

影响季风常绿阔叶林幼苗定居的主要因素

黄忠良¹, 彭少麟², 易 俗³

(1. 中国科学院华南植物研究所鼎湖山自然保护区管理局, 广东 肇庆 526070; 2. 中国科学院广州分院, 广东 广州 510070; 3. 广东省肇庆市农业学校, 广东 肇庆 526070)

摘要: 对鼎湖山季风常绿阔叶林的试验观测结果表明: 除去灌木草本层能增加新的幼苗定居的机会, 对灌木草本层小规模破坏能很快得到恢复。由于凋落物对种子与地面土壤的接触具有阻隔作用, 因此除去凋落物层对幼苗的定居有利, 但不能增加其幼苗物种丰富度。降雨量的大小对幼苗的死亡率影响极大。冠层叶面积指数的大小影响光照强度而导致各样地幼苗定居数量和物种丰富度的差异。当样地土壤湿度增大时, 其幼苗的密度随之增加, 显示土壤湿度大有利于种子萌发, 并能提高幼苗成活率。

关键词: 幼苗定居; 季风常绿阔叶林; 降雨量

中图分类号: Q948.1

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2001)02-0123-06

FACTORS AFFECTING SEEDLING ESTABLISHMENT IN MONSOON EVERGREEN BROAD-LEAVED FOREST

HUANG Zhong-liang¹, PENG Shao-lin², YI Su³

(1. Dinghushan Biosphere Reserve, South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Zhaoqing 526070, China; 2. Guangzhou Branch, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510070, China; 3. Zhaoqing Agriculture College, Zhaoqing 526070, China)

Abstract: The experiments were conducted in Dinghushan Biosphere Reserve, Guangdong Province, in monsoon evergreen broad-leaved forest community with species of *Castanopsis chinensis*, *Schima superba* and *Cryptocarya concinna* in 8 plots with 5 m × 5 m each. In four of the 8 plots the shrub and herb layers were removed, and in the other four these layers were retained as control. Another 4 plots with 2 m × 5 m each were used in the experiment for investigation of the effect of cleaning litter. Measurements were made in September and December every year during 1994 to 1998 to investigate the species number, the number of individuals, and the height of all newly appeared seedlings. The results showed that the seedling establishment increased in plots removing shrub and herb layers or cleaning the litter, but the species richness of seedlings did not increase. High mortality of seedlings appeared in dry season and in plots with high light intensity. Precipitation is a key factor affecting the establishment of seedlings. Moist soil condition could promote seed germination and seedling establishment.

Key words: Seedling establishment; Monsoon evergreen broad-leaved forest; Precipitation

收稿日期: 2000-09-14

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(39899370); 中日美国际合作项目; 中国科学院重大项目(KZ951-B1-110)资助

植物幼苗在森林中的定居和生长发育是决定各种群能否天然更新的重要阶段, 而种群更新是决定森林群落演替方向和植被能否恢复的重要过程。幼苗阶段是植物生活史中对环境条件反应最敏感的时期, 幼苗成功地定居并生长发育为成熟个体需要不断地与各种不利因子抗争。不同的种群因采用不同的生活史对策而得到不同的命运, 有些个体半途夭折, 有些则成功长成大树^[1]。研究森林幼苗定居可为森林的管理和植被恢复提供理论根据, 但是, 与成年个体的大量研究相比, 对森林幼苗的研究较少, 限制了对整个森林生态系统动态的认识。

群落生态学家通常将物理环境视如筛子^[1,2], 它们将决定某种群能否成功地完成其生活史, 由最初的一个种子生产出更多的种子。森林地被物层和苗木草本层的存在, 通过影响微环境进而成为影响幼苗能否在林下成功定居的重要因素。同时, 它们通过影响种子的扩散和传播, 决定种子能否找到一个安全之所, 完成萌发使命。苗木草本层中植物之间的竞争, 也是影响幼苗能否成功定居的重要因素^[2-5]。此外, 气候因子和其它环境因子, 如光照强度和土壤湿度, 均是影响幼苗出现和定居的重要因子。本文在对鼎湖山森林土壤种子库研究^[6]的基础上, 根据对鼎湖山季风常绿阔叶林林下幼苗动态的研究, 探讨了清除灌木和草本层、清除凋落物和降雨量等对幼苗生长的影响。

