

岷江冷杉林线交错带的植冠三维结构

石培礼¹, 李文华¹, 王金锡²

(1. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; 2. 四川省林业科学研究院生态研究所, 成都 610081)

摘要:卧龙自然保护区巴郎山岷江冷杉林线交错带植冠三维结构定量分析表明: 植冠明显地分化成两个叶层, 两叶层间有 1.4m 的无叶植冠区。以岷江冷杉、大叶金顶杜鹃和红毛花楸为优势, 构成了林线植冠的主要成分。植冠深度较小的为低矮灌木种类, 深度最大的是乔木层树种。林线植冠的物种组成较丰富, 每个垂直取样冠层平均有 2 个以上物种。林线的植冠空间占有率最高的是高大的星毛杜鹃, 其次是岷江冷杉, 但植冠高度以岷江冷杉最高, 故林线交错带林相以岷江冷杉为优势。物种的盖度与单位面积的植冠体积间有较好的线性关系, 物种的植冠体积大致可用其盖度值乘以系数 1.21 来计算。

关键词: 岷江冷杉林; 林线交错带; 植冠三维结构

Three-dimensional Canopy Structure in The Timberline Ecotone Dominated by *Abies faxoniana*

SHI Pei-Li¹, LI Wen-Hua¹, Wang Jin-Xi² (1. Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101; 2. Institute of Ecology, Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(11): 1819~1824.

Abstract: An investigation was made in the timberline ecotone of *Abies faxoniana* to determine the quantitative characteristics of three-dimensional canopy structure. The vertical foliages of the community were composed of two layers of leaves and there was 1.4 m distance between them, where hardly observed any leaf. The leaf layers in the canopy were dominated by species such as *A. faxoniana*, *Rhododendron faberi* subsp. *prattii* and *Sorbus rufopilosa*. The canopy of the shrub species was shallower than that of the tree species. On the average, about 2.5 species occurred in the canopy. *R. faberi* subsp. *prattii* and *A. faxoniana* occupied the hargest and second largest space in the canopy, respectively. However, the *A. faxoniana* had tallest in the canopy. Therefore, the timberline ecotone was morphologically dominated by *A. faxoniana*. The canopy volume of a species was positively correlative with its cover and can be calculated as the product of the coverage and the coefficient of 1.21.

Key words: timberline ecotone; three-dimensional canopy structure

文章编号: 1000-0933(2002)11-1819-06 中图分类号: Q149 文献标识码: A

植物群落的结构系指群落组成物种及其个体在空间上的配置状况, 植物群落在水平结构上表现为一定的分布格局, 而垂直结构通常表现为垂直成层现象和层片结构。在传统的群落学研究方法中, 水平格局能够较好地定量分析, 但垂直结构通常是定性描述。虽然群落垂直投影图能较形象地描述群落物种的层次分化, 但毕竟还是很粗略的方法, 难以定量分析物种的空间结构上的数量关系, 况且在野外进行结构图的绘制费时且不准确。为了研究群落植冠层多物种组成的复杂成层现象及物种之间的数量关系, 必须测

基金项目: 国家基础发展研究计资助项目(G199804800); 国家自然科学基金资助项目(39900024); 中国科学院青藏高原研究(KZ951-A1-20A, KZ95T-06)和林业部四川资源与生态开放实验室基金资助项目

收稿日期: 2001-02-18; 修订日期: 2001-11-26

作者简介: 石培礼(1969-), 男, 重庆市人, 博士, 副研究员。主要从事森林生态学和植物生理生态学研究。E-mail: shipli@igsnrr.ac.cn

定和量化冠层的三维结构。Sumida^[1]为研究植冠三维结构提供了一套全新的方法,对理解植物群落的物种配置和冠层的光环境具有重要意义。

岷江冷杉(*Abies faxoniana*)主要分布于岷江上游,大小金川流域和甘南的白龙江上游,垂直分布海拔为 2800~4200 m^[2]。在卧龙自然保护区,岷江冷杉分布于海拔 2700 ~ 3600m (3800m)的西河、中河、皮条河和正河的沟尾,是卧龙地区植被的主要组成部分^[3]。在巴郎山,从岷江冷杉郁闭林经岷江冷杉林线到高山杜鹃矮木灌丛带,植物群落的层次结构出现了显著变化。岷江冷杉林为复层异龄林,乔木分层显著,但组成灌木草本种类较为简单;到林线交错带,乔木层高度显著降低,灌木种类逐渐丰富,分层结构复杂,除岷江冷杉建群层外,还有落叶阔叶树种组成的亚建群层,喜阳和耐阴种类并存^[4]。本文利用 Sumida^[1]的方法解析巴郎山岷江冷杉林线交错带复杂的植冠结构,以期获得对植冠三维结构提供量化的新视野。

