

林窗对川西亚高山岷江冷杉幼苗生物量及其分配格局的影响*

鲜骏仁^{1,2} 胡庭兴^{1**} 张远彬³ 王开运⁴

(¹ 四川农业大学四川省生态林业工程重点实验室, 四川雅安 625014; ² 四川农业大学资源环境学院, 四川雅安 625014; ³ 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041; ⁴ 华东师范大学上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200062)

摘要 采用样带法调查了川西亚高山原始岷江冷杉林林窗和林冠下岷江冷杉幼苗($H \leq 100$ cm)的密度、高度、基径和各构件生物量,分析了各构件生物量间的相关性.结果表明:林窗与林冠下幼苗密度分别为 12 903 和 2 017 株·hm⁻²;平均高度分别是 26.6 和 24.3 cm,差异显著;平均基径分别为 4.97 和 5.13 mm,差异不显著.林窗内各龄级幼苗的生物量与林冠下同龄级幼苗的生物量之间差异不显著.林窗对不同龄级幼苗各构件生物量积累的影响不同,林窗内幼苗枝干生物量比在 12 年达到最大(1.54),随后其比值维持在 0.69 左右;林冠下幼苗在 15 年后(含 15 年),枝条生物量大于主干生物量.生长在林窗和林冠环境的幼苗单株总生物量、叶生物量、茎生物量、地上生物量和根生物量与幼苗基径的平方(D^2)和苗高(H)的乘积有显著的线性关系.林窗与林冠下幼苗各构件生物量之间有显著的正相关关系.

关键词 岷江冷杉 幼苗 生物量 分配格局 亚高山 川西

文章编号 1001-9332(2007)04-0721-07 **中图分类号** S718.5 **文献标识码** A

Effects of forest canopy gap on *Abies faxoniana* seedling's biomass and its allocation in subalpine coniferous forest of West Sichuan. XIAN Jun-ren^{1,2}, HU Ting-xing¹, ZHANG Yuan-bin³, WANG Kai-yun⁴(¹Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering of Sichuan Province, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, Sichuan, China; ²College of Resource and Environment, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, Sichuan, China; ³Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; ⁴Key Laboratory of Urbanization and Ecological Restoration of Shanghai City, East China Normal University, Shanghai 200062, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2007, 18(4): 721-727.

Abstract: By the method of strip transect sampling, the density, height, basal diameter, and components biomass of *Abies faxoniana* seedlings ($H \leq 100$ cm) lived in the forest gap (FG) and under the forest canopy (FC) of subalpine natural coniferous forest in West Sichuan were investigated, and the relationships among different components biomass were analyzed. The results indicated that the density and average height (H) of *A. faxoniana* seedlings were significantly different in FG and under FC, with the values being 12 903 and 2 017 per hectare, and 26.6 cm and 24.3 cm, respectively, while no significant differences were found in average basal diameter (D) and biomass. The biomass allocation in seedling's components was markedly affected by forest gap. In FG, the biomass ratio of branch to trunk (BRBT) reached the maximum (1.54) at 12th year, and then, declined and fluctuated at 0.69. Under FC, the BRBT was increased with seedlings growth, and exceeded 1.0 at about 15th year. The total biomass and the biomass of leaf, stem, shoot and root grown in FG and under FC were significantly linearly correlated with D^2H . There were significant positive correlations among the biomass of different seedling's components.

Key words: *Abies faxoniana*; seedling; biomass; allocation pattern; subalpine; West Sichuan.

* 国家自然科学基金重大项目(90511008,902020100)、中芬国际合作项目(30211130504)和四川省科技攻关资助项目(05SG023-009).

** 通讯作者. E-mail: hutx001@yahoo.com.cn

2006-03-21 收稿,2007-01-11 接受.

1 引言

自1947年,Watt^[20]首先提出林窗的概念,至20世纪80年代,林窗逐渐成为生态学界和林业界研究的热点.林窗的动态变化形成了森林更新的流动镶嵌体,森林天然更新的实质就是林窗的形成、发育、成熟过程^[25].因此,充分地理解林窗对更新幼苗的影响是退化森林生态系统恢复与重建研究、“天然林保护工程”顺利实施和科学管理森林生态系统的基础.目前,国内对林窗的研究主要集中在林窗特征^[12]、林窗模型^[11]、微环境^[17,26]、林窗与生物多样性^[19]等方面,而林窗对幼苗生长的影响则报道较少.作为我国第二大林区主体的川西亚高山,是当前“天然林保护工程”主要工程区之一,被誉为“中国水塔的半壁江山”、“绿色生态屏障”和“珍贵基因宝库”.该林区主要以云、冷杉为建群种,且大多数冷杉(*Abies*)、云杉(*Picea*)在郁闭度较大的林下天然更新较少,每公顷幼苗不足1000株,林窗更新与林缘更新是其主要更新方式,每公顷更新幼苗数以万计^[23-24].随着“天然林保护工程”实施的深入,天然林的天然更新、天然更新幼苗的个体发育及其是否可人为调控,已成为当前该区域植被恢复与重建、森林生态系统管理亟待解决的问题之一.因此,本研究以该区域典型原始林之一的岷江冷杉林为对象,通过对原始岷江冷杉林下天然更新幼苗数量的调查与生物量的测定,旨在探讨林下和林窗内幼苗生物量、不同龄级幼苗生物量及其生物量分配格局,以及各构件生物量之间的差异性,为了解天然更新幼苗的生长差异和适应变化环境的机理、西南亚高山针叶林生态系统的恢复与重建、森林动态研究以及森林经营等提供基础数据.

