

美国东部杜克森林长期定位研究综述

奚为民 PEET Robert K.

(美国北卡罗来纳大学 Chapel Hill 校区生物系, Chapel Hill NC 29599-3280 USA)

摘要 该文比较系统地综述了美国东部杜克森林 76 年来植物种类变化、种群动态和森林演替研究的基本情况。重点介绍了该森林内永久性森林样地的设置和调查规范,以及最近 10 年来利用永久样地数据进行树木空间格局和自然干扰研究的最新进展,并将杜克森林永久样地监测规范和数据管理方法与目前主要的森林监测网络进行了一定的比较,旨在对目前国际上蓬勃开展的长期定位植物多样性监测和空间格局研究有所启示和帮助。

关键词 杜克森林 永久样地 植物多样性 森林演替 空间格局分析 自然干扰 皮德蒙特高原 干扰生态学

LONG-TERM STUDIES OF FOREST DYNAMIC IN THE DUKE FOREST, SOUTH EASTERN UNITED STATES : A SYNTHESIS (REVIEW)

XI Wei-Min and PEET Robert K.

Department of Biology, University of North Carolina at Chapel Hill, Chapel Hill, NC 29599-3280, USA

Abstract A growing need for long-term condition and trend information across natural and anthropogenic landscapes is promoting interest in long-term permanent plot research. In this review, we introduced the 76-year history of management and research on forest dynamics in the Duke Forest, NC. This forest has been intensively studied since the early 1930s and has become a model system for ecological and environmental education and research in the eastern United States. We summarize and assess research in the Duke Forest on forest environment, the current network of long-term permanent vegetation plots, survey protocols, data management procedures, and major research findings from those long-term plot data. We also summarize more broadly the current status of long-term research on the natural dynamics of Piedmont forests of the southeastern United States. Lessons learned from the Duke Forest research site could inform the design of a world-wide, long-term network of research plots for monitoring and assessment of forest dynamics and trends in species composition and biodiversity.

Key words Duke Forest, species diversity, forest succession, spatial pattern, disturbance ecology, long-term permanent plot, the eastern deciduous forests, Piedmont Plateau

DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.02.007

长期定位生态研究在美国大约有 100 多年的历史。这些长期定位研究地点是收集野外生态学基础数据和探索生态学理论的重要基地。近代生态学领域的许多重大成果和发现与这些长期定位生态点上的研究工作密不可分。美国东部长期定位研究的最有代表性的地点有两个:一个是位于东北部马萨诸塞州的著名的哈佛森林(Harvard Forest);另一个即位于东南部北卡罗来纳州的杜克森林(Duke Forest)。建于 1931 年的杜克森林是美国东南部落叶阔叶硬木林和次生性松树林的典型代表。其连续 76 年的长期森林永久样地研究历史和研究成果对世界

上其它地区的同类研究有一定的借鉴参考作用。

本文比较系统地综述了美国东部杜克森林 76 年来植物种类变化、种群动态和森林演替研究的基本情况,以及永久样地的设置和监测调查规范。我们重点介绍最近 10 年来利用永久样地数据进行树木空间格局和自然干扰研究的最新进展以及这些研究进展对整体生态学发展的意义,并将杜克森林永久样地监测规范和数据管理方法与目前主要的森林监测网络进行了一定的比较,旨在对目前国际上蓬勃开展的长期定位植物多样性监测和空间格局研究

有所启示和帮助。

1 杜克森林概况

1.1 森林历史

杜克森林位于美国东南部的北卡罗来纳州中部(图1)在桔县(Orange County)与达勒姆县(Durham County)的交界处,大约 35°52' N、79°59' W,隶属于杜克大学(Duke University)。该森林正式建于1931年,至今已有76年的历史。杜克森林目前共覆盖约2 851 hm²,分成6个森林管理区。杜克森林早期确

立的目标是:完成杜克林学院在美国东南部推进高等林学教育的总目标。其具体任务是:示范森林管理的实用经济技术;建成木材生长科学研究的实验基地;为杜克大学林专业的学生提供一个野外实验室和实习基地。相应于整体生态学和环境学的发展进程,杜克森林也经历了从一个较单纯的林业教学、生产和管理基地发展成为集野外生物学、生态学和环学教学和科学研究、林业生产经营和户外休闲娱乐为一体的综合实体,其现有功能大大超出了早期确定的目标。

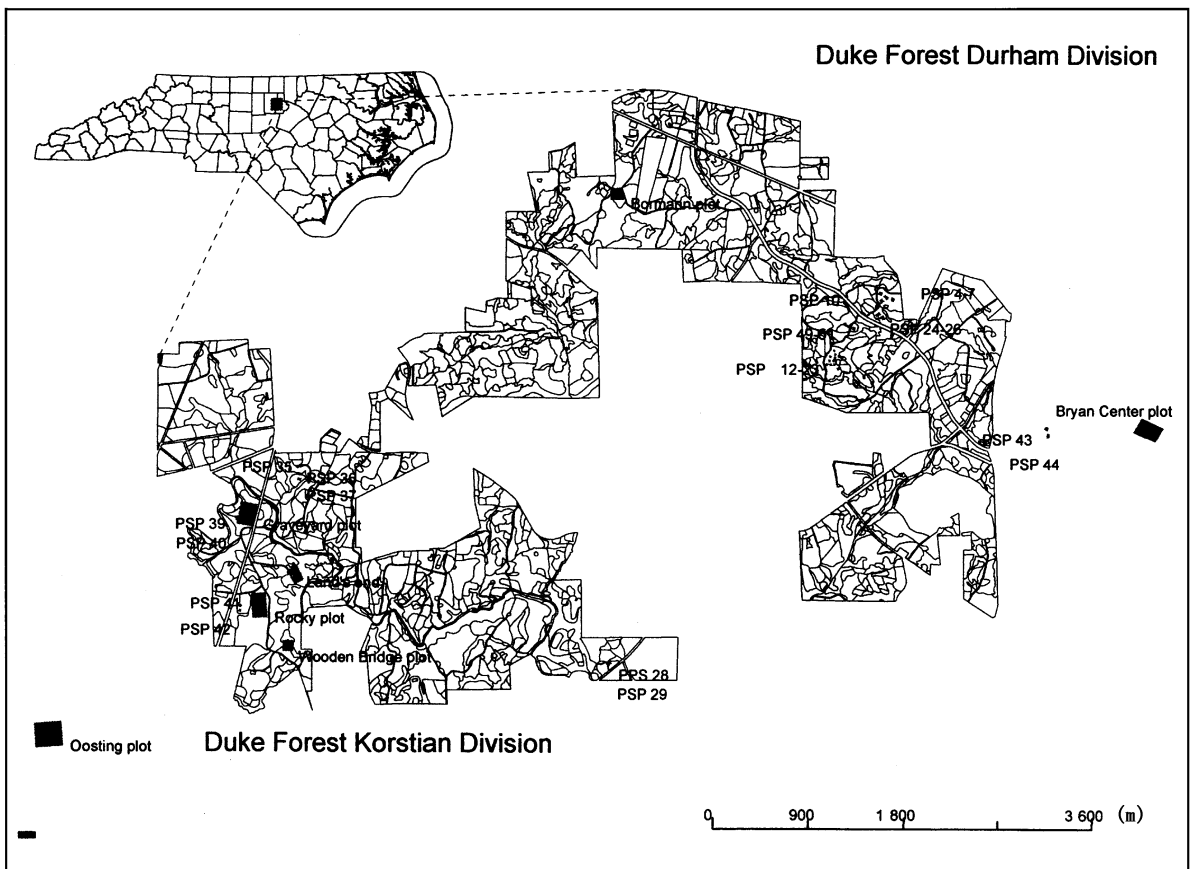


图1 杜克森林在美国北卡罗来纳州的位置,杜克森林中7个大型每木定位永久样地和34个永久样地的位置

Fig.1 The locations of the Duke Forest in North Carolina and the seven mapped permanent plots (MPPs) and the 34 long-term permanent sample plots (PSPs) in Durham Division and Korstian Division of the Duke Forest, North Carolina, USA

左上角的小图为美国北卡罗来纳州地图。本图显示了杜克森林 Korstian 和 Durham 两个管理区的森林类型。图上的 PSP 代表 20 世纪 30 年代建立的永久样地。森林类型图例因图幅有限未予标注。The sub-areas within the two divisions are the forest cover types. PSPs are the long-term permanent sample plots which were established in the early 1930s. Note the legends of forest cover types are not shown in this figure (Data source: the Duke Forest office, Duke University 2001)

1.2 森林环境

杜克森林位于皮德蒙特高原(Piedmont Plateau)东缘,是美国东南部较低缓的皮德蒙特高原森林的一个缩影。这一地区呈现多种多样的植物种类、森

林类型、土壤类型、地形条件和土地利用历史。杜克森林内有维管植物 978 种,其中树木约 100 余种(Palmer, 1990)。丰富的植物种类和多样的生境条件使它成为开展教学活动和科学研究的理想场所。

杜克森林受历史上人类活动的影响十分显著。现存森林植被反映出从前农耕的历史。在 20 世纪初,落后的农耕技术导致了农田的过度开垦、水土流失、乃至最后的土地生产力衰竭。许多土壤瘠薄的农田被迫弃耕还林。这些弃耕地经过随后的人工造林和森林的自然演替,发展为现在的次生性松树林和落叶硬木林(Christensen & Peet, 1981)。尽管如此,过去土地利用的痕迹,诸如玉米地和烟草地地表的侵蚀沟和犁痕仍然随处可见。

1.2.1 气候

杜克森林地处北卡罗来纳州西部山区和东部沿海平原的中间地带,气候温和。1 月的日均气温介于最高 10.56 °C 和最低 0 °C 之间。7 月和 8 月两个月的日均气温介于最高 31.11 °C 和最低 20 °C 之间。年平均降雨量约 1 117.6 mm,降水比较均匀地分布于全年各月。7 月和 8 月一般是最湿润的月份,月降雨量约为 129.54 mm;10 月和 11 月在正常的年份是最干燥的月份,月降雨量约为 68.6 mm。

1.2.2 地形和土壤

杜克森林的地势波状起伏。其海拔高度大约介于 91 ~ 232 m。杜克森林的土壤类型属于皮德蒙特高原的最常见的一些土壤类型系列:Georgeville、Herndon、Tatum、Goldston、Whitestore、Creedmoor、Chewacla、Appling 和 Cecil。皮德蒙特高原的土壤源于各种古老的母质:卡罗来纳岩板层的花岗岩、花岗片麻岩、变质岩、三叠纪的沉积岩和火成侵入岩等在杜克森林的范围内均有分布。大多数土壤系列受到过去农耕的影响,表土质地较粗(沙质到粘质),而底层土质地较细(粘土)。许多残留的源于地下母岩的土壤有数米之深(在未风化的岩床上可达 30 m 深)。这些深厚的土壤来源于影响了皮德蒙特高原百万年之久的强烈的地表风化过程。

1.2.3 植被类型

近千种维管植物组成了杜克森林多种多样的植被类型。植被类型按分布面积大小的顺序分别为松树林、松树-硬木林、高地硬木林和低地硬木林。各种森林类型(林型)的年龄幅度变化很大。

杜克森林中的松树林是演替早期的植被类型。它们通常是历史上种植松树或弃耕地上自然演替的结果。自然更替的次生性松树林大约有 110 年的历史(Keever, 1950; Christensen & Peet, 1981)(图 2, 图 3)。杜克森林中最常见的松树种类是火炬松(*Pinus taeda*)短叶松(*P. echinata*)和佛吉尼亚松(*P. virginiana*)。一般来讲,这些松树多生长在较干燥的地

段。火炬松在各种生境下都可以生长,但在排水良好、土层湿润深厚的地段生长最好。单纯或混交的松树林生长在各种各样的地段上。纯松林的林下层通常比较开阔。但在老龄的松树林中,以及松树和硬木树的混交林中,落叶硬木树种逐渐占据优势。短叶松相比火炬松更适应干燥质细的高地土壤。尽管历史上很常见,但目前杜克森林内纯的短叶松林很少见。佛吉尼亚松在干燥贫瘠的土壤上生长良好。它经常出现在撂荒地上和受到强度干扰的地段上,成为先锋树种。在北卡罗来纳州的中部,有广泛分布的栎松混交林。成熟的短叶松往往混生于高地栎(*Quercus* spp.)林和山核桃(*Carya* spp.)林中。松树林的下层多由演替后期的硬木树构成。在较湿的地段,美国鹅掌楸(*Liriodendron tulipifera*)美国枫香(*Liquidambar styraciflua*)和红槭(*Acer rubrum*)是常见的伴生树种。此外,杜克森林中还有一些人工种植的林。许多种植林建于 1931 年,最古老的也最常见的是火炬松林。其它较老的种植林包括白松(*Pinus strobes*)林(1931)长叶松(*P. palustris*)林(1935)美国鹅掌楸林和秃柏(*Taxodium distichum*)林(1937)。

