

# 兴安落叶松老龄林分幼苗天然更新及微生境特点

班 勇 徐化成

**摘要** 对落叶松老龄林幼苗天然更新及微生境研究采用样线法,沿样线设置样方,调查样方内幼苗数、测定环境变量。结果表明,原始老龄林各环境变量中地表层的作用最突出,光照的作用最小,灌木层居中。一般,枯落物、根系盘结层和苔藓的作用较大,其中枯落物对苔藓的发育有抑制作用。抑制兴安落叶松更新的主要因素:在丛桦落叶松林中主要是草本植物、赤杨落叶松林为苔藓厚度、杜香落叶松林为苔藓厚度和根系盘结层厚度。

**关键词** 兴安落叶松、老龄林、幼苗、天然更新、微生境

大兴安岭林区是我国主要林区之一。兴安落叶松林又是大兴安岭最重要的森林类型,其中老龄林在维持整个林区森林的稳定和经济持续发展方面起着关键作用。因此研究兴安落叶松老龄林的微生境特点和兴安落叶松幼苗天然更新对林区生物多样性的保护以及确定适宜的主伐更新方式有重要意义。树木个体对环境因子的敏感程度随年龄增大而减弱<sup>[1,2]</sup>。幼苗的存活依赖于许多微生境因子,光照、温度和水分状况对灌木、草类<sup>[3]</sup>、苔藓<sup>[4,5]</sup>、枯落物层<sup>[6]</sup>、根系盘结层<sup>[7]</sup>以及落叶松更新的影响十分显著。

林业部综合队<sup>1)</sup>曾于50年代对兴安落叶松(*Larix gmelini* (Rupr.) Rupr.)的更新条件做过调查,结果是以林分为基本单位,仅反映林分总的状况与更新数量的相关。事实上,林分内生境异质性很大。所以,本文将在讨论特定微生境的特点和环境变量相关关系的基础上,研究落叶松更新的主要影响因素。

## 1 研究地点概况

研究地点位于大兴安岭北部的满归林业局,地处寒温带,大陆性气候,年平均气温只有-6℃,年均降水量440 mm,多集中在7~8月份。土壤以灰化棕色针叶林土和表潜棕色针叶林土为主。土层浅薄,一般仅30~40 cm。土壤有机质分解不良,表土多为粗腐殖质,各土层均为酸性反应,有永冻层或季节行冻层。灰化棕色针叶林土分布在坡地,表潜棕色针叶林土在坡麓谷缘平缓的地形上。落叶松老龄林分年龄在200 a以上,主要林型有丛桦落叶松林、赤杨落叶松林和杜香落叶松林。丛桦落叶松林位于平坦开阔的地形,土层较厚,有永冻层。乔木混有少量白桦(*Betula platyphylla* Suk.),下木稀少,由丛桦(*B. fruiticosa* Pall.)、水葡萄茶藨子(*Ribes procumbens* Pall.)等构成。草本灌木层中主要有苔草(*Carex* spp.)和越桔(*Vaccinium*

1995-01-23 收稿。

班勇助理研究员(中国林业科学研究院林业研究所 北京 100091);徐化成(北京林业大学)。

1)林业部综合队. 大兴安岭森林资源调查报告. 1954, (5).

*vitis-idaea* L.), 藓类发达, 以泥炭藓(*Sphagnum* spp.) 和赤茎藓(*Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitt.) 为主。赤杨落叶松林一般分布在山体上部海拔 700~1 000 m 阴坡或半阴坡, 生境较湿冷, 下木以东北赤杨(*Alnus mandshrica* (Call.) Hand. - Mzt.) 和兴安杜鹃(*Rhododendron dahoricum* L.) 为主, 草本小灌木层有杜香(*Ledum palustre* L. var. *angustum* E. Busch.)、越桔和红花鹿蹄草(*Pirola incarnata* Fisch.) 等, 林下藓类十分发育, 以塔藓(*Hylacomium splendens* (Hedw.) B. S. G.) 为代表。杜香落叶松林主要分布在 500~800 m 阴坡或半阴坡的缓坡上, 土壤水分较多。散生少量兴安杜鹃等下木。草本小灌木层以杜香占优势, 其次为越桔, 草本植物稀少。藓类甚发育, 主要有赤茎藓、曲尾藓(*Dicranum majus* Turn.) 和桧叶金发藓(*Polytrichum juniperinum* Hedw.) 等。

