

青杆林次生演替的生态位模型

THE NICHE MODEL OF SECONDARY SUCCESSION OF *PICEA WILSONII* FORESTS

青杆林被砍伐后若予以封禁保护,即开始较为迅速的恢复演替过程。此演替有似于苏卡乔夫所说的“群落发生演替”。本文中我们从演替参与种与群落环境之间的相互关系入手,研究青杆林的恢复演替;此处的“群落环境”是指随群落本身的形成而形成,随群落的解体(或变化)而消失(或变化)的内部环境。恢复演替过程的推移可看成是演替参与种与群落环境相互作用的结果。演替之初,随青杆(*Picea wilsonii*)、白桦(*Betula platyphilla*)、山杨(*Populus davidiana*)及其它植物的生长,群落环境渐次改变(光照减弱、湿度增高、温差变小等);改变了的群落环境又抑制白桦、山杨的生长,致使最终退出群落,而较耐荫和较喜湿的青杆却适于在此环境中生长,成为顶极群落的建群种。为描述此演替过程,先建立一般演替的生态位模型。

设有某一地段作为演替研究对象,并考虑有关的n个生态因子,则每一因子在该地段为一范围值,记为 $I_i = [a_i, b_i]$ ($i = 1, 2, \dots, n$)。此n个生态因子轴构成一个n维生态因子空间,则该地段生境可用此空间中的区域 $R = I_1 \times I_2 \times \dots \times I_n$ 来表示,称R为该地段的生态因子域。

在演替的初始时刻 t_0 ,该地段生境以生态因子域 R_{t_0} 来表示。在该地段有繁殖体的P个种组成种源集合 $S = \{S_1, S_2, \dots, S_p\}$,并设种 j ($j = 1, 2, \dots, p$) 的生态位可用函数 $f_j(x_1, x_2, \dots, x_n)$ (x_1, x_2, \dots, x_n 为生态因子数值) 来表示,则集合

$$N_j = \{X | f_j(x_1, x_2, \dots, x_n) > 0, X = (x_1, x_2, \dots, x_n)\}$$

可称之为种j的生态位域。

当有 $R_{t_0} \cap N_j \neq \emptyset$,时,种j可侵入该地段。对种源集合S中的各个种,依次取其生态位域与此地段生态因子域之交,若有 $N_{j1} \cap R_{t_0} \neq \emptyset, N_{j2} \cap R_{t_0} \neq \emptyset, \dots, N_{jk} \cap R_{t_0} \neq \emptyset$,则此k个种便是演替阶段的侵入种,集合 $C_{t_0} = \{s_{j1}, s_{j2}, \dots, s_{jk}\}$ 为侵入初期的群落种集合。这些种侵入后,便发芽、生长、繁衍、扩散,在此过程开始进行的即刻,就同步地发生该地段群落生境的变化,即生物环境的形成改变了所在的生境条件。如随着侵入种的生长,生物量的增加,群落内部光照降低,空气和土壤润湿度增加,温度变幅减小等。这种同步变化使该地段生态因子域在n维生态因子空间中产生位移。由此,使某些侵入种的生态位域与移动后的生态因子域的交集为空。比如,假定于时间 t_1 生态因子域移至 R_{t_1} ,使得侵入种集合中的种 j_2 和种 j_3 有 $R_{t_1} \cap N_{j2} = \emptyset, R_{t_1} \cap N_{j3} = \emptyset$,则此两个种被排斥出演替群落。而于种源集合 $S = \{S_1, S_2, \dots, S_p\}$ 中,有些种其生态位域与 R_{t_0} 之交为空,比如, $R_{t_0} \cap N_{j_{k+1}} = \emptyset, R_{t_0} \cap N_{j_{k+r}} = \emptyset$,但由于生态因子域由 R_{t_0} 移至 R_{t_1} ,而 $R_{t_1} \cap N_{j_{k+1}} \neq \emptyset, R_{t_1} \cap N_{j_{k+r}} \neq \emptyset$,于是种 $s_{j_{k+1}}, s_{j_{k+r}}$ 侵入该地段。这时该地段的群落种集合为

$$C_{t_1} = \{s_{j1}, s_{j2}, \dots, s_{jk}\} \cup \{s_{j_{k+1}}, s_{j_{k+r}}\} - \{s_{j2}, s_{j3}\}$$

