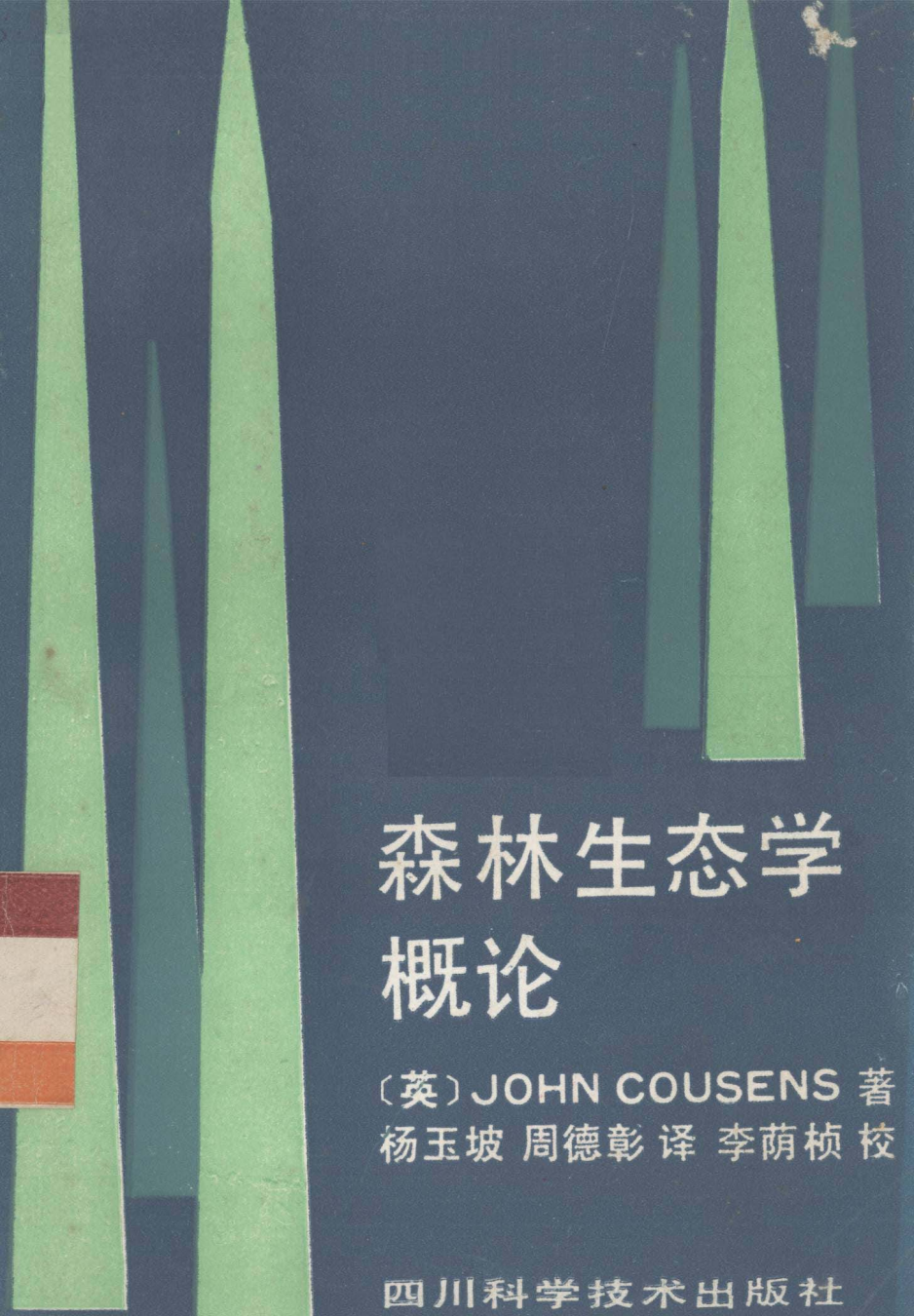




森林生态学 概论

〔英〕JOHN COUSENS 著
杨玉坡 周德彰 译 李荫桢 校

四川科学技术出版社

森林生态学概论

[英] John Cousens 著

杨玉坡 译
周德彰
李荫桢 校

四川科学技术出版社

一九八八年·成都

责任编辑：杨旭

封面设计：杨璐璐

技术设计：康永光

森林生态学概论

〔英〕John Cousens著 杨玉坡、周德彰译 李荫桢校

四川科学技术出版社出版发行

（成都盐道街三号）

成都市东城区天北印刷厂印刷

统一书号： ISBN 7—5364—1114—6 / Q·23

1988年3月第一版 开本787×1092 1/32

1988年3月第一次印刷 字数93千

印数1——1000册 印张4.5 插页1 定价：1.50元

绪 言

在英国，森林所组成的景观不如欧洲和北美洲那么多。森林是植被中的一个重要成分，可是在近40年里，英国的生态学家对它注意得不够，这是意想不到的。查阅诸如Kershaw (1964) 的生态学教科书，就会发现涉及森林的所有事例都取自北美洲的文献。不列颠的生态学家已经注意到能够反映植被作用的其它植被类型。由于在组成物种之间有极大的变化范围，不可能一次窥其全貌，因而描述森林或设置确有代表性的森林样地就有技术上的困难。不列颠的森林正如Tansley指出的处于半天然状态。那些林木必须要加以管理或移栽，否则强度放牧必将改变地表植被的特征。

最近几十年所营造的大面积森林，大多是外来树种组成的。造林技术，包括重建森林环境的技术尚不够完善。

在1949年对森林生态的研究再次引起重视，随着森林自然保护区的形成和建立，常常由当地营林员负责环境重要变化的资料记录，特别是有力地排除了草食牲畜的干扰，开始注意到保护区特征的变化。为了保持原始状态，有必要积极经营。科学研究已把问题揭示，但在有用成果产生之前，工作是常常必需的。许多林业委员会与私营林业团体所积累的林业管理知识，似乎是很少能直接应用。自然保护区目标各有不同，并且可用于经营管理的经费所占比例较少。如何使过熟林得到更替（林学家称为更新），并使之干扰最少、连续性最大呢？什么是特殊森林的特征，使之成为珍稀鸟类

