

长白山林线交错带形状与木本植物向苔原侵 展和林线动态的关系

石培礼* 李文华

(中国科学院自然资源综合考察委员会, 北京 100101)

摘要 采用样带调查法测定了长白山岳桦林缘形状对入侵苔原本木植物组成和分布、树木生长和死亡的影响, 阐述了林缘形状形成与生境小气候的关系, 探讨了不同形状林缘更新格局形成的原因和林线的动态。林缘入侵物种主要由岳桦和东北赤杨组成。凹型林缘外入侵树木向苔原侵展的距离和茎数, 以及平均基径、基面积之和及平均高度均明显高于直线型和凸型林缘, 其中凸型林缘的值最低, 且随远离林缘降低最为迅速。随远离林缘入侵植株枯梢率增高, 分枝数增多。凹型林缘外死亡植株具有较宽的径阶和较大径级, 平均死亡植株数也最多, 而凸型林缘则最低。凹型林缘死亡植株数的峰值与入侵植株数量的高峰区间吻合, 密度制约可能是幼树死亡的主要原因; 直线型和凸型林缘林缘植株死亡峰位于茎数较少的样带中部和尾部, 环境的恶劣性可能是植株死亡的主要原因。林缘小地形异质性是产生林缘形状的根本原因, 林缘形状引起的入侵格局的显著差异是风和积雪等生态因子和生态流在空间上重新组合的结果, 林缘形状对木本植物向苔原侵展具有强有力的控制作用。长白山岳桦林线尚未达到应有的潜在高度, 林缘形状引起的“凹凸逆转”的生态效应可能是岳桦林线上升的一种机制。

关键词 长白山; 岳桦林; 林线; 林缘形状; 更新; 入侵; 苔原带; 林线动态

Boundary form effects of timberline ecotone on colonization of woody plants and timberline dynamics in Changbai Mountain

SHI Pei-Li, LI Wen-Hua (Commission for Integrated Survey of Natural Resources, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101)

Abstract With transect sampling, effects of forest boundary forms on specie composition and its distribution and on growth and death of colonizing woody plants were measured at the birch forest-tundra ecotone in Changbai Mountain, Northeastern China. The boundary microclimate relative to forest boundary forms, causes of colonizing patterns, and timberline dynamics were also studied. *Betula ermanii* and *Alnus mandshurica* predominated in the colonizing woody species on forest boundaries. In general, transects facing concave boundaries had higher values of colonizing distance and stems, mean base diameters, total base areas and average heights of colonizing stems than those next to convex and straight boundaries respectively. Those adjacent to convex boundaries presented minimum values and decreased abruptly with increase of distance from timberline. Dieback rate and branching number increased with increasing distance from forest boundaries. The dead colonizing stems in transects next to concave boundaries had a wider range of and higher averages of base diameter than those of the transects adjacent to straight and convex boundaries. The numbers of dead colonizing stems were high in transects next to concave boundaries and low in those of convex ones. The death peaks of colonizing stems were in accordance with those of living stems along the transects next to

基金项目: 中国科学院长白山森林生态系统定位站开放基金和国家自然科学基金(39900024)资助项目
承蒙中国科学院植物所董鸣研究员指教, 谨致谢忱。

* 通讯作者: E-mail: plshi@cisnar.ac.cn

收稿日期: 1998-09-08; 修订日期: 1999-09-13

作者简介: 石培礼(1969~), 男, 重庆市人, 副研究员。主要从事森林生态学 and 生态交错带研究工作。

concave boundaries. Density-dependent process may be the major cause of death. However the dead stems were concentrated at the middle or tail parts of transects next to straight and convex boundaries. So the severe microclimate may be the cause of death. The forest boundary forms were originated from heterogeneity of micro-topography. The comprehensive effects of ecological factors such as wind and snow distribution and the spatial combination of ecological flows produced the patterns of colonization in various boundary forms. Therefore, boundary form may exert powerful control of the patterns of tundra colonization. The timberline in Changbai Mountain has not reached its potential altitude. The "concave-convex reversal" effect resulted by boundary forms may be one of the causes of birch timberline climbing.

