

## 鼎湖山马尾松群落演替过程物种变化之研究

方 炜 彭少麟

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

**摘要** 在永久样地定位调查的基础上, 研究鼎湖山森林植被马尾松群落十几年演替中种群结构和群落结构的变化。研究表明, 随着演替的进展, 其群落中的乔木种类增多, 由 4 种增至 7 种。群落的组成结构趋向优化; 群落的多样性趋于增加, 物种多样性指数由 0.58 增到 1.60; 群落增加其均匀度, 均匀度指数由 0.29 增大至 0.69; 生态优势度指数由 0.83 变为 0.38。

十四年的演变明显地改变群落中的优势种的种群结构。先锋性的群落发生种马尾松种群尽管仍是优势种, 但消亡的趋势明显; 地带性的顶极建群种, 如荷木等大大的发展, 群落加速向混交林的方向发展演变。

**关键词** 鼎湖山; 马尾松群落; 种群结构; 演替

## CHANGES OF TREE SPECIES IN THE SUCCESSION PROCESS OF *PINUS MASSONIANA* COMMUNITY IN DINGHUSHAN, GUANGDONG, P. R. CHINA

Fang Wei Peng Shaolin

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

**Abstract** With permanent field surveys on long-term site, in 1980 and 1994, the population structure changes and community structure changes in *Pinus massoniana* community in Dinghushan within 14 years' succession process were studied. The results showed that tree species number increased from 4 to 7. The composition structure of community was optimizing. The species diversity and evenness of community were increasing, i. e. the Shannon-Wiener index increased from 0.58 to 1.60, the evenness index from 0.29 to 0.69, while Simpson index decreased from 0.83 to 0.38.

In the process of 14 years' succession, the population structures of dominant species in community had been changed. Although *Pinus massoniana*, the pioneer species of community happening, was still dominant, its declining trend was obvious. Zonal climax community forming species, such as *Schima superba*, were greatly developed. The community was changing into mixed forest acceleratedly.

key words Dinghushan; *Pinus massoniana* community; Population structure; Succession

演替是生态学的中心课题和一个普遍的法则,是解决人类现在环境危机的基础<sup>[1-4]</sup>。演替过程总是一些物种代替另一些物种的过程,对其规律的了解有助于物种多样性的保护和林业的管理。鼎湖山森林植被是南亚热带具代表性的典型的地带性植被,有关演替的研究已进行了很多<sup>[5-9]</sup>,但均未能进行定点研究,因而影响了研究的精确度。本文的工作系在永久样地定位调查的基础上,研究鼎湖山森林植被马尾松群落在十几年演替中种群结构和群落结构的变化,探讨其变化的特征和趋势。

### 1 群落描述

鼎湖山自然保护区是联合国教科文组织人与生物圈定位研究站,世界自然保护区网的成员。保护区位于广东省中部,东经 112°30'39"-112°33'41",北纬 23°09'21"-23°11'30",属南亚热带季风气候。年平均气温 21℃。年降雨量 1927mm。干湿季较明显,以月降雨量 <50 mm、>100mm 为划分干、湿、半湿的标准,则 11、12 和 1 月份干,3-10 月为湿,2 月半湿。

保护区面积约有 1200ha,分布着多种森林类型。本文研究的马尾松群落多分布于地带性植被季风常绿阔叶林的边缘,是演替系列的先锋群落类型,最早在荒坡成林(图 1)<sup>[8]</sup>,在本地带具有典型代表性。该群落垂直结构大致可分为 4 层,乔木 2 层,灌木 1 层,草本 1 层,此外还有少量藤本和附生等层间植物。组成种类以常绿树种占绝对优势,大部份属热带亚热带成分。为长期追踪观察群落动态,于十四年前已选取具代表性的林段建立永久样地。坡度约 25-30°,坡向南 10°西,海拔高度 250-300m 左右,地形起伏较大,母岩为沙页岩,土壤为赤红壤,土层较薄,一般厚度为 30cm。本文取样研究系在永久样地中进行。