杜克森林中大多数的硬木林也是次生林,这种森林类型受到土壤类型、树木生理和历史上各类干扰的显著影响。硬木林一般超过 200 年,是各种林型中最古老的类型(图 2)。栎树-山核桃林是高地硬木林中分布最广的类型,生长在排水良好的地段(图 3)。其它的高地硬木林类型包括分布在较干旱的丘陵顶部的 Post oak (*Quercus stellata*)-白栎(*Quercus alba*)林和分布在朝南陡坡、瘠薄土壤上的 Blackjack oak (*Quercus marilandica*)-Post oak 林。低地硬木林主要占据土壤湿润的地段。它的植物种类组成受土壤条件和洪水泛滥程度的影响十分显著(图 3)。典型的林型有桦木(*Betula nigra*)-美国梧桐(*Platanus occidentalis*)林(是演替早期的冲积平原的类型)、美国鹅掌楸-美国枫香-白蜡(*Fraxinus* spp.)-红槭林(出现在排水不良的地段)以及美国山毛榉(*Fagus grandifolia*)-红槭-白栎-北方红栎林(*Quercus rubra*)(通常出现在土壤深厚、肥沃和排水良好的地段)。

1.3 森林管理

杜克森林由杜克大学环境与地球科学学院杜克森林办公室统一协调管理。杜克森林的管理在一个学校批准的综合管理规划的指导下进行。这个规划旨在促进学术研究的同时,确保杜克森林内自然资源的合理利用。在实施森林管理活动时,教学和

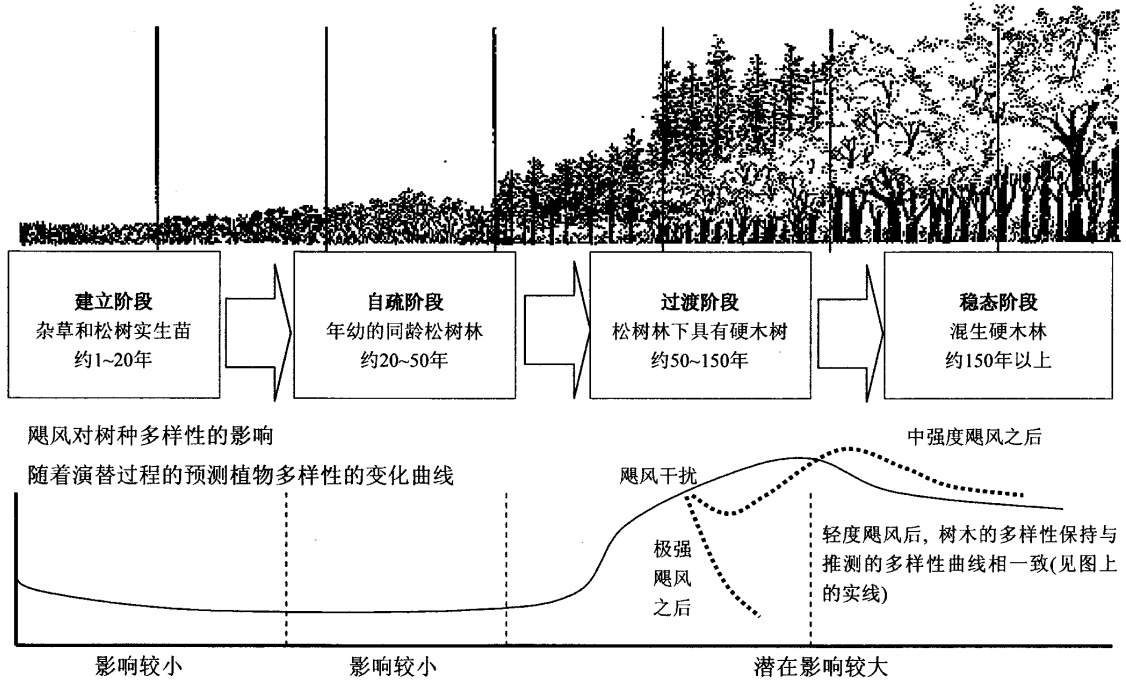


图2 皮德蒙特地区弃耕地演替过程的4个阶段森林演替模式与预测的树种多样性变化曲线。飓风对于树种多样性的影响在演替的建立阶段和自疏阶段较小,其影响在演替的过渡阶段和稳态阶段较高。受到大型和中等飓风破坏后的树种的多样性的变化在图上用虚线表示。当风力较小,树种多样性变化较小。中等强度的飓风可能随着时间的推移而增加树种多样性。当强飓风发生时,树种的多样性减小

Fig. 2 Old-field succession on Piedmont and four-stage forest succession model and hypothesized tree species diversity curve (as shown in solid line) over time. The effect of a hurricane on tree species diversity is low during the establishment and thinning phases, impacts are potentially high at the transition and steady-state phases. Changes in species richness impacted by extreme and modest hurricanes are shown as dash-lines. When wind intensity is low, tree richness changes minor. Modest wind intensity may increase tree diversity over time. When extreme winds occur, tree species diversity may decrease

科研方面的因素予以优先考虑。该规划包括了8个主要方面:教育和科研、林木管理、综合性害虫管理、保护珍稀物种和独特的生态系统、野生动物管理、水质保护、历史和考古、旅游和美学价值。杜克森林内保留有诸多历史遗迹:农家的房基、石窗、水井以及散布于森林内的家庭墓地。由于这些地区具有考古意义和历史价值,因而均受到了较好的保护。

杜克森林大部分林地保持不受人干扰和破坏的状态,但部分松树林受到积极的林业经营和管理。所采用的典型的林业技术包括有计划的地表火烧、疏林疏枝、砍伐收获、植树造林和自然更新。这些适宜的林业管理措施有助于提高杜克森林内植物和野生动物的多样性,同时增强森林的生长活力和健康度。此外,林木产品的销售收入支付了维护森林的费用。为了使杜克森林内某些独特的植物种类和自然特征得到应有的保护,杜克森林办公室规定林内有些地区不准开展任何林业生产经营活动。Oosting HJ自然保护区便是这方面的一个例子。该保护区是杜克森林内在1941年建立的一个66 hm²专用于森林生态学研究的自然小区。

1.4 森林学和生态学研究

杜克大学的林学家和植物生态学家 Korstian CF、Coile TS、Oosting HJ 和 Billings WD 教授在杜克森林创立后的头年里,逐步建立了一些用于森林生态与经营管理研究的永久样地(Korstian & Maughan, 1935; Billings, 1938)。他们十分仔细地记录了这些永久样地的初始情况。这些早期的学者们为杜克森林长期定位生态研究奠定了良好的基础。后期的杜克森林的研究人员如 Christensen NL、Peet RK 和 Urban DL 等教授互相合作或结合各自的研究课题,继续对这些早期的永久样地进行了重复调查,为维护这些永久样地做出了重要的贡献。他们还在美国自然科学基金的支持下,新建立了一批面积较大的森林样地和苗木幼树样带。

近20年来,杜克森林的生态学和环境学的研究进入了一个新的综合性发展阶段。杜克森林中开展得最早的长期定位森林动态研究得到了美国自然科学基金连续20余年的资助。其它新兴的生态学研究项目如森林大气碳素传输和存储项目(FACTS-I),综合孔径雷达研究(SAR)也得到了美国自然科学基

金和美国宇航局的重点支持。据杜克森林办公室的统计,目前杜克森林的年度科研经费约 300 万美元。杜克森林已成为著名的野外环境教育和生态科学研究的基地。每年有许多学生在该森林中进行生物学

和生态学教学实习。它同时也是教师和研究生们开展生物学、森林生态和生态系统研究的重要野外试验基地。



图 3 杜克森林景观照片(奚为民摄)

Fig.3 Photographs illustrating major forest landscape types in the Duke Forest, North Carolina, USA. Photographs are by Weimin Xi

左上照片说明 杜克森林的管理者在 1996 年 Fran 飓风之后采用多种森林管理措施恢复火炬松林。这张 2001 年的照片上的指示牌显示了一块林地的大约 100 年的土地利用历史和和在 1996 年 Fran 飓风过后所采取的一系列林业管理措施,包括倒木的处理、粉碎、火烧和种植火炬松。这个很独特的指示牌位于杜克森林的新希望小溪上的木桥附近。右上照片说明 杜克森林的高地混生硬木林。这张 2001 年的照片显示了以栎树为主的高地混生硬木林 10 号样地的景象。它出现在排水良好的地段。最常见的上层树种是白栎(*Quercus alba*)、北方红栎(*Q. rubra*)、南方红栎(*Q. falcata*)、黑栎(*Q. velutina*)、Scarlet oak(*Q. coccinea*)和几种山核桃树。常见的林冠亚层木本植物包括酸木(*Oxydendrum arboreum*)、多花狗木(*Cornus florida*)、蓝果树(*Nyssa sylvatica*)、红槭(*Acer rubrum*)和各种荚(*Viburnum* spp.)。左下照片说明 杜克森林的 80~100 年左右的火炬松林。这张 2001 年的照片显示了一个处于过渡性演替阶段的火炬松林。该样地是在弃耕地上发育起来的同龄火炬松林。这块样地处在向以硬木林占优势的森林的过渡阶段。火炬松在样地的林冠层占优势。伴生种有红槭、美国枫香、美国鹅掌楸和山核桃树。林下层松树幼树很少,占优势的多为较广布的硬木树种如多花狗木和红槭,以及其它对生境有代表性的硬木树如酸木和美国铁木(*Carpinus caroliniana*)。右下照片说明 杜克森林的低地混生硬木林。这张 2001 年的照片显示了一个典型的低地硬木林。美国山毛榉是这种森林类型的区分种,但美国山毛榉往往没有白栎、红栎、美国枫香和糖槭(*Acer saccharum*)占优势。柳栎、美国鹅掌楸和 Shagbark hickory 也有少量分布。糖槭常常和多花狗木、落叶冬青(*Ilex decidua*)和铁木等一起构成森林下层的优势种。灌木层不发达,但木质藤本如野葡萄(*Vitis rotundifolia*)和毒藤(*Toxicodendron radicans*)很常见 Upper left: This sign shows the 100-year land use history and various management practices have been conducted after the 1996 Hurricane Fran for this damaged area, including salvaging, chopping, site preparation burning, and planting of loblolly pines. Upper right: This 2001 photograph shows a typical oak-dominated upland hardwood stand (PSP 10) in the Duke Forest. The majority of upland hardwoods is second growth and is significantly influenced by soil type, physiology and past disturbance. Lower left: This 2001 photograph shows the Graveyard plot loblolly pine stand of Duke Forest. The Graveyard plot was an even-aged (ca. 80-year-old), post-agriculture loblolly stand in transition to hardwood dominance. Lower right: The mixed-aged lowland alluvial hardwood forest. Lowland forests (or bottomland hardwood areas) occupy mainly mesic/hydric sites

2 杜克森林永久样地的类型和设置

杜克森林内共建有 4 类永久样地: 1) 建于 20 世纪 30 年代早期的永久森林样地; 2) 建于 20 世纪 70 年代后期的大型永久森林样地; 3) 建于 20 世纪 70 年代后期的林木实生苗和幼树永久样带; 4) 建于 20 世纪 70 年代后期用于调查植物组成的永久样地。

2.1 建于 20 世纪 30 年代的早期永久森林样地

1931 至 1947 年, Korstian 等教授在杜克森林内建立了 51 个永久性的每木调查森林样地。这 51 个永久森林样地的面积从 405 m² 到 4 047 m² 不等, 大多数介于 405 m² 到 1 012 m²。最初建立这些永久样地的目的是研究不同的剪枝方法、疏林强度、砍伐方式对弃耕地上的自然恢复的火炬松林生长发育的影

