

常绿阔叶林中种群在群落中地位测度指标的探讨

A STUDY ON INDICES OF PUPULATION POSITION IN COMMUNITY OF EVERGREEN BROADLEAVED FOREST

方 炜 彭少麟

Fang Wei Peng Shaolin

(中国科学院华南植物研究所, 广州, 510650)

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou, China, 510650)

本文依据在广东鼎湖山^[1]和黑石顶^[2]自然保护区的南亚热带季风常绿阔叶林永久样地中的调查结果, 提出了反映种群在群落中功能地位的指标, 并进一步提出了反映种群在群落中的结构与功能综合指标。以期更好地测度常绿阔叶林中种群在群落里的作用与地位。

1 指标探讨

1.1 结构重要值 传统的植物群落学对种群在群落学中的地位是相当关注的, 通常是用优势度这个概念来表达。它不仅表征种群在群落中地位、作用的大小, 也是物种对该地段生境适应程度的标志。

优势度的求算最常用的是重要值(importance value), 它一直是描述种群在群落中重要性的常用指标。人们一般以相对多度(relative abundance)、相对频度(relative frequency)和相对显著度(relative dominance)的总和或平均值来表示。

$$\text{重要值 } IV(\%) = (\text{相对多度 } RA\% + \text{相对频度 } RF\% + \text{相对显著度 } RD\%) / 3 \quad (1)$$

在森林群落中, 种群的生物量最直观地反映了该树种对群落结构的贡献。而在计算重要值的3个指标中, 以显著度最接近生物量所要表达的结构信息。对鼎湖山厚桂群落25个主要种群的生物量与重要值进行测定(表1), 将两项指标进行回归, 可得到相关系数为0.94的线性回归方程, 在 $\alpha=0.001$ 水平上通过 t 检验。这说明, 传统的重要值是指示群落中种群结构地位的良好指标。

对比表1中列出的25个种群的生物量、重要值及它们的排名值, 可以看出大部分种群的生物量序与其重要值序相当。但有6个种群的两种序数相差在3个单位以上, 其中降真香 *Acronychia pedunculata* 的两种序数相差为6。这就表明, 有一些种群用传统的重要值计算公式得出的值还不能准确地反映其以生物量为代表的结构特征。在有条件对生物量进行直接测定的情况下, 建议将公式中种群的相对显著度数值用相对生物量来代替, 并采用百分数的形式来表达。本文将这一修正公式得出的指标定义为结构重要值(importance value of structure), 用来区别原来的重要值, 并用来描述种群在群落中的结构重要性地位。用数学公式表达, 即为:

$$\text{结构重要值 } IVS(\%) = (\text{相对多度 } RA\% + \text{相对频度 } RF\% + \text{相对生物量 } R\%) / 3 \quad (2)$$

1.2 功能重要值 随着现代植物生态学日益得到重视与发展, 观测技术与手段不断提高, 越来越多的保护区和永久样地得以建立, 生态联网与指标体系的统一, 使进一步深入、长期、定位、定量地研究植物种群与群落成为可能。对群落中各种群的生物量、生产力、凋落物量的规范与通用调查方法的建立与使用^[3-6,8-11], 也为进一步准确评价种群在群落中的作用地位提供了研究基础。

种群在群落中的功能作用, 最重要的当属种的第一性生产力与凋落物量两方面, 它们分别代表了能量流动与物质循环的输入输出, 也是常规研究中常涉及的两项指标。

通过对表 1 中重要值和第一性生产力的回归,可得到相关系数为 0.88 的线性回归关系,通过 $\alpha=0.001$ 水平上的 t 检验。这一结果表明,种群的结构特征在一定程度上与其某些功能特征是显著相关的。但从排名值的比较来看,25 个种群有 12 个种(带 * 号的)的差异 3 个单位以上,即其结构地位与其输入功能地位具有差异。这说明种群的结构与种群功能虽然有相关性,但种群的结构地位不能代替说明种群的功能地位。

表 2 列出了黑石顶粘木(*Ixonanthes chinensis*) + 小叶胭脂(*Artocarpus styracifolius*) + 黄果厚壳桂 *Cryptocarya concinna*,群落 17 个落叶量较多的种群的凋落叶量、地被枯叶量、重要值,以及 3 种指标的排名值。分别将地被枯叶量、年凋落叶量与种群重要值进行回归,得到 R 值分别为 0.4461 和 0.00087 的线性回归方程,均不能通过 $\alpha=0.05$ 水平上的 t 检验。这说明传统的重要值不能反映种群对群落能量流动与物质循环的输出功能。

