叶红松林林隙对幼苗建立的影响. 科学通报, 2014, 59: 2396-2406

Liu Y Y, Jin G Z, Li F R. Influence of forest gaps on seedling establishment in a mixed broadleaved-Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest in Xiao Hinggan Mountains (in Chinese). Chin Sci Bull (Chin Ver), 2014, 59: 2396-2406, doi: 10.1360/N972014-00400

林隙的分布差异显著. 这些研究均证实了林隙对阔叶红松林更新的积极作用, 但是针对幼苗建立的短期动态, 特别是在幼苗向幼树的建立过程中, 大多研究只考虑林隙对幼苗建立初期和末期总体的数量变化, 忽视了在这个过程中曾经出现但又在调查末期死亡的幼苗的动态. 森林固定监测大样地的发展^[31~33], 为森林群落中幼苗的动态监测提供了有利的条件. 幼苗的损失和增补是种群建立过程最直观的体现, 对于这一动态变化的研究可为探讨整个森林群落的物种共存提供依据.

小兴安岭地处我国东北部的温带地区, 其植被类型是典型的温带阔叶红松针阔叶混交林, 是目前我国保存下来最为完整和典型的原始红松针阔叶混交林分布区之一, 也是中国和亚洲东北部很具典型代表性的温带原始林区. 本文以小兴安岭阔叶红松林永久监测样地为研究平台, 以多年生木本幼苗为研究对象, 通过分析幼苗的新增、死亡、高生长及其动态, 研究林隙与非林隙下幼苗的建立过程, 进而探讨林隙对阔叶红松林幼苗更新格局形成的影响, 并揭示影响幼苗建立的生物和非生物因子.

1 研究方法

(i) 研究区概况. 本研究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), 系小兴安岭南部达里带支脉的东坡, 低山丘陵地貌, 海拔在 280~707 m, 地带性土壤为暗棕壤. 本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. 该区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.

(ii) 林隙调查. 林隙的野外调查采用相邻网格法^[16]. 在 900 个 10 m × 10 m 样方的基础上, 以 5 m × 5 m 的小样方为基础将, 样地划分为 3600 个相邻的网格. 林隙的具体判断方法为: 在每个 5 m × 5 m 的网格中, 当树高 10 m 以上所有个体的树冠投影面积

小于 30% 时, 则此网格被认为是林隙, 林隙的面积依据 5 m × 5 m 计算, 即一个林隙由几个相邻 5 m × 5 m 的小样方组成(图 1).

(iii) 幼苗调查. 本研究依托凉水国家级自然保护区 9 hm² 的阔叶红松林动态监测样地. 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 900 个^[33]. 但由于林隙与非林隙样方分配的不均匀, 于 9 hm² 样地内又随机加设 15 个林隙幼苗样方, 经统计林隙幼苗样方为 271 个, 非林隙幼苗样方为 644 个(图 2). 于 2006 年开始调查小样方内多年生乔木幼苗($H \geq 30$ cm, $DBH < 1$ cm), 记录种名、高度和坐标, 并挂有固定号

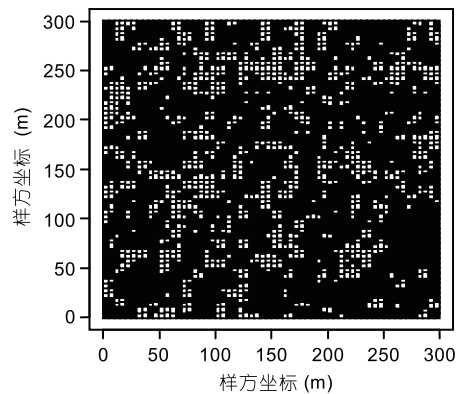


图 1 9 hm² 固定样地林隙分布图
白色区域代表林隙, 黑色代表非林隙

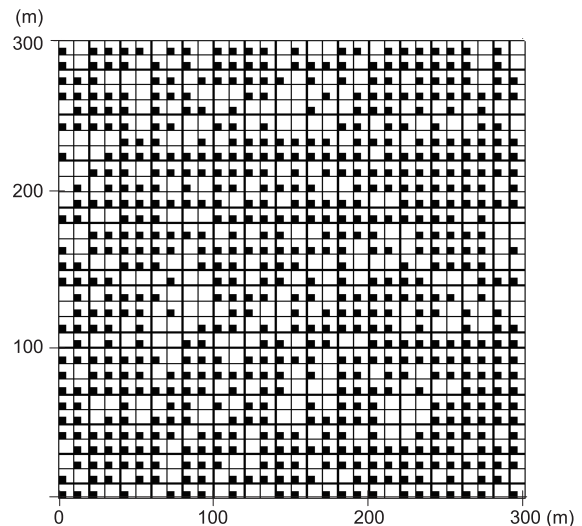


图 2 9 hm² 固定样地幼苗样方的分布图
灰色区域代表林隙, 黑色代表非林隙

码的铝牌,并于2008,2010和2012年进行了3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.

(iv) 地形调查. 为了探讨生境对温带森林群落生物多样性维持的影响,分析物种在不同生境内的格局分布及其与生境的关联性.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、坡度和海拔.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°, >25°共4个等级.用全站仪测量每20 m × 20 m样方的海拔高度,再用Kriging插值法估算出每个5 m × 5 m小样方的海拔高度.

(v) 数据处理. 采用标准的方法^[34]计算死亡率(m)和新增率(r):

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

$$r = (\ln N_t - \ln S_t) / T. \quad (2)$$

式中, N_0 和 N_t 分别为样地每个5 m × 5 m小样方中第1次和第 t 次调查木本植物的个体数; S_t 为第 t 次调查时每个5 m × 5 m小样方仍存活的个体数; T 为2次调查的时间间隔.

