

常綠闊葉林 生態系統研究

钟章成主编

西南師範大學出版社

常绿阔叶林生态系统研究

钟章成 主编

西南师范大学出版社出版发行

(重庆 北碚)

新华书店重庆发行所经销

内江新华印刷厂印刷

开本: 850×1168 1/32 印张: 13.875 插页: 1 字数: 348千

1992年7月第一版

1992年7月第1次印刷

ISBN7-5621-0692-4/Q·3

定价: 4.50元



研究植被的结构与功能

(明学英摄)

前 言

“常绿阔叶林生态系统研究”系由钟章成教授主持的国家教委下达的科研项目，全书分总论与各论两部分。其中各论包括有常绿阔叶林生态系统的环境与资源评价，常绿阔叶林生态系统的种群分布格局，常绿阔叶林生态系统的演替前期研究，常绿阔叶林生态系统的光合生态与物质循环，常绿阔叶林生态系统的生态位与植被动态研究等五部分，共21篇论文，其中14篇论文系由钟章成教授指导下完成的研究生硕士学位论文。总论由钟章成教授完成，属本项目研究的总结。

本专著以缙云山常绿阔叶林为对象，应用现代生态学的理论、技术与方法，通过优势种群对生态系统的结构、能流、物质循环和演替动态及其演替模型预测进行研究，改变了过去单纯

从群落学水平用传统方法和途径来研究常绿阔叶林的后进状态。我们希望它将为我国亚热带常绿阔叶林地区的林业生产,森林资源保护,维护生态平衡以及植物生态学的理论和研究方法作出应有的贡献。但是,由于人力与物力以及我们的水平限制,不足之处在所难免,欢迎同行们批评指正。

目 录

前 言

总 论 常绿阔叶林生态系统研究…………… (1)

各 论

- 常绿阔叶林生态系统的环境与资源评价… (49)
- 缙云山常绿阔叶林的生态环境…………… (49)
- 缙云山常绿阔叶林常见植物的物候分
析…………… (60)
- 缙云山自然保护区植被资源评价…………… (72)
- 常绿阔叶林生态系统的种群分布格局…………… (87)
- 缙云山森林群落种群分布格局研究方法
探讨…………… (87)
- 缙云山森林群落优势种群分布格局及其
动态的初步研究 …………… (102)
- 慈竹无性系种群年龄计测指标初探 … (117)
- 慈竹无性系种群生长发育规律初探 … (127)
- 常绿阔叶林生态系统的演替前期…………… (145)
- 重庆北碚圆果雀稗灌草丛群落的研
究 …………… (145)

- 重庆亚热带次生灌草丛分类的初步研究 (167)
- 重庆荒山灌草丛的生态学特点及其开发利用 (186)
- 常绿阔叶林的光合生态与物质循环 (193)
- 四川缙云山常绿阔叶林建群种光合生态特征的初步研究 (193)
- 缙云山芒萁群落生物量及营养元素动态、分布和循环 (221)
- 缙云山平竹林生物量及其结构的研究 (252)
- 缙云山平竹林营养元素含量动态及循环的研究 (268)
- 缙云山杉木大头茶混交林营养元素的含量、分配和循环 (294)
- 常绿阔叶林生态的生态位与植被动态 (319)
- 缙云山常绿阔叶林的排序 (319)
- 缙云山森林群落乔木优势种群的生态位关系分析 (333)
- 缙云山常绿阔叶林建群种生态位的初步研究 (354)
- 缙云山常绿阔叶林次生演替研究Ⅱ群落和优势种群动态 (365)
- 缙云山森林群落同期发生演替模型预测和种间关系的初步研究 (391)
- 缙云山森林群落的线性演替和非线性演替研究 (412)

