卧龙自然保护区林隙干扰特征

杨娟¹ 刘丽娟¹ 葛剑平^{1*} 丁易² 谭迎春³

(1 北京师范大学生命科学院, 北京 100875) (2 西南师范大学生命科学院, 重庆 400715)

(3 中国保护大熊猫研究中心 四川卧龙 623006)

摘要 林隙干扰对森林的结构和多样性的维持具有重要意义。对五一棚周围林隙干扰格局和林隙特征进行了3条样线调查, 样线总长度为4.4 km。结果表明: 1) 本区以小型林隙干扰为主, 林隙平均密度为12.5个·km⁻¹, 林隙的分布格局在阳坡和山脊为集聚分布, 阴坡近均匀分布; 林隙形成木以针叶树为主, 岷江冷杉(*Abies faxoniana*)、铁杉(*Tsuga chinensis*)和糙皮桦(*Betula utilis*)在形成木的数量和径级组成上均居前列。2) 林隙形成木的腐烂等级分布揭示出林隙形成木的形成方式和种类组成均随时间变化。表现为针叶树组形成木对林隙的贡献随时间降低, 阔叶树组反之, 砍伐和倒木是早期林隙形成的主要方式, 而枯立和折干是近期林隙形成的主要方式。3) 林隙木形成方式关联度分析结果为砍伐与倒木、折干与倒木之间存在显著负关联, 林隙其它各形成方式之间的关联不显著, 但砍伐与其它形成方式的负联结系数均较高。

关键词 林隙干扰 分布格局 林隙形成木 关联度分析

CHARACTERISTICS OF CANOPY GAP DISTURBANCE IN WOLONG NATURE RESERVE

YANG Juan¹ LIU Li-Juan¹ GE Jian-Ping^{1*} DING Yi² and TAN Ying-Chun³

(1 College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

(2 College of Life Sciences, Southwest Normal University, Chongqing 400715, China)

(3 Research and Conservation Center for the Giant Panda, Wolong Nature Reserve, Sichuan 623006, China)

Abstract Canopy gap disturbances are important processes that maintain forest structure and diversity. We investigated the distribution and characteristics of canopy gaps in Wolong Nature Reserve around Wuyipeng, Sichuan. The results showed that small-scale gaps were the predominant types of disturbance. The average gap density was 12.5 km⁻¹. The distribution pattern of gaps was aggregated on south facing slopes and was approximately homogeneous on north facing slopes. Conifer trees were the primary gap-makers in this forest that was dominated by *Abies faxoniana*, *Tsuga chinensis*, *Betula utilis*, both in abundance and diameter rank. The decay class distribution of gap-makers indicated that the mode of gap formation and gap-maker species changed with age of the forest; the contribution of conifer species to gap formation decreased with time and broadleaf species increased. Moreover, the proportion of gaps caused by cutting and tree falls decreased while the proportion caused by standing dead and broken trunks increased. Association analysis of the mode of gap formation showed that there were significant negative associations between trees that were cut and tree falls and between snapped trunks and tree falls. Association coefficients for trees that were cut were relatively high with all other modes of gap formation, but there were no other significant associations between other modes of gap formation.

Key words Small canopy gaps, Natural disturbance, Distribution pattern, Gap-maker, Association analysis

森林内部的林隙形成引起林隙内的环境变化, 从而导致林下的植物种类及数量发生变化; 而林隙的特征, 如大小、发育期等会影响林隙的更新和林隙植被的物种多样性。自1955年Watt首次提出用以描述林间空地以来, 林隙一词已被广泛接受, 但直至20世纪70年代后期森林循环理论的提出, 林隙作为森林循环体的一相, 人们才重新认识到它的重要

性, 并将其看成是保护和维持森林群落物种多样性的具体地段和主要场所(臧润国等, 1999)。近年来, 林隙动态已成为森林动态研究最活跃的领域之一, 国内外对林隙动态的研究主要集中在森林林隙特征、林隙形成与自然干扰、林隙填充与更新规律、林隙动态与生物多样性及其与景观的关系、林隙动态建模等方面(Runkle, 1982; 1985; 1989; 1995;

Hubbel & Foster , 1986 ; Lawton & Putz , 1990 ; White-
more , 1989 ;臧润国等 ,1999 ;王周平等 ,2001 ;邵国凡
等 ,1989)。作为濒危大熊猫的重要生境,卧龙自然
保护区植被动态方面的研究还有待加强(Taylor &
Qin , 1988)。本研究即从林隙调查入手对五一棚原
始过熟林的林隙特征及其形成方式和原因进行探
讨 ,并回溯林隙干扰的历史。