1 自然概况

鼎湖山位于广东省中部(23°09′-23°11′N, 112°30′-112°33′E), 属亚热带湿润季风型气候, 年平均气温 20.9℃, 年平均降雨量 1956 mm 左右, 年蒸发量约 1115 mm, 年平均相对湿度 80.8%。全年干湿季明显, 4-9 月为雨季, 11 月至翌年 2 月为旱季^[7]。海拔 800 m 以下的土壤多为发育于砂岩和砂页岩母质上的赤红壤和黄壤, 厚度一般为 60-90 cm, 表层有机质含量 2.94%-4.27%^[8]。鼎湖山中的季风常绿阔叶林已有近 400 年林龄, 属南亚热带地带性植被类型, 其中以锥栗 (*Castanopsis chinensis*)、荷木 (*Schima superba*)、黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*) 群落最为典型。该群落物种丰富, 结构复杂, 成层现象较明显, 乔木已分化出 3 个亚层。乔木第一亚层主要有锥栗、黄果厚壳桂、荷木和华润楠 (*Machilus chinensis*) 等, 高度为 16-27 m, 冠层不连续; 第二亚层有厚壳桂 (*Cryptocarya chinensis*)、黄果厚壳桂、翅子树 (*Pterospermum lanceaefolium*) 等, 高度为 8-15 m, 冠层连续; 第三亚层有云南银柴 (*Aporosa yunnanensis*)、鼎湖钓樟 (*Lindera chunii*)、水石梓 (*Sarcosperma laurinum*) 等, 高度为 3-7 m, 冠层也不连续。灌木层盖度 30%-40%, 一般高 120-150 cm, 主要种类有柏拉木 (*Blastus cochinchinensis*)、罗伞 (*Ardisia quinqueгона*) 等, 此外尚有许多乔木幼树。草本及幼苗层较疏, 盖度 10%-15%, 一般高 30-50 cm, 主要种类有沙皮蕨 (*Hemigramma decurrens*)、山姜 (*Alpinia chinensis*) 等。层间植物亦较丰富, 如附生植物石蒲藤 (*Pothos chinensis*)、木质藤本杖枝省藤 (*Calamus rhabdoclamus*) 成丛生长^[9], 它们对于林中的光照和温湿条件影响甚大。凋落物层厚度一般为 3-5 cm。

2 研究方法

清除灌木草本层试验 1994 年 8 月在鼎湖山季风常绿阔叶林锥栗、荷木、黄果厚壳桂群落内建立 8 个 5 m × 5 m 的样方, 将其分成 4 对, 每对由相邻的两个样方组成。为检测林下苗

木层对幼苗定居和生长的影响, 将每对样地中的一个清除掉灌木草本层上的植物, 其它4个样地保持自然状态作为对照。在1994—1998年每年的9月(雨季末)和12月(旱季末), 各调查一次样方内新出现幼苗的种类、数量和高度。

清除凋落物试验 为测定凋落物对幼苗定居和生长的影响, 在该群落内建立4个2 m×5 m的样地, 每个样地再分成1 m×5 m的相邻样条2个, 其中样条A在每次调查后均清光凋落物, 而样条B则保持原状以作对照。在1994—1998年每年的9月和12月各调查一次幼苗的种类、数量和高度。为了检测样条不同是否会引起结果差异(样条虽相邻, 但环境和种源仍可能有差异), 最后两年停止清光凋落物的处理。

自然动态 1993年2月在该群落内设置1 m×10 m的样条5个, 样条走向和坡向一致; 自1993年的2月至1995年的1月, 每月对各样条内幼苗的坐标、种名、高度等进行测定。其后于1995年、1996年、1997年的12月各测定一次。

