

南京灵谷寺森林 50 年来的动态变化研究

徐 驰¹ 刘茂松^{1*} 张明娟¹ 鲁小珍² 王 磊¹ 刘志斌¹

(1 南京大学生命科学学院, 南京 210093) (2 南京林业大学森林资源与环境学院, 南京 210037)

摘 要 为进一步揭示北亚热带森林次生演替规律, 于 2002 年 5 月在定点样带上沿用前人的方法, 对南京灵谷寺森林进行了群落调查。通过比较 1951、1981、2002 年的定点样带资料, 对灵谷寺森林的物种组成、多度、频度、重要值、种群结构以及物种多样性的动态变化进行了研究。50 多年来, 群落中立木株数相对基本稳定, 但空间分布异质性逐渐增加, 而林下苗木和灌木个体数波动幅度极大, 由 1951 年的 4 712 株大幅上升至 1981 年的 44 130 株, 到 2002 年又回落至 7 372 株。群落中物种数和建群种构成等都存在明显变化, 物种数由 1951 年的 75 种下降到 1981 年的 50 种, 2002 年又上升为 73 种。物种多样性指数也存在波动, 但目前尚未发现物种多样性指数有明显的上升或下降趋势。历经 50 多年的次生演替, 早期人工针叶林中的马尾松 (*Pinus massoniana*) 逐渐衰退, 首先被阳性落叶阔叶树, 如黄连木 (*Pistacia chinensis*)、枫香 (*Liquidambar formosana*) 等取代, 之后又被相对耐荫的栓皮栎 (*Quercus variabilis*) 等树种所替代, 一些常绿树种成功入侵, 人工针叶林经针阔混交林、落叶阔叶林, 逐渐向地带性植被落叶-常绿阔叶混交林方向演替, 其中立地条件较好地段的群落演替速度也较快。

关键词 演替 动态变化 森林群落 物种多样性 南京灵谷寺

FIFTY YEARS OF FOREST CHANGE IN NANJING SPIRIT VALLEY

XU Chi¹ LIU Mao-Song^{1*} ZHANG Ming-Juan¹ LU Xiao-Zhen² WANG Lei¹ and LIU Zhi-Bin¹

(1 School of Life Science, Nanjing University, Nanjing 210093, China)

(2 College of Forest Resource and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

Abstract We studied 50 years of change in the species composition, abundance, frequency, importance value, population structure and species diversity of secondary subtropical forests in Nanjing Spirit Valley by comparing data collected along the same belt transects in 1951, 1981 and 2002. In general, the amount of stumpage was relatively steady over time, but the spatial heterogeneity increased. The number of under-story seedlings, saplings and shrubs changed significantly, increased from 4 712 in 1951 to 44 130 in 1981, and then decreased to 7 372 in 2002. Both species richness and dominance changed greatly. The number of species decreased from 75 in 1951 to 50 in 1981 and increased to 73 in 2002. The species diversity indices varied but there was no obvious increase or decrease over time. During over 50 years of secondary succession, the dominant species in the masson pine forest, *Pinus massoniana*, declined over time because of poor regeneration. It was first replaced by intolerant broad-leaved species, such as *Pistacia chinensis* and *Liquidambar formosana*, which were then replaced by relatively tolerant species, such as *Quercus variabilis*. Some evergreen species invaded successfully and were increasing in dominance. Artificial coniferous forests succeeded to coniferous and deciduous mixed forests, then to deciduous forests, and gradually to zonal vegetation — deciduous and evergreen broad-leaved mixed forests. Communities on good sites were found to have faster successional rates of change.

Key words Succession, Forest dynamics, Species diversity, Forest community, Nanjing Spirit Valley

对森林群落演替规律的认识与应用是森林生态学主要研究内容之一。充分认识群落的组成和结构动态趋势及变化速度对于森林资源管理、利用和保护以及物种多样性的保护具有非常重要的意义。由于森林群落演替的时间尺度一般为几十年到上百年, 大多数研究都采用空间序列代替时间序列的方

法(彭少麟, 1994)。在同一样地上进行长期观测虽然相对困难, 但却是群落演替最为精确可靠的研究方法(彭少麟, 1994; Foster & Zebryk, 1993; Woods, 2000; Sheil, 1999, 2001), 其中取得森林群落历史资料是最关键的工作内容。在国内进行的群落演替研究工作中, 虽然有一些采用固定样地观测的方法, 但时

间跨度大多在十几年左右(彭少麟等,1995;1996;周先叶等,1999;方炜等,1995),而在较长时间尺度上进行的定位观测相对缺乏。

灵谷寺位于南京市东郊紫金山风景林保护区内,其周围森林群落主要为落叶阔叶林和马尾松林,在我国北亚热带具有一定的代表性。灵谷寺周围森林植被曾因战争而遭到严重破坏,20世纪40年代才被保护起来,并在部分地段营造了马尾松林,现有的灵谷寺森林群落即为在此基础上经次生演替而来。灵谷寺森林60多年的次生演替过程,对揭示北亚热带落叶-常绿阔叶林的次生演替规律具有一定的参考价值。曲仲湘等(1951)、熊文愈等(1983)、安树青等(1991;1999)先后对这片森林进行过详细的调查分析,积累了宝贵的历史资料。

为进一步分析次生林的演替规律,于2002年5月,应用与前几次相同的方法,在同样地段,再次对灵谷寺森林进行了调查,并对灵谷寺森林50多年来的组成与结构动态进行了初步分析。

