

DOI: 10.5846/stxb202002040192

盘远方, 梁志慧, 李嘉宝, 梁士楚, 姜勇, 吴华萍, 王菁菁, 傅瑞静, 周健梅. 桂林岩溶石山常绿落叶阔叶混交林群落结构与物种多样性. 生态学报, 2021, 41(6): 2451-2459.

Pan Y F, Liang Z H, Li J B, Liang S C, Jiang Y, Wu H P, Wang J J, Fu R J, Zhou J M. Community structure and species diversity of evergreen deciduous broad-leaved mixed forest in Karst hills of Guilin. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(6): 2451-2459.

桂林岩溶石山常绿落叶阔叶混交林群落结构与物种多样性

盘远方^{1,2}, 梁志慧^{1,2}, 李嘉宝^{1,2}, 梁士楚^{1,2}, 姜勇^{1,2,*}, 吴华萍^{1,2}, 王菁菁^{1,2}, 傅瑞静^{1,2}, 周健梅^{1,2}

1 广西师范大学, 广西高校野生动植物生态学重点实验室, 桂林 541006

2 广西师范大学生命科学学院, 桂林 541006

摘要: 常绿落叶阔叶混交林是亚热带岩溶石山典型的森林植被类型之一, 为了掌握这类森林植被的群落结构和物种多样性的变化特征, 在桂林市灵田镇小水村岩溶石山常绿落叶阔叶混交林内设置了 1 个 320 m×60 m 的样地, 用于分析群落的垂直结构、径级结构和 α 多样性变化。结果表明: (1) 组成群落的木本植物有 37 科 75 属 96 种, 密度为 6371 株/hm²。其中, 常绿树 53 种, 落叶树 43 种。(2) 垂直结构可以分为乔木上层、乔木下层和灌木层。其中, 乔木上层分布 34 个物种(常绿 18 种, 落叶 16 种), 优势种为青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)和南酸枣(*Ziziphus jujuba*); 乔木下层分布 30 个物种(常绿 17 种, 落叶 13 种), 优势种为粗糠柴(*Mallotus philippensis*)和菜豆树(*Radermachera sinica*); 灌木层分布 32 个物种(常绿 18 种, 落叶 14 种), 优势种为狗牙花(*Ervatamia divaricata*)和刺叶冬青(*Ilex bitoritensis*)。(3) 在个体水平上, 整个样地内所有个体胸径(DBH)呈明显的倒“J”型分布, 平均胸径为 4.32 cm; 以小径级植株数量最多, DBH≤5 cm 的个体占总个体数 92.36%, 而 DBH≥20 cm 的个体数较少, 仅占 0.96%; 在物种水平上, 平均 DBH≤5 cm 的物种有 79 种, 占总物种数的 85.86%, 平均 DBH≥20 cm 的物种数(6 种)仅占总物种数的 6.52%。(4) 每个样方中个体数的均值为 262±132, Shannon-Wiener 指数均值为 2.67±0.26, Simpson 指数均值为 0.89±0.03, Pielou 均匀度指数均值为 0.78±0.05。(5) 人为干扰和海拔对物种分布影响极显著, 土壤厚度、岩石裸露率和坡度对物种分布影响显著。

关键词: 常绿落叶阔叶混交林; 垂直结构; 径级结构; α 多样性; 典型相关分析; 岩溶石山

Community structure and species diversity of evergreen deciduous broad-leaved mixed forest in Karst hills of Guilin

PAN Yuanfang^{1,2}, LIANG Zhihui^{1,2}, LI Jiabao^{1,2}, LIANG Shichu^{1,2}, JIANG Yong^{1,2,*}, WU Huaping^{1,2}, WANG Jingjing^{1,2}, FU Ruijing^{1,2}, ZHOU Jianmei^{1,2}

1 Key Laboratory of Wild Animal and Plant Ecology Guangxi Colleges and Universities, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China

2 College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China

Abstract: Evergreen deciduous broad-leaved mixed forests are typical ecosystems in subtropical karst hills. To understand variation in community structure and species diversity within this ecosystem, we established an experimental plot (320 m by 60 m) divided into quadrats (20 m by 20 m) in the karst hills behind Xiaoshui Village, Lingtian Town, Guilin. We analyzed vertical structure spatial variation, size class, and α diversity variation. Our results demonstrated several things:

基金项目: 国家自然科学基金项目(31860124); 2019 年广西高校大学生创新创业计划项目(201910602247, 201910602249)

收稿日期: 2020-02-04; **网络出版日期:** 2021-01-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yongjiang226@126.com

(1) 37 families of woody plants make up this forest community, comprised of 75 genera and 96 species. Of these, 53 species were evergreen and 43 were deciduous. Plant density within the plots averaged 6371 plants/hm². (2) We divided the vertical structure of the community into upper tree layer, lower tree layer, and shrub layer. Among the 34 species (18 evergreen and 16 deciduous) found in the upper tree layer, *Cyclobalanopsis glauca* and *Ziziphus jujube* were dominant. 30 species (17 evergreen and 13 deciduous) were found in the lower tree layer, with *Mallotus philippensis* and *Radermachera sinica* being dominant. Of the 32 species in the shrub layer (18 evergreen and 14 deciduous), *Ervatamia divaricata* and *Ilex bitorisensis* were dominant. (3) The diameter at breast height (DBH) of individual plants throughout the plot averaged 4.32 cm. Plants with small diameters accounted for the highest proportion of total individuals; plants with a DBH ≤ 5 cm accounted for 92.36% of all individuals. Only 118 individuals had a DBH ≥ 20 cm, which accounted for only 0.96% of the total number of individuals. 79 species had an average DBH ≤ 5 cm, accounting for 85.86% of all species. Only 6 species had an average DBH ≥ 20 cm, accounting for 6.52% of total species. (4) The average number of individuals in each quadrat was 262 ± 132 . The average Shannon-Wiener index was 2.67 ± 0.26 , and the average Simpson index was 0.89 ± 0.03 . The mean Pielou Uniformity index was 0.78 ± 0.05 . The number of individuals varied significantly between quadrats, while there was no significant variation in the Simpson index or the Pielou evenness index between the plots. (5) CCA ranking revealed that, among environmental factors, elevation and disturbance play a significant role in determining species distribution. Soil thickness, rock exposure, and slope have a less significant impact on species distribution. Consequently, conducting relevant research in this plot will promote a deeper understanding of community assemblage rules and maintenance mechanisms of species diversity during the natural recovery process in subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest.

Key Words: evergreen deciduous broad-leaved mixed forest; vertical structure; size class; α diversity; canonical correlation analysis; Karst hills

群落结构是认识群落组成、变化及发展趋势的基础,能够反映群落对环境的适应、动态和机能,并影响生态系统的功能特征^[1]。群落的垂直结构和径级结构是群落结构中重要的形态、结构特征。其中,垂直结构是指群落在空间上的垂直分化或分层现象,是群落中的植物在长期的自然选择过程中为了占据各自的空间,从而使其生态幅度和适应性有所不同,分层现象使植物群落在单位面积上能容纳更多的物种种类和数量,提高了植物群落对光照、空间、营养物质的利用能力^[2-3]。而径级结构是指植株按径级大小的分配状况,也是植物生长与环境关系的综合反映^[4]。因此,研究群落的垂直结构和径级结构是了解生态系统过程及其功能形成机制的重要途径,有助于揭示群落的更新、稳定性、演替规律和生物多样性的维持机制^[5-6]。物种多样性主要包括 3 个空间尺度: α 多样性、 β 多样性和 γ 多样性。其中, α 多样性是描述群落组成结构的重要指标,是指某个群落或生境内部种的种类多样性,同时是生物多样性的的重要组成部分,也是研究群落结构和组成多样化程度的出发点^[7]。

