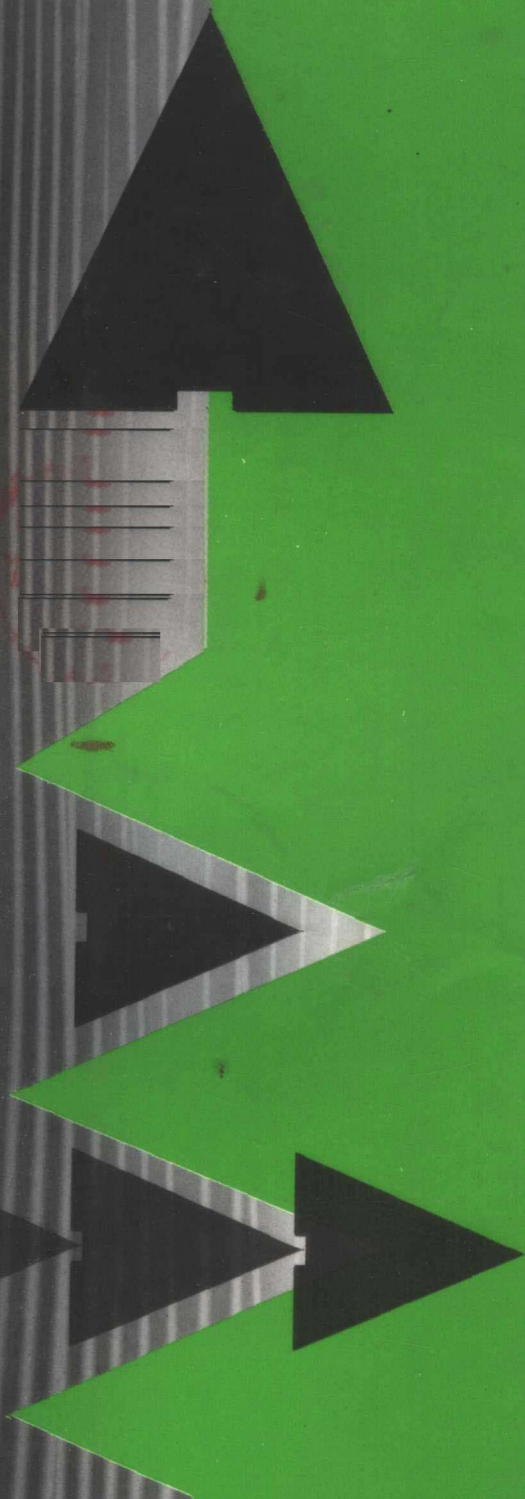


常绿阔叶林演替系列

比较生态学

丁圣彦 著

◎ 河南大学出版社



常绿阔叶林演替系列比较生态学

丁圣彦 著

河南大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

常绿阔叶林演替系列比较生态学/丁圣彦著. —开封:
河南大学出版社, 1999.7
ISBN 7-81041-644-8

I. 常… II. 丁… III. 常绿阔叶林-森林演替-植
物生态学 IV. S718.54

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (1999) 第 45336 号

河南大学出版社出版

(开封市明伦街 85 号)

郑州市邙山书刊装潢厂印刷 河南省新华书店发行

1999 年 7 月第 1 版 1999 年 7 月第 1 次印刷

开本: 787 × 1092 1/16 印张: 10.5

字数: 243 千字 印数: 1—3 000 册

定价: 19.80 元

致 谢

首先衷心地感谢我的博士导师宋永昌教授对本书给予的悉心指导。从该书题目的选择、研究方法技术路线的设计、研究内容的确定、野外样地的勘察定位乃至论文的完成无一不凝聚着先生辛勤的汗水。先生专心致志的学术精神、严谨细致的治学风格、实实在在做人的高贵品质、宽厚待人的大度作风等将伴随我今后的人生,成为我工作和生活的航标。三年栽培情,终生决难忘。

原硕士导师云南大学生态学与地植物学研究所彭鉴教授对原博士论文的写作提供书信指导。在写作过程中林业部陈蕙媛老师给予了特别的关心和鼓励。同时得到了许多专家和朋友的熱情指教和多方帮助。在论文的开题报告会上,西南师范大学钟章成教授、上海师范大学杨炳声教授、安徽师范大学韩也良教授和河北师范大学刘濂教授等对论文的设计提出了许多有建设性的意见。美国哈佛大学生物有机体进化系 F. A. bazzaz 教授和美国斯坦福大学生物系 H. A. Mooney 教授馈赠了他们近年来大量的研究论文资料和研究报告,并提供了有关方面的书信咨询。论文的野外工作得到同窗倪健博士、张庆费博士、吴化前博士的大力帮助,并得到天童国家森林公园的支持。论文土壤实验工作得到河南大学地理系袁立海教授的指导和曹文志博士的鼎力帮助,王艾萍、聂晓光等老师在药品及仪器的使用上提供了方便,地理系的领导给予了支持;生态解剖试验得到河南大学生物工程系尚富德学兄及其学生的大力帮助;论文计算方面得到华东师范大学数理统计系张志华博士的帮助。在仪器的使用与管理上,华东师范大学环境科学系顾泳洁老师、钱晓海老师,地理系肖金喜老师等提供了较多的方便。在论文的写作过程中,王祥荣教授、王希华老师、由文辉博士、蔡飞博士、陈小勇博士等提出了许多宝贵意见。云南大学生态学与地植物学研究所彭鉴教授、复旦大学生物系郑师章教授、杭州大学生物系陈启常教授、安徽师范大学地理系韩也良教授、厦门大学生物系林鹏教授、华东师范大学生物系颜季琼教授、西南师范大学生物系钟章成教授惠为原论文审阅了初稿。河南大学出版社的董庆超同志为本著作的编辑付出了极其细致而艰辛的劳动。河南大学环境与规划学院的李斌同志为本著作清绘了所有的插图。在此谨向他们表示衷心的感谢!