2 材料与方法

2.1 自然概况

试验地设在四川省平武县境内的王朗国家级自然保护区(32°49'—33°02'N,103°55'—104°10'E).该保护区总面积322.97 km²,属丹巴松潘半湿润气候,由于受季风的影响,形成明显的干湿季节.干季(当年11月—翌年4月)日照强烈、降水少、气候寒冷、空气干燥;湿季(5—10月)的气候特征为降雨集中、云雾多、日照少、气候暖湿.年均气温2.9℃,7月平均气温12.7℃,1月平均气温-6.1℃,极端最高气温26.2℃,极端最低气温-17.8℃,≥10℃的积温1056.5℃.多年平均降水量859.9 mm,集中

在5—7月.区域海拔为2400~4980 m,相对高差2500 m,平均海拔3200 m以上.土壤垂直带谱为山地棕壤(2300~2850 m)、山地暗棕壤(2600~3500 m)、亚高山草甸土(阳坡海拔2300~3500 m)、高山草甸土(3500~4000 m)、高山流石滩荒漠土(4000 m以上).植物垂直带谱为针阔混交林(2300~2600 m)、方枝圆柏(*Sabina saltuaria*)-紫果云杉(*Picea purpurea*)林和岷江冷杉林(2600~3500 m)、亚高山灌丛草甸(3500~4400 m)、高山流石滩植被(4400~4900 m)和高山荒漠带(4900 m以上)^[21-22].

岷江冷杉-缺苞箭竹(*Fargesia denudata*)-塔藓(*Hylocomium splendens*)群落主要分布于大窝凼的河阶地,海拔2800~3100 m,平均林龄180年左右,平均树高和胸径分别为38 m和45 cm.乔木层的优势种是岷江冷杉,乔木亚层为方枝圆柏和多种槭树(*Acer* spp.),郁闭度在0.4~0.6之间.灌木层主要有缺苞箭竹、多种忍冬(*Lonicera* spp.)和岷江冷杉及槭树幼苗,平均高度和盖度为1.4 m和40%.草本层主要有紫花碎米荠(*Cardamine tangutorum*)、鹿药(*Smilacina japonica*)和蕨类,平均高度为30 cm,盖度为30%.苔藓层主要为山羽藓(*Abietinella abietina*)和塔藓,平均厚度为8 cm,盖度90%以上.

2.2 研究方法

2.2.1 数据收集 沿垂直于等高线的方向随机设置长300 m、宽2 m的样带3条,样带间隔20 m以上.为便于操作,本研究将岷江冷杉幼苗(以下简称幼苗)统一规定为高度小于100 cm.小心地挖出林窗和林下的幼苗,用清水浸泡后洗净根部后将水分晾干,分别测量每株幼苗的基径(*D*)、苗高(*H*)、根鲜质量、叶鲜质量、茎鲜质量(枝条和主干);然后分部位取样品,于80℃的通风干燥箱下烘干至恒量,再把各器官的鲜质量换算为干质量,所得干质量即为各构件的生物量.

2.2.2 数据处理 本研究采用数基径处年轮数和枝条轮数相结合确定幼苗年龄.划分幼苗龄级的标准是:Ⅰ龄级, $A \leq 3$ 年;Ⅱ龄级, $3 < A \leq 6$ 年;Ⅲ龄级, $6 < A \leq 9$ 年;Ⅳ龄级, $9 < A \leq 12$ 年;Ⅴ龄级, $12 < A \leq 15$ 年;Ⅵ龄级, $A > 15$ 年.

由于样带宽度只有2 m,本文中林窗面积是指林窗内的样带面积.林窗幼苗密度=林窗内幼苗株数/林窗面积;林下幼苗密度=林下幼苗株数/林下面积.幼苗总生物量=叶生物量+根生物量+茎生物量;茎生物量=枝生物量+主干生物量;地上生物

量 = 叶生物量 + 茎生物量; 叶质量比 = 叶生物量/幼苗总生物量; 茎质量比 = 茎生物量/幼苗总生物量; 根茎比 = 根干物质/茎生物量; 枝质量比 = 枝生物量/幼苗总生物量; 高基径比 = H/D ; 叶根比 = 叶生物量/根生物量; 冠根比 = 地上生物量/根生物量。

3 结果与分析

3.1 岷江冷杉幼苗的平均高度、基径和密度

在 3 条样带内, 幼苗共有 768 株(林下 288 株、林窗内 480 株)。在整个样带内, 林窗面积为 372 m^2 (占 20.67%)、林下面积为 $1\,428 \text{ m}^2$ (占 79.33%); 林窗内幼苗密度为 $12\,903 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$ 、平均基径为 4.97 mm、平均苗高为 26.6 cm, 林下幼苗密度、平均基径和高度分别为 $2\,017 \text{ 株} \cdot \text{hm}^{-2}$ 、5.13 mm、24.3 cm; 林窗内幼苗的密度和平均高度均大于林下幼苗(表 1), 平均基径则相反。林窗内和林下同龄级幼苗基径间差异不显著 ($F = 1.148, P > 0.05$), 而幼苗高则差异显著 ($F = 20.618, P < 0.05$)。

