

秦岭南坡松栎林群落演替过程中 物种组成及多样性动态分析

张洪武, 于 飞, 王得祥*, 张子良

(西北农林科技大学 林学院, 陕西杨陵 712100)

摘 要:为揭示秦岭南坡植物群落演替与物种多样性之间的复杂关系,采用空间代替时间的方法在秦岭南坡油松林、松栎混交林和锐齿栎林群落典型分布区域设置 45 个样地进行了群落学调查,统计分析了油松林→松栎混交林→锐齿栎林这一演替序列过程中草、灌、乔 3 层的物种组成和 α 物种多样性动态。结果表明:(1)秦岭南坡油松林、松栎混交林和锐齿栎林 3 种群落共有维管植物 312 种,隶属于 73 科 183 属,其中草本植物 136 种,灌木(含木质藤本)98 种,乔木 78 种;油松林群落包含 52 科 117 属 190 种,松栎混交林群落含有 60 科 95 属 129 种,锐齿栎林群落则为 50 科 109 属 178 种。(2)沿油松林→松栎混交林→锐齿栎林群落演替序列,草本层物种均匀度和物种多样性显著降低,物种丰富度呈“V”形变化趋势;灌木层物种丰富度、均匀度以及物种多样性均无显著差异;乔木层物种多样性呈明显的单峰型变化,其中松栎混交林群落物种多样性指数最高。研究表明,秦岭南坡松栎林群落物种多样性随演替进展总体上呈现单峰型变化,与中期物种多样性假说一致;物种多样性可能仅仅是群落稳定的一个基础或前提条件。

关键词:秦岭;松栎林群落;演替;物种组成;物种多样性

中图分类号: Q948.15⁺4

文献标志码: A

Changes of Species Composition and Diversity in the Process of Community Succession of Pine Oak Forests on the South-facing Slopes in Qinling Mountains

ZHANG Hongwu, YU Fei, WANG Dexiang*, ZHANG Ziliang

(College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Species diversity and its change is one of the main indicators of community succession dynamic process. Our objective was to examine the complex relationships between the species diversity and community succession in the successive serials from *Pinus tabulaeformis* forest to *P. tabulaeformis-Quercus aliena* var. *acuteserrata* mixed forest then to the subsequent *Q. aliena* var. *acuteserrata* forest on the south-facing slopes in Qinling Mountains. Changes of species composition and diversity in each vegetation stratum were studied using the method of substituting spatial difference for time change. The results showed that: (1) 312 species of vascular plants belonging to 183 genera and 73 families were recorded in 45 quadrats investigated, among which there were 136 herbs, 98 shrubs encompassing woody climbers, and 78 trees. The composition of the three communities was that there were 190 species belonging to 117 genera and 52 families, 129 species belonging to 95 genera and 60 families, and 178 species belonging to 109 genera and 50 families

收稿日期: 2013-09-17; 修改稿收到日期: 2013-10-16

基金项目: 林业公益性行业科研专项(20100400206); 国家自然科学基金(31070570)

作者简介: 张洪武(1989—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事森林生态研究。E-mail: ZHW2012051945@126.com

* 通信作者: 王得祥, 教授, 博士生导师, 主要从事森林生态和森林可持续经营研究。E-mail: wangdx66@126.com

in *P. tabuliformis* forest, *P. tabuliformis*-*Q. aliena* var. *acuteserrata* mixed forest and *Q. aliena* var. *acuteserrata* forest, respectively. (2) Species evenness and species diversity in herb layer decreased significantly during community succession ($P < 0.05$), species richness showed a V-shaped trend; shrub layer species richness, evenness and species diversity did not change conspicuously ($P > 0.05$); There was a significant hump-shaped pattern in species diversity in tree layer along the succession process, and the species diversity reached a peak in the community of *P. tabuliformis*-*Q. aliena* var. *acuteserrata* mixed forest. The studies above indicated that: changes of species diversity presented a hump-shaped model as a whole in the process of community succession of pine oak forests on the south-facing slopes in Qinling Mountains, which agrees with the intermediate species diversity hypothesis; The species diversity may simply be one of the basis or prerequisites to the community stability.

Key words: Qinling Mountains; pine oak forests community; succession; species composition; species diversity

认识植物群落演替过程中物种多样性变化规律,有助于深刻认识群落稳定性、多样性变化格局及其机理,并为森林群落科学经营和生物多样性保护提供建议和依据。在植物群落演替过程中物种多样性变化方面,国内外已有大量研究,但研究结果却大不相同。有人认为随演替进展物种多样性趋于增大^[1-4],也有人认为物种多样性随演替呈单峰模型,在演替中期达到最大^[5-7],还有人得出了其他结论^[8-10]。这些不同的结论可能与群落类型、研究方法等因素的差异有关^[11]。关于中国森林演替模式,国内也早有大量研究,前人认为中国亚热带次生演替一般遵循针叶林到针阔混交林再到阔叶林的规律,山峡库区、缙云山等北亚热带和中亚热带森林类型也基本遵循该规律^[12-14]。延晓东等^[15]通过模拟东北森林生长演替模型认为落叶阔叶树如蒙古栎(*Quercus mongolica*)将取代针叶树如红松(*Pinus koraiensis*)和兴安落叶松(*Larix gmelinii*),成为东北森林的主要树种。

