

不同演替阶段栎树混交林群落稳定性*

马洪婧 李瑞霞 袁发银 史珑燕 关庆伟**

(南京林业大学 森林资源与环境学院, 南京 210037)

摘要 稳定性是群落结构与功能的一个综合指标,一直是生态学研究的重点。为进一步验证火山岩山地森林群落不同演替阶段稳定性的变化趋势,本文以处于不同演替阶段的侧柏栎树混交林、栎树混交林和栎树黄连木混交林3种典型森林群落为对象,选取演替现状、物种多样性、Gordon 稳定性值、群落结构4项指标10个因子作为构建评价模型的参数,通过函数隶属值方法评价了江苏盱眙火山岩山地典型森林群落在不同演替阶段的稳定性。结果表明:1)随着演替的进行,稳定性不断增强,与传统的演替理论一致,即演替是由不稳定到稳定的过程;2)3种群落总体的丰富度指数和 Whittaker 生境多样性指数虽存在一定的差异,但却表现出了相同的趋势,即栎树混交林>黄连木栎树混交林>侧柏栎树混交林;3)多样性最高的是栎树混交林,而稳定性最高的是侧柏栎树混交林,多样性并不能完全代表稳定性;4)由于侧柏栎树混交林密度过大,需要进行适当抚育,促进其正向演替。

关键词 混交林;演替;群落多样性;群落稳定性;模糊综合评价

中图分类号 Q146;X176 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2013)3-0558-05

Stability of *Platycladus orientalis* mixed forest communities at different successional stages.

MA Hong-jing, LI Rui-xia, YUAN Fa-yin, SHI Long-yan, GUAN Qing-wei** (*Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(3): 558-562.

Abstract: Stability is a comprehensive indicator of community structure and function, and has been the focus of ecological research. To further understand the variation trend of the stability of volcanic rock mountain forest communities at different succession stages, three typical forest communities at different succession stages (*Platycladus orientalis* and *Quercus variabilis* mixed forest, *P. orientalis* mixed forest, and *Q. variabilis* and *Pistalia chinensis* mixed forest) in a typical volcanic rock mountainous region of Jiangsu Province, East China were taken as the study objects, four indicators (population regeneration, species diversity, Gordon stability value, and community structure) and eleven factors were chosen as the parameters to build an evaluation model, aimed to evaluate the stability of the communities by using the membership function values. With the development of succession, the stability of the forest communities was increasing, which was in line with the traditional succession theory, namely, the succession was from unstable to stable. Though the overall richness index and Whittaker's diversity index of the three communities had definite differences, the two indices presented the same variation trend, *i. e.*, *P. orientalis* mixed forest > *Q. variabilis* and *P. chinensis* mixed forest > *P. orientalis* and *Q. variabilis* mixed forest. *P. orientalis* mixed forest had the highest diversity, while *Q. variabilis* and *P. chinensis* mixed forest had the highest stability, *i. e.*, the diversity could not fully represent the stability. The density of *P. orientalis* and *Q. variabilis* mixed forest was too large, and thus, appropriate tending should be made to promote the positive succession of the forest.

Key words: mixed forest; succession; community diversity; community stability; fuzzy synthetic evaluation.

* 国家林业公益性行业科研项目(201104075)和国家重点基础研究发展计划专项(2012CB416904)资助。

** 通讯作者 E-mail: guanjanpan999@yahoo.com.cn

收稿日期: 2012-03-24 接受日期: 2012-11-25

稳定性是生态系统结构和功能的综合指标,是指生态系统在一定边界范围内保持恒定或某一特定状态的历时长度,是群落外部条件发生变化或存在

扰动时系统维持不变的能力(MacArthur,1955)。稳定性与研究区域的气候、土壤养分、植物群落结构等密切相关(王国宏,2002)。目前,国内外对稳定性机制研究主要是从生物多样性理论、种间竞争协调理论、顶极稳定群落理论、种群自调节等角度展开的(McCann,2000;党承林等,2002;赵成章等,2011)。

