

鼎湖山气候顶极群落种间联结变化

彭李菁

(北京大学环境学院生态学系,北京 100871)

摘要:通过与前人工作的比较,研究鼎湖山地带性植被气候顶极群落种间联结 22a 来的变化。研究结果表明,经过了 22a,其种类结构尤其优势种类组成没有明显变化,这反映了厚壳桂群落处于演替的顶极阶段,其物种组成上具有相对的稳定性。现群落中的种间联结强度比 1984 年趋于缓和,高联结值的种对减少,完全正或负联结的种对,1984 年为 15,而 2006 年为 5;一般联结的种对大为增加,联结值 40 以下的 1984 年为约 1/2,而 2006 年为约 3/5 弱,表明群落的种群更趋向于独立分布而不是联结分布。生物竞争特性对种间关系有一定 I 的影响,主要原因是与物种对群落的选择和群落对生存物种的选择和淘汰有密切的关系。特别虫灾事件使该群落的群落结构有了较大的波动,但是群落的性质没有改变,反映了厚壳桂群落作为地带性气候顶极群落具有稳定性与较强的自我调节、自我恢复能力。整个群落的种群随时间进程趋向于独立分布,但这种分布趋势有其相对性,其中强独立分布(完全没有种间联结)的种群分布格局变弱,弱独立分布(只有微弱种间联结)的种群格局变强。

关键词:鼎湖山;气候顶极群落;种间联结

文章编号:1000-0933(2006)11-3732-08 中图分类号:Q145,Q948 文献标识码:A

Changes in interspecific association of the climatic climax vegetation from 1984 to 2006 in Dinghushan, Guangdong, China

PENGLi-Jing (Department of Ecology, College of Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China). Acta Ecologica Sinica, 2006, 26 (11): 3732 ~ 3739.

Abstract: By comparison with previous studies, I investigated the 22-year changes in interspecific association of the climatic climax vegetation in Dinghushan, Guangdong, China. The results showed that composition of species, especially dominant species, did not change significantly in the past 22 years (1984—2006), suggesting that the *Cryptocarya concinna*-*Cryptocarya chinensis*-*Castanopsis chinensis*-*Schima superba* community (*Cryptocarya* community for short, the same below) was at the phase of climax and relatively stable in species composition. There was a mitigation of interspecific association intensity in 2006 compared to that in 1984. Species pairs with high association coefficient (AC) value decreased in number, and the number of cases of absolutely positive or negative association value decreased from 15 to 5 during 1984—2006. However, the pairs with an AC value less than 40 increased from about 50% to 60% of total species pairs during the same period, indicating a transition of distribution pattern of dominant populations from aggregation to independence. Interspecific association was influenced by competition speciality in certain species, which was firmly related to the selection of species toward community and the natural selection of community toward species. I have no idea of this sentence. Please refer to English literature for confirmation. The characteristics of *Cryptocarya* community preserved even after special insect plagues had brought intense fluctuation to its structure, which indicates its structural stability and self-regulation ability. Populations in the whole community tended to distribute unattachedly (this should

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30670385)

收稿日期:2006-08-20; **修订日期:**2006-09-24

作者简介:彭李菁(1985~),女,广州人,从事生态学研究。E-mail:LJ.peng@water.pku.edu.cn

致谢:感谢北京大学环境学院方精云教授的悉心指导;鼎湖山自然保护区定位研究站点开放研究样地,黄忠良提供鼎湖山季风常绿阔叶林主要樟科树种 1982、1992、1999 和 2005 年的数据,杜彦君、黄玉佳、莫定升协助野外调查,特此致谢!

Foundation item: The project was financially National Natural Science Foundation of China (No. 30670385)

Received date: 2006-08-20; **Accepted date:** 2006-09-24

Biography: PENGLi-Jing, mainly engaged in ecology. E-mail:LJ.peng@water.pku.edu.cn

be an adv. instead of an adj.) along the process of development in spite of relativity: the strongly unattached distribution pattern (an absolutely unattached association) weakened, while the weakly unattached distribution pattern (a weak association) intensified.