## 2 研究方法

选择 3 块样地, 分别位于丛桦落叶松林、赤杨落叶松林和杜香落叶松林内, 各林分在 50 a 内未发生过火烧。测定的变量包括光照百分率, 大灌木层、小灌木层、草本层、苔藓层盖度以及根系盘结层厚度, 幼苗附近苔藓和枯落物厚度。对于后 2 项因子, 若样方内没有幼苗就在样方中心处调查, 若有 2 株以上幼苗则求算各株幼苗处该变量的均值。其中光照百分率系指某样方光照强度与该时刻林外空旷地光照强度之比。光照强度通过 ST-80 型数字式照度计测定。本研究于 1991 年进行。由于 5 年生个体的数量一般较稳定, 因此主要研究 2 年生幼苗存活的主要影响因素。

数据分析采用两种方法。主分量法反映微生境的特点和各生境因子间的相关关系; 逐步回归法筛选影响幼苗存活的主要因子。原始数据先进行了标准化处理。

## 3 研究结果

### 3.1 各生境变量相互关系

生境的变量较多, 一般 8~12 个, 本研究在每种生境上的观测数据, 最多者多达 1 000 个左右。采用主分量分析, 根据相关矩阵研究各变量的相关关系, 通过因子载荷矩阵把多个变量化为几个综合变量, 以此筛选出各生境上起主要作用的变量。位于前面的主分量代表性强, 反映所代表的原变量起的作用大。

表 1 是主分量分析中各变量相关关系矩阵。对于丛桦林, 枯落物层厚度与许多其它变量的相关达显著水平。与光呈反相关, 与大灌木和草本盖度呈正相关, 与苔藓盖度及枯落物层厚度呈反相关(在该生境上未测定苔藓厚度变量)。根系盘结层厚度与小灌木和草本盖度均呈极显著水平的正相关。在赤杨落叶松林内, 各变量之间相关系数达到显著水平不多, 只是苔藓盖度与枯落物层厚度呈极显著反相关, 与苔藓层厚度呈极显著正相关。小灌木盖度与根系盘结层厚度有关。在杜香落叶松林内, 光照百分率与根系盘结层厚度呈显著反相关, 小灌木盖度与草本和苔藓层盖度呈极显著反相关。苔藓盖度与苔藓层厚度呈极显著正相关, 两者与枯落物层厚度均呈极显著反相关。

