

韩莹莹, 靳英华, 许嘉巍, 张英洁, 陶岩, 尹航, 金慧, 赵莹, 刘丽杰, 贺红士. 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, Yin H, Jin H, Zhao Y, Liu LJ, He HS. 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

长白山南坡苔原植被的特殊性及坡向间差异性分析

韩莹莹¹, 靳英华¹, 许嘉巍^{1*}, 张英洁¹, 陶岩¹, 尹航²,
金慧², 赵莹², 刘丽杰², 贺红士¹

(1. 东北师范大学地理科学学院, 长春 130024; 2. 长白山科学研究院, 吉林二道白河 133613)

摘要: 以长白山苔原带南坡植被为对象, 通过植被调查, 与北坡和西坡植被进行比较, 研究长白山苔原植被因坡向差异导致的不同植被变化模式。结果显示: (1) 长白山苔原南坡植被中灌木处于优势地位, 与北坡、西坡情况一致。但在物种组成上, 各坡向差异明显, 为中度不相似水平; (2) 在生物多样性、多度、盖度等群落特征上, 南坡与西坡的差异较大、与北坡相似性较强; (3) 在物种多样性的空间分布上, 南坡与北坡相同, 即随海拔升高呈单峰变化且峰值出现在中部, 与西坡物种多样性随海拔升高呈单调递减的趋势完全不同。表明不同群落抗干扰能力以及所受干扰程度存在差异, 北坡处于演替中后期, 较为稳定, 抗干扰能力更强。南坡因受干扰强度较小, 植被处于较稳定状态; (4) 长白山苔原各坡向植被变化差异较大。南坡和北坡的植被相对稳定, 与西坡草本植物强烈上侵明显不同。长白山苔原带植被的坡向差异源于各坡向的本底差异、环境差异以及对全球气候变化的差异性响应, 是火山、强风干扰下植被演替与响应气候变化的植被变化共同作用的结果。

关键词: 苔原植被; 坡向; 长白山南坡

中图分类号: Q948.15

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2019)03-0312-12

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2019.30312

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Particularity of tundra vegetation and differences in slope directions on the southern slope of Changbai Mountain

Han Ying-Ying¹, Jin Ying-Hua¹, Xu Jia-Wei^{1*}, Zhang Ying-Jie¹, Tao Yan¹, Yin Hang²,
Jin Hui², Zhao Ying², Liu Li-Jie², He Hong-Shi¹

(1. School of Geographical Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China;

2. Changbai Mountain Academy of Sciences, Erdaobaihe, Jilin 133613, China)

Abstract: Climate change in tundra areas is becoming increasingly important in the context of global climate change. In this study, we established a comprehensive monitoring system to investigate the characteristics of tundra vegetation on the Changbai Mountain, with data indicating that tremendous changes have emerged in vegetation communities. In addition, obvious differences were observed in the tundra vegetation on Changbai Mountain in regard to slope direction, with the pattern in species composition and diversity of vegetation change on

收稿日期: 2018-10-25, 退修日期: 2018-11-27。

基金项目: 国家自然科学基金项目(41571078, 41171072); 长白山科学研究院开放基金(201501); 长白山资源与生物多样性重点实验室资助。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (41571078, 41171072), Open Foundation of Changbai Scientific Research Academy (201501), and Changbai Mountain Key Laboratory of Resources and Biodiversity.

作者简介: 韩莹莹(1995–), 女, 硕士研究生, 研究方向为综合自然地理学(E-mail: hanyy104@nenu.edu.cn)。

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

the northern slope found to be quite different. Results showed that: (1) Shrubs on the southern slope were dominant among vegetation communities, consistent with that observed on the northern and western slopes. However, species composition showed obvious differences in regard to slope direction, suggesting a moderate level of dissimilarity. (2) Vegetation community characteristics (e.g. biodiversity, abundance, and coverage) on the southern and northern slopes were quite similar, but differed from those on the western slope. (3) Spatial characteristics of species diversity were the same on the southern and northern slopes, and showed a single peak at mid-altitude, whereas species diversity on the western slope increased monotonously with increasing altitude. These results indicated that distinctions existed in the anti-interference ability of the vegetation communities on the different slopes. Compared with the western slope, the southern and northern slopes shared a strong vegetation community anti-interference ability. (4) Changes in vegetation on each slope were quite different. Vegetation on the southern and northern slopes was relatively stable, which differed obviously from the strong upward invasion of herbaceous plants found on the western slope. The differences in tundra vegetation based on slope direction on Changbai Mountain were due to several reasons, including background differences of each slope, environmental differences, and different responses to global climate change. It is the combination of vegetation succession and change in response to climate change under the interference of volcanoes and strong winds.

Key words: Tundra vegetation; Slope aspect; Southern slope of Changbai Mountain

在全球气候变化背景下, 苔原带的气候变化最为显著^[1, 2], 苔原生态系统的抗干扰能力差, 植被对气候变化更为敏感^[2]、变化显著, 高山苔原植被的变化则更为领先^[3]。因此, 苔原植被特别是山地苔原植被的变化对全球气候变化具有指示意义, 是全球变化理想的监视器^[4]。响应气候变化的苔原植被变化在不同区域存在差异, 例如: 在美洲地区表现为林线向北部和山体上部的苔原扩张, 导致苔原面积减少; 在欧亚北部极地苔原出现了灌木分布扩展的现象, 与灌木扩张过程相反, 在瑞典等山地苔原还存在草本植物向灌木植被入侵的现象^[5], 使苔原的物种组成和分布发生变化^[6, 7]; 苔原植被响应气候变化存在多种模式。

我国的苔原, 以长白山苔原最为典型, 其植被变化备受研究者关注^[8-14]。长白山苔原为灌木苔原, 主要是灌木和苔藓地衣, 很少有草本植物^[9, 15-18]。早期的植被调查已证实长白山植被坡向差异明显。黄锡畴等^[8]研究发现, 长白山的坡向存在差异, 只有北坡存在典型的垂直带谱; 钱家驹等^[15]记载了长白山西坡苔原和北坡苔原优势种

的差异。

近年来草本植物大量上侵, 草本植物重要值升高, 灌木植物的重要值下降^[19, 20]。其中尤以长白山西坡草本植物优势种数量和草本植物重要值升高明显^[11, 21, 22]。长白山北坡林线上移, 苔原物种组成变化缓慢^[23, 24]。长白山西坡和北坡苔原植被变化存在不同模式^[10, 11, 20-25], 是其他山地苔原较少出现的现象。