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
群落类型	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+锥栗 + 荷木群落	锥栗+荷木 + 马尾松群落	藜蒴+锥栗 + 荷木群落	黄果厚壳桂 + 锥栗+厚壳 桂+荷木群落	黄果厚壳桂 + 厚壳桂群落

图 1 鼎湖山森林群落演替过程

Fig.1 Successional process of forest at Dinghushan

## 2 研究方法

### 2.1 野外调查

本文的工作是十四年的定点生态学比较研究。

1980 年在该群落中选择有代表性的林段建立 400m<sup>2</sup> 永久样地。永久样地用铁丝网围栏,以避免干扰。对样地中的乔木层,灌木层和草本层进行每木调查,调查分 4 个 10×10m<sup>2</sup> 样地进行,立木层记录每木高度和胸径,灌木层和草本层记录每木的高度和盖度。木本植物按胸径分为五个

级别: I 级, 高度 50cm 以下; II 级, 高度 50cm 以上, 胸径 2.5cm 以下; III 级, 胸径 2.5-8cm; IV 级, 胸径 8-25cm; V 级, 胸径 25cm 以上。

1994 年对永久样地进行第二次调查, 同时在永久样地周围增加 600m<sup>2</sup>, 其方法与第一次相同。

## 2.2 样地资料统计

依据调查数据, 进行种的多度、相对多度、频度、相对频度、优势度、相对优势度和重要值等的计算, 并进行列表和图示。

## 2.3 群落组成结构的计算

### ① 物种多样性指数<sup>[10]</sup>

由于不同学者的研究目的和对象不同, 提出的物种多样性的定义和指标不同, 现有的指标达数十个之多。其中 Shannon - Wiener 多样性指数业已被证明较有效。

$$SW = 3.3219 \left( \lg N - \frac{1}{N} \sum_{i=1}^S n_i \lg n_i \right) \quad (1)$$

式中,  $N$  是样地的个体数,  $n_i$  是第  $i$  种的个体数,  $S$  是种数(以下各式的参数意义与此同), 3.3219 是从  $\log_{10}$  到  $\log_2$  的转化系数。该指数是用信息论范畴的 Shannon - Wiener 函数为基础的多样性指数。作为生物群落的多样性指数, 这个函数预测从群落中随机选出一个一定个体的种的平均不定度, 当物种的个体分布越来越均匀时, 此不定度都明显增加。

### ② 生态优势度<sup>[11]</sup>

生态优势度是群落水平的综合数值, 它是把群落作为一个整体而把各个种的重要性总结为一个合适的度量值, 以表征群落的组成结构特征。

$$SN = \sum_{i=1}^S n_i(n_i - 1) / N(N - 1) \quad (2)$$

该式的含义是在  $N$  个个体  $S$  个种的集合中, 随机抽取两个个体不再放回, 以这两个个体属于相同种的概率大小来测定集合中种的优势集中度。

### ③ 群落均匀度<sup>[10]</sup>

由于当群落中种数和总个体数一定时, 各种的个体数最均匀时具有最大的多样性, 因此可以用群落观察的物种多样性与群落可能的最高多样性的比率来测度群落的均匀度。本文采用 PW 指标测度群落的均匀度, 该指标是根据上述的概念由 (2) 式导出的。

$$PW = \frac{\lg N - \frac{1}{n} \sum_{i=1}^S n_i \lg n_i}{\lg N - \frac{1}{N} [\alpha(S - \beta) \lg \alpha + \beta(\alpha + 1) \lg(\alpha + 1)]} \quad (3)$$

式中,  $\beta$  是  $N$  被  $S$  整除以外的余数 ( $0 < \beta < N$ ),  $\alpha = (N - \beta) / S$ 。

