

# 神农架地区米心水青冈林和锐齿槲栎林群落 干扰历史及更新策略\*

贺金生 刘峰 陈伟烈 陈灵芝

(中国科学院植物研究所 北京 100093)

**摘要** 通过样地调查、树干解析及直径分析法,对神农架地区广泛分布的米心水青冈 (*Fagus engleriana* Seem.) 林和锐齿槲栎 (*Quercus aliena* var. *acuteserrata* Maxim.) 林受压和释压历史及更新策略进行了研究。结果表明:米心水青冈直径生长表现为 5 种模式,而锐齿槲栎只表现为 2 种模式。(85.9±6.9)% 的米心水青冈有过受压过程,平均受压 2.1±0.8 次,平均受压时间为(47±24.1) a,最长受压时间 73 a,平均释压次数为 1.6±0.7 次,平均释压时间为(23±21.5) a,而 60.83% 的锐齿槲栎都均有 1 次受压,平均受压时间为(19±14) a,受压后没有表现出释压过程。结合高生长和径向生长,认为米心水青冈是耐荫树种,它的更新策略主要是在林下形成苗性萌枝,在有林窗形成时释压生长进入乔木层;而锐齿槲栎是不耐荫树种,其更新策略主要是通过产生大量种子,当有大的林窗时,幼苗在林窗内生长逐步进入乔木层。

**关键词** 米心水青冈, 锐齿槲栎, 受压, 释压, 林窗, 更新策略

## History of Disturbance and Regeneration Strategies of *Fagus engleriana* and *Quercus aliena* var. *acuteserrata* Forests in Shennongjia, Hubei Province\*

HE Jin-Sheng LIU Feng CHEN Wei-Lie CHEN Ling-Zhi

(Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

**Abstract** Based on plot investigation, stem analysis and radial growth pattern, the authors studied the history of suppression, release and regeneration strategies of *Fagus engleriana* Seem. and *Quercus aliena* var. *acuteserrata* Maxim. forests, which were widely distributed in Shennongjia of Hubei Province. It was found that (85.9±6.9)% of the *Fagus engleriana* samples showed periods of suppression during their canopy recruitment. The average number of suppression periods was 2.1±0.8, the average total length of suppression time was (47±24.1) a, the length of longest suppression time was 73 a, the average number of periods of release was 1.6±0.7, and the average total length of release time was 23 a. (60.83±17.3)% of the *Quercus aliena* var. *acuteserrata* samples showed periods of suppression but without release. Combined with height and radial growth characteristics, these suggest that *Fagus engleriana* was shade-tolerant species, and its regeneration strategies was release from seedling sprouts in canopy gaps, while *Quercus aliena* var. *acuteserrata* was shade-intolerant species, and its regeneration strategies was seedling establishment and growth in large canopy gaps by producing large amount of seeds.

**Key words** *Fagus engleriana*, *Quercus aliena* var. *acuteserrata*, Suppression, Release, Canopy gaps, Regeneration strategies

自然界中,森林处于动态变化之中,这种动态变化主要是由内因和外因所决定的。内因是森林组成物种的生长发育特征,外因则是环境条件的作用,这种作用主要表现在对树木生长发育的干扰或影响。干扰可分为细尺度(fine scale)和灾难性的粗尺度

(coarse scale)两类<sup>[1]</sup>,林窗干扰属于细尺度干扰,而大面积森林火灾、暴风雨引起的风倒则是粗尺度干扰。就森林而言,林木上的火烧痕迹、腐殖质下或土壤剖面中保存的炭屑炭泥、连根掘起的倒木造成的微小地形、由倒木腐烂形成的常常长有大量幼苗的

长条形土堆等都是森林发生干扰的有力证据,但不能告诉我们发生干扰的准确时间<sup>[2]</sup>。而最可靠的方法是直径生长格局法<sup>[2,3]</sup>。米心水青冈林和锐齿槲栎林是神农架地区广泛分布的落叶阔叶林<sup>[4,5]</sup>。本文的目的是通过野外群落学调查、解析木和直径格局分析法重构米心水青冈林和锐齿槲栎林的干扰历史,探讨它们的更新策略。

