

DOI: 10.5846/stxb201812052656

张芳, 杜虎, 曾馥平, 彭晚霞, 宋同清. 西南喀斯特峰丛洼地木本植物群落结构与多样性变化. 生态学报, 2020, 40(12): 4094-4104.

Zhang F, Du H, Zeng F P, Peng W X, Song T Q. Changes of woody community structure and diversity in karst peak-cluster depressions in southwest China. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(12): 4094-4104.

西南喀斯特峰丛洼地木本植物群落结构与多样性变化

张 芳^{1,2}, 杜 虎^{1,2}, 曾馥平^{1,2}, 彭晚霞^{1,2}, 宋同清^{1,2,*}

1 中国科学院亚热带农业生态研究所亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125

2 中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站, 环江 547100

摘要:为了阐明喀斯特峰丛洼地植物群落结构和物种多样性特征及其变化规律,选择西南喀斯特具有代表性的灌木林、次生林和原生林 3 种植被类型,基于 2007 年、2012 年、2017 年 3 次植被的系统调查,研究了木本植物群落物种组成、群落结构和物种多样性的动态变化。研究表明,灌木林 2007—2012 年减少 1 个种,2012—2017 年减少 7 属 5 种;次生林 2007—2012 年减少 1 科 1 属,2012—2017 年增加 4 科 7 属 6 种;原生林 2007—2012 年减少 1 科 4 属 6 种;2012—2017 年增加 1 科 3 属 3 种。增加和减少的物种为偶见种或稀有种,引起群落中物种数量的波动。灌木林中黄荆(*Vitex negundo*)、八角枫(*Alangium chinense*)重要值均大于 10,黄荆占绝对优势;次生林中菜豆树(*Radermachera sinica*)、灰毛浆果楸(*Cipadessa cinerascens*)、香椿(*Toona sinensis*)等物种重要值大于 10,占主要优势;原生林的优势种不突出,为多优势种群落。3 种植被类型群落的胸径各年份差异显著,平均树高在 5 年间的差异不显著,10 年间达到了显著差异;群落总径级结构呈倒“J”形,群落更新状态良好。随时间推移,3 种植被类型主要优势种重要值趋于降低;群落内部存在物种竞争,十年间群落结构及多样性变化较大。

关键词:物种多样性;群落动态;物种组成;植被恢复;喀斯特峰丛洼地

Changes of woody community structure and diversity in karst peak-cluster depressions in southwest China

ZHANG Fang^{1,2}, DU Hu^{1,2}, ZENG Fuping^{1,2}, PENG Wanxia^{1,2}, SONG Tongqing^{1,2,*}

1 Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academic of Sciences, Changsha 410125, China

2 Huanjiang Observation and Research Station of Karst Ecosystem, Chinese Academic of Sciences, Huanjiang 547100, China

Abstract: In order to elucidate the characteristics of plant community structure, species diversity and their evolution in peak-cluster depression region, the representative vegetation types in southwest karst region, i.e., shrub, secondary forest, and primary forest, were selected. Based on the systematic investigation of dynamic plots of three vegetation types in 2007, 2012, and 2017, the changes of community composition, community structure, and diversity were studied. The results showed that one species of shrub disappeared in 2007—2012, while 7 genera and 5 species disappeared in 2012—2017. For the secondary forest, 1 family and 1 genera disappeared in 2007—2012, and 4 family, 7 genera, and 6 species increased in 2012—2017. Regarding the primary forest, 1 families, 4 genera, and 6 genera increased in 2007—2012, and 1 family, 3 genera and 3 species increased in 2012—2017. The increased and decreased species were occasional or rare species, which would cause the fluctuations in population. The important values (IV) of *Vitex negundo* and *Alangium chinense* in shrubs were more than 10. In addition, *Vitex negundo* had an absolute advantage. The IV of *Radermachera*

基金项目:广西重点研发计划项目(桂科 AB16380255;桂科 AB17129009);国家自然科学基金项目(31770495,31971487)

收稿日期:2018-12-05; 修订日期:2019-11-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: songtongq@isa.ac.cn

sinica, *Cipadessa cinerascens*, and *Toona sinensis* in the secondary forest were more than 10, which were the dominant species. The dominant species of the primary forests were not prominent and were multi-predominant species communities. The average diameter at the breast height (DBH) in the three communities differed significantly among the three periods. The average tree height was not significantly different between 2007 and 2012, and between 2012 and 2017, while differences were achieved significant level ($P < 0.05$) between 2007 and 2017. The total diameter-level structure showed an inverted “J” shape, which indicated that the community was in a good state. The different strategies should be adopted according to different vegetation restoration stages, which provided scientific basis for vegetation restoration in karst region. With the passage of time, the important value of dominant species tended to decrease. The community structure and diversity changed greatly during ten years.

Key Words: species diversity; community dynamics; species composition; vegetation restoration; karst peak-cluster depression

物种组成是群落最基本的特征,是形成群落结构的基础。物种多样性对生态系统功能具有促进作用^[1-2],物种多样性是生物多样性在物种水平上的表现形式,可反映生物群落结构的复杂性,可作为判断生物群落结构变化或生态系统稳定性的指标^[3-4],是生态学领域研究的热点^[5],同时物种多样性也是群落生态学的核心问题^[6]。不同植物群落组成的生态系统功能和过程各不相同。长期固定样地监测生物多样性动态变化,获取树种组成和群落结构等动态特征数据,了解森林变化规律^[7],可为森林保护、经营管理和研究提供理论依据^[8]。对长期固定样地的研究已成为生物多样性研究领域的重点方向之一。

我国西南喀斯特地区生态系统的稳定性和抗干扰性差,产生了生境高度异质性、岩石裸露、土壤瘠薄且不连续、土壤总量和容量低、水土流失和岩溶干旱严重等自然胁迫环境,其适生植物具有嗜钙性、耐瘠性、耐旱性和石生性等限制特点^[9],各种人为干扰导致喀斯特生态系统的严重退化和生物多样性严重丧失^[10]。在不同的人为干扰强度下,植被形成了原生林、次生林、灌丛等 3 个不同的演替阶段^[11]。喀斯特地区的石漠化和严重的生态退化一直以来是植被恢复和生态重建的难点地区。研究喀斯特地区不同恢复阶段植物群落结构和多样性变化,揭示物种的替代规律及群落结构的变化规律是喀斯特地区植被恢复的重要基础性工作^[12]。盛茂银等^[13]研究表明人为干扰严重破坏了物种组成从而直接影响植物群落演替进程。近年来,学者对不同植物群落结构变化进行了大量研究^[14-16],西双版纳样地中物种组成和群落结构总体没有明显的变化,处于动态平衡中^[17];其他样地群落种间竞争激烈,物种更替频繁,群落组成和结构不稳定。目前对喀斯特植被群落结构与多样性的动态变化研究较少^[18-21]。本研究基于灌木林、次生林、原生林动态监测样地于 2007、2012、2017 年的 3 次植被调查,探讨了喀斯特不同植被类型群落结构及多样性随时间的变化特征,为进一步探索 3 种植被类型群落结构特征、物种多样性共存机制、森林更新及其长期动态变化提供基础数据和资料。