为了探讨幼苗的新增与生物因子和环境因子的相互关系,本文建立了幼苗的新增与5 m × 5 m样方内平均树高、平均胸高断面面积、地形因子以及林冠条件的广义线性模型(GLM).分布参数选用Poisson分布,选用对数函数(link="log")为连接函数,并采用Akaike's Information Criterion (AIC)来衡量统计模型“拟合”的优良性.AIC值最小的模型被认定为拟合最佳模型.

2 结果与分析

2.1 阔叶红松林的幼苗组成及动态

2006~2012年的4次调查中共记录42种幼苗,其中乔木26种,灌木15种,藤本1种,隶属20科34属.其中,裸子植物1科3属4种,被子植物19科30属38种(表1).2006~2012年间个体数在林隙和非林隙内均大于100株 hm^{-2} 的种有19种,其数量之和占样地总木本植物幼苗个体数的95%.2006和2012年

大部分幼苗在非林隙内的更新密度大于林隙.2006和2012年幼苗密度最多的种均为光萼溲疏,占同年样地总幼苗数的20%.2006~2012年木本植物幼苗死亡率和新增率最大的为珍珠梅(*Sorbaria sorbifolia*),2006的新增率和死亡率分别为28.6%和27.5%,2012的新增率和死亡率分别为23.9%和25.8%.2006和2012年内有9种幼苗(珍珠梅、裂叶榆、冷杉、龙牙楸木(*Aralia elata*)、山槐(*Maackia amurensis*)、红皮云杉、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、鱼鳞云杉和山桃稠李(*Prunus maackii*))在林隙内的更新密度大于非林隙.在2006和2012年的调查中,白桦和朝鲜接骨木(*Sambucus coreana*)幼苗均没有在林隙内发现.而鱼鳞云杉、大黄柳(*Salix raddeana*)和山桃稠李(*Prunus maackii*)幼苗没有出现在非林隙的样方内.在以下的分析中主要比较林隙和非林隙幼苗的建立动态,因此本文不分析只出现在林隙内或非林隙的物种.

2006~2012年间非林隙内幼苗密度高于林隙下幼苗数量,非林隙内幼苗的新增量、存活数和死亡数量均高于林隙内的幼苗变化(图3).

针对幼苗建立的短期动态,特别是在幼苗向幼树的建立过程中,本文研究了曾经出现在调查初期,但在调查末期死亡的幼苗的动态.图4表明,2008年在林隙内新增的幼苗密度为12684株 hm^{-2} ,这些幼苗在2010年的死亡密度为3959株 hm^{-2} ,在2012年的死亡密度为2821株 hm^{-2} ,经过了2个调查周期后,2008年幼苗的存活率为46.4%.2008年在非林隙内新增的幼苗数量为17690株 hm^{-2} ,这些幼苗在2010年的死亡密度为4751株 hm^{-2} ,在2012年的死亡密度为3582株 hm^{-2} ,经过了2个调查周期后,2008年幼苗的存活率为52.9%.2010年在林隙内新增的幼苗密度为2860株 hm^{-2} ,这些幼苗在2012年的死亡密度为933株 hm^{-2} ,经过了一个调查周期后,2010年幼苗的存活率为67.3%.2010年在非林隙内新增的幼苗密度为4498株 hm^{-2} ,这些幼苗在2012年的死亡密度为1137株 hm^{-2} ,经过了一个调查周期后,2010年幼苗的存活率为74.7%.

2.2 林隙对幼苗生长的影响

林隙对11种幼苗的建立具有显著的促进作用(表2).在林隙内稠李(*Prunus padus*)、枫桦(*Betula costata*)、裂叶榆、龙睡牙楸木、珍珠梅、山槐和红皮云杉的幼苗新增显著高于非林隙,而稠李、裂叶榆、龙