对于稳定性与多样性关系的研究目前还不统一,实验生态学研究得出的关于多样性-稳定性的关系大致可以分为3类:正相关、不相关和负相关(Ives & Carpenter, 2007)。在1970年以前,多样性导致稳定性假说被认为是生态学的公理或核心准则(McNaughton,1985; McCann,2000),如Elton(1958)指出,多样性的降低会导致整个生态系统稳定性的下降;McNaughton(1988)通过植被生产力模型指出,高的生物多样性可以更好应对环境的变化。May(1973)在对稳定性和多样性的关系提出了质疑,他指出基于多物种模型研究生态系统的稳定性是不确切的,多物种的种群比单一物种的种群更不稳定。Tilman和Downing(1994)通过研究13年的草地多样性和生物量关系研究表明,多样性与稳定性之间并不仅仅是简单的正相关关系。Moore(2005)也指出,受干旱胁迫的森林群落多样性很高,但稳定性低。

对于群落演替过程中稳定性的变化,目前的争议较多且尚无定论(Pimm,1984;党承林等,2002)。传统理论认为,演替是群落结构趋向于复杂化、多样性增加、功能完善和稳定性增加的过程,只有顶极群落才是稳定的群落(Odum,1983),但目前也有学者对此提出质疑,认为不同演替阶段有不同的稳定性(Walker,1992;汪超等,2006)。

本研究以江苏盱眙火山岩山地不同演替阶段的典型森林群落为研究对象,通过对林分结构、物种多样性等调查分析,旨在了解不同演替阶段稳定性变化趋势和群落多样性与稳定性的关系,为该地区森林管理提供理论依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于江苏省淮安市盱眙林场的穆店分场和水冲港分场,地理坐标为118°11'E—118°54'E,32°43'N—33°13'N,地处北亚热带与暖温带过渡区域,属季风性湿润气候。四季分明,年平均降水量1005.4 mm,年均气温14.7℃,土壤类型以火山岩

发育而成的粗骨褐土和淋融褐土为主,现有植被为以侧柏(*Platycladus orientalis*)、麻栎(*Quercus acutissima*)、栓皮栎(*Quercus variabilis*)、黄连木(*Pistacia chinensis*)以及朴树(*Celtis sinensis*)等为主的针阔混交林和落叶阔叶混交林(江津凡和万福绪,2011)。

调查样地所处位置坡度5°~7°,立地条件较差,土层平均厚度20 cm,含石率40%以上。样地内以侧柏、栓皮栎、黄连木等为优势种,乔木层其他树种主要有:朴树、茶条槭(*Acer ginnala*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、槲栎(*Quercus aliena*)、黄连木等。下木层植物有榔榆(*Ulmus parvifolia*)、乌桕(*Sapindus sebiferum*)、野山楂(*Crataegi cuneatae*)、拓树(*Cudrania tricuspidata*)、卫矛(*Euonymus alatus*)、蛇莓(*Duchesneaindica*)、野蔷薇(*Rosa multiflora*)、络石(*Caulis trachelospermi*)、爬山虎莎草(*Cyperus microiria*)、麦冬(*Ophiopogon japonicus*)和鹅肠草(*Stellaria media*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 研究对象 该地区火山岩山地典型森林群落有栎类林、含有榆、朴的落叶阔叶林等,其中含栎树的落叶阔叶混交林为该地区的顶极群落(黄宝龙,1998)。根据群落的年龄、自然地理特点及均匀一致性选取次生演替序列3个群落:(1)侧柏栎树混交林,乔木层高8~12 m,25年生;(2)栎树混交林,乔木层高14~16 m,45年生;(3)栎树黄连木混交林,乔木层高19~22 m,60年生,属于稳定的亚热带顶极落叶阔叶林。

1.2.2 样地设置及调查方法 在野外踏查的基础上,用典型样地法取样,每个典型森林群落选择典型样地3块,在每个样地内布设20 m×20 m的典型样地。每块样地内沿对角线设5 m×5 m的灌木样方5个,2 m×2 m草本样方5个。