## 1 研究地区概况

研究样地位于湖北省兴山县龙门河国家森林公园内。研究地区生态环境条件及米心水青冈林和锐齿槲栎林群落学特征已有专文<sup>[5]</sup>论述。

## 2 研究方法

### 2.1 野外取样

选择米心水青冈(*Fagus engleriana* Seem.)林和锐齿槲栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata* Maxim.)林6块样地(各3块样地)(表1)。除了样地常规调查外,每个样地内对米心水青冈或锐齿槲栎进行了生长锥芯取样。如果取样错过了髓心,换位重新取样,至到髓心1 cm以内。在样地周围,选取同样树

表1 样地概况

Table 1 Plot characteristics on 6 sites

Plot No.	Plot area (hm <sup>2</sup> )	Altitude (m)	No. of disks or increment cores	Total basal area of community (m <sup>2</sup> ·hm <sup>-2</sup> )(>1.3 m)
<i>Fagus engleriana</i> forest				
9605-A	0.40	1 730	37	32.8
9705	0.04	1 810	10	36.6
9706	0.10	1 840	12	40.5
<i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i> forest				
9702	0.15	1 340	15	26.97
9703	0.16	1 720	23	36.47
9605-B	0.20	1 750	14	41.79

## 3 研究结果

### 3.1 群落中米心水青冈和锐齿槲栎径向生长模式

作者曾根据米心水青冈的径向生长过程,把它划分为5种基本类型<sup>[5]</sup>,即:Ⅰ,成长过程中没有受压;Ⅱ,受压一段时间后释压;Ⅲ,开始一段时间生长迅速,后出现受压现象;Ⅳ,迅速生长和受压交替出现;Ⅴ,到取样时间为止,生长一直受压。根据这样的划分,把群落中米心水青冈和锐齿槲栎5种生长模式所占的比例列于表2。

可以看出,在3个样地59个米心水青冈生长锥

种的样木进行解析木分析。解析木分0 m(0~5 cm内)、1.3 m、2 m,其余每增加2 m为一段分别截取圆盘。生长锥芯取样高度均为1.3 m。

### 2.2 室内年轮宽度测量

生长锥芯和圆盘在年轮仪上读取数据(精确到0.01 mm, Digital Positionmeter, Kutschreiter, Wien)。如果圆盘不对称,测量通过髓心的“十字形”4个方向的年轮宽度平均。

### 2.3 受压(suppression)和释压(release)标准的判定

参照Canham<sup>[6]</sup>的方法,在林窗内和林下分别调查10株幼树最近5年的年轮宽度。结果表明林下和林窗内米心水青冈最近5年的年轮宽度差异显著。林下米心水青冈最近5年平均年轮宽度为(0.54±0.25) mm,范围在0.27~0.81 mm,因此本文取0.80 mm作为阈值。同样,锐齿槲栎在林下最近5年平均年轮宽度为(1.53±0.28) mm,范围在1.10~1.83 mm,因此本文取1.80 mm作为阈值。满足以下两个条件的就定义为一次受压:1)连续4年年轮宽度小于阈值作为一次受压开始;2)在受压期间没有连续3年年轮宽度大于阈值。释压定义为一次受压后,连续4年或4年以上年轮宽度大于阈值。

芯样品中,只有不到20%的样品表现为成长过程中没有受压现象,其他都表现出不同程度的受压,其中以Ⅲ和Ⅳ所占比例较大。在3个样地52个锐齿槲栎生长锥芯中,只表现出两种类型,即Ⅰ成长过程中没有受压,和Ⅲ开始一段时间生长迅速后出现受压现象。这说明米心水青冈成长为林冠层的过程中,大都经历了受压过程,而锐齿槲栎样品受压后都没有表现出释压过程。

### 3.2 群落中米心水青冈和锐齿槲栎的干扰历史

根据定义的受压和释压标准,群落中米心水青冈和锐齿槲栎表现的受压和释压情况列于表3。在

米心水青冈受压的样品中, 平均受压次数为 2.1 次, 每次受压平均长度为 47 年, 最长受压时间为 73 年, 平均释压次数为 1.6 次, 平均释压时间为 23 年。这说明大部分的米心水青冈(85.9%) 在成长过程中, 都有 2 次左右的受压过程, 然后释压进入林冠层。而在所研究的锐齿槲栎样品中, 没有表现出受压一释压过程。进一步研究发现, 在锐齿槲栎林样地 9702 和 9703 中, 都明显表现出群落是在一次大规模干扰后形成的。9702 是 50 年前弃耕地恢复而形成的(访问居民), 锐齿槲栎的年龄也都小于 50 年; 而根据 9703 样地中仅有的一丛米心水青冈的径向生