表 1 阔叶红松林不同年份幼苗的物种组成、死亡和新增率

物种	幼苗个体数(ind hm ⁻²)				死亡率(%)		新增率(%)	
	2006 年		2012 年		非林隙	林隙	非林隙	林隙
	非林隙	林隙	非林隙	林隙				
光萼溲疏 <i>Deutzia gladata</i>	5691	3940	6473	3901	0.108	0.122	0.130	0.120
毛榛子 <i>Corylus mandshurica</i>	3207	2451	3310	2403	0.101	0.105	0.107	0.102
忍冬 <i>Lonicera</i> spp	3006	2335	2757	1887	0.140	0.135	0.126	0.099
刺五加 <i>Acanthopanax senticosus</i>	2757	2529	3705	2636	0.105	0.125	0.154	0.132
东北山梅花 <i>Philadelphus schrenkii</i>	2101	1946	2504	1800	0.107	0.114	0.136	0.101
瘤枝卫矛 <i>Euonymus pauciflorus</i>	2030	1342	3235	1673	0.068	0.069	0.146	0.106
青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	1027	807	1422	798	0.092	0.098	0.146	0.096
色木槭 <i>Acer mono</i>	995	545	1189	652	0.057	0.074	0.087	0.104
东北茶藨子 <i>Ribes mandschuricum</i>	719	710	1130	817	0.133	0.154	0.208	0.177
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	667	564	806	730	0.127	0.169	0.158	0.212
珍珠梅 <i>Sorbaria sorbifolia</i>	462	710	348	642	0.286	0.275	0.239	0.258
紫椴 <i>Talia. amurensis</i>	458	204	383	146	0.154	0.183	0.124	0.127
暴马丁香 <i>Syringa reticulata</i> var. <i>mandshurica</i>	407	292	833	340	0.053	0.059	0.172	0.085
花楷槭 <i>Acer. ukurunduense</i>	403	321	446	350	0.075	0.111	0.092	0.125
暖木条荚蒾 <i>Viburnum burejaeticum</i>	320	78	379	78	0.091	0.078	0.119	0.078
柳叶绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i> L.	292	195	450	214	0.145	0.100	0.217	0.116
裂叶榆 <i>Ulmus laciniata</i>	273	486	182	331	0.133	0.161	0.066	0.097
冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>	233	272	332	360	0.015	0.040	0.074	0.087
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	213	126	162	117	0.082	0.081	0.036	0.068
大叶小檗 <i>Berberis poiretii</i>	209	126	257	78	0.132	0.312	0.166	0.231
春榆 <i>Ulmus japonica</i>	134	185	103	78	0.136	0.166	0.092	0.022
糠椴 <i>Talia mandshurica</i>	99	88	87	58	0.190	0.366	0.169	0.299
稠李 <i>Prunus padus</i>	91	88	103	117	0.108	0.183	0.129	0.231
龙牙楸木 <i>Aralia elata</i>	71	88	59	78	0.183	0.251	0.153	0.231
刺玫果 <i>Rosa acicularis</i>	67	49	79	49	0.088	0.153	0.116	0.153
枫桦 <i>Betula costata</i>	63	39	24	29	0.163	0.231	0.000	0.183
鸡树条荚蒾 <i>Viburnum sargentii</i>	55	49	67	19	0.324	0.268	0.357	0.116
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	39	0	24	0	0.116	-	0.030	-
花楸 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	36	10	4	19	0.366	0.000	0.000	0.116
山槐 <i>Maackia amurensis</i>	28	117	32	107	0.141	0.090	0.163	0.075
狗枣猕猴桃 <i>Actinidia kolomikta</i>	24	58	340	321	0.299	0.299	0.742	0.583
朝鲜接骨木 <i>Sambucus coreana</i>	12	0	8	0	0.068	-	0.000	-
红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	12	58	16	78	0.068	0.030	0.116	0.078
山杨 <i>Populus davidiana</i>	8	10	4	0	-	-	-	-
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	8	10	16	19	0.116	-	0.231	-
柳树 <i>Salix</i> spp	4	0	4	0	0.000	-	0.000	-
胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	4	10	4	0	0.000	-	0.000	-
未知种 Unidentified species	4	10	194	117	-	-	-	-
鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i>	0	10	0	19	-	0.000	-	0.116
五味子 <i>Schisandra chinensis</i>	0	0	8	10	-	-	-	-
山桃稠李 <i>Prunus maackii</i>	0	10	0	0	-	-	-	-
毛赤杨 <i>Alnus sibirica</i>	0	0	71	10	-	-	-	-
大黄柳 <i>Salix raddeana</i>	0	0	0	10	-	-	-	-
总计 Total	26228	20866	31544	21089	0.106	0.120	0.137	0.122

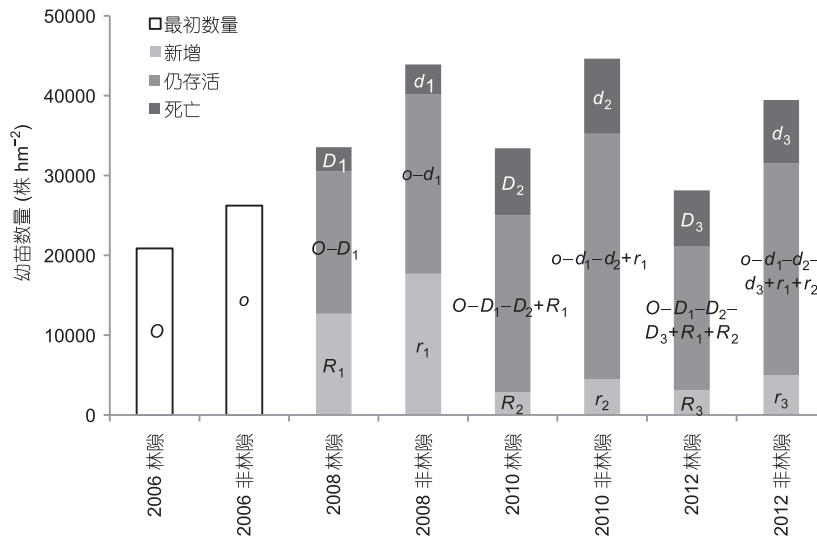


图3 2006, 2008, 2010 和 2012 年幼苗在林隙内和非林隙的出生和死亡
数据基于 915 个 2 m × 2 m 幼苗样方

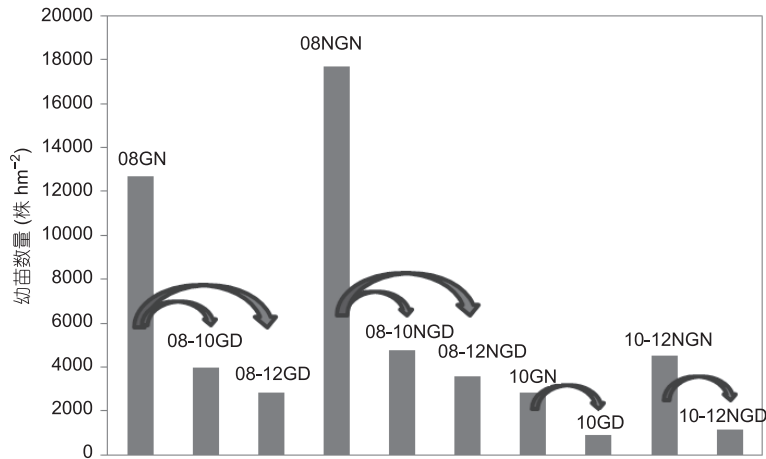


图4 不同年份幼苗数量的变化动态

GN, 林隙内新增; GD, 林隙内死亡; NGN, 非林隙新增; NGD, 非林隙死亡

牙楔木、珍珠梅和山槐幼苗的死亡密度显著高于非林隙；林隙对冷杉、春榆(*U. japonica*)、红皮云杉、花楸(*Sorbus pohuashanensis*)和山槐幼苗的高生长具有促进作用。2008 年新增并在以后调查中死亡的幼苗有 31 种，其中 5 种幼苗在林隙内显著高于非林隙；而 2010 新增在 2012 年调查时死亡的幼苗中只有水曲柳在林隙内显著高于非林隙。

