

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2022.10021

王彩玲, 景嘉慧, 许嘉巍, 靳英华, 张英洁, 陈雪莹. 长白山北坡与西坡岳桦种群差异分析[J]. 植物科学学报, 2022, 40(1): 21~30
 Wang CL, Jing JH, Xu JW, Jin YH, Zhang YJ, Chen XY. Analysis of population differences in *Betula ermanii* Cham. between the northern and western slopes of Changbai Mountain[J]. Plant Science Journal, 2022, 40(1): 21~30

长白山北坡与西坡岳桦种群差异分析

王彩玲^{1,2}, 景嘉慧^{1,2}, 许嘉巍^{1,2*}, 靳英华^{1,2}, 张英洁^{1,2}, 陈雪莹^{1,2}

(1. 东北师范大学地理科学学院, 长春 130024; 2. 长白山地理过程与生态安全教育部重点实验室, 长春 130024)

摘要: 本研究通过植被调查, 从密度、胸径、树高、树龄、世代和种群分布格局等方面分析长白山北坡与西坡岳桦(*Betula ermanii* Cham.)种群的坡向差异及随海拔变化的坡向差异, 探讨植被坡向差异的干扰因素。结果显示, 整体上北坡岳桦种群胸径、二代木比重显著大于西坡, 一代木比重则相反, 说明尽管西坡生境优于北坡, 但西坡植被演替落后于北坡, 同时受干扰的因素多于北坡。北坡与西坡岳桦种群特征随海拔变化的趋势存在统一性, 岳桦种群密度随海拔的升高均呈“单峰”型变化; 其中北坡岳桦胸径、树高、树龄、二代木比重随海拔升高逐渐减小, 种群空间分布格局呈聚集-随机-聚集变化趋势, 说明在较低和较高海拔岳桦只能占据部分生境, 符合一般山地植被特征。西坡岳桦树龄、树高随海拔波动减小, 种群呈聚集分布; 同时不同海拔的岳桦种群特征坡向差异也不同, 海拔 1600~1700 m, 西坡岳桦胸径、树高、树龄小于北坡, 而种群密度大于北坡; 海拔 1800~2100 m, 西坡岳桦胸径、树高、树龄大于北坡, 而种群密度小于北坡。研究结果说明西坡的干扰随海拔呈随机性, 具有风干扰的特征, 推测除已知的火山喷发、火山灰侵蚀干扰以及生境条件差异外, 风干扰也是产生岳桦种群坡向差异的重要因素。

关键词: 长白山; 岳桦; 种群特征; 坡向差异; 风干扰

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2022)01-0021-10

Analysis of population differences in *Betula ermanii* Cham. between the northern and western slopes of Changbai Mountain

Wang Cai-Ling^{1,2}, Jing Jia-Hui^{1,2}, Xu Jia-Wei^{1,2*}, Jin Ying-Hua^{1,2},
 Zhang Ying-Jie^{1,2}, Chen Xue-Ying^{1,2}

(1. School of Geographical Sciences, Northeast Normal University, Changchun 130024, China; 2. Key Laboratory of Geographical Processes and Ecological Security of Changbai Mountains, Ministry of Education, Changchun 130024, China)

Abstract: Based on vegetation surveys of the western and northern slopes of Changbai Mountain, we analyzed and compared density, diameter at breast height (DBH), tree height, age, generation, and population distribution patterns of *Betula ermanii* Cham., as well as slope differences with altitude, and further explored the disturbance factors of vegetation slope differences. Results showed that: DBH and proportion of second-generation forest on the northern slope were significantly higher than that on the western slope, but the proportion of first-generation forest was lower on the northern slope. The western slope was disturbed by more factors than the northern slope, although it contained better habitat. Similar trends in *B. ermanii* population characteristics with altitude were found between the northern and western slopes, with population density showing a “single-peak” variation with increasing altitude. The

收稿日期: 2021-07-23, 修回日期: 2021-09-18。

基金项目: 国家自然科学基金项目(41571078, 41171072)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (41571078, 41171072).

作者简介: 王彩玲(1996-), 女, 硕士研究生, 研究方向为综合自然地理(E-mail: wangcl399@nenu.edu.cn)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: xujw634@nenu.edu.cn)。

DBH, height, age, and proportion of second-generation forest on the northern slope gradually decreased with increasing altitude, and spatial distribution showed an aggregation-random-aggregation trend, indicating that *B. ermanii* only occupied part of the habitat at lower and higher altitudes, in accordance with the general mountain vegetation distribution characteristics. The age and height of *B. ermanii* on the western slope decreased with increasing altitude and the population showed an aggregation distribution. The slope aspect differences in population varied with altitude. DBH, height, and age on the western slope were lower than those on the northern slope at altitudes of 1600 – 1700 m, but density was higher than that on the northern slope. In contrast, DBH, height, and age on the western slope were higher than those on the northern slope at altitudes of 1800 – 2100 m, but density was lower than that on the northern slope. These results indicate that disturbance on the western slope shows a random pattern with altitude and is influenced by wind. Therefore, in addition to the known disturbances of volcanic eruption, volcanic ash erosion, and habitat differences, wind disturbance is another important factor causing slope differences in *B. ermanii* populations.

Key words: Changbai Mountain; *Betula ermanii*; Population characteristics; Slope aspect difference; Wind disturbance.

相对于山脉，作为孤立火山的长白山各坡向水热等环境差异较小，但已有的研究表明长白山植被坡向差异显著^[1–4]，且主要表现在植被分布方面。北坡拥有完整的垂直带谱，东坡植被垂直分布规律不明显，西坡与南坡植被虽总体上呈带状分布，但带内镶嵌大量斑块，各植被带界线不明显^[5, 6]。赵大昌^[7]的研究认为火山喷发导致了植被坡向差异，北坡植被破坏程度轻，西南坡植被破坏程度较重，东坡植被破坏程度最重，在此基础上植被演替，坡向差异明显；也有研究认为强烈的流水侵蚀，严重干扰和滞后了植被演替^[6]。由于火山灰的分布与侵蚀存在坡向差异，致使各坡向植被处于不同的演替阶段，北坡处于演替的中后期阶段，西坡与南坡植被演替落后于北坡，东坡处于演替的早期阶段，因此各坡向植被垂直带谱差异显著。Jin 等^[8]提出了强风干扰对长白山西、南坡植被斑块镶嵌格局的形成有一定作用，认为长白山西南坡植被分布受控于多次强风干扰。强风反复干扰造成西南坡植物群落演替差异，进而形成多样的植被斑块。

