

DOI: 10.5846/stxb201808251813

张芳, 杜虎, 曾馥平, 彭晚霞, 宋同清. 喀斯特峰丛洼地原生林群落更新动态. 生态学报, 2019, 39(22): - .

Zhang F, Du H, Zeng F P, Peng W X, Song T Q. Regeneration dynamics of primary forest in the karst peak-cluster depression. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(22): - .

喀斯特峰丛洼地原生林群落更新动态

张 芳^{1,2,3}, 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

3 中国科学院大学, 北京 100049

摘要:基于木论国家级自然保护区内一个 2 hm²动态监测样地 2007、2012 和 2017 年 3 次植被调查数据,从物种组成、群落结构、重要值、多样性、死亡率、补员率等方面分析喀斯特峰丛洼地原生林群落动态特征。结果表明:2017 年样地内木本植物包含 46 科 95 属 123 种,较 2007 增加 2 科,减少 5 属 7 种;较 2012 年增加 2 科,减少 4 属 4 种。10 年来,该样地优势种变化不明显,重要值 ≥ 1 的物种数在 2017 年减少了 3 种;但排名前 5 位的物种保持不变,只有个别物种的重要值排序发生了较大的变化。平均胸径、树高、生物量随时间推移而增加;第一个 5 年,平均胸径和树高差异不显著,但 10 年间差异显著。随着时间推移,Shannon-wiener 指数逐渐减少,Simpson 指数和 Pielou 指数逐渐增加。该森林群落总径级结构呈倒“J”形,总体上群落更新状态良好。10 年间 DBH ≥ 1.0 cm 个体的年死亡率为 8.23%,年补员率为 5.73%。群落中野桐(*Mallotus japonicas*)和枫香树(*Liquidambar formosana*)呈增长趋势,优势地位逐渐上升。20 个物种中有约 35%的物种更新不足,表现出衰退的迹象,导致群落的物种成分和结构出现较大的变化。群落内主要树种的更新和植被结构变化的分析对于预测森林未来的变化趋势具有重要意义。

关键词:物种组成;径级结构;植被恢复;喀斯特峰丛洼地

Regeneration dynamics of primary forest in the karst peak-cluster depression

ZHANG Fang^{1,2,3}, 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

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: The dynamic characteristics of species composition, community structure, important value (IV), diversity, mortalities, and recruitments in the primary forest communities were analyzed based on the vegetation survey of a 2 hm² dynamic monitoring plot in the Mulun National Nature Reserve in karst peak-cluster depression in 2007, 2012, and 2017. The results showed that there were 123 species of woody plants belonging to 95 genera and 46 families in 2017, which increased by 2 families and reduced by 5 genera and 7 species compared with those of 2007, and increased by 2 families and reduced by 4 genera and 4 species compared with those of 2012. The dominant species in the plot were not obviously changed in past 10 years. The number of species with IV ≥ 1 decreased by 3 in 2017 in comparison with those of 2007. However, the top five species remained the same but with different IV orders of the individual species. In general, the average diameter at breast height (DBH), tree height, and biomass of the communities increased over time. Specifically, there were no significant differences in mean diameter and tree height between 2007 and 2012, while there were significant

基金项目:国家重点研发计划项目(2016YFC0502405);广西重点研发计划项目(桂科 AB16380255);国家自然科学基金项目(31770495)

收稿日期:2018-08-25; **网络出版日期:**2019-00-00

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

differences between 2007 and 2017. The Shannon-wiener index of the forest community gradually decreased while the Simpson index and Pielou index gradually increased. On the whole, the DBH size-class structure of all species in the forest community exhibited a reverse J-shaped pattern, which indicated that the forest community was in a good regeneration status. The average annual mortality of species with DBH ≥ 1.0 cm was 8.23% and the average annual recruitment rate of species with DBH ≥ 1.0 cm was 5.73% between 2007 and 2017. The number of *Mallotus japonicas* and *Liquidambar formosana* in the forest community showed an increasing trend and their dominant position was gradually increasing. In addition, there was about 35% of 20 species in the status of insufficient regeneration, which led to a recession with large variation in species composition and structure of the community. Understanding of regeneration mechanism of the dominant species and vegetation structure dynamics in a forest community could help predict the forest future trend.

Key Words: species composition; diameter structure; vegetation restoration; karst peak-cluster depression

峰丛洼地是典型的喀斯特地貌,集中分布在西南喀斯特地区南部斜坡地带,面积约 9.7 万 km^2 ^[1]。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^[2],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^[3]。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^[4]。