2.3 幼苗新增对各因子的响应

研究对象的 31 个物种具有充足的个体数可以进行单独分析，包括 3 种针叶树种、15 种阔叶树种和

13 种灌木(表 3)。针叶树种中冷杉幼苗的新增与平均胸高断面积和坡度负相关，与平均树高、海拔和坡向正相关；红松幼苗的新增与海拔负相关，与坡度正相关；红皮云杉幼苗的新增与坡位显著正相关。

15 种阔叶树种中，有 5 个树种幼苗的新增与平均胸高断面积正相关，而花楷槭(*Acer ukurunduense*)和青楷槭与平均胸高断面积负相关；其他阔叶树幼苗与平均胸高断面积不相关。槭类树种的幼苗新增与平均树高正相关，稠李和水曲柳的幼苗新增与平均树高负相关。生境变量对新增的影响因树种而不同，5 种阔叶树幼苗的新增与海拔负相关，花楷

表2 非林隙和林隙内幼苗的高度生长、死亡、新增及更新动态^{a)}

物种	林冠条件	2006~2012 年苗高生长量(cm)	死亡	新增	2008~2012	2010~2012
暴马丁香 <i>S. reticulata</i>	非林隙	0.030±0.005	237±37.9	656±86.6***	113±25.1	31±17.3
var. <i>mandshurica</i>	林隙	0.028±0.009	203±77.4	249±83.9	92±44.9	55±31.8
东北茶藨子	非林隙	0.037±0.006*	846±101.3	1250±153.7	392±64.2	66±17.6*
<i>R. mandshuricum</i>	林隙	0.025±0.007	867±192.0	969±203.8	434±120.8	28±20.6
稠李	非林隙	0.007±0.004	93±27.8**	105±36.8*	50±20.1**	—
<i>P. padus</i>	林隙	0.006±0.004	185±74.2	212±110.5	129±62.2	—
春榆	非林隙	0.005±0.002*	89±32.1	58±19.3	16±9.5	—
<i>U. japonica</i>	林隙	0.014±0.008	148±54.7	46±27.6	37±26.0	—
刺五加	非林隙	0.122±0.012	2516±184.8	3447±237.9***	1165±98.2	171±87.7
<i>A. senticosus</i>	林隙	0.097±0.014	2426±314.2	2528±297.6	1079±162.9	166±87.1
东北山梅花	非林隙	0.099±0.009*	1584±125.5	1980±148.1*	—	194±100.6
<i>P. schrenkii</i>	林隙	0.075±0.012	1541±219.9	1402±218.1	—	92±50.3
枫桦	非林隙	0.008±0.005	54±26.8	16±9.5***	16±9.5	—
<i>B. costata</i>	林隙	0.005±0.005	65±27.5	55±25.9	37±22.5	—
狗枣猕猴桃	非林隙	0.000±0.000	23±9.5*	334±51.0	—	—
<i>A. kolomikta</i>	林隙	0.000±0.000	46±20.5	295±87.8	—	—
光萼溲疏	非林隙	0.190±0.014*	4600±251.7	5369±286.7***	1677±128.5***	497±251.2
<i>D. gladata</i>	林隙	0.117±0.015	3007±295.4	2970±291.0	978±127.6	185±99.8
红皮云杉	非林隙	0.000±0.000***	8±5.5	12±6.7***	4±3.9	—
<i>P. koraiensis</i>	林隙	0.006±0.003	18±12.0	37±18.4	9±9.2	—
红松	非林隙	0.005±0.001	101±27.2	50±14.9	19±8.7	—
<i>P. koraiensis</i>	林隙	0.004±0.003	74±31.7	65±24.1	18±12.0	—
花楷槭	非林隙	0.051±0.009	241±39.6	283±47.1	82±21.4	31±19.7
<i>A. ukurunduense</i>	林隙	0.036±0.013	212±51.5	240±67.6	55±22.4	18±13.0
花楸	非林隙	0.000±0.000**	43±19.4	12±8.7	12±8.7	—
<i>S. pohuashanensis</i>	林隙	0.004±0.004	18±13.0	28±20.6	18±13.0	—
鸡树条荚蒾	非林隙	0.002±0.001	82±31.6	93±33.2**	—	8±5.5
<i>V. sargentii</i>	林隙	0.002±0.002	46±27.6	18±13.0	—	18±13.0
糠椴	非林隙	0.004±0.002	97±38.1	85±37.9	19±10.3	—
<i>T. mandshurica</i>	林隙	0.004±0.004	120±103.1	92±66.4	46±46.1	—
冷杉	非林隙	0.016±0.003***	47±15.4	144±35.0	23±9.5	8±5.5
<i>A. nephrolepis</i>	林隙	0.031±0.012	74±34.3	157±36.9	9±9.2	18±13.0
裂叶榆	非林隙	0.020±0.005	221±35.0***	132±27.5***	74±19**	—
<i>U. laciniata</i>	林隙	0.028±0.009	415±96.7	268±65.3	129±33.7	—
瘤枝卫矛	非林隙	0.092±0.008***	1755±134.7***	2939±202.6***	986±90.3***	194±100.1
<i>E. pauciflorus</i>	林隙	0.058±0.011	904±144.5	1218±194.7	387±74.8	166±89.0
柳叶绣线菊	非林隙	0.007±0.002	474±92.3***	629±128.6***	272±62.2***	70±38.0
<i>S. salicifolia L.</i>	林隙	0.006±0.003	203±83.8	221±78.4	83±32.9	74±52.1
龙牙楸木	非林隙	0.015±0.007	97±30.6***	85±23.7***	50±18.5***	—
<i>A. elata</i>	林隙	0.007±0.006	203±65.5	194±67.5	138±55.6	—
毛榛子	非林隙	0.138±0.013**	2275±231.3	2376±221.9	741±101.2	194±100.0
<i>C. mandshurica</i>	林隙	0.096±0.017	1928±412.1	1882±387.1	720±210.3	240±127.6
暖木条荚蒾	非林隙	0.013±0.004***	229±54.1***	287±70.3***	85±30.9*	23±13.4
<i>V. burejaeticum</i>	林隙	0.002±0.002	74±36.7	74±34.3	28±15.9	37±26.0
其他	非林隙	0.006±0.003	105±39.2	474±80.8***	167±47.0**	248±126.7
<i>Others</i>	林隙	0.001±0.001	46±27.6	240±59.5	65±30.4	50±14.9
青楷槭	非林隙	0.061±0.009*	893±117.4**	1281±139.5***	423±68.7**	65±24.1
<i>A. tegmentosum</i>	林隙	0.041±0.011	590±138.0	581±127.5	231±89.9	37±26.0
忍冬	非林隙	0.106±0.012*	2450±166.3*	2205±166.2***	660±63.7***	217±111.2
<i>Lonicera spp</i>	林隙	0.073±0.011	1771±223.7	1347±169.3	406±86.1	277±146.3
大叶小檗	非林隙	0.010±0.003***	190±37.5	237±41.0**	74±22.1	—
<i>B. poiretii</i>	林隙	0.001±0.001	166±57.6	120±55.7	65±40.1	—