长, 可知在 1937~1938 年前后均有一次释压, 说明有较大规模的干扰, 现有的锐齿槲栎都是在此基础上形成的, 它们的年龄也都小于 60 年。而在林龄较长的 9605-B 中(100 年以上), 锐齿槲栎也没有表现出受压一释压的过程。因此可以认为, 米心水青冈是耐荫树种(shade-tolerant species), 可以在林下经受较长时间的受压, 一旦有干扰形成林窗, 就可以释压迅速生长; 而锐齿槲栎是不耐荫树种(shade-intolerant species), 受压后也需要较大的林窗才能释压, 长时间受压的结果是大多数植株死亡, 因此它的更新是与大规模的干扰相联系的。

表 2 样地中米心水青冈和锐齿槲栎生长锥芯样品中 5 种生长模式所占的比例

Table 2 Percentage of 5 growth patterns in *Fagus engleriana* and *Quercus aliena* var. *acuteserrata* cores in the communities

	I	II	III	IV	V
<i>Fagus engleriana</i> forest					
9605-A	18.8	12.5	12.5	43.8	12.5
9705	17.2	0	18.8	41.0	23.0
9706	6.3	12.5	32.5	42.5	6.3
Total	42.3	25.0	63.8	127.3	41.8
<i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i> forest					
9702	39.0	0	61.0	0	0
9703	56.5	0	43.5	0	0
9605-B	22.0	0	78.0	0	0
Total	117.5		182.5		

表 3 群落中米心水青冈和锐齿槲栎受压和释压情况(仅仅计算表现出受压情况的样品)

Table 3 Aspects of the history of suppression and release of *Fagus engleriana* and *Quercus aliena* var. *acuteserrata* in the communities (The results were computed for only those cores with definable periods of suppression)

	<i>Fagus engleriana</i>		<i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	
	Mean (s.d)	Range	Mean (s.d)	Range
Percentage of cores with periods of suppression (%)	85.9 (6.8)	81.2~93.7	60.83 (17.3)	43.5~78.0
Number of episodes of suppression per core	2.1 (0.8)	1~4	1 (0)	1
Average lengths of suppression (a)	47 (24.1)	4~73	19 (14)	6~37
Lengths of longest suppressions (a)	73		27	
Number of episodes of release	1.6 (0.7)	0~4	0 (0)	0
Average lengths of release (a)	23 (21.5)	0~68	0 (0)	0

### 3.3 米心水青冈林和锐齿槲栎林群落中优势植物的高生长

为了进一步探讨米心水青冈和锐齿槲栎的生长过程, 根据从样地周围解析木中得到的资料, 可以了解米心水青冈和锐齿槲栎的高生长过程(图 1)。图中, 锐齿槲栎和米心水青冈不同, 而和灯台树(*Cornus controversa*) 等较为相似, 高生长过程较为迅速, 表现出一些阳性树种的特性。群落中米心水青冈和四照花(*Cornus kousa*) 相似, 而常绿的包槲栎(*Lithocarpus cleistocarpus*) 则表现出随年龄增加高生长过程较

为一致。

### 3.4 群落中米心水青冈、锐齿槲栎和其他主要优势树种径向生长的比较

根据米心水青冈林和锐齿槲栎林群落中几种优势植物的径向生长特性(表 4) 也可以明显看出, 锐齿槲栎和化香(*Platycarya strobilacea*)、亮叶桦(*Betula luminifera*)、锥栗(*Castanea henryi*) 等这些强阳性树种较为接近, 而米心水青冈则和包槲栎、曼青冈(*Cyclobalanopsis oxyodon*) 等常绿阴性树种等较为接近。

表 4 米心水青冈林和锐齿槲栎林群落中优势植物的年轮宽度  
Table 4 Ring width of dominant tree species in *Fagus engleriana* forest and *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest

Species	Mature tree			Juvenile tree		
	No. of sample	Mean (0.01 mm)	s. d.	No. of sample	Mean (0.01 mm)	s. d.
<i>Platycarya strobilacea</i>	3	405.8 <sup>a</sup>	24.5			
<i>Betula luminifera</i>	6	385.3 <sup>a</sup>	82.4			
<i>Castanea henryi</i>	3	346.0 <sup>a</sup>	20.5			
<i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	42	264.2 <sup>b</sup>	65.9	10	161.9	21.1
<i>Tilia oliveri</i>	4	235.3 <sup>b</sup>	37.2			
<i>Acer davidii</i>	6	221.8 <sup>c</sup>	8.56			
<i>Cornus controversa</i>	7	216.0 <sup>c</sup>	163.0			
<i>Lithocarpus cleistocarpus</i>	5	171.4 <sup>d</sup>	9.1			
<i>Cyclobalanopsis oxyodon</i>	5	164.2 <sup>d</sup>	5.7			
<i>Fagus engleriana</i>	49	123.3 <sup>d</sup>	43.7	10	57.0	23.2
<i>Carpinus cordata</i>	8	118.4 <sup>d</sup>	15.3			
<i>Cinnamomum wilsonii</i>	3	81.6 <sup>e</sup>	22.0			
<i>Cornus kousa</i>	7	70.3 <sup>e</sup>	17.9			
ANOVA		$p < 0.01$				

Means with the different letters are significantly different in *t*-test analysis.

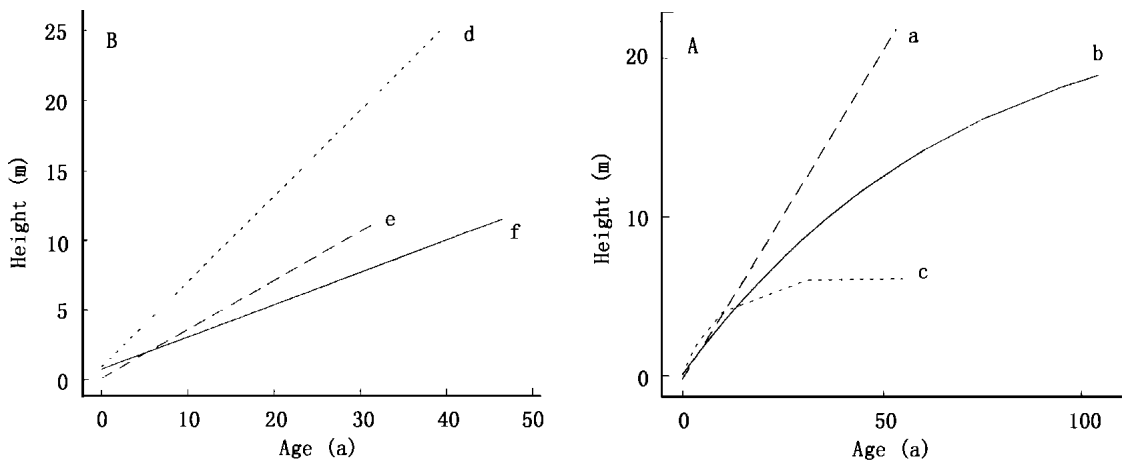


图 1 米心水青冈林和锐齿槲栎林群落中优势植物的高生长曲线(解析木方法)  
Fig.1 The height-growth curves of the dominant species in *Fagus engleriana* community and *Quercus aliena* var. *acuteserrata* community (stem analysis)

A: a. *Quercus aliena* var. *acuteserrata*,  $H=0.242+0.408 \times AGE$ ,  $R^2=0.984$ ,  $p=0.000$ ; b. *Fagus engleriana*,  $H=23.9-23.9 \times e^{(-0.0146 \times AGE)}$ ,  $R^2=0.984$ ,  $p=0.000$ ; c. *Cornus kousa*,  $H=6.28-6.23 \times e^{(-0.0999 \times AGE)}$ ,  $R^2=0.978$ ,  $p=0.000$ ; B: d. *Betula luminifera*,  $H=0.832+0.609 \times AGE$ ,  $R^2=0.963$ ,  $p=0.001$ ; e. *Cornus controversa*,  $H=0.04+0.349 \times AGE$ ,  $R^2=0.723$ ,  $p=0.002$ ; f. *Lithocarpus cleistocarpus*,  $H=0.692+0.230 \times AGE$ ,  $R^2=0.951$ ,  $p=0.000$ .