1 研究地概况与研究方法

1.1 研究地概况

灵谷寺位于紫金山南麓(32°01'57"~32°06'15"N,118°48'00"~118°53'04"E)。紫金山最高峰海拔448.9 m,相对高差420 m,地处北亚热带季风气候区,寒暑变化明显,四季分明,年降水量1 000~1 050 mm,干燥度为0.97,年均温15.4℃,极端最高温40.7℃,极端最低温为-14.0℃。

工作区位于灵谷寺四周,共4条样带,即南北向的A线、B线和东西向的C线、D线(图1)。工作区基岩主要为砂岩及页岩,尤以砂岩为多,土壤为石质土或灰棕壤,一般土层都很薄,pH值5~6,土壤性质局部变异很大。在A、B线北端及C线,地势较陡,雨水侵蚀较烈,因此土层较薄,土壤质地较粗,该处林木以马尾松(*Pinus massoniana*)为主,土壤中有有机质的聚积较少,多为碎块状构造,土壤容重较大,持水量较少。在A、B线中、下部及D线,地势平缓,林木以阔叶树为主,土壤中有机质较多,土层深厚,土壤质地较为粘重,且多成团粒及核状构造,容重较小,持水量较大。

1.2 研究方法

本文沿用曲仲湘等(1951)、熊文愈等(1983)和安树青等(1991)所采用的样带法,按照原工作线路在原来的样带上进行群落调查。

按原定路线,由起点向终点每50 m为一个单

位,在沿线两侧各1 m宽的样地内进行每木检尺,单位面积为100 m²。共选择了4条样带:A线13个单位,B线11个单位,C线5个单位,D线2个单位。

调查中将立木和苗木分为5个大小级(Size class)。Ⅰ级:高度小于0.33 m的苗木;Ⅱ级:高度大于0.33 m、胸径小于2.5 cm的苗木;Ⅲ级:胸径2.5~7.4 cm的立木;Ⅳ级:胸径7.5~22.4 cm的立木;Ⅴ级:胸径在22.5 cm以上的立木。调查乔木、灌木、草本、藤本植物的种类、数量、高度、胸径等特征。

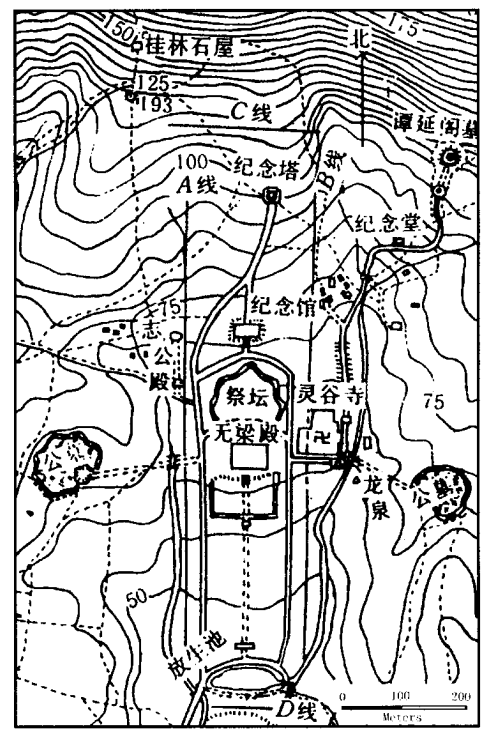


图1 灵谷寺地形及工作线的分布
Fig.1 The elevation of Spirit Valley and the location of sampling belts

2 林分类型与主要木本植物构成的变化

按林分组成,灵谷寺森林分为马尾松林和落叶阔叶林。在样带的31个单位中,1951和1981年马尾松林占11个单位,落叶阔叶林占20个单位;2002年马尾松林只占7个单位,落叶阔叶林占24个单位。马尾松林逐渐为阔叶林所替代。

比较1951、1981和2002年群落中立木、灌木与苗木的构成,发现在4条样带共计3 100 m²面积上,3个年度的立木(胸径大于2.5 cm)株数分别为441、413、439,变异系数为0.036,而灌木和苗木分别为4 712、44 130、7 372株,变异系数为1.176,可见近50年来,群落中立木数量相对基本稳定,群落中灌木、

苗木数量的波动极显著大于立木数量的波动(经 F 检验 : $F = 5.03 E - 7 < F_{2 \ 2 \ 0.01} = 0.01$)。

3 个不同年代各单位中立木株数均值分别为 14.3、13.3 和 14.2 ,变化幅度不大 ,但各单位立木株数的分布却有所不同 ,3 个年度各单位立木株数分布的极差分别为 21、24、36 ,相对变幅分别为 1.47、1.80、2.54 ,显示各个单位中立木株数的分布越来越不均匀 ,群落的异质性水平上升。

物种多样性指数的计算采用 Shannon-Wiener 指数(Pielou ,1975)和 Simpson 指数(Magurran , 1988)。表 2 显示 ,50 多年来 ,3 100 m² 样带中 ,所有木本植物的物种丰富度分别为 75、50 和 73 种 ,物种多样性指数也有相同的变化趋势。虽然群落中木本植物个体数变化剧烈 ,但物种多样性的变化显著小于个体数变化(经 F 检验 :对于 Shannon-Wiener 指数 , $F = 9.92 E - 11 < F_{2 \ 2 \ 0.01}$;对于 Simpson 指数 , $F = 1.21 E - 11 < F_{2 \ 2 \ 0.01}$)。有趣的是 ,群落中个体数 1981