群落中主要种群的更新主导着森林演替的方向,分析群落组成和结构动态,了解种群更新特征,可以更好地把握群落动态规律。森林动态是森林生态学研究热点问题之一。由于森林动态周期较长,越来越多的学者开始强调自然森林群落长期重复研究的重要性^[5-6]。建立长期固定样地监测动态变化,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、预测乔木树种种群发展趋势^[7],可为森林保护、经营管理和研究提供理论依据。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^[8-9],可作为判断群落结构变化或生态系统稳定性的指标^[10-11]。森林内主要树种的更新动态,对于群落的结构和功能稳定或变化起着十分重要的作用^[12]。前人对喀斯特植物的研究主要集中在植被结构和物种多样性变化^[13-16],森林树种的空间分布^[17],木本植物萌生特征^[18]等方面研究;主要物种更新动态研究如古田山、百山祖、天目山^[19-22]等地区,且大多是建立在森林动态样地两次定位监测,对喀斯特地区物种更新动态研究较少,且缺乏长期连续观测数据,很难从整体上把握种群更新规律。因此,有必要依托森林动态样地进行连续监测,分析种群更新特征。本研究基于木论喀斯特峰丛洼地原生林动态监测样地于 2007、2012 和 2017 年 3 次植被调查,探讨该群落的物种组成及群落结构变化特征,主要树种的种群大小变化趋势,分析群落动态。由于主要树种更新在很大程度上主导着植被演替的方向,分析其更新特征对于预测森林未来的变化趋势具有重要意义,能够为喀斯特植被恢复过程中物种选择和人工促进措施的制定等提供科学依据。

1 研究区概况

木论自然保护区地理坐标为 107°54'01"—108°05'51" E, 25°07'01"—25°12'22" N, 位于广西环江毛南族自治县西北部,东西 19.80 km、南北长 10.75 km,林区总面积 89.69 km^2 ,属于中亚热带石灰岩区常绿落叶阔叶混交林生态系统,是世界上喀斯特地貌区幸存的连片面积最大、完好性保存最佳、原生性最强的喀斯特森林。森林覆盖率达 94.8%,其典型景观单元为峰丛洼地,属中亚热带季风气候,平均气温 19.3℃,无霜期 310 d;年均降水量 1529.2 mm。研究区域为一典型的峰丛洼地,面积 190.2 hm^2 ,其中洼地面积 11.8 hm^2 ,海拔最高处 637.8 m,最低处为 413.6 m。山坡裸岩率高达 90%,只有零星分布的土壤,平均坡度约为 35°,凹凸不平^[23-24]。

2 研究方法

2.1 植被调查

2007 年,在广西环江县西南部喀斯特集中连片区,从洼地向坡顶建立一块投影面积为 200 m×100 m 的动

态监测样地。用全站仪将整个样地划分为 20 m×20 m 的样方,四角用 PVC 管标记。将 20 m×20 m 样方再划分为 5 m×5 m 样方,按 CTFS(the Centre for Tropical Forest Science)标准(<http://www.ctfs.si.edu>)进行植被调查,按顺时针挂牌标记每个胸径(DBH)(Diameter at breast height)≥1cm 的个体,记录树种名称、胸径、树高、冠幅、坐标和生长状况等,挂牌标记^[23]。样地植物主要为亚热带常绿阔叶林。

2.2 重要值计算

物种重要值的计算式为:重要值 IV=(RF 相对频度+RD 相对显著度+RA 相对多度)/3^[26]。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

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; S 为样方内物种数; Simpson 优势度指数主要通过测定群落内物种的相遇几率来表征群落内物种的多样性以及优势度,当指数越大时群落物种多样性越高,指数越小说明群落物种多样性低而群落内优势种的优势度高。Pielou 均匀度指数是表征群落内不同物种多度分布的均匀度,指数越大说明群落的均匀度越高^[27]。

2.4 种群变化率的计算

依据三次调查数据,分析群落主要树种的补员和死亡动态及种群大小变化趋势。其中,补员是指在第二次调查中新出现的 DBH≥1 cm 的个体;死亡个体是指在复查时死亡或无法找到的植株。本文种群死亡率和补员率的研究对象为重要值排名前 20 的常见树种。通过计算各个物种在不同径级的死亡率(M)和补员率(R)参数,比较物种间的差异。

$$M = \frac{(\ln N_0 - \ln N_t)}{T}$$

$$R = \frac{(\ln N_t - \ln S_t)}{T}$$

式中, N_0 和 N_t 分别为某一种群在第一次和第二次调查时的个体数, S_t 是该种群在第二次调查时的存活个体数, T 为两次调查时间间隔^[19]。

2.5 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^[28]。

2.6 数据处理

统计分析与制图通过 SPSS 19.0、R 3.3.1 和 Origin 9.1 软件完成。

3 研究结果

3.1 原生林科属种及个体数的变化

与 2007 年相比,2012 年减少了 1 属 3 种,独立个体减少 1040 株,总个体数减少 1787 株。与 2012 年相比,2017 年增加了 2 个科,减少了 4 属 4 种,其中减少 12 个种,新增 8 个种,大多数为偶见种(个体数<20),独立个体数减少了 402 株,总个体数减少了 893 株。随着时间推移,科的数量先稳定后增加,种属的数量逐渐减少,总个体数逐渐减少。

表 1 木论喀斯特峰丛洼地原生林科属种及个体数的变化

Table 1 Changes of species and individual number of the family of primary forest in karst cluster-peak-depression region

年份 Years	科数 Number of families	属数 Number of genera	种数 Number of species	独立个体数 Number of independent individuals	总个体数 Total number of individuals
2007	44	100	130	5325	8073
2012	44	99	127	4285	6286
2017	46	95	123	3883	5393

