

五大连池火山森林群落多样性与稳定性

谢立红¹, 曹宏杰¹, 黄庆阳¹, 杨帆¹, 王继丰¹, 王建波¹, 倪红伟^{1,2}

(1. 黑龙江省科学院 自然与生态研究所 湿地与生态保育国家地方联合工程实验室, 黑龙江 哈尔滨 150040;
2. 黑龙江省林业科学院, 黑龙江 哈尔滨 150040)

摘要: 【目的】五大连池完好的内陆单成因火山地貌, 原生而完整的植被演替过程, 是研究植被演替与生物多样性系统发育等的理想场所。研究五大连池火山森林群落物种多样性与稳定性特征, 以及群落物种多样性与稳定性关系, 为五大连池火山森林植被的演替、恢复与可持续发展提供科学依据。【方法】以4座老期火山森林群落为对象, 对群落结构数量特征、群落内乔木、灌木和草本层物种多样性指数、群落年龄结构及紫椴 *Tilia amurensis* 和蒙古栎 *Quercus mongolica* 种群的年龄结构进行了研究。【结果】①各山体森林群落的乔木层和灌木层物种数北坡较南坡丰富。总体来看, 重要值 ≥ 1 的树种仅南坡有1种, 群落树种组成简单。②各山体整体上北坡群落物种的 Margalef 指数和 Shannon-Wiener 指数从大到小依次为乔木层、草本层、灌木层, Simpson 指数和 Pielou 指数从大到小依次为乔木层、灌木层、草本层; 南坡群落物种的各种多样性指数从大到小依次为草本层、乔木层、灌木层。③森林群落的年龄结构南北坡向都是稳定型, 紫椴和蒙古栎种群的年龄结构也都是稳定型, 为稳定群落。④北坡乔木层和灌木层的物种多样性指数高于南坡, 而草本层的多样性指数低于南坡, 同时南北坡向间群落物种多样性各指数呈极显著 ($P < 0.01$) 或显著 ($P < 0.05$) 差异, 且变异系数都较大。【结论】五大连池老期火山森林群落结构较简单, 北坡群落物种多样性较高, 且群落稳定状态更好。图6表4参31

关键词: 森林生态学; 五大连池火山; 森林群落; 物种多样性; 年龄结构; 群落稳定性

中图分类号: S718.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2021)02-0235-11

On the diversity and stability of forest communities in Wudalianchi Volcanoes

XIE Lihong¹, CAO Hongjie¹, HUANG Qingyang¹, YANG Fan¹, WANG Jifeng¹, WANG Jianbo¹, NI Hongwei^{1,2}

(1. National and Provincial Joint Engineering Laboratory of Wetlands and Ecological Conservation, Institute of Natural Resources and Ecology, Heilongjiang Academy of Sciences, Harbin 150040, Heilongjiang, China; 2. Heilongjiang Academy of Forestry, Harbin 150040, Heilongjiang, China)

Abstract: [Objective] Wudalianchi Volcanoes, with its intact inland monogenetic volcanic landform and a complete vegetation succession process, is an ideal place to research matters like vegetation succession and the development of biodiversity system development. With a survey conducted of the species diversity and stability of forest community as well as the relationship between species diversity and stability, this study is an attempt to provide scientific basis for the succession, restoration and sustainable development of forest vegetation in Wudalianchi Volcanoes. [Method] Targeting at four old volcanic forest communities, the study has mainly investigated the quantitative characteristics of community structure, the species diversity of the tree, shrub and

收稿日期: 2020-04-03; 修回日期: 2020-11-17

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31770497); 黑龙江省院所基本应用技术研究专项 (ZNBZ2018ZR05, ZNBZ2019ZR01, ZNBZ2020ZR04); 黑龙江省科学院预研项目 (YY2019ZR01)

作者简介: 谢立红 (ORCID: 0000-0001-8094-9862), 副研究员, 从事生态学研究。E-mail: Xielihong903@163.com。

通信作者: 倪红伟 (ORCID: 0000-0003-0087-0498), 研究员, 博士, 博士生导师, 从事生态学研究。

E-mail: nihongwei2000@163.com

herb layer, the age structure of community and the age structure of *Tilia amurensis* and *Quercus mongolica* populations. [Result] (1) The number of species in the tree and shrub layer of each mountain forest community was bigger on the north slope than that on the south slope: with only one species with an important value ≥ 1 found on the south slope, the composition species of the whole community showed little complexity. (2) On the north slope, the Margalef index and the Shannon-Wiener index of the tree and herb layer are larger than those of the shrub layer while the Simpson index and the Pielou index of the tree and shrub layer are larger than those of the herb layer yet on the south slope, all species diversity indexes of the herb and tree layer are larger than those of the shrub layer. (3) The age structure of forest community was stable on both north and south slopes, so was the age structure of *T. amurensis* and *Q. mongolica* populations, which indicated the stability of the communities. (4) On the north slope, the species diversity of the tree and shrub layer are bigger than that of the south slope, while that of the herb layer is smaller than that of the south slope. Moreover, the species diversity of the communities on the north and south slopes show either extremely significant or significant differences, with a large coefficient of variation. [Conclusion] The community structure of the old volcanic forest in the Wudalianchi Volcanoes was simple and the north slope enjoyed a bigger species diversity and higher community stability when compared with the south slope. [Ch, 6 fig. 4 tab. 31 ref.]

Key words: forest ecology; Wudalianchi Volcanoes; forest community; species diversity; age structure; community stability

植物群落的空间(地带性)特征和时间(演替动态)特征都会反映在物种多样性这一重要的群落信息上^[1]。森林群落的物种组成与结构是生态系统功能和过程的基础,既能反映群落的种间关系,也可表现环境对物种的影响,同时也是衡量植物群落稳定的重要尺度和方式^[2]。物种多样性是物种丰富度和分布均匀性的综合反映,体现了群落的结构类型、组织水平、发展阶段、稳定程度和生境差异^[3-4],分析植物群落的结构和物种多样性,对揭示群落的更新、稳定性与演替规律具有重要的意义^[5]。稳定性是群落内部各个植物种群、动物种群、微生物种群、土壤环境、气候等相互作用和生物运动的结果,是在群落演替进化过程中形成和表现的^[6]。稳定性是植物群落结构与功能的综合特征,是生态系统存在的必要条件和重要功能表现^[7]。物种多样性和稳定性是植物群落的2个属性,它们之间的相互关系和相互影响一直受到生态学家的关注^[8]。火山喷发为研究植被演替尤其是原生演替提供了难得的条件^[9]。五大连池火山处于大小兴安岭和松嫩平原的交错地带,至今历经了7次火山喷发,形成了14座火山,拥有大陆上保存完整、分布集中、形态典型、种类最齐全的新老期火山地质地貌^[10]。五大连池火山区生态条件独特复杂,由熔岩裸地到演化中的不同生境内可见低等植物和高等植物(演替中的不同植被生态系列)^[11]。五大连池完好的内陆单成因火山地貌,原生而完整的植被演替过程,且地处植被交错区(大小兴安岭植被交错带),是研究火山干扰和植被演替与生物多样性系统发育等的理想场所^[12]。近年来,对火山森林群落的物种多样性有大量研究。如牟长城等^[13]研究了长白山林区森林/沼泽交错群落的植物多样性,郝占庆等^[14-17]研究了长白山北坡植物群落物种多样性,姜萍等^[18]研究了长白山南坡森林群落组成-结构以及树种多样性。然而,对五大连池火山森林群落的多样性和稳定性研究尚未有报道。本研究以五大连池4座老期火山为研究对象,从森林群落多样性指数、年龄结构和优势树种的存活曲线入手,分析森林群落多样性与稳定性,为五大连池火山森林植被的演替、恢复与可持续发展提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