### 3.2 起主要作用的生境变量

将原始老龄林环境变量主分量分析中的载荷系数矩阵列于表 2。结果表明, 在丛桦落叶松

表 1 兴安落叶松原始老龄林各生境变量的相关系数

林分	生境变量	光照 (%)	大灌木盖度	小灌木盖度	草本盖度	苔藓盖度	枯落物厚度	根系盘结层厚度	苔藓层厚度
丛桦落叶松林	光照 (%)	1.000 0							—
	大灌木盖度	0.047 5	1.000 0						—
	小灌木盖度	-0.064 0	-0.079 5	1.000 0					—
	草本盖度	-0.157 2	0.031 7	-0.155 7	1.000 0				—
	苔藓盖度	-0.003 5	0.187 3	0.090 6	0.080 5	1.000 0			—
	枯落物厚度	-0.204 8*	0.210 1*	-0.188 1	0.242 1*	-0.196 5*	1.000 0		—
	根系盘结层厚度	-0.102 6	0.005 7	0.292 5**	0.319 5**	-0.012 0	0.386 5**	1.000 0	—
赤杨落叶松林	光照 (%)	1.000 0							—
	大灌木盖度	-0.046 7	1.000 0						—
	小灌木盖度	0.029 0	-0.084 4	1.000 0					—
	草本盖度	0.103 2	-0.081 5	-0.162 5	1.000 0				—
	苔藓盖度	0.065 3	-0.038 4	-0.066 6	-0.043 2	1.000 0			—
	枯落物厚度	-0.101 1	0.049 1	0.097 4	0.008 9	-0.394 9**	1.000 0		—
	根系盘结层厚度	0.009 3	0.006 7	0.214 2*	-0.108 2	0.059 3	0.023 8	1.000 0	—
苔藓层厚度	0.029 6	0.033 9	-0.093 6	-0.026 5	0.653 2**	-0.391 8**	0.073 9	1.000 0	
杜香落叶松林	光照 (%)	1.000 0							—
	大灌木盖度	-0.028 5	1.000 0						—
	小灌木盖度	0.186 9	-0.034 1	1.000 0					—
	草本盖度	0.109 4	-0.036 3	-0.269 1**	1.000 0				—
	苔藓盖度	-0.116 1	0.112 7	-0.257 8**	-0.056 1	1.000 0			—
	枯落物厚度	0.074 2	-0.018 9	0.120 9	0.054 7	-0.679 4**	1.000 0		—
	根系盘结层厚度	-0.200 7*	0.027 8	-0.049 6	-0.000 2	0.141 4	-0.155 7	1.000 0	—
苔藓层厚度	0.071 8	-0.028 2	-0.092 8	-0.115 4	0.714 5**	-0.631 5*	0.048 7	1.000 0	

注：(1) \* 示相关显著(0.05 水平)，\* \* 示相关极显著(0.01 水平)；(2)在丛桦落叶松林中未测定苔藓层厚度变量；下同。

表 2 兴安落叶松原始老龄林生境变量主分量分析中的载荷系数矩阵

林分	生境变量	主分量							
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
丛桦落叶松林	光照 (%)	-0.417 6	0.006 5	0.191 8	0.262 4	0.650 2	0.521 7	-0.155 5	—
	大灌木盖度	0.157 7	0.667 9	0.254 3	0.380 9	0.304 9	-0.388 5	0.190 0	—
	小灌木盖度	0.356 6	-0.487 5	0.699 3	0.064 5	-0.128 2	0.002 6	-0.177 0	—
	草本盖度	0.543 6	0.299 0	-0.377 7	-0.505 5	0.256 4	0.155 9	-0.211 8	—
	苔藓盖度	-0.063 1	0.484 4	0.625 8	-0.335 7	-0.046 0	-0.014 5	-0.113 6	—
	枯落物厚度	0.772 9	0.009 6	-0.093 8	0.392 6	0.076 9	-0.151 7	-0.344 3	—
	根系盘结层厚度	0.766 3	-0.113 3	0.141 3	-0.062 1	0.115 3	0.381 4	0.450 1	—
累积贡献率 (%)	23.646 5	40.901 7	56.321 7	70.176 2	83.266 3	94.048 1	100.000 0	—	
赤杨落叶松林	光照 (%)	-0.079 9	0.300 6	-0.031 9	-0.865 8	0.271 7	-0.024 5	-0.259 0	0.098 0
	大灌木盖度	-0.059 2	-0.155 1	-0.778 7	0.219 7	0.455 6	0.257 0	-0.190 6	-0.079 5
	小灌木盖度	-0.033 5	0.696 8	0.033 7	0.205 4	-0.337 3	0.464 6	-0.291 5	0.235 3
	草本盖度	-0.070 3	-0.353 1	0.653 1	0.238 4	0.514 4	0.145 7	-0.283 6	0.141 3
	苔藓盖度	0.858 8	-0.090 7	-0.015 1	-0.050 2	0.013 8	0.109 5	0.185 2	0.175 5
	枯落物厚度	-0.632 1	0.295 9	-0.005 4	0.010 1	0.316 9	0.137 9	0.549 4	0.302 4
	根系盘结层厚度	0.205 8	-0.620 8	-0.085 2	0.341 3	0.241 3	-0.588 9	-0.137 2	0.153 2
苔藓层厚度	0.840 7	-0.130 4	-0.093 2	-0.069 6	0.094 2	0.074 7	0.091 5	0.293 7	
累积贡献率 (%)	24.327 7	42.726 5	53.014 8	68.097 3	78.291 4	86.388 4	93.753 6	100.000 0	
杜香落叶松林	光照 (%)	-0.216 7	0.597 4	0.497 5	0.009 2	-0.323 6	-0.407 7	0.256 2	-0.088 5
	大灌木盖度	0.074 8	0.024 3	-0.151 1	0.973 1	-0.055 4	0.020 4	0.131 7	0.002 8
	小灌木盖度	-0.354 1	-0.562 6	-0.441 0	-0.153 6	-0.243 9	0.405 1	0.326 9	0.075 3
	草本盖度	-0.061 9	-0.355 3	0.758 7	0.065 8	-0.333 8	0.415 2	-0.003 1	0.077 8
	苔藓盖度	0.900 9	0.129 5	0.050 9	0.078 6	0.047 4	0.026 6	-0.032 5	0.151 5
	枯落物厚度	0.838 6	-0.192 2	-0.010 3	0.063 6	0.057 7	-0.186 2	-0.037 9	0.458 8
	根系盘结层厚度	0.277 2	-0.861 2	-0.390 9	-0.064 3	-0.363 1	-0.165 6	-0.156 3	0.034 9
苔藓层厚度	0.811 6	0.362 6	0.092 7	-0.113 9	0.030 8	-0.040 6	0.097 7	0.311 0	
累积贡献率 (%)	28.547 0	48.548 1	62.550 5	73.877 3	83.605 3	90.026 2	96.099 6	100.000 0	

