

# 长白山阔叶红松林乔木树种幼苗组成及其年际动态

张健<sup>1,2</sup> 李步杭<sup>1,2</sup> 白雪娇<sup>1,2</sup> 原作强<sup>1,2</sup> 王绪高<sup>1</sup> 叶吉<sup>1</sup> 郝占庆<sup>1\*</sup>

1 (中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016)

2 (中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘要:** 为了解阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林乔木树种幼苗的组成及其年际动态, 以长白山阔叶红松林25 ha动态监测样地为平台, 在样地内150个种子收集器周围设置了600个5 m×5 m幼苗样方。基于2006–2008年连续3年的幼苗样方调查数据, 对乔木幼苗的树种组成、数量组成、空间分布特征、年际动态、新增和死亡幼苗组成等进行了分析。结果表明: (1)从树种组成来看, 该群落乔木树种的幼苗组成种类较为丰富, 共记录到21个树种, 这些树种也是样地内胸径1 cm以上乔木树种的主要组成成分。树种组成在年际间变化不大, 但各样方表现出极大的空间变异。(2)从数量组成来看, 共记录到11,959株乔木幼苗, 以水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)和紫椴(*Tilia amurensis*)幼苗数最多, 占总幼苗数的72.75%; 水曲柳、紫椴和红松的幼苗数量在年际间有明显波动, 其他树种年际间波动较小。(3)从新增和死亡幼苗的数量与组成来看, 共记录到15个乔木树种的新增幼苗, 其中紫椴、水曲柳、色木槭(*Acer mono*)、红松等10个树种在每次调查中都有新苗记录, 新苗数量在年际间随物种和样方位置表现出明显差异。(4)对各树种的幼苗、种子和大树的组成和空间分布的比较发现, 各树种的幼苗、种子和大树之间的数量组成和比例差异较大, 其中紫椴、水曲柳、色木槭和假色槭(*A. pseudo-sieboldianum*)的幼苗、种子在整个样地内都有分布, 春榆(*Ulmus japonica*)和怀槐(*Maackia amurensis*)幼苗的空间分布与种子和大树不一致, 糠椴(*T. mandshurica*)和山丁子(*Malus baccata*)等的幼苗、种子和大树的个体数相对都较少, 且它们的分布是一致的。

**关键词:** 幼苗组成, 森林更新, 空间分布, 阔叶红松林, 长白山

## Composition and interannual dynamics of tree seedlings in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountain

Jian Zhang<sup>1,2</sup>, Buhang Li<sup>1,2</sup>, Xuejiao Bai<sup>1,2</sup>, Zuoqiang Yuan<sup>1,2</sup>, Xugao Wang<sup>1</sup>, Ji Ye<sup>1</sup>, Zhanqing Hao<sup>1\*</sup>

1 Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016

2 Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

**Abstract:** To explore the composition and interannual dynamics of tree seedlings in a broad-leaved Korean pine mixed forest, 600 25 m<sup>2</sup> (5 m×5 m) seedling quadrats were set up in a 25-ha plot of the forest in Changbai Mountain. All seedlings in these quadrats were tagged, measured and identified to species. Based on three seedling censuses between 2006 and 2008, we analyzed species composition, spatial distribution, and interannual dynamics of tree seedlings. A total of 21 tree species were recorded in these quadrats, which was consistent with the composition of trees with ≥1 cm diameter at breast height. There was no significant interannual difference on species composition, but great variations among different seedling subplots. There were 11,959 tree seedlings recorded in three censuses, of which *Fraxinus mandshurica* and *Tilia amurensis* comprised of 72.75%. The seedling numbers of *F. mandshurica*, *T. amurensis*, and *Pinus koraiensis* varied greatly among three censuses, while the numbers of other species varied little. Recruit seedlings of 15 species were recorded in three censuses, of which 10 species (*T. amurensis*, *F. mandshurica*, *P. koraiensis* and so on) were found every year. The numbers of recruit seedlings showed great interannual variations

收稿日期: 2009-04-17; 接受日期: 2009-06-24

基金项目: 国家自然科学基金(30870400, 30700093)和国家科技支撑计划(2008BAC39B02)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: hzq@iae.ac.cn

among different species and quadrats. Compared spatial distribution of tree seedlings with their seeds and large trees, we found that there were significant differences on individual numbers among different species. For *T. amurensis*, *F. mandshurica*, *Acer mono*, and *A. pseudo-sieboldianum*, their seeds and seedlings could be found in the entire 25-ha plot. For *Ulmus japonica* and *Maackia amurensis*, the distributions of their seedlings were inconsistent with their seeds and large trees. For *T. mandshurica* and *Malus baccata*, with fewer seeds, seedlings, and large trees, the distributions of seedlings were consistent with these of their seeds and large trees.

**Key words:** species composition, forest regeneration, spatial distribution, broad-leaved Korean pine mixed forest, Changbai Mountain

植物种群的扩散(dispersal)和定植(establishment)过程是当前生态研究的热点之一,其内容涉及种子多次扩散、种子萌发、幼苗生长、最终定植等过程(Clark *et al.*, 1999; Nathan & Muller-Landau, 2000)。这些过程都可能成为影响植物种群更新的重要瓶颈(Clark *et al.*, 1999; 彭闪江等, 2004; Fenner & Thompson, 2005),进而影响森林生态系统的自我繁衍和发展(徐振邦等, 2001)。已有许多研究从树种的生物学特性、种子生产与扩散、土壤种子库、幼苗的发生、幼苗的生长和存活率的季节变化等方面进行了探讨(如Fenner, 2000; 陶建平和臧润国, 2004; Fenner & Thompson, 2005)。其中,幼苗阶段被认为是个体生长最为脆弱、对环境变化最为敏感的时期,也是个体数量变化最大的时期(Clark & Clark, 1984; Kitajima & Augspurger, 1989; Wright *et al.*, 2005)。树木幼苗的生长受生物因素和非生物因素综合作用的影响,决定了树木种群在群落演替系列中的位置以及成年树木种群在群落中的地位(Harper, 1977; Augspurger, 1984; Connell & Green, 2000)。对树木幼苗的组成、结构、存活和生长规律等的研究不仅在生态学中具有重要的理论意义,而且对生物多样性保护和森林生态系统的经营与管理等都具有重要的现实意义。

阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林是长白山地区的地带性植被,与北温带同纬度其他地区的森林相比,其建群种独特,物种多样性丰富。20世纪60年代以来,关于阔叶红松林的天然更新过程已开展了很多研究(中国科学院林业土壤研究所, 1980; 刘庆洪, 1988; 李昕等, 1989; 徐振邦等, 2001),但这些研究大都集中在林隙、干扰等对森林更新的短期动态的影响,且主要是针对红松这一个树种的研究,而对林内其他阔叶树种以及整个群落的认识极其

有限。阔叶红松林生态系统是怎样维持的,主要种群的天然更新是怎样完成的等一些基础问题我们并不清楚。对阔叶红松林更新规律的深入研究可以为阔叶红松林的保护、可持续经营及次生林的恢复提供科学依据。