表 1 鼎湖山厚壳桂群落主要种群和群落的生物量和第一性生产力

Table 1 Biomass and net productivity of main species and their orders in *Cryptocarya* community of Dinghushan forest

种 类 Species	重要值 IV	排名 No.	生物量 Biomass	排名 No.	第一性生 产力 Pn	排名 No.
椎栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	10.50	3	30263	2	1160	4
荷木 <i>Schima superba</i>	3.43	8	14647	7	977	5
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya coninna</i>	19.28	1	39053	1	2384	1
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	14.37	2	24091	3	1193	3
云南银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	3.30	9	12009	9	874	8
柏拉木 <i>Blastus cochinchinensis</i>	2.28	12	7874	15	480	16
白车 <i>Syzygium levinei</i>	0.95	21	5108	22	397	19
绒楠 <i>Machilus velutina</i>	1.13	18	5696	21	339	21
水石梓 <i>Sarcosperma laurinum</i>	0.98	19	6963	17	440	17
陈氏钓樟 <i>Lindera chunii</i>	4.20	5	16319	6	969	6
降真香 <i>Acronychia pedunculata</i>	1.50	17	9828	11	685	12
九节 <i>Psychotria rubra</i>	0.80	22	4775	23	268	24
薄叶梧桐 <i>Calophyllum membranaceum</i>	3.45	7	13655	8	626	14
黄枝木 <i>Xanthophyllum hainanense</i>	2.77	10	9157	12	742	10
金叶树 <i>Chrysophyllum lanceolatem</i>	0.56	24	3220	25	197	25
红车 <i>Syzygium reherianum</i>	5.57	4	19759	4	1410	2
红皮紫陵 <i>Craibiodendron kwangtungense</i>	1.98	14	9882	10	644	13
柄果木 <i>Mischocarpus oppsitifolus</i>	0.50	25	3909	24	361	20
凤凰桢楠 <i>Machilus phoenix</i>	3.57	6	16932	5	859	9
光叶红豆 <i>Ormosia glaberrima</i>	1.75	15	7883	14	416	18
柳叶空心花 <i>Maesa salicifolia</i>	0.80	22	5775	20	298	23
新木姜子 <i>Neolitsea pulchella</i>	0.98	19	6963	17	320	22
短花楠 <i>Machilus breviflora</i>	2.42	11	8381	13	599	15
轮叶木姜子 <i>Litsea verticillata</i>	2.10	13	7659	16	959	7
大果山龙眼 <i>Helicia reticulata</i>	1.65	16	6661	19	693	11
其它 46 种	9.18		49586		3478	
小计 71 种	100.00		346048		21768	

生物量 Biomass; $t \cdot \text{hm}^{-2}$; 第一性生产力 Ph; $t \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$

同时将地被枯叶与年凋落叶量回归,得到 R 为 0.667 的线性回归方程,在 $\alpha=0.005$ 水平上通过 t 检验。这说明二者在一定程度上有密切联系,虽然由于年度间的波动而存在差异,但必要时可相互代算。

据此,有必要提出一个测度种群在群落中功能重要性的指标。本文提出功能重要值(importance value of function)概念。其计算公式为:

表 2 黑石顶群落主要种的凋落叶量和地被枯叶量

Table 2 Amount of litter leaf and standing litter leaf of main species of Heishiding community and their order

种 类 Species	重要值 IV	排名 No.	凋落叶量 LI	排名 No.	地被枯叶 量 SII	排名 No.
粘木 <i>Ixonanthes chinensis</i>	9.25	1	2.87	12	10.95	2
小叶胭脂 <i>Artocarpus styracifolius</i>	6.50	2	5.85	5	2.31	10
黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	3.36	9	4.08	7	0.69	13
光叶红豆 <i>Ormosia glaberrima</i>	5.81	3	1.86	13	3.40	5
茸荚红豆 <i>Ormosia pachycarpa</i>	1.59	10	6.27	4	2.65	8
黑叶椎 <i>Castanopsis nigrescens</i>	0.87	11	9.76	2	8.03	3
福建青冈 <i>Quercus chungii</i>	3.42	8	10.93	1	14.14	1
硬叶稠 <i>Lithocarpus lohanguwu</i>	3.74	5	4.80	6	6.19	4
米椎 <i>Castanopsis carlesii</i>	0.10	13	7.03	3	3.07	6
吊皮椎 <i>Castanopsis kawakamii</i>	<0.08	15	1.76	14	/	15
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	4.01	4	4.03	8	2.75	7
短花序楠 <i>Machilus breviflora</i>	3.67	7	3.39	10	2.34	9
显脉新木姜 <i>Neolitsea pheanerophlebia</i>	3.74	5	0.90	16	0.59	14
陈氏钓樟 <i>Lindera chunii</i>	<0.08	15	0.80	17	1.10	12
藤本 sp.	<0.08	15	2.94	11	/	15
藤黄檀 <i>Dalbergia hancei</i>	0.24	14	1.14	15	/	15
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	0.82	12	3.72	9	2.17	11