年最多 ,但物种丰富度和物种多样性指数却最小。

从各树种立木数量的变化可见 ,马尾松林逐渐衰退 ,整个森林向以枫香(*Liquidambar formosana*)、栓皮栎(*Quercus variabilis*)、白栎(*Quercus fabri*)、糙叶树(*Aphanathe aspera*)等为主的落叶阔叶林发展 ,且林中强阳性树种趋于减少 ,而相对耐荫的树种在频度与株数上都有所增加 ,群落演替趋势基本印证了熊文愈等(1983)的推断。在次生演替的早期阶段 ,大量物种进入 ,物种数量增加 ,表现为 1951 年的物种丰富度最高 ,而此后从 1951 到 1981 年的 30 年时间 ,由于种间竞争 ,很多物种被淘汰 ,导致林冠部分疏开 ,而存留的物种则产生大量更新苗木 ,表现为 1981 年的物种丰富度最小 ,而苗木与灌木的个体数量却最多 ,大量的个体产生种内竞争 ,又使得个体数在 1991 和 2002 年大幅回落 ,显示了群落演替的非线性过程。

表 1 各种立木在 31 个单位中的频度和株数百分率
Table 1 The frequency and percentage of stumpages in 31 units

树种 Species	频度 Frequency(%)			株数百分率 Individual percentage(%)		
	年代 Year			年代 Year		
	1951	1981	2002	1951	1981	2002
黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>	89.7	48	22.6	25.1	6.6	12.1
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	58	71	58	12.0	23.0	19.3
麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	42	26	13	4.9	4.1	12.1
白栎 <i>Q. fabri</i> *	38	61	32	5.6	21.6	6.8
梧桐 <i>Firmiana simplex</i>	34	—	—	8.2	—	—
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	29	6	29	3.7	0.5	3.8
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	25	68	23	17.6	16.2	9.6
栓皮栎 <i>Q. variabilis</i>	29	61	42	8.6	18.9	6.8
三角枫 <i>Acer buergerianum</i>	29	16	55	3.7	1.7	10.0
山槐 <i>Albizia kalkora</i>	24	—	—	2.3	—	—
刺楸 <i>Kalopanax pictus</i>	24	16	29	3.0	1.7	2.7
黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	13	29	—	1.9	3.6	—
构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>	13	—	3	3.4	—	0.2
石南 <i>Photinia serrulata</i>	—	10	19	—	1.0	2.6
乌桕 <i>Sapium sebiferum</i>	—	3	—	—	0.2	—
柳 <i>Salix</i> sp.	—	3	—	—	0.2	—
厚壳 <i>Ehretia thyrsoiflora</i>	—	3	—	—	0.2	—
化香 <i>Platycarya strobilacea</i>	—	3	3	—	0.5	0.2
樟树 <i>Cinnamomum camphora</i>	—	—	3	—	—	0.6
糙叶树 <i>Aphanathe aspera</i>	—	—	55	—	—	20.4
短柄枹 <i>Q. serra</i> var. <i>brevipetiolata</i>	—	—	3	—	—	0.6
紫楠 <i>Phoebe sheareri</i>	—	—	16	—	—	6.2
冬青 <i>Ilex chinensis</i>	—	—	3	—	—	0.2
珊瑚朴 <i>Celtis julianae</i>	—	—	9.7	—	—	1.4
香椿 <i>Toona sinensis</i>	—	—	3	—	—	0.2
枳椇 <i>Hovenia acerba</i>	—	—	3	—	—	0.2
合计 Total	—	—	—	100.0	100.0	100.0

* 本文中引用 1951 年数据中的槲栎(*Quercus aliena*)应为白栎(*Q. fabri*)。 *Quercus aliena* in the reference in 1951 should be *Q. fabri* in this paper

表 2 灵谷寺森林的物种多样性变化
Table 2 Changes of species diversity of the forests in Spirit Valley

年代 Year	物种丰富度 Species richness	个体数 Individuals	Shannon-Wiener 指数 Shannon 's index	Simpson 指数 Simpson index
1951	75	5 153	1.381	0.936
1981	50	44 543	0.985	0.799
2002	73	7 811	1.346	0.927
变异系数 CV	0.210	1.148	0.177	0.086

表 3 2002 年马尾松林群落各主要乔木树种的数量等级及频度
Table 3 The frequency and percentage of stumpages in *Pinus massoniana* community among different size classes in 2002

