

鼎湖山植被演替过程优势种群动态研究

III. 黄果厚壳桂和厚壳桂种群

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。本项系列研究以系统地揭示鼎湖山森林植被演替过程各优势种群的动态为目的,本文研究了其中演替顶极种黄果厚壳桂和厚壳桂种群的动态。结果表明在演替过程中,其生态位宽度在针阔叶混交林阶段后期逐渐增大,这一趋势将至地带性中生性季风常绿阔叶林阶段。在这类中生性树种的发展过程中,种群的分布格局强度均有在高集群和随机分布之间、围绕低集群分布呈波动的趋势;其与早期先锋树种马尾松种群的生态位重叠值和种间联结值在针阔叶混交林阶段有较低值,至阳生性阔叶树种为优势常绿阔叶林阶段下降为零;而与阳生性树种的生态位重叠值和种间联结值由高向低转变,说明这类种群作为群落顶极种的特性。

关键词: 鼎湖山; 植被演替; 黄果厚壳桂; 厚壳桂; 中生性种群; 动态

在植变动态学研究中,演替是其中的中心问题^[13,16],而种群动态则是揭示演替过程的关键^[15]。鼎湖山森林群落的演替,依据一定的客观规律向气候顶极群落演变。其演变的群落学过程和机理已得到较为系统的描述^[1,2,8,9]。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演替阶段的主要优势种群的动态进行了深入的研究,已报道了群落演替的早期先锋种马尾松种群 *Pinus massoniana*¹⁾和先锋建群种群锥栗 *Castanopsis chinensis*、荷木 *Schima superba* 等阳生性种群的动态特征²⁾。本文继续报道群落顶极种厚壳桂 *Cryptocarya chinensis* 和黄果厚壳桂 *Cryptocarya concinna* 的动态特征。

实验地概况与群落的演替模式

一、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°10'N。海拔最高为1000.3m。岩石是泥盆纪形成的沙页岩。年

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. 鼎湖山植被演替过程优势种群动态研究 I. 马尾松种群. 植物种群生态学研究现状与进展, 黑龙江科学技术出版社, 1994: 112-117.

2) 彭少麟,方炜. 鼎湖山植被演替过程优势种群动态研究 II. 锥栗和荷木种群. 植物生态学学报, 1994(4)

1994-01-05 收稿; 1994-08-31 修回

平均温度为 21.6°C, 最冷月一月的平均温度是 12.0°C。年平均降雨量为 1926.9mm, 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, pH 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^[4], 该群落类型是南亚热带的地带性植被类型^[5], 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' N 112° 35' E 海拔 150 m 1926.9 mm 21.6°C (36.8°C, -2°C)

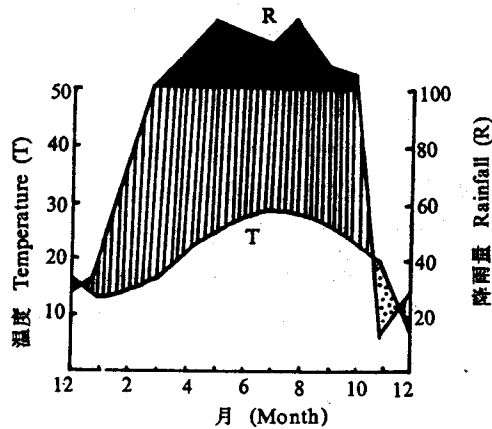


图 1 鼎湖山气候图

Fig. 1 Climate diagram

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

图 2 鼎湖山森林群落演替过程

Fig. 2 Successional process of forest at Dinghusan

二、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是遵循确定的规律。马尾松或其它松属植

物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,林内高温低湿,日夜温差较大。但其生长为阳生性树种,诸如锥栗、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度增加。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因有了合适的生境而发展起来,使群落更为复杂,阴蔽度进一步增大,这使锥栗和荷木这类阳生性树种也步马尾松的后尘渐渐消亡,群落趋于以中生性树种为优势的接近气候顶极的群落。这就是这个区域中的群落演替机理,其过程可总结如图2。从图2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,详细研究演替的顶极种黄果厚壳桂和厚壳桂等中生性种群在演替过程中的种群动态特征。

研究方法

一、研究的时空跨度

本研究在鼎湖山森林群落演替过程的不同阶段的四个代表性群落类型^[1,2,8,9]中进行。

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

对这四个群落,分别分析1955年、1982年和1989年的调查数据,测定它们在时间系列上的动态。

已有的研究表明^[1,2,8,9],这四个群落正处于图2中的不同演替阶段,其群落1正处于演替的阶段1(1955年)和阶段2(1989年),群落2正处于演替的阶段2(1955年)和阶段3(1989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(1989年),群落4正处于演替的阶段5(1955年)和阶段6(1989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 $10 \times 10\text{m}^2$ 的样方。