岳桦(*Betula ermanii* Cham.)在长白山火山锥体上部大量分布，构成长白山植被垂直带谱中分布海拔最高的森林带^[9]。岳桦为先锋树种，其生活型有乔木型与灌丛型两种^[10–12]。根据岳桦种群的生活型来进行世代的划分^[6]，将单株状的乔木型岳桦划分为一代木，是种子繁殖的产物；将自基部

分枝形成的矮灌木型岳桦^[13]划分为二代木，通过营养繁殖的地下分枝形式来繁育后代^[10, 12]。岳桦的一代木与二代木、岳桦林与针叶林存在演替关系，相较于针叶林和针阔混交林，长白山岳桦林的坡向差异更为显著^[6]。

长白山北坡岳桦林主要分布在海拔 1700 ~ 2000 m^[14]，呈明显的带状分布，其下部与针叶林界限较为清楚^[15, 16]，幼树多分布于上部；西坡岳桦分布在海拔 1600 ~ 2050 m，甚至在海拔 1400 m 也有出现，带状分布不明显，下部以斑块状的形式与鱼鳞云杉(*Picea jezoensis* var. *microsperma* (Lindl.) Cheng et L. K. Fu)、臭冷杉(*Abies nephrolepis*(Trautv.) Maxim.)林等混交^[5, 8]，多幼树，上部沿沟谷向上延伸，且多为一代木的大树。近年来发现长白山岳桦林的变化也存在坡向差异，主要表现为北坡岳桦上侵^[11, 17, 18]，而西坡林线位置较为稳定^[4, 10]。岳桦种群分布和变化的坡向间差异难以用生境差异解释，也无法用传统的火山喷发和火山灰侵蚀干扰的坡向差异来解释。在非冻结期，西南坡为迎风坡，北坡相对背风^[5]，强风干扰坡向差异明显。Jin 等^[8]提出强风反复干扰长白山西南坡，从景观尺度上解释了植被镶嵌分布的原因。同样，奚为民等^[19]认为强风干扰在迎风坡上具有空间异质性、随机性，对森林结构、动态以及演替过程有重要的影响。因此我们假设，除已

知的生境海拔差异、火山喷发和火山灰侵蚀干扰的坡向差异外,风干扰也是产生岳桦北坡和西坡种群分布差异的重要因素。

我们从种群的角度出发,通过植被调查,从胸径、树高、树龄、密度、世代和种群分布格局等指标对比北坡与西坡岳桦种群的差异及随海拔的变化,为证明风干扰是影响坡向差异和局地差异的重要因素做基础性研究,以期为全面阐明长白山植被垂直带谱和林线变化坡向差异的影响因子研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

长白山为中朝界山,北坡、西坡和南坡位于我国境内。长白山地理坐标为($41^{\circ}23' \sim 42^{\circ}36'N$, $126^{\circ}55' \sim 129^{\circ}00'E$),是欧亚大陆东岸的最高山峰,具有明显的植被垂直带谱,自下而上分别为针阔混交林带、山地针叶林带、亚高山岳桦林带、高山苔原带^[7]。

研究区位于长白山自然保护区北坡与西坡海拔1600~2100 m内。在该海拔范围内,人类活动少,且火灾、森林病虫害事件很少发生^[20]。该地区属于受季风影响的温带大陆性山地气候,夏季温暖降水多,冬季漫长寒冷,生长季短,风力强劲,积雪时间长,土壤发育较弱,土层薄,为亚高山森林草甸土。岳桦具有较强的抗寒抗风能力,为该地区的优势种。岳桦林带的林相较为简单,乔木树种少,常常由单一的岳桦构成上层植被,低海拔地区为岳桦与云、冷杉交错分布区,随着海拔的上升,岳桦越来越占据优势,形成了岳桦纯林,在海拔2000 m以上沿沟谷向上延伸^[9]。林下为牛皮杜鹃(*Rhododendron aureum* Georgi)、笃斯越桔(*Vaccinium uliginosum* L.)等组成的灌木层;背风坡草本植物发达,星叶蟹甲草(*Parasenecio komarovianus* W. W. Smith et Samll)、尖被藜芦(*Veratrum oxysepalum* Turcz.)、大叶章(*Deyeuxia purpurea* (Link) Kunth)占优势,十分茂密,迎风坡林下草本植物低矮稀疏,主要有长白岩茴香(*Ligusticum tachiroei* (Franch. et Sav.) Hiroe et Constance)、高山乌头(*Aconitum monanthum* Nakai)等。

1.2 样地调查

在长白山北坡、西坡海拔1600~2100 m,采用样线调查法随机选取3条样线,沿样线设置样方,海拔每隔100 m,在样线两侧随机设置2个 20×20 m的样方,为了保证样方的独立性与代表性,每条样线之间的间隔大于200 m。每个坡向各海拔梯度共设置6个样方,西坡与北坡总计样方60个。调查每个样方内岳桦的胸径、树高、郁闭度、世代等特征。在每个样方内选取5~6株标准木,用生长锥采取树芯,带回实验室后利用LINT-AB6年轮测量分析仪确定岳桦树龄。

1.3 数据统计

1.3.1 种群年龄结构划分方法

种群径级结构是年龄结构的体现,可以反映种群的动态与受干扰状况^[21, 22],根据胸径大小划分为4个等级,即:胸径(DBH) ≤ 2.5 cm为幼树, $2.5 \sim 7.5$ cm为小树, $7.5 \sim 22.5$ cm为中树, ≥ 22.5 cm为大树^[17]。

1.3.2 种群空间分布格局测定方法

采用3个种群分布格局判别指数分析长白山北坡和西坡不同海拔岳桦种群的空间分布格局^[17, 23, 24]。

(1) 扩散系数(C): $C = S^2/X$, S^2 为取样单位的方差, X 为每个取样单位中个体的平均数。扩散系数C是检验种群扩散是否属于随机型的一个系数。当 $C < 1$ 时,为均匀分布; $C > 1$ 时,为聚集分布; $C = 1$ 时,为随机分布。

(2) Morisita 扩散指标(I_6): $I_6 = n * (\sum x_i^2 f_i - N) / (N(N-1))$,式中n为样方数,N为总株数, x_i 为每个样方的株数, f_i 为株数 x_i 的频数。当 $I_6 = 1$ 时,为随机分布; $I_6 < 1$ 时,为均匀分布; $I_6 > 1$ 时,为聚集分布。