1 研究区概况

研究区选择地处云贵高原南部边缘斜坡地带上的典型喀斯特峰丛洼地—广西环江毛南族自治县(全国石漠化综合治理县),地理坐标为 107°51′—108°43′E, 24°44′—25°33′N,喀斯特洼地的最高峰为 1028.0 m。属亚热带季风气候区,年平均气温 15.7℃,1 月平均气温 10.1℃,7 月平均气温 28℃,历年最低气温 -5.2℃,无霜期 290 d,年平均日照时数 145.1 h,年平均降水量 1389.1 mm,降雨集中于 4—9 月,占全年降雨量的 70%,平均蒸发量为 1571.1 mm,相对湿度平均为 70%^[19]。以典型喀斯特峰丛洼地为尺度,选择大才木连灌木林(1985 年撂荒,2003 年建立中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站)、下南古周次生林(1996 年实施生态移民 50%,退耕还林、还草、种果和封山育林等措施)和木论原生林(目前世界上喀斯特地区保存最完好、面积最大的原生林,1996 年建设为国家自然保护区)为研究对象,3 种植被类型相互距离 ≤ 80 km。

2 研究方法

2.1 植被调查

2007 年在木连灌木林、古周次生林和木论原生林,分别选择坡度(整体坡度 35°)、坡向、土壤母质、土壤类型(棕色石灰土)等立地条件基本一致的坡面和洼地连续体,从洼地向坡顶建立动态监测样地,投影面积为 $200\text{ m} \times 40\text{ m}$,其中坡面为 $160\text{ m} \times 40\text{ m}$,洼地为 $40\text{ m} \times 40\text{ m}$ 。用全站仪将整个样地划分为 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 的样方,四角用 PVC 管标记。将 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 样方再划分为 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 样方,按 CTFS 标准(<http://www.ctfs.si.edu>)进行植被调查,即以 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 微型样方为基本单元,按顺时针挂牌标记每个胸径(DBH) $\geq 1\text{ cm}$ 的木本植物个体,记录树种名称、胸径、树高、冠幅和生长状况等,并进行挂牌标记^[22]。每隔 5 年复查,即 2012 年和 2017 年分别进行第一次和第二次复查。

2.2 重要值计算

物种重要值的计算式为:重要值 $IV = (RF \text{ 相对频度} + RD \text{ 相对显著度} + RA \text{ 相对多度})/3$ ^[23]。RF 为相对频度、RD 为相对显著度、RA 为相对多度。依据物种的重要值的大小确定样地优势种。

2.3 物种多样性的计算方法

2.3.1 α 多样性指数

1) Shannon-Wiener 指数计算公式为: $H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$

2) Simpson 指数计算公式为: $D = 1 - \sum (N_i/N)^2$

3) Pielou 均匀度指数计算公式为: $J_{sw} = - (\sum P_i \ln P_i) / \ln S$

式中, $P_i = N_i/N$, P_i 为第 i 个物种的个体多度在样地中占有所有物种多度之和的比例; N 为样地内所有物种的个体总数; N_i 为第 i 个物种的个体数^[24]; S 为样方内物种数。

2.3.2 β 多样性指数:群落相似系数

Sorensen 指数: $C_s = 2j/(a + b)$

式中, j 为 2 个对比群落中的共有种数; a 和 b 分别为 2 个群落中各自包含的物种数。

2.4 生物量的计算

物种生物量采用本课题组前期研究所得的广西喀斯特森林乔木生物量回归拟合方程进行估算^[25]。

2.5 数据处理

数据统计分析通过 SPSS 19.0 的 Duncan's 进行多重比较, R 3.3.1 软件完成;制图通过 Origin 2018 软件完成。

3 结果与分析

3.1 科、属、种变化

灌木林 2007 年共记录木本植物 53 种,隶属于 26 科 42 属,总个体数为 4280 株。2012 年较 2007 年减少 1 个种,总个体数减少 1639 株。2017 年较 2012 年减少了 7 属 5 种,其中减少 13 个种,新增 8 个种,总个体数减少了 917 株(表 1)。

次生林 2007 年共记录木本植物 62 种,隶属于 28 科 49 属,总个体数为 2611 株。2012 年较 2007 年减少了 1 属,其中减少 1 个种,新增 1 个种,种的数量不变,总个体数减少 463 株。2017 年较 2012 年增加了 4 科 7 属 6 种,其中减少 8 个种,新增加了 14 个种,总个体数减少了 107 株(表 1)。

原生林 2007 年共记录木本植物 107 种,隶属于 41 科 81 属,总个体数 3224 株。2012 年较 2007 年减少了 1 科 4 属 6 种,总个体数减少 693 株。2017 年较 2012 年增加了 1 科 3 属 3 种,其中新增 10 种,减少 7 种,总个

体数减少了 384 株(表 1)。

表 1 三种植被类型科属种及个体数的变化
Table 1 Changes of genus species and number of individuals in three vegetation types

植被类型 Vegetation types	年份 Year	科数 Number of families	属数 Number of genera	种数 Number of species	总个体数 Sum of individuals
灌木林 Shrub	2007	26	42	53	4280
	2012	26	42	52	2641
	2017	26	35	47	1724
次生林 Secondary forest	2007	28	49	62	2611
	2012	27	48	62	2148
	2017	31	55	68	2041
原生林 Primary forest	2007	41	81	107	3224
	2012	40	77	101	2531
	2017	41	80	104	2147

3.2 三种植被类型重要值的变化

灌木林 2007、2012、2017 年木本植物的重要值排名前五的物种均为黄荆、八角枫、小叶女贞 (*Ligustrum quihoui*)、野桐 (*Mallotus japonicus*)、小巴豆 (*Croton tiglium*)。黄荆和八角枫的重要值均大于 10,其中黄荆占绝对优势。2007、2012、2017 年重要值 ≥ 1 的木本植物分别有 22、20、22 种,占总重要值的 86.81%、85.38%、86.04%。2007—2017 年,小叶女贞重要值增加最多;黄荆减少最多(表 2)。

