

543-548

29632(15)

第17卷第5期
1997年9月生态学报
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 17, No. 5
Sep., 1997

缙云山大头茶种群林窗动态的初步研究*

李旭光 何维明 董鸣
(西南师范大学生物系, 重庆, 630715) (中国科学院植物研究所)

5793.902

A **摘要** 采用空间序列代替时间序列的方法, 从种群的斑块结构特征, 年龄结构和静态生命表的生存分析等方面, 研究了缙云山大头茶种群的林窗动态特点。结论如下: ①在常绿阔叶林中, 存在着该种群的林窗相循环更替, 从而保证了种群的世代延续; ②种群生活史中, 生存与死亡, 死亡密度与危险率都存在着波动起伏, 种群数量动态具有不停止的振荡特点; ③林窗初期, 种群年龄结构处于稳定的平衡态, 而在生活史的较长时间内, 一直处于不稳定的非平衡态。

关键词: 缙云山, 大头茶种群, 林窗动态。

A PRELIMINARY STUDY ON GAP DYNAMICS OF *Gordonia acuminata* POPULATION IN JINYUN MOUNTAIN.

Li Xuguang He Weiming Dong Ming

(Department of Life Science, Southwest China Normal University, Chongqing, 630715, China)

Abstract This paper used the method of space replacing time to analyze the characteristics of gap structure, age structure and static life table of the population, through which the characteristics of gap dynamics of the population was revealed. the results show as follows. 1. In the evergreen broad-leaved forests, *G. acuminata* population is characterized by the cycling regeneration in the gap, which benefits to generation of the population. 2. There exist fluctuations. During the life history processes between survival and mortality, mortality function and hazard rate, namely, the population having the characteristics of oscillation. 3. At the initial stage of gap, the age structure of the population is in the state of stable equilibrium, on the contrary, in the longer time of life history, it is always in the state of unequilibrium.

Key words: Jinyun Mountain, *Gordonia acuminata* population, gap dynamics.

群落演替在植物生态学研究中有重要地位。传统的演替理论认为: 群落演替经过一系列演替阶段, 必然向顶极群落发展。所谓顶极就是演替最终的群落, 是稳定的, 能自我维持的, 保持平衡状态的系统。随着群落生态学的发展, 一些学者认为顶极理论仍需探讨^[1~3], 特别是关于顶极群落是否处于永恒的平衡状态, 它会发生什么样的变化, 尚属重要的研究问题。

* 国家自然科学基金资助项目, 编号: 39570130。

收稿日期: 1995-04-10, 修改稿收到日期: 1997-02-03。

本工作采用以空间序列代替时间序列的研究方法,从大头茶 *Gordonia acuminata* 种群的斑块结构、年龄结构和静态生命表的生存分析等方面,研究了在亚热带常绿阔叶林的林窗中大头茶的种群动态,初步探讨了以大头茶为建群种的顶极群落运动和发展的规律。

1 研究方法

缙云山的环境概况文献[6]已报道,按研究目的,重点调查受干扰形成的林窗。

1.1 样地调查 按大头茶生活史的不同发展阶段,选择15个林窗样地。记录其中每株乔木种名、胸径、冠幅和枝下高,对大头茶幼树测基径和高度。为准确统计当年生幼苗数。根据林窗面积大小,确定调查的 $1 \times 1 \text{ m}^2$ 样方数,1000 m^2 的样方调查了400个小样方,取平均值计算幼苗数量。

1.2 生命表的编制及生存分析 大头茶种群的生命表是以径级代替年龄级的静态生命表。按5cm 胸径间隔来划分大头茶的胸径级。当年生幼苗看作第0径级,统计其个体数。第一径级0~5cm,第二径级5~10cm,……,依次类推,并统计各径级个体数。并将数据标准化。统计时,忽略极少数被压木,断桩萌生枝。

生存分析函数估计量计算公式如下:

生存率函数估计量公式: $\hat{S}_i = \hat{P}_1 \cdot \hat{P}_2 \cdots \hat{P}_i$, 积累死亡率函数估计量公式: $F_i = 1 - \hat{S}_i$;

死亡密度函数估计量公式: $\hat{f}_{i+1} = \frac{\hat{S}_{i+1} - \hat{S}_i}{h_i} \cdot \hat{q}_i$; 危险率函数估计量公式: $\hat{\lambda}_i = \frac{2\hat{q}_i}{h_i(1 + \hat{P}_i)}$ 。