此外,还要感谢我的妻子李淑华同志。在我求学期间,她挑起了照顾老人、孩子及教学、田间耕作的四重担子,艰难地支撑着我们的家庭。在一定程度上可以说,没有她的全力奉献,我的学业难以完成,本书也难以问世!

总之,本书的完成凝聚了许多老师和朋友的心血,它是集体智慧的结晶,他们的帮助将使我终生难忘。

序

群落演替一直是植被生态学研究充满激烈争论的话题,尤其是在植被变化业已直接影响到人类生活诸方面、植被退化已经到了非常严重的今天,演替的研究更是众所瞩目的热点。1992年秋,本书作者丁圣彦同志来到华东师范大学攻读博士学位,当我们在一起讨论论文选题时,他毅然提出要进行有关演替机制的研究,在这方面作些探索,我想这也就是他今天出版这本书的缘由。

关于常绿阔叶林的演替,以往多是根据在各地的观察,对它的过程所作的概括叙述。李兴东通过他在浙东四明山和天童国家森林公园内的实地调查研究把该地常绿阔叶林次生演替过程划分出7个演替阶段,并对各阶段群落的形态结构、种群动态、群落生产力以及生境条件等进行了分析测定。但是何以发生这些阶段群落间的彼此代替很少有研究涉及。时至今日阐明群落演替过程的研究,从理论和实践两方面看都显得非常重要。

由于演替机制特别是常绿阔叶林演替机制十分复杂,研究从何处着手就成了丁圣彦同志面临的首要问题。考虑到各个演替阶段都是以优势种为特征,它们的存在创造了特定的群落环境并决定了其他成分的存在。它们是群落存在的前提,也是群落更替的关键,对不同演替阶段群落中优势种进行比较生态学研究,被丁圣彦同志选定为研究工作的突破口,这也是他的此项研究独特之处。

在2年多的时间内,丁圣彦同志对天童常绿阔叶林次生演替过程中的白栎、马尾松、苦槠、石栎、木荷、栲树等6个主要优势种进行了群落生态、种群生态、生态解剖、生理生态的比较研究,重点比较测定了它们的水分、光合、呼吸等生理生态特征,以及对高温、低温、干旱等逆境的抗性,取得了一批实测数据,为解释优势种替代过程提供了依据,在演替机制探索方面前进了一步,同时也为这些优势种的合理开发利用和保护以及当地植被的恢复和重建提供了实验根据。

常绿阔叶林的演替是十分复杂的,并非短期内的一项研究就能加以阐明,应该说此项研究只是有了一个很好的开端。特别需要指出的是,丁圣彦同志的此项研究是在华东师范大学环境科学系生态站建站初期进行的,那里的一切都比较简陋,半山上一所孤零零的房子,常年大部分时间都是孤单一人在那里工作,仪器设备也比较陈旧,更增加了研究工作的艰苦。但他坚韧不拔,埋头苦干,一丝不苟,不仅完成了论文的研究,同时也给当地的群众留下了深刻的印象,至今仍交口赞赏。如果条件更好些,他的研究工作也会更出色。在他的这本论文即将出版之际,谨志数语以为序。

李兴东

1999年2月

自 序

本书是在原博士学位论文“浙江天童国家森林公园常绿阔叶林不同演替阶段群落主要优势种的比较生态学研究”的基础上进一步整理而成的。它是以浙江天童国家森林公园为研究基地,以常绿阔叶林为研究对象,采用实验植物群落学的方法,借比较生态学的手段,系统地研究了常绿阔叶林的群落生态学、种群生态学、生态解剖学和生理生态学。群落生态学的比较研究阐明了常绿阔叶林演替系列间的相互更替过程;种群生态学的比较研究探讨了优势种群的植株结构及其更新能力的演变规律;生态解剖学的比较研究解释了演替系列主要优势种对环境的适应性及结构与环境的统一性;而生理生态学的比较研究则揭示了演替系列群落主要优势种相互更替的原因。因此本书不但揭示了常绿阔叶林演替的规律,也进一步揭示了常绿阔叶林演替的机理,并为确定常绿阔叶林的演替阶段、演替方向及其控制,常绿阔叶林的抚育与改造,人工群落的恢复与重建提供了科学依据。