二、生态位宽度的测定

1. 采用Levins(1969)建议的Shannon-Weiner指数来测定不同演替阶段黄果厚壳桂和厚壳桂种群的生态位宽度^[6,12]:

$$B_i = -\sum_{j=1}^r p_{ij} \text{Log} p_{ij}$$

B_i 是种*i*在*r*个资源下的生态位宽度。

2. 采用Colwell和Futuyma(1972)提出的方法^[14]。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:

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

$$a_{ji} = r_{ji} / \sum_j r_{ji}$$

其中 N_{ij} 为种 i 在第 j 个资源状态的个体分布数目 (即多度), 用来反映各种群的资源状态。

$$X_j = \sum_i N_{ij}, Y_i = \sum_j N_{ij}, Z = \sum_j X_j = \sum_i Y_i.$$

三、种群分布格局测定^[11,12]

采用方差与均值比率 (d) 测定黄果厚壳桂和厚壳桂种群在演替的不同时空跨度上的分布格局。

$$d = S^2 / \bar{X}$$

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

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

四、种间关系测定

1. 采用种间联结测度的 X^2 统计量度量来测定黄果厚壳桂和厚壳桂种群与演替过程的其它优势种群间的种间关系^[9]:

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

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三个值, 只测其它的一个值, 自由度为 1, 故采用经校正的上述测式。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, 说明种群联结明显, 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. 采用种间相似性系数测度黄果厚壳桂和厚壳桂种群与演替过程的其它优势种群间的种间生态位重叠^[10]:

$$C_{ih} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{j=1}^r |p_{ij} - p_{hj}| = \sum_{j=1}^r \text{Min}(P_{ij}, P_{hj})$$

p_{ij} 和 p_{hj} 分别表示种 i 和种 h 对第 j 个资源的利用占各自种群对全部资源利用的频度。

3. 为了有效地说明问题, 本研究选用马尾松种群和 2 种主要的阳生性树种锥栗和荷木种群, 测定它们与黄果厚壳桂和厚壳桂种群的种间联结值和生态位重叠值。

结果与讨论

一、演替过程黄果厚壳桂和厚壳桂种群的生态位宽度变化

对黄果厚壳桂和厚壳桂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。

从表 1 可以看出, 随着演替的发展, 黄果厚壳桂和厚壳桂这类演替的中生性阔叶顶极种群的生态位宽度由针阔叶混交林阶段中期起渐渐增大, 至阳生性树种为主的季风常绿阔叶林阶段 (群落 3) 时增加最快, 至中生性树种为主的季风常绿阔叶林阶段则趋于稳定, 表现了该类种群作为地带性植被顶极种的特性。同时可以看到, 厚壳桂种群的发展明显滞后于黄果厚壳桂种群。这说明厚壳桂种群有更强的中生性特征。

表 1 黄果厚壳桂和厚壳桂种群在不同时空跨度上生态位宽度的变化
Table 1 Niche breadth changes of two populations in successional series

时空系列 Chronosequences	1955 年			1982 年			1989 年		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>									
群落 1 comm.1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
群落 2 comm.2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
群落 3 comm.3	0.10	0.12	0.03	0.12	0.18	0.06	0.16	0.27	0.09
群落 4 comm.4	0.91	0.95	0.56	0.90	0.94	0.54	0.89	0.92	0.54
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>									
群落 1 comm.1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
群落 2 comm.2	0.08	0.11	0.03	0.11	0.16	0.05	0.12	0.17	0.08
群落 3 comm.3	0.43	0.56	0.28	0.56	0.67	0.39	0.58	0.70	0.40
群落 4 comm.4	0.93	0.98	0.58	0.92	0.95	0.55	0.90	0.94	0.52

A 为 Shannon-Weiner 指数计算值; B 为相对加权值; C 为绝对加权值。

A means B-values; B means r-values; C means a-values.