次生林 2007、2012、2017 年木本植物的重要值排名前五的物种均为菜豆树、灰毛浆果楝、香椿、刀果鞍叶羊蹄甲 (*Bauhinia brachycarpa*)。菜豆树、灰毛浆果楝、香椿的重要值 >10 ,占主要优势。2007、2012、2017 年重要值 ≥ 1 的木本植物分别有 23、23、24 种,占总重要值的 84.01%、85.15%、83.49%。2007—2017 年刀果鞍叶羊蹄甲重要值增加最多;菜豆树减少最多(表 2)。

从原生林优势种重要值看,群落各物种优势度不突出,为多优势种种群。铁榄 (*Sinosideroxylon pedunculatum*)保持优势地位。2007、2012、2017 年重要值 ≥ 1 的物种分别有 31、31、32 种,占总重要值的 74.1%、75.11%、75.69%。2007—2017 年枫香树重要值增加最多,小叶栎树减少最多(表 2)。

表 2 三种植被类型重要值变化
Table 2 Changes in important values of three vegetation types

植被类型 Vegetation types	物种名 Species	科名 Family	2007	2012	2007—2012	2017	2012—2017
			Important values	Important values	重要值变化 IV change	Important values	重要值变化 IV change
灌木林 Shrub	黄荆 <i>Vitex negundo</i>	马鞭草科 Verbenaceae	29.81	30.24	+0.43	27.61	-2.63
	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	八角枫科 Alangiaceae	12.62	11.49	-1.13	12.20	+0.71
	小叶女贞 <i>Ligustrum quihoui</i>	木犀科 Oleaceae	4.98	5.65	+0.67	7.51	+1.86
	野桐 <i>Mallotus japonicus</i>	大戟科 Euphorbiaceae	4.36	5.56	+1.2	4.24	-1.32
	小巴豆 <i>Croton tiglium</i>	大戟科 Euphorbiaceae	4.24	3.99	-0.25	4.16	+0.17
	石山榕 <i>Ficus altissima</i>	桑科 Moraceae	2.88	3.48	+0.6	2.62	-0.86
	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	漆树科 Anacardiaceae	2.77	2.95	+0.18	1.62	-1.33
	三对节 <i>Clerodendrum serratum</i>	马鞭草科 Verbenaceae	2.75	2.61	-0.14	1.92	-0.69
	火棘 <i>Pyracantha fortuneana</i>	蔷薇科 Rosaceae	2.02	1.74	-0.28		-
	红背山麻秆 <i>Alchornea trewioides</i>	大戟科 Euphorbiaceae	1.90	1.59	-0.31	1.31	-0.28
	豆梨 <i>Pyrus calleryana</i>	蔷薇科 Rosaceae	1.88	2.51	+0.63	2.33	-0.18
	灰毛浆果楝 <i>Cipadessa cinerascens</i>	楝科 Meliaceae	1.85	2.54	+0.69	2.05	-0.49
	杜茎山 <i>Maesa japonica</i>	紫金牛科 Myrsinaceae	1.77	1.18	-0.59	1.04	-0.14
	菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	紫葳科 Bignoniaceae	1.76	1.53	-0.23	3.66	+2.13

续表

植被类型 Vegetation types	物种名 Species	科名 Family	2007	2012	2007—2012	2017	2012—2017
			Important values	Important values	重要值变化 IV change	Important values	重要值变化 IV change
次生林 Secondary forest	长叶柞木 <i>Xylosma longifolia</i>	大风子科 Flacourtiaceae	1.71	1.52	-0.19	1.22	-0.3
	小芸木 <i>Micromelum integerrimum</i>	芸香科 Rutaceae	1.62	1.47	-0.15	2.10	+0.63
	团花鸭脚木 <i>Schefflera glomerulata</i>	五加科 Araliaceae	1.60	1.86	+0.26	1.44	-0.42
	苞叶木 <i>Chaydaia rubrinervis</i>	鼠李科 Rhamnaceae	1.45	1.25	-0.2		-
	白毛长叶紫珠 <i>Callicarpa longifolia</i>	马鞭草科 Verbenaceae	1.39	1.13	-0.26	1.10	-0.03
	粉苹婆 <i>Sterculia euosma</i>	梧桐科 Sterculiaceae	1.32	1.09	-0.23	2.18	+1.09
	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>	鼠李科 Rhamnaceae	1.10		-		
	马桑 <i>Coriaria nepalensis</i>	马桑科 Coriariaceae	1.03		-		
	紫麻 <i>Oreocnide frutescens</i>	荨麻科 Urticaceae				1.71	+
	斜叶榕 <i>Ficus tinctoria</i>	桑科 Moraceae				1.42	+
	小果野桐 <i>Mallotus microcarpus</i>	大戟科 Euphorbiaceae				1.40	+
	毛桐 <i>Mallotus barbatus</i>	大戟科 Euphorbiaceae				1.20	+
	小计 Subtotal		86.81	85.38		86.04	
	菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	紫葳科 Bignoniaceae	15.63	13.72	-1.91	10.71	-3.01
	灰毛浆果楝 <i>Cipadessa cinerascens</i>	楝科 Meliaceae	11.46	12.40	+0.94	11.40	-1
	香椿 <i>Toona sinensis</i>	楝科 Meliaceae	10.74	10.48	-0.26	10.57	+0.09
	刀果鞍叶羊蹄甲 <i>Bauhinia brachycarpa</i>	豆科 Leguminosae	8.10	11.32	+3.22	12.75	+1.43
	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	漆树科 Anacardiaceae	3.56	3.13	-0.43	2.73	-0.4
	板栗 <i>Castanea mollissima</i>	壳斗科 Fagaceae	3.32	4.16	+0.84	3.24	-0.92
	长管越南茜 <i>Rubrovietnamia aristata</i>	茜草科 Rubiaceae	2.60	2.59	-0.01	2.99	+0.4
	斜叶榕 <i>Ficus tinctoria</i>	桑科 Moraceae	2.51	2.71	+0.2	2.59	-0.12
	任豆 <i>Zenia insignis</i>	豆科 Leguminosae	2.43	2.81	+0.38	3.55	+0.74
	杜茎山 <i>Maesa japonica</i>	紫金牛科 Myrsinaceae	2.31	1.89	-0.42	1.28	-0.61
	柞木 <i>Xylosma racemosum</i>	大风子科 Flacourtiaceae	2.30	2.50	+0.2	2.64	+0.14
	紫珠 <i>Callicarpa bodinieri</i>	马鞭草科 Verbenaceae	2.08	1.86	-0.22		-
	构树 <i>Broussonetia papyifera</i>	桑科 Moraceae	2.03	1.17	-0.86		-
	楤木 <i>Aralia chinensis</i>	五加科 Araliaceae	1.87	1.66	-0.21	2.14	+0.48
	麻楝 <i>Chukrasia tabularis</i>	楝科 Meliaceae	1.75	1.70	-0.05	2.21	+0.51
	岩樟 <i>Cinnamomum saxatile</i>	樟科 Lauraceae	1.70	1.65	-0.05	2.01	+0.36
	假苹婆 <i>Sterculia lanceolata</i>	梧桐科 Sterculiaceae	1.64	1.64		1.59	-0.05
	广西密花树 <i>Rapanea kwangsiensis</i>	紫金牛科 Myrsinaceae	1.59	1.60	+0.01	1.43	-0.17
	朴树 <i>Celtis sinensis</i>	榆科 Ulmaceae	1.37	1.47	+0.1	1.56	+0.09
	虾公木 <i>Bridelia fordii</i>	大戟科 Euphorbiaceae	1.34	1.16	-0.18		-
	黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	豆科 Leguminosae	1.26	1.11	-0.15		-
	鸭脚木 <i>Schefflera octophylla</i>	五加科 Araliaceae	1.22	1.34	+0.12	1.09	-0.25
	粉苹婆 <i>Sterculia euosma</i>	梧桐科 Sterculiaceae	1.20	1.08	-0.12	1.13	+0.05
	楝木 <i>Swida macrophylla</i>	山茱萸科 Cornaceae				1.52	+
	广西紫麻 <i>Oreocnide kwangsiensis</i>	荨麻科 Urticaceae				1.20	+
	翻白叶树 <i>Pterospermum heterophyllum</i>	梧桐科 Sterculiaceae				1.07	+
	枇杷 <i>Eriobotrya japonica</i>	蔷薇科 Rosaceae				1.05	+
	歪叶榕 <i>Ficus cyrtophylla</i>	桑科 Moraceae				1.04	+
	小计 Subtotal		84.01	85.15		83.49	
原生林 Primary forest	铁榄 <i>Sinosideroxylon pedunculatum</i>	山榄科 Sapotaceae	6.8	7.28	+0.48	5.74	-1.54
Primary forest	小叶女贞 <i>Ligustrum quihoui</i>	木犀科 Oleaceae	5.32	4.98	-0.34	3.62	-1.36
	掌叶木 <i>Handeliodendron bodinieri</i>	无患子科 Sapindaceae	4.56	4.18	-0.38	4.74	+0.56

