

鼎湖山南亚热带常绿阔叶林定位研究 (IV) 锥栗、黄果厚壳桂群落组织结构的小尺度差异^①

叶万辉^② 黄忠良 孔国辉 温达志 张倩媚

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 南亚热带常绿阔叶林群落组织结构具有明显的小尺度差异, 在1hm²的永久样地内, 每个10×10m²的样方在物种数量和个体数量上均有明显的差异。通过对100个样方的 TWINSpan 分析得到不同划分等级水平的样方组, 各样方组在空间排布上具有既相对集中于样地某个部位, 又有隔离和间断分布的格局, 从而构成了群落组织结构上明显的小尺度差异。有些样方组之间, 如样方组1与样方组2, 样方组1.1 (包括样方组1.1.1和1.1.2) 与其它样方组等均有较显著的差异。各样方组的物种数量与个体数量之间存在着明显的正相关关系, 表明各样方组的物种组成差异并非源于生境空间对物种个体的容纳限制。此外, 本样地优势种还可划分为在样方组1和样方组2两个系列中均有优势、仅在样方组1系列中具有优势和仅在样方组2系列中具有优势的3种类型, 表明各样方组的优势物种组成也具有明显的区别。

关键词 鼎湖山生物圈保护区, 南亚热带常绿阔叶林, 群落组织结构, 空间异质性, 小尺度差异。

自然界的生物分布既不是均匀的, 也不是随机的, 而是聚集成斑块、形成梯度或其它形式的空间结构^[1,2]。物种个体都生存在空间的某个点上, 由于占居和死亡等因素的影响, 不可避免地使生境中物种组成存在着点与点之间的差异。从而使所有的物种个体都生存在具有空间可细分结构的生境之中^[3]。

目前, 空间异质性及与之相关的生态学问题已得到全球性的广泛关注^[4,5], 并且越来越多的研究证明生境空间细分结构是控制群落物种动态和生物多样性的基本因子^[3]。尽管空间异质性的重要意义已被充分认识, 但由于该研究需要更多的和不同类型的野外观测数据, 以及更为复杂的数学分析手段, 使该项研究的广泛开展受到了一定的限制。

最近, Van der Maarel 等 (1995) 和 Wilson 等 (1995) 对草地群落的组织结构和小尺度群落格局研究的理论、方法和意义展开了较为详细的讨论^[6,7,8]。他们争论的焦点是群落组织结构上的小尺度差异是群落自组织上的基本特点, 还是群落组成的随机波动或瞬时状态。

为了说明森林群落的组织结构特点, 我们以鼎湖山自然保护区内南亚热带地带性植被—锥栗、黄果厚壳桂群落中的永久样地为对象, 对其乔木树种的空间组织结构和小尺度差异进行了分析。

1 研究方法

以鼎湖山南亚热带常绿阔叶林 I 号永久样地 (关于该样地的自然环境条件以及该样地的

^① 本项研究获中国科学院生态系统研究网络、国家自然科学基金 (9390011)、国家科委重大项目“中国生物多样性保护生态学研究 (PD-85-31)”项目的资助。参加野外工作的还有: 魏平、黄玉佳、余清发、王俊浩、韦彩妙、张佑昌。

^② 通讯作者, why@ms. gzb. ac. cn

具体特点,详见鼎湖山南亚热带常绿阔叶林定位研究I的记述)内 $10 \times 10\text{m}^2$ 的小样方为基本统计单位(共计100个),对其乔木(DBH $\geq 1\text{cm}$)物种组成及个体数量等情况进行调查。而后以各树种的多度为指标进行 TWINSpan 分析,将100个样方划分成不同的类型(样方组),将聚类分析结果转绘到样方排布图上,分析整个样地的组织结构特点。在此基础上,进行不同样方组的物种组成和个体多度分析,比较各样方组之间的组织结构差异。

2 结果与分析

2.1 各样方所含物种和个体数量的分布特点

通过对100个 $10 \times 10\text{m}^2$ 样方内物种数量和个体数量的统计(图1),可见每个样方内物种和个体数量均有不同。从总体情况看(图2,图3,表2),物种数量的分布范围为3~19个,样方总体平均值为11.5种,以具有8~16个物种的样方居多。个体数量分布范围为4~86株,样方总体平均为44.8株,相对集中在30~50株范围上。

