

· 研究报告 ·

红皮云杉林的植被分类及其环境解释

袁荣珍^{1,2}, 王国宏^{1*}, 唐志尧³, 王庆贵⁴

¹中国科学院植物研究所, 植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学, 北京 100049

³北京大学城市与环境学院, 北京大学生态研究中心, 北京 100871; ⁴黑龙江大学农业资源与环境学院, 哈尔滨 150001

摘要 红皮云杉林(*Picea koraiensis* Forest Alliance)是以红皮云杉为群落共优势种的森林植被类型, 具有结构复杂及物种多样性高等特点。在遵从《中国植被志》研编规范的基础上, 提出了红皮云杉林新的分类系统, 包括5个群丛组8个群丛, 分别归属于常绿针叶林、落叶与常绿针叶混交林和针叶与阔叶混交林3个植被型。群丛组分类主要基于群落层片分化, 以及乔木层的共优势种和特征种的差异, 并以常绿针叶树层片重要值的66%为阈值划分常绿针叶林和针叶与阔叶混交林。在群丛分类中, 通过双向指示种分析筛选特征种, 综合考虑群落生境和群落演替阶段等因素确定分类方案。该分类方案是《中国植被志》研编规范的一个应用示例, 对植被分类工作的借鉴意义表现在4个方面。(1) 作为植被分类的重要凭证, 样方数据质量控制是植被分类工作的重要环节; 其中, 物种的准确鉴定对确保植被分类方案的合理性至关重要。(2) 对于乔木层物种组成丰富、优势种不明显的群落, 群落层片分化和特征种是植被类型划分的重要依据。(3) 以特定物种组合为共建种所组成的多个植被类型可归属为不同的植被型。(4) 森林采伐等人类活动可能对植被与环境的关系形成干扰。因此, 在植被分类中应考虑群落的干扰历史和演替阶段等因素。

关键词 群丛组, 群丛, 特征种, 常绿针叶林, 落叶与常绿针叶混交林, 针叶与阔叶混交林

袁荣珍, 王国宏, 唐志尧, 王庆贵 (2022). 红皮云杉林的植被分类及其环境解释. 植物学报 57, 468–478.

以红皮云杉(*Picea koraiensis*)为共优势种的森林植被主要分布于东北亚地区, 包括中国东北地区、俄罗斯远东沿海地区南部以及朝鲜北部(中国植被编辑委员会, 1980; 周以良, 1991, 1994; Song, 1992; Krestov and Nakamura, 2002; Lockwood et al., 2013; 王国宏, 2017)。红皮云杉在俄罗斯远东地区和朝鲜分布的数量较少, 多为群落的伴生种(Kolbek et al., 2003; Krestov, 2003)。

国外有关东北亚地区针叶林的研究工作主要采用Braun-Blanquet植被分类体系(Whittaker, 1978; Whittaker (周纪纶译), 1985), 即利用群落调查和登记资料(relevés), 整理出群落物种组成和结构表, 然后根据特征种分类以及专家系统校正, 最后确定分类方案, 包括各植被分类单元的特征种、恒有度及样本数量等(Barkman et al., 1986; Song, 1991, 1992; Krestov and Nakamura, 2002; Kolbek et al., 2003; Krestov, 2003)。上述研究工作中, 不同学者所采用

的植被分类系统不统一, 研究结果间的可比性较低。

自20世纪60年代起, 国内学者陆续开展了中国东北针叶林的植被分类工作。主要研究成果包括4个方面。(1) 在群系尺度上对群落外貌、结构、物种组成和地理分布进行概述(侯学煜, 1960; 陈灵芝, 1963; 陈灵芝等, 1964; 中国植被编辑委员会, 1980; 中国科学院中国植被图编辑委员会, 2007); (2) 在群系、群丛组及群丛尺度上, 周以良(1991, 1994)对大兴安岭和小兴安岭地区的针叶林进行了研究, 但群落的分类与描述缺乏样方凭证; (3) 从森林经营管理的角度出发, 中国森林编辑委员会(1997, 1999)对红皮云杉林的类型、群落特征及森林抚育措施等进行了研究; (4) 基于样方数据的统计分析, 王国宏(2017)对红皮云杉林的群系、群丛组和群丛进行了系统分类和定量描述。

国内外对红皮云杉林的研究具有明显的局限性。首先, 国外文献中植被分类单元的划分凭证缺乏数量

收稿日期: 2021-10-19; 接受日期: 2022-04-24

基金项目: 国家科技基础资源调查专项(No.2019FY202300)

* 通讯作者。E-mail: ghwangaq@ibcas.ac.cn

信息; 其次, 不同学者采用的植被分类系统不统一, 研究结果间缺乏可比性; 第三, 自20世纪以来, 红皮云杉林经历了大规模的采伐, 也遭遇过火灾和风灾等自然灾害的干扰(周以良, 1991; 侯向阳和韩进轩, 1997; 黄大明等, 1998), 对群落的外貌、结构及物种组成等造成了重要影响, 植被类型也呈现出多样化的特点。例如, 处于干扰后不同恢复阶段的植物群落, 其乔木层各层片及物种的相对优势度在时空尺度上变化较大, 林下幼苗幼树的大量萌生也使群落结构具有较大的不确定性。然而, 在群丛组和群丛的划分中却未能充分考虑这些因素。因此, 红皮云杉林的植被分类系统尚需进一步修订和完善。

我们在《中国植被志》第3卷第2册(云杉林册)的研编过程中, 对红皮云杉林进行了系统调查, 提出了新的植被分类方案, 通过植被分类单元环境背景解释, 进一步检验新分类方案的合理性。本文将阐述新分类方案建立的数据背景、研究思路以及系统总览。在遵从《中国植被志》研编规范(方精云等, 2020; 郭柯等, 2020; 王国宏等, 2020)的基础上, 针对红皮云杉林群落结构复杂、乔木层物种组成丰富以及人类活动干扰较重等问题, 对群丛组和群丛的划分进行了系

统分析和讨论, 呈现《中国植被志》相关规范在应用过程中的一个参考方案, 以期对相关植被类型的分类提供借鉴。

1 材料与方法

1.1 样方调查

分别于2000、2003、2009和2020年对红皮云杉林进行了野外调查, 共记录49个样方(表1), 地理范围为123°–129°E, 42°–52°37'N。为了保证样方在空间尺度上的均匀性和代表性, 我们尽可能在红皮云杉林分布区范围内的每个县或区布设样地。调查区域自然地理单元从南到北依次是辽宁及吉林长白山自然保护区的西坡、南坡、北坡及长白山北部的河谷地带, 吉林与黑龙江省交界地带张广才岭的双峰林场、大秃顶子, 小兴安岭嘉荫–汤旺河(129°20'E, 48°30'N)–通北(126°40'E, 47°40'N)一线以南, 以及大兴安岭北部地区。各区域内样地调查的海拔高度为长白山850–1 200 m, 张广才岭880 m, 小兴安岭240–500 m, 大兴安岭382–920 m。

在选定区域内的不同生境布设样地, 每隔一定的

表1 红皮云杉林49个样方地理信息
Table 1 Locations of 49 plots of *Picea koraiensis* Forest Alliance

Plot	Place	Latitude (°)	Longitude (°)	Altitude (m)
20105	Amuer, Heilongjiang province	52.6236	123.1739	561
20063	Daqing mountain, Dailing district, Heilongjiang province	46.9669	129.0389	361
03LS3-1	Liangshui national nature reserve, Heilongjiang province	47.1833	128.8981	430
03LS4-1	Liangshui national nature reserve, Heilongjiang province	47.1933	128.8877	344
XXAL09070710	Dailing district, Heilongjiang province	47.1900	128.8800	319
XXAL09070711	Dailing district, Heilongjiang province	47.0917	129.1469	283
XXAL09070204	Hongxing district, Heilongjiang province	48.2700	129.3300	326
XXAL09070305	Hongxing district, Heilongjiang province	48.1100	129.1900	303
XXAL09070508	Meixi district, Heilongjiang province	47.7600	129.4600	322
20076	Dawusu, Mohe town, Heilongjiang province	51.8019	124.4992	491
20078	Dawusu, Mohe town, Heilongjiang province	51.8014	124.5042	491
20079	Dawusu, Mohe town, Heilongjiang province	51.8033	124.5053	491
20080	Dawusu, Mohe town, Heilongjiang province	51.8119	124.4975	511
XXAL09070812	Shuangfeng district, Heilongjiang province	46.6800	128.0500	247
XXAL09082701	Mengke mountain, Tahe, Heilongjiang province	52.6300	124.2300	775
20070	Tahe, Heilongjiang province	52.3364	124.6583	421
20071	Tahe, Heilongjiang province	52.3367	124.6581	421
20072	Tahe, Heilongjiang province	52.3378	124.6592	421

表1 (续)
Table 1 (continued)