响, 以及获取美国东部皮德蒙特高原地区混生性硬木林的生长率和生产量的第一手数据资料。由于病虫害等原因, 一部分建立的永久样地在过去的 70 余年里被破坏掉了。到 2000 年, 共有 34 个早期永久样地完整地保存了下来。这 34 个永久样地自 20 世纪 30 年代建立后大约每 5 年重新观测 1 次。每次观测的时候, 调查记录永久样地内所有的胸径大于 1 cm 的树木(包括新萌生的幼树)的胸径和高度。这 34 个永久样地共覆盖约 4 hm², 包括了约 11 000 棵被确定了位置并被重复测量的树木个体。

2.2 大型永久森林样地

从 1930 年到 1977 年, 杜克森林内只有一个由 Bormann FH 教授在 1950 年建立的较大的永久森林样地(Bormann 样地, 1.96 hm², 图 4, Bormann,

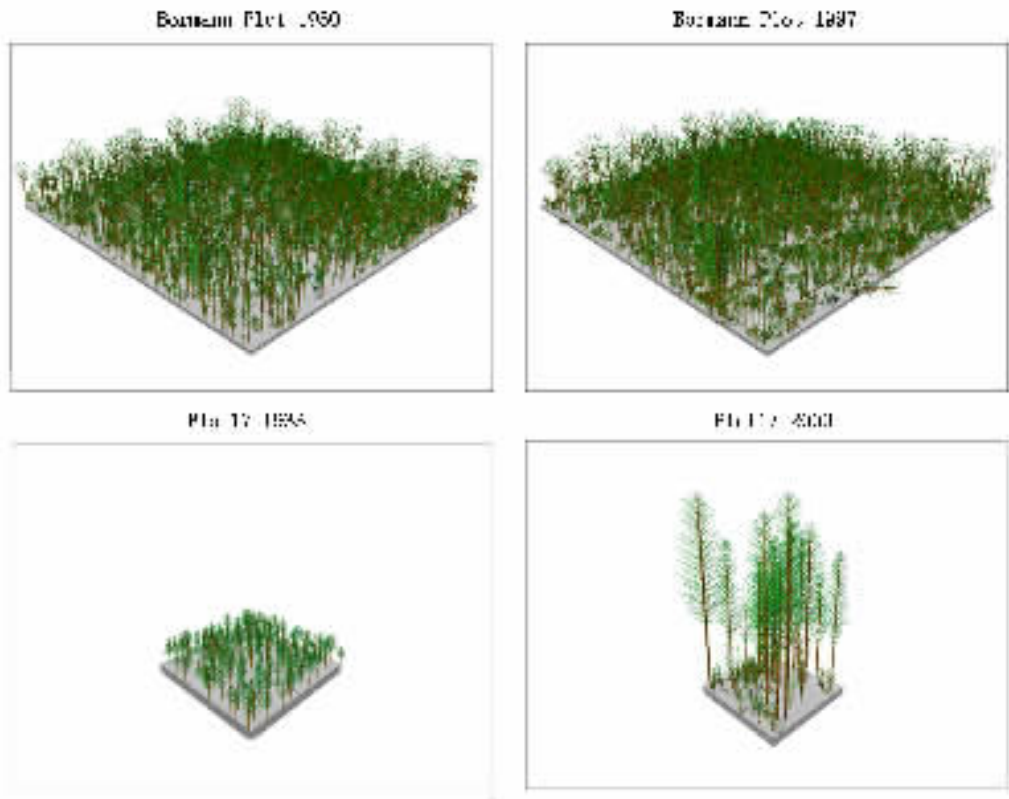


图 4 杜克森林样地动态三维直观图(奚为民制作)

Fig. 4 3D visualization of long-term forest stand dynamics in the Duke Forest, North Carolina, USA (The images are created by Weimin Xi)

左上图和右上图说明 这两张森林永久样地三维直观图使用杜克森林内 Bormann 永久样地(栎树林)1950 年首次实地调查和 1997 年调查数据创作而成。三维图用美国林业局开发的森林制图系统为基础, 经我们重新编程制作而成。两张森林永久样地三维图一起直观地显示了 Bormann 永久样地 47 年里森林景观的动态。注意 1997 年的三维图中有一些被 1996 年飓风刮倒的树木。该样地长和宽均为 140 m, 样地面积 1.96 hm²。左下图和右下图说明 这两张森林永久样地三维图使用杜克森林第 17 号永久样地(火炬松林)1933 年首次实地调查和 2000 年调查数据创作而成。两张森林永久样地三维图一起直观地显示了第 17 号永久样地 67 年里森林景观的变化。该样地长和宽均为 20.1 m, 样地面积 0.04 hm²。The upper right and upper left graphic images together show visualization of forest stand dynamics in the Bormann plot of Duke Forest, North Carolina, USA. The lower right and lower left show 3D visualization of forest stand dynamics in PSP 17 plot of Duke Forest, North Carolina, USA. These 3-Dimension graphic images were generated using our improved Stand Visualization System (SVS), which originally developed by the Pacific Northwest Research Station of the USDA Forest Service with data from field survey records of the forest stand from 1950 to 1997 for the Bormann plot, and 1933 to 2001 for the PSP 17. Note in the upper right image of Bormann plot, there are some fallen trees by the 1996 Hurricane Fan. These images provide a representation of dynamics of stand conditions in both plots over a 47-year and 67-year period. The Bormann plot is 1.96 hm² in size (140 m long and 140 m wide), and the PSP 17 is 0.04 hm² in size (20.1 m long and 20.1 m wide)

1953a)。鉴于上述的早期永久森林样地的面积较小,无法有效地研究树木的空间格局变化、森林林窗发育和树木种群动态,Peet RK 和 Christensen NL 教授于 20 世纪 70 年代末在美国自然科学基金的支持下,在杜克森林内又新建立了 7 个面积较大的森林永久样地(图 1)。这些新建永久样地的面积从 1 hm^2 到 6.5 hm^2 不等,大多数介于 1 hm^2 到 2 hm^2 。加上原有的 Bormann 样地,这 8 个大型永久森林样地共占地约 24 hm^2 ,包括了胸高直径大于 1 cm 的各种树木(包括萌生枝和幼树)约 38 000 株。这些永久样地自建立后大约每 5 年重新观测一次。每次观测的时候,调查记录永久样地内所有的胸径大于 1 cm 的树木(包括新萌生的幼树)的胸径和高度。

2.3 实生苗(Seedling)和幼树(Sapling)永久固定样带

为了更全面地搞清美国东部皮德蒙特高原地区森林的发育和更新过程,杜克森林的研究人员自 20 世纪 70 年代后期开始观测和研究林下实生苗和幼树的动态。实生苗在杜克森林的调查中是指所有的高度低于 50 cm 的木本植物个体。幼树在杜克森林的调查中是指所有自然高度大于 50 cm 同时其胸高直径小于 < 1 cm 的小树或灌木。除各种树木外,还包括了荚(Viburnum spp.)卫茅(Euonymus spp.)和乌饭(Vaccinium spp.)等林下灌木种类。

Peet 和 Christensen 教授在 1978 年,建立了 10 条详细调查实生苗的主样带(长 250 ~ 300 m,宽 1 m)和 11 条辅助性的实生苗研究样带(长 50 m,宽 1 m)。但从 1989 年开始,他们改变了原有的林木实生苗永久样带调查方法,集中力量维持 5 组共 27 条详细调查的实生苗样带。这 5 组详细调查的实生苗研究样带分布在杜克森林内的 3 个成熟的硬木林地和 2 个森林发育介于火炬松林和硬木林之间的过渡性松树林里。这 5 块林地代表了杜克森林的主要森林类型以及这些林型的空间梯度变化,每个林地内设有 3 ~ 4 个宽 1 m、长 50 m 的永久实生苗样带。沿着样带的长轴,每隔 5 m 设置一个铁管标志。生长在实生苗永久样带内的每一株实生苗均被定位并予以调查。从 1978 年开始,杜克森林的研究人员对这些实生苗永久样带逐年进行调查。连续调查一直进行到 1994 年。在停顿了两年后,1997 至 2001 年又恢复了对这些实生苗永久样带的逐年观测。在 2001 年 5 个森林永久样地共 27 条样带中共记录有 9 774 株树木的实生苗。

从 1989 年开始,Peet 和 Christensen 教授在这 5

个林地内 27 个永久实生苗样带的相同位置上,又建立了一套相应的永久幼树样带,以观测和调查林下幼树生长的种群动态。所有的幼树样带与实生苗样地共用一条长 50 m 的边,其宽度为 4 m。杜克森林的研究人员从 1989 年开始对这些幼树样带逐年进行调查。在 2001 年,杜克森林中 5 个森林样地的 27 个幼树样带中有 4 330 株幼树。

2.4 植物种类组成调查的永久样地

1977 年,Peet 和 Christensen 教授在美国自然科学基金的支持下在整个杜克森林的成熟硬木林中建立了 105 个 0.1 hm^2 (宽 20 m,长 50 m)植物种类组成调查永久样地,用来研究杜克森林的次生演替规律。每个样地的中线区又被划分成 25 个连续的 0.5 m \times 2 m 的小样方,研究人员调查统计了所有的林下地表层维管植物的频度和叶盖度。有别于在北美的大多数同类永久样地,这些样地拥有非常详细的林木实生苗、草本植物种类、土壤养分、土壤质地、土壤化学和环境条件的信息。这些样地后来被用来调查杜克森林所代表的皮德蒙特地区森林的种类组成、种群结构和森林演替。它们还被用来研究森林植物种类组成,特别是森林地表草本植物的组成成分的变化与其生境条件的关系。Peet 教授于 1999 ~ 2001 年率领学生对其中尚能精确定位的 36 个永久样方进行了复查,并对林下地表层植被的长达 23 年的变化进行了分析和研究(Taverna *et al.*, 2005)。

3 杜克森林永久样地观测规范和数据管理

如上所述,研究人员对杜克森林内永久样地的观测和研究已有 76 年的历史。总的来说,他们对永久样地的调查有比较统一和详细的野外观测规范和数据管理方法。当然,这些规范因样地类型和观测重点的不同有所差异,并随着时间的推移有所调整。

3.1 永久样地的观测规范

3.1.1 森林永久样地

在森林永久样地调查过程中,树木是指任何胸径大于 1 cm 的木本植物个体。除了常见树种外,样地调查还包括了荚、乌饭和其它许多胸径大于 1 cm 的灌木。在 20 世纪 30 年代初期建立的森林永久样地的最小树木胸径是 1 英寸(约 2.5 cm)。从 20 世纪 70 年代后期开始,森林样地调查时全部以 1 cm 为最小调查树径。为了便于调查记录和树木定位,所有的森林样地一般又被分成若干宽 10 m 的树木调查样带(有些样带的宽度为 5、8、12 和 12.5 m)。这些样带的长度约为 75 ~ 140 m,每一样带的具体长

度取决于自身样地的大小。

在调查每个永久样地时,研究人员逐一记录样地内所有活的树木个体的植物种名、相对于样地坐标原点的位置、胸径和生长状况。每株树均给予一个鉴别编号。在某些永久样地里,树木的鉴别编号刻在铝片上钉在树干上。一般来说,树木位置的 X 坐标沿着样地的长轴, Y 轴沿着短轴。坐标的原点和坐标方位因样地有所不同。记录树木坐标的基本作用是帮助下一次调查时确定树木的位置,同时可帮助分析森林演替过程中树木种群的空间格局变化。

部分样地在调查时记载树木高度。对 10 m 以下的树木用测高尺测量。对高于 10 m 的树木则使用测高仪。测量胸径时使用专用卷尺进行,应尽量避开树瘤,测量其略高于或低于树瘤的地方。如果一棵树有两个或更多分开的主茎干,则遵循以下原则:1) 如果树干在低于 50 cm 的地方岔开,分岔的茎干则记为两个具有不同鉴别编号的个体;2) 如果树干在高于地面 50 cm 的地方分岔,只记录最大一个树干;3) 如果树干在高于胸高分岔,则每个分开的树干胸高直径要予以分别记载;4) 如果以前两个树干是分开记录的,则继续分开记载;5) 如果发现新测量的胸径小于上一次的数据,应予以重新测量。两次的测量相差 1 cm 是可以接受的,但如果大于 2 ~ 3 cm,则必须重测、验证并寻找原因。树木的生长条件编码为:1) 生长正常;2) 死亡(可见到死了的树干);3) 失踪(推测已死亡,但无死木予以证实);4) 因枯死、倾斜或其它的原因明显地降低了树高;5) 人为砍伐;6) 受飓风损伤。

