

黑石顶自然保护区森林次生演替中优势种群与生态因子的关联度分析

周先叶¹ 王伯荪² 李鸣光² 咎启杰³

(¹华南师范大学生物系, 广州 510631; ²中山大学生命科学学院, 广州 510275;

³深圳福田国家级自然保护区, 深圳 518048)

摘要 用灰色关联度分析对黑石顶森林次生演替过程中优势种群的重要值与环境因子的关联性进行分析。结果表明先锋种马尾松、杉木和荷木与环境因子的关联度受群落透光度的影响最大, 阳生性种鸭脚木、泡花树、罗浮栎和腺叶山矾与各环境因子的关联度差别不大, 中生性种小叶胭脂、硬叶稠、短花序楠、陈氏钓樟和黄果厚壳桂与环境因子的关联度受物种丰富度和群落密度的影响最大, 而中生性种粘木和阿丁枫与群落透光度的关联度最大。环境因子对演替各阶段优势种群的影响由强到弱的顺序为群落透光度 > 物种丰富度、群落密度 > 土壤条件, 在各优势种群受环境因子的综合影响中, 中生性种受影响相对较大。

关键词 森林群落; 次生演替; 优势种群; 生态因子; 关联度分析

中图分类号 Q948.154

ANALYSIS OF THE RELATEDNESS BETWEEN DOMINANT POPULATIONS AND ECOLOGICAL FACTORS IN SECONDARY SUCCESSION OF FOREST COMMUNITIES IN HEISHIDING NATURE RESERVE

Zhou Xianye¹ Wang Bosun² Li Mingguang² Zan Qijie³

(¹Biology Department, South China Normal University, Guangzhou 510631;

²School of Life Science, Zhongshan University, Guangzhou 510275;

³Futian National Nature Reserve, Shenzhen 518048)

Abstract Relatedness of importance values of dominant populations to the ecological factors in secondary succession of forest communities in Heishiding Nature Reserve, Guangdong Province, was analyzed by using relatedness degree of the gray system theory. The results showed that pioneer species, *Pinus massoniana*, *Cunninghamia lanceolata* and *Schima superba*, were mainly affected by transmittance in the communities. Other heliophytes such as *Schefflera octophylla*, *Meliosma fordii*, *Diospyros morrisiana* and *Symplocos adenophylla* were less affected by the environmental factors. The mesophytes, *Artocarpus styracifolius*, *Lithocarpus lohangwa*, *Machilus breviflora*, *Lindera chunii* and *Cryptocarya*

国家自然科学基金资助项目(39330040)

1998-10-08 收稿; 1999-07-27 修回

concinna, were mainly affected by the richness of species and density of the communities, while mesophytes such as *Ixonanthes chinensis* and *Altingia chinensis* were mainly affected by transmittance in the communities. The influences of the environmental factors on fifteen dominant populations in descending order were transmittance in communities, richness of species, density of communities and conditions of soil. Comprehensive influence of all environmental factors appeared greatly on the mesophytes as compared to other species.

Key words Forest communities; Secondary succession; Dominant populations; Ecological factors; Relatedness degree

优势种群与群落环境的相互作用是推动群落进展演替的主要原因之一, 土壤、生物、人类活动及火等非气候因子在群落演替中的重要作用已进行了多方面的探讨^[1-4]。灰色系统理论是我国学者邓聚龙教授提出来的^[5], 并在工农业生产、灾害预测和经济发展趋势预测等方面的应用取得满意的结果。在植被演替过程中可以把森林生态系统作为“灰色生态系统”看待^[6], 并已对群落演替中生态因子与优势种群特性的关系进行了灰色关联度分析^[4]。为了揭示黑石顶亚热带森林次生演替的主要动力, 本文采用灰色关联分析对次生演替中优势种群的特性及其群落环境的关联度进行了分析。

1 自然条件

黑石顶自然保护区位于广东省西部的封开县境内, 地处亚热带北缘, 北纬 23°27', 东经 111°53', 面积 4000 hm²。地质构造以泥盆纪花岗岩为主, 南沙涌一带局部地区为页岩构成。地形起伏大, 属低山山地地貌。海拔高度多在 150-700 m, 最高峰黑石顶高 927 m。东南高而西北低, 溪流众多。根据附近七星区气象站 1971 年至 1975 年的观测, 该区平均气温 19.6 °C, 最冷月均温 10.6 °C, 无霜期 297 d, 年降雨量 1743.8 mm, 降雨集中在夏半年(4-9月), 占全年的 79%, 相对湿度 80% 以上。因此, 该区属亚热带湿润季风气候。土壤类型有红壤, 赤红壤及山地黄壤, 750 m 以下为红壤和赤红壤, 750 m 以上为山地黄壤。因植被覆盖好, 水土流失少, 枯枝落叶多, 腐殖质相当丰富, 土层较厚, 土壤发育良好。880 m 以上是山地草甸土^[7]。黑石顶自然保护区的地带性植被是亚热带低山常绿阔叶林, 部分地段上分布有马尾松与阔叶树的针阔叶混交林, 局部分布次生性灌丛^[8]。