3.2 岷江冷杉幼苗的生物量

3.2.1 各组分生物量的绝对值 由表 2 可以看出, 林窗内各龄级幼苗生物量与林下同龄级幼苗之间差异不显著 ($F_{\text{I}} = 2.034, F_{\text{II}} = 1.889, F_{\text{III}} = 0.327, F_{\text{IV}} = 2.729, F_{\text{V}} = 0.282, F_{\text{VI}} = 0.997, P > 0.05$)。林窗内各龄级幼苗的根生物量与林下同龄级幼苗之间差

异也不显著 ($F_{\text{I}} = 1.316, F_{\text{II}} = 0.014, F_{\text{III}} = 2.907, F_{\text{IV}} = 2.556, F_{\text{V}} = 0.861, F_{\text{VI}} = 0.764, P > 0.05$)。这说明岷江冷杉林的林窗和林冠环境对同龄级岷江冷杉幼苗生物量的累积, 及其在地下部分的分配没有显著影响。

林窗内各龄级幼苗的叶生物量大于林下同龄级幼苗, 且在 II、III、IV 龄级间存在极显著差异 ($F_{\text{II}} = 8.525, F_{\text{III}} = 7.619, F_{\text{IV}} = 11.023, P < 0.01$), 而在 I、V、VI 龄级间的差异不显著 ($F_{\text{I}} = 3.410, F_{\text{V}} = 0.485, F_{\text{VI}} = 0.719, P > 0.05$)。林窗内各龄级幼苗的茎生物量也大于林下同龄级幼苗, 在 III、IV、V 龄级有极显著差异 ($F_{\text{III}} = 8.585, F_{\text{IV}} = 6.594, F_{\text{V}} = 6.059, P < 0.01$), 而在 I、II、VI 龄级的差异不显著 ($F_{\text{I}} = 1.037, F_{\text{II}} = 0.006, F_{\text{VI}} = 0.018, P > 0.05$)。表明林窗对不同龄级岷江冷杉幼苗生物量分配在叶和茎上的影响不同。

3.2.2 各组分生物量所占的比例 由表 3 可以看出, 林窗内幼苗叶质量比大于林下幼苗, 且除 I、VI 龄级幼苗外, 其余同龄级幼苗间均有极显著差异 ($F_{\text{II}} = 37.555, F_{\text{III}} = 77.811, F_{\text{IV}} = 12.118, F_{\text{V}} = 23.191, P < 0.01$)。幼苗茎质量比的差异性比较结果与叶完全一致, 但林下幼苗茎质量比大于林窗内幼苗(IV 龄级幼苗除外)。林下幼苗的根茎比大于林窗内同龄级幼苗, 除 IV 龄级幼苗间存在显著差异外

表 1 不同龄级岷江冷杉幼苗的苗高

Tab.1 Height of *A. faxoniana* seedlings with different age classes in forest gap and under forest canopy

龄级 Age class	林窗 Forest gap				林下 Under forest canopy			
	平均值 \pm SD Mean \pm SD (cm)	最大 Max. (cm)	最小 Min. (cm)	株数 Number	平均值 \pm SD Mean \pm SD (cm)	最大 Max. (cm)	最小 Min. (cm)	株数 Number
I	12.1 \pm 2.9	19.2	7.2	22	10.0 \pm 1.5	12.4	7.4	17
II	17.6 \pm 4.8	30.3	8.5	158	15.2 \pm 4.6	39.2	7.6	73
III	25.7 \pm 6.0	47.5	11.9	164	21.3 \pm 5.4	37.4	10.5	90
IV	33.2 \pm 5.2	44.5	22.2	91	29.2 \pm 6.3	44.5	17.3	64
V	41.3 \pm 8.2	56.4	22.4	37	37.0 \pm 7.4	56.4	24.2	33
VI	59.1 \pm 10.4	82.5	34.5	8	43.2 \pm 7.5	54.5	29.2	11

表 2 不同龄级岷江冷杉幼苗各构件的生物量

Tab.2 Component biomasses of *A. faxoniana* seedlings with different ages in forest gap and under forest canopy (mean \pm SD, g)