调查内容:1)生境:地形地貌,人为干扰状况、土壤、坡向、坡位等生境概况;2)群落学特征:物种组成、高度、盖度、频度等;3)乔木调查:根据胸径将乔木划分为大树($D \geq 10.0$ cm)、幼树($1 \text{ cm} < D < 10.0$ cm)和幼苗($D \leq 1$ cm)(李荣等,2011),大树和幼树在20 m×20 m样地种调查,所有乔木进行每木检尺,记录每个物种的物种名、高度、胸径和冠幅;幼苗在灌木样方中调查;4)灌木调查:在每块样地中设置5个5 m×5 m的灌木样方,在灌木样方中分别测定各灌木和乔木幼苗幼树的多度、盖度、高度和频度;5)草本调查:在每块样地中设置5个1 m×1 m

表1 样地基本情况

Table 1 Basic information of sample plots

群落类型	林龄 (年)	郁闭 度	坡位	坡度 (°)	优势种
侧柏栎树混交林	25	0.7	中坡	5	侧柏、栓皮栎、黄檀
栎树混交林	45	0.8	中坡	7	麻栎、栓皮栎、槲栎、牛遍栓
栎树黄连木混交林	60	0.9	中坡	7	栓皮栎、黄连木、板栗

的草本样方,分种计数个体数量、盖度、高度和频度;基本情况见表1。

1.3 评价指标及因子

1.3.1 演替现状 评价因子为种群更新潜力。以优势乔木树种(麻栎、栓皮栎、黄连木、朴树)的幼苗幼树占优势种群的比例,作为评价种群更新潜力的依据。

1.3.2 物种多样性 评价因子为 Marglef 丰富度指数、Simpson 指数、Pielou 均匀度指数和 Whittaker 生境多样性指数(张金屯,2004),其表达方式如下:

$$\text{Margalef 丰富度指数: } R = (S-1)/\ln N;$$

$$\text{Simpson 指数: } P = 1 - \sum_{i=1}^n (N_i/N)^2$$

$$\text{Whittaker 生境多样性指数: } \beta = S/(\alpha-1)$$

$$\text{Pielou 均匀度指数: } J = H/\ln S$$

式中, N 为群落植物总个数, N_i 为第 i 种植物的个体数, S 为群落植物种数, α 为各样方的平均物种数。

1.3.3 Gordon 测定的理论稳定性的值 Gordon 稳定性测定方法是由所研究的植物群落种所有种类的数量和这些种类的频度进行计算,主要研究演替过程中群落物种组成的变化(张继义和赵哈林,2010)。把植物累计的相对频率作为纵坐标(Y),植物种类百分数作为横坐标(X),得到平滑曲线,与直线($Y=100-X$)的交点即为所求交点坐标(郑元润,2000)。

1.3.4 群落结构 物种的丧失与增加、物种结构的变化对林分的稳定性都要重要影响(毕晓丽等,2003),评价因子有树种种数、平均胸径、平均树高和林分密度。树种种数是指所有物种数,包括乔木、灌木和草本的种数;平均胸径、树高和林分密度主要指成树。

1.4 数据处理

应用模糊数学中隶属函数的方法对森林群落稳定性进行综合评价,采用公式:

$$U(X_{ijk}) = (X_{ijk} - X_{kmin}) / (X_{kmax} - X_{kmin})$$

式中, $U(X_{ijk})$ 为第 i 群落类型第 j 个组织层次第 k

项指标的隶属度,且 $U(X_{ijk}) \in [0,1]$; X_{ijk} 为第 i 群落类型第 j 个组织层次第 k 个指标测定值; X_{kmax} 和 X_{kmin} 分别为所有参试森林群落中第 k 项指标的最大值和最小值。用每一森林类型各项指标隶属度的平均值作为评价森林群落稳定性大小的依据。模糊综合评判要求每个参与评判指标的权重都是相等的,因此本研究采用标准化处理方法(郭其强等,2009)。

