

卧龙自然保护区亚高山暗针叶林树种更新研究

王微^{1,2}, 胡凯², 陶建平^{1*}, 李宗峰¹

(1. 西南大学生命科学学院, 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400715; 2. 重庆文理学院生命科学系, 重庆 402168)

摘要: 在卧龙亚高山暗针叶林中选择有代表性的 18 个林窗斑块以及对照的林下样方进行群落学调查, 记录乔木树种和灌木树种的相关数量特征。按照树种在林窗内外的重要值差异结合树种本身生态学特性将群落中出现的乔木层树种划分为先锋组和耐荫组两类生态种组。林窗内外乔木树种的组成明显不同, 两类生态种组树种幼苗在林窗与林下环境中的更新表现出差别, 这与树种本身的生态学特性以及所处林窗的环境有关, 同时亚高山暗针叶林中灌木层优势种小径竹的生长对树种更新方式也产生一定的影响。

关键词: 林窗; 更新; 小径竹; 岷江冷杉

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2006)02-0130-05

The Regeneration of Tree Species in Subalpine Dark Coniferous Forest in the Wolong Nature Reserve

WANG Wei^{1,2}, HU Kai², TAO Jian-Ping^{1*}, LI Zong-Feng¹

(1. Key Laboratory of Eco-environment in Three Gorges Reservoir Region (MOE), Faculty of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China; 2. Life Science Department, Chongqing University of Arts and Sciences, Chongqing 402168, China)

Abstract: 18 gap patches and the controlled quadrates near gap patches of understory were sampled in subalpine dark coniferous forest in Wolong Nature Reserve. For each gap patch and controlled quadrate, the quantity characteristics of the major tree species and shrubs were measured, as well. According to different importance value of the major trees between gap and understory and their ecological characters, the major tree species in the whole community were classified into two ecological groups of species (pioneer group and shade-tolerant group). The composition of ecological groups of species was distinctly different in gaps and understory, and the recruitment of the seedlings for the two ecological groups of species in gap patches differed from that in understory condition, which is due to their different ecological characters and gap conditions. As a dominant species of the shrubs layer, the growth of dwarf bamboo had affected the regeneration patterns of the species.

Key words: Gap; Regeneration; Dwarf bamboo; *Abies faxoniana*

林窗更新是森林自然演替的一种重要机制, 林窗的形成改善了林内光照条件, 产生了不同于郁闭林分的异质性生境, 对林木幼苗定居、幼树生长等自然更新过程有重要影响^[1]。林窗干扰的时空变化规律与不同物种的反应规律相结合, 形成了林窗动态的系统变化过程, 这种变化过程是许多森林群落中物种共存和生物多样性维持的基础, 也是认识和合理开发利用暗针叶林的重要理论基础^[2]。目前国内国外众多学者围绕林窗更新的动态过程, 针对不同森林类型做了大量的研究工作^[3-9], 但关于林窗对不同性质树种以及乔木幼苗更新影响的研究报道

较少^[1,10-12]。卧龙自然保护区作为中国生物多样性分布的关键地区, 目前在森林干扰和自然更新方面的研究还十分薄弱。笔者通过对卧龙亚高山暗针叶林中林窗和对照样地的实地调查, 探讨了林窗内外树种组成差异, 主要树种的林窗更新规律及群落中灌木层优势种小径竹对树种更新的影响。

1 研究地概况

研究地区的自然概况详见文献[13]。

本研究在保护区境内四川省林业科学研究院邓生亚高山暗针叶林定位站(北纬30°51'41", 东经

收稿日期: 2005-08-18, 修回日期: 2005-11-11。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30300047); 国家重点基础研究发展规划项目(2002CB111505); 中国科学院成都生物研究所恢复生态学开放基金(R02-03)资助; 重庆市生态学重点学科资助。