凋落叶量 Litter leaf amount, $t \cdot \text{hm}^{-2}$; 地被枯叶量 Standing litter leaf amount $t \cdot \text{hm}^{-2}$

$$\text{功能重要值 } IVF(\%) = (\text{相对生产力 } RP\% + \text{相对凋落量 } RL\%) / 2 \quad (3)$$

在实际应用过程中, 生产力用种群第一性初级生产力代入, 凋落物量可用该种群年凋落叶量或地被枯叶量代入。地被枯叶量反映的是该种群的综合输出量, 而年凋落量还可反映年度间的动态变化。

1.3 新重要值 通过上面的论述可以看到, 传统的重要值计算公式只是部分地反映了种群在群落中的作用与地位, 即: 仅偏重于种群的结构地位, 而未考虑其功能。而要正确评价种群在群落中的重要性, 必须将结构与功能综合起来考虑。因此, 本文提出一个新重要值(New Importance Value)公式, 以期更充分、更准确地完成重要值原有的定义:

$$\text{新重要值 } NIV(\%) = (\text{结构重要值 } IVS(\%) + \text{功能重要值 } IVF(\%)) / 2 \quad (4)$$

新重要值是结构重要值与功能重要值的统一, 无疑能更好地反映种群在群落中的结构和功能地位。

2 研究实例

用公式(1)一(4)对鼎湖山厚壳桂群落 11 个优势种群的各重要值进行计算, 结果见表 3。其中的相对凋落叶量是采用 1991 年度 12 个月的观测值统计而来。

从表 3 列出的 4 种重要值及各自的排名顺序结果中, 结构重要值(*IVS*)与旧重要值(*IV*)的数值与排名顺序增多有一定差异, *IVS* 用相对生物量(*RB*)来替代计算公式中的相对显著度(*RD*), 降低了以径级小的个体占优势的种群的地位, 如云南银柴、九节等, 提高了以径级大的个体占多数的种群的地位, 如厚壳桂、红皮紫藤等, 从而更加准确地反映了种群在群落中的结构地位。

将功能重要值(*IVF*)与结构重要值(*IVS*)的数值与排名顺序进行比较, 二者的差异随种群的生理生态性质不同而呈现不同的趋势: 在厚壳桂群落这一接近气候顶极的成熟群落中, 以椎粟与荷木为代表的种群的 *IVS* 虽然相对不大(椎粟为 11.32, 荷木为 4.62), 但 *IVF* 却相对高了许多(椎粟为 25.60, 荷木为 7.00); 相反, 作为中生群落的优势种群——以黄果厚壳桂与厚壳桂为代表的中生性群落的 *IVS* 虽然不小(黄果厚壳桂为 10.92, 厚壳桂为 3.37), 其 *IVF* 却远不如阳生性种群(黄果厚壳桂为 7.24, 厚壳桂为 2.81)。这一现象表明, 一个群落中各种群的结构地位与功能地位是存在差异的; 即使在以中生性树种为主的群落中, 由于林窗效应和复合演替(Recycle succession), 阳生性树种以 4% 左右的多度保留于群落中^[7], 这些个体多为第一层乔木, 因而阳生性树种仍在群落的物质循环与能量流动等功能环节起着相当突出的作用, 这对于一个森林的生态效应及其持续发展有着不可低估的作用。而仅仅使用传统的重要值公式是无法发现这一点的。这也再次证明了结构重要值, 功能重要值及新重要值指标提出的必要性及其在理论与实践上的意义。

表 3 鼎湖山厚壳桂群落优势种群的结构与功能指标

Table 3 Structure and function indices of dominant populations in *Cryptocarya* community of Dinghushan forest.