Key words: Dinghushan; climax community; interspecific association

种间联结是指不同物种在空间分布上的相互关联性,通常是由于群落生境的差异影响了物种的分布而引起的^[1,2]。森林群落中植物种之间的联结性是群落的重要数量和结构指标,是群落结构形成和演化的重要基础^[3-9]。黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)-厚壳桂(*C. chinensis*)-锥栗(*Castanopsis chinensis*)-荷木(*Schima superba*)群落(简称厚壳桂群落,下同)为地带性顶级群落,是南亚热带地带性常绿阔叶林植被的典型代表^[10,11]。其群落中的种间关系已有一些研究报告,揭示了群落中各种群的地位及其相互关系^[1,2,12]。本研究通过测定优势种的种间联结性并与以前的研究结果进行比较,分析该群落的种间关系随演替过程所发生的变化,并试图揭示在演替进程中群落结构的动态变化特征。此外,物种的种间联结关系受多方面因素的影响,其中生物本身的竞争特性及特殊事件,如虫灾与灾难性天气等对种间关系也会产生显著影响,本文也将予以探讨。

1 方法

1.1 研究地概况与样地设定

研究地点位于广东省中部鼎湖山自然保护区,东经 112°30'39"~112°33'41",北纬 23°09'21"~23°11'30",属南亚热带季风湿润气候,冬夏气流交替明显,热量丰富。年均总辐射 3727.8MJ·m⁻²·a⁻¹,光合有效辐射量 1799.8MJ·m⁻²·a⁻¹。年均气温为 19.2℃;最热月是 7 月份,25.9℃;最冷月是 1 月份,11.0℃。雨量充沛,年降水量 1878.3mm,70%集中在 4~8 月份。偶有灾害性天气发生,如雷暴、冻害和台风。基岩为泥盆系的厚层砂岩、砂页岩,土壤类型主要有赤红壤和黄壤。保护区面积约有 1200hm²,分布着多种植被类型。其中原生自然植被季风常绿阔叶林主要分布于庆云寺至三宝峰,这是地带性气候顶级群落,本文主要研究该群落的种间关系变化。

研究取样于 2006 年 7 月 21 日在季风常绿阔叶林厚壳桂群落中进行。该群落第 1 层冠层不连续,主要大树为锥栗,其次为荷木;第 2 层树种主要有厚壳桂、黄果厚壳桂等;第 3 层主要由云南银柴(*Aporosa yunnanensis*)组成^[13]。取样地海拔 300m 以下为赤红壤,海拔 300m 以上样地多为黄壤,厚度一般为 60~90cm,表层有机质含量 2.94%~4.27%。取样系从庆云寺以下到三宝峰沿样带取样。从海拔 100m 开始,每隔海拔高度 100m 取 5 个 10m×10m 的样方,分成相邻格子 2 个 5m×10m 的样方进行调查;海拔 400m 以上每隔海拔高度 50m 取 5 个 10m×10m 的样方(10 个 5m×10m 的样方)。共获 24 个 100m² 或 48 个 50m² 的样方,样方的分布和数量与 1984 年相同。

1.2 测定方法

调查 15 个优势种在各样方中是否出现;依据调查数据,采用 2×2 联列表形式排列,并计算种对间的 a(种 A 与 B 共同出现)、b(只有种 A 出现)、c(只有种 B 出现)、d(种 A 与 B 均无出现)数据矩阵,即种间联结测定的基础数据。种的联结性测定是着眼于两个种的个体在样方中共同存在与否来确定的。显著正联结种的分布表现为集群,显著负联结则表现为个体的隔离。集群的生态解释是两种个体的互利或微环境的取向趋同。隔离则是因两种个体的相克或微环境的取向差异大。

本研究采用联结系数(AC)进行测定。联结系数的变化幅度是在物种共同出现最大可能情况下是 +1,最小可能情况下是 -1。此系数值为 0,则表示在实测的各处种出现频度基础上,它们共同出现的频度正是由于概率所期望^[15]。联结系数的正确计算取决于联列表内数值的相关性。按如下公式测定,并将联结系数值 AC 排列为半矩阵(semi-matrix)表达种群联结或相互关系。

$$AC = \frac{(ad - bc)/(a + b)(b + d)}{(ad - bc)/(a + b)(a + c)} \quad bc > ad, d > a$$

$$\frac{(ad - bc)/(d + b)(d + c)}{(ad - bc)/(a + b)(a + c)} \quad bc > ad, d < a$$

另外选取 χ^2 值测定方法作为参考,有助于修正联系数因物种的特殊分布现象(如样地分布频度极小)造成的偏差。

1.3 比较分析

本项研究主要是探讨地带性顶极群落随时间进程种间关系的变化情况。为前后比较的科学性,上述的取样地点、取样数量和测定方法均与王伯荪等^[1,14,15]和彭少麟等^[2]测定方法完全相同。