对于那些新的、胸径大于 1 cm 的树木以及上次调查时遗漏的树木个体,调查时要补记在专用的新增树木调查表上。对于每株新增树木,要记录其坐标位置,确定树木名称,并给予新的树木个体鉴别编号。

3.1.2 林木实生苗永久样带

实生苗和幼树的调查对研究森林动态十分重要。样带内地每一个实生苗均予以记录,包括样带内的树木和幼树,但多花狗木(*Cornus florida*)、灌木、草本植物和藤本植物除外。每个实生苗样带内,每株实生苗有各自唯一的鉴别编号。调查实生苗时,测尺应沿着管标的外沿尽可能靠近地面。

如果实生苗萌生于一个树木个体,该实生苗被给予一个克隆编号。如果几个实生苗是同一个树木个体的一部分,这些实生苗具有相同的克隆编号。

一般来说,除非萌生丛真的在土壤里生了根,一般不予以记载。如在地表土壤以上萌生丛仍然与原来的母体相连,也不予以记载,而把它看作是母体的分枝。但如果萌生丛明显地在地下相互连在一起,则应予以记录并予以克隆编号。当多个萌生枝从同一个树桩生出,但如果还没有分别生根,则只记录最高的一个枝条,其余的枝条均按分枝处理。

对每株实生苗,调查时记录其植物种类编码、位置、高度、生长状态和叶子的数目。苗木的种类编码通常由其属名的前两个字母加上种名的前两个字母组成。在不知道植物种名的情况下可采用其属名的前 4 个字母。通常松树的实生苗均鉴定到属。对于尚未长出叶子的小实生苗,给予它们一个特殊的种类编码(即子叶类型)。实在无法识别的实生苗用一个特殊的种类编码。当然应尽量减少无法识别的实生苗的数量。对于较大的无法野外识别实生苗个体,在标记其在样地的位置后应采集其叶子带回实验室鉴定;对于很小的实生苗木,应先试着在样地的外边找到同样的植物,带回实验室鉴定。如果这两种方法都不现实,应标注该未知实生苗在样带内的位置,请有经验的分类专家亲临样地进行鉴定。对于上次调查定为未知种的实生苗,在下次调查时应试着重新确定到属或种,并在记录表上予以注记和更改。

实生苗的坐标是指实生苗的根在样带内的位置。在多个实生苗长在同一个地点的情形下,应适当调整坐标以反映它们的相互空间关系,先确定最大的或最中心的一个实生苗的坐标,然后增加或减少 1 cm 至若干 cm 以反映其它的实生苗与中心苗的关系。实生苗的高度从土壤表面(即落叶层的上部)苗木的基部到苗木顶端的终结芽。测量实生苗时应将苗木沿测尺轻轻展开以便测量其全长。如果实生苗的高度比前一次的测量稍短,不必担心,实生苗的高度降低 10 ~ 15 mm 均属正常情况。但如果两次测量的差距大于 10 ~ 15 mm,则应在调查表上注明并说明可能的原因(像重新生根、被啃食、被枯枝落叶覆盖或者被倒木砸坏等)。实生苗生长条件编码为:1) 生长正常;2) 死亡(可见死亡的茎干);3) 失踪(推测死亡,但无法证实);4) 因枯死、倾斜或其它原因显著降低了高度;5) 人为拔根。在实生苗的高度降低的情形下,生长条件编码 4 比较适用。如果实生苗高于 2 m,那么这株苗木按定义就是幼树了,其高度的编码为 - 1。

一般来说,除非严重受损,实生苗都有一个以上

的叶子。如果实生苗的叶子数小于 20,调查时记录实际的叶子数。如果叶子的数量等于或大于 20,则给予编码 99。松树实生苗的叶子总是记录为 99。如果实生苗已死亡或失踪,则无法记录其叶子数和高度。调查时记录样条内是否受到各种明显的干扰。比如,横卧在样带上倒伏的大树可能破坏样带内的实生苗。此外,应该说明是哪些植物的实生苗个体受到了损害。如果某个苗木的高度因其顶端受损而回缩或重新生根而显著降低高度,应尽量在调查表上注明损伤的程度和受损原因,如苗木严重受损,像被昆虫咬食、病灾、甚至在调查时被不小心拔掉等。应特别注意不要践踏实生苗样带。如果苗木在调查时不小心被拔出地面,生长条件编码是 5 并应注明是人为拔根。调查时,应注意表上的数据是否合理,注明所有不一致之处并提出解决的办法。

每株实生苗上一次的调查数据均印在野外调查表上,以帮助调查人确定其原来的大小。有时由于各种原因表上没有上一次的调查数据,则一般在括号内注明它最后一次的测量数据,这样调查人可以大概估计这株失踪的苗木的大小。同时,调查表上有时也印有一些前几次实地调查时的注记。这些注记通常是一些尚未解决但需要在野外核准的问题。诸如重新核查某一实生苗的编号、坐标或重新核查异常的测量数值等。

新出生的实生苗和很显然在前一次调查时被遗漏掉的苗木记录为新增实生苗。新增实生苗的情况均记录在专用的调查表上。调查的项目包括样带的编号、克隆编号(如果有的话)、植物种名、苗木的坐标、叶子的数量、生长条件编码以及苗木的年龄。对于新增实生苗,其生长条件编码只能是 1 或 5。记录苗木年龄的目的是确定这株苗木是否第一次在样带中出现,或者是以往被遗漏的苗木个体。如果是被遗漏的个体,则要记录其确切的年龄。新增苗木的年龄一般是 0。实生苗的具体年龄可通过是否出现子叶、有几个芽痕来决定。

3.1.3 幼树的测量规范

森林幼树的调查基本上按照上述实生苗的调查规范进行。但二者也有一些差别。在野外调查幼树时,要记录样带编号、植物种鉴别编号、植物种类名称、幼树在样带中的坐标以及幼树的自然高度。自然高度指从地面到幼树的终端芽的长度。树高的测量沿着茎干。如果上一次调查时记录的一棵幼树现在的高度低于 50 cm,应记录其目前的高度,并注明它有无明显的受损迹象。在这种情况下,幼树的生

活条件编码可以确定为 4,即枝条出现萎缩。幼树倾斜是常见的现象。但如果幼树现在的高度明显低于上次调查时的高度,则应在调查表上予以记录。

幼树的胸径是野外调查的主要项目之一。如果一个幼树的高度小于 1.37 m,但以前有胸径记录,那么仍应测量其胸径。一种测量的办法是将其拉直,再测量其胸径。这样可为以后估算幼树生物量提供参考。当遇到几个枝干从同一个植株上萌发出来的情况,只记录最大的一个枝条。如果一丛枝条中的最大一个的胸径大于 1 cm,那么这个幼树丛上新萌发的枝条不记为新的植物个体。幼树的生长条件编码与实生苗相同。此外,调查时用生长条件编码 8 表示目前已大于幼树标准的树木个体。虽然这些个体已无需测量高度或胸径,但是这些树木个体仍然保存在数据表中。

需要注意的是,如果样带中一个幼树的生长条件编码为 4 或 5,或明显地生长异常,调查时要予以特别注明。新的高度超过 50 cm 的幼树和那些很明显在上次调查时遗漏的幼树,在专用的调查表上记录为新的幼树个体。幼树的调查最好在实生苗样带调查之后马上进行,避免再次设置量尺。幼树样带和实生苗样带在共用边的同一侧。因此,调查者应记住实生苗样带的位置。在野外调查时,应注意不要踩坏样带内的实生苗和幼树。

3.2 永久样地的数据管理

3.2.1 数据质量控制

所有的野外样地调查数据均由专人输入计算机。每个森林样地、实生苗和幼树样带及其新增的个体均分别输入和存贮。所输入的数据文本在多个计算机或服务服务器上备份。人工检查错误,并使用 SAS 统计软件(SAS Institute Inc.)编写成的运算程序来系统地检查所输入的数据可能出现的错误。然后使用专门的 SAS 程序将新输入的调查数据与以前的样地数据合并为新的数据库。最后将其打印在野外调查表上等到下次时调查之用。

3.2.2 数据归档管理

目前杜克森林办公室保存有全套的覆盖杜克森林范围的美国地质调查局制作的地形图、县域土壤类型图、森林类型图以及包括所有杜克森林数据资料的地理信息系统。杜克森林建立的地理信息系统空间数据库中所有的图层均根据国家地理数据管理委员会制定的标准存为 ARC/GIS 格式便于格式转换。目前的地理信息系统数据资料包括数字化地形数据(DEM)、水文、道路、建筑物、土壤资料和森林类

型。这些图层包含了永久样地的位置信息,样地的资料可以方便地叠置在杜克森林及其周边地区的图层上。此外,所有杜克森林管理区的林木样地主要树种的年龄级图也已数字化。这些地图约每 10 年更新一次。每次调查的样地数据文档均建立了描述该数的元数据。永久样地的数据用 ASCII 格式保存。

此外,杜克森林是美国宇航局的一个影象基点,拥有很多遥感数据,比如 1 m 解析度的数字航片、Landsat TM (30 m) 和 MSS (80 m) 以及 AVHRR 图像 (1 km)。这些具有地理坐标信息的遥感图片允许研究人员在同一空间尺度上综合使用所有的数据,以回答那些与空间信息有关的问题(诸如快速确定被飓风损坏了的永久样地、研究飓风对森林的影响是否随地形位置的不同、土壤类型的不同有所差异等)。杜克森林永久样地的地理位置信息也是各种遥感图像地面定位的依据。所有上述这些地图、地理信息系统和样地数据均可通过申请从杜克森林办公室获得。

3.2.3 数据管理和共享

经过几十年的连续调查,杜克森林已经积累了相当多样且独特的森林生态学数据资料。杜克森林的研究人员经常收到使用某些数据的请求。为了充分地发挥资料的价值,杜克森林长期研究项目的管理者正在将长期调查的生态学数据加以整理,建立数据库以便与公众共享。目前,杜克森林的研究人员正在完善共享机制、制定数据使用规范、开发互联网数据库以供用户在网获取有关数据。不久用户可以通过标准的网络工具例如 FTP 和网络浏览器获取数据。在今后若干年里,所有杜克森林的永久样地数据资料都将提供给需要它们的人员。

4 杜克森林长期定位研究的主要成果和应用

4.1 森林实生苗统计研究

森林生态学家们对树木实生苗的种群过程至今仍知之甚少。杜克森林中开展的长期树木实生苗过程研究对揭开这个“黑盒子”已经发挥了重要作用。由于树木实生苗种群的年际波动较大、死亡率高,长期连续的每苗监测数据对揭示林下植物动态规律有重要意义。Philippi 等(1992, 1993)及 Philippi 和 Peet (1994)调查并报告了杜克森林里各个年龄级和各种大小的实生苗的生长率和存活率。这项研究工作阐明了将林下实生苗种群过程纳入森林动态研究的重

要性。他们研究了杜克森林里的两个林型(高地松林和高地混生硬木林)中 14 个种树的 95 076 株实生苗 17 年的连续观测数据,报告了几个出乎意料的研究发现:树木实生苗的汇入率并不和乔木层中成熟的个体基部面积紧密相关;实生苗的相对生长率基本上独立于苗木的年龄和大小(高度);实生苗个体的生长率在连续的年份不关联;没有证据表明实生苗有从竞争中释放的现象(即出现连续 3 年或 3 年以上的快速生长);所有树种的实生苗在下一年继续生存的概率均随年龄和大小而增加;大多数实生苗种类的相对生长率对于隔年的生存状态不具有预测性。

Philippi 和 Peet (1994)估算了各种大小的实生苗的生存率和这些苗木能生长到 1 m 高的概率。具有较大种子的树种(比如山核桃树和栎树)生长到 1 m 的存活率较高。白栎树在硬木林中比在松树林中的实生苗长到 1 m 的概率要高,这个发现与以往报道的杜克森林从松林到栎树、从栎树到枫树的演替趋势是一致的。每株实生苗能长到 1 m 高的概率因种类而异。他们估算出一个实生苗长到 1 m 高的时间大约要 17~38 年。这一源于长期观测的研究发现十分重要,它提示生态学家在进行森林生长模拟和预测时,应十分慎重地确定每一种树木的生长参数。