总 论

常绿阔叶林生态系统研究*

· 钟章成 ·

生态系统是指在一定地段上所存在的生物和非生物环境，通过系统内部物质和能量流动，构成了相互作用，相互依赖的系统。通常的生态系统可以分为三个基本单位：植物亚系统，也称为生产者；食草动物亚系统（包括食肉动物），也称为消费者；分解作用亚系统，是由细菌、真菌和土壤动物所组成。生态系统的完整性，是由物质和能量在这三个亚系统中转换所维持。能量流动是生态系统的重要功能，而物质流是在生态系统内部各组分之间相互作用的又一个重要过程。系统内的化学物质则以可利用的形式，从生物体又回到环境中去，而被重新利用，因此化学流也称为生物地球化学循环。生态系统内的上述三个基本单位是与它们的非生物

* 本总论系“国家教委科研基金资助项目”总结。

环境有着相互影响，相互依赖的关系。

森林生态系统的特征：

森林生态系统在地球上对人类生活有着极其重要的影响，它是陆地生态系统全部面积的33.5%，是地球上最复杂的生态环境。它的特点是具有最高物种多样性，是地球上最丰富的生物资源和基因资源库，其中热带雨林是物种形成的中心，它为高纬度的动植物区系提供祖系原种和新出现种。种的多样性由热带到寒带，随纬度的升高而物种多样性逐渐减少。森林还具有较复杂的空间结构和营养结构，其层次复杂，空间异质性明显，生态位的专化程度高。由于组成和结构复杂，因此通过成分间反馈，负反馈的自我调节能力较大，一个处于演替顶极的森林，可以保持相当强度的择伐率及其生态平衡。森林也是天然生态系统中具有最高的光能利用率和生物生产力。地球生物圈平均光合利用率为0.2—0.5%，高产农田约为2.5%，而热带森林可达3.5%。可见森林为地球提供能量的重要性。其现存量和其它生态系统相比，也要高出10—100倍，甚至更多。如美国西北部的尖叶铁杉（*Pseudo tsuga*）林的现存量为每公顷1600吨（海森，1976）。全世界森林一年吸收 18.3×10^9 吨的二氧化碳，放出 13.4×10^9 吨氧气，而全世界43亿人口一年需要的氧气为 1.16×10^9 吨，可见森林在地球表面的能量和物质转化流通过程中起着极为重要的作用。森林具有特殊的森林小气候，以及数量众多的类型。

中国亚热带常绿阔叶林研究动态：

我国的常绿阔叶林是全球分布面积最大，发育最为典型的常绿阔叶林，它横跨了十个纬度以上，分布在约250余万平方公里的范围内，从而成为世界上所罕见的植被类型。四川境内有32万平方公里的常绿阔叶林，占全国的13%，它是我国常绿阔叶林的缩影，而缙云山又为其四川盆地内的典型。在世界范围内，只有在美洲、大洋洲及东亚各地存在着小面积的常绿阔叶林，尽管

如此，却引起国际上的极度重视，如日本把它视为日本民族发展的基地。近20年来，日本、南朝鲜、新西兰、澳大利亚、印度、美国等都对常绿阔叶林深入研究，这些研究成果，已由澳大利亚著名植物生态学家J. D. Ovington汇编成“温暖带常绿阔叶林”(Warm temperature broadleaved evergreen forest)并作为由澳大利亚著名植物生态学家D. W. Goodall 主编的“世界生态系统”(Ecosystem of the world)丛书中的第10卷，汇集了世界各地常绿阔叶的研究成果，而我国虽有如此广阔的常绿阔叶林，却没有什么研究材料。我国常绿阔叶林的研究开始于50年代，虽然已取得不少的成绩，但不系统，不深入，特别是70年代以前多局限于群落类型的分布与植物区系调查。而本项研究是以缙云常绿阔叶林为对象开展了植物生理生态、种群生态与群落生态等的研究，并提供了亚热带常绿阔叶林的生产潜力、动态发展、合理利用以及恢复保护的科学依据。