龄级 Age class	叶生物量 Leaf biomass		茎生物量 Stem biomass		地上生物量 Above-ground biomass		根生物量 Root biomass		总生物量 Total biomass	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
I	0.33 \pm 0.18	0.23 \pm 0.11	0.18 \pm 0.01	0.07 \pm 0.04	0.51 \pm 0.27	0.30 \pm 0.15	0.11 \pm 0.00	0.20 \pm 0.01	0.62 \pm 0.28	0.50 \pm 0.22
II	0.95 \pm 0.49	0.76 \pm 0.46	0.70 \pm 0.40	0.35 \pm 0.20	1.65 \pm 0.87	1.10 \pm 0.62	0.41 \pm 0.25	0.42 \pm 0.21	2.07 \pm 1.05	1.52 \pm 0.76
III	2.71 \pm 1.08	2.32 \pm 0.98	2.24 \pm 0.98	1.34 \pm 0.65	4.95 \pm 1.99	3.65 \pm 1.49	1.24 \pm 0.62	1.39 \pm 0.67	6.19 \pm 2.46	5.04 \pm 2.43
IV	5.92 \pm 1.61	4.92 \pm 1.99	8.41 \pm 2.19	3.79 \pm 2.31	14.33 \pm 3.75	8.72 \pm 3.63	2.97 \pm 1.23	3.30 \pm 1.19	17.30 \pm 4.64	12.2 \pm 5.13
V	10.87 \pm 4.12	10.22 \pm 4.81	10.37 \pm 3.96	6.60 \pm 2.83	21.25 \pm 7.73	16.83 \pm 7.29	5.52 \pm 2.18	6.25 \pm 2.36	26.77 \pm 9.32	23.08 \pm 8.89
VI	17.71 \pm 5.51	15.41 \pm 5.04	21.19 \pm 7.27	10.39 \pm 3.81	38.89 \pm 11.99	25.80 \pm 8.69	9.57 \pm 1.62	9.99 \pm 3.08	48.47 \pm 13.16	34.89 \pm 10.87

A: 林窗 Forest gap; B: 林下 Under forest canopy. 下同 The same below.

($F_{IV} = 30.295, P < 0.05$), 其余同龄级幼苗根茎比没有显著差异($F_I = 3.423, F_{II} = 1.327, F_{III} = 0.005, F_V = 0.250, F_{VI} = 0.257, P > 0.05$). 林窗和林下IV龄级幼苗的叶质量比最低, 而茎质量比最高, 其原因可能是IV龄级幼苗的平均高度在30 cm左右, 与该森林群落下草本层的平均高度持平, 对光的竞争激烈, 从而导致部分叶片枯死, 但幼苗枝条依然存活.

林窗内和林下幼苗的高基径比均随年龄增加而降低, 林窗内幼苗高基径比大于同龄级林下幼苗, 且两者间有显著差异($F_I = 3.853, F_{II} = 17.094, F_{III} = 34.034, F_{IV} = 20.859, F_V = 5.107, F_{VI} = 16.478, P < 0.05$). 这表明林窗环境更有利于幼苗的高生长.

由表4可以看出, 林窗内幼苗的叶根比(2.48 ± 1.12)大于林下同龄级幼苗(1.84 ± 0.89), 二者间有极显著差异($F = 68.865, P < 0.01$). 林窗内和林下幼苗冠根比的平均值分别为 4.65 ± 1.91 和 2.88 ± 1.27 , 两者间也有极显著差异($F = 194.864, P < 0.01$), 且林窗内幼苗的冠根比大于林下同龄幼苗(I龄级除外).

由表4可以看出, 林窗内幼苗枝干比随年龄增加而逐渐增加, 在12年左右达到最大值(1.54), 随后迅速降低, 基本维持在0.69左右. 林下幼苗在整个生长期中, 枝干比不断增加; 在15年时(1.10 ± 0.33), 枝条所积累的物质已经超过主干积累的物

质, 表明在接近V龄级(15年)时, 幼苗的生长主要表现为侧枝的生长. 林窗和林下幼苗在生长初期(IV龄级、14年前), 其枝条物质积累并没有明显的差异, 但生长到14年后, 其地上部分的物质积累发生了根本变化, 前者主要积累在主干, 后者主要积累于枝条. 这说明林窗环境对幼苗的生长, 特别是后期的生长具有重要作用. 通过对不同环境条件下幼苗枝质量比的分析, 也可得出类似的结论.

3.3 各构件的生物量相关性

3.3.1 各组分生物量的相关性 由图1和图2可以看出, 具有相同地上生物量的幼苗间, 林下幼苗的地下生物量大于林窗内幼苗的地下生物量, 表明林窗内幼苗将更多的生物量分配到根部. 林窗内和林下幼苗地上、地下、叶、茎生物量与幼苗生物量均具有显著的线性关系.

3.3.2 各组分生物量与幼苗基径和苗高的关系 由图3可以看出, 单株岷江冷杉幼苗生物量(B_T)与幼苗基径的平方(D^2)和苗高(H)的乘积呈显著的线性关系. 单株岷江冷杉幼苗叶生物量(B_L)、茎生物量(B_S)、地上生物量(B_A)和根生物量(B_R)与幼苗基径的平方(D^2)和苗高(H)的乘积也有显著的线性关系.

