

广东亚热带森林群落的生态优势度^{*}

彭少麟

(中国科学院华南植物研究所)

摘 要

本文应用Simpson优势度指标,测定广东亚热带14个森林群落的生态优势度。对测定结果深入分析,说明了生态优势度指标在森林群落分析上有较大的意义,可以衡量不同的群落类型,作为群落分类的辅助指标;能反映群落生境变化对群落结构的影响,以及说明森林群落演替过程群落结构的变化;广东亚热带森林在自然状况下向气候顶极群落的演替过程中,生态优势度指标逐渐下降。

本文还进一步探讨生态优势度的生态学涵义。说明生态优势度指标的群落生态学意义,指出与物种多样性指数、群落均匀度在概念上的联系与差别,以及三者在应用上的异同。

生态优势度(ecological dominance),或称为集中优势度(dominance concentration)是综合群落中各个种群的重要性,反映诸种群的优势状况的指标,是群落结构的一个度量值,在群落学研究方面已有广泛的应用。由于不同地区、不同类型、不同演替阶段的群落具有不同的生态优势度,因此生态优势度也有可能作为定量指标应用于森林经营管理,森林资源的合理开发利用,以及资源的评价等方面。

本文通过对广东亚热带森林群落生态优势度指标的测定,探讨该指标在广东亚热带森林群落的应用和效果,以及其生态学涵义。

一、取 样

研究的森林群落样地,分别选取于鼎湖山、南昆山、莽山、黑石顶、鸡公坑等地共14个群落。其概况见表1。

取样是在不同的群落类型中进行,尽量做到样地面积、坡向、坡度等的相近。用10×10平方米的样方进行,每个群落取样1,200平方米,个别为1,000或800平方米。

为说明群落结构在时空上的变化情况,于鼎湖山厚壳桂群落不同海拔高度150米、250米、400米处各取样1,200平方米;将厚壳桂群落、黎蒴-厚壳桂群落、马尾松-椎树-柯树群落27年前后的样地数据进行对照分析,测定这些群落经过27年演变优势度的变化情况。

二、方 法

1. 根据取样数据,用下式测定群落中各种群的重要值(I):

^{*} 本文在中山大学生物系王伯荪教授、华南植物研究所王铸豪研究员指导下完成。华南师范大学生物系陈章和老师,中山大学生物系李鸣光老师,博士研究生陆阳、黄雅文等提供部分野外取样数据,一并致谢。

$$I = \frac{(\text{相对密度} + \text{相对多度} + \text{相对显著度})}{300} \quad (1)$$

表1 14个森林群落的基本情况

Table 1 The situation of 14 forest communities

群落编号	群落名称	取样处海拔高度(米)	土壤	地点	经度	纬度	年平均温度(℃)	年平均降雨量(毫米)
1	鸡公坑常绿阔叶林红椴-甜槠-柯树群落	1,250	山地黄壤	广东乳源县	112°59'— 113°20'	24°23'— 25°23'	19.5	1,800
2	莽山常绿-落叶混交林群落	600— 1,200	山地黄壤	湘粤交界莽山、湖南临武、宜章	112°30'— 113°30'	24°30'— 25°15'	20	南坡约1,700— 2,000,北坡明显减少
3	莽山常绿针-阔叶混交林群落	1,300— 1,800	山地黄壤	广东乳源乐昌、阳山、连县				
4	黑石顶山地常绿阔叶林阿丁枫-小叶胭脂-福建青冈群落	500— 700	山地红壤	广东封开县黑石顶自然保护区	111°45'	23°27'	20	1,500
5	黑石顶山地常绿针阔叶混交林马尾松-白椎-壳菜果群落	650— 750	山地红壤					
6	南昆山常绿阔叶林毛栲-黑桫-密花树群落	800— 900	山地黄壤	广东龙门增城, 从化南山	114°38'	23°37'	20.8	2,172
7	南昆山常绿阔叶林小红栲-白椎-密花树群落	750— 950	山地黄壤					
8	鼎湖山沟谷雨林凸脉榕-鱼尾葵群落	30— 150	山地黄壤	广东肇庆市鼎湖山自然保护区	112°34'	23°10'	21.4	1,600— 2,200
9	鼎湖山河岸林水翁-蒲桃群落	100— 300	山地黄壤					
10	鼎湖山常绿阔叶林少叶黄杞-华润楠群落	600— 700	山地黄壤					
11	鼎湖山季风常绿阔叶林厚壳桂-黄果厚壳桂-椎树-柯树群落	250	250米上为山地黄壤下为山地红壤					
12	鼎湖山季风常绿阔叶林黎蒴-厚壳桂群落	250	山地黄壤					
13	鼎湖山针、阔叶混交林马尾松-椎树-柯树群落	250	山地黄壤					
14	鼎湖山针叶林马尾松群落	250	山地黄壤					

