

大头茶种群循环更新的动态研究*

李旭光 陈爱侠** 何维明 (西南师范大学生物系, 重庆 630715)

【摘要】 对大头茶种子雨和种子库、种子萌发过程、幼树生长时空动态研究表明, 大头茶种群的更新过程可分为林窗期相、过渡期相、最适期相和终止期相; 更新过程中种群在更大的时空尺度上表现为循环更新; 种群对光资源的竞争是循环更新的动力之一, 循环更新又与种群的生态适应对策密切相关。

关键词 大头茶 种群 循环更新

Dynamics of cycling regeneration of *Gordonia acuminata* population. Li Xuguang, Chen Aixia and He Weiming (Southwest China Normal University, Chongqing 630715). -Chin. J. Appl. Ecol., 1996, 7(2): 117 ~ 121.

Studies on seed rain, seed pool, seed germinating process and seedling growth of *Gordonia acuminata* population show that its regeneration process can be divided into gap, transition, optimal and terminal phases. The population is characterized by a larger temporal-spatial scale cycling regeneration during its regeneration process. Competition for light resource is one of the main forces of cycling regeneration, which is closely related with the ecological adaptive strategy of the population.

Key words *Gordonia acuminata*, Population, Cycling regeneration.

1 引言

在林业生产活动中, 森林更新是一项重要的研究课题. 森林能否顺利地更新过程, 与其本身的生物生态学特性及其立地条件密切相关. 森林中的耐阴树种种群各年龄等级都保持一定数量, 天然更新良好. 但大多数树种与之不同, 更新过程表现出周期性的循环特征, 即循环更新^[1]. 大头茶(*Gordonia acuminata*) 是中亚热带常绿阔叶林的建群种和优势种, 它的更新过程就是循环更新. 王战曾指出: 单位面积内种子的多少, 即种子的供应程度; 种子的发芽条件; 幼苗、幼树生长发育的环境条件是研究森林更新的“三把钥匙”^[1]. 因此, 本文从大头茶的种子雨和种子库动态、种子的萌发、幼树生长的时空动态等方面研究大头茶种群的循环更新、更新各阶段的特点

和更新的动力以及与种群生态适应机理的关系, 在森林动态的理论上和营林造林的实践上都具有重大意义.

2 自然概况与研究方法

2.1 自然概况

研究地处于川东盆地偏湿性常绿阔叶林亚带, 气候温和, 降雨丰富, 是大头茶重要的分布地区(表 1). 表内气候资料来自各地气象站, 但由于研究地海拔差异, 缙云山平均气温为 14.2℃, 古蔺笋子山只有 12℃左右, 江津四面山 10~14℃. 研究地土壤以黄壤和山地黄壤为主.

2.2 研究方法

2.2.1 种子雨和种子库测定 种子雨和种子库样地设在缙云山杉木园(样地) 和乌龙岗(样地), 各设固定样方 24 m × 24 m, 平分为 36 个小

* 国家自然科学基金重点资助项目.

** 现在西安公路交通学院环境工程系工作.

1) 陈吉泉. 云冷杉更新演替研究概况(油印稿). 1995年5月22日收到, 10月20日改回.

表 1 样地自然概况
Table 1 Natural condition of plot

| 样地 Sites | 年均温 Annual average tempera- ture () | 降雨量 Preci- pitation (mm) | 无霜期 Free- frost period (d) | 日照 时数 Time of sun (h) | 海 拔 Altitude (m) |
|-----------------|---|-----------------------------------|--|-----------------------------------|------------------------|
| 兴 文 Xing wen | 17.2 | 1341.5 | 335 | 1066.3 | 450 |
| 北 碚 Beibei | 18.2 | 1143.1 | 334 | 1288.1 | 600~800 |
| 古 蔺 Gulin | 17.7 | 753.8 | 293 | 900 | 1400 |
| 江 津 Jiangjin | 18.5 | 1030.7 | 334 | 1000 | 1400 |

样方, 每小样方设 20 cm × 20 cm × 5 cm 的种子雨样盒. 根据物候^[3]在 1993 年 6~9 月每周 1 次、10~11 月每 2 周 1 次进行种子雨取样, 记录种子数, 用 TTC 法测定种子生活力, 称干粒重. 1993 年和 1994 年每月在小样方进行种子库取样, 每次随机取 72 个 20 cm × 20 cm 的小样方, 分枯枝落叶层、腐殖质层(0~5 cm)、沉积层(5~10 cm) 3 层取土样, 分离种子后, 用 TTC 法测定种子活力.