五大连池火山群(48°30'~48°50'N, 126°00'~126°45'E)中心区由新期火山活动形成的巨大熔岩流——石龙、2座年轻火山和巨大的熔岩形成的石龙台地和火山堰湖群构成,四周由老期火山活动形成的玄武岩台地构成,台地上环布12座老期火山和众多熔岩流,是中国第1个以火山自然环境及生态系统为保护对象的自然保护区^[19]。

本研究选取东焦得布山 (48°39'13"N, 126°16'30"E)、小孤山 (48°40'45"N, 126°22'06"E)、尾山 (48°47'23"N, 126°15'26"E) 和南格拉球山 (48°44'13"N, 126°00'46"E) 4 座老期火山。研究区属温带大陆性季风气候, 年平均气温 -0.5 °C, 年平均降水量 476.3 mm, 年均无霜期 121 d。研究区主要森林植被类型为温带落叶阔叶混交林, 主要包括蒙古栎 *Quercus mongolica* 林和落叶阔叶林等。乔木优势树种南坡为蒙古栎和黑桦 *Betula davurica*, 北坡为紫椴 *Tilia amurensis* 和色木槭 *Acer mono* 等。研究区分布有暗棕壤性火山灰土和黑土性火山灰土^[20]。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与植被调查 于 2018 年 7 月中旬至 8 月中旬植物生长旺盛期, 采用样地调查法, 在老期火山东焦得布山 (高海拔 525 m、中海拔 475 m、低海拔 425 m), 小孤山 (高海拔 450 m、中海拔 425 m、低海拔 400 m), 尾山 (高海拔 510 m、中海拔 470 m、低海拔 430 m) 和南格拉球山 (高海拔 580 m、中海拔 520 m、低海拔 460 m) 的南坡和北坡, 每坡设置低、中、高 3 个海拔样地。乔木层共取 24 个样方, 每个样方面积 20 m×20 m, 分别记录乔木种类、个体数、胸径、树高和群落的总郁闭度及所有乔木层树种的幼苗更新情况, 用生长锥钻取胸径 ≥ 2.5 cm 的乔木; 灌木层分别设置 4 个 2 m×2 m 的小样方, 共 96 个样方, 记录灌木的密度、盖度、高度; 草本层分别设置 5 个 1 m×1 m 的小样方, 共 120 个样方, 记录草本的密度、盖度、高度。

1.2.2 样地资料处理 将野外采取的年轮样芯, 带回实验室固定在木槽内自然风干, 待木芯完全风干后, 用乳白胶固定在木槽上。固定后的芯样用砂粒由粗到细的砂纸打磨抛光, 直到年轮清晰可见。用 LINTAB 年轮分析仪测年^[21]。

1.2.3 多样性指数测度方法 采用 Margalef、Simpson、Shannon-Wiener 和 Pielou 等指数比较 4 座火山森林群落的丰富度、多样性和均匀度, 多样性指数计算参考文献 [3]。采用方差分析法 (ANOVA) 对各植物群落物种多样性指数进行差异性检验。多样性指数值均为平均值 ± 标准误。植物种类的重要值可体现植物在群落中的相对重要性: 乔木层重要值 (I_{V1}) = (相对密度 + 相对优势度 + 相对高度) / 3; 灌木和草本层重要值 (I_{V2}) = (相对高度 + 相对盖度 + 相对密度) / 3。

1.2.4 稳定性研究方法 森林群落的年龄结构是群落变化发展的内在依据, 因此, 通过对森林群落年龄结构分析, 可以测度群落的稳定性和动态^[22]。优势种或建群种的种群稳定对群落稳定有决定作用^[23]。选取群落乔木层年龄结构、乔木层重要值最高种群的年龄结构判定森林群落的稳定性。本研究龄级划分采用胸径 ≥ 2.5 cm (利用年轮样芯测定年龄) 的乔木划分, 龄级划分标准以 20 a 为 1 个龄级, I 龄级为 0~20 a、II 龄级为 20~40 a, III 龄级为 40~60 a, 其他龄级以此类推^[24]。统计分析后绘制群落的年龄结构图和种群的年龄结构图, 以此判断群落的稳定性。

2 结果与分析

2.1 森林群落结构特征

从表 1 可见: 乔木树种北坡最多的山体为 10 种, 南坡最多的山体为 6 种, 群落树种组成简单。研究区南北坡向上森林群落在结构数量上都有差异, 北坡各山体间乔木层和草本层的物种数目相差较大, 而南坡各山体间森林群落各层次在结构数量上差异不明显 (东焦得布山草本层除外)。

2.2 森林群落物种多样性特征

2.2.1 北坡森林群落物种多样性特征 从图 1 可见: 4 座火山北坡森林群落的各层次物种多样性指数有差异。Margalef 指数和 Shannon-Wiener 指数从大到小依次为乔木层、草本层、灌木层, 乔木层最大值分别为东焦得布山和尾山, 最小值都为小孤山; 灌木层最大值都为东焦得布山, 最小值分别为南格拉球山和尾山; 草本层最大值都为尾山, 最小值都为南格拉球山。Simpson 指数和 Pielou 指数从大到小依次为乔木层、灌木层、草本层, 乔木层最大值都为尾山, 最小值分别为小孤山和东焦得布山; 灌木层最大值都为东焦得布山, 最小值都为尾山; 草本层最大值分别为尾山和东焦得布山, 最小值都为南格拉球山。可见, 4 座火山北坡森林群落物种多样性主要受乔木层的影响; 乔木层尾山的多样性指数、优势度指数和均匀度指数都最高, 而小孤山的丰富度指数、多样性指数和优势度指数都最低; 灌木层东焦得布山 4 种多样性测度指标都最大, 而尾山多样性指数、优势度指数和均匀度都最小; 草本层尾山物种的丰富