1) 群落2、3参阅参考文献张宏达(1982)一文。

2. 根据Simpson优势度指标测定各样地的生态优势度(C):

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

式中S为样地的种数, n_i 为第*i*个种的个体数, N为样地总个体数。本文用重要值代替个

体数(下同)。(2)式的意义为,在 N 个个体 S 个种的集合中,随机抽取两个个体并不再放回,两个个体属于相同种的概率。概率的高低衡量了优势度的高低。当集合为一个完全的总体时这时的 C 是一个严格的总体参数,没有抽样误差,为无偏估计量。但是,在实际应用上,显然我们很难将整个群落全部调查,而作为一个样地,仅是一个随机样本,这对 C 的计算只能用其估计量(C')。当然有不少学者也简单地将样本作为总体处理。

$$C' = \sum_{i=1}^s (n_i/N)^2 \quad (3)$$

3. 为说明优势度指标与物种多样性指数的关系,用Shannon-Wiener指数测定各样地的物种多样性(D):

$$D = - \sum_{i=1}^s P_i \log_2 P_i \quad (4)$$

$$\text{或: } D = 3.3219 (\lg N - \frac{1}{N} \sum_{i=1}^s n_i \lg n_i) \quad (5)$$

4. 为说明优势度指标与群落均匀度的关系,用下式测定各样地的均匀度(J):

$$J = (\lg N - \frac{1}{N} \sum_{i=1}^s n_i \lg n_i) / \{ \lg N - \frac{1}{N} [\alpha(s-\beta) \lg \alpha + \beta(\alpha+1) \lg(\alpha+1)] \} \quad (6)$$

式中 $\alpha = (N - \beta)/s$, β 为 N 被 S 整除以外的余数(彭少麟、王伯荪, 1983)。

三、结 果

根据野外调查数据和(1)一(6)式,测定结果归纳为表2、表3、表4。

表2 14个森林群落的生态优势度

Table 2 The ecological dominance of 14 forest communities

群落编号	群落名称	样地数 S	生态优势度 (3)式	物种多样性 (5)式	群落均匀度 (6)式
1	鸡公坑常绿阔叶林红椴-甜槠-柯树群落	48	0.141	4.451	81.443
2	莽山常绿针-阔叶混交林群落	82	0.299	2.187	48.781
3	莽山常绿-落叶混交林群落	54	0.384	1.961	30.839
4	黑石顶山地常绿阔叶林阿丁枫-小叶胭脂-福建青冈群落	50	0.093	4.579	80.998
5	黑石顶山地常绿针-阔叶混交林马尾松-白椎-壳菜果群落	31	0.139	4.288	86.486
6	南昆山常绿阔叶林毛栲-黑栲-密花树群落	95	0.084	4.846	70.364
7	南昆山常绿阔叶林小红栲-白椎-密花树群落	118	0.068	5.374	81.742
8	鼎湖山沟谷雨林白脉榕-鱼尾葵群落	15	0.360	2.414	26.091
9	鼎湖山河岸林水翁-蒲桃群落	31	0.219	2.799	40.366
10	鼎湖山常绿阔叶林少叶黄杞-华阔楠群落	24	0.101	3.859	46.196
11	鼎湖山季风常绿阔叶林厚壳桂-椎树-黄果厚壳桂-柯树群落	49	0.126	4.021	71.597
12	鼎湖山季风常绿阔叶林藜萌-厚壳桂群落	61	0.111	4.123	69.476
13	鼎湖山针、阔叶混交林马尾松-椎树-柯树群落	35	0.159	2.867	55.766
14	鼎湖山针叶林马尾松群落	2	0.852	0.354	5.300