		续表					
植被类型 Vegetation types	物种名 Species	科名 Family	2007	2012	2007—2012	2017	2012—2017
			Important values	Important values	重要值变化 IV change	Important values	重要值变化 IV change
	菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	紫葳科 Bignoniaceae	4.04	4.44	+0.40	3.78	-0.66
	粗糠柴 <i>Mallotus philippensis</i>	大戟科 Euphorbiaceae	3.97	3.95	-0.02	4.78	+0.83
	小叶栲树 <i>Boniodendron minus</i>	无患子科 Sapindaceae	3.89	4.02	+0.13	1.98	-2.04
	杜茎山 <i>Maesa japonica</i>	紫金牛科 Myrsinaceae	3.67	2.83	-0.84	4.12	+1.29
	杉树 <i>Taxodiaceae Warming</i>	杉科 Taxodiaceae	3.15	3.7	+0.55	3.31	-0.39
	白毛长叶紫珠 <i>Callicarpa longifolia</i>	马鞭草科 Verbenaceae	2.41	2.21	-0.2	3.32	+1.11
	枫香树 <i>Liquidambar formosana</i>	金缕梅科 Hamamelidaceae	2.25	2.63	+0.38	3.19	+0.56
	密花树 <i>Rapanea neriifolia</i>	紫金牛科 Myrsinaceae	2.24	2.33	+0.10	1.96	-0.37
	广西密花树 <i>Rapanea kwangsiensis</i>	紫金牛科 Myrsinaceae	2.15	2.11	-0.04	2.93	+0.82
	南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	漆树科 Anacardiaceae	2.13	2.39	+0.26	2.50	+0.11
	罗伞 <i>Brassaiopsis glomerulata</i>	五加科 Araliaceae	2.08	2.06	-0.02	2.46	+0.40
	红背山麻秆 <i>Alchornea trewioides</i>	大戟科 Euphorbiaceae	2.05	1.5	-0.55	1.5	
	千里香 <i>Murraya paniculata</i>	芸香科 Rutaceae	1.82	1.55	-0.27	1.96	+0.41
	圆叶乌桕 <i>Sapium rotundifolium</i>	大戟科 Euphorbiaceae	1.78	2	+0.22	1.82	-0.18
	朴树 <i>Celtis sinensis</i>	榆科 Ulmaceae	1.75	1.92	+0.17	2.16	+0.24
	野桐 <i>Mallotus japonicus</i>	大戟科 Euphorbiaceae	1.73	1.68	-0.05	1.63	-0.05
	小叶山柿 <i>Diospyros dumetorum</i>	柿科 Ebenaceae	1.65	1.44	-0.21	1.91	+0.47
	青檀 <i>Pteroceltis tatarinowii</i>	榆科 Ulmaceae	1.64	1.64		1.47	-0.17
	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	八角枫科 Alangiaceae	1.62	1.8	+0.18	1.59	-0.21
	粉萼婆 <i>Sterculia euosma</i>	梧桐科 Sterculiaceae	1.53	1.54	+0.01		-1.54
	岩樟 <i>Cinnamomum saxatile</i>	樟科 Lauraceae	1.47	1.31	-0.17	1.46	+0.15
	榔榆 <i>Ulmus parvifolia</i>	榆科 Ulmaceae	1.47	1.51	+0.04	1.48	-0.03
	鸭脚木 <i>Schefflera octophylla</i>	五加科 Araliaceae	1.3	1.23	-0.07	1.46	+0.23
	小巴豆 <i>Croton tiglium</i>	大戟科 Euphorbiaceae	1.18	1.21	+0.03		-
	小花山小橘 <i>Glycosmis parviflora</i>	芸香科 Rutaceae	1.15	1.31	+0.16	1.81	+0.50
	虾公木 <i>Bridelia fordii</i>	大戟科 Euphorbiaceae	1.12		-1.12	1.1	+1.10
	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	漆树科 Anacardiaceae	1.10	1.07	-0.03	1.23	+0.16
	青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	壳斗科 Fagaceae	1.08	1.15	+0.07	1.41	0.26
	密榴木 <i>Miliusa chunii</i>	番荔枝科 Annonaceae		1.08	+		-
	卵果海桐 <i>Pittosporum ovoideum</i>	海桐花 Pittosporaceae		1.06	+		-
	麻风桐 <i>Jatropha curcas</i>	大戟科 Euphorbiaceae				1.16	+
	苦树 <i>Picrasma quassioides</i>	苦木科 Simaroubaceae				1.09	+
	天峨槭 <i>Acer wangchii</i>	槭树科 Aceraceae				1.02	+
	小计 Subtotal		74.1	75.11		75.69	+