## 2.4 群落相似性系数的测定<sup>[6]</sup>

采用相似性百分率 (Percentage of similarity, 简称 PS) 测定, 依据如下公式:

$$PS = 1 - 0.5 \sum |a - b| = \sum \min(a, b) \quad (4)$$

式中的参数  $a$  是样地或群落 A 的某一定量,  $b$  是样地或群落 B 的某一定量的值,  $0.5 \sum |a-b|$  是样地的相异性百分率 (Percentage of difference, 简称 PD),  $\sum \min(a, b)$  是样地或群落 A, B 间的某一定量的相对低值的总和。

### 3 研究结果及讨论

#### 3.1 种群结构的变化

永久样地的两次调查数据总结于表 1、表 2。

表 1 马尾松群落样地乔木(III-V级)统计(1980年5月, 400m<sup>2</sup>, 胸径>2.5cm)

Table 1 Trees in *Pinus massoniana* community in 1980 (400m<sup>2</sup>, d>2.5cm)

种名 Species	各样方里的乔木株数 Abund.				多度和 Abund.	频度 Freq.	相对多度(%) Rel. adund.	相对频度(%) Rel. freq.
	No.	1	2	3				
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	12	9	17	12	50	4	90.91	57.14
荷木 <i>Schima superba</i>	1	0	0	0	1	1	1.82	14.29
三叉苦 <i>Evodia lepta</i>	2	0	0	0	2	1	3.64	14.29
岭南山竹子 <i>Garcinia oblongifolia</i>	2	0	0	0	2	1	3.64	14.29
总计 Sum	17	9	17	12	55	7	100.0	100.0

表 2 马尾松群落样地乔木(III-V级)统计(1994年6月, 1000m<sup>2</sup>, 胸径>2.5cm)

Table 2 Trees in *Pinus massoniana* community in 1994 (1000m<sup>2</sup>, d>2.5cm)

种名 Species	各样方里的株数 Abund. in quadrats										多度 A	胸积和 BA(cm <sup>2</sup> )	频度 F	相对多度 RA (%)	相对频度 RF (%)	相对显著度 RD (%)	重要值 IV
	No.	1	2	3	4	5	6	7*	8*	9*							
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	5	5	5	6	4	12	5	1	2	3	48	20122.7	10	53.33	38.46	92.70	184.49
荷木 <i>Schima superba</i>	2	3	1	0	6	6	4	6	3	3	34	1341.7	9	37.78	34.62	6.18	78.58
降真香 <i>Acronychia pedunculata</i>	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	3	102.9	2	3.33	7.69	0.47	11.49
三叉苦 <i>Evodia lepta</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	27.2	2	2.22	7.69	0.13	10.04
光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	49.0	1	1.11	3.85	0.23	5.19
云南银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	50.2	1	1.11	3.85	0.23	5.19
罗浮柿 <i>Diospyros morrisiana</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	18.9	1	1.11	3.85	0.09	5.05
总计 Sum	8	10	6	6	10	19	9	10	5	7	90	21708.5	26	100.0	100.0	100.0	300.0

样方 7-10 号为 1980 年调查的同一 400m<sup>2</sup>, Quadrats No. 7-10 are the same 400m<sup>2</sup> as those surveyed in 1980  
 A=Aundance; BA=Total basal area; F=Frequency; RA=Relative adundance; RF=Relative frequency;  
 RD=Relative dominance; IV=Importance value

从表 1 和 2 可以看出, 经过十四年的演变, 群落的种类发生了变化。其主要种的种群结构变化很大(图 2)