表 3 厚壳桂群落不同海拔高度处生态优势度的变化¹⁾Table 3 The change of ecological dominance on varied highness above the sea in *Cryptocarya chinensis* Community

样方编号	海拔高度(米)	坡向	坡度	生态优势度(3)式	物种多样性(5)式	群落均匀度(6)式
A	150	北东30°	45°	0.127	3.56	64.38
B	250	北东32°	45°	0.126	4.02	71.59
C	400	北东30°	45°	0.096	4.57	79.41

1) 厚壳桂群落则为表1,2中群落11之简称,文中同。

表4 群落演替过程生态优势度的变化

Table 4 The change of ecological dominance with community succession

编号	群落名称	生态优势度(3)式		物种多样性(5)式		群落均匀度(6)式	
		1955年	1983年	1955年	1983年	1955年	1983年
a	鼎湖山针叶林马尾松群落	0.236	0.159	2.16	2.86	51.38	55.76
b	鼎湖山季风常绿阔叶林藜蒴-厚壳桂群落	0.128	0.111	4.22	4.12	67.41	69.47
c	鼎湖山季风常绿阔叶林厚壳桂-黄果厚壳桂-椎树-柯树群落	0.137	0.126	4.08	4.02	69.99	71.59

四、讨 论

1. 生态优势度指标的生态学涵义

1) 群落生态学意义 森林群落是由多个植物种群组成的,特别是热带、亚热带森林群落,种类繁多,结构复杂。从表2看出,鼎湖山两个常绿阔叶林群落分别有乔木种群49和61种,而南昆山常绿阔叶林群落竟有乔木种群118种。在群落中诸多的种群中,往往是少数种群控制整个群落并被称为生态优势种(ecological dominant)。一般说生态优势种在与其环境和与其他种群关系中达到生态上的高度成功,它们决定了群落内较大范围的生境条件,而这种条件是与之相结合的其他种类生长所必需的。这并不是说个体数量较为稀少的种类不重要,但是若把生态优势种群去掉,整个群落结构以及群落生境(例如微气候)将会引起重要的变化,而去掉一个非优势种,群落所能产生的变化很少;去掉一个稀有种,即群落几乎不会发生什么变化。因此,描述群落中各个种群的作用和地位十分重要,而生态优势度则是从群落整体去把各个种类的重要性总结为一个合适的度量值;生态优势度指标值高的表明群落仅有少数的优势种,反之则表明群落的优势度为多个种群居分,以此来表征群落结构特征,显然生态优势度指标具有明确的群落生态学意义,是衡量群落结构的定量指标。

应该指出,术语生态优势度的应用仍有模糊,许多学者将生态优势度仅仅作为种群重要值(甚至仅是盖度或显著度)或种群树术图解的同义词。因此,有必要强调术语生态优势度的群落学意义,确认作为群落学水平的名词。Whittaker(1965)考虑到这一点,将该术语改称为集中优势度。但是,鉴于该术语已在不少国家广泛应用,Odum(1977)仍将之称为群落生态优势度。对此,我们于研究时以及资料借鉴时应予以注意。

2) 与物种多样性指数的关系 物种多样性(species diversity)是群落的种群数、个

体总数以及各种群均匀程度的综合概念。物种多样性指数则是应用数学的方法来度量这三方面的数量指标,从而表征群落的组织结构水平及其生态学特征。将之与生态优势度指标的生态学涵义相比较,不难看出两者互有联系。从本文测定的结果看来,一般生态优势度指标高的其物种多样性指数较低。因此,许多学者将生态优势度指标与物种多样性指数互为并用,(1)、(2)式修改后作为Simpson多样性指数:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^j n_i(n_i - 1)/N(N - 1) \quad (7)$$

