

森林群落稳定性与动态测度

年龄结构分析

彭少麟

(中国科学院华南植物研究所)

摘要 本文在实例分析研究的基础上,认为森林群落中的年龄结构分析可以用于测度群落的稳定性和动态。用群落的年龄结构图,以及群落各年龄级物种多样性的测定和比较,进而来测度森林群落的稳定性和动态。方法较简便,效果明显,可加以广泛应用。

森林生态系统的稳定性,实际上是以森林群落的稳定性为基础的。森林群落的稳定程度,是群落中各种群关系的综合表现,是种群自身调节以及种间竞争和联结的集中反映。因此,森林群落的稳定程度和机制研究受到生态学家们的广泛重视。同时,在森林的经营管理和开发利用上,是以兼顾到生态效益、社会效益和经济效益为原则,做到近期与远期收益的结合和产值的永续增长为目标的,为此,森林群落的稳定程度是应首先考虑的问题。显然,测度森林群落的稳定性和动态有较大的理论意义和应用价值。但是,由于森林群落的稳定性是个极为复杂的问题,虽然不少学者做了大量的工作,但仍仅停留于定性研究阶段或理论研究阶段。我们试图在森林群落稳定性和动态的定量测度方面做些探讨。本文从群落的年龄结构分析入手,以此来测度森林群落的稳定性和动态。

一、研究实例

1. 取样 研究的森林群落样地分别选取于广东亚热带范围的鼎湖山、南昆山、黑石顶、莽山、鸡公坑等地共10个森林群落^[2-9],概况见表1。

取样依据“南亚热带常绿阔叶林群落最小面积为1200平方米左右”的结论^[11],乔木层用10×10平方米样方的形式,在群落中随机设取10—12个样方,尽量做到各样方坡向坡度的相似。草本层则用2×2平方米样方进行,设于乔木样方的右上角。

样地调查中,乔木层分为三个亚层,用以代表不同的年龄级。草本层包括乔灌木幼苗。记录乔木各亚层和草本层的种数和各个体的个体数。

2. 绘出群落的年龄结构图 用下式统计各立木层、草本层的结构比例(γ_j):

$$\gamma_j = \sum_{i=1}^S n_i / N \quad (j=1,2,3; \quad i=1,2,\dots,S) \quad \dots\dots (1)$$

式中S为第j亚层的种数, n_i 为第j亚层中第i个种的个体数,N为j亚层的总个体数(下各式同)。

华南师范大学陈章和老师,中山大学博士研究生陆阳、黄雅文及李鸣光老师提供部份野外取样数据,特此致谢。

表1 取样群落基本情况

群落编号	群落名称	立木层样地面积(米 ²)	草本层样地面积(米 ²)	取样处海拔高度(米)	地点	经度	纬度	年平均降雨量(mm)	年平均温度(℃)
1	乳阳鸡公坑常绿阔叶林群落	1000	10×(2×2)	1250	广东乳源县	113°14'	24°48'		
2	莽山常绿落叶混交林群落	1000		600—1200	湘粤交界莽山、湖南临武、宜章	112°30'	24°30'	南坡约1700—2000	20
3	莽山常绿针、阔叶混交林群落	1000		1300—1800	广东乳源、乐昌、阳山、连县	113°30'	25°15'	北坡明显减少	
4	黑石顶山地常绿阔叶林群落	1000		500—700	广东封开县黑石	111°45'	23°27'	1500	20
5	黑石顶山地常绿针阔叶混交林群落	1000		650—750	顶自然保护区				
6	南昆山常绿阔叶林毛栲群落	1200	12×(2×2)	800—900	广东龙门、增城、从化南昆山	114°38'	23°37'	2172	20.8
7	南昆山常绿阔叶林小红栲群落	1200	12×(2×2)	750—950					
8	鼎湖山常绿针叶林马尾松群落	1200	12×(2×2)	250	广东肇庆市鼎湖山自然保护区	112°34'	23°10'	1600	21.4
9	鼎湖山常绿针、阔叶混交林群落	1200	12×(2×2)	250				~	
10	鼎湖山常绿阔叶林厚壳桂群落	1200	12×(2×2)	250				2200	