缓慢的实生苗生长率妨碍了对其生长以及能存活到幼树的机率的估测,而杜克森林的长期实生苗观测数据为建立完整的森林动态理论框架提供了理论实证。实生苗的萌生现象(即树木个体顶梢枯死后所萌生的新苗或无性繁殖产生的新根)在杜克森林中很常见。萌生丛的统计参数与新生的实生苗有显著不同。杜克森林实生苗木的研究表明:在郁闭的林冠下,实生苗种群并非是一个等待释放少量个体的种苗库。Lopez-Mata (1994)研究了杜克森林内 3 个森林样地上的实生苗在同一季节内小尺度上生长和生存的空间变化,解释了乔木层的各种栎树和山核桃树之所以能共存的机制。他发现实生苗在靠近同种个体时丰富度较低,而且实生苗在林冠开阔时也存在这种现象。

Peet 和 Christensen (1980b, 1988a)研究了林冠受到飓风破坏后的实生苗和幼树多样性的变化。最典型的例子是一个 0.1 hm² 的永久样地因 1954 年的 Hazel 飓风而损失了约一半的样地胸径面积,而同一类型同样大小的相邻样地却损失很轻。杜克森林中,由 1954 年的 Hazel 飓风而造成的树木死亡很分

散,部分受风灾较重的森林样地在受灾50年之后大幅度地增加了树种多样性。尽管这两个样地的林分特征在飓风袭击之前十分相似,但是在飓风刮过之后的几年里却有了十分显著的差异。特别令人惊异的是,受灾较严重的那个样地出现了实生苗和幼树旺盛生长与建立的现象。到了1977年,Hazel飓风过后的第23年,受灾较严重的那个样地中的幼树种类与它相邻的控制样地比多了1倍。这一观察结果不仅和假想的竞争松懈理论是一致的,而且也与风干扰对皮德蒙特地区森林树木多样性有较大作用的假说相吻合。

Xi(2005)调查了杜克森林样地林下层实生苗的生存率、更新方式和生长速率,证明了飓风干扰通过增加生境的异质性和资源的可利用程度而维持了局地的树木多样性的假说。受飓风损害的森林下层经历着很明显的种群变化和比较微妙的树木多样性变化。在刮过飓风之后,实生苗和幼树种群的植株密度呈现骤减趋势,随后植株密度又有所反弹和增加。Xi(2005)对1954年Hazel飓风效应的研究分析显示飓风对树木组成和物种多样性的影响是长期的。

飓风产生的大型林窗可导致已经建立了的实生苗和幼树的生长释放。Xi(2005)发现飓风后森林内存在一些快速生长地点。1996年Fran飓风引发了那些已经建立了的、不耐荫的或中等耐荫的实生苗和幼树的生长释放,进而潜在性地增加了未来的林木层的树种多样性。尽管受损的林冠会产生对林下众多的刚长出来的实生苗不利的局地气候,但这种林内小气候以及充足的土壤养分使得那些已经扎了根的、较大的实生苗和幼树在开阔的条件下繁茂地生长(Xi,2005)。

进一步观测杜克森林实生苗和幼树组成的变化有助于检验林冠受到显著的破坏后实生苗和幼树增加多样性的假说,同时,有助于确定这种实生苗和幼树的多样性增加究竟是源于树木实生苗建立水平和第一年生存率的差异,还是由于苗木死亡率的降低,或者由于那些已建立了的实生苗个体增加了生长速率的缘故。

4.2 森林演替规律及组成动态

杜克森林的长期永久样地数据为揭示美国东部温带阔叶林地森林演替规律和树种组成动态奠定了坚实的基础(Glenn-Lewinn *et al.*, 1992)。Peet和Christensen(1980b, 1987, 1988b)使用杜克森林中的永久样地调查了同龄火炬松林生长和死亡的长期趋

势。这一研究工作让更多的生态学者采用目前已经很通用的Bormann和Likens(1979)描述的4个阶段模型来认识森林的发育和演替规律。Peet和Christensen在1987年总结归纳了这4个不同演替阶段的树木死亡规律(图2)。在森林发育演替的第一个阶段,树木的死亡率较低而生长率很高。第二个阶段,树木之间竞争激烈,较小的树木个体死亡率很高,树木整体死亡率持续很高。在这一阶段,树木存活率较低,树木的死亡大致遵循 $-3/2$ 自疏律。在第三个阶段是带有过渡性的演替阶段,林冠树木的死亡导致树木之间竞争减小。第四个阶段是稳态或顶级森林阶段。在这个阶段,由林冠树木死亡产生的林窗过程导致了林内的空间异质性。Peet和Christensen(1988a)以杜克森林样地数据为基础,研究了北卡罗来那皮德蒙特地区森林演替过程中植物多样性变化。他们发现用竞争强度的变化可以解释森林演替过程中植物多样性的变化和种类组成的可预见度。

Peet和Christensen(1987)研究了杜克森林永久样地森林演替过程中森林密度的变化。他们发现部分永久样地内的幼树和小树的密度有十分显著的增加。他们认为这有可能代表了因林分结构的变化而导致的树木种群的变化。在演替的过程中,这些曾经受到干扰的森林产生林窗结构后,森林结构变得更加复杂多样,因而有利于实生苗和幼树的生长。Peet和Christensen(1987)认为另一种可能是,森林下层树木密度的增加是因为同时失去了低强度地面火和动物啃食的结果。这种飓风后森林加快植物种类更新的现象与温带森林中总体上以林窗斑块更新为驱动的植物种类发育和多样性维护的动态格局是一致的。

对大型飓风前后长期连续的样地调查数据的对比性分析表明,在皮德蒙特地区,飓风对森林结构的形成和发展,维持林木多样性起着重要的作用。Xi(2005)发现历史上的大型飓风对树木的多样性和森林的演替有长期的影响。他发现历史上的飓风加快了同龄松林向演替后期以硬木树种占优势的森林类型的进程,同时使硬木林向更多样的种类组成并增加红槭优势度的方向演变。然而,飓风对森林的组成和植物多样性的具体影响随某些因素的变化而有很大变化。这种影响取决于林地的受灾程度、飓风前森林的特性以及观察这些特性变化的尺度。与受飓风破坏的森林地段经历的极其明显的森林结构上的变化相反,由飓风引发的植物种类组成上和多样

性的变化较为平缓。5年后在大多数受到风灾的样地里树木的多样性仅略有增加或因新的喜光植物的移入而基本维持原来的水平。同时,受到干扰的森林样地内也增添了一些外来的入侵树种,如泡桐树(*Paulownia tomentosa*)和臭椿树(*Ailanthus altissima*)。

4.3 林木生长和死亡率研究

Knox 等调查了永久样地演替初期树木的不对称性变化(Knox *et al.*, 1989; Duncan, 1995)。他们发现在林下光照较少的地段,与林木生长的不对称性相应,林分发育的不对称性也较早地增加。随着森林自疏过程的开始,这种不对称性逐渐减弱。根据森林演替模式4个阶段的理论,Knox 等(1989)推

测树木之间的竞争在森林最初建立阶段应该是对称的。然后在森林自疏阶段是不对称的,再后森林演替的过渡阶段这种不对称性减弱,最后在演替的稳态阶段,不对称性加强。他们的大多数预测得到了证明(Peet & Christensen, 1988b)。Peet 和 Christensen (1988a)使用杜克森林的永久样地数据评估了皮德蒙特地区的弃耕地上松树林和硬木林地的树木组成变化的轨迹。Xi (2005)运用杜克森林的永久样地数据研究了大型飓风袭击后受害的树木种群过程和森林恢复的变化轨迹(图5)。这些来源于长期永久样地的森林树木组成变化的基本信息对于搞清森林生态系统的演替过程是很关键的。

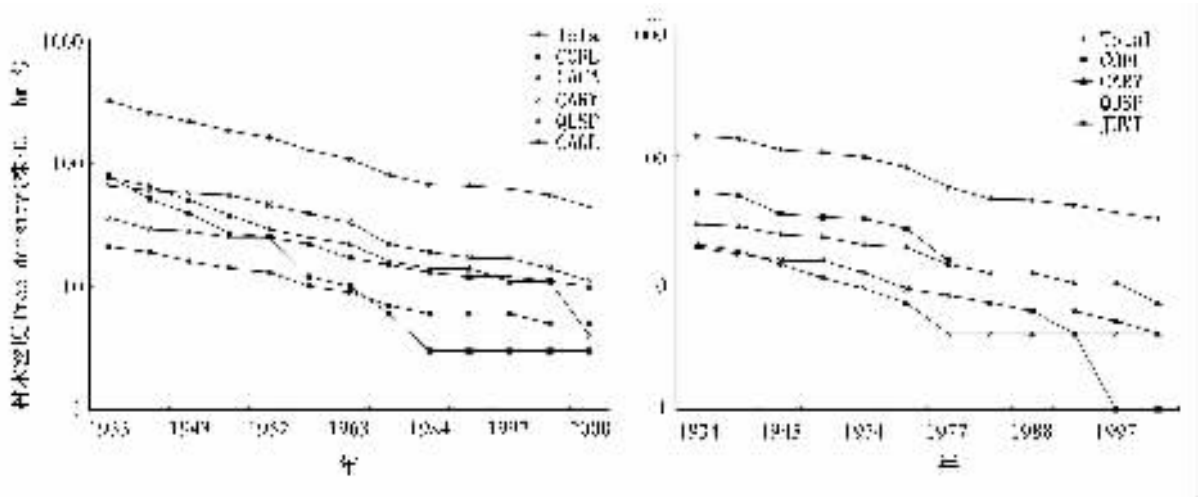


图5 样地树种的消耗曲线显示了两个高低混生异龄硬木林中不同树种的死亡率的差异

Fig. 5 Depletion curves illustrating differences in mortality rates of trees from two upland, mixed-aged, mixed-species stands

CARY: *Carya* spp. CACA: *Carya caroliniae-septentrionalis* CATO: *Carya tomentosa* CAGL: *Carya glabra* COFL: *Cornus florida* JUVI: *Juniperus virginiana* QUSP: *Quercus* spp. 注意在第10号样地(a)的栎树(QUSP)和第36号样地(b)的多花狗木(COFL)在1996年底飓风后树木密度急剧降低 Note that *Quercus* spp. in PSP 10 (a) and *Cornus florida* in PSP 36 (b) greatly decreased in or shortly after Hurricane Fran

4.4 尺度在观察群落格局上的重要性

森林种类组成通常与环境有关。但是研究者往往忽略了在观察树木格局时尺度的独立性和空间范围的作用。Reed 和其它研究人员在杜克森林里使用一个6.55 hm²的永久样地中所有测绘的林木位置、土壤条件和其它环境要素调查了在观察树木格局时尺度的独立性和空间范围的作用(Reed *et al.*, 1993)。Palmer 等还进一步收集分析了一系列不同尺度上的草本数据(Palmer & White, 1994)。样地林木坐标图被用于研究林冠与植物总数和植物种类的相关性。他们的研究发现与植物组成最密切相关的因素是纹理的大小。植物组成的预测性随纹理的减小而增加。

Xi (2005)使用杜克森林永久样地进行了不同

尺度上飓风干扰和森林反应的研究。奚为民的研究表明在调查树木受损格局、致灾因素和风灾效应时,空间尺度和受灾前森林的长期本底资料十分重要。Xi (2005)发现在景观尺度上,树木受损和死亡的可预测性与森林样地所处地点对风的暴露度、地形位置和树木的大小紧密相关。而在样地的尺度上,树木受损和死亡的可预测性由于阵风的多变性以及复杂的树木之间个体的相互作用而比较低。一般来说,树木的死亡和受损程度与灾前的树径大小呈正相关。

4.5 林木空间分布格局的变化

杜克森林的研究人员使用永久样地的数据调查了森林实生苗的空间格局。Ribbens (1995)首次把实生苗出现的格局和林冠树木的分布联系起来。

Wolpert 等使用杜克森林的数据开发了新的检测空间格局的统计工具(Ickstadt & Wolpert, 1997)。Peet 和 Christensen 等的研究表明,小树以及靠近大树的植物个体的死亡率较高(Peet & Christensen, 1987; Knox *et al.*, 1989; Xi, 2005)。研究显示,在森林演替的自疏阶段,实生苗和幼树的死亡率最大,但在森林演替的过渡阶段,实生苗和幼树的死亡率较低(Christensen, 1977; Peet & Christensen, 1987)。他们的研究还发现,随着树木的增大,树木空间格局一般从随机分布连续性向均匀分布发展。