表3 不同龄级岷江冷杉幼苗叶质量比、茎质量比、根茎比和高基径比

Tab.3 Biomass ratio of leaf and total, stem and total, root and stem, and diameter ratio of height and base of *A. faxoniana* seedlings (mean \pm SD)

龄级 Age class	叶质量比		茎质量比		根茎比		高基径比	
	Biomass ratio of leaf and total		Biomass ratio of stem and total		Biomass ratio of root and stem		Ratio of height and base diameter	
	A	B	A	B	A	B	A	B
I	0.50 \pm 0.02	0.46 \pm 0.01	0.29 \pm 0.01	0.29 \pm 0.02	0.72 \pm 0.09	0.81 \pm 0.02	6.89 \pm 0.38	5.95 \pm 0.38
II	0.46 \pm 0.00	0.40 \pm 0.01	0.33 \pm 0.05	0.37 \pm 0.01	0.65 \pm 0.03	0.71 \pm 0.05	5.66 \pm 0.10	4.90 \pm 0.17
III	0.44 \pm 0.00	0.36 \pm 0.01	0.36 \pm 0.00	0.41 \pm 0.01	0.58 \pm 0.02	0.58 \pm 0.03	5.19 \pm 0.082	4.36 \pm 0.12
IV	0.34 \pm 0.00	0.32 \pm 0.01	0.49 \pm 0.00	0.46 \pm 0.01	0.35 \pm 0.01	0.51 \pm 0.03	4.87 \pm 0.08	4.23 \pm 0.12
V	0.41 \pm 0.00	0.33 \pm 0.01	0.38 \pm 0.01	0.43 \pm 0.01	0.57 \pm 0.03	0.61 \pm 0.09	4.62 \pm 0.15	4.16 \pm 0.13
VI	0.37 \pm 0.02	0.33 \pm 0.01	0.42 \pm 0.02	0.43 \pm 0.00	0.52 \pm 0.07	0.58 \pm 0.05	4.40 \pm 0.61	3.88 \pm 0.12

表4 不同龄级幼苗的叶根比、冠根比、枝干比和枝质量比

Tab.4 Biomass ratio of leaf and root, aboveground and root, branch and stem, branch and the total of *A. faxoniana* seedlings (mean \pm SD)

龄级 Age class	叶根比		冠根比		枝茎比		枝质量比	
	Biomass ratio of leaf and root		Biomass ratio of above-ground and root		Biomass ratio of branch and stem		Biomass ratio of branch and the total	
	A	B	A	B	A	B	A	B
I	3.61 \pm 2.08	2.21 \pm 0.93	2.56 \pm 1.13	2.95 \pm 1.32	0.13 \pm 0.14	0.10 \pm 0.58	0.03 \pm 0.03	0.03 \pm 0.04
II	2.66 \pm 1.27	1.96 \pm 0.91	4.58 \pm 2.14	2.85 \pm 1.21	0.30 \pm 0.16	0.43 \pm 0.21	0.08 \pm 0.03	0.11 \pm 0.05
III	2.42 \pm 0.93	1.89 \pm 0.98	4.40 \pm 1.60	2.95 \pm 1.36	0.43 \pm 0.22	0.70 \pm 0.29	0.11 \pm 0.03	0.17 \pm 0.06
IV	2.20 \pm 0.72	1.65 \pm 0.81	5.33 \pm 1.74	2.91 \pm 1.38	1.54 \pm 0.32	0.85 \pm 0.32	0.29 \pm 0.02	0.22 \pm 0.05
V	2.09 \pm 0.65	1.77 \pm 0.95	4.05 \pm 1.14	2.91 \pm 1.45	0.69 \pm 0.24	1.10 \pm 0.33	0.16 \pm 0.04	0.22 \pm 0.06
VI	1.85 \pm 0.50	1.60 \pm 0.44	4.03 \pm 0.95	2.68 \pm 0.75	0.68 \pm 0.23	1.11 \pm 0.38	0.17 \pm 0.04	0.24 \pm 0.05

