

广东黑石顶森林演替过程群落稳定性分析^{*}

余世孝, 王永繁

(中山大学生命科学院, 广东 广州 510275)

摘 要: 应用 May 的控制论模型, 对广东黑石顶自然保护区森林演替系列 5 个不同演替阶段群落的稳定性进行了分析。每一群落设置一 60 m×60 m 的样地, 并将其划分为 36 个 10 m×10 m 样方。理论模型中的 3 个参数按下列方法进行测定, ① 元素个数 n : 用群落中频度 $\geq 5/36$ 的物种数表示; ② 元素间平均作用强度 α : 分别用种对间达到显著关联的联结系数 AC 和点相关系数 PCC ($P < 0.05$, $AC = 0$, $PCC = 0$) 的绝对值之和除以种对总数表示; ③ 关联度 C : 显著关联的种对数除以总的种对数。结果表明, 群落演替各个阶段的不稳定指数 $\alpha(nC)^{1/2}$, 分别介于 0.006 ~ 0.041 (α 用 AC 表示) 或 0.005 ~ 0.035 (α 用 PCC 表示) 之间, 都远小于 1, 说明黑石顶森林群落各个演替阶段都是稳定的群落。

关键词: 森林群落; 演替; 稳定性; May 控制论模型

中图分类号: Q948.15 **文献标识码:** A **文章编号:** 0529-6579 (2004) 06-0023-04

20 世纪 70 年代中期以前, 复杂性—稳定性 (complexity—stability) 理论成为生态学上的一个中心原理^[1], 生态系统内生物多样性越高, 或结构越复杂, 系统就越稳定^[2, 3]。Gardner 等提出了一个截然不同的观点^[4], 他们指出对于一个复杂的动态系统来说, 稳定性 (stability) 是其最重要的特征, 而一个关联度 (connectance) 达 100% 的系统, 其保持稳定的概率将会随系统内元素个数的增加而呈指数 (2^{-n}) 下降。通过计算机模拟运算, 他们发现系统处于稳定状态的几率与系统内各元素间的关联度成反比。随着关联度的增加, 简单系统 (n 较小) 由稳定状态到不稳定状态会经历一个较宽的过渡区域 (transition region); 增加时, 过渡区域将会变窄, 甚至只是在关联度的某一临界值内稳定, 超越该值, 系统会突然不稳定。May^[5] 将控制论 (cybernetics) 中的稳定性分析方法应用到生命系统, 在理论上证明了 Gardner 等的结论, 并进一步论述了包括生态系统在内的一般复杂系统的元素个数 (number of elements) 或变量个数 (number of variables) n 、关联度及平均作用强度 (average interaction strength) α 对系统由稳定状态变为不稳定状态所起的作用。May^[6] 强调指出, 作为数学上的一个常识, 复杂性的增加, 将不可避免地削弱系统的稳定性。May 的理论模型提出以来, 被广泛地应用于生态系统稳定性的实验研究, 主要集中在探

讨物种多样性与稳定性的关系, 研究对象多为草地群落^[7], 或食物网^[8-11], 该理论在森林群落上的应用则尚未见有文献报道。

植物群落演替过程稳定性的变化, 目前争议较多且尚无定论^[1, 12]。传统理论认为演替是群落结构趋于复杂化、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^[13, 14]。本文应用 May 的理论模型^[5], 以广东黑石顶自然保护区森林群落演替系列为研究对象, 对森林群落演替过程的稳定性问题进行探讨。因为 May 的模型没有考虑真实生态系统的营养结构, 更适合于分析同一营养级的植物群落的稳定性^[7]。

1 样地设置

黑石顶自然保护区的自然条件描述请参见文献 [15, 16]。以空间演替系列替代时间演替序列^[7], 分别在黑石顶自然保护区具代表性的地段设置 5 个 60 m×60 m 的样地 (群落样地分别用 P₁ 至 P₅ 进行编号), 依据马尾松 *Pinus massoniana* 在群落中的重要值确定群落样地所处的演替阶段 (表 1)。将每个样地划分为 36 个 10 m×10 m 样方, 进行常规群落学调查。为减少地形因子的影响, 各样地的海拔、坡向、坡度尽量保持一致。

* 收稿日期: 2004-09-06

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30370254); 中山大学张宏达科学研究基金资助项目