McDonald 等(2002)运用 Ripley 的 $K(d)$ 分析方法研究了杜克森林内一个约 2 hm² 的每木调查永久样地 45 年来栎树和红槭(大于 2.5 cm DBH)空间格局的变化。他们特别调查了这种时间上变化是否与栎树因竞争而被红槭取代的假说相一致。红槭和栎树在空间上都呈现集聚分布,但随着时间的推移变得较为均匀。由 1996 年 Fran 飓风而导致的树木死亡在所有林层上和所有尺度上均呈集聚分布。红槭的新增苗木多出现在林下靠近红槭树的地方,而这种现象在栎树新生苗中很不明显。这项研究支持森林乔木下层缺少栎树更新苗而被红槭取代的假说。这一效应存在于各种尺度范围。他们的研究还表明现存的土壤梯度随时间的变化可产生非常复杂的树木空间格局。

Xi(2005)在研究大型飓风对杜克森林永久样地的影响时,运用 Ripley 的 $K(d)$ 方法分析了存活树木以及因风灾而死亡树木的空间格局变化。1996 年的 Fran 飓风造成了树木死亡和受损的无序性,从而大大地增加了永久样地内的空间异质性。杜克森林林窗的平均面积在飓风袭击前约 400 m², 飓风过后达到 1 100 m²。最大林窗面积是飓风前的 18~34 倍。空间点格局分析表明,飓风在很大程度上造成了死亡树木的集聚性分布。这些分析结果也表明:在样地尺度上,树木格局的变化主要是由于不可预测的阵风与树种对风暴的不同的抵抗性决定的;在飓风袭击下生存下来的上层乔木明显地变成集聚分布。在 8~40 m 的尺度上变得更加集聚。总的来看,松树林样地内林木下层的幼树和小树的空间格局变化不大,而硬木林样地的林下层变得更加集聚。

至今,可以用来研究温带森林演替过渡阶段,以及用来评价树木死亡格局的永久样地数据很少。预计杜克森林中的松树林数据在今后 10 年里可提供森林进一步演替的较完全和十分关键性的信息。本文推测树木死亡率(包括小树)在过渡阶段由于树木

之间的竞争的减小而降低,同时小树的死亡率的空间异质在森林演替的过渡阶段因产生林窗而增加。以上的两个预测是比较现实的,这些推测可能代表了那些有极高起始林木密度(因而同步死亡)的极端情形,进一步验证树木的空间格局是否在森林发育的过渡阶段变得逐渐趋于更加有序,然后在森林发育的过渡阶段的后期变得更加聚集。

4.6 草本植物种类组成长期变化的研究

北美东南部所残存的成熟的阔叶林长期以来被认为是稳定的演替终极阶段。在这一“终极”阶段,局地上的草本种类的变化主要反映了土壤和地形的变化。由于缺乏可靠的实测数据,以往很少有人深入地研究林下层草本植物的长期变化及其稳定性。即使在拥有长期调查数据的生态学研究地点,对草本植物种类长期变化的研究也很少。杜克森林的研究人员这方面做了较深入的研究。Graves(1995)及 Graves 等(1996)使用杜克森林内的种类组成样地研究了树冠结构对草本植被生长发育的影响。Taverna 等(2005)重新观测了杜克森林内一系列分布于各种土壤和生境类型的永久种类组成调查样地,调查了地表层的所有植物在 25 m² 和 1 000 m² 两个空间尺度上的丰富度、种类组成以及丰富度随环境条件的变化。在此基础上分析了北卡罗来纳皮德蒙特地区硬木林地草本植物长达 23 年的变化。

Taverna 等(2005)的研究发现,杜克森林植物种数总量和本地植物种的数量在 23 年里基本上保持不变。但所有样地的植物种类组成均发生了显著的变化,草本植物的丰富度明显降低,而树木实生苗的丰富度显著增加,这种变化与整个样地的变化有一致性。他们发现草本植物的组成随着时间的推移而发生变化,在 25 m² 的尺度上与土壤环境条件显著相关。在具有较高 pH 值、富含阳离子的沙性土壤上,草本种类的减少幅度低于其它土壤类型。林下的植物种类的丰富度在地势较低的地段随着时间的推移而趋于增加。在地势较高、较干燥的地段,植物种类的丰富度的变化与较低、较湿润的地段相反。这项研究发现草本植物多样性和树木实生苗随时间的变化并不支持森林演替终极阶段稳定性假说。这种观测到的草本种类在皮德蒙特地区的不稳定性可能在整个温带森林中是有代表性的。草本植物种类的这种变化可能与 20 世纪早期自然的地表火被人为地控制、广泛存在的放牧、外来植物种的侵入以及白尾鹿种群的增加有关。这项研究显示:用现存植被预测未来植被变化的做法是不可靠的,而长期观察的数

据依然是植被动态研究的基础。

4.7 森林动态模型的建立研究

尽管森林林窗模型(Botkin *et al.*, 1972; Urban *et al.*, 1991; Urban & Shugart, 1992)在北美东部已经得到了广泛的应用,但它还从未被应用在北卡罗来纳州的皮德蒙特高原地区。其中的原因之一是树木实生苗资料欠缺,确定林窗模型的参数难度很大。在皮德蒙特高原和南部阿巴拉契亚地区,树木种类的变化和土壤的化学性质以及矿物学特征密切相连(Peet & Christensen, 1980a, 1980b; Newell & Peet, 1998; Newell *et al.*, 1999)。杜克森林的这些永久样地为在皮德蒙特地区建立林窗模型提供了非常理想的和关键的可用以确定林窗动态模型参数的数据库。杜克森林的研究人员正在使用这些长期样地数据参数化皮德蒙特地区的森林林窗模型。这些模型将特别侧重实生苗动态和树木对土壤阳离子可利用度的反应。所建立的林窗模型对揭示土壤在森林演替中的作用和统计学机理的假说很有帮助。

有关树木的生长率和死亡率如何随植物种类、树木大小、生长地段和竞争环境的变化而变化的信息是开发更好地预测森林组成成分变化森林模型的关键。Peet 和 Christensen(1980b, 1987)研究了树木生长和死亡的变化。他们对杜克森林样地数据的初步分析表明,在异龄林中的硬木树个体的减少速率随时间的推移通常是恒定的,其降低的斜率由植物种类和生长地段决定;与林下的同一树种相比,林冠层的树种通常有较低的斜率。他们研究了主要硬木树种因生长地段条件的差异和树木大小的差别而导致生长率和死亡率的变化。他们还发现,不同树木的死亡率随生长地段、植物种类和树木大小而相对变化较大,但在同一植物种、同一大小和同一地段内,树木的死亡率相对恒定。

4.8 大型非经常性风干扰的影响与恢复机制

DeCoster(1996)扩展了杜克森林的每木永久样地,并开展了对树木死亡风险因子在不同暴风中的一致性的分析。他调查了1988年的一次龙卷风对森林样地的影响。在这次极端风灾事件中,许多林冠树木被风折断,或树木被连根拔起。松树受到了较严重的破坏。他使用 logistic 回归方法确定了导致树木受损的因素。对龙卷风的研究显示,风折是最主要的风害类型。树种和树木的高度显著地影响了树木的死亡率。他还用美国林务局在南卡罗来纳州皮德蒙特地区收集的1989年 Hugo 飓风的数据发现了类似的结果。那次飓风造成了南卡罗来纳州皮

德蒙特地区森林的严重损失(DeCoster, 1996)。

Xi(2005)使用杜克森林的永久样地数据分析了1996年 Fran 飓风造成的森林结构和组成成分的变化,并评价了导致树木死亡的风险因素。这一研究首次用样地内个体树木生长和竞争来评估树木死亡因素。初步的调查分析结果表明,飓风袭击使阔叶树(如栎树)比松树遭受了更大的损害。他发现 Fran 飓风的强劲风力和极多的降水造成了杜克森林及其周边地区很强的异质性格局。杜克森林永久样地内受损严重程度变化很大,树木死亡率和样地胸径面积的损失变化很大。这种飓风灾害的复杂性是气象、地形和生物因素综合作用的结果。风速无疑是决定灾害严重度的最重要的因素。降水也是影响灾害严重度和树木受灾类型的关键性因素。在1996年 Fran 飓风袭击杜克森林时,由于土壤已被飓风之前的雨水过度饱和,因而树木拔根是上层乔木受损的主要类型。林内重灾区大多集中在较极端的地形部位,特别是沿着溪流的两侧土壤最为湿润的地带。除受风速和降水影响外,树木的受灾程度与其生境的暴露度、地形位置、树木大小和树种的抗风性有密切的关系(Xi *et al.*, 2002; Xi, 2005)。

在北卡罗来那皮特蒙特地区,那些看上去成熟的混龄落叶林的种类组成也在变化之中。比如,红槭和美国山毛榉树的重要性在过去20年里大大增加,其增幅超过了任何人的预料(Peroni, 1994)。但是栎树和山胡桃树的数量比起一般生态学文献所预测的要少。尽管各种栎树(约15种)和山核桃树(约5种)目前在皮德蒙特地区森林的乔木层(包括部分的杜克森林永久样地中)仍占有优势,但这些树种的苗木和幼木却相对较少。这种现象在美国东部大部分地区很常见。Peet 教授的统计调查显示,尽管部分栎树和山核桃树的实生苗和幼树确实生长发育并能最终进入林冠层,但是在过去的70年里,它们的总优势度在持续地衰退。与此同时,红槭和美国山毛榉树的丰富度在连续增加。有的学者认为,这是因为红槭和美国山毛榉树适应了17世纪就被控制了低强度的地表火烧干扰(Abrams, 1992)。有的学者则认为这是由于比较不耐荫的植物种类在受到严重的林冠干扰(比如飓风和龙卷风)后加快了生长(Glitzenstein *et al.*, 1986)。对杜克森林永久样地的继续观测,对搞清栎树和山核桃树在受到飓风的损害后是否会重新恢复其在林冠层的优势,还是林冠栎树的消除将加速了目前尚在苗木层和幼树层占优势的较不耐荫的红槭和山毛榉树,取代现有的占

优势的栎树和山核桃树等问题有重大意义。

4.9 杜克森林数据在其它方面的应用以及目前正在开展的研究领域

除了以上介绍的主要研究结果外,杜克森林的研究人员在1980年前后还开展过森林生物量和生产量的研究。Peet和Council(1981)使用杜克森林永久样地的数据,采用维度分析方法计算了杜克森林树木生物量的回归公式,并确定了森林发育过程中生物量和生产量的变化规律。在他们工作之前,绝大多数关于森林发育过程中生物量和生产量变化的研究使用一次性测量的数据。该研究发现杜克森林的净生产量相当稳定,这有可能反映了稳定的资源补给率,而生物量则随森林的演替稳定增加。尽管在1954年的Hazel飓风之后,森林的生物量减少,但其地表生产量变化不大。这表明那些古老土壤的养分供给率是稳定的。在许多树木死亡的情形下,可被利用的养分被残存的树木充分吸收。目前,杜克森林的研究人员正在利用杜克森林永久样地的数据,研究1996年Fran飓风后森林恢复过程中生物量和生产量的变化。

Christensen和Peet(1984)研究了植物种类组成的可预测性。他们使用杜克森林永久样地证明了森林的植物组成成分(主要是草本种类组分)的分布是可预测的。植物种类在森林演替的自疏阶段,影响森林变化的变量明显增加;在过渡阶段骤减,然后在成熟的混龄林阶段再次增加(但是没有达到最高点)。他们把这种格局归因于竞争强度的变化,植物种类分布的预测性与来自林冠树木的竞争强度有关。在飓风干扰后的头几年里,植物种类分布的预测性会较大幅度地降低。Xi(2005)进一步证明了植物种类的分布在遭受飓风灾害后的头几年里会变得较难预测,而植物种类的分布在林冠未受干扰的森林内保持相对稳定的假说。他对杜克森林永久样地的分析发现历史上的飓风显然降低了森林种类组成变化的可预测性,并且加快了较喜光照的红槭取代现存的演替后期的栎树和山核桃树的趋势。大型飓风干扰显然对树木更新,提高树种的多样性有重要作用。研究飓风干扰的发生对阐明美国东部异龄混生硬木林的动态和非均衡特性很有帮助(Xi, 2005)。