本研究以长白山阔叶红松林25 ha动态监测样地为平台,基于2006–2008年连续3年的幼苗调查数据,对乔木树种幼苗的组成及其年际动态进行了初步分析,旨在:(1)分析乔木树种幼苗的组成特点;(2)分析乔木树种幼苗在空间和时间上的动态变化规律;(3)探讨乔木树种种子、幼苗和大树在组成和空间分布上的相关性。

## 1 研究地概况与研究方法

### 1.1 研究地概况

研究地位于长白山自然保护区北坡的阔叶红松林内,地理位置为42°12' N、128°32' E。气候属于受季风影响的温带大陆性气候,冬季寒冷而漫长,夏季温暖多雨且短暂。年平均气温为3.6℃,1月份(最冷月)平均气温为-15.6℃,7月份(最热月)平均气温为19.7℃;年平均降水量约为700 mm,且多集中在夏季,约为480–500 mm,冬季虽然降雪期很长,但降水量并不大。土壤为山地暗棕色森林土。该群落类型以红松、紫椴(*Tilia amurensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)和色木槭(*Acer mono*)等为主要建群种,林分结构复杂,多形成复层混交林(郝占庆等, 2002)。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 样地建立与调查

2004年夏,按照美国Smithsonian研究院热带森林研究中心(Center for Tropical Forest Science, CTFS)森林动态监测样地的操作规范(Condit, 1998),在长白山自然保护区内建立了一块25 ha (500

m×500 m)的温带阔叶红松林样地(42°23' N、128°05' E)。该样地是中国森林生物多样性监测网络的重要组成部分之一,也是目前世界上面积最大的温带森林动态监测样地。样地物种组成丰富,垂直结构层次明显,主林层林龄约300年,高约为20–26 m,是典型的复层异龄林。

调查记录样地内胸径(DBH)≥1 cm的所有木本植物的种类、胸径、坐标位置,并对其定位挂牌(Condit, 1998)。第一次的调查结果表明,该研究样地共有38,902棵独立个体,分属于18科32属52种(郝占庆等, 2008)。

### 1.2.2 幼苗样方设置与调查

2005年,我们在样地内设置了150个种子收集器,用来长期监测该群落种子和凋落物方面的信息(张健等, 2008)。同时,在离每个种子收集器2 m处设置了3个1 m×1 m的幼苗小样方,以分析种子扩散与幼苗建成之间的关系。幼苗小样方共450 (150×3)个,总面积为450 m<sup>2</sup>,仅占样地总面积的0.18%。为获得更多关于该群落树种更新动态的信息,我们于2006年在150个种子收集器所在的20 m×20 m样方的4个角设置了4个5 m×5 m的幼苗样方(图1),共600个样方,调查总面积达1.5 ha (25 m<sup>2</sup>×600),占样地总面积的6%。

对幼苗样方内所有胸径小于1 cm的乔木和胸径小于1 cm且树高不低于30 cm的灌木进行了详细的定位调查,记录树种名、坐标、树高和乔木树种幼苗的年龄等,并挂牌,以便下次复查。2006年9月进行了第一次更新调查工作,以后每年9月初调查一次,以了解幼苗的建成和死亡动态。新增幼苗是指调查年新出现的一年生幼苗,死亡幼苗是指前一年调查出现而调查年没有再出现的幼苗。至2008年9月已经完成了3次调查。

### 1.2.3 数据分析方法

基于600个5 m×5 m样方的调查数据,我们分析了乔木树种幼苗的组成和数量,以及新增和死亡幼苗的组成和数量。在比较幼苗、种子和大树空间分布的差异时,我们把每个20 m×20 m样方内的4个5 m×5 m幼苗样方作为一个整体,以样方中心点的位置代表样方的位置,以便与150个种子收集器数据相比较。种子收集器数据采用2006年5月到2008年5月两年的调查数据。

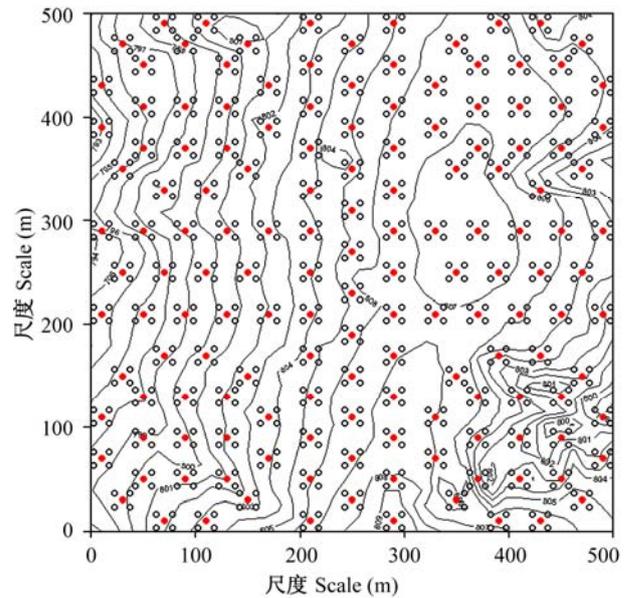


图1 长白山阔叶红松林25 ha样地内设置的600个5 m×5 m的幼苗样方(○)和150个种子收集器(●)分布图  
Fig. 1 The location of 600 seedling quadrats (5 m×5 m) (○) and 150 seed traps (●) in a 25 ha broad-leaved Korean pine mixed forest plot in the Changbai Mountain

采用Microsoft Excel 2003和数据分析软件R2.8.1 (<http://www.r-project.org>)进行数据分析和绘图。

## 2 结果

### 2.1 树种组成

2006–2008年的3次调查中共记录到21个乔木树种的幼苗,分属于10科14属(表1)。树种最多的科是槭树科和蔷薇科,分别有6个和5个树种。在2006年调查到所有21个树种,而在2007和2008年调查到20个树种,没有发现山樱(*Cerasus maximowiczii*)。在这21个树种中,红松、紫椴、蒙古栎、水曲柳、春榆(*Ulmus japonica*)和糠椴(*Tilia mandshurica*)等6个树种为主林层树种,其他15个为次林层树种。

对600个5 m×5 m样方中出现的幼苗树种数进行统计发现(图2),2006–2008年间,有13个样方中没有发现任何乔木树种幼苗,43个样方仅发现1个乔木树种,454个样方(总样方数的75.67%)发现2–5个树种,各2个样方发现9个和11个树种。对2007年和2008年各幼苗样方出现的乔木树种数分别统计发现(图2),两年间各样方内的树种数差异很大

表1 乔木幼苗的树种组成、数量特征及各树种出现的样方数

Table 1 Species composition, numeric characteristics, and the number of quadrats presented of tree seedlings