续表 2

物种	林冠条件	2006~2012 年苗高生长量 (cm)	死亡	新增	2008~2012	2010~2012
刺玫果	非林隙	0.003±0.001	43±17.72	54±21.2	8±5.5	-
<i>R. acicularis</i>	林隙	0.001±0.001	46±27.6	46±30.5	18±13.0	-
山槐	非林隙	0.001±0.000**	19±8.7***	23±11.0*	4±3.9*	-
<i>M. amurensis</i>	林隙	0.004±0.004	65±35.6	55±34.4	18±18.	-
水曲柳	非林隙	0.030±0.006*	555±72.8	691±92.7	179±28.0	54±29.5*
<i>F. mandshurica</i>	林隙	0.019±0.006	563±121.7	720±161.0	148±49.8	148±81.1
色木槭	非林隙	0.074±0.009***	477±58.9**	668±79.1***	159±27.0	109±57.5
<i>A. mono</i>	林隙	0.040±0.008	304±72.2	406±79.7	120±39.6	92±50.3
珍珠梅	非林隙	0.009±0.003	551±94.6***	435±73.4***	120±26.2***	-
<i>S. sorbifolia</i>	林隙	0.011±0.004	895±159.1	839±160.2	314±69.0	-
紫椴	非林隙	0.023±0.005*	346±52.2***	272±46.4***	62±16.3	-
<i>T. amurensis</i>	林隙	0.008±0.004	166±54.5	111±33.9	37±18.4	-

a) 平均值±标准误差; 单位: 株 hm⁻². *, 0.01 < P < 0.05; **, 0.005 < P < 0.01; ***, P < 0.005

表 3 基于 5 m × 5 m 样方模拟物种幼苗的新增与生物因子、生境因子和林隙的广义线性模型^{a)}

物种	生物因子		生境因子				林隙
	平均胸高断面面积	平均树高	海拔	坡度	坡向	坡位	
紫椴 <i>T. amurensis</i>	+			+	-	-	
暴马丁香 <i>S. reticulata</i> var. <i>mandshurica</i>	+		-	-		-	-
东北山梅花 <i>P. schrenkii</i>				-		+	-
稠李 <i>P. padus</i>	+	-	-		-		
春榆 <i>U. japonica</i>							
刺五加 <i>A. enticosus</i>		-		+	+	-	-
东北茶藨子 <i>R. Mandschuricum</i>		-	-		+		-
枫桦 <i>B. costata</i>					-	-	+
光萼溲疏 <i>D. gladata</i>		-	-	+		-	-
狗枣猕猴桃 <i>A. kolomikta</i>			-	+			
花楷槭 <i>A. ukurunduense</i>	-	+	+	-	+		
红皮云杉 <i>P. koraiensis</i>						+	
花楸 <i>S. pohuashanensis</i>						+	
红松 <i>P. koraiensis</i>			-	+			
鸡树条荚蒾 <i>V. sargentii</i>		+	-		-	+	-
糠椴 <i>T. mandshurica</i>			-		-	-	
冷杉 <i>A. nephrolepis</i>	-	+	+	-	+		
龙牙楸木 <i>A. elata</i>			+				+
柳叶绣线菊 <i>S. salicifolia</i> L.		+	-	+	-	-	-
裂叶榆 <i>U. laciniata</i>	+				-		+
刺五加 <i>A. enticosus</i>	+			+		-	-
毛榛子 <i>C. mandshurica</i>	+	-	-	+		-	
暖木条荚蒾 <i>V. Burejaeticum</i>	-		-			-	-
青楷槭 <i>A. tegmentosum</i>	-	+		-			-
其他 Others			+	+	+	+	-
忍冬 <i>Lonicera</i> spp				+	+		-
刺玫果 <i>R. acicularis</i>							
山槐 <i>M. amurensis</i>				+		-	+
色木槭 <i>A. mono</i>		+	-		-	-	-
大叶小檗 <i>B. poiretii</i>	+					-	
水曲柳 <i>F. mandshurica</i>	+	-	-	+	-		+
珍珠梅 <i>S. sorbifolia</i>		-		-			+

a) +, 正相关; -, 负相关. 所有的参数均在 $\alpha = 0.05$ 的水平下显著相关

槭的新增与海拔正相关. 3 个树种幼苗的新增与坡度负相关, 3 个树种幼苗的新增坡度正相关. 7 个树种幼苗的新增与坡向负相关, 花楷槭幼苗的新增与坡向正相关. 6 个树种幼苗的新增与坡位负相关, 花楸幼苗的新增与坡向正相关. 3 种阔叶树种幼苗的新增与林隙正相关, 3 种阔叶树种幼苗的新增与林隙负相关.