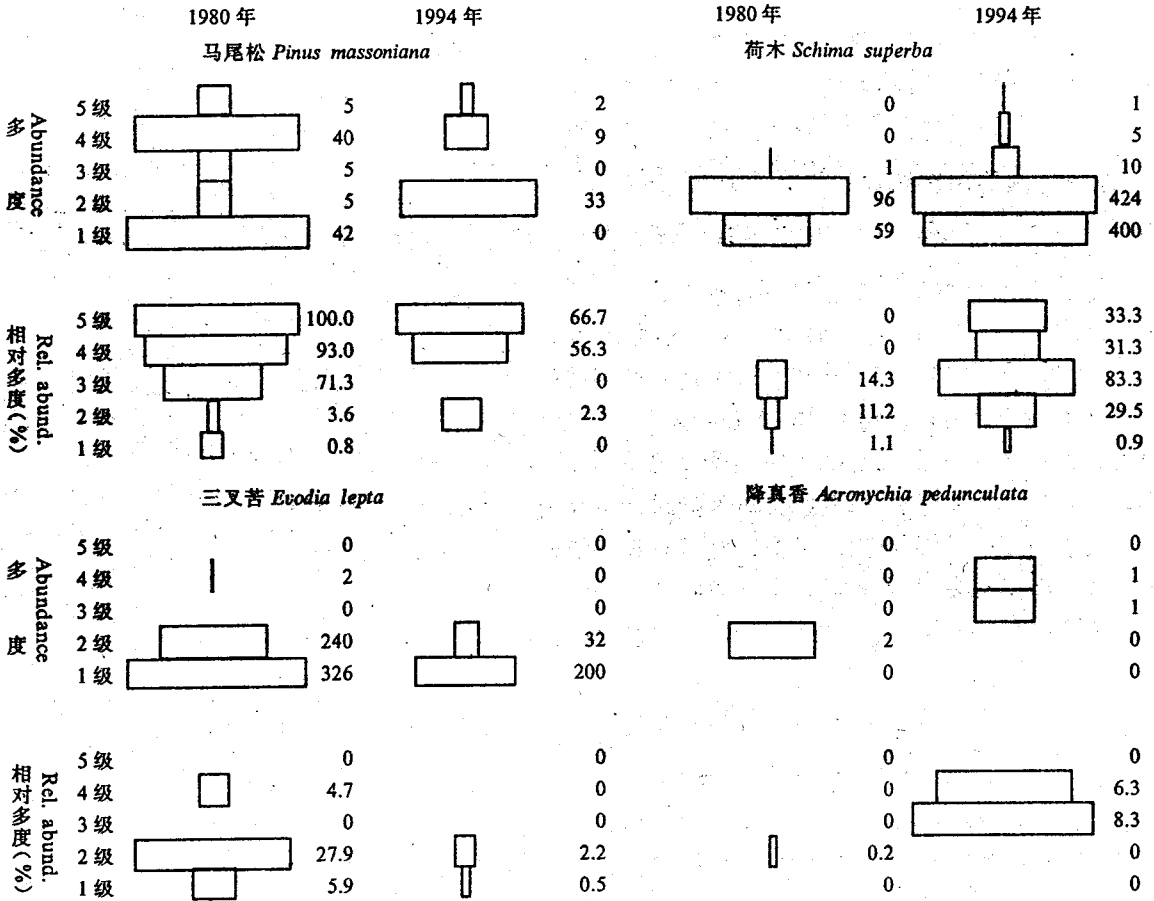


图 2 马尾松群落种群结构十四年演变

Fig. 2 Changes of population structure in *Pinus massoniana* community within 14 years

图 2 揭示了群落主要种群十四年的消长动态, 其中马尾松种群在 1980 年在林下幼苗及第 3 级、4 级和 5 级立木中均有分布, 其多度级呈金字塔结构, 整个种群仍处于发展时期。其在第 3、4、5 级立木中的相对多度分别为 71.3%、93.0% 和 100.0%, 均为本级的绝对优势种。1994 年已不见林下幼苗, 只有第 2 级、4 级和 5 级立木。在第 3 级的立木中相对多度已降为 0, 可以明显地看出其消亡的趋势。

地带性植被季风常绿阔叶林的建群种荷木种群经过十四年的演变, 已有了很大的发展。1980 年尚不见第 4 级和 5 级的立木, 1994 年已出现在这二个级别中, 第 3 级的相对多度由 14.3% 发展为 83.3%, 成为该层的绝对优势种, 且林下的幼苗也较多, 整个种群有较快的发展趋势。其他的常绿阔叶树种群, 例如罗浮沛、降真香、云南银柴等均有所发展, 整个群落已发展为针、阔叶混交林, 由

