

云南亚高山云冷杉林林窗的研究*

夏冰 兰涛 贺善安 邓飞 姚淦

(江苏省植物研究所, 南京 210014)
中国科学院

摘要 研究了云南碧塔海两块亚高山云冷杉(*Picea-Abies*)林内中小尺度林窗的干扰体系, 结果表明: 林窗和扩展林窗分别占林地面积的 19% 和 41%, 平均面积为 44 m² 和 139 m², 林窗的形成频率为 0.005-0.007/y。估计平均林窗周期为 167 年。大多数林窗(占 87%) 的制造林窗树木(gap-maker, 简记为 GM) 为 1 个以上, 平均每个林窗的 GM 为 2.9 个, 同一林窗内的 GM 常常死于不同的时间。在所有调查的 GM 中, 折断占 60%, 而根拔和直立死亡分别为 28% 和 12%。

关键词 林冠干扰; 林窗体系; 林窗; 云冷杉林

Canopy gaps in subalpine spruce-fir forests of the hills around Bitahai Lake, Yunnan Province Xia Bing, Lan Tao, He Shan-An, Deng Fei and Yao Gan, (Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014), *J. Plant Resour. & Environ.* 1996, 5(4): 1~8

The disturbance regime of small and middle scale gap in two stands of a subalpine old-growth *Picea-Abies* (spruce-fir) forest around Bitahai Lake, north-west corner of Yunnan Province, were examined. Canopy gaps and expanded gaps covered 19% and 41% of total land area. The mean area of gaps and expanded gaps were 44 m² and 139 m² respectively. The gaps were formed with a frequency of 0.005 to 0.007 per year, and the estimated mean gap return interval was 167 years. Most gaps (87%) had more than one gap-maker (overall means: 2.9 gap-makers per gap), and gap-makers within a gap were often from mortality events in separated time. In all gap-makers investigated snap were 60%, but uproot and died standing were 28% and 12% respectively.

Key words canopy disturbance; gap regime; canopy gap; *Picea-Abies* forest

1. 引 言

森林的演替和更新过程总是伴随着个体树木的死亡和被取代过程。个体树木的死亡时间及其发生范围和频率, 控制和影响着森林的结构、树种组成和演替。国内外关于大尺度干扰对不同森林类型演替更新的影响已有比较详细的研究, 提出了灾难性干扰事件后的更新模式^[7, 14, 15], 80 年代初以来, 小尺度干扰(fine scale disturbance)和林窗期更新(gap-phase regeneration)开始受到广泛重视, 并已在北美和热带的阔叶林中进行详细的林窗干扰体系及其对更新影响的研究。Runkle(1982)调查测定了湿生老熟阔叶林内由一株至数株冠层树木死亡所导致的林窗和扩展林窗(expanded gap)的面积分布、林窗的形成和闭合速率及树种对不同林

* 国家自然科学基金资助项目(39470564)

窗面积的反应^[11]。Brokaw 和 Uhl 等研究了热带森林内林窗干扰体系指标和林窗期更新动态^[5,6,13]。这一研究范围涉及针叶林的干扰体系^[9,12]、林窗内的环境异质性^[3,10]、林下木对林窗的反应和林窗成因分析^[8,16]等。

林窗是森林内普遍存在和经常发生的重要干扰之一,我国对它的研究起步晚且尚未对其体系进行过系统研究^[2]。本文的目的是分析估测云南中甸亚高山云冷杉林内中小尺度林窗干扰体系,测定其空间分布特征及林窗形成频率,为森林动态研究提供依据。

2. 林地概况和调查方法

调查的云冷杉林位于云南碧塔海自然保护区碧塔海汇水区的阴坡和半阴坡。地理位置约在东经 99°59', 北纬 27°49', 海拔 3 540~3 600 m。该地区气候属冷凉湿润的北温带气候,水面每年 11 月至翌年 3 月初封冻,山地年积雪期长达 7~8 个月^[1]。据与该地相距 25 km 的中甸气象站(海拔 3 276.1 m)观测记录,该地区年均温 6.2℃,除 6~9 月份外,其余月份的绝对低温可达 -5℃ 以下,全年降水量集中在 6~9 月份,占全年降水的 75% 以上。