Key words: Changbai Mountain; *Betula ermanii*; timberline; boundary form; regeneration; colonization; tundra; timberline dynamics

文章编号: 1000-093X(2000)04-0000-00 中图分类号: Q948 文献标识码: A

林线是山地垂直带亚高山和高山植被的分界线和生长型发生急剧变化的地段。林线交错带因过渡的渐变性或急变性而出现不同的宽度,林缘也由于生境的异质性而呈现各异的形状,交错带边缘形状可分为直线型(Straight)、凹型(Concave)、凸型(Convex)和旋覆型(Convoluted)等类型。边缘形状会对相邻斑块和交错带的生态学过程产生重要的影响^[1]。会显著地影响它们作为栖息地(Habitat)、滤膜(Filter membrane)和通道(Conduit)的功能^[1,2]。

在景观生态学中,斑块大小常被作为一个重要的要素进行分析,但对斑块形状则重视不够,研究甚少。其实斑块形状对生态过程的影响蕴含着更为丰富的含义^[1]。相同大小斑块的形状是千变万化的,每一种形状的功能都可能不同,甚至产生截然不同的生态效应。相邻斑块的形状可影响交错带生态流的运输和分配,从而影响相邻斑块的动态。因此,斑块和交错带形状对生态系统有着潜在的影响。交错带边缘的形状还可以作为斑块扩张和压缩的指示,甚至可以预示斑块将来的形状和变化^[2]。

目前,对生态交错带的边缘效应已有较多论述,内容涉及边缘效应对林缘的小气候^[4,5]、种类组成^[6,7]、植被结构与动态^[8~10]和生物多样性^[11,12]的影响等方面,但对交错带边缘形状生态效应的研究还非常少。Hardt 和 Forman^[1]首次以交错带边缘形状为突破口,采用种群统计方法从驱动力的角度探讨了不同边缘形状的生态效应。

长白山北坡亚高山岳桦(*Betula ermanii*)林带分布在海拔 1700~2000m 之间,是森林上限的植物群落^[13]。岳桦林线交错带由于生境的差异,如雪斑、风和局地土壤异质性的影响,致使林缘形状犬牙交错,此起彼伏。岳桦在林缘更新和对苔原侵展所形成的复杂分布格局,为研究林线交错带形状对岳桦入侵苔原的生态格局提供了丰富的实地素材。本文的目的是研究岳桦林线交错带形状对岳桦幼树入侵苔原格局和存活的影响,结合林缘微生境生态因子的分析揭示更新格局形成的原因,探讨林线动态过程的可能机制和林缘形状对林线的动态的潜在影响。

1 研究区概况

长白山北坡由岳桦林形成的林线分布在海拔 1900~2000m 左右,局部地区可以上升到 2100m,林线以上分布着高山苔原植被。岳桦林线交错带生境具有风大寒冷的特点,不适于很多树种生长,遂使岳桦形成优势,其它乔木和灌木种类很少。土壤为发育于火山灰和砾石母质的山地生草森林土,土壤发育较弱,有机质含量低,土壤剖面分异不明显^[14]。

岳桦林-苔原生态交错带主要群落类型为牛皮杜鹃-岳桦林和高草-岳桦林,岳桦密度 1400 株/hm²,林缘岳桦更新幼树较多。林缘苔原带草本层发达,盖度可达 70%,以牛皮杜鹃(*Rhododendron aureum*)和小叶章(*Deyeuxia angustifolia*)等占优势,此外,出现较多的物种有越桔(*Vaccinium vitis-idaea*)、笃斯越桔(*V. uliginosum*)、高山松(*Juniperus sibirica*)等,常见种类由林奈草(*Linnæa borealis*)、石松(*Lycopodium clavatum*)、七瓣莲(*Trientalis europæa*)和羊胡子苔草(*Carex callinichos*)等组成^[14]。

2 研究方法

在踏查长白山北坡岳桦林线的基础上,选择不同形状林缘交错带类型为样地。凹型林缘被界定为林线界面形状向岳桦林内侧凹陷,凸型林缘为岳桦林明显向林外苔原延伸,两侧没有岳桦乔木分布,直线型林缘

被界定为在较宽的范围内交错带界面近似为直线状。分别设置 8 个凹型、5 个凸型和 8 个直线型林缘样地, 总共调查林缘样地 21 个。

沿每一个林缘样地的中轴线各设置一条垂直于林线(即沿垂直于等高线方向)的样带, 样带的长度视不同类型交错带界面和岳桦幼树入侵苔原的距离而定, 样带始于林缘乔木的树干基部, 终于没有更新幼苗的苔原带, 样带的宽度为 5m。

从林缘开始向林外苔原带的方向进行调查, 沿样带逐米设置一个样方, 样方面积为 5m^2 。凡地上独立的植株被视为单一个体, 对样方内的岳桦和其它幼树及灌木个体进行每木测定, 基径用游标卡尺测定, 树高用带刻度的标杆测定, $> 200\text{cm}$ 植株测定胸径。记录样地的林缘形状, 林缘草本群落类型及各种的百分盖度, 样带的长度。在每一样方中, 记录立木基径、胸径和高度, 同时记录地上部分出现分枝的幼树株数及其一级分枝数, 样方中枯立的死亡植株数及其基径, 枯梢者测定枯梢处的高度。环境因子调查每个样地的小地形、坡度、坡向、林缘凹入的深度或向苔原凸出的长度。对各林缘类型, 选一代表样地按 0.2cm 茎阶分段统计死亡立木的径级分布, 以 5m 为区段, 用分枝个体的一级分枝总数除以分枝个体数计算各区段的平均分枝数。