13 种灌木中, 刺五加、毛榛子和大叶小檗 (*Berberis poiretii*) 幼苗的新增与平均胸高断面积正相关, 其他种幼苗与平均胸高断面积不相关. 5 种灌木幼苗的新增与平均树高显著负相关, 而鸡树条荚蒾 (*Viburnum sargentii*) 和柳叶绣线菊 (*Spiraea salicifolia* L.) 幼苗的新增与平均树高显著正相关. 龙牙楸木幼苗的新增与海拔正相关, 7 种灌木幼苗的新增与海拔负相关, 其他灌木幼苗的新增与海拔不相关. 2 种灌木幼苗的新增与坡度负相关, 7 种灌木幼苗的新增坡度正相关. 2 种灌木幼苗的新增与坡向负相关, 3 种灌木幼苗的新增与坡向正相关. 7 种灌木幼苗的新增与坡位负相关, 2 种灌木幼苗的新增与坡向正相关. 龙牙楸木和珍珠梅幼苗的新增与林隙显著正相关, 9 种灌木幼苗的新增与林隙负相关.

3 讨论与结论

林隙是森林演替和循环的重要环节, 它为森林幼苗幼树更新提供主要场所的同时, 又是维持森林物种多样性的重要生境^[35]. 林隙内生态环境的变化, 尤其是光照条件的改变, 形成了不同于林下的异质性生境, 引起群落结构和种群分布格局的改变, 导致不同物种对林隙的反应的差异^[18,36]. 与非林隙相比, 林隙内的光照水平显著增大, 林隙内小气候因子(气温、湿度和土壤温度等)的日变化和年变化规律也发生了相应的改变, 由于林隙内外生态环境的不同, 同一物种的更新分布也表现出一定的差异^[9,23,37].

本研究发现, 阔叶红松林内, 乔灌木种多年生幼苗对林隙和非林隙的更新反应存在差异, 样地内共有幼苗 42 种, 其中林隙对 11 种幼苗的建立具有显著的促进作用. 乔木树种, 稠李、枫桦、裂叶榆、山槐和红皮云杉在林隙内的幼苗新增显著高于非林隙下, 而稠李、裂叶榆和山槐幼苗的死亡数量显著高于非林隙; 林隙对冷杉、春榆、红皮云杉、花楸和山槐幼苗的高生长具有促进作用. 2008 年新增并在以后调查中死亡的幼苗山槐和稠李在林隙内显著高于非林隙;

而 2010 新增在 2012 年调查时死亡的幼苗中只有水曲柳在林隙内显著高于非林隙. 林隙的形成没有显著促进红松多年生幼苗以及部分优势阔叶树种(椴树和色木槭)的存活和生长, 这可能与当地的气候条件以及幼苗的划分标准有关. 从以上的结果可以看出, 与顶极树种红松相比, 林隙对稠李、枫桦、山槐等先锋树种的生长有更强烈的促进作用. 不同的树种需要不同大小的林冠空隙激发其幼苗的生长, 红松通常在密闭的林冠下建立幼苗库, 而稠李、枫桦、山槐等先锋树种种子通常在林隙形成后萌发, 种群结构基本为同龄, 但是不同先锋树种的种子的扩散、幼苗建立和生长过程存在差异; 林隙特征(如林隙面积大小、数量分布和形状)、非同质的生境类型及植物对环境的反馈效应对树木幼苗幼树的更新、生长与定居也有选择作用, 影响了 2 类树种组群的比例^[36-39], 进而引起森林群落结构和物种组成的差异.

灌木对林隙和非林隙的更新出现不同的变化趋势, 本研究中林隙内龙牙楸木和珍珠梅幼苗的新增、死亡以及在 2008 年新增并在以后调查中死亡的均显著高于非林隙下, 主要原因可能与各个物种的生理生态学特性有关, 尤其是对光照的敏感程度. 本研究结果还显示, 小兴安岭阔叶红松林林隙内所有灌木幼苗在 2006 和 2012 年的总密度分别为 1680 和 16751 株 hm^{-2} , 非林隙内分别为 21481 和 25490 株 hm^{-2} , 此结果与其他研究截然不同. 臧润国等人^[40]研究发现, 长白山阔叶红松林林隙的每种灌木在林隙内的更新密度都明显高于非林隙; 边巴多吉等人^[41]研究结果显示, 西藏冷杉原始林林隙的形成显著提高了灌木物种的数量和密度; 中亚热带的研究也得出林隙形成显著促进了灌木的生长^[42]. 长白山阔叶红松林的研究表明, 灌木在非林隙内的总密度为 8520 株 hm^{-2} , 林隙的总密度为 30900 株 hm^{-2} ^[40], 虽然本研究的灌木总密度与此研究的结果在数量级上比较接近, 但林隙与非林隙内灌木的分布却相差很远, 这也可能与不同区系内不同物种的组成和生理生态特性有关, 小兴安岭阔叶红松林非林隙林分中分布着许多耐荫的灌木物种, 如毛榛子、大叶小檗、光萼溲疏、东北茶藨和刺五加等, 也可能与幼苗的划分标准不同有关.