碧塔海四周汇水区的植被主要随坡向不同而变,阳坡上的植被主要有川滇高山栎 (*Quercus aquifolioides* Rehd. et Wils.) 林、油麦吊云杉 [*Picea brachytyla* var. *complanata* (Mast.) Cheng ex Rehd.] 林和高山松 (*Pinus densata* Mast.) 林。在阴坡上主要由长苞冷杉 (*Abies georgei* Orr.) 林和油麦吊云杉林组成,在云冷杉林内混生少量大果红杉 (*Larix potaninii* var. *macrocarpa* Law)、红毛花楸 (*Sorbus rufopilosa* Schneid)、柳叶忍冬 (*Lonicera lanceolata* Wall.)、箭竹 (*Sinarundinaria* sp.) 和杜鹃 (*Rhododendron* sp.) 等^[1]。

1994 年分别在碧塔海汇水区的西北坡(记为 L1)和东北坡(记为 L2)的云冷杉混交林内设置样线,用点四分法(point-centered quarter method)^[4]调查的云冷杉林组成见表 1。

表 1 碧塔海云冷杉林的组成

Tab 1 Composition of spruce-fir forest in Bitahai

林分 Stand	树种 Species	密度 (株/ha) Density	胸高断面 面积 (m ² /ha) Base area
L1		584	53.31
	油麦吊云杉 <i>Picea brachytyla</i> var. <i>complanata</i>	384	50.78
	长苞冷杉 <i>Abies georgei</i>	148	2.20
	杜鹃 <i>Rhododendron</i> sp.	8	0.14
	红毛花楸 <i>Sorbus rufopilosa</i>	16	0.08
	柳叶忍冬 <i>Lonicera lanceolata</i>	28	0.11
L2		564	34.13
	油麦吊云杉 <i>Picea brachytyla</i> var. <i>complanata</i>	176	16.67
	长苞冷杉 <i>Abies georgei</i>	240	15.56
	大果红杉 <i>Larix potaninii</i> var. <i>macrocarpa</i>	12	0.86
	杜鹃 <i>Rhododendron</i> sp.	44	0.41
	红毛花楸 <i>Sorbus rufopilosa</i>	24	0.21
	柳叶忍冬 <i>Lonicera lanceolata</i>	4	0.03
	桦木 <i>Betula</i> sp.	64	0.42

在 L1 和 L2 内各确定一随机点,设置 2 条沿等高线方向的样线,并通过 L1 和 L2 内的随机点用随机方法确定以下各点的长度,第一点距离随机点 0~15m,以后各点之间的距离为 15~30 m。在布样线时记录各点之间的长度,两点间距离和通过林窗与扩展林窗的长度。样线的总长度要求至少取到 20 个林窗。林窗面积和扩展林窗面积所占调查林分林地面积的百分率,可分别用样线中穿过林窗和扩展林窗长度的总和占样线总长度的百分率来估计^[11]。如果样线上的点位于林窗内则还要进行林窗的调查,包括记录每个林窗内的主要幼树和幼苗种