2 结果与分析

2.1 演替现状

侧柏栎树混交林、栎树混交林和栎树黄连木混交林的幼树幼苗的个体数量分别占优势种个体数量的81%、55%和50%。侧柏栎树混交林更新能力最强,栎树黄连木混交林更新潜力最弱,这主要是因为侧柏栎树混交林个体较小,郁闭度不高,利于种群的更新,而栎树黄连木混交林个体较大,郁闭度高,不利于种群更新。根据表1和表4,栎树黄连木混交林的平均树高为20.26 m,物种数量有29种,郁闭度为0.9,主林层基本郁闭。

2.2 物种多样性

群落物种多样性是描述群落功能和稳定性的重要指标,在一定程度上反映了群落的特征,能体现森林群落的发展阶段和稳定程度,因此,用物种多样性来描述森林稳定性具有一定的意义。由表2可以看出,3种森林群落的多样性存在一定差异。栎树混交林的乔木层 Margalef 丰富度指数和 Whittaker 指数与其他群落差异显著,而乔木层3个群落的 Simpson

表2 3种典型森林群落物种多样性指数

Table 2 Species diversity indexes of typical forest communities

层次	指数	侧柏栎 树混交林	栎树 混交林	栎树黄连 木混交林
乔木	Margalef 丰富度指数	0.89	2.56	1.92
	Simpson 指数	0.72	0.83	0.81
	Pielou 均匀度指数	0.83	0.89	0.87
	Whittaker 指数	0.80	1.42	1.11
灌木	Margalef 丰富度指数	2.18	2.56	3.40
	Simpson 指数	0.74	0.83	0.90
	Pielou 均匀度指数	0.73	0.89	0.85
	Whittaker 指数	0.63	1.31	1.25
草本	Margalef 丰富度指数	2.04	2.59	2.04
	Simpson 指数	0.72	0.84	0.76
	Pielou 均匀度指数	0.72	0.91	0.73
	Whittaker 指数	0.90	1.40	1.00

表3 植物群落稳定性分析

Table 3 Analysis of plant communities stability

群落类型	回归曲线类型	P	交点坐标(X,Y)	X/Y	评价结果
侧柏栎树混交林	$y = -0.01x^2 + 2.512x - 12.088$	<0.01	(35.5, 64.5)	0.55	不稳定
栎树混交林	$y = -0.01x^2 + 1.926x + 7.1429$	<0.01	(36.22, 63.78)	0.57	不稳定
栎树黄连木混交林	$y = -0.01x^2 + 1.8947x + 9.6805$	<0.01	(35.58, 64.42)	0.54	不稳定

指数和 Pielou 均匀度指数差异不明显;栎树黄连木混交林灌木层的 Margalef 丰富度指数与其他群落差异显著,侧柏栎树混交林的 Whittaker 指数与其他 2 个群落差异显著。灌木层 3 个群落的 Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数差异不明显;栎树混交林草本层的 Whittaker 指数与其他群落差异显著,而草本层的 Margalef 丰富度指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数差异不明显 ($P > 0.05$)。综上,栎树混交林的多样性最高,侧柏栎树混交林的多样性最低。

2.3 Gordon 稳定性测定值

Gordon 稳定性测定值反映了演替过程中群落组成的变化,采用 Gordon 稳定性测定方法,用 SPSS 完成平滑曲线的模拟,求出交点坐标(表 3),3 个群落的交点坐标均远离 20/80 的稳定点坐标,即 3 个群落均处于不稳定状态。

2.4 群落结构

3 个群落的物种种数差别不大,栎树混交林树种种数最多,麻栎、栓皮栎和榉栎是该群落的优势树种,黄连木是该群落的指示物种。侧柏栎树混交林的树种数最少,侧柏、栓皮栎是该群落的优势树种,该群落中已经出现了麻栎、榉栎树种。黄连木栎树混交林的优势树种是黄连木和麻栎。侧柏栎树混交林的平均胸径和树高都最小,林分密度最大,说明群落处于演替的初期,栎树混交林的平均胸径最大,说明该地区土壤、气候条件良好,生长优势明显。黄连木栎树混交林的平均树高最高,林分密度适中,说明该群落基本稳定(表 4)。