2 结果与分析

2.1 群落中主要优势种群的数量动态

野外调查的频度统计结果列于表 1。从整个群落来看,经过了 22a,其种类结构尤其优势种类组成没有明显变化,这反映了厚壳桂群落处于演替的顶极阶段,其物种组成上的稳定性。然而各优势种的数量特征是有变化的,不同物种的波动趋势有差异。根据表 5 所作的频度分析,樟科的中生性建群种数量波动变化较大。黄果厚壳桂出现频度由 100%降为 84%,陈氏钓樟由 84%降为 22%,而厚壳桂出现频度经历了从 72%降为 20%后回升到 40%。厚壳桂群落经历了自 1985 年起的一场樟翠尺蛾(*Thalassodes quadraria*)的虫害,樟科植物大量死亡,引起的群落优势种数量剧烈变化在此长期调查的数据对比中有所反映。而不同的樟科植物之间在虫灾后恢复的程度不同。阳生性先锋种在群落中的频度相对增加,主要由于中生性建群种遭受虫灾枯死,或高大乔木在亚热带灾害性天气中死亡,增加的林窗使阳生性的先锋种得以在局部发展,椎栗的频度由 30%增加为 68%,荷木的频度由 18%增加至 72%。另一些中生性建群种,如云南银柴,九节经历了数量由增长与回复的过程,而阳生性先锋种红皮紫椴经历了数量由下降至回复的过程。另一些整个群落分布的基本种:柏拉木与黄叶树数量下降,在样地调查结果亦显示其分布生境缩窄,其原因具体在下文对竞争对种间关系影响的讨论中将进行阐释。上述主要优势种群的数量变化分析显示,群落存在偏离稳态的循环演替过程,数值存在成倍的变化,说明群落优势种群数量波动较为剧烈。

表 1 厚壳桂群落主要优势种 22a 频度变化

Table 1 The change of frequency of dominant species in Cryptocarya community in 22 years

物种编号 Species No.	物种出现的样方数 Total quadrat number of existing species			出现频率 Frequency(%)		
	1984	1999	2006	1984	1999	2006
S1 黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	50	46	42	100	92	84
S2 厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensi</i>	36	10	20	72	20	40
S3 荷木 <i>Schima superba</i>	9	23	36	18	46	72
S4 椎栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	15	18	34	30	36	68
S5 云南银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	27	34	20	54	68	40
S6 柏拉木 <i>Blastus cochinchinensis</i>	41	28	17	82	56	34
S7 黄叶树 <i>Xanthophyllum hainanense</i>	29	26	15	58	52	30
S11 九节 <i>Psychotria rubra</i>	9	22	12	18	44	24
S12 陈氏钓樟 <i>Lindera chunii</i>	42	19	11	84	38	22
S14 红皮紫椴 <i>Craibiodendron kwangtungense</i>	29	16	28	58	32	56

2.2 群落中种间联结的变化

种间联结系数测度群落中的种间联结结果记于表 2。从种间联结系数的测定结果可以看出,在 15 个优势种的 105 个种对组合中,有 61 对是正联结,44 对是负联结。相比于 1984 年测定的种对正联结为 50,负联结为 55,有一定变化。从联结系数为正值可以知道两个种对环境的差异有相似的反应,而联结系数为负值说明两个种所需的环境条件不同或是一个种存在对另一个种不利而产生排斥。

表 2 厚壳桂群落主要优势种种间联结矩阵表

Table 2 The coefficient matrix of interspecific association of dominant species in Cryptocarya community

种编号 Species No.															
S2	7.2														
S3	5.7	4													
S4	14.3	5	8.6												
S5	- 61.3	20	- 42.9	- 30											
S6	- 9.1	23.4	- 37.7	- 20	50.17										
S7	- 4.8	1.5	- 13.1	- 53.8	16.19	8.6									
S8	- 14.3	- 11.1	12.7	15	2.2	- 38.5	8.6								
S9	- 14.3	- 19.3	- 79.8	- 39.5	12.2	14.1	- 47.3	- 23.8							
S10	2.3	36	- 43.5	- 10	13.18	10.7	5.5	0.8	20.3						
S11	2.1	5.2	10.8	- 10	1.8	7.4	12.6	1.8	- 100	- 100					
S12	- 2.7	13.8	4.6	- 4.5	6.3	0.8	10.2	6.3	- 37.7	- 27.3	22.2				
S13	20	11.1	- 71.4	12.5	33.33	36	7.7	- 9.68	42.9	100	- 6.7	27.3			
S14	13.3	- 7.7	35.8	25	- 59	- 50.8	- 29	39.39	- 36	- 100	34.5	61.2	- 23.8		
S15	5.3	7.1	12.2	6.8	- 75.8	- 100	0.2	13.51	- 100	- 12.7	- 56	- 13	- 6.67	20.2	
	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15