$$\text{或: } D = N(N - 1) / \sum_{i=1}^j n_i(n_i - 1) \quad (8)$$

$$\text{或: } D = 1 - \sum_{i=1}^j (n_i/N)^2 \quad (9)$$

我们认为,生态优势度指标与物种多样性指数虽有较为密切的联系,但在群落生态学上是两个不同的概念,两者不应混为一谈;两方面的值虽紧密相关,但不是简单的线性相关;应用(7)、(8)、(9)式来度量群落的物种多样性效果并不是很好。例如,当一个群落有3个种各有4个个体,这时应用(7)式 D 值为0.73;当该群落再增加 n 个各为一个个体的种群,这时 D 值变化微小。因此应用(7)、(8)、(9)式来度量群落的物种多样性不如(4)、(5)式好,而应用(2)、(3)式来度量群落的生态优势度,从本文结果看来是较理想。美国著名生态学家Odum也建议Simpson指数(3)式作为生态优势度指标,而用(4)、(5)式作为物种多样性指数。

3) 与群落均匀度的关系 群落均匀度(evenness)是指群落中各个种群多度的均匀程度。因此它是与生态优势度相反的概念。然而两个数值指标却没有互补关系,只能各从一定的角度去说明群落结构,而不能相互代替。

2. 生态优势度指标在群落分析上的应用

1) 不同群落类型的生态优势度 群落类型的多种多样,首先表现在其群落结构上。在垂直结构(层次)上的差异,则主要是由生态优势种群所决定。从表2可以看出不同的群落类型具有不同的生态优势度指标。鼎湖山常绿针叶林群落优势种特别突出,生态优势度很高;常绿针阔叶混交林群落(群落5、13)优势种增多,但少于常绿阔叶林,故前者的生态优势度仅略高于后者。在广东亚热带森林,生态优势度指标由针叶林→针阔叶混交林→纯阔叶林渐次递减。

值得一提的是芬兰较成功的依据灌木、草本甚至苔藓、地衣的优势度来进行群落分类。但从本文的结果看,具有高的物种多样性、结构复杂的热带亚热带森林群落,单纯以生态优势度作为群落分类的依据是较难有效的,然而却可将之作为群落分类的辅助指标。

2) 群落演替过程中生态优势度的变化 在植物群落发生演替过程中,群落向开敞—郁闭混合—相对密闭发展而形成植物群落的概貌,继而向发育初期—盛期—末期进行动态变化(逆行演替则反之)。演替过程以种群和生境变化为可见标志,而以优势种群的变化为主要特征。

从表4可以看出,植物群落演替过程中生态优势度指标缓慢变化着。因此,生态优势度

可以作为测定群落演替过程群落结构变化的指标。表 4 表现出这样的趋势，在广东亚热带，若森林群落在自然条件下向气候顶极群落演替，生态优势度指标值由高向低下降，直至群落相对稳定。

3) 生境变化对生态优势度的影响 现实的群落状况是植物种群相互作用以及与生境相互作用的产物。即使是相同优势种群的两个地段的植物群落，由于处置的生境条件有所差异，相应的结构也起一定的变化。从表 3 可以看到，厚壳桂群落于不同海拔高度处其生态优势度不同。就生境条件来说是海拔高度 250 米以下和以上其生态因子（例如湿度、温度、光强、土壤等）有所不同，该群落也因而构成二个生态组分。表 3 结果与物种多样性、种间联结性、聚类分析、排序等方法测定的结果相吻合（王伯荪等, 1983、1984、1985），在一定程度上表现了群落结构在垂直地带上的变化。

从表 1 可以看出，南亚热带森林群落的生态优势度比中亚热带的要低，这反映了群落结构在水平地带上的变化趋势，即随纬度的增高，群落的生态优势度也增高。

4) 生态优势度指标的比较 在(2)、(3)式中的参数值可以取不同的内容。Whittaker (1965) 进行生态优势度测定的参数值取种群生产量，测出阈值从只有一个优势种的红杉林的 0.99 起，到群落结构近似热带森林的 Smoky 山上的 Cove 森林群落的 0.12 值。本文采用种群重要值为参数值。参数值尚可用种数、个体数或盖度等。不管用何者的值，其结果所反映的趋势相近，但是其具体数值却不同。因此，进行群落结构比较时测定各个群落生态优势度用的参数值取的内容应一致，才能进行上述的比较。

