

DOI: 10.13332/j.1000-1522.20160088

长白山东北坡长白落叶松-白桦次生林群落结构特征

孙 越¹ 夏富才¹ 何怀江² 刘宝东¹ 王戈戎¹ 李 良¹

(1 北华大学林学院 2 北京林业大学森林资源与生态系统过程北京市重点实验室)

摘要:长白落叶松-白桦林是由云冷杉林遭到破坏后形成的次生林,为了更好地了解其物种组成和群落结构,于2015年8月在长白山东北坡按照CTFS标准建立了面积为1 hm²(100 m×100 m)的长期监测样地,对样地内所有DBH≥1 cm的木本植物进行挂牌、定位、调查,并应用双相关函数g(r)分析了样地内长白落叶松和白桦2个优势树种不同等级的空间分布。结果表明:该样地共调查到活立木个体1 499株,隶属于9科16属22种,大都属于北温带植物区系类型;样地优势种明显,长白落叶松和白桦是样地的优势种,重要值分别为36.08%和24.75%。样地内物种Margalef丰富度指数R、Shannon-Wiener指数H'、Simpson指数D和Pielou指数J_{sw}分别为2.87、1.71、0.62和0.56。样地内林下更新良好,所有个体的径级结构呈倒“J”型,8个主要树种的径级结构存在差异,长白落叶松呈倒“J”型,白桦和山杨呈近似正态分布,其余5种(包括花楸、毛山楂、红松、稠李和臭松)呈“L”型。样地内所有物种个体的空间格局呈聚集分布,8个主要树种的空间分布都表现出不同程度的聚集。g(r)函数分析表明,2个优势种空间分布随径级和尺度变化表现出不同的格局类型,长白落叶松随径级增大聚集程度逐渐降低;与小径木和大径木相比,白桦中径木具有更强的聚集程度。

关键词:长白落叶松-白桦次生林;物种组成;径级结构;空间分布格局

中图分类号:S718.5 **文献标志码:**A **文章编号:**1000-1522(2016)12-0028-11

SUN Yue¹; XIA Fu-cai¹; HE Huai-jiang²; LIU Bao-dong¹; WANG Ge-rong¹; LI Liang¹. **Community structure features of the larch-birch secondary forest on the northeastern slope of Changbai Mountain, Northeast China.** *Journal of Beijing Forestry University* (2016)38(12) 28-38 [Ch, 44 ref.]

1 College of Forestry, Beihua University, Jilin, Jilin, 132013, P. R. China;

2 Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing, 100083, P. R. China.

The larch-birch forest is a secondary forest formed after the spruce-fir forest is destroyed. In order to understand its species composition and community structure, we established a 1-ha (100 m×100 m) permanent plot in the northeastern slope of the Changbai Mountains according to CTFS in August, 2015. All trees with diameter at breast height (DBH) ≥1 cm were tagged, investigated and mapped. And then we applied the pair-correlation g(r) function to determine the spatial distribution of two dominant species with different rank-classes. The results showed that there were 1 499 individuals belonging to 9 families, 16 genera and 22 species in this plot, mostly consisting of the north temperate flora species. *Larix olgensis* and *Betula platyphylla* were the major dominant species whose importance values were 36.08% and 24.75%, respectively. The Margalef species richness index (R), Shannon-Wiener index (H'), Simpson index (D) and Pielou index (J_{sw}) of this plot were 2.87, 1.71, 0.62 and 0.56, respectively. This forest was in good condition of regeneration and showed a reversed J-shape form in tree size distribution of all individuals. The size structure of eight major species was different. *L. olgensis* showed an inverted J-shape form, *B. platyphylla* and *Populus davidiana* showed an approximately normal

收稿日期: 2016-03-21 修回日期: 2016-06-19

基金项目: “十二五”国家科技支撑计划项目(2012BAC01B03)、林业公益性科研行业专项(200904022)。

第一作者: 孙越。主要研究方向: 森林群落和种群生态。Email: wssunyue@163.com 地址: 132013 吉林省吉林省丰满区华山路3999号北华大学林学院。

责任作者: 夏富才,副教授,硕士生导师。主要研究方向: 森林群落和种群生态。Email: xfc0707@163.com 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

distribution, while the others including *Sorbus pohuashanensis*, *Crataegus maximowiczii*, *Pinus koraiensis*, *Prunus padus* and *Abies nephrolepis* all showed L-shape form. The spatial distribution pattern of all individuals was aggregated, and the eight major species also showed aggregation patterns to different extent in this plot. The result of $g(r)$ function analysis showed that the two dominant species with varying rank-classes and distances showed different distribution patterns. The aggregation intensity decreased with the increasing rank class of *L. olgensis*, while the medium trees of *B. platyphylla* had more aggregation intensity than small trees and large trees.

Key words larch-birch secondary forest; species composition; size class structure; spatial distribution pattern

物种组成和群落结构是群落生态学研究的基本问题,对揭示群落演替过程和物种多样性的维持机制具有重要意义^[1]。群落结构是由多种植物种类及其在空间上的分布格局决定的,物种间不同的空间分布格局导致群落结构的不同,从而决定了物种在群落中的生态位及其竞争格局,预示着群落演替的进程和趋势^[2]。

固定样地为森林的长期动态监测提供了很好的平台,可以为研究森林结构、物种共存机制和生物多样性保护提供基础数据^[3]。自20世纪80年代,Stephen Hubble等在巴拿马Barro Colorado岛(BCI)建立50 hm²第一个大型固定样地以来^[4],许多国家和地区开展了大型固定样地的建立,其中美国Smithsonian热带研究所(Smithsonian Tropical Research Institute)热带森林科学研究中心(Center for Tropical Forest Science, CTFS)在拉丁美洲、非洲、亚洲和大洋洲建立了21个热带监测样地,在北美洲建立2个温带监测样地,构成热带及温带森林动态样地监测网络^[5-6],成为以后建立固定样地的标准。近十几年来,许多生态学家按照这一标准在我国热带^[7-8]、亚热带^[9-11]、暖温带^[12]、温带^[13-17]等地区建立了许多面积不等的固定样地,形成了中国的森林生物多样性监测网络,为我国长期的森林监测和比较研究不同气候区森林群落结构和动态提供了平台。

长白山作为温带地区最具代表性的高山之一,植物种类丰富,物种多样性保存完整,群落类型随海拔呈鲜明的垂直变化^[18],成为研究群落组成和生物多样性变化的重要区域,受到了广泛关注^[19-20]。目前,在此地已建立许多块固定样地,包括处于顶级群落类型的阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林^[17]、云冷杉(*Picea jezoensis*-*Abies nephrolepis*)混交林样地^[14],以及处于不同演替阶段的次生杨桦(*Populus-Betula*)林^[16]、针阔混交林^[21]、椴树(*Tilia* spp.)红松林等样地。在此基础上,对该地区不同森林类型的群落组成^[17]、生物多样性^[18,22]、物种更新^[23]、物种空间格

局^[24-25]、生物量和碳储量^[26-29]等方面进行了大量研究。长白落叶松(*Larix olgensis*)林是长白山的隐域性森林类型,分布在海拔500~1950 m范围内^[30],常伴生山杨(*Populus davidiana*)、白桦(*Betula platyphylla*)、春榆(*Ulmus davidiana*)、花楸(*Sorbus pohuashanensis*)等阔叶先锋树种。长白落叶松-白桦混交林就是最常见的类型之一,该森林类型主要分布在海拔1100~1500 m^[31]。