进一步比较各种对的联结系数绝对值,从表 3 可看出群落随着时间的进程,现群落中的种间联结强度比 1984 年趋于缓和。高联结值的种对减少,完全正或负联结的种对,1984 年为 15,而 2006 年为 5;一般联结的种对大为增加,联结值 40 以下的 1984 年为约 1/2,而 2006 年为约 3/5 弱。表明群落的种群更趋向于独立分布而不是联结分布。该群落中所调查的优势种种对间不存在显著或极显著的联结性,说明他们之间不存在互利或相克的关系或对微环境截然不同的需求,彼此相对独立地利用共处生境中不同的非限定性资源。可见顶极群落中生境高度分化、物种组成相对稳定。

表 3 厚壳桂群落种间联结强度 22a 变化

Table 3 Intensity change of interspecific association in Cryptocarya community in 22 years

联结系数绝对值 Absolute values of AC	0 < AC	20	20 < AC	40	40 < AC	60	60 < AC	80	80 < AC	100
1984 年种对 Species pairs in 1984	24		31		17		10		23	
1999 年种对 Species pairs in 1999	52		25		16		5		7	
2006 年种对 Species pairs in 2006	63		22		9		5		6	

表 4 厚壳桂群落主要优势种 X² 值测定矩阵表

Table 4 The X² mensuration matrix of interspecific association of dominant species in Cryptocarya community

物种编号 Species No.															
S2	1.129														
S3	0.02	0.063													
S4	1.1016	0.1	0.094												
S5	8.817	1.161	7.771	4.9											
S6	0.698	1.181	7.987	2.727	13.54										
S7	0.502	0.063	1.49	12.67	1.189	0.094									
S8	1.024	0.593	2.013	2.5	0.024	2.539	0.027								
S9	2.141	0.701	16.09	4.89	1.024	1.341	1.65	0.903							
S10	0.179	0.372	4.505	0.698	2.515	0.913	0.024	0.134	1.065						
S11	0.025	0.014	3.571	0.774	0.034	0.083	0.401	0.034	3.889	3.217					
S12	0.377	0.109	0.286	0.369	0.071	0.106	0.162	0.071	1.154	0.826	1.04				
S13	1.8	1.896	4.84	0.125	0.474	0.23	0.035	0.759	0.056	0.67	0.67	0.04			
S14	1.44	0.559	10.5	3.787	13.99	8.355	2.745	2.708	2.015	9.257	0.6	3.39	1.383		
S15	1.238	0.001	4.187	0.722	6.612	8.511	0.137	0.951	4.192	0.527	2.3	0.45	0.674	5.96	
	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15

χ^2 检验测度群落中的种间联结结果记于表 4。通过 χ^2 检验发现,在调查群落中,15 个主要优势种的 105 个种对组合中,有 24 对是显著联结,81 对为弱联结。中生性建群种多呈独立分布,即与大部分物种间呈弱联结关系。其趋势与种间联结系数测定的结果基本一致。

2.3 竞争对种间关系的影响

厚壳桂群落绝对联结的种对 7a 间的变化比较记于表 5。与 1999 年的测定结果比较,完全负联结的种对,在 1999 年主要体现在 3 方面: 对生态资源的竞争,如第二层的中生性建群种与第一层的阳生性优势种 S4 椎栗和 S3 荷木之间(S1-S3-;S1-S4-); 对生态资源的竞争,如第二层的优势种与第三层的优势种(S1-S5-);

分布生境的差异性,如种低海拔与高海拔物种之间对环境的反应不同(S5-S15-)。而在 2006 年,b,c 所体现的关系仍可观察到(S1-S5- -61.3;S5-S15- -76),a 中所体现的关系则有较大改变。其体现中生性建群种与阳生性树种之间的正联结关系(S1-S3-5.7,S1-S4-14.3,2006),可能的原因为樟科树种经历了虫灾而产生数量波动,构成群落的种类之间在波动后达到协调,生态位彼此分化的结果。这可以从另外两种樟科植物,S2 厚壳桂与 S12 陈氏钓樟,分别与 S3 及 S4 结成的种对联结指数变化同样可以看出(S2-S3- -20,S2-S4- -44.5,S12-S3- -56.5,S12-S4- -10.5,1999;S2-S3- 4,S2-S4- 5,S12-S3- 4.6,S12-S4- -4.5,2006)。而比较 3 种樟科植物与群落内可形成竞争的物种种对间相互关系的变化强度,可见同一科内的中生性建群种本身的竞争特性也有区别,但在群落结构经历波动的过程中物种分布与种间关系演变的趋势是相同的。