+表示重要值增加,-表示重要值降低

3.3 三种植被类型群落结构变化

由图 1 可知,3 种植被类型的胸径和树高均随恢复时间的增加而增加。胸径各年份差异显著,灌木林 2007、2012、2017 年平均胸径分别为 3.08、3.76、3.98 cm;次生林分别为 3.22、4.20、6.21 cm;原生林分别为 4.71、5.87、6.60 cm。2017 年胸径、树高显著高于 2007 年,与 2012 年差异不显著。灌木林 2007、2012、2017 年平均树高分别为 2.52、3.49、3.69 m;次生林分别为 2.81、4.08、4.98 m;原生林分别为 4.71、6.05、6.41 m。

3.4 三种植被类型径级结构的变化

由图 2 可知,灌木林、次生林、原生林群落总体小径级个体很多,大径级个体较少,形成倒“J”形的样地径级结构。随胸径增大死亡个体数呈减少的趋势,个体主要集中于 DBH<5 cm 和 5—15 cm 径级,其他径级分布较少。灌木林 DBH<5 cm 的个体在 2007、2012、2017 年分别占总多度的 93.57%、83.57%、78.94%,十年间逐渐

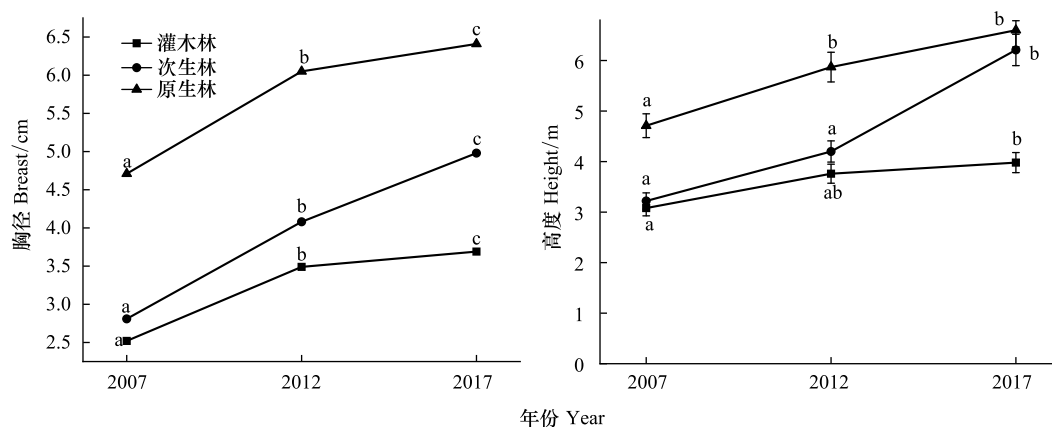


图1 三种植被类型群落结构变化

Fig.1 Changes in the community structure of the three planting types

减少。DBH 在 5—15 cm 的植株分别占总多度的 63.6%、15.9%、20.82%，十年间先减少后增加。DBH 在 15—25 cm 的植株分别占总多度的 0.07%、0.22%、0.29%，十年间逐渐增加。

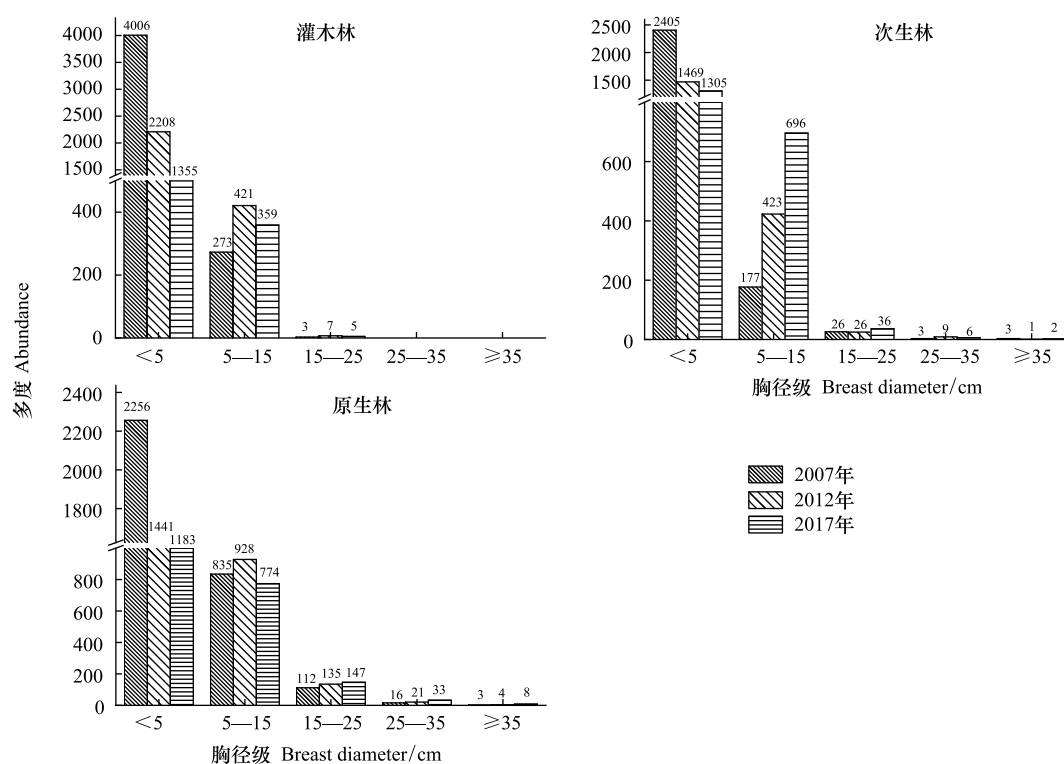


图2 三种植被类型径级结构变化

Fig.2 Structural changes of diameter classes in three different vegetation types

次生林中 DBH<5 cm 的植株在 2007、2012、2017 年分别占总多度的 92.15%、78.86%、63.94%，十年间逐渐减少。DBH 在 5—15 cm 的径级，分别占总多度的 6.74%、28.96%、34.1%，十年间逐渐增加。DBH 在 15—25 cm 的径级，分别占 0.96%、0.88%、1.71%，十年间先减少后增加。DBH 在 25—35 cm 的植株分别占总多度的 0.11%、0.42%、0.29%，十年间先增加后减少。DBH≥35 cm 的植株分别占总多度的 0.04%、0.05%、0.1%，十年间逐渐增加。