作者简介: 王微(1981-), 女, 硕士, 讲师, 主要从事植物生态学研究。

* 通讯作者(E-mail: taojianping@163.com)。

102°58'21";海拔 2 700 m)附近的岷江冷杉暗针叶林内进行。该群落植物种类组成较丰富,层次结构明显。乔木层可分 2 个亚层,亚层 I 高 30 ~ 40 m,建群种为岷江冷杉(*Abies faxoniana*),亚层 II 高 15 ~ 20 m,主要树种有岷江冷杉、铁杉(*Tsuga chinensis*)、糙皮桦(*Betula utilis*)、红桦(*B. albo-sinensis*)、川滇长尾槭(*Acer caudatum* var. *pratitii*)等。灌木层高 1 ~ 7 m,总盖度为 70%,以华西箭竹(*Fargesia nitida*)和冷箭竹(*Bashania fangiana*)为优势种,伴生种有山光杜鹃(*Rhododendron oreodoxa*)、大叶金顶杜鹃(*R. faberi*)、高山柳(*Salix dissa*)、桦叶荚蒾(*Viburnum betulifolium*)和红毛花楸(*Sorbus rufopilosa*)等,草本层分布不均匀,盖度在 10% ~ 70% 之间,主要有钝齿楼梯草(*Elatostema obtusum*)、羽裂蟹甲草(*Cacalia tangutica*)和苔草(*Carex* sp.)等。地表有较为发达的苔藓层(3 ~ 5 cm),枯枝落叶层平均厚约 3 cm。

2 研究方法

在调查样地中,沿着山体走向(SW-NE),设置一条 250 m × 80 m 的样带,在样带内出现的 37 个林窗中^[14],选取形状较为规则、中等面积(扩展林窗^[15]面积在 200 ~ 450 m² 之间)的林窗 18 个,所选林窗均为发育中期,年龄在 20 ~ 40 年之间。对扩展林窗^[15]内所有的乔灌木树种辨认,对于乔木树种,分别记录其大树(DBH ≥ 4 cm)、幼树(DBH < 4 cm 且 H ≥ 0.33 m)以及幼苗(H < 0.33 m)的胸径(基径)、高度、冠幅和株数;对于灌木(H ≥ 0.5 m),记录高度、盖度和株数。同时,在林窗附近设立 10 m × 10 m 的林下样方共 15 个作为对照,记录乔灌木的

相应指标。在设置的样带内调查林窗总面积 5 383 m²,对照的林下样方总面积 1 500 m²。对所调查的乔木大树和灌木的重要值分别进行计算:乔木的重要值 IV_q = 相对密度 + 相对频度 + 相对显著度;灌木的重要值 IV_h = 相对高度 + 相对盖度^[16]。本研究中,林窗内外灌木层物种、各生态种组幼苗的平均密度以及各生态种组在林窗内外从幼苗到幼树阶段的平均存活率的比较,采用独立样本 T 检验分析,由 SPSS11.0 统计软件完成。

3 结果

3.1 林窗内外树种的组成差异

在所调查的 18 个林窗中共记录到乔木树种 10 种,灌木树种 31 种,而林下样地中乔木树种 4 种,灌木树种 16 种。所调查的卧龙亚高山暗针叶林中,林窗内树种的种类组成较林下丰富。林窗内乔木层树种中,岷江冷杉和糙皮桦的重要值最大(见表 1),二者最大程度地利用了林窗环境,直至达到冠层。从林窗向郁闭林的转变过程中,糙皮桦在林内的重要值迅速减小,说明糙皮桦是典型的林窗更新树种。根据树种在林窗内外重要值的差异结合树种生物学特性,将群落中出现的 11 种乔木树种划分为先锋组和耐荫组两大生态种组,其中岷江冷杉和铁杉属于耐荫组,而糙皮桦、红桦、亮叶桦(*Betula luminifera*)、川滇长尾槭、五裂槭(*Acer oliverianum*)、太白深灰槭(*A. caesium*)、川滇高山栎(*Quercus aquifolioides*)、华榿(*Tilia chinensis*)和西南樱桃(*Prunus pilosiuscula*)等 9 种属于先锋组。

林窗内外灌木树种有明显差异,许多灌木只在

表 1 林窗内外乔木树种的数量特征
Table 1 Quantitative characteristics of major tree species in gaps and understory

