

西双版纳野芭蕉先锋植物群落的结构特征 及其演替动态

唐建维 施济普 张光明 白坤甲

(中国科学院西双版纳热带植物园热带雨林生态系统定位研究站, 云南勐腊 666303)

郭贤明 朱胜忠 段文桂 宋军平 刀建红 黄建国

(西双版纳国家级自然保护区管理局, 云南景洪 666300)

摘要:对西双版纳勐腊县麻木树地区的热带雨林刀耕火种撂荒后形成的不同演替阶段的野芭蕉先锋植物群落进行了植物种类组成、区系成分、结构特征及种群数量与年龄结构的动态变化分析。结果表明:在1000 m²的样地上,随着群落的发展和演替的进行,群落的科、属、种组成日趋复杂,从侵入阶段的17科27属30种,上升到定居阶段的50科74属98种,至扩散阶段已达55科87属113种。3个不同林龄阶段的群落区系组成可分为9种类型,均以热带区系成分为主,占90%左右。随着群落的发展,泛热带分布、热带亚洲(印度—马来西亚)分布所占的比例随林龄逐渐增大,而旧世界热带分布及东亚至北美洲间断分布所占的比例在逐渐减少。群落的层次结构由简单趋于复杂,野芭蕉的种群数量急剧增长,各龄级的个体分布逐渐增多,群落正向着湿润性的热带森林方向发展。

关键词:野芭蕉,群落结构,演替动态,西双版纳

中图分类号:Q948.15⁺7

文献标识码:A

文章编号:1005-0094(2003)01-0037-10

Successional dynamics and structure characteristics of pioneer *Musa acuminata* Colla communities in Xishuangbanna, Yunnan

TANG Jian-Wei¹, SHI Ji-Pu¹, ZHANG Guang-Ming¹, BAI Kun-Jia¹, GUO Xian-Ming², ZHU Sheng-Zhong², DUAN Wen-Gui², SONG Jun-Ping², DAO Jian-Hong², HUANG Jian-Guo²

1 Tropical Rainforest Ecosystem Station, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

2 Xishuangbanna National Nature Reserve Bureau, Jinghong, Yunnan 666300

Abstract: *Musa acuminata*, a huge herbaceous plant, usually develops a mono-dominant plant community in tropical regions. In order to understand the successional dynamics and structure characteristics of this community, three pioneer *Musa acuminata* communities of different ages on the same slope, each of which regenerated from tropical rain forest after slash and burn cultivation in Mamushu, Mengla County, Xishuangbanna, were chosen for establishment of three 1000 m² permanent plots. A grid (5 m × 5 m) was used to record all individuals over 2.0 cm DBH in each plot. Shrub and herb species were investigated in 2 m × 2 m sub-quadrats. Plant species composition, floral distribution types, structural characteristics, and the age structure and number of the *Musa acuminata* populations in each community were analyzed. The results showed that, in each 1000 m² plot, plant species richness increased with community development from 30 species, 27 genera and 17 families at the invasion stage to 98 species, 74 genera and 50 families in the habitation stage, and further to 113 species, 87 genera and 55 families in the expansion stage. The floral composition in each plot can be divided into nine distributional types, of which the tropical distribution comprised 90%. The ratio of Pan-tropic and Asian-tropic (Indo—Malesia) increased, while the ratio of Old World tropics and East Asia to North American disjunction decreased

基金项目:国家科技部“2001年度基础研究快速反应支持项目(2001CCB00600)”、云南省自然科学基金(98C099M)和中国科学院重大项目(KZ951-A1-104)

收稿日期:2002-04-09;接受日期:2002-10-03

作者简介:唐建维,男,1964年出生,副研究员,主要从事植物种群和群落动态方面的研究。E-mail: tangjw@xtbg.org.cn; jw@tang@bn.yn.cninfo.net

with forest age. The tree species diversity index (Shannon-Wiener index) in the arboreal layer increased from 1.79 in invasion stage to 2.83 in habitation stage, and then decreased to 1.87 in the expansion stage. Diversity in the understory also increased from 2.78 in habitation stage to 3.56 in expansion stage. The structure of communities became more and more complex, and the number of individual stems in each plot and the individual frequency in each age class of the *Musa acuminata* population sharply increased with development. The development of the *Musa acuminata* community has no effect on the directionality of community succession, which is proceeding towards a humid tropical rain forest community.

Key words: *Musa acuminata*, community structure, tropical forest, succession

植物群落的演替动态一直是植物生态学的重要内容,自1916年Clements首次系统地提出演替学说以来,演替的理论和方法得到了迅速的发展,从传统的经典基础理论转向为对演替内在原因和机制的探讨。国外许多学者从群落演替的理论、方法及演替的原因和内在机制等方面进行了深入的研究 (Connell & Slatyer, 1977; Horn, 1974; Pickett *et al.*, 1987; West *et al.*, 1981; Peet & Christensen, 1980),并通过不同地区群落演替动态的大量研究工作 (West *et al.*, 1981; Van der Putten *et al.*, 2000),提出了许多关于演替过程和机制的理论和学说及描述演替过程的数学模型 (Egler, 1954; Connell & Slatyer, 1977; Grime, 1977, 1979; Tilman, 1985; Margalef, 1968; Odum, 1969; MacMahon, 1980, 1981; Bormann & Likens, 1979a, 1979b; Horn, 1975)。纵观国际上对植物群落演替动态的研究,主要集中在温带森林群落 (West *et al.*, 1981),而热带、亚热带森林群落演替动态的研究相对较少 (Li *et al.*, 1999; Uhl *et al.*, 1981; Uhl, 1987; Whitmore, 1983)。我国学者针对温带草甸、亚热带常绿阔叶林及热带雨林等植被的演替动态进行了研究 (张大勇等, 1988; 刘金林等, 1983; 安树青, 赵儒林, 1990; 张全发等, 1990; 唐建维等, 1997; 黄全, 李意德, 1988; Zhang *et al.*, 1995),并对植物群落演替研究的历史、理论与方法进行了分析 (熊文愈, 骆林川, 1989)。