我国的植物生态学在新中国成立后开始得到重视,随着 60~70 年代生物资源的普查得到进一步的发展,80 年代末期自然保护区的建立和国家森林公园的问世使植物生态学有关方面的定位研究在国内相继展开,植物生态学的研究也从野外定性的描述、定量的分析深入到通过定位的观察和实验来揭示植物生态学的有关机理。一些大专院校和科研院所的学者们发表了数以千计的有关研究报告和学术论文,这些研究成果为植物生态学的学科发展提供了丰富的方法和素材,但对一种植被类型从群落生态、种群生态、生态解剖到生理生态的系列研究的专著尚未问世。本书就是在掌握了国内外植物生态学研究动态和研究方向的基础上,通过对常绿阔叶林定位系列研究,以大量第一手资料为素材撰写而成。书中提出了一些前人所未发现的规律和观点,国内有关专家认为它具有一定的学术价值和理论价值,而且本书还就有关森林资源的开发利用、保护与改造提出了一些较新颖的看法,为森林公园和自然保护区的管理以及林业生产的发展提供了一些可操作性较强的方法。

1988 年英国牛津大学曾出版一本《比较植物生态学》(*Comparative Plant Ecology*),它是关于英国不同地区的生物种群生态方面比较的专著;但我国尚无植物群落比较生态学方面的著作。《常绿阔叶林演替系列比较生态学》通过从常绿阔叶林演替系列的群落生态学、种群生态学、生态解剖学和生理生态学四个方面的自然现象的总结及演替机理方面的探索,一定程度上由浅入深地揭示了植物群落演替的原因,并提出了常绿阔叶林演替过程中演替方向的预测、演替阶段的控制和植物群落重建的构想。国内有关群落生态学和生理生态学方面的专家认为,书中所提出的有关植物群落演替的观点和见解,学术观点正确,见解新颖,具有独创性。

该书的读者对象是林业部门、自然保护区的科研人员和管理人员,大专院校生物系、地理系师生。限于作者的学识水平和常绿阔叶林植被资料的相对贫乏,许多有关植被动态理论问题的探索还很粗浅,错误之处亦在所难免,殷切希望同行专家、学者予以批评指正。

目 录

前 言.....	(1)
第一节 研究的目的、意义、对象和内容	(1)
一、研究的目的和意义	(1)
二、研究的对象	(2)
三、研究的内容	(3)
第二节 研究历史综述	(3)
一、国外研究概况	(3)
二、国内研究概况	(5)
第一章 研究方法	(7)
第一节 天童国家森林公园自然环境及样地概况	(7)
一、自然环境概况	(7)
二、研究固定样地概况	(9)
第二节 研究技术路线	(10)
第三节 野外固定样地调查及资料处理	(10)
一、野外固定样地调查	(10)
二、资料处理	(11)
第四节 不同演替阶段群落生境的测定	(13)
一、群落小气候因子的测定	(13)
二、不同演替阶段群落土壤因子的测定	(13)
第五节 优势种叶片生态解剖结构装片的制作方法	(16)
一、材料的选择与固定	(16)
二、叶片气孔水装片的制作	(16)
三、永久装片的制作	(16)
第六节 优势种生理生态指标的测定方法	(17)
一、优势种水分生理生态指标的测定方法	(17)
二、优势种叶绿素的测定	(17)
三、优势种光合作用速率的测定	(18)
四、优势种呼吸作用速率的测定	(19)
五、优势种生态适应性的测定	(19)

第二章 不同演替阶段群落生态学特征比较	(20)
第一节 演替阶段群落种类组成分析比较	(20)
一、植物区系的基本特征	(20)
二、不同演替阶段群落种类组成比较	(24)
三、不同演替阶段群落的物种多样性	(27)
第二节 不同演替阶段群落的外貌和结构	(29)
一、不同演替阶段群落的外貌	(29)
二、不同演替阶段群落的结构	(35)
第三节 不同演替阶段群落生境的比较	(43)
一、光照强度	(43)
二、温度	(45)
三、湿度	(46)
四、土壤理化性质	(46)
第四节 小结	(51)
第三章 不同演替阶段群落优势种的种群生态学比较	(54)
第一节 优势种群的径级结构动态比较	(54)
一、同一优势种群在不同演替阶段群落的径级结构动态比较	(54)
二、不同优势种群在同一演替阶段群落的径级结构动态比较	(56)
第二节 优势种群的年龄结构动态比较	(56)
一、优势种胸径与年龄的关系	(57)
二、优势种群的年龄结构动态	(58)
第三节 不同演替阶段群落优势种群更新苗木的密度结构动态比较	(60)
第四节 小结	(62)
第四章 优势种叶片的生态解剖结构的比较	(64)
第一节 优势种叶片的形态特征	(64)
一、叶片形态特征	(64)
二、叶面积	(66)
第二节 优势种叶片的生态解剖结构的比较	(67)
一、同一演替阶段不同优势种叶片的生态解剖结构的比较	(68)
二、同一优势种在不同演替阶段叶片生态解剖结构的比较	(72)
第三节 小结	(76)
第五章 不同演替阶段群落优势种的生理生态学特性的比较	(77)
第一节 优势种水分生理生态特性的比较	(77)
一、叶片含水量的比较	(77)