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, 它与环境条件的改变密切相关, 是种群对环境条件适应程度和幅度的指标。在演替进程中, 最初由抗逆性强、速生的马尾松占据资源, 并改善环境条件¹⁾; 继而由阳生性树种入侵马尾松群落并不断发展壮大²⁾。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, 同时也使阳生性树种继马尾松种群的衰亡之后逐渐在群落中退居次要地位。本研究表明, 反映中生性的厚壳桂与黄果厚壳桂种群生态位宽度的 Shannon-Weiner 指数由演替初期的群落 1、2 中的 0

上升到演替末期(群落4)的0.90左右,显示了它们作为地带性植被顶极种对生境条件的良好适应性及其对资源的强竞争力。

二、演替过程中黄果厚壳桂和厚壳桂这类中生性顶极种群分布格局的演变

对黄果厚壳桂和厚壳桂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。

表2 黄果厚壳桂和厚壳桂种群在不同时空跨度上种群分布格局的演变
Table 2 Pattern changes of two populations at different times and spaces

时空系列 Chronosquence	1982 年			1989 年		
	d	t	格局 pattern	d	t	格局 pattern
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>						
群落 1 comm.1			无分布 no existence			无分布 no existence
群落 2 comm.2			无分布 no existence			无分布 no existence
群落 3 comm.3	1.41	1.05	趋于集群分布	1.68	1.72	趋于集群分布
群落 4 comm.4	5.85	12.36	集群分布	2.16	2.96	集群分布
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>						
群落 1 comm.1			无分布 no existence			无分布 no existence
群落 2 comm.2	10.38	23.91	集群分布	1.34	0.86	趋于随机分布
群落 3 comm.3	3.88	7.34	集群分布	1.11	0.29	随机分布
群落 4 comm.4	1.90	2.28	集群分布	4.06	7.81	集群分布

d = 方差均值比率 S^2/\bar{X} value

t = t 值, t value ($\alpha_{0.95}=2.16$; $\alpha_{0.90}=1.77$; $\alpha_{0.60}=0.87$)

从表2可以看出黄果厚壳桂和厚壳桂种群在群落演替过程中分布格局的演变。厚壳桂种群的格局基本自低集群向高集群进而再向低集群的方向演变;而黄果厚壳桂种群的格局则沿着自高集群经低集群向随机分布,进而再向高集群分布的方向演变。尽管二者的分布格局由于各自种群的性质不同而呈现出不同的波动强度与起点,但在群落演替过程中均有在高集群和随机分布之间、围绕低集群分布呈波动的趋势。中生性树种在阳生性树种入侵马尾松林后,获得了适宜生存的环境,其在群落中发展的种源均来自近邻的地带性季风常绿阔叶林,具有方向性,这有利于其种群集群分布格局的形成;在发展过程中,种子散布范围受母树的控制可促成集群强度的增大;而在集群规模达到相当水平之后,种群的自疏作用又可造成其集群强度的下降。至于生境资源的限制和诸如恶劣气候、病虫害及人为因素的干扰,也都是造成种群集群强度下降的重要原因。1989年的调查表明,该年度样地内的樟科植物普遍受到严重的虫害袭击,这部分解释了厚壳桂、黄果厚壳桂种群集群强度波动的原因。由于中生性种群对生境资源竞争力强,在群落中占据优势后还会有进一步的发展,于是种群集群程度再次增加。

种群分布格局的变化充分体现了种群在群落演替中的发展历史过程。这种变化由种群本身的性

质来决定。种群格局的变化过程与其数量动态变动具有一致性^[2], 这反映了种群的格局与其多度之间存在着一定的联系。

三、黄果厚壳桂和厚壳桂种群与其它主要优势种群的种间关系在演替过程的变更

对黄果厚壳桂和厚壳桂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。

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 relationship of dominant populations at different times and spaces

种号 Species	群落 Comm.	种间联结值 X^2 Association coefficient X^2				生态位重叠值 C Niche overlap value C			
		1	2	3	4	1	2	3	4
1982 年									
1+4		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
2+4		0.00	0.00	0.90	0.65	0.00	0.00	0.65	0.20
3+4		0.00	0.00	0.88	0.55	0.00	0.00	0.45	0.13
1+5		0.00	0.09	0.02	0.00	0.00	0.29	0.00	0.00
2+5		0.00	0.85	1.42	1.20	0.00	0.35	0.71	0.32
3+5		0.00	0.80	1.22	1.18	0.00	0.32	0.61	0.30
4+5		0.00	1.10	1.78	2.64	0.00	0.38	0.80	0.96
1989 年									
1+4		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00
2+4		0.00	0.00	0.92	0.55	0.00	0.00	0.65	0.11
3+4		0.00	0.00	0.98	0.50	0.00	0.00	0.55	0.16
1+5		0.70	0.19	0.01	0.00	0.06	0.31	0.00	0.00
2+5		0.00	0.88	1.66	1.50	0.00	0.38	0.75	0.23
3+5		0.00	0.80	1.26	1.00	0.00	0.27	0.60	0.28
4+5		0.00	1.30	1.98	2.23	0.00	0.38	0.89	0.90

种号 species: 1. 马尾松 *Pinus massoniana*; 2. 锥栗 *Castanopsis chinensis*; 3. 荷木 *Schima superba*;
4. 厚壳桂 *Cryptocarya chinensis*; 5. 黄果厚壳桂 *Cryptocarya concinna*.