2.5 群落稳定性评价

对 5 项指标 10 个因子的参数进行标准化处理。用 Gordon 测定的理论稳定性的值与 20/80 稳定点

表4 植物群落内部结构

Table 4 Internal structure of plant communities

群落类型	物种种数 (种)	平均胸径 (cm)	平均树高 (m)	林分密度 (株·m ⁻²)
侧柏栎树混交林	19	13.07	11.52	0.23
栎树混交林	32	20.99	15.05	0.06
栎树黄连木混交林	29	18.81	20.26	0.10

表5 3种典型群落稳定性评价隶属函数值

Table 5 Subordination function value of comprehensive judgment on community stability

评价指标	侧柏栎 树混交林	栎树 混交林	栎树黄连木 混交林
演替现状	1.00	0.68	0.62
物种多样性	0.32	0.63	0.59
Gordon 稳定性	0.97	0.91	1.00
结构	0.61	0.78	0.81
隶属函数值	0.725	0.75	0.755

差值的绝对值的倒数作为评价指标。应用模糊数学的隶属函数方法,从演替情况、物种多样性、Gordon 测定稳定性值和群落结构 4 类指标 10 个因子,研究不同演替阶段群落稳定性的差异,结果见表 5。

由评价结果可知,3 种典型群落的稳定性为:栎树黄连木混交林>栎树混交林>侧柏栎树混交林,60 年生的栎树黄连木混交林最稳定,而 25 年生的侧柏栎树混交林的稳定性最低,随着林龄的增长、演替的进行稳定性逐渐增强。

3 讨论与结论

通过隶属函数值方法得出:随着演替的进行群落稳定性不断增强,这与传统演替理论是一致的,即群落演替趋势是由不稳定到稳定(汪超等,2006)。侧柏栎树混交林的物种组成简单、丰富度极低,侧柏不耐贫瘠,抗风能力弱,在发育过程中易被耐贫瘠的栎树取代,因此群落很不稳定;演替到栎树混交林阶段,物种组成逐渐丰富,属于相对稳定的群落;随着演替进行,耐干旱贫瘠、抗风力强、萌芽力强的黄连木逐渐得到发育,物种进一步丰富,结构更为复杂,形成了多层次的植物群落,属于稳定的群落。

3 个群落总体的丰富度指数和多样性指数虽存在一定的差异,但却表现出了相同的趋势,即栎树混交林>黄连木栎树混交林>侧柏栎树混交林,这明显受群落的结构影响,群落的结构越复杂,丰富度指数和多样性指数就越大。

多样性最高的群落是栎树混交林,而稳定性最高的群落是侧柏栎树混交林,群落的稳定性和多样

性之间没有明确的关系,这与近年来的一些研究结果不一致。这说明多样性指数可能只表征了群落某一方面的特征,而群落的稳定性是由群落各种因子共同作用的结果,不能简单断定群落物种多样性和稳定性之间的因果关系。许多学者认为,多样性导致稳定性(Allen-Morley & Coleman, 1989; MacArthur, 1995), Tilman(1994)通过对草地的研究表明,较高的多样性可以增加植物群落的稳定性。国内许多学者也认为,在特定的前提下,多样性越大,群落的稳定性越高(王国宏, 2002; 杨宁等, 2009)。但大量的研究表明,稳定性与多样性具有更为复杂的关系,植物中的多样性并不能完全代表群落的稳定性,但却是群落稳定性的必要条件(王国宏, 2002, 毕晓丽等, 2003)。许多学者指出,讨论群落多样性和稳定性的前提条件是,群落必须是充分成熟的(王国宏, 2002, 杨宁等, 2009),结合本文的研究成果,侧柏栎树林处于动态变化中,该林分的多样性和稳定性不相关,而栎树混交林和黄连木栎树混交林基本成熟,多样性和稳定性具有相关性,因此,认为成熟的群落是可以多样性替代稳定性。本研究的对象为人工林恢复起来的群落,该群落具有自身特点,在考虑多样性与稳定性关系时也要考虑到群落自身的特点。

