

DOI: 10.5846/stxb201603050389

孙越,夏富才,赵秀海,轩志龙,徐敏敏,李良.张广才岭温带次生针阔混交林物种组成和群落结构特征.生态学报,2017,37(10): - .

Sun Y, Xia F C, Zhao X H, Xuan Z L, Xu M M, Li L. The composition and community structure of coniferous and broadleaved mixed forest species in the Zhangguangcai Mountains, China. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(10): - .

张广才岭温带次生针阔混交林物种组成和群落结构特征

孙 越¹, 夏富才^{1,*}, 赵秀海², 轩志龙¹, 徐敏敏³, 李 良¹

1 北华大学林学院, 吉林 132013

2 北京林业大学林学院, 北京 100083

3 西南林业大学林学院, 昆明 650224

摘要: 为了研究温带次生针阔混交林的树种组成和群落结构特征, 于 2010 年在吉林省蛟河林业实验区管理局建立了面积为 21.84 hm² (420 m×520 m) 的固定样地。从物种组成、种-面积曲线、植物区系特征、径级分布结构和空间分布格局等方面分析了该地区针阔混交林物种组成和群落结构特征。研究结果表明该样地共有 DBH≥1.0 cm 的木本植物活立木个体 25,908 株, 隶属于 18 科 27 属 45 种, 植株密度为 1186 株/hm²。植物区系以北温带分布属为主体, 共有 37 属, 占总数的 82.22%, 属长白山植物区系。样地内稀有种 18 种, 偶见种 14 种。通过对该样地物种多样性计算得出, 该样地 Margalef 多样性指数 R 、Shannon-Wiener 指数 H' 、Simpson 多样性指数 D 和物种均匀度 Pielou 指数 J_{sw} 分别为 4.31、2.48、0.89 和 0.65。样地中所有个体的径级分布 (以 2cm 等级排列) 呈偏倒“J”形, 整体更新良好, 表现出群落稳定与生长状况良好的趋势。群落中重要值>3 的 9 个物种的径级结构表现出一定的差异: 胡桃楸、水曲柳呈近似正态分布, 表现为中径木个体数量多, 而小径木和大径木个体数量少的特点; 春榆、大果榆、色木槭、白牛槭、裂叶榆等物种呈倒“J”型或偏倒“J”型, 更新良好; 而红松由于受到了严重的人为干扰, 天然更新不良, 径级结构呈现不规则型。通过 $g(r)$ 双变量函数分析 9 个优势树种空间分布格局可知, 9 个优势树种均表现出聚集分布, 聚集强度随着尺度的增大而降低。在 $r<20$ m 的小尺度上物种聚集强度随尺度增大急剧降低, 当尺度超过 20 m 后聚集强度趋于稳定。
关键词: 温带针阔混交林; 物种组成; 群落结构; 径级结构; 空间分布格局

The composition and community structure of coniferous and broadleaved mixed forest species in the Zhangguangcai Mountains, China

SUN Yue¹, XIA Fucui^{1,*}, ZHAO Xiuhai², XUAN Zhilong¹, XU Minmin³, LI liang¹

1 College of forestry, Beihua University, Jilin 132013, China

2 College of forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

3 College of forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

Abstract: Community composition and structure are the foundation of ecological system function and process research. Through a comprehensive understanding of community composition and structure, important information was obtained for further study of species diversity, species coexistence laws, and formation mechanisms. To study species composition and community structure of a coniferous and broadleaved mixed forest, a 21.84 hm² (420 m × 520 m) permanent forest plot was established at the Jiaohe Forestry Experimental in Jilin Province in July 2010. We measured parameters for each woody plant with diameter at breast height (DBH) ≥ 1.0 cm. These parameters included the number of individuals and species, DBH,

基金项目: 国家“十二五”科技支撑项目 (2012BAC01B03); 林业公益性科研行业专项“典型森林生态系统样带监测” (200904022)

收稿日期: 2016-03-05; 网络出版日期: 2016-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xfc0707@163.com

tree height, height under the first living branch, crown width, tree growth condition, and others. Structure characteristics of the community in this plot were analyzed based on the species composition, species-area relationships, floristic features, diameter class distribution structure, and spatial distribution patterns. A total of 25,908 living individuals were documented, belonging to 45 species, 27 genera, and 18 families, with a stem density of 1,186 individual/hm². At the genus level, the North Temperate distribution type was the main vegetation type, which has 37 genera, accounting for 82.22% of all genera. There were 18 and 14 species of rare (≤ 1 individual/hm²) and accidental species (1—10 individual/hm²), respectively, in the plot. The Margalef diversity index R , Shannon-Wiener index H' , Simpson diversity index D , and Pielou evenness index Jsw were 4.31, 2.48, 0.89, and 0.65, according to the equations (2)—(5), respectively. The diameter class distribution of all individuals (2-cm class) followed a partial reverse "J" shape, which indicated that the natural regeneration understory was good and the forest community exhibited a steady growth trend in this plot. The diameter class distribution of nine species with importance values >3 exhibited some differences: *J. mandshurica* and *F. mandshurica* had an approximate normal distribution; *U. davidiana* var. *japonica*, *U. macrocarpa*, *A. mono*, *A. mandshuricum*, and *U. laciniata* exhibited an inverted "J" shape or partial inverted "J" shape, which suggested regeneration was good; *P. koraiensis* exhibited an irregular pattern because of severe human disturbance and poor natural regeneration. The Paired-correlation $g(r)$ function results indicated that the nine primary tree species had aggregated distributions, and the aggregation intensity decreased with increasing distance. The aggregation intensity decreased dramatically when distance (r) was <20 m, but the trend became steady when distance was >20 m.

Key Words: temperate mixed broadleaf-conifer forest; species composition, community structure, 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]。

生物多样性与生态系统功能和过程相关关系的研究已成为当前生态学和环境科学的核心问题^[1],群落组成与结构是生态系统功能和过程研究的基础^[3],通过对群落组成与结构的全面了解,可以为进一步物种多样性研究以及物种共存规律和形成机制提供重要信息^[4-6]。近几十年来,许多学者对森林群落组成和结构进行了大量研究^[3, 7-10]。特别是自巴拿马巴洛科罗拉多岛(Barro Colorado Island, BCI)热带雨林大样地建立以来^[11-12],获得了重要的研究成果,对生物多样性的维持机制、物种空间分布格局和群落动态等方面的研究提供了极其重要的价值^[13-15],从而推动了全球范围内大样地的建立^[16-18]。近十年来,在全国建立了许多大样地用于群落结构、物种分布格局的长期动态监测,为深入了解物种共存机制和生物多样性形成和维持机制提供了平台^[3, 19-21]。

温带次生针阔混交林是由原始阔叶红松林经长期的人为采伐和火烧等形成的^[8],是当前温带地区重要的森林类型之一。原始红松阔叶林作为东北地区顶级森林类型,受到了广泛的关注,对于其群落结构、林下更新、物种组成和空间格局等方面已有大量研究^[6, 8, 22-23]。对于次生针阔混交林也已有不少研究,但一般都是基于小面积样地或者非连续性的临时样地进行的^[24-25],亟待建立大面积长期动态固定监测样地,为进一步探索其群落结构特征、物种空间分布格局、物种多样性共存机制、气候变化对温带森林的影响及其长期动态变化提供基础数据和资料。