从表3可以看出,在演替过程中,厚壳桂和黄果厚壳桂种群与马尾松种群的生态位重叠值和种间联结值基本为零。这说明中生性种群与马尾松种群所要求的生境条件有着很大的差异,二者基本不存在对资源的共同利用和竞争。这也反映了两种种群之间的性质差异之大。

厚壳桂和黄果厚壳桂种群与阳性阔叶树种的生态位重叠值和种间联结值,先随着从针叶林期(Comm.1)的0,经针阔叶混交林向地带性季风常绿阔叶林演变而增加,而在群落向中生性顶极

阶段演替过程中,这两方面的值有所下降。这首先反映了阳生性与中生性种群是在马尾松种群对生境条件进行改良之后先后侵入群落的。生境条件朝着先利于阳生性种群,继而更利于中生性种群的方向发展。在群落向中生性顶极阶段演替时,由于生境条件的适宜,中生性种群的优势程度越来越显著,其占据更多生境资源的趋势渐渐超过了其与阳生性种群共同分享资源的趋势。这些种群之间生态位重叠值和种间联结值的上述变化正是对这些种群生态位的变化与种间关系的变化的自然反映。它再度说明了厚壳桂与黄果厚壳桂种群的中生顶极特性。这种特性的揭示也为利用这些物种进行荒山绿化和林份改造提供了理论依据。

参考文献

- 1 王伯荪, 彭少麟. 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), 1985; (4):75-80
- 2 王伯荪, 彭少麟. 鼎湖山森林优势种群数量动态. 生态学报, 1987; 7(3):214-221
- 3 王伯荪, 彭少麟. 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. 1985; 9(4):274-285
- 4 王铸豪等. 鼎湖山自然保护区的植被. 热带亚热带森林生态系统研究, 1982; (1):77-141
- 5 中国植被编委会. 中国植被. 科学出版社, 1980
- 6 余世孝. 鼎湖山厚壳桂群落优势种生态宽度与重迭之研究. 热带亚热带森林生态系统研究. 1985; (3):32-41
- 7 彭少麟, 王伯荪. 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. 1984; (2):24-3
- 8 彭少麟, 王伯荪. 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, 1985; (3):25-31
- 9 彭少麟, 王伯荪. 鼎湖山森林群落演替之研究. 热带亚热带植物学报, 1993; (试刊2):34-42
- 10 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, 1990; (6):19-28
- 11 Chapman S B. 阳含照等译. 植物生态学的方法. 科学出版社, 1980
- 12 Cox G W. 蒋有绪译. 普通生态学实验手册. 科学出版社, 1979
- 13 Knapp R 主编. 宋永昌等译. 植被动态. 科学出版社, 1984
- 14 Colwell R K, Futuyma D J. On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology. 1972; 52(4):567-576
- 15 Solomon M E. Population dynamics. Edward, Arnold, London, 1976
- 16 West D C, Shugart H H, Botkin D B. Forest succession: Concepts and application. Springer-Verlag, New York, Inc. 1981

STUDIES ON THE DYNAMIC OF DOMINANT POPULATIONS OF DINGHUSHAN FOREST DURING SUCCESSION III. *CRYPTOCARYA CHINENSIS* AND *CRYPTOCARYA CONCINNA* POPULATIONS

Peng Shaolin Fang Wei

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650)

Abstract

The dynamic characteristics of dominant populations can show forest succession process. In this paper, the dynamic characteristics of two mesophyte populations, *Cryptocarya chinensis* and *Cryptocarya concinna*, during succession in Dinghushan were studied. The main results were as follows:

1. The niche breadths of the two populations increased gradually in the stage of needle-broad-leaved mixed forest. This trend stopped in the stage of territorial seasonal ever-green broad-leaved forest.
2. In the process of succession, the intensities of the distribution patterns fluctuated at low-intensified clumped distribution with their dispersing, developing, self-limited function and other ecological factors.
3. The coefficients of association and niche overlap between mesophyte populations and *Pinus massoniana* population were relatively low in the stage of needle-broad-leaved mixed forest, and dropped to zero in the stage when the heliophytes became dominant in the ever-green broad-leaved forest. Two values between mesophyte populations and heliophyte populations turned from high to low during the whole period.

These results showed the feature of mesophyte populations as the climax populations of the forest.

Key words: Dinghushan; Forest succession; *Cryptocarya chinensis*; *Cryptocarya concinna*; Mesophyte population; Dynamic