2.2.2 萌发生态实验设计 1993 年 8 月将成熟的大头茶种子分播于 36 个 Ø 18 cm、深 14 cm 的花盆中, 分 4 种光照条件(全光照、45%、65% 和 85% 遮光处理), 记录种子的萌发和存活状况.

2.2.3 时空动态的野外调查 1983、1986、1988 和 1994 年分别对重庆缙云山、古蔺笋子山、江津四面山和宜宾兴文县丁心乡进行群落调查^[1, 2]. 在大头茶为优势种的常绿阔叶林中, 按更新过程的不同阶段选择样方, 调查每个个体的胸径(基径)、高度、枝下高、冠幅、萌生个体数; 当年生幼苗采用 1 m × 1 m 的样方. 空间动态根据 18 个样方, 共 8802 m² 的调查资料(表 2). 时间动态选用缙云山朝日峰(样地 X)、乌龙岗(样地 和), 何绍良湾(样地) 的调查资料(表 3).

2.2.4 年龄等级的划分 对 Ø < 5 cm 的幼树采用年轮木芯判读法确定年龄; > 5 cm 的立木以径级代替年龄级, 按胸径间隔 5 cm 划分其大小级.

3 结果与分析

3.1 种子雨动态

根据监测结果, 样地 年降种子雨量

达 4466 × 10⁴ 粒 · hm⁻² · a⁻¹, 有活力的种子为 1616 × 10⁴ 粒 · hm⁻² · a⁻¹, 平均生活力为 36. 18%; 样地 种子雨量为 1309 × 10⁴ 粒 · hm⁻² · a⁻¹, 有活力种子 539 × 10⁴ 粒 · hm⁻² · a⁻¹, 平均生活力 41. 18%. 年降种子雨量集中在 8 月份, 和 样地 该月种子雨量占全年的 56. 97% 和 87. 34%. 种子雨量与母树的数量相关, 同时也与种子的形态重量相关. 大头茶种子顶端有翅(翅长 1.2 cm), 种子较轻(千粒重仅为 14 g), 因此种子传播的距离较远. 种子的繁殖对策是 r 对策, 依靠大量的容易传播的种子保证更新过程顺利完成, 使种群能持续发展(图 1).

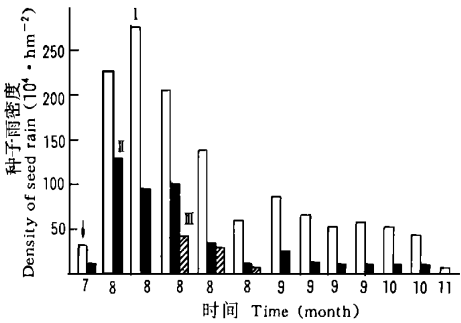


图 1 种子雨的数量变化
Fig 1 Numerical change of seed rain.
种子数量 Total of seed rain (10⁴ · hm⁻²); 有活力的种子数 Number of viable seed; 已萌发露白的种子数 Number of germinated seed; 以果实形式掉落的种子数 Falling seed by means of fruit.

3.2 种子库动态

种子库和实生苗之间的界面可看作是一个环境筛^[4]. 一些种子通过环境筛成功地进入实生苗阶段, 而其他的种子则死亡或在土壤中休眠. 图 2 表明大头茶的土壤种子库从当年 7 月持续到翌年 3 月. 3 月过后, 由于种子萌发、动物捕食、种子衰老死亡等原因土壤中几乎不存在大头茶种子. 8 月份由于大量种子输入, 种子库种子数量达高峰期, 最多时占全年 57. 09%. 大头茶种子库特点是: 种子不具先天性休眠, 大多数种子落地后不久即萌发. 8 月底到 9

月初, 温度适宜, 水份充足萌发与气候节律相适应, 大量种子萌发导致土壤种子库的种子量逐渐下降.

