

36444

林窗与两组重要的森林树种

作者 T·C·whitmore

(牛津大学植物学系,牛津林业研究所)

在所有的森林中,都存在着一个由干扰引起的周期性循环。我们可将其分为林窗期、建群期以及成熟期(watt 1947,cousens 1947,whitmore 1975,1978,1982)。因而,森林可以被看作是各个结构相的空间镶嵌体,而这些结构相则随着森林的动态发展而变化。林窗(林冠空隙)推动着森林循环。较小的林窗可以被周围树木的侵入生长填充起来,通常,这些树种从幼苗长成幼树并形成了幼年林,而幼年林又发育成为成熟林。随着树木的衰老,成熟林又进入了森林发育的第四个时期——衰退期,但这一结果常常是由于某些外因的破坏性影响造成的。

林窗大小的差异导致了下一循环的种类成分的差异。现有的证据表明,在所有的森林中,树种可以分为两类。在较小的林窗中,能够定居于密集的林冠遮荫下的幼苗就开始了高生长。相反,另外一组非常不同的树种则占据了较大的林窗,这些树种的种子只能在开阔地上萌发,因而幼苗只有在林窗形成之后才会出现。Swaine 和 whitmore (1988)考虑到目前还没有普遍能够为大家所接受的术语,建议将这两组树种分别称之为顶极(非先锋)树种及先锋树种。先锋树种只能在较大的林窗内更新。当先锋群落的成熟林冠进入衰退期时,就形成了一些小林窗,随后这些小林窗又被定居在其中的顶极树种所郁闭。与先锋群落不一样,下一循环是由能够在这一环境更新的顶极树种组成。因此,林窗期是决定森林生长循环植物区系成分的最重要的阶段。在建群期和成熟期,树种之间的竞争以及它们对光照条件的不同要求则起着较小的作用。

从 70 年代初开始的对森林动态和深入研究认为这一模式适用于各个纬度的森林(whitmore 1988)。然而,这个模式也有一些较大的修改及选择性,在个别森林群落中,甚至会出现较大的差异。部分例子包括:某些温带森林中的无性扩散;某些热带雨林中的大林窗可以被对下一生长循环有抑制作用的木质藤本植物所侵占;先锋树种及顶极树种两者在寿命(因而大小)和个体生态学方面(如幼苗定居时的小环境选择)都有区别。

森林循环

森林循环的周期(或阶段)是对侵占林窗的树种生命周期持续变化的主观而实用的划分。这些变化导致了森林破坏后新林冠的形成。有些作者曾提出过“成熟期种”,但这一概念把森林生长循环(这仅与森林结构有关)与构成循环的树种混淆起来。

林窗是由不同成分构成的。它们可以包括暴露于无机土壤之外的根系堆,以及大面积的枯枝落叶。欧洲大陆的作者曾经引用了中世纪的一个法语术语“chablis”来表示这种异质性和多样性,因为他们认为“林窗”的含义过于简单(Hallé 等 1978)。目前也有一些研究涉及到在同一林窗中不同的种类成分与不同的小环境之间的相互关系(如 Riera 1985,Brandani 等 1988,关于热带雨林的文章)。

树种在很多方面都是相互区别的。从个体生态学的角度来说,根据它们的生态学重要性在质上的简单差异,树种可分为两组(类群或集团)(Swaine 和 whitmore 1988)。

顶级(非先锋)组是由其种子能够在林冠下(虽然,有时也在开阔地上)萌发、其幼苗能够定居森林荫蔽之下的树种组成。这些树种的幼树能够在荫蔽条件下生存若干年,先锋组是由其种子只能在大林窗(这些林窗在一天中至少有部分时间由阳光普照地表)内萌发的树种组成。所以,在林冠荫蔽下就找不到先锋树种的幼苗。这两个种组已被广泛地承认,但几乎未被准确地定义过。Swaine 和 whitmore(1988)建议将这一本质上的区别作为划分两个树种的标准,并列举了两组数额庞大的植物名称。除了一些基本特征之外,每组树种都有其共性特征,而这些特征则集中表现在选择优势上。例如,先锋树种通常产生体积小而数量多,并且易于传播的种子,这就增加了侵占林窗并快速进行高生长从而填充林窗的机会。顶极树种常常产生体积大而数量少的种子,这些种子含有充足的食物贮备,可用于在太阳辐射条件较差的环境里的种子萌发和定居。这些特征已由 Swaine 和 whitmore(1988)提出过,它们不同于那些没有共性的基本特征。