2010年8月,在吉林省蛟河林业实验区管理局内建立了一块面积21.84 hm²的森林动态监测样地,目的是为了了解温带针阔混交林的物种组成和空间分布格局;并通过长期监测,研究经营措施对温带森林的长期影响,为后续长期的森林生态学研究奠定基础。本文主要侧重对该样地物种组成和群落结构特征进行分析,为更深入地揭示温带地区物种多样性维持机制提供基础数据,为我国温带地区针阔混交林的生物多样保护和

经营管理提供参考。

1 研究区概况

研究区位于吉林省蛟河林业实验区管理局(地理位置:127°35′—127°51′E,43°51′—44°05′N),辖区森林面积为 31820 hm²,除未采伐区保留了少量阔叶红松林外,大部分属次生针阔混交林。该区属长白山系张广才岭支脉断块中心地貌,海拔 459—517 m。该区气候属受季风影响的温带大陆性山地气候,年平均气温为 3.8℃,最冷月 1 月份平均气温为-18.6℃,最热月 7 月分平均气温为 21.7℃。年降水量为 700—800 mm,主要集中在 6—8 月份。土壤为森林暗棕色壤,平均土层厚度 20—100cm,富含有机质^[26-27]。

该区植被类型属于长白山植物区系,以温带分布型为主,植物种类分布复杂。森林类型属典型的北温带区系的针阔混交林。群落内垂直成层现象明显,乔木树种主要包括红松(*Pinus koraiensis*)、千金榆(*Carpinus cordata*)、春榆(*Ulmus japonicavar.japonica*)、色木槭(*Acer mono*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、白桦(*Betula platyphylla*)、白牛槭(*Acer mandshuricum*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、大青杨(*Populus ussuriensis*)、裂叶榆(*Ulmus laciniata*)、怀槐(*Maackia amurensis*)等。灌木主要包括簇毛槭(*Acer barbinerve*)、暴马丁香(*Syringa reticulata var. amurensis*)、毛榛(*Corylus mandshurica*)、瘤枝卫矛(*Euonymus pauciflorus*)、东北鼠李(*Rhamnus davurica*)、金银忍冬(*Lonicera maackii*)等。藤本植物主要有葛枣猕猴桃(*Actinidia polygama*)^[28]。

2 研究方法

2.1 样地设置和数据调查

2010 年 7 月在吉林省蛟河林业实验区管理局大坡实验林场近熟针阔混交林内,建立了面积 21.84 hm² (420 m×520 m)的固定样地,整个样地可分为 546 个 20 m×20 m 的连续样方,每个样方的四个角均用水泥桩固定,水泥桩南、北两面用手喷漆喷上桩号,样方编号由 4 位数字组成,前两位数值从 00,01,02, ..., 20, 后两位数值从 00, 01, 02, ..., 25, 即整个大样地从东北角的 0000 号编到西南角的 2025 号。然后每个 20 m×20 m 样方进一步划分成 16 个 5 m×5 m 的小样方,调查记录样地内所有 DBH ≥ 1 cm 的木本植株物种名、胸径、树高、枝下高和冠幅(东西冠幅长、南北冠幅长),并且给每个植株挂牌、定位。2010 年 7—8 月间对样地进行了第一次测量,以后每 5 年复测一次^[28]。

2.2 数据处理

根据相对密度、相对频度和相对显著度计算各物种的重要值(*IV*),并计算样地的 Shannon-Wiener 多样性指数(*H'*)、Pielou 均匀度指数(*J_{sw}*)和 Margalef 丰富度指数(*R*)作为研究的基本测度指标^[29],从而了解研究区内物种多样性特征:

$$(1) \text{重要值} \quad IV = (RD + RF + RP) / 3 \quad (1)$$

$$(2) \text{Margalef 丰富度指数}(R): \quad R = (S - 1) / \ln N \quad (2)$$

$$(3) \text{Shannon-Wiener 多样性指数}(H'): \quad H' = - \sum P_i \ln P_i \quad (3)$$

$$(4) \text{Simpson 多样性指数}(D): \quad D = 1 - \sum P_i^2 \quad (4)$$

$$(5) \text{Pielou 均匀度指数}(J_{sw}): \quad J_{sw} = (- \sum P_i \ln P_i) / \ln S \quad (5)$$

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,*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*种 *i* 的相对值, $P_i = N_i / N$ 。

2.3 种-面积曲线

利用巢式取样法^[30],在给定的研究区域内(520 m×420 m)按取样面积为 5 m×5 m、10m×10 m……400 m×400 m、420m×420m 产生方形区块,并统计落在每个方形区块内的物种数,并利用幂函数(Power)模

型^[30]构建巢式样方种-面积关系。

幂函数模型形式为:

$$S = CA^Z \quad (6)$$

其中, S 为物种数量, A 为取样面积 (hm^2), Z 和 C 为模型参数。

根据取样面积和出现的个体数量建立个体数量-面积曲线。

2.4 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^[31]。计算空间点格局的方法有多种,例如 Ripley's $K(r)$ 、 $L(r)$ 、 $g(r)$ 等^[32-34],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^[13],所以这两个函数存在一定的缺陷^[8]。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^[35]。

$$g(r) \text{ 函数计算公式为: } g(r) = [K(tdr) - K((t-1)dr)]/S(r) \quad (7)$$

其中, $K(r)$ 表示 Ripley's $K(r)$ ^[36], $S(r) = \pi[(tdr)^2 - ((t-1)dr)^2]$, r 表示圆的半径, $r = tdr$, $t = 1, 2, \dots, t_{\max}$, t 表示平分半径 r 的个数, dr 表示半径 r 被平分后的长度。

本文通过 99 次随机模拟计算 95% 置信区间,当 $g(r)$ 位于上包迹线以上时为聚集分布,位于下包迹线以下时为均匀分布,位于上下包迹线之间时为随机分布。

本文数据分析和制图采用软件 R 3.2.3 和 SigmaPlot 10.0 进行。

3 结果与分析

3.1 植物区系特征

3.1.1 群落物种基本组成

样地内共记录到 $\text{DBH} \geq 1.0 \text{ cm}$ 的木本植株个体数 25,908 株, $\text{DBH} < 1.0 \text{ cm}$ 的个体数为 145 株。除有些枯立木和倒木无法定名外,所有存活的植物个体被定名,分类。样地内共计出现维管植物 45 种,其中乔木 33 种、灌木 11 种、藤本 1 种,隶属于 18 科 27 属,包括被子植物 17 科 23 属 41 种、裸子植物 1 科 4 属 4 种。本文以 $\text{DBH} \geq 1.0 \text{ cm}$ 的木本植物为研究对象,整个样地木本植物密度为 $1186 \text{ 株}/\text{hm}^2$ 。

属、种数占优势的科主要包括:槭树科(1 属 7 种)、桦木科(3 属 5 种)、杨柳科(2 属 5 种)、松科(4 属 4 种)、蔷薇科(3 属 3 种)、木犀科(2 属 3 种)、卫矛科(1 属 3 种)、榆科(1 属 3 种)、椴树科(1 属 2 种)和鼠李科(1 属 2 种)。其他科均为 1 属 1 种。