(3) R. M. Cassie 指标(CA): $CA = (S^2 - X) / X^2$,式中 S^2 为取样单位的方差, X 为每个取样单位中个体的平均数。当 $CA \approx 0$ 时,为随机分布; $CA < 0$ 时,为均匀分布; $CA > 0$ 时,为聚集分布。

1.3.3 数据处理

采用Excel 2010软件对调查数据进行处理,在SPSS 2021软件中采用单因素方差分析(one-way ANOVA)分析北坡与西坡及不同海拔间岳桦种群特征的差异,并采用Tukey's HSD检验对参数在显著水平为0.05时进行组间事后比较,利用

Origin 2021 软件绘图。

2 结果与分析

胸径、树高、树龄、密度、世代以及种群空间分布格局等种群特征是衡量林木生长状况的重要指标，是种群对环境条件适应和选择的结果。单因素方差分析结果表明，长白山岳桦种群特征不仅存在海拔间差异，而且北坡与西坡的岳桦种群特征也存在差异（表 1、表 2）。

表 1 不同海拔岳桦种群特征的方差分析

Table 1 Variance analysis of *Betula ermanii* populations at different elevations on Changbai Mountain

坡向 Slope aspect	密度 Density	胸径 DBH	树高 Height	树龄 Age	世代 Forest generation
北坡 Northern slope	0.000 **	0.000 **	0.000 **	0.000 **	0.000 **
西坡 Western slope	0.000 **	0.000 **	0.000 **	0.000 **	0.000 **

Note: **, $P < 0.01$. Same below.

表 2 北坡与西坡岳桦种群特征的方差分析

Table 2 Variance analysis of *Betula ermanii* populations on northern and western slopes of Changbai Mountain

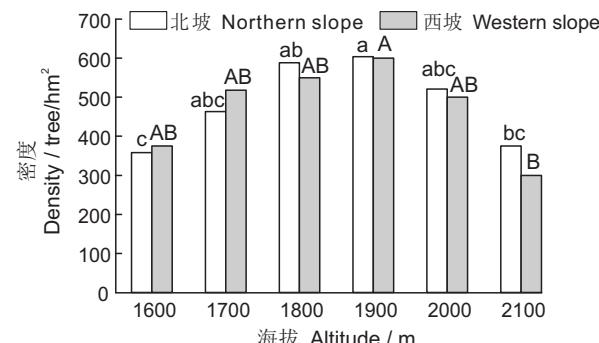
海拔 Altitude/m	密度 Density	胸径 DBH	树高 Height	树龄 Age	世代 Forest generation
1600 ~ 2100	0.073	0.000 **	0.593	0.365	0.029 *
1600	0.838	0.692	0.724	0.282	0.114
1700	0.941	0.239	0.042 *	0.530	0.232
1800	0.479	0.002 **	0.268	0.516	0.225
1900	0.163	0.060	0.325	0.049 *	0.567
2000	0.572	0.160	0.631	0.022 *	0.184
2100	0.409	0.049 *	0.056	0.051	0.163

Note: *, $P < 0.05$.

2.1 北坡与西坡岳桦种群的密度

单因素方差分析显示（表 1），无论是北坡还是西坡，岳桦种群密度在海拔 1600~2100 m 内

差异显著 ($P < 0.01$)，且种群密度沿海拔梯度均呈“单峰”型变化模式，在海拔 1900 m 处达到最大，北坡为 604 株/ hm^2 ，西坡为 600 株/ hm^2 （图 1）。虽然北坡与西坡岳桦种群密度的差异不显著（表 2, $P > 0.05$ ），但整体上西坡岳桦种群的密度低于北坡，并且在不同的海拔梯度，两坡向的密度差异不同，其中在海拔 1600 ~ 1700 m 西坡岳桦种群密度大于北坡；海拔 1800 ~ 2100 m 西坡岳桦种群密度小于北坡（图 1）。



不同小写字母表示北坡岳桦种群密度在不同海拔之间差异显著 ($P < 0.05$)；不同大写字母表示西坡岳桦种群密度在不同海拔之间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Different lowercase letters indicate significant differences at different altitudes in *Betula ermanii* population density on northern slope ($P < 0.05$) ; different capital letters indicate significant differences at different altitudes of population density on western slope ($P < 0.05$). Same below.

图 1 北坡与西坡岳桦种群密度沿海拔的变化

Fig. 1 Variation in *Betula ermanii* population density with altitude on northern and western slopes

2.2 北坡与西坡岳桦种群的胸径、树高和树龄

单因素方差分析结果显示（表 1），无论是在北坡还是西坡，岳桦种群胸径在海拔 1600~2100 m 内差异极显著，种群胸径随海拔升高均呈减少的趋势（图 2: A），同时随海拔的升高

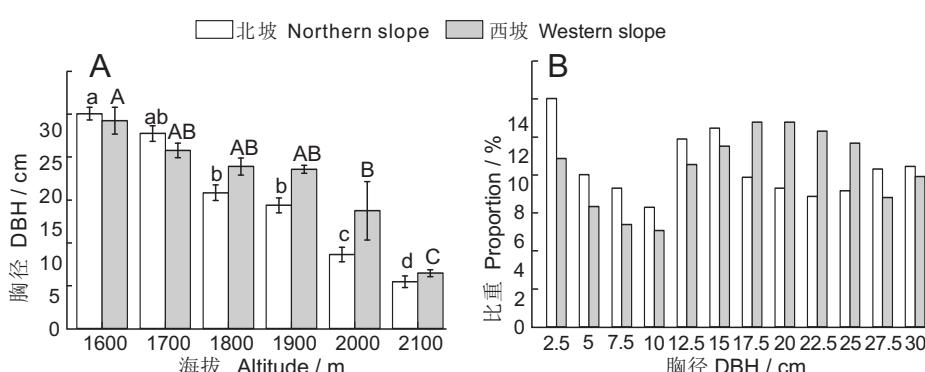


图 2 北坡与西坡岳桦种群径级结构及岳桦胸径沿海拔的变化

Fig. 2 Structure and variation in diameter of *Betula ermanii* populations with altitude on northern and western slopes

岳桦径级分布范围减小(图2: B), 在海拔1600 m处岳桦胸径最大且种群以大树和中树为主, 小树与幼树所占比重较低; 海拔1700~1900 m内岳桦各径级均有分布, 中树所占比重较高; 海拔2100 m处岳桦平均胸径达到最小, 岳桦径级分布范围急剧减小, 仅存在胸径小于20 cm的岳桦, 种群内超过60%的岳桦胸径小于7.5 cm, 以幼树、小树为主, 中树与大树所占比重相对较低。