乔木树种 Stumpages	I		II		III		IV		V		合计 Total	
	株数 Ind.	频度 Frq.	株数 Ind.	频度 Frq.	株数 Ind.	频度 Frq.	株数 Ind.	频度 Frq.	株数 Ind.	频度 Frq.	株数 Ind.	频度 Frq.
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	0	0	0	0	0	0	11	57	23	86	34	100
栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>	16	86	16	57	2	4	4	29	1	14	39	100
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	12	57	39	86	16	71	26	100	4	57	97	100
黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>	13	57	30	43	5	57	0	0	0	0	48	57
黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	15	57	21	43	0	0	0	0	0	0	36	57
三角枫 <i>Acer buergerianum</i>	4	29	18	57	0	0	0	0	0	0	22	86
刺楸 <i>Kalopanax pictus</i>	59	71	50	86	2	29	0	0	0	0	111	100
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	15	86	35	86	3	29	0	0	0	0	53	100
麻栎 <i>Q. acutissima</i>	0	0	2	29	3	14	0	0	0	0	5	29
梧桐 <i>Firmiana simplex</i>	4	43	4	29	0	0	0	0	0	0	8	71
石南 <i>Photinia serrulata</i>	2	29	28	86	7	57	0	0	0	0	37	86
白栎 <i>Q. fabri</i>	9	57	3	43	0	0	3	14	0	0	15	71
糙叶树 <i>Aphanathe aspera</i>	20	86	22	100	0	0	0	0	0	0	42	100
樟树 <i>Cinnamomum camphora</i>	3	29	25	71	1	14	0	0	0	0	29	71
短柄枹 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevipetiolata</i>	0	0	16	14	1	14	1	14	0	0	18	14
紫楠 <i>Phoebe shearerii</i>	0	0	3	14	0	0	0	0	0	0	3	14
冬青 <i>Ilex chinensis</i>	6	57	16	71	0	0	1	14	0	0	23	71
珊瑚朴 <i>Celtis julianae</i>	0	0	1	14	0	0	0	0	0	0	1	14
苦楝 <i>Melia azedarach</i>	0	0	1	14	0	0	0	0	0	0	1	14
香椿 <i>Toona sinensis</i>	0	0	1	14	0	0	0	0	0	0	1	14
槐树 <i>Sophora japonica</i>	2	29	0	0	0	0	0	0	0	0	2	29
栲木石南 <i>Photinia beauversiana</i>	0	0	2	29	0	0	0	0	0	0	2	29
野柿 <i>Diospyros kaki</i>	0	0	3	29	0	0	0	0	0	0	3	29
油柿 <i>Diospyros oleifera</i>	2	14	0	0	0	0	0	0	0	0	2	14
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	1	14	15	57	3	14	0	0	0	0	19	57
合计 Total	183	-	349	-	43	-	47	-	28	-	620	-

Ind. : Individuals Frq. : Frequency

3 马尾松群落的组成与结构分析

3.1 马尾松林内各乔木树种的等级率、多度和频度

2002 年主要乔木树种各等级的多度和频度见表 3,1951 和 1981 年的资料可参见文献(曲仲湘等,1951;熊文愈等,1983)。马尾松是灵谷寺森林的优势针叶树种,属于人工造林引进的物种,已经由过去占 11 个单位衰退到仅占 7 个单位,立木株数也由 1951 和 1981 年的 200 多株大幅减少到 30 多株。目前长势衰退,病虫害严重,一些个体已经濒临死亡。据资料记载,1951 年调查记录到的马尾松立木几乎全部属于 IV 级,Ⅰ、Ⅱ 级苗木幼弱,数量不多。1981 年记录到大量 I 级苗木,表明马尾松曾产生数量可观的后代,立木主要在 V 级;这次的调查只记录到

IV 级和 V 级立木,主要集中在 V 级。

在立木和苗木中分别计算各物种的相对多度,结果如图 2 所示。3 个年代立木的相对多度一直居于前三位的物种为马尾松、栓皮栎、枫香,只是在不同年代顺序上有变化。立木中马尾松所占比例 50 年间逐渐下降,1951 年为 75%,居第一位,目前下降到 28.8%,居第二位。与此相反,枫香所占比例持续上升,由 1951 年的 5% 上升到目前的 40%,现已超过马尾松成为个体数最多的物种。

1951 年黄连木(*Pistacia chinensis*)苗木所占比例最大,达 35%,此后逐渐下降,降幅较大;枫香苗木的相对多度一直居于前两位,有较大波动,特别是 1981 年,其苗木数量所占百分比上升至 39.5%;在 2002 年苗木数量最多的是刺楸,有显著上升。

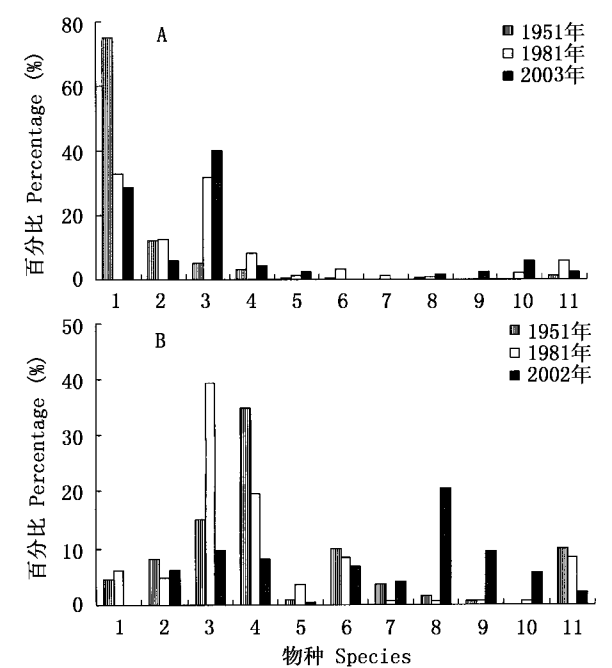


图2 马尾松林主要乔木树种多度的百分比组成
Fig.2 The composition proportion of stumpages in the masson-pine forest
A 立木百分组成 The composition proportion of trees B 苗木百分组成 The composition proportion of saplings
1. 马尾松 *Pinus massoniana* 2. 栓皮栎 *Quercus variabilis* 3. 枫香 *Liquidambar formosana* 4. 黄连木 *Pistacia chinensis* 5. 麻栎 *Q. acutissima* 6. 黄檀 *Dalbergia hupeana* 7. 三角枫 *Acer buergerianum* 8. 刺楸 *Kalopanax pictus* 9. 朴树 *Celtis sinensis* 10. 石楠 *Photinia serrulata* 11. 白栎 *Q. fabri*