山地存在坡向差异, 在孤立的山峰, 随海拔升高坡向间的差异逐渐减少。长白山苔原带位于火山锥体上部(海拔 2000~2500 m), 接近山峰顶部, 面积较小, 仅为 68 km², 为什么西坡和北坡苔原植被存在明显差异且植被变化不一致, 其他坡向植被组成和变化情况是否也存在特殊性, 此问题值得进一步探究。

长白山按流域及坡向可分为 4 部分: 头道松花江流域的西坡、二道松花江流域的北坡、图们江流域的东坡、鸭绿江流域的南坡。目前, 长白山植被及生态研究多集中在西坡和北坡, 而对南坡和东坡的研究较少。由于东坡大部分位于朝鲜境内,

获取实地调查数据较困难, 因此本研究以南坡苔原为对象, 对植被进行调查, 与西坡和北坡植被进行对比, 分析其植被组成和变化模式, 以期为长白山坡向差异研究、生物多样性的保护与利用提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况

长白山(41°23′~42°36′N, 127°55′~129°E)位于吉林省东南部, 是中国东北最高山。由于地势高峻, 植被形成明显的垂直分布带, 自下而上依次为山地针阔混交林带、山地针叶林带、亚高山岳桦林带和高山苔原带^[26, 27]。长白山苔原位于海拔 2000 m 以上^[8], 地表多为碱性粗面岩风化物, 土壤为薄层山地苔原土, 气候为寒带气候, 年均气温 -7.4℃, 年均降水量 1372 mm, 降水主要集中在 6-9 月。植物以低矮的小灌木为主, 另有地衣、苔藓以及部分草本植物^[9, 26]。

1.2 样地调查

调查样地设定在长白山南坡苔原(海拔 2000 ~ 2600 m), 样地选择以“典型性、代表性、一致性”为原则, 每上升 50 m 左右设置 1 个 10 m × 10 m 的控制样方, 共选取 10 个控制样方(表 1)。于每个控制样方中随机选取 4 个 1 m × 1 m 的样方, 共计 40 个样方。记录样地经纬度、海拔(由 GPS 测得), 统计植物群落特征信息(小灌木和草本植物名称、株高、株数、盖度)。

表 1 样地位置
Table 1 Sample locations

控制样方 Sample	经纬度 Latitude and longitude	海拔(m) Altitude
1	41°57′19.41″N, 128°04′36.32″E	2124
2	41°57′26.64″N, 128°04′34.6″E	2172
3	41°57′33.86″N, 128°04′32.88″E	2220
4	41°57′42.61″N, 128°04′27.51″E	2254
5	41°57′51.36″N, 128°04′22.13″E	2288
6	41°58′0.68″N, 128°04′4.40″E	2344
7	41°58′09.99″N, 128°03′46.67″E	2400
8	41°58′18.51″N, 128°03′40.32″E	2457
9	41°58′27.04″N, 128°03′33.97″E	2496
10	41°58′35.57″N, 128°03′27.62″E	2536

1.3 数据统计方法

(1) 重要值 重要值=[相对密度+相对频度+相对盖度]/3, 式中: 相对密度=某种植物的个体数/全部植物个体数×100%; 相对频度=某种植物的种群频度/所有种群频度之和×100%; 相对盖度=某种植物的种群盖度/所有种群盖度之和×100%。

(2) 生态优势度(D) $D = \sum_{i=1}^S P_i^2$, 式中: S 表示物种数量, P_i 表示第 i 个物种的相对重要性。以物种个体数量而言, 则有: $P_i = N_i / N$ (其中 N_i 为第 i 个物种的个体数量, N 为调查范围内物种的总个体数)。

(3) 群落物种组成相似性 本文群落相似性采用 Jaccard 指数度量, 公式为: $J = c / (a + b - c) \times 100\%$, 式中: a 为一坡植物群落的物种数量, b 为另一坡植物群落的物种数量, 二者的共同种类为 c , 两坡的物种总数为 $a + b - c$ 。根据 Jaccard 相似性原理, 当 J 为 0 ~ 25 时, 为极度不相似; 当 J 为 25 ~ 50 时, 为中等不相似; 当 J 为 50 ~ 75 时, 为中等相似; 当 J 为 75 ~ 100 时, 为极度相似。

(4) 多样性指数 本文多样性指数采用 Shannon-Wiener 物种多样性指数(SW)度量, 公式为: $SW = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$, 式中: P_i 表示第 i 个物种的多度比例, 即 $P_i = N_i / N$; N_i 为第 i 个物种的总个体数, N 为全部物种的总个体数。

2 结果与分析

2.1 长白山南坡苔原植被特征

2.1.1 物种组成

长白山南坡苔原带共有维管束植物 55 种, 隶属于 19 科 38 属, 包括: 杜鹃花科(Ericaceae)、蔷薇科(Rosaceae)、伞形科(Umbelliferae)、菊科(Compositae)、莎草科(Cyperaceae)、毛茛科(Ranunculaceae)、禾本科(Poaceae)、虎耳草科(Saxifragaceae)、玄参科(Scrophulariaceae)、景天科(Crassulaceae)和杨柳科(Salicaceae)等。其中, 灌木植物有 4 属 11 种, 主要包括: 宽叶仙女木(*Dryas octopetala* L. var. *asiatica* (Nakai)

Nakai)、牛皮杜鹃(*Rhododendron aureum* Georgi)、笃斯越桔(*Vaccinium uliginosum* Linn.)、毛毡杜鹃(*Rhododendron confertissimum* Nakai)等;草本植物有34属44种,主要包括:高岭风毛菊(*Saussurea tomentosa* Kom.)、发草(*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum* L.)、小白花地榆(*Sanguisorba tenuifolia* var. *alba* Trautv.)、细柄茅(*Ptilagrostis mongholica* (Turcz. ex Trin.) Griseb.)等。

调查样地植物群落中有28个种群的重要值大于1。有9个种群的重要值大于3,约占总种数的20%,故本研究将重要值大于3的9个物种作为苔原带的优势种,按重要值大小依次为:宽叶仙女木、高岭风毛菊、牛皮杜鹃、笃斯越桔、发草、小山菊(*Dendranthema oreastrum* (Hance) Ling)、珠芽蓼、细柄茅和毛毡杜鹃(表2)。

2.1.2 植被群落特征

长白山南坡苔原带灌木平均高度7.57 cm,草本平均高度10.99 cm,草本植物的平均高度比灌木高3.42 cm;南坡草本植物比灌木多1073株,而草本植物总盖度却比灌木略低0.24%;南坡草本植物的密度比灌木高32.86株/m²(表3)。