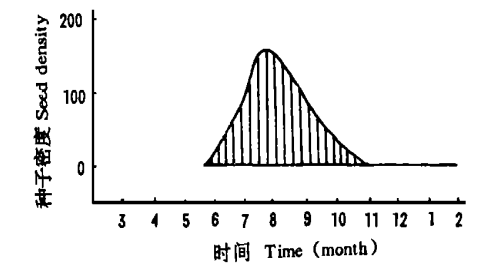


图 2 土壤种子数量库动态
Fig. 2 Numerical dynamics of seed pool in soil.

3. 3 种子的萌发

不同光照下种子萌发试验发现, 3 种遮光处理(45%、65% 和 85%) 的种子萌发率不存在显著性差异, 其萌发率分别为 46%、42. 33% 和 46. 33%. 全光照下种子萌发率最低, 仅为 25. 33%. 这是因为全光照下土壤散失水分较快, 种子在吸水阶段未能得到充足的水分. 再由于全光照下气温较高, 种子酶的活性容易降低, 进而种子失去活力, 使其萌发率降低. 可见, 光不是大头茶种子萌发的限制因子, 在相对遮荫

的条件下, 萌发率反而高.
3. 4 幼树生长的时空动态

缙云山大头茶种群年龄结构的时间动态见表 2. 由表 2 可见, 大头茶更新过程具有以下特点: 1) 种子萌发不受光因子限制. 无论在成年个体较少、群落郁闭度较低的样地和 , 还是郁闭度较高的样地和 , 都存在大量当年生幼苗. 2) 在当年生幼苗转化成幼树过程中, 光因子表现出明显的限制作用. 样地 和 , 当年生幼苗死亡率相当高; 随着时间的推移, 1~5 年的幼树存活率逐渐降低, 死亡率相应增大. 这是由于同生群的生长, 形成郁闭的林冠, 光照条件减弱, 使林冠下低龄级个体受压抑, 死亡率则增加. 样地 和 , 大树群占优势地位, 群落更加郁闭, 尽管每年都会产生大量幼苗, 但难以转化生长成幼树.

表 2 和表 3 清楚地反映了大头茶种群循环更新的全过程. 缙云山样地 ~ 大头茶种群更新过程的初期阶段, 称为林窗期相或起始期相. 在此阶段大量大头茶种子侵入林窗、裸地或疏林内, 种子萌发长成

表 2 缙云山大头茶种群年龄结构的时间动态(× 10⁴ 株 · hm⁻²) *

| Table 2 Temporal dynamics of <i>Gordonia acuminata</i> population on Jinyun mountain (10 ⁴ tree · hm ⁻²) | | | | | | | | | | | |
|--|---------|---------|---------|---------|--------|---------|--------|---------|---------|--------|--------|
| 大小级 Size class | 1983 | | | 1986 | | | 1994 | | | 1983 | |
| | 30. 000 | 185. 00 | 15. 000 | 134. 00 | 3. 660 | 37. 222 | 33. 74 | 42. 910 | 18. 850 | 2. 750 | 3. 940 |
| | 150. 00 | 0. 320 | 0. 066 | 10. 000 | 4. 316 | 0. 322 | | | | | |
| | 2. 134 | 0. 810 | 0. 260 | | 0. 835 | 0. 037 | | | | | |
| | | 0. 567 | 0. 334 | | | 0. 026 | 0. 266 | 0. 145 | | | |
| 5< D 10 | | 0. 330 | 0. 170 | 0. 036 | 0. 019 | 0. 010 | 0. 058 | 0. 032 | 0. 181 | | |
| 10< D 15 | | | 0. 010 | 0. 008 | 0. 023 | 0. 006 | 0. 113 | 0. 113 | 0. 059 | | |
| 15< D 20 | | | | 0. 010 | 0. 010 | 0. 013 | 0. 022 | 0. 022 | 0. 006 | 0. 004 | |
| 20< D 25 | | | | 0. 005 | 0. 005 | 0. 010 | | | 0. 002 | 0. 025 | 0. 025 |
| 25< D 30 | | | | 0. 008 | 0. 008 | 0. 008 | | | | 0. 016 | 0. 016 |
| 30< D 35 | 0. 001 | 0. 001 | 0. 001 | | | 0. 002 | | | | 0. 004 | 0. 004 |
| 35< D 40 | | | | | | | | | | 0. 002 | 0. 002 |
| 40< D 50 | 0. 001 | 0. 001 | 0. 001 | | | | | | | | |
| 50< D | | | | | | | | | | 0. 001 | 0. 001 |