从坡向差异上看(表2), 在海拔1600~2100 m内北坡与西坡岳桦种群胸径差异极显著。虽然在北坡与西坡岳桦各径级均有分布, 但西坡岳桦种群内小树、大树的比重小于北坡, 而中树比重大于北坡(图2: B)。在不同的海拔梯度上, 岳桦胸径坡向差异不同, 其中海拔1600~1700 m西坡岳桦种群胸径小于北坡, 虽然差异不显著, 但西坡岳桦大树比重仍小于北坡, 小树比重大于北坡, 在北坡甚至出现小径级岳桦缺失的现象; 在海拔1800~2100 m内西坡岳桦种群胸径大于北坡, 其中海拔1800与2100 m处北坡与西坡岳桦胸径差异显著, 其他海拔上胸径坡向差异不显著, 在该海拔范围内西坡岳桦径级分布范围及岳桦中树比重

同样也大于北坡(图3)。

单因素方差分析显示(表1), 无论是北坡还是西坡, 岳桦种群树高在海拔1600~2100 m差异显著, 北坡种群树高随海拔的增加逐渐减小, 而西坡树高则波动减小, 两坡向树高最高值出现的海拔位置不同, 北坡峰值出现在海拔1600 m处, 平均树高为9.75 m; 西坡最高值在海拔1800 m处, 树高为9.58 m, 并在低海拔和高海拔波动减小, 海拔2000 m以上, 树高急剧减小(图4: A)。虽然整体上北坡与西坡岳桦种群树高的差异不显著, 但在不同海拔梯度上, 两坡向的树高差异不同, 海拔1600~1700 m, 西坡岳桦种群树高小于北坡, 其中在海拔1700 m处, 两坡向岳桦种群树高差异显著(表2); 海拔1800~2100 m, 西坡岳桦种群树高大于北坡(图4)。

无论是北坡还是西坡, 岳桦种群树龄在海拔1600~2100 m差异显著(表1, $P < 0.01$), 树龄变化与胸径变化特点相似, 即随海拔的增加树龄呈减小的变化趋势(图4: B), 但北坡的减少趋势不同于西坡, 北坡岳桦种群的树龄在海拔1600 m处最大为150 a, 在1900 m急剧减小; 西坡岳桦最大树龄在1700 m处为140 a, 在海拔2100 m急

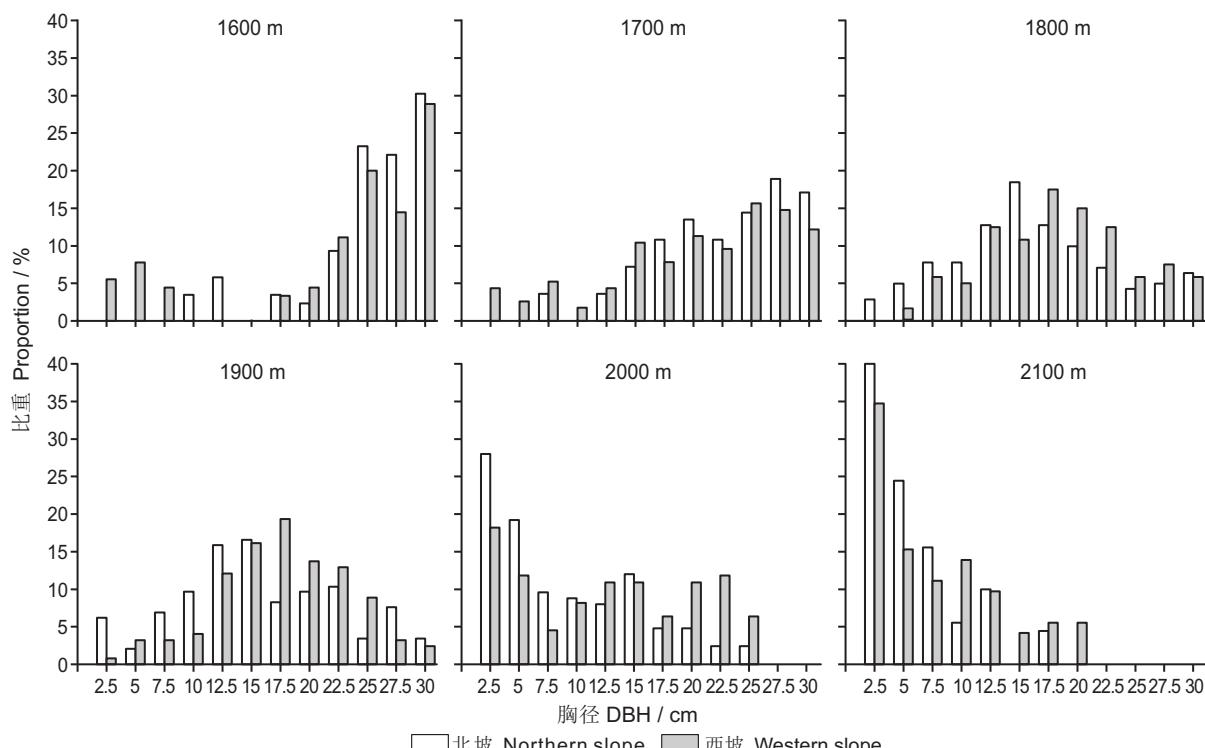


图3 北坡与西坡不同海拔岳桦种群径级结构

Fig. 3 Diameter structure of *Betula ermanii* populations at different altitudes on northern and western slopes

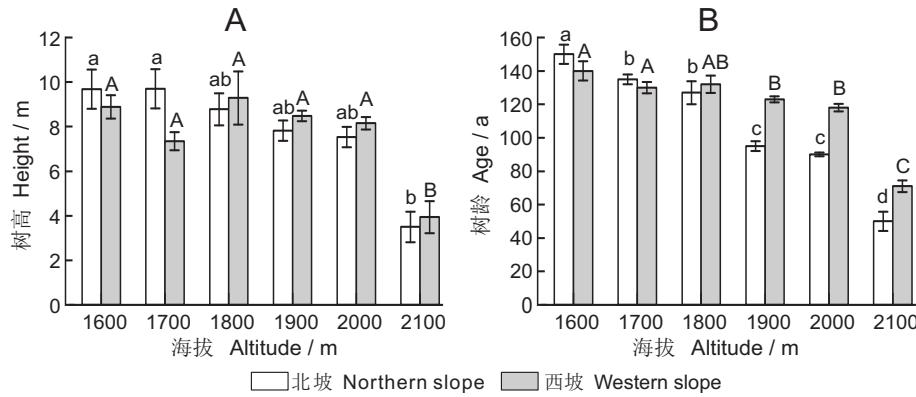


图 4 北坡与西坡岳桦种群树高、树龄沿海拔的变化

Fig. 4 Variation in height and age of *Betula ermanii* populations with altitude on northern and western slopes