类。本文中的林窗指由一株或数株冠层树木死亡和倒伏后,冠层空间在地面的垂直投影区域,而扩展林窗则是由该林窗周围冠层树木的树基部位围成的区域。测量林窗的最长边并记为林窗长度 L ,与林窗长度相垂直的林窗最长边,记为林窗宽度 W 。本研究同时假定大多数林窗的形状是椭圆形,林窗的面积 $A = \pi \times L \times (W/4)$ 。扩展林窗的长度是指林窗长边一端的树干到另一端树干的距离;扩展林窗的宽度是指垂直于扩展林窗长边一端的树干到另一端树干的距离。为了确切地判断调查中所碰到的林窗的年龄(即林窗形成到调查时的时间长度),还对林窗边缘四周的 4 棵冠层树进行取样,取回的芯样经处理后测量其直径年生长量,从髓芯向外测到 1993 年止,调查当年(1994 年)不测。然后分析比较其最近 50 年内的生长释放特征,以出现生长释放的年代作为林窗发生年。对林窗边缘冠层树木年直径生长的分析主要通过微机图形来进行,用权重滑动平均搜寻近 50 年来树木生长有无突然而明显增大趋势及其开始点,突然而明显增大的标准是生长迅速增大持续 5 年以上,且这 5 年的平均生长量大于开始前生长量的 100% 以上。通过 2 人独立地对 60 个生长释放判读结果比较,开始出现生长释放年代的误差平均为 2.6 年,最大误差不超过 5 年。本研究考虑到在对年轮测定中未进行精确定年,生长释放有一定的滞后期及在判别生长释放年代时有一定误差等因素,故林窗年龄以 10 年为单位。林窗年形成频率由林窗占林地百分率除以现存林窗的最大年龄数求得。

3. 研究 结 果

碧塔海汇水区,云冷杉林林窗和扩展林窗在林地中的比例分别为 19% 和 41% (见表 2)。在以油麦吊云杉占绝对优势(其相对密度为 66%)的 L1 林分中,其林窗和扩展林窗分别占林分的 16.3% 和 36.5%,低于以长苞冷杉占优势(相对密度为 43%)的 L2 林分的 21.1% 和 45.6%。

从林窗的大小分布情况看,L1 林分林窗的大小范围为 2.7~110 m^2 。但大多数林窗的面积较小,50 m^2 以下的林窗占林窗总数的 76%,平均林窗面积为 30 m^2 ,林窗大小的中位数为 15.7 m^2 (见图 1A)。与此相比,L2 林分的林窗较大,在 4.7~256 m^2 之间,平均林窗面积为 59.1 m^2 ,林窗面积的中位数为 43.7 m^2 (见图 1B)。与 L1 相似的是 50 m^2 以下的林窗也较多,占 57%。图 1C 为 L1 和 L2 合并统计林窗面积的分布图,它与图 1A 和图 1B 分布相似,林窗平均面积为 44 m^2 ,平均中位数为 27 m^2 ,均呈偏态分布,且以小林窗(50 m^2 以下)为主。

图 2 为扩展林窗大小的分布情况。L1 林分和 L2 林分的扩展林窗大小分布具有相似的特征(图 2, A、B),把它们合并统计(见图 2C),则 50~100 m^2 的扩展林窗数量最多,占 40%;300 m^2 以上的扩展林窗较少,只占 6%,扩展林窗的面积在 30~420 m^2 之间,平均为 139 m^2 ,扩展

表 2 碧塔海云冷杉林中林窗占总面积的百分比*
Tab 2 Percentage of gaps in total area of spruce-fir forest in Bitahai

林分 Stand	LCG (m)	LEG (m)	TLL (m)	PCG (%)	PEG (%)
L1	106.4	238.7	653	16.3	36.5
L2	121.5	262.5	576	21.1	45.6
总和平均 Overall mean	227.9	501.2	1229	18.7	41.1

* LCG - 穿过林窗的样线长度 Total length of transects across canopy gaps; LEG - 穿过扩展林窗的样线长度 Total length of transects across expanded gaps; TLL - 样线总长 Total length of line; PCG - 林窗占林地百分比 Percentage of canopy gaps in total land area; PEG - 扩展林窗占林地百分比 Percentage of expanded gaps in total land area.