表 1 五大连池火山森林群落的环境特征和数量特征

研究区	喷发时间/万a	海拔/m	坡向	乔木层		灌木层		草本层	
				盖度/%	种数	盖度/%	种数	盖度/%	种数
东焦得布山	17~19	531.9	北	60±13	10±1	50±16	12±1	20±4	24±3
			南	70±13	6±1	15±6	6±1	30±3	37±2
小孤山	28~34	453.5	北	70±7	5±1	25±2	9±1	5±2	11±1
			南	80±2	5±1	10±4	5±1	15±5	23±1
尾山	40~50	516.6	北	75±4	8±1	45±12	7±1	25±12	28±7
			南	80±0	4±1	20±6	5±0	20±3	17±3
南格拉球山	70~80	596.9	北	65±0	10±1	40±12	7±1	20±3	14±3
			南	60±6	3±1	10±3	4±1	30±9	23±1

说明：盖度和种数为群落内各样方的平均值±标准差

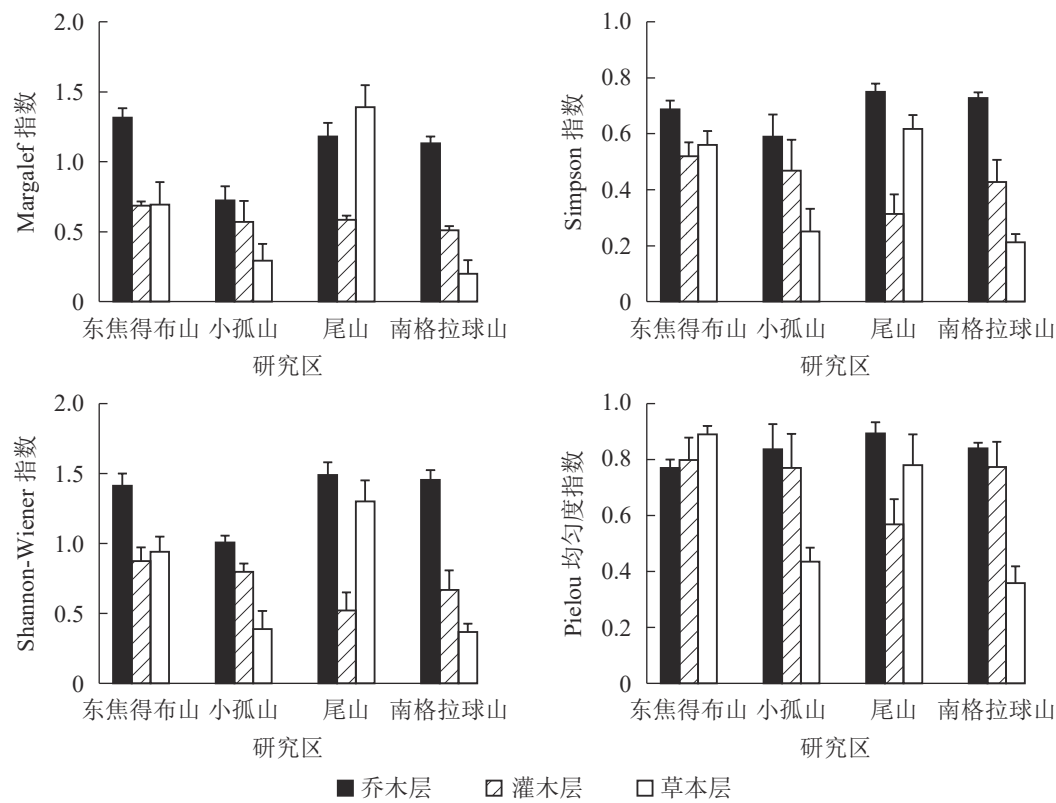


图 1 五大连池火山北坡森林群落物种多样性特征

Figure 1 Diversity index of forest communities in north slope of Wudalianchi Volcanoes

度指数、多样性指数和优势度指数都最高，而南格拉球山 4 种多样性测度指标都最低。方差分析表明：4 座火山北坡间，Margalef 在乔木层是极显著差异 ($P<0.01$)，在草本层是显著差异 ($P<0.05$)；Shannon-Wiener 指数在乔木层是显著差异外 ($P<0.05$)，其余群落内各层次的各种多样性指数均无显著差异 (表 2)。

4 座火山北坡间，群落内各层次的物种多样性指数呈不同变化。本研究用变异系数定量表示群落物种多样性指数空间变化程度的差异 (表 2)。草本层的各种多样性指数变化最大，乔木层的 Simpson 指数和 Pielou 指数变化最小。因此，乔木层在物种多样性指数的空间变化上比灌木层和草本层更稳定，草本层表现出最大的空间差异。

对 4 座火山北坡森林群落内各层次物种多样性指数进行相关分析 (表 3) 表明：乔木层与草本层的各指数均呈正相关性，而乔木层与灌木层、灌木层与草本层之间仅丰富度指数呈正相关性，其他各指数间

表 2 五大连池火山森林群落多样性指数的方差分析和变异系数

Table 2 One-way ANOVA and variation coefficient of the diversity index of forest communities in Wudalianchi Volcanoes												
多样性指数	层次	北坡				南坡				南北坡间		
		平均值	<i>F</i>	<i>P</i>	变异系数	平均值	<i>F</i>	<i>P</i>	变异系数	<i>F</i>	<i>P</i>	变异系数
Margalef指数	乔木层	1.087±0.076	8.436	0.007**	0.234	0.443±0.080	0.235	0.869	0.188	34.135	0.000**	0.505
	灌木层	0.588±0.039	0.871	0.495	0.125	0.196±0.058	0.472	0.711	0.455	32.885	0.000**	0.579
	草本层	0.644±0.181	4.220	0.046*	0.843	0.899±0.117	3.369	0.084	0.354	1.347	0.259	0.563
Simpson指数	乔木层	0.688±0.027	2.639	0.121	0.107	0.212±0.048	0.097	0.959	0.160	78.882	0.000**	0.573
	灌木层	0.432±0.041	1.155	0.385	0.200	0.160±0.049	0.701	0.581	0.562	18.448	0.000**	0.577
	草本层	0.409±0.070	3.849	0.057	0.506	0.611±0.038	2.252	0.170	0.154	6.020	0.023*	0.359
Shannon-Wiener指数	乔木层	1.342±0.074	4.687	0.036*	0.168	0.391±0.077	0.080	0.969	0.127	79.321	0.000**	0.611
	灌木层	0.716±0.073	1.156	0.384	0.216	0.244±0.073	0.616	0.626	0.526	20.742	0.000**	0.609
	草本层	0.750±0.160	3.306	0.078	0.605	1.193±0.110	4.108	0.056	0.264	5.020	0.036*	0.443
Pielou指数	乔木层	0.834±0.026	0.987	0.447	0.063	0.353±0.057	0.116	0.948	0.121	62.497	0.000**	0.443
	灌木层	0.728±0.049	1.204	0.369	0.147	0.306±0.091	0.746	0.558	0.582	17.356	0.000**	0.527
	草本层	0.615±0.087	3.958	0.053	0.418	0.809±0.026	0.446	0.727	0.044	4.234	0.052	0.280

说明：*表示差异显著($P<0.05$)；**表示差异极显著($P<0.01$)