二、蒸腾作用的比较	(78)
三、对干旱的抗性比较	(80)
第二节 优势种光合生理生态特性的比较	(81)
一、叶绿素含量的比较	(81)
二、光补偿点的比较	(93)
三、光合作用速率的比较	(97)
第三节 优势种呼吸作用特性的比较	(101)
一、同一优势种在不同演替阶段群落中的呼吸作用速率的比较	(102)
二、同一演替阶段不同优势种的呼吸作用速率的比较	(105)
第四节 不同优势种对逆境的抗性比较	(109)
一、对高温的抗性比较	(111)
二、对低温的抗性比较	(113)
第五节 小结	(114)
第六章 结果讨论与分析比较	(118)
一、常绿阔叶林演替系列群落中优势种的群落学比较	(118)
二、优势种的种群生态学比较	(120)
三、优势种的形态特征及生态解剖结构比较	(121)
四、优势种的生理生态学特性比较	(123)
五、常绿阔叶林演替原因的分析	(125)
第七章 比较生态学在群落改造和人工群落建成上的应用	(128)
一、不同演替阶段现状群落的抚育和改造	(128)
二、人工群落的恢复和重建	(131)
参考文献	(134)
植物名录	(141)
附录 优势种的特性和利用	(144)
英文摘要	(150)
后记	(155)

前 言

第一节 研究的目的、意义、对象和内容

位于浙江宁波鄞县的天童国家森林公园,是1981年由国家林业部试点建立的国家森林公园之一,保存着我国东部地区典型的亚热带常绿阔叶林。自华东师范大学环境科学研究所在这里建立生态实验站以来,此地即成为该所重要的科研、教学实验实习及学术考察和交流的基地。该所于1992年完成了国家自然科学基金资助的科研项目“中国东部亚热带常绿阔叶林实验植物群落学研究”(宋永昌等,1995),同时积累了大量的本底资料,为本书的题目确定、研究方案的设计奠定了坚实的基础。

一、研究的目的和意义

亚热带常绿阔叶林(Sub-tropical Evergreen Broad-Leaved Forest)是中国乃至世界植被的一个重要类型,是亚热带地区陆地生态系统的主要组成部分。常绿阔叶林蕴藏着丰富的生物资源,它不仅为人类提供着大量的经济产品,而且还间接地对人类的生存环境等方面产生重要的影响。

亚热带常绿阔叶林在我国有着最广泛的分布,而中亚热带常绿阔叶林则是亚热带地区最典型的地带性植被类型,其分布范围大致位于北纬 $23^{\circ}40'$ ~ $32^{\circ}00'$,东经 99° ~ 123° 之间的中亚热带地区(中国植被编委会,1980)。

中亚热带地区,尤其是它的东部地区,人口密集、农业发达、森林采伐历史悠久,加之这一地区以中低山为主要地貌类型,交通比较便利,这又促进了对森林的开发利用。目前,这一地区原生的常绿阔叶林已基本上不复存在,大部分森林是处于人工管理或自然状态下的次生演替过程中或已被改造为人工针叶林(如杉木林、马尾松林等)。

经过几十年的研究,人们对中亚热带东部地区的常绿阔叶林的区系成分、物种组成、外貌和结构以及作为生态系统成员的功能等方面已有了较明确的认识(宋永昌,1980,1982;何绍萁等,1984;兆赖之,1986等),同时也对这一地区不同演替阶段次生演替过程中的变化规律开展了一些系统的研究工作。其中既有大量的定性研究(刘金林等,1983),也有定量的研究(李兴东等,1993),但是这些研究均属于在群落生态学方面的探讨。

常绿阔叶林的一个主要特点是种类组成丰富,而优势种类不甚明显。但在人为干扰较严重的今天,常绿阔叶林种类组成逐渐减少,而群落的优势种特别是在群落的发育过程中起决定作用的上层优势种类变得愈加突出而且单调化,这就愈加显示了这些优势种在

群落中的作用和地位。在一定程度上,群落的优势种可作为群落类型,特别是可以作为演替系列阶段群落划分的主要依据。因此,在一个演替系列中,优势种间的更替即可代表演替系列中阶段群落间的更替。在以前常绿阔叶林演替的研究中,大都着重群落生态学方面,而这种研究难以深入认识群落的演替本质或机理。要揭示常绿阔叶林的演替机理,从研究常绿阔叶林的演替系列群落优势种代替着手,当是一个重要的途径。在中亚热带东部常绿阔叶林分布地区,浙江天童国家森林公园较好地保存了典型常绿阔叶林的不同演替阶段群落,因而这里被选为本课题研究的基地。