从表 1 可知,样地内重要值 $> 1\%$ 的物种有 13 种,这些物种的个体数和胸高断面积分别占样地总个体数和总胸高断面积的 94.61% (相对多度) 和 94.47% (相对胸高断面积)。相对频度和重要值分别是 86.25% 和 91.77%。样地内所有物种的平均胸径为 12.06 cm,最大胸径为 88.0 cm (沙松)。平均胸径最大的物种是沙松,为 31.12 cm,仅有 43 株个体;其次为胡桃楸、香杨、大青杨、山杨和鱼鳞云杉其平均胸径分别为 26.00、26.00、24.78、24.67 cm 和 24.5 cm,除胡桃楸的个体数量较多(3925 株)外,其他的数量都不超过 100 株。

样地内 $\text{DBH} \geq 1.0 \text{ cm}$ 个体的总胸高断面积为 $25.147 \text{ m}^2/\text{hm}^2$ 。34 种乔木的总胸高断面积为 $24.834 \text{ m}^2/\text{hm}^2$,占总胸高断面积的 98.76%;11 种灌木的总胸高断面积仅为 $0.313 \text{ m}^2/\text{hm}^2$,占总胸高断面积的 1.24%。其中,胸高断面积大于 $2 \text{ m}^2/\text{hm}^2$ 的只有 2 个物种,分别为胡桃楸和水曲柳,其胸高断面积分别为 $11.002 \text{ m}^2/\text{hm}^2$ 和 $2.945 \text{ m}^2/\text{hm}^2$ 。其中胡桃楸几乎占据了胸高断面积的一半(43.75%),水曲柳的相对胸高断面积(11.71%)也超过了 10%。胸高断面积大于 $1 \text{ m}^2/\text{hm}^2$ 的物种有大果榆、红松、色木槭、白牛槭和春榆 5 个物种,其胸高断面积和相对胸高断面积分别为 1.736、1.703、1.604、1.421、 $1.279 \text{ m}^2/\text{hm}^2$ 和 6.90%、6.77%、6.38%、5.65%、5.09%。胸高断面积大于 $1 \text{ m}^2/\text{hm}^2$ 的所有树种胸高断面积之和占样地总胸高断面积的 86.26%。

样地内个体数量最多的是白牛槭,共 4806 株,占总物种数量的 18.55%,其次为胡桃楸,个体数量和相对多度分别为 3925 株和 15.15%。相对多度超过 10% 的还有色木槭(14.47%)和大果榆(10.91%)。

表 1 样地内重要值≥1%的优势物种组成

Table 1 Species composition with important value ≥ 1% in the plot								
物种 Species	植物类型 Plant style	个体数量 Number of individual/株	平均胸径 Mean of DBH/cm	胸高断面积 Basal area/ (m ² /hm ²)	相对多度 Relative Abundance/%	相对胸高 断面积 Relative basal area of DBH/%	相对频度 Relative frequency/%	重要值 Importance value/%
胡桃楸 <i>J. mandshurica</i>	乔	3925	26	11.002	15.15	43.75	10.6	23.17
白牛槭 <i>A. mandshuricum</i>	乔	4806	6.26	1.421	18.55	5.65	9.02	11.07
色木槭 <i>A. mono</i>	乔	3748	7.48	1.604	14.47	6.38	9.96	10.27
水曲柳 <i>F. mandshurica</i>	乔	1716	18.61	2.945	6.62	11.71	9.04	9.13
大果榆 <i>Ulmus macrocarpa</i>	乔	2827	10.22	1.736	10.91	6.9	7.5	8.44
春榆 <i>U. davidiana</i> var. <i>japonica</i>	乔	2560	9.23	1.279	9.88	5.09	7.6	7.52
裂叶榆 <i>U. laciniata</i>	乔	1740	7.64	0.749	6.72	2.98	8.56	6.08
红松 <i>P. koraiensis</i>	乔	618	21.88	1.703	2.39	6.77	4.11	4.42
暴马丁香 <i>S. reticulata</i> var. <i>amurensis</i>	灌	1037	6.7	0.188	4.00	0.75	7.4	4.05
紫椴 <i>T. amurensis</i>	乔	556	14.86	0.671	2.15	2.67	4.05	2.96
黄檗 <i>Phellodendron amurense</i>	乔	238	15.4	0.264	0.92	1.05	3.21	1.72
千金榆 <i>C. cordata</i>	乔	481	5.83	0.103	1.86	0.41	2.43	1.56
稠李 <i>Prunus padus</i>	乔	259	9.1	0.09	1	0.36	2.79	1.38
总计 Total	—	24511 (94.61%)	—	23.755 (94.47%)	94.61	94.47	86.25	91.77

将小于或等于 1 株/hm²和 2—10 株/hm²的物种分别定义为稀有种和偶见种^[11]。根据该定义,本研究区共有稀有种 18 个,偶见种 14 个,分别占样地总物种数的 40.00%和 31.11%,两者之和为 71.11%,但两者个体总量只占样地总个体数量的 5.43%。

根据公式(2)—(5)计算得出:该样地 Margalef 多样性指数 R 、Shannon—Wiener 指数 H' 、Simpson 多样性指数 D 值和物种均匀度 Pielou 指数 J_{su} 分别为 4.31、2.48、0.89 和 0.65。这些数据与温带地区大部分森林的生物多样性指数相似^[37-38],与亚热带生物多样性相比,物种丰富度和物种多度的均匀度都偏低^[39-40]。

3.1.2 区系特征

由表 2 可知,整个样地科的分布区类型中^[41],具有世界分布、泛热带分布、热带亚洲和热带美洲间断分布、北温带分布、北温带和南温带(全温带)间断分布、东亚分布、中国特有分布等分布区类型。其中以泛热带分布最多(6 科,占有科数的 33.33%),如芸香科、壳斗科和卫矛科等;其次是北温带分布(5 科,占总科数的 27.78%)如松科、槭树科和忍冬科等;再次是世界分布(3 科,占总科数的 16.67%)分别是豆科、蔷薇科和鼠李科。其余 4 种分布区类型各包含一个科。该区域包含一种中国特有分布科即虎耳草科。

从属的分布区类型来看,大都属于温带性质的属(共计 24 属,占总属的 88.89%)这与本研究区位于长白山植物区系属于北温带植被分布区的特点相符。其中北温带分布最多,达到 20 属,占总属数的 74.07%,如槭属、松属、忍冬属等;北温带和南温带间断分布和东亚分布的属分别有 1 属和 4 属,分别占总属的 3.7%和 14.81%。另有世界分布和泛热带分布各 1 属,各占总属的 3.7%。相似地,从种的分布区类型来看,北温带分布 37 种,占了总种数的 82.22%;东亚分布种共有 4 个,占了总种数的 8.89%;中国特有种有 3 种,占了总种数的 6.67%,分别是紫椴、翅卫矛和东北山梅花。

3.1.3 种-面积曲线和个体数量—面积曲线

由图 1.a 可知,该样地种-面积曲线在取样面积较小的初始阶段物种数迅速上升,斜率随取样面积的增加迅速降低,当取样面积为 5.29 hm²时,曲线斜率趋于稳定,随面积增加物种数量增加缓慢,此时有 33 个物种出现,占样地总物种的 73%;到 14.44 hm²时,物种数量达到 43 个,占到样地总物种数的 96%。建立面积(hm²)和物种数量的幂函数公式为: $S = 18.30A^{0.298}$ ($R^2 = 0.959, P < 0.001$)。木本植物个体数量随取样面积增大呈线性