表 3 五大连池火山森林群落层次间多样性指数的相关系数

Table 3 Correlation coefficients of the diversity index between forest community layers in Wudalianchi Volcanoes												
坡向	Margalef指数			Simpson指数			Shannon-Wiener 指数			Pielou指数		
	乔木层- 灌木层	乔木层- 草本层	灌木层- 草本层	乔木层- 灌木层	乔木层- 草本层	灌木层- 草本层	乔木层- 灌木层	乔木层- 草本层	灌木层- 草本层	乔木层- 灌木层	乔木层- 草本层	灌木层- 草本层
	北	0.493	0.312	0.117	-0.146	0.462	-0.342	-0.112	0.552	-0.404	-0.410	0.114
南	0.162	0.298	0.222	0.049	-0.243	0.275	0.124	-0.103	0.261	0.128	-0.264	0.476

均呈负相关。说明 4 座火山北坡森林群落物种多样性主要受乔木层和草本层的影响。

2.2.2 南坡森林群落物种多样性特征 从图 2 可见：4 座火山南坡森林群落中的各层次物种多样性有差异。Margalef 指数、Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数从大到小依次为草本层、乔木层、灌木层。乔木层 Margalef 指数、Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数最大值都是东焦得布山，最小值都是南格拉球山；乔木层 Pielou 指数最大值为小孤山，最小值为东焦得布山。灌木层 4 种多样性指数最大值都为南格拉球山，最小值都为尾山；草本层 Margalef 指数、Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数最大值都是东焦得布山，草本层 Pielou 指数最大值为小孤山，草本层 4 种多样性指数最小值都为南格拉球山。可见，4 座火山南坡森林群落物种多样性主要受草本层和乔木层的影响。乔木层东焦得布山的丰富度指数、多样性指数和优势度指数都最大，而南格拉球山 4 种多样性指数都最小；灌木层南格拉球山 4 种多样性指数都最大，而尾山 4 种指数都最小；草本层东焦得布山的丰富度指数、多样性指数和优势度指数都最大，而南格拉球山 4 种多样性指数都最小。

4 座火山南坡间，群落内各层次的各种物种多样性指数均无显著差异(表 2)。4 座火山南坡间，灌木层的各种多样性指数变化最大，乔木层的 Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数总体上变化最小，草本层的均匀度指数变化最小。因此，乔木层和草本层在物种多样性指数的空间变化上表现出比灌木层更稳定，灌木层表现出最大的空间差异。

对 4 座火山南坡森林群落内各层次物种多样性指数进行相关分析(表 3)表明：乔木层与灌木层、灌木层与草本层各指数均呈正相关，而乔木层与草本层之间仅丰富度指数呈正相关，其他指数均呈负相关。说明 4 座火山南坡森林群落物种丰富度主要受草本层的影响。

2.2.3 南北坡向间森林群落物种多样性特征比较 由表 2 可知：4 种多样性指数都是乔木层和灌木层北

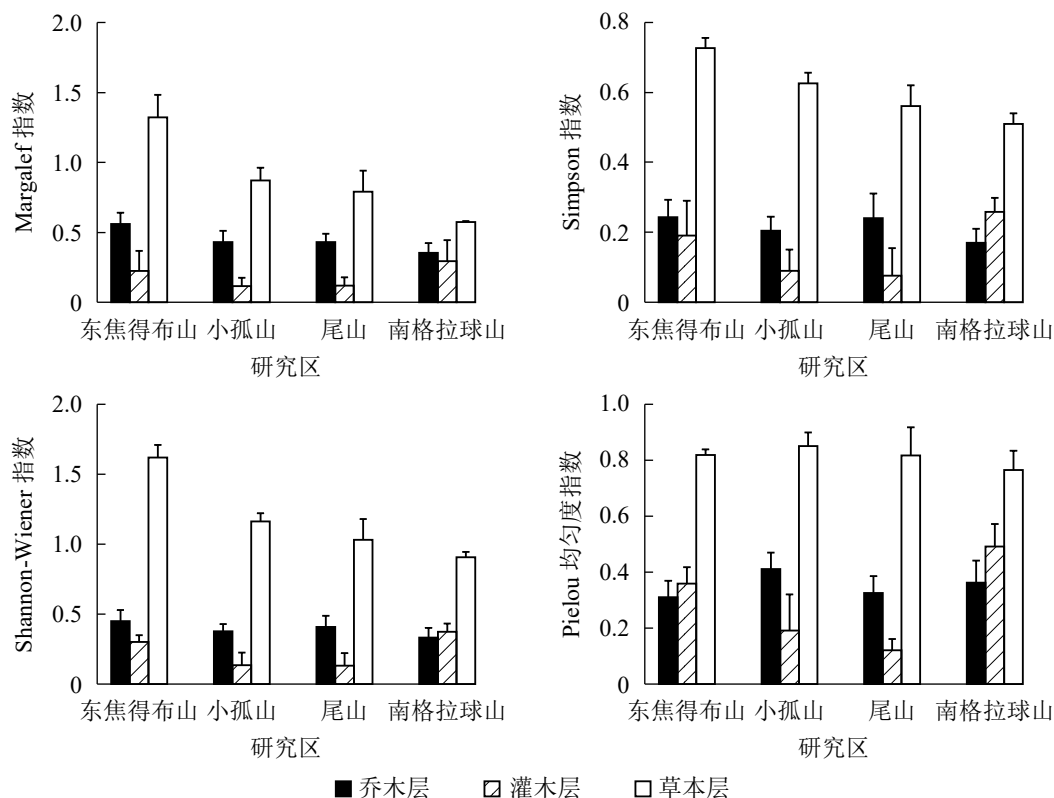


图2 五大连池火山南坡森林群落物种多样性特征

Figure 2 Diversity index of forest communities in south slope of Wudalianchi Volcanoes

坡高于南坡，草本层北坡低于南坡，说明北坡乔木层和灌木层的物种多样性指数高于南坡，而草本层低于南坡。同时，南北坡向间仅草本层的 Margalef 指数没有显著差异，其余物种多样性指数均呈极显著 ($P < 0.01$) 或显著差异 ($P < 0.05$)。北坡乔木层和灌木层的 Simpson 指数和 Pielou 指数的变异系数都低于南坡，而北坡草本层物种多样性指数的变异系数均高于南坡。同时，南北坡向间物种多样性指数的变异系数都较大。

2.3 森林群落稳定性特征

2.3.1 北坡森林群落稳定性特征 从图3可见：4座火山北坡森林群落的年龄结构均为稳定型，群落表现稳定增长状态。小孤山Ⅱ~Ⅵ龄级(40~80 a)的乔木株数占个体总数的69.74%，且无Ⅰ龄级(0~20 a)个体，处于成熟树阶段，群落的稳定性较差，其余3座山Ⅱ~Ⅲ龄级(20~60 a)的乔木株数分别占总数的73.53%(东焦得布山)、56.56%(尾山)和75.90%(南格拉球山)，处于中龄树阶段，群落的稳定性较好。