由于长白落叶松林分布范围较广,海拔变化较大,群落组成和结构相对简单,研究相对较少^[14]。长白落叶松-白桦林是阔叶红松林或暗针叶林演替的一个阶段,对于了解其演替动态过程,群落多样性的变化等具有重要意义。基于此,在长白山东北坡广布长白落叶松和白桦的林分内建立固定样地,对其进行长期动态监测。本文通过对该样地物种组成、区系特征、种-面积、径级结构和物种空间格局等方面进行研究和分析,旨在为今后长期动态监测、生物多样性以及物种共存机制等方面的研究提供基础资料。

1 研究地概与研究方法

1.1 研究区概况

长白山位于中国吉林省东南部中朝两国交界处,由于特殊的自然条件及历史、社会原因,使得长白山自然保护区内保留了大量原始阔叶红松林^[14]。20世纪初,由于工业采伐,原始阔叶红松林被大量破坏,形成了许多不同类型的次生林,如次生杨桦林、针阔混交林和椴树红松林等森林类型^[5]。而在长白山东北坡,有大面积次生落叶松林覆盖,主要分布在海拔1100~1500 m。

本研究区属于受太平洋季风影响的温带大陆性山地气候,年均气温3.6℃,最热月7月平均气温19.6℃,极端最高气温32.3℃;最冷月1月平均气温-15.4℃,极端最低气温-37.6℃。年均降水量707 mm。土壤类型为山地暗棕色森林土,土层厚20~100 cm^[5]。

1.2 样地建立和数据调查

2015年8月,通过踏查,在长白山东北坡长白落叶松-白桦林分布区,选择具有典型代表性的林分,参照CTFS(Center for Tropical Forest Science)样地建设标准建立了1 hm²(100 m×100 m)固定监测样地,该样地位于长白山自然保护区内,是云冷杉林遭到破坏后形成的次生林,林内伴生有白桦、山杨等树种,样地坐标为128°17'04"E、42°01'48"N,平均海拔1423 m。用全站仪把样地分成25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。记录样地内所有胸径DBH≥1 cm的活个体种名、胸径、树高、冠幅(东西冠幅长、南北冠幅长)及枝下高,并挂牌定位。

1.3 数据处理

根据相对密度(RD)、相对频度(RF)和相对显著度(RP)计算各物种的重要值(IV),并计算样地的Shannon-Wiener指数(H')、Pielou均匀度指数(J_{sw})和Margalef丰富度指数(R)作为研究物种多样性的测度指标,从而了解研究区群落结构和多样性特征。

1) 重要值

$$IV = (RD + RF + RP)/3 \quad (1)$$

式中:IV为重要值,RD为相对密度,RF为相对频度,RP为相对显著度。

2) Margalef丰富度指数(R):

$$R = (S - 1)/\ln N \quad (2)$$

3) Shannon-Wiener多样性指数(H')^[32]:

$$H' = - \sum_i P_i \ln P_i \quad (3)$$

4) Simpson多样性指数(D):

$$D = 1 - \sum_i P_i^2 \quad (4)$$

5) Pielou均匀度指数(J_{sw}):

$$J_{sw} = \left(- \sum_i P_i \ln P_i \right) / \ln S \quad (5)$$

式中: S 为样地中物种总数, N 是样地内物种总个体数, N_i 为第*i*个物种的个体数目, P_i 为种*i*的相对值, $P_i = N_i/N^{[33]}$ 。

种-面积曲线采用随机取样法,径级分布以2 cm径级间隔进行分析。

1.4 种群空间格局分析方法

利用点格局进行种群空间格局的计算^[34]。计算空间点格局的方法有很多种例如Ripley's $K(r)$ 、 $L(r)$ 、 $g(r)$ 等^[35-37],由于 $K(r)$ 函数和 $L(r)$ 函数是累计度量函数,在计算时,大尺度上的结果包括了全部小尺度上的信息^[38],所以这两个函数存在一定的缺陷^[5]。本文采用双相关 $g(r)$ 函数,计算某个个体周围以*r*为半径的一定宽度圆环内邻体的平均个体数,区分出不同距离个体间的点格局^[39]。

$g(r)$ 计算公式为:

$$g(r) = [K(td_r) - K((t-1)d_r)]/S(r) \quad (6)$$

式中: $K(r)$ 表示Ripley's $K(r)$ ^[40], $S(r) = \pi[(td_r)^2 - ((t-1)d_r)^2]$, r 表示圆的半径, $r = td_r$, $t = 1, 2, \dots, t_{max}$, t 表示平分半径*r*的个数, d_r 表示半径*r*被平分后的长度。

2 结果与分析

2.1 群落物种组成

该样地调查到物种21种,隶属于9科16属,其中被子植物8科12属16种,裸子植物1科4属5种。物种数最多的科为松科(Pinaceae),共5种,其次依次为蔷薇科(Rosaceae)、槭树科(Aceraceae)、桦木科(Betulaceae)、杨柳科(Salicaceae),各科种数分别为4、3、3、2种,剩余4科分别为榆科(Ulmaceae)、椴树科(Tilaceae)、木犀科(Oleaceae)和忍冬科(Caprifoliaceae),物种数量均为1种;物种数量最多的属是槭树属(Acer)和桦木属(Betula),均为3个物种,其次为冷杉属(Abies)有2个物种,其他13个属的物种个数均为1种。根据吴征镒等^[41-42]科和属级类型的区系分类标准,从属的分布区类型来看,16个属全部属于温带分布型,分属于2个分布型和1个分布亚型,其中以北温带分布区类型为主,共13种,占总属的81.25%(表1)。

表1 样地内DBH≥1 cm的木本植物区系类型

Tab. 1 Areal types of woody plant DBH≥1 cm in sample plot

分布区类型 Areal type	科 Family		属 Genus	
	数量 Number	比例 Proportion/%	数量 Number	比例 Proportion/%
1 世界分布 Cosmopolitan	3	33.33		
2-2 热带亚洲、非洲和中、南美洲间断分布 Trop. Asia, Africa & C. to S. Amer disjuncted	1	11.11		
8 北温带分布 North temperate	2	22.22	13	81.25
8-4 北温带和南温带间断(全温带) N. Temp. & S. Temp. disjuncted (Pan temperate)	3	33.33	2	12.50
10 旧世界温带 Old world temperate			1	6.25
总计 Total	9	100.00	16	100.00

样地内总计调查到 DBH ≥ 1 cm 的数量为 1 499 株,其中以长白落叶松和白桦个体数量最多,构成以长白落叶松和白桦为主体的次生混交林,林中伴生有山杨、花楸、稠李、花楷槭 (*Acer ukurunduense*) 等阔叶树种,还散生有红松、臭松、鱼鳞云杉 (*Picea jezoensis* var. *microsperma*)、沙松 (*Abies holophylla*) 等针叶树种。样地中物种数量超过 100 的物种依次为长白落叶松、白桦、花楸和山杨,个体数量分别为 666、344、135 和 113 株,分别占样地总数的 44.4%、23.0%、9.0% 和 7.5%,这些物种占总个体的 83.9%。根据 Hubbell 和 Foster^[4]对于稀有种和偶见种的定义,样地内稀有种(每公顷个体数量 ≤ 1 株)共 5 种,偶见种(每公顷个体数量为 1~10 株)共有 7 种,分别占总物种数量的 23.8% 和 33.3%。从物种多度累计图(图 1)可知,样地中个体数量排在前 8 的物种个数为 1 453 株,占了全部个体的 97%,其他 13 种的个体仅占 3%。