表4 1951~2002年马尾松林各主要树种的重要值(300%)
Table 4 The important value of main species in the masson-pine forest in 1951-2002

物种 Species	年代 Year		
	1951	1981	2002
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	193.9	182.9	168.3
黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>	132.8	120.4	64.5
栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>	116.9	60.0	111.4
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	107.5	149.3	142.3
白栎 <i>Q. fabri</i>	63.2	46.4	75.2
黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	90.2	90.6	62.5
三角枫 <i>Acer buergerianum</i>	30.2	18.9	89.4
刺楸 <i>Kalopanax pictus</i>	38.2	42.4	117.0
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	27.4	9.6	108.3
麻栎 <i>Q. acutissima</i>	18.8	58.6	29.9

3.2 马尾松林中各树种的重要值

重要值是用来表示某个物种在群落中的地位和作用的综合数量指标。表4是3个时期马尾松林各主要树种的重要值,调查结果显示,群落1951年以马尾松、黄连木等为优势树种,1981年发展到以马尾松、枫香、黄连木等为优势种,2002年成为以马尾松、枫香、刺楸(*Kalopanax pictus*)、栓皮栎等为优势种。近几十年来,马尾松、黄连木的优势地位逐渐减弱,而枫香、栓皮栎、刺楸等树种的优势度则持续增

加。且有向多物种共优群落发展的趋势。

3.3 马尾松林下层灌木动态

林下乔木幼树和灌木也是森林群落的重要组成部分。1951年灌木和乔木幼树的数量为420株,1981年增加到8690株,目前又减少到1667株,数量变化相当大。

灌木层各主要物种有六月雪(*Serissa serisoides*)、白檀(*Symplocos paniculata*)、竹子(*Phyllostachys viridis*)等,其数量变化基本呈先增后减的变化趋势。六月雪长期以来都是灌木中个体数量最多的物种,分布也相当广泛,但六月雪植株很小,属于小型灌木,对群落的影响不如白檀等大型灌木。白檀分布广泛而均匀,目前是相对多度居第三位的物种。竹子相对多度持续上升,频度也有所增加。海桐(*Pittosporum tobira*)、山胡椒(*Lindera glauca*)的多度和频度也有很大增加。

50年来一些灌木种类在群落中消失,如芫花(*Daphne genkwa*)、崖椒(*Zanthoxylum tobira*)等,同时也出现了一些新的物种,如油茶(*Camellia oleifera*)、女贞(*Ligustrum lucidum*)等;有些种类短暂消失后又再次出现,如狭叶山胡椒(*Lindera angustifolia*)等;少量物种则如昙花一现,如地锦(*Pathenocossus tricuspidata*)。

4 落叶阔叶混交林的组成与结构分析

4.1 阔叶林中各乔木树种的等级率、多度及频度

表5为2002年阔叶林中主要树种的株数、频度分布。对比历史资料(曲仲湘等,1951;熊文愈等,1983),可以了解各个乔木树种的株数和频度变化情况。由图3中立木的百分组成可以发现,1951年数量上占优势的树种是黄连木、枫香等,1981年为白栎、栓皮栎、枫香等,2002年则变成糙叶树、三角枫(*Acer buergerianum*)、紫楠(*Phoebe shearari*)等树种。黄连木立木相对多度持续大幅度下降,由1951年的32%下降至2002年的1.5%。枫香在2002年也有一定程度的下降,而白栎、栓皮栎则先增后减。糙叶树在2002年成为群落中立木数量最多的物种,长势良好且分布广泛。

苗木中,1951年主要为三角枫和榔榆(*Ulmus parvifolia*),1981年则黄檀(*Dalbergia hupeana*)、枫香等居多,2002年紫楠、三角枫等为优势群体。50年来,榔榆逐渐减少,至2002年在样带中基本消失,黄檀、枫香呈先增后减趋势,紫楠渐次增加。

总体上,群落中相对多度居于优势地位的物种

表 5 2002 年阔叶林各乔木树种的数量等级及频度
Table 5 The frequency and percentage of stumpages in the broad-leaved forest among different size classes in 2002