增加趋势(图 1.b)。

表 2 样地内木本植物分布区类型
Table 2 The areal types of woody plants in the plot

分布区类型 Areal types	科 Family		属 Genera		种 Species	
	数量 Number	比例 Rate/%	数量 Number	比例 Rate/%	数量 Number	比例 Rate/%
1 世界分布 Cosmopolitan	3	16.67	1	3.7	1	2.22
2 泛热带分布 Pantropic	6	33.33	1	3.7	1	2.22
3 热带亚洲和热带美洲间断分布 Trop. Asia & Trop. Amer.disjuncted	1	5.56	—	—	—	—
8 北温带分布 North Temperate	5	27.78	20	74.07	37	82.22
8—4 北温带和南温带间断(全温带) N. Temp. & S. Temp. disjuncted	1	5.56	1	3.7	1	2.22
14 东亚分布 E. Asia	1	5.56	4	14.81	4	8.89
15 中国特有 Endemic to China	1	5.56	—	—	3	6.67
总计 Total	18	100	27	100	45	100

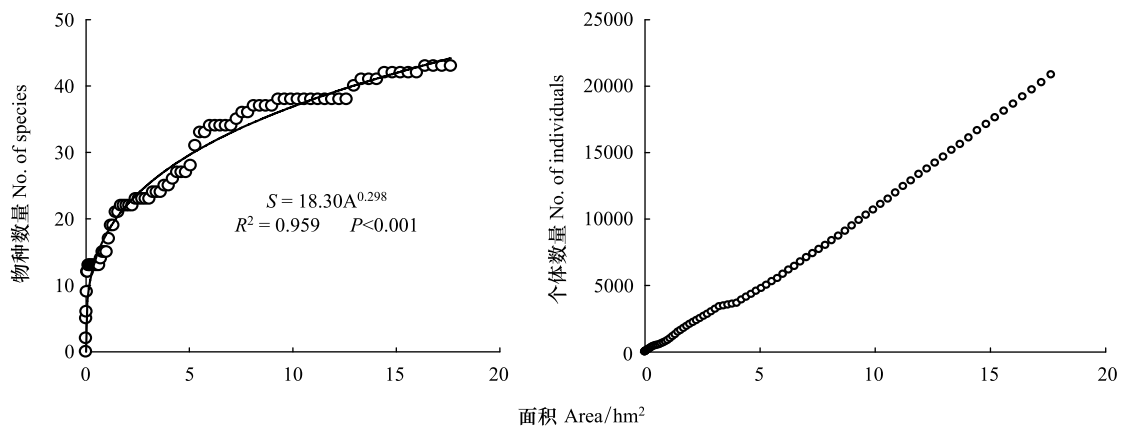


图 1 样地木本植物种-面积曲线(a)和个体数量—面积曲线(b)
Fig.1 Species—area curve(a) and individual—area curve (b) of woody plant in the plot

3.2 径级结构

径级分布是反映林分数量特征的重要指标之一^[39]。从样地中所有个体的径级(以 2 cm 等级排列)分布来看,4 cm 径级(3.0—4.9 cm)数量最多,呈偏倒“J”形分布(图 2),整体更新良好,表现出群落稳定与生长状况良好的趋势。

根据该样地林木径级实际分布状况,把所有 DBH≥1.0cm 的个体分为 3 级:小径木、中径木和大径木。定义小径木为 1.0 cm≤DBH<10.0 cm 的树木;中径木为 10.0 cm≤DBH<30.0 cm 的树木;大径木为 DBH≥30.0 cm 的树木。根据径级划分可以看出,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 59.58%、31.93%和 8.50%(表 3)。从不同等级的物种数量来看,小径木所含物种数量最多,达到 42 种;其次为中径木,有 35 种;大径木最少,含有 19 种。

为了进一步分析样地内主要树种小、中、大径木径级分布状况,表 4 列出了重要值>3 的 9 个树种关于胸径大小的数量特征,包括各树种数量、最大胸径、平均胸径以及各等级(小径木、中径木和大径木)径级分布。从表 4 可知,各树种小径木所占比例从大到小依次为暴马丁香(93.72%)、白牛槭(85.04%)、色木槭(80.87%)、裂叶榆(79.71%)、春榆(68.71%)、大果榆(63.58%),其中这些物种小径木数量均超过该种总数的 60%,而中径木和大径木相对较少,除暴马丁香是由于其生物学特性(灌木)决定了其小径木数量多的特点外,其他树种小径木所占比例较多,说明这些树种在该地区更新良好,相对比较稳定;红松(30.58%)、水曲柳

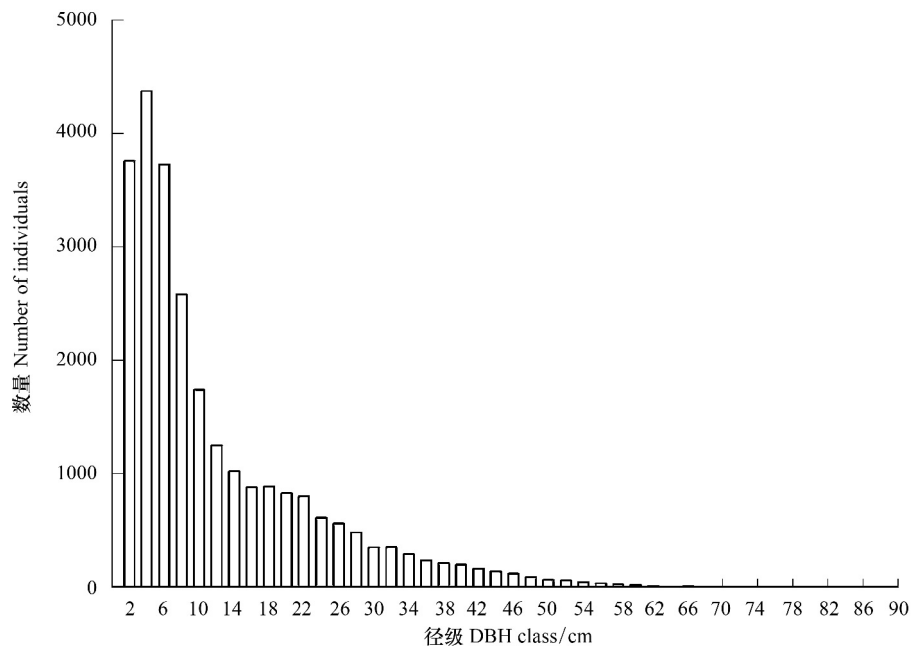


图2 按2cm径级间隔建立的样地内所有树种径级分布

Fig.2 Distribution structure for all species according 2cm DBH class interval in the plot

(25.41%)和胡桃楸(1.76%),这三个物种表现出小径木数量相对较少的特点,特别是胡桃楸小径木比例仅占1.76%,中径木显著大于小径木和大径木,说明胡桃楸在该地区自然更新状况不好,作为先锋树种会随着演替过程慢慢退化,水曲柳也呈现相似的特点。红松表现出大、中、小径木分布比例相对较均匀的特点,这是由于在该地区红松自然更新受到严重的人为干扰造成的。

表3 样地内 $DBH \geq 1cm$ 木本植物径级分布Table 3 Size-class distribution of woody plants ($DBH \geq 1cm$) in the plot

径级范围 DBH class/cm	个体数量 Number of individuals	等级 Ranks	各等级株数 Number of each rank	各等级比例 Rate of each rank/%
1—3	3807	小径木	15435	59.58
3—6	6333			
6—10	5295			
10—15	3031	中径木	8272	31.93
15—20	2182			
20—30	3059			
30—40	1343	大径木	2201	8.5
40—50	625			
≥ 50	233			

