

**编者按** 编完这期由李凌浩博士和黄建辉博士组织的青年植物生态学工作者完成的论文,特别为之激动。这是中国植物学会植物生态专业委员会青年植物生态学第四次学术研讨会(1997.8,太原)上的部分论文。

这些论文短小精悍,都是青年学者亲手调查研究的结果,具有时代气息,针对性强,结论明确,有些突破了一些原有的看法,富有“初生牛犊不怕虎”的风格。我们为此高兴,植物生态学界又一批新秀正在茁壮成长。

当然有些方法和观点尚有可讨论之处,但无论如何这是令人欣慰的。

该会议还有许多论文,限于篇幅不能全部登载,期望他们进一步补充修改,为本刊送来更多更好的成果。

主编 陈伟烈

## 神农架地区米心水青冈萌枝过程的研究\*

贺金生 陈伟烈 刘峰

(中国科学院植物研究所,北京 100093)

**摘要** 米心水青冈是水青冈属3种多主干的树种之一,萌枝是它的主要更新方式。本文通过样方法和树木年代学方法对神农架地区米心水青冈的萌枝更新过程进行了研究。结果表明,米心水青冈的萌枝现象是普遍存在的,但萌枝数量不同地点差异较大。9丛米心水青冈完整的年轮分析结果表明,它们萌枝的时间不是连续的,而与森林的受干扰有关。根据83个圆盘和生长锥芯资料,米心水青冈在萌枝后成长为乔木层或林冠层的过程中,径向生长表现为5种模式,这是根株内竞争的结果。萌枝在米心水青冈林的维持和发展过程中,具有重要的生态学作用。

**关键词** 米心水青冈 萌枝 树木年代学 神农架

### STUDY ON THE SPROUTING PROCESS OF *FAGUS ENGLERIANA* IN SHENNONGJIA MOUNTAINS

He Jinsheng, Chen Weilie and Liu Feng

(Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

**Abstract** *Fagus engleriana* is one of the three species of genus *Fagus* with a multitemmed growth form, and vegetative reproduction is the main approach of regeneration of the species. By plot investigation and tree-ring chronology, the sprouting process of *Fagus engleriana* in Shennongjia, Hubei Province, was studied. It was found that *Fagus engleriana* sprouted vigorously at all research sites, but the number of sprouts varied among those research sites.

\*本文于1997-12-21收稿,1998-08-14收到修改稿。©1994-2031, China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.

中国科学院神农架生物多样性定位研究站资助该项研究。本文是在陈灵芝先生指导下完成的,野外工作得到了龙门河国家森林公园胡德龙先生及本站熊高明和路鹏先生的热心帮助,特此致谢。

Based on tree-ring chronological analysis of 9 stools of *Fagus engleriana*, it was revealed that the sprouting was not continuous, but related with canopy disturbance. Analysis of 83 disks and increment cores show that there were 5 radial growth patterns after the sprouting originated, resulting from intra-stool competition. Sprouting may have played an important role in the maintenance and development of old-growth *Fagus engleriana* forests in the area.

**Key words** *Fagus engleriana*, Root-collar sprouting, Tree-ring chronology, Shennongjia

萌枝(Sprouting)是树木自然更新的方式之一。很多树种由于物理损伤或干扰,如砍伐、火烧、树干折断等均会引起树干基部萌枝(Pachkam *et al.*, 1992)。在成熟林中,有些树种即使在未受损伤的情况下,也具有从根颈处萌枝逐步形成多主干(Multi-stemmed)的能力,如米心水青冈(*Fagus engleriana*)。它不同于在人为条件下,通过砍伐幼树而形成的萌生丛,如欧洲水青冈(*Fagus sylvatica*)必须在树龄 20 年以前砍伐才能形成萌生丛(Peters, 1997)。自然条件下,只在林线附近极端生境下才能形成多主干。

水青冈属在北半球湿润的温带和亚热带山地是非常重要的森林优势种(吴征镒, 1980; Numata, 1974; Ellenberg, 1988; Cao, 1995; Peters, 1997)。在该属的 13 个种中,有 3 种在任何生境条件下都表现出多主干的特征,即米心水青冈、日本水青冈(*Fagus japonica*)和 *Fagus okamotoi* (Shen, 1992)。前一种主要分布在中国和韩国(=*Fagus multinervis*, Shen, 1992),后 2 种主要分布在日本(Peters, 1997)。