林窗的中位数为 105 m^2 。另外,无论是林窗还是扩展林窗,虽然面积小的林窗数量多,占的比例大,但数量少的大林窗,它们的面积在林窗总面积中占的比例却相对较大。 100 m^2 以上的林窗占林窗总数的 10%,但其面积可占总林窗面积的 30%; 200 m^2 以上的扩展林窗占林窗总数的 16%,其面积占扩展林窗总面积的 36%。

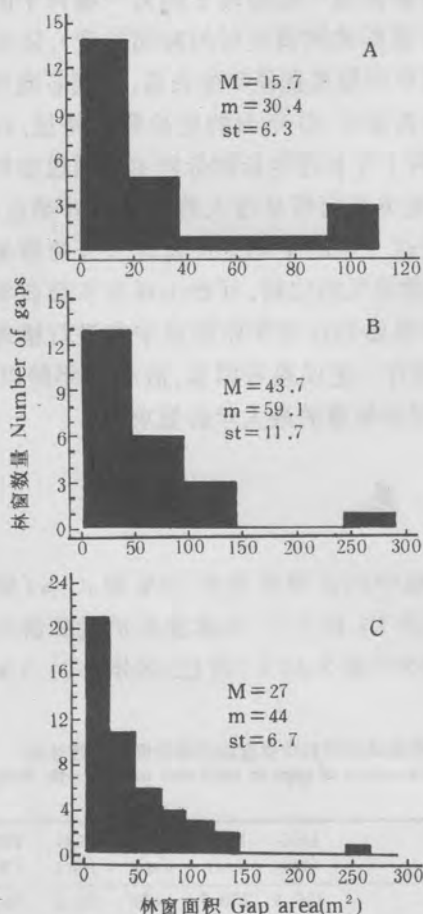


图1 碧塔海云冷杉林林窗大小的分布

Fig 1 Gap size distribution
in spruce-fir forest of Bitahai
M-中位数(mecian), m-平均数(Mean),
st-标准误差(standard error)

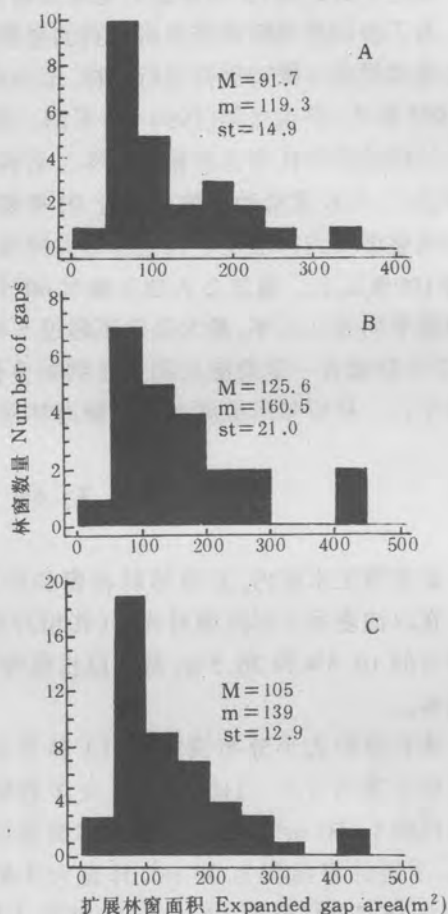


图2 碧塔海云冷杉林扩展林窗的分布

Fig 2 Expanded gap size distribution
in spruce-fir forest of Bitahai
M-中位数(mecian), m-平均数(mean),
st-标准误差(standard error)

在一个林窗内,制造林窗树木(gap-marker, 后简记为 GM),通常不只是一个。通过对 39 个林窗的统计,林窗内 GM 数量最多的有 7 个,平均每个林窗有 2.9 个 GM(见图 3)。

根据 GM 死亡方式的统计,树木折倒为主要方式,占 GM 总数的 60%,这其中又以树干基部折倒为最多(见表 3);另外,根拔在所调查的云冷杉林中也有相当的数量,达 28%。直立死亡的数量较少,仅占 12%。树干基部折倒的树木,常具有较大的胸高直径,且树干折断处多无明显撕裂痕迹。因此在其折倒前可能已存在较重的病害感染。树干上部折倒的 GM 中,有一些可观察到明显的撕裂痕,且折断处的高度变化较大,从 2~10 m 不等,可能是由强风或雪压