3.2 原生林重要值及排序变化

样地各物种的重要值差别不大,群落的优势种不明显。10年中,较优势的树种包括铁榄(*Sinosideroxylon pedunculatum*)、小叶栲树(*Boniodendron minus*)、小叶女贞(*Ligustrum quihoui*)、掌叶木(*Handeliodendron bodinieri*)、菜豆树(*Radermachera sinica*),重要值及排序发生了较大的变化。2017年,小叶栲树重要值上升为第一位,取代铁榄成为主要优势种。从2007年到2012年16个物种重要值排序增加,9个物种重要值排序减少;其中,长管越南茜(*Rubovietnamia aristata*)的重要值降低;虾公木(*Bridelia fordii*)的重要值增加。从2012年到2017年,15个物种重要值排序增加,12个物种重要值排序减少。其中,欆木(*Loropetalum chinense*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、鹅掌柴(*Schefflera octophylla*)、卵果海桐(*Pittosporum ovoideum* Gowda)、虾公木重要值降低;密榴木(*Miliusa chunii*)、苦树(*Picrasma quassioides*)重要值增大。10年间,枫香树排序由17上升到6(表2)。

表 2 木论喀斯特峰丛洼地原生林树种重要值及排序变化

Table 2 Important values and sequence of primary forest species in karst cluster-peak-depression region

物种 Species	2007		2012		排序变化 Sort change	2017		排序变化 Sort change
	IV	排序 Sort	IV	排序 Sort		IV	排序 Sort	
铁榄 <i>Sinosideroxylon pedunculatum</i>	5.96	1	6.30	1		5.21	2	-1
小叶栲树 <i>Boniodendron minus</i>	4.75	2	4.92	2		6.27	1	+1
小叶女贞 <i>Ligustrum quihoui</i>	4.65	3	4.64	3		3.13	5	-2
掌叶木 <i>Handeliodendron bodinieri</i>	4.50	4	4.22	4		3.58	4	
菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	3.74	5	4.13	5		4.95	3	+2
粗糠柴 <i>Mallotus philippensis</i>	3.62	6	3.61	6		1.95	15	-9
杜茎山 <i>Maesa japonica</i>	3.03	7	2.50	9	-2	2.87	9	
广西密花树 <i>Rapanea kwangsiensis</i> Walker	2.82	8	2.87	7	+1	2.75	10	-3
白毛长叶紫珠 <i>Callicarpa longifolia</i>	2.51	9	2.29	10	-1	2.88	8	+2
杉树 <i>Taxodiaceae</i> Warming	2.41	10	2.80	8	+2	2.92	7	+1
千里香 <i>Murraya paniculata</i>	2.18	11	2.18	11		2.60	11	
罗伞 <i>Brassaiopsis glomerulata</i>	2.02	12	1.98	13	-1	2.18	13	
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	1.89	13	1.89	15	-2	2.02	14	+1
红背山麻杆 <i>Alchornea trewioides</i>	1.85	14	1.25	27	-13	1.10	29	-2
欆木 <i>Loropetalum chinense</i>	1.84	15	1.21	28	-13			
野桐 <i>Mallotus japonicus</i>	1.77	16	1.64	17	-1	2.19	12	+5
枫香树 <i>Liquidambar formosana</i>	1.72	17	2.16	12	+5	2.98	6	+6
八角枫 <i>Alangium chinense</i>	1.65	18	1.95	14	+4	1.85	16	-2
盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	1.59	19	1.61	19				
圆叶乌桕 <i>Sapium rotundifolium</i> Hemsl	1.57	20	1.64	16	+4	1.37	24	-8

续表

物种 Species	2007		2012			2017		
	IV	排序 Sort	IV	排序 Sort	排序变化 Sort change	IV	排序 Sort	排序变化 Sort change
岩樟 <i>Cinnamomum saxatile</i>	1.50	21	1.48	21		1.38	23	-2
小花山小橘 <i>Glycosmis parviflora</i>	1.44	22	1.62	18	+4	1.60	18	
榔榆 <i>Ulmus parvifolia Jacq</i>	1.44	23	1.41	22	+1	1.50	21	+1
粉苹婆 <i>Sterculia euosma</i>	1.43	24	1.52	20	+4	1.52	20	
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	1.34	25	1.35	23	+2	1.65	17	+6
青檀 <i>Pteroceltis tatarinowii Maxim</i>	1.33	26	1.27	25	+1	1.06	31	-6
鹅掌柴 <i>Schefflera octophylla</i>	1.30	27	1.33	24	+3			
小叶山柿 <i>Diospyros dumetorum</i>	1.26	28	1.20	29	-1	1.12	28	+1
密花树 <i>Rapanea neriiifolia</i>	1.20	29	1.27	26	+3	1.19	27	-1
南酸枣 <i>Choerospondias axillaria</i>	1.08	30	1.19	30		1.56	19	+11
长管越南茜 <i>Rubrovietnamia aristata</i>	1.06	31						
小巴豆 <i>Croton tiglium</i>	1.06	32	1.07	31	+1	1.49	22	+9
广西紫麻 <i>Oreocnide kwangsiensis</i>	1.04	33	1.06	32	+1	1.27	25	+7
卵果海桐 <i>Pittosporum ovoideum Gowda</i>	1.03	34	1.05	33	+1			
虾公木 <i>Bridelia fordii</i>			1.00	34	+			
密榴木 <i>Milusa chunii</i>						1.21	26	+
苦树 <i>Picrasma quassioides</i>						1.09	30	+
小计 Subtotal	73.56	34	73.62	34		70.44	31	

