

• 研究报告 •

地形对典型阔叶红松林灌木更新的影响

赵 雪 徐丽娜 金光泽*

(东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040)

摘要: 依托黑龙江凉水国家级自然保护区9 ha典型阔叶红松林动态监测样地的900个2 m × 2 m样方, 对灌木(H ≥ 30 cm, DBH < 1 cm)进行了调查, 基于2006年、2008年和2010年3次调查数据, 分析了地形对灌木分布、死亡及新增的影响。结果表明: 样地内共有灌木18种, 2006、2008和2010年的灌木总数分别为18,253株/ha、27,383株/ha和23,300株/ha。地形对10种主要灌木的分布、死亡和新增均有显著的影响($P < 0.05$), 多数灌木种偏好坡中和山脊, 且坡度>6°的地形; 坡向对大部分耐阴性较强的灌木的分布影响较小, 而喜光的毛榛子(*Corylus mandshurica*)在阳坡和半阳坡的密度显著高于其他坡向。刺五加(*Acanthopanax senticosus*)、东北山梅花(*Philadelphus schrenkii*)、光萼溲疏(*Deutzia gladata*)、黄花忍冬(*Lonicera chrysantha*)、瘤枝卫矛(*Euonymus pauciflorus*)、毛榛子和早花忍冬(*Lonicera prae-florens*)7种灌木DBH < 1 cm的个体的分布、死亡和新增与其DBH ≥ 1 cm的个体的分布表现基本一致。

关键词: 阔叶红松林, 地形, 死亡, 新增, 生态位分化

Effect of topography on shrub regeneration in a mixed broadleaved-Korean pine forest in the Xiaoxing'an Mountains

Xue Zhao, Lina Xu, Guangze Jin*

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040

Abstract: To explore the response of shrubs to topographic heterogeneity, 900 perennial shrub (height (H) ≥ 30 cm, diameter at breast height (DBH) < 1 cm) quadrats of 4 m² (2 m × 2 m) were set up in a 9 ha plot in a typical mixed broadleaved-Korean pine forest in the Xiaoxing'an Mountains. All shrubs in the quadrats were tagged, measured for H and DBH, and identified to the species level. Based on census data collected in 2006, 2008, and 2010, we found that a total of 18 shrub species existed in these quadrats. Approximately 18,253, 27,383 and 23,300 individuals per hectare were found in 2006, 2008, and 2010, respectively. Topography significantly affected the distribution, mortality and recruitment of the 10 major shrub species ($P < 0.05$). Most shrub species preferred terrain characterized by slope degree > 6°. Aspect had less effects on the distribution of most strong shade-tolerant shrub species, but the density of the shade-intolerant species *Corylus mandshurica* on sunny and semi-sunny slopes was significantly higher than other aspects. For *Acanthopanax senticosus*, *Philadelphus schrenkii*, *Deutzia gladata*, *Lonicera chrysantha*, *Euonymus pauciflorus*, *Corylus mandshurica* and *Lonicera prae-florens*, the distribution, mortality and recruitment of shrubs with DBH < 1 cm were consistent with that of the shrubs with DBH ≥ 1 cm.

Key words: mixed broadleaved-Korean pine forest, topography, mortality, recruitment, niche separation

灌木作为森林群落中的一项重要组分, 其组成结构及动态变化特征与环境因素密切相关, 是群落生态学家一直关注的热点之一(Bruno *et al.*, 2003; Holzapfel *et al.*, 2006; Myers-Smith *et al.*, 2011)。灌木处于上层乔木树种的林冠下或林隙中, 其物种的

数量特征及空间分布格局等均会受到乔木树种的制约和影响(Piao *et al.*, 2013); 与此同时, 生境也可直接或间接地制约灌木层种群的更新和演替(Jin *et al.*, 2007)。在不同的时空尺度上, 灌木物种的空间分布取决于生物因子和环境因子的相互平衡

收稿日期: 2015-05-08; 接受日期: 2015-09-21

基金项目: 国家自然科学基金(31270473)和长江学者和创新团队发展计划(IRT_15R09)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: taxus@126.com

(Cocour *et al.*, 1997; Campagne *et al.*, 2006)。

地形通过地貌过程影响土壤的水、热及养分的再分配,进而对植被产生直接的空间再分配(Jin *et al.*, 2002; 赵雪等, 2013)。地形作为生境因子的重要组成部分,其不均一性对灌木空间分布有明显的影响(李新荣, 1997)。近年来,森林灌木群落结构及空间异质性方面的相关研究多有报道(刘妍妍等, 2014)。相关研究结果显示,由不同生境引起的土壤异质性会对灌木的分布产生显著影响(Su *et al.*, 2004; Hagos *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2008; Yang *et al.*, 2011),一些灌木物种具极强的可塑性,可通过改变自身形态和生理特征来适应环境的变化(Zunzunegui *et al.*, 2009)。然而这些研究大部分缺乏对灌木种群年际变化的持续监测。

阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林是我国东北东部山区的地带性顶极植被,是北温带生物多样性最高的森林类型。近代以来,由于人口的增长,战争和砍伐活动的频繁,在我国较大面积保存的阔叶红松林仅限于吉林省长白山地区和黑龙江省的完达山、老爷岭、张广才岭和小兴安岭地区。监测灌木植被在地形因子影响下的动态变化,可为典型阔叶红松林的更新动态研究提供基础数据。本文依托于黑龙江凉水国家级自然保护区的9 ha阔叶红松林动态监测样地,通过2006年、2008年、2010年的定位调查,主要探讨:(1)灌木($H \geq 30$ cm, $DBH < 1$ cm)的组成和动态变化;(2)地形对灌木组成及分布的影响;(3)地形对灌木的死亡及新增的影响。希望能为理解阔叶红松林生物多样性的形成机制提供基础数据。

1 研究方法

1.1 研究地区概况

本研究地位于黑龙江省凉水国家级自然保护区($47^{\circ}10'50''$ N, $128^{\circ}53'20''$ E)。该地区属小兴安岭南部长带支脉的东坡,低山丘陵地貌,地带性土壤为暗棕壤。本地区属大陆性夏雨季风气候,春、夏多西南风,秋、冬多西北风。年平均气温 -0.3°C ,年均最高气温 7.5°C ,年均最低气温 -6.6°C 。海拔280–707 m。本研究所选的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。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(*Acer*

mono)、紫椴(*Tilia amurensis*)、裂叶榆(*Ulmus laciniata*)等;针叶树种有臭冷杉(*Abies nephrolepis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、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*)、光萼溲疏(*Deutzia gladata*)等。

1.2 灌木调查

本研究依托于9 ha的阔叶红松林永久性样地,将样地设置成900个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 样方。于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1个平行于样方的 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$ 的小样方。于2006年调查小样方内灌木(高度 ≥ 30 cm, $DBH < 1$ cm),记录种名、高度和坐标,悬挂有固定号码的铝牌,于2008年和2010年进行了2次复查。新增木是指调查年新出现的符合要求的灌木,死亡木是指上一次调查出现而调查年没有再出现的灌木。对于成丛的灌木,不管其枝干在地下是否为同一个根系,若枝干在地表表现为独立个体的均视为独立个体。

1.3 地形调查

将每个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 的样方划分成4个 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 的小样方,调查每个小样方的坡位、坡向、坡度。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: $<6^{\circ}$, 6° – 15° , 16° – 25° , $>25^{\circ}$ 共4个等级(刘妍妍等, 2009)。

1.4 数据分析

用标准的方法计算死亡率(m)和新增率(r):

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

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

其中 N_0 和 N_t 分别为在样地中第1次和第2次调查木本植物的个体数, S_t 是第2次调查时仍存活的个体数, T 为2次调查的时间间隔(Condit *et al.*, 1999)。

利用卡方检验分析坡位、坡向及坡度等地形条件对主要灌木的分布(2006年)、死亡木及新增木的影响, $DBH \geq 1$ cm的灌木的分布数据使用了2010年的第一次复查数据(徐丽娜和金光泽, 2012)。

2 结果

2.1 灌木组成与动态

2006–2010年的3次调查中共记录到18个灌木

种, 分属于7科14属。灌木种最多的科为忍冬科, 包含5个种; 其次为虎耳草科和蔷薇科。2006年、2008年和2010年调查出现的灌木种数分别为17、18、18个种, 个体数分别为6,571株(18,253株/ha)、9,858株(27,383株/ha)和8,388株(23,300株/ha)(表1)。

个体数 ≥ 100 株/ha的灌木, 2006年有12种, 分别为刺五加、大叶小檗(*Berberis poiretii*)、东北茶藨子(*Ribes mandshuricum*)、东北山梅花、光萼溲疏、黄花忍冬(*Lonicera chrysantha*)、瘤枝卫矛(*Euonymus pauciflorus*)、柳叶绣线菊(*Spiraea salicifolia*)、毛榛子、暖木条荚蒾(*Viburnum burejaeticum*)、早花忍冬(*Lonicera praeflorens*)、珍珠梅(*Sorbaria sorbifolia*), 其个体数之和占样地总灌木个体数的99.2%; 而2008年和2010年均均有13种, 与2006年相比均新增了1个种卫矛(*Euonymus sacrosancta*), 其个体数之和均占同年样地总灌木个体数的99.3%。2006、2008、2010年灌木个体数最多的种均为光萼溲疏, 占同年样地总灌木个体数的27.3%、26.8%和26.4%。2006–2008年、2008–2010年灌木死亡个体数和新增个体数最多的种也为光萼溲疏, 分别占同年样地总灌木死亡个体数的23.9%和26.4%及同年样地总灌木新增个体数的25.4%和22.5%。2006–2008年死亡个体数和死亡率均较高的种为黄花忍冬和珍珠梅, 而2008–2010年为东北茶藨子和卫矛; 2006–2008年

和2008–2010年新增率最高的种为卫矛。

2.2 地形对灌木分布的影响

刺五加、东北茶藨、东北山梅花、光萼溲疏、黄花忍冬、瘤枝卫矛、柳叶绣线菊、毛榛子、早花忍冬以及珍珠梅10个主要灌木的分布均与地形显著相关($P < 0.05$, 表2)。坡位对10种灌木的分布均有显著影响, 刺五加、光萼溲疏、毛榛子在斜坡(下坡和上坡)和山脊, 东北茶藨在下坡和山脊, 东北山梅花和黄花忍冬在下坡, 瘤枝卫矛、早花忍冬在上坡和山脊, 柳叶绣线菊在山脊, 珍珠梅在谷地和山脊的分布显著高于其他坡位, 其中刺五加、瘤枝卫矛和早花忍冬3种灌木密度随着坡位的上升而增加, 在山脊密度最高。