原生林中 DBH<5 cm 的植株在 2007、2012、2017 年分别占总多度的 69.98%、56.93%、55.1%,十年间逐渐减少。DBH 在 5—15 cm 的植株分别占总多度的 25.9%、36.67%、36.05%,十年间先增加后减少。DBH 在 15—25 cm 的植株分别占总多度的 3.47%、5.33%、6.85%,十年间逐渐增加。DBH 在 25—35 cm 的植株分别占总多度的 0.5%、0.83%、1.54%,十年间逐渐增加。DBH≥35 cm 的植株分别占总多度的 0.09%、0.16%、0.37%,十年间逐渐增加。

3.5 三种植被类型优势种生物量变化

由表 3 可知,2007—2012 年灌木林中除八角枫生物量降低外,其他物种均增加;2012—2017 年小叶女贞、小巴豆生物量增加,其他物种均降低。10 年间除八角枫生物量降低外,其他物种均增加。2007—2012 年次生林中优势种生物量均增加;2012—2017 年菜豆树生物量降低,其他物种均增加。10 年间优势种生物量均增加。2007—2012 年原生林中小叶女贞、掌叶木生物量减少,其他物种均增加;2012—2017 年除菜豆树生物量增加外,其他物种均减少。10 年间菜豆树生物量增加,其他物种生物量均减少。

表 3 三种植被类型优势种生物量变化
Table 3 Biomass changes of dominant species in three vegetation types

植被类型 Vegetation types	优势种 Dominant species	生物量 Biomass/kg					
		2007	2012	差值 Difference	2012	2017	差值 Difference
灌木林 Shrub	黄荆 <i>Vitex negundo</i>	2811.6	3712.3	900.7	3712.3	2977.8	-734.5
	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	2845.8	2794.1	-51.7	2794.1	1659.8	-1134.3
	小叶女贞 <i>Ligustrum quihoui</i>	523.7	805.2	281.5	805.2	1179.2	374
	野桐 <i>Mallotus japonicus</i>	909.8	1590.2	680.4	1590.2	1049.9	-540.3
	小巴豆 <i>Croton tiglium</i>	716.1	840.7	124.6	840.7	1107.6	266.9
次生林 Secondary forest	菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	4992.7	6070.4	1077.7	6070.4	6025.8	-44.6
	灰毛浆果楝 <i>Cipadessa cinerascens</i>	869.4	1733.4	864	1733.4	2927.0	1193.6
	香椿 <i>Toona sinensis</i>	3974.1	5063.8	1089.7	5063.8	7306.8	2243
	刀果鞍叶羊蹄甲 <i>Bauhinia brachycarpa</i>	698.3	2276.5	1578.2	2276.5	4222.8	1946.3
	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	396.0	462.7	66.7	462.7	476.7	14
原生林 Primary forest	铁榄 <i>Sinosideroxylon pedunculatum</i>	5647.0	6196.1	549.1	6196.1	4648.7	-1547.4
	小叶女贞 <i>Ligustrum quihoui</i>	2588.0	2572.2	-15.8	2572.2	1583.3	-988.9
	掌叶木 <i>Handeliodendron bodinieri</i>	6589.4	6353.3	-236.1	6353.3	5847.5	-505.8
	菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	4441.0	5325.7	884.7	5325.7	7050.3	1724.6
	粗糠柴 <i>Mallotus philippensis</i>	2523.4	2868.8	345.4	2868.8	2087.0	-781.8

-表示生物量降低

3.6 三种植被类型物种多样性变化

(1) α 多样性

由表 4 可知,随着恢复时间的增加,灌木林的 Shannon-wiener、Simpson 指数逐渐减少,Pielou 指数出现先增加后减少的趋势,各年份差异不显著。次生林 Shannon-wiener 指数出现先减少后增加的趋势,Simpson 指数逐渐减少,Pielou 指数出现先增加后减少的趋势,各年份差异不显著。原生林 Shannon-wiener 指数出现先减少后增加的趋势,Simpson、Pielou 指数逐渐增加,各年份差异不显著。

(2) β 多样性

由表 5 可知,灌木林 2007—2012 年相似性系数为 0.96,2012—2017 年为 0.83。次生林 2007—2012 年相似性系数为 0.98,2012—2017 年为 0.82。原生林 2007—2012 年相似性系数为 0.96,2012—2017 年为 0.89。β 多样性随着时间推移逐渐减少。

表 4 三种植被类型不同年份物种多样性变化

Table 4 Changes in species diversity in three different vegetation types in different years

植被类型 Vegetation types	年份 Years	Shannon-wiener 指数	Simpson 指数	Pielou 指数
灌木林 Shrub	2007	1.88±0.080a	0.73±0.030a	0.69±0.020a
	2012	1.76±0.040a	0.70±0.020a	0.70±0.001a
	2017	1.53±0.050a	0.63±0.002a	0.63±0.004a
次生林 Secondary forest	2007	1.98±0.130a	0.76±0.030a	0.77±0.070a
	2012	1.90±0.180a	0.74±0.050a	0.78±0.060a
	2017	2.04±0.130a	0.73±0.050a	0.72±0.040a
原生林 Primary forest	2007	2.60±0.170a	0.88±0.060a	0.80±0.060a
	2012	2.59±0.180a	0.89±0.060a	0.83±0.060a
	2017	2.70±0.190a	0.90±0.070a	0.85±0.060a

不同小写字母表示处理间差异有统计学意义 ($P \leq 0.05$)

表 5 三种植被类型不同年份物种相似性系数

Table 5 Species similarity coefficient of three vegetation types in different years

年份 Year	灌木林 Shrub			次生林 Secondary forest			原生林 Primary forest		
	2007	2012	2017	2007	2012	2017	2007	2012	2017
2007	1			1			1		
2012	0.96	1		0.98	1		0.96	1	
2017	0.81	0.83	1	0.82	0.82	1	0.90	0.89	1