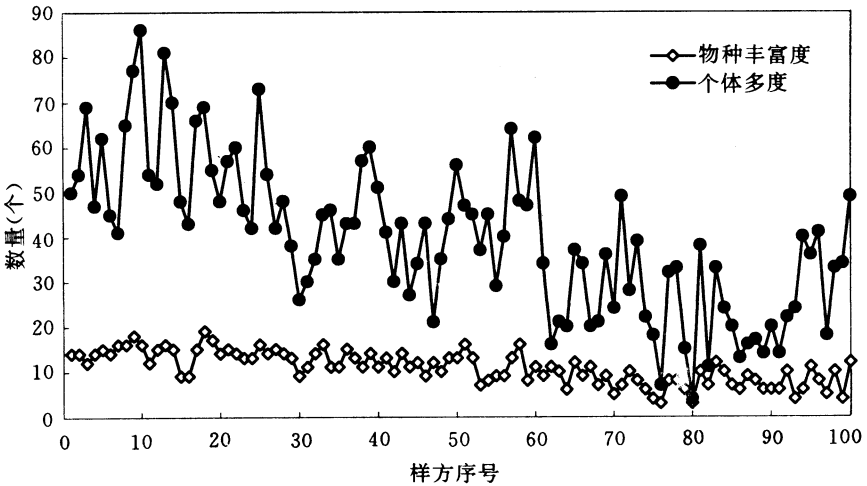


图1 各样方物种数量和个体数量的分布

Fig. 1 Richness and abundance of each quadrat

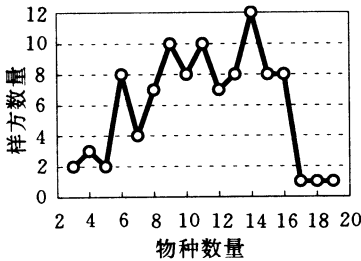


图2 不同物种数量级上的样方分布

Fig. 2 Number of quadrat in each richness class

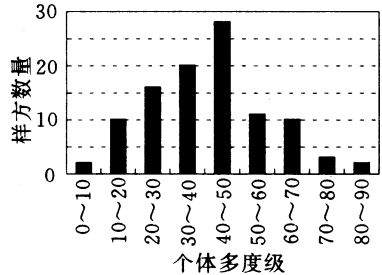


图3 不同个体多度级上的样方分布

Fig. 3 Number of quadrat in each abundance class

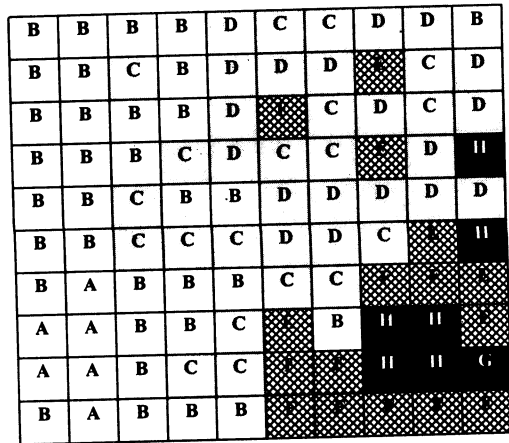
2.2 样方的 TWINSpan 分析与样方组的空间排布

通过对整个样地100个样方按其物种多度指标进行的 TWINSpan 分析,将整个样地划分成不同等级的样方组(表1)。其中,以样方组1所含样方数量较多(占77%),构成样地的主体部分;样方组2仅有23个样方,并相对集中分布于样地的右下角(图4)。

表1 样方的 TWINSpan 分析结果

Table 1 TWINSpan of quadrats

样地总体(100个样方)							
样方组 1 (77%)				样方组 2 (23%)			
1.1 (38%)		1.2 (39%)		2.1 (16%)		2.2 (7%)	
1.1.1 (6%)	1.1.2(32%)	1.2.1 (19%)	1.2.2 (20%)	2.1.1 (6%)	2.1.2 (10%)	2.2.1 (1%)	2.2.2 (6%)
样方序号	样方序号	样方序号	样方序号	样方序号	样方序号	样方序号	样方序号
	1,6,9~23,25,26,	24,29,30,31,35,	51,52,53,54,57,	47,75,79,87,88,	43,44,56,61,62,	84	64,67,82,85,91,
	27,28,32,33,34,	37,42,45,48,49,	58,59,65,69,70,	89	63,68,81,83,86		95
2,3,4,5,7,8	36,37,38,39,40,	55,60,66,71,73,	72,76,77,80,90,				
	41,46,50,100	74,78,94,97	92,93,96,98,99				