* 面积: 样地 为 100 m², 、 、 均为 1000 m². Area: site is 100m², site , and are 1000m².
大小级 Among size classes: . 当年生幼苗 Stands for the first year seedling; . 1~5 a 幼树 For the first to fifth year seedling; . 5~10 a 幼树 For the fifth to the tenth year seedling; . 年龄在 10 a 以上, 胸径在 5 cm 以下的幼树 For seedlings with more than ten years and less than 5 cm at breast diameter; D: 胸径 DBH, 单位 Unit: cm; 样地 在 1989 年毁于风灾 Site destroyed by heavy wind in 1989.

表 3 大头茶种群结构的动态(× 10⁴ 株 · hm⁻²)
Table 3 Spatial dynamics of *Gordonia acuminata* population(× 10⁴ tree · hm⁻²)

| 大小级 Size class | 缙云山 Jinyun mountain | | | | | | | | | | 江津 Jiangjin | | 古蔺 Gulin | 兴文 Xingwen | |
|----------------------|---------------------|-------|-------|-------|--------|-------|-------|-------|--------|--------|-------------|-------|-------------|---------------|-------|
| | (2)* | (500) | (100) | (200) | (300) | (300) | (500) | (500) | (500) | (500) | (1000) | I | II | I | I |
| | | | | | | | | | | | | (500) | (500) | (500) | (500) |
| | 5.500 | 3.000 | 7.000 | 2.475 | 26.050 | 5.810 | 4.600 | 4.000 | 19.000 | 68.400 | 121.60 | | | | 4.445 |
| | | 0.015 | 0.120 | 0.027 | 0.056 | 0.005 | | | | | | | | | 0.373 |
| | | 0.043 | 0.360 | 0.430 | 0.341 | 0.110 | | | | | | | | | 0.193 |
| | | 0.134 | 1.040 | 0.563 | 0.445 | 0.215 | | | | | | | | | 0.141 |
| 5 < D 10 | 1.116 | 0.220 | 0.060 | 0.164 | 0.055 | | | | 0.009 | | | | | | 0.117 |
| 10 < D 15 | 0.014 | | 0.020 | 0.022 | 0.005 | 0.052 | 0.090 | 0.001 | 0.068 | 0.090 | 0.003 | | | | 0.072 |
| 15 < D 20 | | | 0.010 | 0.006 | 0.003 | 0.042 | 0.032 | 0.026 | 0.052 | 0.056 | 0.010 | 0.006 | | | 0.008 |
| 20 < D 25 | | | | 0.003 | 0.002 | 0.021 | 0.006 | 0.013 | 0.022 | 0.002 | 0.004 | 0.002 | | | 0.006 |
| 25 < D 30 | | | | 0.003 | 0.001 | 0.007 | 0.004 | 0.004 | 0.004 | 0.002 | 0.001 | | | | |
| 30 < D 35 | | | | | | | | 0.002 | 0.002 | | | | | | |
| 35 < D 40 | | | | | | | | | | | | | | 0.002 | |
| 40 < D 50 | | | | | | | | | | | | | | 0.008 | |

* 括号内为面积 Area(m²) .