所致。大多数生长于斜坡的树木遇强风易发生根拔。

林窗形成的年代,主要根据该林窗周围树木的直径生长在最近50年中有无出现生长释放来判断。图4为L1林中第12号林窗边缘4株树木的年直径生长。由图可见:最近50年(约1960年以后)的生长释放有2次,一次约在1968年(图4A和图4C);另一次约在1986年(图4D),图4B未见生长释放。图4中各树木的生长增大存在同步的趋势,该林窗的GM有4个,2个直立死亡,2个折断倒伏。从倒伏树干的腐烂程度看,它们不是同一时期折断死亡。

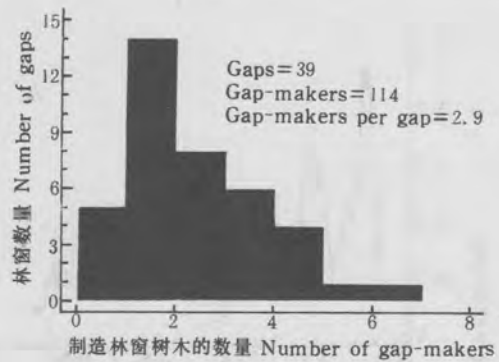


图3 碧塔海云冷杉林中制造林窗树木(GM)的数量分布
Fig 3 Distribution of number of gap-makers in spruce-fir forest of Bitahai

表3 碧塔海云冷杉林中制造林窗树木的数量

Tab 3 Number of gap-makers and their types of mortality in spruce-fir forest of Bitahai

	根拔 Uproot	1 m 以下折断 Snap at base (<1m)	1 m 以上折断 Snap above base (>1m)	直立死亡 Standing died	合计 Total
数量 Number	30	39	27	13	109
相对百分率 Relative percentage	28	35	25	12	199

表4 碧塔海自然保护区云冷杉林林窗(限于1~30年
龄的林窗)干扰体系的估计

Tab 4 Estimates of gap disturbance regime (for 1~30 years old gaps) in spruce-fir forest of Bitahai Reserve Area

体系指数 Regime parameter	林分 Stand		
	L1	L2	Mean
每年林窗形成频率 Gap formation frequency (y)	0.005	0.007	0.006
每10年林窗形成速率 Gap formation rate (% per decade)	5.4		
平均间隔期(年) Mean return interval (years)	200	143	167
每年每公顷林窗数量(个) Gaps per hectare per year	1.8	1.2	1.5
每年每公顷林窗面积 Gap area per hectare per year (m ²)	54	70	62
每10年每公顷林窗面积 Gap area per hectare per decade (m ²)	540	700	620

现有林窗的年龄大都小于30年,31~50年龄级的林窗较少,这是因为随着年龄的增大,部分旧林窗会被其他树木填补而消失。

根据林窗周围树木年直径生长推测的最近30年内出现的新老林窗的年龄分布见图5。除了6~10年龄组的林窗相对较多外,其余年龄组的林窗数量相差不大,意味着在过去的6~10年中(1983~1987年)林窗发生的次数较多。

结合其周围树木分别在约1968年和1986年出现的生长释放,可以推断该林窗不是由一次冠层树木死亡的过程形成,而是由两次树木死亡过程形成的新、老林窗所组成,老林窗的年龄约为25年(1993~1968),新林窗的年龄约为7年。对其他林窗类似的分析表明,在所调查的48个林窗中,除去4个周围冠层树木直径生长释放不显著的林窗外,其余44个林窗中,有17个林窗是由一次冠层树木死亡过程形成,另27个林窗则是由2次不同时间的树木死亡过程而造成的。因此,所调查的云冷杉林内,有的林窗是在荫闭的林内形成,有的则是在原有老林窗的基础上形成的。

