

鼎湖山森林生态系统演替

黄忠良 孔国辉 叶万辉

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 生态系统演替理论以生态系统的整体动态作为演替研究的对象,而不单是考虑生态系统的植被组成动态。本文根据已有的研究结果,对鼎湖山森林生态系统各演替阶段的一些基本特征,如群落能量、群落结构、生活史、营养循环和选择压力等,与生态系统演替理论的假设进行对比。结果发现:鼎湖山森林生态系统各演替阶段的特征与生态系统演替理论的假设大部分相符,仅在群落能量方面有所差异。根据生态系统的现有特征和理论的假设,制订出切实可行的管理方案,是实现南亚热带森林可持续经营的保证。

关键词 森林生态系统 演替 管理 群落结构特征

对于生态学家来说,演替研究是了解自然系统的变化和探求引起这种变化的原因,以预测这种变化的方向。演替一词广泛地用于各种时空尺度的植被变化。有关演替的精确定义及其机制仍有许多争议。关于森林演替理论存在几种观点,最普遍的是起源于 Clements 的演替概念,我们现在的法律和政策制订的依据大多来自 Clements 的理论^[1]。另一种演替的理论强调生态系统的整体动态,而不是仅仅考虑植被组成动态。这就是生态系统演替理论。该理论认为演替的趋势取决于生态系统发展的策略。以生态系统观点来看,生态系统发展的特征表现在生产力、林分总生物量、各种有效性、营养结构和养分循环等。该理论将演替看作不同的生态学系统的有规律发展过程^[2,3]。

有关鼎湖山生物圈保护区的演替研究已见诸某些文献^[5,6,7]。他们研究的重点是群落演替而不是生态系统的演替。本文试图用生态系统演替的观点来对鼎湖山的森林演替作一实例研究,并就某些生态系统特征,将理论假设与实际测得结果进行对比。这些研究结果对森林生态系统的管理具有重要意义。

鼎湖山自然保护区建于 1956 年,1980 年成为联合国教科文组织“人与生物圈”保护区网成员之一,总面积 1155hm²。鼎湖山位于热带亚热带过渡地带(北纬 23°10',东经 112°34'),为季风气候,年平均温度 20.9℃,平均年降雨量 1956mm。全年雨量分布不匀,形成鲜明的干季和雨季:4~9 月为雨季,其月降雨量 >200 mm;9 月至翌年 2 月为干季,其平均月降雨量 <100 mm。

鼎湖山共有 8 种自然植被类型,为了监测鼎湖山生物圈保护区的森林演替过程中的生物多样性动态及生态系统的结构、功能和动态,在鼎湖山的三种代表性森林:针叶林、混交林、阔叶林里各建立了一个永久样地。有关这三种森林的生态系统的结构、功能的研究从 1955 年以来一直都在进行。鼎湖山森林生态系统的演替有二种趋势,一种是进展演替,演替方向为:针叶林→针阔叶混交林(以下简称为混交林)→季风常绿阔叶林(以下简称为阔叶林)。另一种为逆行演替。鼎湖山的针叶林为 40 年代栽种的马尾松林,大部分得到了很好的保护,只有那些分布于保护区边界,经常遭受严重的人为干扰(砍伐林下层植物,取走枯枝落叶等)的马尾松林尚停

留在针叶林阶段。针阔叶混交林是由针叶林在自然状态下发展而来。季风常绿阔叶林是南亚热带地带性植被,该林分分布于庆云寺附近,已有 400 多年的历史。这种空间格局形成了一个演替系列。有关鼎湖山森林的演替研究集中在这个系列,本文研究的是进展演替,以空间代替时间。