根据统计结果, 绘出各群落的年龄结构图(图1)。

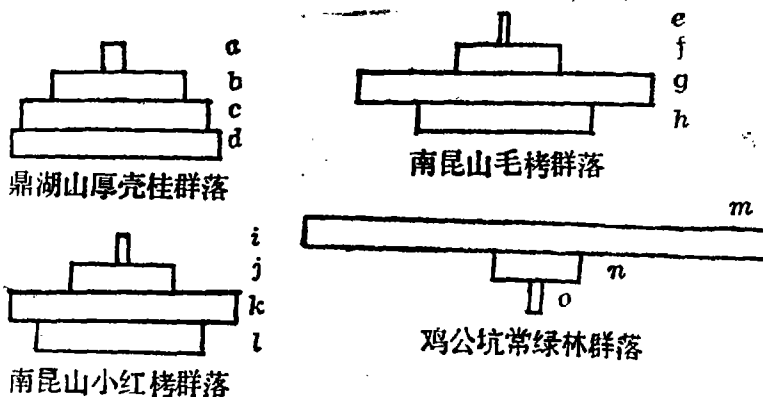


图1 几个森林群落的年龄结构图

a. 5.1%; b. 24.8%; c. 34.1%; d. 36.0%; e. 1.8%; f. 15.4%; g. 51.2%; h. 31.5%; i. 2.6%; j. 18.7%; k. 41.2%; l. 37.3%; m. 82.4%; n. 15.7%; o. 2.0%。

考虑到在一般情况下乔木的幼苗有较大的死亡率, 而对群落结构有影响的主要为三层立木层, 故本文分析主要考虑立木级的三个层次。

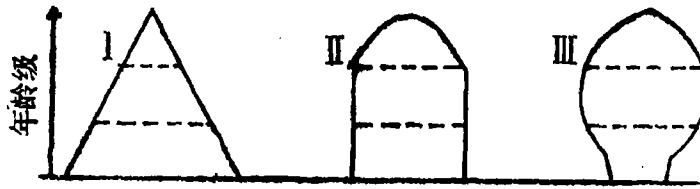


图2 不同类型的种群中年龄结构的比较

I. 增长种群：有许多幼年个体，补充率大于死亡率，种群继续扩大；II. 稳定种群：补充率大致等于死亡率，种群的大小趋于稳定；III. 衰退种群：大多数个体已经过了生殖年龄，种群的大小趋向减少。（引自Kormondy, 1969）

3. 物种多样性指数的应用 物种多样性与群落的稳定性有一定联系。作为度量物种多样性的指数有不少。但在森林群落的应用以 Shannon-Wiener 指数较简便有效^[7,9]。现试用该指数来对森林群落的物种多样性进行研究，以期揭示该指数在表征群落稳定性上的作用。其测定依据以下公式：

$$D = - \sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i \dots\dots\dots (2)$$

$$\text{或：} D = 3.3219(\lg N - \frac{1}{N} \sum_{i=1}^S n_i \lg n_i) \dots\dots\dots (3)$$

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。当物种的数目增加，已存在物种的个体分布越均匀时，此不定性都明显增加^[11,13]。

根据(3)式，测定各森林群落的物种多样性指数（表2），以及群落各年龄级（层次）

表2 十个森林群落的物种多样性

群落编号	群落名称	乔木层			草本层		
		种数 S	总个体数 N	物种多样性指数	种数 S	总个体数 N	物种多样性指数
1	乳阳鸡公坑常绿阔叶林群落	48	206	4.45	16	468	2.99
2	莽山常绿落叶混交林群落	54	1172	1.96			
3	莽山常绿针、阔叶混交林群落	82	3752	2.18			
4	黑石顶山地常绿阔叶林群落	50	346	4.57			
5	黑石顶山地常绿针、阔叶混交林群落	31	225	4.28			
6	昆南山常绿阔叶林毛栲群落	95	1037	5.37	54	323	4.06
7	南昆山常绿阔叶林小红栲群落	118	783	4.84	50	260	5.02
8	鼎湖山常绿针叶林马尾松群落	2	93	0.35			
9	鼎湖山常绿针、阔叶混交林群落	35	2773	2.86	28	314	3.42
10	鼎湖山常绿阔叶林厚壳桂群落	49	716	4.02	26	313	3.02

的物种多样性指数(表3)。

为了更好的揭示群落动态发展过程年龄结构的变化,将30年前后的资料进行比较,寻求其变化规律(表4)。

表3 森林群落各层次的物种多样性指数

群落名称	第一亚层	第二亚层	第三亚层	草本层
乳阳鸡公坑常绿阔叶林群落	4.51	3.53	3.19	2.99
南昆山常绿阔叶林毛栲群落	3.51	4.54	4.84	4.06
南昆山常绿阔叶林小红栲群落	3.08	4.60	5.44	5.02
黑石顶山地常绿阔叶林群落	3.34	4.28	6.12	
黑石顶山地针、阔叶混交林群落	2.17	3.28	4.42	
鼎湖山常绿针、阔叶混交林群落	1.11	3.67	3.94	3.42
鼎湖山常绿阔叶林厚壳桂群落	3.35	3.79	4.13	3.02

