

银杉(*Cathaya argyrophylla*)林窗更新的研究

谢宗强

(中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘要: 银杉(*Cathaya argyrophylla*)在林窗内和非林窗群落内均占有最大的重要值,说明银杉是典型的林窗更新方式。银杉个体在林窗内呈集群分布,林窗边缘往往集中了较多的银杉植株。林窗内银杉直径分布中,出现胸径 $>8\text{cm}$ 及胸径 $<3\text{cm}$ 的高峰和 $3\sim7\text{cm}$ 的低谷。对最近 10a 银杉幼树每年高生长量的研究发现,林窗内和荫蔽林冠下的结果差异显著,林窗内的幼树高生长快于荫蔽林冠下。

关键词: 银杉; 林窗; 更新

Gap-regeneration of *Cathaya argyrophylla* forests

XIE Zong-Qiang (Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: The importance value of *Cathaya argyrophylla* lists first in both gaps and no-gaps, indicating that this plant is the typical gap-regeneration-mode species. The individuals of *C. argyrophylla* are contagiously distributed and many of them gather near the edges of gaps. The DBH distribution reaches to a high point when $DBH > 8\text{cm}$ or $DBH < 3\text{cm}$ and it reaches to a low point when $3 < DBH < 7\text{cm}$. The annual height growth in latest 10 years was significantly different in gaps and under closed canopies. Young trees grow faster in gaps than that under canopies.

Key words: *Cathaya argyrophylla*; canopy gaps; regeneration

文章编号: 1000-0933(1999)06-0775-05 中图分类号: Q145.1 文献标识码: A

林窗是指森林群落中一株以上林冠层(主林层)个体死亡后而形成的将由新个体占据与更新的空间^[1]。林窗的形状近似于椭圆形^[2,3],其面积的计算采用椭圆的计算公式,一般在 $4\sim1000\text{m}^2$,小于 4m^2 者与林分中枝叶间隙难以区别,大于 1000m^2 者作林间空地处理。随着树倒的发生和林窗的形成,林窗内的环境发生了很大变化,微地形因树倒坑、树倒丘的存在而有别于一般的林地地表,光照强度比林内增加,光质也产生变化;土壤和空气温度较林下高,湿度较林内低,温、湿度变化幅度较林内大;土壤养分和资源的有效性也与林内不同。随着这些环境条件的改变,林窗内的生物种类组成、群落结构与功能也与林内显著不同^[2,4,5]。

银杉(*Cathaya argyrophylla*)为阳性树种,多与阔叶树种混交,在林下其更新状况欠佳,所以有些种群被认为处于被阔叶树种更替的地步^[6,7]。但调查发现,在林窗常形成银杉幼苗幼树的群聚现象。本文即针对这种现象讨论银杉林林窗更新的特点。

1 研究地区的自然概况及研究方法

研究地区位于湖南省八面山林区,其自然概况详见文献^[8]

对八面山银杉群落采用样方法进行非林窗群落和林窗调查,内容包括种类、数量、高度、地径,计算各物种的相对密度、相对显著度、重要值及重要值序,分析树种组成差异;在林窗内按东西、南北向分别布设测尺建立坐标系,除了调查上述指标外,对本植物定位,对银杉幼苗幼树通过查数轮枝法定年龄,应用数

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(N. 39893360 和 No. 39391500)

收稿日期: 1997-12-27; 修订日期: 1998-05-24

理统计方法分析林窗内银杉幼苗幼树的分布格局、直径分布、树高生长节律。

2 结果和讨论

2.1 林窗与非林窗群落内树种组成的差异

林窗形成后,环境条件随之发生了变化,使得林窗内的理化环境和生物环境都与周围的群落不同。树种对各种环境的占据能力和利用特性各异,表现在对林窗和非林窗群落这样异质性生境的利用上有其特点。林窗经过一定阶段最终会转化为林冠,因此,通过比较林窗内的树种组成特征和非林窗乔木层树种的组成特征(表1,表2)可以揭示各主要树种对这样的异质性生境的利用特点。

表1 八面山银杉群落林窗内树种组成特征

Table 1 Species composition in gaps in *Cathaya argyrophylla* communities, Bamianshan, Hu'nan