+表示重要值排序增加,-表示重要值排序降低,数字表示增加或降低的排位数

3.3 原生林生物量密度及植被结构的变化

2012 年生物量密度比 2007 年增加了 10.72%;2017 年较 2012 年增加了 21.82%。胸径、树高进行多重比较分析显示,原生林的平均胸径、树高均随时间推移而增加。2017 年胸径、树高显著高于 2007 年,与 2012 年差异不显著。2012 年胸径比 2007 年增加了 1.496 cm;2017 年比 2012 年增加了 0.591 cm。2012 年树高比 2007 年高 2.091 m;2017 年比 2012 年增加了 0.915 m(图 1)。

3.4 原生林径级结构变化

由图 2 可知,群落总体小径级个体很多,大径级个体较少,故形成倒“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。径级主要集中于 DBH<5 cm 和 5—15 cm,其他径级分布较少。2007、2012、2017 年中 DBH<5 cm 的植株分别占总多度的 72.48%、61.23%、57.95%,10 年间所占比例逐渐减少。DBH 在 5—15 cm 的植株在分别占总多度的 23.5%、32.8%、33.51%。DBH 在 15—25 cm 的植株分别占总多度的 2.69%、5.06%、6.73%。DBH 在 25—35 cm 的植株分别占总多度的 0.48%、0.81%、1.41%。DBH 在 5—15 cm、15—25 cm、25—35 cm 的个体所占比例 10 年间逐渐增加。DBH ≥ 35cm 的植株分别占总多度的 0.17%、0.17%、0.39%,所占比例先稳定后增加。

3.5 死亡个体胸径和树高的相关关系

从死亡树高与胸径散点图增加可知(图 3),死亡个体与胸径有一定的相关性。死亡个体主要为幼树。随着胸径的增加,死亡个体逐渐减少。

3.6 物种多样性变化

随着时间推移,Shannon 指数、Simpson 指数出现先降低后增加的趋势,均为 2017>2007>2012。Pielou 均匀度指数随着时间推移而增加,2012 年较 2007 年增加了 0.001,2017 年较 2012 年增加了 0.014(图 4)。

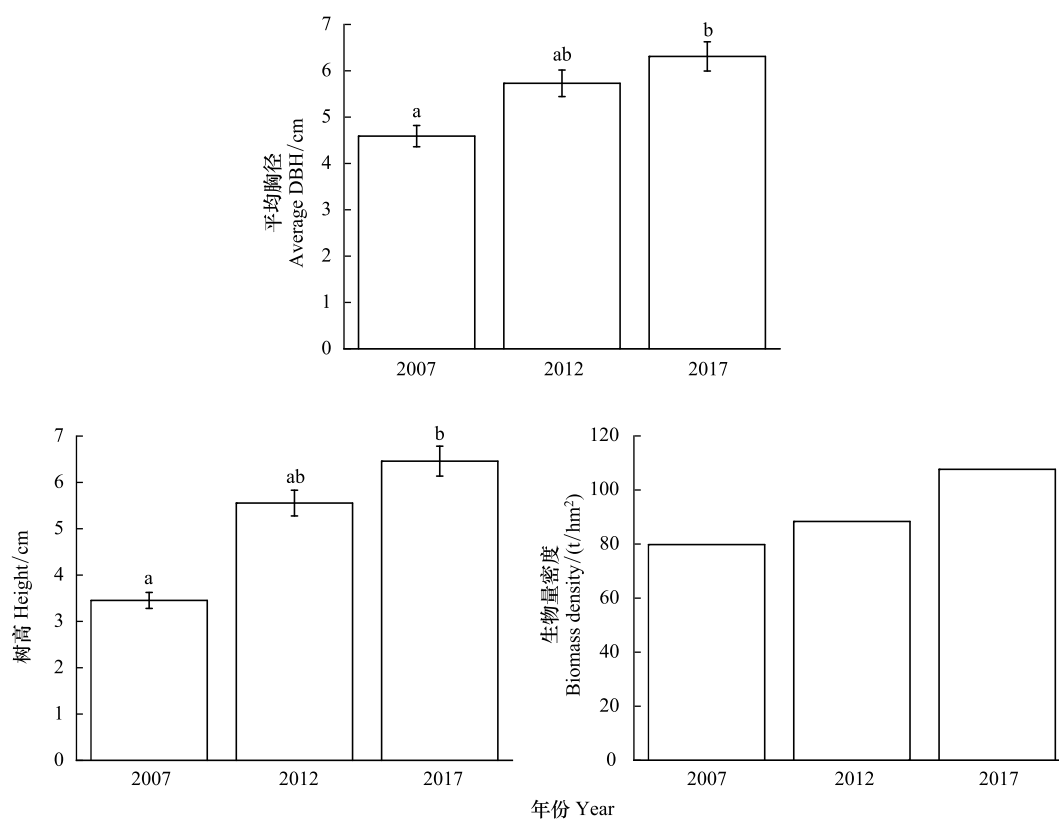


图1 木论喀斯特峰丛洼地原生林生物量密度及植被结构的变化

Fig.1 The changes of biomass density and vegetation structure in karst cluster-peak-depression region