缙云山常绿阔叶林生态系统研究的历史：

缙云山植被的保护与缙云寺的建立有着密切关系。公元423年始建此庙，但曾于1644年庙毁于火灾，原始性的森林也随之受灾。清康熙22年又重建缙云寺，至今已有300年，在寺庙的保护下，森林恢复迅速、保存良好、成为四川盆地内部的典型的中亚热带绿阔叶林。英国海斯尼(W. Mesny)于1880年到此采集植物标本，可谓最早的研究者。尔后有法国德拉威(Jean-Marie Delovay, 1882)，英国布尼(F. S. A. Bourne 1884—1886)，法国的林普里赫特(W. Limpricht, 1914)前后在此采集标本，研究植物区系。国内抗日期间，前中央研究院植物研究所在此研究得最多，并由我国植物生态学家钱崇澍教授领导下完成了“四川北碚著名植物鸟瞰”一著。解放后，1956年由中国科学院植物研究所侯学煜教授领导下由若干科研机构 and 高等学校的植物生态学科学工作者作了较为深入的植被本底调查，并绘制了以群

丛为单位的植被类型图。但对缙云山植被研究得最多的要数重庆地区的高等院校,主要是西南师范大学,其中由刘玉成等所发表的“缙云山植被保护区植被概况”一文是至今最完整的一篇植被论文和本底调查,并绘制了缙云山万分之一类型图(刘玉成,1984)。但上述所有的研究都属植物区系和植物群落学水平研究,而现代植物生态学水平的研究是由钟章成领导下所从事的国家教委基金项目。钟章成主持“四川缙云山常绿阔叶林生态系统的研究”一题研究得最为系统,并建立了亚热带常绿阔叶林生态系统半定位站,从植物生理生态学、植物种群生态学、数量生态学以及理论生态学的不同层次和深度研究了缙云山常绿阔叶林(钟章成,1988),共有论文30多篇,历时五年(1985—1989年)。

缙云山常绿阔叶林生态系统研究的目的:

我国常绿阔叶林的研究开始于50年代,虽然已取得了不少成绩,但不系统,不深入,特别是70年代以前多局限于群落类型的分布与分类调查,而且缺乏生理生态、种群生态、生态系统的研究。这就限制了我们对常绿阔叶林的深入认识,也就不可能正确提出常绿阔叶林的资源现状、生产潜力、动态发展、合理利用以及恢复保护的对策。开展缙云山常绿阔叶林这一典型地区的研究,可以为发展我国中亚热带地区的林业和长江流域的经济开发服务,而且对长江流域的经济规划,国土整治,水土保持,涵养水源,绿化造林提供科学依据,因此具有重要的经济效益,生态效益和社会效益。由于中国存在着如此广阔、资源丰富的常绿阔叶林,因此通过这一典型常绿阔叶林的研究,而且把系统中重要过程综合起来加以分析,这将为探讨这种类型的植被理论和生态学的研究方法作出贡献,也是生态系统生态学的一个主攻方向。因为当前国内生态系统的研究多为分隔的单项研究,在国外生态系统的综合研究也是刚才开始,如加拿大哥伦比亚大学J. P. Kimmis教授领导建立的森林生产力的混合模型(Kimmis,1986,

1987), 可以代表目前综合研究水平, 在他的模型中包括养分循环、辐射能量, 演替动态过程, 但水分过程却没有。生态系统的研究多为分隔的。

本题系1983年向原高等教育部申请的“四川亚热带山地常绿阔叶林生态系统研究”的科研基金, 并得到了批准, 后改为国家教委科研基金项目, 于1984年开展了基地建设, 1985年正式开始研究工作, 五年(1985—1989)完成。本研究从亚热带常绿阔叶林的区系地理、生理生态、种群生态、群落学的不同水平研究了常绿阔叶林生态系统的结构, 功能及其动态, 共完成了论文30篇。本文是以缙云山为代表, 用综合观点, 把亚热带山地常绿阔叶林生态系统中的主要过程综合起来加以研究。

