

周本智 王小明 曹永慧
李正才 邵文豪 葛晓改

等著



Study on Forest Ecosystems in North Subtropical Area of China

北亚热带 典型森林生态系统研究

——以浙江庙山坞自然保护区为例



中国林业出版社

北亚热带典型森林生态系统研究

——以浙江庙山坞自然保护区为例

周本智 王小明 曹永慧 等著
李正才 邵文豪 葛晓改

中国林业出版社

图书在版编目(CIP)数据

北亚热带典型森林生态系统研究:以浙江庙山坞自然保护区为例/周本智等编著. —北京:中国林业出版社,2013. 12

ISBN 978-7-5038-7290-7

I. ①北… II. ①周… III. ①森林生态系统—研究—浙江省 IV. ①S718.55

中国版本图书馆CIP数据核字(2013)第292936号

出版 中国林业出版社(100009 北京西城区刘海胡同7号)
E-mail liuxr. good@163. com 电话 (010)83228353
网址 <http://lycb. forestry. gov. cn>

印刷 北京北林印刷厂

版次 2013年12月第1版

印次 2013年12月第1次

开本 720mm×1000mm 1/16

印张 18

字数 350千字

定价 50.00元

前 言

浙江庙山坞自然保护区是隶属于中国林业科学研究院(以下简称“中国林科院”)的部级自然保护区,于2001年8月经国家林业局批准建立。保护区位于杭州市西郊富阳市境内,地处东经 $119^{\circ}56' \sim 120^{\circ}02'$,北纬 $30^{\circ}03' \sim 30^{\circ}06'$ 。地形属浙西低山丘陵区天目山系余脉,山体主脉呈东西走向,由主脉延伸的多条南北向支脉为林区的主体,峡谷相间,谷向朝南,濒临秀丽的富春江。保护区总面积 817hm^2 ,海拔 $11 \sim 536\text{m}$,气候属典型的北亚热带气候,年平均气温 16.1°C ,年平均降水量 1441.9mm 。土壤以红壤和黄红壤为主,森林植被属亚热带常绿阔叶林地带,浙皖山地丘陵青冈苦槠林植被区,林区有维管束植物559种,隶属于129科382属,其中被子植物528种,裸子植物7种,蕨类植物24种。主要森林类型有马尾松林、常绿/落叶阔叶混交林、常绿阔叶林、竹林、灌草丛等,主要森林树种包括马尾松、杉木、毛竹、白栎、青冈、苦槠等。

庙山坞自然保护区具有瑰丽的自然景观和人文景观,山清水秀,风光绮丽,人文荟萃。林区山峦起伏,森林繁茂,环境清幽,钟灵毓秀。苏东坡杭州为官时也钟爱富春山水,常来此游赏,曾居庙山坞“净因院”,游“云峰禅院”,曾诗咏“轩前有竹百余竿,节节浑如玳瑁斑,雨过风清淡般若,琅琅声撼半窗寒”。元代大画家黄公望晚年弃官,在庙山坞笕箕泉结庐,终老于此,潜心创作的《富春山居图》长卷,流芳百世。1994年,经浙江省林业厅批准,建立黄公望省级森林公园。

庙山坞自然保护区典型森林植被包括亚热带天然阔叶次生林和人工林,天然阔叶次生林大多是20世纪50~60年代人为破坏后经过几十年自然恢复的森林群落,是我国东部地区低山丘陵天然次生林的典型代表;人工林包括毛竹林、杉木林和马尾松林,大多是60~70年代人工营造的林分,竹林是经过人工种植毛竹,并经几十年自然繁衍形成的竹林群落,也是我国南方人工林典型类型之一,具有典型代表性。庙山坞自然保护区气候、地形以及森林植被的典型性为开展亚热带

带天然阔叶次生林和人工毛竹林生态学研究提供了理想条件, 20世纪70~80年代以来, 依托中国林科院亚热带林业研究所, 在庙山坞开展了竹林、杉木林和松林等的生态学观测和研究, 积累了大量数据资料, 2008年, 经中国林科院批准, 依托亚热带林业研究所, 整合浙江开化林场和建德新安江林场, 正式组建成立了钱江源森林生态系统定位研究站, 其中庙山坞林区是钱江源生态站两个副站之一, 2010年年初, 通过国家林业局组织的专家论证, 钱江源森林生态系统定位研究站正式进入国家林业局野外观测台站网络, 成为国家生态野外观测网络的重要节点, 庙山坞林区也成为国家开展亚热带森林生态系统定位观测研究的重要基地, 担负着我国东南低山丘陵天然阔叶次生林和人工毛竹林生态过程和格局长期定位观测和研究的任务。

