

神农架地区常绿落叶阔叶混交林树种更新研究

熊小刚, 熊高明, 谢宗强*

(中国科学院植物研究所生态中心, 北京 100093)

摘要: 在神农架山区山体的中部, 选取代表性的常绿落叶阔叶混交林样地, 总面积为 2.4 hm²。在样地中对出现的林窗斑块以及相邻的对照的非林窗样方进行群落学调查。记录乔木树种的种类、胸径和高度以及它的幼苗和幼树的高度、数量。按照树种在林窗内外重要值的位序差值将群落出现的乔木层树种划分为 4 类生态种组, 其中, 对林窗强烈正更新反应的树种有 6 种, 强烈负更新反应的树种 9 种, 中等更新反应的 9 种, 不明显更新反应的 10 种。林窗内外乔木树种生态种组的组成明显不同。不同生态种组树种的幼苗在林窗与非林窗斑块中的更新表现出显著的差别。对神农架地区常绿落叶阔叶混交林树种更新的反应和过程的研究结果支持了林窗-分享假说的观点。

关键词: 常绿落叶阔叶混交林; 林窗斑块; 非林窗斑块; 生态种组; 更新

The Regeneration of Tree Species in the Mixed Evergreen-deciduous Broad-leaved Forests in the Shennongjia Mountains, Hubei Province

XIONG Xiao-Gang, XIONG Gao-Ming, XIE Zong-Qiang (Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(11): 2001~2005.

Abstract: In the mixed evergreen-deciduous broad-leaved forests in Shennongjia Mountains, Hubei Province, China, we established the 2.4 hm² plot on the middle slope of mountain. Within this plot, gap patches and the non-gap controlled quadrat near each gap patch were sampled. For each gap patch and non-gap quadrat, height and number of seedlings and saplings, and DBH and height of the major tree species were measured. According to difference value in the order of Importance Value of the major trees between gap and non-gap patches, thirty-four major tree species in the whole community were classified into four ecological groups of species. Six tree species belong to the trees with strong positive regeneration response to gaps, nine tree species belong to the trees with strong negative regeneration response to gaps, nine tree species belong to the trees with moderate regeneration response to gaps and ten tree species belong to the trees with non-significant regeneration response to gaps. We found that the composition of ecological groups of species in gap patches was distinctly different from that in non-gap patches. Recruitment of the seedlings for the different ecological groups of species in gap patches differed from that in non-gap patches significantly. Based on the analyses of the generation response and process of major tree species, gap-partitioning hypothesis is supported by this study.

Key words: subtropical mixed evergreen-deciduous broad-leaved forests; gap patches; non-gap patches; ecological groups of species; regeneration

文章编号: 1000-0933(2002)11-2001-05 中图分类号: Q145.1 文献标识码: A

基金项目: 国家重点基础研究发展规划资助项目(G2000046805); 中国科学院特别支持资助项目(STZ-01-04)

收稿日期: 2000-12-20; 修订日期: 2002-04-10

作者简介: 熊小刚(1968~), 男, 甘肃天水人, 博士。主要从事植被生态学研究。

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: xie@ns.ibcas.ac.cn

致谢: 野外工作得到中国科学院神农架生物多样性定位研究站贾先平、邹万喜、周文春以及龙门河国家森林公园胡德龙、贾先宝、陈世熙等的支持与帮助, 特此致谢。

在植被区划上,神农架地区属于北亚热带常绿落叶阔叶混交林地带^[1,2]。该地的常绿落叶阔叶混交林分布在 1000~2000m 的中山地带,土壤为砂页岩上发育的黄棕壤。由于分布海拔高,降水丰富,日照少,因此林内温度低、湿度大^[3]。近年来,森林林窗干扰与林窗动态的研究一直是生态学研究的热点和重点,国内对东北地区的阔叶红松林、华南地区的南亚热带常绿阔叶林、海南岛的山地雨林已开展这方面的研究^[4~7]。神农架地区作为中国生物多样性分布的关键地区,在目前还未有这方面研究的报道。森林林窗干扰与林窗动态的研究对于深入了解森林物种多样性形成和生态系统功能维持的机理,为科学保护与持续利用森林资源有重大的价值。基于此,本研究对该地保存较好的常绿落叶阔叶混交林进行实地调查,在对主要乔木树种组成、更新的分析基础上,对北亚热带常绿落叶阔叶混交林树种多样性形成的机制进行了初步探讨。