样地内所有 DBH ≥ 1 cm 的个体平均胸径为 6.1 cm,平均树高为 6.2 m,最大胸径为 53.1 cm(长白落叶松),最大树高 26.0 m(长白落叶松)。其中白桦的平均胸径最大,为 16.7 cm,其次为山杨(16.2

cm)和长白落叶松(11.7 cm);山杨有最大的平均树高,为 15.8 m,其次为白桦(15.2 m)和长白落叶松(10.2 m)。其他 4 种针叶树的平均胸径和树高均较小,分别为红松(4.1 cm、3.9 m)、臭松(5.7 cm、4.3 m)、鱼鳞云杉(4.1 cm、3.1 m)和沙松(5.0 cm、5.2 m)。

样地内所有 DBH ≥ 1 cm 个体的总胸高断面积为 24.527 m²,其中胸高断面积 > 1.000 m² 的物种有 3 个,分别为长白落叶松、白桦和山杨,这 3 个物种的胸高断面积之和占样地总胸高断面积的 97.34%,3 者重要值分别为 36.08%、24.75% 和 9.01%(表 2)。这 3 个物种在样地内具有较高的优势度,特别是长白落叶松和白桦,两个物种重要值、个体数量、胸高断面积远大于其他种,属于群落的优势种。

根据公式(2)~(5)计算得出样地的多样性指数,Margalef 丰富度指数 R、Shannon-Wiener 指数 H'、Simpson 指数 D 和 Pielou 指数 J_{sw} 分别为 2.87、1.71、0.62 和 0.56。从样地多样性指数可看出,样地内物种多样性较低,物种多度的分布不均匀,说明该样地易有优势种出现,结合重要值分析结果可知,长白落叶松和白桦是该样地的优势种。

表 2 样地内所有树种重要值

Tab. 2 Importance values of all species in sample plot

物种 Species	个体数量 Number of individuals	胸高断面积 Base area at DBH/m ²	平均胸径 Mean DBH/cm	平均树高 Mean tree height/m	重要值 Importance value/%
长白落叶松 <i>Larix olgensis</i>	666	12.020	11.4	10.4	36.08
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	344	9.099	16.7	15.2	24.75
山杨 <i>Populus davidiana</i>	113	2.757	16.2	15.8	9.81
花楸 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	135	0.119	2.6	3.4	6.32
毛山楂 <i>Crataegus maximowiczii</i>	87	0.056	2.4	3.3	5.57
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	33	0.141	4.1	3.9	3.49
稠李 <i>Prunus padus</i>	54	0.072	3.1	4.0	3.47
臭松 <i>Abies nephrolepis</i>	21	0.084	5.7	4.3	3.15
崖柳 <i>Salix floderusii</i>	11	0.111	10.9	10.2	1.78
花楷槭 <i>Acer ukurunduense</i>	10	0.007	2.6	2.4	1.42
鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i> var. <i>microsperma</i>	5	0.007	4.1	3.1	0.91
青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	3	0.005	4.0	2.6	0.67
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	3	0.006	4.2	5.3	0.47
山丁子 <i>Malus baccata</i>	2	0.004	5.1	6.3	0.45
黑桦 <i>Betula dahurica</i>	4	0.007	4.2	6.1	0.30
枫桦 <i>Betula davuric</i>	3	0.015	7.6	5.1	0.29
裂叶榆 <i>Ulmus laciniata</i>	1	0.012	12.7	14.0	0.24
沙松 <i>Abies holophylla</i>	1	0.002	5.0	5.2	0.22
辽东丁香 <i>Syringa wolfii</i>	1	0	2.3	4.0	0.22
簇毛槭 <i>Acer barbinerve</i>	1	0	2.0	3.6	0.22
接骨木 <i>Sambucus williamsii</i>	1	0	1.2	1.7	0.22
总计 Total	1 499	24.527	6.1	6.2	100.00

利用巢式取样法,绘制了种-面积(图1a)和个体数量-面积图(图1b)。由种-面积曲线可以看出,当取样面积小于0.2 hm²时,随取样面积增大,物种数快速增加,当取样面积超过0.2 hm²时,树种数增加速度降低,当取样面积增大到0.5 hm²时,物种

数量几乎包含了样地内的全部树种,不再随样地面积增大而增加。从样地个体数-面积曲线可知,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,说明在该林分,面积1 hm²的永久样地足以表征其树种组成和群落结构。

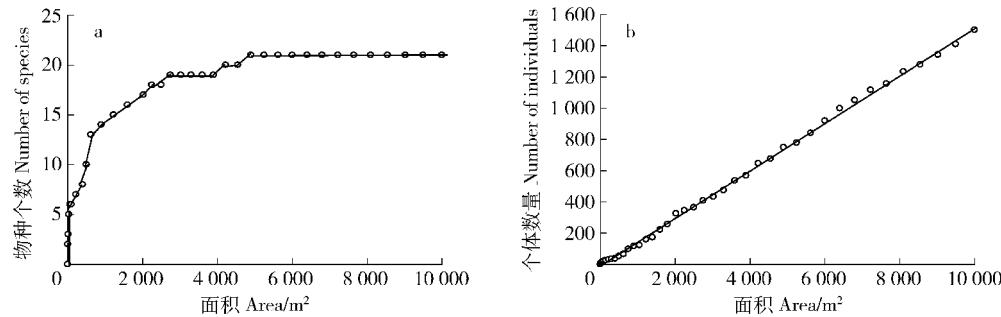


图1 样地种-面积曲线和个体数量-面积曲线

Fig. 1 Species-area curve and individual-area curve in the sample plot

2.2 优势树种径级结构

样地内所有个体径级分布呈倒“J”型, DBH 小于10 cm 和 10~30 cm 的个体较多, 大于30 cm 的个体数量相对较少(图2)。根据样地林木径级分布状况, 把1≤DBH<10 cm 的树木定义为小径木, 10 cm≤DBH<30 cm 的树木定义为中径木, DBH≥30 cm 的树木定义为大径木^[11]。从表3可知, 小径木个体数量较多, 大径木个体数量较少, 小径木、中径木和大径木个体占总个体数量的比例分别为57.27%、38.60%和4.13%。从物种数量来看, 小径木包含的物种数量最多, 达20种, 其次为中径木包含了11个物种, 而大径木中只有落叶松、白桦和山杨3个物种。

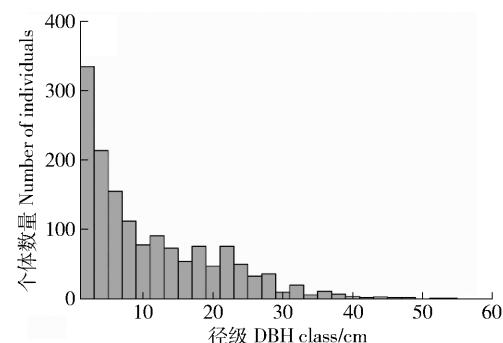


图2 样地内所有木本植物径级分布

Fig. 2 Distribution of DBH size-class of all woody plants in the sample plot

表3 样地内DBH≥1 cm的木本植物等级分布

Tab. 3 Rank distribution of woody plant (DBH≥1 cm) in the sample plot

径级 DBH class/cm	个体数量 Number of individuals	等级划分 Rank classification/cm	等级 Rank	总株数 Total number of individuals	百分比 Percentage/%		
1~3	335	1~10	小径木 Small tree	859	57.27		
3~6	294						
6~10	230						
10~15	200	10~30	中径木 Medium tree				
15~20	156						
20~30	223	≥30	大径木 Large tree	579	38.60		
30~40	50						
40~50	10						
≥50	2			62	4.13		