在 2006 年,完全负联结的种对主要体现:物种的竞争性对种间联结的影响。(S9-S11- 10.7,S10-S11- -9.1,S9-S15- -19.0,S10-S14-58.3,S6-S15- -17.4,S6-S14- -66.5,1999;S9-S11- ,S10-S11,S9-S15-,S10-S14- ,S6-S15-,S6-S14- -50.8,2006)。S9 白颜树为海拔 300m 以上第三层优势种,S6 柏拉木与 S11 九节为整个群落分布的基本种,S10 鸭脚木在 1984 与 1999 年的测定结果中与高海拔优势种聚集联结,S14 红皮紫菱为高海拔优势种,S15 光叶红豆为带先锋种性质的高海拔优势种。而根据 2006 年群落种间联结的样地调查结果,S10 鸭脚木出现样方频度很小(10%),并都集中在 300m 以下样地,研究结果比较特殊,不利于阐述其与其它优势种之间关系的生态学意义;白颜树仅在海拔 300m 以下样地分布,九节仅出现在 250m 以上样地中,柏拉木集中分布在 350m 以下的样地中,在海拔较高的区域(>300m),生境条件变化较为激烈,小生境的分化较低海拔地区要小,因而循环演替过程中物种竞争产生的生态位分化较为明显,不同物种在不同生境中的竞争特性由此可反应出来。如白颜树与柏拉木在高海拔地区的竞争能力在群落波动变化的过程中有一定变化,分布地有向下迁移的趋势;九节的分布有明显的向上迁移的趋势,体现出其在低海拔生境中竞争力不如在高海拔地区。

综合上述分析,生物竞争特性对种间关系的影响究其原因与物种对群落的选择和群落对生存物种的选择和淘汰有密切的关系。海拔较高的地区与低海拔地区生境条件的不同使物种间竞争关系体现出不同的面貌。

2.4 特别事件对种间关系的影响

虫害爆发属于一种自然干扰。从 1985 年开始,樟翠尺蛾连续 4a 的爆发严重危害了樟科植物的生存,并对群落中物种组成结构产生很大的影响,并影

表 5 厚壳桂群落绝对联结的种对 7a 间的变化

Table 5 The change of species pairs in *Cryptocarya* community that absolutely positive or negative associated in 7 years

1999 年种对 Species pairs in 1999		2006 年种对 Species pairs in 2006	
S1-S3	—	S6-S15	—
S1-S4	—	S9-S15	—
S1-S5	—	S9-S11	—
S2-S5	+	S10-S11	—
S5-S15	—	S10-S13	+
		S10-S14	—

表 6 鼎湖山季风常绿阔叶林主要樟科树种密度(株/m²)变化(含幼苗)*

Table 6 The change of density of species belonging to Lauraceae in the monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghushan Biosphere Reserve

物种 Species	1982	1992	1999	2005
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	281	200	244	80
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	42	16.2	1	38
陈氏钓樟 <i>Lindera chunii</i>	3	3.9	1	23

* 1982 与 1992 是在同一块样地;1999 是 1hm² 样地的数据,其中包括 1982 样地;2005 为 20 hm² 大样地的数据;但幼苗灌木仅取样 100 m²;黄忠良,2006 Personal communication, Huang Zhongliang, 2006

响到群落的波动过程^[16]。

南亚热带地带性植被季风常绿阔叶林群落在鼎湖山的永久样地在经历了 1985 年起爆发的虫灾至初步恢复时期与恢复时期群落物种组成及优势种数量的变化。从数据上看,虫灾的爆发对该群落的结构和组成变化产生了很大的影响。而植物群落对昆虫群落的侵害有一定反馈与自我调节作用,樟科中的优势种植物种群数量在多年的下降后有一定恢复,每一种植物因自身的竞争特性不同其恢复程度亦不一样。植被为昆虫提供食源和栖息环境,植被的变化将引起昆虫种群数量动态变化,而昆虫种群数量的动态变化又影响植被的结构组成,它们之间互为反馈。

将本次工作测定结果,与黄忠良^[16]研究结果(表 5)对比分析,樟科虫灾对厚壳桂群落重要中生性建群种与阳生性树种及先锋树种的种间关系变化产生了很大的影响。其可能的解释为:樟科树种经历了始于 1985 年的樟翠尺蛾虫灾,在昆虫种群与植物种群均剧烈波动的阶段成年树种死亡数量很大。在 1999 年,昆虫种群与植物种群间的反馈关系进入稳定阶段,樟科植物在合适条件下新萌发的个体与阳生性物种及先锋种形成激烈的竞争。7a 内,随着群落循环演替的不断进行,物种之间的正关联程度不断地增大,其原因与物种对群落的选择和群落对生存物种的选择和淘汰有密切关系。2006 年,基于样地调查数据所作的种间联结分析反映群落波动至稳定阶段,其构成群落的种类之间达到协调,生态位彼此分化,对非限制性资源达到合理分配,表现出明显的正关联特性。