钱江源森林生态系统定位研究站包括一个主站和两个副站, 采站点结合、以点带的布局方式, 以整个钱江流域为监测, 分别在钱江源、钱江中游库区以及钱江下游设置主站和副站。生态站主站处于钱江流域源头, 位于浙江省开化县开化林场, 生态站中游副站处于钱江流域中游千岛湖库区, 位于浙江省建德市新安江林场, 下游副站处于钱江流域下游, 位于浙江省富阳市庙山坞自然保护区。台站技术依托单位和建设单位为中国林科院亚热带林业研究所, 合作建设单位包括浙江开化县林场、浙江建德新安江林场和浙江省林业生态工程管理中心。

钱江源森林生态系统定位研究站观测研究任务和方向包括:

(1) 亚热带典型森林生态系统重要生态过程定位观测。根据国家林业局森林生态系统定位观测站网的要求, 开展亚热带天然阔叶次生林、毛竹林、杉木林等生态系统水文、土壤、气候和植物生理的长期定位观测, 为国家和区域生态建设提供数据支撑。

(2) 亚热带典型森林生态系统对气候变化的响应和适应。开展亚热带天然阔叶次生林和人工毛竹林碳捕获、运输和转化监测研究, 分析揭示生产力形成和生物量碳积累机理; 开展森林土壤碳输入、输出动态监测, 探索森林生态系统碳循环的机理及其对大气碳平衡的意义; 针对东南经济发达地区多功能人工林可持续经营和碳增汇“双赢”目标, 从群体结构、水与营养循环等角度开展毛竹林等典型人工林改造与碳增汇理论研究和技術示范; 针对亚热带地区台风、干旱、冰暴等极端天气和气候事件, 开展其对森林干扰机理和碳、水循环影

响的研究, 监测极端干扰后森林环境和植被恢复动态, 揭示极端干扰后植被恢复机理。

(3) 全球变化背景下森林水文过程和效应。以钱江流域上、中、下游典型森林植被为对象, 开展森林水分循环、水文过程研究, 揭示森林水分调控机理, 研发基于森林植被的、适应自然生态过程的水土调控技术; 针对钱江流域大气干湿沉降的地区分布和季节特征开展定位监测和研究, 分析揭示大气干湿沉降及其分布对森林水循环及土壤化学的影响机制, 提出应对全球变化的森林水、土生态功能的调控和维持技术。

(4) 钱江流域森林生态系统服务功能评价与生态补偿研究。以钱江流域为区域案例, 通过对定位观测数据的分析, 对钱江流域典型森林生态系统的水源涵养、固土保肥、改良土壤、净化大气等公益效能进行定量评估, 探索研究生态补偿基础理论, 提出生态补偿量化依据。

本书是钱江源森林生态系统定位研究站系列研究成果之一, 得到以下研究项目的资助: 国家林业局林业公益性行业科研专项专题“亚热带竹林增汇技术与示范”(201104006)、“亚热带竹林土壤碳储量和积累转化机制”(201104008)和“华东5优势树种森林生态服务功能定位观测”(201204101), 国家“十一五”科技支撑专题“杭州富春江水源区水源涵养林构建技术试验示范”(2006BAD03A1806), 国家“十二五”科技支撑专题“低效笋用竹林更新改造和健康维持技术与示范”(2012BAD22B05), 国家自然科学基金项目“利用小观察窗技术监测竹林地下系统动态”(30300273)和“实生幼竹根系构型及其对水养供应的响应”(30840064), 浙江省自然科学基金项目“竹林地下系统生物力学与坡面稳定研究”(Y505251)和“杉木纯林不同改造模式对径流水质的影响”(LY12C16006), 浙江省和中国林科院合作项目“应对酸雨胁迫的水源涵养林经营管理技术研究和示范”(2012SY03), 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项“庙山坞森林生态系统基础研究及定位观测平台构建”(RISF060701)和“人工竹林生态系统碳水耦合关系及碳收支机理”(RISF2013002)。