物种名 Species	科 Family	幼苗个体数 No. of seedlings in 600 quadrats				出现的样方数 No. of quadrats presented			
		2006-2008	2006	2007	2008	2006-2008	2006	2007	2008
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	木犀科 Oleaceae	4,442	1,434	1,854	3,040	470	344	402	342
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	椴树科 Tiliaceae	4,258	614*	3,931	420	481	203*	469	112
色木槭 <i>Acer mono</i>	槭树科 Aceraceae	1,443	1,266	1,323	1,070	394	357	375	336
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	松科 Pinaceae	641	283	521	42	218	100	189	20
假色槭 <i>Acer pseudo-sieboldianum</i>	槭树科 Aceraceae	466	334	390	314	200	154	178	145
春榆 <i>Ulmus japonica</i>	榆科 Ulmaceae	149	132	134	97	98	87	91	70
怀槐 <i>Maackia amurensis</i>	豆科 Leguminosae	118	98	105	69	77	66	71	50
青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	槭树科 Aceraceae	107	86	92	86	61	48	53	51
山丁子 <i>Malus baccata</i>	蔷薇科 Rosaceae	88	86	81	65	60	58	57	50
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	壳斗科 Fagaceae	70	61	62	30	53	46	48	24
稠李 <i>Prunus padus</i>	蔷薇科 Rosaceae	49	49	45	38	19	19	18	17
糠椴 <i>Tilia mandshurica</i>	椴树科 Tiliaceae	31	31	26	20	6	6	6	6
裂叶榆 <i>Ulmus laciniata</i>	榆科 Ulmaceae	27	23	26	22	21	18	21	17
白牛槭 <i>Acer mandshuricum</i>	槭树科 Aceraceae	19	18	19	12	15	14	15	10
山杨 <i>Populus davidiana</i>	杨柳科 Salicaceae	16	16	7	4	4	4	4	2
拧筋槭 <i>Acer triflorum</i>	槭树科 Aceraceae	11	11	11	8	10	10	10	7
毛山楂 <i>Crataegus maximowiczii</i>	蔷薇科 Rosaceae	9	9	9	8	5	5	5	5
山梨 <i>Pyrus ussuriensis</i>	蔷薇科 Rosaceae	7	7	6	6	5	5	4	4
乌苏里鼠李 <i>Rhamnus ussuriensis</i>	鼠李科 Rhamnaceae	6	5	5	5	6	5	5	5
茶条槭 <i>Acer ginnala</i>	槭树科 Aceraceae	1	1	1	1	1	1	1	1
山樱 <i>Cerasus maximowiczii</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	1	-	-	1	1	-	-
总计 Total		11,959	4,565	8,648	5,357				

\*因树种鉴定问题, 2006年没有记录只有子叶的紫椴幼苗; -没有记录到。The seedlings of *Tilia amurensis* that only had cotyledons were not recorded in 2006; - Not recorded.

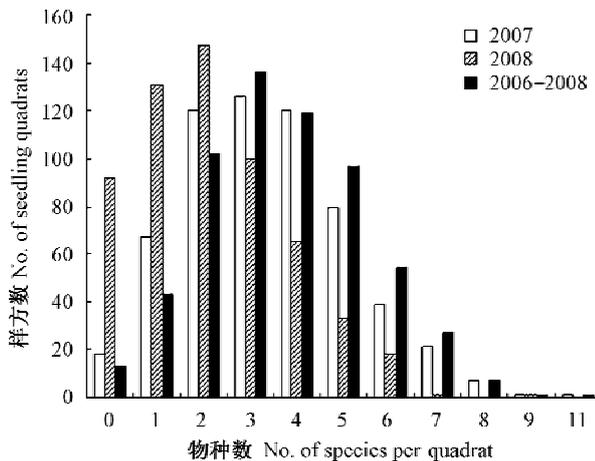


图2 各样方出现的幼苗物种数统计

Fig. 2 The number of tree species in each of the 600 seedling quadrats

( $P < 0.001$ , 配对  $t$  检验): 2007年有18个样方没有出现任何乔木树种幼苗, 67个样方仅出现1个乔木树种,

446个样方(74.33%)出现2-5个树种, 1个样方出现11个树种; 2008年有92个样方没有出现任何乔木树种, 131个样方仅出现1个乔木树种, 远高于2007年的调查结果, 345个样方(58.67%)出现2-5个树种, 1个样方出现9个树种。进一步比较2007年和2008年每个样方出现的乔木树种数的差异, 我们发现: 117个样方在两年间的树种数相同, 244个样方相差1个树种, 154个样方相差2个树种, 53个样方相差3个树种, 17个样方相差4个树种, 3个样方相差5个树种。

## 2.2 数量组成

研究期间, 共记录到11,959株乔木幼苗(表1)。其中水曲柳和紫椴个体数最多, 分别为4,442和4,258株, 占总幼苗数的72.75%; 其次为色木槭、红松、假色槭(*Acer pseudo-sieboldianum*)、春榆、怀槐(*Maackia amurensis*)和青楷槭(*A. tegmentosum*), 上述8个树种的幼苗数占总幼苗数的96.30%。其余13种的幼苗数都在100株以下, 且有5个树种的数量少于10株, 其中茶条槭(*A. ginnala*)和山樱2个树种仅

调查到1株幼苗。

在3次调查中, 优势树种的组成并无太大变动, 但由于有的树种幼苗在某一调查年大量出现, 因此数量在年际间有很明显的波动, 各树种数量排名稍有差异(表1)。2006年共记录到4,565株乔木幼苗(因幼苗鉴定的困难, 该年没有记录只有子叶的紫椴幼苗), 个体数最多的是色木槭和水曲柳, 二者占总幼苗数的59.15%。2007年共记录到8,648株乔木幼苗, 个体数最多的是紫椴, 占总个体数的46.50%, 其次为水曲柳和色木槭, 前3个树种的幼苗数占总幼苗数的82.19%。2008年共记录到5,357株乔木幼苗, 幼苗数最多的是水曲柳, 占总幼苗数的56.75%, 其次为色木槭、紫椴和假色槭, 前4个树种的幼苗数占总幼苗数的90.42%, 其余16个树种的幼苗数都在100株以下。

进一步比较3次调查之间树种数量组成的差异, 可以发现优势树种水曲柳、红松和紫椴的个体数在年际间有明显的波动, 而其他树种年际间波动较小。在2008年, 水曲柳的幼苗数量明显多于2006年和2007年, 而红松的幼苗数量(42株)明显少于2006年和2007年, 紫椴的幼苗数量也远少于2007年。水曲柳在2008年出现幼苗高峰, 红松和紫椴在2007年