9种灌木在不同坡向的分布差异极显著($P < 0.001$), 刺五加在阴坡、半阴坡、半阳坡和阳坡, 东北茶藨在半阴坡, 东北山梅花在半阳坡和阳坡, 光萼溲疏在半阴坡、半阳坡和阳坡, 黄花忍冬在阴坡、半阴坡和半阳坡, 瘤枝卫矛、早花忍冬在半阴坡和阳坡, 毛榛子在阴坡、半阴坡和阳坡, 珍珠梅在平地分布的数量均显著高于其他坡向。

坡度对10种灌木的分布影响显著, 刺五加、光萼溲疏和毛榛子在 $\geq 6^\circ$, 东北茶藨和东北山梅花在 6° – 15° , 黄花忍冬在 6° – 15° 和 $>25^\circ$, 瘤枝卫矛、早花忍冬在 $\geq 16^\circ$, 柳叶绣线菊在坡度 $<6^\circ$ 和 $\geq 16^\circ$, 珍珠梅

表1 典型阔叶红松林灌木不同年份组成、死亡和新增数量及其死亡率和新增率(株/0.36 ha)
Table 1 Mortality, recruitment, mortality rate and recruitment rate for shrub species in a mixed broadleaved-Korean pine forest in different years (inds./0.36 ha)

物种 Species	个体数量 No. of individuals			死亡个体数 No. of mortality		新增个体数 No. of recruitments		死亡率 Mortality rate		新增率 Recruitment rate	
	2006	2008	2010	2006– 2008	2008– 2010	2006– 2008	2008– 2010	2006– 2008	2006– 2008	2006– 2008	2008– 2010
刺楸李 <i>Ribes burejense</i>	3	13	13	1	2	11	2	0.203	0.084	0.936	0.084
刺玫果 <i>Rosa acicularis</i>	22	27	30	6	4	11	7	0.159	0.080	0.262	0.133
刺五加 <i>Acanthopanax senticosus</i>	928	1,528	1,190	135	476	735	138	0.079	0.187	0.328	0.062
大叶小檗 <i>Berberis poiretii</i>	62	109	95	11	26	58	12	0.098	0.136	0.380	0.068
东北茶藨子 <i>Ribes mandshuricum</i>	237	453	349	43	151	259	47	0.100	0.203	0.424	0.072
东北山梅花 <i>Philadelphus schrenkii</i>	693	975	900	109	214	391	139	0.086	0.124	0.256	0.084
光萼溲疏 <i>Deutzia gladata</i>	1,793	2,643	2,212	277	685	1,127	254	0.084	0.150	0.278	0.061
黄花忍冬 <i>Lonicera chrysantha</i>	837	1,038	912	188	265	389	139	0.127	0.147	0.235	0.083
鸡树条荚蒾 <i>Viburnum sargentii</i>	17	22	17	6	8	11	3	0.218	0.226	0.347	0.097
接骨木 <i>Sambucus williamsii</i>	2	1	1	1	0	0	0	0.347	0.000	0.000	0.000
瘤枝卫矛 <i>Euonymus pauciflorus</i>	602	734	686	61	112	193	64	0.053	0.083	0.153	0.049
柳叶绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i>	94	215	172	14	75	135	32	0.081	0.214	0.494	0.103
毛榛子 <i>Corylus mandshurica</i>	913	1,265	1,118	186	288	538	141	0.114	0.129	0.277	0.067
暖木条荚蒾 <i>Viburnum burejaeticum</i>	76	111	106	19	28	54	23	0.144	0.145	0.333	0.122
卫矛 <i>Euonymus sacrosancta</i>	9	384	311	2	146	377	73	0.126	0.239	2.002	0.134
悬钩子 <i>Rubus arcticus</i>	0	2	1	0	1	2	0	0.000	0.347	0.000	0.000
早花忍冬 <i>Lonicera praeflorens</i>	96	109	90	20	31	33	12	0.117	0.167	0.180	0.072
珍珠梅 <i>Sorbaria sorbifolia</i>	187	229	185	79	87	121	43	0.274	0.239	0.376	0.132
总计 Total	6,571	9,858	8,388	1,158	2,599	4,445	1,129	0.097	0.153	0.300	0.072