表4 森林群落演替过程各层次物种多样性指数的变化

群落名称	取样时间	第一亚层	第二亚层	第三亚层
鼎湖山常绿针、阔叶混交林群落	1955	0.92	3.13	4.01
	1963	1.04	3.01	3.86
	1984	1.11	3.67	3.94
鼎湖山常绿阔叶林藜蒴、厚壳桂群落	1955	1.96	3.37	3.87
	1963	2.33	3.92	3.69
	1984	2.94	3.86	4.17
鼎湖山常绿阔叶林厚壳桂群落	1955	2.55	3.34	3.55
	1963	3.00	3.39	3.87
	1984	3.35	3.79	4.13

二、讨 论

1. 生态学依据 森林群落的稳定程度和发展趋向,是受群落内外诸种生态学因素所决定。但是不管如何多方面的因素的影响,影响的原因何等复杂,最终是以群落中各种群的变化来作为承受其结果的表达。因此,在群落的发展过程中,群落结构也不断变化着,相应的种群结构也不断变化,而最明显可见地从年龄结构的变化反映出来。至于相对稳定的森林群落,也有相应稳定的种群结构。从种群发展过程可以观察到这样的规律,种群具有一个“正常的”或“稳定的”年龄分布,而实际年龄分布的改变倾向于这种分布。一旦达到稳定的年龄分布,出生率或死亡率的超常增加,只能引起暂时的变化,种群能自然回复到稳定状态^[12]。这种规律是由于种群的稳定性及反馈机制所支配而产生的。因此我们可以推论,相对稳定的森林群落应有相对稳定的种群结构,因而有相对稳定的年龄结构,这是本文工作的生态学依据。

2. 群落的年龄结构图分析 简单的解释图1中各群落的概况,南昆山的二个森林群落是处于发展中的群落^[4],若有良好的保护,在自然条件下的动态是向其气候顶极群落演替。鼎湖山厚壳桂群落是具400多年历史的自然林,该群落是相对稳定的群落类型,虽然它的种群结构仍有动态变化,例如群落中为数不多的阳性性高大乔木正在衰亡,但总的说该群落是接近相对稳定的中生化的气候顶极群落类型^[2,7,8]。而鸡公坑常绿阔叶林却是过熟林,已处于衰退阶段。比较图1和图2可以发现,处于不同稳定程度的森林群落的年龄结构图与种群的年龄结构图相近。这应该不是偶然的巧合,而是有内在的生态学原因的。群落的发展变化是以各个体的变化,以及增减来实现的,年龄结构正是变化的依据。

3. 物种多样性指数应用效果 群落的物种多样性和复杂性导致群落稳定性的观点受到大多数生态学家的肯定^[10-16]。这是因为群落包含了更多的种类,它们之间就容易形成较为复杂的相互关系,其营养通道能有更多的途径,从而使群落随着其中各物种保持相对的平衡状态而趋于稳定。但是,由于影响物种多样性的原因太多,而且不同的群落类型在其相对稳定时又具有不同的物种多样性指数值,因而使利用该指数值来度量群落的稳定性和发展趋向,虽有一定的作用,却效果不明显。若依据鼎湖山森林群落的演替模式^[2,8],应是群落8→群落9→群落10的方向演替;从表2可以看出,其多样性指数值依次增大。这表明在群落的演替过程物种多样性指数会递增。但指数值只有当相同的群落类型进行有序的比较时才有明确的结论,若单独测定一个群落的物种多样性却很难对群落的稳定性和动态作出结论。例如表2中南昆山的2个常绿阔叶林的物种多样性指数高于莽山的2个阔叶林群落,并不说明前者比后者更为稳定。实际上后者的稳定性高于前者。这是因为两地的群落的结构类型不同。群落2 1000平方米样地中总个体数1127株,但苦竹占860株,这样苦竹左右着森林群落的结构,使群落的均匀度很低,物种多样性指数也低。这说明物种多样性指数在这方面应用的缺陷。

但是,若测定群落中不同年龄级的物种多样性,则可以看到不同稳定程度的群落,其各层次的物种多样性呈现出一定的规律。从表3中看出,鼎湖山厚壳桂群落属于相对稳定的群落,其各年龄级的物种多样性显现相对的一致;处在发展阶段的南昆山常绿阔叶林,其指数值随其年龄级的增大而减少;而处于衰退阶段的过熟林,鸡公坑的常绿阔叶林却随其年龄级的递小,物种多样性指数值也随之下降。表4也显示,森林群落在自然演替过程中逐步趋向稳定的方向,其各层次的多样性指数值也趋向一致。这些结果表明**对于单独的任一群落,可以通过测定群落中各年龄级(层次)物种多样性,进而来测度森林群落的稳定性和发展趋向。**