1 研究区域及方法

卧龙自然保护区位于成都平原西缘 ,30°45′ ~
31°25′ N ,102°52′ ~ 103°24′ E ,地处岷江上游、邛崃山
的东坡 ,属中亚热带湿润气候 ,植被类型垂直带谱明
显。年均温 8.4 ℃ ,年均降水量 861.8 mm(卧龙自
然保护区管理局 ,1987)。

研究样地设在五一棚野外观测站后山 ,本站位
于卧龙保护区核心区与缓冲区的交界带。林隙调查
采用样线调查法 ,选择岷江冷杉-糙皮桦原始林沿山
脊、阳坡、阴坡 3 条样线。林隙的确定以冠林隙 4 ~
1 000 m² 为界。根据 Runkle(1982)关于冠林隙和扩
展林隙的定义 ,采用椭圆面积公式 $A = \pi LW/4$ 计算
林隙面积。各样线采用 80 m 区段划分 ,统计各区段

内出现的林隙数和全路线上出现不同林隙数的区段
数 ,利用相邻区段合并来计算不同区段尺度的
Morisita 扩散指数 I_{δ} 。计算公式为 :

$$I_{\delta} = q \sum_{i=1}^q (n_i - 1) n_i / (N(N - 1))$$

其中 , q 为区段数 , n_i 为第 i 个区段中出现的林隙
数 , N 为所有区段中出现的林隙总数。

林隙形成木采用每木调查 ,包括形成木种类、基
径、形成方式、腐烂等级 ,并统计每个林隙内形成木
数量。形成木腐烂等级的划分参照文献(臧润国等 ,
1999)。林隙形成方式关联度分析方法参见沈泽昊
等(2001)文献。

2 结果与分析

2.1 林隙分布格局

本次样线调查总计约 4.4 km ,遇到 55 个林隙 ,
林隙平均密度为 12.5 个·km⁻¹。表 1 显示了不同区
段尺度的扩散指数。山脊样线、阳坡样线各区段 I_{δ}
> 1.0 ,表明林隙在不同尺度的分布均为集聚分布 ;
阴坡样线各区段的 I_{δ} < 1.0 ,表明林隙近均匀分布格
局。

表 1 五一棚林隙分布格局 Morisita 指数
Table 1 Morisita indexes of gap distribution pattern around Wuyipeng

样线 Sampling line	长度 Length(m)	林隙数 No. of gaps	林隙密度 Gap density (No. · km ⁻¹)	$I_{\delta 80}$	$I_{\delta 160}$	$I_{\delta 320}$	$I_{\delta 640}$
山脊 Ridge	2 000	29	14.5	1.170	1.537	1.759	1.734
阳坡 South facing slope	1 520	15	9.87	1.086	1.524	1.095	
阴坡 North facing slope	880	11	12.5	0.436	0.764		

2.2 林隙特征

2.2.1 林隙大小及冠林隙直径与林隙高度的比值
(D_{cg}/H)特征

调查发现 ,冠林隙平均大小(44.4 ± 52.1) m² ,
扩展林隙平均大小(244.6 ± 195.6) m²。按等级统计
冠林隙和扩展林隙大小分布 ,冠林隙以 < 50 m² 居
多 ,占总林隙数的 72.7% ,出现的最大的冠林隙面
积仅 294.5 m² ,扩展林隙以 200 ~ 250 m² 之间的林隙
分布最多 ,约占 27.3%。 D_{cg}/H 平均 0.38 ,且多分
布于 0.3 ~ 0.4 之间 ,约占 43.6%。据此推断 ,本区
的林隙以小林隙为主 ,且由于主林层普遍较高 ,造成
林隙内的潜在光照较弱。

2.2.2 林隙形成木特征

林隙形成木共计 159 株 ,平均基径(30 cm 处)为
(50.8 ± 22.74) cm。表 2 所示 ,种类以针叶树为主 ,

阔叶树仅占 17.6%。数量和基径均位居前列的形
成木种类依次是岷江冷杉(*Abies faxoniana*) ,铁杉
(*Tsuga chinensis*)和糙皮桦(*Betula utilis*)。图 1 所
示 ,各腐烂等级的林隙形成木数量依次是 C 级 > D
级 > A 级 > B 级。表明大部分林隙的建立发生在早
期 ,形成林隙的年龄约 40 ~ 90 年间 ,相当 20 世纪 10
~ 60 年代 ,有资料显示这期间正是保护区建立前滥
砍滥伐发生频繁的时期(卧龙自然保护区等 ,1992)。