剧减小。虽然整体上北坡与西坡岳桦种群树龄的差异不显著(表 2, $P > 0.05$), 但在不同海拔梯度上, 两坡向的树龄差异不同, 其中海拔 1600~1700 m, 西坡岳桦种群树龄小于北坡, 但差异不显著; 海拔 1800~2100 m, 西坡岳桦种群树龄大于北坡, 其中在海拔 1900、2000 m 处, 两坡向岳桦种群树龄差异显著(表 2, $P < 0.05$), 其他海拔上树龄坡向差异不显著。

2.3 北坡与西坡岳桦种群的世代

岳桦种群各世代的比重在海拔 1600~2100 m 差异显著(表 1, $P < 0.01$), 岳桦一代木所占比重随海拔梯度呈增加的趋势, 二代木则呈减少的趋势。在海拔 2100 m, 岳桦一代木比重最大, 北坡为 84.5%, 西坡为 90%; 二代木比重最小, 北坡为 15.5%, 西坡为 10%(图 5)。从坡向差异上看, 海拔 1600~2100 m 处北坡与西坡岳桦种群世代的

差异显著(表 2, $P < 0.05$), 西坡岳桦一代木比重显著大于北坡, 二代木比重显著小于北坡。在各海拔梯度上虽然坡向差异不显著, 但西坡岳桦一代木比重均大于北坡, 相反西坡岳桦二代木比重均小于北坡, 其中在海拔 1600~1700 m 处北坡与西坡岳桦二代木比重差异较大, 而其他海拔差异较小(图 5)。

2.4 北坡与西坡岳桦种群的空间分布格局

根据岳桦种群分布格局判别指数可以看出, 在北坡海拔 1600~1700 m 与 2000~2100 m 处, 岳桦种群扩散系数 C 、扩散指标 $I_s > 1$, Cassie 指标 $CA > 0$, 说明在该海拔范围内岳桦种群呈聚集分布, 在海拔 1800~1900 m 各项指标满足随机分布的条件, 岳桦种群呈随机分布。而西坡岳桦种群除在海拔 1600 m 为随机分布, 其他海拔梯度均为聚集分布, 且海拔越高, 聚集强度越大(表 3)。

表 3 北坡与西坡不同海拔岳桦种群分布格局

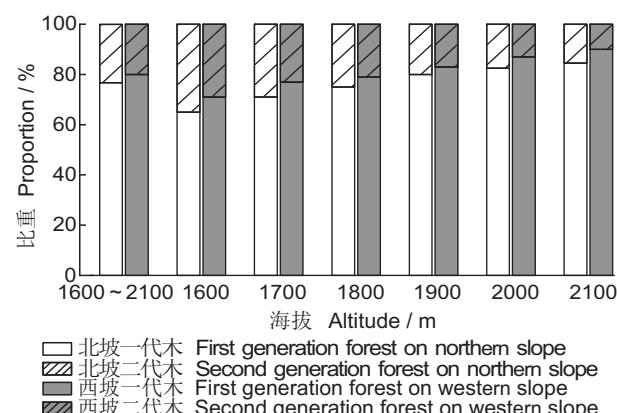
Table 3 Distribution patterns of *Betula ermanii* populations at different altitudes on northern and western slopes

图 5 北坡与西坡岳桦世代所占比重以及世代随海拔的变化

Fig. 5 Proportion of *Betula ermanii* forest generations and variations with altitude on northern and western slopes

海拔 Altitude /m	扩散系数 C Diffusion coefficient C		扩散指标 I_s Diffusion index I_s		Cassie 指标 CA Cassie index CA	
	北坡 Northern slope	西坡 Western slope	北坡 Northern slope	西坡 Western slope	北坡 Northern slope	西坡 Western slope
			North	West	North	West
1600	3.591	0.613	1.152	0.978	0.181	-0.026
1700	2.805	2.920	1.082	1.081	0.098	0.096
1800	0.609	3.291	0.986	1.088	-0.017	0.104
1900	0.636	3.900	0.987	1.101	-0.015	0.121
2000	3.982	5.982	1.120	1.190	0.143	0.226
2100	4.107	6.867	1.174	1.413	0.207	0.489

3 讨论

3.1 北坡与西坡岳桦种群特征差异的形成机理分析

距今约1000年前的长白山火山大喷发对长白山各植被带影响严重^[13],植被受损程度随海拔升高而增加,高山植被距离火山口最近,其中偃松(*Pinus pumila* (Pall.) Regel)、岳桦等遭到了严重的破坏形成大面积裸地,植被被迫重新演替^[3],并且由于火山的偏东向喷发和强烈高空西北风的影响,长白山各坡向植被遭到了不同程度的破坏,北坡植被破坏程度较轻,西坡植被破坏程度较重。有研究认为火山喷发对北、西坡向的不同影响是造成植被坡向差异的重要原因^[7]。靳英华等^[6]认为火山喷发后,火山灰的流水侵蚀强烈,严重干扰和滞后了植被演替,北坡火山灰厚度最小且坡度较陡,火山灰被流水侵蚀后基础稳定,北坡最先开始演替;而西坡火山灰沉积厚度较大,植被演替落后于北坡,两坡向植被垂直带谱差异显著。岳桦作为先锋物种^[11, 14],经过长时间的演替北坡岳桦种群发育好于西坡。本研究发现,从整体上看北坡岳桦种群内胸径、二代木比重大于西坡,与上述观点一致。在火山干扰、流水侵蚀与海拔梯度造成的生境差异共同作用下,低海拔植被演替领先于高海拔地区^[16, 25-27],长白山北坡岳桦种群胸径、树高及树龄、二代木的比重沿海拔梯度均逐渐减小,符合规律;而西坡岳桦种群树龄与树高在总体上随海拔减少,但呈现出高低的波动,且不同海拔岳桦种群特征与北坡差异不同。西坡岳桦种群特征分布规律难以用生境、火山喷发、流水侵蚀等解释。