环境因子测定 1994年的2月, 在用以测定自然动态的每个样条取8个点(每点相距1 m), 用CI-100型林冠分析仪测定叶面积指数, 用照度计测定各点离地面1 m处的光照, 用土壤钻钻取各点表层(0—15 cm)的土壤, 用烘干法测定土壤含水量, 各测定因子均取8个点的平均数。

计算公式 密度 = 样方(条)内的幼苗总株数/样条面积(m²); 种丰富度 = 物种数/m²。

3 结果和分析

3.1 灌木草本层对幼苗的影响

由图1可见, 在除去灌木草本层的样条, 新出现的幼苗不论是株数(密度)还是种数, 均高于未做处理的样条, 方差检验显示其差异显著。但越到后期, 其差异越小。这是由于除去灌木草本层后, 微生境变得有利于种子的萌发和幼苗定居。但灌木草本层的清除是一次性的, 随后清除样方内的幼苗逐渐增多, 竞争性又增强, 与未清除的样方间微生境差异随之减少, 故新出幼苗的密度和种丰富度差异逐渐变小。同时亦可看出, 清除灌木草本层对新出现幼苗种数的影响较之对幼苗株数的影响为低。

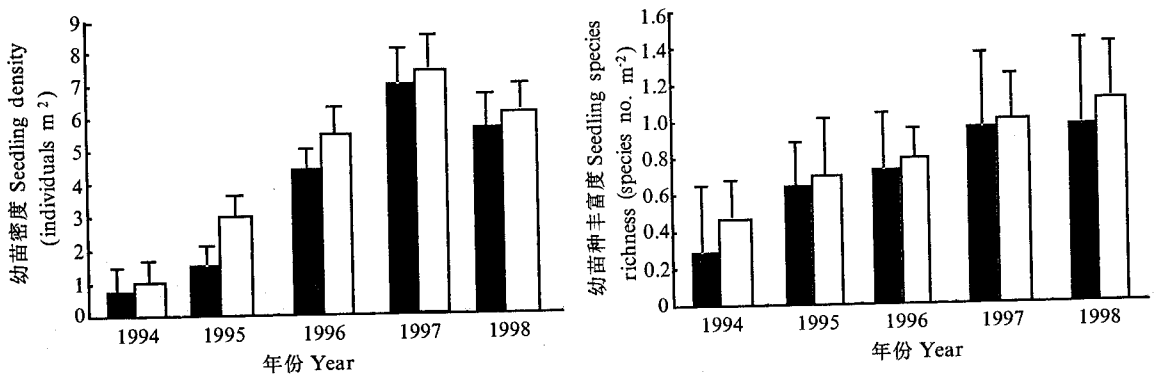


图1 清除(□)及未清除(■)灌木草本层对幼苗定居的影响

Fig. 1 Seedling density and species richness of seedlings in forest with (□) and without (■) removing shrub and herb layers

3.2 凋落物层对幼苗的影响

由图2可以看出，清除凋落物的样条出现的幼苗数量明显高于未清除凋落物的样条，方差分析的结果显示其差异显著。最后两年停止去除凋落物后，二者的差异很小，方差分析的结果显示其差异不显著。这说明去除地被物对幼苗的定居影响很大。因为除去地被物后，由于没有凋落物的阻隔，种子直接接触地面，有利于种子吸收水分，所以萌发率较高。其幼苗长出后根系直接接触土壤，其水分和养分的供给较之在凋落物层上萌发的幼苗丰裕，因此，定居成功率增加。但在第一年两者的差异不大，这是由于清除凋落物时部分种子随凋落物一起移走，减少了种子数量，抵消了去除凋落物对种子萌发有利影响的一部分。就物种丰富度而言，清除凋落物与不清除之间的差异不显著，说明清除凋落物对新出幼苗的物种丰富度影响不大。