本书即是在前人研究工作的基础上,从常绿阔叶林不同演替阶段群落生态学研究着手,结合各阶段主要优势种的种群生态学、生态解剖学和生理生态学的系统比较研究,揭示了这些主要优势种在不同演替阶段群落中其生物生态学特性和生理生态学特性的变化规律,并试图在理论上阐述常绿阔叶林演替的规律并进一步揭示常绿阔叶林的演替机理,丰富群落演替研究的内容。这些研究为常绿阔叶林演替方向及演替速度的控制、各演替阶段现状植被的改造及常绿阔叶林的恢复和人工群落的重建等林业生产规则管理提供了科学依据。

二、研究的对象

本书以浙江省天童国家森林公园的常绿阔叶林为研究对象。在前人研究工作的基础上(宋永昌等,1995;李兴东等,1993;王祥荣等,1993),经进一步路线调查,可将本区的常绿阔叶林分为以下几个演替阶段:

(1) 次生灌丛。该阶段常见的植物种类有白栎、杜鹃、马尾松、木荷、石栎、苦槠、苦竹等,植物种类混杂,优势种不甚明显,森林群落结构尚未形成。本阶段为常绿阔叶林演替的前期阶段。

(2) 马尾松林。森林群落结构已经形成,乔木层以中幼龄的马尾松占优势,幼年的木荷也接近进入乔木层中,并伴生大量的榿木、山矾、杜鹃、芒萁等。本阶段为常绿阔叶林的中前期阶段。

(3) 马尾松+木荷林。群落结构发育良好,马尾松已进入中老龄阶段,木荷多为中龄木,伴生植物多为榿木、杜鹃、山矾、芒萁等。本阶段为常绿阔叶林演替的中期阶段。

(4) 木荷+马尾松林。群落结构基本稳定,马尾松已进入老龄衰败阶段,乔木层木荷占绝对优势,占优势的还有石栎、苦槠等,伴生植物多为柃木、榿木、杜鹃、山矾、芒萁、狗脊等。本阶段为常绿阔叶林演替的中期阶段。

(5) 木荷+栲树林。群落结构进一步分化,群落优势种类大大调整。此阶段马尾松已很少见到,木荷多数进入老龄化阶段,栲树发育旺盛,石栎及苦槠发育不良,伴生植物多为柃木、连蕊茶、狗脊、里白等。本阶段为常绿阔叶林演替的后期阶段。

(6) 栲树林。群落结构基本稳定,木荷呈逐渐衰败的趋势,更新能力较差,栲树也进入中老龄阶段。但是,栲树更新能力较强,为绝对优势种。伴生植物多为连蕊茶、柃木、老鼠矢、里白、狗脊等。本阶段为常绿阔叶林演替的最终阶段,即相对稳定的顶极群落阶段。

本书在不同演替阶段群落生态学调查的基础上,确定主要具体研究对象为:白栎

(*Quercus fabri*), 马尾松(*Pinus massoniana*), 苦槠(*Castanopsis sclerophylla*), 石栎(*Lithocarpus glaber*), 木荷(*Schima superba*), 栲树(*Castanopsis fargesii*)。

三、研究的内容

1. 常绿阔叶林不同演替阶段的群落生态学特征比较

通过对常绿阔叶林演替系列不同阶段的群落生态学调查(调查指标有植物种类、数量、树高、枝下高、基部直径、胸径、冠幅、树冠形态、枝条分布形式、叶在枝条上的排列方式等),进行群落的种类组成分析、外貌结构分析、计算优势种的重要值、各群落的物种多样性分析,并用群落中种的垂直分布图、水平分布图明确定位,以提供直观图象。通过比较主要优势种在不同演替阶段的群落学地位及地位的变迁,说明各优势种在群落结构的形成和群落演替中的作用。

2. 不同演替阶段群落优势种的种群生态学特征比较

通过各优势种群的年龄结构、径级结构及苗木的更新动态的研究,说明优势种群间的潜在更替规律和群落趋于稳定的原因。

3. 不同演替阶段群落主要优势种叶片的形态特征及生态解剖结构的比较

通过比较优势种叶片的形态特征和生态解剖结构(指标有叶片大小、比叶重、叶片的厚度、气孔密度、叶肉组织的性质及叶片维管束的性质等),研究随着群落演替的进展优势种叶片的生态解剖结构及其功能的相关性,从而为阐明优势种的更替奠定形态解剖结构上的基础。