野芭蕉 (*Musa acuminata*) 是热带地区最为常见的一种大型草本先锋植物 (Whitmore, 1984),通常分布于水分、光照条件较好的山坡及沟谷、溪流两旁。由于野芭蕉结实时所产生的大量种子以及啮齿类动物对野芭蕉的种子的捕食和传播作用,在林窗、砍伐迹地及刀耕火种撂荒地等光照条件较好的地方,通过其地下种子库中种子的大量萌发和幼苗的快速生长以及较强的无性繁殖能力,形成以野芭蕉

为主且不可替代的单优群落。国外已对野芭蕉的形态学特征、根的结构与生长、从营养生长到生殖生长的过程以及传粉的特性等方面进行过较深入的研究 (Piopel *et al.*, 1964; Barker & Steward, 1962; Charlton, 1982; Nur, 1976; Itino *et al.*, 1991)。国内对其生物学特性等方面的研究甚少,仅见刘爱忠等 (2001)、张光明等 (2000) 对野芭蕉的传粉特性及其不同演替阶段的生态位动态进行了初步研究,而其群落结构特征及其演替动态则未见报道。为较深入地掌握和了解不同生长阶段的野芭蕉群落的种类组成、结构特征及其演替动态变化规律,我们于1998年5月在西双版纳勐腊县麻木树乡的水源林中的同一山坡上,选择了3块不同林龄的野芭蕉群落,建立固定样地进行定位观测。本文仅就3块不同林龄的野芭蕉群落的种类组成、区系成分、结构特征及其演替动态等进行初步的分析,以探索野芭蕉先锋植物群落特性及演替动态变化规律,为热带退化山地生态系统的恢复与重建及热带地区的生物多样性保护提供科学依据。

本文通过对西双版纳不同生长时期的野芭蕉先锋植物群落的研究,试图在以下2个方面进行一些探索: 1) 野芭蕉的侵入及种群数量的增长是否对群落的物种组成、结构特征产生影响; 2) 野芭蕉先锋植物群落的形成和发展是否改变群落的演替方向。

1 自然概况与研究方法

研究地点位于西双版纳勐腊县关累镇的麻木树地区 (21°42'20" N, 101°17'16" E)。属西南热带季风气候,一年可分为干热、湿热和雾凉3季。3~5月为干热季,气温较高,雨量少; 6~10月为雨季,气候湿热,85%的雨水集中于此时期; 11~次年2月为雾凉季,降水量较少,但早晚浓雾弥漫,空气湿度较大,可弥补此时期降水量的不足。该地区的年平均气温为20.5℃,年平均降雨量达1723.6 mm。

样地的建立和调查时间为 1998 年 5 月。所设置的 3 块固定样地紧密相邻,位于水源林中同一山坡的中下部,均为热带季节雨林经刀耕火种撂荒后而形成的不同林龄的野芭蕉群落。样地号分别为 I、II、III。根据 Elton(1958)对不同年龄阶段植物群落的划分标准,1996 年撂荒的 I 号样地,为野芭蕉刚侵入而形成的幼龄群落;1992 年撂荒的 II 号样地,为野芭蕉群落的定居阶段;1986 年撂荒的 III 号样地,为野芭蕉群落的扩散阶段。3 块样地的面积均为 1000 m²(25 m×40 m),坡向东北,坡度为 15°~25°,海拔 710 m。样地虽处于山坡的中下部,但土层较薄,仅为 30 cm 左右。土层以下为含石砾较多、土石比例不等的坡积物,厚度为 40~60 cm,土色为暗棕黄,pH 值为 7.2 左右,有机质含量为 4.5% 左右。

由于各群落的植物种类组成和结构特征不同,群落的调查方法也稍有不同。由于 I 号样地仅撂荒 2 年,野芭蕉数量和植物种类较少,在样地的上、中、下 3 个部位每隔 5 m 分别设置了 3 个 5 m×5 m 的样方(共 9 个);而 II 号和 III 号样地均被划分为 40 个 5 m×5 m 的样方。调查中,对样地内胸径≥2 cm 以上的植株个体进行了每木调查,测量记录了植物名称、胸径、高度、冠幅等,同时对 I 号样地中 9 个样方内的植物种类分别记录。并在每个 5 m×5 m 的

样方的右下角设置了一个 2 m×2 m 的小样方调查胸径<2 cm 的灌木层和草本层中的植物种类,测量记录了植物名称、基径(灌木)、高度、株(丛)数等。

3 个群落中植物种类的重要值的计算采用以下公式:重要值=(相对多度+相对优势度+相对频度)/300(曲仲湘等,1983)。为便于比较各群落中植物种类的重要值,在 II 号和 III 号样地的上、中、下 3 个部位分别选取与 I 号样地相同位置的 9 个 5 m×5 m 的样方,进行各植物种类相对频度的计算。

群落物种多样性指数采用 Shannon-Wiener 指数计算:
$$D = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad J = D/\ln S$$
其中 P_i 为第 i 种的个体数 N_i 占有所有个体总数 N 的比例,即 $P_i = N_i/N$, $i = 1, 2, 3, \dots, S$, S 为物种总数(马克平,1994)。

2 结果与分析

2.1 群落种类组成的动态变化

2.1.1 群落的科、属组成

根据 3 块样地的野外调查统计资料,在 1000 m² 的样地上,I 号样地计有维管束植物 30 种,分属于 17 科 27 属;II 号样地有 98 种,分属于 50 科 74 属;III 号样地有 113 种,分属于 55 科 87 属(表 1)。在各样地的科属组成中,I 号样地较占优势的科有:大戟科(5 属 6 种)、桑科(4 属 7 种)、马鞭草科(2 属 2

表 1 西双版纳不同生长阶段野芭蕉群落的主要科、属组成
Table 1 The composition of dominant genera and families in different stages of *Musa acuminata* communities in Xishuangbanna