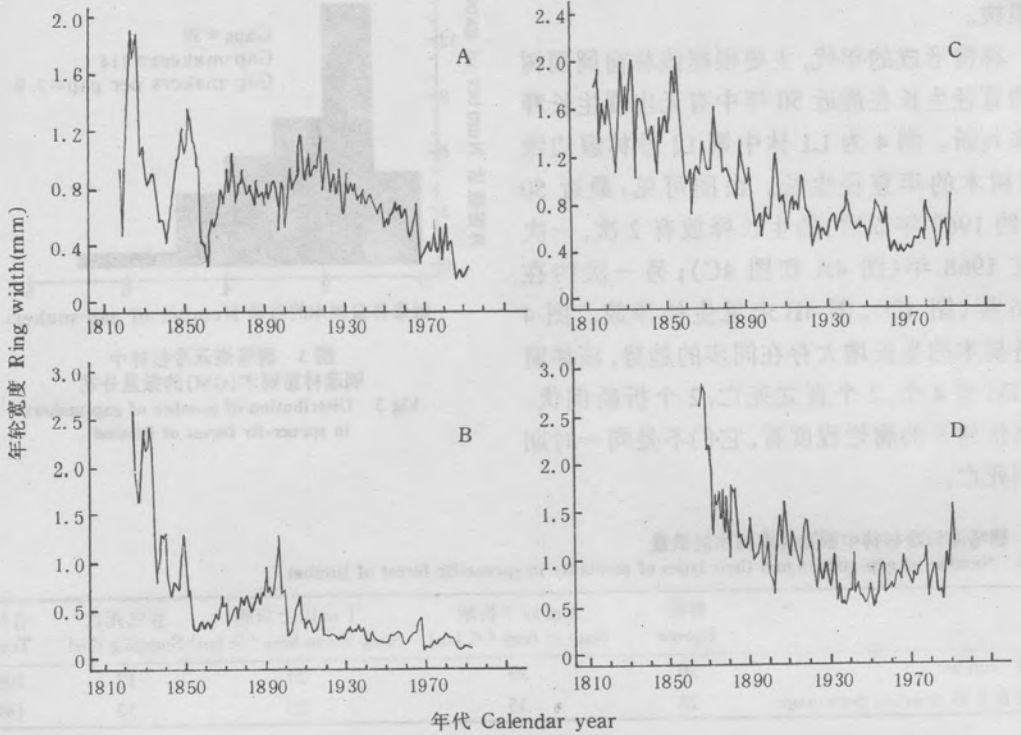


图4 L1林中第12号林窗边缘4株树木年直径生长,示1960年后生长中出现的2次生长释放

Fig 4 Radial growth patterns of the 4 trees at the edge of the twelfth gap in the L1 stand showing two release (after 1960)

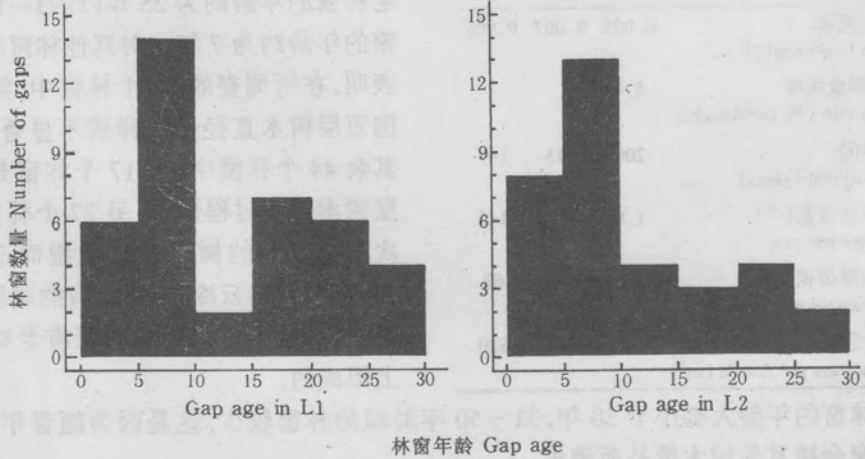


图5 碧塔海云冷杉林中最近30年林窗年龄分布

Fig 5 Age distribution of gaps for last 30 years in spruce-fir forest of Bitahai

碧塔海云冷杉林的林窗形成速率及由此而推算的有关林窗干扰体系见表4。在油麦吊云杉为主的云冷杉林内,林窗形成频率为0.005,平均林窗发生的间隔期约为200年,也就意味着该林分冠层树木的平均周转期约为200年。与之相比,以长苞冷杉为主的云冷杉林的平均周转期则相对要短一些,约140年。

