

鼎湖山植被演替过程中椎栗 和荷木种群的动态*

彭少麟 方 炜

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘 要 森林群落的演替过程,是以各优势种群的动态为其表现特征的。本研究系统地研究了鼎湖山森林植被演替过程各优势种群的动态。本文研究演替顶极建群种椎栗和荷木等阳生性种群的动态。结果表明其生态位宽度在演替过程中由入侵针叶林起逐渐开始增大,至阳生性为优势常绿阔叶树阶段时为最大,此后渐渐下降,但不会下降为零。在其演变过程中,这些阳生性的种群格局由集群分布演变为趋于随机分布;其与早期先锋种马尾松树种的生态位宽度重叠值和种间联结值由高向低转变,而与中生性树种却有较高的生态位重叠值和种间联结值,但这两方面的值在后期有减弱的趋向。这些结果一方面说明该种群的先锋特性,另一方面也说明由于成熟群落的循环更新使群落结构出现不均匀与镶嵌,使这些阳生性先锋种群在演替的后期仍以一定数量存在。

关键词 鼎湖山;植被演替;种群;椎栗;荷木;

在植被动态学研究中,演替是其中的中心问题(Knapp, 1984; West *et al.*, 1981),而种群动态则是揭示演替过程的关键(Solomon *et al.*, 1976)。鼎湖山森林群落的演替,依据一定的客观规律向最优化的气候顶极群落演变。其演变的群落学过程和机理已得到较为系统的描述(王伯荪等, 1985; 1987; 彭少麟, 1985; 1993)。进一步的分析可以发现,群落的演变过程中,在各个阶段的表现特征是由群落的优势种群的数量增长和消亡来表达的。为深化对鼎湖山森林群落演替机理的理解,本项工作对鼎湖山森林演替过程各优势种群的动态进行了深入的研究,并报道了群落演替的早期先锋种马尾松(*Pinus massoniana*)种群的动态特征¹⁾。本文继续报道演替先锋种群椎栗(*Castanopsis chinensis*)和荷木(*Schima superba*)等阳生性种群的动态特征。

1 实验地概况与群落的演替模式

1.1 实验地概况

鼎湖山是联合国教科文组织人与生物圈(MAB)的世界自然保护区和定位研究站。位于广东省的中部,约112°35'E和23°08'N。海拔最高峰为1000.3m。岩石是泥盆纪形成的沙页岩。年平均温度为21.4℃,最冷月1月的平均温度是12.0℃。年平均降雨为1927.3mm,有明显的雨季,5—9月降雨量约为全年的69%。森林土壤为砖红壤土,pH

本文于1994年1月收到,1994年6月收到修改稿。

* 本项研究先后得到国家重大、重点和面上基金项目的资助

1) 彭少麟、方炜,1994: 鼎湖山植被演替过程优势种群动态研究, I. 马尾松种群。全国首届种群生态学研讨会论文集,东北林大出版社(将出版)。

4.5—5.0,腐殖质丰富。基本气候条件如图 1 所示。保护区内存在有较大面积的自然林,其中季风常绿阔叶林几乎占据整个自然林(王铸豪等,1982),该群落类型是南亚热带的典型代表性植被类型(中国植被编委会,1980),也是接近气候顶极的群落类型。保护区中同时存在着多种植被类型,尤其存在着演替过程各个演替阶段的代表性群落,是研究演替的理想实验地。

23°10' 112°35' 150m 1927.3 mm 21.6°C (36.8°C, -2°C)