坡向 Aspect												
阴坡 NE, N												
0.667 ± 1.397	0.000 ± 0.000	0.400 ± 0.910	0.733 ± 2.086	0.333 ± 0.488	0.067 ± 0.258	0.000 ± 0.000	1.667 ± 5.136	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000
半阴坡 E, NW												
0.772 ± 1.769	0.269 ± 0.658	0.322 ± 0.905	1.275 ± 1.952	0.673 ± 1.301	0.275 ± 0.660	0.058 ± 0.402	0.520 ± 1.317	0.094 ± 0.523	0.094 ± 0.523	0.094 ± 0.523	0.094 ± 0.523	0.094 ± 0.523
平地 Flat												
0.211 ± 0.822	0.181 ± 0.749	0.181 ± 0.862	0.651 ± 1.392	0.169 ± 0.546	0.078 ± 0.348	0.127 ± 0.552	0.187 ± 0.702	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.524 ± 1.205	0.524 ± 1.205	0.524 ± 1.205
半阳坡 SE, W												
0.755 ± 1.569	0.171 ± 0.993	0.450 ± 0.936	1.112 ± 1.720	0.628 ± 1.157	0.178 ± 0.597	0.089 ± 0.646	0.416 ± 1.183	0.022 ± 0.227	0.022 ± 0.227	0.108 ± 0.511	0.108 ± 0.511	0.108 ± 0.511
阳坡 S, SW												
0.828 ± 1.618	0.258 ± 0.868	0.398 ± 1.016	1.168 ± 1.926	0.487 ± 1.243	0.229 ± 0.567	0.122 ± 0.791	0.778 ± 2.156	0.104 ± 0.516	0.104 ± 0.516	0.122 ± 0.562	0.122 ± 0.562	0.122 ± 0.562
平均值 Mean												
0.679 ± 1.530	0.216 ± 0.845	0.359 ± 0.945	1.069 ± 1.794	0.503 ± 1.134	0.192 ± 0.562	0.099 ± 0.636	0.527 ± 1.658	0.057 ± 0.389	0.057 ± 0.389	0.184 ± 0.733	0.184 ± 0.733	0.184 ± 0.733
P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	>0.05	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
坡度 Slope degree												
<6°												
0.251 ± 0.850	0.171 ± 0.710	0.194 ± 0.831	0.787 ± 1.594	0.185 ± 0.568	0.090 ± 0.373	0.137 ± 0.687	0.223 ± 0.812	0.024 ± 0.248	0.024 ± 0.248	0.474 ± 1.135	0.474 ± 1.135	0.474 ± 1.135
6°-15°												
0.791 ± 1.645	0.273 ± 1.029	0.460 ± 1.084	1.176 ± 1.819	0.667 ± 1.299	0.171 ± 0.542	0.078 ± 0.612	0.544 ± 1.367	0.036 ± 0.332	0.036 ± 0.332	0.122 ± 0.575	0.122 ± 0.575	0.122 ± 0.575
16°-25°												
0.916 ± 1.802	0.157 ± 0.520	0.346 ± 0.758	1.157 ± 2.004	0.503 ± 1.183	0.288 ± 0.629	0.084 ± 0.610	0.618 ± 1.991	0.136 ± 0.573	0.136 ± 0.573	0.052 ± 0.456	0.052 ± 0.456	0.052 ± 0.456
>25°												
0.563 ± 1.183	0.104 ± 0.371	0.188 ± 0.445	0.958 ± 1.368	0.375 ± 0.815	0.458 ± 0.922	0.188 ± 0.734	1.333 ± 3.828	0.083 ± 0.454	0.083 ± 0.454	0.021 ± 0.144	0.021 ± 0.144	0.021 ± 0.144
平均值 Mean												
0.679 ± 1.530	0.216 ± 0.845	0.359 ± 0.945	1.069 ± 1.794	0.503 ± 1.134	0.192 ± 0.562	0.099 ± 0.636	0.527 ± 1.658	0.057 ± 0.389	0.057 ± 0.389	0.184 ± 0.733	0.184 ± 0.733	0.184 ± 0.733
P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.05	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
新增个体数 Recruitment												
坡位 Topographic position												
谷地 Valley												
0.391 ± 0.985	0.419 ± 1.464	0.413 ± 1.301	0.966 ± 2.008	0.268 ± 0.783	0.140 ± 0.755	0.162 ± 0.663	0.380 ± 1.350	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.536 ± 1.379	0.536 ± 1.379	0.536 ± 1.379
下坡 Lower slope												
1.073 ± 1.965	0.336 ± 1.083	0.680 ± 1.260	1.662 ± 2.418	0.765 ± 1.487	0.288 ± 1.033	0.133 ± 0.887	0.842 ± 2.247	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.090 ± 0.402	0.090 ± 0.402	0.090 ± 0.402
上坡 Upper slope												