这种由 $C_{t_0} \rightarrow C_{t_1}$ 的群落种集合的变化便是演替。群落种集合的形成与变更改变着生物环境,而变化着的生物环境又以排斥某些不适应种、接纳新的适应种的方式变更着群落种集合。这种互为因果的相互作用可

本文于1986年1月24日收到。

称之为群落种集合和生态因子的偶联效应，它是群落演替的内在机制。

然而这种生态因子域的位移和群落种集合的变更并不是无限地进行下去。对于种源集合 $S = \{S_1, S_2, \dots, S_p\}$ 来说，总有这样一些种（设为 $S_a, S_b, S_c \dots$ ），从生态因子域移至某一区域的时刻开始，它们的生态位域与生态因子域之交不为空。显然，经过足够长的生态学时间后，除了上述的种 S_a, S_b, S_c, \dots 之外，其余的种总会在生态因子域移至某一区域时其生态位域与该区域之交为空。这样，群落种集合便收敛于 $C_{\text{终}} = \{S_a, S_b, S_c, \dots\}$ ，演替即达顶极阶段。

用上述一般演替模型亦可描述青杆林恢复演替之过程。在此过程中，群落种集合的变化是由较喜光的类群渐次转换为较耐荫的类群，而群落环境变化的趋势是林内光照降低，土壤湿度增高。以甘肃榆中马衔山林区麻家寺沟的处于恢复演替阶段的白桦、山杨林及青杆、山杨、白桦混交林为例，随演替过程的推移，群落种集合由山杨、角榛子、水杆子、白莲蒿等较喜光的类群逐渐转换为由青杆、箭竹、及氏五加等较耐荫的类群所代替而达顶极。在整个演替过程中，林内光照（占全光照的百分比）变化趋势为：60% → 30% → 16% → 11% → 10%，相应地，林地土壤含水量为：21% → 26% → 43% → 57% → 61%。

在演替中，群落种集合中的各种植物的繁衍生长改变着群落环境（如光照和水分），群落环境的改变又迫使喜光的山杨、角榛子等退出演替，而青杆和箭竹等种一旦侵入林地则其生态位域与林地生态因子域之交永不为空而成为顶极群落的组分种。

结果与讨论

- (1) 青杆林的次生恢复演替过程是研究地段的生态因子域和群落种集合的偶联变化。
- (2) 种源集合中每个种参与演替的必要条件是其生态位域与该地段生态因子域之交不为空；而其被推出演替的必要条件是交集为空。
- (3) 演替顶极阶段的达到是由于群落种集合与生态因子域偶联变化的收敛。作为顶极群落种集合中一个种的必要条件是自生态因子域移至生态因子空间的某一区域的时刻起该种生态位域与生态因子域之交不为空。
- (4) 本文所研究的青杆林次生演替的具体过程是由两个因子影响而形成的。一是种与群落环境之间的相互影响，二是种源先后到达的顺序。该地段封禁后，其恢复演替过程不是一般认为的草本阶段→灌木阶段→小叶林阶段→青杆林阶段的典型模式，而是“同期发生”，即青杆白桦、山杨同时侵入、生长，最后林地郁闭度增大，光照减弱，山杨、白桦不能适应而被排斥。但在有些无青、种源的地段则发育为山杨、白桦林，一俟种源到达便开始青杆、白桦、山杨间的竞争演替。本文的演替系列即是这样形成的。
- (5) 生态因子域的变化对群落种集合的影响不仅是组分种的参入与退出，当然影响到集合中各种群的数量变化。如果考虑到群落种集合中各种群的数量增减，会使演替的生态位模型的研究更加具体深入。
- (6) 生态因子域是由该地段特有气候条件、地形、地貌及土壤等决定的生境条件和生物环境的综合，群落环境就是在该地特有生境条件的基础上由植物动物种的参加而综合形成的。

王刚 赵松岭

Wang Gang Zhao Songling

(兰州大学生物系)

(Department of Biology, Lanzhou University)