植物名称 Species	相对密度 Relative density(%)	相对显著度 Relative dominance(%)	重要值 IV	重要值次序 Order of IV
银杉 <i>Cathaya argyrophylla</i>	18.0	24.8	21.40	1
猴头杜鹃 <i>Rhododendron simiarum</i>	13.9	28.6	21.25	2
鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i>	16.3	8.1	12.20	3
小果南烛 <i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>lanccolata</i>	10.1	9.0	9.55	4
中华灯笼花 <i>Enkianthus chinensis</i>	3.5	7.4	5.40	5
甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	4.1	3.7	3.90	6
深山含笑 <i>Michelia maudiae</i>	3.8	1.5	2.65	7
红淡比 <i>Cleyera japonica</i>	1.9	3.4	2.65	7
赤楠 <i>Zyzygium buxifolium</i>	3.3	1.9	2.60	8
短柱柃 <i>Eurya brevistyla</i>	2.7	2.3	2.50	9
小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinaefolia</i>	2.7	1.2	1.95	10
亮叶杜英 <i>Elaeocarpus nitentifolius</i>	3.5	0.3	1.90	11
福建柏 <i>Fokienia hodgsonii</i>	3.5	0.3	1.90	11
矩叶鼠刺 <i>Itea chinensis</i> var. <i>oblonga</i>	1.1	2.6	1.85	12
红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	2.7	0.8	1.75	13
三股筋 <i>Lindera thomsonii</i>	2.2	0.7	1.45	14
吴茱萸五加 <i>Acanthopanax evodiaefolius</i>	2.2	0.5	1.35	15
柃木 <i>Eurya japonica</i>	1.6	0.7	1.15	16
银木荷 <i>Schima argentea</i>	0.5	1.5	1.00	17
短尾越橘 <i>Vaccinium carlesii</i>	1.4	0.4	0.90	18
南方铁杉 <i>Tsuga chinensis</i> var. <i>tschekingensis</i>	0.5	1.0	0.75	19
老鼠矢 <i>Symplocos stellaris</i>	1.1	0.3	0.70	20
南岭山矾 <i>Symplocos confusa</i>	0.2	0.6	0.40	21

(1)在林窗和非林窗乔木层内共同出现了9个树种。在林窗内其重要值大小次序为:银杉>猴头杜鹃>鹿角杜鹃>小果南烛>甜槠>亮叶杜英=福建柏>吴茱萸五加>银木荷。在乔木层内其重要值大小次序为:银杉>甜槠>猴头杜鹃>鹿角杜鹃>银木荷>小果南烛>吴茱萸五加>亮叶杜英>福建柏。无论在林窗还是乔木层内,银杉的重要值都位居第一,而其余8种均有变动。也就是说银杉是最大程度地利用了

林窗的环境资源的树种,并使自己迅速成长,直至达到林冠层。在从林窗到林冠转变的过程中,银杉始终处在优势地位。银杉在林冠(乔木层)中处主导地位,正说明银杉是群落建群种;银杉在林窗内占优势,说明它是典型的林窗更新方式。银杉在幼小阶段和成年阶段对空间生态位的这种利用能力,与其生长早期需要一定荫蔽、后期喜光并具有高大的树体^[9,10]的特点是相吻合的。(2) 银木荷和甜槠在林窗内的重要值次序较靠后,但在乔木层内向前跃进幅度很大,重要值进入前 5 位。银木荷和甜槠是亚热带山地常绿阔叶林上限的主要群系中的重要优势种类,被视为顶极群落的主要建群种。它们在银杉群落中重要值次序的这种变化,预示着它们的地位在群落演替过程中逐渐得到巩固,对生态位的占据能力不断加强。这种趋势对银杉这种濒危物种是一种潜在的威胁。在对银杉保护区的经营管理中,应该针对这种情况对这类阔叶树种进行人工疏伐,以促进银杉种群的壮大。(3) 亮叶杜鹃、福建柏的重要值序在乔木层中比在林窗退后 4~5 位,说明这两种植物随着林窗向林冠的逐渐转变,环境对它们越来越不利,在与适于非林窗生境的树种的竞争中,这两种植物处于劣势,而作为伴生树种出现于乔木层下层。

表 2 八面山银杉群落非林窗乔木层的树种组成

Table 2 Species composition in no-gaps in *Cathaya argyrophylla* communities, Bamianshan, Hu'nan

植物名称 Species	相对密度 Relative density(%)	相对显著度 Relative dominance(%)	重要值 IV	重要值次序 Order of IV
银杉 <i>Cathaya argyrophylla</i>	20.97	46.80	34.88	1
甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	31.18	21.86	26.52	2
猴头杜鹃 <i>Rhododendron simarum</i>	24.19	9.90	17.05	3
鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i>	6.99	1.46	4.23	4
银木荷 <i>Schima argentea</i>	3.23	4.11	3.67	5
金叶含笑 <i>Michelia foveolata</i>	0.54	5.08	2.81	6
小果南烛 <i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>lanceolata</i>	2.69	1.20	1.95	7
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	1.08	2.80	1.94	8
细枝柃 <i>Eurya loquana</i>	2.15	1.34	1.75	9
吴茱萸五加 <i>Acanthopanax evodiaefolius</i>	1.61	0.83	1.22	10
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	1.61	0.45	1.03	11
野柿子 <i>Diospyros lotus</i>	1.08	0.46	0.77	12
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	0.54	0.71	0.62	13
云山青冈 <i>Cyclobalanopsis nubum</i>	0.54	0.46	0.50	14
亮叶杜鹃 <i>Elaeocarpus nitenifolius</i>	0.54	0.26	0.40	15
福建柏 <i>Fokienia hodginsii</i>	0.54	0.20	0.37	16
少花桂 <i>Cinnamomum pauciflorum</i>	0.54	0.08	0.31	17