4. 不同演替阶段主要优势种的生理生态学特性比较

通过测定演替系列中不同阶段群落主要优势种的生理生态学特性(指标有叶片含水量和蒸腾强度、光补偿点和光合速率、呼吸速率等),比较这些优势种物质积累能力的变化和生长速度的变化,为研究不同优势种群在不同演替阶段群落间的相互取代提供依据。同时通过比较这些优势种群在高温、低温和干旱等不利环境条件下的伤害程度,确定它们的适应潜力。

第二节 研究历史综述

一、国外研究概况

森林演替这一概念最初出现在 18 世纪欧洲林学家的一些著作中(Spuur, 1952),而在早年罗马自然历史学家的言论中也可以看到。

在美国,Jeremy Belknap 很早就认识到森林类型是在不断变化的。植物群落演替的研究,是由 H. C. Cowles (1898) 开始的。而在几乎与 Cowles 同时或稍后,Cooper (1931) 和 Clements (1905, 1916, 1920, 1928, 1934, 1936) 在群落演替领域中做了许多详尽的研究,尤其是 Clements 于 1916 年出版了一本完全论述植物演替的有份量的专著 *Plant succession: an*

analysis of the development of regeneration。作者提出了一个试图概括所有植物群落变化最终结果的植被演替的完整理论,即单元顶极理论(Mono-Climax theory)。其中包括一套有关植被演替的名词和术语,并设想演替的过程、机理和阶段,建立了一般的演替模式;强调演替犹如复杂有机体的发生、发展与死亡过程一样,最初从先锋植物种类侵入裸地开始,经过一系列演替阶段向某一中生顶极群落发展。

继 Clements 之后, A. G. Tansley (1920, 1935, 1939) 在植物群落演替的领域内做了大量的有较大影响的工作。他认为, 在一个气候区域内除气候顶极群落外还应有其他的如地形、土壤、生物、人类、火等顶极群落, 并提出了演替的多元顶极理论(Poly-climax theory), 克服了单元顶极理论的片面性和绝对性。

随着生态科学的不断发展, 一批试图重新解释演替的文献脱颖而出。美国学者 R. H. Whittaker (1951, 1953) 提出“顶极格局假说(Climax pattern hypothesis)”。这种观点进一步完善和发展了植被演替理论, 并在北美生态学界得到维护和发展。以 Crutis (1959) 等人为代表的学者强调植被在空间和时间上的连续变化, 并由 Whittaker (1978) 对这些观点进行了系统的总结。

Odum (1969) 则以出色的工作创新了 Clements 关于演替的动态观点, 他把演替从初始阶段到最后成熟阶段的生态系统的特性归纳为 24 个方面的变化, 并作了适当的说明, 从而有力地推动了植物群落动态学的发展。

70 年代以来, 更多有关群落演替的论文和专著问世。F. H. Bormann & G. E. Likens (1981) 以美国东北部 Hubbard Brook 生态系统为例, 总结了 15 年来的研究成果, 完成了《森林生态系统的格局与过程》专著。1980 年 6 月, 美国的生态学家们总结了关于陆地植物群落演替的最新研究成果, 并出版了重要文集《森林演替的概念和应用》, 其中收集了 40 多名学者的 25 篇论文。这些论文涉及了森林群落演替的各个方面, 包括了各种演替的类型、演替过程中结构和功能的变化等。West 等 (1981) 合著的《森林演替》一书对几十年来的演替理论及其应用、动向进行了概括和总结, 基本上反映了现代演替的研究状况。

Drury & Nisbet (1973) 的文著独树一帜。他们从种间竞争的角度研究群落的演替, 认为演替是种间竞争的结果, 而种间的竞争与物种的传播能力及抗逆能力有关, 竞争的结果常常是寿命长、体积大、抗逆能力强的种类取胜。这种观点为演替的研究开辟了新的途径。

如果说植物群落的群落生态学调查研究能够总结出群落演替的规律, 那么要解释形成这种规律的机理则要靠生理生态学的研究。“生理学研究生物的功能, 生态学则研究生物与环境的关系, 因此生理的植物生态学则可以定义为研究生物体的功能与其环境关系的科学。生理学的手段用之于植物生态学, 可以说和植物生态学本身一样地早。古典的生态学论著, 如 Warming (1895, 1909) 和 Schimper (1898, 1903) 就曾很好地注意到生理学研究的联系。野外工作为生理学的研究提供了原材料, 因为它将种的多度与环境变异加以相关研究。因果关系可以从野外观察中推论出来, 但只有通过严格的实验才能加以验证, 这便是生理学的手段发挥其作用了”(Chapman, 1976)。美国生理生态学家对北美大陆主要群落类型的生理生态学特性进行了大量而深入的研究, 特别是美国斯坦福大学的 Harold A. Mooney 教授和美国哈佛大学的 H. A. Bazzaz 教授有意将植物生理生态学的研究