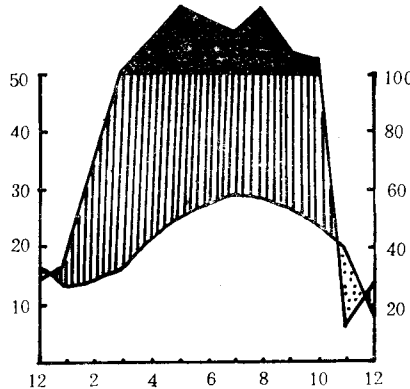


图 1 鼎湖山气候图
Fig.1 Climate of Dinghushan

1.2 鼎湖山森林群落的演替过程

在自然条件下,鼎湖山森林群落的演替的主要途径遵循确定的规律。马尾松或其它松属在荒地具有高的生活力并生长很快,但成林后结构简单,盖幕作用小,透光率大,高温低湿,日夜温差较大。但其生长为阳生性树种,诸如椎栗、荷木等提供较好的环境,这些阳生性树种入侵马尾松林并生长良好,林内盖幕作用和阴蔽条件增加。结果,马尾松种群不能自然更新而消亡,但中生性树种,诸如厚壳桂和黄果厚壳桂等却有了合适的生境而发展起来,群落更为复杂,阴蔽度进一步增大,这使椎栗和荷木这类阳生性树种也渐渐消亡,群落趋于以中生性树种为优势的接近气候顶极的顶极群落。这就是这个区域中的群落演替机理,从以下过程可以看出,群落演替的各个阶段的变化是以各优势种群的增长和消亡表现出来的。本文在不同的时空跨度上,详细研究演替先锋树种椎栗和荷木等阳生性种群在演替过程中的种群动态特征。

	第一阶段	第二阶段	第三阶段	第四阶段	第五阶段	第六阶段
演替阶段	针叶林	以针叶树种为主的针阔叶混交林	以阳性阔叶树种为主的针阔叶混交林	以阳生植物为主的常绿阔叶林	以中生植物为主的常绿阔叶林	中生群落 (顶极)
代表性群落	马尾松群落	马尾松 + 椎栗 + 荷木群落	椎栗 + 荷木 + 马尾松群落	藜蒴群落	黄果厚壳桂 + 椎栗 + 厚壳桂 - 荷木群落	黄果厚壳桂 + 厚壳桂群落

2 研究方法

2.1 研究的时空跨度

本研究在鼎湖山森林群落演替过程不同阶段的四个代表性群落类型中进行。

- (1) 马尾松群落(群落 1)
- (2) 马尾松 + 椎栗 + 荷木群落(群落 2)
- (3) 藜蒴群落(群落 3)
- (4) 黄果厚壳桂 + 椎栗 + 厚壳桂 + 荷木群落(群落 4)

对这四个群落, 分别分析 1955、1980 和 1990 年的调查数据, 测定它们在时间系列上的动态。其中 1955 年的调查分 4 个代表性群落类型进行, 但未建立永久样地; 1980 和 1990 年的调查在以 1955 年的调查(王伯荪等, 1987)为基础而建立的永久样地中进行。

已有的研究结果表明(王伯荪等, 1985; 1987; 彭少麟, 1985; 1993), 这 4 个群落正处于前述的不同演替阶段, 其群落 1 正处于演替的阶段 1 (1955 年) 和阶段 2 (1992 年), 群落 2 正处于演替的阶段 2 (1955 年) 和阶段 3 (1992 年), 群落 3 正处于演替的阶段 4 的早期(1955 年) 和阶段 4 的晚期(1992 年), 群落 4 正处于演替的阶段 5 (1955 年) 和阶段 6 (1992 年), 它们形成了空间演替系列。

每次在各个群落上的取样均采用 12 个 10m × 10m 的样地上进行。

2.2 生态位宽度的测定(Chapman, 1980; Cox, 1979; 余世孝, 1985)

2.2.1 采用 Levins 于 1968 年建议用的 Shannon-Weinner 指数来测定不同演替阶段椎栗和荷木种群的生态位宽度(Colwell *et al.*, 1972):

$$B_i = - \sum_{j=1}^r P_{ij} \text{Log} P_{ij} \quad (1)$$

B_i 是种 i 在 r 个资源状态下的生态位宽度。

2.2.2 采用 Colwell 和 Futuyma 提出的方法测定不同演替阶段椎栗和荷木种群的生态位宽度(Colwell *et al.*, 1972)。其中资源状态的相对加权因子 r 和绝对加权因子 a 分别为:

$$r_{ji} = \frac{(X_j - N_{ij}) [\ln(X_j - N_{ij}) - \ln(Z - y_i)] - [\sum_j N_{ij} \ln P_{ij} - N_{ij} \ln P_{ij}]}{\sum_j (X_j - N_{ij}) \ln(X_j - N_{ij}) - (Z - y_i) \ln(Z - y_i)} \quad (2)$$

$$a_{ji} = r_{ji} / \sum_j r_{ji} \quad (3)$$

各种群的资源状态用种在各个资源状态的个体分布数目(即多度) N_{ij} 来表示。

2.3 种群分布格局测定(Chapman, 1980; Cox, 1979)