樟翠尺蛾爆发后,经过一定时间,森林生态系统通过内部的调节和反馈,对外界干扰有了一定的适应能力,樟翠尺蛾的种群数量得到有效的控制,其种群与樟科植物种群之间的平衡得以建立。由此可以看出厚壳桂群落作为地带性气候顶级群落具有稳定性与较强的自我调节、自我恢复能力。樟科虫灾事件使该群落的群落结构有了较大的波动,但是群落的性质没有改变。

其它一些特殊事件,如南方灾害性天气造成的第一层高大乔木死亡亦对群落结构造成影响。南亚热带湿润季风型气候给鼎湖山带来丰沛雨水的同时,也带来了灾难性的天气(如雷暴和台风)。当灾害性天气,如雷暴,造成第一层高大乔木的死亡导致了林窗的产生,这也促进群落其它阳生性树种的发展,参见表 1 数据及数据分析。但随着林窗的恢复,一部分阳生性树种被淘汰,中生性树种又开始发展。如此循环往复,这就是林窗更新动态过程。另外,台风也加速了老弱病残树种的死亡(如遭受虫害的樟科植物的风倒),在一定程度上加速群落循环演替过程,造成种间关系变化及群落结构波动。

2.5 群落独立分布结构的变化

以上分析表明相对于种群间的联结分布,整个群落的种群随时间进程趋向于独立分布。但这种分布趋势有其相对性,事实上是强独立分布(完全没有种间联结)的种群分布格局变弱,弱独立分布(只有微弱种间联结)的种群格局变强,在数据分析过程种观察到一个现象。体现在种间联结种对的联结指数绝对值大大减小,即联结指数绝对值小的种对大大增加,绝对值大的种对减少(表 3)。

弱独立分布格局变强可以通过种间联结星座图的变化看出。由 1984 与 1999 年的图形可知,该群落可划分为两个亚群落,且分化明显。第二、三层立木中的优势种表现为 300m 以上与 300m 以下的不同的聚集联结。从图 12006 年星座图看,总体趋势是集群分布格局减弱,群落种间关系强度减弱,亚种群的分化不明显,星座图中的物种数减少,且指示强联结关系的有许多为整个群落分布的基本种,见图中 S3 荷木, S11 九节等种群,另为生境波动变化较大的物种,在新的分布区域产生的强联结关系如 S10 鸭脚木,还有 S9,海拔 300m 以上第三层优势种白颜树,及 S13 光叶山黄皮、S15 光叶红豆这两个带先锋种性质的高海拔集群分布的种群。

强独立分布格局变弱,体现在具有强的联结关系的物种从前为各层优势种或中生性建群种,而渐变为优势种中整个群落均匀分布的基本种,即对生境异质性不敏感并不具有先锋种和建群种性质的物种。

对独立分布强度的讨论与研究数据分析结果可以很好地吻合,并能对探讨顶级群落结构变化提供一个新的角度。强独立分布格局变弱,弱独立分布格局变强可以作为顶级群落结构趋于均匀与稳定的一种理论指示。

3 结语

综合上述分析,可知处于演替顶极阶段的厚壳桂群落整体的物种结构相对稳定,但各种群经历着一定数量与结构变化,群落经历着循环演替及结构波动的过程。群落中所有优势树种的分布均在集群和独立分布间波动变化,并在波动变化过程中集群度递减,群落结构趋于均匀。随着优势树种集群度递减的扩散,优势树种种的种间联结关系也波动式由强变弱,种间联结性变弱。

从本次研究中多项数据对比与讨论的结果可见,顶级群落的生态过程是复杂的,整体的物种结构相对稳定,但种群结构却是在动态变化中。对鼎湖山的厚壳桂群落 22a 间种间联结变化的测定,表明种群结构与种间关系是波动变化的,甚至个别优势种群因为特殊原因经历了强烈的变化,但是整个群落的顶级性质并未因此而受影响。其结果充分支持彭少麟提出的生态顶级理论^[11]。该理论提出顶级群落的 6 方面特征,其中指出:在自我维持的范围内,顶级群落中的种群会有数量的波动。

种间联结(物种联结性)在概念的定义上指不同物种在空间分布上的相互关联性,体现物种间的竞争关系及对生境分化的反应。但是目前为止,有关群落中物种间关系发生的具体机制是不清晰的,种群内部物种间相互关系机制可能有密度决定的因素,而不同种群的物种间相互关系则包括对生态资源的竞争,及不同物种通过改变生境造成的相互影响,这些机制可否通过定量化来确定,如何确定,如何设计实验或取样进行定量研究,这些都是值得探讨的问题。此外,种群内密度主导的种内关系变化定量研究,在边缘生态系统中用数量模型模拟种间关系变化,验证随机死亡的假设,对生境异质性与种间关系变化相互作用关系的探讨等^[17-21],也是种间关系研究中应以特别关注的问题。