1 生态系统发展的能量

根据生态系统演替观点,在演替的早期阶段,总生产力(P)超过群落呼吸(R),所以 P/R 大于 1。随着演替的进行, P/R 越来越接近于 1,换句话说,成熟阶段或顶极系统的同化能量趋向于被维持的能耗(总群落呼吸)所平衡。根据该理论,鼎湖山的阔叶林尚未达到顶极阶段,因为其 P/R 远大于 1(见表 1)。而与之相反,处于发展阶段的针叶林的 P/R 最小,而混交林的 P/R 接近于 1。这与生态系统演替理论假设相反。可能这是由于人为干扰引起,因针叶林一直在严重的人为干扰状态下。只要 P 超过 R ,有机质和生物量(B)就会在系统里积累,因而呼吸会加大, P/R 趋向下降,而 B/E ($E=P+R$) 将会增加。这与鼎湖山的结果相似。

根据该理论,在可利用能流(E)的支撑下,顶极阶段的生物量(B)增加到最大值。结果,群落的年净生产力,即产量,在年轻的自然群落里要大,而在成熟的自然群落里要小或趋于零。表 1 所示鼎湖山的结果与此不符。同样是因为针叶林受到人为严重干扰,并非“自然”群落。

表 1 鼎湖山森林生态演替的群落能量趋势

Table 1 Trends of community energy of ecological succession in Dinghushan forest

生态系统特征	发展阶段		成熟阶段
	针叶林	混交林	阔叶林
总生产力/群落呼吸(P/R)	1.17	1.22	1.21
总生产力/林分生物量(P/B)	0.73	0.45	0.35
支撑的生物量/单位能流(B/E)	0.74	1.22	1.54
净群落生产力 ($\text{kg wd} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)	8.45	21.00	26.00

* 该表的数据来自彭少麟等^[9]。

2 多样性与演替

目前使用的多样性指数很多,本文选用了 4 种多样性指数;物种多样性-变异,以种数与个体数之比来表示;物种多样性-平衡,表示物种之间的个体数比重,用均匀度指数来表示;香农指数^[10]则综合了以上两种指数;测定土壤动物多样性的用 DIC 指数^[17]。

表 2 中所列的四种多样性指数显示的趋向相同:当演替向前进展时,各种多样性指数均增加。这支持了生态系统演替理论的假设:种类的变异性增加总是伴随着任一种优势度的下降(这样便增加了均匀度),可能是演替过程的一种普遍现象。林分层次结构也是多样性的一个方面,当演替进行时,林分层次结构也随之发生变化。鼎湖山的森林层次结构随着演替的进行而愈来愈复杂。针叶林的乔木层仅有一亚层,针叶林发展到混交林时,其乔木层增加到 2 个亚层,而在阔叶林内,乔木层具有三个亚层(所有林分均有一灌木层和草本层)。

表 2 鼎湖山生态系统演替中群落结构和多样性趋势

Table 2 The trend of ecological succession about community structure and diversity in dinghushan forests

生态系统特征	发展阶段		成熟阶段
	针叶林	混交林	阔叶林
种数变异性(种数/个体数之比)	0.0852	0.1003	0.1328
香农指数	1.9939	2.3592	3.1675
物种多样-平衡(均匀度指数 J_{sw})	0.6772	0.6870	0.8138
生态位特化	最宽 broadest	宽 broad	窄 narrow
层次(空间异质性)	3	4	5
优势种的大小(最大值)	高 9m 胸径 41cm	高 15m 胸径 48cm	高 30m 胸径 163cm
生命周期(优势种的预期寿命)	50 年	200 年	400 年
* 土壤动物类群数	16	20	21
土壤动物生物量 (g/m^2)	2.766	46.978	17.896
土壤动物 DIC 指数	1.79	9.86	8.1

* 除土壤动物资料来源于廖崇惠等^[17],大部分数据为作者的第一手资料。

演替过程中与多样性变化有关的其它生态系统特征变化还有:生物(有机)体大小的增加、预期寿命增加、生活史的复杂性增加以及种间竞争的增加等^[11,12]。这些变化在鼎湖山的森林演替中均有发生(表 2)。到目前为止,人们尚未清楚:是多样性导致稳定,还是稳定引起多样性。某些证据表明:生物多样性实际上增加了生态系统的物理稳定性。