在秦岭南坡海拔 1 200~1 800 m 之间的山地森林生态系统中,油松林(*Pinus tabuliformis* forest)、锐齿栎林(*Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest)及其混交林(*P. tabuliformis*-*Q. aliena* var. *acuteserrata* mixed forest)是该区的 3 个主要森林类型。国内学者关于秦岭地区油松林、松栎混交林和锐齿栎林这 3 个群落是否处于同一演替序列中的不同阶段还存在争议,但部分学者认为,油松在秦岭地区是先锋树种,易于占据裸地,油松林一旦形成,林内环境又会变得对其他较耐荫树种(如栎类)有利。后者的逐渐入侵,使油松纯林变成油松栎类混交林,经过一段时期,由于栎类的竞争能力比油松强,油松林最后会被栎林取代^[16]。前人对秦岭山地油松和锐齿栎更新特征的研究结果也表明:栎类在

油松林下的更新良好,因此栎类种群极易入侵到油松次生林群落中,成为更新层的优势种。根据我们的调查,油松林虽然常见,但除生于峭壁梁顶处外,基本将为栎林所取代。坡面上油松林下更新苗以栎类为主,有些林分内锐齿栎已居乔木层第二亚层,其取代油松的趋势十分明显^[17-18]。目前国内对秦岭山地松栎林的研究主要集中在群落结构、生物量及营养元素分布等方面^[19-20],于飞等对秦岭林区松栎混交林群落的更新机理也进行了研究^[21-24],但关于次生松栎林群落演替过程中物种多样性变化的研究还未见报道。

在秦岭山地次生林演替过程中,还有许多规律和问题值得深入研究和探讨。如松栎林演替过程中物种多样性存在怎样的变化格局?与其他演替序列中所支持的假说有何不同?推动松栎林演替进展的主要环境因素有哪些?因此,对秦岭南坡松栎林不同演替阶段物种组成多样性动态的分析,无疑成为了回答上述问题并进一步揭示秦岭山地松栎林稳定性和演替规律的基础性工作。为此,本研究以秦岭南坡典型的油松林、松栎混交林和锐齿栎林为研究对象,采用空间替代时间的方法,在大量样地调查的基础上,统计分析 3 个群落中各层次的物种组成,并对演替过程中各层次的物种多样性变化趋势进行了计算和分析,以期揭示群落演替过程中的多样性变化格局和群落稳定性的关系,为秦岭地区乃至同类地区群落物种多样性研究和保护,以及制定合理的森林健康经营管理措施提供依据。

1 研究区自然概况

研究地位于秦岭南坡中段主要包括秦岭南坡至汉水以北的汉中市各(区)县以及与之相邻的风县部分地区,即东经 105°30'~108°11',北纬 32°50'~33°

53'。本地区地形地貌极为复杂,全年雨量充沛,气候温暖湿润。本地区气候差异明显,800 m 以下为北亚热带,800~2 400 m 为山地暖温带,2 400 m 以上为高山寒温带^[25]。本研究具体研究地包括以火地塘、旬阳坝为主的 5 个松栎林典型分布区域。

秦岭火地塘林区位于秦岭南坡中山地带中部(33°25'~33°29'N,108°25'~108°30'E),海拔 800~2 500 m,年均气温 8℃~10℃,年均降雨量 900~1 200 mm,属中国北亚热带和暖温带的过渡地带。从低海拔到高海拔依次为:松栎林亚带,松栎林亚带,云、冷杉阔叶混交林亚带。土壤主要为山地棕色森林土(棕壤),土层厚 30~50 cm。主要成林树种有:锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)、山杨(*Populus davidiana*)、红桦(*Betula albo-sinensis*)、光皮桦(*Betula luminifera*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、华山松(*Pinus armandii*)等^[26]。旬阳坝林区位于秦岭中段南麓的月河梁和平河梁之间,地理坐标为 32°29'~33°13'N,103°58'~109°48'E,平均海拔 1 300 m。该区属北亚热带温暖湿润气候区,年平均气温为 10℃,年平均降水量 1 133 mm,≥10℃的积温为 4 000℃。土壤为矿砾质壤黏土,呈微酸性。该区有种子植物 120 余种,隶属于 124 科,450 余属。林木主要有松(*Pinaceae*)、杉(*Tsuga*)和落叶乔木等^[27]。

2 研究方法

2.1 样地调查

在对火地塘、旬阳坝等林区油松林、松栎混交林和锐齿栎林分布较集中的地段进行综合野外考察的基础上,尽可能地选择人为干扰较小的自然演替群落,共设置样地 45 个(油松林、松栎混交林和锐齿栎林 3 个植物群落各 15 个)。每块样地面积为 20 m×20 m,调查其中全部乔木。在样地内均匀布设 5 个 2 m×2 m 的次样方,调查灌木;在每个次样方中设置 1 个 1 m×1 m 小样方,调查草本。

调查时在每个样地中记录各物种种类、个体数(丛生性草本按其丛数统计)、年龄、株高、乔木的胸径、盖度、冠幅等数量指标。45 个样地的基本概况见表 1。

2.2 植物群落物种多样性测度

根据马克平^[28-29]所评述的生物群落多样性的测度方法,本实验选择 Patrick 丰富度指数、Simpson 优势度指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Pielou 均匀度指数 4 种 α 多样性指数,以草、灌、乔 3 层各物种的

