

大兴安岭次生林白桦对林下日阴 及其它主要草本植物的影响

王正文¹, 王德利¹, 臧传来², 杨莲双²

(1. 东北师范大学草地研究所, 长春 130024; 2. 内蒙古自治区额尔古纳市草原管理站, 额尔古纳 022250)

摘要:探讨了白桦树冠投影面积对林下日阴 密度的影响,发现日阴 密度随白桦树冠投影面积呈双峰型变化。海拔高度、坡向、坡度对于日阴 随白桦树冠投影面积的变化也有一定程度的影响。白桦荫蔽度、日阴 地上部生物量和土壤水分含量三者具有较为一致的格局规模,这表明白桦通过改变林下的光照和地表水分而影响了日阴 的生长。日阴 在中等尺度上与土壤有机质的格局规模一致。溪荪个体数量与土壤 pH 值在大、中尺度上均显示一致的格局规模,说明溪荪受 pH 值的影响。

关键词:白桦;日阴 ;草本植物;格局

The impacts of *Betula platyphylla* on *Carex pediformis* and other main understory herbages pants within secondary forest of Daxinganling mountatins

WANG Zheng-Wen¹, WANG De-Li¹, ZANG Chuan-Lai², YANG Lian-Shuang² (1. Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun, 130024 China; 2. Erguna Rangeland Mgt. Station, Erguna, 022250 China)

Abstract: To inverstigate the impacts of overstory dominant tree species on understory herbaceous plants, a field experiments was carried out in growing season in 1997. Mountane secondary *Betula platyphylla* forests in the territory of Erguna, Hulunbuir League of Inner-Mongolia autonomous region of China were chosen for the experiment. The region happened to be within the forest-steppe ecotone of Da Xingan Ling Mountains and within the climatically transitional zone from cold temperate to intermediate temperate belt. Five study sites were selected on mountain slopes, varying in the following three topographical features: elevation above sea level (575m, 650m, 800m, 875m and 950m respectively), exposures (eastward, northeastward, westward, eastward and eastward respectively) and slopes (40°, 36°, 34°, 11° and 17° respectively). At each site, three hierarchical rectangular transects of different scales were designed, with the large one 100m × 20m sized, the medium one 10m × 0.5m, and the small one 1m × 0.05m, and each of them was then divided into 20 contiguous quadrates of respondingly different sizes: 5m × 5m, 0.5m × 0.5m, and 0.05m × 0.05m. The biomass of *B. platyphylla* and *C. pediformis*, the density of *C. pediformis* at each site were investigated, and so were the six soil factors including moisture, organic matter, available P, available K, pH value and electric conductivity. Based on the above, we made a comparison among the five large-scaled transects for the changes of densities of *Carex pediformis*, the understory dominant species, with the summed projection area of overstory tree crowns, which was produced and intended to act as an index of understory

基金项目:中国科学院植物研究所植被数量生态学开放实验室资助课题(编号:LP9507)

收稿日期:1999-12-13;修订日期:2000-05-14

作者简介:王正文,男,山东省菏泽市人,博士,讲师。主要从事植物种间关系及草地扰动生态学研究。

* 现在中国科学院植物研究所工作。

exposure to sunlight. The results showed that the changes of *C. pediformis* density with the summed projection area of overstory tree crowns displayed bimodal curves, which was considered to be the consequence of tradeoff of the plant between its dual requirements for comparatively shady habitat and for photosynthetic light. The summed projection areas of tree crowns at the former peaks were believed to be optimum for photosynthesis while satisfying the basic requirements for shady habitat, whilst the latter ones were thought to provide nearly optimum shady habitats for growth but meet the basic demands for light used by photosynthesis.

The densities of *C. pediformis* at the three higher sites (800m, 875m and 950m above sea level respectively) were as nearly 10 times as those on the other two lower sites (575m and 650m above sea level respectively), which might be explained by decrease of average temperature on account of promoted elevation. It is implied that there should be a “bottleneck” altitude that occurred within the range from 650m to 800m above sea level, which limited the abundance and distribution of *C. pediformis*. Compared with the other four transects, the most shady site (with northeastward exposure) had such effect on the density of *C. pediformis* as if the summed projection area of overstory tree crowns had been increased. Slopes influenced the growth of *C. pediformis* by influencing soil water contents.