由表4可知：在北坡各山体的乔木层中，紫椴的重要值相对较高，其次为色木槭、山槐和黑桦，表明紫椴在北坡各山体的群落中重要性较大。为了更好地分析北坡群落的稳定情况，进一步对北坡乔木层中重要值最大的紫椴的年龄结构进行分析。

由图4可知：4座火山的紫椴年龄结构均呈稳定型，Ⅱ~Ⅲ龄级个体数分别占总数的80.49%(东焦得布山)、56.76%(小孤山)、78.79%(尾山)和62.22%(南格拉球山)，都处于中龄树阶段，群落的稳定性都较好，为稳定增长种群。群落的发展变化是以各个体的变化以及增减来实现的，年龄结构正是变化的依据，说明4座火山北坡森林群落处于稳定增长型状态。

2.3.2 南坡森林群落稳定性特征 由图5可知：4座火山南坡森林群落的年龄结构均为稳定型，群落处于稳定状态。小孤山Ⅱ~Ⅵ龄级的乔木株数占总数的85.62%，处于成熟树阶段，群落的稳定性较差，其余3座山Ⅱ~Ⅲ龄级的乔木株数分别占总数的80.18%(东焦得布山)、59.16%(尾山)和80.41%(南格拉球山)，都处于中龄树阶段，群落的稳定性较好。

由表4可知：在南坡各山体的乔木层中蒙古栎的重要值较高，其次为紫椴和黑桦，表明蒙古栎在南

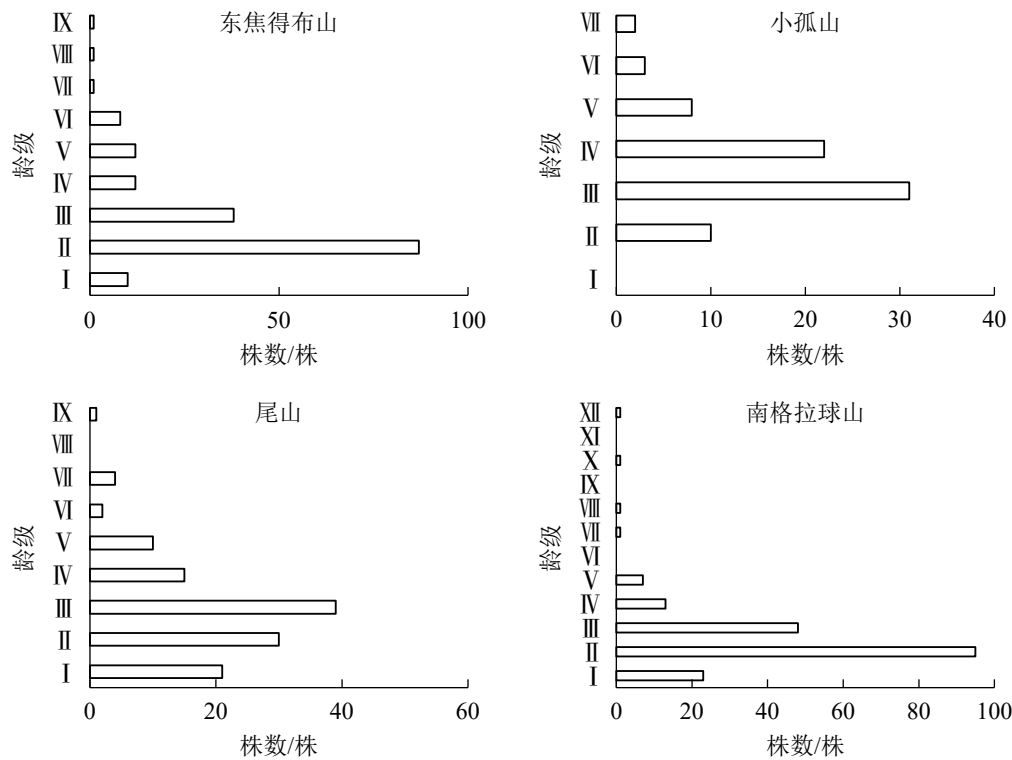


图 3 五大连池火山北坡森林群落的年龄结构

Figure 3 Age structure of forest communities in north slope of Wudalianchi Volcanoes

表 4 五大连池火山森林群落乔木树种的重要值

Table 4 Tree species with importance value of forest communities in Wudalianchi Volcanoes

研究区	坡向	重要值										
		山槐	山杨	紫椴	黑桦	蒙古栎	色木槭	白桦	黄榆	春榆	裂叶榆	黄檗
东焦得布山	北	1.07	0.19	0.74	0.15	—	0.53	0.03	0.09	0.02	0.09	0.06
	南	—	0.04	0.35	0.10	2.49	0.02	—	—	—	—	0.01
小孤山	北	—	0.53	1.51	0.18	—	0.68	—	—	—	0.10	—
	南	0.01	—	0.11	0.22	2.65	0.01	—	—	—	—	—
尾山	北	0.20	0.32	0.84	0.05	0.31	0.78	0.46	0.03	—	—	—
	南	—	—	0.01	0.01	1.67	0.31	—	—	—	—	—
南格拉球山	北	0.09	0.23	0.79	0.48	0.40	0.64	0.24	0.04	—	0.28	—
	南	—	—	—	0.15	2.72	0.13	—	—	—	—	—

说明：山槐*Maackia amurensis*，山杨*Populus davidiana*，白桦*Betula platyphylla*，黄榆*Ulmus macrocarpa*，春榆*Ulmus japonica*，裂叶榆*Ulmus laciniata*，黄檗*Phellodendron amurense*。—表示没有数值

坡各山体的群落中重要性较大。为了更好地分析南坡群落的稳定情况，进一步对南坡乔木层中重要值最大的蒙古栎的年龄结构进行分析。从图 6 可见：4 座火山蒙古栎的年龄结构均呈稳定型，Ⅲ~Ⅵ龄级个体数分别占总株数的 94.44%(东焦得布山)、86.82%(小孤山)、98.52%(尾山) 和 58.53%(南格拉球山)，均处于成熟树阶段，群落的稳定性都较好，为稳定型种群，说明 4 座火山南坡森林群落处于稳定状态。

2.3.3 南北坡向间森林群落物种稳定性特征比较 由图 3~6 可知：4 座火山Ⅱ~Ⅲ龄级 (20~60 a) 的乔木株数分别占总数的比例均是北坡低于南坡，且北坡的龄级明显多于南坡。同时，北坡重要值最大的树种紫椴的Ⅱ~Ⅲ龄级个体数分别占总数的比例大，而南坡 4 座火山重要值最大的树种蒙古栎的Ⅲ~Ⅵ龄级个体数分别占总数的比例高达 94.44%(东焦得布山)、86.82%(小孤山)、98.52%(尾山)、58.53%(南格拉球山)，且蒙古栎的龄级少于紫椴。综上可知，北坡森林群落的稳定性强于南坡。