3 结果分析

3.1 入侵苔原的木本科类组成和分布

从林缘向苔原侵展的木本植物主要是岳桦幼树。据所有样地的入侵植株数统计, 岳桦占总数的 95.76%, 其次是东北赤杨, 占 2.03%, 其余为鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)和臭冷杉(*Abies nephrolepis*)和少量长白落叶松(*Larix olgensis*), 总共占 2.21%。灌木种类极少, 偶见有蓝靛果忍冬(*Lonicera caerulea* var. *edulis*)、刺蔷薇(*Rosa acicularis*)和花楸分布。从入侵的频度来看, 岳桦的入侵是无处不在, 遍及各样带的每一个样方。东北赤杨主要分布在样带的两端, 即林缘端和近苔原端。其它种类如鱼鳞云杉和臭冷杉主要零星分布于背风坡样带近苔原端, 在林缘风大环境中出现极度的偏冠现象, 背风向的侧枝侧展呈匍匐状。

3.2 林缘的形状对岳桦幼树入侵苔原的影响

3.2.1 林缘形状对幼树入侵苔原距离的影响 林缘形状对木本植物入侵苔原样带的长度, 即入侵距离有显著影响。各类型林缘外幼树对苔原侵展的平均距离在凹型林缘外为 32m, 分别为凸型林缘 16m 和直线型林缘 23m 的 2 倍和 1.23 倍(表 1)。凹型林缘的平均深度(从凹陷的底部到林线开始凹陷的开口处两点连线的垂直距离)为 8.3m, 凹型林缘的入侵距离减去凹陷的深度($32 - 8.3 = 23.7\text{m}$)还比凸型林缘突出的平均长度(3.7m)加上林缘外入侵的平均距离($3.7 + 16 = 19.7\text{m}$)还长 4m。随着这种趋势, 由于凹型林缘和凸型林缘经常相伴而生, 在林缘更新能正常进行和保证充分种源的情况下, 凹型林缘和凸型林缘将由于入侵距离(速度)的不同而发生转化, 并且带动直线型林缘的上移。这种趋势还可以从图 1 可以看出, 样带植株数量分布的拐点以前的距离表示入侵茎数分布较多和较为集中的区域, 可以看出凸型林缘外入侵较集中的距离达到 7m 左右, 凹型林缘入侵达到 21m。凸型林缘外的入侵距离加上突出长度($7\text{m} + 3.7\text{m} = 10.7\text{m}$)依然比凹型林缘外入侵距离减去凹型林缘平均凹陷深度($21\text{m} - 8.3\text{m} = 12.7\text{m}$)低, 同样证明, 随着时间的推移, 由于凹型和凸型林缘外岳桦向苔原侵展速度的不一致可能推动林缘形状的凹凸转化。这与 Hardt 和 Forman 在研究美国马利兰州的煤矿复垦地上木本植物的入侵时发现的现象一致, 他们把这种现象形象地称为“凹凸逆转”^[1]。这可能是岳桦林线上升的一种可能机制, 尽管林线更新和上升的过程是受多种因素影响且是一个非常缓慢的过程。

表 1 林缘形状对更新幼树入侵苔原距离和数量的影响

Table 1 Effects of forest boundary form on the number of colonizing saplings and distance to tundra

侵展参数 Characterizing parameter of colonization	林缘类型 Forest boundary forms		
	凸型 Convex	凹型 Concave	直线型 Straight
样带数 Number of plots	5	8	8
总侵展距离 Total colonizing distance(m)	79	253	184
平均侵展距离 Mean colonizing distance(m)	16	32	23
总样方面积 Total sampling area(m ²)	395	1265	920
总侵展植株数 Total number of colonizing stems	507	2826	1198
每样地平均侵展植株数 Mean colonizing stems per plot	101	353	150
平均侵展密度 Mean colonizing density(stems/m ²)	1.28	11.17	1.3
占侵展植株 50% 的距离 Distance covering 50% of colonizing stems(m)	4	11	7
占侵展植株 90% 的距离 Distance covering 90% of colonizing stems(m)	12	26	17