重要值(IV)作为测度指标,分层对每个群落的物种多样性进行计算分析。其计算公式分别如下:

$$IV_{\text{草本/灌木}} = (\text{相对高度} + \text{相对盖度} + \text{相对显著度})/3$$

$$IV_{\text{乔木}} = (\text{相对高度} + \text{相对密度} + \text{相对显著度})/3$$

其中,相对显著度=某一树种胸高断面面积之和/样地内所有树种胸高断面面积之和。

$$(1) \text{Patrick 丰富度指数}(R): R=S$$

$$(2) \text{Simpson 优势度指数}(D):$$

$$D=1-\sum [N_i(N_i-1)/N(N-1)]$$

$$(3) \text{Shannon-Wiener 多样性指数}(H'): H'=-\sum P_i \log P_i$$

$$(4) \text{Pielou 均匀度指数}(E): E=H'/\log S$$

式中, S 为每个样地的物种总数, N 为每个样地所有物种的重要值之和, N_i 为样地中第 i 个种的重要值, $P_i=N_i/N$ 。

2.3 数据处理

采用方差同质性检验的方法进行方差齐性检验后,满足方差齐性条件($P>0.05$)的用单因素方差分析(One-Way ANOVA)和 Duncan 多重比较分析方法($P<0.05$)比较不同演替阶段各层物种多样性的差异,方差不齐性的($P<0.05$)用 Games-Howell (A)检验法比较其差异。单因素方差分析和 Duncan 多重比较及 Games-Howell (A)检验通过 SPSS 18.0 数据分析软件完成。

3 结果与分析

3.1 不同演替阶段群落物种组成

在所调查的 45 个 20 m×20 m 的样方中记录草本层、灌木层和乔木层的科、属数和物种总数,统计结果见表 2。共记录维管植物 312 种,隶属于 73 科 183 属。其中草本植物 136 种,灌木(含木质藤本)98 种,乔木 78 种;就森林群落而言,油松林有 52 科 117 属 190 种,松栎混交林包含 60 科 95 属 129 种,锐齿栎林则为 50 科 109 属 178 种。表 3 列出了 3 种群落物种重要值排序前 5 的乔木、灌木、草本植物种名与重要值。由表 3 可以看出,随演替进展,群落各层优势物种及其重要值不断发生变化。油松林群落乔木层主要由油松和华山松组成,灌木层和草本层的优势种分别为胡枝子(*Lespedeza bicolor*)和羊茅(*Festuca ovina*);松栎混交林群落乔木层的优势种为锐齿栎和油松,灌木层和草本层的优势种分别为悬钩子(*Rubus corchorifolius*)和苔草(*Carex tristachya*);锐齿栎林群落乔木层的优势种为锐齿

栎,灌木层和草本层的优势种分别为托柄菝葜(*Toxicodendron vernicifluum*)、鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)、多