这种通过萌枝方式进行的更新较少引起人们的注意。Ohkubo 等对日本水青冈的萌枝更新进行了一些研究(Ohkubo & Hamaya, 1988; Ohkubo, 1992; Ohkubo *et al.*, 1996),在中国,米心水青冈的萌枝现象更是少有涉及。自然状态下,萌枝是否普遍,萌枝的动态如何,萌枝后这些萌条进入林冠层的生长过程怎样,这些问题一直是人们感兴趣的问题。作者在神农架地区进行米心水青冈林生态学研究的同时,对这些问题进行了较深入的探讨。

## 1 研究地点和研究方法

### 1.1 研究地点概况

研究样地设在湖北省兴山县龙门河国家森林公园内,中国科学院在此建有神农架生物多样性定位研究站。研究地区属大巴山东延的余脉,神农架南坡。地理位置为 31°15'~31°23' N, 110°25'~110°32' E。山高、坡陡、谷深是地貌的主要特点,河谷两侧是相对高差在 1000~2000m 的山地,坡度一般在 30°以上。由于处在我国中部山地与东南低山丘陵的过渡地带,也是中亚热带和北亚热带过渡地带,年降雨量 861~1093mm(松柏镇, 922m a. s. l.)。冬季受西伯利亚寒潮的一定影响,气温表现为冷而干,夏季湿而不热。土壤主要为山地黄棕壤, pH 值平均为 5.17, 最小 4.1, 最大 6.7。

植被垂直分布梯度明显,海拔 1300m 以下为常绿阔叶林带,海拔 1300~1600m 为落叶常绿阔叶混交林带, 1600~2200m 为落叶阔叶林带。米心水青冈林是落叶阔叶林带的主要森林类型,分布在 1700~1850m 的山坡中上部。

### 1.2 研究方法

在对该区植被全面了解的基础上,选择 5 个地点设置 5 块样地。样地设置的原则是建

种群明显,样地内力求生境一致,组成较为均匀(表 1)。除了样地 9703 外,其它样地米心水青冈都为优势种。样地内高度大于 1.3m 的树木每木检尺定位。对于米心水青冈,把从根颈处萌枝形成的株丛(莨)称为根株(Stool)(Ohkubo *et al.*, 1996),根株内高度大于 1.3m 的称为独立的树干(Stem),高度小于 1.3m 的称为萌枝。为了调查树木年龄和萌枝过程,每个样地内进行了根株生长锥芯取样,尽可能对根株内每个单株全部取样。在样地周围,选取一定数量的根株作为样木砍伐和截取圆盘,生长锥芯和圆盘的取样高度均为 1.3m,这样可通过圆盘和生长锥芯核对以准确定年。生长锥芯和圆盘在年轮仪(Digital Positionmeter, Kutschreiter, Wien)上读取数据(精确到 0.01mm)。

表 1 样地概况

Table 1 Plot characteristics on 5 sites

样地号 Plot No.	样地面积 Plot Area ( $\text{hm}^2$ )	海拔 Altitude (m)	取样数(圆盘或生长锥芯) No. of disks or increment cores	米心水青冈 相对显著度 Relative dominance of <i>Fagus engleriana</i> (%)	群落树干(>1.3m) 基面积和 Total basal area of community ( $\text{m}^2 \cdot \text{hm}^{-2}$ )	优势种排序 Dominant species order <sup>1)</sup>
9605-A	0.30	1730	37	22.9	32.8	Fe-Qa-Ad-As-BI
9703	0.16	1720	6	2.2	36.5	Qa-Ck-Qg-Cc-Ts
9704	0.10	1840	4	36.5	50.0	Fe-Qa-Cf-Ps-Ts
9705	0.04	1810	10	70.2	36.6	Fe-BI-Lo-Af-Co
9706	0.10	1840	12	37.7	40.5	Fe-Qa-Co-Rh-Ag