3.2.2 林缘形状对入侵植株数量的影响 根据计算,各种林缘形状类型 50% 入侵个体大多分布于距林缘 10m 以内的范围内,凸型、直线型和凹型林缘占 50% 幼树茎数的入侵距离长度分别位于 4m、7m 和 11m 处,即集中在平均入侵长度的前 1/3 区段(表 1)。由图 1 可以看出,入侵个体数随距林缘的距离增加而减少,在不同形状林缘入侵苔原植株数量的衰减趋势也不相同。凸型林缘植株数下降极为迅速,直线林缘的入侵植株数量下降较为平缓,凹陷林缘外入侵植株数先上升,维持一定距离的峰值后迅速下降。从图 1 还可以看出凹型样地植株数从林缘开始的上升趋势很明显,这可能与林缘的高草如小叶章和繁盛的牛皮杜鹃灌丛阻碍岳桦的更新有关。随着离林缘渐远,林缘高草和牛皮杜鹃优势度降低,再加上凹型林缘的微生境的庇护作用,入侵植株数量升至最高。就各类型林缘每样地平均入侵植株数而论,凹型林缘为 353 株,分别为直线型和凸型林缘 150 株和 101 株的 2.35 和 3.5 倍(表 1)。

3.2.3 林缘形状对入侵植株基径的影响 由图 2 可知,各种林缘外入侵植株的平均基径的变化趋势较为一致。只不过除林缘开始数米外,距林缘同一距离的凸型林缘入侵植株的平均基径比凹型和直线型林缘外入侵的植株的平均基径小,并且基径降低得较快,峭度较大。直线型林缘和凹型林缘的基径变化没有显著差别,甚至在距林缘较近的地段直线型林缘更新幼树的基径还高于凹型林缘的基径。很明显,在凹型林缘外茎数较多的区间(如前所述 1~21m),基径降低较快,随后随着距离的增加和茎数(密度)的减少,基径保持相对较小的降低态势,这说明基径的大小变化可能还隐含着密度效应。

3.2.4 林缘形状对入侵植株基面积的影响 图 3 所示的是 3 种林缘类型外入侵植株基面积之和随距林缘距离的变化,除接近林缘数米直线型林缘的入侵植株基面积之和高于凹型林缘外,其余区间凹型林缘外的入侵植株的基面积之和都显著高于直线型林缘和凸型林缘,其中凸型林缘的基面积之和最低。其原因是凹型林缘开始数米高草和林缘牛皮杜鹃灌丛盖度较大,影响了岳桦幼树的更新,入侵植株较少并且个体都较小所致。此外,凸型和直线型林缘的基面积之和较凹型林缘外的样带降低快。

3.2.5 林缘形状对入侵植株高度的影响 图 4 显示的是 3 种林缘类型外样带入侵植株的平均高度随距林缘距离的变化情况,除近林缘数米外,凹型林缘外样带上同一距离入侵植株的平均高度都高于直线型和凸型林缘,凹型林缘入侵的植株高度与直线型林缘植株的高度比较相近,但显著高于凸型林缘更新植株的高

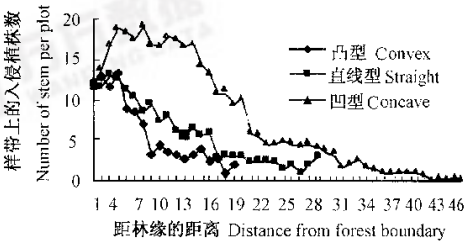


图 1 不同林缘类型外样带上入侵苔原的茎数随距离的变化
Fig.1 Number of colonizing stems relative to distance from boundary of different boundary form

度。就入侵植株高度随距林缘距离的变化而言,植株高度下降的趋势以凸型林缘外样带最快,凹型样地最慢,直线型林缘外样带居中。

3.3 林缘形状对入侵植株形态的影响

更新幼树随着远离林缘越向苔原枯梢越严重,枯梢削弱了植株的顶端优势,抑制了幼树的高生长,侧向生长加强,分枝率提高,幼树枯梢是降低死亡率和适应林缘恶劣生境的一个重要特征。枯梢是由于生长期形成的幼树尖部组织幼嫩,尚未完全木质化,在冬季大风的作用下造成生理性干旱,失水萎蔫所致。林缘不同树种抗御枯梢的能力有所不同,东北赤杨更新幼树很少发现枯梢,而岳桦枯梢率较高。岳桦枯梢后在枯梢处发出主枝,由于分枝能力的不同或受连续枯梢次数的影响,岳桦幼树可以出现多次和多条主要分枝(一级分枝),它们的径级大小相差不大,各自拥有次级分枝枝条,在野外极易辨认。

