



森林生态学

87382

7/423

[美] S. H. 斯波尔 著 赵克绳 译
B. V. 巴恩斯 周 社

中国林业出版社

森林生态学

〔美〕S. H. 斯波尔

奥斯汀 得克萨斯大学

〔美〕B. V. 巴恩斯

密执安大学

赵克绳 周 社 译

中国林业出版社

SPEPHEN H. SPURR
BURTON V. BARNES
FOREST ECOLOGY 2ed 1973
THE RONALD PRESS COMPANY. NEW YORK

森 林 生 态 学

〔美〕S. H. 斯波尔
奥斯汀得 克萨斯大学
〔美〕B. V. 巴恩斯
密执安大学
赵克绳 周 祉 译

中国林业出版社出版 (北京朝内大街 130 号)
新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

850×1168 毫米 32开本 17.125 印张 350 千字

1982 年 8 月第 1 版 1982 年 8 月北京第 1 次印刷

印数 1—5,000 册

统一书号 16046·1031 定价 2.10 元

译 者 序

本书是美国奥斯汀得克萨斯大学校长兼自然资源学院院长斯波尔博士和密执安大学哲学博士、自然资源学院森林学教授巴恩斯博士合著的一本高等林业院校用的森林生态学教科书。全书共分四编十九章，依次论述遗传生态学、个体生态学、群体生态学及森林植物地理学。森林生态学是植物生态学的一个分支，作者在本书中以人类经营和利用的主要对象林木为中心，详细介绍总结了当代及前辈学者在森林生态方面的研究成果，在遗传生态学、森林与环境的相互作用、生境质量的评定、群落演替、生态系的能量循环和森林生态系的分析等方面，作者都提出了不少精辟的创见。作为一本基础教材，在国外的同类著作中，本书不失为体系比较完整、内容比较充实的教学参考材料，值得我们借鉴。

森林生态学乃是林业科学的一门重要基础学科，国内尚缺这方面的专著。因此，我们对本书抱着学习的态度，将它全文译出，供各地林业院校师生在教学中的参考，同时也可供林业科研部门、生产部门以及一般植物科学工作者在开展我国自己的生态研究和经营管理好森林资源时的参考。

当然，就译者所见，本书也有一定局限性，如文献征引，博采旁搜，固然有其优点，但有时未免过于繁琐。在个别论点上，有时也未免偏颇，如把破坏北美森林的主要责任归于土著的印第安部族，显然是为白人殖民者辩护。这些都希望读者用正确的观点，加以辨别，才能做到去瑕存瑜，为我所用。

由于译者水平所限，译文中错误在所难免，尚希海内专家暨

广大读者批评指正。在翻译过程中，蒙不少师友给予帮助，一并在
此致谢。

赵克绳 周 祉

1980年8月

前 言

森林生态学 (Forest Ecology) 的研究对象是森林经营的生态学基础。本书的编写目的在于为林业工作者、野生动物管理人员及其它与森林生态有关的人员提供一本学习森林生态学、森林学或林学概论等课程而用的教科书。

本书从一九六四年初版问世后,无论在一般公众或学术界,都受到普遍重视。由于大家对生态的日益增长的兴趣和关心,促使我们在管理自然资源时采取更为合理的方法。对森林的形成、竞争、演替和生长起着支配作用的生态学原理,乃是管理树木和经营森林的基础。尽管经营管理的目的不同,规模不等,从城市的行道树到整个流域的大面积森林,都必须以生态学原理为基础。本书的主旨在于阐明单株树木、森林群落以及森林生态系的基本生态关系。

本书分四个主要部分。第一编“林木”,说明单株树木间的各种变异以及引起种内和种间变异的各种原因。第二编“森林环境”,讨论个体生态学 (Autecology),即太阳辐射、大气条件、气候和土壤对单个森林植物体的影响。第三编“森林群落与生态系”,论述群体生态学 (Synecology),探讨在一定时间和一定空间内存在的森林和森林生态系内影响竞争和存活的诸种因子。并且注意到整个森林生态系新的研究。最后一编“森林”,论述植物地理学 (Phytogeography),简述了北美洲森林的实际历史发展及其分布。