序号 No.	科名 Family	I 号样地 Plot I		II 号样地 Plot II		III 号样地 Plot III	
		属数 No. of genera	种数 No. of species	属数 No. of genera	种数 No. of species	属数 No. of genera	种数 No. of species
1	大戟科 Euphorbiaceae	5	6	7	9	7	8
2	番荔枝科 Annonaceae	—	—	1	1	7	7
3	桑科 Moraceae	4	7	4	17	3	13
4	茜草科 Rubiaceae	—	—	3	3	5	5
5	无患子科 Sapindaceae	—	—	2	2	3	3
6	马鞭草科 Verbenaceae	2	2	4	4	3	3
7	肉豆蔻科 Myristicaceae	—	—	1	1	3	2
8	荨麻科 Urticaceae	—	—	1	1	3	3
9	梧桐科 Sterculiaceae	—	—	1	2	3	3
10	苦木科 Simarubaceae	—	—	—	—	1	2
11	蝶形花科 Papilionaceae	—	—	2	2	2	2
12	樟科 Lauraceae	1	1	4	4	2	2
13	紫金牛科 Myrsinaceae	1	1	1	1	1	2
14	芸香科 Rutaceae	—	—	2	2	—	—
15	姜科 Zingiberaceae	—	—	1	1	2	3
16	鸭跖草科 Commelinaceae	—	—	2	2	3	3
17	苋科 Amaranthaceae	—	—	—	—	1	2
18	胡椒科 Piperaceae	—	—	1	1	1	2
19	禾本科 Gramineae	2	2	2	2	2	2
20	芭蕉科 Musaceae	1	1	1	1	1	1

种);Ⅱ号样地较占优势的科是:大戟科(7属8种)、桑科(4属17种)、马鞭草科、樟科(4属4种),其次是胡桃科(2属3种)、无患子科、梧桐科、芸香科、漆树科、水东哥科(2属2种);Ⅲ号样地较占优势的科为:大戟科(7属8种)、番荔枝科(7属7种)、桑科(3属13种)、茜草科(5属5种),其次是马鞭草科、无患子科、肉豆蔻科(3属3种)。在各群落中,除这些优势科外,其余大多为单科、单属。这表明:随着时间的推移,经刀耕火种撩荒后形成的野芭蕉群落向着科、属、种组成更为丰富、复杂的方向发展。

2.1.2 群落的种类组成

从不同生长阶段各群落的种类组成成分来看,不论是处于侵入阶段的Ⅰ号样地,还是处于扩散阶段的Ⅲ号样地,其优势种相当明显,各群落中均以野芭蕉占绝对优势,其重要值远远大于其他种类(表2)。在仅撂荒2年的野芭蕉幼龄群落中(Ⅰ号样地),野芭蕉的重要值达50.94;其次是重阳木

(*Bischofia javanica*)、山香园(*Turpinia pomifera*)和长果桑(*Morus macroura*);其余24种的重要值都在3.0以下。在定居阶段的Ⅱ号样地中,野芭蕉的重要值也高达35.12;重要值在3.0以上的仅有笔管榕(*Ficus superba* var. *japonica*) (6.08) (括号内为重要值,下同)、布荆(*Vitex quinata* var. *puberula*) (5.79)、中平树(*Macaranga denticulata*) (5.13)、苕麻(*Boehmeria pilosiuscula*) (4.2)、皱波火桐(*Leea crispa*) (3.19)和大穗野桐(*Mallotus macrostachya*) (3.19) 6种;而重要值在3.0以下的种类达60种,其中重要值小于1.0的种类有48种。处于扩散阶段的Ⅲ号样地群落中,野芭蕉的重要值为49.16;其次是苕麻(14.35)和笔管榕(4.2);其他种类的重要值都在3.0以下,其中80%的种类的重要值在1.0以下。野芭蕉在各群落中重要值以及亚优势种在各群落中的数量多少,从另一方面反映了群落在种类组成上的差异及动态变化。

表2 西双版纳不同生长阶段野芭蕉群落优势植物的重要值
Table 2 The important value of dominant plants in different stages of *Musa acuminata* community in Xishuangbanna

序号 No.	物种 Species	Ⅰ号样地 Plot I		Ⅱ号样地 Plot II		Ⅲ号样地 Plot III	
		株数 No. of individuals	重要值 Importance value	株数 No. of individuals	重要值 Importance value	株数 No. of individuals	重要值 Importance value
1	野芭蕉 <i>Musa acuminata</i>	119	50.94	171	35.12	251	49.16
2	苕麻 <i>Boehmeria pilosiuscula</i>	1	—	14	4.2	83	14.35
3	笔管榕 <i>Ficus superba</i> var. <i>japonica</i>	3	2.01	29	6.08	17	4.20
4	中平树 <i>Macaranga denticulata</i>	3	1.92	18	5.13	1	—
5	布荆 <i>Vitex quinata</i> var. <i>puberula</i>	4	2.31	37	5.79	2	—
6	皱波火桐 <i>Leea crispa</i>	1	—	8	3.19	21	2.52
7	大穗野桐 <i>Mallotus macrostachya</i>	2	1.12	13	3.19	1	—
8	斜叶榕 <i>Ficus cyrtophylla</i>	1	—	1	—	5	1.60
9	木奶果 <i>Baccaurea ramiflora</i>	4	2.18	8	1.74	6	1.79
10	假海桐 <i>Pittosporopsis kerrii</i>	1	—	3	—	10	1.65
11	木瓜榕 <i>Ficus auriculata</i>	1	—	14	2.84	6	1.40
12	鸡血藤 <i>Millettia leptobotrya</i>	1	—	7	1.58	10	1.34
13	鸡嗉子果 <i>Ficus semicordata</i>	1	—	10	2.02	1	—
14	刺通草 <i>Trevesia palmata</i>	2	1.08	3	—	4	1.25
15	长叶紫麻 <i>Oreocnide frutescens</i>	1	—	3	—	6	1.14
16	玉蕊 <i>Barringtonia pendula</i>	2	1.77	4	1.18	1	—
17	白颜树 <i>Gironniera subaequalis</i>	1	—	1	1.33	1	—
18	构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>	2	1.10	6	1.32	1	—
19	华瓜木 <i>Alangium kurzii</i>	1	1.44	6	1.2	1	—
20	藤榕 <i>Ficus hederaceae</i>	1	—	5	1.15	1	—
21	重阳木 <i>Bischofia javanica</i>	11	7.72	/	/	/	/
22	山香园 <i>Turpinia pomifera</i>	8	4.38	/	/	/	/
23	长果桑 <i>Morus macroura</i>	5	3.31	/	/	/	/
24	火炭母 <i>Polygonum chinensis</i>	/	/	5	1.07	1	—