1.224 ± 2.012	0.276 ± 0.958	0.511 ± 1.229	1.586 ± 2.088	0.420 ± 0.951	0.420 ± 1.087	0.270 ± 1.398	0.874 ± 2.100	0.201 ± 0.790	0.201 ± 0.790	0.109 ± 0.532	0.109 ± 0.532	0.109 ± 0.532
山脊 Ridge												
1.267 ± 2.052	0.267 ± 0.799	0.333 ± 0.724	3.200 ± 3.299	0.000 ± 0.000	0.400 ± 1.298	1.333 ± 2.717	0.733 ± 1.387	0.667 ± 1.175	0.667 ± 1.175	0.067 ± 0.258	0.067 ± 0.258	0.067 ± 0.258
平均值 Mean												
0.970 ± 1.845	0.340 ± 1.143	0.589 ± 1.259	1.534 ± 2.320	0.587 ± 1.285	0.286 ± 1.003	0.186 ± 1.033	0.754 ± 2.063	0.050 ± 0.393	0.050 ± 0.393	0.182 ± 0.747	0.182 ± 0.747	0.182 ± 0.747
P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
坡向 Aspect												
阴坡 NE, N												
0.267 ± 0.594	0.733 ± 1.668	0.467 ± 0.915	0.800 ± 1.373	0.733 ± 0.961	0.133 ± 0.516	0.067 ± 0.258	1.267 ± 3.240	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000
半阴坡 E, NW												
1.023 ± 2.217	0.386 ± 1.261	0.404 ± 0.801	1.719 ± 2.330	0.690 ± 1.621	0.339 ± 1.270	0.222 ± 1.136	0.614 ± 1.543	0.058 ± 0.402	0.058 ± 0.402	0.064 ± 0.345	0.064 ± 0.345	0.064 ± 0.345
平地 Flat												
0.361 ± 0.961	0.404 ± 1.461	0.404 ± 1.326	0.910 ± 1.928	0.259 ± 0.770	0.151 ± 0.783	0.175 ± 0.687	0.361 ± 1.340	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.542 ± 1.413	0.542 ± 1.413	0.542 ± 1.413
半阳坡 SE, W												
1.182 ± 1.889	0.253 ± 0.940	0.799 ± 1.400	1.729 ± 2.572	0.625 ± 1.242	0.283 ± 0.891	0.134 ± 0.845	0.658 ± 1.586	0.033 ± 0.278	0.033 ± 0.278	0.134 ± 0.550	0.134 ± 0.550	0.134 ± 0.550
阳坡 S, SW												
1.133 ± 1.917	0.337 ± 0.986	0.616 ± 1.295	1.645 ± 2.252	0.674 ± 1.329	0.344 ± 1.051	0.226 ± 1.299	1.140 ± 2.831	0.093 ± 0.568	0.093 ± 0.568	0.097 ± 0.400	0.097 ± 0.400	0.097 ± 0.400
平均值 Mean												
0.970 ± 1.845	0.340 ± 1.143	0.589 ± 1.259	1.534 ± 2.320	0.587 ± 1.285	0.286 ± 1.003	0.186 ± 1.033	0.754 ± 2.063	0.050 ± 0.393	0.050 ± 0.393	0.182 ± 0.747	0.182 ± 0.747	0.182 ± 0.747
P	<0.001	<0.01	<0.001	<0.001	<0.01	>0.05	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
坡度 Slope degree												
<6°												
0.374 ± 0.960	0.365 ± 1.361	0.422 ± 1.308	1.043 ± 2.064	0.265 ± 0.790	0.147 ± 0.738	0.194 ± 0.837	0.370 ± 1.329	0.019 ± 0.217	0.019 ± 0.217	0.488 ± 1.300	0.488 ± 1.300	0.488 ± 1.300
6°-15°												
1.136 ± 1.937	0.371 ± 1.174	0.727 ± 1.357	1.613 ± 2.314	0.711 ± 1.443	0.198 ± 0.686	0.096 ± 0.821	0.800 ± 1.876	0.044 ± 0.398	0.044 ± 0.398	0.122 ± 0.496	0.122 ± 0.496	0.122 ± 0.496
16°-25°												
1.178 ± 2.130	0.246 ± 0.838	0.524 ± 1.020	1.832 ± 2.545	0.597 ± 1.218	0.597 ± 1.535	0.325 ± 1.447	0.953 ± 2.778	0.079 ± 0.446	0.079 ± 0.446	0.031 ± 0.227	0.031 ± 0.227	0.031 ± 0.227
>25°												
1.208 ± 2.173	0.313 ± 0.803	0.292 ± 0.683	1.771 ± 2.234	0.792 ± 1.501	0.479 ± 1.473	0.438 ± 1.472	1.229 ± 2.762	0.125 ± 0.640	0.125 ± 0.640	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000
平均值 Mean												
0.970 ± 1.845	0.340 ± 1.143	0.589 ± 1.259	1.534 ± 2.320	0.587 ± 1.285	0.286 ± 1.003	0.186 ± 1.033	0.754 ± 2.063	0.050 ± 0.393	0.050 ± 0.393	0.182 ± 0.747	0.182 ± 0.747	0.182 ± 0.747
P	<0.001	<0.05	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.01	<0.01	<0.01	<0.001	<0.001