1 研究地区概况

研究地区的自然状况详见文献^[8]。

调查地点位于湖北省兴山县龙门河国家森林公园内,黄毛斯岭山体的西北坡,海拔约在 1700~1750m 之间,坡度在 40°以上。常绿落叶阔叶混交林群落高度在 12~16 m 左右,可明显分为乔木层、灌木层和草本层。乔木层可分为上下两层,上层高度在 10~16m,主要由落叶树种组成,下层高度在 10m 以下,主要由常绿树种组成。灌木层发达,种类多达 40 余种,主要有多种木姜子(*Litsea* spp)、川桂(*Cinnamomum wilsonii*)、猫耳刺(*Ilex pernyi*)等,尤其是由箬竹(*Indocalamus tessellatus*)、拐棍竹(*Fargesia spathacea*)等形成的竹类层,呈斑块状分布。竹类层平均高度约为 1.5m,平均盖度在 40%左右。群落郁闭度较高,地表草本层稀少,种类约 10 多种。

2 研究方法

在米心水青冈(*Fagus engleriana*)林垂直带之下,沿着与山体走向(为西南-东北方向)垂直方向上,设立长方形样地进行调查,样地宽度 40m,长度 600m。选取形状较为规则的林窗,根据扩展林窗的定义^[10],记录它的长轴、短轴,按照椭圆面积的公式计算林窗斑块的大小。将群落乔木中高度不低于 5m 的个体作为大树并作为群落的主要乔木树种,高度低于 5m 且胸径不小于 5cm 的作为幼树,将高度低于 5m、胸径小于 5cm 的作为幼苗。记录林窗中大树的胸径、高度,幼树、幼苗的数量、高度;同时,在林窗附近设立 10m×10m 的非林窗样方作为对照,记录大树的胸径、高度,幼树、幼苗的数量、高度。在设置的样地内共调查林窗斑块 15 个,总面积 2331 m²,对照的非林窗样方 20 个,总面积 2000 m²。

3 研究结果

3.1 林窗与非林窗斑块中主要乔木树种的种类组成

群落主要乔木树种共 34 种。林窗斑块中出现主要乔木树种 25 种,分别是多脉青冈(*Quercus multinervis*)、领春木(*Euptelea pleiosperma*)、香椿(*Toona sinensis*)、中华槭(*Acer sinensis*)、锐齿槲栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)、包槲柯(*Lithocarpus cleistocarpus*)、泡花树(*Meliosma cuneifolia*)、四照花(*Cornus kousa*)、木(*Cornus macrophyllum*)、蜡瓣花(*Corylopsis sinensis*)、水榆花楸(*Sorbus alnifolia*)、青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)、青榨槭(*Acer davidii*)、珙桐(*Davidia involucrata*)、山櫻桃(*Prunus serrulata*)、鄂椴(*Tilia oliveri*)、米心水青冈、三桠乌药(*Lindera obtusiloba*)、血皮槭(*Acer griseum*)、中华石楠(*Photinia beauverdiana*)、短柄稠李(*Prunus brachypoda*)、华山矾(*Symplocos chinensis*)、华中山柳(*Clethra fargesii*)、臭辣树(*Euodia fargesii*)、山白树(*Sinowilsonia henryi*);非林窗斑块中出现主要乔木树种 22 种,分别是多脉青冈、鄂椴、川陕鹅耳枥(*Carpinus fargesiana*)、四照花、米心水青冈、中华槭、三桠乌药、巴东栎(*Quercus engleriana*)、包槲柯、川榛(*Corylus heterophylla* var. *sutchuenensis*)、水榆花楸、血皮槭、臭辣树、亮叶桦(*Betula luminifera*)、蜡瓣花、木、野漆树(*Toxicodendron succedaneum*)、华中木兰(*Magnolia biondii*)、青榨槭、石灰花楸(*Sorbus xanthoneura*)、鸡爪槭(*Acer palmatum*)、曼青冈(*Cyclobalanopsis oxyodon*)。群落 34 种主要乔木树种中,有 12 种只出现于林窗中;9 种只见于非林窗中。林窗与非林窗斑块主要乔木树种均出现的树种有 11 种。林窗与非林窗斑块主要乔木树种的种类组成丰富,林窗与非林窗斑块中主要乔木树种的种类组成明显不同。