全书共分6章, 第1章综述了当前国内外对森林生态系统研究的最新进展; 第2章阐述了庙山坞自然保护区动植物资源及其区系分布特征; 第3章论述了庙山坞森林小气候特征、主要森林类型光资源分

布及光合生理特征；第4章论述了庙山坞森林生态系统水文过程特征及水土保持和水化学特征；第5章论述了庙山坞森林生态系统生物量和碳储量分配特征；第6章论述了庙山坞森林生态系统养分储量及其循环特征；最后在附录中列出了庙山坞自然保护区维管束植物名录。

本书由周本智主持编写，负责全书总体设计、各章节内容拟定、初稿全面修改、统稿定稿。各章具体分工如下：第1章由葛晓改、周本智、李谦撰写；第2章由邵文豪、蒋科毅撰写；第3章由曹永慧、周本智、李谦、李晓靖撰写；第4章由王小明、周本智、孔维健撰写；第5章、第6章由李正才、马少杰、刘荣杰撰写；附录由邵文豪、刁松锋撰写。在庙山坞自然保护区植物采样、植物标本鉴定工作中，得到了姜景民研究员的指导和帮助；研究生安艳飞、王刚、洪奕丰、唐轶琳等同学参加了部分野外试验和观测工作；中国林科院亚热带林业研究所庙山坞试验林场陆人方场长和林场其他职工为试验观测工作提供了极大便利和协助，在此一并致谢。

森林生态系统的定位观测研究是一项基础性、综合性、长期性的工作，由于钱江源生态站建站历史不长，定位观测年限不久，观测研究工作积累也不够深厚，加之作者水平有限，书中疏漏和不足之处在所难免，敬请读者批评指正！

周本智

2013年8月于浙江富阳

目 录

前 言

第 1 章 森林生态系统研究进展	1
1.1 森林生态系统结构研究	2
1.1.1 森林群落的垂直结构	2
1.1.2 森林群落的水平结构	3
1.1.3 森林群落的种间关系	4
1.2 森林生态系统服务功能研究	6
1.2.1 森林生态系统服务功能的概念	6
1.2.2 森林生态系统服务功能评价方法和体系	6
1.2.3 森林生态系统服务功能评价的发展方向	9
1.3 森林生态系统能量流动研究	9
1.3.1 森林生态系统生物量与能量的关系	10
1.3.2 森林生态系统的生产力	10
1.3.3 森林生态系统光合能量固定及影响因素	11
1.3.4 森林生态系统能量的利用效率	13
1.3.5 森林生态系统能量的分配和能量流动	14
1.4 森林生态系统物质循环研究	16
1.4.1 森林生态系统养分组成、动态和循环	17
1.4.2 凋落物分解及养分归还动态	18
1.5 森林生态系统水文生态功能研究	21
1.5.1 森林生态系统对降水分配的影响	21
1.5.2 森林的水源涵养和水土保持功能	22
1.5.3 森林的水质改善功能	24
1.5.4 森林水文模型研究概况	25
1.6 森林生态系统碳循环研究	26
1.6.1 森林生态系统碳循环概述	27
1.6.2 生态系统碳储量和碳平衡	27
1.6.3 土壤碳固定、吸收和排放	29

1.7	森林生态系统健康评价	29
1.7.1	森林生态系统健康的定义	30
1.7.2	森林生态系统健康评价方法和指标体系	31
1.8	全球气候变化对森林生态系统的影响	32
1.8.1	气候变化对森林生态系统的影响	32
1.8.2	森林对气候变化反馈机制	36
第2章	庙山坞自然保护区动植物资源	45
2.1	庙山坞森林植物资源	45
2.1.1	材料与方法	45
2.1.2	植物区系统计分析	46
2.1.3	主要植被类型	55
2.2	庙山坞野生动物资源	58
2.2.1	研究方法	58
2.2.2	鸟类资源	59
2.2.3	兽类资源	64
2.2.4	珍稀濒危动物	65
2.3	小 结	67
2.3.1	庙山坞森林植物资源	67
2.3.2	庙山坞野生动物资源	67
第3章	庙山坞森林小气候与光合作用特征	69
3.1	研究方法	70
3.1.1	试验地概况	70
3.1.2	林内小气候梯度观测	71
3.1.3	光合日变化测定	71
3.1.4	光响应曲线	72
3.1.5	叶绿素含量和叶形态参数测定	72
3.1.6	数据处理	73
3.2	天然阔叶次生林小气候特征	73
3.2.1	林内小气候日动态	73
3.2.2	林内小气候月动态	86
3.3	毛竹林冠层光合日变化特征	93
3.3.1	出笋期光合作用日变化	94
3.3.2	出笋期光合日变化与环境因子的相关性	100
3.3.3	孕笋行鞭期光合特性	103