在 $<6^\circ$ 分布的数量均显著高于其他坡度,其中瘤枝卫矛和毛榛子的数量分布随着坡度变大而增多,珍珠梅的数量分布则随着坡度变大而减少。

2.3 地形对灌木死亡的影响

10种灌木的死亡与地形均显著相关($P < 0.05$, 表3)。坡位对9种灌木的死亡有显著影响,刺五加和毛榛子在斜坡,东北茶藨、东北山梅花和黄花忍冬在下坡,光萼溲疏、瘤枝卫矛在斜坡和山脊,早花忍冬在上坡和山脊,珍珠梅在谷地和山脊的死亡数量显著高于其他坡位,其中早花忍冬的死亡数量随着坡位升高而增多。

坡向对9种灌木的死亡影响显著,刺五加、光萼溲疏在半阴坡、半阳坡和阳坡,东北茶藨、瘤枝卫矛、早花忍冬在半阴坡和阳坡,东北山梅花在阴坡、半阳坡和阳坡,黄花忍冬在半阴坡和半阳坡,毛榛子在阴坡和阳坡,珍珠梅在平地的死亡数量显著高于其他坡向。

坡度对10种灌木死亡的影响显著,刺五加和光萼溲疏在缓坡(6° – 15° 和 16° – 25°),东北茶藨、东北山梅花和黄花忍冬在 6° – 15° ,瘤枝卫矛、早花忍冬在 $\geq 16^\circ$,柳叶绣线菊在 $<6^\circ$ 和 $>25^\circ$,毛榛子在 $\geq 6^\circ$,珍珠梅在 $<6^\circ$ 的死亡数量显著高于其他坡度,其中瘤枝卫矛和毛榛子的死亡表现出随着坡度变大而增多,珍珠梅则表现出随着坡度变大而减少的趋势。

2.4 地形对灌木新增的影响

10种灌木的新增与地形显著相关($P < 0.05$, 表3)。坡位对9种灌木新增的影响极显著($P < 0.001$),刺五加、光萼溲疏、瘤枝卫矛在斜坡和山脊,东北山梅花和黄花忍冬在下坡,柳叶绣线菊、早花忍冬在上坡和山脊,毛榛子在上坡和下坡,珍珠梅在谷地的新增数量显著高于其他坡位,其中刺五加和早花忍冬的新增数量随坡位上升而增多。

坡向对9种灌木的新增有显著影响,刺五加、光萼溲疏在半阴坡、半阳坡和阳坡,东北茶藨在阴坡、半阴坡和平地,东北山梅花在半阳坡和阳坡,黄花忍冬在阴坡、半阴坡、半阳坡和阳坡,瘤枝卫矛、早花忍冬在半阴坡和阳坡,毛榛子在阴坡和阳坡,珍珠梅在平地的分布显著高于其他坡向。

坡度对9种灌木的新增有显著影响,刺五加、光萼溲疏、黄花忍冬和毛榛子在 $\geq 6^\circ$,东北山梅花在 6° – 15° ,瘤枝卫矛、早花忍冬在 $\geq 16^\circ$,柳叶绣线菊在 $<6^\circ$ 和 $\geq 16^\circ$,珍珠梅在 $<6^\circ$ 处显著高于其他坡度,其

中刺五加、毛榛子和早花忍冬的新增数量随着坡度的变大而变大,珍珠梅则随着坡度变大而减少。

3 讨论

3.1 灌木组成

黑龙江凉水9 ha典型阔叶红松林动态监测样地中共有16种灌木($DBH \geq 1$ cm且不含小乔木)(徐丽娜等, 2012),而2006–2010年3次调查中共出现18种灌木($DBH < 1$ cm)。其中,蒿柳(*Salix viminalis*)和谷柳(*S. starkeana* var. *livida*)的 $DBH < 1$ cm的个体没有在小样方内出现,刺醋李(*Ribes burejense*)、悬钩子(*Rubus arcticus*)、柳叶绣线菊和卫矛的 $DBH \geq 1$ cm个体没有在样地中出现。由于所处阔叶红松林的亚区不同,凉水典型阔叶红松林样地与长白山阔叶红松林样地在灌木组成上既存在较多共有物种(12种,除忍冬属),又存在较大的差异。在凉水样地出现而长白山样地没有出现的灌木有4种,分别为刺醋李、悬钩子、刺玫果(*Rosa acicularis*)、光萼溲疏;而在长白山原始阔叶红松林出现但凉水没有出现的有石蚕叶绣线菊(*Spiraea chamaedryfolia*)、东北溲疏(*Deutzia amurensis*)、簇毛槭(*Acer barbinerve*)、翅卫矛(*Euonymus macropterus*)和刺蔷薇(*Rosa davurica*)5种灌木(白雪娇等, 2010)。由此可见,气候的差异使得红松伴生灌木的组成也有明显差异。

3.2 地形对灌木分布、死亡和新增的影响

坡位、坡向和坡度对9种主要灌木的分布均有显著影响,且大部分灌木表现出分布多的地形中其死亡率 and 新增率也高。刺五加、东北山梅花、光萼溲疏、黄花忍冬、瘤枝卫矛、毛榛子和早花忍冬的分布与其 $DBH \geq 1$ cm的个体分布基本一致,而东北茶藨 $DBH \geq 1$ cm的个体只受坡向的影响显著,并和 $DBH < 1$ cm的个体分布有一致性,3个地形因子对珍珠梅 $DBH \geq 1$ cm的个体分布均无显著影响(表4)。刺五加、东北山梅花、光萼溲疏、黄花忍冬、瘤枝卫矛、毛榛子和早花忍冬7种灌木 $DBH < 1$ cm的个体在不同地形下死亡数量和新增数量的分布与其 $DBH \geq 1$ cm的个体分布一致。

地形作为间接因子对光、温度、水分和养分等生态因子进行再分配,进而显著地影响主要组成物种的空间分布。坡位的上升影响着土壤含水量,从谷地到山脊,水分逐渐变少。主要灌木在斜坡和山脊的分布均较多,尤其山脊处最多,说明灌木分布