或蝴蝶所喜欢的环境呢？象这些问题必须要通晓森林在各方面的功能。这一情况开辟了森林生态学的新途径——把森林作为生态系统而加以研究。不熟悉生态系统的读者，在读第一章之前，应学习附录 I。

必须遵循的是，应在生态系统水平上，将植物和动物综合加以考虑。因为在理论上，每个种之间或与其它种之间存在着相互影响。从而如此复杂的生态系统，使许多调查者感到棘手。在我们能够理解的范围内，这种有益影响的复杂性是取决于不同生态系统中现存种的功能和进程如何。当少数种控制全进程时，突出优势种来标志系统的名称是有利的。如果所建立的模式公认为是简单的，而所作出的预先判断能够接近于真实，那么我们在认识上就前进了一步。如果这个模式能被用于其它生态系统，那时我们一开始就注意总结。迄今为止，我们能作出的总结是如此广泛，它比归纳性推论更有价值，更具有普遍意义。生态系统生态学现正在开始发展自己的内涵。在这个阶段一些人抱怨地认为，有些术语使本来简单的概念变得难于理解。比如“一个生态系统的初级产品使高一级营养级产品受到制约”这个提法，说明了动物、寄生物的数量和有机物的分解视绿色植物所提供的食物总量的多少而定。

现今生态学是一个熟悉的词汇。这是由于世界人口的巨大增长和文明、技术发展以及自然资源的开发利用不断加强。污染物质的散逸与数量的不断增加，给乡村和水域造成影响。我们还难以预测现存的任何物质对妨碍生态系统正常功能的数量指标。很清楚，这就是生态系统生态学必须掌握这类问题的所在。这并不意味着用生态系统生态学去代替动物生态学或植物生态学。而其实质是要理解生态系统的过

程，并鉴定不同成分对生态系统所起的重要作用。依据这一目标，定量的数据是需要的。动物数量和植物产量的数据随时都应记载，但这些数据是不稳定的。我们知道，大量的对人类经济上有重要意义的少数动植物，还有少数的物种在试验上有用，但对其它意义不大，这常常使生态学家为难。因为在他所研究的生态系统中，很少或没有关于一个或其它物种所起重要作用的相关材料。近代国际生物学计划描述了野外生态学的主要内容，全世界的生态学家被组织在一起研究主要的生态系统类型。国际生物学计划完成的时候，必然会发生什么？是否将恢复到一种情况，那些生态系统将表明，生态变化是不可逆的。我们将可能预测并防止生态系统的毁灭，但首先需要的是关于生态系统的新陈代谢，以及生态系统活动的物种的定量方面的资料。