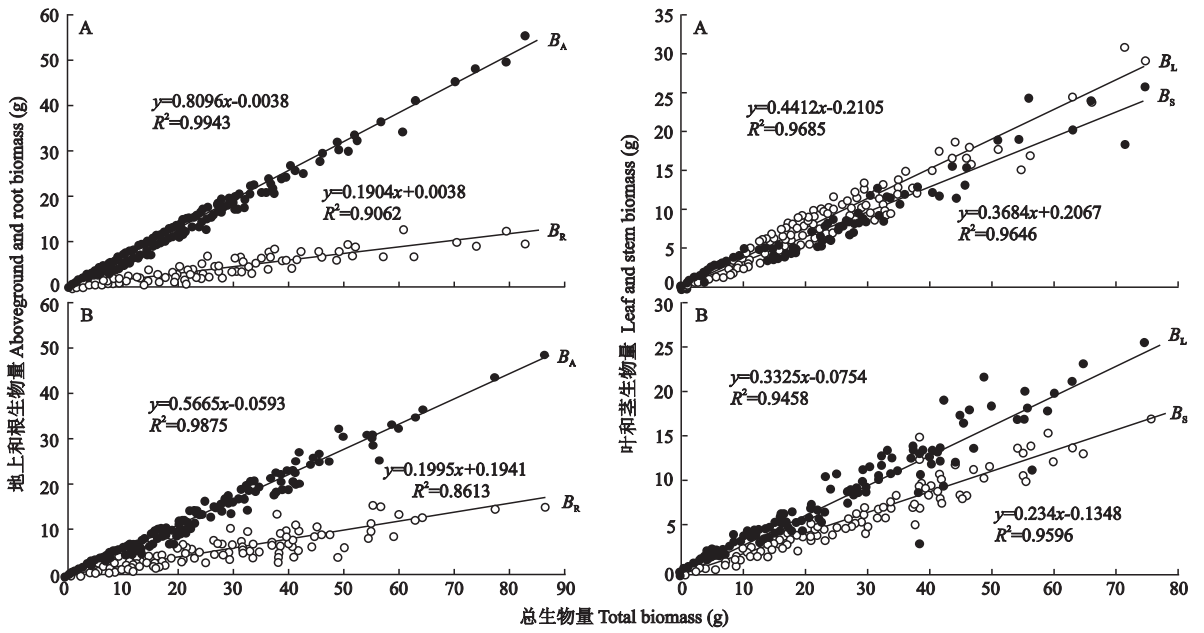


图1 岷江冷杉幼苗地上、根、叶、茎生物量与总生物量的关系

Fig.1 Biomass relationship of seedlings between aboveground root, leaf, stem and the total of *A. faxoniana* seedlings.

A: 林窗 Forest gap; B: 林下 Under forest canopy. 下同 The same below.

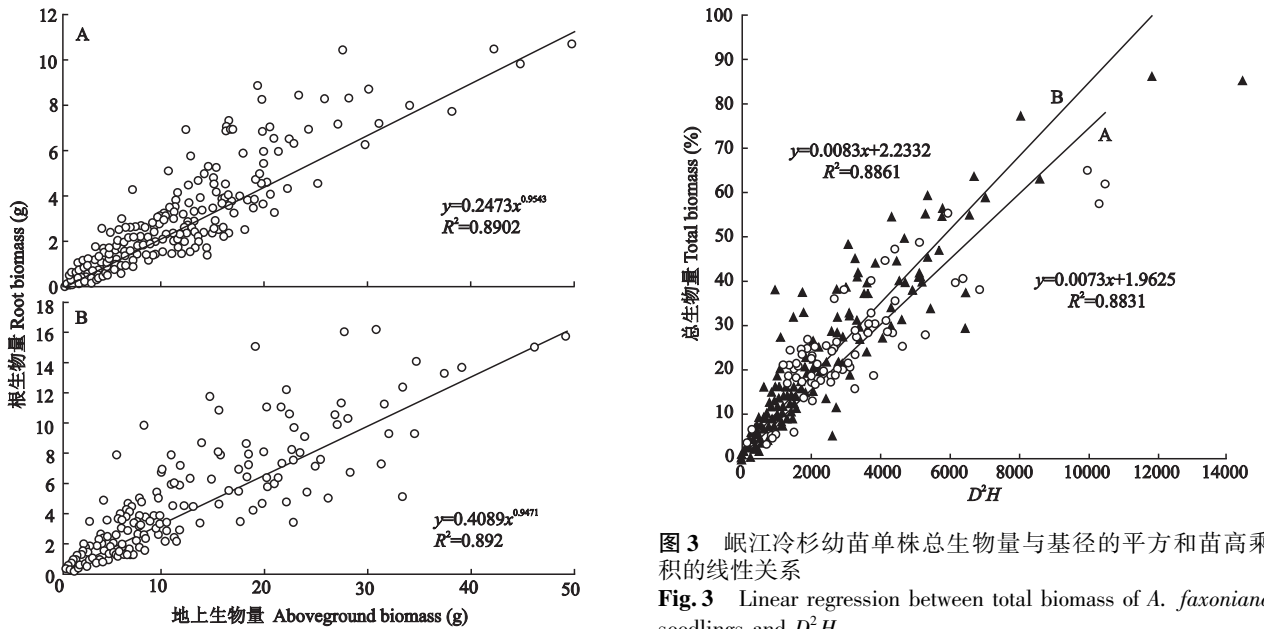


图2 岷江冷杉幼苗根与地上部分生物量的关系

Fig.2 Relationship between root and aboveground biomass of *A. faxoniana* seedlings.

4 讨论

4.1 岷江冷杉幼苗的生物量

本研究结果表明,林窗内单株岷江冷杉幼苗的平均生物量、叶生物量和茎生物量均大于林下幼苗,而平均根生物量则相反。有研究表明^[18],林窗中心和林冠下的太阳辐射分别占林外空旷地太阳辐射的

(31.84 ± 8.20)% 和 (17.63 ± 5.49)%,林窗内与林冠下的辐射强度有显著差异。林窗内各龄级幼苗生物量大于林冠下同龄级幼苗,表明岷江冷杉幼苗干物质积累随着光照的增强而增加;但林窗内与林冠下各龄级幼苗生物量之间没有显著差异,表明除光照外,还有其它因子在起作用。目前已有一些研究表明,土壤养分有效性、灌木层植物等因子都对幼苗的生长产生重要影响。如 Bungard 等^[2]的研究表明,土壤有效养分(尤其是有效氮)是幼苗生长的限制因子之一;Beckage 等^[1]和 Tabarelli 等^[14]研究认为,林

图3 岷江冷杉幼苗单株总生物量与基径的平方和苗高乘积的线性关系

Fig.3 Linear regression between total biomass of *A. faxoniana* seedlings and D^2H .