1) 按乔木层树种显著度从大到小排列取前 5 种

Fe:米心水青冈 *Fagus engleriana*

Ad:青榨槭 *Acer davidii*

BI:亮叶桦 *Betula luminifera*

Qg:短柄栎 *Quercus glandulifera* var. *brevipetiolata*

Cf:川陕鹅耳枥 *Carpinus fargesiana*

Ts:野漆树 *Toxicodendron succedaneum*

Af:扇叶槭 *Acer flabellatum*

Rh:粉白杜鹃 *Rhododendron hypoglaucom*

Top 5 species in the community dominance sequence

Qa:锐齿槲栎 *Quercus aliena* var. *acuteserrata*

As:中华槭 *Acer sinensis*

Ck:四照花 *Cornus kousa*

Cc:灯台树 *Cornus controversa*

Ps:山樱桃 *Prunus serrulata*

Lo:三桠乌药 *Lindera obtusilata*

Co:曼青冈 *Cyclobalanopsis oxyodon*

Ag:血皮槭 *Acer griseum*

## 2 结果

### 2.1 不同样地米心水青冈根株情况

根据 5 个样地米心水青冈根株的调查结果(表 2),每个根株平均树干数在 6~12 之间,不同样地之间差异显著(ANOVA 检验)。萌枝数在不同群落间差异极显著,如样地 9605-A 中,萌枝数平均为 15 左右,而样地 9705 中平均仅 1 左右。平均胸径和根株基面积在不同样地间也差异显著。

表 2 各样地米心水青冈根株(Stool)情况(平均值±标准误)  
Table 2 Stool characteristics in 5 plots (Mean ± standard error)

样地号 Plot No.	根株平均树干数目 Mean stem number in a stool (>1.3m)	根株平均萌枝数 Mean sprouts number in a stool	根株平均胸径 Mean DBH in a stool (cm)	根株平均基面积 Mean stool area in community <sup>1)</sup> (cm <sup>2</sup> )
9605-A	9.2±1.1	14.9±2.7	17.7±1.0	715±98.7
9703	12.0±1.7	6.0±1.4	9.1±2.2	105±48.8
9704	10.6±1.3	3.8±0.9	25.5±2.4	1340±255
9705	6.1±1.5	1.2±0.6	21.7±1.8	447±177
9706	8.2±1.2	3.2±0.7	19.1±0.9	765±106

1) 根株基面积指每个根株内高度大于 1.3m 的树干基面积之和 Stool area is the total basal area of all stems with a height >1.3m in a stool

## 2.2 米心水青冈萌枝更新动态

在对根株内每个高度大于 5m 的树干进行圆盘或生长锥芯全部取样的基础上,根据

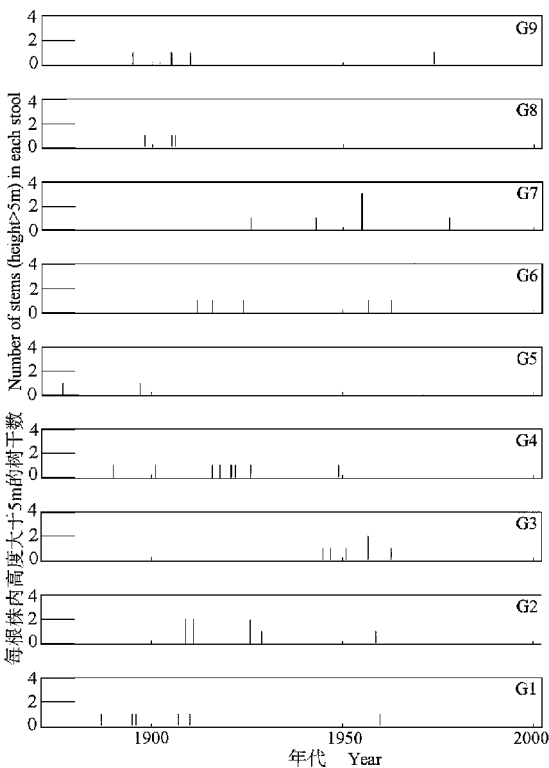


图 1 根株内高度大于 5m 的树干萌枝的时间

Fig. 1 The sprouting time of stems (height > 5m) in each stool (G1-G9: 组 1~9, Group 1~group 9)

年轮分析,可以确定它们萌枝的时间及过程。图 1 所示为 9 个完整的根株 (Group 1-group 9) 内树干萌枝的年代。由于取样在 1.3m 处,所示的时间可能比实际萌枝时间晚 3~5 年左右(根据野外观察)。

可以看出,根株内树干萌枝的形成不是连续的,而是间断的,往往集中在几个时间段内。也就是说在这几个时间段内的萌枝最后进入了乔木层和林冠层。根据根株内萌枝径向生长对比可发现,一个萌枝产生的时间往往是其他萌枝径向生长的峰值或稍后时期(图略)。根据我们的研究,米心水青冈径向生长的高峰期就是它的生长抑制解除期,即干扰后林窗的形成期<sup>1)</sup>(Canham, 1985; 1988)。这提醒我们,萌枝要成长为乔木层或林冠层,一定和森林的干扰林窗的形成有密切的联系。<sup>1)\*</sup>