Plot	Place	Latitude (°)	Longitude (°)	Altitude (m)
20073	Tahe, Heilongjiang province	52.3381	124.6581	421
20074	Tahe, Heilongjiang province	52.3386	124.6569	431
20075	Tahe, Heilongjiang province	52.3389	124.6556	420
XXAL09083011	Talin forest, Heilongjiang province	52.3200	124.5200	382
20052	Tangwanghe district, Heilongjiang province	48.5047	129.4814	411
20053	Tangwanghe district, Heilongjiang province	48.5028	129.4825	401
20054	Tangwanghe district, Heilongjiang province	48.5006	129.4847	401
XXAL09070103	Tangwanghe district, Heilongjiang province	48.5000	129.7000	387
XXAL09070609	Wumahe district, Heilongjiang province	47.6300	128.7700	309
XXAL09062901	Wuyiling district, Heilongjiang province	48.7400	129.4100	319
20036	Yichun, Heilongjiang province	47.5075	128.4831	381
20037	Yichun, Heilongjiang province	47.5056	128.4858	391
20038	Yichun, Heilongjiang province	47.6211	128.5831	343
20039	Yichun, Heilongjiang province	47.6208	128.5842	346
20040	Xing'an park, Yichun, Heilongjiang province	47.7028	128.9108	311
20041	Xing'an park, Yichun, Heilongjiang province	47.7019	128.8956	341
20042	Xing'an park, Yichun, Heilongjiang province	47.7022	128.8981	371
20043	Xing'an park, Yichun, Heilongjiang province	47.7028	128.8953	321
20047	Xing'an park, Yichun, Heilongjiang province	47.7014	128.8878	351
20048	Xing'an park, Yichun, Heilongjiang province	47.7028	128.8875	331
20049	Xing'an park, Yichun, Heilongjiang province	47.6947	128.8972	497
XXAL09070407	Youhao district, Heilongjiang province	48.1200	128.6600	322
XXAL09070406	Sanhe forest, Youhao district, Heilongjiang province	48.0200	128.5400	289
20022	Changbai mountain, Jilin province	42.3278	128.1228	861
20023	Changbai mountain, Jilin province	42.3303	128.1214	861
20024	Changbai mountain, Jilin province	42.3306	128.1217	851
00CB-19	Changbai mountain, Jilin province	42.1871	128.1700	1140
00CB-20	Changbai mountain, Jilin province	42.2203	128.1714	1075
20010	Fusong, Jilin province	42.0644	127.6583	881
20011	Fusong, Jilin province	42.0628	127.6600	861
20012	Fusong, Jilin province	42.0625	127.6592	851

海拔高程或在不同的坡向布设样地，以尽可能全面反映群落的生境类型。植被调查采用典型取样法，在特定地段选择外貌整齐、人为干扰较少的群落进行调查。根据群落斑块的大小或群落的复杂程度，在样地内设置600 m²或900 m²的样方，样方四周留10–20 m的缓冲区。调查内容包括群落基本信息，即样方所处的行政区域、地理坐标、海拔、地貌、坡向、坡度、坡位、干扰状况、演替阶段以及群落各层的高度、总盖度和优势种等。然后分层调查群落结构和物种组成。乔木层由6或9个10 m×10 m样格组成，胸径≥3 cm的个体每木检尺，记录物种名称、胸径、树高和活

枝下高等指标。灌木层选取2个10 m×10 m的样格，记录样格内物种的基径、株丛数、平均高度和盖度。草本层布设5个1 m×1 m的小样方，分种记录多度、平均高度和盖度。地被层的小样方布设同草本层，记录苔藓、地衣、藻类和菌类等的种名、多度、平均高度和盖度。层间植物记录高度、多度和盖度，根据其高度统计为其所在群落层的物种。

1.2 数据预处理

在获得的样方中，不同时期调查的样方间存在植物同物异名现象。因此，我们按照*Flora of China*对所有样

方的物种进行了核实确认。在此基础上, 分别计算乔木层(附表1)、灌木层、草本层和地被层各物种的重要值。

乔木层重要值= $((\text{相对高度}+\text{相对优势度}+\text{相对多度})/3)\times 100\%$;

灌木层重要值= $((\text{相对高度}+\text{相对基径}+\text{相对多度}+\text{相对盖度}+\text{相对频度})/5)\times 100\%$;

草本层重要值= $((\text{相对高度}+\text{相对多度}+\text{相对盖度}+\text{相对频度})/4)\times 100\%$ 。

地被层的重要值计算方法同草本层。对于调查内容不完整的样方, 采用上述公式的简化形式计算物种重要值, 其结果可反映每个物种的相对重要性。

对地形、坡向和坡位等定性或定量因子进行统一的分级量化。

(1) 地形: 样地中记录到的洼地(平原洼地和平原)、丘陵洼地、丘陵、山地洼地和山地分别赋值为1、2、3、4和5。

(2) 坡向: 将罗盘仪实测的方位角按照下述公式转换为 0° – 180° , 数值从小到大表征坡向由阴坡转向阳坡(沈泽昊和张新时, 2000; 沈泽昊等, 2000)。

$\alpha'=\alpha$ ($180^{\circ}\geq\alpha\geq 0^{\circ}$) 或 $\alpha'=360^{\circ}-\alpha$ ($360^{\circ}\geq\alpha>180^{\circ}$) 式中, α 和 α' 分别代表转换前后的方位角。

(3) 坡位: 样地中记录到的谷地、下坡、中坡、中上坡、上坡(山脊)和山顶(坡顶)分别赋值为1、2、3、4、5和6。

对于地形因子数据缺失的样方, 根据样方地理坐标在Google Earth中确定其具体位置, 进一步读取或推算出其地形、坡度、坡向或坡位等数据。

基于每个样方的地理坐标, 从中国植被综合数据库中提取气候数据, 包括年平均气温(mean annual temperature, MAT)、最冷月平均气温(mean temperature of the coldest month, TCM)、最热月平均气温(mean temperature of the warmest month, TWM)、 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 有效积温(growing degree days on a 5°C basis, GDD5)、 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 有效积温(growing degree days on a 0°C basis, GDD0)、年平均降水量(mean annual precipitation, MAP)、潜在蒸散(potential evapotranspiration, PET)、实际蒸散(actual evapotranspiration, AET)和湿润指数(moisture index, MI)。气候数据由《中国植被志》研编办公室提供。

将数据预处理结果形成样方基本信息表、样方数据汇总表和物种-样方数据表。根据样方基本信息表

经整理得到样方的环境数据矩阵。样方数据汇总表用于各植被类型群落结构和物种组成特征的描述。

物种-样方数据表经整理得到样方的物种数据矩阵, 此表也可直接输入聚类分析软件及JUICE程序中进行植被分类运算(王国宏等, 2020)。

1.3 数据分析

1.3.1 植被类型的分类及命名原则

群丛组的分类主要基于特定群落组合中群落的垂直分层(stratum)、乔木层的层片(layer)分化、群丛组的特征种或各层片的优势种或共优势种(王国宏等, 2020)。红皮云杉林生长在河谷地带, 在过去经历了较重的采伐, 现存森林多为采伐后恢复的中、幼林, 落叶阔叶树的数量相对较多, 但并非稳定的层片。随着群落的发展, 落叶阔叶树层片数量将逐渐减少。基于此, 在数据分析中我们将常绿针叶树层片重要值的阈值确定为66%, 以此作为常绿针叶林和针阔叶混交林划分的依据。

在群丛分类时首先进行双向指示种分析(Two-way indicator species analysis, TWINSpan), 在综合考虑群落生境和群落演替阶段等因素后确定初步分类方案, 进一步通过JUICE程序计算特征种(Tichý, 2002; Tichý and Holt, 2006), 以对分类方案进行验证。以特征值(Φ) $0.25\leq\Phi\leq 0.50$ 和 $\Phi\geq 0.50$ 为依据划分普通特征值物种和高特征值物种(王国宏等, 2020)。具有1组特征种支持的分类方案将予以接受; 否则需重新调整分类方案。

群系、群丛组和群丛的命名及编码方法参照《中国植被志》的命名规范(王国宏等, 2020)。即群系的科学名称由群落的建群种或共建种的拉丁名加限定词组成。群丛组的科学名称由群落的建群种或共建种的拉丁名与群落中除优势层以外的其它层优势植物生活型的名称以及限定词组成。群丛的名称由群落的建群种以及除优势层以外其它各层的特征种(或优势种)的名称加限定词组成。限定词所表征的植被分类单位要包含特定群系所描述的全部植被类型, 即高于或等于所描述的植被类型等级。红皮云杉林的群落类型可归属到常绿针叶林、落叶与常绿针叶混交林和针叶与阔叶混交林3个植被型, 因此其科学名称以森林植被型组(Forest)为限定词, 即 *Picea koraiensis* Forest Alliance。