优势种中,灌木有4种,包括宽叶仙女木、牛

皮杜鹃、笃斯越桔、毛毡杜鹃;草本有5种,包括高岭风毛菊、发草、小山菊、珠芽蓼、细柄茅。重要值排名前4的物种中,灌木占3种,草本只占1种(高岭风毛菊),虽然高岭风毛菊的重要值位居第2,但灌木仍处于绝对优势地位。

长白山南坡灌木和草本植物的相对多度为39.96%和60.04%,草本的相对多度比灌木高20.08%;灌木和草本植物的相对盖度为50.27%和49.73,草本的相对盖度比灌木略低0.54%;而灌木、草本的优势物种重要值和生态优势度相差不大(表4)。

2.1.3 长白山苔原南坡植被物种多样性的垂直变化

长白山苔原南坡植被Shannon-Wiener多样性指数随海拔的升高变化显著($P < 0.05$),呈单峰型分布,峰值出现在中海拔地区约2200 m处,并向低海拔和高海拔逐渐减少(图1)。

南坡苔原带草本层和灌木层Shannon-Wiener多样性指数随海拔的升高变化显著($P < 0.05$)或极显著($P < 0.01$),均呈单峰型分布格局,但峰值出现的位置略有不同,草本层多样性峰值处于海拔2250 m左右(图2: A),灌木层多样性峰值处于海拔2150 m左右(图2: B),草本层多样性指数峰值的海拔略高于灌木层。

表2 长白山南坡苔原带优势物种
Table 2 Dominant plant species in the tundra zone of the southern slope of Changbai Mountain

序号 Number	物种 Species	相对密度 Relative density	相对盖度 Relative coverage	相对频度 Relative frequency	重要值 Importance value	生活型 Life form
1	宽叶仙女木 <i>Dryas octopetala</i> L. var. <i>asiatica</i> (Nakai) Nakai	9.98	13.53	4.28	9.26	灌木
2	高岭风毛菊 <i>Saussurea tomentosa</i> Kom.	9.98	9.48	7.74	9.07	草本
3	牛皮杜鹃 <i>Rhododendron aureum</i> Georgi	7.48	10.50	3.87	7.28	灌木
4	笃斯越桔 <i>Vaccinium uliginosum</i> L.	5.98	11.34	4.28	7.20	灌木
5	发草 <i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	10.77	3.41	1.43	5.20	草本
6	小山菊 <i>Dendranthema oreastrum</i> (Hance) Ling	6.96	4.42	4.07	5.15	草本
7	珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i> L.	3.87	1.18	6.72	3.92	草本
8	细柄茅 <i>Ptilagrostis mongholica</i> (Turcz. ex Trin.) Griseb.	2.82	3.31	3.26	3.13	草本
9	毛毡杜鹃 <i>Rhododendron confertissimum</i> Nakai	2.06	4.89	2.24	3.06	灌木

表 3 长白山南坡苔原植被总体特征
Table 3 General characteristics of tundra vegetation on the southern slope of Changbai Mountain

植被类型 Vegetation types	平均株高 (cm) Average plant height	总株数 (株) Total number of plants	总盖度 (%) Total coverage	平均密度 (株/m ²) Average density
灌木 Shrub	7.57	2136	22.61	40.77
草本 Herb	10.99	3209	22.37	73.63

表 4 长白山南坡苔原带灌木和草本的优势对比
Table 4 Comparison of dominant herbs and shrubs in the tundra zone on the southern slope of Changbai Mountain

植被类型 Vegetation type	相对多度 Relative abundance	相对盖度 Relative coverage	优势物种的重要值 Importance value of dominant species	优势物种数量 Number of dominant species	生态优势度 Ecological dominance
灌木 Shrub	39.96	50.27	26.81	4	0.020
草本 Herb	60.04	49.73	26.47	5	0.035
合计 Total	100	100	53.28	9	0.055

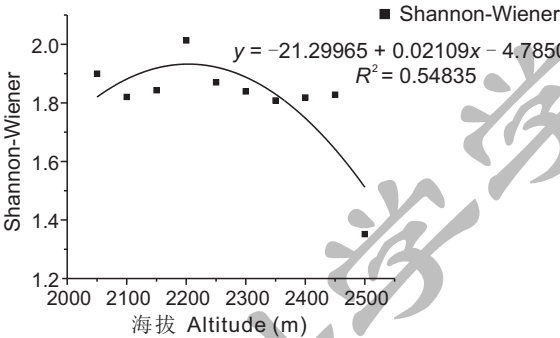


图 1 南坡苔原植被 Shannon-Wiener 多样性指数随海拔的变化
Fig. 1 Changes in Shannon-Wiener diversity index of southern slope tundra vegetation with altitude

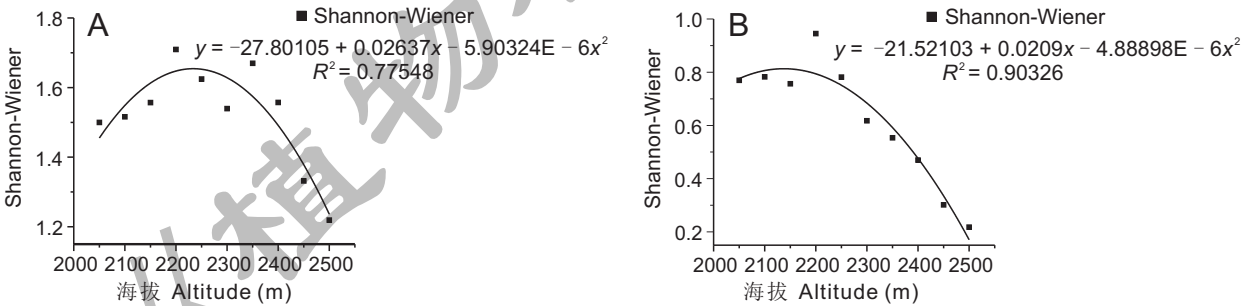


图 2 南坡苔原带草本层 (A) 和灌木层 (B) Shannon-Wiener 多样性指数随海拔的变化
Fig. 2 Changes in Shannon-Wiener diversity index of tundra zone herb (A) and shrub layers (B) on southern slope with altitude

2.2 长白山苔原植被坡向差异性

2.2.1 长白山苔原带各坡向物种组成差异

长白山南坡苔原带维管植物共有 19 科 38 属 55 种, 北坡苔原带有 29 科 60 属 79 种, 西坡苔原带有 22 科 51 属 72 种(表 5)。从总体水平上看, 有 37 种植物在南坡、北坡均有出现, 南坡和北坡的相似系数为 38.14%, 为中度不相似; 有 28 种