(*Smilax discotis*)和细叶苔草(*Carex rigescens*)。3

表 1 样地概况

Table 1 General survey of sample plot

样地号 Plot No.	地理位置 Geographical position	海拔 Altitude/m	坡向 Slope aspect/°	坡度 Slope degree/°	坡位 Slope position	林龄 Stand age	郁闭度 Canopy density
1	108°27'38"E,33°25'58"N	1 658	W	15	中 Middle	28	0.86
2	108°28'15"E,33°27'10"N	1 862	E	30	中 Middle	29	0.7
3	108°27'10"E,33°26'35"N	1 732	E	36	下 Lower	27	0.85
4	108°26'45"E,33°26'20"N	1 547	SW	26	下 Lower	25	0.65
5	107°56'10"E,33°42'2"N	1 437	SW70	15	中 Middle	28	0.85
6	107°47'13"E,33°50'14"N	1 449	N	0	下 Lower	24	0.75
7	107°49'54"E,33°50'53"N	1 296	N	0	上 Upper	28	0.6
8	107°41'3"E,33°48'40"N	1 618	NW6	33	下 Lower	24	0.65
9	107°40'42"E,33°48'45"N	1 617	EN10	20	下 Lower	35	0.8
10	107°47'52"E,33°50'49"N	1 504	SW37	15	中 Middle	37	0.82
11	107°48'58"E,33°50'39"N	1 340	EN65	20	中 Middle	22	0.76
12	107°31'12"E,33°49'56"N	1 350	WS35	30	上 Upper	24	0.7
13	107°30'57"E,33°47'42"N	1 306	NW45	18	下 Lower	20	0.76
14	107°31'56"E,33°48'30"N	1 341	NW50	35	中 Middle	22	0.72
15	107°31'45"E,33°50'53"N	1 345	NW50	35	下 Lower	20	0.74
16	108°27'15"E,33°25'55"N	1 665	S	33	中 Middle	27	0.85
17	108°26'31"E,33°25'59"N	1 516	S	31	下 Lower	16	0.81
18	108°27'6"E,33°25'48"N	1 658	S	29.5	中 Middle	25	0.65
19	108°27'19"E,33°25'57"N	1 643	SW25	32.5	下 Lower	23	0.75
20	108°27'11"E,33°26'1"N	1 590	SW42	30	下 Lower	21	0.68
21	108°32'25"E,33°31'32"N	1 587	SW37	35	上 Upper	22	0.85
22	108°32'24"E,33°31'32"N	1 604	SW55	32	中 Middle	25	0.75
23	108°26'6"E,33°26'16"N	1 533	SE40	28	下 Lower	30	0.87
24	108°25'46"E,33°26'9"N	1 582	SW20	38	中 Middle	26	0.83
25	108°26'5"E,33°26'15"N	1 521	SE45	42	下 Lower	23	0.72
26	108°27'11"E,33°26'6"N	1 680	SW75	30	上 Upper	33	0.75
27	108°25'42"E,33°25'48"N	1 498	S	38	中 Middle	28	0.6
28	108°27'27"E,33°26'6"N	1 635	SE20	25	下 Lower	30	0.72
29	108°26'51"E,33°26'21"N	1 708	NW10	35	中 Middle	29	0.7
30	108°27'37"E,33°26'7"N	1 702	SE5	25	中 Middle	28	0.6
31	108°25'45"E,33°26'45"N	1 665	S	31	中 Middle	27	0.85
32	108°26'4"E,33°25'52"N	1 635	E	37	中 Middle	22	0.79
33	108°25'26"E,33°26'41"N	1 658	S	29.5	中 Middle	25	0.79
34	108°25'46"E,33°26'33"N	1 690	SW	41	中 Middle	35	0.78
35	108°27'35"E,33°25'42"N	1 635	SW	38	中 Middle	23	0.93
36	108°25'48"E,33°26'24"N	1 673	W	48	上 Upper	38	0.91
37	108°27'19"E,33°25'50"N	1 620	SW8	43	上 Upper	18	0.83
38	108°27'22"E,33°25'50"N	1 631	SW12	35	中 Middle	18	0.85
39	108°26'27"E,33°26'4"N	1 662	SW27	45	上 Upper	17	0.8
40	108°26'10"E,33°26'1"N	1 662	SW20	43	上 Upper	29	0.5
41	108°25'50"E,33°26'45"N	1 669	SW80	41	下 Lower	28	0.8
42	108°25'51"E,33°26'45"N	1 660	SW35	39	中 Middle	35	0.75
43	108°25'47"E,33°26'47"N	1 665	SW32	32	中 Middle	36	0.68
44	108°26'15"E,33°26'54"N	1 701	SW28	39	中 Middle	30	0.33
45	108°26'1"E,33°26'39"N	1 684	SW30	45	中 Middle	26	0.53

注:1~15 号为油松林样地;16~30 号为松栎混交林样地;31~45 号为锐齿栎林样地;E. 东坡;W. 西坡;S. 南坡;N. 北坡;SE. 东南坡;NE. 东北坡;SW. 西南坡;NW. 西北坡。

Note:Plots 1~15 belong to *Pinus tabulaeformis* forest,while 16~30 and 31~45 belong to *P. tabulaeformis*-*Q. aliena* var. *acuteserrata* mixed forest and *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest,respectively;E. East aspect;W. West aspect;S. South aspect;N. North aspect;SE. South east aspect;NE. North east aspect;SW. South west aspect;NW. North west aspect.

花木蓝(*Indigofera amblyantha*)、绣线菊(*Spiraea salicifolia*)、风毛菊(*Saussurea japonica*)和茜草(*Rubia cordifolia*)等主要的共有种,另外,样地中也有部分偶见种出现。如五月瓜藤(*Holboellia fargesii*)、珠光香青(*Anaphalis margaritacea*)等树种只在个别锐齿栎林样方中有发现。比较表 3 中 3 个群落各层排序前 5 的树种的重要值大小还可看出,群落优势种比其他树种有明显的相对优势度,其他树种很难与其形成竞争关系。

3.2 不同演替阶段群落各层物种多样性变化

物种丰富度即物种数目。从图 1,A 可以看出:演替初期油松林群落草本植物物种最多,随演替进展呈现“V”形变化趋势。与草本层物种丰富度变化

趋势相似,灌木层物种丰富度随演替的进展也呈现“V”形变化趋势,演替后期锐齿栎林阶段灌木层物种丰富度最高,但三者之间的差异都不显著($P>0.05$)。不同演替阶段乔木层物种丰富度差异也不显著($P>0.05$)。

均匀度指数通过测度物种分布的均匀程度来反映群落物种多样性。图 1,B 显示:随演替进展,草本层物种均匀度显著降低($P<0.05$),在锐齿栎林阶段物种均匀度降至最低;灌木层中,锐齿栎林群落的物种均匀度最低,油松林群落和松栎混交林群落的物种均匀度差异不显著($P>0.05$);乔木层中,群落物种均匀度随演替进展呈现单峰模型,演替中期松栎混交林群落的物种均匀度最高,油松林和锐齿

表 2 秦岭南坡不同演替阶段 3 种森林群落内的科属种数

Table 2 The number of family,genus and species of three forest communities in different successive stages on the south-facing slopes in Qinling Mountains