$\hat{P}_i$ 、 $\hat{S}_i$ 和 $\hat{q}_i$ 分别表示 i 区间存活频率,生存率和死亡率; h_i 表示第 i 径级的胸径间隔^[7,8]。

2 研究结果与分析

2.1 林窗的斑块结构特征 表1为缙云山森林林窗中斑块结构特征。

表1 缙云山林窗斑块结构特征
Table 1 Characteristics of gap patches in Jiyou Mountain

样方 Plot	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV
群落类型* Types of com.	A 幼林	B 针阔混交林						C 常绿阔叶林	B 针阔混交林			C 常绿阔叶林			
取样面积(m^2) Sampling square	2	500	100	100	200	300	100	500	500	1000	1000	500	500	1000	1000
大头茶相对密度(%) Relative density of <i>Gordonia acuminata</i>	100	70.8	91.6	78.8	75.3	95.2	62.9	100	69.9	65.2	83.4	77.8	100	72.3	60.0
相对优势度(%) Relative dominance															
大头茶 <i>G. acuminata</i>	100	29.7	64.6	68.5	41.2	82.7	27.5	100	45.6	54.0	56.5	67.0	100	51.4	55.3
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>		61.7	5.3	5.9	50.8	16.9	45.6		31.7	35.3	41.5			1.2	
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>		7.9	27.3		7.1				5.1		0.5	15.9			1.9
薯豆 <i>Elaeocarpus japonicus</i>									9.2	2.1	0.5	5.1		14.7	9.9
四川山矾 <i>Symplocos setchuanensis</i>		0.7		1.2			1.8		0.6	7.3	0.2	4.7		11.3	2.3
小叶栲 <i>Gastanopsis carlesii</i> var. <i>spinulosa</i>									4.7						22.4
期相 Phase	I ~ II						III ~ XIV						XV		
	起始期相 Initial phase						过渡期相 Transition phase						终止期相 Terminal phase		

* A: Young forest, B: Needle-broadleaved mixed forest, C: Evergreen broadleaved forest.

表内各样地大头茶的相对密度占绝对优势,反映出此种群聚集形成斑块,表内相对优势度为不同乔木种群胸高断面积的百分比。在针阔混交林中,针叶树种是马尾松或杉木,它们的相对密度小,相对优势度大,说明是疏林林窗。针叶透光良好,有利于大头茶生长。随演替进展,大头茶可取代马尾松,形成纯林,如样地Ⅶ和ⅩⅢ。在常绿阔叶林中,其他常绿阔叶乔木有可能与大头茶竞争。在XV样地,小叶栲种群相对优势度较大,表现出一定的竞争能力。据研究,样地1~Ⅳ为林窗期相或起始期相,样地Ⅴ~ⅩⅣ为过渡期相,样地XV为终止期相^[9]。在各样地中,大头茶都是群落的建群种。因此,研究大头茶种群的动态特点,便可探讨该类型的顶极群落发展和变化的规律。

图1是除样地Ⅰ外14个样地大头茶种群的年龄结构图。图中种群的大小级按两种方法计算。 $\Phi > 5\text{cm}$ 的幼树采用年轮木芯判读法确定年龄。1~5a的幼树为1级;5~10a为2级;年龄大于10a, $\Phi < 5\text{cm}$ 的为3级。 $\Phi > 5\text{cm}$ 的按5cm的胸径间隔划分大小级。大小级不包含当年生幼苗,故样地Ⅰ除外。大小级百分比按文献^[9]的表2和表3数据计算。