Statistical analysis suggested that at large scale most of the present plant species displayed aggregated distribution pattern, while at the medium scale, *C. pediformis*, *Fragaria orientalis*, and *Iris sanguinea* displayed aggregated pattern on all the three tested transects; however at the small scale, only *C. pediformis* appeared aggregated.

Using Hill’s two-term local variance (TTLV) method, pattern analysis for plant populations and soil factors at all three scales were conducted for three (with the elevations of 650m, 800 and 950m above sea level) of the five sites. The results were as follows: The shadiness of *B. platyphylla*, an index put forth to estimate to what extent that *B. platyphylla* shaded understory herbaceous plants, showed similar pattern scales to the above-ground biomass of *C. pediformis*, and to soil moisture at large scale, which further confirmed that *B. platyphylla* imposed effects on the growth of *C. pediformis* by influencing understory light and soil moisture. *C. pediformis* was in accordance with soil organic matter in pattern scales at the medium scale. *I. sanguinea* had almost same pattern scales as soil pH value at both large and medium scales, manifesting that *I. sanguinea* was subject to soil pH value. The plant populations with no common pattern scales with of the six surveyed soil factors were not definitely independent of them, but none of them played a leading role in the growth and distribution of the populations. The growth and distribution of those plant populations were subject to the impacts of many factors, thus probably obscure or cloak the responses of the populations to any single factor.

Key words: *Betula platyphylla*, *Carex pediformis*; herbaceous plant; pattern scale; impacts; Daxinganling mountains

文章编号: 1000-0933(2001)08-1301-07 中图分类号: Q948 文献标识码: A

国内外关于植物种间关系的研究是大量的, 这些研究大都致力于生长型相同或形态差异不大的植物之间的相互影响, 而关于森林乔木种群对其林下草本植物影响的研究报道较少。近年这方面的研究主要侧重于乔木树冠对林下草本植物作用的直接分析^[1~5], 即从不同角度研究乔木树冠对林下草本植物的光能获取、生物量及多样性等的影响。本文是从直接分析和格局规模分析两个角度, 研究了大兴安岭次生林中白桦对林下主要草本植物的密度, 尤其是日阴密度及生物量的影响关系, 旨在探讨森林冠层与林下草本植物的作用及反作用, 从而深入认识群落结构和功能, 进而为森林经营、自然植被恢复和生物多样性保护提供一定的理论依据。

1 研究地区的自然概况

研究地点位于内蒙古自治区呼伦贝尔盟额尔古纳右旗境内,地理位置: E119°7′~E121°45′, N50°9′~N53°20′。这一地区不仅是寒温带向中温带的气候过渡带,也是森林向草原的植被过渡带。年平均气温低于-4℃,极端最低气温在-48℃以下,≥10℃的年积温不到1200℃,无霜期为50~60d,年降水量为450~550mm,6~9月份3个月占全年降水量的一半以上,积雪日数长达150~170d。湿润度>1.0,沼泽化现象普遍。土壤类型有棕色针叶林土、黑钙土、草甸土和沼泽土等。本实验取样地段属棕色针叶林土。植被以白桦(*Betula platyphylla*)、山杨(*Populus davidiana*)次生林为主,也有落叶松(*Larix gmellini*)、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)等针叶树种。一般郁闭度较低,林下多灌木草本,灌木有绣线菊(*Spiraea salicifolia*)、珍珠梅(*Sorbaria sorbifolia*)等,草本植物优势种为日阴(*Carex pediformis*),主要伴生种有山野豌豆(*Vicia amoena*)、地榆(*Sanguisorba officinalis*)、球果唐松草(*Thalictrum baicalense*)、溪荪(*Iris sanguinea*)等。

2 研究方法

2.1 样地选择 在所选择的4个典型山体上共设置5个处于不同海拔高度的样带(表1),其中样带D和E位于同一山体,样带大小为5m×10m,样带长边与山体的等高线大致平行。