与群落演替结合起来并做了大量深入而细致的工作,开创了群落演替的生理生态学机理研究的先河。

H. A. Mooney (1961, 1965) 通过对北美的北极与高山地区 *Oxyria digyna* 和 *Thalictrum alpinum* 种群的比较生理生态学的研究,断定群落的演替机理应包括种子萌发、种苗成活、形态差异和光合作用速率等几个方面,并集北美在植物群落学研究方面有颇深造诣的著名而杰出的科学家之大成,于 1985 年春出版了 *Physiological Ecology of North American Plant Communities* (《北美植物群落生理生态学》) 一书。Bazzaz (1979, 1980, 1982) 在前人研究的基础上,总结了在群落演替过程中植物生理生态学特性的变化。他指出,光在森林群落的演替中是一个主要因子,在森林群落中植物的耐荫程度、叶片在枝条上的排列方式在决定群落演替的结果上都是重要的;并指出随着植物群落的演替,组成群落植物种类的光合作用和呼吸作用都呈逐渐减弱的趋势,因而光合作用和呼吸作用对植物演替的存活和生长都有着直接的关系而被重视。同时他还对演替植物种类种子萌发、幼树和成树的发育、植物的生长、对水分的利用以及植物间的干扰和竞争进行了详尽的研究。他还从 23 个方面比较了早期演替种和晚期演替种生理生态学特性的差异。Mooney (1966, 1972, 1991) 和 Bazzaz (1984, 1985, 1988, 1990) 还进一步研究了自然条件下或生物圈生态因子特别是二氧化碳的浓度变化后植物的反映而引起它们分布区的变化,这为今后利用生理生态学研究植物群落演替指明了方向。

由此可见,国外生态学家对植物群落演替的现象及演替植物种类的生理生态学特性的差异进行了大量的研究,但对群落演替过程中起决定作用的优势种在各阶段上其生理生态学特性的变化的研究尚需进一步加强。

二、国内研究概况

植物群落演替的思想可以追溯到公元前 2000 年以前的中国古籍《管子·地员篇》一书中所详细记载的一个水生演替系列(曲仲湘等, 1980)。“演替”的概念提出几十年后,中国在这一领域的研究才开始起步,但经过几十年的研究已取得了很多成果。从 50 年代开始,随着经济建设的发展,植物生态学工作者结合林业生产的具体实践在森林植被的演替方面做了大量的工作。在东北地区,刘慎谔(1957)研究了大兴安岭、小兴安岭的森林更新问题;王战(1957)对小兴安岭红松林的更新与主伐方式提出了初步意见;李景文(1964)、任玉衡(1958)、周重光(1965)和徐绍春(1986)等分别研究和论述了红松林皆伐迹地上的次生演替等问题;李文华(1980)等研究和论述了小兴安岭地区云杉林的演替问题;董厚德等(1985)研究了辽东半岛山地植被的演替;顾云春等(1985)论述了小兴安岭林区森林植被的演替规律;陈大珂等(1982)研究了东北林区一些次生林的动态规律;周以良(1963, 1964)研究和论述了东北东部山地森林植被的发生发展规律及小兴安岭—长白山林区天然次生林的演替规律。在华北及西北地区,卢炯林等(1961)研究了河南伏牛山区植被的演替规律;朱志诚等(1979, 1980, 1981)对秦岭太白山地等地植被的演替进行了研究和分析;曲永宁(1982, 1984)研究了东祁连山云杉林及甘肃洮河林区亚高山暗针叶林的次生演替规律;赵彦昌(1983)探讨和分析了西伯利亚落叶松林的演替规律;李兴华(1983)研究了

贾鲁河滩地森林的发育和演替;董天英(1984)研究了碣石山有关森林植被的次生演替问题。在华东、华中、华南和西南等地区,盛伟彤(1962)研究了黄山地区马尾松林的次生演替;周德彰(1980)研究了四川西部高山林区桦木林的次生演替特征;刘智慧(1990)研究了四川缙云山栲树种群的结构和动态;熊利民(1991)初步探讨了四川缙云山森林群落演替机理;林英(1982)论述了江西森林的历史变迁;刘金林(1983)研究了浙江午潮山植被次生演替过程中的群落学特征;熊文愈(1983)研究了南京灵谷寺森林的动态规律;何亚恒(1983)阐述了沔水流域森林的变迁;邱学忠(1982)研究和分析了云南东北部及三江口地区有关森林植被的演替等问题;杨龙(1983)研究了梵净山黔稠林的动态;朱守谦(1985)研究了贵州亮叶水青冈林的结构和动态;王伯荪(1982)研究了鼎湖山自然保护区森林植被的演替;郑坚端(1982)研究了海南岛儋县有关地区的植被的动态问题;黄全等(1989)对海南岛尖峰岭热带山地雨林采伐迹地带的更新群落进行了初步分析;郭立群(1982)对滇西北地区高山松林的次生演替过程进行了分析和研究。以上这些研究多是对森林群落演替的定性描述和定量分析。随着 80 年代末期全国各地森林生态系统定位实验站的建立,对植物群落演替的研究也向实验植物群落学和群落生理生态学等方向深化。在东北长白山森林生态系统定位实验站,陶大立、徐振邦等(1985)实验研究了死活地被物对红松伴生树种天然更新的影响;在广东鼎湖山自然保护区森林生态系统定位实验站,一些学者对南亚热带季风常绿阔叶林中的几个主要种类,如厚壳桂、黄果厚壳桂、锥栎、木荷等进行了生理生态学方面的研究(黄庆昌等,1984;孙谷畴等,1988,1989,1989,1990,1991;李明佳等,1989;陈章和,1990;林植芳等,1989);在西南地区的四川缙云山森林生态系统定位实验站,钟章成(1986,1992)及其学生对常绿阔叶林建群种(如四川灰木、广东钓樟、银木荷及小叶栲等)进行了生理生态学 and 生态解剖学等方面的研究,这也为本课题的设计及方法的选择提供了重要的参考资料;在华东地区,自华东师范大学环境科学研究所 1985 年在浙江天童国家森林公园建立亚热带常绿阔叶林生态定位实验站以来,宋永昌及其学生(1995)进行了常绿阔叶林的实验植物群落学研究,这为本课题的选择、研究技术路线的设计及研究内容的确定奠定了坚实的基础。