常年受盛行西风的影响,长白山西坡为迎风坡,其植被极易受到强风干扰的影响,此外台风也会对西坡植被造成严重的破坏^[28]。灾害性强风事件具有偶发性,1986年台风袭击了长白山,这是首次观察与记录到在我国中纬度湿润森林形成大面积风倒区的现象^[5]。强风干扰在空间上具有异质性、随机性,对森林结构、动态以及演替过程有着重要的影响^[19, 29, 30]。强风干扰下西南坡针叶林与岳桦林带内形成了大量的林窗,风灾后在林窗内植被重新演替^[8, 20]。长白山北坡为背风坡,强风干扰较小,受生境条件垂直变化的影响^[27],岳桦的生长状况存在明显的海拔差异,种群胸径、树高及树龄、二代木的比重沿海拔梯度均逐渐减小;西坡

为迎风坡,风干扰强度较大,因而造成了生境的空间异质性^[30],使岳桦种群空间分布变得复杂化。本研究发现,在海拔1600~1700 m处,北坡岳桦胸径大于西坡,种群密度小于西坡,海拔1800~2100 m则相反。这主要是因为西坡岳桦种群在强风干扰下,由于小树抗风性弱而大量风倒死亡^[31, 32],降低了种群密度。但经过30多年的演替,植被在一定程度上得到了恢复,随海拔的增加,植被恢复速度减慢^[33],海拔1600~1700 m植被恢复速度较快,在林间空地上及风倒木的周围有较多的幼树与小树生长,所以西坡岳桦种群密度较北坡大,胸径比北坡小。而海拔1800~2100 m种群内大树所占比重较大,相对于低海拔,恢复慢,幼苗生长少,因此西坡岳桦种群密度较北坡小,胸径比北坡大。另外,本研究结果表明,西坡岳桦二代木比重小于北坡,由于岳桦二代木受风面大,且心腐现象严重,强风干扰下更容易风倒^[8],因此西坡岳桦二代木所占比重较小。高翔等^[5]研究发现,海拔1350~1700 m处森林植被受损较严重,在低海拔地区风扰动较高海拔地区大。本研究同样发现在海拔1600~1700 m处受强风干扰,西坡岳桦二代木在低海拔地区比重更小,两坡向二代木比重差异更大。这些研究结果均说明西坡的干扰随海拔呈随机性,具有风干扰的特征。北坡与西坡岳桦种群分布格局差异显著,其中北坡岳桦种群空间分布格局沿海拔梯度呈现聚集-随机-聚集分布的趋势,说明在较低和较高海拔岳桦只能占据部分生境,这与周晓峰等^[17]的研究结果一致,其他山地森林研究也发现相同的规律^[24],这种变化过程是对种群生物学特性和生境条件的综合反应,北坡岳桦较早开始演替,海拔1600~1700 m为岳桦云冷杉交错区,种间竞争激烈,岳桦以大树为主,在该地区呈衰退型,种群聚集分布^[14],在海拔1800~1900 m岳桦所受胁迫较小,岳桦为优势种,大树小树均有分布,种群稳定,呈随机分布;在海拔2000~2100 m,北坡岳桦由于海拔较高,岳桦生长受限,种群呈聚集分布;西坡岳桦种群除在海拔1600 m为随机分布,在其他海拔均为聚集分布,由于风干扰的随机性特点突出,在其作用下岳桦大面积风倒,此外风倒木对周围土壤等生境条件产生影响,造成了小尺度上生境的差异,影响幼苗的定植和更新,从而影响种群的空间分

布^[28, 30], 在所破坏的林分中出现树木的集聚分布现象。

本研究区内人类活动少, 火灾、森林病虫害事件很少发生^[20], 且长白山作为孤立的火山锥体, 岳桦分布在火山锥体的上部, 北、西坡水热等环境条件差异较小, 同时, 本研究在样地选取时尽量排除了微地形与地貌的影响, 因此我们推断长白山岳桦种群的坡向差异除受火山和流水侵蚀因素影响外, 风干扰也是产生坡向差异的重要因素。

3.2 北坡与西坡林线变化的差异

岳桦由于具有较强的抗寒抗风能力, 成为了长白山林线树种^[34]。近年来发现长白山林线岳桦的变化也存在坡向差异, 主要表现为北坡岳桦上侵^[22, 35], 而西坡林线位置较为稳定^[10]。本研究也发现在海拔 2000~2100 m 处长白山北坡与西坡岳桦种群特征差异明显, 有研究认为火山干扰是导致林线在各坡向上差异分布的主要原因^[4], 本文认为强风干扰也起着重要作用。

通过比较北坡与西坡岳桦世代随海拔的变化, 本研究发现, 在海拔 2000~2100 m, 北坡岳桦二代木比重大于西坡, 北坡岳桦植被演替较快, 岳桦一代木正逐渐转变为二代木, 从图 2 可以看出北坡岳桦种群胸径小于西坡, 以小树和中树为主, 说明北坡林线岳桦主要以二代幼龄、中龄林为主。研究表明种群繁殖能力与树龄密切相关, 随着树龄的增加, 繁殖能力呈现低-高-低的变化趋势^[36, 37], 因此北坡林线岳桦种群处于繁殖旺盛期, 林线变化显著。而西坡岳桦演替较慢, 以一代木为主, 二代木比重小, 主要通过种子繁殖的方式来繁衍种群, 种子多源于郁闭林内及上缘的成株, 林线能否上升与种子生产密切相关^[38]。受强风干扰的影响, 幼苗更新受到抑制, 种群内小树大量风倒, 保留了径级较大的岳桦, 岳桦种群结实能力与更新潜力下降, 无法提供充足的种源来保证林线的上侵。另一方面由于风灾形成大面积风倒区, 强风干扰过后, 林冠疏开引起了光照的增强, 林下草本植物快速生长^[39], 形成稠密的地被层, 抑制树木的发育^[40], 因此岳桦生长受限, 西坡林线位置较为稳定^[40]。

4 结论

(1) 北坡与西坡岳桦种群在胸径和世代比重上差异显著, 整体上北坡岳桦胸径、二代木比重显著

大于西坡, 一代木比重则相反。说明尽管西坡生境优于北坡, 但北坡植被演替早于西坡, 西坡的干扰多于北坡。

(2) 北坡与西坡岳桦种群特征的海拔差异存在统一性, 种群密度随海拔呈“单峰”型变化。其中北坡岳桦种群胸径、树高、树龄、二代木比重随海拔升高逐渐减小, 与生境特征一致。种群空间分布格局呈聚集-随机-聚集变化趋势, 说明在较低海拔和较高海拔岳桦只能占据部分生境, 符合一般山地植被特征。