表2是3种林缘类型样带上植株高度和分枝数量(根据主枝统计)随距林缘距离变化的状况。随着远离林缘,入侵植株有变矮和分枝数增多的趋势,但凹型林缘样带的分枝数较少。凹型样带由于植株数较多,密度较大,植株分枝数较少,相同径级的高度要比凸型和直线型林缘样带要高一些,原因是密度较大,抑制了侧枝而促进了高生长。相比之下,凸型和直线型林缘外样带随着远离林线,植株高度下降速度较快(表2、图4),但径级在远林缘段近苔原处的幼树的径级还有微弱增加的趋势(图2),这主要是远端受恶劣的气候的影响,植株容易受到雪害,弱小的植株死亡,留下较大径级的植株且发生了枯梢而引起的。

3.4 林缘形状对入侵植株死亡的影响

3.4.1 死亡幼树的径级分布 由图5可见,林缘形状对入侵岳桦幼树的死亡径级分布和频数也有较明显的影响。凹型林缘外样带死亡植株具有较宽的径级幅度,死亡径级频数集中分布在1.0~2.0cm区间,其中径阶为1.6cm的死亡数量最高,频数中值处基径为1.4cm;直线型林缘死亡径级分布较宽,且相对平均,频数分布峰值基径位于1.4cm,频数中值处基径为1.2cm;凸型林缘外样带死亡径级频数集中分布在0.6~1.2cm之间,峰值基径位于1.0cm,频数中值处基径为0.8cm。由此可见,死亡的平均基径凹型林缘大于直线林缘,凸型林缘死亡幼树的平均基径最低。

3.4.2 幼树死亡数量及其空间分布 死亡的幼树的平均数量为:凹型林缘(677株/hm²)>直线型林缘(485株/hm²)>凸型林缘(409株/hm²)。由图6可见,凹型林缘死亡植株数的峰值与入侵植株数量的峰值重合较好,死亡植株集中在林缘外25m以内,直线型林缘死亡植株的峰值(林缘外13m左右)位于植株数量分布的中部,是活植株数量的下降区;凸型林缘死亡峰位于活植株分布的尾部,位于接近苔原带的区间(图7)。因此,凹型林缘样带的死亡植株主要分布在样带的近林缘端,直线型林缘样带的死亡植株集中分布在样带的中部,而凸型林缘样带的死亡植株在样带的尾部邻近苔原的一端分布较多。死亡植株的平均茎级凹型样地较大,在凸型样地较低。

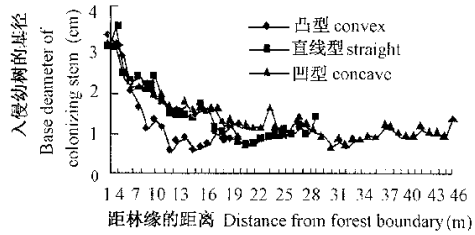


图2 不同林缘类型对入侵苔原幼树基径的影响
Fig.2 Effect of different boundary form on the diameter of colonizing stem from forest boundary

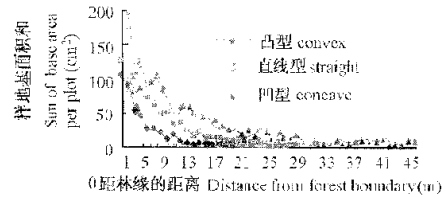


图3 不同林缘类型对入侵苔原植株基面积的影响
Fig.3 Effect of different boundary form on the base area of colonizing stem from forest boundary

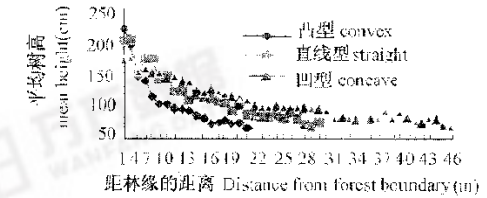


图4 不同林缘类型对入侵苔原植株的平均高度的影响
Fig.4 Effect of different boundary form on the mean height of colonizing stem from forest boundary

表2 林缘形状对入侵的岳桦高度分枝数的影响

Table 2 Effect of forest boundary form on the height and branching number of colonizing stem of *Betula ermanii* saplings

林缘形状 Boundary forms	距林缘的距离 Distance from forest boundary(m)									
	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
凹型 Concave	152.1 (1.0)*	128.3 (1.2)	111.1 (1.1)	87.8 (1.3)	63.5 (1.5)	62.2 (1.7)	41.5 (2.5)	41 (2.4)	34 (2.5)	29 (2.1)
凸型 Convex	212.9 (1.0)	84.2 (1.5)	54.7 (2.4)	37.1 (3.0)	21.8 (2.7)					
直线型 Straight	190.5 (1.0)	156.1 (1.4)	75.2 (1.5)	71.5 (1.9)	45.3 (3.0)	41.6 (2.8)	26.4 (2.3)			

* 表中的数据为入侵植株的高度 括号中的数据为该距离段平均分枝数 The data in the table are mean height(cm) of colonizing saplings or seed-lings ,values in parentheses are mean branching numbers