植物在南坡、西坡均有出现, 南坡和西坡的相似系数为 28.28%, 为中度不相似; 有 42 种植物在西坡、北坡均有出现, 西坡和北坡的相似系数为 38.53%, 为中度不相似。长白山南坡、西坡和北坡苔原物种组成差异较大(表 6)。

从灌木和草本两个层面来看, 西坡和北坡的灌木较为相似, 南坡和北坡的草本较为相似, 相似系

表 5 长白山各坡向苔原带植物群落物种统计
Table 5 Species statistics of tundra plant communities on each slope of Changbai Mountain

科 Family	北坡 North slope			西坡 West slope			南坡 South slope		
	属 Genus	种 Species	植株数 Number of plants	属 Genus	种 Species	植株数 Number of plants	属 Genus	种 Species	植株数 Number of plants
杜鹃花科 Ericaceae	3	7	4368	3	5	10263	3	6	1035
蔷薇科 Rosaceae	4	5	1623	4	5	5888	4	5	922
蓼科 Polygonaceae	2	4	1321	1	3	782	1	2	279
菊科 Compositae	6	7	872	7	10	3376	5	5	1266
龙胆科 Gentianaceae	1	2	158	1	3	364	1	2	157
豆科 Leguminosae	3	3	379	2	2	331	1	1	101
百合科 Liliaceae	3	3	652	2	2	92	1	1	58
景天科 Crassulaceae	2	3	116	1	1	1059	2	3	41
杨柳科 Salicaceae	1	1	180	1	3	48	1	4	76
禾本科 Poaceae	6	6	1124	7	9	2383	5	5	503
伞形科 Umbelliferae	3	3	325	4	5	456	2	2	149
莎草科 Cyperaceae	2	6	686	2	8	1045	1	4	223
虎耳草科 Saxifragaceae	2	3	20	2	2	114	2	2	188
毛茛科 Ranunculaceae	4	4	57	4	4	1315	2	2	90
十字花科 Cruciferae	2	2	9	—	—	—	—	—	—
石竹科 Caryophyllaceae	2	3	81	2	2	82	—	—	—
罂粟科 Papaveraceae	1	2	30	—	—	—	1	1	50
玄参科 Scrophulariaceae	2	2	24	2	2	23	2	2	11
堇菜科 Violaceae	1	2	43	1	1	18	—	—	—
柏科 Cupressaceae	1	1	7	—	—	—	—	—	—
鹿蹄草科 Pyrolaceae	1	1	5	1	1	5	—	—	—
石松科 Lycopodiaceae	1	1	7	—	—	—	1	1	156
忍冬科 Caprifoliaceae	1	1	25	—	—	—	—	—	—
牻牛儿苗科 Geraniaceae	1	1	91	1	1	664	1	1	12
报春花科 Primulaceae	1	1	12	1	1	8	—	—	—
灯心草科 Juncaceae	1	2	12	1	1	214	1	2	28
柳叶菜科 Onagraceae	1	1	7	—	—	—	—	—	—
兰科 Orchidaceae	1	1	5	1	1	5	—	—	—
鸢尾科 Iridaceae	1	1	14	—	—	—	—	—	—

注：“—”表明在该样地未出现。
Note: “—” indicates that it does not appear in the plot.

表 6 各坡向苔原带物种组成相似性系数
Table 6 Similarity coefficients of plant species composition in each tundra zone

坡向 Slope direction	灌木 Shrub	草本 Herb	总体 Total
西坡和南坡 West slope and south slope	38.46%	35.06%	28.18%
西坡和北坡 West slope and north slope	46.15%	32.56%	38.53%
南坡和北坡 South slope and north slope	40%	41.67%	38.14%

数分别为 46.15%和 41.67%，仍为中度不相似水平(表 6)。

2.2.2 各坡向苔原植被优势种差异

长白山南坡苔原带以宽叶仙女木-高岭风毛菊群丛(Form. *Dryas octopetala* var. *asiatica*-*Saussurea tomentosa*)为主，优势物种中灌木占 4 种，草本占 5 种。北坡苔原带以牛皮杜鹃-大白花地榆群丛(Form. *Rhododendron aureum* -*Sanguisorba sitchensis*)为主，优势物种中灌木

占 3 种，草本占 3 种。西坡苔原带以牛皮杜鹃—大白花地榆群丛 (Form. *Rhododendron aureum*–*Sanguisorba sitchensis*) 为主，优势物种中灌木占 2 种，草本占 6 种。

南坡和北坡共有优势种 5 个，分别为：笃斯越桔、宽叶仙女木、牛皮杜鹃、珠芽蓼、高岭风毛菊。南坡和西坡共有优势种 3 个，分别为：牛皮杜鹃、大白花地榆、高岭风毛菊、笃斯越桔。西坡和北坡共有优势种 4 个，分别为牛皮杜鹃、大白花地榆、笃斯越桔、高岭风毛菊(表 7)。

2.2.3 各坡向苔原植被群落特征差异

苔原植被中，西坡、北坡和南坡植被的平均株高分别为 21.47、12.99、10.25 cm，南坡与北坡平均株高较为相似，而西坡植物平均高度明显高于其他两个坡；西坡、北坡和南坡植物的平均密度分

别为 182.82、159.21、114.39 株/m²。3 个坡向植被总体特征(平均密度、总株数和总盖度)的大小为：西坡 > 北坡 > 南坡(表 8)。

从草本植物占植物总数的比例来看，西坡最高，占 62.30%；南坡次之，占 60.04%；北坡最少，占 58.21%。从草本植物盖度占植物总盖度的比例来看，西坡最高，占 57.09%；南坡次之，占 49.73%；北坡最少，占 41.19%。表明西坡和南坡草本植物所占的比例高于北坡(表 9)。

2.2.4 长白山不同坡向苔原植被稳定性的差异

Jin 等^[10]对长白山苔原带不同坡向对全球变暖的差异响应研究表明，植被物种多样性随海拔的垂直变化存在两种模式：一种为随多样性海拔呈单峰变化，峰值出现在中部，表明植被处于稳定状态；另一种为物种多样性随海拔升高呈单调递减，表明

表 7 各坡向苔原带植被群落优势种对比
Table 7 Comparison of dominant species of tundra plant communities on each slope