4. 讨 论

本研究中林窗占云冷杉林林地的百分率(林窗为18.7%,扩展林窗为41.1%)在国内尚无研究资料可作比较。从国外的研究情况看,它们与Spies等和Lertzman等在美国、加拿大亚高山针叶林观测到的结果相近^[9,12],但高于Runble在湿生老熟林和Brokaw在热带林内观测到的林窗占林地的百分率^[6,11]。所调查的云冷杉林,其组成和结构都处于相对稳定的状态,可认为是林窗的形成速率和林窗消失(填补)速率的平衡结果。其较高的林窗百分率(与热带林和阔叶林相比),也许是由于林窗填补速率较低所致。林窗的消失或填充,可由林窗周围冠层树木的侧枝生长或由原来林冠下幼苗、幼树或林内种子萌生幼树的高生长来实现。对亚高山成熟或过熟云冷杉林来说,林窗的填充应主要是由原有林窗下的云杉幼树、幼苗的高生长来完成,因为冠层的云冷杉树体高大,倒下时形成的林窗相对较大;另外,云冷杉树的侧枝生长也相对的不发达。林窗内的幼苗幼树,在春季被雪覆盖的时间一般要长于冠层树木,其生长期也相应短于冠层树木,因而林窗的填充速率也相对较慢。本研究中推测的云冷杉林167年的周转期,明显低于实际所知的冠层云冷杉280~360年的树龄。这里应说明的是,周转期并不等于冠层树木的年龄,而等于一棵树从进入冠层到能形成林窗的平均时间^[11]。

本研究中假定现有林窗为最近30年内形成。从林窗周围树木的生长情况看,有少数林窗其周围树木在最近60年内出现的1~2次生长释放中,至少有一次是在过去30~50年间且林窗内的若干GM腐烂程度明显不同,说明少数现存林窗的年龄在30年以上。因此本研究中推测的林窗形成频率可能略偏高,即林分周转期略短。

从林窗大小来看,所调查的云冷杉林林窗大多在150 m²以下,其中又以50 m²以下的居多,林窗的大小,除了受GM的大小及倒伏方式影响外,也随着林窗形成时间的延长及周围树木的侧向生长而变小;扩展林窗的大小与GM的倒伏关系不大,也不随周围树木的侧向生长而改变,但扩展林窗包括了林窗直接和间接影响的区域。林窗的区域难以准确地测量,而扩展林窗的区域则比较容易判断,因此,扩展林窗的概念可能更有效。林窗的大小,影响到林窗内树种的多样性。在所调查的云冷杉林冠下,以长苞冷杉和油麦吊云杉的幼树、幼苗为主,而在林窗内,除了这2种树种外,尚生长有较多的非耐荫树种,如红毛花楸,柳叶忍冬,杜鹃和箭竹等。部分林窗内,箭竹生长繁殖很快,几乎占据整个林窗,使树木更新很困难;有的林窗则在5~10 m高的位置以花楸、忍冬等为主,其下又有云冷杉幼苗;有的林窗则以长苞冷杉的幼树为主。这些现象可能是这些植物对不同大小林窗反应的结果,较大的林窗对林窗总面积的贡献也大,虽然数量少,但这对其他耐荫树种的进入有重要意义。进一步研究不同非耐荫树种进入林窗所需的林窗面积的阈值,将有助于了解林窗面积与非耐荫树种密度和树种多样性的关系。