作者简介: 余世孝 (1962 年生), 男, 教授, 博士生导师; E-mail: lssysx@zsu.edu.cn

2 研究方法

2.1 May 的理论

May 假设群落 (或生态系统) 内种群动态可由一阶非线性微分方程描述, 对于一个微小扰动, 在平衡点对方程进行 Taylor 展开, 则含有 n 个物种的系统在平衡点附近的稳定性特征可用下列方程描述^[5]:

$$dx/dt = Ax \tag{1}$$

其中, x 是 $n \times 1$ 阶矩阵, 表示受到干扰的 n 个种群; A 是 n 阶矩阵, 含有 $n \times n$ 个元素, 表示物种在平衡点附近的相互作用。只有当矩阵 A 所有特征值 (eigenvalues) 有负实部 (negative real parts) 时, 干扰所造成的种群波动才会越来越弱, 系统最终趋于稳定。考虑到物种数量 n 、关联度 C 和平均作用强度 α , May 的研究结果表明, 如果

$$\alpha(nC)^{1/2} < 1 \tag{2}$$

则系统几乎一定是稳定的; 如果

$$\alpha(nC)^{1/2} > 1 \tag{3}$$

则系统几乎一定是不稳定的。McNaughton 将 α 、 n 、 C 3 个参数之间的关系式 $\alpha(nC)^{1/2}$ 作为系统的不稳定指数 (instability index)^[7]。

2.2 取样与计算方法

种间联结测定的精确性在很大程度上取决于取样面积和取样数目, 根据前人对南亚热带常绿阔叶林种间联结测定的研究, 样方面积为 100 m^2 , 样方数目为 $30 \sim 50$ 个较为适宜^[16, 17]。本文对群落样地 P1~P5 的取样面积皆为 $60\text{ m} \times 60\text{ m}$, 将每个样地划分为 36 个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 的样方单位。根据 May^[5] 对稳定性模型中 3 个参数 (α 、 n 、 C) 的定义, 分别应用下列方法对其进行测度:

(1) 物种丰富度 n : 用样地中频度 (frequency) $\geq 5/36$ 的物种数, 作为系统的元素个数 n 。

(2) 平均相互作用强度 α : 采用 2×2 列联表 (the 2×2 contingency table), 对每个样地中频度 $\geq 5/36$ 的主要物种, 测定其种间联结程度及其显著性。若所测定的种对中有一个种出现的频率为 100% , 2×2 列联表中 b (或 c) 及 d 为 0 时, 则令 b (或 c) 及 d 的取值为 1^[18]。采用 χ^2 统计量检验种对间联结的显著性时, 当 2×2 列联表中任一元素期望值小于 1, 或 2 元素以上的期望值小于 5 时, 将认为有偏差^[19], 所以本文应用 Yates 连续性校正系数 (Yates's correction for continuity) 检验种间联结的显著性^[19]:

$$\chi^2 = - \frac{|ad - bc| - 0.5N)^2 N}{(a + b)(a + c)(b + d)(c + d)}$$

式中, $N=36$, 为样地的小样方总数, a 为 2 物种均出现的小样方数, b 、 c 分别为仅有 1 个种出现的样方数, d 为两物种均未出现的样方数。

通过检验, 对联结显著 ($P < 0.05$, $\chi^2 > 3.841$) 的种对, 选择联结系数 AC (association coefficient)^[20]、点相关系数 PCC (point correlation coefficient)^[12] 来测定种间关联程度的大小。

当 $ad \geq bc$

$$AC = \frac{ad - bc}{(a + b)(b + d)}$$

当 $ad < bc$, $a \leq d$

$$AC = \frac{ad - bc}{(a + b)(a + c)}$$

当 $ad < bc$, $a > d$

$$AC = \frac{ad - bc}{(c + d)(b + d)}$$

$$PCC = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a + b)(a + c)(c + d)(b + d)}}$$

AC 及 PCC 与 α 具有相同的变化幅度 (介于 -1 和 $+1$ 之间)。正联结表明 2 个种对环境差异有相似的反应或是一个种的存在对另一个种有利, 负联结则表明两个种所需的环境条件不同或者是 2 个种在资源利用上存在竞争^[7, 16]。用联结显著 ($P < 0.05$, $AC = 0$, $PCC = 0$) 的种间联结值 AC 或 PCC 的绝对值之和除以总的种对数, 作为种间平均相互作用强度的估计值^[7]。

(3) 关联度 C : 关联度 C 用种间联结显著 ($P < 0.05$, $AC = 0$, $PCC = 0$) 的种对数占总种对数的比例进行估计^[7, 9]。