表4 不同地形中阔叶红松林主要灌木(DBH ≥ 1 cm)的数量分布及DBH < 1 cm个体的分布、死亡和新增的卡方检验
Table 4 Distribution of major shrubs (DBH ≥ 1cm), and the distribution, mortality and recruitment of individuals (DBH < 1cm) and χ^2 -test on different topography in a mixed broadleaved-Korean pine forest

物种 Species	DBH (cm)	坡位 Topographic position				坡向 Aspect					坡度 Gradient			
		谷地 Valley	下坡 Lower slope	上坡 Upper slope	山脊 Ridge	阴坡 NE, N	半阴坡 E, NW	平地 Flat	半阳坡 SE, W	阳坡 S, SW	< 6°	6°–15°	16°–25°	>25°
刺五加	< 1		*★☆	*★☆	*☆	*	*★☆		*★☆	*★☆		*★☆	*★☆	*☆
<i>Acanthopanax senticosus</i>	≥ 1		*	*			*		*	*		*	*	
东北茶藨子	< 1		*★		*	☆	*★☆	☆		★		*★		
<i>Ribes mandshuricum</i>	≥ 1					*	*							
东北山梅花	< 1		*★☆			★			*★☆	*★☆		*★☆		
<i>Philadelphus schrenkii</i>	≥ 1		*				*		*			*		
光萼溲疏	< 1		*★☆	*★☆	*★☆		*★☆		*★☆	*★☆		*★☆	*★☆	*☆
<i>Deutzia gladata</i>	≥ 1		*	*			*		*			*		*
黄花忍冬	< 1		*★☆			*☆	*★☆		*★☆	☆		*★☆	☆	*☆
<i>Lonicera chrysantha</i>	≥ 1		*	*	*		*		*	*		*	*	*
瘤枝卫矛	< 1		★☆	*★☆	*★☆		*★☆			*★☆			*★☆	*★☆
<i>Euonymus pauciflorus</i>	≥ 1		*	*	*	*	*		*	*		*	*	*
柳叶绣线菊	< 1			☆	*☆							*★☆	*☆	*★☆
<i>Spiraea salicifolia</i>	≥ 1													
毛榛子	< 1		*★☆	*★☆	*	*★☆	*			*★☆		*★☆	*★☆	*★☆
<i>Corylus mandshurica</i>	≥ 1		*	*	*				*	*		*	*	*
早花忍冬	< 1			*★☆	*★☆		*★☆			*★☆			*★☆	*★☆
<i>Lonicera praeflorens</i>	≥ 1			*	*	*	*		*	*		*	*	*
珍珠梅	< 1	*★☆			*★			*★☆				*★☆		
<i>Sorbaria sorbifolia</i>	≥ 1													

* 分布 Distribution; ★ 死亡 Mortality; ☆ 新增 Recruitment

广,耐干旱。坡向的变化影响着光照、温度和水分(Hutchinson *et al.*, 1999; 刘妍妍和金光泽, 2009),从阴坡到阳坡,光照愈来愈充足,温度相应地升高,水分却愈来愈少。由于灌木上层有乔木分布,坡向对刺五加、光萼溲疏、早花忍冬、黄花忍冬、东北山梅花等大部分耐阴性较强的灌木的分布影响较小,只有较耐阴的东北茶藨其阴坡和半阴坡的密度显著高于其他坡向;而喜光的毛榛子其阳坡、半阳坡的密度显著高于其他坡向。珍珠梅属阳性物种,但由于喜湿润土壤,因此主要分布在平地。瘤枝卫矛和柳叶绣线菊均喜光,稍耐庇荫,其中瘤枝卫矛喜湿润山坡,因此平地的分布显著低于山坡,柳叶绣线菊喜湿润土壤,因此坡向对其分布没有显著影响。坡度的变化影响着土壤的厚度和含水量(Tokuchi *et al.*, 1999),缓坡处土层较厚,水分充足;陡坡处土层较薄,水分比较少(沈泽昊等, 2000)。主要灌木多分布在有坡之处,说明灌木喜排水良好的土壤,对稳定土壤具有重要意义。

灌木更新受光照、土壤温湿度、动物活动等直接因子以及伴生乔木的分布、地形等间接因子的影

响。本文着重分析了地形对典型阔叶红松林灌木的分布、死亡和新增的影响,而有关灌木更新的其他生物因子和非生物因子的影响有待于长期监测和进一步研究。

参考文献

Bai XJ (白雪娇), Li BH (李步航), Zhang J (张健), Wang LW (王利伟), Yuan ZQ (原作强), Lin F (蔺菲), Hao ZQ (郝占庆) (2010) Species composition, structure, and spatial distribution of shrubs in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **21**, 1899–1906. (in Chinese with English abstract)

Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 119–125.

Campagne P, Roche P, Tatoni T (2006) Factors explaining shrub species distribution in hedgerows of a mountain landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **116**, 244–250.

Coeur DL, Baudry J, Burel F (1997) Field margins plant assemblages: variation partitioning between local and landscape factors. *Landscape Urban Planning*, **37**, 57–71.