1.3.2 植被类型的环境解释

采用排序分析法进一步揭示各植被分类单元的环境背景。首先,对环境数据矩阵进行主成分分析(principal components analysis, PCA)(附表2),提取影响植被分类单元的主要气候因子,包括实际蒸散(AET)、年平均降水量(MAP)、年平均温度(MAT)和最冷月平均温度(TCM),建立包括主要气候因子和地形因子的环境数据矩阵。其次,对物种数据矩阵进行去趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA),确定物种组成的变异幅度。结果表明,群丛尺度的物种变异梯度长度小于4,故采用冗余分析(redundancy analysis, RDA)进行环境解释(附表3)。排序结果以样

方-环境二维排序图表达。采用Canoco for Windows 5软件进行排序分析(terBraak and Smilauer, 2012)。

2 结果与讨论

2.1 红皮云杉林的植被分类系统

2.2.1 群丛组

常绿针叶树层片占优势(66%–80%)的样方组合可划分出1个群丛组(图1, PK-I),属于常绿针叶林植被型;在其它一些样方组合中,针叶树层片的重要值 $\geq 60\%$,且落叶松(*Larix gmelinii*)和红皮云杉是恒有种和共优势种,臭冷杉(*Abies nephrolepis*)和樟子松(*Pinus*

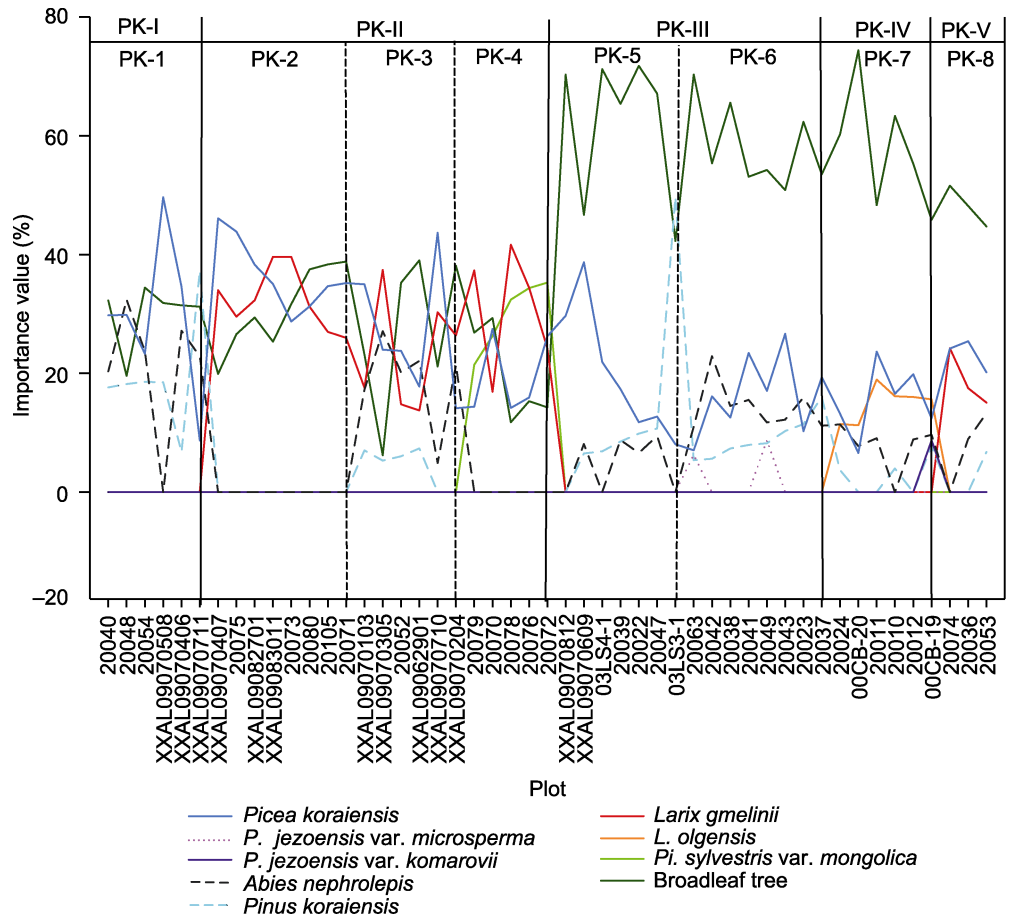


图1 红皮云杉林乔木层针叶树和落叶阔叶树层片的重要值
PK-1–PK-8代表8个群丛; PK-I–PK-V代表5个群丛组。

Figure 1 Importance values of needleleaf trees and the layer of broadleaf trees of tree stratum in *Picea koraiensis* Forest Alliance
PK-1–PK-8 represent the 8 associations; PK-I–PK-V represent the 5 association groups.

sylvestris var. *mongolica*)是偶见种(频度<60%), 据此可划分出第2个群丛组(PK-II), 属于落叶与常绿针叶混交林植被型。在其余样方组合中, 落叶阔叶树层片的重要值为42%–74%, 可根据红皮云杉与红松(*P. koraiensis*)、黄花落叶松(*L. olgensis*)和落叶松等特征种的不同组合, 划分出3个群丛组(PK-III、PK-IV和PK-V), 属于针叶与阔叶混交林植被型(图1)。各群丛组特征种数为2–26 (附表4a)。

2.2.2 群丛

常绿针叶林群丛组(PK-I)内可划分为1个群丛(PK-1), 特征种是红松和两型豆(*Amphicarpaea edgeworthii*)等, 生长在小兴安岭海拔280–400 m的阶地、山麓及谷地等低湿地带。落叶与常绿针叶混交林群丛组(PK-II)可划分出3个群丛(PK-2、PK-3和PK-4)。PK-2的特征种是黑茶藨子(*Ribes nigrum*)和四花薹草(*Carex quadriflora*)等, 主要分布在大兴安岭北部, 生长在山地阴坡、地形封闭的河谷或洼地的积水区域; PK-3的特征种是臭冷杉和小玉竹(*Polygonatum hu-*

mile)等, 主要分布在小兴安岭, 生长在地形开阔的山坡下部及丘陵; PK-4的特征种是樟子松和柴桦(*Betula fruticosa*)等, 分布在大兴安岭北部低山山麓、地形封闭的河谷或洼地。针叶与阔叶混交林的3个群丛组中, PK-III可划分出2个群丛: PK-5的特征种是接骨木(*Sambucus williamsii*)和越桔(*Vaccinium vitis-idaea*)等, 主要生长在山麓、丘陵间谷地或阶地; PK-6的特征种是水曲柳(*Fraxinus mandschurica*)和拟扁果草(*Enemion raddeanum*)等, 主要生长在丘陵、低山的中、下坡及谷地, 地形平缓。PK-IV包含1个群丛: PK-7的特征种是黄花落叶松和库页悬钩子(*Rubus sachalinensis*)等, 分布于吉林长白山及附近山地, 海拔较高(851–1 140 m), 主要生长在平缓山坡或山麓。PK-V包含1个群丛PK-8, 其特征种是欧亚绣线菊(*Spiraea media*)和全叶山芹(*Ostericum maximowiczii*)等, 主要生长在丘陵间谷地或洼地。各群丛特征种数为2–30 (附表4b)。

基于此, 红皮云杉林划分为5个群丛组8个群丛(表2)。

表2 红皮云杉林群丛组和群丛分类方案

Table 2 A vegetation classification scheme of association groups and associations in *Picea koraiensis* Forest Alliance