五、结 论

1. 生态优势度是群落学水平的术语。生态优势度指标是综合群落中各种群重要性，用以反映群落结构特征的度量值。该指标与物种多样性指数关系紧密，但二者在生态学上是二个不同的概念；而与群落均匀度却是相反的概念。

2. 生态优势度指标在群落分析上的应用，可以用来反映群落类型的不同，群落结构的差异，群落演替的动态变化以及水平地带性和垂直地带性变化对群落结构的影响。本文测定结果表明，在广东亚热带范围里：

1) 生态优势度指标由针叶林→针阔叶混交林→纯阔叶林渐次递减；

2) 在自然状态下，森林群落向气候顶极群落演替过程中，生态优势度指标值由高向低下降，直至群落的相对稳定；

3) 生态优势度指标随纬度的增高而递增。

以上结果应该有普遍意义，这仍需深入研究。

附本文出现的植物种学名

黄果厚壳桂 *Cryptocarya concinna*

马尾松 *Pinus massoniana*

椎树 *Castanopsis chinensis*

柯树 *Schima superba*

藜蒻 *Castanopsis fissa*

厚壳桂 *Cryptocarya chinensis*

少叶黄杞 *Engelhardtia fengelii*

华润楠 *Machilus chinensis*

水翁 *Cleistocalyx operculatus*

蒲桃 *Syzygium jambos*

凸脉榕 *Ficus nervosa*

鱼尾葵 *Caryota ochlandra*

毛栲 *Castanopsis fordii*
 小红栲 *C. carlesii*
 阿丁枫 *Altingia chinensis*
 小叶胭脂 *Artocarpus styracifolius*
 福建青冈 *Cyclobalanopsis chungii*
 白椎 *Castanopsis fabri*

壳菜果 *Mytilaris laosensis*
 黑桤 *Eurya macartheyi*
 密花树 *Rapanea neriifolia*
 红椴 *Castanopsis hystrix*
 甜槠 *C. eyrei*

参 考 文 献

- 马曼杰 1982 封开县黑石顶自然保护区的森林群落. 生态科学 1:45—58.
 王伯荪、彭少麟 1983 鼎湖山森林群落分析Ⅰ. 物种联结性. 中山大学学报(自然科学版) 4:27—35.
 — 1985 鼎湖山森林群落分析Ⅱ. 物种相似性和聚类分析. 中山大学学报(自然科学版) 1:31—38.
 王铸豪、何道泉等 1982 鼎湖山自然保护区的植被. 热带亚热带森林生态系统研究 1:77—141.
 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 9:1—11.
 陈章和等 1983 广东南昆山自然保护区森林群落. 生态科学 1:18—29.
 彭少麟、王伯荪 1983 鼎湖山森林群落分析Ⅰ. 物种多样性. 生态科学 1:11—17.
 彭少麟、陈章和 1983 广东亚热带森林群落物种多样性. 生态科学 2:98—104.
 Chapman, S.B. (阳含熙等译) 1980 植物生态学的方法. 第77—80页. 科学出版社.
 Cox, G.W. (蒋有绪译) 1979 普通生态学实验手册. 第120—123页. 科学出版社.
 Odum, E.H. (孙儒泳等译) 1981 生态学基础. 第139—149页. 人民教育出版社.
 Simpson, E.H. 1949 Measurement of diversity. *Nature* 163:688.
 Whittaker, R.H. 1965 Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147:250—260.
 — 1978 *Communities and ecosystem*. 2nd ed.

ECOLOGICAL DOMINANCE OF THE SUBTROPICAL FOREST COMMUNITIES IN GUANGDONG

Peng Shaolin

(South China Institute of Botany, Academia Sinica)

The ecological dominance of 14 subtropical forest communities in Guangdong are measured in this paper. According to further research of the measured results, the use and the effect as well as the ecological meaning of ecological dominance index are explored.