原来图 1 中的演替阶段 1 发展为演替阶段 2。

群落的这种动态过程,是受本地带的演替原理所决定。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,诸如椎粟、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,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。

### 3.2 群落各层次的种群动态

根据永久样地十四年前后的调查,群落中各个层次的结构和动态如图 3 所示。

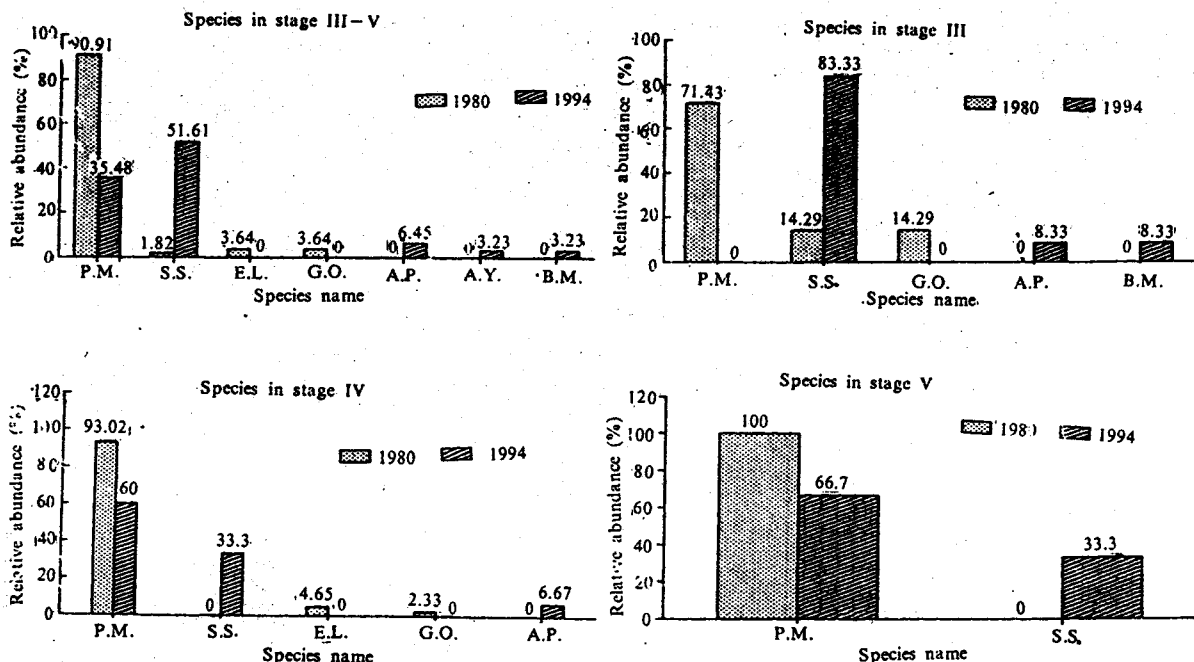


图 3 马尾松群落各层次的种群动态

Fig. 3 Population dynamics in each layer of Pinus massoniana community

P.M.=Pinus massoniana; S.S.=Schima superba; G.O.=Garcinia oblongifolia; E.L.=Evodia lepta; A.P.=Acronychia pedunculata; A.Y.=Aporosa yunnanensis; D.M.=Diospyros morrisiana

从图 3 可以清晰地看到,经过 14 年的演变,在第 3 级中,原有的马尾松和岭南山竹子消失,只余下荷木发展为绝对优势种(重要值为 238.5),新进入罗浮柿和降真香各一株。整级多度从 7 株增至 12 株,种数未变。

第 4 级原有 43 株,4 种,其中 2 株三叉苦和一株岭南山竹子已消失,马尾松由原来的 40 株降为 9 株,新进入的三种:荷木由 3 级立木发展起来,成为 4 级中仅次于马尾松的优势种(重要值为