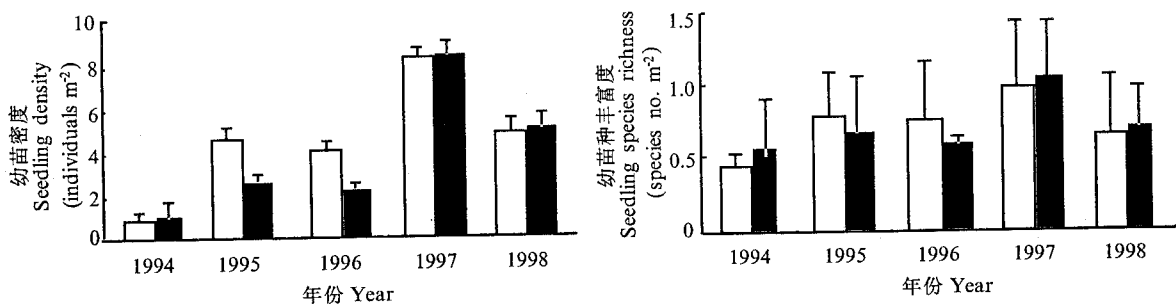


图2 清除(□)及未清除(■)凋落物层对幼苗定居的影响

Fig. 2 Seedling density and species number of seedlings in forest with (□) and without (■) removing litter layer

3.3 降雨量对幼苗的影响

图3所示为两年内幼苗萌发和死亡以及降雨量的月变化动态。可见，新萌发的幼苗数基本上与降雨量呈相同趋势，而幼苗死亡数则呈相反趋势。特别是1994年干季的幼苗死亡率特高。因此，干季的降雨量是幼苗成功定居的限制因子。鼎湖山地区每年的10-2月为干季，尤其是10月和11月，不仅干旱，而且气温较高，成为幼苗成活的障碍。

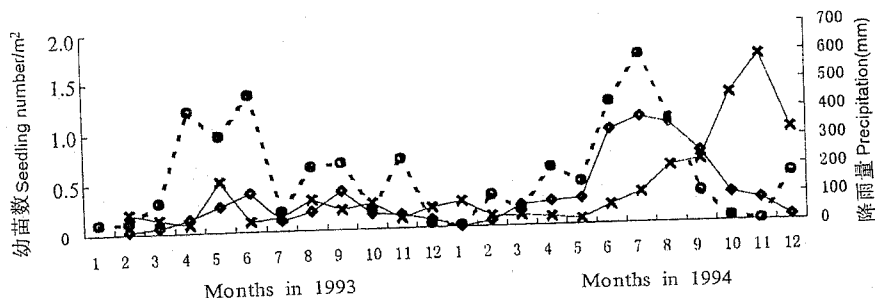


图3 降雨量对幼苗的死亡及萌生的影响

Fig. 3 The effects of precipitation on emergence and mortality of seedlings in forest

—×— 死亡幼苗数 Number of dead seedlings; —◇— 新出幼苗数 Number of emergent seedlings;
—○— 降雨量 Precipitation

3.4 光照和土壤水分对幼苗的影响

由表1可见, 当叶面积指数增加, 林内光照强度下降。在光照较强的样地1, 幼苗数量的波动较大, 其新出株数和死亡株数均远远高出其它样地。而在光照强度较低的样地2, 幼苗个体密度比较稳定, 表明光照强度对幼苗能否成功定居的影响较大。究其原因: 在光照条件较好的情况下, 阳性植物的种子萌发率较高, 但这些种类的幼苗耐阴性较差, 当春夏季叶面积指数增大时, 林下光照减弱, 其幼苗死亡率较高。从表1亦可看出, 光照强度较大的样地, 其土壤含水量较低。因土壤水分是幼苗生长成活的最重要因子, 所以它们的幼苗在冬季干旱时大量死亡, 这也是幼苗个体密度波动较大的重要原因。

表1 幼苗个体密度与林内光照强度及土壤含水率之间的关系

Table 1 Seedling density in relation to light intensity and soil water content

样地号 Plot no.	叶面积指数 Leaf area index	光强 Light intensity (lx)	土壤含水率 Soil water content (%)	幼苗密度 Seedling density (individual m ⁻²)		
				1994.12	1995.12	1996.12
1	4.26	13028	75	4.8	8.9	4.6
2	4.72	3976	86	4.3	5.9	5.7
3	4.47	5753	84	5.7	8.1	6.5
4	4.35	7078	81	6.7	8.4	7.1
5	4.45	6543	78	7.4	7.8	6.8