背景	A	B	C	D	1.1.1	1.1.2	1.2.1	1.2.2	2.1.1	2.1.2	2.2.1	2.2.2
样方组	1.1.1	1.1.2	1.2.1	1.2.2	2.1.1	2.1.2	2.2.1	2.2.2				
样方组	1.1		1.2		2.1		2.2					

图4 各样方组在样地中的水平分布格局

Fig. 4 The distribution pattern of quadrat groups

各样方组在样地中的水平分布格局表现出以样方组1(包括样方组1.1和样方组1.2)为主体,样方组1.1集中于样地左半侧,样方组1.2集中分布于样地中部和右上部;样方组2(包括样方组2.1和样方组2.2)集中分布于样地右下部,其中样方组2.1和样方组2.2除在局部地段有相对集中分布外,有些样方还零散分布在样地中,构成小尺度的异质性格局(图4)。

2.3 各样方组物种数量和个体数量的比较

将整个样地和不同等级水平的样方组(划分为2组、4组和8组)的物种数量和个体数量统计后(表2),可明显看出各样方组之间在物种数量和个体数量上均有较大差异。在物种数量上,

在划分为2组时,样方组1多于样方组2;在分成4组时,样方组1.1>样方组1.2≈样方组2.1>样方组2.2;在分成8组时,以样方组1.1.1物种数量最多,平均可达14.5种,样方组2.1.1最少,平均只有7.5种,两者相差近1倍。个体数量与物种数量情况相似,也具有样方组1>样方组2;样方组1.1>样方组1.2>样方组2.1>样方组2.2;样方组1.1.1最大(平均值为56.3),样方组2.1.1最小(平均值为16.8)的规律。从总体上看,各样方组的物种数量与个体数量之间存在着显著的正相关关系(图5),表明生境空间对物种个体的承载没有形成对物种数量的限制。

表2 各样方组平均物种数量和个体数量的比较

Table 2 The average number of species and individuals in each quadrat group

项目	物种数量				个体数量			
	数值范围	平均值	标准差	变异系数	数值范围	平均值	标准差	变异系数
样地总体	3~19	10.89	3.679	0.3378	4~86	39.78	17.203	0.4325
样方组 1	3~19	11.5196	3.7403	0.3247	4~86	44.7532	15.8232	0.3536
样方组 2	4~14	8.7826	2.5576	0.2912	11~43	32.1304	9.5074	0.4110
样方组 1.1	9~19	13.9474	2.3127	0.1658	35~865	4.9474	12.1320	0.2208
样方组 1.2	3~16	9.1538	3.3367	0.3645	4~64	34.8205	12.3392	0.3544
样方组 2.1	4~14	9.0000	2.7080	0.3009	13~432	4.1875	10.1470	0.4195
样方组 2.2	6~11	8.2857	2.2887	0.2762	11~36	20.7143	8.0146	0.3869
样方组 1.1.1	12~16	14.5000	1.5166	0.1046	41~69	56.3333	10.9118	0.1937
样方组 1.1.2	9~19	13.8438	2.4377	0.1761	35~86	54.6875	12.4611	0.2284
样方组 1.2.1	5~13	9.6842	2.5615	0.2645	18~62	35.9474	9.9525	0.2769
样方组 1.2.2	3~16	8.6500	3.9373	0.4552	4~64	33.7500	14.4290	0.4275
样方组 2.1.1	4~12	7.5000	2.8107	0.3748	14~21	16.8333	2.4833	0.1475
样方组 2.1.2	6~14	9.9000	2.3310	0.2355	13~43	28.6000	10.5114	0.3675
样方组 2.2.1	—	10	—	—	—	24	—	—
样方组 2.2.2	6~11	8.0000	2.3664	0.2958	11~36	20.1667	8.6352	0.4282