种名 Species	相对密度(%) Relative density		相对频度(%) Relative frequency		相对显著度(%) Relative dominance		重要值 Important value	
	林窗 Gap	林下 Understory	林窗 Gap	林下 Understory	林窗 Gap	林下 Understory	林窗 Gap	林下 Understory
岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i>	34.11	87.50	30.23	73.68	31.22	95.74	95.56	256.90
糙皮桦 <i>Betula utilis</i>	33.33	8.33	25.58	15.79	34.71	3.57	93.62	27.69
铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	-	2.08	-	5.27	-	0.53	-	7.88
华榿 <i>Tilia chinensis</i>	3.88	2.08	4.65	5.27	2.49	0.16	11.02	7.51
川滇长尾槭 <i>Acer caudatum</i> var. <i>pratitii</i>	6.20	-	16.29	-	8.60	-	31.08	-
川滇高山栎 <i>Quercus aquifolioides</i>	1.55	-	4.65	-	3.05	-	9.25	-
红桦 <i>Betula albo-sinensis</i>	10.85	-	4.65	-	6.22	-	21.72	-
亮叶桦 <i>Betula luminifera</i>	3.10	-	2.33	-	0.87	-	6.30	-
西南樱桃 <i>Prunus pilosiuscula</i>	2.23	-	6.98	-	1.12	-	10.33	-
五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>	2.23	-	2.33	-	0.83	-	5.39	-
太白深灰槭 <i>Acer caesium</i>	2.23	-	2.33	-	10.90	-	15.46	-

林窗中存在。华西箭竹在林窗内外的重要值均最大(见表2),且远高于其它树种,是灌木层的优势种。其它伴生灌木,山光杜鹃、川洩疏(*Deutzia setchuenensis*)、大叶金顶杜鹃和陇塞忍冬(*Lonicera tangutica*)

ca)等在林窗内外的重要值位序居前。由于华西箭竹的大量存在,伴生灌木的密度很小(见图1),林窗中竹子及伴生灌木树种的平均密度均大于林下环境,伴生灌木树种平均个体密度(24株/100 m²)为

表 2 林窗内外灌木树种的数量特征
Table 2 Quantitative characteristics of shrubs species in gaps and understory

种名 Species	相对高度(%) Relative height		相对盖度(%) Relative coverage		重要值 Important value	
	林窗 Gap	林下 Understory	林窗 Gap	林下 Understory	林窗 Gap	林下 Understory
华西箭竹 <i>Fargesia nitida</i>	61.36	86.86	43.95	75.04	105.31	161.90
山光杜鹃 <i>Rhododendron oreodoxa</i>	2.57	2.43	13.48	11.01	16.05	13.44
川洩疏 <i>Deutzia setchuenensis</i>	5.46	1.79	8.22	3.75	13.67	5.54
大叶金顶杜鹃 <i>Rhododendron faberi</i>	1.09	0.81	3.61	3.43	4.70	4.23
陇塞忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	2.78	2.02	1.48	1.68	4.26	3.71
紫花卫矛 <i>Euonymus porphyreus</i>	0.35	2.01	0.33	1.15	0.69	3.16
绒毛杜鹃 <i>Rhododendron pachytrichum</i>	0.51	0.59	3.27	2.06	3.78	2.65
鞘柄菝葜 <i>Smilax stans</i>	2.59	1.06	0.57	0.27	3.16	1.33
挂苦绣球 <i>Hydrangea xanthoneura</i>	3.35	0.45	5.35	0.44	8.70	0.89
红毛花楸 <i>Sorbus rufopilosa</i>	0.55	0.56	0.70	0.15	1.25	0.72
峨眉蔷薇 <i>Rosa omeiensis</i>	1.46	0.19	1.89	0.36	3.35	0.55
陕甘花楸 <i>Sorbus koehneana</i>	0.87	0.43	2.25	0.09	3.12	0.52
宝兴栒子 <i>Cotoneaster moupinensis</i>	0.23	0.18	0.11	0.25	0.34	0.43
冰川茶藨 <i>Ribes glaciale</i>	1.22	0.21	0.71	0.14	1.93	0.35
八宝茶 <i>Euonymus przewalskii</i>	0.22	0.27	0.05	0.06	0.27	0.33
麻核栒子 <i>Cotoneaster foveolatus</i>	1.04	0.14	0.54	0.11	1.59	0.25
高丛珍珠梅 <i>Sorbaria arborea</i>	0.57	-	0.40	-	0.96	-
红花蔷薇 <i>Rosa moyesii</i>	0.22	-	0.65	-	0.87	-
红毛五加 <i>Acanthopanax giraldii</i>	0.12	-	0.28	-	0.40	-
红毛悬钩子 <i>Rubus mesogaeus</i>	0.11	-	0.03	-	0.13	-
桦叶荚蒾 <i>Viburnum betulifolium</i>	5.20	-	5.31	-	10.51	-
疣枝小檗 <i>Berberis verruculosa</i>	4.31	-	0.83	-	5.14	-
柳叶忍冬 <i>Lonicera lanceolata</i>	0.64	-	1.25	-	1.89	-
青荚叶 <i>Helwingia japonica</i>	0.82	-	0.38	-	1.20	-
球花荚蒾 <i>Viburnum glomeratum</i>	0.69	-	0.43	-	1.12	-
蕊帽忍冬 <i>Lonicera gynochlamydea</i>	0.46	-	0.35	-	0.81	-
狭叶冬青 <i>Ilex fargesii</i>	0.01	-	0.00	-	0.01	-
狭叶海桐 <i>Pittosporum glabratum</i>	0.20	-	0.84	-	1.04	-
腺房杜鹃 <i>Rhododendron adenogynum</i>	0.53	-	2.10	-	2.63	-
秀丽莓 <i>Rubus amabilis</i>	0.18	-	0.05	-	0.23	-
绣球 <i>Hydrangea macrophylla</i>	0.31	-	0.58	-	0.89	-