Association groups	Associations	Number of plots
PK-I: <i>Picea koraiensis</i> + <i>Abies nephrolepis</i> + <i>Pinus koraiensis</i> - Shrub - Herb Evergreen Needleleaf Forest	PK-1: <i>Picea koraiensis</i> + <i>Abies nephrolepis</i> + <i>Pinus koraiensis</i> - <i>Lonicera chrysantha</i> - <i>Trigonotis radicans</i> Evergreen Needleleaf Forest	6
PK-II: <i>Picea koraiensis</i> + <i>Larix gmelinii</i> - Shrub - Herb Mixed Deciduous and Evergreen Needleleaf Forest	PK-2: <i>Picea koraiensis</i> + <i>Larix gmelinii</i> - <i>Rosa acicularis</i> - <i>Vaccinium vitis-idaea</i> - <i>Deyeuxia purpurea</i> Mixed Deciduous and Evergreen Needleleaf Forest	8
	PK-3: <i>Picea koraiensis</i> + <i>Larix gmelinii</i> + <i>Abies nephrolepis</i> - <i>Corylus mandshurica</i> - <i>Polygonatum humile</i> Mixed Deciduous and Evergreen Needleleaf Forest	6
	PK-4: <i>Picea koraiensis</i> + <i>Larix gmelinii</i> + <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i> - <i>Rosa acicularis</i> - <i>Vaccinium vitis-idaea</i> - <i>Carex lanceolata</i> Mixed Deciduous and Evergreen Needleleaf Forest	5
PK-III: <i>Picea koraiensis</i> + <i>Pinus koraiensis</i> - Broadleaf Tree - Shrub - Herb Mixed Needleleaf and Broadleaf Forest	PK-5: <i>Picea koraiensis</i> + <i>Pinus koraiensis</i> - <i>Tilia amurensis</i> - <i>Eleutherococcus senticosus</i> - <i>Carex siderosticta</i> Mixed Needleleaf and Broadleaf Forest	7
	PK-6: <i>Picea koraiensis</i> + <i>Pinus koraiensis</i> + <i>Abies nephrolepis</i> - <i>Fraxinus mandshurica</i> - <i>Eleutherococcus senticosus</i> - <i>Dryopteris crassirhizoma</i> Mixed Needleleaf and Broadleaf Forest	8
PK-IV: <i>Picea koraiensis</i> + <i>Larix olgensis</i> - Broadleaf Tree - Shrub - Herb Mixed Needleleaf and Broadleaf Forest	PK-7: <i>Picea koraiensis</i> + <i>Larix olgensis</i> - <i>Acer ukurunduense</i> - <i>Rubus sachalinensis</i> - <i>Athyrium brevifrons</i> Mixed Needleleaf and Broadleaf Forest	6
PK-V: <i>Picea koraiensis</i> + <i>Larix gmelinii</i> - <i>Betula platyphylla</i> - Herb Mixed Needleleaf and Broadleaf Forest	PK-8: <i>Picea koraiensis</i> + <i>Larix gmelinii</i> - <i>Betula platyphylla</i> - <i>Ostericum maximowiczii</i> Mixed Needleleaf and Broadleaf Forest	3

2.2 环境解释

红皮云杉林样地与环境关系的冗余分析结果显示,排序图的第1轴(44.42%)主要表征气候梯度,其次是地貌和坡向的变化;从左到右,大气水热条件限制性逐渐增强,坡向逐渐偏阳,常绿针叶林(PK-1)与针叶与阔叶混交林的群丛(PK-5、PK-6、PK-7和PK-8)生态分化不明显,但落叶与常绿针叶混交林的3个群丛(PK-2、PK-3和PK-4)的生态幅度区别明显。PK-2和PK-4主要生长在平缓的河谷,坡度较小,无明显坡向;PK-3生长在山地环境的下坡,坡度较大,坡向偏阴,大气水热条件较好。第2轴(14.30%)主要表征海拔、坡向、地貌、坡度、坡位及最冷月温度的变化;自下而上,海拔逐渐增加,最冷月温度较低,地貌由丘陵下坡逐渐过渡到山地平地或洼地,坡度趋缓,针叶与阔叶混交林的1个群丛(PK-7)占据该梯度的上端生态空间,落叶与常绿针叶混交林的3个群丛依次出现,但变化幅度较小,其它群丛的生态幅度分化不明显(图2)。

2.3 讨论

2.3.1 样方整理

样方数据是实现《中国植被志》系统化、规范化和数量化的基础支撑;按照统一规范对数据质量进行控制是《中国植被志》研编的首要工作之一(方精云等, 2020; 王国宏等, 2020)。

自20世纪50年代以来,国内学者陆续开展红皮云杉林的研究工作,积累了一定的调查资料。由于不同历史时期样方调查结果差异大,调查方法不统一,样方的空间布局不平衡,且不同年代调查样方间植物名称的变化较大,同物异名现象较普遍。因此,在红皮云杉林植被志的研编工作中,我们主要选用2000年以后调查的样方,所采用的技术规范较为统一,群落环境、结构和物种组成等信息记录较完整,但植物名称需要重新核对。

2020年,我们对中国红皮云杉林的大部分区域进行了较为系统的调查,共获得39个样方;以*Flora of China*为依据,鉴定出301种维管植物。在此基础上,对前期样方的植物名称进行了核对,仅蕨类植物名称就纠正了23种。上述工作为红皮云杉林植被分类方案的合理性与植被描述的准确性奠定了可靠的样方基础。

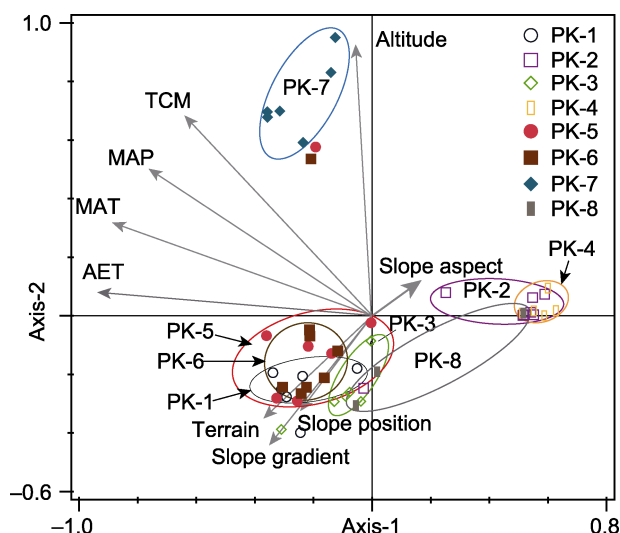


图2 红皮云杉林样地与环境因子关系的冗余分析(RDA)二维排序图

PK-1–PK-8代表8个群丛。AET: 实际蒸散; MAP: 年平均降水量; MAT: 年平均温度; TCM: 最冷月平均温度

Figure 2 A redundancy analysis (RDA) biplot defined by the first two axes showing the relationship between the plots of *Picea koraiensis* Forest Alliance and environmental variables

PK-1–PK-8 represent the 8 associations. AET: Actual evapotranspiration; MAP: Mean annual precipitation; MAT: Mean annual temperature; TCM: Mean temperature of the coldest month

2.3.2 植被类型的划分

红皮云杉林的植被分类方案是在参照《中国植被志》相关规范(王国宏等, 2020)的基础上,结合群落的实际情况制定。中国红皮云杉林的群落结构复杂,物种组成丰富,单优势种不明显,共优势种或共优势层片的现象较普遍,但是不同群落共优势组合变化较大。此外,红皮云杉林近百年来经历了高强度的采伐,多数地区的森林植被处于恢复阶段。在红皮云杉林中,落叶阔叶树是原始森林中的常见层片之一,但重要值较低;也可能是森林采伐后植被恢复过程中的优势层片,随着群落的发展,其数量将逐渐减少。因此,在红皮云杉林植被分类中,我们充分考虑了群落的干扰历史、生境和发展阶段等因素,适当增加了常绿针叶树的权重,相应地降低了落叶阔叶树层片的权重。例如,常绿针叶树层片的重要值在66%以上即划分为常绿针叶林。

红皮云杉林群系是以红皮云杉为共优势种的群

落组合, 地理分布范围较广, 主要生长在土壤水分饱和和度较高的河谷地带。在小兴安岭和大兴安岭排水良好的山坡下部, 红皮云杉或混生或与鱼鳞云杉(*P. jezoensis*)组成共优势种, 该群落类型有16个样方, 其分类与记述将另文报道。

在植被分类中, 分类单元划分要有一定数量的样方支持, 野外补充调查是充实样方的重要手段。我们在2020年进行了补充调查, 有效弥补了样方的不足, 并重新修订了红皮云杉林先期的分类方案(王国宏, 2017)。在新方案中, 多数群丛的凭证样方超过5个, 基本符合相关规范(王国宏等, 2020)。

2.3.3 植被分类单元的环境解释

植被是在特定环境条件下长期演化发展的产物(Whittaker, 1978; Woodward, 1987)。因此, 植被类型的分化与环境条件密切相关, 有什么样的生境就对应有什么样的植被, 这是中国植被分类系统建立的理论基础之一(中国植被编辑委员会, 1980; 张新时, 1993; 方精云等, 2020; 郭柯等, 2020; 王国宏等, 2020)。植被分类系统由不同等级的分类单位组成, 自上而下逐级呈现。据此可以假设, 各植被分类单位或单元的环境条件或环境幅度应存在由宽到窄的变化系列(王国宏等, 2020)。显然, 该假设的验证过程是对植被分类方案合理性的检验。红皮云杉林的分类系统包括3个等级的分类单位, 即群系、群丛组和群丛。我们采用多元分析方法对植被类型的环境背景进行了分析。

气候是影响植被类型的重要条件之一, 对大尺度植被类型的分化具有关键的决定作用(Woodward, 1987; Fang et al., 2002)。地形地貌因子, 包括海拔、地形、坡度、坡向和坡位等, 可控制太阳辐射和降水的空间再分配, 影响土壤厚度和养分的空间分布、地表水土运动速率以及生境的干燥度等(沈泽昊和张新时, 2000; 沈泽昊等, 2000)。显然, 地形地貌主要反映局部环境条件的变化, 在气候和地理位置相同的生境中, 不同地形地貌条件下的植物群落类型可能完全不同。