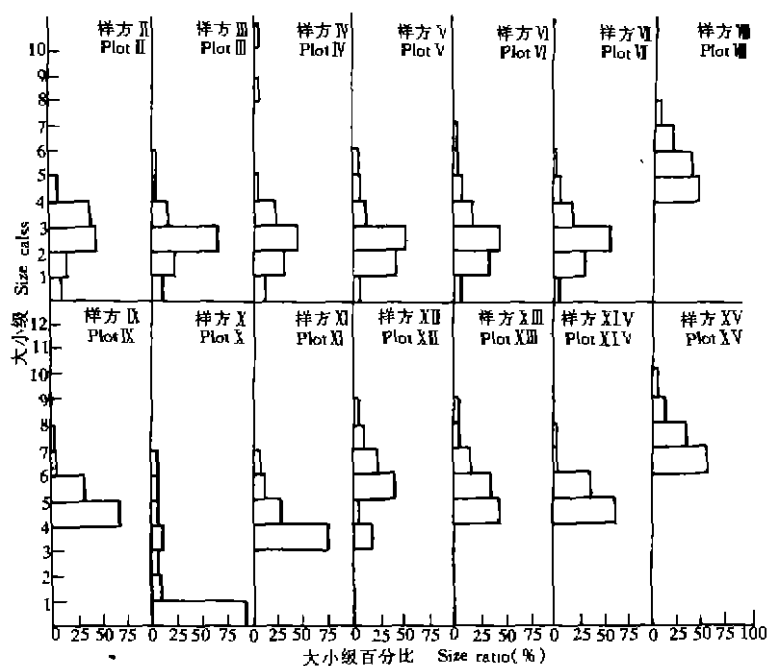


图1 大头茶种群的大小结构

Fig 1 The size structure of *G. acuminata* population in 14 plots

图1显示了大头茶种群的结构动态变化,同样说明了林窗斑块结构特征。大头茶是世代重叠的植物种群。林窗下,种源充足,条件适合,每年都会萌生出大量幼苗。由于环境因素影响,仅有少数幼苗转化成幼树。当幼树全部占据林窗空间时,种群结构呈稳定的金字塔型,这就是林窗期相。图1的样地Ⅱ~Ⅳ显示了林窗期相的年龄结构,但1~2级幼树已反映出受抑制倾向。在过渡期相,由于群落郁闭,光照不足,限制了低等级幼树生长,种群结构呈两头小中间大的纺锤型。图1样地Ⅴ~ⅩⅣ显示了过渡期相的年龄结构。但是,Ⅴ~Ⅶ为过渡初期,反映出低年龄等级的幼树受压抑程度逐渐增大。样地Ⅶ、Ⅹ、Ⅺ、ⅩⅢ和ⅩⅣ,种群年龄结构开始缺少幼年等级,后来中年等级也受压抑死亡。样地Ⅹ和ⅩⅢ在过渡期相中,群落内受干扰又产生小林窗,种群年龄结构出现复合型金字塔。随群落郁闭,样地ⅩⅢ的小林窗低龄级幼树也受压抑死亡。样地XV为终止期相。种群结构老龄级占优势,没有幼龄级和部分中龄级,成为衰老种群。样地的大小级根据1986年数

据计算,该群落1989年因特大风灾而毁灭。风灾虽属偶然发生,但种群结构已极不稳定,衰亡必然迟早会发生。根据 Clements 的顶极理论,演替将终结于顶极群落的稳定平衡态。群落稳定,其建群种群必须是稳定的金字塔型结构,才能维持天然更新,这才是平衡态。反之,种群为倒金字塔型的不稳定衰老结构,不能天然更新,则为非平衡态。大头茶种群为主的常绿阔叶林也是顶极群落,但种群在林窗期相才具金字塔型稳定年龄结构,才处于平衡态。从过渡期相到终止期相,种群结构向不稳定的倒金字塔型的衰亡结构发展,即种群由平衡态向非平衡态发展。在种群生活史中,有相当长的一段时间处于非平衡态。种群只有在新的林窗,才能实现更新,由非平衡态重新回到平衡态。

2.2 大头茶种群动态的生存分析 表2、表3和表4分别是大头茶种群在林窗期相、过渡期相和终止期相以径级代替年龄级的静态生命表,表内各项参数根据样地Ⅱ、样地Ⅲ和样地Ⅴ野外调查结果计算。图2和图3是与上述3个期相对应的种群死亡密度函数曲线和危险率函数曲线图,进行生存分析,结论如下。

起始期相 当年生幼苗死亡率很高,生存率低,死亡密度函数值急剧下降,危险率函数值也急剧升高。在林窗中,当年生幼苗受环境因素影响较大。

表2 大头茶生命表(样地Ⅰ)

Table 2 The life table of *Gordonia acuminata* (site Ⅰ)

径级 Class of diameter	胸径间隔 $X(\text{cm})$ Intervals of DBH	存活数(株) l_x No. of survival	死亡数(株) d_x No. of mortality	每1000个体 死亡率 $\frac{d_x}{l_x}$ Mortality rate per 1000	生命期望 E_x Life expectation	生存率 S_x Survival rate	积累死亡率 F_x Accumulated mortality rates	死亡密度 f_x Mortality density	危险率 λ_x Hazard
0	0	10000	9360	936	0.607	0.064	0.936	0.1872	0.352
1	1~5	640	253	395	1.178	0.039	0.961	0.0051	0.098
2	5~10	387	340	879	0.621	0.005	0.995	0.0069	0.312
3	10~15	47	47	1000	0.250	0	1.008	0.0009	0.400