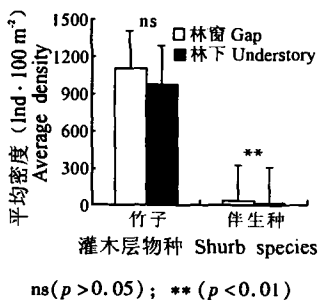


图 1 林窗与林下样地中灌木层物种平均密度 (mean ± SE)

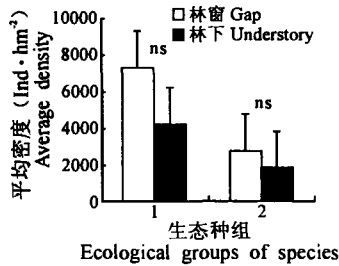
Fig. 1 The average density of shrub species in gaps and understory

林下的两倍。

3.2 林窗中乔木幼苗的更新

乔木树种中,先锋组和耐荫组在林窗中幼苗的密度都较林下的大,其中林窗中不耐荫乔木树种幼苗密度达7 282株/hm²,是林下环境中该类幼苗密度的1.7倍,而林窗内外耐荫乔木树种幼苗密度差异相对较小($p > 0.05$)(见图2)。各生态种组在林窗斑块与林下斑块中从幼苗到幼树阶段存活率的变化反应了各自更新方式的差异。耐荫组和先锋组在林窗中从幼苗到幼树阶段的存活率均显著高于林下($p < 0.05$)(见图3),林窗中耐荫组从幼苗到幼树阶

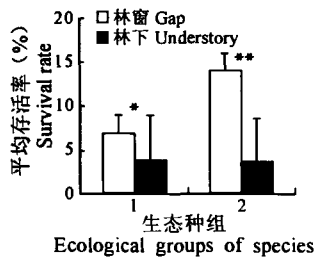
段的存活率为14%,是林下环境存活率的3.9倍,甚至高于先锋组在林窗内外的平均存活率的比值。



1. 先锋组 Pioneer group; 2. 耐荫组 Shade-tolerant group;
ns ($p > 0.05$)

图2 林窗与林下样地中各生态种组的幼苗
平均密度(mean \pm SE)

Fig. 2 The average density of the seedlings of ecological groups in gaps and understorey



