

# 鼎湖山森林群落分析

## V. 群落演替的线性系统与预测

王伯荪

彭少麟

(中山大学生物学系)

(中国科学院华南植物研究所)

### 摘 要

本文在总结鼎湖山森林群落演替过程的基础上,运用植物群落演替系统的线性模型,对鼎湖山森林群落的演替过程进行定量研究,并对各个演替阶段的林木成份进行预测,其结果具有良好的可信度。根据预测结果划分的演替阶段,可为荒山的改造以及森林群落的合理管理和利用,提供理论依据。

植物群落演替的研究,过去基本上大都采用离散的描述性的定性研究,近代由于数学生态学的发展,已渐趋由定性研究发展为定量研究。本文应用演替系统的线性模型,对鼎湖山森林群落的演替过程进行定量研究,并做出相应的预测。

### 一、鼎湖山森林群落的演替及其生态原因

不少研究者已对鼎湖山自然保护区的森林群落进行了广泛的研究<sup>(1-11,14)</sup>。然而,有关鼎湖山森林群落演替的研究,却是近几年来才开始的<sup>(3-6)</sup>。总结近30年来的研究结果可以看出,鼎湖山森林群落在自然状态下是遵循一定的客观规律趋向更优化的气候顶级群落演变的。如果群落演替是从人工栽种或自然发展的马尾松针叶林开始,则其演替过程可用图1表示。

在荒山上营造生活力较强的马尾松(*Pinus massoniana*)林(或自然发展的马尾松林)后,在一定程度上改变了该地的立木生境,但马尾松林群落结构简单,种类单纯,盖幕作用弱,林下透光率大,光照较强,温差较大,使椎栗(*Castanopsis chinensis*)、栲木(*Schima superba*)等阳性阔叶树种得以正常生长生育。阳性阔叶树种的迅速生长,

本文1985年3月收到

使群落的荫蔽度增大，马尾松幼苗没法正常生长发育，而中生性阔叶树种厚壳桂 (*Cry-  
ptocarya chinensis*)、黄果厚壳桂 (*C. concinna*)、云南大沙叶 (*Aporosa yunnanensis*)  
等，因此得以发展。这样，群落的层次增多，结构更为复杂，荫蔽度也越来越大，使阳  
性阔叶树种在群落中不能正常地自然更新，同时，它们的立木倒一株就少一株，而终将  
被排挤。最后，群落将发展成为中生性常绿阔叶林类型，并趋向成为该地区的气候顶极  
群落<sup>[3,8,9]</sup>。

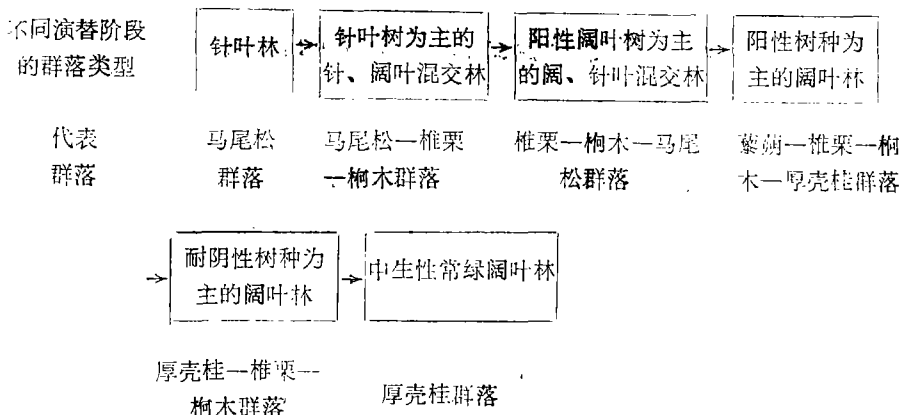


图1 鼎湖山森林群落演替模式

## 二、演替系统的线性模型

植物群落的演替过程可以用马尔柯夫过程来解释。演替系统的线性模型是用马氏链  
来描述的<sup>[13,16]</sup>。假设植物群落每一演替阶段为一种状态，或称子系统，则植物群落  
的演替过程就是一个系统。植物群落在一个演替阶段上发展为另一演替阶段，就是系统中  
一种状态转移到另一种状态，各状态或子系统组成的系列，就构成植物群落的演替系  
统。把系统记为S(X)，且它符合迭加原理，则有线性系统：