“—”表示重要值 <1.0 The importance value <1.0 ;“/”表示样地中无此种类 No species in the plot

随着群落的演替和发展 ,处于不同演替阶段的野芭蕉先锋植物群落 在各层次 的种类组成上也发生了相应的变化 :刚侵入形成的幼龄野芭蕉群落因结构层次简单 ,其组成树种为 28 种、草本种类 2 种 ;处于定居阶段的野芭蕉群落的组成为 :乔木层树种 65 种、灌木种类 14 种、草本植物 7 种、蕨类植物 3 种、藤本植物 9 种 ;处于扩散阶段的野芭蕉群落的组成为 :乔木树种 45 种、灌木种类 28 种、草本植物 16 种、蕨类植物 8 种、藤本植物 16 种。这表明以野芭蕉为主的单优先锋植物群落在植物种类组成上的特点是 :随着演替的进行 ,种类组成日趋丰富、复杂 ,除乔木树种从定居阶段到扩散阶段有所减少外 ,其他层次的植物种类均有显著的增加。

2.1.3 群落区系成分组成的动态变化

根据吴征镒(1991)的区系属级分布区类型方案 ,对 3 个处于不同生长阶段野芭蕉群落中属的区系分布进行分析 ,可初步区分为 9 种区系分布类型 (表 3)。从表 3 中可知 :处于侵入阶段的幼龄野芭蕉群落中 ,主要是以旧世界热带分布的成分占优势 ,为 34.61% ;其次是热带亚洲(印度—马来西亚)分布 ,占 26.92% ;泛热带分布占 11.54% ;而热带亚洲至热带非洲以及热带亚洲至热带美洲间断分布 ,分别各占 7.69% ;其他分布分别仅占 3.85%。处于定居阶段的野芭蕉群落中 ,以泛热带分布的成分占优势 ,为 31.82% ,其次是旧世界热带分布和热带亚洲 (印度—马来西亚) 分布 ,分别占 24.24% 和

18.18% ;热带亚洲至热带大洋洲分布和热带亚洲至热带美洲分布分别占 7.57% 和 4.54% ;世界分布、东亚分布以及东亚至北美洲间断分布分别占4.54% 和 3.03%。在扩散阶段的野芭蕉群落中 ,同样是以泛热带分布的成分占优势 ,达 32.50% ;其次是热带亚洲(印度—马来西亚)分布和旧世界热带分布 ,分别占 28.75% 和 15.0% ;热带亚洲至热带大洋洲分布和热带亚洲至热带美洲分布分别占 6.26% 和 5.0% ;世界分布、东亚分布及东亚至北美洲间断分布分别占 3.75% 和 1.25%。不同生长阶段的野芭蕉群落的区系成分表明 :在各个阶段的野芭蕉群落中 ,均是以热带区系成分为主 ,达 90% 左右 ,显示了较强的热带性。而且随着演替的进行 ,泛热带分布、热带亚洲(印度—马来西亚)分布所占的比例逐渐增大 ,而旧世界热带分布及东亚至北美洲间断分布所占的比例在逐渐减少。这说明随着演替的进程 ,以野芭蕉为主的先锋植物群落中雨林成分的树种越来越多 ,与热带亚洲植物区系的联系进一步加强 ,群落的演替正向着湿润性的热带森林方向发展。

2.2 植物种的多样性与均匀度的动态变化

物种多样性是群落的种类、个体总数及均匀度的综合概念 ,它反映了群落功能有重要意义的组织特征。通常应用 Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数来测度物种多样性 ,而 Shannon-Wiener 指数的应用较为普遍(马克平 ,1994) ,且对群落生境的差异也较敏感(彭少麟 ,陈章和 ,1983)。从3块样地的

表 3 西双版纳不同生长阶段野芭蕉群落的区系成分组成
Table 3 The floral composition in different stages of *Musa acuminata* community in Xishuangbanna

序号 No.	分布区类型 Areal-types	I 号样地 Plot I	II 号样地 Plot II	III 号样地 Plot III
		属数(%) No. of genera	属数(%) No. of genera	属数(%) No. of genera
1	世界分布 Cosmopolitan	1 (3.85)	3 (4.54)	3 (3.75)
2	泛热带分布 Pantropic	3 (11.54)	21 (31.82)	26 (32.50)
3	热带亚洲至热带美洲间断分布 Tropical Asia & Tropical American disjuncted	2 (7.69)	3 (4.54)	4 (5.0)
4	旧世界热带分布 Old World Tropics	9 (34.61)	16 (24.24)	12 (15.0)
5	热带亚洲至热带大洋洲分布 Tropical Asia & Tropical Australasia	—	5 (7.57)	5 (6.25)
6	热带亚洲至热带非洲分布 Tropical Asia to Tropical Africa	2 (7.69)	2 (3.03)	3 (3.75)
7	热带亚洲(印度—马来西亚)分布 Tropical Asia (Indo—Malesia)	7 (26.92)	12 (18.18)	23 (28.75)
8	东亚至北美洲间断分布 East Asia & North American disjuncted	1 (3.85)	2 (3.03)	1 (1.25)
9	东亚分布 East Asia	1 (3.85)	2 (3.03)	3 (3.75)

表 4 西双版纳不同生长阶段野芭蕉群落的植物物种多样性指数
Table 4 The plant diversity indices in different stages of *Musa acuminata* community in Xishuangbanna

样地号 Plot No.	层次 Layer	面积 Area(m ²)	总株数 Total number of individuals	总种数 Total number of species	<i>D</i>	<i>J</i>
I 号样地 Plot I	乔木 Tree	1000	190	28	1.79	0.54
	下木 Under wood	—	—	2	—	—
II 号样地 Plot II	乔木 Tree	1000	443	67	2.83	0.67
	下木 Under wood	50(1 × 1)	237	38	2.78	0.76
III 号样地 Plot III	乔木 Tree	1000	462	44	1.87	0.49
	下木 Under wood	50(1 × 1)	535	78	3.56	0.87