3.3.4	换叶期冠层上部不同方位叶片光合特性	112
3.4	毛竹林冠层光合响应	115
3.4.1	不同年龄毛竹不同冠层高度叶片的光合响应	116
3.4.2	不同年龄毛竹不同冠层高度叶片光合参数特征	117
3.5	小 结	122
3.5.1	天然阔叶次生林小气候特征	122
3.5.2	毛竹林光合作用	124
第4章	庙山坞森林生态系统水文功能与水土保持特征	130
4.1	材料与方法	130
4.1.1	样地设置和群落调查	130
4.2.2	研究方法	131
4.2	森林植被不同层次水文生态特征及功能	133
4.2.1	植被冠层水文生态特征	133
4.2.2	森林灌木层水文生态特征	141
4.2.3	森林凋落物层水文生态特征	144
4.3	森林的水土保持特征	145
4.3.1	天然阔叶次生林土壤水分含量动态变化	145
4.3.2	天然阔叶次生林水文过程动态分析	147
4.3.3	坡面尺度森林水土保持特征	153
4.3.4	小流域尺度森林水土保持特征	155
4.4	森林的水质效应研究	156
4.4.1	天然阔叶次生林集水区溪流和大气降水的水质指标月际 动态	157
4.4.2	天然阔叶次生林集水区溪流和大气降水水质指标年均值 比较	159
4.4.3	森林生态系统不同层次的水质效应	160
4.5	小 结	165
第5章	庙山坞森林生态系统生物量和碳储量特征	170
5.1	材料和方法	171
5.1.1	标准地设立和样地生物量的调查	171
5.1.2	土壤样品取样及测定方法	172
5.1.3	土壤活性有机碳的取样和测定分析方法	172
5.1.4	数据处理和分析	173
5.2	庙山坞森林生态系统生物量特征的研究	173

5.2.1	不同林分类型生物量特征	173
5.2.2	各组分生物量特征	175
5.3	庙山坞森林生态系统碳储量特征	175
5.3.1	植被有机碳储量	175
5.3.2	土壤有机碳储量	177
5.4	封山育林对庙山坞阔叶次生林土壤有机碳的影响	180
5.4.1	不同封育年限土壤有机碳含量的垂直分布	180
5.4.2	不同封育年限土壤有机碳储量的垂直分布	181
5.4.3	土壤有机碳含量与其他土壤养分元素的相关分析	182
5.5	庙山坞毛竹集约经营对土壤活性有机碳含量的影响	182
5.5.1	集约经营对毛竹林土壤有机碳含量的影响	182
5.5.2	集约经营对毛竹林土壤有机碳剖面特征的影响	184
5.5.3	土壤有机碳与土壤养分间的相关分析	186
5.5.4	不同经营类型毛竹林土壤碳素有效率及碳库活度的差异	187
5.6	小 结	189
第6章	庙山坞森林生态系统养分循环特征	193
6.1	材料和方法	193
6.1.1	植被和土壤养分元素储量研究方法	193
6.1.2	森林生态系统凋落物的研究方法	194
6.1.3	分析方法	194
6.2	庙山坞森林生态系统主要养分元素储量	194
6.2.1	庙山坞森林生态系统植被养分元素储量	194
6.2.2	庙山坞森林生态系统土壤养分元素含量	197
6.3	庙山坞天然阔叶次生林封山育林的土壤肥力质量	199
6.3.1	不同封育年限土壤有机质的垂直分布	199
6.3.2	不同封育年限土壤全氮的垂直分布	200
6.3.3	不同封育年限土壤速效养分状况	200
6.4	庙山坞森林生态系统凋落物养分归还特征	204
6.4.1	庙山坞森林生态系统凋落量	204
6.4.2	不同森林类型凋落物组成的动态变化	206
6.5	小 结	207
附录	庙山坞自然保护区维管束植物名录	210