表 1 神农架亚热带常绿落叶阔叶混交林主要乔木树种在林窗与非林窗斑块的重要值位序差

Table 1 Difference for the *I. V.* order of the major trees between gaps and non-gaps in the subtropical mixed evergreen-deciduous broad-leaved forest, Shennongjia Mountains, Hubei Province

主要乔木树种 Major tree species	重要值 <i>I. V.</i>		重要值位序差 Difference of <i>I. V.</i> order
	Non-gap	Gap	Og—Ong
川陕鹅耳枥 <i>Carpinus fargesiana</i>	9.25	0.00	24
巴东栎 <i>Quercus engleriana</i>	3.04	0.00	19
川榛 <i>Corylus heterophylla var. sutchuenensis</i>	2.08	0.00	17
鄂椴 <i>Tilia oliveri</i>	18.37	1.26	14
亮叶桦 <i>Betula luminifera</i>	1.29	0.00	13
臭辣树 <i>Euodia fargesii</i>	1.74	0.38	13
三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	3.40	1.08	12
米心水青冈 <i>Fagus engleriana</i>	4.95	1.13	12
野漆树 <i>Toxicodendron succedaneum</i>	0.91	0.00	10
华中木兰 <i>Magnolia biondii</i>	0.81	0.00	9
石灰花楸 <i>Sorbus xanthoneura</i>	0.56	0.00	7
曼青冈 <i>Cyclobalanopsis oxyodon</i>	0.29	0.00	6
血皮槭 <i>Acer griseum</i>	1.77	1.08	6
鸡爪槭 <i>Acer palmatum</i>	0.44	0.00	5
四照花 <i>Cornus kousa</i>	7.43	2.16	4
山白树 <i>Sinowilsonia henryi</i>	0.00	0.38	2
华中山柳 <i>Clethra fargesii</i>	0.00	0.42	1
水榆花楸 <i>Sorbus alniifolia</i>	1.97	2.00	0
多脉青冈 <i>Quercus multinervis</i>	31.71	46.08	0
华山矾 <i>Symplocos chinensis</i>	0.00	0.43	-1
短柄稠李 <i>Prunus brachypoda</i>	0.00	0.61	-2
中华槭 <i>Acer sinensis</i>	4.74	4.61	-2
中华石楠 <i>Photinia beauverdiana</i>	0.00	0.85	-3
包槲柯 <i>Lithocarpus cleistocarpus</i>	2.36	3.42	-3
青榨槭 <i>Acer davidii</i>	0.66	1.89	-5
蜡瓣花 <i>Corylopsis sinensis</i>	1.28	2.07	-5
木 <i>Cornus macrophyllum</i>	0.95	2.14	-7
山樱桃 <i>Prunus serrulata</i>	0.00	1.63	-8
珙桐 <i>Davidia involucrata</i>	0.00	1.89	-10
青钱柳 <i>Cyclocarya paliurus</i>	0.00	1.93	-11
泡花树 <i>Meliosma cuneifolia</i>	0.00	2.19	-16
锐齿槲栎 <i>Quercus aliena var. acuteserrata</i>	0.00	3.56	-18
香椿 <i>Toona sinensis</i>	0.00	5.15	-20
领春木 <i>Euptelea pleiosperma</i>	0.00	11.68	-21