“ — ”表示没有测定 No measure

多样性指数(*D*)和均匀度指标(*J*)(表 4)可以看出 : 乔木层的多样性指数随着群落的发展从 I 号样地的 1.79 上升到 II 号样地的最大值 2.83 ,之后又下降到 III 号样地的 1.87 ;其均匀度指标也呈现同样的变化趋势。在下木层中 ,由于 I 号样地主要是被马唐、莠竹这 2 种草本植物占据 ,未对其多样性指数进行测定。下木层的多样性指数从 II 号样地的 2.78 上升到 III 号样地的 3.56 ;均匀度从 0.76 上升到 0.87。由此可见 ,下木层的多样性指数和均匀度随着群落的发展而上升。

2.3 群落垂直结构特征的动态变化

森林群落的垂直结构是指群落的成层现象。在森林群落的演替过程中 ,由于群落种类组成的变化会导致群落结构特征发生变化 ,因而群落结构的变化就成为演替的表现特征 ,群落的结构通常由简单的层次向较复杂的层次方向发展(West *et al.* , 1981)。

I 号样地由于仅撩荒 2 年 ,所形成的群落高度仅为 2.5 ~ 3.5 m ,层次结构也较为简单 ,可分为 2 层 ,即上木层和草本层。上木层主要由野芭蕉组成 ,其数量占该层总株数的 62.6% ,其间仅散生着重阳木、山香园、长果桑、木奶果、布荆、笔管榕等乔木树种 ,该层的盖度约 15% ;而草本层则是以马唐(*Digitaria ciliaris*)、莠竹(*Microstegium ciliatum*)形成难以穿越、高度约 1.5 ~ 2.0 m 的草丛 ,覆盖着整个样地。

II 号样地的群落在层次上已有一定的分化 ,可分为乔木层、灌木层和草本层。乔木层高度 6 ~ 7 m ,野芭蕉是该层的主体 ,占该层总株数的 38.6% ,其他优势树种有芒麻、笔管榕、布荆、中平树、大穗野桐、皱波火桐等 ,形成了一个以野芭蕉为主 ,其他树种共优的层次。该层的盖度约 40% ,野芭蕉的平均胸径为 7 ~ 9 cm ,其他乔木的平均胸径为 5.0 ~

6.0 cm ,灌木层高 2 ~ 3 m ,盖度 0.3 左右 ,除野芭蕉及乔木层的幼树外 ,主要有锈毛杜茎山(*Measa permollis*)、木紫珠(*Callicarpa arborea*)、红皮水锦(*Wendlandia tinctoria*)、弯管花(*Chesalia curviflora*)、假海桐(*Pittosporopsis kerrii*)等 ,分布较均匀。草本层除野芭蕉和上述树种的一些幼龄植株外 ,以马唐、莠竹、多种蕨类、卷柏(*Selaginella delicatula*)占优势。层间植物有葛藤(*Pueraria stricta*)、瓜馥木(*Fissistigma maclurei*)、羽叶金合欢(*Acacia pennata*)等一些藤本植物。

III 号样地的群落在层次上较为复杂 ,可分为乔木层(1、2)、灌木层(1、2)、草本层。乔木 1 层高 10 ~ 12 m ,主要由布荆、钝叶桂、木瓜榕及野芭蕉等高大植株组成 ,盖度 0.3 左右 ,平均胸径 15 ~ 18 cm ,株数仅占该层的 5.0% ;第 2 亚层高 4 ~ 8 m ,树种组成较为复杂 ,以野芭蕉、笔管榕、红皮水锦、芒麻、鸡血藤、皱波火桐等占优势 ,乔木 1 层的部分个体也镶嵌其中 ,盖度达 0.6 左右 ,平均胸径 8 ~ 10 cm。该层主要以野芭蕉占绝对优势 ,株数占整个乔木层的 70% 以上。灌木第 1 亚层高 2 ~ 4 m ,主要由乔木幼树组成 ,灌木种类较少 ,以杜茎山(*Measa indica*)、锈毛杜茎山、木奶果(*Baccaurea ramiflora*)等为常见 ;第 2 亚层中除上述的一些种类外 ,以弯管花、假海桐、大花哥纳香、芒麻等占优势。草本层由一些草本植物和蕨类植物所组成 ,种类较为丰富 ,草本优势植物种类除野芭蕉幼苗、幼株外 ,以马唐、莠竹、筴拔(*Piper longum*)、楼梯草(*Elatostema macintyreii*)、柃叶(*Phrynium capitatum*)、秋海棠(*Begonia cathayana*)、长果砂仁(*Amomum dealbatum*)等 ,蕨类植物以凤尾蕨(*Pteris finotii*)、鳞毛蕨(*Dryopteris austroyunnanensis*)、三叉蕨(*Tectaria grossedentata*)等为常见 ,盖度达 0.5 左右。层间植物主要是一些藤本植

物,如千金藤(*Stephania glaudulifera*)、罗志藤(*Stixis suaveolens*)、下果藤(*Gouania leptostachya*)、刺果藤、瓜馥木(*Fissistigma maclurei*)、葛藤等,径粗 1~3 cm,它们依附乔、灌木的树干缠绕、攀缘,有的已至林冠。

2.4 野芭蕉种群数量与结构的动态变化

植物群落的演替,在组成和结构上体现为群落优势种和建群种的生长、死亡和依次更替的动态过程(Peet *et al.* ,1980)。作为群落中占主导地位种群,野芭蕉在各演替阶段的数量和结构变化反映了群落的发展趋势。从各群落中野芭蕉种群的数量来看,I 号样地野芭蕉的数量仅有 119 株,II 号样地达 297 株,III 号样地已增至 789 株,这表明野芭蕉的种群随着群落的发展及其个体的生长以及本身所具有的较强的克隆生长能力,从侵入阶段的幼苗、幼株发展到个体高大且具有克隆生长能力的扩散阶段,其种群的个体数量在急速增长。