4 讨论

从种子萌发到幼苗定居是植物生活史中最为敏感的一个阶段^[9-11], 影响植物成功完成这个阶段的基本因子是水分、光照。凋落物层和草本苗木层一方面阻碍了种子的传播和直接与土壤接触, 使种子得不到安全之所而萌发机率减少, 另一方面由于遮蔽作用影响了微生境, 特别是水分、光照等对于种子萌发和定居至关重要的因子^[3-5]。鼎湖山季风常绿阔叶林的灌木层截获总入射光强的1.66%, 草本层截获1.25%^[12]。除去灌木草本层后, 地面光照强度增大, 幼苗萌发的机会增多。此外, 考虑到原有幼苗的竞争对新幼苗的定居具有排斥作用, 因此, 除去灌木草本层可为新幼苗提供更多的生态位, 有利于其定居。凋落物层对幼苗定居的影响具有两重性。在凋落物层萌发的幼苗由于得不到可靠的水分供应, 死亡率较高, 定居的成功性下降。但一旦幼苗的根系扎入土壤, 凋落物层由于对土壤有保水的作用, 变得有利于幼苗的生长。总之, 除去草本苗木层和凋落物层有利于种子的萌发而提高了幼苗定居的机会, 这就是森林火灾有利于森林更新的重要原因之一。因此, 实践中可利用除去凋落物的措施代替森林火灾, 加速森林的更新。

在较强的光照下, 有较多种类的幼苗可以生长。而光照较弱时, 只有耐阴性的种类可以成功完成其生活史。因此, 植物的耐阴与否无疑是影响森林演替方向和群落动态的机制之一。鼎湖山冬季的干旱是导致幼苗死亡的重要因素, 故旱季的降雨量是幼苗定居的限制因子。一些种子在旱季来临之前萌发的种往往很难成功更新, 而在其它时间萌发的种较易成功。因此, 植物的这种在不同时间萌发的生活史, 也是决定森林演替方向和影响群落动态的因素之一。

参考文献:

- [1] Harper J L. Population Biology of Plants [M]. New York: Academic Press, 1977.
- [2] Nicotra A B, Chazdon R L, Iriarte S V B. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests [J]. Ecology, 1999, 80(6):1908-1926.
- [3] Molofsky J, Augspurger C K. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest [J]. Ecology, 1992, 73:68-77.
- [4] Macdougall A, Kellman M. The understory light regime and patterns of tree seedlings in tropical riparian forest patches [J]. J Biogeo, 1992, 19:667-675.
- [5] Lisa O G, Bazzaz F A. The fern understory as an ecological filter: Emergence and establishment of canopy-tree seedlings [J]. Ecology, 1999, 80(3):833-845.
- [6] 黄忠良, 孔国辉, 魏平, 等. 南亚热带森林不同演替阶段土壤种子库的初步研究 [J]. 热带亚热带植物学报, 1996, 4(4): 42-49.
- [7] 黄忠良, 蒙满林, 张佑昌. 鼎湖山生物圈保护区的气候 [A]. 热带亚热带森林生态系统研究, 第8集 [C]. 北京: 气象出版社, 1998, 134-139.
- [8] 王铸豪, 何道泉, 宋绍敦, 等. 鼎湖山自然保护区的植被 [A]. 热带亚热带森林生态系统研究, 第1集 [C]. 广州: 科学普及出版社, 1982, 77-141.
- [9] 周先叶, 李鸣光, 王伯荪. 广东黑石顶森林群落黄果厚壳桂幼苗出生和死亡特征 [J]. 热带亚热带植物学报, 1997, 5(1): 39-44.
- [10] 王伯荪, 李鸣光, 彭少麟. 植物种群学 [M]. 广州: 广东高教出版社, 1996.
- [11] 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学 [M]. 北京: 科学出版社, 1997.
- [12] 任海, 彭少麟, 张祝平, 等. 鼎湖山生物圈保护区季风常绿阔叶林冠层结构和冠层辐射研究 [J]. 生态学报, 1996, 16(2): 174-179.