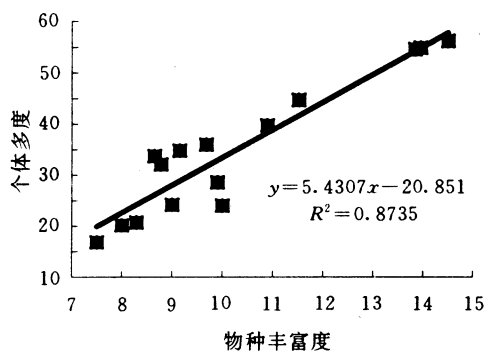


图5 各样方组物种丰富度与个体多度的线性回归

Fig. 5 The regression of richness and abundance in each quadrat group

通过对各样方组物种数量和个体数量的差异比较 (表3), 可知样方组1与样方组2之间在个体数量和物种数量上的差异均达显著水平。样方组1.1与其它样方组 (样方组1.2, 2.1和2.2) 之间, 在个体数量和物种数量上的差异均达极显著或显著水平; 样方组1.2与样方组2.1和2.2之间, 在个体数量上的差异达到显著水平。

在划分为8个组时, 样方组1.1.1和1.1.2与其它样方组之间, 在个体数量和物种数量上的差异, 基本上都达到极显著或显著水平。

表3 各样方组物种数量\个体数量多重比较结果

Table 3 The statistical test of difference in richness and abundance of each quadrat group

样方组	1	2	样方组	1.1	1.2	2.1	2.2	判定值
1		6.214 ^T	1.1		18.96**	25.90**	16.84**	$F_{0.05}(3, 100) = 2.70$
2	3.282 ^T		1.2	18.56**		3.119*	2.871*	$F_{0.01}(3, 100) = 3.98$
			2.1	18.56**	0.011		0.143	
			2.2	18.56**	0.011	0.104		
样方组	1.1.1	1.1.2	1.2.1	1.2.2	2.1.1	2.1.2	2.2.2	判定值
1.1.1		0.017	2.312*	2.872*	5.710**	3.519**	4.787**	$F_{0.05}(6, 100) = 2.21$
1.1.2	0.046		5.108**	6.582**	8.833**	6.326**	7.345**	$F_{0.01}(6, 100) = 2.99$
1.2.1	2.237*	4.364**		0.057	2.032	0.432	1.385	
1.2.2	3.342**	7.024**	0.221		1.611	0.216	1.039	
2.1.1	3.190**	4.302**	0.460	0.129		0.633	0.041	
2.1.2	1.679	2.507*	0.007	0.220	0.457		0.325	
2.2.2	2.682*	3.650**	0.274	0.041	0.016	0.286		

注: ^T表示两样方组之间的总体平均数差异, 检验达到显著水平 ($T > T_{0.05} = 1.98$);

*表示各样方组之间总体平均数的多重比较差异达到显著水平 ($F > F_{0.05}$);

**表示各样方组之间总体平均数的多重比较差异达到极显著水平 ($F > F_{0.01}$)。

2.4 各样方组优势物种组成特点

从整个样地和各样方组的优势物种在不同样方组之间的分布上看, 可将其划分为3种类型, 即在样方组1系列中占优势的种类、在样方组2系列中占优势的种类和在两个样方组系列均有优势的种类 (图6)。

在两个样方组系列均有优势的种类中, 云南银柴 (62号物种) 在绝大多数样方组中均有明显的优势 (相对多度均在25%以上), 其它物种则基本上都处于10%以下。在其个体相对多度的分布上, 云南银柴在样方组2.2及2.2.1和2.2.2中的优势稍差 (相对多度仅在10%左右), 但肖蒲桃 (55号) 和黄果厚壳桂 (24号) 在这些样方组中的优势, 却有较大幅度的增加 (达到20%以上), 构成明显的优势物种互补格局 (图6A)。

在样方组1系列中占优势物种的相对多度均在10%以下, 但在样方组1、样方组1.1和1.1.1、1.1.2、1.2.2等样方组中形成明显的峰值 (图6B)。在样方组2系列中占优势的物种, 除窄叶半枫荷 (63号) 的相对多度可达10%以上外, 其它物种也都10%以下, 但在样方组2、样方组2.1和2.2、样方组2.1.1、2.1.2、2.2.1、2.2.2等样方组中形成明显的峰值。另外, 窄叶半枫荷与其它物种也有较为明显的物种优势互补的特点 (图6C)。