红皮云杉林植被分类单元的环境解释表明, 气候因子和海拔对植被分类单元的分化具有较高的解释度, 是影响植被类型多样性和地理分布格局的主要环境因子。该结果从侧面验证了上述假设。需要指出的

是, 地形地貌、坡度和坡位等因子对群落物种组成的变异解释度较低。例如, 在群丛的排序图中, 一些群丛的生态空间在地貌类因子变化梯度上的重叠度较高。造成这种现象的原因可能与地貌类型的大背景、群落发育阶段及人类活动有关(段晓梅等, 2016)。首先, 红皮云杉林主要生长在河谷地带, 地形地貌、坡度和坡位等在区域间变化较小; 其次, 红皮云杉林自20世纪以来经历了较严重的人类活动干扰, 对群落结构和物种组成影响深刻, 弱化了植被类型与环境之间的关联; 第三, 数量分析所依据的环境变量有限, 很可能无法反映出一些群丛间物种组成分化的关键驱动因素。在今后的工作中需要进一步深入调查和研究, 特别要注重干扰强度及植被恢复的时间尺度等对群落结构和物种组成的影响。

2.3.4 植被分类单位间的归属问题

中国植被分类系统的高级单位(植被型组及植被型)和中、低级单位(群系组、群系及群丛组等)划分的标准不同, 前者基于群落的生态外貌, 后者基于群落的结构和物种组成(中国植被编辑委员会, 1980)。因此, 一个中级分类单位内不同的植被分类单元可能会跨越不同的植被型或植被亚型。这是植被分类与植物分类的重要区别。在经典的植物分类中, 无论高级单位还是低级单位, 均基于植物形态差异这一个标准, 这是植物分类方案中不同分类等级之间可以实现一一对应的基础。

中国植被分类系统的相关论著常以松林(中级分类单元)为例, 说明其下植被分类单元可能跨越高级分类单位中的多个分类单元(中国植被编辑委员会, 1980; 中国科学院中国植被图编辑委员会, 2007; 方精云等, 2020)。例如, 在《中国植被》所记载的马尾松林群系中, 群系下的分类单元至少要跨越常绿针叶林和针阔混交林2个植被型。在《中国云杉林》所记载的中国产15个云杉林群系中, 群系内的群丛组归属关系跨越多个植被型的现象也非常普遍(王国宏, 2017)。上述现象也见于美国植被分类系统。例如, 在一个中级分类单元(Southern Live Oak-Coastal Hardwood Forest Group)之下划分出11个低级分类单元, 分别跨越了Forest和Woodland两个植被类型(Federal Geographic Data Committee, 2008)。

根据中国植被分类的相关规范, 群落的层片结构

相似是划分群丛组的重要依据之一(中国植被编辑委员会, 1980; 王国宏等, 2020)。群落的层片结构相似意味着一个群丛组内所有群落的外貌特征一致。可见, 只有在群丛组尺度上才可能实现各植被分类单元所归属的植被型或植被亚型一致。因此, 一个群系组或群系内不同的分类单元之间, 群落的层片结构可能不同, 群落的外貌也不同, 其下的植被分类单元可能跨越多个植被型或植被亚型即为合理的现象。在《中国植被志》相关规范的若干说明和修订中, 进一步强调了上述原则(王国宏等, 2022)。

常绿针叶树、落叶针叶树和落叶阔叶树是红皮云杉林乔木层的3个主要层片。在本文所呈现的分类方案中, 红皮云杉林这一群系下不同群丛组跨越了常绿针叶林、落叶与常绿针叶混交林以及针叶与阔叶混交林3个植被型。

3 结论

本研究得出以下结论: (1) 作为植被分类的重要凭证, 样方数据质量控制是植被分类工作的重要环节。其中, 物种的准确鉴定对确保植被分类方案的合理性至关重要; (2) 对于乔木层物种组成丰富、优势种不明显的群落, 特定层片和特征种是植被类型划分的重要依据; (3) 中国红皮云杉林可初步划分为5个群丛组8个群丛, 分别归属于常绿针叶林、落叶与常绿针叶混交林和针叶与阔叶混交林3个植被型; (4) 红皮云杉林各植被分类单元均有1组表征群落属性的特征种, 并与环境因子存在一定的关联, 但森林采伐等人类活动可能影响植被与环境的关系形成; (5) 在群丛组和群丛分类中, 除了群落结构和物种组成等因素外, 要综合考虑群落的干扰历史、演替阶段和地貌环境等的影响。

参考文献

- 陈灵芝 (1963). 长白山西南坡鱼鳞云杉林结构的初步研究. 植物生态学与地植物学丛刊 **1**, 69–80.
- 陈灵芝, 鲍显诚, 李才贵 (1964). 吉林省长白山北坡各垂直带内主要植物群落的某些结构特征. 植物生态学与地植物学丛刊 **2**, 207–225.
- 段晓梅, 白玉芳, 张钦弟, 张金屯 (2016). 山西太岳山脱皮榆群落的生态梯度分析及环境解释. 植物学报 **51**, 40–48.
- 方精云, 郭柯, 王国宏, 唐志尧, 谢宗强, 沈泽昊, 王仁卿, 强胜, 梁存柱, 达良俊, 于丹 (2020). 《中国植被志》的植被分类系统、植被类型划分及编排体系. 植物生态学报 **44**, 96–110.
- 郭柯, 方精云, 王国宏, 唐志尧, 谢宗强, 沈泽昊, 王仁卿, 强胜, 梁存柱, 达良俊, 于丹 (2020). 中国植被分类系统修订方案. 植物生态学报 **44**, 111–127.
- 侯向阳, 韩进轩 (1997). 长白山西坡风灾干扰区的恢复和保护. 自然资源学报 **12**, 29–34.
- 侯学煜 (1960). 中国的植被. 北京: 人民教育出版社. pp. 68–71.
- 黄大明, 韩铁成, 侯世昌, 范德清, 吴力文, 史广飞 (1998). 长白山区白山市的森林资源与林业可持续发展研究. 清华大学学报(自然科学版) **38**, 123–127.
- 沈泽昊, 张新时 (2000). 三峡大老岭地区森林植被的空间格局分析及其地形解释. 植物学报 **42**, 1089–1095.
- 沈泽昊, 张新时, 金义兴 (2000). 地形对亚热带山地景观尺度植被格局影响的梯度分析. 植物生态学报 **24**, 430–435.
- 王国宏 (2017). 中国云杉林. 北京: 科学出版社. pp. 254–284.
- 王国宏, 方精云, 郭柯, 谢宗强, 唐志尧, 沈泽昊, 王仁卿, 王襄平, 王德利, 强胜, 于丹, 彭少麟, 达良俊, 刘庆, 梁存柱 (2020). 《中国植被志》研编内容与规范. 植物生态学报 **44**, 128–178.
- 王国宏, 郭柯, 谢宗强, 唐志尧, 蒋延玲, 方精云 (2022). 《中国植被志》研编规范的若干说明、补充与修订. 植物生态学报 **46**, 368–372.
- 张新时 (1993). 研究全球变化的植被-气候分类系统. 第四纪研究 (2), 157–169.
- 中国科学院中国植被图编辑委员会 (2007). 中国植被及其地理格局——中华人民共和国植被图(1:1000000)说明书. 北京: 地质出版社. pp. 127–145.
- 中国森林编辑委员会 (1997). 中国森林-第1卷-总论. 北京: 中国林业出版社. pp. 519–528.
- 中国森林编辑委员会 (1999). 中国森林-第2卷-针叶林. 北京: 中国林业出版社. pp. 698–703.
- 中国植被编辑委员会 (1980). 中国植被. 北京: 科学出版社. pp. 159–210.
- 周以良 (1991). 中国大兴安岭植被. 北京: 科学出版社. pp. 49–87.
- 周以良 (1994). 中国小兴安岭植被. 北京: 科学出版社. pp. 54–116.