3.2 群落主要乔木树种的生态种组划分

参照对群落树种生态种组的划分方法^[4],将林窗内的重要值位序 Og 小于非林窗斑块重要值位序 Ong 的树种为对林窗产生正更新反应的树种。Og—Ong<0 的差值越小,表明这类树种对林窗的反应越明显,故将 Og—Ong≤-10 者,称为对林窗强烈正更新反应的树种。在林窗内的重要值位序大于非林窗斑块重要值位序的树种为对林窗产生负更新反应的树种。Og—Ong>0 的差值越大,表明这类树种对林窗的负更新反应越明显,故将 Og—Ong≥10 者,称为对林窗强烈负更新反应的树种;5≤|Og—Ong|<10 的树种,称为对林窗中等更新反应的树种;|Og—Ong|<5 的树种,称为对林窗不明显更新反应的树种。

据此,把群落中出现的 34 种主要乔木树种划分为以下 4 类生态种组:(1)对林窗有强烈正更新反应的树种,分别为:领春木、香椿、锐齿槲栎、泡花树、青钱柳、珙桐等 6 种;(2)对林窗有强烈负更新反应的树种,有野漆树、米心水青冈、三桠乌药、臭辣树、亮叶桦、鄂椴、川榛、巴东栎、川陕鹅耳枥等 9 种;(3)对林窗中等更新反应的树种,有野漆树、米心水青冈、三桠乌药、臭辣树、亮叶桦、鄂椴、川榛、巴东栎、川陕鹅耳枥等 9 种;(4)对林窗不明显更新反应树种,有四照花、山白树、华中山柳、水榆花楸、多脉青冈、华山矾、短柄稠李、

华槭、中华石楠、包槲柯等 10 种(表 1)。

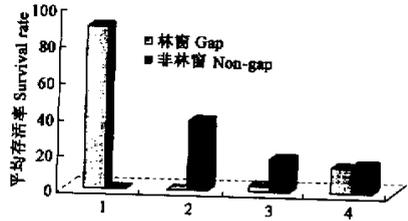
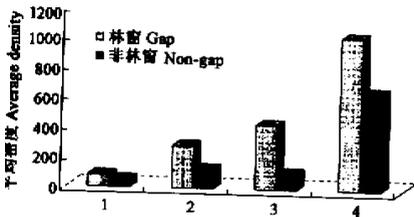
对林窗有强烈正更新反应的 6 种树种只出现于林窗中,而对林窗有强烈负更新反应的 9 种树种有 5 种只在非林窗中出现,对林窗中等更新反应的 9 种树种和对林窗不明显更新反应 10 种树种都只有 5 种树种在林窗内外都存在。林窗与非林窗斑块中主要乔木树种的生态种组构成有显著的差异。

3.3 不同生态种组在林窗与非林窗斑块中的更新

对同一生态种组而言,幼苗在林窗斑块中的密度均高于相应非林窗斑块中的密度(图 1)。这反映了树种萌发为幼苗时对光照的需求,显然林窗斑块比非林窗斑块的光照条件更好,能较好地满足这种需求。

各生态种组在林窗斑块与非林窗斑块从幼苗与幼树的存活率的变化反应了各自更新方式的差异。对林窗有强烈正更新反应生态种组在幼苗生长为幼树的过程中,在林窗斑块中的存活率很高为 88.75%,而在非林窗斑块相应的存活率为零;对林窗有强烈负更新反应生态种组在非林窗斑块有较大的存活率为 38.46%,而在林窗中存活率为零。可见,对林窗有强烈正、负更新反应生态种组,从早期幼苗的萌发到由幼苗到幼树成活阶段,表现出非常鲜明的差别。对林窗有中等更新反应生态种组的幼苗密度在林窗中虽然高于在非林窗斑块中的密度,但由幼苗到幼树的存活率在林窗斑块中却远低于非林窗斑块。对林窗有不明显更新反应生态种组在林窗与非林窗斑块中幼苗的存活率均较低,且彼此接近(图 2)。