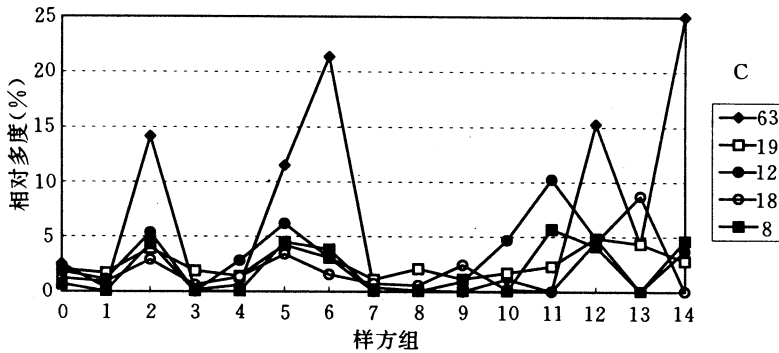
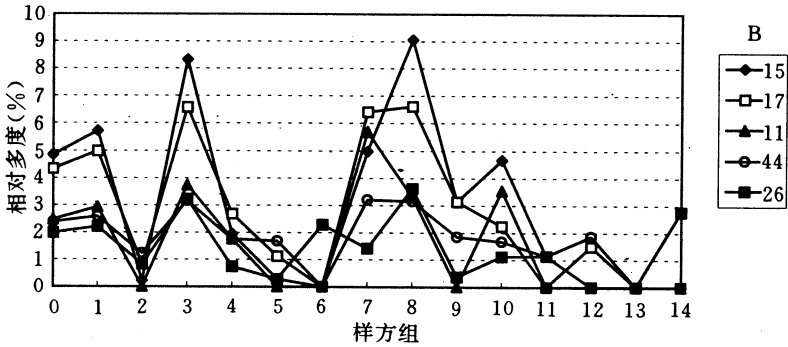
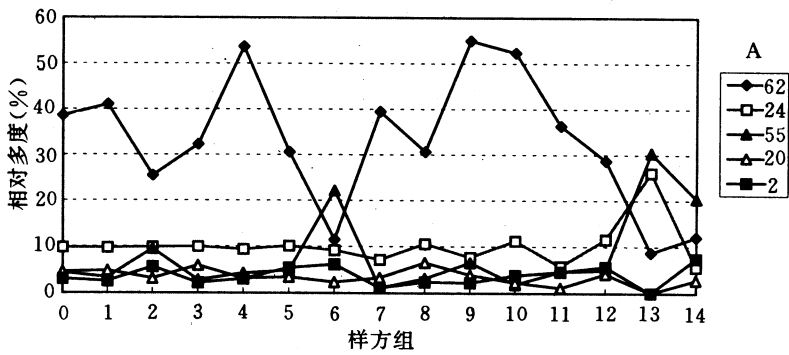


图6 不同类型优势种在各样方组中的相对多度分布

(A: 两个样方组系列中均有优势的物种分布; B: 在样方组1系列中占优势的物种分布;
C: 在样方组2系列中占优势的物种分布)

Fig. 6 Relative abundance of the dominant species in quadrat group (Quadrats group)

(A: dominants in the series both quadrat group1 and quadrat group2; B: dominant in the series of quadrat group1;
C: dominant in the series of quadrat group2)

图中样方组序号分别为0整个样地, 1样方组1, 2样方组2, 3样方组1.1, 4样方组1.2, 5样方组2.1, 6样方组2.2, 7样方组1.1.1, 8样方组1.1.2, 9样方组1.2.1, 10样方组1.2.2, 11样方组2.1.1, 12样方组2.1.2, 13样方组2.2.1, 14样方组2.2.2.

图中物种序号分别为63窄叶半枫荷 (*Pterospermum lanceaefolium*), 62云南银柴 (*Aporosa yunnanensis*), 55肖蒲桃 (*Acmena acuminatissima*), 44水石梓 (*Sarcosperma laurinum*), 26黄叶树 (*Xanthophyllum hainanense*), 24黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*), 20红车 (*Syzygium rehderianum*), 19褐叶柄果木 (*Mischocarpus pentapetalus*), 18荷木 (*Schima superba*), 17光叶山黄皮 (*Randia canthioides*), 15光叶红豆 (*Ormosia glaberrima*), 12鼎湖血桐 (*Macaranga sampsoni*), 11鼎湖钓樟 (*Lindera chunii*), 8大苞血桐 (*Macaranga bracteata*), 2白颜树 (*Gironniera subaequalis*).