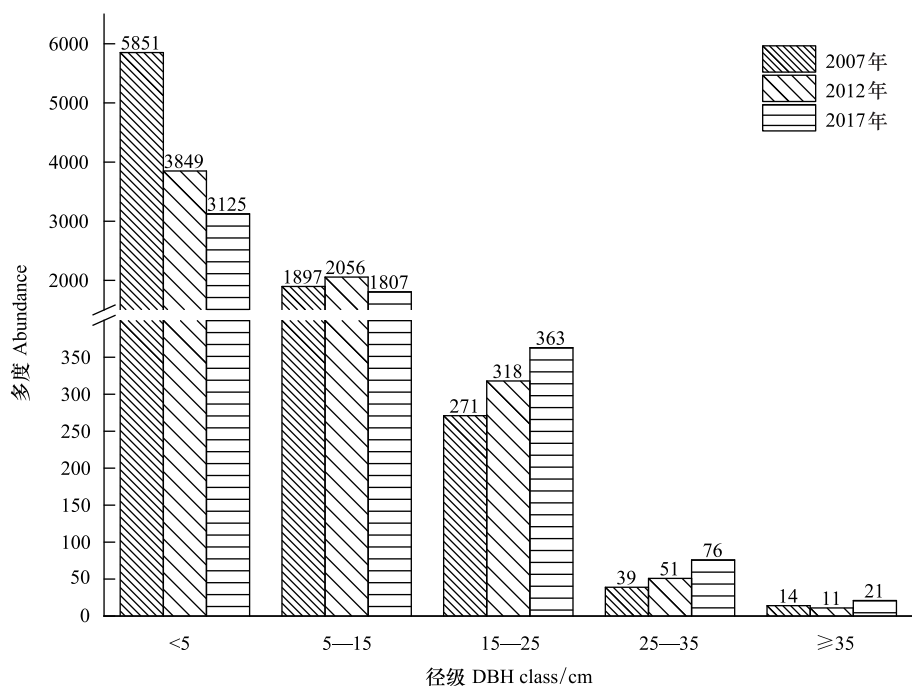


图2 木论喀斯特峰丛洼地原生林径级结构变化

Fig. 2 The change of forest diameter structure in karst cluster-peak-depression region

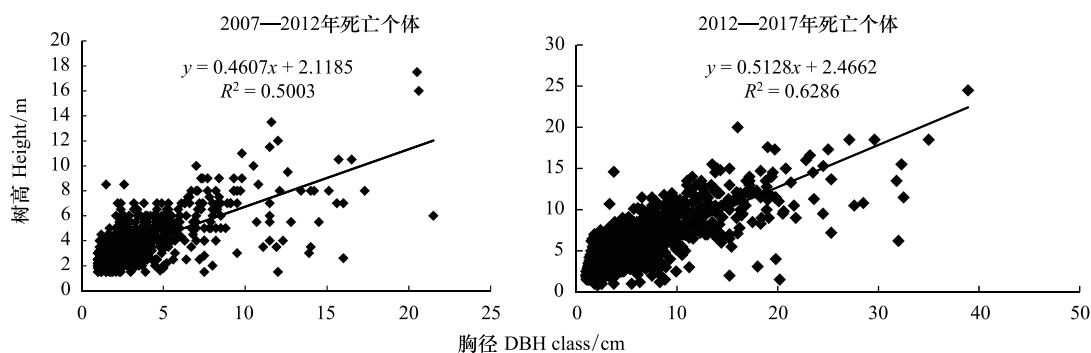


图3 木论喀斯特峰丛洼地死亡个体胸径和树高的相关关系

Fig. 3 Correlation between DBH and tree height of dead individuals in karst cluster-peak-depression region