- Whittaker RH (周纪纶译)** (1985). 植物群落分类. 北京: 科学出版社. pp. 250–270.
- Barkman JJ, Moravec J, Rauschert S** (1986). Special issue-code of phytosociological nomenclature. *Vegetatio* **67**, 145–195.
- Fang JY, Song YC, Liu HY, Piao SL** (2002). Vegetation-climate relationship and its application in the division of vegetation zone in China. *Acta Bot Sin* **44**, 1105–1122.
- Federal Geographic Data Committee** (2008). National Vegetation Classification Standard, Version 2. http://www.fgdc.gov/standards/projects/FGDC-standards-projects/vegetation/NVCS_V2_FINAL_2008-02.pdf. 2019-10-10.
- Kolbek J, Jarolínek I, Valachovič M** (2003). Forest vegetation of the northern Korean Peninsula. In: Kolbek J, Šrůtek M, Box EO, eds. Forest Vegetation of Northeast Asia. Dordrecht: Springer. doi: 10.1007/978-94-017-0143-3_8.
- Krestov PV** (2003). Forest vegetation of easternmost Russia (Russian Far East). In: Kolbek J, Šrůtek M, Box EO, eds. Forest Vegetation of Northeast Asia. Dordrecht: Springer. doi: 10.1007/978-94-017-0143-3_5.
- Krestov PV, Nakamura Y** (2002). Phytosociological study of the *Picea jezoensis* forests of the Far East. *Folia Geobot* **37**, 441–473.
- Lockwood JD, Aleksić JM, Zou JB, Wang J, Liu JQ, Renner SS** (2013). A new phylogeny for the genus *Picea* from plastid, mitochondrial, and nuclear sequences. *Mol Phylogenet Evol* **69**, 717–727.
- Song JS** (1991). Phytosociology of subalpine coniferous forests in Korea 1. Syntaxonomical interpretation. *Ecol Res* **6**, 1–19.
- Song JS** (1992). A comparative phytosociological study of the subalpine coniferous forests in northeastern Asia. *Vegetatio* **98**, 175–186.
- ter Braak CJF, Smilauer P** (2012). CANOCO Reference Manual and User's Guide: Software for Ordination, Version 5.0. Ithaca: Microcomputer Power.
- Tichý L** (2002). JUICE, software for vegetation classification. *J Vegetation Sci* **13**, 451–453.
- Tichý L, Holt J** (2006). JUICE: program for management, analysis and classification of ecological data. https://www.sci.muni.cz/botany/juice/JC_man1.pdf. 2019-10-10.
- Whittaker RH** (1978). Classification of Plant Communities. Dordrecht: Springer. pp. 287–399.
- Woodward EI** (1987). Climate and Plant Distribution. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 62–155.

The Vegetation Classification on *Picea koraiensis* Forest Alliance and Its Environmental Interpretation

Rongzhen Yuan^{1,2}, Guohong Wang^{1*}, Zhiyao Tang³, Qinggui Wang⁴

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³Peking University Institute of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; ⁴College of Agricultural Resource and Environment, Heilongjiang University, Harbin 150001, China

Abstract *Picea koraiensis* Forest Alliance is a forest vegetation type with *P. koraiensis* as one of the co-dominant species, and is characterized by complex structure and high species diversity. Based on principles for the compilation of *Vegetography of China*, a new vegetation classification scheme of *Picea koraiensis* Forest Alliance was proposed in this study, including 5 association groups and 8 associations which belong to three Vegetation Formations, i.e., Evergreen Needleleaf Forest, Mixed Deciduous and Evergreen Needleleaf Forest, and Mixed Needleleaf and Broadleaf Forest. The classification of an association group was based on the characteristics of the community strata and layers, and a group of diagnostic species. Specifically, 66% of importance value for evergreen needleleaf tree layer was used as a threshold for identifying Evergreen Needleleaf Forest and Mixed Needleleaf and Broadleaf Forest. Two-way indicator species analysis was used to identify associations with special consideration to community habitat, successional stage etc. This classification scheme would work as an application example of the principles for the compilation of *Vegetography of China*, and its significances on vegetation classification are as follows. (1) As credentials of vegetation classification, plots must be undergone a strict quality control process before data analysis, which especially holds true for the soundness of species identification; (2) Differences in community strata and layers, as well as diagnostic species are strongly suggested as the major criteria for the classification of vegetation types for those with complex community structure, high-level species richness but no obvious dominant species; (3) Vegetation types that constructed by special species, i.e., a single Alliance, can belong to different Vegetation Formations; (4) Anthropogenic activities such as deforestation may interfere the relationship between vegetation and environment, thus, disturbances and successional stage of communities should be taken into account in vegetation classification.

Key words association group, association, diagnostic species, Evergreen Needleleaf Forest, Mixed Deciduous and Evergreen Needleleaf Forest, Mixed Needleleaf and Broadleaf Forest

Yuan RZ, Wang GH, Tang ZY, Wang QG (2022). The vegetation classification on *Picea koraiensis* Forest Alliance and its environmental interpretation. *Chin Bull Bot* 57, 468–478.

* Author for correspondence. E-mail: ghwangaq@ibcas.ac.cn

(责任编辑: 白羽红)

附表 1 红皮云杉林的乔木层数量特征

Appendix table 1 Quantity characteristics of tree stratum in *Picea koraiensis* Forest Alliance

附表 2 红皮云杉林群丛尺度上气候因子的主成分分析

Appendix table 2 The principal component analysis of climatic factors on association scale of *Picea koraiensis* Forest Alliance

附表 3 红皮云杉林物种组成与环境因子的冗余分析

Appendix table 3 Redundancy analysis (RDA) of species composition in relation to environment variables of *Picea koraiensis* Forest Alliance

附表 4 红皮云杉林分类简表

Appendix table 4 Synoptic table of classification of *Picea koraiensis* Forest Alliance

附表 4a 群丛组分类简表

Appendix table 4a Synoptic table for classification of association group

附表 4b 群丛分类简表

Appendix table 4b Synoptic table for classification of association

<http://www.chinbullbotany.com/fileup/1674-3466/PDF/t21181.pdf>

附表 1 红皮云杉林的乔木层数量特征表

Appendix table 1 Quantity characteristics of tree stratum in *Picea koraiensis* Forest Alliance

Latin name	Frequency (%)	Density (Plant/600 m ²)	DBH (cm)	Height (m)	Importance value (%)
<i>Picea koraiensis</i>	100	19	25	17	11.7
<i>Larix gmelinii</i>	45	16	23	18	8.0
<i>Abies nephrolepis</i>	61	13	19	16	6.6
<i>Betula platyphylla</i>	80	12	16	16	6.5
<i>Larix olgensis</i>	12	12	21	18	4.9
<i>Pinus koraiensis</i>	57	6	20	13	4.3
<i>Juglans mandshurica</i>	12	10	21	17	4.3
<i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	10	5	29	18	3.9
<i>Fraxinus mandshurica</i>	16	5	25	20	3.4
<i>Populus davidiana</i>	24	5	20	19	3.4
<i>Tilia amurensis</i>	45	4	16	12	3.2
<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	27	5	18	13	2.9
<i>Betula costata</i>	20	5	16	14	2.6
<i>Alnus hirsuta</i>	27	5	13	11	2.6
<i>Acer pictum</i>	24	5	15	11	2.5
<i>Acer tegmentosum</i>	27	5	9	9	2.3
<i>Chosenia arbutifolia</i>	10	2	23	21	2.2
<i>Picea jezoensis</i> var. <i>microsperma</i>	4	2	31	23	2.2
<i>Populus maximowiczii</i>	16	2	20	17	2.0
<i>Tilia mandshurica</i>	4	8	11	10	2.0
<i>Alnus mandshurica</i>	4	4	16	14	1.8
<i>Syringa reticulata</i> subsp. <i>amurensis</i>	6	8	6	7	1.7
<i>Betula ermanii</i>	4	4	16	14	1.7
<i>Ulmus laciniata</i>	14	3	12	10	1.7
<i>Acer ukurunduense</i>	10	5	9	7	1.6
<i>Fraxinus chinensis</i> subsp. <i>rhynchophylla</i>	8	4	12	8	1.5
<i>Quercus mongolica</i>	12	2	12	12	1.5
<i>Padus avium</i>	18	2	8	7	1.4
<i>Acer pseudosieboldianum</i>	4	5	7	5	1.2
<i>Sorbus pohuashanensis</i>	8	2	7	7	1.0
<i>Picea jezoensis</i> var. <i>komarovii</i>	2	1	13	11	0.9
<i>Salix raddeana</i>	2	1	11	8	0.7
<i>Acer barbinerve</i>	2	2	6	6	0.7
<i>Rhamnus davurica</i>	2	1	6	7	0.6
<i>Maackia amurensis</i>	2	1	3	5	0.4

附表 2 红皮云杉林群丛尺度上气候因子的主成分分析**Appendix table 2** The principal component analysis of climatic factors of *Picea koraiensis* Forest Alliance

Climatic factor	Principal component (PC) Loading value	
	PC1	PC2
Mean annual temperature (°C)	0.99	0.16
Mean temperature of the coldest month (°C)	0.79	0.56
Mean temperature of the warmest month (°C)	0.91	-0.39
Growing degree days on a 5°C basis (°C·d)	0.96	-0.27
Growing degree days on a 0°C basis (°C·d)	0.98	-0.21
Mean annual precipitation (mm)	0.80	0.56
Actual evapotranspiration (mm)	0.99	-0.08
Potential evapotranspiration (mm)	0.99	0.13
Moisture index	0.95	-0.29
Eigenvalue	7.80	1.03
Information amount (%)	86.62	11.46

附表 3 红皮云杉林物种与环境因子的冗余分析结果**Appendix table 3** Redundancy analysis (RDA) of species composition in relation to environment variables of *Picea koraiensis* Forest Alliance