3.4.3 死亡与密度的关系 由图 6 和图 7 还可以看出 ,不同的林缘类型 ,幼树的死亡与密度的关系大不相同。凹型林缘植株的死亡集中在活植株的分布高峰区 ,立木密度大 ,密度制约可能是幼树死亡的主要原因 ;凸型和直线型林缘的幼树死亡与活植株的高峰区间错开 ,出现在较靠近苔原的地方 ,密度不是致死的原因 ,而环境的恶劣性可能是植株死亡的主要原因。

4 讨论

4.1 林缘入侵树种及其相互作用

长白山亚高山岳桦林林线冬季风大寒冷 ,由林缘入侵苔原的木本植物种类简单 ,主要是岳桦和东北赤杨。东北赤杨多分布在岳桦林外的风口地段形成灌丛 ,其幼苗多分布在岳桦林缘更新幼树的尾部 ,即接近苔原的地段。东北赤杨是 Frankia 放线菌固氮结瘤树种 ,具有外生菌根 ,研究表明东北赤杨比岳桦更具耐寒和抵御低温干旱和抗光氧化的能力^[15]。野外调查发现 ,东北赤杨幼树的枯梢率和死亡率远远低于岳桦幼树 ,在有东北赤杨的林缘 ,岳桦更新和生长都较好。尽管东北赤杨在林缘数量较少 ,难以形成优势 ,但仍保持一定成分。因此 ,东北赤杨的存在可能对林缘土壤和环境的改善及对岳桦的更新有先锋开拓作用。

4.2 林缘形状与微生境的关系及其对岳桦更新格局的影响

坡向和小地形对林线交错带类型的分布及岳桦更新有较大影响。迎风坡直线型林缘较多 ,由于风大 ,冬季积雪较浅 ,岳桦更新沿积雪相对较厚的小沟或凹陷地边缘发育。背风坡积雪较厚 ,凸型和凹型林缘较多 ,且常常相辅相成 ,形成犬牙交错 ,此起彼伏的林缘形状。背风坡的凹型林缘常在稍微凹陷的地段形成 ,冬季在林缘附近常形成小块雪斑 ,积雪较厚 ,有利于牛皮杜鹃灌丛和高草群落如小叶章等的发育^[16]。野外调查发现小叶章高草群落可延伸到林缘外 2 ~ 3m ,甚至更远 ,牛皮杜鹃可以成团分布到林缘外 2m 以外 ,大部分分布截止于林缘乔木林冠的滴水线 ,此外在苔原带阴湿的凹陷处或沟谷也有分布 ,它们可能是岳桦种子繁殖的障碍物。凹型林缘高草和牛皮杜鹃发育的地段常常有大量的死地被物 ,夏季雪融后高草迅速繁茂 ,不利于岳桦的更新 ,因此出现了图 1 凹型林缘开始数米更新苗木数较少的现象。凸型林缘是优先占有凹陷小地形两侧条件较为优越的脊背地块受凹型林缘外边缘效应的影响而形成 ,致使凸型林缘开始数米更新幼树径级较大(图 2) ,但凸型林缘占的地势比凹型

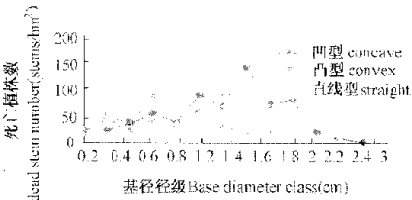


图 5 林缘形状对岳桦幼树死亡径级的影响

Fig.5 Effect of different timberline boundary form on frequency distribution of the diameter of dead stem

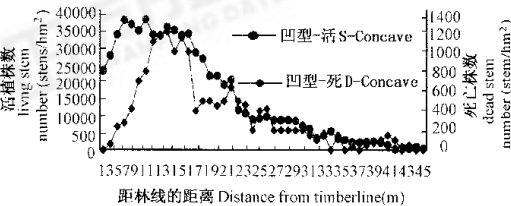


图 6 凹型林缘对岳桦幼树死亡空间分布的影响

Fig.6 Effect of concave boundary form on the death patterns of saplings of *Betula ermanii* S-standing stem number ;D-dead stem number

林缘稍高,易受风的影响,积雪较薄,冬季受保护作用较弱,因而较凹型林缘以外的更新苗木少(图1)。坡度对林缘也有较大的影响,在迎风坡,坡度越大,由于重力的作用积雪越容易在林缘堆积形成保护,越有利于林线的向上推移。在背风坡,坡度的影响可能有截然不同的生态效应,坡度越大,由山脊堆积下来的积雪太厚,积雪融尽的时间推迟,缩短了岳桦的生长期,反而更有利于高草的发育。