Condit R, Ashton PS, Manokaran N, LaFrankie JV, Hubbell SP, Foster RB (1999) Dynamics of the forest communities at

- Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **354**, 1739–1748.
- Hagos MG, Smit GN (2005) Soil enrichment by *Acacia mellifera* subsp. *detinens* on nutrient poor sandy soil in a semi-arid southern African savanna. *Journal of Arid Environments*, **61**, 47–59.
- Holzapfel C, Tielbörger K, Parag HA, Kigel J, Sternberg M (2006) Annual plant–shrub interactions along an aridity gradient. *Basic and Applied Ecology*, **7**, 268–279.
- Hutchinson TF, Boerner REJ, Iverson LR, Sutherland S, Sutherland EK (1999) Landscape patterns of understory composition and richness across a moisture and nitrogen mineralization gradient in Ohio (U.S.A.) *Quercus* forests. *Plant Ecology*, **144**, 177–189.
- Jin GZ, Tang Y, Kim JH (2002) The interpretation of community structure for the natural deciduous forest of Mt. Chumbong classified by TWINSpan. *Journal of Korean Forestry Society*, **91**, 523–534.
- Jin GZ, Tian YY, Zhao FX, Kim JH (2007) The pattern of natural regeneration by gap size in the broadleaved-Korean pine mixed forest of Xiaoxing'an Mountains, China. *Journal of Korean Forest Society*, **96**, 227–234.
- Li J, Zhao C, Zhu H, Li Y, Wang F (2007) Effect of plant species on shrub fertile island at an oasis-desert ecotone in the South Junggar Basin, China. *Journal of Arid Environments*, **71**, 350–361.
- Li PX, Wang N, He WM, Krüsi BO, Gao SQ, Zhang SM, Yu FH, Dong M (2008) Fertile islands under *Artemisia ordosica* in inland dunes of northern China: effects of habits and plant developmental stages. *Journal of Arid Environments*, **72**, 953–963.
- Li XR (李新荣) (1997) Analyzing construction of shrub layer in different communities in the spruce-broadleaved mixed geobotanical zone of Moscow state. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), **14**, 40–48. (in Chinese with English abstract)
- Liu YY (刘妍妍), Jin GZ (金光泽) (2009) Influence of topography on coarse woody debris in a mixed broadleaved-Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **29**, 1398–1407. (in Chinese with English abstract)
- Liu YY (刘妍妍), Jin GZ (金光泽), Li FR (李凤日) (2014) Influence of forest gaps on seedling establishment in a mixed broadleaved-Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest in Xiao Hinggan Mountains. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), **59**, 2396–2406. (in Chinese with English abstract)
- Myers-Smith IH, Forbes BC, Wilmking M, Hallinger M, Lantz T, Blok D, Tape KD, Macias-Fauria M, Sass-Klaassen U, L'evesque E, Boudreau S, Ropars P, Hermanutz L, Trant A, Collier LS, Weijers S, Rozema J, Rayback SA, Schmidt NM, Schaepman-Strub G, Wipf S, Rixen C, M'enard CB, Venn S, Goetz S, Andreu-Hayles L, Elmendorf S, Ravolainen V, Welker J, Grogan P, Epstein HE, Hik DS (2011) Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letter*, **6**, 045509.
- Piao TF, Comita LS, Jin GZ, Kim JH (2013) Density dependence across multiple life stages in a temperate old-growth forest of northeast China. *Oecologia*, **172**, 207–217.
- Shen ZH (沈泽昊), Zhang XS (张新时), Jin YX (金义兴) (2000) Gradient analysis of the influence of mountain topography on vegetation pattern. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), **24**, 430–435. (in Chinese with English abstract)
- Su YZ, Zhao HL, Zhang TH, Li YL (2004) Characteristics of plant community and soil properties in the plantation chronosequence of *Caragana microphylla* in Horqin sandy land. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), **28**, 93–100.
- Tokuchi N, Takeda H, Yoshida K, Iwatsubo G (1999) Topographical variations in a plant-soil system along a slope on Mt Ryuoh, Japan. *Ecological Research*, **14**, 361–369.
- Xu LN (徐丽娜), Jin GZ (金光泽) (2012) Species composition and community structure of a typical mixed broadleaved-Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest plot in Liangshui Nature Reserve, Northeast China. *Biodiversity Science* (生物多样性), **20**, 470–481. (in Chinese with English abstract)
- Yang ZP, Zhang Q, Wang YL, Zhang JJ, Chen MC (2011) Spatial and temporal variability of soil properties under *Caragana microphylla* shrubs in the northwestern Shanxi Loess Plateau, China. *Journal of Arid Environments*, **75**, 538–544.
- Zhao X (赵雪), Liu YY (刘妍妍), Jin GZ (金光泽) (2013) Effects of topography on seedling regeneration in a mixed broadleaved-Korean pine forest in Xiaoxing'an Mountains, Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **24**, 3035–3042. (in Chinese with English abstract)
- Zunzunegui M, Ain-Lhout F, Díaz Barradas MC, Álvarez-Cansino L, Esquivias MP, García Novo F (2009) Physiological, morphological and allocation plasticity of a semi-deciduous shrub. *Acta Oecologica*, **35**, 370–379.