总之,不同生态种组树种在林窗与非林窗斑块中的更新方式上有着显著的特点。



生态种组 Ecological groups of species

图 1 神农架亚热带常绿落叶阔叶混交林林窗与非林窗斑块中各生态种组的幼苗平均密度(N/hm²)

Fig. 1 The average density of the seedlings of ecological groups of species in gaps and non-gaps in the subtropical mixed evergreen-deciduous broad-leaved forest, Shennongjia Mountains, Hubei Province

1 强烈正更新反应 Strong positive regeneration response; 2 强烈负更新反应 Strong negative regeneration response; 3 中等更新反应 Moderate regeneration response; 4 更新反应不明显 Non-distinct regeneration response

生态种组 Ecological groups of species

图 2 神农架亚热带常绿落叶阔叶混交林林窗与非林窗斑块中各生态种组幼苗到幼树阶段的平均存活率(%)

Fig. 2 The average livability from seedling to sapling stage of ecological groups of species in gap and non-gappatches in the subtropical mixed evergreen-deciduous broad-leaved forest, Shennongjia Mountains, Hubei Province

1~4 同图 1 1~4 are as same as fig 1

4 讨论

物种的更新一般存在 3 种方式^[10],即在大的外界干扰(如火山爆发、火烧、山体滑坡、皆伐等)引起灾害条件下的更新;由小的干扰引起的林窗更新;某些耐荫植物的连续更新。在神农架地区常绿落叶阔叶混交林中,由自然干扰如风暴、雪压、冻雨等导致树木掘根风倒、折干、断枝等形成林窗。不同树种在林窗更新反应的性质、程度不同,如强阳性树种香椿、领春木作为对林窗有强烈正更新反应树种只在林窗中才能更新,而耐荫树种多脉青冈、苞槲柯作为对林窗不明显更新反应的树种,在林窗与非林窗斑块中均能连续更新。而同样是通过林窗更新的树种,在更新方式上彼此是有差异的。正是林窗引起环境的时空异质性促进了物

种的共存^[11]。林窗作为一种重要的干扰形式,对种群的结构、组成、动态和更新起重要作用。

对森林群落树种更新的研究中,一般是根据其耐荫性(Shade tolerance)划分为不耐荫树种和耐荫树种两大类。但是植物对光照的需求情况比较复杂,即使是耐荫树种或演替后期树种,它们对光照的需求也有差异。如在美国东部落叶阔叶林中,即使是演替后期树种,*Fraxinus americana* 和 *Quercus rubra* 常常比 *Fagus grandifolia* 和 *Acer saccharum* 更需要光^[12]。因此,这种二元的划分方法往往是近似的。根据树种在林窗与非林窗斑块中重要值的位序差值的范围将主要乔木树种划分为不同生态种组,能够反应出不同树种更新对于光照需求的差异,这有助于对常绿落叶阔叶混交林树种多样性形成机制的探讨。事实上,树种更新受到许多因素的影响,其中由自然干扰和微地形的变化造成的小环境异质性在树木种群更新和保持物种多样性中起重要的作用^[13]。林窗-分享假说(Gap-partitioning hypothesis)被认为是有可能解释物种多样性维持机制的一种理论。该假说认为不同物种对林窗干扰引起的林窗-林下微环境梯度的个体生态反应是不同的^[14~16],物种在不同大小的林窗中或大的林窗的不同位置表现不同。这种不同表现使得它们可以在群落中共存^[17]。这种由干扰引起的生态位分化增加了群落的树种多样性。幼苗对林窗-林下微环境梯度的不同反应被认为是林窗分享的一种途径^[18]。对神农架地区常绿落叶阔叶混交林树种更新的研究结果支持了该假说的观点。