## 4 讨论

### 4.1 米心水青冈林和锐齿槲栎林群落干扰历史

研究群落的形成过程及干扰历史对揭示植物群落的维持机制具有重要意义<sup>[7]</sup>。不同森林植物对干扰的反应是不同的, Whitmore<sup>[8]</sup>, Canham<sup>[9]</sup>根据对林窗的不同反应,把植物分为两个生态类型,即先锋种和顶极种或非先锋种(non-pioneer species)。先锋种在大的林窗中能够生长发育并成熟,而顶极种在小的林窗中生长发育成熟<sup>[8]</sup>。同样 Canham 把森林树种分为耐荫树种和不耐荫树种<sup>[9]</sup>。不耐荫树种需要相

对较大的林窗才能完成更新,这主要是由于它们生理活动需要相对较强的光照,而耐荫树种由于形态和生理的特征,可以对林下稍微的光照改变产生反应<sup>[10]</sup>。这样和依赖林窗大小、林窗光照条件的不耐荫树种相比,耐荫树种幼苗的命运更依赖于干扰的频率和被压、释压时间的长短<sup>[9]</sup>。有很多生态学家具有同样的观点<sup>[8,11]</sup>。

通过本文的分析,认为锐齿槲栎林是在较大的干扰后形成的,而米心水青冈林则是通过小规模林窗更新而形成的。Brokaw<sup>[12]</sup>综合了热带雨林的 研究材料后得出,在热带雨林中,平均每公顷林窗数

为 0.85~18 之间, 对于先锋树种必须在大于 150~1 000 m<sup>2</sup> 的临界面积(不同树种不同)时, 才能在林窗中更新。亚热带地区的森林由于层次比热带雨林简单, 因此临界值不应大于这个临界面积。根据作者在神农架地区调查, 100~400 m<sup>2</sup> 的林窗占林窗总数目的 20%~30%, 主要是由风暴、雪压等引起的翻窆形成的。在这样的林窗中, 才可以看到锐齿槲栎的更新幼苗和少量幼树。研究显示, 米心水青冈并非经过一次释压就可以进入林冠层, 一般要经过 2 次以上的释压。

#### 4.2 米心水青冈和锐齿槲栎的更新策略

根据米心水青冈和锐齿槲栎的径向生长模式、干扰历史、高生长和径向生长特征, 米心水青冈表现出耐荫树种的特性, 而锐齿槲栎则表现出阳性树种的特性。

水青冈属中, 已有研究表明欧洲水青冈(*Fagus sylvatica*), 美洲水青冈(*F. grandifolia*)和日本的 *F. crenata* 是耐荫树种<sup>[10, 13~15]</sup>。如欧洲水青冈幼树可以在光照只有或低于林冠层的 5% 的条件下生存<sup>[16]</sup>, *F. crenata* 幼树可以在光照只有林冠层 2% 的情况下生存<sup>[17]</sup>。从本文可以看出, 米心水青冈在连续受压的情况下可以生长 73 年。在光照从 100% 减少到 1% 全日照条件下, *Quercus robur* 和 *Acer pseudoplatanus* 的生长大幅度减少, 而欧洲水青冈减少较小<sup>[17]</sup>。

水青冈的耐荫特性具有重要的生态学作用<sup>[18, 19]</sup>。由于米心水青冈林主要分布在中国水青冈属分布区的北缘<sup>[20]</sup>, 自然状态下结实率极低, 但它可以通过萌枝形成较为稳定的幼苗库<sup>[5]</sup>。日本水青冈(*Fagus japonica*)也有同样的特性<sup>[14, 21, 22]</sup>。由于米心水青冈的耐荫性, 通过萌枝形成的幼苗可以在林下存在较长时间, 一旦有干扰形成林窗, 可以释压生长逐步进入林冠层。但通过萌枝的更新方式只是它的更新方式之一, 仅仅通过萌枝形式是很难扩大其分布区的, 因此自然状态下通过种子-幼苗的更新在水青冈属分布区的中南部占的比重要大一些, 如梵净山(应俊生观察资料), 在北部也占一定的比例。

耐荫性较差的锐齿槲栎则通过另外一种途径进行更新, 即种子繁殖。锐齿槲栎能够产生大量的种子, 如 1997 年两个锐齿槲栎林样地林下种子雨密度分别为(19 800±27 100)和(64 000±14 000) n·hm<sup>-2</sup>。在野外调查时也可发现, 锐齿槲栎幼苗较为常见, 幼树则少见, 这从另一方面说明锐齿槲栎不耐荫, 幼苗不能较长时间忍耐林下环境。但在形成较大的林窗