以上这些是为了介绍森林生态学而采用生态系统生态学为骨架的理由。如果读了此书后，有更多的人接受现存的森林环境有较大复杂性的话，如果他们开始观测正在发生变化的森林，那么他们将会完成一些有价值的研究。

我们体会到，不列颠的森林大部可供旅游用，作为用材和纸浆材是没有价值的。它能美化风景，提供游憩、保护鸟兽，是野生动植物的场所，是一个活的实体。它们不可能保持不变。如果必须继续对人类作贡献的话，就应很好地加以经营管理。除非我们知道森林生态系统的功能如何，否则就不可能保持最理想的特征。

这套生态学丛书的特点包含有实际工作的意见——不只是操作而已，还有增加知识的作用，并且帮助我们观测林中发生的变化。任何生态工作的作用是大大增加了，如果：

(a) 生态学工作者在样地上

首先应描述试验地的确切位置。

(b) 与其它林地作比较

描述林分存在情况、立地条件和主要林木组成；

得出你使用的技术上细目，估计你所得数据的可靠程度与代表性；

列出任何个别的、所起作用的因子；

列出可相信的对现有情况起作用的任何历史情况。

在所有生态学工作中，问题在于所要求的经营强度与可用手段的可行程度中间，必须找到一个折衷方案。这些手段是时间、设备与不同技巧的人力。在计划里，遵循着大部分章节上的工作意见，可以得出这样的看法，只有相当廉价的设备才是可采用的。要想得到有用的结果，在技术设备上应是精密的，观测应是充分的。

目 录

绪言	(1)
第一章 作为生态系统的森林	(1)
第二章 森林如何随时间而变化	(13)
第三章 演替与顶极	(21)
第四章 不列颠森林的历史	(32)
第五章 生态系统中的种群	(43)
第六章 估计物种种群的相对重要性	(50)
I. 初级生产者	(50)
II. 分解者	(62)
III. 草食动物、捕食动物和寄生物	(71)
第七章 结论性模式	(84)
第八章 森林类型	(91)
附录 I 什么是生态系统	(105)
附录 II 如何开展工作	(109)
参考资料 (略)	
术语汇编	(123)

第一章 作为生态系统的森林

在生态系统中，从它们主要的初级生产者，即树种的大小和寿命来看，森林是唯一的。甚至生命相当短的桦木活得比人还久，并可达到20米高度。寿命长的树种，如橡树，要经过几百年才死，而且在良好的立地上可达30米。特殊的个别橡树活得相当长。Norfolk郡的Winfarthing橡树被称为诺尔曼人征服英国时期的老树，在1841年Grigor估计那时树龄会有1600年。不过，应知道，对于很老树木的年龄很多是推测的，因为茎干的中心已经腐烂，年轮再也不能数清。在湿润的热带也提出了同样的问题，在那儿即使有生长轮，因为不规则，与年龄没有简单的对应关系。在Arizona山上的刺果松 (*Pinus aristata*) 有个别树木到中心都有生长轮，树龄达到4600年。澳大利亚的山地桉树 (*Eucalyptus regnans*) 高达122米，巨杉 (*Sequoiadendron giganteum*) 树干基部周围达12米。

据估算，最大的红杉每公顷重量超过500吨，且只有几棵树。按照这种情况描述的3000年以上的积累，每年平均生长率不是如此惊人的——每年每公顷生长量少于2吨。在世界上很多地方，森林长时期每年每公顷以2.5吨速度累积生物量，并且不是个别的。在不列颠生长较快的欧洲赤松林，在头50年后平均每公顷年生长量达到5吨以上。

大部分生物量积累成为生态系统巨大的立体结构——生物量积累成为根、茎和枝条的支撑组织。这样就使树木不断

增大。

生物量这个名词有时是混乱的，它涉及到在活的有机体的物质中，不仅仅是有活的组织。而且在大树中几乎在茎干、枝条、根的外边长出的木质年轮都是死细胞。这样，问题就产生了：在组成中具有高比例的死粗糙物的任何有机质中，生物量这个词就不名副其实，不能成为功能活动或需要补充物的良好指标。