2.3.1 采用方差与均值比率(d)测定椎栗和荷木种群在演替的不同时空跨度上的分布格局。

$$d_i = S_i^2 / \bar{X}_i \quad (4)$$

其中 \bar{X}_i 为样本的均值, S_i^2 为样本的方差。如果 d 趋于 1, 则种群趋于 Poisson 分布格局; 大于 1 则趋于集群分布; 小于 1 为均匀分布。可用 t 检验来确定偏离程度:

$$t = (d - 1) / \sqrt{2/(n - 1)} \quad (5)$$

2.3.2 采用负二项式测式来测定椎栗和荷木种群在演替的不同时空跨度上的分布格局(彭少麟等, 1984)。

负二项式是二参数分布,起源于公式 $P^k(1-q)^k$ 的展开。其中 $P = K/(K + \mu)$, $q = 1 - P$ 。 K 和 μ 为负二项式的参数, μ 是取样面积中种群的平均密度, K 是二项指数, 其生态学意义是: 当种群呈随机分布时, K 值为负; 当种群呈集群分布时, K 值为正, 且随着集群程度的增加, K 值减小。其近似值可以根据下面公式得出:

$$\hat{K} = \bar{X}^2 / (S^2 - \bar{X}) \quad (6)$$

其中 \bar{X} 为样本的均值 = $\Sigma f_x / N$ (N 为样方总数), S^2 为样本的方差。

K 的精确值需反复利用以下公式计算:

$$N \ln(1 + X/\hat{K}_i) = \Sigma A_x / (\hat{K}_i + X) \quad (7)$$

其中 A_x = 包含多于 X 个体的样方数。

在负二项式分布中, 一定个体出现的相对频度, 可以用以下公式得出:

$$P(x) = [(X + K - 1) / (K - 1)] P^k q^x \quad (8)$$

$P(x) \times N$ 是预期的样方数。

2.4 种间关系测定

2.4.1 采用种间联结测度的 X^2 统计量度量来测定椎栗和荷木种群与演替过程的其它优势种群间的种间关系(王伯荪等, 1985b):

$$X^2 = \frac{(ad - bc - 0.5n)^2 n}{(a + b)(a + c)(b + d)(c + d)} \quad (9)$$

X^2 统计量度量通常是用来确定实测值与在机率基础上预期值之间偏差的显著程度。种间联结测定是固定联列表内 3 个值, 只测其它的 1 个值, 自由度为 1, 故采用经校正的上述式(9)。判定 X^2 值是正还是负联结的方法是: $(ad - bc) > 0$ 表示正联结, $(ad - bc) < 0$ 表示负联结。对于正联结, 是以低的 P 值指示高的种间联结, 一般是 X^2 值查表后, 若 $0.01 < P < 0.05$, 说明种间有一定的正联结; 当 $P < 0.01$ 时, 说明种间联结明显, 这除偶然因素外, 两个种群应有明显的生态联结原因; 而 $P > 0.05$, 则说明种群间虽有某些联系, 但基本上是独立分布的。

2.4.2 采用种间相似性系数测度椎栗和荷木种群与演替过程的其它优势种群间的种间生态位重叠(彭少麟等, 1990):

$$\begin{aligned} C_{ij} &= 1 - \frac{1}{2} \sum_{j=1}^r |P_{ij} - P_{hj}| \\ &= \sum_{j=1}^r \text{Max}(P_{ij}, P_{hj}) \end{aligned} \quad (10)$$

式中 C_{ih} 表示种群 i 和种群 h 在 r 个资源位下的生态位重叠。

为了有效地说明问题, 本项研究选用马尾松 (*Pinus massoniana*) 种群和 2 种主要的中生性树种厚壳桂 (*Cryptocarya chinensis*) 和黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*), 测定它们与椎栗和荷木种群的种间联结值和生态位重叠值。

3 结果与讨论

3.1 演替过程椎栗和荷木种群的生态位宽度变化

对椎栗和荷木种群在不同时空跨度上的演替过程的生态位宽度的测定结果记于表 1。

表 1 椎栗和荷木种群在不同时空跨度上生态位的变化
Table 1 Niche changes of *Castanopsis chinensis* and *Schima superba* populations in a successional sere