时, 锐齿槲栎幼苗就可以快速生长。

早在 1977 年, Ricklefs 就提出了森林物种多样性维持的“林窗分配假说(gap partitioning hypothesis)<sup>[23]</sup>, 该假说认为, 物种对从林窗到林下这样一个微环境梯度的个体反应是不同的, 这种不同反应导致了物种对不同大小的林窗及大的林窗内不同位置有不同表现, 这使得它们生态位有了分化, 导致物种能够共存, 维持了森林群落较高的物种多样性。也有研究支持该假说<sup>[24, 25]</sup>。从本研究也可以看出, 同样是通过林窗进行更新, 它们在更新方式上还是有差异的。这种繁殖策略的差异, 也很可能是它们能够在群落中共存的机制之一。

**致谢** 野外工作得到了龙门河国家森林公园胡德龙先生及本站熊高明和路鹏先生的热心帮助, 特此致谢。

#### 参 考 文 献

- Spies T A, Franklin J A. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Ecology*, 1989, **70**: 543~545
- Yang H-X(阳含熙), Xie H-S(谢海生). Study on the reconstruction of disturbance history of *Pinus koraiensis* mixed forest in Changbai Mountain. *Acta Phytocool Sin*(植物生态学报), 1994, **18**: 201~208 (in Chinese)
- Payette S. Disturbance regimes of a cold temperate forest as deduced from tree-ring patterns: the Tantara Ecological Reserve, Quebec. *Can J Forest Res*, 1990, **20**: 1221~1241
- Ying J-S(应俊生), Ma C-G(马成功), Zhang Z-S(张志松). Observation of the flora and vegetation of Mt. Shennongjia in Western Hupeh, China. *Acta Phytotaxon Sin*(植物分类学报), 1979, **17**(3): 41~59 (in Chinese)
- He J-S(贺金生), Chen W-L(陈伟烈), Liu F(刘峰). Study on the sprouting process of *Fagus engleriana* in Shennongjia Mountains. *Acta Phytocool Sin*(植物生态学报), 1998, **22**: 385~391 (in Chinese)
- Canham C D. Suppression and release during canopy recruitment in *Acer saccharum*. *B Torrey Bot Club*, 1985, **112**: 134~145
- Bazzaz F A. Plants in Changing Environments. Cambridge: Cambridge University Press, 1997.
- Whitmore T C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 1989, **70**: 536~538
- Canham C D. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology*, 1989, **70**: 548~550
- Canham C D. Suppression and release during canopy recruitment in *Fagus grandifolia*. *B Torrey Bot Club*, 1990, **117**: 1~7
- Poulsen T L, Platt W J. Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology*, 1989, **70**: 553~555
- Brokaw N V L. Gap-phase regeneration in tropical forest. *E-*

- cology*, 1985, **66**:682~687
- 13 Nakashizuka T, Numata M. Regeneration process of climax beech forests. II. Structure of a forest under the influence of grazing. *Jpn J Ecol*, 1982, **32**:473~482
  - 14 Ohkubo T. Structure and dynamics of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) stools and sprouts in the regeneration of the natural forests. *Vegetatio*, 1992, **101**:65~80
  - 15 Peters R, Nakashizuka T, Ohkubo T. Regeneration and development in beech-dwarf bamboo forest in Japan. *Forest Ecol Manag*, 1992, **55**:35~50
  - 16 Ellenberg H. *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge: Cambridge University Press, 1988.
  - 17 Peters R. *Beech Forests*. London: Kluwer Academic Publishers, 1997.
  - 18 Hara M. Analysis of seedling banks of a climax beech forest: ecological importance of seedling sprouts. *Vegetatio*, 1987, **71**:67~74
  - 19 Koop H. Vegetative reproductions of trees in some European natural forests. *Vegetatio*, 1987, **72**:103~110
  - 20 Cao K F, Peters R, Olademan R A A. Climatic range and distribution of Chinese *Fagus species*. *J Veg Sci*, 1995, **6**:317~324
  - 21 Ohkubo T, Hamaya T. Structure of primary Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) forests in the Chichibu Mountains, central Japan, with special reference to regeneration processes. *Ecol Res*, 1988, **3**:101~116
  - 22 Ohkubo T, Tanimoto T, Peters R. Response of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) sprouts to canopy gaps. *Vegetatio*, 1996, **124**:1~8
  - 23 Ricklefs R. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *Amer Naturalist*, 1977, **111**:376~381
  - 24 Bazzaz F A, Pickett S T A. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Ann Rev Ecol Syst*, 1980, **11**:287~310
  - 25 Sipe T W, Bazzaz F A. Gap partitioning among maples (*Acer*) in central new England: survival and growth. *Ecology*, 1995, **76**:1587~1603