树木的支撑组织靠木质素的可塑基质中纤维素纤维增加强度。我们还不知道木质素的分子结构——但我们知道它们不是完全一样的。大约3亿年前，木质素是作为陆地优势植被

表1.1 40年生松树人工林的生物量组成

组 成		优势木		亚优势木		被压木		林木总计	
		t	%	t	%	t	%	t	%
1. 球	果	0.4	0.8	—	—	—	—	0.4	0.6
2. 针	叶	4.4	9.1	1.0	7.6	0.07	7.4	5.5	8.8
3. 枝	材	6.5	13.4	2.6	20.1	0.08	8.4	9.2	14.7
4. 枝	皮	0.9	1.9	0.4	2.9	0.01	1.2	1.3	2.1
5. 干	材	32.6	67.3	7.8	61.7	0.66	78.1	41.1	66.3
6. 干	皮	3.6	7.4	0.9	7.4	0.09	10.0	4.6	7.4
总 计		48.4	100	12.7	100	0.91	100	62.0	100
3 + 5 支撑组织		39.1	80.7	10.4	81.8	0.74	81.5	50.3	81.0
每公顷株数		760		624		200		1584	
平均树木生物量 (kg)		64		20		4.5		39	

的木本植物时第一次大量产生的有机物质。关于木质素分子结构的状况一定是零散的，因为很少量的腐生植物能利用木质素——主要是高等的真菌群、担子菌。而担子菌还没有完全分解木质素，势必留在枯枝落叶和土壤的腐殖质残余物中，在冷凉气候条件下缓慢分解。

当枝叶落在地上，它们只能是慢慢腐烂的。落叶、落花和落果、苞片和树皮构成了“枯枝落叶层”，它覆盖在大部分林地的土壤上。在寒带的松林中枯枝落叶层常常很厚。漫长的寒冬抑制了它的分解，而且枯枝落叶层的加厚是不均衡的。在潮湿的热带气候条件下，全年以很高的速度连续分解，没有枯枝落叶的积累——在热带雨林的森林底层几乎是光的。甚至在干燥的热带气候条件下，仅有定期的枯枝落叶层的积累。在热带，破坏木质组织的主要生物无疑是白蚁，以至在极短的时期内，会把硬阔叶树干蛀食成粉末。

动物一般不具有消化纤维素的能力，而放任木质素不管（见第五章），经过共生的原生动物作媒介物（中间作用），白蚁能利用木材作为能源。原生动物自己有内部的共生细菌。枯枝落叶的死有机质（D.O.M）分解为较小的碎块，在矿物土表面变成腐殖质。在温带，分解的效率常常很低，而生物化学变化受到限制，腐殖质呈黑色或暗棕色，在热带则无色。

在森林里的每一株树木为了生长所需而改变环境空间。林木的空间，由于蒸腾而释放出水蒸气就变得更湿。由于树冠的发育，其下方土地变得阴暗，并且生在土壤中的根系能使局部土壤耗尽水分和养分。在树木之间的空隙地上，阳光能直达地面。

在有空隙的地平面上，温度情况与空隙的大小及空隙出

现处树冠的高度是一个简单的函数关系。在空隙地中央的最高表面温度，当阳光直接照射时，反映出光照的相应关系〔图1.1（略）〕。

表1.2扼要说明了苏格兰的很多松林观测点连续多年的两种估值的结果。二者都是太阳在天空相当低的十月份测定的。可以清楚地表明，当阴天空旷地光线减少时，到达林内地面的相对光照增加了。解释这种现象，就会知道，任何植物类型处于全光下的特定时间内是会繁茂的，这个所观测的相对光照表示有关的地表植物种类的耐阴程度。

表1.2 在森林中地面植被类型的相对光照

地面植被状况	光 强 %	
	晴 天	阴 天
1. 无植被(无枯枝落叶层)	4	9
2. 苔 藓 很 少	5	13
3. 完全为苔藓所覆盖		23
4. 草类地被物	9	17—50
5. 石 楠 类	10—16	31—52