出现幼苗高峰。

对2007年和2008年各样方中出现的幼苗数量进行统计发现(图3): 在2007年, 有18个样方没有发现幼苗, 28个样方仅发现1株幼苗, 幼苗数在0-20的样方共470个, 占样方总数的78.33%, 幼苗数大于30的样方数很少, 有两个样方分别有106和112株幼苗, 主要由一年生的紫椴、一年生和两年生的水曲柳组成; 在2008年, 有92个样方没有发现幼苗, 该数量远高于2007年的调查数据, 有69个样方仅发现1株幼苗, 幼苗数在0-13的样方共473个, 占样方总数的80.44%, 幼苗数大于18的样方数很少, 只有1个样方调查到148株幼苗, 其中147株为一年生的水曲柳。进一步比较2007年和2008年各样方中出现的幼苗数量的差异发现, 2008年有450个样方的幼苗数量少于2007年, 49个样方的幼苗数量与2007年相同, 113个样方的幼苗数量多于2007年。幼苗数量的差异在不同样方间变化极大, 最多相差120株, 这些幼苗几乎都是一年生的水曲柳。

### 2.3 新增和死亡幼苗数量与组成

调查期间, 共记录到15个乔木树种的新增幼苗, 其中2006年记录到了所有15个树种, 2007年调查到12个树种, 2008年调查到10个树种(表2)。紫椴、

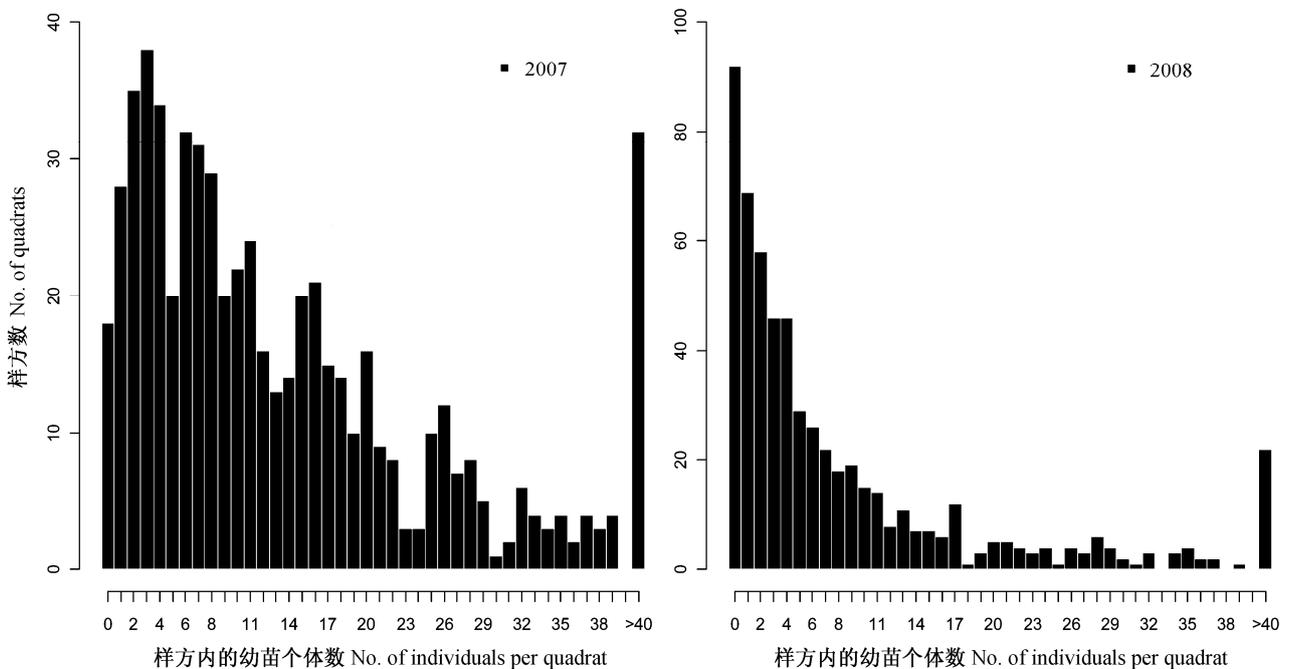


图3 2007年和2008年各样方出现的幼苗个体数统计

Fig. 3 The number of individuals of tree species in each of the 600 seedling quadrats in 2007 and 2008

表2 新增和死亡幼苗的树种组成、数量特征及不同树种新增幼苗出现的样方数

Table 2 Species composition, numeric characteristics, and the number of quadrats presented of tree seedlings on recruitment and mortality

物种名 Species	新增幼苗数量 No. of recruitment				新增幼苗出现的样方数 No. of quadrats presented				幼苗死亡数量 No. of mortality	
	2006-2008	2006	2007	2008	2006-2008	2006	2007	2008	2006-2007	2007-2008
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	4,187	542*	3,333	312	477	184*	446	79	\	3,756
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	4,086	1,095	646	2,345	448	308	244	227	243	1,145
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	629	271	356	2	212	92	146	2	118	473
色木槭 <i>Acer mono</i>	479	304	131	44	238	177	91	28	76	282
假色槭 <i>A. pseudo-sieboldianum</i>	296	163	75	58	142	90	55	37	18	131
怀槐 <i>Maackia amurensis</i>	50	30	18	2	38	26	12	2	11	37
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	39	30	8	1	32	25	7	1	7	33
春榆 <i>Ulmus japonica</i>	36	23	12	1	28	17	10	1	14	34
青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	31	10	7	14	22	8	7	11	1	17
山丁子 <i>Malus baccata</i>	15	14	1	-	10	9	1	-	7	16
山杨 <i>Populus davidiana</i>	12	12	-	-	3	3	-	-	9	3
糠椴 <i>Tilia mandshurica</i>	6	6	-	-	2	2	-	-	5	6
裂叶榆 <i>Ulmus laciniata</i>	5	1	3	1	4	1	3	1	-	3
白牛槭 <i>Acer mandshuricum</i>	3	2	1	-	3	2	1	-	-	1
拧筋槭 <i>A. triflorum</i>	1	1	-	-	1	1	-	-	-	2
山樱 <i>Cerasus maximowiczii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
毛山楂 <i>Crataegus maximowiczii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
稠李 <i>Prunus padus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	4	7
山梨 <i>Pyrus ussuriensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
乌苏里鼠李 <i>Rhamnus ussuriensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
总计 Total	9,875	2,504	4,591	2,780	\	\	\	\	515	5,948

\* 2006年因树种鉴定问题, 没有记录只有子叶的紫椴幼苗; -没有记录到。The seedlings of *Tilia amurensis* that only had cotyledons were not recorded in 2006; - Not recorded.