3 选择压力

当面临选择压力时,各种演替阶段的物种会选择不同的生活史策略。在早期不拥挤的阶段,具有高繁殖率、高生长速度的物种即 r 选择的种最易生存下来,相反,选择压力使得那些具有较低的生长潜力但有较强的竞争能力的种,即通过反馈控制的 K 选择种在密度达到平衡的后期阶段里生存。用生长方程的词语来说: r 是增长的固有速率, K 是上部非对称或平衡的种群大小。事实上,这是两个极端,有许多种采取的策略位于它们之间。草本相对于灌木来说:因为其个体较小、寿命较短、繁殖率高而可视为具 r 对策类型。同样理由,当比较灌木和乔木时,灌木可视为 r 对策而乔木视为 K 对策类型。据此,从表 3 可以看出:在针叶林内,具 r 对策的种较多,因为其草本种占的百分率高于混交林,更远高于阔叶林。此外,根据黄忠良的研究^[13],鼎湖山成熟阶段(阔叶林)内优势种的生长比较早期阶段(混交林)的优势种慢得多。这说明鼎湖山森林生态系统演替各阶段的选择压力特性也符合生态系统演替理论假设。

表 3 鼎湖山森林各生活型种数分布

Table 3 Distribution of species percentage in each life form in Dinghushan forests

林型	种数百分比(%)		
	乔木	灌木	草本
阔叶林	40	35	26
混交林	34	37	28
针叶林	10	36	54

4 营养循环

演替发展的一个重要趋势是主要营养元素,如氮、磷、钙的生物地球化学循环的闭合或紧

缩。成熟系统相对于发展系统,具有更大的捕捉营养和在循环中将营养固定在系统中的能力。根据莫江明等^[14,15]的研究,鼎湖山针叶林的养分库/源比率要高于阔叶林。在针叶林中,大多数养分储存在土壤中。而对于植被中的养分所占比例来说,阔叶林高于混交林,更高于针叶林。针叶林由于低覆盖度,有更高比例的水以地表径流的形式流失。因此,其储存在土壤中的养分易于被淋溶而散失。这也表明,就养分循环方面的生态系统特征来说,鼎湖山森林生态系统演替也符合生态系统理论所提出的规律。

5 管理

生态系统演替理论对森林生态系统的管理具有重要指导意义。根据各演替阶段的生态系统特征及其发展规律制订出切实可行的管理计划,是实现森林资源可持续利用的保证。一方面遵循自然规律,一方面通过人为调控生态系统内部因素,如种类组成、能量流动、土壤养分等,使之尽快向我们期望的方向发展。对于鼎湖山森林生态系统,应根据研究结果和经营目的,分别采取不同的管理措施:

- 1) 加强针叶林的保护,停止收割林下层植物和取走枯枝落叶,使得其内部的物资循环正常运转,以维持较高的地力。让针叶林净生产力高的特征真正得以体现。
- 2) 如以高生态效益和维持高生物多样性为管理目的,则应采取措施,促进其演替向前发展,以加快演替进程,如逐渐伐去马尾松,增植阔叶树种,让针阔叶混交林尽快地向季风常绿阔叶林发展。

6 结论

由于生态系统及其过程复杂多变,现有的研究所获得的信息尚不足以解释世界上所发生的一切。就演替而言,某些实例并不符合生态系统演替理论的假设。在鼎湖山森林生态系统演替过程中,大部分生态系统特征符合该理论假设的趋势,仅个别特征例外。我们在制订这些森林生态系统的管理计划时,应根据各演替阶段生态系统的特征和不同的经营目的,以顺应自然规律和实现可持续经营为原则,使其尽可能达到切实可行。