1 研究方法

在本研究中的植冠被界定为任何包括叶的部分,冠长为树高与最低叶层的高度之差。

1.1 植冠三维结构圆柱探针法(Cylinder probe)测定原理^[1]

在卧龙巴郎山海拔 3600m 阴坡的林线交错带设置 22×20 m² 的样方,将样方划分为 110 个 2×2 m² 的网格,共有 132 个交接的节点(栅格点),采用圆柱探针法测定植冠三维结构。具体方法是在每个栅格点取一个圆柱状“样芯”,圆柱的高度为植冠的最大树高,在每个格点树冠取样的圆柱断面被称作“样冠”(sample crown),在每一格点取样的圆柱直径设定为 0.2 m。因为直径是一个恒量,所以样冠的体积与取样的深度成正比,当然这一直径是主观确定的。样冠是相邻两片叶子的垂直距离≤ 0.5 m 的植冠段,如果样冠中相邻的两片叶子垂直距离超过 0.5 m,则这两片叶子属于两个不同的样冠,样冠的最上和最下部的定义是最高一片活叶的顶部和最低一片活叶的底部,样冠的长度为最高和最低叶片间的垂直距离。这样,每个格点的植冠取样单位可能划分为数段样冠。

1.2 叶层的界定

在研究栅格的每一个格点之上部可能有 1~3 个样冠,从最高样冠开始,按自上而下的顺序,这 3 个样冠分别被定义为第 I、第 II 和第 III。也就是说,叶层就是出现在同一层次样冠的集合,即每个格点的所有第 1 样冠构成第 I 叶层,第 2 样冠构成第 II 叶层, ..., 依此类推。

1.3 圆柱探针法在野外的实际测定

在每一格点用测定标杆测定样冠最上层和最低层距地面的高度。标杆顶部有一个 20cm 横测杆,标杆顶部被举起超过该点的林冠冠层,然后慢慢垂直向下放,测定最高层和最低层样冠的高度,测定时另外一个人爬上离测点较近的一棵树看标杆的横条是否接触样冠的最上部和最下部,测定高度的精度精确到 0.1m,每个样冠包括的物种按样冠顶部从上往下的顺序作记录。

1.4 圆柱探针法的数据分析

用 132 个格点样冠的体积除以 132 个格点取样柱的总面积可得单位面积土地的树冠体积指数(CVI)。每一高度水平冠层的空间占有比例(R_{sp} , m³·m⁻³)采用以下方法计算:假设按 1 m 的深度为间隔划分水平样冠,如群落的高度为 10m(最大树高度),因为有 132 个取样柱,离地上水平层($i \sim i + 1$, $i = 0, 1, 2, \dots, 9$)包括 132 个 1 m 高的样柱段,在 $i \sim i + 1$ 水平层,平均冠层空间占有比是通过此层 132 个样点样冠分段的总体积除以 132 个样柱的总体积而得,其值为 0 ~ 1。

当样冠由两个或更多的物种的叶组成时,由上往下只记录组成树种叶的最高和最低高度以及种名。为了确定样冠中多物种树冠体积和位置,假设:如果 A、B、C 三物种按从冠层由上往下的顺序出现在样冠中,样冠高为 L (m),则样冠在每单位陆地面积的体积为 L (m³·m⁻²),在这种情况下,样冠被分成 3 个相等的叶层,每个叶层等高为 $L/3$,样冠的体积从上到下按体积 $L/3$ (m³·m⁻²)等分到物种 A、B、C 中。

对每个物种来说,单位陆地面积平均冠体积(V_{sp} , m³·m⁻²)以及空间占有比例,指各种在每一个高度水平冠层空间占有比例(R_{sp} , m³·m⁻³),是从圆柱冠层探针数据中挑选出的该物种的样冠值。代表了从顶层表面往下群落的深度,由 Z_i 代表, R_{sp} 随 Z 的变化值由 $R_{sp}(z)$ 代表,则有如下的关系式:

$$V_{sp} = \int_0^{Z_{\max}} R_{sp}(z) dz$$

(1)