如果说小地形、风和积雪则是影响林缘类型分布和微生境条件的重要因素,那么林缘生境条件如光照和水分等则是影响岳桦更新成功与否的重要生态因子。岳桦是光补偿点低光饱和点高的阳性树种,具萌发期耐荫和幼树期喜光的二重性质^[16],遮荫有利于种子的萌发和幼苗的发生,但要影响幼树的生长。林缘同时具备较荫蔽的萌发条件和促进幼苗生长的优越的光照条件,特别在两侧具有岳桦乔木林的凹型林缘,种源丰富且小生境条件优越,因此,岳桦在这些条件好的林缘更新十分成功。岳桦种子小,持水力有限,萌发对水分的依赖较高,由于死地被物的阻挡无法接触土壤和雪融后的干燥都会影响种子萌发的成功。凹型林缘积雪较多,春季融雪时,积雪厚为岳桦种子萌发提供了良好的水分条件,且对更新幼树有保护作用,因而更新良好,幼树茎数较多,小径级幼树的死亡相对较少。优越的小环境促进了岳桦更新,但是由于凹型林缘更新苗太多,自疏导致幼树的死亡,密度效应成为更新苗死亡的一个重要因素。直线型和凸型林缘积雪较少,受积雪的保护较少,经受的环境比凹型林缘恶劣,更易受大风引起的水分胁迫和生理干旱的影响,从而出现小径级幼树的枯梢甚至死亡。

根据上述分析,可以认为林缘类型所引起的不同更新格局的主要原因是小地形和基质差异,在长白山火山灰和砾石母质上土壤形成速度慢,土壤瘠薄,在此情形下,小地型的差异和土壤基质状况是决定更新入侵的先决条件。其次,风和积雪对繁殖体的传输和对入侵幼树的保护有重要作用。风是交错带生态流的载体,可引起物质和能量的再分布。在凹型林缘,由于风速降低形成的湍流,使岳桦种子和积雪聚集,给更新提供了丰富的种源,积雪对幼树的保护和融雪提供充足的水分都是凸型林缘和直线型林缘所难以比拟的。尽管凹型林缘死地被物聚集对岳桦种子接触土壤有一定阻碍,但其分解提供的有机质和成土作用对岳桦的更新也有促进的作用,只要幼树一旦建成,必将加速生长。此外,凹型林缘有改良小气候的功能,形成更有利于岳桦更新的环境。这些将无疑会产生积极的综合作用促进凹型林缘岳桦的更新和向苔原入侵。

与凸型和直线型林缘相比,凹型林缘拥有更有利于岳桦更新和生长的优越条件,因此,凹型林缘外岳桦更新带的长度和生长状况较好、侵展速度快。加之林线交错带凹型林缘和凸型林缘通常相伴而生,随着时间的推移,凹型林缘将转变为凸型林缘,而凸型林缘则由于更新相对较差和侵展速度较慢而转化为凹陷的凹型林缘。这种凹凸逆转可能是林线不断向上推进的一种机制。

4.3 关于目前林线的位置和动态

岳桦是构成长白山森林上限的树种,现在岳桦林线大多在 2000m 以下,是长白山火山爆发影响的结果^[13]。有些地方可上升到 2000m 以上,甚至在 2200m 的某些地段也有茂密挺拔的岳桦斑块^①。徐文铎^[16,17]根据水热指标推算长白山岳桦林线应在 2100m 左右,长白山南坡目前的林线在 1900~1960m,而木化石所在之处已近 2200m。1000 多年来长白山的气候未发生剧烈变动^[18],因此,多数学者认为长白山岳桦林线将继续上升。根据本研究的调查,大多数林缘岳桦更新良好,在生境较好的地段,如小水沟的两侧凹型林缘和苔原植被稀疏的林缘岳桦更新很好,林缘的岳桦更新幼树可延伸出数十米,林缘大茎级的岳桦非常常见,有的已开花结实。调查表明,目前林缘的岳桦完全能够完成生活史过程。毫无疑问,岳桦林线仍处于上升阶段。

林线上升可能是岳桦更新所引起的凹型林缘和凸型林缘相互转化过程,凹型林缘生境状况较好,入侵植

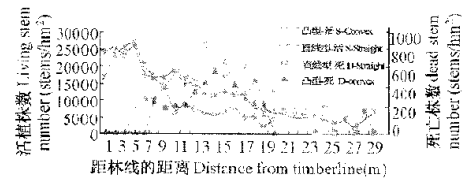


图7 凸型和直线型林缘对岳桦幼树死亡空间分布的影响

Fig.7 Effect of convex and straight boundary forms on the death patterns of saplings of *Betula ermanii*. S-, standing stem number; D- dead stem number