在同一种情况下，森林中的树木对地表植物也会产生区域性的影响。它们对降水的拦截和再分配，有湿度状况不同的类型。图1.2（略）表示，在中性到微碱性土壤上近树干处变得最酸，其原因可能与流行风的方向、西西北向及枯枝落叶层在土壤中含氮的百分数最高有关。林地土壤和地形是规则的，但林冠密度并不一致，地表植物是不规则的。

森林的垂直结构比较容易描述，并按层的特征条件进行

划分。

可以划分的林层是：

1. **主林层** 是指构成总的树冠，偶尔有个别树木的树冠突出在总林冠之上。于是在热带雨林中常有这样的露出层，并且这种类似的情况存在于以主层为条件的萌生林中。

2. **下层林木** 由乔木树种组成，能长到10米以上的不能叫灌木，而且尚未达到主林层者。

3. **木质种类的灌木层** 高度大于1米、小于10米。

4. **木质种类的矮灌木层** 高度小于1米。

5. **高草层** 常常可能超过1米。

6. **草木层**

7. **地面层** 常常是藓类和地衣类。

在一个地方不是所有层片都出现。如果主林层很密，林冠将只出现一层。如果灌木层发育很好，草本层几乎发育很弱，林冠就相当稀疏。下木层是潮湿的热带森林的正常成分，但在温带气候条件下，除了人工栽植下木之外（例如西方铁杉——异叶铁杉 *Tsuga heterophylla* 栽在落叶松之下）是很稀少的。在较低的层片中会出现高林层的种类的幼苗及幼树。图1.3表示了具有主林层和灌木层的橡树林。它的地表植物比同一个小区应出现的地表植物变化大。悬钩子 (*Rubus fruticosus* agg.) 是矮灌木、羊齿类 (*Pteridium*) 是高草或阔叶草（拟定的包括蕨类和被子植物草的一个名词），山黧 (*Mercurialis perennis*) 是高草状的边缘。

森林植物也可按其功能分类，分成层片的种类。异养性层片包括寄生和半寄生以及象山毛榉上鸟巢兰 (*Neottia nidusavis*) 的腐生性菌及热带东部的 *Rafflesia*。自营性层片可细分为自我支撑的树、攀援植物和附生植物。藤本植物和

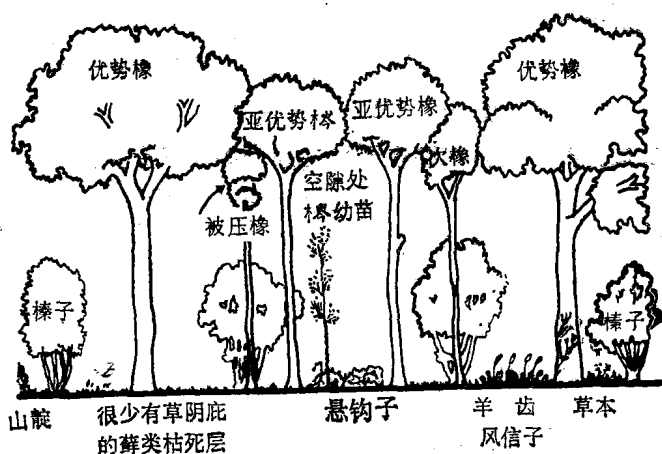


图1.3 表示层次的橡树剖面图（地被物未依比例画）

附生植物之丰富是雨林的另一特征。

林务员把树木分为：树木达到四周树木上部者称为优势木；如果占有优势位置叫亚优势木；如仍处于顶部林冠而低于这个水平称为次优木；实际上大树枝条之下称为被压木。这些名称帮助我们去认识关于不同个体树木在森林中的作用。例如所有果实，实际上由优势木和亚优势木产生，只有那样的个体能在正常季节积累过多的光合作用产品，它超过生长和补给的需要量（见表1.1）。在一些森林中长得快的个体，茎干和枝条的树皮上没有生长地衣和藻类可资区别，其理由很简单，在里面的木质组织的快速累积，导致树皮脱落得更快，附生的植物没有时间得到发展。