水曲柳、色木槭、红松等10个树种在每一次调查中都有新苗的记录, 但新苗的数量在年际间有明显差异。

调查期间, 共记录到9,875株新增的乔木幼苗。紫椴尽管在2006年数据有所缺失, 但其总的新苗数量仍高于其他树种, 其次为水曲柳, 这两个树种的新苗数量占总新苗数量的83.78%。新苗数大于100的树种还有色木槭、红松和假色槭, 其他10个树种的新苗数都少于100, 其中4个树种的新苗数少于10。比较各树种新苗数在年际间的差异发现: 紫椴在2007年出现新苗高峰, 约为2008年新苗数量的10倍; 水曲柳在2008年出现新苗高峰, 约为2007年新苗数量的4倍和2006年新苗数量的2倍; 红松在2006年和2007年分别调查到271和356株新苗, 而2008年仅调查到2株新苗; 色木槭、假色槭、怀槐、蒙古栎、春榆在2006年的新苗数都高于2007年和2008年, 特

别是在2008年, 调查到的新苗数最少, 怀槐仅有2株新苗, 蒙古栎和春榆仅有1株新苗。

对2007年和2008年各样方中出现的新苗的树种组成进行统计发现: 在2007年, 有503个样方调查到新苗, 出现1-3种新苗的样方数共466个, 出现6个树种(最多)的有3个样方; 在2008年, 仅有246个样方调查到新苗, 出现1种新苗的样方最多, 共146个, 出现5个树种(最多)的样方1个。对新苗数量的统计发现: 2007年各样方的新苗数量在1-109之间, 371个样方(61.83%)的新苗数量在1-10之间; 2008年各样方的新苗数量从1-147之间, 142个样方(24.15%)的新苗数量在1-6之间。

2006-2007年, 除紫椴外, 共有515株幼苗死亡, 分属于14个树种, 死亡最多的是水曲柳的幼苗, 共243株, 其次为红松和色木槭。2007-2008年, 共有5,948株幼苗死亡, 分属于18个树种, 死亡最多的是

紫椴, 共3,756株, 占总死亡幼苗数的63.15%, 其次为水曲柳, 共1,145株, 红松、色木槭和假色槭的死亡数量也远大于2006–2007年的死亡数量。死亡幼苗的年龄组成表明: 在2006–2007年死亡的幼苗中, 443株为一年生幼苗, 占总死亡幼苗数的86.02%; 在2007–2008年的死亡幼苗中, 一年生幼苗最多, 占总死亡幼苗数的69.12%, 二年生幼苗占总死亡幼苗数的23.96%。

2.4 幼苗的空间分布特征

3次调查中各树种幼苗出现的样方数比较结果表明(表1): 紫椴、水曲柳和色木槭出现的样方数分别占到总样方数的80.17%、78.33%和65.67%, 这与它们有较多的幼苗数量是一致的, 紫椴2007年出现的样方数明显多于2008年, 而后两者3次调查出现的样方数量差异不大。红松在218个样方中出现, 且年际间差别较大, 2008年仅出现在20个样方中; 假色槭在200个样方中出现, 且年际间差异较小; 其他16个树种的幼苗出现的样方数都小于100, 年际间差异也较小。

3次调查中树种新增幼苗出现的样方数比较结果表明(表2): 紫椴在477个样方中出现, 且2007年和2008年差异极大, 与年际间新苗数量的差异是一致的; 水曲柳在448个样方中出现, 3次调查差异较小, 与年际间新苗数量的差异不一致, 2007年646株新苗出现在244个样方中, 而2008年2,345株新苗仅出现在227个样方中; 出现样方数大于100的树种还有红松、色木槭和假色槭, 且年际间的差异与新苗数量的差异一致; 其他10个树种新苗出现的样方数都少于50, 且年际间样方数的差异与新苗数量的差异基本一致。

2.5 幼苗、种子、大树组成与空间分布的比较

对幼苗、种子和大树的物种组成和数量特征的比较结果如表3所示。就物种组成来看, 21个调查到幼苗的树种, 其大树也都是该群落主要的组成树种, 有13个树种的种子在2006年5月到2008年5月之间被收集到, 红松、紫椴、蒙古栎、水曲柳等各主要乔木树种的种子都有收集。就各树种的组成来看, 各树种的幼苗、种子和大树之间的组成和比例差异较大: 水曲柳和紫椴的幼苗和种子密度远高于大树的密度; 红松、色木槭、春榆、怀槐、青楷槭和山丁子(*Malus baccata*)都有相对较多的种子, 且幼苗密度大于大树的密度; 糠椴、假色槭、白牛

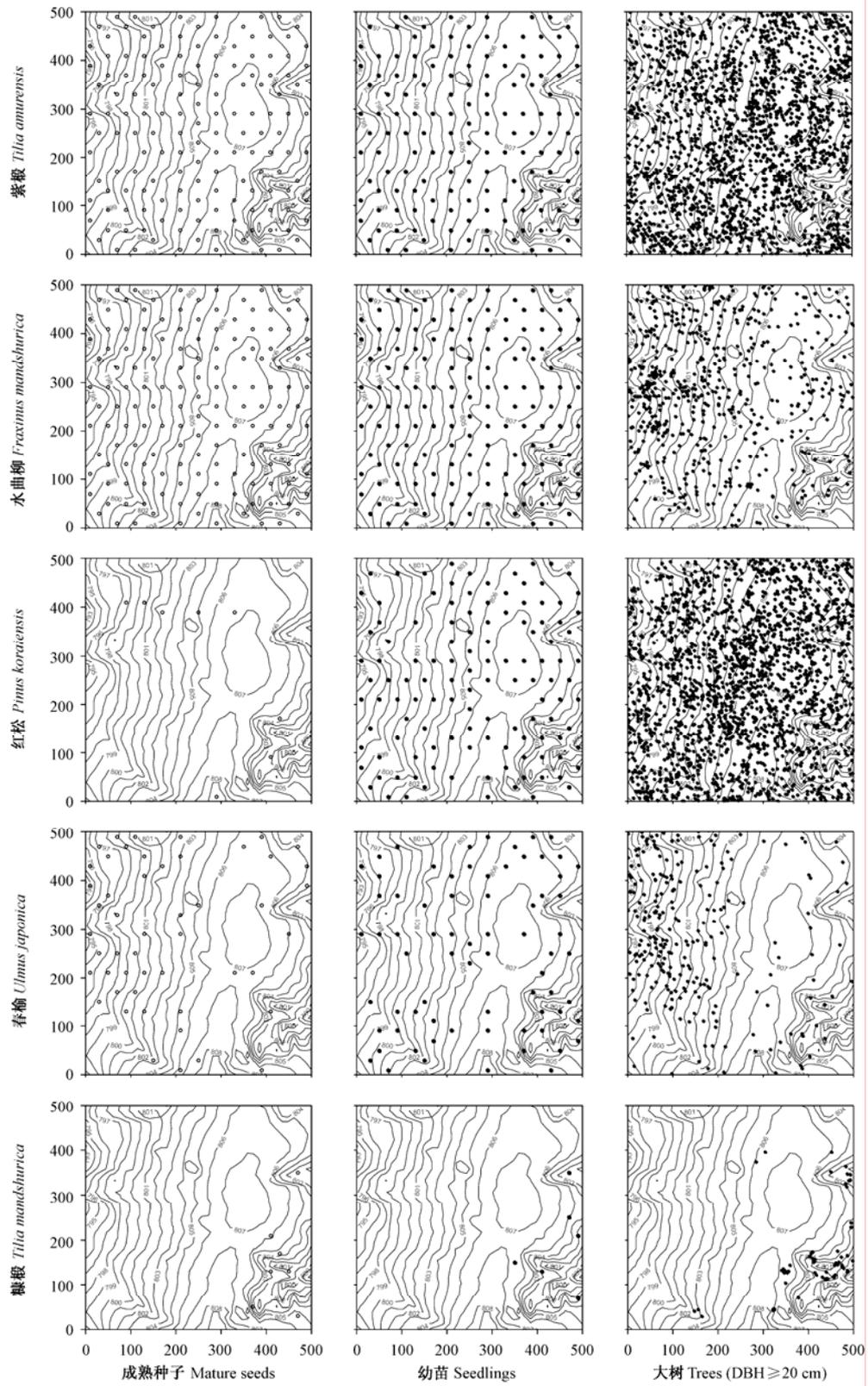
槭(*A. mandshuricum*)和拧筋槭(*A. triflorum*)的种子数量比它们的幼苗和大树数量多, 且幼苗和大树的数量较相近, 对于其他8个没有收集到种子的树种, 它们的幼苗和大树都较少, 且数量较相近。