利用 Gordon 稳定性测定方法测得的 3 个林分的稳定性结果均远离稳定的平衡点,这可能与群落的自身特点有关。这 3 个群落结构都比较复杂,树种较多,特别是更新物种,本文的 3 个群落的更新潜力都很强,这可能是 Gordon 稳定性测定方法测得的 3 个林分的稳定性结果均远离稳定的平衡点的主要原因。

群落演替的实质是植物与土壤、水分和气候等相互作用的过程(党承林等, 2002),因此在选择干扰途径时,必须适应该区域的气候、水分等条件,才能保证群落的稳定和演替的方向,该地区的群落属于人工的次生群落,本身就存在不稳定的因素,特别是侧柏栎树混交林,林分密度最大为 2275 株· hm^{-2} ,是栎树混交林的 4 倍,更新物种最多,幼苗幼树数量占优势种总数的 81%,物种多样性最低,郁闭度高,生长迅速,种群内部的竞争激烈,因此,必须采取适度的间伐,以促进群落向正向演替发展。

参考文献

毕晓丽, 洪伟, 吴承祯, 等. 2003. 珍稀植物群落多样性

- 及稳定性分析. 福建林学院学报, **23**(4): 301-304.
- 党承林, 王崇云, 王宝荣, 等. 2002. 植物群落的演替与稳定性. 生态学杂志, **21**(2): 30-35.
- 郭其强, 张文辉, 曹旭平. 2009. 基于模糊综合评价的森林群落稳定性评价体系模型构建——以黄龙山主要森林群落为例. 林业科学, **45**(10): 20-24.
- 黄宝龙. 1998. 江苏植被. 南京: 江苏科学技术出版社.
- 江津凡, 万福绪. 2011. 防火带不同树种枝叶迟水率研究. 南京林业大学学报, **35**(5): 151-154.
- 李荣, 张文辉, 何景峰, 等. 2011. 不同间伐强度对辽东栎林群落稳定性的影响. 应用生态学报, **22**(1): 14-20.
- 汪超, 王孝安, 郭华, 等. 2006. 黄土高原马栏林区主要森林群落物种多样性研究. 西北植物学报, **26**(4): 791-797.
- 王国宏. 2002. 再论生物多样性与生态系统稳定性. 生物多样性, **10**(1): 126-134.
- 杨宁, 邹冬生, 李建国. 2009. 衡阳盆地紫色土丘陵坡地土壤水分变化动态研究. 水土保持研究, **16**(6): 16-21.
- 张继义, 赵哈林. 2010. 短期极端干旱事件干扰下退化沙质草地群落抵抗力稳定性的测度与比较. 生态学报, **30**(20): 5456-5465.
- 张金屯. 2004. 数量生态学. 北京: 科学出版社.
- 赵成章, 董小刚, 石福习. 2011. 高寒山区退耕地不同植被恢复方式下群落稳定性. 山地学报, **29**(1): 6-11.
- 郑元润. 2000. 森林群落稳定性研究方法初探. 林业科学, **36**(5): 28-32.
- Allen-Morley CR, Coleman DC. 1989. Resilience of soil biota in various food webs to freezing perturbation. *Ecology*, **70**: 1127-1141.
- Elton CS. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London, England.
- Ives AR, Carpenter SR. 2007. Stability and diversity of ecosystems. *Science*, **317**: 58-62.
- MacArthur R. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, **36**: 533-536.
- May RM. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- McCann KS. 2000. The diversity-stability debate. *Nature*, **405**: 228-233.
- McNaughton SJ. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: The Serengeti. *Ecological Monographs*, **55**: 259-295.
- McNaughton SJ. 1988. Diversity and stability. *Nature*, **333**: 204-205.
- Moore PD. 2005. Roots of stability. *Nature*, **13**: 959-961.
- Odum EP. 1983. *Basic Ecology*. Philadelphia: Saunders College Publishing.
- Pimm SL. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, **307**: 321-326.
- Tilman D, Downing JA. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, **367**: 363-365.
- Walker BH. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, **6**: 18-23.

作者简介 马洪婧, 1988 年生, 女, 硕士研究生, 主要从事城市森林群落结构功能与稳定性研究. E-mail: mythyou06@126.com

责任编辑 王伟