表3 大头茶生命表(样地Ⅱ)

Table 3 The life table of *Gordonia acuminata* (site Ⅱ)

组别 Groups	径级 Class of diameter	X	l_x	d_x	$1000q_x$	F_x	S_x	$\bar{F}_x$	F_x	λ_x
幼年组 Young age group	0	0	10000	10000	10000	0.2	0	1	0.2	0.4
	1	0~5	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	5~10	0	0	0	0	0	0	0	0
中年组 Middl age group	3	10~15	10000	2353	235	1.6764	0.7647	0.2353	0.0471	0.0533
	4	15~20	7647	4412	577	1.0384	0.3235	0.6765	0.0882	0.1622
	5	20~25	3235	2647	818	0.8182	0.0588	0.9412	0.0529	0.2769
老年组 Old age group	6	25~30	588	294	500	1.0000	0.0294	0.9706	0.0059	0.1333
	7	30~35	294	294	1000	0.5000	0	1	0.0059	0.4000

过渡期相 由于群落郁闭,光照条件变弱,不仅当年生幼苗不能长成幼树,而且种内竞争和种间竞争激烈。特别是自疏过程,在不同径级速度不同。因此,各径级生存率和死亡率变化较大,死亡密度函数曲线和危险率函数曲线都表现出明显地波动变化。

终止期相 进入老年组以前的各径级的生存率和死亡率波动很大。当进入老年组以后的各径级,生存率下降幅度逐渐增大,死亡率上升迅速,积累死亡率很快趋向于100%,死亡密度函数值越来越小,危险率函数值越来越大。

表4 大头茶生命表(样地 XV)

Table 4 The life table of *Gordonia acuminata*(site XV)

组别 Groups	径级 Class diameter	X	I_x	dx	$1000q_x$	E_x	$\hat{S}_x$	$\hat{P}_x$	$\hat{f}_x$	λ_x
幼年组 Young age group	0	0	10000	10000	10000	0.2	0	1	0.2	0.4
	1	1~5	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	5~10	0	0	0	0	0	0	0	0
	3	10~15	0	0	0	0	0	0	0	0
中年组 Middle age group	4	15~20	0	0	0	0	0	0	0	0
	5	20~25	10000	3600	360	1.4200	0.640	0.36	0.072	0.088
	6	25~30	6400	4800	750	0.9375	0.160	0.84	0.096	0.240
老年组 Old age group	7	30~35	1600	800	500	1.2500	0.080	0.92	0.016	0.133
	8	35~40	800	400	500	1.0000	0.040	0.96	0.008	0.133
	9	40~45	400	400	1000	0.5000	0	1.00	0.004	0.400

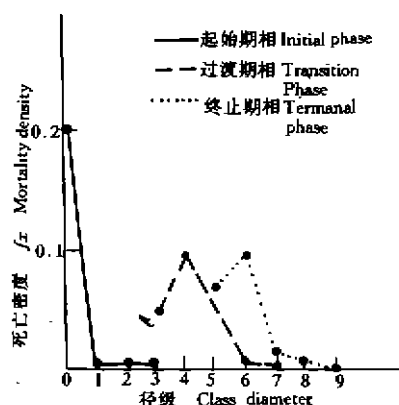


图2 死亡密度函数曲线

Fig. 2 The function curve of mortality density

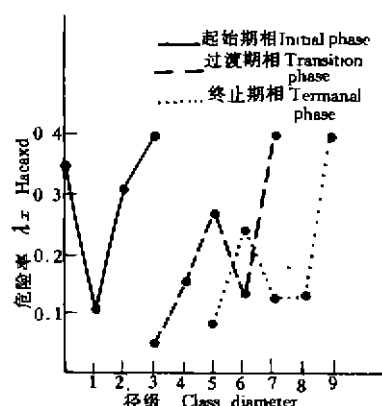


图3 危险率函数曲线

Fig. 3 The function curve of hazard rate

总之,在大头茶种群的静态生命表的生存分析中可看出,林窗动态的各阶段,种群的不同径级之间,数量动态处于不停止的振荡之中。前苏联生态学家把种群由于本身的原因造成群落环境变化,反过来引起种群年龄结构的波动,称之为种群年龄结构的自振荡^[10,11]。以大头茶为建群种的顶极群落也同样处于振荡变化之中。