由此可见,各样方组之间在优势种组成上具有较为明显的差别,即使在同一样方组系列中,其各样方组不仅在物种个体相对多度上差异明显,而且有些样方组之间的优势物种组成也有较大的差别,表现出不同等级层次的物种组成差异。

3 结论与讨论

- 3.1 在 1hm^2 的永久样地中,每个 $10\times 10\text{m}^2$ 样方的物种数量和个体数量均有差异,其变化范围分别为3~19种和4~86株,表现出极大地变异范围。样方总体平均物种和个体数量分别为11.5种和44.8株,并相对集中在8~16种和30~50株范围。
- 3.2 样方的 TWINSpan 分析可将样地划分为不同等级水平的样方组,其中以样方组1所含样方数较多,占77%,构成样地的主体;样方组2仅有23个样方。
- 3.3 样方组在空间排布上,表现出即相对集中,又有隔离和间断的特点。在样地的某些部位,除在相应的主体样方组外,还有其它样方组样方嵌入,构成小尺度的异质性格局。
- 3.4 样方组之间的物种和个体数量也具有较大的差异,样方组1的物种和个体数量均明显大于样方组2。在将样地划分为8个样方组时,物种和个体数量最多的样方组1.1.1(平均值分别为14.5种和56.3株)是最少的样方组(平均值分别为7.5种和16.8株)2~3倍。
- 3.5 样方组物种和个体数量之间存在明显的正相关关系,其线性回归分析得到较好的拟合效果,表明生境空间容纳量对物种数量没有限制性影响。
- 3.6 优势种在各样方组上的分布可划分为:在样方组1和样方组2两个系列中均有优势、仅在样方组1系列中具有优势和仅在样方组2系列中具有优势的3种类型,表明各样方组不仅在物种的个体相对多度上有区别,而且在优势种类组成上也有明显的差异。
- 3.7 于群落组织结构的这种小尺度差异的形成原因和机制,还将从小尺度的生境差异角度做进一步的分析。

参 考 文 献

- 1 Legendre, P. & M. -J. Fortin. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetation*. 1989, 80: 107~138
- 2 Legendre, P. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*. 1993, 74 (6): 1659~1673
- 3 Tilman, D. Competition and biodiversity in spatial structured habitats. *Ecology*. 1994, 75 (1): 2~16
- 4 Kolasa, J. & S. T. A. Pickett, eds. *Ecological heterogeneity*. Springer-Verlag, New York, USA
- 5 Dutilleul, P. Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments. *Ecology*. 1993. 74 (6): 1646~1658
- 6 van der Maarel, E., V. Noest & M. W. Palmer. Variation in species richness on small grassland quadrates: niche structure or small-scale plant mobility? *J. Veg. Sci.* 1995, 6: 741~752
- 7 Wilson, J. B., M. T. Sykes & R. K. Peet. Time and space in the community structure of a species-rich grassland. *J. Veg. Sci.* 1995, 6: 729~740
- 8 Wilson, J. B., R. K. Peet & M. T. Sykes. What constitutes evidence of community structure? A reply to van der Maarel, Noest & Palmer. *J. Veg. Sci.* 1995, 6: 753~758

Long-term Monitoring of the Lower Subtropical Evergreen Broad-leaved Forest in Dinghushan Biosphere Reserve (IV) The Small-scale Difference of Community Structure in *Castanopsis chinensis*, *Cryptocarya concinna* Community

Ye Wanhui Huang Zhongliang Kong Guohui Wen Dazhi Zhang Qianmei

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

ABSTRACT The small-scale difference of the community structure in the lower subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan is revealed in this paper. Within the 1hm² permanent plot, the richness and abundance of trees are various in each quadrat (10×10m²). The 100 quadrats can be divided into several groups by TWINSpan. The small-scale difference among quadrat groups demonstrates that some quadrats assemble, while others scatter. The richness and abundance of trees in each group are also various, and a significant difference is found between quadrat group 1 and quadrat group 2, quadrat group 1 and others. There is a very close positive correlation between richness and abundance of all the quadrat groups, implying that the carrying capacity of habitat does not restrict the number of species in these quadrat groups. In addition, the dominant species are also different among quadrat groups. Three types are defined by the distribution of dominant species, i. e. dominates in both group 1 and group 2, dominates only in group 1 and dominates only in quadrat group 2.

Key words Dinghushan biosphere reserve, Lower subtropical evergreen broad-leaved forest, Community structure, Spatial heterogeneity, Small-scale difference.