对样地内重要值>3.00%的8个树种的径级结构分析可知,长白落叶松的径级分布呈倒“J”型分布,小径木个体数量409株,占该种总数的61.41%;白桦和山杨均呈偏正态分布,10 cm≤DBH<30 cm 的中径木个体数量最多;剩余5种的径级分布均表现为“L”型分布,个体数量大多集中在4 cm 径级

以下(图3)。

2.3 主要树种的空间格局

样地内所有个体在样地内的分布呈现明显的聚集分布,样地内出现较多大小不等的斑块(图4)。从样地内重要值>3.00%的8个树种的空间格局来看,长白落叶松表现出强烈的聚集分布,在样地的西

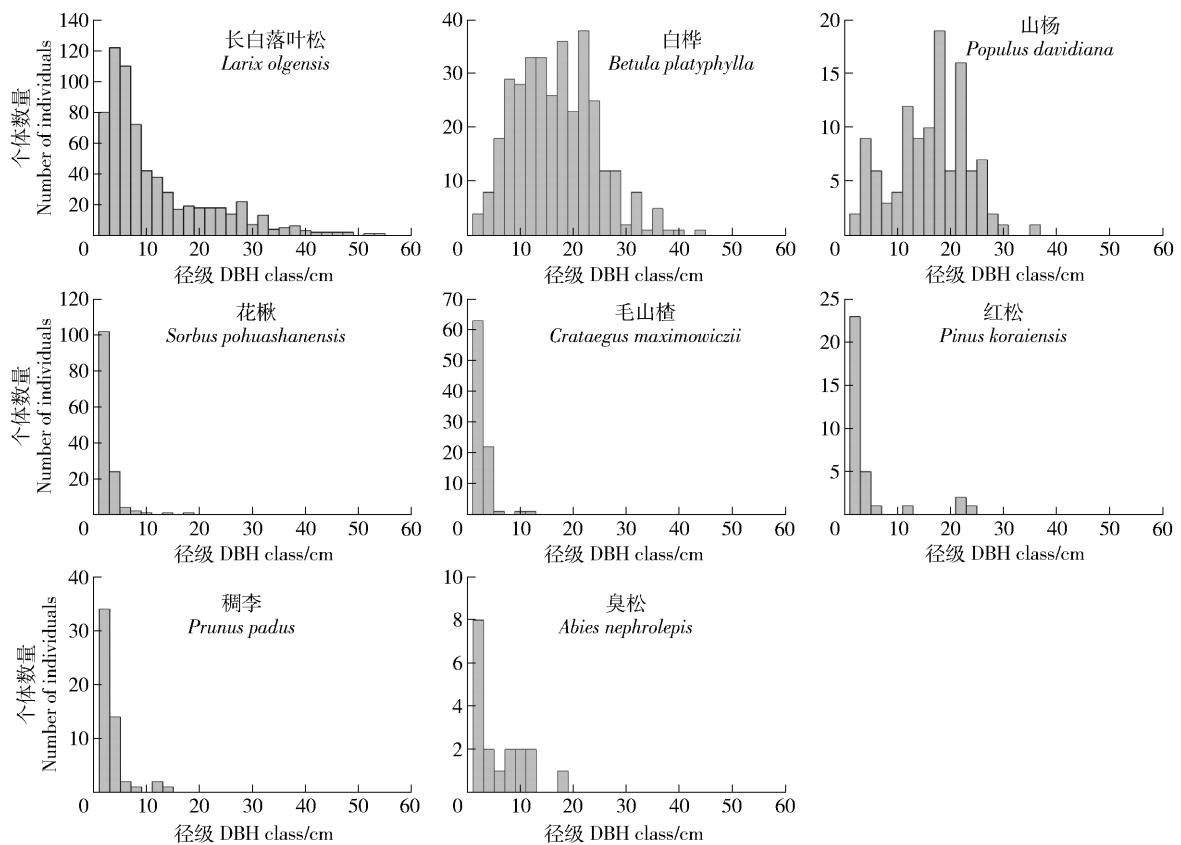


图3 样地内8个主要树种的径级结构

Fig. 3 Size class structure of eight major species in the plot

南部和东北部分布较少外,其他各处均有较多分布;白桦的分布相对较分散,但在样地中部和东部也表现出一定的聚集;山杨、花楸和毛山楂均在一定程度上表现为聚集分布,但3个种在样地内呈现聚集的区域不同,山杨主要在样地的东北部呈现聚集,花楸和毛山楂均在样地西南部表现为聚集分布,但由于毛山楂个体数量较少,与花楸相比聚集性较低;而红松、稠李和臭松由于个体数量较少,聚集性较弱,红松和稠李在样地的东部有轻微聚集,臭松分布的较分散。

为进一步了解长白落叶松和白桦不同径级大小的空间分布状况,按照小、中、大径木分别绘制位置分布图(图5)和 $g(r)$ 函数图(图6),分析这2个优势种不同径级个体在不同尺度上的分布格局。结果表明,长白落叶松和白桦在不同径级和尺度上表现出不同的分布类型。长白落叶松小径木在20 m尺度上均表现为聚集分布(图6a),在 $r < 10$ m内聚集性较强,当 r 超过10 m后聚集性较低;中径木在小尺度($r < 5$ m)上呈聚集分布(图6b),当 r 超过5 m时呈现随机分布;大径木在整个尺度上表现为随机分布(图6c)。白桦表现出与长白落叶松不同的规律:白桦小径木在较小尺度($r < 3$ m)呈聚集分布,当 r 超过3 m后表现为随机分布(图6d);而中径木在

整个尺度上表现为聚集分布(图6e),大径木在整个尺度上表现为随机分布(图6f)。根据聚集强度和聚集尺度的定义^[43],两个物种均在 $r = 0$ m时表现出最大的聚集强度,并随着尺度的增大迅速降低,当 $r = 4$ m时一般趋于稳定。这说明这两个物种在小尺度表现为聚集时,一般是由同种植株造成的,而随着距离增大同种植株的个体密度会急剧降低。

3 讨论与结论

3.1 群落物种组成

通过对样地内 $DBH \geq 1$ cm的木本植物物种组成和区系特征分析可知,该样地共调查到21种,隶属于9科16属。从区系特征来看,16个属全部属于温带性质的属,其中北温带分布型占81.25%,9科中有5个科具有北温带性质,可见该样地是以北温带性质为主体的森林类型。本研究物种组成与匡旭等^[14]对长白山落叶松林样地的研究结果相似。与该地区次生杨桦林^[5,16]和阔叶红松林样地^[17]相比,该样地物种数量相对较少,区系特征相对单一。这可能是由于样地所处的海拔位置的不同引起的,本研究样地位于海拔高度1 400 m以上,而次生杨桦林和阔叶红松林均位于790~810 m之间。有研究表明,随海拔升高,物种组成、区系特征会由复杂