在这个再版本里,我们一方面增添了一些新材料,援引了一

些新思想，一方面又尽量保持了初版那种明白晓畅的文风。有关生态学的文献，卷帙浩繁，采择须求精当。本书征引的书目有八百多种，但这仅仅代表了作者收藏的数千种参考文献的一小部分。征引文献以一九四五年以来的主要英文著作为主，同时也适当采用了早期的一些重要著作，以至以国外森林为论述对象的一些有代表性的非英语著作。

在修订再版时，蒙各位同事给予许多帮助，特别感谢 Robert Zahner, Willard H. Carmean, Margaret B. Davis, William S. Benninghoff 暨 James W. Hanover 诸君对本书的指正。

S. H. 斯波尔

B. V. 巴恩斯

1973年4月于奥斯汀得克萨斯大学

目 录

译者序

前言

第一章 森林生态学的概念	1
生态学	1
森林	3
森林生态的分析方法	4
今日之森林	6
森林生态学的有关著作	7
生态学在森林经营中的应用	8

第一编 林 木

第二章 林木的变异性和多样性	11
表现型变异	12
表现型的可塑性 (14)	
变异的来源	16
演化的次序	19
有性系与无性系 (21)	
遗传生态学	22
遗传生态分化的模式 (24) 生态型的概念 (26) 遗传生态分化的实例 (28)	
影响分化的因子: 基因流动和自然选择 (37)	
生态与树种	40
杂交 (43) 多倍体 (46) 适合性与适应性 (48)	
小结	50

第二编 森林环境

第三章 太阳辐射	52
个体生态学	52
生境因子 (52) 生境因子的分类 (53) 生境因子间的相互关系 (54)	
生境因子在森林生态学中的重要性 (56)	
太阳辐射和森林环境	57
到达地球的太阳辐射的性质 (57) 能量收支 (63) 辐射的遮挡 (65)	
林冠下的光照质量 (66) 遥感 (68) 光与树木的生长 (70) 光与	
树木的形态 (76) 光控制与树木的反应 (79)	
小结	81
第四章 温度	83
地表温度 (83) 林内温度 (85) 地形对温度的影响 (86) 纬度和	
高度对气温的影响 (88) 温度的时代变化 (89) 温度与植物生长 (91)	
植物的寒害 (96) 生活型 (100)	
小结	100
第五章 大气中的水分及其他因子	103
有关水汽的术语 (103) 植物与大气间的水分交换 (104) 降水 (105)	
雨、雪与森林 (107) 雾、露与森林 (108) 降水的地理变化 (110)	
二氧化碳 (111) 风 (113) 大气污染 (117) 雷电 (119)	
小结	120
第六章 气候	123
气候的综合 (123) 气候分类 (126) 多变量的气候分类法 (130)	
气候与植被分布 (132) 天气和天气改造 (134)	
小结	135
第七章 土壤因子	137
母岩：地质与土壤	138
残积土 (138) 运积土 (140) 土壤的物理性质 (141)	
土壤剖面的形成	142
森林土壤剖面 (143) 非森林土壤 (146) 灰化 (146) 砖红壤化 (150)	
土壤分类	151
小结	153
第八章 养分循环	155
养分的吸取	156