3.7 原生林主要物种死亡率、补员率及种群变化率

2007—2017 年,种群变化率超过 5% 的物种包括粗糠柴、杜茎山、白毛长叶紫珠 (*Callicarpa longifolia*)、红背山麻杆、野桐、盐肤木;2012—2017 年,种群变化率超过 5% 的物种包括铁榄、小叶女贞、粗糠柴、红背山麻杆、欏木、盐肤木、圆叶乌桕 (*Sapium rotundifolium*), 小叶栎树、菜豆树、白毛长叶紫珠、野桐、枫香树补员率大于死亡率,呈增长趋势。2012—2017 年的种群变化率大于 5% 的物种比例高于 2007—2012 年,但 2012—2017 年有 25% 的种群呈增长趋势,群落稳定性大于 2007—2012 年。2007—2017 年的 10 年变化中野桐、枫香树种群变化率为 0.14%、1.46%,呈增长趋势,优势地位增加。小叶女贞、粗糠柴、杜茎山、红背山麻杆、欏木、盐肤木、圆叶乌桕种群变化率为 -5.34%、-13.64%、-6.91%、-12.77%、-7.34%、-13.38%、-5.4%,属于快速变动种群,死亡率高于补员率,种群数量减少。小叶栎树、菜豆树、八角枫种群变化率分别为 -1.16%、-1.7%、-1.43%,种群变化幅度小。10 年平均死亡率 8.23%、年平均补员率 5.73%,种群变化率为 -2.5% (表 3)。

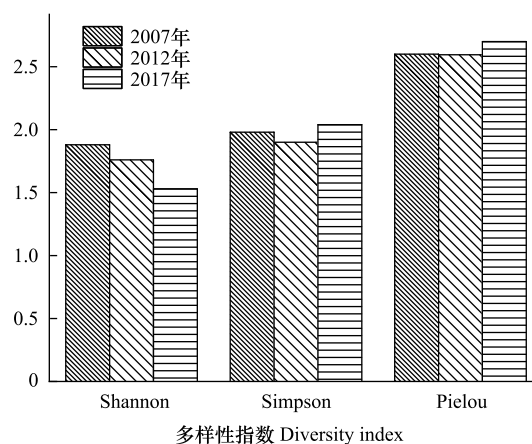


图4 木论喀斯特峰丛洼地物种多样性变化

Fig. 4 Species diversity changes in karst cluster-peak-depression region

表3 原生林主要物种死亡率、补员率、种群变化率

Table 3 Mortality, replenishment rate and population change rate of main tree species in primary forests

物种 Species	死亡率/% Mortality rate			补员率/% Recruitment rate			种群变化率/% Rate of population size change		
	2007	2012	2017	2007	2012	2017	2007—2012	2012—2017	2007—2017
铁榄 <i>Sinosideroxylon pedunculatum</i>	3.4	20.2	10.97	0.2	13.4	6	-3.2	-6.8	-4.97
小叶栎树 <i>Boniodendron minus</i>	4	5.2	3.61	1	6	2.45	-3	0.8	-1.16
小叶女贞 <i>Ligustrum quihoui</i>	5	14.4	9	0.2	3.4	3.57	-4.8	-11	-5.43
掌叶木 <i>Handeliidendron bodinieri</i>	3.4	8.2	4.22	0.2	5.8	1.41	-3.2	-2.4	-2.81
菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	4.6	8	5.65	0.8	8.4	3.95	-3.8	0.4	-1.7
粗糠柴 <i>Mallotus philippensis</i>	5.8	20	14.17	0.2	3.6	0.71	-5.6	-16.4	-13.5
杜茎山 <i>Maesa japonica</i>	11.8	31.2	19.42	0.2	29	12.51	-11.6	-2.2	-6.91
广西密花树 <i>Rapanea kwangsiensis Walker</i>	3.6	11.8	7.12	0.2	7.4	3.24	-3.4	-4.4	-3.88
白毛长叶紫珠 <i>Callicarpa longifolia</i>	9.4	12.6	9.22	0.2	17.4	6.9	-9.2	4.8	-2.32
杉树 <i>Taxodiaceae Warming</i>	2	6.6	4.35	0	2.8	1.41	-2	-3.8	-2.94

续表

物种 Species	死亡率/% Mortality rate			补员率/% Recruitment rate			种群变化率/% Rate of population size change		
	2007	2012	2017	2007	2012	2017	2007—2012	2012—2017	2007—2017
千里香 <i>Murraya paniculata</i>	4.4	5.8	6.55	0.2	7.6	2.66	-4.2	-1.8	-3.89
罗伞 <i>Brassaiopsis glomerulata</i>	5	8.2	5.93	0.2	6.2	2.54	-4.8	-2	-3.39
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	3.2	14	8.03	0.4	9.6	4.43	-2.8	-4.4	-3.6
红背山麻杆 <i>Alchornea trewioides</i>	16	50	25.39	4	40.4	12.62	-12	-9.6	-12.8
欏木 <i>Loropetalum chinense</i>	3	15.4	8.27	0	2	0.93	-3	-13.4	-7.34
野桐 <i>Mallotus japonicus</i>	8.2	17.8	13.58	1	26.4	13.72	-7.2	8.6	0.14
枫香树 <i>Liquidambar formosana</i>	1.4	15	8.16	0.8	18	9.62	-0.6	3	1.46
八角枫 <i>Alangium chinense</i>	3.8	14	10.12	1.4	13.2	8.69	-2.4	-0.8	-1.43
盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	5.2	41.2	23.19	0	19.6	9.81	-5.2	-21.6	-13.4
圆叶乌桕 <i>Sapium rotundifolium Hemsl</i>	3.8	18.4	10.4	0	11.4	5.04	-3.8	-7	-5.4
总平均 Total average	5.4	11.6	8.23	4	8.4	5.73	-1.4	-3.2	-2.5