树 种 Species	RA (%)	-RF (%)	RD (%)	RB (%)	RP (%)	RL (%)	IV (%)	No. of IV	IVS (%)	No. of IVS	IVF (%)	No. of IVF	NIV (%)	No. of NIV
椎栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	0.47	1.37	32.12	8.75	5.33	45.88	11.32	2	14.08	1	25.60	1	19.84	1
荷木 <i>Schinus superba</i>	1.25	2.74	9.87	4.23	4.49	9.51	4.62	5	5.74	4	7.00	3	6.37	3
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	5.96	6.85	14.61	11.29	10.95	3.54	9.14	3	10.92	2	7.24	2	9.08	2
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	0.31	0.91	2.23	6.96	5.48	0.14	1.15	9	3.37	6	2.81	7	3.09	6
云南银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	36.68	9.13	7.22	3.47	4.02	5.96	17.68	1	6.61	3	4.99	4	5.80	4
水石梓 <i>Sarcosprma Laurinum</i>	2.04	4.11	0.59	2.01	2.02	0.09	2.25	7	2.24	9	1.06	10	1.85	9
降真香 <i>Acronychia pedunculata</i>	0.63	1.83	0.40	2.84	3.15	0.07	0.95	10	1.69	10	1.61	9	1.85	9
九节 <i>Psychotria rubra</i>	7.21	7.31	0.45	1.38	1.23	0.04	4.99	4	3.05	7	0.63	11	1.84	11
红车 <i>Syzygium reharianum</i>	3.45	5.48	1.25	5.71	6.48	0.76	3.39	6	4.15	5	3.62	5	3.89	5
红皮紫陵 <i>Crabiodendron kwanggrungense</i>	0.16	0.46	0.02	2.86	2.96	3.26	0.21	11	1.11	8	3.11	6	2.11	8
鼎湖钓樟 <i>Lindera chinii</i>	1.88	3.65	0.61	4.72	4.45	0.08	2.05	8	2.99	8	2.27	8	2.63	7
其余 38 种 the other 38 species	39.96	56.16	31.63	45.78	49.44	30.67	42.45		44.05		40.05		41.65	
总计 Sum of all	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0		100.0		100.0	

RA 相对多度 Relative Abundance; RF 相对频度 Relative Frequency; RD 相对显著度 Relative Dominance; RB; 相对生物量 Relative Biomass; RP 相对生产力 Relative Productivity; RL 相对凋落叶量 Relative litterleaf amount; IV; 重要值 Important Value; IVS; 结构重要值 Important value of structure; IVF; 功能重要值 Important Value of Function; NIV; 新重要值 New Important Value

参 考 文 献

- 1 王铸豪等. 鼎湖山自然保护区的植被. 热带亚热带森林生态系统研究, 1982, **1**: 77—141
- 2 施苏华. 广东省封开县黑石顶植物区系的研究. 生态科学, 1987, **1**(2): 44—66
- 3 王凤友等. 世界热带及暖温带地区森林的年凋落量. 林业译丛, 1987a, **2**: 45—51
- 4 王凤友等. 世界寒温带和极地高山森林的年凋落量. 林业译丛, 1987b, **3**: 68—72
- 5 方炜, 李鸣光, 王伯荪等. 广东黑石顶森林植被优势种群落叶数量动态. 植物种群生态学研究现状与进展. 哈尔滨: 黑龙江科技出版社, 1994, 202—208
- 6 彭少麟, 张祝平. 鼎湖山森林植被主要优势种黄果厚壳桂、厚壳桂生物量及第一性生产力研究. 植物生态学与地植物学报, 1990, **14**(1): 23—32
- 7 彭少麟, 方炜. 鼎湖山植被演替过程优势种群动态研究Ⅲ. 黄果厚壳桂和原壳桂群落. 热带亚热带植物学报, 1994, **2**(4): 79—87
- 8 屠梦照, 姚文华, 翁轰等. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林凋落物的特征. 土壤学报, 1993, **30**(1): 34—41
- 9 Bray J R and Gorham E. Litter production in forest of the world. *Adv. Ecol. Res.*, 1964, **2**: 101—157
- 10 Peng shaolin and Zhang Zhupin. Studies on biomass and primary productivity of two dominant species *C. chinensis* and *S. superba* in the forest vegetation on Dinghushan, Guangdong, China. *Vegetation-structure, Function and Dynamics*. Science press, 1992, 9—16
- 11 Wiegert R G and Evens F C. Primary production and the disappearance of dead vegetation on an old field. *Ecology*, 1964, **45**: 49—63