参考文献

- [1] Bazzaz F A & Picketts T A. Physiological ecology of tropical succession; a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1980, **11**: 287~310.
- [2] Bazzaz F A. *Plants in changing Environments*. Cambridge University Press, 1996. 320.
- [3] Canham C D and Marks P L. The response of woody plants to disturbance; patterns of establishing and growth. In: Pickett T A & White eds. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, Academic Press, Orlando, Florida, USA, 1985. 307~327.
- [4] Ying J S(应俊生), Chen W L(陈伟烈), Zhang Z B(张知彬), et al. The influences on ecosystem diversity by human activities in Shennongjia Mountains. In: Ch L Z(陈灵芝) & Wang Z W(王祖望) eds. *The influences on ecosystem diversity by human activities* (in Chinese). Hangzhou: Hangzhou Sci-technology Press of Zhejiang Province, 1999. 139~199.
- [5] Denslow J S. Gap partitioning among tropical rain forests trees. *Biotropica*, **12** (supplement): 1980, 47~55.
- [6] He J S(贺金生), Cheng W L(陈伟烈) & Liu F(刘峰). Studies on the resprouting process of *Fagus engleriana* in Shenlunjia Mountain. *Acta Phytocologica Sinica*(in Chinese)(植物生态学报), 1998, **17**(3):41~59.
- [7] Hobbs R J & Mooney H A. Spatial and temporal variability in California grassland: results from a long term study. *Journal of Vegetation Science*. 1995, **6**:43~56.
- [8] Lertzman K P. Patterns of gap-phase replacement in a subalpine, old-growth forest. *Ecology* 1993, **73**: 657~669.
- [9] Liu J Y(刘静艳), Wang B S(王伯荪) & Zang R G(臧润国). Study on gap formation and its characteristics in the southern subtropical evergreen board-leaved forests. *China J. Appl. Ecol.* (in Chinese)(应用生态学报), 1999, **10**(4): 385~388.
- [10] Ricklefs R. Environmental heterogeneity and plant species diversity; a hypothesis. *American Naturalist*. 1977, **111**: 376~381.
- [11] Runkle J R. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of Eastern North American. *Ecology*, 1982, **62**: 1041~1051.
- [12] Sipe T W & Bazzaz F A. Gap partitioning among maples (*Acer*) in Central New England; survival and growth. *Ecology*, 1995, **76**(5):1587~1603.
- [13] Veblen T T. Regeneration dynamics. In: Glennlewin D C Peet, R K & Veblen T T, eds. *Plant succession-theory and prediction*. Chapman & Hall London, 1992. 152~187.
- [14] Wang Y M(王映民). *The geographical law of vegetation distribution in Hubei Province, China* (Vol. 1). Wuhan Bulletin of Botanical Research (in Chinese)(武汉植物研究) 1995, **13**(1): 47~54.
- [15] Wu G(吴刚). The tree species regeneration dynamics in canopy gap of the *Pinus koraiensis* broad-leaved mixed forest, Changbaishan Mountain. *China J. Appl. Ecol.* (in Chinese)(应用生态学报), 1998, **9**(5): 449~452.
- [16] Liu K X(刘旷勋). The evergreen-deciduous broad-leaved mixed forests. In: Wu Z Y(吴征镒) ed., *Vegetation of China*(in Chinese). Beijing: Sciences Press, 1980. 279~305.
- [17] Zang R G(臧润国), Yu S X(余世孝), Liu J Y(刘静艳), et al.. Study on gap generation of tropical montane rainforest in Bangwaling mountains, Hainan Island. *Acta Ecologica Sinica* (in Chinese)(生态学报), 1999, **19**(2): 151~158.
- [18] Zang R G(臧润国), Guo Z L(郭忠凌) & Gao W T(高文韬). Study on gap disturbance of the *Pinus koraiensis* broad-leaved mixed forest, Changbaishan mountain protected area. *Acta Phytocologica Sinica* (in Chinese)(植物生态学报), 1998, **22**(2): 135~142.