群落类型 Community type	草本层 Herb layer		灌木层 Shrub layer		乔木层 Tree layer		种数 Species
	科数 Family	属数 Genus	科数 Family	属数 Genus	科数 Family	属数 Genus	
油松林 <i>Pinus tabuli formis</i> forest	25	58	21	38	18	32	190
松栎混交林 <i>P. tabuli formis</i> - <i>Q. aliena</i> var. <i>acuteserrata</i> mixed forest	24	43	17	30	14	25	129
锐齿栎林 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i> forest	28	58	14	25	16	27	178

表 3 秦岭南坡不同演替阶段 3 种森林群落物种组成及重要值

Table 3 Importance values and species components of three forest communities at different stages of succession on the south-facing slopes in Qinling Mountains

层次 Layer	群落 I Community I		群落 II Community II		群落 III Community III	
	植物名称 Plant name	重要值 IV	植物名称 Plant name	重要值 IV	植物名称 Plant name	重要值 IV
乔木 Tree	油松 <i>P. tabuli formis</i>	10.529 5	锐齿栎 <i>Q. aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	5.533 1	锐齿栎 <i>Q. aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	10.200 5
	华山松 <i>P. armandii</i>	1.009 6	油松 <i>P. tabuli formis</i>	5.131 1	油松 <i>P. tabuli formis</i>	1.359 8
	锐齿栎 <i>Q. aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	0.592 4	华山松 <i>P. armandii</i>	1.615 7	漆树 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>	0.577 8
	漆树 <i>T. vernicifluum</i>	0.470 4	漆树 <i>T. vernicifluum</i>	0.500 5	栎木 <i>Cornus macrophylla</i>	0.356 5
	青杨 <i>Populus cathayana</i>	0.344	铁杉 <i>T. chinensis</i>	0.334 4	华山松 <i>P. armandii</i>	0.226 0
灌木 Shrub	胡枝子 <i>Lespedeza bicolor</i>	1.633 9	悬钩子 <i>Rubus corchori folius</i>	2.011 7	托柄菝葜 <i>Smilax discotis</i>	2.398 9
	绿叶胡枝子 <i>Lespedeza buergeri</i>	1.352 0	鞘柄菝葜 <i>Smilax stans</i>	1.683 4	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	2.163 4
	悬钩子 <i>Rubus corchori folius</i>	1.177 7	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	1.470 4	喜阴悬钩子 <i>Rubus mesogaeus</i>	1.088 2
	菝葜 <i>Smilax china</i>	0.908 5	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	1.314 2	悬钩子 <i>Rubus corchori folius</i>	0.893 6
	黄素馨 <i>Jasminum mesnyi</i>	0.836 2	菝葜 <i>Smilax china</i>	0.897 4	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	0.633 0
草本 Herb	羊茅 <i>Festuca ovina</i>	1.630 3	苔草 <i>Carex tristachya</i>	3.024 2	细叶苔草 <i>Carex rigescens</i>	6.291 0
	苔草 <i>Carex tristachya</i>	1.461 9	崖棕 <i>Carex siderosticta</i>	2.994 4	苔草 <i>Carex tristachya</i>	1.405 9
	青茅 <i>Deyeuxia arundinacea</i>	1.284 3	细叶苔草 <i>Carex rigescens</i>	2.597 9	羊茅 <i>Festuca ovina</i>	0.719 5
	大披针苔草 <i>Carex lanceolata</i>	1.070 7	茜草 <i>Rubia cordi folia</i>	1.048 2	崖棕 <i>Carex siderosticta</i>	0.545 2
	鹅观草 <i>Roegneria kamoji</i>	0.994 7	早熟禾 <i>Poa annua</i> L.	0.690 3	鹅观草 <i>Roegneria kamoji</i>	0.530 6

注:群落 I、II、III 分别代表油松林群落、松栎混交林群落和锐齿栎群落。

Note: I, II, III indicate the community of *P. tabuli formis* forest, *P. tabuli formis*-*Q. aliena* var. *acuteserrata* mixed forest and *Q. aliena* var. *acuteserrata* forest, respectively.