树木的养分积聚 (158) 养分对树木生长的效应 (160) 土壤酸度 (161)	
根际真菌和养分吸收 (163) 森林土壤的施肥 (164)	
养分 的 返 还	165
枯枝落叶 (165) 降水 (167) 林地地面 (167) 土壤生物 (168)	
有机质的分解 (171) 氮素循环 (173)	
养分 的 输 出	176
分解的最终产物 (176) 排水和采伐造成的养分损失 (176)	
生态系内的矿物质循环	177
枯枝落叶层的移除 (180)	
植物的化学生成物和树木生长	181
小 结	184
第九章 土壤和植物间的水分循环	186
土壤中的水分与空气	187
持水能力 (187) 植物的可利用水 (189) 森林的蒸发蒸腾 (192)	
水分吸收的季节变化 (195) 地下水和树木 (196)	
水分缺乏和树木生长	199
降水和森林	202
森林和水源 (203) 降水与森林分布 (206)	
小 结	207
第十章 作为生境因子的土壤、大动物和火	209
地形位置	209
坡位 (209) 坡度与坡向 (210)	
土壤的质地与结构	211
土壤质地 (211) 土壤结构 (214)	
大动物和林地板实	215
火与生境	219
小 结	225
第十一章 森林生境	227
直接测定森林生产能力	228
用树高衡量生境质量	230
生境指数曲线 (233) 树种间的比较 (237) 阶段高生长 (238)	
植被是一种生境质量指标	239
生态群和指示植物谱 (242)	
用环境因子衡量生境质量	245

气候因子 (247) 土壤因子 (250)	
多因子的生境分类法	255
巴登—符腾堡法 (255) 加拿大的林地分类 (262)	
生境是个动态概念	266
小结	266

第三编 森林群落与森林生态系

第十二章 竞争与生存	268
群体生态学	268
群体生态学的研究范围 (268)	
森林群落	270
生境 (271) 植物和动物 (272) 历史和时间因子 (272) 群落和表现型 (272) 群落是一个个体吗? (273)	
生态系的变化	274
竞争	278
上层林木间的竞争 (278) 下层林内的竞争 (281)	
耐荫性	282
耐荫性的识别 (283) 林木的耐荫性记分法 (285) 树种的耐荫性等级 (286)	
耐荫性的本质 (287) 不同耐荫性的林分实例 (291)	
上层林木的死亡	294
上层林木间的竞争 (294) 衰老 (295) 外部因子 (296)	
林木从下层林向上层林的过渡	297
超过上层林 (297) 林冠疏开后进入上层林 (298) 侵入林窗后进入上层林 (298) 象攀缘植物一样进入上层林 (299)	
小结	299
第十三章 森林的演替	300
森林演替概念的演变	301
历史渊源 (301) 正统的生态理论 (303)	
演替阶段	303
原生演替	306
加拿大东部的沼泽演替 (306) 热带红树林演替 (307) 阿拉斯加东南部冰川退却后的森林演替 (308) 裸岩演替 (310) 土壤崩坍后的森林演替 (310) 严重火灾后的演替 (311) 密执安湖滨砂丘上的演替 (312) 采矿弃土上的演替 (312) 火山灰烬上的演替 (313)	

森林内部的自然演替.....	314
关于演替顶极的概念.....	315
森林的不稳定性.....	318
北美的北部森林 (321) 欧洲的云杉—冷杉—山毛榉林 (322) 滨潮各	
州的阴性阔叶树 (322)	
小结.....	323
第十四章 干扰作用	324
改变森林结构的干扰.....	324
火灾 (325) 风倒 (333) 采伐作业 (335) 清理林地 (338) 美国东部旧	
农田的演替 (338) 热带雨林撂荒地的演替 (343) 雨林地带	
演替的数量试验研究 (344)	
改变森林树种组成的干扰.....	346
种的消亡 (346) 种的增加 (347)	
气候变化的干扰.....	352
小结.....	353
第十五章 森林的空间变化	355
森林群落的概念.....	355
Zürich-Montpellier 植物社会学派 (361)	
森林群落的空间连续性.....	363
连续区的概念 (364) 植被的数量分析法 (368)	
离散的森林群落.....	369
森林—草地群落交错区 (371) 高山树木线 (372)	
连续的森林群落.....	373
东部落叶林 (374) 西部针叶林 (381)	
小结.....	389
第十六章 森林生态系的分析	391
生态系和系统分析.....	391
模式系统的建立.....	394
生产率.....	399
生态系分析的实例.....	409
森林研究计划 (410) 落叶森林生物群落研究计划 (412) 用计算机模拟森	
林生长及其演替 (419)	
小结.....	422