林中第一主分量主要反映了枯落物厚度、根系盘结层厚度和草本盖度,第二主分量只反映大灌木盖度,第三主分量反映小灌木盖度和苔藓盖度,第四主分量反映草本盖度。在赤杨林内,第一主分量主要反映苔藓盖度和厚度以及枯落物厚度,第二主分量反映小灌木盖度和根系盘结层厚度,第三主分量反映大灌木和草本盖度,第四主分量主要反映光照%。在杜香林内,第一主分量主要反映苔藓层盖度和厚度以及枯落物层厚度,第二主分量反映盘结层厚度、光照%和小灌木盖度,第三主分量反映草本盖度,第四主分量反映大灌木盖度。

纵观上述3个林型各主分量对原变量的载荷状况,共同点是:一般第一主分量主要反映林分下层如枯落物、苔藓和草本;第二、三主分量主要反映灌木层和根系盘结层;第四(或第五)主分量则主要反映光照状况。

### 3.3 影响幼苗发生存活的因子

原始老龄林中各环境变量对落叶松2年生幼苗数量的逐步回归结果列于表3。丛桦林的2年生幼苗数显著地受草本盖度所影响,草本盖度大不利于幼苗存活。其余3个变量的影响力均很小。苔藓对赤杨林内幼苗数量影响大,其余如根系盘结层厚、小灌木盖度、草本盖度等影响力均较小。杜香林表现出的情形与赤杨林相似,只是苔藓对幼苗更新的作用更为突出。

表3 原始老龄林环境变量对幼苗数量的逐步回归方程

林 分	回 归 方 程	复相关系数
丛桦落叶松林	$N=1.736-1.539x_4-0.054x_2-0.052x_8-0.021x_3$	0.852
赤杨落叶松林	$N=0.677+0.375x_9-0.074x_8-0.068x_3+0.026x_4$	0.652
杜香落叶松林	$N=-2.875+2.938x_9-1.188x_8-0.031x_3$	0.990

注: $N$ 为2年生幼苗株数, $x$ 为环境变量。其中, $x_2$ 大灌木盖度, $x_3$ 小灌木盖度, $x_4$ 草本盖度, $x_8$ 根系盘结层厚度, $x_9$ 苔藓厚度。