2.2 取样方法

- ① 将每个样带分成20个5m×5m的连续样方,分别测定每个样方中白桦的位置、树高、胸径、枝下高和冠幅,同时计测样方中日阴等草本植物的密度、平均高度。
- ② 在样方中随机选取日阴个体若干株,齐地面剪下,装入纸袋。
- ③ 在样方中心点和对角线的4个1/4点挖取土样,取样深度为0~10cm。
- ④ 在上述样带内适宜位置选取0.5m×10m的样条,同样,将样条分成20个0.5m×0.5m的连续样方,分别统计每个样方的日阴密度、平均高度、盖度。土样以③相同方式获取。
- ⑤ 在样带内群落典型地段,设5cm×100cm的样线,作与④同样的处理。
- ⑥ 白桦生物量按标准木法进行调查。在每个海拔样带内选取标准木,伐倒并量取胸径、树高、枝下高、冠幅,截取圆盘4~8个,并量取圆盘厚度、直径,标记带回,枝叶生物量按标准枝法进行取样^[6]。

表1 样地概况

Table 1 Outlines of sample sites				
样带	海拔	坡度	坡向	土壤类型
Transect	Elevation	Slope	Exposure	Soil type
A	575	40°	E	棕色针叶林土
B	650	36°	NE	棕色针叶林土
C	800	34°	W	棕色针叶林土
D	875	11°	E	棕色针叶林土
E	950	17°	E	棕色针叶林土

2.3 样品处理

- (1)将日阴草样以株为单位,量取高度并按高度分组,将高度相同的个体归入一组,计数每组中日阴个体数,然后按组装袋,放入烘箱,80℃下烘干至恒重,称量每组日阴的干重,并计算各高度日阴的单株平均干重。
- (2)将白桦标准木圆盘及标准枝样品放入烘箱,100℃下烘干至恒重,称重并量取圆盘直径及厚度。

(3)土壤因子的测定,土壤水分含量的测定采用重量法;土壤有机质含量,以重铬酸钾法进行测定^[7];土壤速效磷的含量用美国产PLASMA-SPEC(Ⅰ)型电感耦合等离子体发射光谱仪测定;土壤速效钾含量用美国产PE3030原子吸收分光光度计测定;土壤pH值和电导率分别用上海产PHS-3C型精密pH计和美国产1418-60型电导率仪测定。

2.4 数据分析

2.4.1 白桦生物量计算 依据标准木圆盘及标准枝重量推算标准木生物量,再根据经验模型 $W=\alpha(D^2H)^b$ 在双对数坐标下进行回归分析,求得参数 $\alpha=57.544$ 和 $b=0.910$,确立回归模型:

$$W=57.544(D^2H)^{0.910}(n=10,r=0.985,p<0.001)$$

(1)

其中W为单株白桦的地上部生物量,D为胸径,H为树高。

根据回归方程数据及每木调查的数据计算各样方中白桦的地上部生物量。

2.4.2 白桦林下光照指标的选定和估算 一般来说,树冠投影面积越大,冠长越大,树冠对林下的遮荫强

均水平为 D 样带>E 样带>C 样带,而 3 个样带都位于半阴坡,其坡度大小关系为 D 样带(11°)<E 样带(17°)<C 样带(34°)。可见,坡度越小的样带,日阴 地上生物量越大,反之则越小。这是因为坡度越小的地段,其滞留降雨的能力越强,土壤水分含量越高,越能满足日阴 生长对水分的需求。

3.2 不同海拔条件下植物及土壤因子格局规模分析

种群的分布格局是群落的重要结构特征之一,它不仅反映群落中种间及种内关系,而且也体现环境对群落中物种的生存和生长的影响^[14]。由于格局规模的生态定义比较明确,故仅对海拔高度依次相差 150m 的 B、C、E 3 个样带的白桦、主要草本植物及土壤因子进行了格局规模的分析。

3.2.1 白桦、草本植物分布的非随机性判定

分布格局指的是个体的非随机分布,判定一个种在群落中的分布是否具有非随机性,依赖于非随机性检验即显著性检验。显著性检验的意义在于,检验结果极显著和显著的植物种,其空间分布才是非随机的,在天然的次生林群落中,应该表现为聚集分布;而检验结果不显著的植物种,其空间分布在所检验的尺度上应当属于随机分布。而只有聚集分布的植物种群才有进一步进行格局分析的意义。实验样带植物种群的非随机检验结果如表 2 所示。样带 B、C、E 3 个大尺度样带上除 E 样带上的地榆($t=0.93$)和山野豌豆($t=2.01$)为非显著以外,其余全部为极显著水平;在 3 个中尺度样带上,日阴 、东方草莓(*Fragaria orientalis*)和溪荪都呈极显著水平,而狭叶沙参(*Adenophora gmelinii*)仅在样带 B 和 C 上呈显著水平,而在样带 E 上不显著,另外,山野豌豆和地榆仅在样带 B 上呈极显著水平,而在其它两样带上不显著;在 3 个小尺度样线上,仅有日阴 呈极显著水平,其它种类不显著。