① 刘瑛景:长白山岳桦林及其动态研究,中国科学院沈阳应用生态研究所博士论文,1989

株茎数多,入侵的距离远,Hardt 和 Forman 把这种现象形象地称为“聚集效应”^[1]。如前所述,由于凹型林缘和凸型林缘常常相伴而生,当林缘更新树木长大进入乔木层后,原来的凹型林缘和凸型林缘类型就会因为更新带长度(或称为更新速度)的不同而发生相互转化,这种发育速度的不平衡维系着林缘此起彼伏的形状。林缘的形状是岳桦入侵苔原一种强有力的控制力,在这种作用力的影响下,林线将处于上升状态,直到达到潜在高度。

尚需指出的是,林线的动态变化是岳桦林和苔原带植被相互作用的复杂生态过程。野外调查发现,苔原的优势种笃斯越桔在岳桦更新好密度大的地段成片死亡,说明岳桦更新优先占有良好生境后有利于岳桦林线的推进。苔原带也有许多不利因素如:死地被物阻挡了种子与土壤的接触,苔原带的土壤形成慢,土壤浅薄,火山灰、浮石和砾石含量高,更有雪融化时的融冻分选作用,林缘风大,水分变化剧烈,容易给幼苗造成生理性干旱等,这些因素都会阻扰岳桦在林缘的更新,使岳桦入侵苔原带的速度非常缓慢,因此,林线上升还是一个非常缓慢的过程。

参考文献

[1] Hardt R A ,Forman R T T .Boundary form effects on woody colonization of reclaimed surface mines. *Ecology* ,1989 **70** (5) :1252 ~ 1260.

[2] Forman R T T ,Gordron M. *Landscape Ecology* . New York :John Wiley and Sons ,1986.

[3] Weins J A ,Crawford C S ,Gosz J R .Boundary dynamics :a conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos* ,1986 **45** : 421 ~ 427.

[4] Raynor G S .Wind and temperature structure in a coniferous forest and a contiguous field. *For. Sci.* ,1969 **17** :351 ~ 363.

[5] Fritschen L J .Characterization of boundary conditions affecting forest environmental phenomenon. In :Hutchinson B A ,Hicks B B . eds. *The Forest Atmosphere Interaction* . Boston :Riedel Publishing Company ,1985 :3 ~ 23.

[6] Petranks J W ,McPherson J K .The role of *Rhus copallina* in the dynamics of the forest-prairie ecotone in North Central Oklahoma. *Ecology* ,1979 **60** :956 ~ 965.

[7] Lovejoy T E ,Bierregaard R O ,Ryland A B .Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In :Soule M E ed. *Conservation Biology :Science of Diversity* . Sunderland :Sinauer ,1986 :257 ~ 285.

[8] Ranney J W ,Buuner M C ,Leveson J B .The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands. In :Burgess R L , Sharpe D M . eds. *Forest Island Dynamics in Man-dominated Landscape* . New York :Springer-Verlag ,1981 :67 ~ 95.

[9] Miller D R ,Lin J D .Canopy architecture of red maple edge stand measured by point-drop method. In :Hutchinson B A ,Hicks B B . eds. *The Forest Atmosphere Interaction* . Boston :Riedel Publishing Company ,1985 :3 ~ 23.

[10] Williams-Linera G .Vegetation structure and Environmental conditions of forest edges in Panama. *J. Ecol* 1990 **78** :356 ~ 373.

[11] Wales B A .Vegetation analysis of northern and southern edges in a mature oak-hickory forest. *Ecological Monograph* ,1972 **42** :451 ~ 471.

[12] di Castri F ,Hansen A J ,Holland M M .A New Look at Ecotones :Emerging Inter-national Projects on Landscape Boundaries. *Biology International* Special issue **17** .1988.

[13] 赵大昌 . 长白山的植被垂直分布带 . 森林生态系统研究 ,1980 **1** :65 ~ 70.

[14] 王 战 ,徐振邦 ,李 昕 ,等 . 长白山北坡主要森林类型及群落结构特点(之一) . 森林生态系统研究 ,1980 **2** :25 ~ 42.

[15] 陶大力 ,靳月华 . 冬季生理性干旱对树木的可能性危害 . 生态学进展 ,1988 **3** (3) :152 ~ 156.

[16] 徐文铎 ,林长清 . 长白山植被垂直分布与热量指数关系的初步研究 . 森林生态系统研究 ,1981 **2** :88 ~ 95.

[17] 徐文铎 . 东北主要树种与热量关系的初步研究 . 东北林学院学报 ,1982 **4** :1 ~ 9.

[18] 刘琪景 ,王 战 ,王少先 . 长白山近期火山爆发与高山亚高山植被历史 . 森林生态系统研究 . 1992 **6** :57 ~ 62.