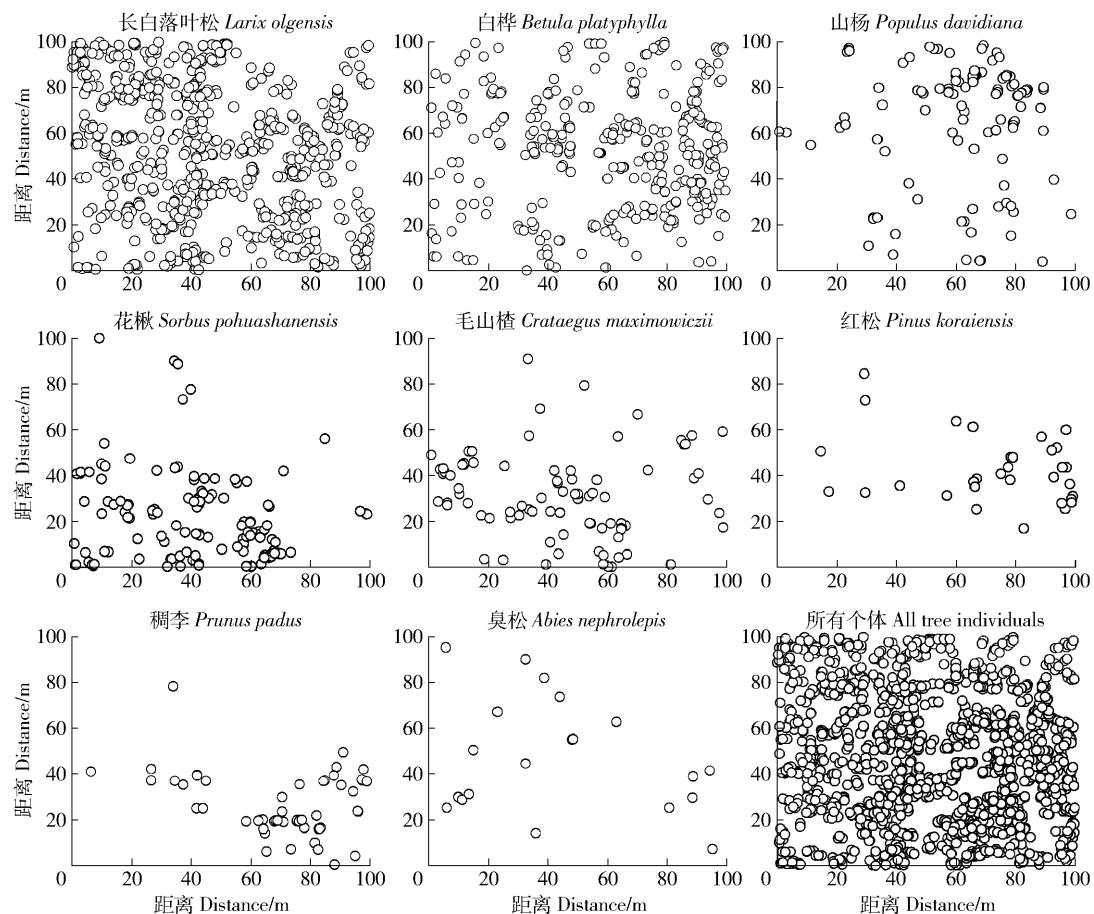


图4 样地内8个主要树种空间格局分布

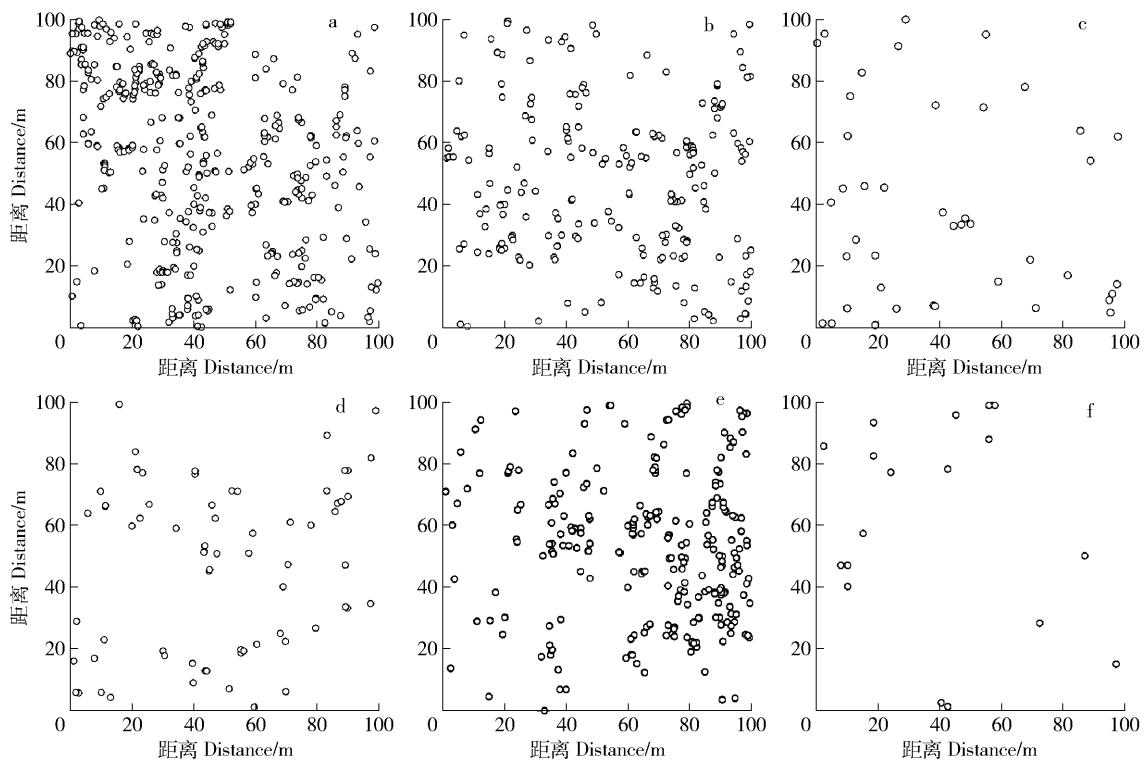
Fig. 4 Spatial distribution patterns of major species in the sample plots

逐渐向简单单一过渡的变化趋势,物种丰富度会随海拔升高而逐渐下降的趋势^[18-19],从本文研究结果也可以得出相似的规律。但也有研究表明,与阔叶红松林相比,同海拔梯度上长白落叶松-白桦林物种数量相对较少,这种差异可能是由于所处的演替阶段不同造成的。与长白落叶松-白桦林相比,阔叶红松林处于演替的高级阶段,林分较稳定,物种数量相对较多。

该样地植株密度为1499株/hm²,远大于匡旭等^[14]对落叶松林样地924株/hm²的研究结果,这可能是由于两样地林龄不同造成的,从匡旭等^[14]的研究可知,其研究样地应处于成熟或过熟阶段,林分存在显著的自疏作用导致其植株密度降低;而本研究样地处于中龄或近熟林阶段,自疏作用还不明显,个体数量相对较多。该样地平均胸径为6.1cm,最大胸径为53.1cm,均远小于匡旭等^[14]落叶松样地(平均胸径分别为16.47和101.00cm);两个样地优势树种径级结构存在差异,长白落叶松在两样地中分别呈现倒“J”型和偏正态分布,白桦分别呈现正态分布和倒“J”型,说明两个物种在两个样地中表现出不同的更新状况,也表明了两样地处于不同的演

替阶段。从样地的平均胸径和物种组成来看,可知该林分处于演替的前期阶段,红松、鱼鳞云杉、冷杉等演替顶级树种刚侵入该林分,要达到顶级群落(暗针叶林)还需要漫长的时间。