1. 先锋组 Pioneer group; 2. 耐荫组 Shade-tolerant group;
* ($p < 0.05$); ** ($p < 0.01$)

图3 林窗与林下样地中各生态种组幼苗到幼树
阶段的平均存活率(%) (mean \pm SE)

Fig. 3 The average survival rate from seedling to sapling stage of ecological species in gaps and understorey

4 讨论

卧龙亚高山暗针叶林中树木的风倒、掘根和折干等干扰形成的林窗影响了森林的结构和动态,不同树种对林窗更新反应的性质、程度不同。重要值的大小所表明的是一个物种在群落中的优势地位,它在一定程度上反映了一个种相对于群落中其它种对生态资源的占据和利用能力的大小。在林窗中的重要值越大,重要值位序越居前的树种说明它们对林窗资源的利用和竞争能力越强^[5]。与林下相比,林窗内的光照明显增大,林窗内的气温、湿度、土壤温度等小气候因子发生相应的改变^[5],随着林窗内生态因子的变化,不同生态特性的树种就会在林窗内有不同的更新和生长,从而具有不同的优势度。

在所调查样地中,灌木层以华西箭竹占绝对优势,高2~5 m,直径1~2 cm,密度为50~60株/m²,形成一个连续不断的下木层。除华西箭竹外,其它灌木物种的密度都很低,华西箭竹明显地抑制了灌

木的定居。同时,华西箭竹盘根错节的竹鞭和稠密的茎秆妨碍了乔木树种幼苗的定居。乔木幼苗比下层灌木更需要光照^[13],乔木幼树必须达到竹层以上的高度,伸出林冠之上才能在群落中定居,反之,则被稠密的竹丛遮盖而幼苗生长受抑制。

本研究中,相对于不耐荫的树种(桦属)主要在林窗中更新,而一些偏阳性树种如西南樱桃、川滇高山栎等在林下环境中甚至不发生。耐荫组(如岷江冷杉)在林窗内外均能连续更新,这类物种能充分利用林分内外的环境资源,以保持其在森林中稳定的地位。对同一生态种组而言,幼苗在林窗斑块中的平均密度均高于相应在林下环境中的平均密度,说明林窗斑块比林下的光照条件更能满足幼苗萌发的需求。各生态种组幼苗到幼树阶段的平均存活率还显示耐荫组和先锋组在林窗中幼苗成活率均高于其在林下的存活率(见图3),这表明亚高山暗针叶林的林窗环境为这两类树种的生长都创造了有利的环境条件。另外,林窗中,耐荫组幼苗成活率为林下的3.9倍,甚至高于先锋组在林窗内外的平均存活率的比值,这说明在亚高山针叶林中,由于灌木层箭竹的大量存在,改变了林窗内的环境,进而对林窗中不同生物学特性树种的更新产生了不同影响。对于岷江冷杉,过强的光照或荫蔽都不利于幼苗的生长^[17],在林窗中,一定密度竹子的荫蔽可能利于岷江冷杉幼苗的存活和生长,而对一些不耐荫的树种幼苗不能提供最适宜生长的光照条件,这表明同样是通过林窗更新的树种,由于树种本身的生物学差异以及所处林窗中的环境不同,在更新方式上存在差异。热带和温带森林,林冠多样性的形成及维持,归于林窗大小的变化和物种特性的反应^[15,18]。不太耐荫的树种(如桦属)可能偶尔夺得林冠里单株树木死后造成的林窗,但一般情况下是利用更大的林窗定居。岷江冷杉属耐荫树种,能够在森林下定居,如果在一个小的或大的林窗中同时发育生长,岷江冷杉就会迅速生长伸出林冠而形成建群层片。这两种植物在各群落中共存,归因于物种更新生态位的差异和小规模的干扰。

森林群落树种更新的研究,一般是根据其耐荫性划分为先锋组和耐荫组两大类^[19]。但是植物对光照的需求情况比较复杂,即使是耐荫组或演替后期树种,它们对光照的需求也存在差异^[12,20],因此,结合树种在林窗与林下环境中重要值的大小而将主要乔木树种划分的生态种组,能够更好反映出不同树种更新对于光照需求的差异,这有助于对亚高山