$$S[\lambda_1 X_1(t) + \lambda_2 X_2(t)] = \lambda_1 S[X_1(t)] + \lambda_2 S[X_2(t)] \quad (1)$$

式中 $\lambda_1$ 、 $\lambda_2$ 是常量， $X_1$ 、 $X_2$ 为状态。若演替经过Z个状态，演替的转移矩阵为(p)，则可  
得简单的线性系统行为图(图2)。

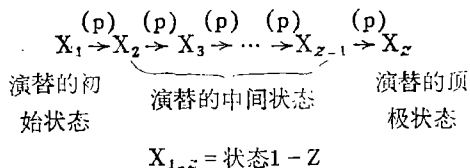


图2 线性系统行为图模型

图2的模型要求尽量排除人为的因素或其它外因的干扰。比较图1和图2不难发  
现，鼎湖山森林群落的演替模式基本与线性系统行为图相符。这是因为鼎湖山森林的形  
成与发展有良好的保护，人为干扰没有超越群落自然演替所允许的范围，群落的发展和

演替基本是以种群间的竞争为动力的,因而可将其近似地看作线性演替系统,并可应用演替系统的线性模型对鼎湖山森林群落的演替进行定量分析。

### 三、鼎湖山森林群落林木更新概率与预测

鼎湖山森林群落的演替过程可以从森林群落各类成份的种群的消长表现出来。因此,群落演替阶段的发展,可以取群落中各类乔木(Ⅱ级以上的立木)的相对多度为指标加以研究。假设各种群的死亡率不变,以马尾松25年后,椎栗和栲木等阳性阔叶树种为50年后,厚壳桂、黄果厚壳桂等中生性阔叶树种为100年后均剩下20%估算,根据统计数据,得林木成份更新表(表1)。

表1 鼎湖山森林群落演替的林木成份更新表

今后25年 现在	马尾松 针叶树	椎栗、栲木等 阳性阔叶树	厚壳桂、黄果 厚壳桂等中 生性阔叶树
马尾松针叶树	20+6	66	8
椎栗、栲木等 阳性阔叶树	1	42+14	43
厚壳桂、黄果厚壳 桂等中生性阔叶树	0	3	59+38

表1主对角线的数据表示该种群25年后的存活率加上25年内被同种群更新的比例。表1实际上给出了林木成份的转移矩阵p。

$$p = \begin{pmatrix} 0.26 & 0.66 & 0.08 \\ 0.01 & 0.56 & 0.43 \\ 0 & 0.03 & 0.97 \end{pmatrix}$$

根据转移矩阵p,加之假定林木的死亡率不变,所以在相同的时间间隔中,即每隔25年,由前一种状态可推得后一种状态。其关系为:

$$X_{i+1} = p^T X_i \tag{2}$$

式中:  $i = 1, 2, 3 \dots z$ ;

$p^T$ 为p的转置矩阵。

$X_i$ 为*i*时刻的状态向量,  $x_i = \begin{pmatrix} p_{1i} \\ p_{2i} \\ \vdots \\ p_{mi} \end{pmatrix}$ , 其分量 $p_{1i}, p_{2i}, \dots, p_{mi}$ 是*i*时刻群落中*m*个成份