一 缙云山亚热带常绿阔叶林的环境梯度

缙云山位于重庆北碚境内, ($29^{\circ}49'N$, $106^{\circ}20'E$) 于1979年决定作为亚热带森林和自然景观保护区, 面积1400公顷, 属四川盆地川东平行岭谷区的两缘华莹山褶皱带。褶皱带有明显的北北东——南南西走向的三个背斜, 缙云山为三背斜中间一支温汤峡背斜的一部分, 系白垩纪末期第三纪初的四川运动形成。山体最高海拔900米左右, 相对高度差700米, 岩层为二迭纪须家河组厚层砂岩组成。山的北段由于流水沿岩石节理裂隙溯源侵蚀, 形成许多垭口和山峰。从北到南有日照, 香炉、狮子、聚云、猿啸、莲花、宝塔、玉尖、夕照九峰, 生态系统的定位点设在聚云峰, 山的南段为箱形脊, 顶部平缓。全山西翼较缓, 坡度在20度左右, 东翼较陡约60—70度, 故西坡多开垦为农田, 森林主要保存在东坡和山脊。

缙云山属亚热带季风湿润性气候(图1), 由于海拔升高, 所以气温相对降低, 雨量和湿度偏高, 冬季有霜雪。

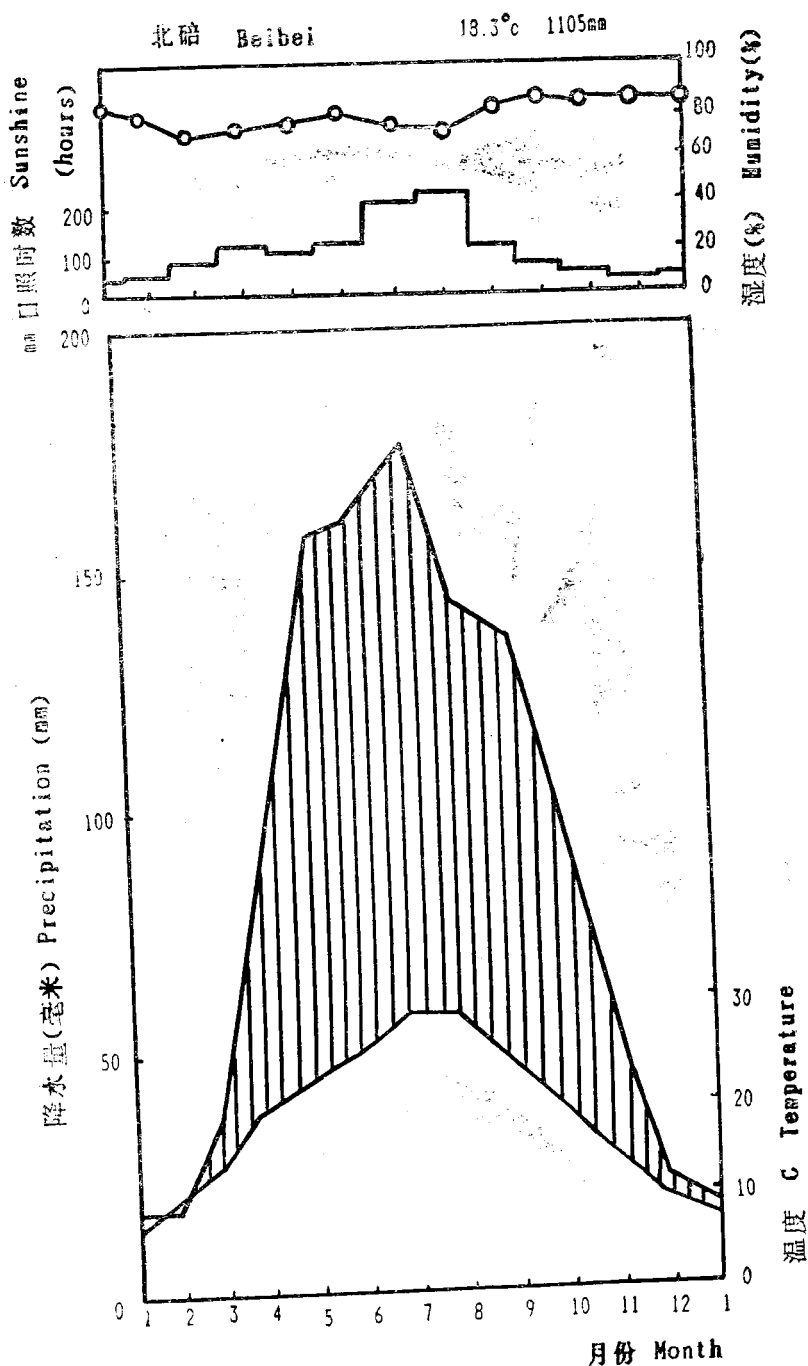


图1 北碚气候图解(1950—1980年), 北碚气象站
Fig. 1 The climate diagram of Beibei (1950—1980)

缙云山的土壤为三迭系须家河组厚层石英砂岩，炭质页岩和泥质砂岩为母质风化而成的酸性黄壤，森林分布其上。山麓地区为侏罗纪由紫色砂页岩夹层上发育的中性或微石灰性的黄壤化紫色土，多为农业植被，局部为柏林或灌草丛。

中亚热带常绿阔叶林为山上的典型的地带性植被。常绿阔叶林破坏后，发育起来的为亚热带常绿针叶林和针阔叶混交林，屡遭破坏的局部地区为灌丛草坡。

二 缙云山常绿阔叶林生态系统的结构和功能

(一) 关于常绿阔叶林生态系统的结构特征

1 植物区系组成与地理分析

据不完全统计，缙云山有维管植物185科，628属，1115种，其中蕨类植物37科，67属，150种；裸子植物7科，13属，20种；被子植物141科，548属，945种。被子植物中属热带、亚热带成分的有49科，占总数的34.75%；热带、温带分布的有32科，占22.7%；温带科植物29科，占20.57%，现以热带、亚热带成分居多。而常绿阔叶林的区系组成甚为复杂(见表1)在其乔木层第一亚层的优势种有刺果楮(*Castanopsis carlesii* var. *spinulosa*)、栲树(*C. fargesii*)、大头茶(*Gordonia acuminata*)、银木荷(*Schima angentea*)、薯豆(*Elaocarpus japonicus*)、薄果猴欢喜(*Sloanea