其中, $Z_{\max}$ 为群落的最大高度。

2 研究结果

2.1 岷江冷杉林线交错带植冠的叶层结构

图 1 所示的岷江冷杉林线交错带 3 个水平样线的植冠侧面结构图中, 竖条表示各叶层的深度, 对于每一个取样格点, 从上到下依次为第 I、II 或第 III 叶层。林线交错带的 131 个取样格点中植冠共有 I、II、III 三个叶层, 各叶层样冠数分别为 131、73 和 11 个, 由此可见, 岷江冷杉林线交错带植冠明显地分化成两个叶层。第 I、II、III 叶层平均高(即叶层最上部到地面的距离, 平均值±标准差)分别为 4.4 ± 2.4 m、 2.1 ± 1.4 m、 1.5 ± 1.0 m。根据具有两个叶层的 73 个格点统计, 第 I 叶层和第 II 叶层间高差 3.4 ± 1.9 m, 叶层间具有 1.4 ± 0.9 m 的无叶植冠区。

从图 1 还可以看出交错带叶层从林线到郁闭林优势叶层(第 I 叶层)在逐渐升高, 林线外疏林灌丛(林缘侧)第 I 叶层高度一般不超过 4m, 林线第 I 叶层在 6m 左右, 近林线的郁闭林侧第 I 叶层高度达 8m 以上, 并且从林缘到郁闭林叶层的数量在增加。

第 I 叶层主要由大叶金顶杜鹃(*Rhododendron faberi* subsp. *prattii*)、岷江冷杉和红毛花楸(*Sorbus rufopilosa*)组成, 分别占 35.1%、28.2% 和 17.6%; 第 II 叶层由大叶金顶杜鹃和岷江冷杉幼树组成, 分别占 39.7% 和 28.8%; 第 III 叶层主要为大叶金顶杜鹃的更新苗、冰川茶(*Ribes glaciale*)和陇塞忍冬(*Lonicera tangutica*)组成, 分别占 54.5%、27.2% 和 10.0%。在整个叶层中岷江冷杉、大叶金顶杜鹃和红毛花楸占优势构成巴郎山阴坡岷江冷杉林线的主要成分。

2.2 叶层深度及其频率分布

根据 I、II、III 三个叶层 131、73 和 11 个样冠的计算, 第 I 叶层厚度(即叶层的厚度)为 2.0 ± 1.2 m; 第 II 叶层深度 1.1 ± 0.9 m, 第 III 叶层平均深度与第 II 叶层相近, 为 1.0 ± 0.5 m。图 2 是各叶层植冠取样获得的样冠深度在不同高度的相对频数分布, 可见, 样冠深度主要分部在 2.0 m 以下, 样冠深度大于 2m 的频数很少, 只有在第 I 和第 II 层中有少量分布, 第 III 叶层已经沒有高于 2.0m 的样冠分布, 第 II 叶层沒有 4.0m 以上的样冠分布。在第 I 叶层有高于 4.0m 直至 9.0m 的样冠分布, 这主要是由于岷江冷杉乔木树冠呈连续分布, 中间没有空隙的缘故。

2.3 叶层的总深度

由图 2 可以看出 3 个叶层深度和的平均频度分布主要分布在 3.0m 左右, 3 个叶层合计平均深度为 2.7 ± 1.0 m。图 3 显示的是第 I 叶层深度 L_I 与第 II、III 叶层深度和 L_{II+III} 之间的关系, 大多数点都落在直线 $L_I + L_{II+III} = 5$ m 之内, 说明林冠冠层深度有一个上限值, 对与岷江冷杉林线交错带来说, 林冠平均深度的极大值为 5m, 下层林冠的深度很大程度受到第 I 叶层的限制。

2.4 冠层各物种样冠的深度

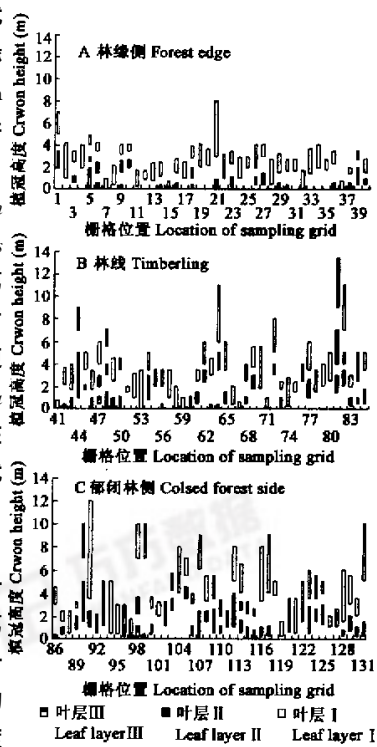


图 1 岷江冷杉林线交错带的植冠叶层结构侧面观
Fig. 1 Profile of the leaf layers in the forest canopy of the faxoniana fir timberline ecotone