生态学家需要知道从一个研究点上获得的结果是否在特定的区域内的不同地点具有普遍性。杜克森林的研究人员目前正在利用美国自然科学基金的资助开展不同研究地区永久样地的比较研究。目前

森林生态研究在少量研究地点获得了一定数量的研究成果,但是对于结果普遍性的认识还处于初级阶段。如果想确定在更广泛的地理区域某一研究结果的普遍性,一定要开展多研究地点的比较研究。广布于杜克森林内的多样的永久样地为实现这一目标提供了极好的研究基础。杜克森林的研究人员已经开展了多个研究地点的数目死亡格局的初步研究,并正在努力扩大这种合作(Peet *et al.*, 1991, Lauenroth *et al.*, 1993)。他们下一步将比较同一区域不同研究地点总体上的和每个植物种类的生长和死亡规律,并正在与其他学者合作在整个美国东部森林区及中国东部森林区开展比较森林生态学研究。

5 杜克森林永久样地监测规范和数据管理方法与其它森林监测网络的比较

5.1 与美国东北部哈佛森林永久样地研究的对比

杜克森林长期定位研究的历史与美国东北部的哈佛森林(Harvard Forest, 42.5° N, 72° W)有一定的可比性,它们同属于美国东部温带地区历史十分悠久但相对独立的小范围森林动态监测和研究地点。哈佛森林建于1907年,隶属于哈佛大学。哈佛森林自建林以来,一直将基于永久样地的长期定位研究项目作为它(早期)综合的森林生态学和(近代)整体森林生态系统研究的重要组成部分(Foster & Aber, 2004; Barker & Foster, 2006)。哈佛森林是美国长期生态研究网络(The Long Term Ecological Research Network, LTER)建立的26个的野外研究观测站之一。

哈佛森林尽管其正式建林的历史早于本文主要介绍的杜克森林,但在其林内建立永久样地的时间稍晚于杜克森林。他们在建林的早期主要进行了森林林型的普查。哈佛森林的研究者在1937年首次建立了269个、面积为506 m²的永久森林样地,调查了这些样地内树木的种类和大小,林木更新和林下地被层的植物。1940年,他们又在哈佛森林内建立了14个面积介于0.025~0.1 hm²的永久样地,用以研究1938年的强飓风对哈佛森林的影响以及该森林在风灾后的自然恢复过程。哈佛森林内首次建立每木定位永久样地是在1969年。哈佛森林的研究者共建立了32个30.5 m×30.5 m的每木定位永久样地,调查记录样地中每株树木的种类、位置、大小、林冠级和林木死亡后的条件等,用以研究森林的动态变化。

哈佛森林的研究人员还建立了一批用于对比性

试验的永久样地,研究森林种群的变化和林下植被的更新等(Cooper-Ellis *et al.*, 1999; Motzkin *et al.*, 1996)。哈佛森林的这些永久样地大多数建于 20 世纪 90 年代。总的来看,杜克森林和哈佛森林早期在样地调查的研究方向基本接近,但在后期研究内容上则各具特色。在样地数据的后期管理和数据共享方面,两个森林均做了一定的努力,它们有专人负责数据的输入校正和数据的存档管理。目前,哈佛森林的部分数据已可通过互联网下载获得。杜克森林的数据也可通过与研究项目的主持人联系获得。特别值得一提的是,杜克森林最大的一个大型森林样地(即 Oosting 样地, 6.5 hm²)的调查数据已经以数据论文形式在 *Ecology* 上正式发表(Palmer *et al.*, 2007)。

5.2 与 CTFS 热带大型永久样地监测网络的对比

杜克森林的长期定位研究样地与 CTFS(The Center for Tropical Forest Science)在热带跨地域建立的一系列共 18 个超大型永久样地相比,同属于每木森林样地类型。但两者之间样地面积相差很大。CTFS 大型网络标准样地的面积为 50 hm²,而杜克森林中每木森林样地的面积相对较小,大多为 1~2 hm²。杜克森林最大的每木森林样地(Oosting 样地)的面积有 6.5 hm²。这两个永久森林样地监测网在样地面积上的差异,一方面反映了生态学家们对热带森林和温带森林性质组成差异的认识,同时也反映了热带和温带森林生态学研究历史发展和研究侧重点的不同。CTFS 大型网络样地和杜克森林中的那些面积较大的每木森林样地建立的时间相当。第一个 CTFS 大型样地(Barro Colorado Island 样地, BCI)建于 1980 年,首次样地调查在 1981~1983 年完成(Condit, 1998)。杜克森林中的较大每木森林样地最早建于 1950 年,大多数则建于 1978 年、1984~1986 年。

这两个永久森林样地监测网调查的项目比较接近,都侧重与记录反映森林种群变化和植被动态的基本数据。CTFS 大型网络样地没有专项的苗木调查,而杜克森林中林下的长期实生苗和幼树样地,则为揭示温带森林种群动态过程和森林的发育和演替提供了十分珍贵的野外调查数据。按照调查规范,所有 CTFS 大型网络样地均调查样地的土壤特性;在杜克森林里,只有永久样地部分调查了土壤特性。同样按照调查规范,所有 CTFS 大型网络样地都要制作植物种类的分布图,而杜克森林永久样地的研究是结合具体的研究内容进行植物空间格局变化的

分析(McDonald *et al.*, 2003; Xi, 2005)。

这两个森林样地调查网络均十分重视野外数据的管理、应用和数据库的建立。它们都有专人负责数据的输入校正和归档管理,并且都建有各自的植物种类数据库。CTFS 大型网络样地首先将野外调查表上的数据按基本格式输入计算机,再重新转化为便于分析的格式。整个建库过程采用 FoxPro 数据库软件进行。杜克森林的样地数据则用 ASCII 格式保存。

5.3 与 TEAM 大型热带型样地监测网络的对比

杜克森林的长期定位研究与 TEAM(Tropical Ecology and Assessment Monitoring Network)大型样地监测网络相比,样地建立的目的有所不同,因而在观测的内容和规范上有较大的差别。TEAM 大型样地网络是应用生物多样性科学中心(The Center for Applied Biodiversity Science)于 2002 年在 12 个热带高生物多样性地区建立的森林生物多样性调查监测网络,其主要任务是通过建立一系列的野外观测站监测生物多样性的长期动态,为生物多样性的保护提供早期预警。相对于杜克长期森林样地和 CTFS 大型样地网络样地监测网络,TEAM 的总体调查项目更为综合,不仅包括植被调查,还包括气象、鸟类、蝴蝶、蚂蚁和灵长类动物的野外调查,它的大型样地监测网络的野外样地调查方法更加规范化。从可比性较强的植被调查的项目来看,TEAM 大型样地监测网络除了调查森林植被结构组成、树木生长和动态、地上生物量外,还同时采集树木物候和地表凋落物的信息。TEAM 大型样地网络的标准的核心样地为 1 hm²,核心样地分成 25 个 20 m × 20 m 的分样地。核心植被样地的调查每年进行。样地调查的最小树径为 10 cm。而杜克森林样地类型的面积一般大于 TEAM 样地网络的核心样地面积。样地调查的最小树径为 1 cm。

这两个森林均有专人负责数据的输入校正和管理。都有一套比较标准化的野外调查和数据管理规范。TEAM 大型热带型样地监测网络积极致力于野外调查数据的标准化和共享,它已在 2007 年 4 月颁布了数据管理规范以便其长期森林样地监测网络内研究人员参照执行。TEAM 网络的数据包括了监测的数据、采集的标本、实验分析的结果以及从这些原始数据进一步加工获得的数据。此外,在收集原始数据的同时,有关这些数据的元数据(Metadata)也加以收集和整理。TEAM 大型热带型样地监测网络的输入程序还带有数据字典以加快数据输入的速度和

准确性。所有的数据在按规范格式输入后上载至 TEAM 数据库服务器上。大部分 TEAM 数据在正式注册并与项目签订数据共享协定后即可获得。数据的使用者应遵守协议上的各项规定。

6 杜克森林长期定位研究对相关研究的启示

6.1 早期研究者的远见卓识和严谨的工作精神

杜克森林长期定位研究之所以能取得今天的成功,是和早期研究者的远见卓识和严谨的工作精神分不开的。虽然早期的永久森林样地的面积不大,但样地都做了极其详尽的调查和记录。每一个样地均有正规和详尽的样地建立报告,包括建立样地的人员、样地建立的时间、目的、位置、林型、布局、面积、种类、调查项目、编号以及与其它样地的相对位置的样地地图等。这些严谨的调查工作和详细的样地的文字性描述和图件档案,为后续的调查奠定了良好的基础。此外,在每一次重新观测之后,调查人员均要为每一个永久样地撰写单项总结或综合性的研究报告。在 20 世纪 30 年代创建这些样地的森林学家们可能无法预料它们建立的森林样地对目前我们研究竞争的不均衡性,森林演替由同龄林到杂龄林过渡阶段的过程、 $-3/2$ 稀疏律的检验和对雨水中增加氮的成风对树木生长的重要作用。

6.2 多渠道争取各类研究经费的支持

维持杜克森林永久样地的重复调查和观测需要大量的经费、人力和物力的支持。早期的杜克森林长期定位研究项目是由杜克大学的经费和杜克森林自身的生产经营收入资助进行。20 世纪 70 年代中后期以来,在 Christensen 教授和 Peet 教授的共同努力下,杜克森林长期定位研究得到了 4 个美国自然科学基金连续 20 余年的支持。特别是得到了两项美国国家自然科学基金中环境生物学期长期研究计划(LTREB)专项基金长达 10 年的经费支持。美国自然科学基金的环境生物学期长期研究计划基金建立于 1982 年,专门支持需要长期收集野外数据的研究项目并提供连续 5 年的调查经费。这些研究经费为杜克森林长期定位样地的维持、原有的较小的样地的扩展以及新的大型森林样地的建立起到了至关重要的作用。

6.3 数据的共享和多方位的合作

杜克森林长期定位研究之所以取得较多科研成果,是与其良好的数据共享机制和多方位的科研合作分不开的。如前所述,杜克森林办公室向需要杜

克森林研究资料的学者无偿提供详细的文字、数据、地图、航空照片和遥感资料。杜克森林永久样地的各种调查数据也可提供给外部的研究人员进行合作研究和比较研究。因此,不少其它研究项目应用了杜克永久样地的长期调查资料。比如,Kasischke 等(1994)将杜克森林永久样地的数据与美国宇航局的遥感数据相结合调查了森林林冠的结构。作为种群杂合性随森林演替阶段和竞争强度的变化的一部分,Baker-Brosch(1996)与 Baker-Brosch 和 Peet(1997)确定了一系列共 13 个具有不同起始密度的森林样地中所有火炬松树的基因类型。此外,杜克森林的长期定位研究项目在附近的北卡罗来纳植物园(隶属于北卡罗来那大学)和 Hill Forest 实验林(隶属于北卡罗来纳州州立大学)建有同类的永久森林样地、苗木和幼树样带。这些与其它学校和研究机构的合作拓宽了杜克森林科研经费来源和数据资料的应用领域,同时也提高了杜克森林在世界上的知名度。

6.4 良好的森林学、生态学和环境学人才培养环境

几十年来,杜克森林长期定位研究是一个既出研究成果又出人才的良好典范。美国现代著名的生态学家 Bormann FH 教授 50 年代初在杜克森林内建立了一个较大型的森林永久样地(Bormann 样地,图 4)。他对该样地进行研究所撰写的硕士学位论文后来发表在 *Ecology* 杂志上(Bormann, 1953a)。自 20 世纪 70 年代后期以来,以杜克森林长期定位数据为基础的研究工作,先后共发表了几十篇论文和会议报告;完成了博士研究论文近 10 部;硕士学位论文近 10 部;本科研究论文多篇;部分学生的研究论文发表在 *Ecology*、英国的 *Journal of Ecology* 和国际植被协会会刊 *Journal of Vegetation Science* 等较有影响的学术刊物上。杜克森林永久样地研究项目资料收集和资料管理需有大量的人力资源。多年来,杜克森林长期定位研究为研究生提供了获得广博的生态学研究训练和进一步发展研究思想的机会,也为本科生创造了参与科学研究和获取实际经验的良好机会。杜克森林长期定位研究项目聘用了几十个本科生夏季野外研究助理。多个研究生和本科生被聘为项目管理员、协调员和数据管理员。该长期定位研究项目还资助了多个博士后的研究工作。北卡罗来那大学和杜克大学的研究生们在完成杜克森林永久样地调查和研究上起到了生力军的作用。