2 研究方法

2.1 样地的选择

为了进行次生演替的定位研究, 在船底窝、独田和鹤虱冲共选取 5 块样地, 总面积 12400 m²。根据以空间代替时间的原则, 选择黑石顶森林次生演替过程中演替初期的群落, 针阔叶混交林群落, 阳生性常绿阔叶林群落, 中生性常绿阔叶林早期群落和中生性常绿阔叶林中期群落共 5 个主要阶段的群落。1986 年对船底窝样地上的针阔叶混交林进行了皆伐火烧处理^[9], 到 1996 年皆伐裸地上恢复的以杉木、荷木和马尾松占优势的幼树群落为次生裸地恢复群落。1986 年在船底窝设立了针阔叶混交林固定样地, 目前以荷木、马尾松和杉木为优势。1986 年在船底窝设立了

阳生性常绿阔叶林固定样地, 目前以阳生性树种黄樟、泡花树和腺叶山矾为优势。1989年在独田设立了常绿阔叶林固定样地, 目前以小叶胭脂、福建青冈和硬叶稠占优势, 研究表明该群落处于中生性常绿阔叶林早期阶段^[10]。1993年在鹤虱冲设立了另一常绿阔叶林固定样地, 目前以阿丁枫、硬叶稠和短花序楠占优势的南亚热带山地常绿阔叶林。因受人为干扰少, 是保存最为完好的次生性常绿阔叶林, 根据现存植被的状况推断, 该群落处于中生性常绿阔叶林中期阶段。

2.2 群落环境条件测定

参照参考文献[11,12]的方法对群落光照, 土壤的理化性质如湿度, 有机质, 总氮, 总磷和pH等进行测定。

2.3 数据处理

优势种群与生态因子的相互关系采用灰色关联度分析。首先, 对各数列进行均值无量纲处理。即每列数据用该列数据的平均值去除, 求出一个新的数列。其次, 用下列计算公式^[13]求一个母因子数列对各个因子数列间的相关系数:

$$\xi_{ij}(k) = \frac{\Delta_{\min} + \zeta \Delta_{\max}}{\Delta_{ij}(k) + \zeta \Delta_{\max}}$$

$$\text{式中: } \Delta_{\min} = \min_j \min_k |Y_i(k) - X_j(k)|$$

$$\Delta_{\max} = \max_j \max_k |Y_i(k) - X_j(k)|$$

$$\Delta_{ij}(k) = |Y_i(k) - X_j(k)|$$

ζ 为分辨系数, 本文取 $\zeta = 0.1$, 则 $\xi_{ij} = [0.09, 1]$ 。最后, 用下列公式计算关联度:

$$r_{ij} = (1/N) \sum_{k=1}^N \xi_{ij}(k)$$

式中 r_{ij} 称为曲线 $\{X_j\}$ 对参考曲线 $\{Y_i\}$ 的关联度。

3 结果与分析

3.1 环境因子及其与优势种群的关联度

黑石顶森林次生演替各阶段群落优势种群的重要值及其环境资料见表1。优势种群与环境因子的关联度分析结果见表2。从表中 r 值可看出: 先锋种马尾松、杉木、荷木与各环境因子的关联度中主要受群落透光度的影响, 其次是土壤磷含量和有机质。阳生性树种鸭脚木、泡花树、罗浮栎和腺叶山矾等与各环境因子的关联度差异不大, 可见各环境因子对其影响相当。但其中可以看出受物种丰富度和群落密度的影响稍大些, 其次是透光度, 再次是土壤有机质。中生性树种小叶胭脂、硬叶稠、短花序楠、陈氏钓樟和黄果厚壳桂等与环境因子的关联度中受物种丰富度和群落密度的影响最大, 其次是土壤含氮量和有机质含量。而中生性种粘木和阿丁枫却与透光度的关联度最大。