3.2.2 植物种群及土壤因子的格局分析

白桦的地上部生物量与荫蔽度的格局规模是相似的(表 3)。白桦的地上部生物量越大,其树冠体积也越大,荫蔽度必然也越大,即地上部生物量与荫蔽度的变化应具有一致性。白桦荫蔽度在每个海拔条件下都呈现出两个格局规模,而且各有一个规模与日阴 的地上部生物量格局规模相同,表明日阴 地上部生物量受白桦树冠的影响,这是因为白桦树冠对阳光的遮挡与日阴 的生长密切相关。一方面,日阴 性喜阴、喜湿,需要白桦树冠对直射阳光的遮挡,形成其生长的荫蔽环境。同时,日阴 生长也需要光合作用产物的积累,过分的树冠遮荫也会对日阴 生长产生不利影响。

由土壤因子的格局分析可见,土壤水分格局规模与白桦荫蔽度及日阴 地上生物量呈一致的格局规模。这说明土壤水分格局的形成决定于白桦的树冠格局。白桦树冠阻挡直射阳光,降低地表温度,减少水分蒸发,由此白桦荫蔽度大的地方,土壤湿度大,日阴 也生长的更好。特别是,溪荪与土壤 pH 值在大尺度和中尺度格局分析中(表 3)都显示出一致的格局规模。可以推测,溪荪的生长受土壤酸碱度的强烈影响,由于溪荪最适宜的土壤 pH 值趋于中性,而 3 个样带的土壤都呈弱酸性,那么,酸碱度很可能成为溪荪生长的限制因子。

表 3 中日阴 在 3 个海拔条件下的中尺度格局规模与土壤有机质含量相一致,东方草莓与土壤有机质在小尺度上具有一致的格局规模。3 个尺度上的格局规模,除上述规律以外,没有明显的一致性,有的格局规模未被检出,未被检出规模的物种或土壤因子可能在更大或更小的尺度上具有格局规模。在小尺度

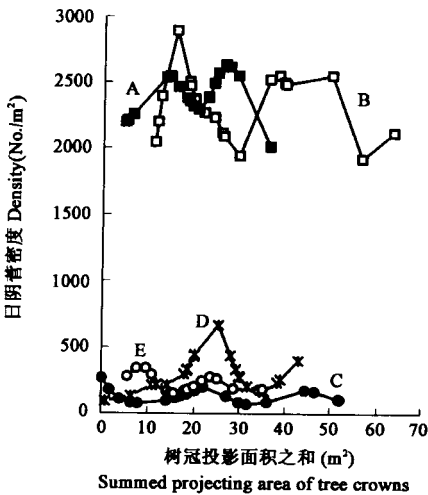


图 1 日阴 密度随白桦树冠投影面积之和的变化

Fig. 1 Changes of *Carex pediformis* density with the summed projection crown area of *Betula platyphylla*

* 图例中 A、B、C、D、E 代表不同的样带 A、B、C、D、E are stands for the five transects

表 2 不同海拔高度条件下植物种群分布在大、中、小 3 个尺度上的非随机性检验(*t* 值)
Table 2 Non-random test for the distribution of plant populations at large, middle and small scales on three different elevations(*t* value)