参 考 文 献

- 1 Clements F. E. 1916. Plant succession; An analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. Pub. 242. Washington D. C. 521 pp.
- 2 Odum E. P. 1968. Energy Flow in Ecosystems; A Historical Review. American Zoologist, 8: 11~18
- 3 Odum E. P. 1969. The strategy of Ecosystem Development. Science, 164, 18.
- 4 Shugart H. H. , 1984. A Theory of Forest Dynamics. Springer-Verlag, New York.
- 5 黄忠良、孔国辉、魏平. 1998. 鼎湖山森林植物物种多样性动态. 生物多样性, 2
- 6 王伯逊、马曼杰. 1982. 鼎湖山森林群落之演替. 热带亚热带森林生态系统研究, 1: 155~159.
- 7 Peng S. L. Wang B. S. 1995. Forest succession at Dinghushan , Guangdong , China. Chinese Journal of Botany, 2: 34~42
- 8 Kong G. , Liang C. , Wu H. and Huang Z. 1993. Dinghushan Biosphere Reserve-Ecological Research History and Perspective. Beijing, Science Press.
- 9 彭少麟、方炜. 1995. 南亚热带森林演替过程生物量 and 生产力动态特征, 生态科学, 2: 1~8
- 10 钱迎倩、马克平主编. 1994. 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 中国科学技术出版社
- 11 Risser P. G. 1995. Biodiversity and Ecosystem Function. Conservation Biology, 9 (4): 742~752

- 12 Magurran A. E. 1988. Ecological Diversity and Its Measurement. New Jersey: Princeton University Press
- 13 Huang Z. L. 1997. Monthly Growth Dynamics of Saplings of six dominant species in Dinghushan Forests. Tropical and subtropical forest Ecosystem. 8 (on print)
- 14 Mo J. M. , Brown S. , Lenart M. , Kong G. H. 1995. Nutrient Dynamics of a Human-impacted Coniferous forest in a MAB Reserve of Subtropical China. Biotropica, 27 (3): 290~304
- 15 Mo J. M. , Brown S. , Ding M. M. , Zhang Z. P. 1994. Nitrogen Distribution in vegetation of a Subtropical Monsoon Evergreen Broad-leaved Forest in China. Tropics vol. 3 (2): 143~153
- 16 黄忠良、丁明懋、张祝平、蚁伟民. 1994. 鼎湖山季风常绿阔叶林的水文学过程及其氮素动态. 植物生态学报, 18(2): 194~199
- 17 廖崇惠、李健雄、黄伟涛. 1997. 南亚热带森林土壤动物群落多样性研究. 生态学报, 17(5): 1549~555

Forest Ecosystem Succession and Management in Dinghushan Biosphere Reserve

Huang Zhongliang Kong Guohui Ye Wanhui

(South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650)

ABSTRACT The term succession is used to describe many types of vegetation change on widely different scales in both space and time. There are a few theories about forest succession. The most popular one is originated from Clements which focused on the composition and population changes of the vegetation. Many of our present-day laws and policies on the management of natural systems are from the ideas and influence of it. This paper studied the forest succession from an alternative view that emphasizes the dynamics of the whole ecosystem as the object of succession theory instead of thinking that the compositional dynamics of the vegetation in an ecosystem are the sole objective of succession theory. A few foundation factors of ecosystem, community energy, community structure, life history, nutrient cycling and selection pressure were checked on the basis of former studies in Dinghushan Biosphere Reserve. The coniferous forest (pine forest) was thought as the first stage and the broad-leaved forest (monsoon evergreen broad-leaved forest) as the mature stage and the mixed (coniferous and broad-leaved) forest as the middle stage of forest succession in Dinghushan Biosphere Reserve. Most of the results correspond well with the postulations of this theory except of the community energy for that the mature stage is with higher net community production than the developing ones which may be caused by human disturbance to the pioneer stage. The broad-leaved forest has not reached the "climax" and is not stable. The diversity increased and the community structure became complicate as the succession proceeded. There are more species with r selection strategy in the coniferous forest than that in the mixed forest, and much more than that in the broad-leaved forest. The ratio of sink/source is higher in the coniferous forest than these in the broad-leaved forest. The nutrient ratio in vegetation are higher in the broad-leaved forest and the mixed forest than those in the coniferous forest for that the nutrient stored in the soil of coniferous forest tends to loss by erosion and leaching.

Key words Forest ecosystem, Succession, Management, Community structure.