据表 2 统计 ,针、阔叶树种在林隙形成木的比重
分别为 82.4%和 17.6%时 ,针叶树种对林隙形成的
贡献远大于阔叶树。而且它们在各腐烂等级中的多
度排序也不同 ,针叶树组 :C 级 > D 级 > A 级 > B 级 ,
阔叶树组 :A 级 > C 级 > B 级 > D 级。进行 χ^2 检
验的结果为 $\chi^2 = 42.135$, $\chi^2 > \chi^2_{0.01}$,表明针叶树组和
阔叶树组在各腐烂等级的多度存在着极显著的差

异,这反映了针叶树组对林隙形成贡献随时间降低,而阔叶树组对林隙形成的贡献增加的趋势。

此外,林隙的形成木数量构成平均为 2.89 株,其中由 2~3 株形成木构成的林隙比重最高,占 65.5%,单株形成木构成的林隙占 12.7%,林隙的形成木数量构成最多为 6 株。

表 2 不同种类林隙形成木的腐烂等级分布

Table 2 The decay class distribution of gap makers in different species

类型 Tree type	树种 Species	腐烂等级 Decay class			
		A	B	C	D
针叶树 Conifer	岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i>	7	4	50	26
	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	5	6	14	13
	麦吊杉 <i>Picea brachytyla</i>	1	1	2	2
阔叶树 Broadleaf	糙皮桦 <i>Betula utilis</i>	7	2	4	0
	红桦 <i>B. albo-sinensis</i>	6	1	2	0
	杜鹃 <i>Rhododendron</i> spp.	3	2	0	0
	西南樱桃 <i>Prunus pilosiuscula</i>	0	0	1	0

A :≤20 a B 20~40 a C 40~60 a D 60~80 a

2.3 林隙成因及分析

调查发现,本区火干扰发生频率很低,受大风侵袭的频率也较小,与贡嘎山东坡亚高山针叶林区相似,病虫害引起优势种的腐朽、死亡甚至折倒而形成林隙的现象普遍存在(吴宁,1999),此外砍伐也是主要的干扰之一。形成木按照形成方式可分为 4 种类型,在 55 个林隙中的出现频率分别为:倒木(包括根拔)85.5%、砍伐 45.5%、折干 18.2%、枯立 16.4%。倒木和砍伐对本研究区域林隙的形成贡献最大。图 1 显示,利用形成木腐烂等级追溯林隙干扰历史,早期的林隙形成原因以倒木和砍伐为主,相比较而言,

图 1 各腐烂等级林隙形成木形成方式分布

Fig.1 Formation manner distribution of gap makers in decay class

DM :倒木 Tree falls KF :砍伐 Cutting KL :枯立 Snapped trunks

ZG :折干 Broken trunks

近 20 年的林隙形成以枯立及折干为主,未见到砍伐痕迹。可见,林隙干扰方式存在时间上的分异。

55 个林隙中,以 1 种形成方式出现的占 45.5%,而 2 种及 2 种以上形成方式同时出现的林隙占 55.5%。对 4 种形成方式进行关联度分析结果见表 3。 χ^2 检验表明倒木与砍伐木、折干与倒木之间存在显著负联结,联结系数分别为 -0.542, -0.360。林隙其它各形成方式之间的关联不显著,但砍伐与另两种形成方式的负联结系数也较高。由此可见人为的砍伐与自然的干扰作用方式有很大的不同。究其原因,人为砍伐选择的多是生长环境优越、生长健壮的乔木,这与生长在地形环境恶劣、容易受病虫害和其它外力侵害的乔木存在空间上的分异。因此它们共同出现在同一林隙的几率不高。