南坡 South slope			北坡 North slope			西坡 West slope		
物种 Species	生活型 Life form	重要值 Importance value	物种 Species	生活型 Life form	重要值 Importance value	物种 Species	生活型 Life form	重要值 Importance value
宽叶仙女木 <i>Dryas octopetala</i> L. var. <i>asiatica</i> (Nakai) Nakai	灌木	9.26	牛皮杜鹃 <i>Rhododendron aureum</i> Georgi	灌木	10.42	牛皮杜鹃 <i>Rhododendron aureum</i> Georgi	灌木	20.33
高岭风毛菊 <i>Saussurea tomentosa</i> Kom.	草本	9.07	大白花地榆 <i>Sanguisorba sitchensis</i> C. A. Mey.	草本	5.65	大白花地榆 <i>Sanguisorba sitchensis</i> C. A. Mey.	草本	8.09
牛皮杜鹃 <i>Rhododendron aureum</i> Georgi	灌木	7.28	珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i> L.	草本	5.40	小白花地榆 <i>Sanguisorba tenuifolia</i> var. <i>alba</i> Trautv.	草本	7.15
笃斯越桔 <i>Vaccinium uliginosum</i> L.	灌木	7.20	笃斯越桔 <i>Vaccinium uliginosum</i> L.	灌木	5.40	小叶章 <i>Deyeuxia angustifolia</i> (Kom.) Y. L. Chang	草本	5.58
发草 <i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	草本	5.20	宽叶仙女木 <i>Dryas octopetala</i> L. var. <i>asiatica</i> (Nakai) Nakai	灌木	5.07	高岭风毛菊 <i>Saussurea tomentosa</i> Kom.	草本	4.23
小山菊 <i>Dendranthema oreastrum</i> (Hance) Ling	草本	5.15	高岭风毛菊 <i>Saussurea tomentosa</i> Kom.	草本	3.02	单花囊吾 <i>Ligularia jamesii</i> (Hemsl.) Kom.	草本	4.08
珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i> L.	草本	3.92				笃斯越桔 <i>Vaccinium uliginosum</i> L.	灌木	3.59
细柄茅 <i>Ptilagrostis mongholica</i> (Turcz. ex Trin.) Griseb.	草本	3.13				高山红景天 <i>Rhodiola cretinii</i> (Hamet) H. Ohba subsp. <i>sino-alpina</i> (Frod.) H. Ohba	草本	3.23
毛毡杜鹃 <i>Rhododendron confertissimum</i> Nakai	灌木	3.06						

植被处于稳定状态。本研究结果表明，长白山南坡苔原物种多样性随海拔的垂直变化趋势，与北坡相同，即随海拔升高呈单峰曲线变化，峰值出现在中部，而与西坡物种多样性随海拔升高呈单调递减的趋势完全不同。

长白山北坡 Shannon-Wiener 物种多样性指数

随海拔的升高变化显著($P > 0.05$)，呈单峰型分布，峰值出现在中海拔约 2250 m 地区，并向低海拔和高海拔地区逐渐减少(图 3: A)。西坡 Shannon-Wiener 物种多样性指数随海拔的升高变化极显著($P < 0.01$)，呈单调下降分布趋势，低海拔处的多样性更为丰富，高海拔处多样性逐渐下降(图 3: B)。

表 8 各坡向苔原植被群落总体特征对比
Table 8 Comparison of general characteristics of tundra vegetation communities

坡向 Slope direction	植被类型 Vegetation type		平均株高 (cm) Average plant height	总株数 (株) Total number of plants	总盖度 (%) Total coverage	平均密度 (株/m ²) Average density
南坡 South slope	灌木	Shrub	7.57	2136	22.61	40.77
	草本	Herb	10.99	3209	22.37	73.63
	总体	Total	10.25	5245	44.98	114.40
北坡 North slope	灌木	Shrub	6.82	5120	37.65	62.59
	草本	Herb	15.13	7133	26.37	96.62
	总体	Total	12.99	12253	64.02	159.21
西坡 West slope	灌木	Shrub	13.49	10768	36.52	69.02
	草本	Herb	23.16	17767	48.58	113.80
	总体	Total	21.47	28535	85.1	182.82

表 9 各坡向苔原植被灌草优势对比
Table 9 Contrast of dominance of shrubs and herbs in tundra vegetation on different slopes

坡向 Slope direction	植被类型 Vegetation type		相对多度 Relative abundance	相对盖度 Relative coverage	优势物种的重要值 Importance value of dominant species	优势物种数量 Number of dominant species	生态优势度 Ecological dominance
南坡 South slope	灌木	Shrub	39.96	50.27	26.81	4	0.020
	草本	Herb	60.04	49.73	26.47	5	0.035
	总体	Total	100	100	53.28	9	0.055
北坡 North slope	灌木	Shrub	41.79	58.81	20.88	3	0.036
	草本	Herb	58.21	41.19	14.07	3	0.023
	总体	Total	100	100	34.95	6	0.059
西坡 West slope	灌木	Shrub	37.70	42.91	23.92	2	0.087
	草本	Herb	62.3	57.09	26.77	6	0.024
	总体	Total	100	100	50.69	8	0.111

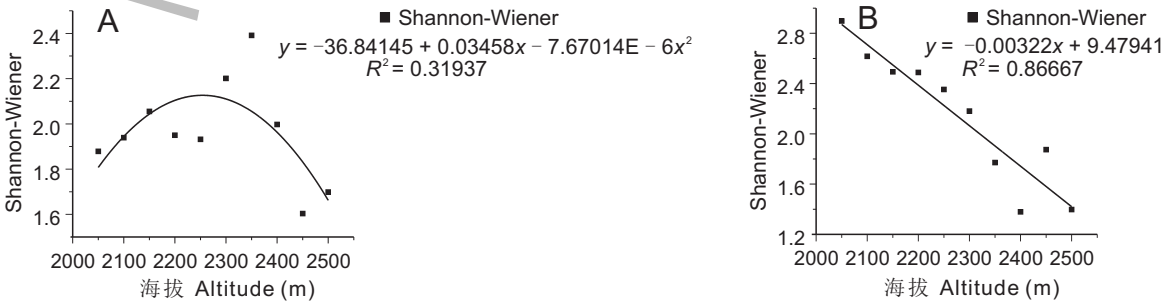


图 3 北坡苔原带 (A) 和西坡苔原带 (B) Shannon-Wiener 多样性指数随海拔的变化
Fig. 3 Changes in Shannon-Wiener diversity index of tundra zone on northern (A) and eastern slopes (B) with altitude

北坡苔原带草本层和灌木层 Shannon-Wiener 多样性指数随海拔的升高变化显著 ($P > 0.05$), 均呈单峰型分布, 但峰值位置略有不同, 草本层多样性峰值出现在 2250 m 左右 (图 4: A), 灌木层出现在 2300 m 左右 (图 4: B)。草本层多样性峰值出现