第1章 森林生态系统研究进展

森林生态系统是生态系统的一个重要类型，是以乔木为主体的生物群落(包括植物、动物和微生物)及其非生物环境(光、热、水、气、土壤等)综合组成的生态系统，是生物与环境、生物与生物之间进行物质交换、能量流动的自然生态科学(李景文, 1994)。同时森林生态系统具有相对较复杂的结构和功能，对全球生态系统具有重要的意义，在维护大气碳平衡、保护区域生态环境方面具有重大作用。按照不同气候特征和相应的森林群落，可划分为热带林生态系统、常绿阔叶林生态系统、落叶阔叶林生态系统、北方针叶林生态系统和红树林生态系统等主要类型。森林植被分布主要取决于气候和土壤，是气候和土壤的综合反映，因此，地球上气候带、土壤带和森林植被带是相互平行和彼此对应的。在一定条件下，有与之相适应的土壤分布，而不同的土壤类型，其理化性质不同，适应的植被、树种也不同。充分认识森林生态系统分布的规律性，对于林业生产有很重要的意义。

森林生态系统存在广泛的时空异质性和尺度的复杂性，因此研究森林生态系统结构与功能的变化规律，需要借助多学科、交叉学科的研究方法。采用实验观测、虚拟现实、数值模拟和决策支持系统等手段，以及结合空间遥感、GPS、GIS 和建模等手段，是实现森林植被格局—生态过程耦合—时空尺度转换有机结合的重要研究方法。采用多尺度(地面观测、实验室模拟测试、数值模拟、结合 3S 技术的空间对地观测)实测分析和分布式数值模拟技术，实现森林生态过程耦合和尺度转换，也为解决未来全球面临的重大森林资源与环境问题展示了希望(李俊清和牛树奎, 2006)。

森林生态系统发生、演化过程的长期性和人类干扰不断引起全球环境的变化，需要继续加强森林生态系统的长期定位研究，借以积累长期的基础数据和了解森林对全球变化的长期响应规律。采用多学科协同研究，仍是森林生态系统定位研究的重要途径(李景文, 1994)。森林生态学与土壤学、水文学、大气科学等学科的合作将日益加强；森林生态系统在全球变化、生物多样性保护和生物圈可持续发展中的作用将成为森林生态研究的热点。

作为以森林为研究对象的森林生态学，面对林业发展、森林资源的管理与开发利用以及社会对森林生态系统服务功能的需求，将更加强调森林生态系统的综合管理与可持续经营。国际上以全球变化为核心的全球生态学问题将被纳

入森林生态系统的可持续经营研究之中。因此,森林生物多样性形成与维持、退化森林的恢复与重建、森林固碳与碳平衡、森林水文循环等科学问题必将在研究森林资源的生态保育、经营管理及可持续利用过程中得以探索和解决。

1.1 森林生态系统结构研究

森林生态系统是由森林群落及其所处环境构成。在一定地段上,以乔木和其他木本植物为主体,并包括该地段上所有植物、动物、微生物等生物组成,所形成的一个有规律的组合就是森林群落(李俊清和牛树奎,2006)。森林群落结构与外貌具有密切关系,森林外貌是群落结构的外部表现,是植物群落对生境各种因素综合反映的具体表现。

自19世纪初,洪堡德和卢贝尔等开创从植被外貌角度对群落结构进行研究以来,群落结构特征有了很大的发展,从植物群落的植物种类组成及比例、植物区系结构、群落物种多样性、种群分布格局等方面得到了深入研究,并逐渐从定性描述向定量分析发展(李景文,1994)。群落结构是群落中相互作用的种群在协同进化中形成的,反映了群落对环境的适应、动态和机能。研究森林群落优势种群的结构与动态,对阐明森林群落的形成与维持、群落的稳定性与演替规律、种群的生态特征和更新具有极为重要的意义。森林群落的结构指植物的垂直排列和空间组织,可分为垂直结构和水平结构。