为了更直观的观察主要树种径级分布规律,图3给出了重要值 >3 的9个树种径级结构。从这些树种径级结构分布来看,可以归纳为4种类型:1)单峰型(中径木个体储备型),此类树木为乔木上层优势种,径级结构呈现正态分布或近似正态分布,个体主要集中在中径木,大径木和小径木数量相对较少(表4),代表种为胡桃楸和水曲柳;2)倒“J”型,此类物种为乔木中层的优势种,径级结构的形状类似于倒“J”型,其特点为最小径级(2cm径级)个体数量最多,随着径级增加个体数量逐渐减少,代表种为白牛槭;3)类倒“J”型(偏倒“J”型),该类树种处于乔木中、下层,个体数量最大值出现在4cm径级或6cm径级代表物种有色木槭、大果榆、春榆和裂叶榆等;4)不规则型,该类物种受到人为干扰严重或者是稀有种或偶见种,径级结构规律不明显,代

表物种红松,红松是由于受到严重的人为干扰(种子被收集),不能进行正常的自然更新,造成大、中、小径级个体数量相差不大。如果在无人干扰的状态下,红松自然更新良好会呈现类倒“J”型或者倒“J”型的分布规律。

表 4 重要值≥3 的 9 个树种径级分布
Table 4 Size-class distribution of 9 species with importance value more than 3

物种 Species	最大胸径 Maximum DBH/cm	平均胸径 Mean DBH/cm	总株数 Total individuals/株	小径木 Small-diameter trees /%	中径木 Mid-diameter trees /%	大径木 Larger-diameter trees /%
胡桃楸 <i>J. mandshurica</i>	78.9	26.00	3925	1.76	69.63	28.61
白牛槭 <i>A.mandshuricum</i>	56.2	6.26	4807	85.04	13.38	1.58
色木槭 <i>A. mono</i>	57.5	7.48	3748	80.87	15.15	3.98
水曲柳 <i>F. mandshurica</i>	62	18.61	1716	25.41	58.57	16.03
大果榆 <i>U. macrocarpa</i>	69.8	10.22	2828	63.58	32.96	3.47
春榆 <i>U.davidiana</i> var. <i>japonica</i>	67.8	9.23	2560	68.71	28.59	2.70
裂叶榆 <i>U. laciniata</i>	57.5	7.64	1740	79.71	16.84	3.45
红松 <i>P. koraiensis</i>	71.6	21.88	618	30.58	39.64	29.77
暴马丁香 <i>S.reticulata</i> var. <i>amurensis</i>	17.9	6.70	1035	93.72	6.28	0

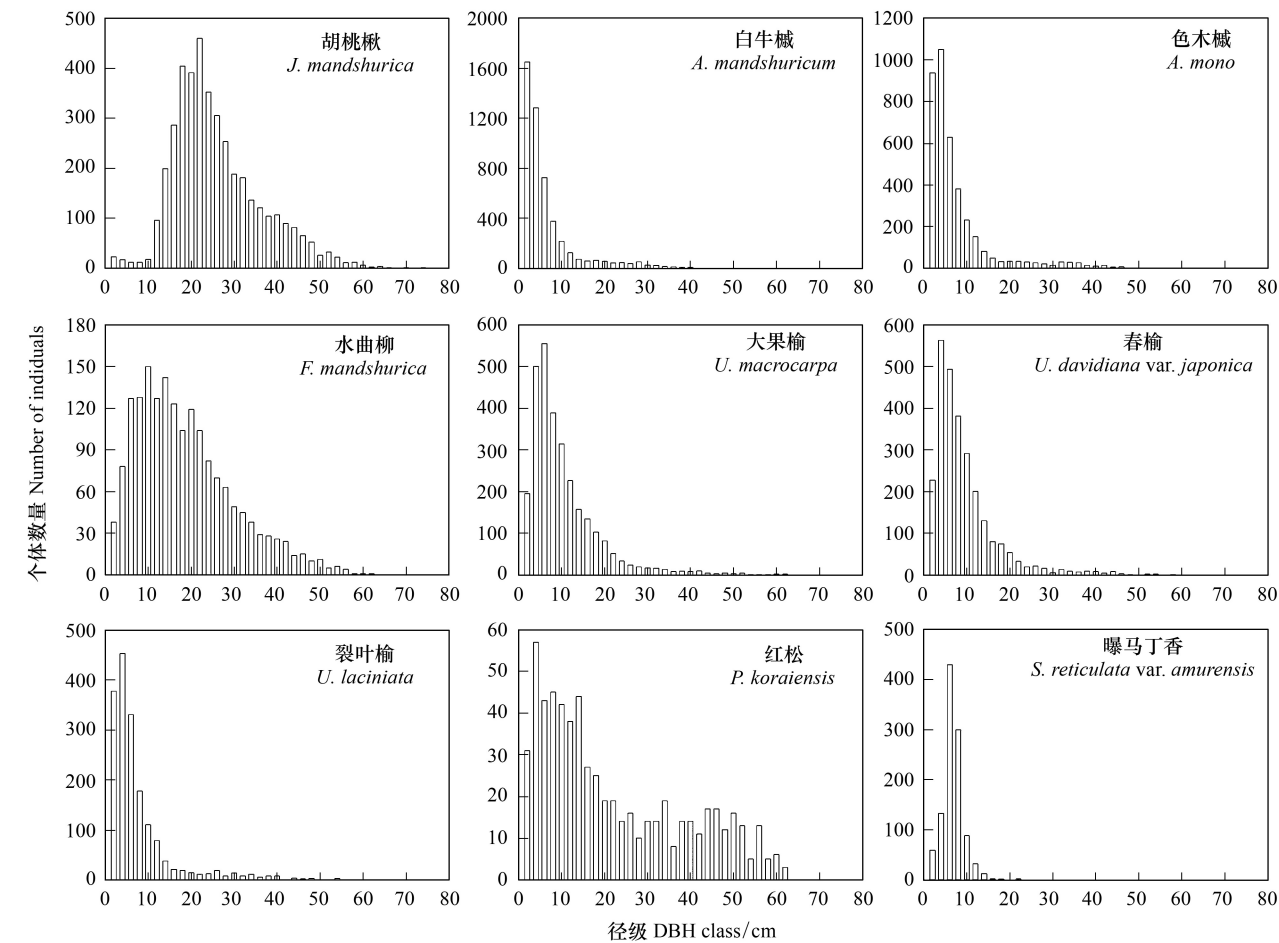


图 3 重要值大于 3 的 9 个主要树种的径级结构
Fig.3 Size-class dstrubution of 9 species with important value larger than 3

3.3 主要树种的空间分布格局

图4描绘了重要值>3的9个树种在样地中的空间分布位置。胡桃楸由于个体数量较多,在样地大部分区域都有分布,但在偏西南方向分布数量相对较少,并出现少量空白区;白牛槭呈现较强的聚集性,在样地的中部和东南部呈现强烈的聚集分布;色木槭除在西南部分布数量较少外,其他区域分布较均匀,同时在中部和西北部呈现轻微的聚集分布;水曲柳在样地中部和东南部分布数量较少,在其他区域呈现聚集分布;大果榆和春榆在样地内呈现条状聚集分布;裂叶榆主要分布在样地中部以东位置,而中部以西分布数量较少;红松在样地内数量分布较少,但表现出强烈的聚集分布,主要集中在样地的西北部;暴马丁香作为林下层树木,在样地内分布相对均匀,但在样地的中部和东南部也表现出一定的聚集性。