从样地种-面积曲线可知,在样地面积达到0.5hm²时,物种数量达到20种,占样地总物种数量的95%。说明若在无显著地形变化的情况下,1hm²的连续样地基本上能够涵盖该研究区落叶松-白桦林的物种组成情况,对于分析物种组成和群落结构是足够大的。与匡旭等^[14]建立的4hm²样地的种-面积和个体数量-面积曲线斜率的变化趋势是一致的,但该样地在较小的面积上包含了较多的物种数量,这种差异可能与建立种-面积曲线的方法或样地位置不同导致的。较大面积的连续样地包含了更多的物种个体和地形变化,对于研究物种存活、生长以及分析地形对物种空间格局的影响有重要意义^[6,9],在有条件的情况下,建立较大面积的监测样地是有必要的。但如果样地面积过大,可能不能保证林分状况的一致性,导致样地不具有代表性或者即使保证样地的林分状况一致,面积的扩大,只是在对样方的重复,可能造成人力物力的浪费。建议在



a、b、c 分别代表长白落叶松小径木、中径木和大径木; d、e、f 分别代表白桦小径木、中径木和大径木。下同。a, b, c represent small, medium and large trees of *Larix olgensis*, respectively; d, e, f represent small, medium and large trees of *Betula platyphyllo*, respectively. The same below.

图 5 长白落叶松和白桦不同径级在样地内的位置分布图

Fig. 5 Location distribution of different ranks of *Larix olgensis* and *Betula platyphyllo*

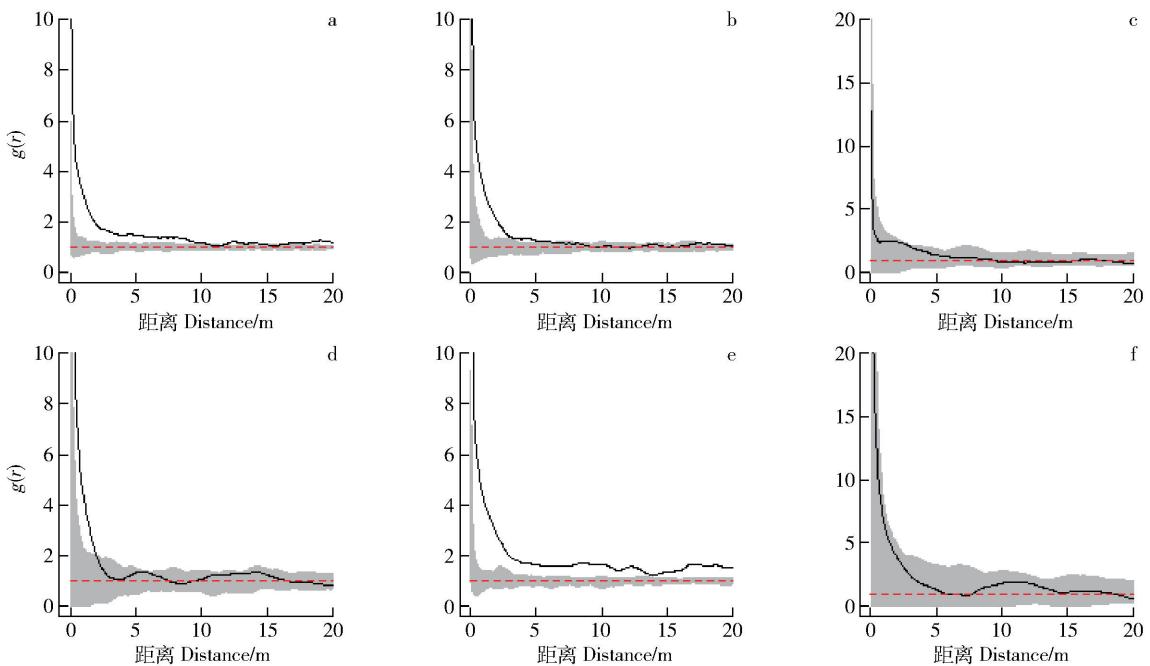


图 6 样地内长白落叶松和白桦不同径级木空间分布格局

Fig. 6 Spatial distribution of different ranks of *Larix olgensis* and *Betula platyphyllo*

该地区建立落叶松林样地面积在 1~4 hm^2 为宜。

3.2 径级结构

样地全部个体径级结构呈倒“J”型分布, 小径

木数量较多, 说明该样地更新良好, 群落相对稳定。从重要值排在靠前的 8 个树种的径级结构可知, 长白落叶松呈倒“J”型, 说明其更新良好, 幼树和总体

个体数量均较多,在较长时间内都会是该群落的优
势种;白桦和山杨呈近似正态分布,表明作为样地的
先锋树种,白桦和山杨会随着演替的进行慢慢消失
掉^[15];由于花楸、毛山楂和稠李属于灌木或小乔木,
一般会呈现“L”型分布;而红松和臭松由于刚刚入
侵到该群落,大多还属于幼树,径级分布表现为“L”
型,并且易出现不连续性,但经过漫长时间的入侵和
增长,随着演替的不断进行,这类物种的径级结
构会慢慢演变为倒“J”型,成为维持该群落稳定的
优势种^[16]。

长白山落叶松林是由云冷杉林遭到破坏后形成
的一种森林类型^[30],但其稳定性较差,是演替阶段
中的一个过渡类型。随着演替进行,群落物种组成
和林内环境条件发生改变,以及物种间关系的改
变,会最终达到演替顶级即云冷杉林(暗针叶林)^[14]。从当前样地的物种组成和径级结构来看,
已有鱼鳞云杉、臭冷杉等暗针叶树种的存在,虽然个
体数量还很少,大都处于幼树阶段,且在调查时发现
林下幼苗更新良好,其地位会随着演替的进行越来越
重要,并最终形成该群落的优势种。

3.3 优势树种空间格局

物种空间格局是由物种特性、更新类型、种子扩
散形式以及生境等多因素引起的^[44],是研究种内和
种间竞争和生态位特征的基础^[2]。该样地群落整体呈聚
集分布,从几个优势树种来看,也呈现不同程
度的聚集分布。

进一步对长白落叶松和白桦不同径级空间格局
进行分析可知:1)同一物种不同径级的空间格局不
同,例如长白落叶松小径木在整个尺度上表现为聚
集分布,大径木在整个尺度上表现为随机分布,而中
径木在小尺度表现为聚集分布,大尺度表现为随机
分布;2)不同物种同一径级的空间格局不同,例如长
白落叶松小径木和白桦小径木在空间格局上表现
为不一样的分布类型,白桦中径木在整个尺度上都
表现为聚集,但长白落叶松中径木在大尺度上表现
为随机分布;3)随尺度变化,同一物种同一径级空
间格局类型会发生变化,例如白桦小径木在 $r < 1$ m
尺度上属于随机分布,但当 r 在 $1 \sim 3$ m 尺度时表现
为聚集分布,在 $r > 3$ m 尺度上又表现为随机分布
(图6)。从以上几点可以看出,空间格局的分布类
型受到物种种类、径级大小和研究尺度的影响,不同
物种的空间分布随径级和空间尺度的变化表现出不
同的格局类型。许多研究表明,大多数物种会随着
林木年龄的增大(即从小径木、中径木到大径木)表
现出聚集程度降低的趋势^[9,14],本研究中,长白落叶
松表现出与之相似的规律,但白桦却在中径木表现