总之,国内生态学家对多种森林群落的演替规律进行了研究,同时也研究了一些森林主要种类的生理生态学特性;但对于演替系列群落优势种的生态学特性,特别是生理生态学特性的变化有待进一步研究。

本书就是以常绿阔叶林演替系列中的主要优势种为研究对象,强调了优势种在群落演替过程中的地位和作用。通过对这些优势种的群落生态学、种群生态学、生态解剖学以及生理生态学等多方位的系统比较研究,试图加深对群落演替过程实质的认识,较全面地揭示群落演替的机理。

第一章 研究方法

第一节 天童国家森林公园自然环境及样地概况

一、自然环境概况

研究区——浙江鄞县天童国家森林公园,位于北纬 $29^{\circ}48'$,东经 $121^{\circ}47'$,距宁波市区 27 公里,离著名的北仑港仅 20 公里。所在地鄞县,东连镇海、象山港,南临奉化县,西靠余姚县,北临宁波市(如图 1-1),属浙东丘陵和宁绍平原的一部分。山脉系天台山脉的分支四明山。该园与著名的佛教胜地天童寺古刹毗邻。天童寺开创于西晋永康元年(公元 300 年),迄今已有 1 600 余年的历史,号称东南佛国,是著名的旅游胜地,被誉为中国五大丛林庙宇之一,天童寺的创建有效地保存和保护了该区的植被。

天童国家森林公园占地面积为 353.4 公顷,三面环山,一般峰高海拔 300 米左右,最高峰太白山海拔为 653.3 米,为鄞东群山之颠。整个山体呈沙发型,由南向北逐渐升高,这种地形对北来的寒流和南来的季风起着天然屏障作用,为植物的保存、生长和繁衍提供了有利的条件。

该地气候全年温暖潮湿,属典型的亚热带季风气候。总的特点是:冬夏季风显著,年温适中,四季分明,光照充足,热量较优,雨量丰沛,空气湿润。据该县距天童最近(6 公里)的东吴气象站 20 年(1961~1980 年)的观测资料记载,全年平均气温为 16°C 。最热月为 7 月,平均气温为 27.9°C ,极端最高气温为 38.7°C ;最冷月为 1 月,平均气温为 4.1°C ,极端最低气温为 -8.5°C 。无霜期 237.8 天, $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的平均活动积温为 5 013.1 $^{\circ}\text{C}$,稳定通过 10°C 初终日间隔日数为 235 天。年平均降雨量为 1 551 毫米,全年分布不均,以 8 和 9 月(台风雨期)最多,分别达 219.6 毫米和 238.3 毫米,其次为 5~7 月,各为 153.4、201.3 和 133.5 毫米,最少月为 1 月,仅 61.2 毫米,全年累计降水日数为 154.6 天。由于多雨和临近东海海岸,该区年相对湿度高达 85% (如图 1-2)。

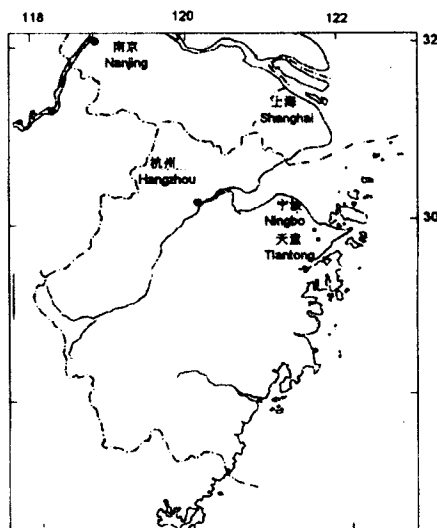


图 1-1 天童地区地理位置

Fig. 1-1 Location of Tiantong National Forest Park