3 结果与讨论

马尾松的个体数及重要值在样地 P1~P5 中依次递减。样地 P2 马尾松的平均胸径略小于样地 P1, 是由于样地 P2 靠近山顶的一侧比较空旷, 出现了大量马尾松幼树。总体来看, 马尾松平均胸径在 P1~P5 序列上呈现递增趋势。可以认为, 群落样地 P1→P2→P3→P4→P5 构成了黑石顶森林群落的一个空间演替系列 (表 1)。

根据 May^[5] 及 Gardner 等^[4] 的理论分析结果, 系统的稳定性取决于该系统含有的元素个数 n 、元素之间的关联程度及平均作用强度。不稳定指数大于 1, 系统处于稳定状态的概率几乎为零, 如果小于 1, 则系统几乎一定是稳定的。黑石顶森林群落演替系列各阶段群落的物种数 (仅考虑频度 $\geq 5/36$ 的物种数)、关联度 C 、种间平均相互作用强度以及不稳定指数 $\alpha(nC)^{1/2}$ 的测度结果见表 2。

表 1 群落样地概况
Tab 1 Description of the sampling plots

样地号	面积 /m ²	坡向	坡度 / (°)	海拔 /m	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>		
					个体数	平均胸径 /cm	重要值 IV ¹⁾
P ₁	60×60	南	35~40	170	298	17.8	122.6
P ₂	60×60	南	35~40	615	172	14.6	67.0
P ₃	60×60	南	35~40	625	58	24.4	49.3
P ₄	60×60	南	30~35	555	24	39.0	23.0
P ₅	60×60	南	30~35	540	8	56.6	13.4

1) 重要值 IV = (相对多度+ 相对频度+ 相对显著度) × 100

表 2 黑石顶自然保护区森林群落演替过程群落不稳定指数的变化
Tab 2 The variation of instability index of forest communities at various successional stages in Heishiding Nature Reserve

样地号	物种数(<i>n</i>)	关联度(<i>C</i>)	平均作用强度(α)		不稳定指数 $\alpha(nC)^{1)}$	
			<i>AC</i>	<i>PCC</i>	<i>AC</i>	<i>PCC</i>
<i>P</i> ₁	19	0.029	0.009	0.013	0.007 ¹⁾	0.010 ²⁾
<i>P</i> ₂	47	0.013	0.007	0.006	0.006	0.005
<i>P</i> ₃	43	0.026	0.011	0.012	0.012	0.012
<i>P</i> ₄	56	0.046	0.026	0.022	0.041	0.035
<i>P</i> ₅	51	0.019	0.008	0.008	0.008	0.008

1) α 用 *AC* 表示时的不稳定指数值; α 用 *PCC* 表示时的不稳定指数值

用表示时, 5 个群落不稳定指数值介于 0.006 ~ 0.041 之间; 当 α 用 *PCC* 表示时, 不稳定指数值介于 0.005 ~ 0.035 之间, 都远小于 1。表明黑石顶森林群落演替的各个阶段都是稳定的。

有关群落稳定性的定义有多种看法^[22], 不同的定义显示出其不同的内涵。May^[9] 的稳定性定义反映的是受到干扰后群落物种组成结构自动恢复其初始状态的能力。黑石顶森林群落演替系列中, 无联结 ($P < 0.1$) 的种对在 91% 以上, 无显著联结 ($P < 0.05$) 的种对在 95.4% 以上(表 2)。由于绝大部分彼此之间无关联物种的“稀释作用”, 即使少数物种之间存在强烈的相互作用, 也不会给群落的稳定性造成显著影响。应用 May 的稳定性定义, 可以认为, 黑石顶森林群落在演替系列上都是稳定的群落, 小的扰动不会改变群落的物种组成结构。但群落演替是一个自然现象, 随着时间的进程, 群落物种组成总是不断变化的。根据本文的研究结果, 物种多样性、种间关联和种间作用可能不是导致森林群落物种组成结构变化的直接因素。除了人类大规模的破坏活动之外, 自然的森林群落难免会遭受各种形式的局部或小尺度的干扰, 由于演替系列群落的不稳定指数都远小于 1, 表明物种多样性和种间关系不足以改变群落的物种组成, 即群落演替。我们认为, 是群落生境逐渐趋向中生性环境从而间接地引起群落演替的发生。由于群落的发展改变了群落的生境, 某些不适应新环境的旧物种死亡, 某

些适应变化的环境的新物种逐步取而代之, 形成一个连续不断的物种或个体更替过程。至顶极群落阶段, 群落生境变化相对稳定, 物种组成结构也相对恒定。

参考文献:

[1] PIMM S L. The complexity and stability of ecosystems[J]. Nature, 1984, 307: 321—326.
[2] MACARTHUR R. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. Ecology, 1955, 36(3): 533—536.
[3] ELTON C S. The ecology of invasions by animals and plants [M]. London: Chapman and Hall, 1958.
[4] GARDNER M R, ASHBY W R. Connectance of large dynamic (cybematic) systems: critical values for stability [J]. Nature, 1970, 228: 784.
[5] MAY R M. Will a large complex system be stable[J]. Nature, 1972, 238: 413—414.
[6] MAY R M. Stability and complexity in model ecosystem[M]. 2nd ed. Princeton: Princeton University Press, 1974.
[7] MCNAUGHTON S J. Stability and diversity of ecological communities. Nature, 1978, 274: 251—253.
[8] REJMANEK M, STARY P. Connectance in real biotic communities and critical values for stability of model ecosystems [J]. Nature, 1979, 280: 311—313.
[9] YODZIS P. The connectance of real ecosystems[J]. Nature, 1980, 284: 544—545.
[10] YODZIS P. The stability of real ecosystems[J]. Nature, 1981, 289: 674—676.

[11] MOORE J C, HUNT H W. Resource compartmentation and the stability of real ecosystems[J] . Nature, 1988, 333: 261—263.

[12] 党承林, 王崇云, 王宝荣, 等. 植物群落的演替与稳定性[J] . 生态学杂志, 2002, 21(2): 30—35.

[13] ODUM E P. The strategy of ecosystem development[J] . Science, 1969, 164: 262—270.

[14] SHUGARY H H, HETT J M. Succession: similarities of species turnover rates[J] . Science, 1973, 180: 1379—1381.

[15] 余世孝, 李勇, 王永繁, 等. 黑石顶自然保护区植被分类系统与数字植被图. I . 植被型与群系的分布[J] . 中山大学学报(自然科学版), 2000, 39(2): 61—66.

[16] 周先叶, 王伯荪, 李鸣光, 等. 广东黑石顶自然保护区森林次生演替过程中群落的种间联结性分析[J] . 植物生态学报, 2000, 24(3): 332—339.

[17] 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学[M] . 北京: 科学出版社.

[18] 王伯荪, 余世孝, 彭少麟, 等. 植物群落学实验手册[M] . 广州: 广东高等教育出版社, 1996.

[19] GREIG-SMITH P. Quantitative plant ecology[M] . Blackwell Science Publication, 1983.

[20] HURLBERT S H. A coefficient of interspecific association [J] . Ecology, 1969, 50: 1—9.

[21] POOLE R W. An introduction to quantitative ecology[M] . New York: McGraw—Hill, 1974

[22] 刘增文, 李雅素. 生态系统稳定性研究的历史与现状 [J] . 生态学杂志, 1997, 16(2): 58—61.

Analysis of Community Stability at Various Successional Stages in Heishiding Nature Reserve, Guangdong Province

YU Shi xiao, WANG Yong fan

(School of Life Sciences, Sun Yat sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: There are three parameters in May's Cybernetic system: ① n , the number of elements in the interaction matrix; ② α , the average interaction strength representing the average effect of each element on other elements. Its value is bounded from -1 to $+1$; ③ C , the connectance representing the proportion of non zero's in the matrix. Stability is defined by a matrix in which all real parts of the latent roots are negative. May showed that most of the systems are almost certainly stable if $\alpha(nC)^{1/2} < 1$, and unstable if $\alpha(nC)^{1/2} > 1$. An application of May's theory to a forest successional series in Heishiding Nature Reserve, Guangdong Province, was presented. A $60\text{ m} \times 60\text{ m}$ sampling plot divided by 36 of $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ quadrats were surveyed from each of 5 typical forest communities. Following May's analogy, the number of interaction elements was represented by the number of species S which frequency $\geq 5/36$. The interaction strength among species with the association coefficient (AC) and point correlation coefficient (PCC) was measured. The sign of AC and PCC was changed to positive, and the mean value of significant AC 's and PCC 's ($P < 0.05$ for $AC = 0$ and $PCC = 0$) was assigned as the average interaction strength. The proportions of all AC 's or PCC 's that were significantly different from zero were defined as C . The results showed that the ratio representing the instability index of the community at various successional stages was much less than 1. This implied that every forest community within the successional series is stable.

Key words: forest community; succession; stability; May's cybernetic model