1.1.1 森林群落的垂直结构

森林群落的垂直结构是森林群落与其所依存的生态环境之间长期协同发展的结果,是具有分化的空间生态位的各组分种群相互配置、组合在一起而形成的一种生态现象。森林群落中的环境异质性使其对复杂生境具有不同的要求和适应性,不同的植物种类错落有致地排列在一定的空间位置上,而且由于它们的生长和发育也具有时间上和空间上的差异,因此,森林群落具有明显的成层现象。森林植物群落通常包括乔木层、灌木层、草本层和苔藓层4层,这种成层现象是群落中各种群之间以及种群与环境之间相互竞争和相互选择的结果。在森林群落中,上层乔木树种的林冠位于上层林冠,表面暴露于全光照之下,自此向下光照强度递减,光质也有所不同,同时温度、湿度也相应发生着变化(李景文,1994)。林内小气候的垂直梯度导致不同生态习性的植物分别处于不同的层次,形成群落的垂直结构。群落垂直结构是群落的重要形态特征,是群落中植物间以及植物与环境间相互关系的一种体现,它不仅缓解了植物之间争夺阳光、空间、水分和矿质营养(地下成层)的矛盾,而且由于植物在空间上的成层排列,扩大了植物利用环境的范围,提高了同化功能的强度和频率。

我国学者先后对不同地区典型森林群落垂直结构开展了广泛的研究。吴邦兴(1991)对云南西双版纳季节雨林垂直结构研究表明, 季节雨林地上和地下具对应的七层和相应的气候土壤环境梯度, 由于环境梯度的作用, 地上和地下各层形成不同的树冠和根系形态及其生态生理特点, 幼冠层以下是弱光, 温湿度少变, 以上是强光, 温湿度多变的梯度环境。李德志等(1993)对天然次生林群落垂直结构进行深入分析, 结果表明在3个树高段中, 10~18m树高段无论在相对多度、相对显著度和相对频度上还是重要值方面均居于相对优势地位。韩玉萍等(1999)对重庆缙云山森林群落次生演替序列的垂直结构与物种多样性关系的研究表明: 乔、灌木层物种丰富度相近, 且明显低于草本层; 各层的均匀度指数与物种多样性指数呈正相关, 与生态优势度呈负相关, 并随演替进展向高均匀度低优势度发展。谢春平等(2011)对乌冈栎 *Quercus phillyraeoides* 群落垂直结构研究表明, 群落垂直高度普遍较低, 大致在4~7m, 群落郁闭度在0.6~0.75, 乔木层盖度在80%左右, 林层稀疏。郑景明等(2007)等对云蒙山典型森林群落垂直结构研究表明, 森林群落垂直分层数与乔木高度多样性指数、树高变异系数及乔木树种多样性指数呈显著正相关; 乔木高度多样性指数和树高变异系数与灌木层多样性指数呈极显著正相关, 而与草本层多样性指数均呈显著负相关。

1.1.2 森林群落的水平结构

森林群落的结构特征还表现在水平方向上, 它表现为组成群落的各种植物或生活型在群落中的水平分布格式, 其主要特征就是镶嵌性。镶嵌性是植物个体在水平方向上的分布不均匀造成的, 从而形成了许多小群落, 小群落的形成是由于生态因子的不均匀性, 如小地形和微地形的变化, 土壤湿度和盐渍化差异程度, 群落内部环境的不一致, 动物活动以及人类的影响等。群落水平结构是由物种生态学特性、种间相互关系以及环境条件综合决定。林冠下光照的不均匀性, 对林下植物的分布就有密切影响。在光照强的地方, 生长着较多的阳性植物, 在光照弱的地方, 只生长着少量的耐阴植物。群落环境的异质性越高, 群落的水平结构就越复杂。地形和土壤条件的不均匀性引起植物在群落中镶嵌分布的现象较为普遍。水平结构在构成群落的形态、功能和动态中都具有重要作用。

群落的水平结构亦为密度结构。群落个体平均密度可以反映个体对群落所处生境的适应性, 以及群落演替过程中密度竞争的结果, 它是森林群落重要的数量特征, 对林木的生长、群落的产量、森林生态系统的环境功能、退化生态系统的恢复趋势与恢复速率有很大的影响(彭海明, 2010)。彭鉴(1984)把云南镇康大雪山常绿阔叶林群落类型划分为亚高山箭竹杜鹃灌丛(海拔3000m以