的海拔低于灌木层。

西坡苔原带草本层和灌木层 Shannon-Wiener 多样性指数随海拔的升高变化极显著 ($P < 0.01$) 或显著 ($P < 0.05$), 均呈单调递减的分布趋势, 随海拔升高多样性逐渐减少 (图 5)。

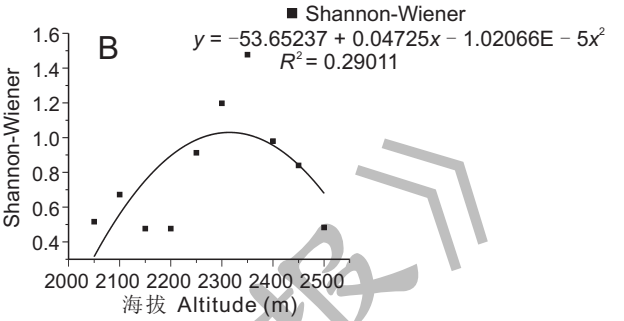
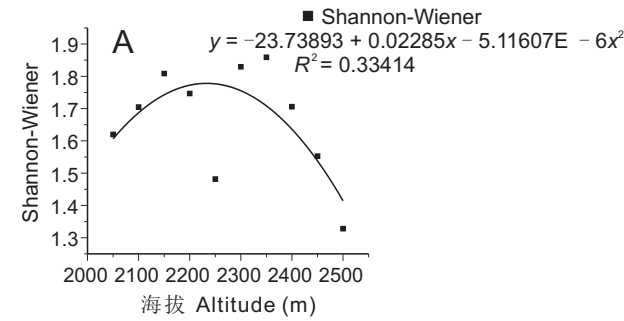


图 4 北坡苔原带草本层 (A) 和灌木层 (B) Shannon-Wiener 多样性指数随海拔的变化
Fig. 4 Changes in Shannon-Wiener diversity index of tundra zone herb (A) and shrub layers (B) on the northern slope with altitude

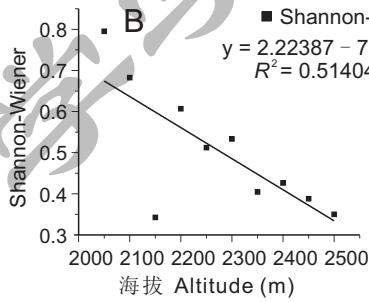
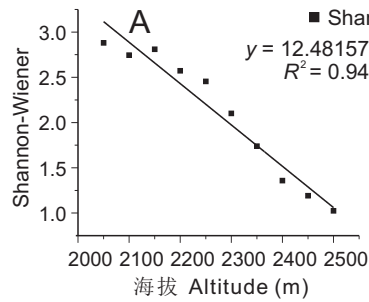


图 5 西坡苔原带草本层 (A) 和灌木层 (B) Shannon-Wiener 多样性指数随海拔的变化
Fig. 5 Changes in Shannon-Wiener diversity index of tundra zone herb (A) and shrub layers (B) on western slope with altitude

3 讨论

3.1 长白山各坡向苔原植被群落特征差异

早期的植被调查证实, 长白山植被的坡向差异明显^[8, 15]。黄锡畴等^[8]发现了长白山的坡向差异, 并指出只有北坡存在典型的垂直带谱; 钱家驹等^[15]记载了长白山西坡苔原和北坡苔原优势种的差异。还有研究认为火山爆发对火山锥体各坡向的不同影响是造成各坡向物种差异的重要原因^[28-32]。靳英华等进一步揭示: 火山灰的流水侵蚀是严重干扰和滞后植被演替的关键, 受 800 年前火山爆炸式喷发影响, 长白山植被处于演替之中。各坡向覆盖的火山灰厚度不同, 处于不同的植被演替阶段。北坡覆盖最少且坡度最大, 最先完成流水侵蚀并开

始植被演替, 目前处于植被演替的中后期, 苔原植被发育较好; 东坡火山灰覆盖最厚, 目前仍然处于流水侵蚀之中, 植被处于演替早期, 苔原植被不发育; 西坡和南坡演替落后于北坡, 但西坡领先于南坡^[33]。因此各坡向植被应该存在差异, 南坡苔原与西坡差异较小、南坡苔原与北坡苔原差异较大。

本研究表明, 长白山苔原植被坡向差异明显, 灌木层片虽因草本植物上侵受到影响, 但仍可显示其原生状态。通过比较各坡向的灌木, 发现其相似度不高, 但仍高于群落相似度。说明在草本植物上侵前, 长白山苔原植被就存在坡向差异。灌木层片在西坡与北坡相似、在南坡与北坡差异较大也验证了上述靳英华等^[33]的火山灰干扰理论。本研究表明, 草本植物上侵加剧了苔原植被坡向间的差异。

南坡和北坡植被相对稳定,这与西坡草本植物强烈上侵明显不同。由于南坡与北坡草本植物上侵较一致,导致了目前苔原植被总体上南坡与北坡较一致的现象。

在过去几十年里,很多高山、亚高山地区植被发生变化,出现了喜暖化趋势,在林线附近或林线以下较低海拔的物种已出现在较高海拔地区^[34, 35],特别是草本植物向上扩展更为明显^[36, 37]。苔原带是全球气候变暖的敏感区域^[1, 38],普遍出现草本植物上侵的现象,草本植物重要值上升、灌木植物重要值下降,苔原的物种组成和物种分布发生了变化^[6, 7]。长白山苔原的草本植物上侵既具有普遍性、还具有特殊性。

3.2 长白山苔原物种多样性的变化及影响因素探讨

在植被不受干扰、处于稳定状况下,植物多样性与海拔多呈单峰型变化,在中间海拔地带植物多样性最大^[39, 40]。但是,如果有来自低海拔植物的持续性强烈入侵,在较低海拔处生物多样性显著增加,将会改变植物多样性的分布格局^[10]。

通过比较长白山各坡向苔原物种多样性随海拔的变化规律,本研究发现,目前南坡和北坡较一致,存在中间峰值,植被稳定;而南坡与西坡趋势完全不同,西坡为单调递减的趋势。西坡草本植物强烈上侵,而南坡和北坡则未见明显的草本上侵现象,这说明群落抗干扰能力或干扰强度存在差异,北坡处于演替中后期,较为稳定,抗干扰能力更强。南坡因为干扰强度较小,植被也处于较稳定状态。