出较强的聚集,这可能是由于白桦在该径级个体数
量较多造成的。

综上所述,本研究样地是以长白落叶松和白桦
为优势树种的次生林,处于云冷杉林演替的前期阶
段,表现出一定的群落结构特征,该区物种组成相对
简单,以北温带植物区系类型为主,物种多样性相对
较低;种-面积曲线斜率呈现为随面积增大逐渐减
小的趋势,个体数量随面积增大呈线性增长趋势;从
径级结构来看,样地内全部个体呈倒“J”型,林下更
新良好,群落处于相对稳定状态,林内白桦和山杨属
于衰退型物种,随着演替进行会逐渐消失;所有物种
个体的空间格局呈聚集分布,不同物种的空间分布
随径级和尺度变化表现出不同的格局类型。通过对
该样地群落结构的全面了解,为进一步进行长期的
群落动态监测、深入了解物种共存机制和树木空间
关联以及认识更新演替规律等提供了基础资料。

参 考 文 献

- [1] LOREAU M, NAEEM S, INCHAUSTI P, et al. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges [J]. Science, 2001, 294: 804-808.
- [2] 吕林昭,亢新刚,甘敬.长白山落叶松人工林天然化空间格局变化[J].东北林业大学学报,2008,36(3): 12-15.
- [3] LÜ L Z, KANG X G, GAN J. Change innaturally spatial pattern of larch plantation in Changbai Mountains [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2008,36 (3):12-15.
- [4] 宋厚娟,叶吉,师帅,等.长白山区阔叶红松林残留片段木本植物物种组成与群落结构[J].应用生态学报,2014,25(5): 1239-1249.
- [5] SONG H J, YE J, SHI S, et al. Woody plant species composition and community structure in residual fragments of broad-leaved Korean pine mixed forests in Changbai Mountains area [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014,25(5):1239-1249.
- [6] HUBBELL S P, FOSTER R. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation [M]. Sunderland: Sinauer Press, 1986:205-231.
- [7] 张春雨,赵秀海,赵亚洲.长白山温带森林不同演替阶段群落结构特征[J].植物生态学报,2009,33(6): 1090-1100.
- [8] ZHANG C Y, ZHAO X H, ZHAO Y Z. Community structure in different successional stages in north temperate forests of Changbai Mountains, China [J]. Journal of Plant Ecology, 2009,33 (6): 1090-1100.
- [9] 马克平.大型固定样地:森林生物多样性定位研究的平台[J].植物生态学报,2008, 32(2): 237.
- [10] MA K P. Large scale permanent plots: important platform for long term research on biodiversity in forest ecosystem [J]. Journal of Plant Ecology, 2008,32(2):237.
- [11] 兰国玉,胡跃华,曹敏,等.西双版纳热带森林动态监测样地:树种组成与空间分布格局[J].植物生态学报,2008, 32(2): 287-298.
- [12] LAN G Y, HU Y H, CAO M, et al. Establishment of

- Xishuangbanna tropical forest dynamics plot: species composition and spatial distribution patterns [J]. Journal of Plant Ecology, 2008,32(2): 287-298.
- [8] 许涵,李意德,林明献,等.海南尖峰岭热带山地雨林60 ha 动态监测样地群落结构特征[J].生物多样性,2015,23(2): 192-201.
- XU H, LI Y D, LIN M X, et al. Community characteristics of a 60 ha dynamics plot in the tropical montane rain forest in Jianfengling, Hainan Island [J]. Biodiversity Science, 2015,23 (2):192-201.
- [9] 祝燕,赵谷风,张俪文,等.古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地:群落组成与结构[J].植物生态学报,2008,32(2): 262-273.
- ZHU Y, ZHAO G F, ZHANG L W, et al. Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, east China [J]. Journal of Plant Ecology, 2008,32(2):262-273.
- [10] 叶万辉,曹洪麟,黄忠良,等.鼎湖山南亚热带常绿阔叶林20 公顷样地群落特征研究[J].植物生态学报,2008,32(2): 274-286.
- YE W H, CAO H L, HUANG Z L, et al. Community structure of a 20 hm² lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China [J]. Journal of Plant Ecology, 2008,32(2): 274-286.
- [11] 丁晖,杨云方,徐海根,等.武夷山典型常绿阔叶林动态监测样地:物种组成与群落结构[J].生态学报,2015,35(4): 1142-1154.
- DING H, YANG Y F, XU H G, et al. Species composition and community structure of the typical evergreen broad-leaved forest in the Wuyi Mountains of Southeastern China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2015 ,35(4):1142-1154.
- [12] 刘海丰,李亮,桑卫国.东灵山暖温带落叶阔叶次生林动态监测样地:物种组成与群落结构[J].生物多样性,2011,19(2): 232-242.
- LIU H F, LI L, SANG W G. Species composition and community structure of the Donglingshan forest dynamic plot in a warm temperate deciduous broad-leaved secondary forest, China [J]. Biodiversity Science, 2011,19(2):232-242.
- [13] 夏富才,姚大地,赵秀海,等.长白山北坡阔叶红松林空间结构[J].东北林业大学学报,2009,37(10): 5-7.
- XIA F C, YAO D D, ZHAO X H, et al. Horizontal spatial structure of Korean pine broad-leaved forest in northern slope of Changbai Mountains [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2009,37(10):5-7.
- [14] 匡旭,邢丁亮,张昭臣,等.长白山北坡云冷杉林和落叶松林物种组成与群落结构[J].应用生态学报,2014,25 (8): 2149-2157.
- KUANG X, XING D L, ZHANG Z C, et al. Species composition and community structure of the spruce-fir forest and larch forest plots on the northern slope of Changbai Mountains, Northeast China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014,25 (8): 2149-2157.
- [15] 徐丽娜,金光泽.小兴安岭凉水典型阔叶红松林动态监测样地:物种组成与群落结构[J].生物多样性,2012, 20 (4): 470-481.
- XU L N, JIN G Z. Species composition and community structure of a typical mixed broad-leaved-Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest plot in Liangshui Nature Reserve, Northeast China [J]. Biodiversity Science, 2012, 20(4): 470-481.
- [16] 郝占庆,张健,李步杭,等.长白山次生杨桦林样地:物种组成与群落结构[J].植物生态学报,2008,32(2): 251-261.
- HAO Z Q, ZHANG J, LI B H, et al. Natural secondary poplar-birch forest in Changbai Mountain: species composition and community structure [J]. Journal of Plant Ecology, 2008,32(2): 251-261.
- [17] 郝占庆,李步杭,张健,等.长白山阔叶红松林样地(CBS):群落组成与结构[J].植物生态学报,2008,32(2): 238-250.
- HAO Z Q, LI B H, ZHANG J, et al. Broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest plot in Changbaishan (CBS): community composition and structure [J]. Journal of Plant Ecology, 2008,32(2): 238-250.
- [18] 赵淑清,方精云,宗占江,等.长白山北坡植物群落组成、结构及物种多样性的垂直分布[J].生物多样性,2004,12(1): 164-173.
- ZHAO S Q, FANG J Y, ZONG Z J, et al. Composition, structure and species diversity of plant communities along an altitudinal gradient on the northern slope of Mt. Changbai, Northeast China [J]. Biodiversity Science, 2004,12(1):164-173.
- [19] 姜萍,赵光,叶吉,等.长白山北坡森林群落结构组成及其海拔变化[J].生态学杂志,2003,22(6): 28-32.
- JIANG P, ZHAO G, YE J, et al. Structure of forest communities on the northern slope of Changbai Mountain and its variation along elevation gradients [J]. Chinese Journal of Ecology, 2003, 22 (6):28-32.
- [20] 郝占庆,张健,李步杭,等.中国森林生物多样性监测网络:长白山阔叶红松林样地[C].长春:第七届全国生物多样性保护与持续利用研讨会,2006: 253-265.
- HAO Z Q, ZHANG J, LI B H, et al. Chinese forest biodiversity monitoring network: broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest plot in Changbai Mountain[C]. Changchun:The 7th Conference about National Biodiversity Conservation and Sustainable Utilization, 2006 :253-265.
- [21] 倪瑞强.长白山典型针阔混交林群落结构与动态研究[D].北京:北京林业大学,2014.
- NI R Q. Studies on the community structure and dynamics of typical coniferous and broad-leaved mixed forests in Changbai Mountain region[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2014.
- [22] 郑景明,罗菊春.长白山阔叶红松林结构多样性的初步研究[J].生物多样性,2003,11(4): 295-302.
- ZHENG J M, LUO J C. Structural diversity of broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain[J]. Biodiversity Science, 2003 , 11 (4):295-302.
- [23] 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[J].生物多样性,2009,17(4): 385-396.
- ZHANG J, LI B H, BAI X J, et al. Composition and interannual dynamics of tree seedlings in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountain [J]. Biodiversity Science, 2009 ,17(4): 385-396.