2.2 银杉在林窗的分布格局

在林窗内的所有树种中,银杉的重要值位居第一,银杉是以林窗更新方式补充后代的。为了阐明银杉对林窗内的生境异质性的反应,利用格局分析方法^[12],在林窗内布设 4m×5m 的连续小样方,调查每个小样方内银杉株数,按格局分析要求统计具有不同银杉株数的小样方个数,用离散分布的理论拟合进行格局分析和检验(表 3)。结果表明,银杉在林窗内的分布的拟合结果服从负二项分布,即个体呈集群分布,银杉个体在林窗的中间地带较少,多集中在林缘附近。银杉在幼苗幼树阶段需要一定的荫蔽^[9,10],林缘附近更能满足这种要求,这是造成这种格局的主要原因。

2.3 银杉在林窗内的直径分布

研究林窗内银杉的直径分布,有助于了解银杉种群在其幼龄阶段的林木大小配置,并可预测未来的林木直径分布。通过林窗的调查,获得了银杉在各径级的株数,将其做直径分布的直方图(图1)。可以看出,在林窗内银杉的分布高峰在径级8cm以上和3cm以下,在4~7cm径级内的株数很少。由于年轻的林窗在提供较好光照条件时,还能部分遮荫,而银杉在幼苗期时需要一定荫蔽,因此年轻的林窗成为银杉幼苗生长的最适环境,导致大量的银杉幼苗发生,在直径分布中形成<3cm的高峰;随着林窗年龄的增加,银杉及其它喜光树种彼此间为争夺光照条件的竞争逐渐加剧,部分个体在这种竞争中获胜,占据了林窗的上层,有些则处在下层等待机会。就银杉而言,由于其随年龄的增加,对光照的要求逐渐增强,此时过于荫蔽常导致植株死亡^[9],所以等待的代价便是大量个体的逐渐消亡,这样就造成林窗内银杉直径分布中>8cm的高峰和3~7cm的低谷。银杉在林窗中直径分布的这种特征也是造成某些银杉群落内银杉年龄结构断代现象的主要原因。

2.4 林窗与荫蔽林冠下银杉幼树的高生长节律

林窗对银杉幼树高生长的影响可以通过幼树每年的高生长量来反映。为方便起见,以树高1.5~4m幼树为研究对象,在林窗和荫蔽林冠下各选20株银杉,通过查数芽痕法^[12],从主梢顶部向下,调查其在1985~1994年的树高年生长量,求得两种生境下各年的平均生长量(图2)。进一步的方差分析表明,各年生长量在两种生境间差异极显著(表4)。可以看出,两种生境下银杉的幼树的年生长量在1987~1989和1991~1993年中有两次低谷,其中1989年下降幅度较大,荫蔽林冠下的银杉比前一年下降了2/3,林窗中仅比前一年下降了1/4。引起下降的原因除了可能是气候异常外,松毛虫的大发生也是不容忽视的因素。不难发现,近10年来银杉树高年生长量虽有波动,但总的来看,在林窗趋于增加,在荫蔽林冠下趋于减小。由于调查所选样株高1.5~4m,在林窗内这样的高度受林缘荫蔽影响逐年减弱,光照条件越来越好,因此主梢的年生长量呈递增趋势;相反,在荫蔽林冠下,随着树高的增加,在1.5~4m的高度范围内银杉的主梢生长在正常的气候条件下越来越受到上层林冠的抑制,其主梢年高生长呈减小趋势,但个别年份有例外。

表3 林窗内银杉分布格局检验

Table 3 Statistic test for distribution pattern of *Cathaya argyrophylla* in gaps

X的取值 X	实际频数(F_i) Actual frequency	理论频数(P_i) Theoretical frequency	$(F_i - P_i)^2 / P_i$
0	17.000	15.258	0.199
1	7.000	11.551	1.793
2	11.000	7.789	1.323
3	6.000	5.038	0.183
4	3.000	3.189	0.011
5	0.000	1.992	1.993
6	1.000	1.234	0.044
7	1.000	0.759	0.076
8	1.000	0.465	0.615
9	1.000	0.720	0.108

$\chi^2 = 6.346$ $\chi^2(0.05) = 14.067$
 检验结果:符合负二项分布
 Result: fit negative binomial distribution