林业工作者所使用“优势木”这名词是一个相当专门化的名词，涉及到个体树木与另一些树木相对的位置。注意不要更广泛使用这个名词去描述在特殊的生态系统的进程中占

优势的个别群（常常是种群）。植物学家指出，优势木的树种由于它们高大且丰富，对植被结构有最大的影响。也可以在地面空间每一层使用这个概念。生态系统生态学家对于所有生态系统变化过程，应用同一概念，注意草食者、肉食者和分解者也有同样趋于占优势的种类。如果一个种偶然地表示在个别进程中占完全优势的话，那么那个种的种群生态学的研究，将单独地对生态系统进程给予适当的估计。

有必要知道树种与地被物在每一层中创造着很多有差别的不同小环境，以至森林的外来种在不同程度上受到制约。我们对森林的体会是，在一般范围内，每一小环境也有其微域气候，静风，冬暖夏凉，比较潮湿，但少有干燥。

生态系统的巨大结构对于生态学家调查生态系统变化过程来说，既有有利条件，也有不利条件。光合作用的活动集中在林冠，分解活动集中在枯枝落叶层。那是简单的事情，截取从林冠落下的东西并从而估计这一系统中有机质循环中的成分。用这种情况和草地比较，显然草地生态系统较少采用直接而费时间的方法。但是这个巨大的结构对于落下的死有机物中大小不等：小至纤细的苞片，大至倒木。经常发生的大枝脱落和整个树木的倒下，常常占据很宽地方。在转还物中能看得出的因素又是那么难于精确估计。在这样大块死有机物倒后，它创造了无数的新环境，增加了小区域的复杂性，表1.3的数据清楚地指出了这样的复杂性。

0—325克⁻²的样品取自活的、死的立木上的常态的细枝，其余则包含有来自最后疏伐木树冠上的东西。在1967年使用大样品时对复杂性的注意减少了。当计划取样方和解释这类数据时要记住一点——两套数字本质上代表同一情况。

到目前为止，已经只考虑生态系统的地上部分。生态系

表1.3 人工松林随机抽样的凋落枝叶干重 (表示每一样方枯枝落叶之干重所属的重量分级)

干重分级 g/m ²	1966年 (样方面积 1/4 m ² 共38个样方)										频 率	1967年(样方大小 1 m ² 共 24个样方)										频 率	
	干					重 (g)						干					重						
0—49	0	0	5	10	11	11	11											15	24	26	33	47	5
50—99	14	16	16	19	20	22	24											66	75	77	85		4
100—149	25	26	27	18	31	34	34	34	36	36								106	109	133	133	144	5
150—199	39	48	49															162	183				2
200—249	54	57																201	235	235			3
250—299	66	69																275					1
300—349																		325					1
450—499	118																	—					—
750—799	195																	769					1
850—899																		867	895				2
950—999	240																						—
1150—1199	288																						—
1400—1449	359																						—
2900—2949	733																						—

统的结构反映了地下的一定范围，最大的树木，根系长得最深。可是所有树种吸收营养的细根，常常集中在土壤表层几厘米内。当其土壤很浅时，粗大的支撑根也靠近地表，风倒木常露出根系的盘状结构。但在深的土壤和母质时，个别的根可以长得相当深。

实际工作——描述森林生态系统

在设想中强调地表植被或枯枝落叶及土壤中的动物种群时，只用单独的目测鉴定就可以满足。那些无经验的观察者的主观印象很可能是相当不同的，那么，某些用数量描述的工作是适当的。

1. 这个森林是否完全由一种林分组成？自一个山丘或在沟谷能看见森林吗？有无现代的航空照片？在图上划出不同林分种类出现的大约边界。把每一林型作为一个可分的实体，但抛弃对设计不相关的任何东西。另外，林分必须实地调查并选择一个相当同质的面积用以研究。

2. 根据调查的目的和需要，尽量详细描述地点、立地、地形、排水和土壤条件。

3. 描述每一层次的结构和植物区系——层的一般高度范围、密度与群落或种的扩散模式——在层间特征的相互关系及其立地中的变化。

作剖面图说明主观选出的作为代表森林带上的垂直结构特征。带的长度至少应为一般林冠高度的两倍。在地上用卷尺或测绳进行测量，并注明全部树木（包括灌木）的位置和地被物类型。量出足够的高度，以保证草图有适当的比例。假如几个群都分别这样做了，就会得到这项工作的主要因素