2.3 大头茶种群的演替模式 根据上述研究,大头茶种群的演替(图4)有两种方式。一种是经典的演替(图4中粗线箭头所示):即大头茶种子侵入马尾松林,形成针阔混交林;然后,取代马尾松,形成以大头茶为建群种的常绿阔叶林;随着大头茶种群的衰亡,其他常绿阔叶树种侵入,将替代大头茶种群。另一种就是林窗相更替(图4细线箭头所示):即大头茶种子侵入林窗,形成林窗期相,经过渡期相,到终止期相。这时,如又有种子能到达的新林窗,就会又重复林窗相更替,这就是循环演替。它保证了种群的世代延续,持续发展。循环演替就是群落达到顶极阶段的一种重要变化。近几年来国外对此研究较多。循环演替的林窗动态,在理论上具有重要意义,在林业经营实践上,对受干扰破坏的森林生态系统的恢复与重建方面也起着很重要的作用^[12,13]。

3 结论

3.1 群落演替达到“顶极”时,大头茶为建群种的这种类型的亚热带常绿阔叶林,存在着林窗相的循环演替,从而保护了建群种群的世代延续。

3.2 大头茶种群静态生命表的生存分析表明,种群的生活史中,各径级的生存与死亡,死亡密度与危险率

两种函数的曲线都存在着波动起伏,种群数量动态具有不停止的振荡特点。

3.3 在林窗期相,大头茶种群的年龄结构才保持稳定的金字塔型,才处于平衡态,而在生活史的过渡期相到终止期相,相当长的时间内,种群结构不稳定,一直处于非平衡态。这说明在顶极群落中,稳定的平衡态是暂时的,群落内的运动和发展是永恒的,不稳定的非平衡态是长期存在的。从平衡到不平衡,再达到新的平衡,就是顶极群落发展变化的特点。

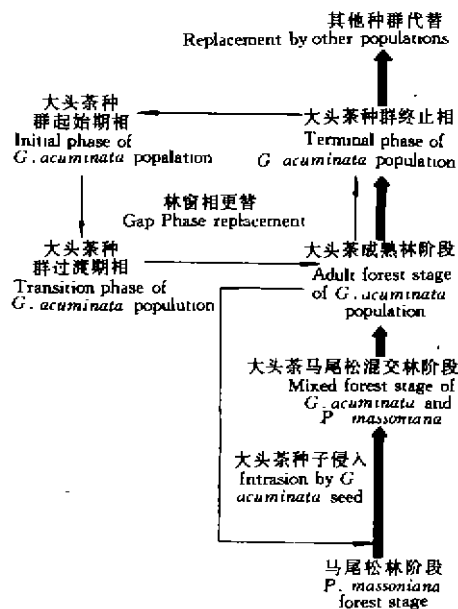


图4 大头茶种群的演替模式

Fig. 4 The succession model of *G. acuminata* population

参 考 文 献

- 1 刘建国. 当代生态学博论. 北京: 科学出版社, 1992. 16~29
- 2 林鹏. 植物群落学. 上海: 上海科学技术出版社, 1986. 187~190
- 3 Daubenmire R. 陈庆诚译. 植物群落——植物群落生态学教程. 北京: 人民教育出版社, 1981. 218~301
- 4 Knapp R. 植被动态(宋永昌, 张坤, 郑慧莹等译). 北京: 科学出版社, 1986. 68~76
- 5 Shugart H H. 李承彪, 杨钦周, 邹伯才等译. 森林动态理论——森林演替模型的生态学原理. 贵阳: 贵州科技出版社, 1992. 5~30, 140~164
- 6 刘玉成, 钟章成, 缪世利. 缙云山自然保护区植被概况. 西南师范大学学报(自然科学版), 1984, 9(5): 117~128
- 7 杨凤翔, 王顺庆, 徐海东等. 生存分析理论及其在研究生生命表中的应用. 生态学报, 1991, 11(2): 153~158
- 8 曹广侠, 林璋德, 张联敏. 甘南地区紫果云杉、岷江冷杉生命表. 生态学报, 1991, 11(3): 286~288
- 9 李旭光, 陈爱侠, 何维明. 大头茶种群循环更新的动态研究. 应用生态学报, 1996, 7(2): 117~121
- 10 李旭光, 何维明. 乔木种群循环更新的模型及研究进展. 生态学杂志, 1996, 15(4): 43~46
- 11 Корзухин ЛМ. Возрастная динамика популяции деревьев, являющихся сильными эдификаторами. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, 1980, 162~178
- 12 Shugart H H and West D C. Size and pattern of simulated forest stands. *For Sic.* 1979, 25: 120~122
- 13 Whittaker R H and Levins S A. The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theor. Popul. Biol.* 1977, 12: 117~139