## 2.3 米心水青冈萌枝后进入林冠层的生长过程

为了探讨米心水青冈萌枝进入乔木

\*1) 贺金生等,神农架地区米心水青冈林和锐齿槲栎林的干扰历史及更新策略(待发表)。

层和林冠层的过程,本研究对 83 个圆盘和生长锥样品进行了年轮判读(其中还包括 14 个样地范围以外的样品)。结果发现,虽然它们的径向生长过程变化较大,但是基本上可划分为 5 种类型(图 2)。

图中, A 为成长过程中没有受抑制或被压(Suppressed)(Canham, 1985; 1988; 1990; Peters, 1997); B 为受抑制一段时间后被释放, C 为开始一段时间生长迅速,后出现受抑制现象; D 为迅速生长和受抑制交替出现; E 为到取样时间为止,生长一直受抑制。

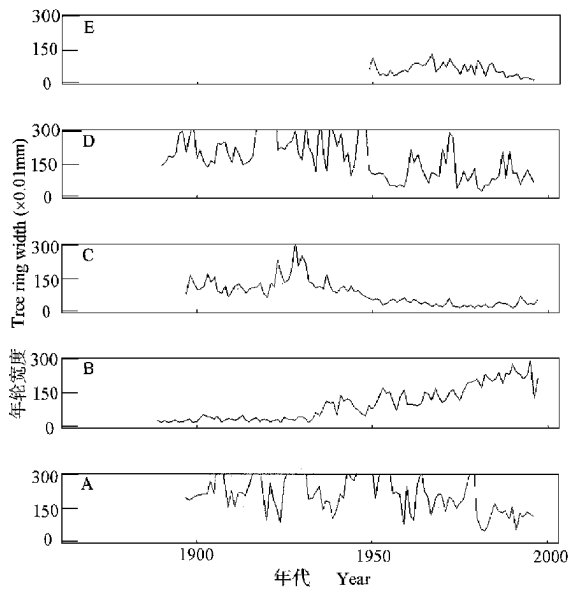


图 2 米心水青冈萌枝径向生长模式

Fig. 2 Radial growth pattern of the stems after sprouting

### 3 讨论

#### 3.1 米心水青冈萌枝的普遍性

米心水青冈的更新方式主要有种

子繁殖和萌枝更新两种。但根据我们的野外观察和其他研究结果(Cao, 1995; Peters, 1997),萌枝是米心水青冈更新的主要方式。本研究发现,在所研究地区萌枝是普遍存在的。米心水青冈的萌枝更新现象我们在安徽黄山、四川都江堰、大巴山(32°42'N, 106°55'E, 曹坤芳调查)、壶瓶山(30°04'N, 110°45'E, 曹坤芳调查)也同样观察到。不管是在林窗内还是成熟林中,米心水青冈都有很强的萌枝能力。从本研究可以看出,不同样地米心水青冈的萌枝差异显著。米心水青冈根株的一些特征,如平均树干数、平均胸径、根株面积不同样地间也变化较大。

#### 3.2 米心水青冈萌枝的过程

萌枝为米心水青冈繁殖提供了较为稳定的“种源”,但这些萌枝的命运还取决于根株内竞争和林内生境条件,如干扰和林窗的形成等。本研究发现,米心水青冈具有较强的耐抑制能力,在图 2(B)中,米心水青冈萌枝树干忍耐被抑制状态达 50 年之久。在这些萌枝的生长过程中,根株内存在着很强的竞争,有些即使忍耐了长时间的被抑制,最后也根本不能进入林冠层(图 2, E);有些要经历几次被抑制和释放最后才能进入林冠层(图 2, D);有些刚开始生长顺利,但随着根株内竞争,生长逐渐缓慢,最后处于被抑制状态;只有少数在林缘或较大的林窗中出现的萌枝才可顺利生长并进入林冠层。这和有性繁殖幼苗的成长过程有很大的相似性。

#### 3.3 萌枝的生态学作用

植物的营养繁殖使得很多植物能够在不利条件下得以生存(Hara, 1987; Koop, 1987)。树木萌枝作为一种繁殖策略,具有重要的生态学作用。首先,它为在逆境下有性繁殖难以实现的树木的更新提供了稳定的种源。一旦条件成熟,就可以从被抑制状态释放进入迅速生长状态。我国水青冈属树种主要分布在湿润的亚热带山地,而米心水青冈则主要