尺度 Scale	种名 Species	样带 B Transect B	样带 C Transect C	样带 E Transect E
大尺度 Large scale (5m×5m)	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	138.66***	565.47***	139.41***
	日阴 <i>Carex pediformis</i>	1104.09***	126.45***	170.68***
	山野豌豆 <i>Vicia amoena</i>	163.51***	8.03***	2.01
	北野豌豆 <i>Vicia ramuliflora</i>	—	—	19.58***
	东方草莓 <i>Fragaria orientalis</i>	594.68***	122.01***	29.53***
	红花鹿蹄草 <i>Pyrola incarnate</i>	16289.40***	1367.64***	182.99***
	球果唐松草 <i>Thalictrum baicalense</i>	19.20***	11.33***	9.86***
	地榆 <i>Sanguisorba officinalis</i>	38.49***	10.88***	0.93
	狭叶沙参 <i>Adenophora gmelinii</i>	41.24***	11.30***	11.40***
	溪荪 <i>Iris sanguinea</i>	3135.36***	50.64***	60.52***
	铃兰 <i>Convallaria majalis</i>	—	56.04***	354.63***
	北悬钩子 <i>Rubus arcticus</i>	—	11.90***	—
	北方拉拉藤 <i>Galium boreale</i>	—	4.70***	—
	无芒雀麦 <i>Bromus inermis</i>	—	98.05***	413.13***
	驴蹄草 <i>Caltha palustris</i>	—	—	5.12***
中尺度 Middle scale 0.5m× 0.5m	日阴 <i>Carex pediformis</i>	93.61***	38.96***	50.36***
	山野豌豆 <i>Vicia amoena</i>	4.30***	0.05	2.01
	东方草莓 <i>Fragaria orientalis</i>	8.86***	8.64***	29.53***
	铃兰 <i>Convallaria majalis</i>	—	0.83	6.74***
	北悬钩子 <i>Rubus arcticus</i>	—	0.81	—
	地榆 <i>Sanguisorba officinalis</i>	3.63***	—	1.49
	狭叶沙参 <i>Adenophora gmelinii</i>	2.20*	2.29*	1.28
	溪荪 <i>Iris sanguinea</i>	25.48***	8.73***	5.26***
小尺度 Small scale (5cm×5cm)	日阴 <i>Carex pediformis</i>	6.07***	5.74***	14.63***
	东方草莓 <i>Fragaria orientalis</i>	0.16	0.69	0.81

* * * : *p*<0.001; * * : *p*<0.01; * : *p*<0.05

表 3 主要植物种群及土壤因子在不同海拔条件下大、中、小 3 个尺度上的格局规模
Table 3 Pattern scales of main plant populations and soil factors for large,middle,small scale on different elevations (m)

尺度 Scale	海拔 Elevation	大 Large			中 Middle			小 Small		
		650m	800m	950m	650m	800m	950m	650m	800m	950m
植物种类 Plant species	<i>BPm</i>	10,25	20	15						
	<i>BPds</i>	25	15,40	15,25						
	<i>Fo</i>	—	20	25	3	—	—			
	<i>Va</i>	—	30	35		1,2				
	<i>Cp</i>	25	40	15	3.5	2	2	0.25,0.45	0.1,0.35	0.1,0.35
	<i>Ag</i>	40	20	—	—	1,4				
	<i>So</i>	30	45	40	4					
土壤因子 Soil factors	<i>Is</i>	20	15,35	40	—	3.5	4			
	SM	25,45	15,40	15	—	2,3,4,5	2,4.5	—	0.4	0.2
	OM	30,45	—	45	3.5	2	2	0.2	0.4	0.4
	P	40	—	20,45	—	2.5	—	—	—	0.35
	K	30	—	20	—	—	3.5,4.5	—	0.45	0.25,0.4
									5	
	EC	—	—	20	3	—	3.5	0.15	—	0.3
	pH	20	35	40	—	3,3.5	4	—	—	—

* *BPm*: 白桦地上生物量; *BPds*: 白桦荫蔽度; *Fo*: 东方草莓; *Va*: 山野豌豆; *Cp*: 日阴; *Ag*: 狭叶沙参; *So*: 地榆; *Is*: 溪荪; SM: 土壤水分含量; OM: 土壤有机质含量; P: 土壤速效磷; K: 土壤速效钾; EC: 土壤电导率; pH: 土壤 pH. *BPm*: aboveground biomass of *Betula platyphylla*; *BPds*: Shadeness of *Betula platyphylla*; *Fo*: *Fragaria orientalis*; *Va*: *Vicia amoena*; *Cp*: *Carex pediformis*; *Ag*: *Adenophora gmelinii*; *So*: *Sanguisorba officinalis*; *Is*: *Iris sanguinea*; SM: Soil moisture; OM: Organic matter; P: Available phosphorous; K: Available potassium; EC: Electric conductivity of soil; pH: pH value of soil