第四编 森 林

第十七章 森林的历史发展.....	424
植物地理学.....	424
古生态学.....	425
现代树种的进化.....	425
冰川期和冰川期后的森林.....	429
测定证据的种类 (429) 更新世的冰川作用 (434) 后冰期和冰后期的森林 及其气候变化 (437)	
气候变化的近代证明.....	443
小结.....	444
第十八章 1600年以来的美国森林.....	447
殖民前的森林.....	447
森林目击者的记录 (448) 测量记录 (451) 次生林 (456)	
人类的活动.....	457
欧洲及其邻近地区的情况 (458) 美国 (459)	
小结.....	464
第十九章 世界森林.....	465
植被的分类.....	465
地理气候分类法 (466) 外貌结构分类法 (466) 植物区系分类法 (469)	
森林分类 (469)	
热带林.....	470
热带林的分类 (471) 沼泽林 (471) 雨林 (472) 季雨林 (476)	
旱生林 (477)	
耐寒林.....	478
北方针叶林 (479) 温带森林 (482)	
小结.....	490
参考文献.....	492
附录: 树种英拉汉名称对照表.....	530

第一章 森林生态学的概念

一片森林是一个以乔木和其他木本植物占优势的生物群落。生态学(Ecology)是研究在一定环境下所有有机体与它们的整个环境之间的相互关系的科学。因此,森林生态学(Forest ecology)要把森林当作一个生物群落来研究,要研究组成这个群落的各种树木与其他有机体之间的相互关系,要研究这些有机体与它们所在的自然环境之间的相互关系。

生 态 学

一门科学探究的领域愈广,就愈难划清它的界限,愈难给它下定义。在生物科学中,生态学的研究范围最广,其界限也最不明确。自从1866年Ernst Haeckel从古希腊文oikos(意即房屋和住所)提出了oecology(即生态学)一词以来,这个术语有时几乎应用到科学研究的每一个方面,包括一个有机体与另一个有机体的关系,或一个有机体与它的环境的关系。但是要知道,生态学是只限于从单个完整的有机体出发来研究生命现象,而不是从植物体的各个部分来研究的。相对之下,对植物体的各个部分的生命过程的研究,则是属于植物生理学这个学科的范围;研究细胞内各种现象的叫做细胞学;而分析最终的化学结构与生命过程的,则属于生物化学的内容。

当然,从这些方面的任何一面来研究一个有机体的生命,都是完全必要的(图1-1)。所谓“整体化水平”(level-of-integra-



图 1—1 生物体系的整体化水平图谱。生态学的研究集中在图谱的右半部分，即从个体系到生态系这三个水平。(据Odum, 1971。)

tion)的概念，对于从逻辑上帮助我们掌握生态学的涵义是非常重要的 (Rowe, 1961)。Decker (1959) 曾作这样的比方：

一个生命史可以描述为一连串包括整个植物体的许多事件的总和。例如：一粒种子发了芽，幼苗长成了幼树，幼树又毁于火灾。同样的这个生命史，还可几连串关于器官的事件来叙述，也就是说，叶子发生了什么，根发生了什么，茎又发生了什么。另外也可以用更多的关于各个组织的事件来说明。这样一再分解下去，可以分成为细胞的事件。也就是说，如果材料充分，一个生命史可以描述为无数细胞事件的总和。对环境因子也可以作类似的分解，例如：一个叶肉细胞受到光照，一个质子冲击了一个叶绿素细胞等等。

站在哪一个水平去研究，就可以理解哪一个水平上的相互关系。因此研究生态学，就是要通过观察，了解整个有机体与其环境之间的相互关系，以至掌握涉及整个植物体或动物体的一连串事件之间的因果关系。其他方面的因果关系，必须站在其他学科的水平上去研究。因此，生态学的研究通常包括整个复杂的生物群落，总是从整体或更广的角度上去理解生命现象；与此相反，一个生物化学家的注意力比较集中，他只研究构成生命的各种基本材料。