7 结 论

在美国屈指可数的几个超过 70 年的长期定位

研究地点中 杜克森林长期森林动态和植物多样性的研究是一个有特色的成功典范。杜克森林内收集的长达 76 年的定位观测资料为研究美国东部植物群落演替、森林种群动态,以及森林生态系统过程和格局与自然和人为的干扰的相互作用提供了极为有用和珍贵的生态学信息。杜克森林永久样地资料的分析揭示了森林演替和更新格局和机制的很多新见解。杜克森林长期的调查和研究积累下的科学数据具有无可替代的历史和生态价值。当然,不可避免地旧的问题被解决后,许多新的问题又随之而来。随着对森林的多样性、森林服务和林副产品要求的日益增加,杜克森林的长期生态学数据的积累和研究工作对于揭示人类和环境的复杂相互作用就显得更加重要。

森林生态系统的性质和动态取决于树木的长期生长过程和它所受到的自然干扰。预测森林随时间的变化,及其对全球气候变化、外来入侵生物、风灾和火灾,以及对森林的有效管理都需有长期的监测研究。毫无疑问,长期定位森林生态研究对生态学野外数据的积累和基础理论的发展具有极其重要的意义。长期积累的森林动态数据,特别是长期大型的每木森林样地的数据,至今仍很稀少,但它们是回答许多生态学问题的基础。综上所述,本文所综述的美国东部杜克森林开展长期定位研究的经验和某些教训对其它地区规划和开展较大规模的长期定位研究有一定的借鉴价值和参考作用,对加快森林动态生态学理论和应用的发展步伐、促进整个生态学科的健康发展有重要的深远意义。

参 考 文 献

- Abrams MD (1992) Fire and development of oak forests. *Bio-Science*, 42, 46 – 353.
- Baker-Brosh KF (1996). *The Genetic Consequences of Self-thinning in Two Populations of Loblolly Pine, Pinus taeda L.* PhD Dissertation, University of North Carolina at Chapel Hill, Chapel Hill, North Carolina, USA.
- Baker-Brosh KF, Peet RK (1997). The ecological significance of lobed and toothed leaves in temperate forest trees. *Ecology*, 78, 1250 – 1255.
- Barker AA, Foster DR (2006). Sustaining long-term research through changing times at the Harvard Forest. In: Irland LC, Camp AE, Brissette JC, Donohew ZR eds. *Long-term Silvicultural & Ecological Studies - Results for Science and Management*. Yale University, New Haven, USA, 41 – 52.
- Billings WD (1938). The structure and development of old field shortleaf pine stands and certain associated physical properties of the soil. *Ecological Monographs*, 8, 437 – 499.
- Bormann FH (1953a). The statistical efficiency of sample plot size and shape in Forest Ecology. *Ecology*, 34, 474 – 487.
- Bormann FH (1953b). Factors determining the role of loblolly pine and sweetgum in early old-field succession in the Piedmont of North Carolina. *Ecological Monographs*, 23, 339 – 358.
- Bormann FH, Likens GE (1979). *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Botkin DB, Janak JF, Wallis JR (1972). Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *Journal of Ecology*, 60, 849 – 873.
- Cooper-Ellis S, Foster DR, Carlton G, Lezberg A (1999). Forest response to catastrophic wind: results from an experimental hurricane. *Ecology*, 80, 2683 – 2696.
- Christensen NL (1977). Changes in structure, pattern and diversity associated with climax forest maturation in Piedmont, North Carolina. *American Midland Naturalist*, 97, 176 – 188.
- Christensen NL, Peet RK (1981). Secondary forest succession on the North Carolina Piedmont. In: West DC, Shugart HH, Botkin DB eds. *Forest Succession: Concepts and Application*. Springer-Verlag, New York, 230 – 245.
- Christensen NL, Peet RK (1984). Convergence during secondary forest succession. *Journal of Ecology*, 72, 25 – 36.
- Condit R (1998). *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- DeCoster JK (1996). *Impacts of Tornadoes and Hurricanes on the Community Structure and Dynamics of North and South Carolina Forests*. PhD dissertation, university of North Carolina at Chapel Hill, Chapel Hill, North Carolina USA.
- Duncan RP (1995). A correction for including competitive asymmetry in measures of local interference in plant populations. *Oecologia*, 103, 393 – 396.
- Foster DR, Aber JD (2004). *Forests in Time: The Environmental Consequences of 1000 Years of Change in New England*. Yale University Press, New Haven, USA.
- Glenn-Lewinn DC, Peet RK, Veblen TT (1992). *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman and Hall, London, UK.
- Glitzenstein JF, Harcombe PA, Streg DR (1986). Disturbance, succession, and maintenance of species diversity in an east Texas forest. *Ecological Monographs*, 56, 243 – 258.
- Graves JH (1995). *Resource Availability and the Importance of Herbs in Forest Dynamics*. PhD Dissertation, University of North Carolina at Chapel Hill, Chapel Hill, North Carolina, USA.
- Graves JH, Peet RK, White PS (1996). Resource availability and

- the trade-off in abundance of herbs and woody plants in temperate deciduous forests. *Journal of Vegetation Science*, 17, 217 – 226.
- Ickstadt K, Wolpert RL (1997). Multiresolution assessment of forest inhomogeneity. Case Studies in Bayesian Statistics. *Lecture Notes in Statistics*, 3, Springer, Berlin, Germany, 371 – 386.
- Kasischke ES, Christensen NL, Haney EM (1994). Modeling of geometric properties of loblolly pine tree and stand characteristics for use in radar backscatter studies. *Geoscience and Remote Sensing, IEEE Transactions*, 32, 800 – 822.
- Keever C (1950). Causes of succession on old fields of the Piedmont, North Carolina. *Ecological Monographs*, 20, 229 – 250.
- Knox RG, Peet RK, Christensen NL (1989). Population dynamics in loblolly pine stands: changes in skewness and size inequality. *Ecology*, 70, 1153 – 1166.
- Korstian CF, Maughan W (1935). The Duke Forest: a demonstration and research laboratory. Duke University. *Forestry Bulletin*, 1, 74.
- Kuebler C (2006). Tropical Ecology, Assessment, and Monitoring (TEAM) Initiative Vegetation Monitoring Protocol Version 1.3. <http://www.teamnetwork.org/portal/server.pt/gateway/PTARCS-0-124600-95403-0-0-18/TEAMVegetation-PT-EN-1.3.pdf>. Cited 22 March 2007
- Lauenroth WK, Urban DL, Coffin DP, Parton WJ, Shugart HH, Kirchner TB, Smith TM (1993). Modeling vegetation structure-ecosystem process interactions across sites and biomes. *Ecological Modelling*, 67, 49 – 80.
- Lopez-Mata L (1994). *Coexistence of Quercus and Carya in Natural Upland Hardwood Forests of the North Carolina Piedmont*. PhD Dissertation, University of North Carolina at Chapel Hill, Chapel Hill, North Carolina, USA.
- McDonald RI, Peet RK, Urban DL (2002). Environmental correlates of oak decline and red maple increase in the North Carolina piedmont. *Castanea*, 67, 84 – 95.
- McDonald RI, Peet RK, Urban DL (2003). Spatial pattern of *Quercus* regeneration limitation and *Acer rubrum* invasion in a piedmont forest. *Journal of Vegetation Science*, 14, 441 – 450.
- Motzkin G, Foster DR, Allen A, Harrod J, Boone RD (1996). Controlling site to evaluate history: vegetation patterns of a New England sand plain. *Ecological Monographs*, 66, 345 – 365.
- Newell CL, Peet RK (1998). Vegetation of Linville Gorge Wilderness, North Carolina. *Castanea*, 63, 275 – 322.
- Newell CL, Peet RK, Ulrey CJ, Wentworth TR, Patterson KD, McLeod DE (1999). Geographic variation in forest distribution across five landscapes in the Southern Appalachian Mountains of North and South Carolina. In: Eckerlin RP ed. *Proceedings of the Appalachian Biogeography Symposium*. Virginia Museum of Natural History Special Publication, Martinsville, VA, 19 – 34.
- Palmer MW (1990). Vascular flora of the Duke Forest, North Carolina. *Castanea*, 55, 229 – 224.
- Palmer MW, White PS (1994). Scale dependence and the species-area relationship. *American Naturalist*, 144, 717 – 740.
- Palmer MW, Peet RK, Reed RA, Xi WM, White PS (2007). A multiscale study of vascular plants in a North Carolina Piedmont forest. *Ecology*, 88, 2674.
- Peet RK (1981). Changes in biomass and production during secondary forest succession. In: West DC, Shugart HH, Botkin DB eds. *Forest Succession: Concepts and Applications*. Springer-Verlag, New York, USA, 324 – 338.
- Peet RK (1992). Community structure and ecosystem properties. In: Glenn-Lewin DC, Peet RK, Veblen TT eds. *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman and Hall, London, UK, 102 – 151.
- Peet RK, Christensen NL (1980a). Hardwood forest vegetation of the North Carolina Piedmont. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 69, 14 – 39.
- Peet RK, Christensen NL (1980b). Succession: a population process. *Vegetatio*, 43, 131 – 140.
- Peet RK, Christensen NL (1987). Competition and tree death. *BioScience*, 37, 586 – 595.
- Peet RK, Christensen NL (1988a). Changes in species diversity during secondary forest succession on the North Carolina Piedmont. In: During HJ, Werger MJA, Willems J eds. *Diversity and Pattern in Plant Communities*. SPB Publishers, The Hague, 233 – 245.
- Peet RK, Christensen NL (1988b). Changes in symmetry of competition during development of even-aged *Pinus taeda* stands. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 69, 257 – 258.
- Peet RK, Council OP (1981). *Rates of Biomass Accumulation in North Carolina Piedmont Forests*. North Carolina Energy Institute, Research Triangle Park, NC, USA.
- Peet RK, Harcombe PA, Parker GR (1991). Rates and patterns of mortality in eastern deciduous forests: a comparative study. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 72, 217.
- Peroni PA (1994). Invasion of red maple (*Acer rubrum* L.) during old field succession in the North Carolina Piedmont: age structure of red maple in young pine stands. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 121, 357 – 359.
- Philippi TE, Peet RK (1994). A model of optimal life-histories for tree seedlings: allocation to growth vs. belowground reserves. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 75(Suppl.), 180.
- Philippi TE, Peet RK, Christensen NL (1992). Survivorship and growth of *Acer rubrum* seedlings in stands representing different

- successional stages from old-field *Pinus taeda* to mature mixed hardwoods. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 73 (Suppl.), 304 – 305.
- Philippi TE, Peet RK, Christensen NL (1993). Tree seedling demography in old-field *Pinus taeda* and mature mixed hardwood stands in a Piedmont forest. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 74(Suppl.), 393.
- Reed RA, Peet RK, Palmer MW, White PS (1993). Scale dependence of vegetation-environment correlations in a Piedmont woodland, North Carolina, USA. *Journal of Vegetation Science*, 4, 329 – 340.
- Ribbens E (1995). *Seedling Recruitment in Forests*. PhD Dissertation, University of Connecticut, Storrs, Connecticut, USA. SAS Institute Inc. <http://www.sas.com/>. Cited 22 March 2007
- Taverna K, Peet RK, Phillips L (2005). Long-term change in ground-layer vegetation of deciduous forests of the North Carolina Piedmont, USA. *Journal of Ecology*, 93, 202 – 213.
- Urban DL, Bonan GB, Smith TM, Shugart HH (1991). Spatial applications of gap models. *Forest Ecology and Management*, 42, 95 – 110.
- Urban DL, Shugart HH (1992). Individual-based models of forest succession. In: Glenn-Lewin DC, Peet RK, Veblen TT eds. *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman and Hall, London, 249 – 292.
- Xi WM, Peet RK, Urban DL (2002). Immediate impacts of Hurricane Fran on the structure of a North Carolina Piedmont forest. *Southeastern Biology*, 49, 162.
- Xi WM (2005). *Forest Response to Natural Disturbance: Changes in Structure and Diversity on a North Carolina Piedmont Forest in Response to Catastrophic Wind Events*. PhD Dissertation, The University of North Carolina at Chapel Hill, Chapel Hill, North Carolina, USA.

责任编委：马克平 责任编辑：姜联合