马尾松等先锋种群是强阳生性种在演替过程中最早占领光照强烈的次生裸地, 且能占领群落中土壤环境较差的立地。其他阳生性树种大多在演替一开始就出现在次生裸地上, 且随演替

的发展一直持续至阳生性常绿阔叶林阶段, 成为群落中绝对优势种, 随着演替的进展其重要值又逐渐下降, 由于它们对环境因子没有特别的要求, 使其能长期地存在于演替各阶段的群落中。中生性种大多在群落中的物种组成较复杂, 土壤环境较适宜时才大量出现于演替系列中, 因此对群落中的生物环境和土壤条件要求较高。其中粘木和阿丁枫在黑石顶森林次生演替过程中仅出现在演替后期的中生性常绿阔叶林阶段, 因此表现出对演替后期群落中较低透光度的适应性。由此可见, 对演替过程中群落优势种与环境因子的关联度分析, 能较好地说明各优势种对群落环境的要求和适应。

表1 黑石顶森林次生演替过程中群落优势种群的重要值及其环境资料

Table 1 Importance values of dominant populations and the environmental conditions in the secondary succession of forest communities in Heishiding

种名 Species	演替群落 Communities				
	C1	C2	C3	C4	C5
1 马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	8.10	12.85	0.85	0.0	0.0
2 杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	23.06	10.38	4.33	0.0	0.0
3 荷木 <i>Schima superba</i>	20.76	27.15	1.17	0.16	0.9
4 鸭脚木 <i>Schefflera octophylla</i>	4.13	3.66	4.18	1.18	1.13
5 泡花树 <i>Meliosma fordii</i>	0.46	1.41	8.94	0.69	0.56
6 罗浮柿 <i>Diospyros morrisiana</i>	4.04	1.48	4.39	0.20	0.15
7 腺叶山矾 <i>Symplocos adenophylla</i>	2.08	3.68	16.64	2.35	0.9
8 黄樟 <i>Cinnamomum porrectum</i>	1.42	1.2	12.34	0.82	1.02
9 小叶胭脂 <i>Artocarpus styracifolius</i>	0.0	0.0	0.0	8.88	4.37
10 硬叶稠 <i>Lithocarpus lohanga</i>	1.95	2.72	2.51	6.25	7.37
11 短花序楠 <i>Machilus breviflora</i>	0.19	0.50	1.3	5.96	3.02
12 陈氏钩樟 <i>Lindera chunii</i>	0.89	0.71	0.42	2.63	5.25
13 黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	0.71	0.82	0.73	7.39	7.52
14 粘木 <i>Ixonanthes chinensis</i>	0.0	0.0	0.26	4.32	1.29
15 阿丁枫 <i>Altingia chinensis</i>	0.0	0.0	0.0	0.25	4.28
环境状况 Environmental condition					
群落透光度 (%) Transmittance in communities	45.64	21.46	5.62	1.93	5.57
物种丰富度 Richness of species	52	56	71	73	69
群落密度 (ind./100 m ²) Density of communities	52.1	55.4	46.7	46.4	74.5
土壤含水量 (%) Moisture content of soil	26.9	30.15	25.52	33.10	27.33
土壤 pH 值 pH of soil	4.75	4.44	4.50	4.34	4.40
土壤有机值 (%) Organic matter content of soil	4.52	4.98	3.65	3.90	4.30
土壤含 N 量 ($\mu\text{l L}^{-1}$) N content of soil	212	219	238	243	233
土壤含 P 量 ($\mu\text{l L}^{-1}$) P content of soil	8.77	9.30	7.13	6.90	8.05

C1: 次生裸地恢复群落 Restored community in secondary barren

C2: 针阔叶混交林 Mixed coniferous and broad-leaved forest

C3: 阳生性常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest dominated by heliophytes

C4: 中生性常绿阔叶林 (早期) Evergreen broad-leaved forest dominated by mesophytes (early stage)

C5: 中生性常绿阔叶林 (中期) Evergreen broad-leaved forest dominated by mesophytes (middle stage)

表2 黑石顶森林次生演替中群落优势种群与环境因子的关联度(r)

Table 2 The degrees of relatedness between dominant populations and environmental factors in secondary succession of Heishiding forest