种群的年龄结构是种群的重要特征之一,能够在一定程度上客观地反映各种群在群落中的地位和作用及其发展变化趋势。由于野芭蕉为高大的草本植物,其个体年龄难以确定,为了较客观地反映野芭蕉个体的年龄状况,更好地显示出野芭蕉种群的结构及动态,我们采用了以立木级代替年龄级的方法来分析野芭蕉个体的年龄结构,划分标准为:I 级:高度(*H*)<50.0 cm;II 级:高度(*H*)>50.0 cm,DBH<2.0 cm;III 级:2.0 cm≤DBH<5.0 cm;IV 级:5.0 cm<DBH<10.0 cm;V 级:10.0 cm<DBH<15.0 cm;VI 级:15.0 cm<DBH<20.0 cm;VII 级:DBH>20.0 cm。根据 3 块样地的野外调查资料,以

上述标准对各样地上不同大小的野芭蕉个体进行分级整理,结果如图 1 所示。从图中可以看出 3 个不同演替阶段群落中野芭蕉种群的大小级结构:I 号样地的野芭蕉种群呈两头小、中间大的纺锤型结构,主要由 IV 级个体构成,其他级别个体都很少;II 号样地的野芭蕉种群结构虽然各级个体都有分布,其中 I 级(幼苗)个体较为丰富,IV 级、V 级的个体数量也占很大比例,但其他各级的个体数量较少,种群结构呈“S”状;III 号样地的种群结构与 II 号样地相似,I 级(幼苗)个体极为丰富,IV 级、V 级的个体数量较多,其他各级的个体数量均较少。分析其原因,主要是因为 I 号样地样地仅撂荒 2 年,以马唐、莠竹形成的草丛覆盖整个样地,幼苗难以生长,主要是以刚撂荒时从地下种子库中萌发出来的幼苗长大而形成的个体组成,而且现阶段的野芭蕉个体还不具备无性繁殖的能力,所以除 IV 级个体外,其他各大小级的个体数量均很少。随着个体的生长发育,在 II 号样地(定居阶段)群落中,野芭蕉种群已出现具有无性繁殖能力的 V 级、VI 级高大个体,同时部分个体已能开花、结实,种子萌发及无性繁殖所产生的幼苗,使该样地的野芭蕉种群具有一定数量的幼苗和幼龄个体,使种群在各个龄级上均有个体分布。随着群落的进一步发展,在 III 号样地群落中,具有无性繁殖能力以及能开花、结实的个体进一步增多,I 级(幼苗)的个体数量极为丰富,其他各龄级个体的数量也在迅速增多,处于该阶段群落中的野芭蕉种群数量也急剧上升,较前两个阶段增大了几倍。野芭蕉具有较强的无性繁殖能力,是其能形成单优群落的原因所在。虽然野芭蕉种群数量如此的急速增长,

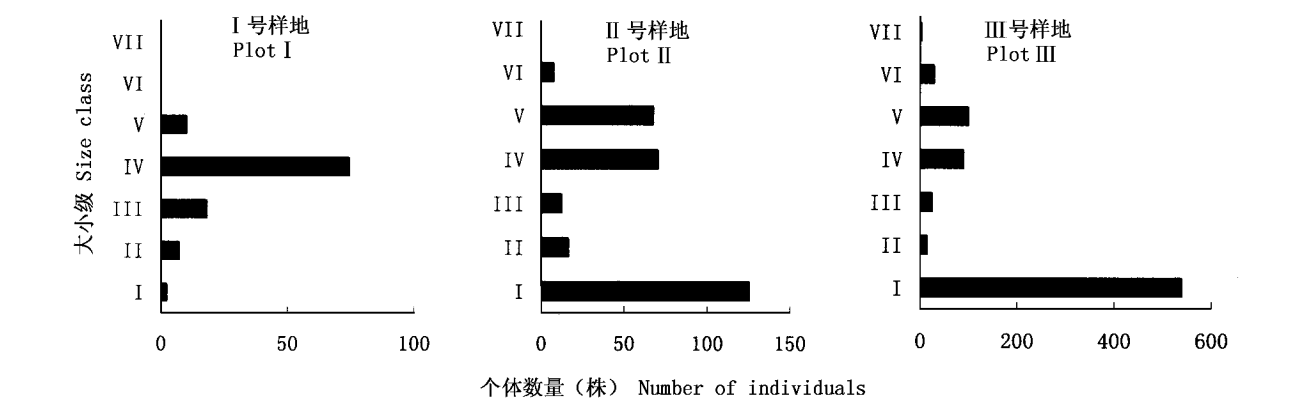


图 1 3 个不同演替阶段群落中野芭蕉种群的大小级结构
Fig.1 The size class structure of *Musa acuminata* population in three successional stages

但在热带地区却一直未形成长期稳定的大面积野芭蕉林,其原因还有待于进一步观测和研究。对该样地上的野芭蕉群落作进一步的长期定位观测,掌握和了解野芭蕉种群的发展趋势和动态变化具有重要的生态学意义。

3 结论与讨论

(1)经刀耕火种撙荒后形成的不同演替阶段的野芭蕉单优群落,从仅撙荒2年处于侵入阶段的植物群落仅有17科27属30种,至定居阶段的群落有50科74属98种,发展到扩散阶段群落的55科87属113种。群落的科、属、种组成随着演替的进行而日益丰富、复杂,各群落的优势科、属的数量也日益增多。在区系组成上,各个阶段的野芭蕉群落均是以热带区系成分为主,达90%左右,并随着演替的进行,泛热带分布、热带亚洲(印度—马来西亚)分布所占的比例逐渐增大,而旧世界热带分布及东亚至北美洲间断分布所占的比例在逐渐减少,群落的演替正向着湿润性的热带森林方向发展。

(2)群落乔木层的多样性指数随着群落的发展从I号样地的1.79上升到II号样地的最大值2.83,之后又下降到III号样地的1.87;其均匀度指数也呈现同样的变化趋势。在下木层中,多样性指数和均匀度随着群落的发展而上升;多样性指数从II号样地的2.78上升到III号样地的3.56;均匀度从0.76上升到0.87。