(3) 西坡岳桦种群树龄、树高则随海拔波动减小, 聚集分布。同时, 不同海拔岳桦种群特征的坡向差异也不同。海拔 1600~1700 m, 西坡岳桦种群胸径、树高、树龄小于北坡, 而种群密度大于北坡; 海拔 1800~2100 m, 西坡岳桦种群胸径、树高、树龄大于北坡, 而种群密度小于北坡。这些均说明西坡的干扰随海拔呈现随机性, 具有风干扰的特征。因此本研究认为除已知的火山喷发和火山灰侵蚀干以及生境条件差异外, 风干扰也是产生岳桦种群坡向差异的重要因素。

参考文献:

- [1] 韩莹莹, 靳英华, 许嘉巍, 张英洁, 陶岩, 等. 长白山南坡苔原植被的特殊性及坡向间差异性分析 [J]. 植物科学学报, 2019, 37(3): 312~323.
Han YY, Jin YH, Xu JW, Zhang YJ, Tao Y, et al. Particularity of tundra vegetation and differences in slope directions on the southern slope of Changbai Mountain [J]. *Plant Science Journal*, 2019, 37(3): 312~323.
- [2] 黄锡畴, 刘德生, 李祺. 长白山北侧的自然景观带 [J]. 地理学报, 1959(6): 435~446.
- [3] 徐文铎, 何兴元, 陈玮, 刘常富. 长白山植被类型特征与演替规律的研究 [J]. 生态学杂志, 2004, 23(5): 162~174.
Xu WD, He XY, Chen W, Liu CF. Characteristics and succession rules of vegetation types in Changbai Mountain [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2004, 23(5): 162~174.
- [4] 宗盛伟. 长白山亚高山苔原带植被变化与机理研究 [D]. 长春: 东北师范大学, 2014.
- [5] 高翔, 张英洁, 许嘉巍, 靳英华, 郭笑怡, 等. 温带山地森林强风致灾的影响因子分析——以长白山风灾区为例 [J]. 东北师大报(自然科学版), 2019, 51(2): 130~139.
Gao X, Zhang YJ, Xu JW, Jin YH, Guo XY, et al. Analysis of wind disturbance-inducing factors in temperate forest: a case of typhoon disturbed area in Changbai Mountain [J]. *Journal of Northeast Normal University (Natural Science Edition)*, 2019, 51(2): 130~139.

- [6] 莹英华, 许嘉巍, 梁宇, 宗盛伟. 火山干扰下的长白山植被分布规律 [J]. 地理科学, 2013, 33(2): 203–208.
- Jin YH, Xu JW, Liang Y, Zong SW. Effects of volcanic interference on the vegetation distribution of Changbai Mountain [J]. *Scientia Geographica Sinica*, 2013, 33(2): 203–208.
- [7] 赵大昌. 长白山火山爆发和植被发展演替关系的初步探讨 [J]. 自然资源, 1984, 4(1): 72–78.
- Zhao DC. A preliminary study on the relationship between volcanic eruption and vegetation development and succession in Changbai Mountain [J]. *Resources Science*, 1984, 4(1): 72–78.
- [8] Jin YH, Xu JW, He HS, Tao Y, Wang HY, et al. Effects of catastrophic wind disturbance on formation of forest patch mosaic structure on the western and southern slopes of Changbai Mountain [J]. *Forest Ecol Manag*, 2021, 481: 118746.
- [9] 邹春静, 王晓春, 韩士杰. 长白山岳桦种群过渡带位置的研究 [J]. 应用生态学报, 2004, 4(12): 2217–2220.
- Zou CJ, Wang XC, Han SJ. Position of *Betula ermanii* population ecotone in Changbai Mountains [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 4(12): 2217–2220.
- [10] 王晓东, 褚丽娟, 费龙, 刘惠清, 吴正方. 长白山西坡郁闭型林线不同植物种群动态特征差异研究 [J]. 东北师大学报 (自然科学版), 2019, 51(3): 115–121.
- Wang XD, Chu LJ, Fei L, Liu HQ, Wu ZF. Contrastive analysis of different population dynamics at close treeline on western slope of Changbai Mountains [J]. *Journal of Northeast Normal University (Natural Science Edition)*, 2019, 51(3): 115–121.
- [11] 王晓东, 刘惠清. 长白山突变型林线岳桦对气候变化的响应 [J]. 山地学报, 2011, 29(5): 551–560.
- Wang XD, Liu HQ. Climatic Response of *Betula ermanii* from closed treeline in Changbai Mountains [J]. *Mountain Research*, 2011, 29(5): 551–560.
- [12] 周以良, 李景文. 中国东北东部山地主要植被类型的特征及其分布规律 [J]. 植物生态学与地植物学丛刊, 1964(2): 190–206.
- [13] 刘琪璟, 王战, 王少先. 长白山近期火山爆发对高山亚高山植被的影响 [J]. 地理科学, 1993(1): 57–61.
- Liu QJ, Wang Z, Wang SX. Effects of recent volcanic eruptions on alpine and subalpine vegetation in the Changbai Mountain [J]. *Scientia Geographica Sinica*, 1993(1): 57–61.
- [14] 王晓春, 韩士杰, 邹春静, 周晓峰. 长白山岳桦种群格局的地统计学分析 [J]. 应用生态学报, 2002, 13(7): 781–784.
- Wang XC, Han SJ, Zou CJ, Zhou XF. Geostatistical analysis of the pattern of *Betula ermanii* population in Changbai Mountain [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, © Plant Science Journal 2002, 13(7): 781–784.
- [15] 郭聃. 长白山植被垂直带地形控制机制研究 [D]. 长春: 东北师范大学, 2014.
- [16] 于大炮, 唐立娜, 王绍先, 王顺忠, 代力民. 长白山北坡植被垂直带群落交错区的定量判定 [J]. 应用生态学报, 2004, 15(10): 1760–1764.
- Yu DP, Tang LN, Wang SX, Wang SZ, Dai LM. Quantitative methodologies for ecotone determination on north slope of Changbai Mountains [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(10): 1760–1764.
- [17] 周晓峰, 王晓春, 韩士杰, 邹春静. 长白山岳桦苔原过渡带动态与气候变化 [J]. 地学前缘, 2002, 9(1): 227–231.
- Zhou XF, Wang XC, Han SJ, Zou CJ. The effect of global climate change on the dynamica of *Betula ermanii*-tundra ecotone in the Changbai Mountains [J]. *Earth Science Frontiers*, 2002, 9(1): 227–231.
- [18] Du HB, Liu J, Li MH, Ulf B, Yang Y, et al. Warming-induced upward migration of the alpine treeline in the Changbai Mountains, northeast China [J]. *Global Change Biol*, 2018, 24(3): 1256–1266.
- [19] 奚为民, 陶建平, 李旭光. 强风干扰对森林生态系统的复杂影响: 研究进展和未来展望. 中国科学技术协会、重庆市人民政府. 自主创新与持续增长第十一届中国科协年会论文集(1) [C]. 中国科学技术协会、重庆市人民政府: 中国科学技术协会学会学术部, 2009: 410–429.
- [20] Zong SW, He HS, Liu K, Du HB, Wu ZF, et al. Typhoon diverged forest succession from natural trajectory in the treeline ecotone of the Changbai Mountains, Northeast China [J]. *Forest Ecol Manag*, 2018, 407(5): 75–83.
- [21] Hoshino D, Nishimura N, Yamamoto S. Age, size structure and spatial pattern of major tree species in an old-growth *Chamaecyparis obtusa* forest, Central Japan [J]. *Forest Ecol Manag*, 2001, 152(1): 31–43.
- [22] Dang HS, Zhang YJ, Zhang K, Jiang MX, Zhang QF. Age structure and regeneration of subalpine fir (*Abies fargesii*) forests across an altitudinal range in the Qinling Mountains, China [J]. *Forest Ecol Manag*, 2010, 259(3): 547–554.
- [23] 于传宗, 慕宗杰, 特日格勒. 植物种群空间分布格局的研究方法 [J]. 畜牧与饲料科学, 2008(5): 40–42.
- [24] 赵维俊, 王顺利, 孟好军, 马剑, 牛赟. 祁连山排露沟流域青海云杉种群结构与空间分布格局 [J]. 中南林业科技大学学报, 2018, 38(11): 75–80.
- Zhao WJ, Wang SL, Meng HJ, Ma J, Niu Y. Population structure and spatial distribution pattern of *Picea crassifolia* in Pailugou Basin, Qilian Mountains [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2018, 38(11): 75–80.
- [25] 周胜男, 梁宇, 贺红士, 吴志伟. 火山喷发后植被演替的影响因子 [J]. 生态学杂志, 2016, 35(1): 234–242.