osleptocarpa*)等；第二亚层多为伴生树种有石栎(*Lithocappus glabra*)、贵州琼楠(*Beilschmiedia kweichowensis*)、利川润楠(*Machilus lichuanensis*)、润楠(*M. pingii*)、大果杜英(*Elaocarpus decipiens*)、黄牛奶树(*S. laurina*)、缙云槭(*Acer wangehii* sub. *tsingnense*)、红翅槭(*A. farber*)、北碚槭(*A. pehpeiense*)、虎皮楠(*Daphniphyllum glaucescens*)、山桐子(*Idesia*

表1 缙云山常绿阔叶林区系组成表

Table 1. Florae composition of Jinyun Mountain
evergreen broadleaved forest

单 位 数 量 比 类 群 Category	科 Family		属 Genera		种 Species	
	数 量 Quan- tity	%	数 量 Quan- tity	%	数 量 Quan- tity	%
双子叶植物 Dicotyls	43	70.4	74	75	122	73.5
单子叶植物 Amphibrya	7	11.6	10	10	16	9.6
裸子植物 Gymnosperm	3	4.9	3	3	3	1.8
蕨类植物 Pteridophyta	8	13.1	12	12	25	15.1
合 计 Total amount	61	100	99	100	166	100

polycarpa) 等, 均属热带、亚热带植物成分。在乔木层中混有落叶成分, 如枫香、赤杨叶 (*Alniphyllum fortunei*)、灯台树 (*Cornus controversa*) 等。乔木第三层为小乔木组成, 其区系组成为, 广东山胡椒 (*Lindera kwongtungensis*)、白毛新木姜子 (*Neolitsea aurata* var. *glauca*)、四川杨桐 (*Adinandra buskiana*)、四川山矾 (*Symplocos sichuanensis*)、光叶山矾 (*S. lancifolia*)、山矾 (*S. caudata*) 等常绿树种。灌木层有狗骨柴属 (*Diplospora*)、山黄皮属 (*Randia* *dia*)、五月茶属 (*Antidesma*)、山茶属 (*Camellia*)、鹅掌楸属 (*Sheffera*) 等热带和亚热带成分。草本成分稀少, 以蕨类植物为主, 反映了亚热带植被的特征。