上)、亚高山针叶林(海拔 2800 ~ 3200m 以上)、中山湿性常绿阔叶林(海拔 1900 ~ 2800m 以上)、云南松林(海拔 1400 ~ 2000m 以上)、季雨林(海拔 1200m 以下)。雷瑞德等(1996)通过 Noy-Meir 分离法和 PCA 排序分析,把火地塘林区油松 *Pinus sylvestrisiformis* 天然林的优势灌木划分为照山白 *Rhndndendron micranthu*、绿叶胡枝子 *Lespedeza buergeri*、粉背黄栌 *Cotinus coggygria* Scop. var. *glauco-phylla* 和华北绣线菊 *Spiraea fritschiana* 等 4 个生态种组,将油松群系划分为 3 个群丛组。曹伟等(2007)把东北阔叶红松林群落划分为 3 个群落类型组和 7 个群落类型,即冷杉 *Abies fabri*—槭树 *Acer serrulatum*—红松 *Pinus koraiensis* 林、蒙古栎 *Quercus mongolica*—槭树—红松林、色木槭 *Acer moni Maxim.* var. *mono*—紫椴 *Tilia amurensis*—风桦 *Betula costata*—红松林、紫椴—风桦—红松林、紫椴—云冷杉 *Abies sibirica Ledeb.*—红松林、云冷杉—红松林和色木槭—云冷杉—红松林。马成亮(2007)把山东长岛列岛植物区系群落的垂直结构分为乔木层、灌木层和草本层,在 12 个典型群落中,包含黑松 *Pinus thunbergii* 林、刺槐 *Robinia pseud-oacacia* 林、麻栎 *Quercus acutissima* 林、黑松—刺槐—栎林 4 种森林类型。

尽管人们对组成与结构的研究已有较长的历史,但客观地讲,对其中的许多问题至今依然无法给予较全面的解释,如森林生态系统结构动态和物种组成的关系、特有种种群的分布格局、稀有种的生境需要、物种共存的维持机制和生物多样性的监测和指标体系等。固定样地长期动态监测所获得的数据信息不仅能够为种群生态学和群落生态学理论以及模型的验证提供量化的数据,有利于判断环境变化和人为干扰对生物多样性的影响,而且可以为其他相关研究如保护生物学提供有力支持。

1.1.3 森林群落的种间关系

一个生物群落的特征主要决定于物理因素,但同样也决定于生物种之间的相互关系。种与种之间的关系从总的效果来说,可分为三种情况,即有利的作用(+)、有害的作用(-)和没有明显效果的作用(0)。这种种间作用可能发生于动物与植物间、动物与动物间和植物与植物间。而无论植物或动物都又可分为多种多样的分类群。至于种间相互作用的方式,则主要可分为共生和对抗两大类,共生是发生关系的双方均有肯定的效果(互利共生)或者对一方有利而对另一方无害(偏利共生)。对抗则是指仅对一方有利而对另一方有害或者对双方均有有害的情况。其中,又分为非消费性的物理掠夺、消费性的物理掠夺(包括寄生、捕食和植食等)、抗生(包括异株克生)和竞争等 4 类(李景文,1994)。关于种间相互作用类型见表 1-1。

表 1-1 森林群落种间相互作用类型

类型		作用效果	
		A 种	B 种
A 共生	1. 互利共生(连体互利共生, 非连体互利共生)	+	+
	2. 偏利共生	+	0
B 对抗	3. 非消费性的物理掠夺	+	-
	4. 消费性的物理掠夺(寄生、捕食、植食)	+	-
	5. 抗生(包括异株克生)	+	-
	6. 竞争	-	-

捕食和竞争是引起生物种群波动的最重要原因,也是调节生态系统结构的主要动力。群落中种间竞争研究成果较多,但定量描述竞争的规律性总结较少。Gaudet 等(1988)利用 44 种湿地物种来验证是否用测定植物的特征预测物种竞争力,通过多元线性回归植物特征与竞争力存在显著相关性,其中生物量解释 63% 的竞争变异,植物高度、冠径、冠面积和叶片形状能解释更多竞争变异。Abrams(2003)利用资源模型的分析结果,认为竞争可能导致竞争一方资源消耗能力降低或增加对方密度,也可增加双方密度。