对于这两组重要树种的划分是基于它们在本质上的简单差异,这种分类似乎会自然而然地导致生态学重要性的划分。没有其种子和幼苗的基础资料,一个树种是不能被划入其中的哪一类的。我相信,某些与这一模式不相符的实例,将随着对树种种子萌发及定居的深入研究而获得解答(见 Martinez-Ramos 等 1989, Schupp 等 1989)。

在顶极树种中,对光照的要求也有一个分级的问题(见 Canham 1989)。一个极端的类群就是有些树种的幼苗无论是在无光照还是光照较弱的条件下都非常恒定地存在于树荫下并且进行高生长,如在小林窗中可以看到这些树种生长缓慢并具有典型的黑而紧密、常常硅质化的木材(如 *parinaris spp.*)。另外一个极端的类群是其幼苗只存在于略有遮荫的环境下(在某些情况下时间不长)的树种,随着光照强度的增加而开始高生长(如 *Anisoptera thurifera*, *Entandrophragma spp.*),在一个足够大的林窗里,后一类群的幼苗能够迅速生长,并生产出浅色、低密度的木材。若不考虑林冠下萌发和定居的基本能力,最不耐荫的顶极树种与先锋树种是比较相似的。

对于不同类群的顶极树种还未给予较为恰当的命名。在马来西亚,人们根据其木材性质将它们称为“重硬木和轻硬木”。在北美,林业人员对树种的耐荫程度划分了等级,其中有四个级别包含了其幼苗有不同耐荫程度的顶极树种(Baker 1950),这些级别被看作是一个连续体的若干片段,其变化或多或少地与立地条件有关(见 Spies 和 Franklin 1989, Veblen 1989)。热带雨林同样也有不同的顶极树种亚组,如在科洛姆帮格拉岛上的 10 个常见顶极树种中,就可分出三个亚组(Whitmore 1974)。

先锋树种分别具备了从短命、小体型种到长命、大体型种的各种类型。划分亚组可便于应用,但必须记住,这都是对一个连续体的主观划分。因而,在美洲、非洲及东方有较强适应性的 *Cecropia*, *Musanga*, 和 *Macaranga* 的许多热带先锋树种相对来说是短命而体型较小的种类。长命而体型较大的先锋树种包括很多用材树种,如 *Cedrela spp.*, *Goupia glabra*, *Laetia Procera*, *Swietenia spp.*, 以及大多数 *Vochysia spp.* (美洲), *Chlorophora excelsa* (非洲), 以及 *Eucalyptus delupta* 和 *Paraserianthes spp.* (亚洲)。

在热带雨林研究中由于某些作者引入了一个奇特的称之为“后次生种”的概念而造成了混乱。我不认为存在着这样一个类群,这一概念将先锋组中的某些树种与顶极组中的某些树种混为一谈

(Swaine 和 Whitmore 1988)。所谓的后次生种通常是指那些在体型小而短命的先锋树种死亡之后、顶极树种占优势之前的一类优势树种(Budowski 1965)。它们实际上是长命的先锋树种(如分布于新热带的 *Cedrela* 和 *Swietenia*)。同样,顶极树种中的轻硬木亚组也被不确切地称为后次生种(Whitmore 1982)。例如在西非,*Entandrophragma* 和 *khaya* 通常缺乏幼树和胸径为 4—12 英寸的小树,因而在林内不能更新(Jones 1955, 1956)。更全面的研究表明,这两个属(在其它属中,例如 *Triplochiton*, *Aubre'ville* 1938)是顶极树种,它们幼树的高生长需要较为开阔的林窗,在这一类型的林窗形成之前,幼树及胸径为 4—12 英寸的小树是找不到的。在 Jones 研究的森林中,在缺乏较为开阔的林窗时,这些类群的数量大大地减少了。