利用 $g(r)$ 函数分析了9个优势树种在样地内的空间分布格局(图5)。结果表明:样地内9个优势树种在 $r=100\text{m}$ 尺度上均表现出一定程度的聚集分布,聚集强度随着尺度增加表现出一定的降低趋势。一般来看,所有树种在 $r=0\text{m}$ 处,具有最强的聚集程度;在小尺度($r<20\text{m}$)上聚集强度较大,随着尺度增大聚集强度急剧下降;当 r 超过 20m 时,聚集强度趋于稳定。

以上分析可知,温带针阔混交林内优势均以聚集分布为主。聚集性的产生由多方面因素产生,主要有植物自身性状、周围相邻物种的影响和微环境等因素造成^[42]。

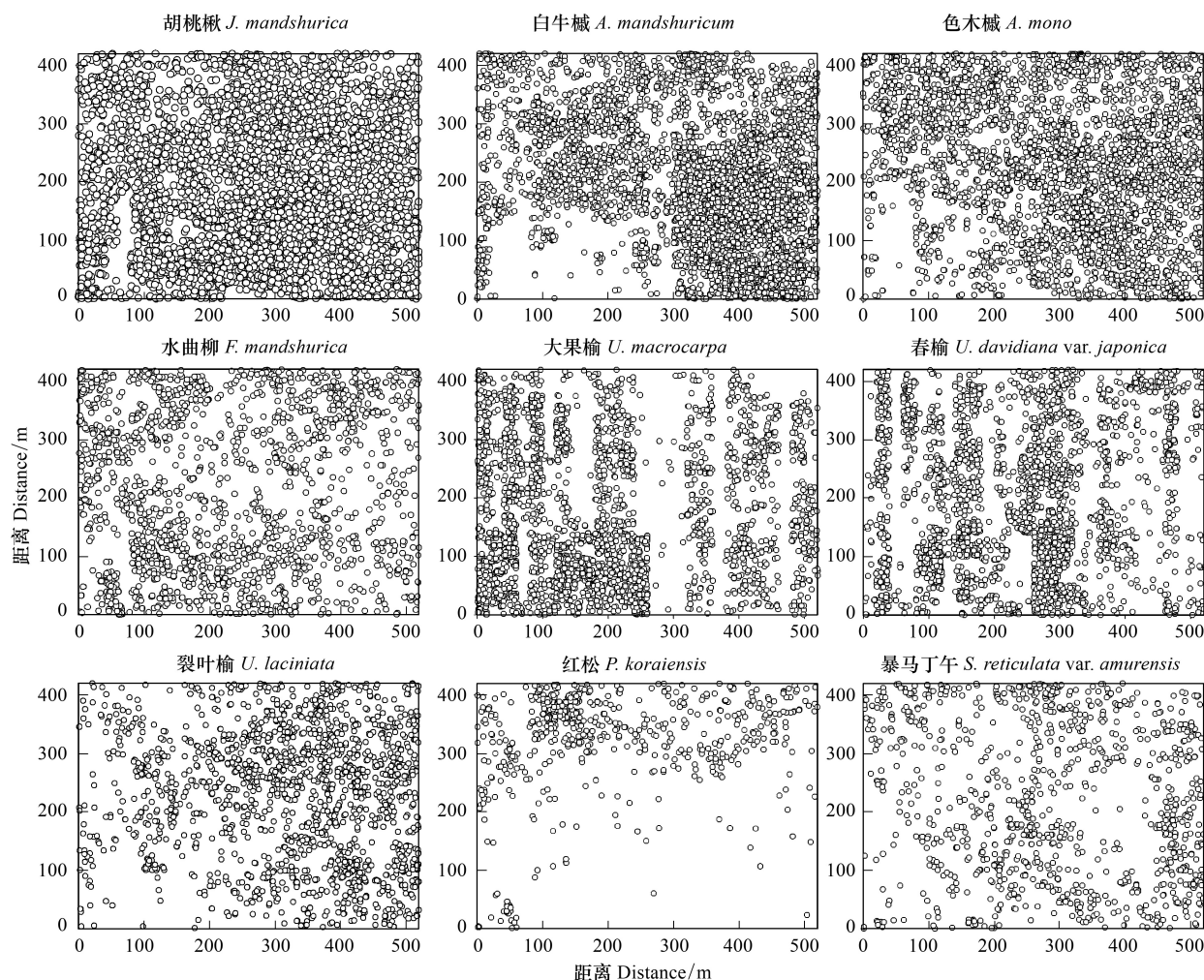


图4 重要值大于3的9个主要树种的空间分布

Fig.4 Spatial distribution of nine main species with important value more than 3

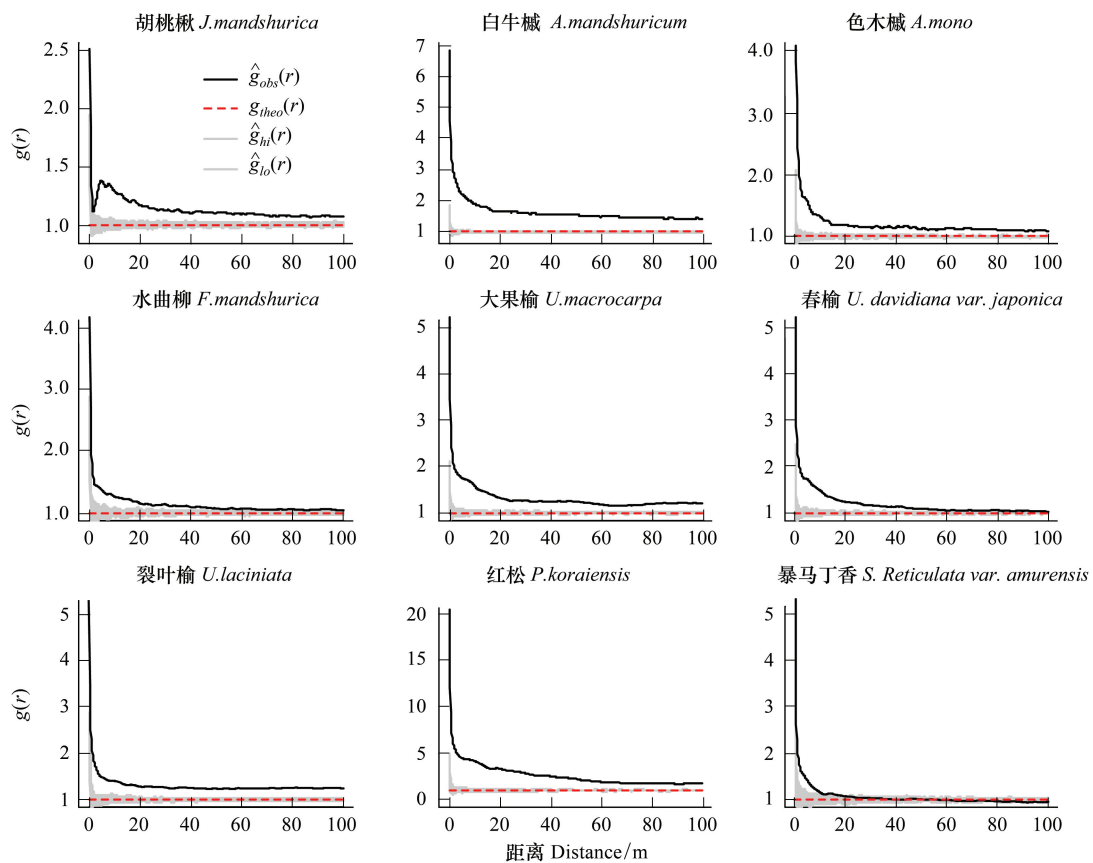


图5 样地内9个优势树种空间分布格局

Fig.5 Spatial distributions pattern of nine main species in the plot

4 结论与讨论

通过对蛟河次生针阔混交林样地物种组成与群落结构特征分析,可知:该研究区物种相对较丰富,样地内木本植物共有45种,其中乔木33种、灌木11种、藤本1种,隶属于18科27属,包括被子植物17科23属41种、裸子植物1科4属4种。但与阔叶红松林相比^[3, 8],针阔混交林物种数量偏低,说明阔叶红松林经人为干扰后形成的针阔混交林物种丰富度和多样性降低。但两种森林类型单位面积个体数量大致相同,均在1300株/hm²左右。与亚热带^[19]和热带地区^[43]森林相比,温带地区森林物种数量较少,且单位面积的物种个体数量也偏低。本研究单位面积个体数量为1186株/hm²,而在亚热带或热带地区单位面积个体数量大都超过3000株/hm²^[19, 43],远远大于本研究。

从优势树种组成来看,针阔混交林和阔叶红松林存在较大差异。针阔混交林重要值较大的物种依次胡桃楸、白牛槭、色木槭、水曲柳、大果榆、春榆、裂叶榆、红松等,而阔叶红松林^[8]重要值较大的物种依次为紫椴、红松、色木槭、毛榛、假色槭、蒙古栎、水曲柳、簇毛槭等,从两种森林类型优势物种组成来看,针阔混交林属于阔叶红松林演替前期阶段,经过长时间的演替过程,针阔混交林能够演替到阔叶红松林顶级群落。与亚热带和热带森林^[19, 43-44]不同的是,温带森林一般具有显著的优势种,如本研究中胡桃楸、白牛槭、色木槭等树种在样地内占绝对优势,而在热带雨林或亚热带常绿阔叶林无显著的优势种^[3]。分析原因是因为在热带或亚热带森林,处于主林层的物种数量和个体数量较多,且物种多度的分布相对均匀,很难形成绝对优势种;而在温带森林,一般森林层次鲜明,处于主林层的物种数量有限,且一般个体较大,如果个体数量足够多,就能够形成明显的优势种。

本研究样地内所有个体的径级分布呈现偏“J”型分布,说明样地内小径木个体数量较多,更新良好,属于稳定增长型森林。水曲柳、胡桃楸径级分布近似呈正态分布,表现为中径木数量较多,小径木和大径木个体数量少的特点,属于该森林群落的衰退种,可以预见在未来几十年将走向衰退^[45]。其它树种均为幼树多于大树,样地内幼苗幼树丰富,表明样地内物种更新良好。其中,红松径级结构表现为不规则型,这是由于该地区红松受到长期的人为干扰造成的,在该地区红松松籽长期被人为收集,能够进入土壤的红松种子特别少,导致红松天然更新不良。红松作为阔叶红松林最主要的优势树种^[46],如果自然更新受到长期限制,会导致红松数量锐减,从而导致针阔混交林不能够正向演替成阔叶红松林,而会产生逆向演替。所以要加快该地区针阔混交林的演替速度要在合理经营的基础上,减少对红松种子的掠夺,保证红松的正常天然更新,或者在林下人工栽植红松幼苗。