因子集 Factors	群落透光度 X ₁	物种丰富度 X ₂	群落密度 X ₃	土壤含水量 X ₄	土壤 pH 值 X ₅	土壤有机值 X ₆	土壤含 N 量 X ₇	土壤含 P 量 X ₈
Y ₁ 马尾松	0.5898	0.2394	0.2696	0.2663	0.2709	0.2861	0.2549	0.2886
Y ₂ 杉木	0.8672	0.3042	0.3822	0.3918	0.3589	0.4784	0.3372	0.4684
Y ₃ 荷木	0.5342	0.2042	0.2294	0.2288	0.2343	0.2480	0.2188	0.2510
Y ₄ 鸭脚木	0.5828	0.6873	0.6691	0.6234	0.5444	0.6027	0.5853	0.5718
Y ₅ 泡花树	0.4637	0.3267	0.3048	0.3002	0.3106	0.2959	0.3143	0.2998
Y ₆ 罗浮柿	0.3764	0.2457	0.2245	0.2211	0.2505	0.2286	0.2397	0.2374
Y ₇ 腺叶山矾	0.5204	0.5226	0.4809	0.4546	0.4766	0.4461	0.4873	0.4540
Y ₈ 黄樟	0.4629	0.3004	0.2786	0.2778	0.2827	0.2724	0.2881	0.2751
Y ₉ 小叶胭脂	0.4751	0.6819	0.6905	0.6109	0.5998	0.6108	0.6315	0.6017
Y ₁₀ 硬叶稠	0.4268	0.6996	0.6861	0.6701	0.5754	0.5696	0.6267	0.5483
Y ₁₁ 短花序楠	0.3783	0.4390	0.3637	0.5138	0.4697	0.4574	0.4559	0.4529
Y ₁₂ 陈氏钓樟	0.4223	0.6044	0.5959	0.5650	0.6353	0.5875	0.6365	0.5467
Y ₁₃ 黄果厚壳桂	0.3818	0.4278	0.4309	0.4104	0.3845	0.3837	0.4034	0.3755
Y ₁₄ 粘木	0.5059	0.4762	0.4234	0.5013	0.4720	0.4662	0.4747	0.4605
Y ₁₅ 阿丁枫	0.4047	0.2701	0.2901	0.2617	0.2646	0.2689	0.2654	0.2701

X₁— Transmittance in communities; X₂— Richness of species; X₃— Density of communities; X₄— Soil moisture; X₅— Soil pH; X₆— Organic matter in soil; X₇— N in soil; X₈— P in soil; Y₁ to Y₁₅ are plant species as shown in Table 1 in numbering sequence.

3.2 主导因子分析

关联度分析, 很难从任一行或任一列的关联度来找出一个绝对的主导因子, 这是因为每个植物种群的生长特性都是多因素作用的结果。通过对子因子集和母因子集的关联度平均值进行分析, 可以找出相对的主导因子^[3]。

设: $\bar{r}(i) = (1/15)(r_{1j} + r_{2j} + \dots + r_{15j})$, 则有 $[\bar{r}(1), \bar{r}(2), \bar{r}(3), \dots, \bar{r}(8)] = [0.4928, 0.4286, 0.4213, 0.4189, 0.4087, 0.4135, 0.4146, 0.4068]$ 。存在 $\bar{r}(1) > \bar{r}(2) > \bar{r}(3) > \bar{r}(4) > \bar{r}(7) > \bar{r}(6) > \bar{r}(5) > \bar{r}(8)$, 结果表明: 在 8 个环境因子中, 对次生演替各阶段群落中优势种群影响最大的相对主导因子是群落的透光度, 然后依次为物种丰富度、群落密度、土壤湿度、土壤 N 含量和有机质、土壤 pH 值和 P 含量, 即对优势种群影响最大的是群落的光照条件, 其次是种间相互关系, 再次为群落的土壤条件。

同样设 $\bar{r}(i) = (1/8)(r_{i1} + r_{i2} + \dots + r_{i8})$, 于是有: $[\bar{r}(1), \bar{r}(2), \dots, \bar{r}(15)] = [0.3082, 0.4485, 0.2686, 0.6084, 0.3270, 0.2530, 0.4841, 0.3048, 0.6128, 0.6003, 0.4413, 0.5742, 0.3998, 0.4725, 0.2870]$, 则: $\bar{r}(9) > \bar{r}(4) > \bar{r}(10) > \bar{r}(12) > \bar{r}(7) > \bar{r}(14) > \bar{r}(2) > \bar{r}(11) > \bar{r}(13) > \bar{r}(5) > \bar{r}(1) > \bar{r}(8) > \bar{r}(15) > \bar{r}(3) > \bar{r}(6)$ 。结果表明: 在优势种群中小叶胭脂、鸭脚木、硬叶稠受环境因子综合作用最大, 陈氏钓樟、腺叶山矾、粘木、杉木、短花序楠和黄果厚壳桂次之, 其中除杉木和鸭脚木外大都为中生性种。而大多数先锋种和阳生性种受环境因子的综合影响相对较小。因此随演替进展群落环境的改善, 中生性种逐渐取得绝对优势地位, 因为中生性种所需的环境相对先锋种和阳生性种来说更能反映南亚热带环境条件的特征。