乔木树种 Stumpages	I		II		III		IV		V		合计 Total	
	株数	频度	株数	频度	株数	频度	株数	频度	株数	频度	株数	频度
	Ind.	Frq.	Ind.	Frq.	Ind.	Frq.	Ind.	Frq.	Ind.	Frq.	Ind.	Frq.
黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>	4	12	1	4	0	0	0	0	4	17	9	29
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	13	12	67	38	5	17	6	17	12	29	103	67
白栎 <i>Quercus fabri</i>	68	46	11	38	1	4	12	25	8	25	100	71
麻栎 <i>Q. acutissima</i>	1	4	7	12	6	12	0	0	1	4	15	17
三角枫 <i>Acer buergerianum</i>	117	46	178	79	29	62	12	33	1	4	337	88
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	13	33	50	50	5	12	3	12	4	17	75	75
刺楸 <i>Kalopanax pictus</i>	26	38	28	42	5	21	4	17	0	0	63	67
梧桐 <i>Firmiana simplex</i>	7	25	8	25	0	0	0	0	0	0	15	42
黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	9	12	0	0	0	0	0	0	0	0	9	12
栓皮栎 <i>Q. variabilis</i>	137	42	28	33	0	0	3	8	15	42	183	62
构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>	5	8	4	4	0	0	0	0	0	0	9	8
化香 <i>Platycarya strobilacea</i>	0	0	1	4	0	0	0	0	1	4	2	8
槐树 <i>Sophora japonica</i>	1	4	5	12	0	0	1	4	0	0	7	17
糙叶树 <i>Aphanathe aspera</i>	13	38	204	75	56	71	23	50	1	4	197	79
短柄枹 <i>Q. serra</i> var. <i>brevipetiolata</i>	7	8	0	0	0	0	0	0	0	0	7	8
石南 <i>Photinia serrulata</i>	0	0	3	12	3	12	0	0	0	0	6	25
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	1	4
樟树 <i>Cinnamomum camphora</i>	6	8	8	17	2	4	0	0	0	0	16	17
珊瑚朴 <i>Celtis julianae</i>	5	12	39	33	4	8	1	4	0	0	49	38
大叶朴 <i>Celtis sinensis</i>	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	1	4
榆树 <i>Ulmus pumila</i>	7	21	9	12	0	0	0	0	0	0	16	29
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4
香椿 <i>Toona sinensis</i>	0	0	2	4	0	0	1	4	0	0	3	8
枳椇 <i>Hovenia acerba</i>	0	0	0	0	1	4	0	0	0	0	1	4
油柿 <i>Diospyros oleifera</i>	0	0	6	4	0	0	0	0	0	0	6	4
紫楠 <i>Phoebe sheareri</i>	193	46	834	54	38	21	0	0	0	0	1 065	54
合计 Total	633	-	1 495	-	155	-	66	-	47	-	2 396	-

Ind. : Individuals Frq. : Frequency

在 3 个年代分别为 :1951 年 ,三角枫、榔榆、白栎 ; 1981 年 ,黄檀、枫香、白栎、黄连木等 ;2002 年 ,紫楠、三角枫、糙叶树、栓皮栎等。

4.2 阔叶林中各树种的重要值

表 6 反映了阔叶林中主要树种的重要值的变化。1951 年群落中占优势地位的是黄连木、榔榆、三角枫等 ,到 1981 年变成栓皮栎、白栎、枫香等 , 2002 年群落中三角枫等多个物种的重要值差别不大 ,可见群落逐渐由少数物种占优发展成为多个物种共同占优。

4.3 阔叶林中灌木层动态

从 1951 年至今 ,灌木层变化很明显。1951 年有灌木 1 243 株 ,1981 年骤升至 26 280 株 ,目前又降至 2 954 株。变化趋势和马尾松林类似。数量上目前以野蔷薇(*Rosa* spp.)、竹子、六月雪、桂花(*Osmanthus fragrans*)、菝葜(*Smilax china* & *S. glauco-china*)、油茶、白檀等为主。1951 年以菝葜、山胡椒、竹子等为主 ;1981 年以六月雪、竹子等为主。

1951 年有 40 个种 ,1981 年只有 26 个种 ,目前有 30 个种。各物种的数量和相对多度的变化都很不

规则 ,竹子 1951 年的株数是 159 株 ,在 1981 年的株数是 10 400 株 ,目前为 560 株 ,而且竹子主要分布在 A 线北端附近 ,频度较低 ,呈块状分布。六月雪 1951 年有 46 株 ,1981 年为 10 260 株 ,目前为 307 株。菝葜、白檀、胡颓子(*Elaeagnus umbellata*)、柘树(*Cudrania tricuspidata*)、茶条(*Acer ginnala*)、海桐等物种在 1981 年数量上有所增长 ,到 2002 年又减少。山胡椒、一叶 (*Securinega ramiflora*)数量 50 年来持续减少 ,卫矛(*Evonymus alata*)则相反 ,数量上持续增加。

5 结 论

5.1 群落演替过程中结构特征的变化

群落演替过程中 ,立木的株数总体上相对稳定 ,3 个不同年度的均值分别为 14.3、13.3 和 14.2 株·单位⁻¹ ,但随着演替的进行 ,各单位内立木数的变幅增加 ,分别为 1.47、1.80、2.54 ,显示群落的异质性有趋势性的上升。对于物种的空间分布格局和群落异质性的变化 ,有待于今后进一步进行分析。与立木株数的相对稳定相比较 ,群落中苗木与灌木株数则存在极显著的波动 ,显示群落演替呈非线性的变化过程。

表 6 1951 ~ 2002 年阔叶林各主要树种的重要值(300%)
Table 6 The important value of main species in the broad-leaved forest in 1951 – 2002

物种 Species	年代 Year		
	1951	1981	2002
黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>	131.1	102.4	34.9
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	94.1	128.3	92.6
白栎 <i>Quercus fabri</i>	106.2	131.9	93.6
麻栎 <i>Q. acutissima</i>	79.9	56.1	20.2
榔榆 <i>Ulmus parvifolia</i>	121.6	58.1	0.0
三角枫 <i>Acer buergerianum</i>	117.2	57.9	105.0
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	106.8	13.1	91.2
刺楸 <i>Kalopanax pictus</i>	74.3	60.8	70.2
黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	52.6	111.5	12.4
栓皮栎 <i>Q. variabilis</i>	40.4	139.0	97.4
糙叶树 <i>Aphanathe aspera</i>	16.9	0.0	97.0
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	10.3	55.2	0.0
紫楠 <i>Phoebe sheareri</i>	0.0	0.0	98.7