2 常绿阔叶林的结构特征

通过生活型谱和叶级谱的分析,可以概括地了解植物群落所在地的气候条件,种群对空间的利用以及群落内部种群之间可能产生的竞争与它们的分布格局,由表2可知。缙云山上常绿阔叶

表2 缙云山常绿阔叶林生活型谱

Table2 . Life-form spectrum of evergreen broadleaved forest in Jinyun mountain

生活类型 life form	ph				Ch	H	G	Th	总计 Total amount
	maph	meph	miph	nph					
种数 number of species	6	29	69	35	0	24	3	0	168
百分含量 percentage	3.52	17.43	42.1	21.15	0	14.2	1.6	0	100

注: ph——高位芽植物

Maph——大高位芽植物

Nph——矮高位芽植物

Meph——中高位芽植物

Miph——小高位芽植物

Ch——地上芽植物

H——地面芽植物

G——地下芽植物

Th——一年生植物

林内高位芽植物的种类最多(钟章成,1988)。共139种,占总数的84.2%以上,其中小高位芽植物最多,中、矮高位芽植物次之,缺乏35米以上的巨高位芽植物。高位芽植物中,多为常绿种类,仅有13.3%是落叶的,其中落叶阔叶的大高位芽和中高位芽植物,除原生成份外,多为经过某种自然因素或人为干扰侵入的,也是季

风现象的反映。常绿针叶大高位芽和中高位芽植物在林中或林缘偶有分布，前者是反映常绿阔叶林次生演替中的“残留”植物，后者是种群的侵入。常绿阔叶林与热带雨林相似之处在于它们均以高位芽植物占优势，缺乏一年生植物；不同之处是常绿阔叶林具有一定数量的地面芽植物，而雨林没有，而且林中以小高位芽植物为主，但是雨林中是以大高位芽植物占优势。与落叶阔叶林相比，两者均有较多的地面芽植物和一定数量的隐芽植物，而不同之处是落叶林中地面芽居首位，高位芽居第二位，并以落叶大高位芽植物为主。因此，亚热带常绿阔叶林是介于热带雨林和温带落叶阔叶林之间的过渡类型，并接近热带雨林。

叶的性质是构成群落外貌的一个显著标志，既反映群落生态，也反映群落历史。缙云山常绿阔叶林中166种植物叶的性质统计结果，中型叶最多，共84种，占总种数的50.6%；小型叶68种，占总种数的41%；微型叶4种，占6.0%。热带雨林中，大型叶多于常绿阔叶林，且多为高位芽植物；而后者多是一些草本的蕨类植物。热带雨林，基本上没有微型叶，而常绿阔叶林中占有一定比例的微型叶，但远小于落叶阔叶林。叶级谱从赤道向极地，随着纬度增高，面积大的叶逐渐减少，而面积小的叶型增加。亚热带常绿阔叶林的叶级正反映了这种过渡性质。常绿阔叶林的垂直结构明显，主要有林木层、灌木层和草本层。林木层的第一亚层主要是壳斗科、茶科、樟科的常绿种类所组成的，常绿阔叶大高位芽植物层片，是群落的建群种所组成的建群层片，这一亚层发育状况在一定程度上反映群落的成熟状态。越接近成熟的天然林，这一亚层发育越好，越明显。第二亚层的林木的种类和植株数量常较第一亚层多，是由樟科，杜英科，茶科常绿种类组成的常绿阔叶林中高位芽植物层片，是构成第二亚层的全体，但林冠往往不大连接。第三亚层的种类较少，郁闭稀疏，主要是由茶科、灰木科、樟科、冬青科常绿植物组成的常绿小高位芽植物