分布在水青冈属分布区的北部(27.5°~34.3°N)、冬季气候较寒冷的地区(Cao, 1995; Cao *et al.*, 1995; Peters, 1997)。国外研究发现分布区北部的的水青冈有性繁殖率是很低的(Peters, 1997)。我们也发现,由于早春的低温和干旱使得米心水青冈结实率极低。这里气候条件限制了米心水青冈的种子繁殖。米心水青冈林一个重要特点是林下灌木层有较浓密的竹层(主要是箬竹 *Indocalamus tessellatus*)<sup>1)</sup>,竹子地下茎相互交织,形成了一般植物幼苗根系难以穿过的一个层垫,也影响了米心水青冈的种子繁殖,林下很少见到实生苗存在(Cao, 1995; Ohkubo *et al.*, 1996; Peters, 1997),这同日本水青冈有很大的相似性<sup>2)</sup>。米心水青冈很强的萌枝能力是它们在分布区北缘得以发展的重要因素之一。\*

萌枝还是植物群落很多物种得以同期出现的机制之一。在干扰所启动的群落演替过程中,首先侵入的是一些阳性树种,随着演替进程,一些顶极的阴性树种逐步替代阳性树种而占优势(Bazzaz, 1997)。但萌枝使得在演替的早期,顶极树种和演替早期树种同时出现,加速了演替进程。

## 参 考 文 献

- 吴征镒(主编), 1980: 中国植被, 北京: 科学出版社。
- Bazzaz F. A., 1997: *Plants in changing environments*. Cambridge University Press.
- Canham C. D., 1985: Suppression and release during canopy recruitment in *Acer saccharum*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **112**(2): 134~145.
- Canham C. D., 1988: Growth and canopy architecture of shade-tolerant tree species. *Ecology*, **70**(3): 548~550.
- Canham C. D., 1990: Suppression and release during canopy recruitment in *Fagus grandifolia*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **117**(1): 1~7.
- Cao K. F., 1995: *Fagus* dominance in Chinese mountain forests: Natural regeneration of *Fagus lucida* and *Fagus hayatae* var. *pashannica*. Ph. D. Thesis. Wageningen Agricultural University, The Netherlands.
- Cao K. F., Peters R. & Oldeman R. A. A., 1995: Climatic range and distribution of Chinese *Fagus* species. *Journal of Vegetation Science*, **6**: 317~324.
- Ellenberg H., 1988: *Vegetation ecology of central Europe*. English translation by G. K. Strutt. Cambridge University Press.
- Hara M., 1987: Analysis of seedling banks of a climax beech forest: ecological importance of seedling sprouts. *Vegetatio*, **71**: 67~74.
- Koop H., 1987: Vegetative reproductions of trees in some European natural forests. *Vegetatio*, **72**: 103~110.
- Numata M. (ed.), 1974: *The flora and vegetation of Japan*. Kodansha, Tokyo, p. 294.
- Ohkubo T., 1992: Structure and dynamics of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) stools and sprouts in the regeneration of the natural forests. *Vegetatio*, **101**: 65~80.
- Ohkubo T., Tanimoto T. & Peters R., 1996: Response of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) sprouts to canopy gaps. *Vegetatio*, **124**: 1~8.
- Ohkubo T. & Hamaya T., 1988: Structure of primary Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) forests in the Chichibu Mountains, central Japan, with special reference to regeneration processes. *Ecol. Res.* **3**: 101~116.
- Pachkam J. R., Harding D. J. L., Hilton G. M. *et al.*, 1992: *Functional ecology of woodlands and forests*. Chapman.

\*1) 贺金生等: 神农架地区米心水青冈林的群落学特征(待发表). Electronic Publishing House. All rights reserved.

2) Ohkubo T., Tanimoto T., Peters R. *et al.*, Growth dynamics during canopy recruitment of sprout-origin stem in stools in old growth forests of central Japan. *Journal of Sustainable Forestry* (in press).

- Peters R., 1997: *Beech Forests*. Kluwer Academic Publishers, London.
- Peters R., Nakashizuka T. & Ohkubo T., 1992: Regeneration and development in beech-dwarf bamboo forest in Japan. *Forest Ecology and Management*, **55**:35~50.
- Peters R. & Ohkubo T., 1990: Architecture and development in *Fagus japonica*-*Fagus crenata* forest near Mount Takahara, Japan. *Journal of Vegetation Science*, **1**:499~506.
- Shen C. F., 1992: *A monograph of the genus Fagus* Tourn. ex L. (Fagaceae). Dissertation, City University of New York, USA.