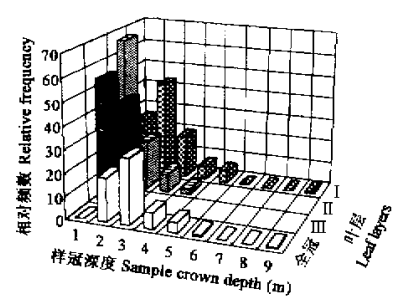


图 2 各叶层的样冠深度的相对频数

Fig. 2 The frequencies of sample crown in different leaf layers

表 1 是林线交错带植冠中各物种样冠的平均深度和标准差。第 3 栏是 132 个样点调查到的 276 个样冠中各物种的平均样冠深度,第 4 栏是只有单种出现的样冠的平均深度,第 5 栏是样冠中有多个物种的各物种样冠的平均深度。各物种在各叶层样冠深度变化范围为 0.6~2.3 m,样冠深度较小的种类有薄皮木(*Leptodermis obloga*)、陇塞忍冬、冰川茶 和峨眉蔷薇(*Rosa omeiensis*)等,样冠深度在 0.8m 以下,这些种类为林下较为低小的灌木;青海杜鹃(*R. przewalskii*)、凝毛杜鹃(*Rhododendron phaeochrysum* var. *agglutinatum*)和大叶金顶杜鹃为中间类型,样冠深度变化幅度为 1.2~1.8 m,是林线交错带灌木层的优势种;样冠深度最大的是乔木层树种红毛花楸和岷江冷杉和乔木状高灌星毛杜鹃(*Rhododendron astrochnoum*),样冠的平均深度为 1.4~2.3 m。

2.5 植冠层各样冠种的物种组成

在样地 132 个样点共测得 276 个样冠(表 1),在这些样冠中,有 62.32%的样冠由单种组成(表 1 第 4 栏),其余的 104 个样冠由 2 个或 2 个以上物种组成,出现在 42 个样点上,所以,每个样冠的平均物种数有 2.48 个。在测定的 132 个格点所有物种在样冠中的出现频次为 276,故每一测定格点平均有 2.1 个物种。

表 1 各物种的样冠平均深度(MD)和标准差(SD)

Table 1 The mean sample crown depths of each species and their standard deviation										
种名 Species	种号 No.	全部 Total			单种 Only species			多种 Multi-species		
		MD(m)	SD	n_t^*	MD(m)	SD	N_o^*	MD(m)	SD	N_m^*
青海杜鹃 <i>Rhododendron przewalskii</i>	1	1.22	0.48	18	1.10	0.42	10	1.60	0.80	8
薄皮木 <i>Leptodermis obloga</i>	2	0.71	0.21	7	0.60	—	1	0.80	0.20	6
星毛杜鹃 <i>Rhododendron astrochnoum</i>	3	1.50	—	3	1.50	—	1	1.50	—	2
陇塞忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	4	0.70	0.30	12	0.66	0.21	7	0.80	0.40	5
峨眉蔷薇 <i>Rosa omeiensis</i>	5	0.72	0.20	12	0.68	0.23	9	0.70	0.10	3
凝毛杜鹃 <i>Rhododendron phaeochrysum</i> var. <i>agglutinatum</i>	6	1.36	0.48	14	1.38	0.49	12	1.000	0.30	2
冰川茶 <i>Ribes glaciale</i>	7	0.73	0.06	3	0.80	0.14	2	0.80	—	1
红毛花楸 <i>Sorbus rufopilosa</i>	8	1.50	0.85	32	1.43	0.63	16	1.50	1.00	16
岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i>	9	1.92	1.45	69	2.28	1.59	54	1.30	0.70	15
大叶金顶杜鹃 <i>Rhododendron faberi</i> subsp. <i>prattii</i>	10	1.19	0.56	106	1.30	0.66	60	1.30	0.50	46
样冠数 Number of sample crown				276			172			104

* 表中的 n_t , N_o 和 N_m 分别为样冠的样本数 In the table, n_t , N_o and N_m present the number of sample crowns in total, one species and multi-species