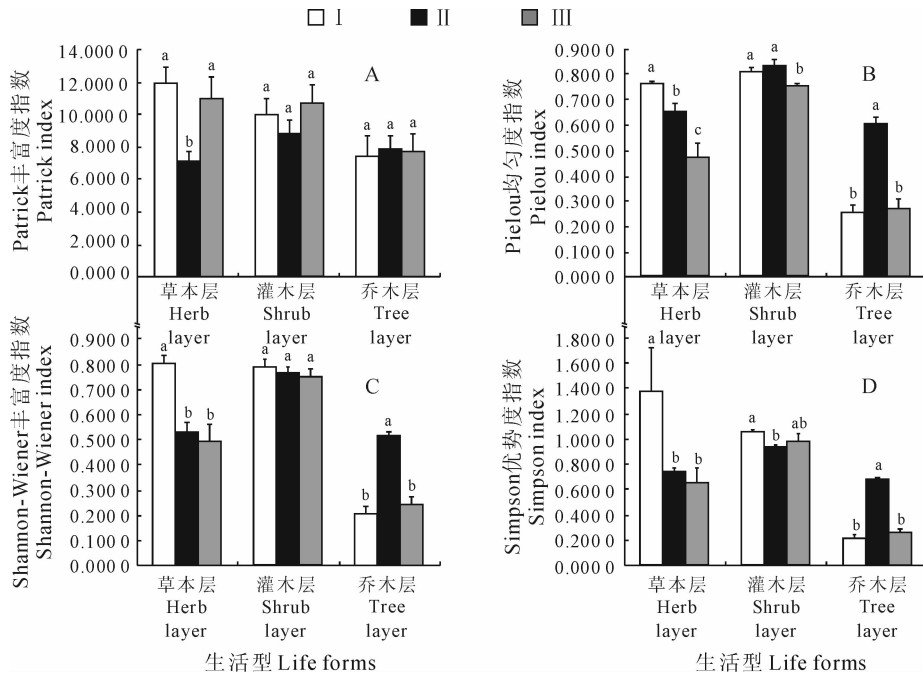


图1 群落演替过程中不同生活型物种 Patrick 丰富度指数(A)、Pielou 均匀度指数(B)、Shannon-Wiener 指数(C)、Simpson 优势度指数(D)的变化

图中数据为平均值+标准误; I ~ III 代表 3 个不同演替阶段(油松林→松栎混交林→锐齿栎林)

Fig. 1 Changes in Patrick index (A), Pielou index (B), Shannon-Wiener index (C) and Simpson index (D) of different life forms at the different successional stages

Dates in the figure equal even+standard error; I ~ III indicate three different stages of succession(*P. tabuli formis* forest→*P. tabuli formis*-*Q. aliena* var. *acuteserrata* mixed forest→*Q. aliena* var. *acuteserrata* forest)

栎林群落的物种均匀度差异不显著($P>0.05$)。

Shannon-Wiener 指数综合了群落物种的丰富度和均匀度来描述群落物种多样性,是运用最为广泛的多样性指数之一。从图 1,C 可以看出:演替初期草本层油松林群落物种多样性最高,到演替中期物种多样性迅速降低($P<0.05$),松栎混交林和锐齿栎林阶段草本层物种多样性差异不显著($P>0.05$);不同演替阶段灌木层的物种多样性差异也不显著($P>0.05$);乔木层物种多样性与其物种均匀度的变化趋势一致,呈现单峰型趋势。

Simpson 优势度指数通过度量物种分布的集中性来反映群落物种多样性。图 1,D 显示:演替过程中,草本层和乔木层物种优势度指数的变化趋势与物种均匀度指数的变化一致。灌木层中,随演替进展,群落物种优势度指数先减小($P<0.05$)、后增大,锐齿栎林群落的物种优势度与前两个演替阶段的群落物种优势度差异都不显著($P>0.05$)。

4 结论与讨论

本研究中,随演替进展,油松林、松栎混交林以及锐齿栎林 3 个群落中各层物种组成和群落优势种

以及物种多样性发生了较大变化。

本研究结果表明:随演替进展,物种丰富度除了在草本层 3 个群落有较大差异外,灌木层和乔木层均无显著差异;物种均匀度在灌木层仍无差异,而在乔木层松栎混交林的均匀度明显高于其他两个群落,在草本层,随演替进展物种均匀度呈现逐渐下降的趋势。在该演替过程中物种多样性并不主要是由于物种丰富度的变化而呈现不同的变化格局,与王世雄等^[30]认为的“演替过程中的物种多样性变化主要是因为物种丰富度变化而引起”这一结论不一致。综合物种丰富度和物种均匀度的 Shannon-Wiener 多样性指数测定结果表明,乔木层物种多样性呈现单峰增长趋势。对于林下植物,其物种组成及其适应环境的能力与其所处的上层群落紧密相关^[30],研究区中油松林群落处于阴坡,光照条件虽然不及阳坡,但水分条件比阳坡优越,另外坡度较小,林下腐殖质较多,容易成为风媒、鸟媒等传播种子停留的场所,而且养分也较充足,再加上油松林海拔较低,温度适宜,有利于植物各种生理活动的进行,从而使得该阶段林下植物特别是草本层植物种类较多,物种多样性较高^[31],这可能是本实验油松

林群落草本层物种多样性高于后期两个阶段群落的主要原因。演替过程中草本层物种均匀度呈现出逐渐下降的趋势,与前人的研究结果相似,主要原因可能是阳坡林窗较多,导致林下光照分布不均匀,阳坡林下物种分布不均匀,优势种突出^[32]。

本结果表明演替过程中虽然群落间物种丰富度无显著差异,但群落总体物种多样性呈明显的单峰模型,在松栎混交林阶段物种多样性达最大,与中期物种多样性假说基本一致^[33],也与诸多研究中发现的结果相似^[5,30],即物种多样性随演替时间的延长而升高,最高值常出现在演替的中期,随后又呈现下降的趋势。群落演替过程中物种多样性的单峰模型在很多研究中已有大量发现,Loucks^[7]对 Wisconsin 南部的森林群落的演替研究表明,在演替过程中,群落物种多样性先增后减,并且在演替过程中阳性树种向阴性树种过渡的阶段物种多样性达到峰值。Madeira^[6]对巴西东南部热带季节干旱林演替过程中群落物种组成和多样性变化进行了研究,结果表明:演替初期物种多样性较低,随演替进展,其他物种的入侵导致演替中期群落由大多数演替中后期的物种组成,到了演替顶级,演替后期的物种竞争力强于中期物种,因而物种多样性又开始降低。关于另一经典假说认为的随演替进展物种多样性逐渐增长的报道也有很多,也被大量学者支持,如 Odum^[34]、Clements^[35]、Margalef^[36]等。另外,也有研究得出了其他的规律。如 Howard 和 Lee^[8]对美国 New Hampshire