3 讨论

3.1 森林群落结构与物种多样性的关系

从群落结构的角度来研究生物群落的物种多样性是很有意义的,因为森林群落结构是群落中植物与植物之间、植物与环境之间相互关系的可见标志,也是群落其他特征的基础^[25-26]。本研究各山体森林群落的乔木层和灌木层物种数北坡较南坡丰富,北坡物种多样性各指数也高于南坡,同时,森林群落结构较复杂的东焦得布山整体上物种多样性指数高。在各山体间南北坡上森林群落乔、灌、草3层物种丰富度和多样性变异都有差别。乔木层的Simpson指数变化都是最小,北坡上草本层的物种多样性各指数变化在各群落间表现出最大的差异,

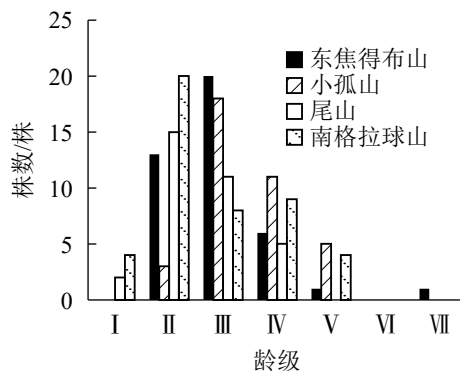


图4 五大连池火山北坡紫椴的年龄结构

Figure 4 Age structure of *T. amurensis* in north slope of Wudalianchi Volcanoes

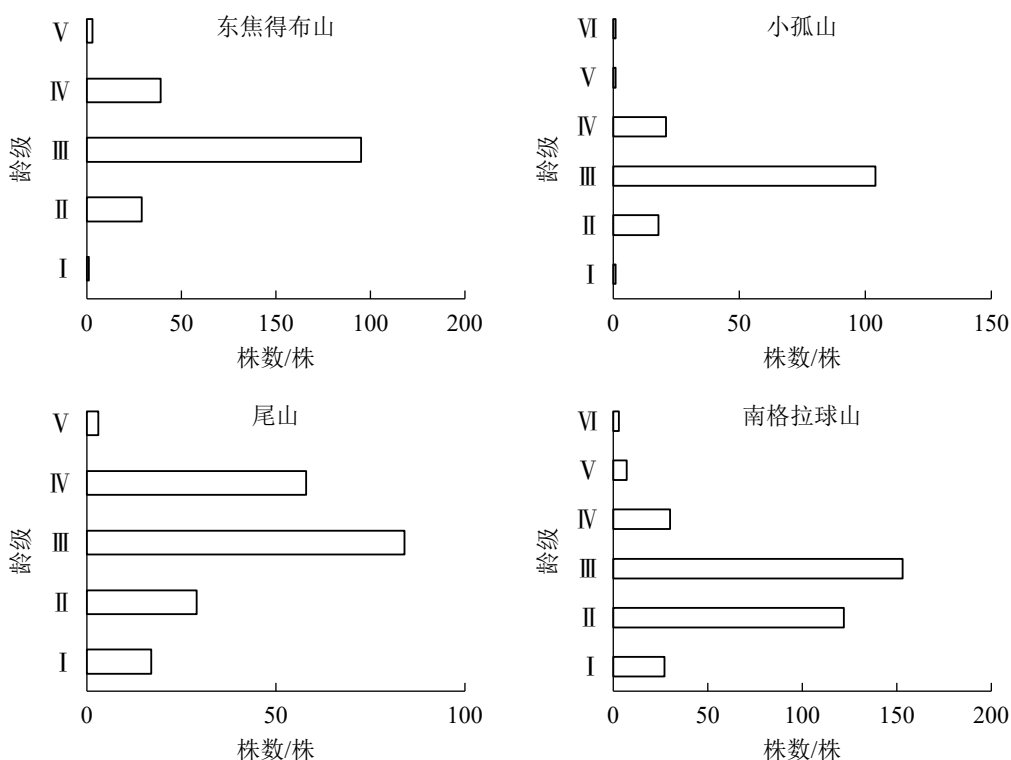


图5 五大连池火山南坡森林群落的年龄结构

Figure 5 Age structure of forest communities in south slope of Wudalianchi Volcanoes

南坡上灌木层的物种多样性指数变化在各群落间表现出最大的差异,其原因在于物种多样性指数不仅受均匀度指数的影响,还受到物种丰富度的制约。各山体北坡森林群落间乔木层和草本层的物种数相差较大,故使群落间丰富度指数在乔木层和草本层分别是极显著差异和显著差异,Shannon-Wiener指数在乔木层是显著差异,且北坡上各森林群落内乔木层与草本层的物种多样性各指数均呈正相关。可见,北坡上乔木种类数量对草本物种有影响,而灌木层的物种数相差较小,导致物种多样性各指数没有显著差异;南坡森林群落间乔木、灌木、草本层物种数目相差不大,群落间各层次的物种多样性各指数均无显著差异,且南坡上各森林群落内乔木层与灌木层、灌木层与草本层的物种多样性指数均呈正相关。

3.2 森林群落物种多样性与稳定性的关系

物种多样性和稳定性是植物群落的2个属性,它们之间的相互关系和相互影响已引起了国内外许多生态学者的关注^[1, 8-9, 26]。均匀度是群落物种多样性研究中重要的概念^[27]。以均匀度来考虑物种多样性与

群落稳定性的关系时，群落的物种均匀度指数越高，群落的物种间相互差异越不显著，说明群落的稳定性越高，从演替动态的角度来看其稳定性就越高^[1]。本研究森林群落物种多样性结果表明：乔木种群对群落具有支配作用，决定着群落的发展趋势，能够反映整个群落的物种多样性动态规律。因此，探知乔木层物种多样性与群落稳定性的问题，更有利于认知森林群落物种多样性与其稳定性之间的关系。高贤明等^[1]在暖温带若干落叶阔叶林群落物种多样性及其与群落动态的关系研究发现：3 个栎属 *Quercus* 林均匀度指数均较高，为 0.56~0.76，是比较稳定的群落类型。本研究南北坡向各森林群落内乔木层的物种均匀度指数均较高，分别为 0.31~0.41 和 0.77~0.89，是比较稳定的群落。森林群落的稳定程度和发展趋向，是受群落内外诸种生态学因素所决定。但是不管多方面的因素如何影响，影响的原因何等复杂，最终是以群落中各种群的变化来作为承受其结果的表达。因此，在群落的发展过程中，群落结构和相应种群结构变化可从年龄结构反映出来，相对稳定的森林群落应有相对稳定的种群结构，因而有相对稳定的年龄结构。不同稳定程度的森林群落的年龄结构图与种群的年龄结构图相近^[22]。本研究南北坡森林群落的年龄结构都是稳定型，重要值高的蒙古栎和紫椴种群的年龄结构也都是稳定型，这说明南北坡各森林群落处于稳定状态。