阔叶红松林幼苗的建立不仅对不同的林冠条件有偏好, 还与地形因子及其他生物因子密切相关. 苗木的生长受到多重因素的共同影响, 水分和光照条

件可能是幼苗定植的重要环境因素^[43-46]。幼苗根扩展进入新建立的林隙时,来自相邻成熟木对水和营养的地下竞争可能会阻碍幼苗的生长,随着距林隙边缘距离的增加和光合活性辐射传输的增加,幼苗根径的增长量也有所增加^[11,23,39]。主要物种在定植过程中的限制性生境因素也产生了分异:冷杉、红松等耐阴树种的幼苗,其分布主要集中于水分充足的山谷地带;而枫桦、稠李、山槐和一些灌木则可以在光

线充足的山脊上大量更新^[45]。因此,林隙特征与其他生物、非生物因素的相互作用,共同决定了物种能否到达并存活于林隙中,进而发育成熟,最终对森林群落水平的更新起到关键性的作用。

本文着重分析了林隙对典型阔叶红松林幼苗建立的影响,而其他林隙特征(如林隙大小、形状及其动态)和土壤养分因子等对幼苗建立的时空格局与过程的影响还有待于长期监测和进一步研究。

参考文献

- 1 Clark J S. Why trees migrate so fast: Confronting theory with dispersal biology and the paleorecord invasion. *Am Nat*, 1998, 152: 204-224
- 2 Nordlander G, Hellqvist C, Johansson K, et al. Regeneration of European boreal forests: Effectiveness of measures against seedling mortality caused by the pine weevil *Hylobius abietis*. *Forest Ecol Manage*, 2011, 262: 2354-2363
- 3 Jin G, Liu Y, Liu S, et al. Effect of gaps on species diversity in the naturally regenerated mixed broadleaved-Korean pine forest of the Xiaoxing'an mountains, China. *J Ecol Field Biol*, 2007, 30: 325-330
- 4 Montes-Hernández B, López-Barrera F. Seedling establishment of *Quercus insignis*: A critically endangered oak tree species in southern Mexico. *Forest Ecol Manage*, 2013, 310: 927-934
- 5 Verduin J J, Seidlitz A, Keulen M, et al. Maximising establishment success of *Amphibolis antarctica* seedlings. *J Exp Marine Biol Ecol*, 2013, 449: 57-60
- 6 Muhamed H, Touzard B, Bagousse-Pinguet Y L, et al. The role of biotic interactions for the early establishment of oak seedlings in coastal dune forest communities. *Forest Ecol Manage*, 2013, 297: 67-74
- 7 Szwagrzyk J, Szewczyk J, Bodziarczyk J. Dynamics of seedling banks in beech forest: Result of a 10-year study on germination, growth and survival. *Forest Ecol Manage*, 2001, 141: 237-250
- 8 James G, Landis R M, Ashton M S, et al. Growth response by big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) advance seedling regeneration to overhead canopy release in southeast Pará, Brazil. *Forest Ecol Manage*, 2005, 204: 399-412
- 9 Diaci J, Adamic T, Rozman A. Gap recruitment and partitioning in an old-growth beech forest of the Dinaric Mountains: Influences of light regime, herb competition and browsing. *Forest Ecol Manage*, 2012, 285: 20-28
- 10 臧润国, 安树青, 陶建平, 等. 海南岛热带林生物多样性维持机制. 北京: 科学出版社, 2004
- 11 Wright S J, Muller-landauhc H C, Condit R, et al. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology*, 2003, 84: 3174-3185
- 12 Canham C D. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: Response to canopy gaps. *Ecology*, 1988, 69: 786-795
- 13 Numata S, Yasuda M, Okuda T, et al. Canopy gap dynamics of two different forest stands in a Malaysian lowland rain forest. *J Trop Forest Sci*, 2006, 18: 109-116
- 14 Bottero A, Garbarino M, Dukić V, et al. Gap phase dynamics in the old-growth forest of Lom, Bosnia and Herzegovina. *Silva Fenn*, 2011, 45: 875-887
- 15 Hart J L, Bhuta A A R, Schneider R M. Canopy disturbance patterns in secondary hardwood stands on the Highland Rim of Alabama. *Castanea*, 2011, 76: 55-63
- 16 Hubbell S P, Foster R B. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. In: Crawley M J, ed. *Plant Ecology*. London: Blackwell Scientific Publications, 1986. 77-96
- 17 Kim H J, Kim T G, Kim E H, et al. Gap characteristics and natural regeneration in Mt. Makiling rainforest, the Philippines. *J Ecol Field Biol*, 2011, 34: 157-165
- 18 Yamamoto S, Nishimura N. Canopy gap formation and replacement pattern of major tree species among developmental stages of beech (*Fagus crenata*) stands, Japan. *Plant Ecol*, 1999, 140: 167-176
- 19 Sefidi K, Mohammad R, Mohadjer M, et al. Canopy gaps and regeneration in old-growth Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) stands, northern Iran. *Forest Ecol Manage*, 2011, 262: 1094-1099
- 20 Amir A A. Canopy gaps and the natural regeneration of Matang mangroves. *Forest Ecol Manage*, 2012, 269: 60-67