- [24] 王蕾, 张春雨, 赵秀海. 长白山阔叶红松林的空间分布格局 [J]. 林业科学, 2009, 45(5): 54-59.
WANG L, ZHANG C Y, ZHAO X H. Spatial pattern of Korean pine broadleaved forests in Changbai Mountains [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2009, 45(5): 54-59.
- [25] 夏富才, 赵秀海, 潘春芳, 等. 长白山白桦林空间结构研究 [J]. 西北植物学报, 2011, 31(2): 407-412.
XIA F C, ZHAO X H, PAN C F, et al. Stand spatial structure of secondary birch forest in Changbai Mountain [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2011, 31(2): 407-412.
- [26] DAI L, JIA J, YU D, et al. Effects of climate change on biomass carbon sequestration in old-growth forest ecosystems on Changbai Mountain in Northeast China [J]. *Forest Ecology Management*, 2013, 300(4): 106-116.
- [27] 姜萍, 叶吉, 吴钢. 长白山阔叶红松林大样地木本植物组成及主要树种的生物量[J]. 北京林业大学学报, 2005, 27(增刊2): 112-115.
JIANG P, YE J, WU G. Woody species composition and biomass of main tree species in a 25 hm² plot of broad-leaved and Korean pine mixed forests of Changbai Mountain, northeast China [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2005, 27 (Suppl. 2): 112-115.
- [28] 张娜, 于贵瑞, 赵士洞, 等. 长白山自然保护区生态系统碳平衡研究[J]. 环境科学, 2003, 24(1): 24-32.
ZHANG N, YU G R, ZHAO S D, et al. Carbon budget of ecosystem in Changbai Mountain Natural Reserve [J]. *Environmental Science*, 2003, 24(1): 24-32.
- [29] ZHU B, WANG X, FANG J, et al. Altitudinal changes in carbon storage of temperate forests on Mt Changbai, Northeast China [J]. *Journal of Plant Research*, 2010, 123(4): 439-452.
- [30] 向玮, 雷相东, 刘刚, 等. 近天然落叶松云冷杉林单木枯损模型研究[J]. 北京林业大学学报, 2008, 30(6): 90-98.
XIANG W, LEI X D, LIU G, et al. Individual tree mortality models for semi-natural larch-spruce-fir forests in Jilin Province, northeastern China [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2008, 30(6): 90-98.
- [31] 陈灵芝, 鲍显诚, 李才贵. 吉林省长白山北坡各垂直带内主要植物群落的某些结构特征[J]. 植物生态学报, 1964(2): 207-225.
CHEN L Z, BAO X C, LI C G. Community structure feature of major plant types along altitude on northern slope of Changbai Mountain in Jilin Province [J]. *Journal of Plant Ecology*, 1964 (2): 207-225.
- [32] 郝占庆, 赵士洞, 陶大立. 长白山北坡阔叶红松林草本植物物种多样性及其季节动态[J]. 生物多样性, 1994, 2(3): 125-132.
HAO Z Q, ZHAO S D, TAO D L. Species diversity and its seasonal dynamics of herbs in a broad-leaved Korean pine forest on the northern slope of the Changbai Mountain [J]. *Biodiversity Science*, 1994, 2(3): 125-132.
- [33] 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法[J]. 生物多样性, 1994, 2(4): 231-239.
MA K P, LIU Y M. Measure methods of biological community diversity [J]. *Biodiversity Science*, 1994, 2(4): 231-239.
- [34] 张春雨, 赵秀海. 随机区块法在空间点格局分析中的应用 [J]. 生态学报, 2008, 28(7): 3108-3115.
ZHANG C Y, ZHAO X H. Spatial points pattern analysis using random square-quadrats method [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(7): 3108-3115.
- [35] 赵丽琼, 黄华国, 梁大双, 等. 甘肃大野口青海云杉种群的空间分布格局[J]. 北京林业大学学报, 2010, 32(4): 59-64.
ZHAO L Q, HUANG H G, LIANG D S, et al. Spatial distribution pattern of *Picea crassifolia* population in Dayekou, Gansu Province [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2010, 32(4): 59-64.
- [36] 史宇, 余新晓, 岳永杰, 等. 北京山区黑桦天然次生林不同种群的格局分析[J]. 北京林业大学学报, 2009, 31(5): 35-41.
SHI Y, YU X X, YUE Y J, et al. Pattern analysis of different populations in natural secondary forest of *Betula davurica* in mountainous area of Beijing [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2009, 31(5): 35-41.
- [37] DIGGLE P J. Statistical analysis of spatial point patterns [M]. London: Academic Press, 1983: 1-120.
- [38] CONDIT R, ASHTON P S, BAKER P, et al. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species [J]. *Science*, 2000, 288: 1414-1418.
- [39] WIEGAND T, A MOLONEY K. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology [J]. *Oikos*, 2004, 104(2): 209-229.
- [40] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析[J]. 植物生态学报, 1998, 22(4): 344-349.
ZHANG J T. Analysis of spatial point pattern for plant species [J]. *Journal of Plant Ecology*, 1988, 22(4): 344-349.
- [41] 吴征镒, 周渐昆, 李德铢, 等. 世界种子植物科的分布区类型系统[J]. 云南植物研究, 2003, 25(3): 245-257.
WU Z Y, ZHOU Z K, LI D Z, et al. The areal types of the world families of seed plants [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 2003, 25 (3): 245-257.
- [42] 吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型[J]. 云南植物研究, 1991(增刊4): 1-139.
WU Z Y. The areal types of the Chinese genera of seed plants [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1991 (Suppl. 4): 1-139.
- [43] REBERTUS A J, WILLIAMSON G B, MOSER E B. Fire-induced changes in *Quercus laevis* spatial pattern in Florida sandhills [J]. *Journal of Ecology*, 1989, 77(3): 638-650.
- [44] 何怀江, 张春雨, 赵秀海, 等. 吉林蛟河次生针阔混交林群落结构与微地形关系[J]. 东北林业大学学报, 2014, 42(5): 13-17.
HE H J, ZHANG C Y, ZHAO X H, et al. Associations between community structure and microtopography in mixed broadleaf-conifer forest of Jiaohe, Jilin Province [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2014, 42(5): 13-17.

(责任编辑 赵 勃 范 娟
责任编辑 赵秀海)