在GM数量的测定过程中,发现所调查的云冷杉林很多的林窗都不只一个GM,且这些GM的死亡也不相同,说明这些林窗是由两次以上的树木死亡过程造成的,这一方面给这些林

窗年龄的确定带来困难,另一方面也给分析林窗面积与GM的关系带来困难。因此本研究中只给出平均林窗面积和每个林窗的平均GM数量而未做进一步的分析。所调查的云冷杉林窗内GM的死亡方式中,折倒和根拔占了很大的比例,这说明风胁迫和雪压是该林分林窗形成的主要因素,GM的这种死亡方式将导致林窗内外环境的迅速改变,使受压树木发生生长释放的机会更多。从林窗周围所取芯样普遍存在生长释放的现象看,也说明林窗形成时会迅速促进其周围或原有林下树木的生长。直立死亡的GM,其林窗是逐渐形成的,且相对较小。从现场调查情况看,有一部分直立死亡的树木是位于林冠下或处于林冠层树木的压制下,因而它们的死亡并不都会形成林窗,在野外可观测到一些冠层的长苞冷杉或油麦吊云杉的树干上均长有病害的子实体,可以认为根拔完全是风胁迫所致,而树木基部或树干上部的折断则除风或雪压外,或多或少地与其感染病害有关。

参 考 文 献

- 1 云南省林业调查规划院. 1989; 云南自然保护区, 中国林业出版社, 北京. 260~274.
- 2 奚为民, 钟章成. 1992; 西南师范大学学报 17: 268~274.
- 3 Beatty S W, O D V Sholes. 1988; *Can. J. For. Res.* 18: 553~559.
- 4 Brewer R, M T McCann. 1982; *Laboratory and Field Manual of Ecology*. Saunders College Publishing, Philadelphia. pp. 137~152.
- 5 Brokaw N V L. 1985; Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. In: S T A Pickett and P S White (eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press. New York. pp. 53~71.
- 6 Brokaw N V L. 1985; *Ecology* 66: 682~687.
- 7 Canham C D, O L Loucks. 1984; *Ecology* 65: 803~819.
- 8 Ehrenfeld J G. 1980; *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 29~41.
- 9 Lertzman K P, C J Krebs. 1991; *Can. J. For. Res.* 21: 1730~1741.
- 10 Nakashizuka T. 1989; *Ecology* 70: 1273~1278.
- 11 Runkle J R. 1982; *Ecology* 62: 1533~1546.
- 12 Spies T A, J F Franklin, M Klopsch. 1990; *Can. J. For. Res.* 20: 649~659.
- 13 Uhl C, K Clark, N Dezzee *et al.* 1988; *Ecology* 69: 751~763.
- 14 Veblen T T. 1992; Regeneration dynamics. In: D C Glenn-Lewin, R K Peet and T T Veblen (eds.), *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman & Hall, London, pp. 165.
- 15 White P S. 1979; *Bot. Rev.* 45: 229~299.
- 16 Worrall J J, T C Harrington. 1988; *Can. J. For. Res.* 18: 1463~1469.

(责任编辑:宗世贤)

欢迎订阅 1997 年《植物资源与环境》

《植物资源与环境》报道我国植物资源的考察、开发利用和植物物种多样性的保护,自然保护区与植物园的建设和管理,植物在保护和美化环境中的作用,环境对植物的影响以及与植物资源和植物环境有关学科领域的原始研究论文、研究简报和综述等。读者对象:植物学、生态学、自然地理学以及农、林、园艺、医药、食品、轻化工、自然保护和环境保护

等领域的科研、教学、技术人员及决策者。

本刊于 1992 年创刊,学报,季刊,国内外公开发行,邮发代号: 28-213,若错过征订时间或需补齐过刊者,请直接向编辑部邮购,订价 1992~1993 每年 10 元,1994~1996 每年 18 元(均含邮资),编辑部地址:南京中山门外江苏省·中国科学院植物研究所内,邮编: 210014,电话 4432127-3006。