3.3 坡向对森林群落多样性和稳定性的影响

在局部地区较小的尺度上，物种丰富度、多样性指数和均匀度指数也受到环境因素的影响。因为物理和生物因子的异质性发生在空间的各个尺度上，即使微生境如 1 株树或 1 束灌丛就可产生资源的异质性，从而影响其他生命体的分布 (包括种类和数量)^[28]。坡向影响了非生物资源分配，对地表接收的太阳辐射量能够产生较大的影响，进而使不同坡向的光、热、水、土等自然因素呈现较大的差异，营造局部小气候，从而使不同坡向的群落结构和群落物种多样性等产生相应的变化。在五大连池老期火山，南坡与北坡植物群落上层的主要生态因子光照和与之相关的水分和温度等生态因子存在一定的差异，耐干旱、瘠薄、喜光惯生于阳坡的乔木和灌木种类少，耐阴湿惯生于北坡的乔木和灌木种类多，物种多样性增加，但同时北坡灌木种类多且盖度大导致草本植物可获得生长机会减少，致使北坡草本种类少且盖度小，物种多样性较南坡低。综上表明：北坡与南坡群落上层的光照、水分与温度等生态因子的差异导致北坡的乔木层和灌木层的物种多样性各指数均大于南坡，而草本层的物种多样性低于南坡，南北坡向间物种多样性各指数差异显著且变异系数都较大。稳定性与多样性具有更为复杂的关系，植物种的多样性并不能完全代表群落的稳定性，但却是群落稳定性的必要条件^[29]。闫东锋等^[30]在宝天曼栎属天然林物种多样性与稳定性研究中，通过群落物种多样性与稳定性相关机制的讨论，认为在森林生态系统中，物种多样性高可以导致较强稳定性，两者具有显著的正相关关系，并且发现最稳定的群落及不稳定的群落乔木层多样性指数的最大值分别为 1.99 和 0.46。李凤英等^[31]在凉水国家级自然保护区森林群落结构及物种多样性分析研究中发现：红松 *Pinus koraiensis*-白桦 *Betula platyphylla* 森林群落乔木层多样性指数为 2.08。本研究森林群落乔木层多样性最高值在北坡，为 1.49，同时，北坡森林群落的年龄结构也较稳定，重要值显著高的紫椴种群的年龄结构也较稳定。综上所述，五大连池火山北坡森林群落多样性指数较高，且森林群落稳定性更好。

五大连池 4 座老期火山森林群落结构北坡较南坡丰富，北坡的乔木层和灌木层的物种多样性指数均大于南坡，而草本层的物种多样性低于南坡，南北坡向间物种多样性指数差异显著且变异系数都较大。北坡森林群落多样性指数也较南坡高，且森林群落稳定状态更好。同时，山体间森林群落结构较复杂的东焦得布山整体上物种多样性指数也较高。

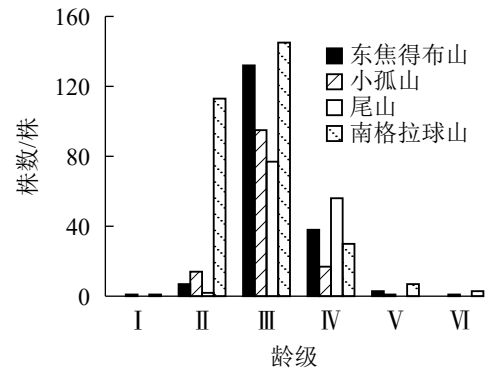


图 6 五大连池火山南坡蒙古栎的年龄结构
Figure 6 Age structure of *Q. mongolica* in north slope of Wudalianchi Volcanoes

4 参考文献

- [1] 高贤明, 马克平, 陈灵芝. 暖温带若干落叶阔叶林群落物种多样性及其与群落动态的关系[J]. *植物生态学报*, 2001, **25**(3): 283 – 290.
GAO Xianming, MA Keping, CHEN Lingzhi. Species diversity of some deciduous broad-leaved forests in the warm-temperate zone and its relations to community stability [J]. *Acta Phytocool Sin*, 2001, **25**(3): 283 – 290.
- [2] LOREAU M, NAEEM S, INCHAUSTI P, *et al.* Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenge [J]. *Science*, 2001, **294**(5543): 804 – 808.
- [3] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 等. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 (II) 丰富度、均匀度和物种多样性指数[J]. *生态学报*, 1995, **15**(3): 268 – 277.
MA Keping, HUANG Jianhui, YU Shunli, *et al.* Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China (II) species richness, evenness and species diversities [J]. *Acta Ecol Sin*, 1995, **15**(3): 268 – 277.
- [4] 茹文明, 张金屯, 张峰, 等. 历山森林群落物种多样性与群落结构研究[J]. *应用生态学报*, 2006, **17**(4): 561 – 566.
RU Wenming, ZHANG Jintun, ZHANG Feng, *et al.* Species diversity and community structure of forest communities in Lishan Mountain [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2006, **17**(4): 561 – 566.
- [5] PANDEY S K, SHUKLA R P. Plant diversity in managed sal (*Shorea robusta* Gaertn.) forests of Gorakhpur, India: species composition, regeneration and conservation [J]. *Biodiversity Conserv*, 2003, **12**(11): 2295 – 2319.
- [6] 张继义, 赵哈林. 植被 (植物群落) 稳定性研究评述[J]. *生态学杂志*, 2003, **22**(4): 42 – 48.
ZHANG Jiyi, ZHAO Halin. Review on the study of vegetation stability [J]. *Chin J Ecol*, 2003, **22**(4): 42 – 48.
- [7] BETHKE R W. Geographical patterns of persistence in duck guilds [J]. *Oecologia*, 1993, **93**(1): 102 – 108.
- [8] LOREAU M, de MAZANCOURT C, DUFFY E. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms [J]. *Ecol Lett*, 2013, **16**(suppl 1): 106 – 115.
- [9] JONES G A, HENRY D H R. Primary plant succession on recently deglaciated terrain in the Canadian High Arctic [J]. *J Biogeogr*, 2003, **30**(2): 277 – 296.
- [10] 黄庆阳, 曹红杰, 王立民, 等. 五大连池火山熔岩台地植物多样性与土壤养分的关系[J]. *浙江农林大学学报*, 2019, **36**(1): 80 – 87.
HUANG Qingyang, CAO Hongjie, WANG Limin, *et al.* Species diversity and soil nutrients in lava platforms of Wudalianchi Volcanoes, China [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2019, **36**(1): 80 – 87.
- [11] 吴征镒. 中国植被[M]. 北京: 科学出版社, 1980.
- [12] 周志强, 徐丽娇, 张玉红, 等. 黑龙江五大连池的生态价值分析[J]. *生物多样性*, 2011, **19**(1): 63 – 70.
ZHOU Zhiqiang, XU Lijiao, ZHANG Yuhong, *et al.* An analysis of the ecological value of Wudalianchi, Heilongjiang Province, China [J]. *Biodiversity Sci*, 2011, **19**(1): 63 – 70.
- [13] 牟长城, 罗菊春, 王襄平, 等. 长白山林区森林/沼泽交错群落的植物多样性[J]. *生物多样性*, 1998, **6**(2): 132 – 137.
MU Changcheng, LUO Juchun, WANG Xiangping, *et al.* Plant diversity of ecotone community between forest and marsh in Changbai Mountain [J]. *Biodiversity Sci*, 1998, **6**(2): 132 – 137.
- [14] 郝占庆, 赵士洞, 陶大立, 等. 长白山北坡椴树红松林高等植物物种多样性[J]. *生态学杂志*, 1993, **12**(6): 1 – 5.
HAO Zhanqing, ZHAO Shidong, TAO Dali, *et al.* Species diversity of higher plants in Lime korean pine forest on northern slope of Changbai Mountain [J]. *Chin J Ecol*, 1993, **12**(6): 1 – 5.
- [15] 郝占庆, 陶大立, 赵士洞. 长白山北坡阔叶红松林及其次生白桦林高等植物物种多样性比较[J]. *应用生态学报*, 1994, **5**(1): 16 – 23.
HAO Zhanqing, TAO Dali, ZHAO Shidong. Diversity of higher plants in broad-leaved korean pine and secondary birch forests on northern slope of Changbai Mountain [J]. *Chin J Appl Ecol*, 1994, **5**(1): 16 – 23.
- [16] 郝占庆, 于德永, 吴钢, 等. 长白山北坡植物群落 β 多样性分析[J]. *生态学报*, 2001, **21**(12): 2018 – 2022.
HAO Zhanqing, YU Deyong, WU Gang, *et al.* Analysis on β diversity of plant communities on northern slope of Changbai Mountain [J]. *Acta Ecol Sin*, 2001, **21**(12): 2018 – 2022.
- [17] 郝占庆, 于德永, 杨晓明, 等. 长白山北坡植物群落 α 多样性及其随海拔梯度的变化[J]. *应用生态学报*, 2002, **13**(12): 785 – 789.