(3)处于不同演替阶段的群落的层次结构随着群落的发展而日趋复杂,从侵入阶段群落仅有上木层和草本层2个层次,发展到定居阶段的乔、灌、草3个层次,到扩散阶段,可分为乔木层(1、2)、灌木层(1、2)、草本层。而且各群落层次结构的种类组成也趋于多样化。

(4)作为在群落中占主导地位的野芭蕉,不仅其重要值远远大于其他种类,而且由于种子萌发并具有较强的无性繁殖能力,其种群数量随着群落的发展也在急剧增长,种群的幼苗数量极为丰富,各年龄级的个体分布也逐渐增多。

(5)与本地区经刀耕火种撙荒后形成的林龄基本相同的天然次生林相比(唐建维等,1999),处于扩散阶段的野芭蕉群落在植物种类组成、层次结构等方面与之基本相当,只是群落的多样性指数稍低,而且在种类组成上还远高于22年林龄的次生鸡血

藤群落(唐建维等,1997)。林露湘等(2002)对本地区不同年龄的刀耕火种弃耕地的树种多样性的研究表明:随着群落演替的进行,树种的多样性在9年林龄的群落达到最大,29年林龄的群落稍有下降。综合上述结果分析表明:经刀耕火种撙荒后的次生裸地,野芭蕉侵入后形成的单优群落对植物群落的物种组成、结构特征及演替方向并没有产生很大的影响。

(6)野芭蕉种群在各生长阶段群落中占主导地位,其数量在各群落中也占有很大比例,但并未对群落的物种组成及结构特征产生影响,原因何在?我们通过对其生物量的测定及各器官的元素含量分析发现:野芭蕉个体各个器官的干物质含量很少,97%以上都是水分,各器官的元素含量也非常的少。虽然在同一群落中与其他植物产生光、热、水等资源的竞争,并进行生态位的扩张(张光明等,2000),但野芭蕉并未从土壤中吸取大量的养分元素来维持自己的生长,而且野芭蕉通常生长在水分十分充足的地方,其生长所需的养分元素不足以影响到其他植物生长。

(7)野芭蕉种群的数量在群落中如此之大,增长如此迅速,为何并未形成长期、稳定的单优群落?我们通过对不同生长阶段群落中的野芭蕉的生长特性的观察发现:在刚撙荒的裸地上,野芭蕉的侵入是通过其地下种子库中种子的萌发、生长而形成的,并不具有无性繁殖的能力;当野芭蕉生长到能开花、结实的时期,其个体才具有无性繁殖的能力,1株个体在其根茎的周围常萌发出5~8株的幼株。但随着群落的发展,乔木逐渐占据群落上层,使喜阳性的野芭蕉得到的阳光逐渐减少,而且随着其个体的生长,具有无性繁殖能力的根茎长出了地面,从而丧失了无性繁殖能力。另一方面,长出地面的根茎难以承受本身的重量而倒伏。虽然在此阶段有部分因种子萌发而形成的幼苗,但因得不到充足的阳光而死亡,致使野芭蕉在群落中逐渐衰亡。这也许是野芭蕉难以形成长期稳定的单优群落的原因所在。

参考文献

- An S Q (安树青) and R L Zhao (赵儒林), 1990. Characteristics analysis of secondary forest vegetation in Zijin Mountain. *Acta Phytocologia et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 14(1): 13 ~ 21 (in Chinese)