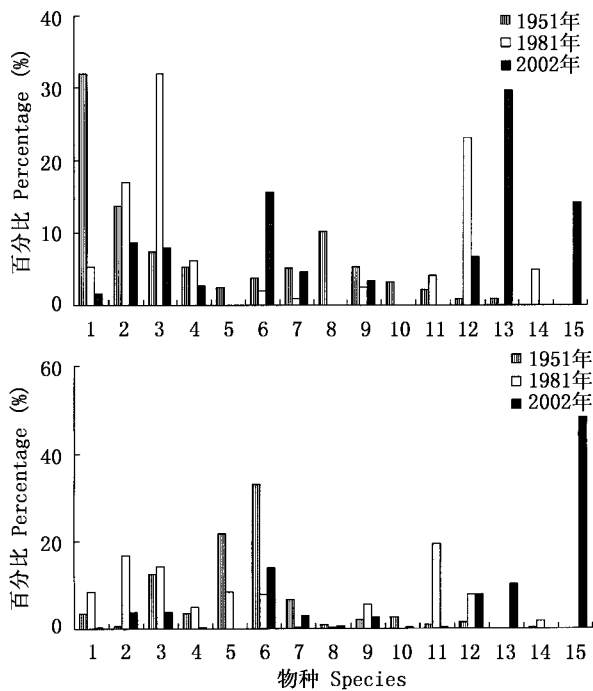


图 3 阔叶林主要乔木树种多度的百分比组成
Fig.3 The composition proportion of stumpages in the broad-leaved forest
A 立木百分组成 The composition proportion of trees B 苗木百分组成 The composition proportion of saplings
1. 黄连木 *Pistacia chinensis* 2. 枫香 *L. formosana* 3. 白栎 *Q. fabri* 4. 麻栎 *Q. acutissima* 5. 榔榆 *Ulmus parvifolia* 6. 三角枫 *Acer buergerianum* 7. 朴树 *Celtis sinensis* 8. 梧桐 *Firmiana simplex* 9. 刺楸 *Kalopanax pictus* 10. 构树 *Broussonelia papyrifera* 11. 黄檀 *Dalbergia hupeana* 12. 栓皮栎 *Q. variabilis* 13. 糙叶树 *Aphanathe aspera* 14. 马尾松 *Pinus massoniana* 15. 紫楠 *Phoebe sheareri*

5.2 灵谷寺森林的演替动态

通过对群落中各立木级的多度、频度的调查及与历史资料的对比研究 ,揭示了灵谷寺森林群落近 50 年来的演替过程。其中马尾松群落的演替过程为 :马尾松 + 黄连木→马尾松 + 枫香→栓皮栎 + 刺

楸 ,落叶阔叶林的演替过程中优势种的变化为 :黄连木→枫香 + 栓皮栎→栓皮栎 + 三角枫 + 糙叶树。总体上看 ,灵谷寺森林群落在演替过程中 ,早期人工针叶林中的强阳性针叶树种马尾松逐渐衰退 ,首先被阳性落叶阔叶树 ,如黄连木、枫香等取代 ,之后又被相对耐荫的栓皮栎等所替代 ,人工针叶林经过次生性的针阔叶混交林逐渐发展成阳性树种占优势的落叶阔叶林 ,并进一步被耐荫性树种占优势的落叶阔叶林所替代。另外 ,自 1991 年以来 ,一些常绿树种如冬青(*Ilex chinensis*)、紫楠等大量侵入 ,且长势良好 ,预示着群落向该地区地带性植被落叶常绿阔叶混交林的方向的演替更进了一步(安树青等 ,1990 ; 1991)。

植物群落的演替过程同时是植物与土壤因子相互作用的过程。许多研究都表明土壤肥力(包括各种理化性质)和群落的演替速度呈正相关关系(张全发等 ,1990 ;安树青等 ,1997 ;张庆费等 ,1999 ;王国宏 2002 ;何斌等 2002)。由于 4 条样带中立地条件的显著差别 ,各群落演替速度各有不同 ,位于北部的 A 线土层最薄 ,演替速度较慢 ,而位于 B 线、C 线立地条件相对较好地段的马尾松林已基本完成了由针叶林向阔叶林的演替。而位于南端的 D 线及 B、C 线的南端 ,由于土层肥厚 ,大量常绿成分树种成功入侵 ,演替程度更高一些。

5.3 群落演替过程中物种多样性变化

对比分析最近 50 年灵谷寺森林群落物种多样性的变化情况发现 ,该地森林群落物种组成的变化仍然较快 ,物种数、个体数、群落建群种构成都存在明显变化。总体上看 ,群落中物种个体数(种群大小)的变化要显著大于物种数或物种多样性指数的

变化。

群落演替过程中,物种数及物种多样性指数虽有波动,但不足以说明其有显著的上升或下降趋势,但其物种构成上的变化却很明显。相对阳性的物种逐渐减少,而相对耐荫的落叶及常绿阔叶树种不断入侵,并在群落中占据优势。