时空系列 Chronosequence	1955年			1982年			1992年		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C
椎栗 <i>Castanopsis chinensis</i>									
群落 1 Comm.1	0.09	0.11	0.03	0.32	0.33	0.14	0.33	0.41	0.16
群落 2 Comm.2	0.87	0.88	0.55	0.94	0.97	0.58	0.95	0.97	0.60
群落 3 Comm.3	0.95	0.98	0.52	0.93	0.94	0.56	0.92	0.94	0.53
群落 4 Comm.4	0.46	0.50	0.21	0.40	0.47	0.16	0.42	0.46	0.11
荷木 <i>Schima superba</i>									
群落 1 Comm.1	0.12	0.13	0.04	0.36	0.37	0.14	0.38	0.40	0.18
群落 2 Comm.2	0.89	0.91	0.54	0.94	0.96	0.57	0.94	0.97	0.56
群落 3 Comm.3	0.93	0.96	0.56	0.90	0.94	0.53	0.87	0.90	0.50
群落 4 Comm.4	0.37	0.44	0.22	0.32	0.40	0.15	0.22	0.28	0.11

A 为未加权的生态位宽度值 Unweighted means of niche breadths B 为相对加权值 Weighted relative means C 为绝对加权值 Weighted absolute means

从表 1 可以看出,随着演替的发展,椎栗和荷木这类阳生性阔叶先锋种群的生态位宽度渐渐增大,至阳生性树种为主的季风常绿阔叶林阶段(种群 3)时则为发展的高峰期,表现了该种群作为演替的先锋树种的特性。在其生态位的变化过程中,在马尾松林向针、阔叶混交林演变的演替阶段中其值增长较快,在针、阔叶混交林向以阳生性阔叶树为优势的季风常绿阔叶林演变的演替阶段增长趋于缓慢,在进一步向中生性季风常绿阔叶林演替发展时,生态位宽度值下降较快,但并非完全消亡,表明了这两个先锋种群同时也是顶级群落的建群种。

生态位宽度指标实际上反映了种群在群落中的地位,或者说是反映了种群对资源的占有情况。在演替进程中,由于荷木和椎栗等阳生性树种最先入侵马尾松群落并不断发展壮大,逐渐在群落中占有最大的空间,相应的资源占有量也增大,于是其生态位宽度值增大:椎栗在群落 1 中由 0.09 上升为 0.33,在群落 2 中由 0.87 上升为 0.95;椎栗在群落 1 中由 0.12 上升为 0.38,在群落 2 中由 0.89 上升为 0.94;随着演替的发展,荫蔽条件的改善使中生性的树种得以生存和发展,荷木和椎栗等阳生性树种就逐渐消亡,表现出其生态位宽度值的减小:在群落 3 中椎栗由 0.95 下降为 0.92,荷木由 0.93 下降为 0.87;在群落 4 中椎栗由 0.46 下降为 0.42,荷木由 0.37 下降为 0.22。显然,荷木和椎栗等阳生性树种的发展受到光资源的限制:早期这类种群占有较大的光资源时,种群得以较快的发展;后期由于中生性树种的发展及其对光资源更有力的竞争,使得阳生性种群失去自我更新的能力而不断衰亡。

3.2 演替过程椎栗和荷木这类阳生性先锋种群分布格局的演变

对椎栗和荷木种群在不同时空跨度上的演替过程的种群分布格局的测定结果记于

表 2 椎栗和荷木种群在不同时空跨度上种群分布格局的演变
 Table 2 Pattern changes of *Castanopsis chinensis* and *Schima superba* populations in a successional sere

时空系列 Chronosquence	1982年				1992年			
	K		d		K		d	
	椎栗	荷木			椎栗	荷木		
群落 1 Comm.1	2.22	1.89	趋于集群分布		3.68	2.61	趋于集群分布	
群落 2 Comm.2	8.85	6.47	集群分布		12.11	6.43	集群分布	
群落 3 Comm.3	11.43	7.44	集群分布		3.21	2.43	趋于集群分布	
群落 4 Comm.4	负值		趋于随机分布		1.12	负值	趋于随机分布	