分析图1和表3,发现各层次的物种多样性指数与群落的年龄结果是相互一致的,这反映了二者具有密切的联系。但二者在生态学意义上显然是两回事。在一般情况下,具高的物种多样性指数除包含较多的个体数外,尚含有较多种数,和各种的个体多度的均匀程度等方面的生态学意义。群落年龄结构图的缺陷正好是只反映了不同年龄级的个体数,而没反映种数以及种的多样度的均匀程度。同时在本文的群落年龄结构测定中,将一个层次当作一个年龄级,由于各种群中有些具有生活型的差异,故这种做法显然并不很准确,而仅是近似的描述。因此,单纯用年龄结构图来测度群落的稳定性和动态,在某些群落中(例如具高的物种多样性的和复杂性的热带雨林、季雨林和亚热带常绿阔叶林群落中),有时效果会不佳。而通过测定森林群落各层次物种多样性,进而来测度森林群落的稳定性和动态的方法没有上述缺点,是可广泛应用的方法。

三、结 论

森林群落的稳定性和动态研究具有较大的理论和实际应用意义。因此,有必要寻找定量测度森林群落的稳定性和动态的方法。森林群落的年龄结构是群落变化发展的内在依据,因此,通过对森林群落年龄结构分析,可以测度群落的稳定性和动态。

本文研究结果表明:

1. 用群落年龄结构图来表征群落的稳定性和动态有一定的作用。群落的年龄结构图与

表现种群稳定性和动态的年龄结构图相近似。

2. 在一定条件下,群落的物种多样性指数可以用作反映群落稳定性和动态的定量指标。随着群落稳定性的增高,群落的物种多样性指数递增。

3. 可以通过对森林群落各层次的物种多样性指数的比较来测度群落的稳定性和动态。处于相对稳定的群落,其各层次的物种多样性指数趋于一致;处于发展中的群落,各层次的物种多样性指数从上而下递增;处于衰退对程的群落则相反,各层次的物种多样性指数从下而上递增。

以上结论来自对广东亚热带范围里的森林群落的研究结果,是否具有普遍意义,尚需继续深入研究。

参 考 文 献

- [1] 王伯荪等, 1982: 南亚热带常绿阔叶林的取样技术, 植物生态学与地植物学丛刊, 6(1), 51—61页。
- [2] 王伯荪等, 1985: 鼎湖山森林群落分析V、群落演替, 中山大学学报, (自然科学版), 第3期。
- [3] 马曼杰, 1982: 封开县黑石顶自然保护区的森林群落, 生态科学, 第1期, 45—58页。
- [4] 陈章和等, 1983: 广东南昆山自然保护区森林群落, 生态科学, 第1期, 18—29页。
- [5] 张宏达, 1982: 从莽山森林探讨南岭亚热带常绿林的特征, 华南农学院学报, 第1期, 1—16页。
- [6] 赵志模等, 1984: 生态学引论, 科学技术文献出版社重庆分社, 13—15, 194—205页。
- [7] 彭少麟等, 1983: 鼎湖山森林群落分析I, 物种多样性, 生态科学, 第1期, 11—17页。
- [8] 彭少麟等, 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, 总第三集。
- [9] 彭少麟等, 1983: 广东亚热带森林群落物种多样性, 生态科学, 第2期, 98—104页。
- [10] Chapman, S. B. (阳含熙等译), 1981: 植物生态学的方法, 科学出版社, 77—78页。
- [11] Cox, G. W. (蒋有绪译), 1979: 普通生态学手册, 科学出版社, 120—128页。
- [12] Odum, E. (孙儒泳等译), 1981: 生态学基础, 人民教育出版社, 33—36, 258—260, 139—148页。
- [13] Pielow, E. C. (卢泽愚译), 1978: 数量生态学导论, 科学出版社, 97—102页。
- [14] Kershaw, K. A. 1973, Quantitative and Dynamic Plant Ecology.
- [15] Whittaker, R. H. 1978: Communities and Ecosystem.
- [16] Whittaker, R. H. 1965: Dominance and diversity in land plant communities. Science 147: 250—260.

THE MEASUREMENT OF THE STABILITY AND THE DEVELOPMENTS OF FOREST COMMUNITIES ANALYSIS ON AGE STRUCTURE

Peng Shao-lin

(South China Institute of Botany, Academic Sinica)

Abstract According to the further analysis of the measured examples, this paper shows that the stability and the developments of forest communities can be measured with analysis on age structure of communities. The comparison to Shannon-Wiener diversity index of age structure hold good for exploring the stability and the development of forest community.