通过 $g(r)$ 函数分析可知,优势树种在该研究区均表现出聚集分布,这与以往的研究结果一致^[8]。物种的空间分布类型是由地形、土壤、水分、光照等环境因子以及物种种子的扩散方式等综合因素影响的结果。通常以根萌发进行更新的物种易形成聚集分布,如色木槭与白牛槭、大果榆等物种;不同物种对环境的适应偏好不同,当出现有利的微环境时物种易形成聚集,例如水曲柳偏好湿润环境,多分布在湿润的山谷,而裂叶榆可能喜好排水良好的斜坡;依靠风力及动物等自然环境传播的树种,很容易形成聚集分布^[13],例如春榆种子具果翅,在传播过程中受风力的影响,易形成聚集分布;核桃楸具有强萌生更新能力、果实大不易扩散,一般在母树周围集中,从而易形成聚集分布。在以往的调查中,红松分布在原始林中常表现为随机分布^[47-48],而在本研究区红松则为聚集分布,这可能和红松所处的演替阶段或受到严重的人为干扰导致其发生聚集有关,随着针阔混交林的进一步发育或者人为干扰减少,随机化趋势可能会更加明显。

综上所述,本研究区针阔混交林作为阔叶红松林演替的前期阶段,表现出一定的物种组成和群落结构特征,该区植物种类丰富,属于以北温带分布属为主的植物区系类型,单位面积个体数量较少;不同物种间个体数量、胸高断面积和平均胸径存在较大差异;样地内以胡桃楸、白牛槭和色木槭等形成明显的群落优势种;样地内所有个体径级分布呈现偏“J”型分布,林下更新良好,不同树种间大、中、小径级木呈现一定的差异;各物种空间分布格局呈现一定的聚集性。

本研究仅是对该样地的一个基础性介绍,还有很多问题需要更深入的研究,如微环境是如何影响物种分布格局的,种间关系如何,影响该地区物种共存机制是什么等问题?基于此固定样地,进行一定间隔期(5年一次)的复测,评价该森林类型碳储量及其碳平衡等也是以后要研究的重点。本研究样地是按龄级(中龄林、近熟林、成熟林和老龄林)建立的4块样地中的一个,样地的建立和调查方法一致,在以后的研究中,可以着重进行不同龄级的比较研究。

参考文献(References):

- [1] Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime J P, Hector A, Hooper D U, Huston M A, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle D A. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 2001, 294(5543): 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. *东北林业大学学报*, 2008, 36(3): 12-15, 27-27.
- [3] 郝占庆, 李步杭, 张健, 王绪高, 叶吉, 姚晓琳. 长白山阔叶红松林样地(CBS): 群落组成与结构. *植物生态学报*, 2008, 32(2): 238-250.
- [4] 吴晓蕾, 王志恒, 崔海亭, 方精云. 北京山区栎林的群落结构与物种组成. *生物多样性*, 2004, 12(1): 155-163.
- [5] 赵淑清, 方精云, 朴世龙, 宗占江, 吴晓蕾, 古陶. 大兴安岭呼中地区白卡鲁山植物群落结构及其多样性研究. *生物多样性*, 2004, 12(1): 182-189.
- [6] 赵淑清, 方精云, 宗占江, 朱彪, 沈海花. 长白山北坡植物群落组成、结构及物种多样性的垂直分布. *生物多样性*, 2004, 12(1): 164-173.
- [7] 方精云, 李意德, 朱彪, 刘国华, 周光益. 海南岛尖峰岭山地雨林的群落结构、物种多样性以及在世界雨林中的地位. *生物多样性*, 2004, 12(1): 29-43.
- [8] 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. *植物生态学报*, 2009, 33(6): 1090-1100.
- [9] 徐化成, 臧润国. 中国东北蛟河阔叶红松林主要树种种群结构与更新模式的研究(英文). *中国林学(英文版)*, 1999, (1): 22-29.
- [10] 汤孟平, 周国模, 施拥军, 陈永刚, 吴亚琪, 赵明水. 天目山常绿阔叶林优势种群及其空间分布格局. *植物生态学报*, 2006, 30(5): 743-752.