按照 Haeckel 所下的定义，生态学研究的是有机体及其环境之间的相互关系。生态学还可严格地区分为研究单个有机体与环境间的关系 (个体生态学) 与研究整个群落与环境间的关系 (群

体生态学) 两个部分, 这种观点在欧洲学者中间流行甚广。按照他们的观点, 研究一群植物(即植物群落)的发展、组成、特性以及相互作用的科学, 叫做植物社会学(Plant sociology)或植物群落学(Phytosociology)。而按照英美学者的解释(也就是本书采取的解释), 认为生态学是研究有机体之间以及有机体与环境之间的相互关系的科学(Hanson, 1962; Daubenmire, 1959, 1968)。

森 林

森林是根据生命的外部形式来区分的一种基本的生物群落。森林的特点是木本植物占优势, 这些木本植物一般要比人体高得多; 森林遍布于南北极圈以外的所有气候湿润的陆地表面。本书讨论的是一般的森林, 但以北美洲的温带森林为主。

如同所有的生物群落类型一样, 森林可以从不同角度上给它下定义。最明显的是, 研究森林时可以简单地只考虑树木, 只考虑决定群落外貌特征的那些植物。因此, 当我们想到一片山毛榉—槭树林, 一片云杉—冷杉林, 或者其他各种森林类型(forest type)时, 就是在单独以优势树种的名称来区分群落。

给森林下定义的第二个途径是以林木与其他有机体之间的明显的相互关系为基础。某些草本植物和灌木通常和山毛榉—槭树林相结合, 而另一些草本植物和灌木则集中在云杉—冷杉林的附近。对鸟类、哺乳类、节肢动物、真菌、细菌等也表现了类似的相互关系。森林可以认为是生活在一个生物群丛(biotic association)亦即生物群落(biocoenosis)中的植物和动物的集合体。所以, 森林群丛(forest association)或森林群落(forest community)就是一起生活在一个共同环境中的植物和动物的集合体。这样的定义要比单纯以树木命名的森林类型明确得多。

森林群落所在的物理环境是由树木地上部分周围的大气和地下部分周围的土壤所组成的。这个物理环境不是静止的，而是经常在变化的，这是由于地球的旋转、太阳辐射的波动、大气的变动和土壤的风化，当然也是由于森林群落自身对于当地气候和土壤所产生的影响。森林群落和它的生境一起，构成一个生态系统 (ecosystem)，亦即生物地理群落 (biogeocoenosis)。在这个生态系内，作为其成员的所有有机体和它们的环境之间，起着相互作用，形成一个大規模的复杂的能量循环。森林生态系 (forest ecosystem) 的概念包括了生命的能量循环中的有机和无机两个方面，同时也就是对森林群落的最精确、最不含糊的定义。

森林生态的分析方法

根据上述，所谓森林生态学，也就是对森林生态系的研究分析。为了便于分析，可以首先将生态系分为有机和无机两个方面，然后再考虑森林群落和整个生态系。分析的顺序是：(1) 林木(也就是森林树种)的多样性和变异性；(2) 森林环境；(3) 森林群落和森林生态系；(4) 森林的历史状况。

本书主要是为对森林有关的人编写的，特别是作为讲述森林经营的生态学基础知识的教科书，在谈到生态系的有机的一面时，就应以林木为主，因为林木是森林经营的对象，营林工作者和林业科学工作者主要关心的就是林木。本书尽管反复提到地面植被、森林动物、以及林地上和土壤中的复杂的生物群，但是对森林群落的这些方面仅作简要论述，而且只谈它们与林木的相互关系。

林木的外观、生长快慢和高矮大小，部分地与林木的生长环境有关。用现代生物学的术语来说，表现型 (phenotype，即个体呈现的外部形态) 是环境影响作用于基因型 (genotype，即个体的遗传性) 的总产物。这个论断是认识森林的基础，当然也就规