两组重要树种的相对丰富度

由于林窗形成过程的不同而形成了不同的森林。例如,巴布亚新几内亚是旋风、地震、火山喷发以及周期性火灾之地(Johns 1986),所有这些灾害都会使大面积的森林遭受灾难性的破坏。在这里,结构相的镶嵌体是粗糙的,由非耐荫树种占优势的森林分布较广(见 Spies 和 Franklin 1989),相反,婆罗洲和苏里南很少受到灾难性的破坏,较好的结构镶嵌体和耐荫树种广布各地。

有人提出在一定区域内最丰富的树种类群就是对当地常见的林窗类型有较强适应能力的类群(Denslow 1980b, 1984)。然而,树种成分非常丰富的巴布亚新几内亚、婆罗洲以及苏里南则是以少数几个先锋树种为特征,总的来说,这也是热带雨林的—个事实。我认为在这类森林中先锋树种的到处散布与这些树种的生物学特性,明显丰富而广布的种子有关。

植物区系成分的替代

当大林窗在—次森林循环中被小林窗取代时,就存在着—个从先锋树种转换到顶极树种的过程(此即植物区系成分的替代;Egler 1954)。在仅具小林窗的森林中,连续的森林循环由顶极树种组成。除树种成分极度贫乏的森林外,大多数森林在—个循环中都可以具有完全不同于上—次循环的区系成分(尽管都在同—样地上)。我们可将其称为循环替代,有时不确切地称为循环演替。

有时先锋树种和顶极树种两者都生长在同—个大林窗中。后者既可来自先前成熟林中宿存下来的幼树,也可来自萌生枝条(见 Brokaw 和 Scheiner 1989, Poulson 和 Platt 1989),这种对林窗的同步侵占(Egler 1954)导致了更加微妙的种类成分替代。先锋树种由于生长较快而首先进入林冠上层,随后又逐步被生长较慢的顶极树种取代。Budowski(1965)阐述了中美洲热带雨林中发生的—过程,在那里,小型先锋树种、大型先锋树种以及随后的顶极树种都先后充当过优势树种。我相信,在森林被砍伐后,由于先锋树种对最开阔的地方的侵占,同时混有砍伐中残存下来的顶极树种的幼苗,并得到了来自被破坏过的茎干及根系的萌生枝条的补充,同步侵占在森林恢复过程中可能是很普遍的。有人曾经采用替代植物区系学的方法将—演替过程与发生在弃荒牧场(此牧场缺乏顶极树种的幼苗及萌生枝条)附近的演替进行过对照(Bormann 和 Likens 1979)。

在大的森林景观下可能包含着若干植物区系成分不同的地段,这就是 Bormann 和 Likens(1979)所说的替代镶嵌体稳定态:尽管各地段上的种类成分随着时间的变化而变化,但整个森林景观的植物区系成分仍然是稳定的。

结论

生态学家们总是在不断地探索普遍规律,要总结普遍规律就一定要注意发现和研究各种特例。然而如果常规范例能够启迪思维并提出前人未曾认识到的问题,那么这些范例也是很有用的。

我相信本文讨论的森林循环以及两组树种的划分是与目前的森林动态理论相符合的,今后更多的关于个体生态学、特别是种子萌发、幼苗定居和生长、繁殖体生存以及所有这些过程与林窗大小之间的相互关系方面的研究工作将会检验这些观点。

(曹敏译自:《Ecology》,1989;70(3):536—538) 邹寿青校。

一年不结,到
100 种的特殊鱼
“百万大象”之意,然

12 个当地少数民族
他们的生活与文化均