4 讨论

群落的优势种与群落环境之间的相互作用是推动群落演替的主要原因。在黑石顶森林次生演替过程中次生裸地恢复阶段先锋种杉木和荷木是以萌生苗占领裸地，马尾松以种子侵入裸地，其它阳生性种和中生性种多以种子侵入裸地。此阶段杉木、马尾松和荷木等先锋种的种间相互竞争主要表现在光照条件上，由于次生裸地上强烈均匀的光照条件避免了先锋树种间的直接竞争，主要表现为先锋种与裸地环境的相互作用，优势种间并未形成一定的种间关系，因此恢复初期的裸地环境条件特别是光照条件成为制约各物种在群落中发生和发展的主要动力。在针阔叶混交林阶段，因群落光照的减弱，先锋种马尾松、杉木和荷木之间形成了剧烈的种间竞争，因群落内荷木大量出现使光照减弱导致对针叶树生长不利，特别是针叶树幼苗的更新因光照较弱而无法完成，同时先锋种与阳生性种间也形成了一定的种间竞争，阳生性种在竞争中处于优势地位而大量发展，群落的演替主要是因群落物种丰富度和群落密度的增加使群落光照逐渐减弱而导致针叶树在竞争中处于劣势地位。因此针阔叶混交林阶段群落光照随群落物种丰富度和群落密度的增加而逐渐减弱是引起演替进展的主要动力。阳生性常绿阔叶林阶段，阳生性种在竞争中取代先锋种，但由于群落中光照再次下降和土壤条件的进一步改善，阻碍了阳生性种的生长和更新，中生性种因适应此阶段的群落环境而大量发展，因此阳生性常绿阔叶林阶段群落环境的改善而造成对阳生性种自身生长和更新的不利影响，为后来的中生性种生长更新创造了适宜环境，是群落演替的主要动力。在中生性常绿阔叶林阶段，中生性种间形成了复杂的种间关系，各优势种表现出与土壤因子的关联度较大，林内中生性种的幼苗更新良好。因此中生性常绿阔叶林阶段优势种间多样化的种间关系，种群与群落环境的相适应，是推动中生性常绿阔叶林群落进一步演替发展的主要动力。

参考文献

- 1 Connell J H, Slatyer R O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 1977, 111(292):1119-1144
- 2 Pickett S T A, Collins S L, Armesto J J. Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Rev*, 1987, 53: 335-371
- 3 安树青, 王峥峰, 朱学雷等. 土壤因子对次生森林群落演替的影响. *生态学报*, 1997, 17(1):45-50
- 4 刘玉成, 杜道林, 岳泉. 缙云山森林次生演替中优势种群的特性与生态因子的关联度分析. *植物生态学报*, 1994, 18(3): 283-289
- 5 薛建辉. 灰色局势决策在林下间作物组合中的应用. *生态学杂志*, 1991, 10(2):32-35
- 6 文剑平. 灰色系统理论及其方法在森林生态系统研究中的应用. *生态学杂志*, 1986, 5(5):57-60
- 7 王伯荪, 刘雄恩. 黑石顶自然保护区的植被特点. *生态科学*, 1987, (合刊):1-18
- 8 刘雄恩, 王伯荪. 黑石顶自然保护区植被分类系统和主要类型分布. *生态科学*, 1987, (合刊):19-34
- 9 李鸣光, 陆阳, 余世孝等. 黑石顶森林生态系统动态演替的定位研究报告. *生态科学*, 1987, (合刊):67-82
- 10 陈章和, 王伯荪, 张宏达. 黑石顶自然保护区南亚热带常绿阔叶林生物量与生产量研究 II. 马尾松生长分析. *中山大学学报(自然科学版)*, 1993, 32(4):81-86
- 11 中科院南京土壤研究所. 土壤理化分析. 上海: 上海科学技术出版社, 1978
- 12 南京农学院主编. 土壤农化分析. 北京: 农业出版社, 1990
- 13 邓聚龙. 灰色预测与决策. 武汉: 华中工学院出版社, 1986