References:

- [1] Wang B S, Peng S L, Analysis on the forest communities of Dinghushan . Species association. Acta Sci Nat Univ Sunyatseni, 1983, (4) :27 ~ 35.
- [2] Peng S L, Zhou H C, et al. Studies on the changes in interspecific association of zonal vegetation in Dinghushan. Acta Botanica Sin, 1999, 41 (11) : 1239 ~ 1244.
- [3] Zhang J C, Chen L, et al. Research on the change trend of dominant tree population distribution patterns during development process of climax forest communities. Acta Phytocool Sin. , 1999, 23(3) .
- [4] Howard Lauren F, Thomas D. Lee, Temporal patterns of vascular plant diversity in southeastern New Hampshire forests. Forest Ecology and Management. 2003, 185: 5 ~ 20.
- [5] Guo ZL, Ma YD et al. Biodiversity of tree species ,their populations 'spatial distribution pattern and interspecific association in mixed deciduous broad-leaved forest in Changbai Mountains. Chin J Appl Ecol, 2004, 15(11) .
- [6] Zhou X Y, Wang B S, Li M G, 2000, Analysis of interspecific associations in secondary succession forest communities in Heishiding Natural Reserve. Acta

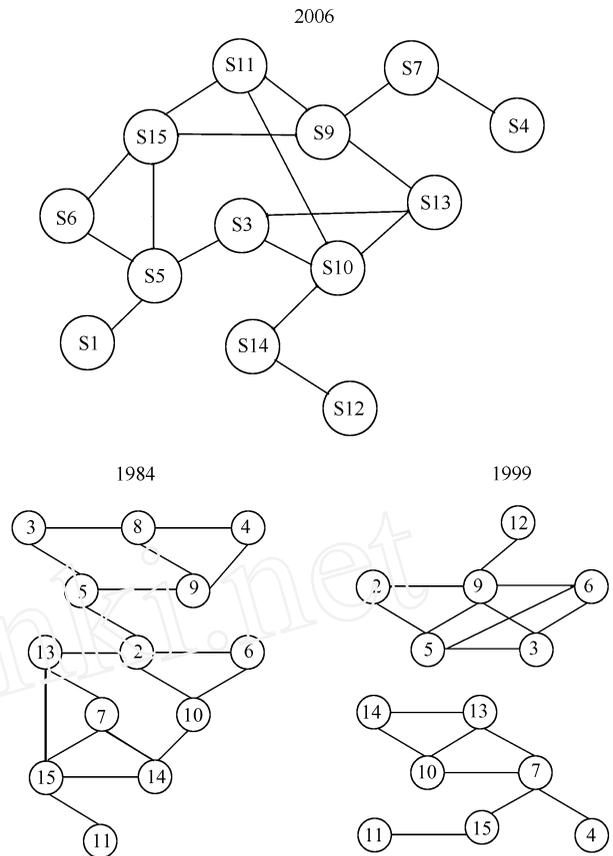


图 1 厚壳桂群落优势种的种间联结星座图

Fig. 1 Interspecific association constellation of dominant species in *Cryptocarya* community

2006 年数据星座图中, S5、S6、S9、S10 和 S12 为低海拔分布物种(300m 以下), S3、S14 和 S15 为高海拔分布物种(250m 以上), 1984、1999 年数据来自彭少麟(私人通讯), 数字 1~15 为物种

In the figure showing the research result in 2006, S5, S6, S9, S10 and S12 represents the species distributing in lower districts (less than 300m), while S3, S14 and S15 represents the species distributing in higher districts (more than 250m). The data of 1984, 1999 are from Peng Shaoling, 1 ~ 15 are species