- Barker W G and F C Steward, 1962. Growth and development of the banana plant. II. The transition from the vegetative to the floral shoot in *Musa acuminata* cv. Gros Michel. *Annals of Botany*, **26** (103): 413 ~ 423
- Bormann F H and G E Likens, 1979a. *Pattern and Process in A Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, New York, Inc.
- Bormann F H and G E Likens, 1979b. Catastrophic disturbance and the steady state in northern hardwood forests. *American Scientist*, **67**: 660 ~ 669
- Charlton W A, 1982. Distribution of lateral root primordia in root tips of *Musa acuminata* Colla. *Annals of Botany*, **49**: 509 ~ 520
- Connell J H and K O Slatyer, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, **111**: 1119 ~ 1144
- Egler F E, 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, **4**: 412 ~ 417.
- Elton, C S, 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London
- Grime J P, 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, **111**: 1169 ~ 1194
- Grime J P, 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester, U. K.
- Horn H S, 1974. The ecology of secondary succession. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, **5**: 25 ~ 37
- Horn H S, 1975. Forest succession. *Scientific American*, **232**: 89 ~ 98
- Huang Q (黄全) and Y D Li (李意德), 1988. Primary analysis of regeneration communities on the cutting blanks of tropical mountain rain forest on the Jianfengling Ridge, Hainan island. *Acta Phytocologia et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), **11**(1): 12 ~ 21 (in Chinese)
- Hsiung W Y (熊文愈) and L C Luo (骆林川), 1989. A brief review on the succession of plant communities. *Advances in Ecology* (生态学进展), **6**(4): 229 ~ 236 (in Chinese)
- Itino T, M Kato and M Hotta. 1991. Pollination ecology of the two wild bananas, *Musa acuminata* subsp. *halabanensis* and *M. salaccensis*: chiropterophily and ornithophily. *Biotropica*, **23**: 151 ~ 158
- Li X, S D Wilson and Y Song, 1999. Secondary succession in two subtropical forests. *Plant Ecology*, **143**: 13 ~ 21
- Liu J L (刘金林), X J Zhou (周秀佳), Y J Gu (顾永洁), J J Zhou (周家骏) and F Y Zheng (郑富源), 1983. Coenology analysis of recovery process on the secondary vegetation in Wuchao mountain, Zhejiang Province. *Acta Phytocologia et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学丛刊), **7**(1): 8 ~ 19 (in Chinese)
- Lin L X (林露湘), M Cao (曹敏), Y Tang (唐勇), X H Fu (付先惠) and J H Zhang (张建侯), 2002. Tree species diversity in abandoned swidden fields of Xishuangbanna, SW China. *Acta Phytocologia Sinica* (植物生态学报), **26** (2): 216 ~ 222 (in Chinese)
- Liu A Z (刘爱忠), D Z Li (李德铎), H Wang (王红), 2001. Pollination ecology of a pioneer species: *Musa itinerans* (Musaceae) in Xishuangbanna, South Yunnan, China. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **43**(3): 319 ~ 322 (in Chinese)
- Ma K P (马克平), 1994. The measurement of community diversity. In: Y Q Qian (钱迎倩) and K P Ma (马克平) (eds). *Principles and Methodologies of Biodiversity Studies*. China Science and Technology Press. Beijing, 141 ~ 165 (in Chinese)
- Margalef R, 1968. *Perspectives in Ecological Theory*. University of Chicago Press, Chicago, U. S. A.
- MacMahon J A, 1980. Ecosystem over time: succession and other types of change. In: R H Waring (ed.), *Forests: Fresh Perspectives from Ecosystem Analysis*. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, U. S. A. 27 ~ 58
- MacMahon J A, 1981. Successional processes: comparisons among biomes with special reference to probable roles of and influences on animals. In: D C West, H H Shugart & D B Botkin (eds.), *Forest Succession: Concepts and Application*. Springer-Verlag, New York, Inc. 277 ~ 304
- Nur N, 1976. Studies on pollination in Musaceae. *Annals of Botany*, **40**: 167 ~ 177
- Odum E P, 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, **164**: 262 ~ 270
- Peet R K and N L Christensen, 1980. Succession: a population process. *Vegetatio*, **43**: 131 ~ 140
- Peng S L (彭少麟) and Z H Chen (陈章和), 1983. Research on the species diversity of plant of the subtropical forest in Guangdong. *Ecologic Science* (生态科学), **2**: 98 ~ 104 (in Chinese)
- Pickett S T A, S L Collins and J J Armesto, 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review*, **53**: 335 ~ 371
- Piopl J L and T A Steeves, 1964. Studies on the roots of *Musa acuminata* cv. Gros Michel. I. The anatomy and development of main roots. *Annals of Botany*, **28** (111): 475 ~ 489
- Qu Z X (曲仲湘), Y S Wu (吴玉树), H X Wang (王焕校), H Q Jiang (姜汉侨) and T G Tang (唐廷贵), 1983. *Plant Ecology* (2nd edn.), Higher Education Press, Beijing (in Chinese)
- Tang J W (唐建维), J H Zhang (张建侯), Q S Song (宋启示) and Z L Feng (冯志立), 1997. Analysis on the characteristics of *Millettia leptobotrya* community in Xishuangbanna. *Guihaia* (广西植物), **17**(4): 338 ~ 344 (in Chinese)
- Tang J W (唐建维), J H Zhang (张建侯), Q S Song (宋启示) and Z L Feng (冯志立), 1999. Community analysis on secondary tropical vegetations in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **10**(2): 135 ~ 139 (in Chinese)
- Tilman D, 1985. The resources-ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist*, **125**: 827 ~ 852.
- Uhl C, K Clark, H Clark and P Murphy, 1981. Early plant

succession after cutting and burning in the Upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Journal of Ecology*, **69**: 631 ~ 649.

Uhl C., 1987. Factors controlling succession following slash and burn agriculture in Amazon. *Journal of Ecology*, **75**: 377 ~ 407

Van der Putten W H, S R Mortimer, K Hedlund, C van Dijk, V K Brown and J Lepš *et al.* , 2000. Plant species diversity as a driver of early succession in abandoned fields: a multi-site approach. *Oecologia*, **124**: 91 ~ 99

West D C, H H Shugart and D B Botkin, 1981. *Forest Succession: Concepts and Application*. Springer-Verlag, New York, Inc.

Whitmore T C, 1984. *Tropical Rain Forest of the Far East* (2nd edn.), Oxford University Press

Whitmore T C, 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forests. *Forestry Abstracts*, **44**(12): 767 ~ 779

Wu Z Y (吴征镒), 1991. The areal-types of chinese genera of seed palnts. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), Supp. **IV**: 1 ~ 139 (in Chinese)

Zhang D Y (张大勇), G Wang (王刚), G Z Du (杜国祯) and F Li (李峰), 1988. A quantitative study of the vegetation succession on the abandoned arable lands of the subalpine meadows in Gannan prefecture of Gansu Province. I. Analysis of community composition. *Acta Phytoecologia et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), **12**(4): 283 ~ 291 (in Chinese)

Zhang G M (张光明), J W Tang (唐建维), J P Shi (施济普) and K J Bai (白坤甲), 2000. Niche dynamics of dominant populations of *Musa acuminata* Colla pioneer community in Xishuangbanna, SW China. *Journal of Plant Resources and Environment* (植物资源与环境学报), **9**(1): 22 ~ 26 (in Chinese)

Zhang J H and M Cao, 1995. Tropical forest vegetation of Xishuangbanna, SW China and its secondary changes, with special reference to some problems in local nature conservation. *Biological Conservation*, **73**: 229 ~ 238

Zhang Q F (张全发), Z Zheng (郑重) and Y X Jin (金义兴), 1990. Studies on the forest succession in Dalao ridge, Hu-bei Province. *Acta Phytoecologia et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), **14**(2): 110 ~ 119 (in Chinese)

(责任编辑 : 孙大川)

《生物多样性》2002 年度优秀论文奖

经我刊 2/3 以上编委投票 ,并经编委会讨论评选出 2002 年度优秀论文奖 ,公布如下 :

李昂 ,罗毅波 ,葛颂. 采用空间自相关分析研究两种兰科植物的群体遗传结构. 2002 ,**10**(3): 249 ~ 257

张全国 ,张大勇. 生物多样性与生态系统功能 进展与争论. 2002 ,**10**(1) : 49 ~ 60

周世良 ,叶文国. 夏腊梅的遗传多样性及其保护. 2002 ,**10**(1) : 1 ~ 6

Stone G. N. , Atkinson R. J. , Brown G. and Rokas A. The population genetic consequences of range expansion : a review of pattern and process , and the value of oak gallwasps as a model system. 2002 ,**10**(1) : 80 ~ 97

本刊将对以上作者赠送 2003 年全年期刊并颁发奖金及荣誉证书。