下灌木层对乔木幼苗的生长有强烈的抑制作用; Taylor 等^[15]的研究也表明,箭竹是岷江冷杉林灌木层的优势种,其密度影响乔木树种的更新和幼苗的生长. Howe^[6]的研究表明,草本和林冠郁闭度对幼苗的存活和生长也有显著影响.因此,要充分揭示川西亚高山针叶林林窗对岷江冷杉幼苗生长和生物量分配的影响,还应对灌木层植物、土壤养分、水、土壤温度和 CO₂ 浓度等进行深入研究.

4.2 岷江冷杉幼苗的叶根比和冠根比

本研究结果表明,林窗内和林下幼苗叶根比的平均值分别为 2.48 ± 1.12 和 1.84 ± 0.89 ,两者间有极显著差异;林窗内和林下幼苗冠根比的平均值分别为 4.65 ± 1.91 和 2.88 ± 1.27 ,两者间也有极显著差异 ($P < 0.01$).

温度和湿度是影响幼苗冠根比的重要因子之一. Lyr 等^[8]的研究结果表明,土壤温度对山毛榉 (*Fagus sylvatica*) 幼苗/植物根茎比有影响. 一般来说,林窗内的空气温度比林下高,水汽压亏缺 (VPD) 相应也高,导致高的蒸腾速率,从而引起水分胁迫. 水分胁迫则会抑制光合作用,限制幼苗生物量积累. 且水分胁迫会使植物重新分配生物量,以适应不良环境,通常是把更多的生物量分配到根部,以增加水分吸收能力. 因此,水分胁迫条件下,植物有高的根茎比. 在水分条件不受限制的条件下,山毛榉幼苗的根茎比随光照强度的增加而下降,当没有出现土壤养分竞争时,植物将减少分配到根部的碳水化合物量. 且光和土壤的交互作用也显著影响幼苗的生物量分配格局^[5,7,9]. 也有研究表明,影响幼苗生长与动态的限制因子是林冠下的光照条件,而不是土壤因子^[4,10]. 在本研究中,林窗内岷江冷杉幼苗的根茎比低于林下同龄级幼苗,是由于该区域森林持水能力强(原始林下有近 10 cm 厚的苔藓层)、空气湿度大,幼苗在生长季节一般不会受到水分胁迫,故林窗内和林冠下大多数同龄级幼苗的根茎比没有显著差异;林窗内和林冠下 IV 龄级幼苗的根茎比之所以有显著差异,是由于林窗内的草本层较发达,且草本层高度几乎与 IV 龄级幼苗高度一致.

4.3 岷江冷杉幼苗生物量分配格局的应用

在王朗国家级自然保护区的岷江冷杉原始林中,更新的前 13~14 年,岷江冷杉幼苗在林下和林窗的生长大体相似;15 年以后,林下幼苗地上生物量主要积累于枝条,而林窗内幼苗则依然维持各部分生物量的均衡. 野外调查也观察到,林下 15 年生的岷江冷杉幼苗的侧枝生长明显增加;17~20 年生

的幼苗侧枝生长增加更加明显,主干生长变缓或顶芽枯死. 而林窗中则没有类似情况出现. 这表明耐荫树种可以在林下或有一定遮荫的林窗中萌发生长,但如果要顺利地达到主林层,完成森林的更新,其上面必须有林窗形成,为幼苗的正常生长发育提供充足的光照和到达主林层的空间. 这与其他一些学者在亚高山的研究结果相类似^[17,24]. 不同的是,本研究中林下幼苗侧枝加强生长的时间稍晚(15 年左右才开始),可能与研究的物种不同有关.

林窗的形成导致微环境中的改变,从而引起微地形、光环境、空气温湿度和土壤养分及资源有效性等因子发生相应的变化^[25],使森林环境形成较大的异质性,为更多的幼苗萌发和生长提供机会和空间,从而使森林的更新能够正常进行,也可以使森林容纳更多的物种. 因此,林窗的形成对幼苗萌发和生长具有重要意义. Szwagrzyk 等^[13]的研究也表明,即使是强耐荫树种,其幼苗的正常生长也需要在森林中有林窗形成. Diaci^[3]则认为,森林的顺利更新可以通过调控林窗的几何特征(大小、形状和方向等)来实现. 因此,在森林生态系统管理中,可以适当增加小尺度干扰,以促进森林群落的顺行演替和维持较高的生物多样性. 在郁闭较充分的顶极群落中,可以实行“砍针促阔”,人工制造林窗、增加光照,为耐荫树种的生长和进入主林层提供充足的光照与空间,也可以为阳性树种的顺利更新创造条件(在原始林中,桦木 (*Betula* spp.) 等阳性树种只有在林窗中才能找到). 在退化的森林生态系统中,可实行“砍阔促针”,在演替早期或阳性树种占优势的群落中,利用遮荫使耐荫树种进行天然更新或栽植耐荫树种,在其后的适当时间,制造林窗以供其释放生长. 但是,如果林窗的发生极其频繁或干扰面积过大,则会加剧森林破碎化^[16],导致森林的退化加快. 因此,在森林生态系统管理中,要适当增加小尺度干扰,而防止大尺度、高频率干扰的发生,将干扰对森林生态系统的影响控制在其阈值内^[27],以更好地维持森林生态系统的稳定性和多样性,保证其服务功能的最大发挥.