- Phytoecol Sin, 24(3) : 332 ~ 339.
- [7] Guo Z H, Zhuo Z D, Chen J, *et al.*, 1997. Interspecific association of trees in mixed evergreen and deciduous broadleaved forest in Lushan Mountain. Acta Phytoecol Sin, 21(5) : 424 ~ 432.
- [8] Huang S N, Wang B S, *et al.* Dynamics of associations between tree species in a secondary tropical mountain rain forest at Jianfengling on Hainan Island, Acta Phytoecol Sin, 2000, 24(5) : 569 ~ 574.
- [9] Hughes J B, Roughgarden J. Aggregate community properties and the strength of species interactions. Proc National Acad Sci, 1997, 95 : 6837 ~ 6842.
- [10] Wang B S, Peng S L, Vegetation Ecology. Beijing: Chinese Environment Science Press, 1997.
- [11] Peng S L, Lower-subtropical Forest Dynamics. Beijing: Science Press, 1996.
- [12] Peng S L, Fang W, *et al.* The dynamics on organization in the successional process of Dinghushan *Cryptocarya* Community. Acta Phytoecol Sin, 1998, 22(3) : 245 ~ 249.
- [13] Wang B S, Peng S L. The measured technique of interspecific association of the lower-subtropical evergreen-broadleaved forest . exploration and revision on measuring formulas of interspecific association. Acta Phytoecol Geobot Sin, 1985, 9: 274 ~ 285.
- [14] Peng S L, Wang B S. The measured technique of interspecific association of the lower-subtropical evergreen-broadleaved forest . Sample technique. Tropical-Subtropical Forest Ecosystem, 1985, 4: 167 ~ 173.
- [15] Zhou X Y, Huang Z L, *et al.* Succession of the original *Castanopsis chinensis*-*Cryptocarya chinensis*-*Schima superba* community of monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghushan Nature Reserve. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(1) : .
- [16] Huang Z L. The interactions of population dynamics of *Thalassodes quadraria* and the plant community structure and climate factors in Dinghushan, Chinese Journal of Ecology, 2000, 19(3) : 24 ~ 27.
- [17] He F L, Richard P. Duncan, Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. Journal of Ecology, 2000, 88 : 676 ~ 688.
- [18] Stephen H. Roxburgh, Peter Chesson. A new method for detecting species associations with spatially autocorrelated data. Ecology, 1998, 79(6) : 2180 ~ 2192.
- [19] Little L R. Investigating competitive interactions from spatial patterns of trees in multispecies boreal forests: the random mortality hypothesis revisited. Canadian Journal of Botany/ Revue Canadien de Botanique, 2002, 80(1) : 93 ~ 100.
- [20] Jonathan M. Levine, Complex interaction in a streamside plant community, Ecology, 2000, 81(12) : 3431 ~ 3444.
- [21] Philippe Choler, Richard Michalet, Ragan M. Callaway, Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. Ecology, 82(12) : 3295 ~ 3308.

参考文献:

- [1] 王伯荪, 彭少麟. 鼎湖山森林群落调查 . 种间联结. 中山大学学报, 1983, 4: 27 ~ 35.
- [2] 彭少麟, 周厚诚, 郭少聪, 黄忠良. 鼎湖山地带性植被种间联结变化研究. 植物学报, 1999, 41(11) : 1239 ~ 1244.
- [3] 张家城, 陈力, 等. 演替顶极阶段森林群落优势树种分布的变动趋势研究. 植物生态学报, 1999, 23(3) .
- [5] 郭忠玲, 马元丹, 等. 长白山落叶阔叶混交林的物种多样性、种群空间分布格局及种间关联性研究. 应用生态学报, 2004, 15(11) .
- [6] 周先叶, 王伯荪, 李鸣光. 广东黑石顶自然保护区森林次生演替过程中群落的种间联结性分析. 植物生态学报, 2000, 24(3) : 332 ~ 339.
- [7] 郭志华, 卓正大, 陈洁, 等. 庐山常绿阔叶、落叶阔叶混交林乔木种群种间联结性研究. 植物生态学报, 1997, 21(5) : 424 ~ 432.
- [8] 黄世能, 黄伯荪, 等. 海南岛尖峰岭次生热带山地雨林树种间的联结动态. 植物生态学报, 2000, 24(5) : 569 ~ 574.
- [10] 王伯荪, 彭少麟著. 群落生态学. 北京: 中国环境科学出版社, 1997.
- [11] 彭少麟著. 南亚热带森林群落动力学. 北京: 科学出版社, 1996.
- [12] 彭少麟, 方炜, 等. 鼎湖山厚壳桂群落演替过程的组成和结构动态. 植物生态学报, 1998, 22(3) : 245 ~ 249.
- [13] 周小勇, 黄忠良, 等. 鼎湖山季风常绿阔叶林原锥栗-厚壳桂-荷木群落演替. 生态学报, 2005, 25(1) .
- [14] 彭少麟, 王伯荪. 南亚热带常绿阔叶林种间联结测定技术 . 取样技术. 热带亚热带森林生态系统, 1985, 4: 167 ~ 173.
- [15] 王伯荪, 彭少麟. 南亚热带常绿阔叶林种间联结的测定技术. 植物生态学与地植物学学报, 1985, 9: 274 ~ 285.
- [16] 黄忠良. 樟翠尺蛾种群动态与植物群落及气候因子的关系. 生态学杂志, 2000, 19(3) : 24 ~ 27.