州东南部森林的演替过程(14~109 年)中维管束植物分层的物种多样性变化研究结果表明:随演替进展各层的物种丰富度逐渐降低。秦娟等^[37]对子午岭林区山杨林、辽东栎林及其混交林植物的物种多样性分层进行了研究,结果也发现子午岭林区由先锋群落(山杨林)向顶级群落(辽东栎林)演替的过程中,群落物种丰富度和物种多样性均呈下降趋势。因此不同的研究选取不同群落类型、演替过程、环境因子以及研究方法可能得到不同的关于群落演替中生物多样性变化的结论^[11]。另外,本研究中物种多样性最大的时期并不是出现在演替后期的顶级群落,与 Elton^[38]提出的“群落物种多样性越丰富,群落越稳定”这一稳定性假说不符,表明群落的稳定具有更广泛的内涵,物种多样性可能仅仅是群落稳定的基础或必要条件^[39]。

本研究中所选的演替序列中物种组成和物种多样性的这种动态变化初步反映了秦岭山地不同演替阶段次生松栎林群落物种多样性的变化规律,在理论上支持了“中期物种多样性假说”,但并未进行全面而科学的环境解释。由于松栎林群落物种多样性是秦岭南坡森林群落物种多样性的重要组成部分,因此揭示影响这种变化格局的主要环境因素还有待进一步深入研究,从而为秦岭地区乃至同类地区群落物种多样性研究和保护,以及制定合理的森林健康经营管理措施提供依据。

参考文献:

- [1] ALVAREZ-MOLINA L L, MARTINEZ M L, MAQUEO O P, *et al.* Richness, diversity, and rate of primary succession over 20 year in tropical coastal dunes[J]. *Plant Ecology*, 2012, 213: 1 597—1 608.
- [2] KALACSKA M E R, SANCHEZ-AZOFEIFA G A, CALVO-ALVARADO J C, *et al.* Effects of season and successional stage on leaf area index and spectral vegetation indices in three Mesoamerican tropical dry forests[J]. *Biotropica*, 2005, 37: 486—496.
- [3] ZHANG J Y(张继义), ZHAO H L(赵哈林), ZHANG T H(张铜会), *et al.* Dynamics of species diversity of communities in restoration processes in Horqin sandy land[J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2004, 28(1): 86—92(in Chinese).
- [4] SHI SH Y(石胜友), YANG J D(杨季冬), WANG ZH P(王周平), *et al.* Species diversity in the progression of ecological restoration of artificial mixed forest after wind-damage in Jinyun Mountain, Sichuan[J]. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2002, 10(3): 274—279(in Chinese).
- [5] SAÏD S. Floristic and life form diversity in post-pasture successions on a Mediterranean island (Corsica)[J]. *Plant Ecology*, 2001, 162: 67—76.
- [6] MADEIRA B G, ESPIRITO-SANTO M M, NETO S D, *et al.* Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil[J]. *Plant Ecology*, 2009, 201: 291—304.
- [7] LOUCKS O L. Evolution of diversity, efficiency and community stability[J]. *American Zoologist*, 1970, 10(1): 17—25.
- [8] HOWARD L F, LEE T D. Temporal patterns of vascular plant diversity in southeastern New Hampshire forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, 185: 5—20.
- [9] SHAO X Q(邵新庆), WANG K(王 堃), WANG Y W(王赞文), *et al.* Dynamics of plant community during natural restoration and succession of the Inner Mongolia Steppe[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, 28(2): 856—860(in Chinese).
- [10] FIERKE M K, KAUFFMAN J B. Riverscape-level patterns of riparian plant diversity along a successional gradient, Willamette river, Oregon[J]. *Plant Ecology*, 2006, 185: 85—95.