对10个主要树种的幼苗、种子和大树在空间的分布进行比较(图4), 可以发现: 靠风力扩散的紫椴、水曲柳、色木槭和假色槭的幼苗、种子在整个样地内都有分布, 尽管水曲柳和假色槭的大树表现出一定的空间异质性分布; 靠动物传播的红松的幼苗和大树在整个样地都有分布, 而收集到的种子却非常少; 靠风力扩散的春榆的幼苗在整个样地都有分布, 但其种子和大树只在样地的西北方向有较多的分布; 糠椴的幼苗、种子和大树的空间分布是一致的, 都集中分布于样地的东南角; 怀槐幼苗的分布与种子和大树的分布不一致, 尽管在样地的东南方向没有较多的种子和大树, 但却调查到较多的幼苗; 山丁子和稠李(*Prunus padus*)幼苗的分布与它们的大树分布是一致的, 但收集到的种子却很少。

表3 样地内乔木树种幼苗、种子和大树的数量组成  
Table 3 Number of seedlings, seeds, and trees

物种名 Species	个体数 (Individuals/ha)		
	幼苗 Seedlings	种子 Seeds	大树 Trees
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	2961.33	664400	27.24
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	2838.67	1083800	117.08
色木槭 <i>Acer mono</i>	962.00	49066.67	264.36
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	427.33	2866.67	98.72
假色槭 <i>Acer pseudo-sieboldianum</i>	310.67	61533.33	239.36
春榆 <i>Ulmus japonica</i>	99.33	84933.33	44.36
怀槐 <i>Maackia amurensis</i>	78.67	533.33	30.12
青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	71.33	466.67	33.84
山丁子 <i>Malus baccata</i>	58.67	200	4.24
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	46.67	600	37.04
稠李 <i>Prunus padus</i>	32.67	–	20.60
糠椴 <i>Tilia mandshurica</i>	20.67	5666.67	16.40
裂叶榆 <i>Ulmus laciniata</i>	18.00	–	7.68
白牛槭 <i>Acer mandshuricum</i>	12.67	1266.67	10.04
山杨 <i>Populus davidiana</i>	10.67	–	1.08
拧筋槭 <i>Acer triflorum</i>	7.33	1600	11.04
毛山楂 <i>Crataegus maximowiczii</i>	6.00	–	4.84
山梨 <i>Pyrus ussuriensis</i>	4.67	–	2.96
乌苏里鼠李 <i>Rhamnus ussuriensis</i>	4.00	–	4.72
茶条槭 <i>Acer ginnala</i>	0.67	–	4.32
山樱 <i>Cerasus maximowiczii</i>	0.67	–	0.72

– 没调查到 Not recorded



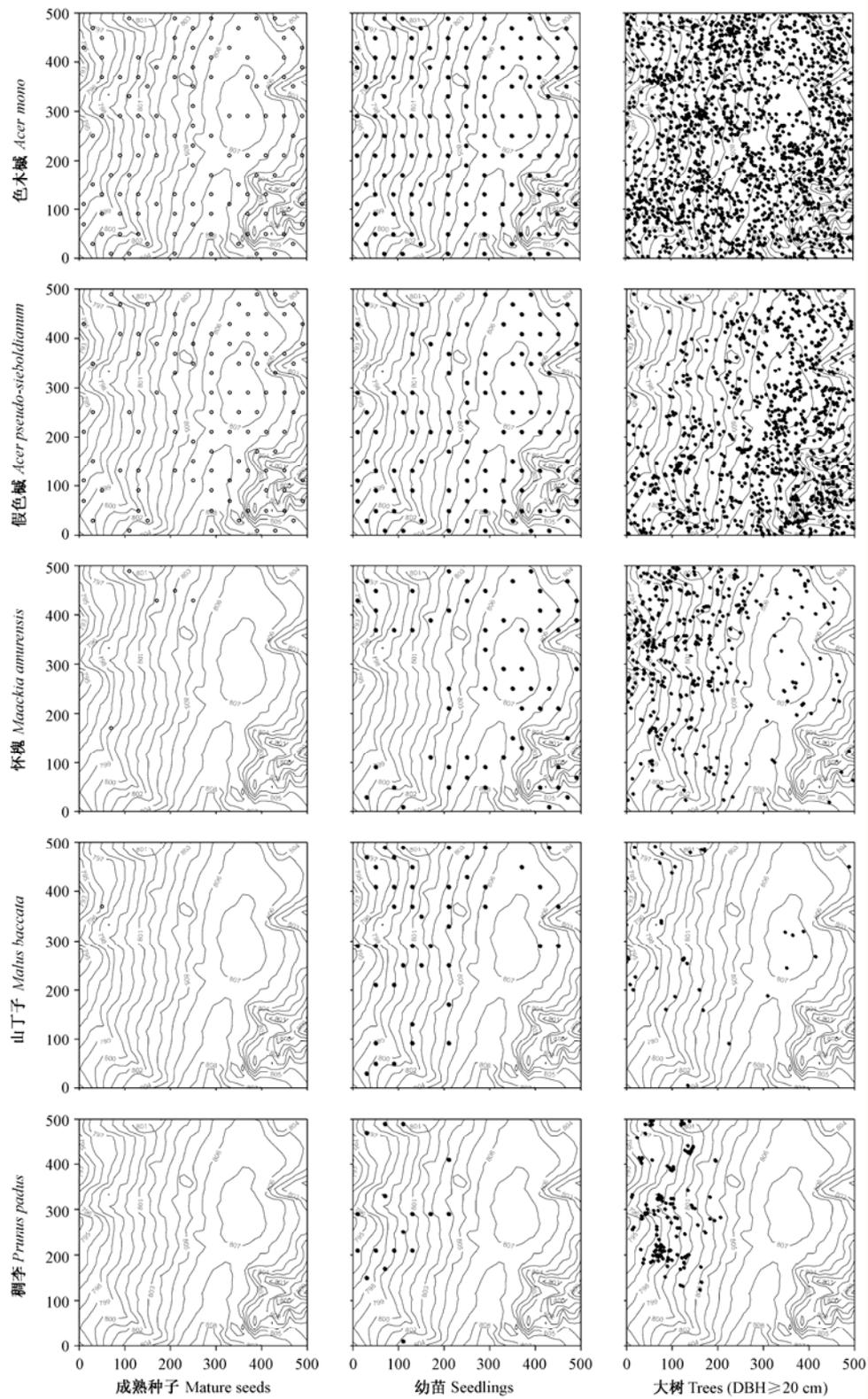


图4 长白山阔叶红松林25 ha (500 m×500 m) 样地内10个主要树种种子、幼苗和大树的空间分布  
 Fig. 4 Spatial distribution of seeds, seedlings, and trees of 10 main tree species in the 25 ha (500 m×500 m) broad-leaved Korean pine mixed forest plot in Changbai Mountain