4 结论与讨论

随着时间推移,木论原生林木本植物科的数量先稳定后增加,种属数量逐渐减少,总个体数逐渐减少。2007—2012 年减少 3 个种;2012—2017 年减少 12 种,新增 8 种,均属于偶见种和稀有种。优势种通常是稳定的,而偶见种和稀有种会因个体死亡而消失。因此,群落中物种数量的波动主要取决于偶见种和稀有种的出现或消失^[29-30]。10 年间木本植物的重要值排名前五的物种相同,但物种的重要值及排序有一定的变化,群落的优势种组成及其优势程度变化不大,即该原生森林的优势种不明显,物种组成丰富、结构较稳定^[31]。

样地平均胸径和树高随时间推移而增加,植被结构逐渐改变。平均胸径和树高在 5 年间的差异不显著,但 10 年间差异显著。生物量随着时间推移而增加,说明喀斯特森林仍在生长。但低于西南山地的主要森林类型(122.95 t/hm^2)^[32],说明木论原生林生物量还有生长空间。样地生物量总体低于非喀斯特地区(152.88 t/hm^2)^[33]。样地植被生长缓慢且生物量积累低,可能是由于喀斯特环境土层浅薄和地下水的渗漏限制了植物的生长和生物量的积累^[33]。喻理飞等研究表明随着岩溶植被的自然恢复,群落物种丰富度、多样性指数和均匀度指数升高^[26],本研究结果与之相似。2012 年减少了 3 个物种,但是没有新增物种,因此多样性指数有所降低;2017 年新增 8 个物种,多样性增加,并高于 2007 年,表明偶见种和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。

群落的死亡率和补员率是反映群落更新动态的直接指标,死亡率和补员率处于相对较高的水平意味着种群更新速率较快。本研究中,10 年间 DBH $\geq 1.0 \text{ cm}$ 个体的年死亡率为 8.23%,年补员率为 5.73%,种群变化率为-2.5%。巴拿马 Barro Colorado (BCI) 样地、马来西亚 Pasoh 样地、日本 4 hm^2 暖温带常绿阔叶林^[34-35]、天目山 1 hm^2 常绿落叶阔叶混交林^[21]、鼎湖山 20 hm^2 亚热带常绿阔叶林^[36] 等死亡率和补员率均不超过 5%。而喀斯特特殊的二元水文结构及复杂的峰丛、洼地的地貌形态,使得不同的海拔和坡度及小生境类型存在较大差异,具有高度空间异质性,这可能是样地种群更新速率高的原因。前人研究表明补员率与死亡率的差值大于 5% 的种群属于快速变动的种群^[29],将导致该物种在未来一段时间内个体数量加倍或减半。2012—2017 年约有 25% 的种群呈增长趋势,大于 2007—2012 年;随着时间推移,群落稳定性逐渐增加。样地内小叶女贞、粗糠柴、杜茎山、红背山麻杆、欏木、盐肤木、圆叶乌桕等种群波动较大,呈衰退趋势,可能导致个体数量减半,最后极有可能被其他种群排挤出群落,相对优势地位也将被逐渐取代。小叶栎树、菜豆树种群可能在以后的演变过程中保持优势地位;其他物种变化幅度较小,基本维持原有规模。野桐和枫香树补员率高于死亡率,种群规模在扩大,优势地位逐渐上升。种群变化率也反映了群落物种组成的稳定性,20 个物种中有约 35% 的物种种群变化率大于 5%,群落稳定性一般,样地内阳性树种如红背山麻杆、盐肤木等导致内部还存在物种竞争

排斥。除野桐和枫香树外的主要树种均没有明显进阶,死亡率高于更新率,种群处于衰退状态,优势树种的更新受到阻碍。随着群落郁闭度增加,物种入侵困难,一些阳性树种在环境资源竞争中处于劣势,无法继续生存,将逐渐退出群落,从而导致样地总个体数逐渐减少。

样地内小径级个体很多,大径级个体较少,死亡率随胸径增加而降低,故形成倒“J”形的样地径级结构;表明这些物种具有丰富的幼树储备,能够实现自我更新,总体上群落更新状态良好^[37]。随着恢复时间推移,小径级个体所占比例减少,大径级所占比例逐渐增加。死亡个体胸径与树高有一定的相关性,死亡个体主要为小径级个体。由于喀斯特生境恶劣,生长比较缓慢,幼小植株受到的种内竞争压力极为强烈,由于资源有限,个体在发生光照、空间等资源竞争时,幼树又明显处于弱势地位,易发生密度制约导致高死亡率。同时为了更有效地利用资源就会发生自疏性死亡,以促进更新,保证种群在群落中的生存。这也体现了控制森林更新和结构的一种机制,即如果树木死亡主要是由竞争所驱动,则小径级树木相对于大径级树木死亡概率大^[38]。大量小径级个体的死亡表明与其他径级相比小径级个体存在更为激烈的竞争。