- [11] WANG SH S(王树森), YU X X(余新晓), *et al.* Community structure and species diversity changes of forest vegetation with succession in Rocky Mountain Area of North of China[J]. *Research of Soil and Water Conservation*(水土保持研究), 2006, **13**(6): 48—50(in Chinese).
- [12] CHENG R M(程瑞梅), XIAO W F(肖文发), WANG X R(王晓荣), *et al.* Soil nutrient characteristics in different vegetation succession stages of Three Gorges Reservoir area[J]. *Scientia Silvae Sinicae*(林业科学), 2010, **46**(9): 1—6(in Chinese).
- [13] PENG SH L(彭少麟). Studies on edge effect of successional communities and resoration of forest fragmentation in low sub-tropics[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2000, **20**(1): 1—8(in Chinese).
- [14] LEI N F(雷泞菲), SU ZH X(苏智先), SONG H X(宋会兴), *et al.* A comparative study on life-form spectra of evergreen broad-leaved forest in different successions in Jinyun Mountain[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2002, **13**(3): 267—270(in Chinese).
- [15] YAN X D(延晓东), ZHAO SH D(赵士洞), YU ZH L(于振良). Modeling growth and succession of northeastern China forests and its applications in global change studies[J]. *Acta Phytocologica Sinica*(植物生态学报), 2000, **24**(1): 1—8(in Chinese).
- [16] 徐化成. 油松[M]. 北京: 中国林业出版社, 1990: 113—115.
- [17] YU M(岳明), DANG G D(党高弟), YONG L J(雍立军). The basic features of vegetation of Foping Nature Conservation in Shaanxi Province[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*(武汉植物学研究), 1999, **17**(1): 22—28(in Chinese).
- [18] KANG B(康冰), WANG D X(王得祥), *et al.* Regeneration characteristics and related affecting factors of *Pinus tabulaeformis* secondary forests in Qinling Mountains[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2011, **22**(7): 1 659—1 667(in Chinese).
- [19] WU H(吴昊), WANG D X(王得祥), HU Y N(胡有宁), *et al.* Numerical classification and ordination of pine and oak mixed forest communities in the middle part of Qinling Mountains[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2012, **32**(8): 1 671—1 679(in Chinese).
- [20] LIU G Q(刘广全), TU X N(土小宁), ZHAO SH D(赵士洞), *et al.* Distributional characteristics on biomass and nutrient elements of pine-oak forest belt in MT. Qinling[J]. *Scientia Silvae Sinicae*(林业科学), 2001, **37**(1): 28—36(in Chinese).
- [21] YU F, WANG D X, SHI X X, *et al.* Seed dispersal by small rodents favours oak over pine regeneration in the pine-oak forests of the Qinling Mountains, China[J]. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2013, **28**(6): 540—549.
- [22] YU F, WANG D X, SHI X X, *et al.* Effects of environmental factors on tree seedling regeneration in a pine-oak mixed forest in the Qinling Mountains, China[J]. *Journal of Mountain Science*, 2013, DOI: 10. 1007/s11629-013-2548-1.
- [23] YU F(于飞), WANG D X(王得祥), SHI X X(史晓晓), *et al.* Species composition and regeneration characteristics of main woody plant seedlings in a pine-oak mixed forest in Qinling Mountains[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2013, **33**(3): 592—598(in Chinese).
- [24] YU F(于飞), WANG D X(王得祥), *et al.* Regeneration rules of three dominant tree species in a pine-oak mixed forest under different ecological conditions in the Qinling Mountains[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2013, **33**(5): 1 020—1 026(in Chinese).
- [25] ZHAO H(赵桦), YANG P J(杨培君). A floristic analysis of the seed plants in the middle area of south slope of Qinling Mountains[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2001, **21**(4): 732—739(in Chinese).
- [26] 张巧明. 秦岭南坡中段主要植物群落及物种多样性研究[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2012.
- [27] ZHANG M Y(张孟颖), GUO T(郭韬), WANG Y(王源), *et al.* The ferns study of national field practice base in Xunyang dam of Qinling[J]. *Journal of Shaanxi Normal University*(Nat. Sci. Edi.) (陕西师范大学学报·自然科学版), 2009, **37**(7): 42—45(in Chinese).
- [28] MA K P(马克平). Measurement of bio-community diversity: I. The method of α -diversity[J]. *Chinese Biodiversity*(生物多样性), 1994, **2**(3): 162—168(in Chinese).
- [29] MA K P(马克平), LIU Y M(刘玉明). Measurement of bio-community diversity: I. The method of α -diversity[J]. *Chinese Biodiversity*(生物多样性)(second), 1994, **2**(4): 231—239(in Chinese).
- [30] WANG SH X(王世雄), WANG X A(王孝安), LI G Q(李国庆), *et al.* Species diversity and environmental interpretation in the process of community succession in the Ziwu Mountain of Shaanxi Province[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2010, **30**(6): 1 638—1 647(in Chinese).
- [31] LI M(李苗), LI K R(李凯荣), YANG X Y(杨晓毅), *et al.* Study on structure and plant diversity of *Pinus tabuliiformis* stands in Chunhua County[J]. *Research of Soil and Water Conservation*(水土保持研究), 2010, **17**(6): 142—147(in Chinese).
- [32] 李苗. 黄土残塬沟壑区人工油松林分结构及林下植物多样性研究[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2011.
- [33] HORN H. The ecology of secondary succession[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1974, **5**: 25—27.
- [34] ODUM E P. The strategy of ecosystem development[J]. *Science*, 1969, **164**: 262—270.
- [35] CLEMENTS F E. Nature and structure of the climax[J]. *The Journal of Ecology*, 1936, **24**(1): 252—284.
- [36] MARGALEF R. Perspectives in ecological theory[M]. Chicago: University of Chicago Press, 1968.
- [37] QIN J(秦娟), WANG K B(王凯博), SHANGGUAN ZH P(上官周平). Change of plant diversity of *Populus davidiana*, *Quercus liaotungensis* and their mixed forest in Ziwuling area of Loess Plateau[J]. *Journal of Northwest A&F University*(Nat. Sci. Edi.) (西北农林科技大学学报·自然科学版), 2007, **35**(5): 131—140(in Chinese).
- [38] ELTON C S. The reasons for conservation[M]//The Ecology of Invasions by Animals and Plants. London: Chapman & Hall, 1958: 143—153.
- [39] LI Y Y(李裕元), SHAO M A(邵明安). The change of plant diversity during natural recovery process of vegetation in Ziwuling area[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2004, **24**(2): 252—260(in Chinese).