Parameters	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4
Eigenvalues	0.16	0.05	0.04	0.02
Species-environment correlations	0.95	0.97	0.83	0.85
Cumulative % variation of species data (%)	15.91	21.03	24.78	27.13
Cumulative % variation species-environment relations (%)	44.42	58.72	69.18	75.74
Sum of all eigenvalues				1.00
Sum of all canonical eigenvalues				0.36

附表 4 红皮云杉林群落分类简表

Appendix table 4 Synoptic table of *Picea koraiensis* Forest Alliance

附表 4a 群丛组分类简表

Appendix table 4a Synoptic table for association group

Association group number		I	II	III	IV	V
Number of plots	L	6	19	15	6	3
<i>Trigonotis radicans</i>	7	50	0	0	0	0
<i>Rubia sylvatica</i>	7	47	0	0	0	0
<i>Amphicarpaea edgeworthii</i>	7	47	0	0	0	0
<i>Galium dahuricum</i> var. <i>lasiocarpum</i>	7	34	0	0	0	0
<i>Deyeuxia purpurea</i>	7	0	62	0	0	0
<i>Larix gmelinii</i>	1	0	61	0	0	0
<i>Pyrola asarifolia</i> subsp. <i>incarnata</i>	7	0	57	0	0	0
<i>Betula fruticosa</i>	4	0	56	0	0	0
<i>Potentilla chinensis</i>	7	0	52	0	0	0
<i>Adenophora tetraphylla</i>	7	0	52	0	0	0
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	4	0	52	0	0	0
<i>Clematis sibirica</i> var. <i>ochotensis</i>	4	0	47	0	0	0
<i>Larix gmelinii</i>	4	0	47	0	0	0
<i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	1	0	47	0	0	0
<i>Vaccinium uliginosum</i>	4	0	47	0	0	0
<i>Sanguisorba officinalis</i>	7	0	47	0	0	0
<i>Rosa acicularis</i>	4	0	44	0	0	0
<i>Geranium erianthum</i>	7	0	42	0	0	0
<i>Geranium soboliferum</i>	7	0	42	0	0	0
<i>Hieracium umbellatum</i>	7	0	40	0	0	0
<i>Geranium maximowiczii</i>	7	0	38	0	0	0
<i>Trientalis europaea</i>	7	0	38	0	0	0
<i>Rubus saxatilis</i>	7	0	33	0	0	0
<i>Adenophora pereskiiifolia</i>	7	0	31	0	0	0
<i>Convallaria majalis</i>	7	0	30	0	0	0
<i>Fragaria orientalis</i>	7	0	27	0	0	0
<i>Picea koraiensis</i>	4	0	27	0	0	0
<i>Fraxinus mandshurica</i>	1	0	0	69	0	0
<i>Acer pictum</i>	1	0	0	58	0	0
<i>Fraxinus mandshurica</i>	4	0	0	51	0	0
<i>Eleutherococcus senticosus</i>	4	0	0	48	0	0
<i>Aconitum umbrosum</i>	7	0	0	48	0	0
<i>Impatiens noli-tangere</i>	7	0	0	46	0	0
<i>Ulmus laciniata</i>	1	0	0	45	0	0
<i>Dryopteris crassirhizoma</i>	7	0	0	44	0	0
<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	1	0	0	44	0	0
<i>Philadelphus schrenkii</i>	4	0	0	44	0	0
<i>Adiantum pedatum</i>	7	0	0	42	0	0
<i>Aster scaber</i>	7	0	0	41	0	0
<i>Viburnum burejaeticum</i>	4	0	0	41	0	0
<i>Phryma leptostachya</i>	7	0	0	40	0	0
<i>Chrysosplenium sinicum</i>	7	0	0	39	0	0
<i>Juglans mandshurica</i>	1	0	0	39	0	0

<i>Acer tegmentosum</i>	4	0	0	36	0	0
<i>Enemionraddeanum</i>	7	0	0	35	0	0
<i>Acer tegmentosum</i>	1	0	0	33	0	0
<i>Acer ukurunduense</i>	1	0	0	32	0	0
<i>Euonymus macropterus</i>	4	0	0	32	0	0
<i>Tilia amurensis</i>	1	0	0	32	0	0
<i>Padus avium</i>	1	0	0	29	0	0
<i>Athyrium spinulosum</i>	7	0	0	27	0	0
<i>Filipendula glaberrima</i>	7	0	0	26	0	0
<i>Larix olgensis</i>	1	0	0	0	100	0
<i>Rubus sachalinensis</i>	4	0	0	0	67	0
<i>Equisetum ramosissimum</i>	7	0	0	0	62	0
<i>Ribes triste</i>	4	0	0	0	57	0
<i>Crataegus maximowiczii</i>	4	0	0	0	55	0
<i>Acer ukurunduense</i>	4	0	0	0	54	0
<i>Syringa villosa</i> subsp. <i>wolfii</i>	4	0	0	0	54	0
<i>Viola sacchalinensis</i>	7	0	0	0	54	0
<i>Bupleurum chinense</i>	7	0	0	0	54	0
<i>Larix olgensis</i>	4	0	0	0	54	0
<i>Dryopteris woodsii</i> sora	7	0	0	0	54	0
<i>Phegopteris connectilis</i>	7	0	0	0	50	0
<i>Mitella nuda</i>	7	0	0	0	48	0
<i>Sorbus pohuashanensis</i>	4	0	0	0	48	0
<i>Lonicera ruprechtiana</i>	4	0	0	0	47	0
<i>Pinus koraiensis</i>	4	0	0	0	44	0
<i>Tilia mandshurica</i>	4	0	0	0	44	0
<i>Ribes mandshuricum</i>	4	0	0	0	33	0
<i>Lonicera caerulea</i>	4	0	0	0	31	0
<i>Spiraea media</i>	4	0	14	0	0	69
<i>Ostericum maximowiczii</i>	7	0	0	0	0	56
<i>Pinus koraiensis</i>	1	41	0	34	0	0
<i>Saussurea neoserrata</i>	7	0	25	0	0	0

附表 4b 群丛分类简表

Appendix table 4b Synoptic table for association

Appendix table 12. Synoptic table for association									
Association group number		I	II	II	II	III	III	IV	V
Association number		1	2	3	4	5	6	7	8
Number of plots	L	6	8	6	5	7	8	6	3
<i>Amphicarpaea edgeworthii</i>	7	45	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubia sylvatica</i>	7	44	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex quadriflora</i>	7	0	59	0	0	0	0	0	0
<i>Potentilla flagellaris</i>	7	0	48	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus chamaemorus</i>	7	0	48	0	0	0	0	0	0
<i>Fragaria orientalis</i>	7	0	42	0	0	0	0	0	0
<i>Trientalis europaea</i>	7	0	41	0	0	0	0	0	0
<i>Pyrola dahurica</i>	7	0	38	0	0	0	0	0	0
<i>Ribes nigrum</i>	4	0	33	0	0	0	0	0	0
<i>Thalictrum minus</i> var. <i>hypoleucum</i>	7	0	31	0	0	0	0	0	0
<i>Adenophora tetraphylla</i>	7	0	30	0	0	0	0	0	0
<i>Saussurea manshurica</i>	7	0	30	0	0	0	0	0	0