喀斯特峰丛洼地原生林存在内部竞争,阳性树种的存在和逐渐退出,会使群落数量组成和结构相应地发生变化,喀斯特森林具有较高的死亡率和较低的生物量。有必要通过更长时期的连续监测,进一步揭示峰丛洼地原生林的更新过程中物种多样性、植被结构的变化及物种更新规律。

参考文献 (References):

- [1] 蒋忠诚,李先琨,曾馥平. 岩溶峰丛洼地生态重建. 北京:地质出版社,2007.
- [2] 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.
- [3] 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.
- [4] 中国科学院学部. 关于推进西南岩溶地区石漠化综合治理的若干建议. 地球科学进展,2003,18(3):489-492.
- [5] 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.
- [6] 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, Schmid B, Setälä H, Symstad A J, Vandermeer J, Wardle D A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 2005, 75(1):3-35.
- [7] 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.
- [8] 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.
- [9] 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.
- [10] 侯继华,黄建辉,马克平. 东灵山辽东栎林主要树种种群11年动态变化. 植物生态学报,2004,28(5):609-615.
- [11] Legendre P, Mi X C, Ren H B, Ma K P, Yu M J, Sun I F, He F L. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 2009, 90(3):663-674.
- [12] 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.
- [13] 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.
- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] 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.
- [17] Du H, Hu F, Zeng F P, Wang K L, Peng W X, Zhang H, Zeng Z X, Zhang F, Song T Q. Spatial distribution of tree species in evergreen-deciduous broadleaf karst forests in southwest China. *Scientific Reports*, 2017, 7(1):15664.
- [18] 郭屹立,王斌,向悟生,丁涛,陆树华,文淑均,黄甫昭,李冬兴,李先琨. 弄岗北热带喀斯特季节性雨林15 hm²样地木本植物萌生特征. 生态学杂志,2015,34(4):955-961.

- [19] 汪殷华, 米湘成, 陈声文, 李铭红, 于明坚. 古田山常绿阔叶林主要树种 2002-2007 年间更新动态. 生物多样性, 2011, 19(2): 178-189.
- [20] 陈小荣, 陈圆圆, 骆争荣, 丁炳扬. 百山祖中山中亚热带常绿阔叶林群落 5 年动态特征. 浙江农林大学学报, 2013, 30(6): 821-829.
- [21] 游诗雪, 张超, 库伟鹏, 朱弘, 赵明水, 余树全. 1996—2012 天目山常绿落叶阔叶混交林乔木层群落动态. 林业科学, 2016, 52(10): 1-9.
- [22] Liu L B, Ni J, Zhong Q L, Hu G, Zhang Z H. High mortality and low net change in live woody biomass of karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in southwestern China. Forests, 2018, 9(5): 263.
- [23] 刘璐, 宋同清, 彭晚霞, 王克林, 杜虎, 鹿士杨, 曾馥平. 木论喀斯特自然保护区土壤微生物生物量的空间格局. 生态学报, 2012, 32(1): 207-214.
- [24] 杜虎, 宋同清, 彭晚霞, 王克林, 刘璐, 鹿士杨, 曾馥平. 木论喀斯特自然保护区表层土壤矿物质的空间异质性. 农业工程学报, 2011, 27(6): 79-84.
- [25] 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.
- [26] 李博. 生态学. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [27] 李艳朋, 许涵, 李意德, 骆士寿, 陈德祥, 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.
- [28] 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.
- [29] Ayyappan N, Parthasarathy N. Short-term changes in tree populations in a tropical evergreen forest at Varagalaiair, Western Ghats, India. Biodiversity & Conservation, 2004, 13(10): 1843-1851.
- [30] de Souza Werneck M, Franceschinelli E V. Dynamics of a dry forest fragment after the exclusion of human disturbance in southeastern Brazil. Plant Ecology, 2004, 174(2): 339-348.
- [31] 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, 1197-1197.
- [32] Liu L B, Wu Y Y, Hu G, Zhang Z H, Cheng A Y, Wang S J, Ni J. Biomass of karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in central Guizhou province, southwestern China: a comprehensive inventory of a 2 ha plot. Silva Fennica, 2016, 50(3): 1492.
- [33] 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.
- [34] Condit R, Ashton P S, Manokaran N, Lafrankie J V, Hubbell S P, Foster R B. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 1999, 354(1391): 1739-1748.
- [35] Hoshino D, Nishimura N, Yamamoto S. Dynamics of major conifer and deciduous broad-leaved tree species in an old-growth *Chamaecyparis obtusa* forest, central Japan. Forest Ecology and Management, 2002, 159(3): 133-144.
- [36] Ma L, Lian J Y, Lin G J, Cao H L, Huang Z L, Guan D S. Forest dynamics and its driving forces of sub-tropical forest in South China. Scientific Reports, 2016, 6: 22561.
- [37] 兰斯安, 宋敏, 曾馥平, 杜虎, 彭晚霞, 覃文更, 何铁光. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林木本植物组成特征. 广西植物, 2016, 36(10): 1156-1164.
- [38] Coomes B A, Koçak H, Palmer K J. Transversal connecting orbits from shadowing. Numerische Mathematik, 2007, 106(3): 427-469.