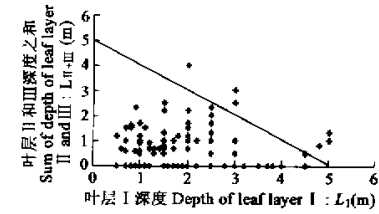


图 3 第 1 叶层样冠深度 L_1 与第 II、III 叶层样冠深度和 L_{II+III} 的关系

Fig. 3 Relationship between the sample crown depth of the first leaf layer (L_1) and the sum of the others (L_{II+III})

对于同一物种来说,从表 1 的含有两个及以上物种的样冠深度(第 5 栏)和在单一样冠中的深度(第 4 栏)没有显著差别($p > 0.05$),也就使得多物种组成的样冠具有较高的深度。

2.6 各物种样冠空间占有率的变化

图 4 显示了林线交错带冠层 10 个物种在不同高度植冠空间占有比(R_{sp} , $m^3 \cdot m^{-3}$)的垂直变化。

物种 1~5 (种序编号见表 1) 的植冠空间占有比率(R_{sp})较低,且分布的高度也低,主要分布在 3.5 m 以下,冰川茶和凝毛杜鹃的 R_{sp} 居中等水平,分布的高度在 6.5 m 以下。红毛花楸、大叶金顶杜鹃和岷江冷杉的 R_{sp} 是林线交错带最高的 3 种,而且分布高度变幅较大,大叶金顶杜鹃的 R_{sp} 最大,分布的高度较岷江冷杉低且分布集中 4 m 以下;岷江冷杉 R_{sp} 居第 2,但岷江冷杉植冠分布最高,在各高度 R_{sp} 较为平均;红毛花楸的 R_{sp} 居第 3,分布的植冠高度较岷江冷杉低。故岷江冷杉在乔木层成为建群成分,大叶金顶杜鹃和红毛花楸成为植冠层的优势成分。

2.7 各叶层植冠空间占有率的垂直变化

图 5 从外向里依次是第Ⅲ、Ⅱ、Ⅰ和整个植冠(即第Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ叶层各层 R_{sp} 之和)的空间占有率 R_{sp} 在植冠中的垂直变化。各叶层和全部植冠的 R_{sp} 分布大致呈金字塔形,随着植冠高度的增加出现尖塔形。各叶层的 R_{sp} 分布高峰出现显著的分离现象,只有部分出现重叠,这与每一叶层的样冠的高度在各个取样栅格点的变化相一致。

2.8 物种盖度与平均样冠体积的关系

在本研究中,物种的盖度(r_0)被定义为各物种在 132 个取样格点样冠的样本数(表 1 中的 n_i)与取样总点数(132)的比值。各物种的单位面积的植冠体积(V_{sp} , $m^3 \cdot m^{-2}$)与其盖度间有较好的线性关系(图 6), V_{sp} 和 r_0 之间的近似比例关系为:

$$V_{sp} = 1.21r_0 \tag{2}$$

系数为 132 个样点的总样冠体积与 132 个取样格点所有物种出现的样冠总数 276 之比值,这表明在岷江冷杉高山林线交错带植冠层物种的平均样冠体积 V_{sp} 可以大致通过相应的盖度值 r_0 乘以系数 1.21 来计算。

3 讨论与结论

在林线交错带 $22 \times 20 m^2$ 的样地中,虽然只有 10 个木本种类出现,但在每一取样格点平均有 2 个以上物种,这说明林线植物存在着不同光资源的利用等级的分化。从光资源的利用角度来说,林线交错带植物对光的利用是较充分的。如果在林线交错带配合对植冠层进行光合作用测定,更能揭示在林线恶劣环境下植物对光能的利用状况,这有待于今后作深入的研究。

如 2.3 节所述,研究样地的单位面积林冠的平均体积(即 3 个叶层合计的叶层平均深度)为 $2.7 m^3 \cdot m^{-2}$,野外测定巴郎山岷江冷杉林线交错带的叶面积指数为 $1.0 \sim 3.0 m^2 \cdot m^{-2}$,将 LAI 变幅除以平均冠层体积可以得到林线单位体积冠层空间叶的密度范围为 $0.37 \sim 1.11 m^2 \cdot m^{-3}$ 。Kira 等^[5]研究表明,日本成熟常绿阔叶林产量结构中的叶密度为 $1.0 m^2 \cdot m^{-3}$ 左右,不过他们测定叶面积密度没有考虑冠层中叶层间的无叶间断区,而是把整个林冠体积用于计算,这势必低估叶面积密度。但无论如何,还是表明岷江冷杉林线交错带的杜鹃-岷江冷杉林具有较高的产量结构。