<i>Picea koraiensis</i>	4	0	28	0	0	0	0	0	0
<i>Hemerocallis middendorffii</i>	7	0	0	68	0	0	0	0	0
<i>Polygonatum humile</i>	7	0	0	60	0	0	0	0	0
<i>Geranium erianthum</i>	7	0	0	59	0	0	0	0	0
<i>Astilbe chinensis</i>	7	0	0	57	0	0	0	0	0
<i>Abies nephrolepis</i>	4	0	0	55	0	0	0	0	0
<i>Heracleum moellendorffii</i>	7	0	0	54	0	0	0	0	0
<i>Moehringialateriflora</i>	7	0	0	53	0	0	0	0	0
<i>Lathyrus komarovii</i>	7	0	0	52	0	0	0	0	0
<i>Stellaria radians</i>	7	0	0	52	0	0	0	0	0
<i>Poa nemoralis</i>	7	0	0	50	0	0	0	0	0
<i>Lonicera chrysantha</i>	4	0	0	46	0	0	0	0	0
<i>Carex pilosa</i>	7	0	0	45	0	0	0	0	0
<i>Thalictrum aquilegiifolium</i> var. <i>sibiricum</i>	7	0	0	44	0	0	0	0	0
<i>Convallaria majalis</i>	7	0	0	43	0	0	0	0	0
<i>Spiraea salicifolia</i>	4	0	0	42	0	0	0	0	0
<i>Saussurea neoserrata</i>	7	0	0	39	0	0	0	0	0
<i>Sorbaria sorbifolia</i>	4	0	0	36	0	0	0	0	0
<i>Corylus mandshurica</i>	4	0	0	31	0	0	0	0	0
<i>Valeriana officinalis</i>	7	0	0	31	0	0	0	0	0
<i>Equisetum arvense</i>	7	0	0	30	0	0	0	0	0
<i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	1	0	0	0	100	0	0	0	0
<i>Hieracium umbellatum</i>	7	0	0	0	93	0	0	0	0
<i>Betula fruticosa</i>	4	0	0	0	88	0	0	0	0
<i>Larix gmelinii</i>	4	0	0	0	81	0	0	0	0
<i>Rhododendron dauricum</i>	4	0	0	0	75	0	0	0	0
<i>Potentilla chinensis</i>	7	0	0	0	75	0	0	0	0
<i>Saussurea odontolepis</i>	7	0	0	0	71	0	0	0	0
<i>Geranium soboliferum</i>	7	0	0	0	67	0	0	0	0
<i>Sanguisorba officinalis</i>	7	0	0	0	66	0	0	0	0
<i>Asparagus dauricus</i>	7	0	0	0	61	0	0	0	0
<i>Ribes procumbens</i>	4	0	0	0	61	0	0	0	0
<i>Angelica amurensis</i>	7	0	0	0	61	0	0	0	0
<i>Clematis sibirica</i> var. <i>ochotensis</i>	4	0	0	0	61	0	0	0	0
<i>Vaccinium uliginosum</i>	4	0	0	0	61	0	0	0	0
<i>Rubus saxatilis</i>	7	0	0	0	58	0	0	0	0
<i>Carex lanceolata</i>	7	0	0	0	55	0	0	0	0
<i>Adenophora pereskiifolia</i>	7	0	25	0	52	0	0	0	0
<i>Pyrola asarifolia</i> subsp. <i>incarnata</i>	7	0	0	0	52	0	0	0	0
<i>Ligularia fischeri</i>	7	0	0	0	51	0	0	0	0
<i>Ledum palustre</i>	4	0	0	0	51	0	0	0	0
<i>Peucedanum terebinthaceum</i>	7	0	0	0	51	0	0	0	0
<i>Lathyrus vaniotii</i>	7	0	0	0	51	0	0	0	0
<i>Carex pediformis</i>	7	0	0	0	50	0	0	0	0
<i>Galium boreale</i>	7	0	0	0	46	0	0	0	0
<i>Bupleurum longiradiatum</i>	7	0	0	0	40	0	0	0	0
<i>Fraxinus mandshurica</i>	4	0	0	0	0	62	0	0	0
<i>Sambucus williamsii</i>	4	0	0	0	0	51	0	0	0
<i>Carex siderosticta</i> var. <i>pilosa</i>	7	0	0	0	0	51	0	0	0

<i>Tilia amurensis</i>	4	0	0	0	0	49	0	0	0
<i>Berberis amurensis</i>	4	0	0	0	0	40	0	0	0
<i>Aster scaber</i>	7	0	0	0	0	40	0	0	0
<i>Syringa reticulata</i> subsp. <i>amurensis</i>	4	0	0	0	0	38	0	0	0
<i>Vitis amurensis</i>	4	0	0	0	0	38	0	0	0
<i>Carex dispalata</i>	7	0	0	0	0	38	0	0	0
<i>Schisandra chinensis</i>	4	0	0	0	0	37	0	0	0
<i>Enemionraddeanum</i>	7	0	0	0	0	0	57	0	0
<i>Fraxinus mandshurica</i>	1	0	0	0	0	0	55	0	0
<i>Phryma leptostachya</i>	7	0	0	0	0	0	54	0	0
<i>Juglans mandshurica</i>	1	0	0	0	0	0	50	0	0
<i>Adiantum pedatum</i>	7	0	0	0	0	0	49	0	0
<i>Aconitum umbrosum</i>	7	0	0	0	0	0	48	0	0
<i>Populus maximowiczii</i>	4	0	0	0	0	0	48	0	0
<i>Picea jezoensis</i> var. <i>microsperma</i>	1	0	0	0	0	0	48	0	0
<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	1	0	0	0	0	0	47	0	0
<i>Ulmus laciniata</i>	1	0	0	0	0	0	45	0	0
<i>Impatiens noli-tangere</i>	7	0	0	0	0	0	44	0	0
<i>Acer ukurunduense</i>	1	0	0	0	0	0	39	0	0
<i>Acer tegmentosum</i>	1	0	0	0	0	0	35	0	0
<i>Acer tegmentosum</i>	4	0	0	0	0	0	35	0	0
<i>Tilia amurensis</i>	1	0	0	0	0	0	34	0	0
<i>Chrysosplenium sinicum</i>	7	0	0	0	0	0	34	0	0
<i>Oxalis stricta</i>	7	0	0	0	0	0	34	0	0
<i>Parasenecio auriculatus</i>	7	0	0	0	0	0	34	0	0
<i>Quercus mongolica</i>	1	0	0	0	0	0	33	0	0
<i>Dryopteris crassirhizoma</i>	7	0	0	0	0	0	32	0	0
<i>Saussurea grandifolia</i>	7	0	0	0	0	0	31	0	0
<i>Filipendula glaberrima</i>	7	0	0	0	0	0	31	0	0
<i>Circaea alpina</i>	7	0	0	0	0	0	28	0	0
<i>Urtica angustifolia</i>	7	0	0	0	0	0	27	0	0
<i>Larix olgensis</i>	1	0	0	0	0	0	0	100	0
<i>Rubus sachalinensis</i>	4	0	0	0	0	0	0	60	0
<i>Equisetum ramosissimum</i>	7	0	0	0	0	0	0	55	0
<i>Larix olgensis</i>	4	0	0	0	0	0	0	55	0
<i>Viola sacchalinensis</i>	7	0	0	0	0	0	0	55	0
<i>Bupleurum chinense</i>	7	0	0	0	0	0	0	55	0
<i>Dryopteris woodsii</i>	7	0	0	0	0	0	0	55	0
<i>Syringa villosa</i> subsp. <i>wolfii</i>	4	0	0	0	0	0	0	55	0
<i>Ribes triste</i>	4	0	0	0	0	0	0	52	0
<i>Phegopterisconnectilis</i>	7	0	0	0	0	0	0	51	0
<i>Sorbus pohuashanensis</i>	4	0	0	0	0	0	0	45	0
<i>Acer ukurunduense</i>	4	0	0	0	0	0	0	45	0
<i>Crataegus maximowiczii</i>	4	0	0	0	0	0	0	45	0
<i>Lonicera ruprechtiana</i>	4	0	0	0	0	0	0	44	0
<i>Tilia mandshurica</i>	4	0	0	0	0	0	0	39	0
<i>Ribes mandshuricum</i>	4	0	0	0	0	0	0	32	0
<i>Lonicera caerulea</i>	4	0	0	0	0	0	0	32	0
<i>Athyrium brevifrons</i>	7	0	0	0	0	0	0	29	0

<i>Ostericum maximowiczii</i>	7	0	0	0	0	0	0	0	49
<i>Trigonotis radicans</i>	7	39	0	39	0	0	0	0	0
<i>Pinus koraiensis</i>	1	35	0	0	0	0	35	0	0
<i>Galium dahuricum</i> var. <i>lasiocarpum</i>	7	30	0	43	0	0	0	0	0
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	4	0	40	0	57	0	0	0	0
<i>Deyeuxia purpurea</i>	7	0	37	34	0	0	0	0	0
<i>Rosa acicularis</i>	4	0	27	0	36	0	0	0	0
<i>Geranium maximowiczii</i>	7	0	26	0	57	0	0	0	0
<i>Pinus koraiensis</i>	4	0	0	47	0	0	0	33	0
<i>Abies nephrolepis</i>	1	0	0	30	0	0	30	0	0
<i>Spiraea media</i>	4	0	0	0	52	0	0	0	52
<i>Eleutherococcus senticosus</i>	4	0	0	0	0	47	28	0	0
<i>Acer pictum</i>	1	0	0	0	0	47	39	0	0
<i>Philadelphus schrenkii</i>	4	0	0	0	0	38	30	0	0
<i>Mitella nuda</i>	7	0	0	0	0	0	43	43	0
<i>Larix gmelinii</i>	1	0	38	38	38	0	0	0	0

表中数据为物种特征值(%)。物种按特征值(Φ)递减的顺序排列。 $\Phi \geq 0.25$ 和 $\Phi \geq 0.5$ ($P < 0.05$)的物种为特征种, 其特征值分别标记浅灰色和深灰色。表中 L 列为物种所在的群落层号, 1 表示乔木层, 4 表示灌木层, 7 表示草本层。

The numbers in the table are fidelity values. Species are sorted and ranked by decreasing fidelity (phi coefficient) within each association. Light and dark grey background indicates fidelity of $\Phi \geq 0.20$ and $\Phi \geq 0.50$ ($P < 0.05$), respectively. These species are considered as diagnostic species. The column marked with L is the code of community vertical layer. 1: Tree stratum; 4: Shrub stratum; 7: Herb stratum.