另外,我们推测土壤水分等环境条件不同对各坡向植被也有很大影响。在各坡向降水量差异不大的前提下,南坡向阳,热量条件更好,蒸发强,土壤含水量较低,使得喜湿的草本植物不易上侵;北坡较庇荫,热量条件较差,蒸发弱,虽然土壤含水量较高,但受热量条件的限制,草本植物也不易上侵;西坡的热量条件和土壤含水量处于中间状态,为草本上侵提供了合适的环境条件。另外,台风干扰也是一个重要因素,如苔原带的小叶章(*Deyeuxia angustifolia* (Kom.) Y. L. Chang)种子来源于岳桦林带,受台风干扰,风灾区内的小叶章大量繁殖,种子随风传播,为上侵苔原带提供了丰富的

种源^[41]。西坡草本植物上侵严重可能与西坡苔原带以下的林带存在大量风倒区有关,西坡苔原接受了很强的草本植物种子雨,而南坡和北坡则没有。因此西坡在草本植物在上侵背景下植被变化更为显著。

3.3 其他因素对苔原植被坡向差异的影响

长白山苔原带接近山峰顶部,面积仅为68 km²,而坡向间存在明显差异,除以上影响因素外,还存在其他因素对苔原带植被变化的影响。例如,坡度的作用不可忽视。坡度大的地区极易形成地表径流,不能积蓄水分,易造成土壤水分含量低,不利于植物生长^[42]。同时,坡度大的地区土壤肥力相对较低,水肥条件较差,植被较稀疏^[43]。受火山喷发的干扰,长白山北坡苔原带坡度最大,西坡和南坡次之,东坡最缓。说明不同的坡度是影响植被坡向性差异的重要因素。另外,积雪的作用也很重要。积雪洼地里的灌木可能比周围地势较高的地方更容易被草本植物取代,长白山苔原带草本植物增加,也可能与之有关^[10]。由于本研究在设置样方时尽量排除了其他因素的干扰,因此,研究结果受地形、地貌、积雪等因素的影响较小。

综上所述,长白山苔原带植被的坡向差异源于各坡向的本底差异、环境差异以及对全球气候变化的差异性响应,是火山干扰、强风干扰下植被演替与响应气候变化的植被变化共同作用的结果。

4 结论

(1)山苔原南坡植被中灌木处于优势地位,与北坡、西坡一致。但在物种组成上,各坡向差异明显,为中度不相似水平;(2)在物种多样性、多度、盖度等群落特征上,南坡与西坡差异较大、与北坡相似性强;(3)在物种多样性的空间分布上,南坡与北坡相同,随海拔升高呈单峰变化,峰值出现在中部,与西坡物种多样性随海拔升高呈单调递减的趋势完全不同。

参考文献:

- [1] Wei J, Jiang P, Yu DY, Wu G, Fu HW. Distribution patterns of vegetation biomass and nutrients bio-cycle in alpine tundra ecosystem on Changbai Mountains, Northeast China[J]. *J Forestry Res*, 2007, 18(4): 271-278.

- [2] Wilson SD, Nilsson C, Robinson SA. Arctic alpine vegetation change over 20 years[J]. *GCB Bioenergy*, 2010, 15 (7): 1676–1684.
- [3] Bjorkman AD, Elmendorf SC, Beamish AL, Vellend M, Henry GHR. Contrasting effects of warming and increased snowfall on Arctic tundra plant phenology over the past two decades[J]. *GCB Bioenergy*, 2016, 21(12): 4651–4661.
- [4] Levett D, Middleton P, Cole M, Reid MM. Carbon cycling of alpine tundra ecosystems on Changbai Mountain and its comparison with arctic tundra[J]. *Sci China*, 2002, 45 (10): 903–910.
- [5] Myers-Smith IH, Forbes BC, Wilkening M, Hallinger M, Lantz T, Blok D, et al. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities [J]. *Environ Res Lett*, 2011, 6(4): 45509–45523.
- [6] Klanderud K, Totland Ø. Simulated climate change altered dominance hierarchies and diversity of an alpine biodiversity hotspot[J]. *Ecology*, 2005, 86(8): 2047–2054.
- [7] Wardle DA, Gundale MJ, Jäderlund A, Nilsson MC. Decoupled long-term effects of nutrient enrichment on aboveground and belowground properties in subalpine tundra[J]. *Ecology*, 2013, 94(4): 904–919.
- [8] 黄锡畴, 刘德生, 李桢. 长白山北侧的自然景观带[J]. *地理学报*, 1959, 25(6): 435–446.
- [9] 黄锡畴, 李崇禧. 长白山高山苔原的景观生态分析[J]. *地理学报*, 1984, 39(3): 285–297.
- Huang XC, Li CH. An analysis on the ecology of alpine tundra landscape of Changbai Mountains[J]. *Acta Geographica Sinica*, 1984, 39(3): 285–297.
- [10] Jin YH, Zhang YJ, Xu JW, Tao Y, He HS, Guo M, et al. Comparative assessment of tundra vegetation changes between north and southwest slopes of Changbai Mountains, China, in response to global warming [J]. *Chin Geogr Sci*, 2018, 28(4): 665–679.
- [11] 宗盛伟, 许嘉巍, 吴正方. 长白山西坡小叶章侵入苔原带调查与机理分析[J]. *山地学报*, 2013, 31(4): 448–455.
- Zong SW, Xu JW, Wu ZF. Investigation and mechanism analysis on the invasion of *Deyeuxia angustifolia* to tundra zone in western slope of Changbai Mountain[J]. *Journal of Mountain Science*, 2013, 31(4): 448–455.
- [12] 刘羽霞, 许嘉巍, 靳英华, 朱瑞帅, 牛莉平, 王媛林, 张英洁. 基于地形因子的长白山高山苔原土壤理化性质空间差异[J]. *生态学杂志*, 2017, 36(3): 640–648.
- Liu YX, Xu JW, Jin YH, Zhu RS, Niu LP, Wang AL, Zhang YJ. Spatial variability of soil physicochemical properties in the alpine tundra of Changbai Mountain in relation to topographic factors[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, 36(3): 640–648.
- [13] 靳英华, 许嘉巍, 宗盛伟, 王鹏. 氮沉降对长白山苔原植被影响的试验研究[J]. *地理科学*, 2014, 34(12): 1526–1532.
- Jin YH, Xu JW, Zong SW, Wang P. Experimental study on the effect of nitrogen deposition on the tundra vegetation of the Changbai Mountain [J]. *Scientia Geographica Sinica*, 2014, 34(12): 1526–1532.
- [14] Zong SW, Jin YH, Xu JW, Wu ZF, He HS, Du HB, Wang L. Nitrogen deposition but not climate warming promotes *Deyeuxia angustifolia* encroachment in alpine tundra of the Changbai Mountains, Northeast China[J]. *Sci Total Environ*, 2016, 544(15): 85–93.
- [15] 钱家驹, 张文仲. 长白山高山冻原植物的调查研究简报(I) [J]. *东北师大学报(自然科学版)*, 1980(1): 51–67.
- Qian JJ, Zhang WZ. A brief report on the research of the Changbaishan alpine tundra vegetation (I) [J]. *Journal of Northeast Normal University(Natural Science Edition)*, 1980(1): 51–67.
- [16] 周以良. 中国东北植被地理[M]. 北京: 科学出版社, 1997.
- [17] 中国科学院林业土壤研究所. 东北植物检索表[M]. 北京: 科学出版社, 1959.
- [18] 郎惠卿, 李桢. 长白山地理系统研究(一)[M]. 长春: 东北师范大学出版社, 2010.
- [19] 宗盛伟, 许嘉巍, 吴正方, 乔琳琳, 王丹丹, 孟祥君. 长白山西坡小叶章侵入苔原带过程及影响[J]. *生态学报*, 2014, 34(23): 6837–6846.
- Zong SW, Xu JW, Wu ZF, Qiao LL, Wang DD, Meng XJ. Analysis of the process and impacts of *Deyeuxia angustifolia* invasion on the alpine tundra, Changbai Mountain[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(23): 6837–6846.
- [20] 靳英华, 许嘉巍, 王绍先, 王媛林, 张英洁, 慧慧. 退化中的长白山西坡灌木苔原优势种分布差异[J]. *生态学报*, 2017, 37(11): 3716–3723.
- Jin YH, Xu JW, Wang SX, Wang AL, Zhang YJ, Jin H. Distribution variations of dominant plant species in degraded shrub tundra on the west slope of Changbai Mountain [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(11): 3716–3723.
- [21] 许嘉巍, 张飞虎. 长白山地理系统与生态安全[M]. 长春: 东北师范大学出版社, 2010.
- [22] 靳英华, 许嘉巍, 刘丽娜, 贺红土, 陶岩, 宗盛伟. 长白山苔原带优势植物种的分布格局及其关联性研究[J]. *地理科学*, 2016, 36(8): 1212–1218.
- Jin YH, Xu JW, Liu LN, He HS, Tao Y, Zong SW. Spatial distribution pattern and associations of dominant plant