85.7), 降真香与云南银柴各一株。

第5级原仅有马尾松5株, 现为马尾松2株、荷木1株。在群落的最高一级立木级中, 马尾松已让出将近1/3的重要值给阳生性树种荷木。

乔木层各级同时出现的马尾松衰亡与荷木发展同步进行的现象, 清晰地展示了群落由针叶林向着以阳生性树种为主的针阔混交林演替这一方向与进程。

### 3.3 群落组成结构的变化

群落总的种类变化如表3所示。

表3 马尾松群落各级立木的种类数量变化  
Table 3 Changes of species composition in each class of *Pinus massoniana* community

径级 DBH class		I	II	III	IV	V	III-V	总计 Sum
个体数 Individuals	1980	5487	861	7	43	5	55	6403
	1994	38800	1438	12	16	3	31	40269
种数 Species number	1980	48	24	3	3	1	4	55
	1994	18	17	3	4	2	7	29
相同种数量 Same species number		17	14	1	1	1	2	27

表4 马尾松群落乔木层(III-V级立木)的多样性变化  
Table 4 Changes of species diversity in the III-V DBH classes of *Pinus massoniana* community

径级 DBH class		III	IV	V	III-V
多样性指数 Shannon index	1980 (400m <sup>2</sup> )	1.15	0.43	0.00	0.58
	1994 (400m <sup>2</sup> )	0.82	1.23	0.92	1.60
	1994 (1000m <sup>2</sup> )	1.08	0.79	0.39	1.52
生态优势度 Simpson index	1980 (400m <sup>2</sup> )	0.48	0.86	1.00	0.83
	1994 (400m <sup>2</sup> )	0.68	0.44	0.33	0.38
	1994 (1000m <sup>2</sup> )	0.65	0.69	0.85	0.42
均匀度指数 Evenness index	1980 (400m <sup>2</sup> )	0.74	0.28		0.29
	1994 (400m <sup>2</sup> )	0.52	0.78	1.00	0.69
	1994 (1000m <sup>2</sup> )	0.47	0.49	0.39	0.54

群落的十四年变化强度, 可以通过公式(4)的相似性系数来计算。计算表明其相似性为0.37, 说明群落已有了较大的演变。

用群落的物种多样性指数、均匀度指数和生态优势度指标测定十四年前后的群落组成结构, 结果如表4。

表4表明, 随着演替的进展, 群落的物种多样性由0.58增加为1.60, 均匀度指数由0.29增加为0.69, 生态优势度由0.83降为0.38。群落的组成结构趋于多层次、复杂化和均匀化。

## 参考文献

- 1 Knapp R et al. 宋永昌等译. 植被动态. 北京:科学出版社, 1984
- 2 Koop H. Forest Dynamic—A Gap Modelling. Springer-Verlag, N. Y., 1989
- 3 Miles J. Vegetation Dynamics. Halsted Press, N. Y., 1979
- 4 Odum E P. The strategy of ecosystem development. Science, 1969, 164:262—270
- 5 王伯荪, 马曼杰. 鼎湖山自然保护区森林群落的演变. 热带亚热带森林生态系统研究, 第1集, 1982, 142—156
- 6 王伯荪, 彭少麟. 鼎湖山森林群落分析 IV. 相似性与聚类分析. 中山大学学报(自然科学版), 1985, (1):31—38
- 7 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
- 8 Peng Shaolin, Wang Bosun. Studies on forest succession of Dinghushan, Guangdong, China. Botanical J of South China, 1993, (2):34—42
- 9 彭少麟, 方炜. 鼎湖山森林植被优势种群动态 I. 马尾松种群. 植物种群生态学研究现状与进展. 哈尔滨:黑龙江科学出版社, 1994, 112—117.
- 10 彭少麟等. 广东森林群落的组成结构数量特征. 植物生态学与地植物学学报, 1989, 13(1):10—17
- 11 彭少麟. 广东亚热带森林群落的生态优势度. 生态学报, 1987, 7(1):36—42