表 2。

从表 2 可以看出椎栗和荷木种群在群落演替过程中分布格局的演变。在南亚热带植被的演替过程中,种群的格局变化由种群的性质不同而表现出不同的变化规律。荷木、椎栗这类阳生性树种是由高集群分布格局而变为低集群分布格局,再变为随机分布格局,这是由于早期椎栗和荷木种群入侵马尾松林时,其种源均来自近邻的混交林,具有方向性,形成集群分布的格局,发展壮大期集群强度增大。在向中生性季风常绿阔叶林演替过程中渐渐消亡,由于个体死亡具随机性,使种群终于趋于随机分布格局。

中生性种群的发展则是由入侵的随机格局变为高集群分布格局再变为低集群分布格

表 3 主要优势种群在不同时空跨度上种间关系的变化

Table 3 The changes of interspecific relationships among the dominant populations in succession series

群落 Comm. 种号 ¹⁾ No. of species	种间联结值 Value of interspecific association X^2				生态位重叠值 Value of niche overlap C			
	1	2	3	4	1	2	3	4
1982								
1 + 2	1.01	3.50	0.00	0.00	0.12	0.81	0.00	0.00
3 + 2	1.28	3.75	3.95	3.00	0.55	0.90	0.85	0.20
4 + 2	0.00	0.00	0.90	0.65	0.00	0.00	0.65	0.20
5 + 2	0.00	0.85	1.42	1.20	0.00	0.35	0.71	0.32
1 + 3	0.80	3.07	0.07	0.00	0.08	0.69	0.00	0.00
4 + 3	0.00	0.00	0.88	0.55	0.00	0.00	0.45	0.13
5 + 3	0.00	0.80	1.22	1.18	0.00	0.32	0.61	0.30
1992								
1 + 2	1.91	3.97	0.00	0.00	0.21	0.88	0.00	0.00
3 + 2	1.31	3.85	3.95	3.04	0.65	0.90	0.85	0.16
4 + 2	0.00	0.00	0.92	0.55	0.00	0.00	0.65	0.11
5 + 2	0.00	0.88	1.66	1.50	0.00	0.38	0.75	0.23
1 + 3	1.60	4.06	0.00	0.00	0.13	0.72	0.00	0.00
4 + 3	0.00	0.00	0.98	0.50	0.00	0.00	0.55	0.16
5 + 3	0.00	0.80	1.26	1.00	0.00	0.27	0.60	0.28

1) 1 为马尾松 2 为椎栗 3 为荷木 4 为厚壳桂 5 为黄果厚壳桂

局。这主要是由于入侵时具有随机性,随后其个体长大的种子散布具集群分布格局。种群分布格局的变化过程与其数量动态的变化具有一致性(王伯荪等,1987),反映了种群格局与种群多度具有一定的联系。

3.3 椎栗和荷木种群与其它主要优势种群的种间关系在演替过程的变更

对椎栗和荷木种群在不同时空跨度上的演替过程中与其它几个主要优势种群的种间关系测定结果记于表 3。

从表 3 可以看出,在演替过程中,马尾松种群与阳生性阔叶树种的生态位重叠值和种间联结值,随着针叶林向针、阔叶混交林演变而增加,之后渐渐衰减至零:例如在群落 1 中,椎栗与马尾松的生态位重叠值与种间联结值分别由 1982 年的 0.12 和 1.01 发展到 1992 年的 0.21 和 1.91;荷木与马尾松由 0.08 和 0.80 发展到 0.13 和 1.60,随后逐渐下降;群落 2 同此趋势。又如在 1982 年,椎栗与马尾松的生态位重叠值与种间联结值分别由群落 1 的 0.12 和 1.01 发展至群落 2 的 0.81 和 3.50,至群落 3 均降为 0;荷木与马尾松由 0.08 和 0.80 发展至 0.69 和 3.07,再经 0 和 0.07 降为 0;1992 年同此趋势。生态位重叠值和种间联结值均有指示种间竞争的意义,表明演替的发展使阳生性种群与马尾松种群发生强烈的竞争,竞争结果是马尾松的消退衰亡。