- HAO Zhanqing, YU Deyong, YANG Xiaoming, *et al.* α diversity of communities and their variety along altitude gradient on northern slope of Changbai Mountain [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2002, **13**(12): 785 – 789.
- [18] 姜萍, 叶吉, 王绍先, 等. 长白山南坡森林群落组成、结构以及树种多样性的垂直分布[J]. 北京林业大学学报, 2008, **30**(增刊 1): 258 – 262.
- JIANG Ping, YE Ji, WANG Shaoxian, *et al.* Vertical distribution of floristic composition, community structure and biodiversity of forest communities along altitudinal gradients on south slope of the Changbai Mountain, northeastern China [J]. *J Beijing For Univ*, 2008, **30**(suppl 1): 258 – 262.
- [19] 刘艳华, 王洪兴, 石秋生, 等. 五大连池火山群野生植物资源调查研究与应用[J]. 中国园艺文摘, 2011, **27**(3): 59 – 63.
- LIU Yanhua, WANG Hongxing, SHI Qiusheng, *et al.* Investigation and application of wild plant resources of Wudalianchi Volcano group [J]. *Chin Hortic Abstr*, 2011, **27**(3): 59 – 63.
- [20] 张树民, 陈黎明, 邢润贵, 等. 五大连池火山区土壤和植被分布与特征[J]. 国土与自然资源研究, 2005(1): 86 – 88.
- ZHANG Shumin, CHEN Liming, XING Rungui, *et al.* Distribution and features on soil and vegetation of Five-linked-great-pool Lake volcano district [J]. *Territ Nat Resour Study*, 2005(1): 86 – 88.
- [21] 河海. 使用 WinDENDRO 测量树轮宽度及交叉定年方法[J]. 重庆师范大学学报(自然科学版), 2005, **22**(4): 39 – 44.
- HE Hai. Measurement of tree-ring width with WinDENDRO and Crossdating methods [J]. *J Chongqing Norm Univ Nat Sci Ed*, 2005, **22**(4): 39 – 44.
- [22] 彭少麟. 森林群落稳定性与动态测度: 年龄结构分析[J]. 广西植物, 1987, **7**(1): 67 – 72.
- PENG Shaolin. The measurement of the stability and the developments of forest communities: analysis on age structure [J]. *Guihaia*, 1987, **7**(1): 67 – 72.
- [23] SENNHAUSER E B. The concept of stability in connection with the gallery forests of the Chaco region [J]. *Vegetation*, 1991, **94**(1): 1 – 13.
- [24] 杨允菲, 祝廷成. 植物生态学[M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社, 2011.
- [25] 李军, 陆云峰, 杨安娜, 等. 紫楠天然群落物种多样性对不同干扰强度的响应[J]. 浙江农林大学学报, 2019, **36**(2): 279 – 288.
- LI Jun, LU Yunfeng, YANG Anna, *et al.* Species diversity of natural *Phoebe sheareri* communities with different disturbance intensities [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2019, **36**(2): 279 – 288.
- [26] 谢晋阳, 陈灵芝. 中国暖温带若干灌丛群落多样性问题的研究[J]. 植物生态学报, 1997, **21**(3): 197 – 207.
- XIE Jinyang, CHEN Lingzhi. The studies of some aspects of biodiversity on scrubs in the warm temperate zone in China [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 1997, **21**(3): 197 – 207.
- [27] 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)[J]. 生物多样性, 1994, **2**(4): 231 – 239.
- MA Keping, LIU Yuming. Measurement of biotic community diversity (I) α diversity (Part 2) [J]. *Biodiversity Sci*, 1994, **2**(4): 231 – 239.
- [28] PALMER M W, WHITE P S. Scale dependence and the species-area relationship [J]. *Am Nat*, 1994, **144**(5): 717 – 740.
- [29] 王国宏. 再论生物多样性与生态系统的稳定性[J]. 生物多样性, 2002, **10**(1): 126 – 134.
- WANG Guohong. Further thoughts on diversity and stability in ecosystems [J]. *Biodiversity Sci*, 2002, **10**(1): 126 – 134.
- [30] 闫东锋, 朱滢, 杨喜田. 宝天曼栎类天然林物种多样性与稳定性[J]. 浙江农林大学学报, 2011, **28**(4): 628 – 633.
- YAN Dongfeng, ZHU Ying, YANG Xitian. Species diversity and stability of a natural *Quercus* forest in Baotianman, Henan Province [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2011, **28**(4): 628 – 633.
- [31] 李凤英, 纪桂琴, 石福臣. 凉水国家级自然保护区森林群落结构及物种多样性分析[J]. 南开大学学报(自然科学版), 2009, **42**(3): 38 – 45.
- LI Fengying, JI Guiqin, SHI Fuchen. Analysis on community structure and species diversity of forest in Liangshui National-level Natural Reserve [J]. *Acta Sci Nat Univ Nankai*, 2009, **42**(3): 38 – 45.