4 结论与讨论

喀斯特生境干旱,种群竞争激烈,群落的优势种主要集中于少数甚至个别的先锋物种,这是以多样性严重减少为代价的,它是生态条件恶劣的反映^[26]。前人研究表明人为干扰导致群落结构简单,优势种的重要值高^[27]。灌木林和次生林均受到一定的人为干扰,灌木林中黄荆、八角枫;次生林中菜豆树、灰毛浆果楝、香椿等物种重要值大于 10,为单优势种种群。原生林群落的优势种不明显,为多优势种种群,其物种组成丰富、结构较稳定^[28]。三种植被类型新增和减少的物种均为偶见种或稀有种^[29],引起群落中物种数量的波动^[30]。

前人研究表明喀斯特环境土层浅薄和地下水的渗漏限制了植物的生长^[31]。胸径和树高随着时间的推移而增加,胸径各年份差异显著;平均树高在 5 年间的差异不显著,10 年间达到了显著差异。可能是喀斯特地区环境恶劣,对生长存在明显的胁迫作用导致植物的生长增加趋势不明显。3 种植被类型群落总体呈倒“J”形的样地径级结构,表明这些物种具有丰富的幼树储备,从而能够维持其良性的自我更新,总体上群落更新状态良好^[32]。3 种植被类型均在 DBH<5cm 中个体减少最多,表明死亡个体大部分集中在小径级阶段。由于喀斯特生境恶劣,生长比较缓慢,受到生境选择和密度制约导致其死亡率较高。随着恢复时间增加,小径级个体所占比例减少,大径级所占比例逐渐增加,群落稳定向前发展。由竞争驱动导致小径级的个体死亡率高,这是可能控制森林更新的机制之一^[33-34]。

次生林和原生林 Shannon-wiener 指数总体呈增加趋势,与前人研究结果一致^[12]。灌木林的多样性指数随恢复时间增加而降低,可能是灌木林前期人为干扰大,退化严重,恢复多年仍处于草、灌丛阶段,阳性树种占主导地位,多样性较高。随着时间的推移,群落郁闭度增加,竞争激烈,阳性树种逐渐被其他物种所代替,导致多样性减少。阳性树种在恢复前期优势度较大,耐荫树种随着时间推移优势度逐渐增加。不同植物物种在资源利用上的生态位分化不同,种间竞争排除作用降低,这有助于森林群落物种多样性的维持。灌木林、次生林的 Simpson 指数降低,说明了群落内物种的组成结构发生变化,群落一些物种的优势地位不再突出,逐渐减弱^[35]。灌木林新增物种小于死亡物种,多样性指数降低;次生林和原生林的新增物种大于死亡物种的数量,物种多样性增加;表明偶见种或稀有种进入和退出是引起群落物种多样性变化的主要原因,对其提供一定生

存空间,是物种多样性的维持机制之一。

β 多样性,即不同时间(时间周转率)、地点间(空间周转率)物种组成的变化^[36],可以有效度量群落演替过程中的物种组成变化。生态位理论认为环境异质性的增加导致了群落相似性的降低,中性理论则认为扩散限制产生了较高的 β 多样性^[37]。以生态位理论为基础的环境异质性可能是喀斯特群落演替的原因,喀斯特环境条件恶劣,高度的异质性可能导致不同恢复阶段的物种组成变化较大。特别是地形异质性导致的生境过滤导致群落间的 β 多样性随时间的推移而降低,与前人研究结果一致^[38]。

灌木林、次生林、原生林总个体数在 2007—2017 年分别减少了 2556、570、1077 株。可能是由于一些自然灾害如 2009 年的干旱、2015 年暴雨洪涝等导致植物大量死亡,有限时间内个体补员数量的不足,样地内木本植物个体数呈减少趋势。原生林生物量减少较多,可能是气候变化背景下,群落内大径级个体更容易受到胁迫^[39],降低群落个体数和生物量^[40]。而灌木林生物量变化可能是群落中存在阳性树种如灌木林中的黄荆、八角枫等在荫蔽条件下更新困难,群落内部还存在物种竞争,群落稳定性较差,导致个体数减少,这些物种是群落结构变化的主要贡献者,其个体不断死亡将给群落造成波动,导致群落结构及多样性变化。

研究结果显示树高、胸径随着时间的推移而增加,但是增加的趋势缓慢(图 1),可人为引入后期阶段的物种进行及时补播,缩短时间加速植被恢复进程。不同演替阶段的物种有所替代,在植被演替的不同阶段对植被进行恢复采取的措施有所不同。因此次生林和灌木林除了要适当修剪保持合理密度,同时应补充演替后期的繁殖体,特别注意引进一些顶极种或次顶极种,促进物种组成分布渐趋均匀,多样性趋向合理化。10 年对于植被恢复研究时间较短,全面揭示灌木林和次生林恢复到原生林的整个恢复过程中物种多样性和植被结构的变化规律有待深入研究。

参考文献 (References):

- [1] Balvanera P, Pfisterer A B, Buchmann N, He J S, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 2006, 9(10): 1146-1156.
- [2] Hooper D U, Chapin III F S, Ewel J J, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton J H, Lodge D M, Loreau M, Naeem S. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 2005, 75(1): 3-35.
- [3] Ghaley B B, Porter J R. Ecosystem function and service quantification and valuation in a conventional winter wheat production system with DAISY model in denmark. *Ecosystem Services*, 2014, 10: 79-83.
- [4] 孟莹莹,周莉,周旺明,于大炮,包也,王晓雨,郭焱,代力民. 长白山风倒区植被恢复 26 年后物种多样性变化特征. *生态学报*, 2015, 35(1): 142-149.
- [5] 漆良华,彭镇华,张旭东,周金星,蔡春菊,王昭艳. 退化土地植被恢复群落物种多样性与生物量分配格局. *生态学杂志*, 2007, 26(11): 1697-1702.
- [6] 王世雄. 黄土高原子午岭植物群落物种多样性的时空格局与过程[D]. 西安: 陕西师范大学, 2013.
- [7] Condit R, Sukumar R, Hubbell S P, Foster R B. Predicting population trends from size distributions: a direct test in a tropical tree community. *The American Naturalist*, 1998, 152(4): 495-509.
- [8] Hubbell S P, Foster R B. Short-Term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. *Oikos*, 1992, 63(1): 48-61.
- [9] 彭晚霞,王克林,宋同清,曾馥平,王久荣. 喀斯特脆弱生态系统复合退化控制与重建模式. *生态学报*, 2008, 28(2): 811-820.
- [10] 曾馥平,彭晚霞,宋同清,王克林,吴海勇,宋希娟,曾昭霞. 桂西北喀斯特人为干扰区植被自然恢复 22 年后群落特征. *生态学报*, 2007, 27(12): 5110-5119.
- [11] 宋同清,彭晚霞,曾馥平,王克林,欧阳资文. 桂西北喀斯特人为干扰区植被的演替规律与更新策略. *山地学报*, 2008, 26(5): 597-604.
- [12] 刘玉国,刘长成,魏雅芬,刘永刚,郭柯. 贵州省普定县不同植被演替阶段的物种组成与群落结构特征. *植物生态学报*, 2011, 35(10): 1009-1018.
- [12] 吴统贵,吴明基,萧江华. 杭州湾滩涂湿地植被群落演替与物种多样性动态. *生态学杂志*, 2008, 27(8): 1284-1289.
- [13] 盛茂银,熊康宁,崔高仰,刘洋. 贵州喀斯特石漠化地区植物多样性与土壤理化性质. *生态学报*, 2015, 35(2): 434-448.
- [14] 丁晖,杨云方,徐海根,方炎明,陈晓,杨青,伊贤贵,徐辉,温小荣,徐鲜均. 武夷山典型常绿阔叶林物种组成与群落结构. *生态学报*, 2015, 35(4): 1142-1154.