- species in the alpine tundra of the Changbai Mountains [J]. *Scientia Geographica Sinica*, 2016, 36(8): 1212–1218.
- [23] 石培礼, 李文华. 长白山林线交错带形状与木本植物向苔原侵展和林线动态的关系[J]. 生态学报, 2000, 20(4): 573–580.
- Shi PL, Li WH. Boundary form effects of timberline ecotone on colonization of woody plants and timberline dynamics in Changbai Mountain [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(4): 573–580.
- [24] 王晓东, 刘惠清. 长白山北坡林线岳桦种群动态对气候变化响应的坡向分异[J]. 地理科学, 2012, 32(2): 199–206.
- Wang XD, Liu HQ. The dynamics response of *Betula ermanii* population and climate change on different slopes aspect of noeth slope, Changbai Mountions [J]. *Scientia Geographica Sinica*, 2012, 32(2): 199–206.
- [25] 邹春静, 韩士杰, 周玉梅, 王晓春, 陈永亮. 过渡带中岳桦种群生态特征的研究[J]. 应用与环境生物学报, 2001, 7(1): 1–6.
- Zou CJ, Han SJ, Zhou YM, Wang XC, Chen YL. Study on ecological characteristics of *Betula ermanii* population in ecotone [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2001, 7(1): 1–6.
- [26] 钱宏. 长白山高山冻原植物分类、植物区系、植物生态(上、下册)[D]. 沈阳: 中国科学院沈阳应用生态研究所, 1989.
- [27] 赵大昌. 长白山的植被垂直分布带[J]. 森林生态系统研究, 1980(1): 65–70.
- [28] 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]. 资源科学, 1984, 6(1): 72–78.
- [29] 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.
- [30] 刘琪璟, 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, 13(1): 57–61.
- Liu QJ, Wang SX. Effects of recent volcanic eruptions in Changbai Mountain on alpine subalpine vegetation [J]. *Scientia Geographica Sinica*, 1993, 13(1): 57–61.
- [31] 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.
- [32] 戴璐. 火山喷发对长白山东坡历史植被演替的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2008.
- [33] 靳英华, 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 Yu, Zong SW. Effects of volcanic interference on the vegetation distribution of Changbai Mountain [J]. *Scientia Geographica Sinica*, 2013, 33(2): 203–208.
- [34] McDougall KL, Morgan JW, Walsh NG, Williams RJ. Plant invasions in treeless vegetation of the Australian Alps [J]. *Perspect Plant Ecol*, 2005, 7(3): 159–171.
- [35] Brian B, Ben O, Daniel GG, Carolyn P, Thomas S, Timothy P. A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(11): 4197–4202.
- [36] Walther GR, Burga CA. Trends in the upward shift of alpine plants [J]. *J Veg Sci*, 2010, 16(5): 541–548.
- [37] Danby RK, Koh S, Hik DS, Price LW. Four decades of plant community change in the alpine tundra of Southwest Yukon, Canada [J]. *Ambio*, 2011, 40(6): 660–671.
- [38] Danby RK, Hik DS. Variability, contingency and rapid change in recent subarctic alpine tree line dynamics [J]. *J Ecol*, 2010, 95(2): 352–363.
- [39] Colwell RK, Hurr GC. Nonbiological gradients in species richness and a spurious rapoport effect [J]. *Am Nat*, 1994, 144(4): 570–595.
- [40] Rahbek C. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? [J]. *Ecography*, 2010, 18(2): 200–205.
- [41] 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.
- [42] 金樑, 杜晓光, 侯扶江, 常生华, 王晓娟. 黄土高原山地坡度对退耕农田生态系统自然植被演替初期的影响[J]. 草业科学, 2007, 24(7): 66–71.
- Jin L, Du XG, Hou FJ, Chang SH, Wang XJ. Effects of hillside slopes on plant community succession of re-natural farmland in the Loess Plateau [J]. *Pratacultural Science*, 2007, 24(7): 66–71.
- [43] 苟曦. 川中丘陵区土壤肥力特征研究[D]. 成都: 四川农业大学, 2007.