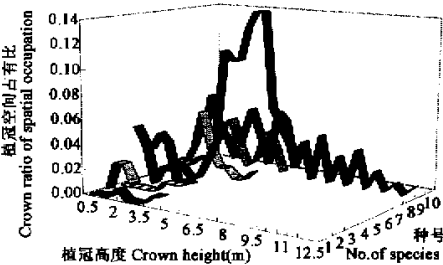


图 4 不同物种的植冠空间占有比率变化特征

Fig. 4 The variation in the ratio of spatial occupation by crowns of different species

图中的种号同表 1 The number of species is the same as Table 1

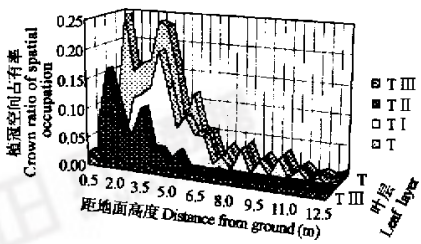


图 5 植冠空间占有比在不同叶层的变化

Fig. 5 The variation of ratio of spatial occupation by crowns in different leaf layers

图 6 的结果表明种间冠层体积的差异导致了盖度的差异。事实上,表 1 中单个物种平均样冠深度的差异(0.6~2.28)不过 4 倍,总的来说物种平均样冠的深度基本相似,但各物种总的植冠体积 V_{sp} (0.01~0.8)相差达 80 倍,这意味着具有相试样冠深度的物种在水平幅度的拓展是极不相同的,水平分化要比垂直分化大的多。与林线交错带的生境和植物生长结合分析可以理解这一结果,在林线交错带的光照条件较好,植物间的生长(除了在杜鹃灌丛下的岷江冷杉幼苗外)基本上不受光资源的限制,但林线的风和冬季的雪压限制了树木的生长。除岷江冷杉出现尖塔形的树冠以减小风的破坏和积雪的损害以外,林线交错带的树木如多种杜鹃、红毛花楸等的树干都具有较大的韧性,在积雪的积压下,出现矮曲林外貌,而且出现一干多枝或一丛多干的现象,物种盖度增大;而另外的一些种类,如冰川茶、陇塞忍冬、薄皮木等,植株生长高度可以与杜鹃的高度差不多,而它们的分枝少,盖度也小,这势必产生不同种类出现生长型的分化和种类水平分盖度的差异,从而出现上述的植冠三维结构。

林线交错带植物群落的三维结构能够直观地表现植冠的垂直结构和植物种类在取样格点上的水平分布,还能定量的分析植物种类在不同垂直高度的空间占有比例。如果取样格点样本较大,三维结构分析还能提取植物种类分布格局、生长型分化、光能资源利用和物种对环境的适应策略等方面的信息,因而,植冠三维结构是植被结构分析有效的方法。

参考文献

[1] Sumida A. Three-dimensional structure of a mixed broad-leaved forest in Japan. *Vegetatio*, 1995, **119**: 67~80.

[2] Editorial Committee of Sichuan Vegetation(四川植被协作组). *Sichuan Vegetation*(in Chinese). Chengdu: Sichuan People's Publishing House, 1980.

[3] Shi P L(石培礼), Li W H(李文华), Wang J X(王金锡). Species-abundance relation of herb communities in subalpine timberline ecotone of Wolong Nature Reserve, Sichuan Province, China. *Acta Ecologica Sinica* (in Chinese)(生态学报), 2000, **20**(3): 384~389.

[4] Wolong Nature Reserve Administration Bureau (卧龙自然保护区管理局). *Vegetation and resources plants in Wolong Nature Reserve*(in Chinese). Chengdu: Sichuan Science and Technology Press. 1987.

[5] Kira T, Shinozaki K, Hozumi K. Structure of forest canopies as related to their primary productivity. *Plant and Cell Physiology*, 1969, **10**: 129~142.

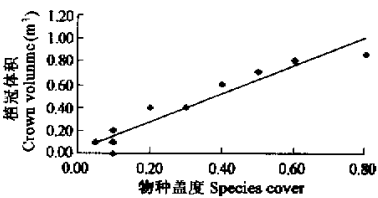


图 6 物种盖度(r_0)与单位面积物种的植冠体积(V_{sp})的关系

Fig. 2 Relationship between species cover (r_0) and crown volume per land area of the species(V_{sp})