参考文献

- [1] Beckage B, Clark JS, Clinton BD *et al.* 2000. A long-term study of tree seedling recruitment in Southern Application forests: The effects of canopy gaps and shrub understories. *Canadian Journal of Forest Research*, **30**: 1617-1631
- [2] Bungard RA, Press MC, Scholes JD. 2000. The influ-

- ence of nitrogen on rain forest dipterocarp seedlings exposed to a large increase in irradiance. *Plant, Cell and Environment*, **23**: 1183–1194
- [3] Diaci J. 2002. Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management*, **161**: 27–38
- [4] Gardiner ES, Hodges JD. 1998. Growth and biomass distribution of cherry bark oak (*Quercus pagoda* Raf.) seedlings as influenced by light availability. *Forest Ecology and Management*, **108**: 127–134
- [5] Guo K, Werger MJA. 1999. Different responses to shade of evergreen and deciduous oak seedlings and the effect of acorn size. *Acta Oecologica*, **20**(6): 579–586
- [6] Howe HF. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: Effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology*, **6**: 259–280
- [7] King DA. 1994. Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian forest. *American Journal of Botany*, **81**(8): 948–957
- [8] Lyr H, Garbe V. 1995. Influence of root temperature on growth of *Pinus sylvestris*, *Fagus sylvatica*, *Tilia cordata* and *Quercus robur*. *Trees*, **9**: 220–223
- [9] Minotta G, Pinzauti S. 1996. Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management*, **86**: 61–71
- [10] Norgren O. 1996. Growth analysis of Scots pine and lodgepole pine seedlings. *Forest Ecology and Management*, **86**: 15–26
- [11] Sang W-G (桑卫国), Li J-W (李景文). 1998. Dynamics modeling of Korean pine forest in southern Lesser Xingan mountains of China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **18**(1): 38–47 (in Chinese)
- [12] Shen Z-H (沈泽昊), Li D-X (李道兴), Wang G. -F (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**(3): 276–282 (in Chinese)
- [13] Szwagrzyk J, Szewczyk J, Bodziarczyk J. 2001. Dynamics of seedling banks in beech forest: Results of a 10-year study on germination, growth and survival. *Forest Ecology and Management*, **141**: 237–250
- [14] Tabarelli M, Mantovani W. 2000. Gap-phase regeneration in a tropical mountain forest: The effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology*, **148**(2): 149–155
- [15] Taylor AH, Qin ZS. 1988. Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan China. *Journal of Ecology*, **76**: 1204–1218
- [16] Vogt K, Gordon J, Wargo J. 2002. Trans. Ouyang H (欧阳华), et al. *Ecosystem: The Science of Balance and Management*. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- [17] Wang J-X (王金锡), Xu J-D (许金铎). 1995. Ecology and Regeneration of Cutted Blank in Alpine and Plateau Region of the Upper Reach of Yangtze River. Beijing: China Forestry Press. (in Chinese)
- [18] Wang K-Y (王开运). 2004. Processes of Subalpine Forest Ecosystem in the west of Sichuan. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press. (in Chinese)
- [19] Wang Z-P (王周平), Li X-G (李旭光), Shi S-Y (石胜友), et al. 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**(4): 399–404 (in Chinese)
- [20] Watt AS. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, **35**: 1–22
- [21] Xian J-R (鲜骏仁), Hu T-X (胡庭兴), Wang K-Y (王开运), et al. 2004a. Characteristics of gap in subalpine coniferous forest in western Sichuan. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), **23**(3): 6–10 (in Chinese)
- [22] Xian J-R (鲜骏仁), Hu T-X (胡庭兴), Wang K-Y (王开运), et al. 2004b. Studies on the characteristics of gap border trees in the subalpine coniferous forest in western Sichuan. *Forest Research* (林业科学研究), **17**(5): 636–640 (in Chinese)
- [23] Yang Y-P (杨玉坡). 1990. Review on forest defense function in western Sichuan Province// Li C-B (李承彪), ed. *Ecological Study on Sichuan Forest*. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press: 49–54 (in Chinese)
- [24] Yang Y-P (杨玉坡), Li C-B (李承彪), Guan Z-T (管中天). 1992. *Forests in Sichuan*. Beijing: China Forestry Press. (in Chinese)
- [25] Zang R-G (臧润国), Liu J-Y (刘艳静), Dong D-F (董大方). 1999. *Gap Dynamics and Forest Biodiversity*. Beijing: China Forestry Press. (in Chinese)
- [26] Zhang Y-P (张一平), Wang J-X (王进欣), Ma Y-X (马友鑫). 2001. Characteristics analysis on different thermal active surface in canopy gap of tropical secondary forest. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **12**(2): 179–184 (in Chinese)
- [27] Zhong Z-C (钟章成). 1997. *Ecosystem and environment protection// Advance in Plant Ecological Research*. Chongqing: Southwest China Normal University Press. (in Chinese)

作者简介 鲜骏仁,男,1974年生,博士研究生.主要从事森林生态学和全球变化研究,发表论文3篇. Tel: 0835-2885854; E-mail: xianjr@126.com.

责任编辑 李凤琴