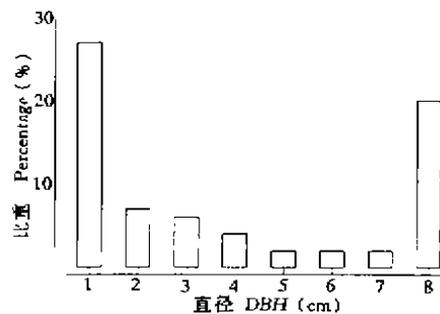


图1 银杉在林窗内的直径结构

Fig. 1 DBH distribution of *Cathaya argyrophylla* in gaps

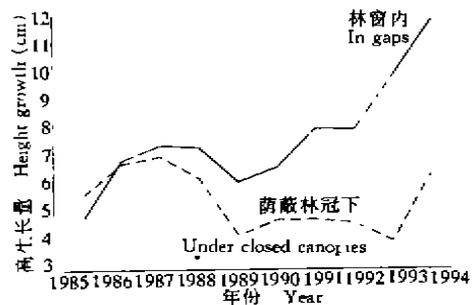


图2 林窗与荫蔽林冠下银杉幼树的高生长

Fig. 2 Height growth of *Cathaya argyrophylla* in gaps and under canopies

3 结论

银杉早期生长阶段需一定荫蔽, 成年阶段需充足的光照, 并具高大树体的生物生态学特性决定了银杉不但在林窗内占有最大的重要值, 显示出典型的林窗更新方式, 而且在非林窗地带, 它也处在优势地位。但即使在林窗内, 银杉对生境异质性的反应也比较明显, 银杉个体多呈集群分布出现在林窗边缘。在从林窗到林冠的转化过程中, 银杉虽然处在优势地位, 但地带性植被的建群种, 如银木荷、甜槠, 在银杉群落中的重要值位次向前跃进幅度较大, 在群落中逐渐占据优势, 对银杉这种濒危物种的生存构成威胁。因此在对银杉群落的经营管理中, 可以考虑对这类常绿树种进行适当疏伐, 人为地促进银杉种群的壮大。

林窗内银杉植株直径的大小分化比较明显, 年轻的林窗成为银杉幼苗生长的最适环境, 导致大量的银杉幼苗发生, 在直径分布图中形成 < 3cm 的高峰; 随着林窗年龄的增加, 林窗内银杉及其它树种彼此间的竞争加剧, 银杉死亡增加, 但部分银杉个体占据林窗上层, 所以在直径分布中出现 3~7cm 的低谷。林窗对银杉幼树高生长的影响也很显著, 林窗内幼树的高生长显著高于荫蔽林冠下。

参考文献

- [1] Watt A S. Pattern and process in the plant community. *J Ecol*, 1947, **35**, 1~22.
- [2] Brokaw N V L. Gap phase regeneration of three pioneer tree in a tropical forest. *J Ecology*. 1987, **75**, 9~19.
- [3] Runkle J R. Gap dynamics in an Ohio *Acer-Fagus* forest and speculations on the geography of disturbance. *Can J For Res*, 1990, **20**: 632~641.
- [4] Lawton R O. Canopy gaps and light penetration into a wind-exposed tropical lower mountain rainforest. *Can J For Res*, 1990, **20**: 659~667.
- [5] Tyrrell L E, Crow T R. Structural characteristics of old-growth hemlock-hardwood forests in relation to age. *Ecology*, 1994, **75**: 370~386.
- [6] 应俊生, 马成功, 李良千, 等. 中国银杉林的初步研究. *植物学报*, 1983 **25**: 157~169.
- [7] 祁承经, 肖育檀. 湖南省八面山银杉林的群落学分析. (木本) *植物研究*. 1988, **8**: 169~182.
- [8] 谢宗强, 陈伟烈, 江明喜, 等. 八面山银杉林种群的初步研究. *植物学报*, 1995, **37**: 58~65.
- [9] 王献溥, 郑慧莹, 应俊生, 等. (银杉) 生物生态学和群落学. 见: 王伏雄主编. *银杉生物学*. 北京: 科学出版社, 1990. 12~23.
- [10] 李瑞高, 黄正福, 石金华. 银杉生态环境的调查研究. *广西植物*, 1981, **1**: 12~17.
- [11] Greig-Smith P. *Quantitative plant ecology* (3rd ed.). Oxford, London, Edinburgh, Blackwell Scientific Publications, 1983.
- [12] Runkle J R. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*. 1982, **63**: 1533~1546.

表 4 林窗和荫蔽林冠下(郁闭度 > 0.9) 银杉各年高生长量的方差分析

Table 4 Variance analysis for annual hight growth of *Cathaya argyrophylla* in gaps and under canopies

变差来源	自由度	离差平方和	均方	均方比	P
Source	DF	SS	MS	F	
生境 Habitat	1	26.00	26.00	9.82	0.006
误差 Error	18	17.67	2.65		
总的 Total	19	73.67			