各占的百分比,亦即概率。

根据调查数据,一般马尾松发展成林后,林木的成份为:马尾松占90%,阳性阔叶树种占10%。假定上述比例为阔叶林的初始状态,根据(2)式,其预测结果如表2。

表2 鼎湖山森林群落演替不同阶段林木成份预测

林龄 (年)	0	25	50	75	100	125	150	175	200	200以上
马尾松针叶树 (%)	90	24	7	2	0	0	0	0	0	0
椎栗、栲木等 阳性阔叶树 (%)	10	65	53	36	23	15	11	9	8	6
厚壳桂、黄果 厚壳桂等中生 性阔叶树 (%)	0	11	40	62	77	86	89	91	92	94

假定椎栗、栲木等阳性阔叶树入侵马尾松林, 25年后可发展为优势种群, 那么, 马尾松林就可发展为以阳性阔叶树种为主的针、阔叶混交林。而马尾松亦将在针、阔叶混交林形成后一百年内消失。其间, 厚壳桂、黄果厚壳桂等中生性阔叶树种却在针、阔叶混交林阶段得到迅速发展, 并逐步发展为以中生性树种为主的常绿阔叶林。大约150年后, 当阳性常绿阔叶乔木成份少于10%时, 群落就成为中生性常绿阔叶林。但事实上这些属阳生性的高大乔木的寿命是很长的, 加上群落结构不均匀, 使少数阳生树种得以生长。鼎湖山森林群落演替阶段的林龄划分, 可用表3表示。

表3 鼎湖山森林群落不同演替阶段的划分

林龄 (年)	0	<25	25—50	50—75	75—150	150以上
演替 阶段	马尾松 针叶林	以马尾松为主 的针、阔叶混 交林	以椎栗、栲木 等阳性阔叶树 种为主的针阔 叶混交林	以椎栗、栲木 等阳性阔叶树 为主的常绿阔 叶林	以厚壳桂、黄 果厚壳桂等中 生性阔叶树为 主的常绿阔叶 林	中生性常绿 阔叶林

## 四、结果讨论

### 1. 预测结果的可信度

因为线性模型是一种抽象化、典型化的系统, 所以, 有一些假设与实际有差别。例如假定林木在不同演替阶段的死亡率是固定的, 而事实上却有差别。另外, 将群落中近百种阔叶乔木严格划分为阳生性或中生性树种也是较为相对的, 其中有些是两者的过渡类型。因此, 上述由统计得到的转移矩阵 $p$ 是较为粗糙的, 但是将预测结果与观察结果相比较, 不难发现预测结果仍在一定程度上较好地反映了实际的演替过程。例如1955年调查的马尾松纯林〔马尾松—苏铁蕨(*Brainia insignis*)群落〕, 25年后在原样地再调查,

结果在Ⅰ级以上立木中,马尾松的相对多度已降为23%, 栲木等阳性阔叶树种已上升为群落的最优种群; 这与预测中阳性阔叶树种入侵马尾松林25年后, 马尾松的相对多度降为24%相符。1955年以马尾松为优势的针阔叶混交林(马尾松—椎栗—栲木群落), 25年后已演变为以椎栗、栲木等阳性阔叶树种占优势的阔、针叶混交林, 马尾松的相对多度由46%下降为18%, 其消退的速率与预测结果相近。以阳生性阔叶树种藜蒴(*Castanopsis fissa*)为主要优势乔木的藜蒴群落, 1955年厚壳桂、黄果厚壳桂等中生性常绿阔叶树在该群落Ⅰ级以上立木的相对多度仅占10%, 而1980年却上升至50%左右, 而藜蒴、椎栗、栲木等阳生性阔叶树种, 其相对多度却由原来的90%下降为50%, 亦与预测结果相似。因此, 用演替系统的线性模型来研究鼎湖山森林群落的演替过程有较好的可信度, 不失为进行该方面研究的有效方法之一。由于鼎湖山森林群落类型在南亚热带地区具有一定的代表性, 因此, 预测结果也可为该地区进行植物群落演替的研究提供参考。