- Zhou SN, Liang Y, He HS, Wu ZW. Factors affecting vegetation succession after volcano eruption [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(1): 234–242.
- [26] Marler TE, Del MR. Primary succession along an elevation gradient 15 years after the eruption of Mount Pinatubo, Luzon, Philippines [J]. *Pac Sci*, 2011, 65(2): 157–173.
- [27] 于大炮, 周莉, 董百丽, 代力民, 王庆礼. 长白山北坡岳桦种群结构及动态分析[J]. 生态学杂志, 2004, 23(5): 30–34. Yu DP, Zhou L, Dong BL, Dai LM, Wang QL. Structure and dynamics of *Betula ermanii* population on the northern slope of Changbai Mountain [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2004, 23(5): 30–34.
- [28] 吴苗苗. 火山喷发后长白山森林景观恢复及其影响因素研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2021.
- [29] Peltola H, Kellomäki S. A mechanistic model for calculating windthrow and stem breakage of Scots pines at stand age [J]. *Silva Fenn*, 1993, 27(2): 99–111.
- [30] Jeffrey QC, Robinson IN, Daniel MM, Alan DV, Joerg T, et al. The steady-state mosaic of disturbance and succession across an old-growth Central Amazon forest landscape [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110(10): 3949–3954.
- [31] 李秀芬, 朱教君, 王庆礼, 刘足根. 森林的风/雪灾害研究综述[J]. 生态学报, 2005(1): 148–157.
- Li XF, Zhu JJ, Wang QL, Liu ZG. Forest damage induced by wind/snow: a review [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005(1): 148–157.
- [32] 郭利平, 姬兰柱, 张伟东, 张悦, 薛俊刚. 长山西坡风灾区森林恢复状况[J]. 应用生态学报, 2010, 21(6): 1381–1388.
- Guo LP, Ji LZ, Zhang WD, Zhang Y, Xue JG. Forest recovery state in wind disaster area of Changbai Mountains, Northeast China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(6): 1381–1388.
- [33] 王慧赟, 张英洁, 靳英华, 许嘉巍, 陶岩, 等. 长白山寒温带风灾区植被受损与灾后变化程度及其影响因素[J]. 应用生态学报, 2019, 30(5): 1580–1588.
- Wang HY, Zhang YJ, Jin YH, Xu JW, Tao Y, et al. Vegetation damage, post-disaster change degree and driving factors in the coldtemperate wind disaster area of Changbai Mountain, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(5): 1580–1588.
- [34] 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[J]. 生物多样性, 2004, 12(1): 164–173.
- Zhao SQ, Fang JY, Zong ZJ, Zhu B, Shen HH. Composition, structure and species diversity of plant communities along an altitudinal gradient on the northern slope of Mt. Changbai, Northeast China [J]. *Biodiversity Science*, 2004, 12(1): 164–173.
- [35] Yu DP, Wang G, Dai LM, Wang QL. Dendroclimatic analysis of *Betula ermanii* forests at their upper limit of distribution in Changbai Mountain, Northeast China [J]. *Forest Ecol Manag*, 2006, 240(1): 105–113.
- [36] 尹华军, 刘庆. 川西米亚罗亚高山云杉林种子雨和土壤种子库研究[J]. 植物生态学报, 2005(1): 108–115. Yin HJ, Liu Q. Seed rain and soil seed banks of *Picea asperata* in subalpine spruce forests, Western Sichuan, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2005, 29(1): 108–115.
- [37] 张希彪, 王瑞娟, 上官周平. 黄土高原子午岭油松林的种子雨和土壤种子库动态[J]. 生态学报, 2009, 29(4): 1877–1884.
- Zhang XB, Wang RJ, Shangguan ZP. Dynamics of seed rain and soil seed bank in *Pinus tabulaeformis* Carr. forests in erodedhilly loess regions of the Loess Plateau in China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(4): 1877–1884.
- [38] 位姗姗, 王洋, 于飞. 林线更新关键影响因子研究进展[J]. 生态学杂志, 2019, 38(11): 3535–3541.
- Wei SS, Wang Y, Yu F. Research advances in key factors affecting seedling regeneration above treeline [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, 38(11): 3535–3541.
- [39] Walker LR. Seedling and sapling dynamics of treefall pits in Puerto Rico [J]. *Biotropica*, 2000, 32(2): 262–275.
- [40] Lugo AE. Visible and invisible effects of hurricanes on forest ecosystems: an international review [J]. *Austral Ecol*, 2008, 33(4): 368–398.

(责任编辑: 周媛)