### 3 讨论

通过对长白山阔叶红松林 25 ha 样地内 600 个 5 m×5 m 幼苗样方连续 3 年的调查数据的分析, 我们可以发现: 长白山阔叶红松林乔木树种的幼苗组成种类较为丰富, 其组成、数量、新增和死亡等随树种、空间位置、调查时间等变化明显。3 次调查共发现 21 个乔木树种的幼苗, 这些树种也是样地内胸径 1 cm 以上的主要乔木树种(郝占庆等, 2008)。3 次调查结果表明, 乔木树种幼苗在组成上变化不大, 但各样方之间表现出极大的变异, 这与几个主要乔木树种幼苗的大量发生和死亡有关。乔木树种的幼苗数量在树种和年际之间都表现出极大的差异, 水曲柳、红松和紫椴的幼苗数量在年际间有明显的波动, 它们的幼苗数量随着种子产量的年际变化(种子丰歉年现象)而变化。

红松的天然更新问题一直是阔叶红松林研究的热点, 这与其在阔叶红松林中的特殊地位及其球果和种子特殊的传播方式密切相关。红松球果较大, 一般长 10–15 cm, 重约 160 g, 成熟后种鳞不张开, 整个球果脱落, 无法借助风力或重力传播, 只能依靠鸟兽来传播种子(马建章和鲁长虎, 1995)。同时, 红松种子具有深休眠性, 自然条件下成熟的种子到第 3 年春天才能大量发芽。在本研究中, 我们并没有发现较多的红松幼苗, 而且新增幼苗大部分很快死亡, 尤其以一年生幼苗死亡数量占最大比例(74.96%), 这与李昕等(1989)在小兴安岭阔叶红松林的研究结果是一致的。红松幼苗数量多于种子收集器所收集的种子数量, 也多于 25 ha 样地内胸径 1–10 cm 的红松幼树的数量, 但却远少于红松大树的数量, 与前人总结的“只见幼苗, 不见幼树”的情况是一致的。这些方面的差异, 可能主要有以下几个方面的因素: (1) 红松种子的丰歉年现象和深休眠性影响了调查期间的种子产量和幼苗数量; (2) 我们仅设置了 150 个种子收集器, 收集面积较小, 只能收集到其成熟种子的一小部分; (3) 鼠类、鸟类等在种子传播过程中的消耗极大地影响了可发育为幼苗的红松种子的数量和质量(李昕等, 1989; 李俊清和祝宁, 1990; 马建章和鲁长虎, 1995); (4) 幼苗也受着鼠类、鸟类、球蚜、立枯病、红松落叶病等这些病虫害及动物的严重危害(李昕等, 1989), 导致

一年生幼苗的迅速死亡; (5) 人类对松果的采摘也极大地影响着到达地面的种子数量(刘足根等, 2004)。

水曲柳幼苗数量在 3 次调查中都占较大比例, 尤以 2008 年调查到的幼苗数量最多, 且大多为新增幼苗, 这些幼苗几乎在整个样地都有分布, 这与水曲柳产生的大量种子的广泛分布是一致的。不同的是, 水曲柳在 25 ha 样地内仅有 681 棵胸径 1 cm 以上的个体, 这可能与这些树种的生活史对策有关, 种子和新增幼苗数量并不是水曲柳种群更新的限制因素, 在幼苗阶段由于环境条件或其他生物学因素而引起的大量死亡也许起着决定性作用(王义弘等, 1994)。从水曲柳种子、幼苗和大树的空间分布来看, 尽管水曲柳的大树在样地的西北方向分布较多, 但种子和幼苗却在整个样地广泛分布, 这可能与其种子主要靠风力传播的特性有关。

紫椴幼苗数量也在 3 次调查中占较大比例, 以 2007 年调查到的幼苗数量最多, 远高于 2008 年, 且主要为新增的一年生幼苗。与红松和水曲柳相同, 紫椴的新增幼苗迅速死亡。紫椴的种子和大树的数量与幼苗数量组成相似, 也很大, 表明紫椴种群更新良好。种子和新增幼苗数量并不是紫椴种群更新的限制因素, 在幼苗阶段由于环境条件或其他生物学因素而引起的大量死亡也许更为重要, 相关原因仍需进一步研究。

蒙古栎、春榆和怀槐的幼苗数量都不多, 且 3 年之间的数量差异也不大, 但它们的新增幼苗数量都是 2006 年最多, 2008 年仅 1–2 株。蒙古栎种子较大, 主要靠动物传播, 且种子结实有明显的丰歉年(樊后保等, 1996), 这些都影响了其幼苗的新增与死亡。春榆产生了大量的种子, 但幼苗数量并不多, 其分布没有发现明显的空间异质性, 且与种子和大树的分布不一致, 其原因还需进一步研究。怀槐幼苗与大树和种子的空间分布的不一致, 也需进一步研究。

尽管槭属的 6 个树种都是主要以风力扩散种子的, 但它们在幼苗数量、新增和死亡数量上都存在着较大差异。色木槭、假色槭和青楷槭的幼苗相对较多, 且年际间差异较小, 但色木槭和假色槭的新增和死亡幼苗数量存在明显的年际差异。3 个幼苗相对较多的槭属树种, 它们的大树个体数也相对较多。从其空间分布来看, 它们并没有扩散到离母树

很远的距离,尤其是白牛槭和拧筋槭两个幼苗数较少的树种,由此不难看出槭属树种存在着明显的种子传播限制。其他几个幼苗个体数较少的树种,如糠椴、山丁子和稠李等,也都表现出与大树一致的空间分布,表明种子传播限制对于大树数量较少的树种更加强烈。