暗针叶林树种多样性保护和稳定性维持机制的探讨。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差异以及群落中灌木层的组成和数量特征对树木种群更新过程起重要的作用。亚高山暗针叶林主要树种的生理生态学特征以及对不同大小林窗和小生境资源的利用状况等方面尚有待深入的研究。

致谢:中国林业科学研究院张炜银博士、丁易博士以及四川省林业科学研究院邓生亚高山暗针叶林定位站的老师们在野外调查工作和生活上给予大力支持,在此一并致谢。

参考文献:

- [1] 龙翠玲,余世孝,熊志斌,魏鲁明. 茂兰喀斯特森林林隙的植物多样性与更新[J]. 生物多样性,2005,13(1):43-50.
- [2] 杨修. 长白山暗针叶林林隙一般特征及干扰状况[J]. 生态学报,2002,22(11):1825-1831.
- [3] Kneeshaw D D, Bergeron Y. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest[J]. *Ecology*, 1998, 79:783-794.
- [4] van de Meer P J, Sterck F J, Bongers F. Tree seedling performance in canopy gaps in a tropical rain forest at Nouragues, French Guiana[J]. *J Trop Ecol*, 1998, 14(2):119-137.
- [5] 臧润国,余世孝,刘静艳,杨彦承. 海南霸王岭热带山地雨林林隙更新规律的研究[J]. 生态学报,1999,19(2):151-158.
- [6] 齐代华,李旭光,王周平,石胜友,何正明,许文蔚. 缙云山针阔混交林更新层物种多样性林隙梯度变化初探[J]. 生物多样性,2001,9(1):51-55.
- [7] 王周平,李旭光,石胜友,齐代华,何正明,许文蔚,邓先宝. 重庆缙云山针阔混交林林隙数目更替规律研究[J]. 植物生态学报,2001,25(4):399-404.
- [8] 何永涛,李贵才,曹敏,唐勇. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林林窗更新研究[J]. 应用生态学报,2003,14(9):1399-1404.
- [9] 鲜骏仁. 川西亚高山针叶林林窗特征及其对植物物种多样性影响的研究[D]. 雅安:四川农业大学,2003.
- [10] Denalov J S, Ellison A M, Sanford R E. Treefall gap size effects on above- and below-ground process in a tropical wet forest[J]. *J Ecol*, 1998, 86(4):597-609.
- [11] Tabarelli M, Mantovani W. Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effects of gap structure and bamboo species[J]. *Plant Ecol*, 2000, 148(2):149-155.
- [12] 熊小刚,熊高明,谢宗强. 神农架地区常绿落叶阔叶混交林树种更新研究[J]. 生态学报,2002,22(11):2001-2005.
- [13] 秦自生, Taylor A H, 蔡绪慎. 卧龙大熊猫生态环境的竹子与森林的动态演替[M]. 北京:中国林业出版社,1993. 1-23, 211-319.
- [14] 王微,陶建平,李宗峰,张炜银,丁易. 卧龙自然保护区亚高山暗针叶林林隙特征研究[J]. 应用生态学报,2004,15(11):1989-1993.
- [15] Runkle J R. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forest of eastern North America[J]. *Ecology*, 1982, 63:1533-1546.
- [16] 马克平,黄建辉,于顺利,陈灵芝. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究Ⅱ. 丰富度、均匀度和物种多样性指数[J]. 生态学报,1995,15(3):268-277.
- [17] 刘庆. 亚高山针叶林生态学研究[M]. 成都:四川大学出版社,2002. 33-98, 217-233.
- [18] Brokaw N V L. Gap phase regeneration in a tropical forest[J]. *Ecology*, 1985, 66(3):682-687.
- [19] Whitmore T C. Canopy Gaps and the two major groups of forest trees[J]. *Ecology*, 1989, 70(3):536-538.
- [20] Sipe T W, Bazzaz F A. Gap partitioning among maples (*Acer*) in Central New England: survival and growth[J]. *Ecology*, 1995, 76(5):1587-1603.