而中生性树种群与阳生性阔叶树种群的生态位重叠值和种间联结值,随着针阔叶混交林向阔叶林演变由低向高转变;而在群落向中生性顶极阶段演替过程中,这两方面的值渐渐下降,但在后期仍有弱的值:例如在 1992 年,椎栗与黄果厚壳桂的生态位重叠值和种间联结值分别由群落 2 的 0.38 和 0.88 升至群落 3 的 0.75 和 1.66,再降至群落 4 的 0.23 和 1.55;荷木与黄果厚壳桂也是由群落 2 的 0.27 和 0.80 升至群落 3 的 0.60 和 1.26,再降至群落 4 的 0.28 和 1.00;1982 年同此趋势。这表明中生性树种的入侵使之与阳生性树种发生激烈的资源竞争,最终导致阳生性树种的消退。但由于群落结构的镶嵌性和林隙的存在,使阳生性树在演替末期仍有一定数量的存在,使后期的生态位重叠和种间联结值均有一定的弱值存在。这两方面的值的变化情况充分说明了该种群的先锋特性,这种特性为荒山绿化和林分改造提供了理论依据。

参 考 文 献

- 王伯荪、彭少麟,1985:鼎湖山森林群落分析 V.线性演替系统,中山大学学报(自然科学版),(4)75—80。
 王伯荪、彭少麟,1987:鼎湖山森林优势种群数量动态。生态学报,7(3)214—221。
 王伯荪、彭少麟,1985:南亚热带常绿阔叶林种间联结测定技术研究, I. 种间联结测式的探讨与修正,植物生态学与地植物学丛刊,9(4)274—285。
 王铸豪等,1982:鼎湖山自然保护区的植被,热带亚热带森林生态系统研究,(1)77—141。
 中国植被编委会,1980:中国植被,科学出版社。
 余世孝,1985:鼎湖山厚壳桂群落优势种生态位宽度与重迭之研究,热带亚热带生态系统研究,(3)32—41。
 彭少麟、王伯荪,1984:鼎湖山森林群落分析 III.种群分布格局,热带亚热带森林生态系统研究,(2)24—37。
 彭少麟、王伯荪,1985:鼎湖山森林群落分析 VI.非线性演替系统,热带亚热带森林生态系统研究,(3)25—31。
 彭少麟、王伯荪,1993:鼎湖山森林群落演替之研究,热带亚热带植物学报,(试刊 2):34—42。
 彭少麟、王伯荪,鼎湖山森林群落优势种群生态位重叠研究。热带亚热带森林生态系统研究,(6)19—28。
 Chapman, S. B. (阳含照等译),1980:植物生态学的方法,科学出版社。
 Cox, G. W. (蒋有绪译),1979:普通生态学实验手册,科学出版社。
 Knapp, R. 主编(宋永昌等译),1984:植被动态。科学出版社。
 Colwell, R. K. and Futuyma, D. J., 1972: On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*. 52(4)567—576。

Solomon, M. E., 1976: Population dynamics. Edward, Arnold, London.

West, D. C., Shugart, H. H. & Botkin, D. B., 1981: Forest succession: Concepts and application. Springer-Verlag, New York, Inc.

STUDIES ON DYNAMICS OF *CASTANOPSIS CHINENSIS* AND *SCHIMA SUPERBA* POPULATION IN FOREST SUCCESSION OF DINGHUSHAN MOUNTAIN

Peng Shao-lin Fang Wei

(South China Institute of Botany, CAS, Guangzhou 510650)

Abstract

The processes of forest succession could be expressed by the dynamic characteristics of dominant populations in forest. The dynamic characteristics of two heliophyte species, *Castanopsis chinensis* and *Schima superba* in forest succession in Dinghushan were studied. The main results were as follows:

1. The niche breadths of the 2 species increased after their intruding in the needle-leaved forest, and reached the maximum when they became the dominant populations in evergreen broad-leaved forest, and then reduced gradually, but did not disappear at the climax stage.

2. In the process of the succession, changes in distribution patterns of the two populations were from clustering to random.

3. During the succession, the association and niche overlap of these two populations with *Pinus massoniana* population decreased, while with some mesophyte populations, increased at first and reached at the highest in the evergreen broad-leaved forest stage, then reduced at the late stage.

The results suggested that the features of the two populations were that of pioneer species, and the cycle and regeneration of mature community could cause the uneven and inlaying in community structure, which is the reason for existence of these heliophyte population at the late stage of succession.

Key words Dinghushan, Vegetation succession, Population, *Castanopsis chinensis*, *Schima superba*