参 考 文 献

- An, S. Q. (安树青) & R. L. Zhao (赵儒林). 1990. Characteristic analysis of secondary forest vegetation in Zijin Mountain. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), **14**: 13 ~ 21. (in Chinese with English abstract)
- An, S. Q. (安树青) & R. L. Zhao (赵儒林). 1991. Analysis of characteristic of secondary forest vegetation in the north subtropical zone of China. *Journal of Nanjing University (Natural Sciences Edition)* (南京大学学报(自然科学版)), **27**: 323 ~ 331. (in Chinese with English abstract)
- An, S. Q. (安树青), S. F. Li (李升峰), Z. F. Wang (王峥峰), X. L. Zhu (朱学雷) & Z. L. Liu (刘志礼). 1997. Dynamic change of the forest in Sprit Valley, Nanjing. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **39**: 661 ~ 666. (in Chinese with English abstract)
- An, S. Q. (安树青), Z. F. Wang (王峥峰), X. L. Zhu (朱学雷), Z. L. Liu (刘志礼), B. G. Hong (洪必恭) & R. L. Zhao (赵儒林). 1997. Effects of soil factors on the secondary succession of forest community. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **17**: 45 ~ 50. (in Chinese with English abstract)
- An, S. Q. (安树青), X. L. Chen (陈兴龙), G. Q. Li (李国旗) & X. L. Cheng (程晓莉). 1999. Studies on the changes of species abundance structure of the forest in Spirit Valley, Nanjing. *Journal of Nanjing University (Natural Science)* (南京大学学报(自然科学)), **35**: 156 ~ 161. (in Chinese with English abstract)
- Fang, W. (方炜) & S. L. Peng (彭少麟). 1995. Changes of tree species in the succession process of *Pinus massoniana* community in Dinghushan, Guangdong, P. R. China. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), **3**: 30 ~ 37. (in Chinese with English abstract)
- Foster, D. R. & T. M. Zebryk. 1993. Long-term vegetation dynamics and disturbance history of a *Tsuga*-dominant forests in New England. *Ecology*, **74**: 982 ~ 998.
- He, B. (何斌), Y. G. Wen (温远光), H. W. Liang (梁宏温), Z. X. Li (李志先) & S. R. Liu (刘世荣). 2002. Element distribution and its relationship with soil fertility in different succession stages of a mangrove community in Yingluo Bay, Guangxi. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **26**: 518 ~ 524. (in Chinese with English abstract)
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey: Princeton University Press.
- Peng, S. L. (彭少麟). 1994. Studies on succession of plant community. II. Methods for dynamics research (summary). *Ecologic Science* (生态科学), **2**: 117 ~ 119. (in Chinese with English abstract)
- Peng, S. L. (彭少麟) & W. Fang (方炜). 1995. Studies on dynamics of *Castanopsis chinensis* and *Schima superba* population in forest succession of Dinghu Mountain. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **19**: 311 ~ 318. (in Chinese with English abstract)
- Peng, S. L. (彭少麟) & W. Fang (方炜). 1996. Dynamics of community structure of a secondary evergreen broadleaved forest in Baiyunshan of Guangzhou. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology* (应用与环境生物学报), **2**(1): 22 ~ 28. (in Chinese with English abstract)
- Pielou, E. C. 1975. *Ecological diversity*. New York: John Wiley & Sons.
- Qu, Z. X. (曲仲湘), Z. W. Wen (文振旺) & H. G. Zhu (朱和贵). 1951. Analysis of the forest in Spirit Valley, Nanjing. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **2**: 18 ~ 45. (in Chinese)
- Sheil, D. 1999. Developing tests of successional hypotheses with size-structured populations, and an assessment using long-term data from a Ugandan rain forest. *Plant Ecology*, **140**: 117 ~ 127.
- Sheil, D. 2001. Long-term observations of rain forest succession, tree diversity and responses to disturbance. *Plant Ecology*, **155**: 183 ~ 199.
- Wang, G. H. (王国宏). 2002. Plant traits and soil chemical variables during a secondary vegetation succession in abandoned fields on the Loess Plateau. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **44**: 990 ~ 998. (in Chinese with English abstract)
- Woods, K. D. 2000. Dynamics in late-successional hemlock-hardwood forests over three decades. *Ecology*, **81**: 110 ~ 126.
- Xiong, W. Y. (熊文愈), F. Q. Han (韩福庆) & Z. Yao (姚琢). 1983. An analysis on the successional change of the Spirit Valley forest, Nanjing. *Journal of Nanjing Technological College of Forest Products* (南京林产工业学院学报), **2**: 11 ~ 23. (in Chinese with English abstract)
- Zhang, Q. F. (张庆费), Y. C. Song (宋永昌) & W. H. You (由文辉). 1999. Relationship between plant community secondary succession and soil fertility in Tiantong, Zhejiang Province. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **19**: 174 ~ 178. (in Chinese with English abstract)
- Zhang, Q. F. (张全发), Z. Zheng (郑重) & Y. X. Jin (金义兴). 1990. The relationship between the plant communities succession and the soil development. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), **8**: 325 ~ 334. (in Chinese with English abstract)
- Zhou, X. Y. (周先叶), B. S. Wang (王伯荪), M. G. Li (李明光) & Q. J. Zan (咎启杰). 1999. The community dynamics of the forest secondary succession in Heishiding Nature Reserve of Guangdong Province. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **41**: 877 ~ 886. (in Chinese with English abstract)