幼树,种群形成稳定的年龄结构.缙云山 ~ 共 11 个样地和江津样地、兴文样地,种群年龄结构由稳定的金字塔型逐渐变成不稳定的倒金字塔型结构.缙云山样地 ~ ,大头茶 1 ~ 5 a 和 5 ~ 10 a 的个体数逐渐减少,种群形成两头小、中间大的纺锤型年龄结构.样地 至 ,Ø 10 cm 以下的个体受抑制被淘汰,甚至径级 10 ~ 15 cm 的个体生长也受到限制.江津 I 样地,大头茶种群数量少,因而低龄级个体不仅受到种内成年个体林冠的荫蔽,而且受到其他种群的影响,中年个体也面临被淘汰的结局.这一阶段统称为过渡期相,时间可长达 100 a.在此期间,大头茶种群更新不良,种群处于非平衡态.至于兴文样地 I 是过渡期相中的特殊情况,群落中各年龄等级都有一定数量的个体,种群保持稳定的金字塔型年龄结构,林下更新良好.这种情况称之为最适期相.其成年个体数始终保持最佳值,幼年个体死亡率也保持最佳值.很明显,这是人为管理,有控制地间伐的结果.缙云山样地、江津样地及

古蔺笋子山样地 I,大头茶种群以老年个体为主,基本上没有中年个体.整个种群完全呈倒金字塔型年龄结构,处于极不稳定状态,并趋向于衰亡.缙云山样地,在 1989 年因特大风灾而毁灭,导致大头茶种群衰亡.根据 1986 年调查资料,该样地的大头茶种群基本上由老年个体组成,随着时间推移,老年个体必将衰亡,风灾仅仅是促进因素.江津四面山样地和古蔺笋子山地 I 的大头茶种群在群落中已无优势,虽没遇上风灾,但衰亡已指日可见.该阶段称之为终止期相.在过渡期相或终止期相,如由风灾、火灾、老树衰老死亡或人为砍伐等原因形成林窗,只要有足够的种子供应,种群就会重新回到林窗期相状态.

大头茶种群从平衡态变成非平衡态,然后又恢复到平衡态这个周期性的变化过程,完成了循环更新,保证种群持续发展.

大头茶种群的循环更新,不同于耐阴树种的天然更新.后者的更新是在本身所处的群落内完成的;而大头茶的更新往往是在更大的空间尺度下完成.耐阴树种的

更新, 由于种群每个年龄等级都有一定数量个体, 因此, 更新在时间上是连续发生的. 大头茶的更新必须等待林窗的发生, 林窗的发生需要时间, 这是在更大时间尺度上发生的更新. 大头茶种群的循环更新是在更大时空尺度下发生的天然更新过程.

大头茶种群对光资源的竞争是循环更新的动力之一. 在林窗期相, 阳光射入林地, 引起局部地段水热养分变化, 利于种子库种子发芽, 同时为幼苗、幼树提供上方透光、侧方荫蔽的环境. 在过渡期相, 幼龄个体与成年个体在光资源上的竞争结果, 一方面由于林冠郁闭, 幼龄个体死亡, 种群由平衡态变为非平衡态; 另一方面, 成年个体得到充足光照, 营养生长和生殖生长良好, 产生大量种子, 使林窗有足够种子供应. 可见循环更新与光因子影响密切相关.

循环更新是大头茶种群对环境适应的结果. 大头茶是亚热带常绿阔叶林的建群

种和优势种, 高达 20 m 左右, 它把较多的能量用于营养结构的生长, 分配给花和种子的能量较少. 从种群的生殖能量分配 (RA) 来说, 可归于 K 对策者. 但从种子的重量, 产生种子的数量, 种子的形态来说, 大头茶又属于 r 对策者. 正是由于这种 r 对策, 才保证了大头茶种群的更新. 因此, 循环更新与种群的生态适应密切相关.

致谢 董鸣博士、胥嘉寅和瞿诚玉高级工程师参加野外部分工作, 特致谢意!

参考文献

- 1 李旭光. 1995. 四川江津四面山常绿阔叶林永久样地的非线性排序. 植物生态学报, 19(3): 286 ~ 292.
- 2 钟章成. 1988. 常绿阔叶林生态学研究. 重庆: 西南师范大学出版社, 234 ~ 252, 297 ~ 314.
- 3 钟章成. 1992. 常绿阔叶林生态系统研究. 重庆: 西南师范大学出版社, 60 ~ 71.
- 4 祝宁. 1994. 植物种群生态学研究进展. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 187 ~ 194.
- 5 Knapp, R. (宋永昌等译). 1986. 植被动态. 北京: 科学出版社, 13 ~ 17, 68 ~ 77, 134 ~ 143.