## 4 结语与讨论

### 4.1 各生境变量相互关系

上述3种类型的落叶松原始林,比较一致的是,苔藓盖度与厚度均呈极显著正相关,而苔藓与枯落物呈显著负相关,显然枯落物对苔藓有抑制作用;不同的是,在丛桦林中根系盘结层与小灌木、草本盖度和枯落物层厚度达显著相关水平。而大灌木、小灌木、草本、苔藓之间均达不到显著水平。在赤杨林中,根系盘结层仅与小灌木盖度有关,而大灌木、小灌木、草本和苔藓之间无紧密关系。在杜香林中根系盘结层除与光照百分比有关外,与其它因子相关达不到显著水平。但是小灌木与草本则呈显著负相关。可见,在丛桦林中枯落物层厚度和根系盘结层厚度是与许多其它变量有关的。在杜香林中除根系盘结层和枯落物层外,小灌木与草本和苔藓之间相关关系较紧密,可作为另一类互有关系的变量。枯落物和根系盘结层分别来自各生境上占优势的种大灌木、小灌木或草本植物。

### 4.2 起主要作用的生境变量

原始老龄林各生境变量中地表层的作用最突出,光照的作用最小,灌木层居中。一般,枯落物厚度、根系盘结层和苔藓的作用很大,但是在丛桦林苔藓的作用较小,草本的作用很大。不同的是,在丛桦林中苔藓的作用不突出,草本起的作用却很大。杜香林和赤杨林内苔藓的作用突出。而杜香林内光照起的作用较大,可能与该林型树冠郁闭度有关。

### 4.3 影响更新因素

从原始林内筛选出的各林型影响更新的因子与主分量分析的结果(主要环境变量)有很好的-一致性。原始老龄林内下层植被影响更新效果。丛桦林内草本是影响更新的主要变量,赤杨林为苔藓厚度,杜香林为苔藓厚度和根系盘结层厚度。成片生长的苔藓具有很强的蓄水能力,苔藓厚度代表一种水分状况,由于苔藓的生长使土壤水分不至于过分丧失,保持土壤中一定的湿度,对落叶松幼苗发生存活极为有利,但苔藓太薄对更新的作用不大<sup>[4]</sup>。然而,由于丛桦林内苔藓非常发达,更新与否反而决定于呈小斑块状分布的草本植物的多少(反相关)。苔藓很难竞争得过草本植物,一旦草本植物繁茂起来苔藓便被排挤出去<sup>[8]</sup>。

### 参 考 文 献

- 1 Harper J L. Population Biology of Plants. New York: Academic Press, 1977.
- 2 Parrash J A D, Bazzaz F A. Ontogenetic niche shifts in old-field annuals. Ecology, 1985, 66: 1296~1302.
- 3 顾云春. 大兴安岭几个主要森林类型的天然更新. 林业调查规划, 1980, (4): 21~27.
- 4 刘琪景, 王战. 长白山岳桦林倒木及其与更新的关系. 森林生态系统研究, 1992, 6: 63~67.
- 5 Gibson D L., Good R E. The seedling habitat of *Pinus echinata* and *Melampyrum lineare* in oak-pine forest of the New Jersey Pineland. Oikos, 1987, 49: 91~100.
- 6 杜亚娟, 徐化成, 于汝元. 兴安落叶松林下植被、枯枝落叶层和动物对幼苗发生影响的研究. 北京林业大学学报, 1993, 15(4): 12~20.
- 7 徐化成, 郭中凌, 于汝元. 大兴安岭落叶松幼苗发生条件的研究. 北京林业大学学报, 1990, 12(增3): 15~25.
- 8 胡人亮. 苔藓植物学. 北京: 高等教育出版社, 1987.

## Natural Regeneration of *Larix gmelini* Seedlings and Micro-habitat in Old-growth *Larix gmelini* Forests

Ban Yong Xu Huacheng

**Abstract** In the old-growth *Larix gmelini* forests, natural seedlings and their micro-habitat were studied by using line transect method. The quadrats, in which the number of seedlings and habitat variate were measured, were set up along the line. The results show that forest floor plays the most important role, shrub layer the second, and light the last. As for the forest floor, the litter, root layer and mosses occupy a remarkable position. The litter inhibites the mosses development. The major factors that inhibit natural regeneration were grasses in *L. gmelini*-*Betula fruticosa* forest, moss thickness in *L. gmelini*-*Alnus mandshurica* forest, moss thickness and root layer in *L. gmelini*-*Ledum palustre* forest.

**Key Words** *Larix gmelini*, old-growth forests, seedlings, natural regeneration, micro-habitat