## 2. 预测结果的启示

鼎湖山厚壳桂群落, 是南亚热带常绿阔叶林的典型代表<sup>[3]</sup>, 也是较为接近该地区气候顶极的群落类型。该群落的种类组成和结构层次复杂, 能很好的利用光能, 总体光合量大, 因此有很好的生态效益。多发展这样的群落类型对保持良好的生态平衡有较大的意义。但在荒山栽种这些中生性阔叶树种却较难成功。从鼎湖山森林群落演替过程的预测结果(表2)可以看出, 引进阳性阔叶树种对马尾松林进行林份改造, 可以使群落很快朝阳性阔叶林发展, 25年后阳性阔叶树种已可在群落中占优势, 并将进而演变为更复杂的中生性常绿阔叶林。马尾松属亚热带分布, 具有快生速长耐干耐瘠的特点, 可利用马尾松或其它松属针叶树例如湿地松(*Pinus elliottii*等)作为先锋树种。马尾松林结构简单, 生态效益较低, 但在其成林后在一定程度上改变了立地条件, 为向阔叶林过渡创造良好的条件。因此, 表2的演替预测结果, 实际上是一条有实践意义的造林途径。

对森林群落的利用, 不但要考虑其生态效益, 也应该考虑其经济效益。例如栲木、藜蒴等阳生性阔叶树种有速生、萌生等特点, 是良好的薪炭林。但从表2和表3可以看到, 这些阳性阔叶树取代马尾松成为优势种后, 将很快被中生性阔叶树所排挤。这是由于群落的荫蔽度的增大影响这些阳性阔叶树种的更新。因此, 可以在演替阶段人为地控制其群落结构, 使群落在较长时间内成为良好的薪炭林。

## 参 考 文 献

- [1] 广东省植物研究所, 广东植被, 科学出版社, 1978.
- [2] 王铸豪等, 热带亚热带森林生态系统研究, 第一集, 1982, 77—141.
- [3] 王伯荪、马曼杰, 热带亚热带森林生态系统研究, 第一集, 1982, 142—156.
- [4] 王伯荪、彭少麟, 生态科学, 1983, 1, 11—17.
- [5] 王伯荪、彭少麟, 中山大学学报(自然科学版), 1983, 4, 27—35.
- [6] 王伯荪、彭少麟, 热带亚热带森林生态系统研究 第二集, 1984.
- [7] 王伯荪、彭少麟, 中山大学学报(自然科学版), 1985, 1, 31—38.

- [8] 王伯荪、黄庆昌、黄培佑, 中山大学学报(自然科学版), 1965, 3, 366—382.
- [9] 王伯荪、黄庆昌, 中山大学学报(自然科学版), 1965, 4, 517—524.
- [10] 王伯荪、张志权、蓝崇钰、胡玉佳, 植物生态学与地植物学丛刊, 1982, 1.
- [11] 张宏达、王伯荪等, 中山大学学报(自然科学版), 1955, 3, 160—167.
- [12] 复旦大学数学系, 概率论与数理统计, 上海科技出版社, 1981, 188—204.
- [13] 赵松岭等, 生态学报, 1(1981), 3, 235—240.
- [14] 费多罗夫, A.H.A., 植物生态学与地植物学资料丛刊, 1963, 第4辑, 1—22.
- [15] 梅, R.M. (孙儒泳等译), 理论生态学, 科学出版社, 1982, 188—204.
- [16] Darrell C. West, Herman H. Shugart, Daniel B. Batkin, Forest Succession, 1982.

## Analysis on the Forest Communities of Dinghushan

### V. Linear System of the Community Succession

*Wang Bosun*

(Zhongshan University)

*Peng Shaolin*

(South China Institute of Botany, Academic Sinica)

#### Abstract

The paper summarizes the qualitative analysis result of the succession process of the forest communities on Dinghushan, and then proceeds to make the quantitative analysis for the succession process with the succession pattern of the linear system. The tree compositions in the succession process are calculated and the better result is obtained.