- [11] Hubbell S P, Foster R B. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation//Soulé M, ed. Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity. Sunderland, Massachusetts: Sinauer, 1986: 205-231.
- [12] Condit R. Research in large, long-term tropical forest plots. Trends in Ecology & Evolution, 1995, 10(1): 18-22.
- [13] Condit R, Ashton P S, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell S P, Foster R B, Itoh A, LaFrankie J V, Lee H S, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. Science, 2000, 288(5470): 1414-1418.
- [14] Condit R, Ashton P, Bunyavejchewin S, Dattaraja H S, Davies S, Esufali S, Ewango C, Foster R, Gunatilleke I A, Gunatilleke C V, Hall P, Harms K E, Hart T, Hernandez C, Hubbell S, Itoh A, Kiratiprayoon S, LaFrankie J, De Lao S L, Makana J R, Noor M N, Kassim A R, Russo S, Sukumar R, Samper C, Suresh H S, Tan S, Thomas S, Valencia R, Vallejo M, Villa G, Zillio T. The importance of demographic niches to tree diversity. Science, 2006, 313(5783): 98-101.
- [15] Condit R, Pitman N, Leigh Jr E G, Chave J, Terborgh J, Foster R B, Núñez P, Aguilar S, Valencia R, Villa G, Muller-Landau H C, Losos E, Hubbell S P. Beta-diversity in tropical forest trees. Science, 2002, 295(5555): 666-669.
- [16] Kochummen K M, LaFrankie Jr J V, Manokaran N. Floristic composition of Pasoh Forest Reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. Journal of Tropical Forest Science, 1990, 3(1): 1-13.
- [17] Manokaran N, LaFrankie Jr J V. Stand structure of Pasoh Forest Reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. Journal of Tropical Forest Science, 1990, 3(1): 14-24.
- [18] Lee H S, Ashton P S, Ogino K. Long Term Ecological Research of Tropical Rain Forest in Sarawak. Matsuyama: Ehime University, 1995.
- [19] 叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 练据愉, 王志高, 李林, 魏识广, 王章明. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林 20 公顷样地群落特征研究. 植物生态学报, 2008, 32(2): 274-286.
- [20] 李晓亮, 王洪, 郑征, 林露湘, 邓晓保, 曹敏. 西双版纳热带森林树种幼苗的组成、空间分布和旱季存活. 植物生态学报, 2009, 33(4): 658-671.
- [21] 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. 生物多样性, 2011, 19(2): 232-242.
- [22] 周繇. 长白山国家级自然保护区观赏植物资源及其多样性. 东北林业大学学报, 2004, 32(6): 45-50.
- [23] 王绪高, 郝占庆, 叶吉, 张健, 李步杭, 姚晓琳. 长白山阔叶红松林物种多度和空间分布格局的关系. 生态学杂志, 2008, 27(2): 145-150.
- [24] 李新彬, 王襄平, 罗菊春, 牟长城, 林英建, 夏新莉. 干扰对长白山北坡次生林群落结构和树种多样性的影响. 林业科学, 2006, 42(2): 105-110.
- [25] 邢晖, 李凤日, 贾炜玮, 庄宸. 大兴安岭天然林分空间结构. 东北林业大学学报, 2014, 42(6): 6-10.
- [26] 曹丽娟, 夏富才, 李良, 孙越, 赵海明, 王会春, 于洪波, 李小光, 薛庆勇. 张广才岭次生针阔混交林空间结构. 北华大学学报: 自然科学版, 2015, 16(1): 91-95.
- [27] 魏彦波, 夏富才, 白晓霞, 张立民, 张丽君, 张忠辉, 包广道. 吉林蛟河针阔混交林物种组成与结构. 中国农学通报, 2015, 31(22): 13-20.
- [28] 姜俊, 张春雨, 赵秀海. 吉林蛟河 42hm² 针阔混交林样地植物种-面积关系. 植物生态学报, 2012, 36(1): 30-38.
- [29] 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法 I α 多样性的测度方法(下). 生物多样性, 1994, 2(4): 231-239.
- [30] Arrhenius O. Species and area. Journal of Ecology, 1921, 9(1): 95-99.
- [31] 张春雨, 赵秀海. 随机区块法在空间点格局分析中的应用. 生态学报, 2008, 28(7): 3108-3115.
- [32] Ripley B D. Spatial Statistics. New York: Wiley, 1981.
- [33] Ripley B D. The second-order analysis of stationary point processes. Journal of Applied Probability, 1976, 13(2): 255-266.
- [34] Diggle P J. Statistical Analysis of Spatial Point Patterns. London: Academic Press, 1983.
- [35] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. Oikos, 2004, 104(2): 209-229.
- [36] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析. 植物生态学报, 1998, 22(4): 344-349.
- [37] 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.
- [38] 董希斌, 姜帆. 帽儿山不同森林类型生物多样性恢复效果分析. 林业科学, 2008, 44(12): 77-82.
- [39] 丁晖, 杨云方, 徐海根, 方炎明, 陈晓, 杨青, 伊贤贵, 徐辉, 温小荣, 徐鲜均. 武夷山典型常绿阔叶林物种组成与群落结构. 生态学报, 2015, 35(4): 1142-1154.
- [40] 臧润国, 杨彦承, 蒋有绪. 海南岛霸王岭热带山地雨林群落结构及树种多样性特征的研究. 植物生态学报, 2001, 25(3): 270-275.
- [41] 吴征镒, 周浙昆, 李德铎, 彭华, 孙航. 世界种子植物科的分布区类型系统. 云南植物研究, 2003, 25(3): 245-257.
- [42] 何怀江, 张春雨, 赵秀海, 倪瑞强, 高海涛, 王贵春. 吉林蛟河次生针阔混交林群落结构与微地形关系. 东北林业大学学报, 2014, 42(5): 13-17, 33-33.
- [43] 许涵, 李意德, 林明献, 吴建辉, 骆士寿, 周璋, 陈德祥, 杨怀, 李广建, 刘世荣. 海南尖峰岭热带山地雨林 60ha 动态监测样地群落结构特征. 生物多样性, 2015, 23(2): 192-201.
- [44] 赵丽娟, 项文化, 李家湘, 邓湘雯, 刘聪. 中亚热带石栎-青冈群落物种组成、结构及区系特征. 林业科学, 2013, 49(12): 10-17.
- [45] 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. 生物多样性, 2012, 20(4): 470-481.
- [46] 夏富才, 姚大地, 赵秀海, 潘春芳, 汪金松, 张杨. 长白山北坡阔叶红松林空间结构. 东北林业大学学报, 2009, 37(10): 5-7.
- [47] 张赞, 张春雨, 赵秀海, 武耀祥, 周海城. 长白山次生林乔木树种空间分布格局. 生态学杂志, 2008, 27(10): 1639-1646.
- [48] 阳含熙, 伍业钢. 长白山自然保护区阔叶红松林林木种属组成、年龄结构和更新策略的研究. 林业科学, 1988, 24(1): 18-27.