- [15] 叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 练琚愉, 王志高, 李林, 魏识广, 王章明. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林 20 公顷样地群落特征研究. 植物生态学报, 2008, 32(2): 274-286.
- [16] 祝燕, 赵谷风, 张俐文, 沈国春, 米湘成, 任海保, 于明坚, 陈建华, 陈声文, 方腾, 马克平. 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地——群落组成与结构. 植物生态学报, 2008, 32(2): 262-273.
- [17] 胡跃华, 曹敏, 林露湘. 西双版纳热带季节雨林的树种组成和群落结构动态. 生态学报, 2008, 30(4): 949-957.
- [18] 温培才, 盛茂银, 王霖娇, 汪攀. 西南喀斯特高原盆地石漠化环境植物群落结构与物种多样性时空动态. 广西植物, 2018, 38(1): 11-23.
- [19] 李瑞, 王霖娇, 盛茂银, 郭杰. 喀斯特石漠化演替中植物多样性及其与土壤理化性质的关系. 水土保持研究, 2016, 23(5): 111-119.
- [20] 檀迪, 熊康宁. 喀斯特地区植物演替过程的多样性. 浙江农业科学, 2016, 57(5): 788-793.
- [21] 陈坤浩, 谢永贵, 沈有信, 余刚国. 黔西北喀斯特区植被自然恢复演替过程中物种多样性研究. 安徽农业科学, 2009, 37(23): 11076-11078, 11083-11083.
- [22] 彭晚霞. 喀斯特峰丛洼地森林植被分布格局及其维持机制研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2009.
- [23] 李博. 生态学. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [24] 李艳朋, 许涵, 李意德, 骆士寿, 陈德洋, 周璋, 林明献, 杨怀. 海南尖峰岭热带山地雨林物种多样性空间分布格局的尺度效应. 植物生态学报, 2016, 40(9): 861-870.
- [25] 汪珍川, 杜虎, 宋同清, 彭晚霞, 曾馥平, 曾昭霞, 张浩. 广西主要树种(组)异速生长模型及森林生物量特征. 生态学报, 2015, 35(13): 4462-4472.
- [26] 宋同清, 彭晚霞, 曾馥平, 王克林, 曹洪麟, 李先琨, 覃文更, 谭卫宁, 刘璐. 喀斯特峰丛洼地不同类型森林群落的组成与生物多样性特征. 生物多样性, 2010, 18(4): 355-364.
- [27] 温远光, 雷丽群, 朱宏光, 刘虹, 覃林, 马祖陆, 王克林, 庄嘉, 蓝嘉川, 龙涛, 陆晓明, 邓艳, 谢益君, 王家妍. 广西马山岩溶植被年龄序列的群落特征. 生态学报, 2013, 33(18): 5723-5730.
- [28] 申文辉, 何琴飞, 彭玉华, 黄小荣, 庞世龙, 李跃林. 桂西不同灌丛植物群落物种组成及其多样性. 广西植物, 2016, 36(10): 1165-1171.
- [29] 游诗雪, 张超, 库伟鹏, 朱弘, 赵明水, 余树全. 1996-2012 天目山常绿阔叶混交林乔木层群落动态. 林业科学, 2016, 52(10): 1-9.
- [30] Ayyappan N, Parthasarathy N. Short-term changes in tree populations in a tropical evergreen forest at Varagalaia, Western Ghats, India. Biodiversity & Conservation, 2004, 13(10): 1843-1851.
- [31] 于维莲, 董丹, 倪健. 中国西南山地喀斯特与非喀斯特森林的生物量与生产力比较. 亚热带资源与环境学报, 2010, 5(2): 25-30.
- [32] 兰斯安, 宋敏, 曾馥平, 杜虎, 彭晚霞, 覃文更, 何铁光. 喀斯特常绿阔叶混交林木本植物组成特征. 广西植物, 2016, 36(10): 1156-1164.
- [33] Coomes B A, Koçak H, Palmer K J. Transversal connecting orbits from shadowing. Numerische Mathematik, 2007, 106(3): 427-469.
- [34] 王利伟, 李步杭, 叶吉, 白雪娇, 原作强, 邢丁亮, 蔺菲, 师帅, 王绪高, 郝占庆. 长白山阔叶红松林树木短期死亡动态. 生物多样性, 2011, 19(2): 260-270.
- [35] 缪宁, 周珠丽, 史作民, 冯秋红. 岷江冷杉林皆伐后次生群落结构和物种多样性的演替动态. 生态学报, 2014, 34(13): 3661-3671.
- [36] Legendre P, Borcard D, Peres-Neto P R. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. Ecological Monographs, 2005, 75(4): 435-450.
- [37] 林国俊, 黄忠良, 竺琳, 欧阳学军. 鼎湖山森林群落 β 多样性. 生态学报, 2010, 30(18): 4875-4880.
- [38] 王薇, 饶米德, 陈声文, 朱大海, 米湘成, 张金屯. 负密度制约和生境过滤对古田山幼苗系统发育多样性时间变化的影响. 科学通报, 2014, 59(19): 1844-1850.
- [39] Bennett A C, McDowell N G, Allen C D, Anderson-Teixeira K J. Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. Nature Plants, 2015, 1(10): 15139.
- [40] Allen C D, Breshears D D, McDowell N G. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. Ecosphere, 2015, 6(8): 1-55.