- 21 Lertzman K P. Patterns of gap-phase replacement in a subalpine, old-growth forest. *Ecology*, 1992, 73: 657–669
- 22 Boot R G A. The significance of seedling size and growth of tropical rain forest tree seedlings for regeneration in canopy openings. In: Swaine M D, ed. *The Ecology of Tropical Forest Seedlings*. Paris: Unesco, 1996. 267–283
- 23 Hubbell S P, Foster R B, O'Brien S T, et al. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 1999, 283: 554–557
- 24 Houter N C, Pons T L. Gap effects on leaf traits of tropical rainforest trees differing in juvenile light requirement. *Oecologia*, 2014, 175: 37–50
- 25 于振良, 于贵瑞, 王秋凤, 等. 长白山阔叶红松林林隙特征及对树种更新的影响. *资源科学*, 2001, 23: 64–68
- 26 Vogt J, Kautz M, Berger U. Do canopy disturbances drive forest plantations into more natural conditions? A case study from the UNESCO biosphere reserve Can Gio, Vietnam. *Biol Conserv*, 2009, 6: 27–30
- 27 Miura M, Manabe T, Nishimura N, et al. Forest canopy and community dynamics in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest, south-western Japan: A 7-year study of a 4-ha plot. *J Ecol*, 2001, 89: 841–849
- 28 徐振邦, 代力民, 陈吉泉, 等. 长白山红松阔叶混交林森林天然更新条件的研究. *生态学报*, 2001, 21: 1413–1420
- 29 国庆喜, 葛剑平, 马承慧, 等. 长白山红松混交林林隙状况与更新研究. *东北林大学学报*, 1998, 26: 4–7
- 30 臧润国, 徐化成, 高文韬. 红松阔叶林主要树种对林隙大小及其发育阶段更新反应规律的研究. *林业科学*, 1999, 35: 2–9
- 31 张健, 李步杭, 白雪娇, 等. 长白山阔叶红松林乔木树种幼苗组成及其年际动态. *生物多样性*, 2009, 17: 385–396
- 32 曼兴兴, 米湘成, 马克平. 雪灾对古田山常绿阔叶林群落结构的影响. *生物多样性*, 2011, 19: 197–205
- 33 Jin G Z, Xie X C, Tian Y Y, et al. The pattern of seed rain in the broadleaved-Korean pine mixed forest of Xiaoxing'an Mountains, China. *J Korean Forest Soc*, 2006, 95: 621–627
- 34 Condit R, Ashton P S, Manokaran N. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: Comparing two 50-ha plots. *Phil Transact R Soc London Ser B-Biol Sci*, 1999, 354: 1739–1748
- 35 Nagel T A, Svoboda M, Rugani T, et al. Gap regeneration and replacement patterns in an old-growth Fagus–Abies forest of Bosnia–Herzegovina. *Plant Ecol*, 2010, 208: 307–318
- 36 López-hoffman L, Ackerly D D, Anten N P R, et al. Gap-dependence in mangrove life-history strategies: A consideration of the entire life cycle and patch dynamics. *J Ecol*, 2007, 95: 1222–1233
- 37 Grandpré L D, Boucher D, Bergeron Y, et al. Effects of small canopy gaps on boreal mixedwood understory vegetation dynamics. *Community Ecol*, 2011, 12: 67–77
- 38 Jin G, Tian Y, Zhao F, et al. The pattern of natural regeneration by canopy gap size in the mixed broadleaved-Korean pine forest of Xiaoxing'an mountains, China. *J Korean For Soc*, 2007, 96: 227–234
- 39 Baret S, Cournac L, Thébaud C, et al. Effects of canopy gap size on recruitment and invasion of the non-indigenous *Rubus alceifolius* in lowland tropical rain forest on Réunion. *J Trop Ecol*, 2008, 24: 1–9
- 40 臧润国, 郭忠凌, 高文韬. 长白山自然保护区阔叶红松林林隙更新的研究. *应用生态学报*, 1998, 9: 349–353
- 41 边巴多吉, 郭泉水, 次柏, 等. 西藏冷杉原始林林隙对草本植物和灌木树种多样性的影响. *应用生态学报*, 2004, 15: 191–194
- 42 闫淑君, 洪伟. 福建中亚热带常绿阔叶林林隙动态与生物多样性. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学, 2002
- 43 Chapman C A, Kitajima K, Zanne A E, et al. A 10-year evaluation of the functional basis for regeneration habitat preference of trees in an African evergreen forest. *Forest Ecol Manage*, 2008, 255: 3790–3796
- 44 Zhang L W, Mi X C, Shao H B, et al. Strong plant-soil associations in a heterogeneous subtropical broad-leaved forest. *Plant Soil*, 2011, 347: 211–220
- 45 Ye J, Hao Z Q, Xie P, et al. Habitat associations of saplings and adults in an old-growth temperate forest in the Changbai mountains, northeastern China. *For Stud China*, 2011, 13: 13–22
- 46 赵雪, 刘妍妍, 金光泽. 地形对阔叶红松林幼苗更新的影响. *应用生态学报*, 2013, 24: 3035–3042

Influence of forest gaps on seedling establishment in a mixed broadleaved-Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest in Xiao Hinggan Mountains

LIU YanYan¹, JIN GuangZe¹ & LI FengRi²

¹ Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China;

² Science and Technology Institute, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

The effects of disturbance and the resulting canopy gaps in mixed broadleaved species-Korean pine forest serve as an important driver in the maintenance and development of stand structure. However, most research has centered on changes related to the early and late establishment of seedlings in gaps, while ignoring the effects of gaps on seedlings that emerged and then died during this period. A total of 915 quadrats (2 m × 2 m) were established to monitor the survival of perennial seedlings ($H \geq 30$ cm, DBH < 1 cm) in a 9-hm² plot located in a typical mixed broadleaved-Korean pine forest in the Xiao Hinggan Mountains, China. All seedlings in the quadrats were tagged, measured, and identified to species. Then, the dynamics of seedling recruitment, growth rates and mortality were analyzed based on censuses in 2006, 2008, 2010 and 2012, so the process of seedling establishment in gaps and shaded understory could be discussed. We found 42 seedlings species in the plots. Gaps significantly promoted the establishment of seedlings of 11 species. The density of regeneration of *Prunus padus*, *Betula costata*, *Ulmus laciniata*, *Aralia elata*, *Sorbaria sorbifolia*, *Maackia amurensis* and *Picea koraiensis* seedlings increased significantly in canopy gaps compared with individuals growing in shaded understory. Meanwhile *P. padus*, *U. laciniata*, *A. elata*, *S. sorbifolia* and *M. amurensis* seedlings showed higher mortality in canopy gaps than in shaded understory. Gaps also significantly promoted the growth of *Abies nephrolepis*, *U. japonica*, *P. koraiensis*, *Sorbus pohuashanensis* and *M. amurensis* seedlings. There were 31 seedlings species emerged in 2008, some of which would later die in 2010 or 2012, the density of these five species changed drastically in gaps during the study. *Fraxinus mandshurica* was one of the species that emerged as seedlings in 2010, then died in 2012 and was the only species whose population changed drastically in gaps. Topography, biotic factors and canopy gaps had a combined effect on the establishment of seedlings in mixed broadleaved-Korean pine forest.

mixed broadleaved-Korean pine forest, forest gap, seedling establishment, regeneration dynamics

doi: 10.1360/N972014-00400