万方数据

上,日阴 是否受有机质含量的影响,还是值得探讨的。日阴 的格局规模在 3 个海拔条件下都具有两个,

分别为 0.25m、0.45m;0.1m、0.35m;0.1m、0.35m;而土壤有机质含量格局规模分别为 0.2m、0.4m 和 0.4m。

4 结论

4.1 白桦对林下日阴 的密度有显著影响,日阴 是一种喜阴喜湿苔草,而其光合作用又对光照有一定的要求,这两个方面的需求是相互对立的,从而导致日阴 密度随白桦树冠的投影面积变化曲线大致成双峰型。海拔从 650m 上升到 800m 时,白桦林下日阴 密度大幅度减少,这是由于海拔升高及相应的平均气温下降所致。

4.2 越背阳的坡向,相当于增大了白桦树冠的投影面积,使日阴 密度对白桦树冠投影面积变化曲线的峰值提前;坡度通过影响土壤水分含量而影响日阴 生长,即坡度越小,土壤湿度越大,日阴 生长越茂密,生物量越大;反之亦然。

4.3 大尺度的格局规模分析表明,白桦荫蔽度、日阴 地上生物量和土壤水分含量三者具有较为一致的格局规模。说明白桦通过影响林下的光照和地表水分而影响了日阴 的生长。溪荪数量的格局规模与土壤 pH 值格局规模在大、中尺度上均呈现一致性,因此,溪荪受土壤 pH 值影响显著。日阴 在中尺度上 与土壤有机质的格局规模一致。在小尺度上没有发现明显的相关关系。

4.4 与任何一种土壤因子格局规模都不一致的植物种类并非不受任何土壤因子的影响,而可能每一土壤因子在对植物的影响中都不具有主导性,或者同时受诸多因素共同影响,而使得植物种群对任何单个因子的格局反应都变得模糊不清,或者说被掩盖起来。这种情况是在所测定各土壤因子资源供应都很充足的条件下发生的。

参考文献

- [1] Mordeldt & Patrick et. Influence of trees on above-ground production dynamics of grasses in a humid savanna. *J. Veg. Sci.*, 1995, **6**:223~228.
- [2] William E S and Michael L W. Response of understory vegetation to variable tree mortality following a mountain pine beetle epidemic in lodgepole pine stands in northern utah. *Vegetatio*, 1996, **122**(1):1~12.
- [3] Okland R H and Eilertsen D. Dynamics of understory vegetation in an old growth boreal coniferous forest, 1988~1993. *J. Veg. Sci.*, 1996, **7**:747~762.
- [4] Pearcy R W and Weimin Y. A three-dimensional crown architecture model for assessment of light capture and carbon gain by understory plants. *Oecologia*, 1996, **108**(1):1~12.
- [5] 吴 刚,尹若波,等. 长白山红松阔叶林林隙动态变化对早春草本植物的影响,生态学报,1999, **19**(5):659~663.
- [6] 王义弘,李俊清,等. 森林生态学实验实习方法. 哈尔滨:东北林业大学出版社,1990. 177~182.
- [7] 中国科学院南京土壤研究所. 土壤理化分析. 上海:上海科学技术出版社,1978.
- [8] 马克明,祖元刚. 植被格局的分形特征,植物生态学报. 2000, **24**(1):111~117.
- [9] 马克明,祖元刚. 羊草种群地上部生物量与株高的分形关系,应用生态学报. 1997, **8**(4):417~420.
- [10] Hill M O. Reciprocal averaging, an eigenvector method of ordination. *J. Ecol.*, 1973, **61**:237~249.
- [11] 张金屯. 植被数量生态学方法. 北京:中国科学技术出版社,1995. 271~275.
- [12] Thomas J Givnish. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *J. Ecol.*, 1999, **87**:193~210.
- [13] 孙儒泳,李 博,等. 普通生态学. 北京:高等教育出版社,1993. 26~28.
- [14] Scheller R A. et al. Spatial pattern of ramets and seedlings in three stoloniferous species. *J. Ecol.*, 1982, **70**(1):14~21.