综上所述,阔叶红松林各乔木树种的幼苗组成、数量、新增和死亡等随树种、空间位置、调查时间等而变化。树种的种子扩散方式、种子丰歉现象等也极大地影响着植物种群幼苗的数量、组成与动态变化。从对这些乔木树种3年来种子、幼苗的动态监测来看,种子传播限制并不是普遍存在的,有些树种,尤其是幼苗和种子数量较少的树种,可能存在明显的种子传播限制,但大多数树种产生的种子数量并不少,这些种子也有机会萌发成幼苗,而在幼苗阶段出现了大量的幼苗死亡,这与许多其他森林群落的研究结果是一致的(Clark & Clark, 1984; Kitajima & Augspurger, 1989)。影响幼苗存活和死亡的因素很多,包括光照、土壤水分、小尺度环境干扰、坡向、坡度、林冠盖度、枯枝落叶层等环境因子(韩有志和王政权, 2002; Mason *et al.*, 2004; Poorter & Rose, 2005),也包括林分条件、菌类感染、幼苗与母树之间的距离、动物活动等生物因子(Silvera *et al.*, 2003; 彭闪江等, 2004; Wright *et al.*, 2005)。这些差异决定了一定区域内幼苗的数量和多样性,即幼苗的存活与否,不只依赖各树种所提供的有效种子,更取决于一个安全点(safe site)的存在(Harper, 1977)。今后的研究应继续收集关于幼苗幼树、种子雨、大树等的动态监测数据,调查光环境、土壤水分、土壤养分、地形条件、动物活动等因子,采用更强有力的数据分析方法,分析和探讨幼苗存活和死亡的内在机制,进而对种子生产、种子扩散、幼苗幼树到大树阶段进行整合分析,最终揭示阔叶红松林树种共存和生物多样性维持机制。

#### 参考文献

- Augspurger CK (1984) Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology*, **65**, 1705–1712.
- Clark DA, Clark DB (1984) Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist*, **124**, 769–788.
- Clark JS, Silman M, Kern R, Macklin E, HilleRisLambers J (1999) Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, **80**, 1475–1494.
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Springer, Berlin.
- Connel JH, Green PT (2000) Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. *Ecology*, **81**, 568–584.
- Fan HB (樊后保), Zang RG (臧润国), Li DZ (李德志) (1996) Natural regeneration of Mongolian oak population. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), **15**(3), 15–20. (in Chinese with English abstract)
- Fenner M (2000) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2nd edn. CABI Publishing, Wallingford.
- Fenner M, Thompson K (2005) *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Han YZ (韩有志), Wang ZQ (王政权) (2002) Spatial heterogeneity and forest regeneration. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **13**, 615–619. (in Chinese with English abstract)
- Hao ZQ (郝占庆), Guo SL (郭水良), Cao T (曹同) (2002) *Plant Biodiversity and Pattern in Changbai Mountain* (长白山植物多样性及其格局). Liaoning Science and Technology Publishing House, Shenyang. (in Chinese)
- Hao ZQ (郝占庆), Li BH (李步杭), Zhang J (张健), Wang XG (王绪高), Ye J (叶吉), Yao XL (姚晓琳) (2008) Broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest plot in Changbaishan of China: community composition and structure. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **32**, 238–250. (in Chinese with English abstract)
- Harper JL (1977) *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Institute of Forest and Soil, Chinese Academy of Sciences (中国科学院林业土壤研究所) (1980) *Forest of Korean Pine* (红松林). China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese)
- Kitajima K, Augspurger CK (1989) Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. *Ecology*, **70**, 1102–1114.
- Li JQ (李俊清), Zhu N (祝宁) (1990) Population structure of Korean pine and its dynamics. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), **9**(4), 6–10. (in Chinese with English abstract)
- Li X (李昕), Xu ZB (徐振邦), Tao DL (陶大立) (1989) Natural regeneration of Korean pine in broad-leaved Korean pine stands on Fenglin Natural Reserve of Xiaoxing'anling. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), **17**(6), 1–7. (in Chinese with English abstract)
- Liu QH (刘庆洪) (1988) The dispersion of Korean pine seeds and the effect on natural regeneration in the mixed Korean pine and broad-leaved tree forest of the Xiaoxingan Mountains. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), **12**, 134–142. (in Chinese with English abstract)

- Liu ZG (刘足根), Ji LZ (姬兰柱), Hao ZQ (郝占庆), Zhu JJ (朱教君), Kang HZ (康宏樟) (2004) Effect of cone-picking on natural regeneration of Korean pine in Changbai Mountain Nature Reserve. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **15**, 958–962. (in Chinese with English abstract)
- Lu CH (鲁长虎) (2006) Roles of animals in seed dispersal of *Pinus*: a review. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), **25**, 557–562. (in Chinese with English abstract)
- Ma JZ (马建章), Lu CH (鲁长虎) (1995) A comment on the study of relation between Korean pine's regeneration and birds and mammals. *Wildlife* (野生动物), (1), 7–10. (in Chinese with English abstract)
- Mason WL, Edwards C, Hale SE (2004) Survival and early seedling growth of conifers with different shade tolerance in a Sitka spruce spacing trial and relationship to understory light climate. *Silva Fennica*, **38**, 357–370.
- Nathan R, Muller-Landau HC (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 278–285.
- Peng SJ (彭闪江), Huang ZL (黄忠良), Peng SL (彭少麟), Ouyang XJ (欧阳学军), Xu GL (徐国良) (2004) Factors influencing mortality of seed and seedling in plant nature regeneration process. *Guihaia* (广西植物), **24**, 113–124. (in Chinese with English abstract)
- Poorter L, Rose S (2005) Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia*, **142**, 378–387.
- Silvera K, Skillman JB, Dalling JW (2003) Seed germination, seedling growth and habitat partitioning in two morphotypes of the tropical pioneer tree *Trema micrantha* in a seasonal forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, **19**, 27–34.
- Tao DL (陶大立), Zhao DC (赵大昌), Zhao SD (赵士洞), Hao ZQ (郝占庆) (1995) Dependence of natural regeneration of Korean pine on animals—an outclosure experiment. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), **3**, 131–133. (in Chinese with English abstract)
- Tao JP (陶建平), Zang RG (臧润国) (2004) Studies on the dynamics of seedling bank in gap of tropical montane rain forest in Bawangling, Hainan Island. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **40**(3), 33–38. (in Chinese with English abstract)
- Wang YH (王义弘), Chai YX (柴一新), Mu CL (慕长龙) (1994) Study on ecology of *Fraxinus mandshurica*. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), **22**(1), 1–6. (in Chinese with English abstract)
- Wright SJ, Muller-Landau HC, Calderon O, Hernandez A (2005) Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology*, **86**, 848–860.
- Xu ZB (徐振邦), Dai LM (代力民), Chen JQ (陈吉泉), Wang Z (王战), Dai HC (戴洪才), Li X (李昕) (2001) Natural regeneration condition in *Pinus koraiensis* broad-leaved mixed forest. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **21**, 1413–1420. (in Chinese with English abstract)
- Zhang J (张健), Hao ZQ (郝占庆), Li BH (李步杭), Ye J (叶吉), Wang XG (王绪高), Yao XL (姚晓琳) (2008) Composition and seasonal dynamics of seed rain in broad-leaved Korean pine mixed forest, Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **28**, 2245–2254. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 马克平 责任编辑: 周玉荣)