20 世纪 80 年代以来,国内在竞争指数选择、应用与分类等方面进行了研究,如单木竞争模型(1999)和林窗模型模拟(1988)。郭忠玲等(1996)研究紫衫 *Ostrya japonica* 天然林各树种的 Hegyi 竞争指数,指数最大的树种为鱼鳞松 *Picea jezoen*,其次是臭松 *Abies nephrolepis*,从竞争状态来看臭松将成为主要竞争种,需要采取适当措施保护紫衫。苏文华(1997)分析了西双版纳绒毛番龙眼 *Rong-mao fanlomgyan* 群落各冠层树种的 Hegyi 竞争指数,季节雨林中林冠的种间竞争比种内竞争大,林木个体的冠层高度越高竞争干扰越小。刘韶辉(2011)在湖南会同采用 Hegyi 的单木竞争指数模型对亚热带次生阔叶林群落特征和种间关系进行研究,表明群落内 13 个优势种的竞争强度排序为:马尾松 *Pinus massoniana* < 刨花楠 *Machilus pauhoi* < 红皮树 *Styrax suberifolius* < 毛貂皮樟 *coreana* var. *lanuginose* < 赤杨叶 *Alniphyllum fortunei* < 城口桤叶树 *Clethra fargesii* < 枫香 *Liquidambar formosana* < 青冈 *Cyclobalanopsis glauca* < 狭叶润楠 *Machilus rehderii* < 杉木 *Cunninghamia lanceolata* < 欆木 *Loropetalum chinense* < 南酸枣 *Choerospondiax axillaries* < 黄杞 *Engelhardtia roxburghiana*; 其中种内竞争大于种间竞争的优势种群为狭叶润楠、杉木、南酸枣、黄杞;种内竞争小于种间竞争的有马尾松、刨花楠、红皮树、毛貂皮樟、城口桤叶树、枫香、青冈栎;种内和种间竞争相差不大的树种为欆木和赤杨叶;各优势树种与上层树种之间的竞争较下层强烈,树木竞争强度与胸径呈负相关。

竞争不仅仅是生物个体与个体之间的相互作用行为, 其还涉及种群、群落的结构和动态, 并且是生物进化的驱动力之一。Begon(1986)定义竞争为当资源有限时, 因对其有共同需求而引起个体间的相互作用, 从而导致被研究个体的存活、生长和繁殖能力的降低。竞争是动物、植物共有的行为。竞争的一般过程、机制和基本原理对动物和植物都适用。然而植物和动物毕竟是不同类型的有机体, 因而植物竞争也就有其区别于动物竞争的特殊性。对于植物来说, 植物之间的竞争作用通常是发生在相邻个体之间或者说是目标物种与周围个体之间的一种干扰行为。一方面目标种本身对邻近植物产生妨害作用, 另一方面, 目标种要对邻近物种的存在做出反应。其次, 植物和动物利用资源的方式和资源的属性是存在差异的。

1.2 森林生态系统服务功能研究

森林生态系统是陆地上最为复杂的生态系统, 它不但拥有丰富的资源, 还具有涵养水源、保育土壤、固碳释氧、积累营养物质、净化大气环境、森林保护、生物多样性保护和森林游憩等多种服务功能。生态系统服务功能是当前国际上科学研究的热点和前沿; 国内不少学者在前人研究的基础上对我国不同类型森林生态系统的服务功能及其价值评价方法和技术展开了深入探讨。

1.2.1 森林生态系统服务功能的概念

森林生态系统服务功能是指森林生态系统与生态过程所形成及维持的人类赖以生存的自然环境条件与效用。从复合生态系统的角度来看, 它不仅为人类提供食物、工农业原料、药品等可以商品化的功能, 更重要的是在调节气候、净化环境、维护生物多样性等方面提供它的生态、社会等多种服务功能, 并起着重要作用。通过对森林生态系统价值评估, 可以使人们更全面地了解森林生态系统功能, 有助于提高人们的环境保护意识。目前, 从社会、经济与环境的可持续发展目的出发, 对生态系统服务功能的研究和价值评估日益成为人们关注的焦点。然而到目前为止, 客观准确地计量评估生态系统的服务功能及其价值仍然是一个有待深入研究的理论和技术难题, 已成为国内外生态学与生态经济学研究的前沿课题。通常生态服务功能分为大尺度生态系统服务功能价值评价和中小尺度生态系统服务功能评价。

1.2.2 森林生态系统服务功能评价方法和体系

生态系统服务功能的多价值性源于它的多功能性。不同学者对生态系统服务功能价值有不同的认识, 欧阳志云等(1999)从生态系统服务功能与市场联系