表 3 林隙形成方式的联结系数

Table 3 Association coefficients of gap formation manners

	DM	KF	ZG
KF	-0.542*		
ZG	-0.360*	-0.340	
KL	0.027	-0.511	0.047

* : $p < 0.05$ KF, ZG, KL, DM : 同图 1 See Fig. 1

3 讨 论

大多数林隙分布格局的调查结果都是集聚分布, Lawton 和 Putz (1988) 曾指出引起林隙集聚分布的几种主要原因。针对五一棚山体情况较复杂,各方向林隙分布格局各异,推测山脊的地形起伏变化较坡体明显,造成山脊某些地段特别容易受干扰,而阳坡阔叶树的大量入侵引起优势种病虫害的扩散几率降低,这都是引起林隙集聚的可能原因。

大多数林隙调查研究都是针对自然干扰体系,通常不考虑人为干扰。然而在保护缓冲带这一特殊区域,人为干扰是不可避免的,并与自然干扰交织在一起共同影响着森林的循环更新,而且必将对整个保护区的景观格局发生作用。本研究将人为砍伐也纳入研究的干扰体系之中,发现自然干扰与人为干扰不仅在时间系列上有各自的特点,而且在空间上也存在着分异。至于人为干扰与自然干扰对森林循环,特别是对林隙更新的不同影响还有待进一步探讨。

参 考 文 献

Administration Bureau of Wolong Nature Reserve (卧龙自然保护区管理局). 1987. Vegetation and plant resources of Wolong. Chengdu: Sichuan Science & Technology Publishing House. (in Chinese)

- Hubbel, S. P. & R. B. Foster. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. In: Crawly, M. J. ed. Plant ecology. London: Blackwell Scientific Publication. 77 ~ 96.
- Lawton, R. O. & F. E. Putz. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical moist forest. Ecology, **61**: 1460 ~ 1473.
- Runkle, J. R. 1985. Comparison of methods for determining fraction of land area in tree-fall gaps. Forest Science, **31**(1): 15 ~ 19.
- Runkle, J. R. 1982. Pattern of disturbance in some old-growth mesic forest of eastern North American. Ecology, **62**: 1041 ~ 1051.
- Runkle, J. R. 1989. Synchrony of regeneration, gaps, and latitudinal differences in tree species diversity. Ecology, **70**: 546 ~ 547.
- Runkle, J. R. 1995. Sapling diameter growth in gaps for two Nothofagus species in New Zealand. Ecology, **76**: 2107 ~ 2117.
- Shao, G. F. (邵国凡), S. D. Zhao(赵士洞) & H. Shugart. 1989. Forest dynamics modeling: preliminary explanations of optimizing management for Korean pine forests. 1989. Beijing: China Forestry Publishing House. (in Chinese)
- Shen, Z. H. (沈泽昊), D. X. Li (李道兴) & G. F. Wang (王功芳). 2001. Studies on the gap disturbance of the mountain mixed forests of evergreen and deciduous broad-leaved species at MT. Dalaoling in the Three Gorges. I. The essential characteristics of the gaps. Acta Phytoecologica Sinica(植物生态学报), **25**: 276 ~ 282. (in Chinese with English abstract)
- Taylor, A. H. & Z. S. Qin. 1988. Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forest in Wolong Nature Reserve, Sichuan, China. Journal of Ecology, **76**: 1204 ~ 1218.
- Wang, Z. P. (王周平), X. G. Li (李旭光), S. Y. Shi (石胜友), D. H. Qi (齐代华), Z. M. He (何正明), W. W. Xu (许文蔚), X. B. Deng (邓先宝). 2001. Gap phase tree replacement in a conifer-broadleaved mixed forest in Jinyun Mountain, Chongqing. Acta Phytoecologica Sinica(植物生态学报), **25**: 399 ~ 404. (in Chinese with English abstract)
- Whitemore, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology, **70**: 536 ~ 538.
- Wolong Nature Reserve (卧龙自然保护区) & Sichuan Normal College (四川师范学院). 1992. The animal and plant resources and protection of Wolong Nature Reserve. Chengdu: Sichuan Science & Technology Publishing House. 326 ~ 342. (in Chinese)
- Wu, N. (吴宁). 1999. Dynamics of forest gaps in subalpine coniferous forests on the eastern slope of Gongga Mountain. Acta Phytoecologica Sinica(植物生态学报), **23**: 228 ~ 237. (in Chinese with English abstract)
- Zang, R. G. (臧润国), J. Y. Liu (刘静艳) & D. F. Dong (董大方). 1999. Gap dynamics and forest biodiversity. Beijing: China Forestry Publishing House. (in Chinese)

责任编辑:曹坤芳 责任编辑:刘丽娟