常绿落叶阔叶混交林是一种介于常绿阔叶林和落叶阔叶林之间的森林植被类型^[8]。常绿和落叶物种是较易辨识的两类植物生活型。前者的换叶过程是逐步发生的,因而从生态外貌上看它们一年四季都是绿色的;而后的“新叶”却通常在“老叶”集中掉落后才会生出,期间有时会相隔数月^[9]。而桂林岩溶石山常绿落叶阔叶混交林是亚热带岩溶地区特殊条件下所形成的一种典型的森林植被类型^[10],岩溶石山具有景观异质性高、土壤总量少、水文二维结构明显、岩石裸露率高、碳酸盐溶蚀性强和土壤贫瘠等特征,其适生植物具有嗜钙性、耐旱性、石生性等特点^[11]。由于其独特的岩溶地质地貌背景和复杂多样的生境类型,形成了丰富的植物种类组成、特殊的植物区系成份和复杂的群落结构,对维持岩溶生态系统结构和功能的稳定性极为重要^[12]。但是,由于岩溶石山野外调查难度较大,研究工作更容易受到时间、地点及方法等限制,迄今为止,对

岩溶石山群落结构和物种多样性方面的研究却远不如非岩溶石山森林类型(如热带、亚热带和温带森林)深入^[13]。而岩溶石山常绿落叶阔叶混交林承载着防止石漠化、调蓄表层岩溶带、碳库等多项生态功能重任,近年来越来越受到学术界和各级政府部门的重视^[11]。因此,以桂林岩溶石山常绿落叶阔叶混交林为研究对象,分析其群落的垂直结构、径级结构以及 α 多样性的变化,并利用 CCA 排序结合随机化排列检验来判断生境因子对物种分布的影响。以期为岩溶石山地区常绿落叶阔叶混交林物种分布、广大退化生态系统的植被迅速恢复与生态重建以及提高岩溶石山生态系统结构与功能动态预测奠定基础。

1 研究概况与方法

1.1 研究区域概况

研究区位于广西壮族自治区桂林市灵川县灵田镇小水村后山(110°25′10.36″—110°25′40.38″E, 25°19′04.52″—25°19′07.22″N),为典型的岩溶地貌区。岩溶石山主要以石灰岩、白云岩等碳酸盐类岩石为主,成土速度慢、土壤层浅薄、土壤钙含量高、土被不连续、土壤蓄水能力弱、环境容纳量低等特点。该研究样地属于亚热带石灰岩区常绿落叶阔叶混交林生态系统,整个样地地形多变,生境复杂,是目前桂林岩溶石山地区保存相对完好、原生性较强、相对稳定的石灰岩森林生态系统,但该样地主要位于村落后山,距离人为活动地点较近,因此,受到一定的人为干扰。部分样地的岩石裸露率高达 90% 以上,土层平均厚度不足 30 cm。坡度范围 13.02°—70.88°,平均坡度为 24.37°。该区气候属亚热带湿润季风气候,全年光照充足,气候温和,四季分明,雨量充沛,雨热基本同期,年均气温 19℃,最热的 8 月份平均气温为 28℃,最冷的 1 月份平均气温为 8℃,年均降雨量为 1856.7 mm,降雨量年分配不均,秋、冬季干燥少雨,年均蒸发量为 1458.4 mm,无霜期长达 300 d。

1.2 样地设置与调查方法

在对桂林岩溶石山植被的组成及分布做系统踏查的基础上,于 2018 年 7—9 月在桂林市灵川县灵田镇小水村岩溶石山常绿落叶阔叶混交林内设置了 1 个南北长 320 m、东西宽 60 m 的样地,其中南北方向上分布有 16 个样方,东西方向上分布有 3 个样方。采用相邻格子调查方法将整个样地划分为 48 个 20 m×20 m 的样方,并以 110°25′39.44″E, 25°19′07.22″N 作为样地的坐标原点。调查时,将每个 20 m×20 m 的样方划分为 16 个 5 m×5 m 的小样方,记录每个小样方内胸径 ≥ 1 cm 的所有木本植物的种名、多度、基径、胸径、树高、空间坐标与死亡状况,利用精度为 0.01 的可触式智能双星导航仪(Touch35)获取海拔、坡向、经纬度数据,同时记录岩石裸露率、凋落物厚度等环境特征。据统计,样地内存活的木本植物个体总数共有 12233 株,隶属 37 科 75 属 96 种,其中常绿的 53 种,落叶的 43 种,其种-面积曲线和种-多度曲线如图 1 所示。

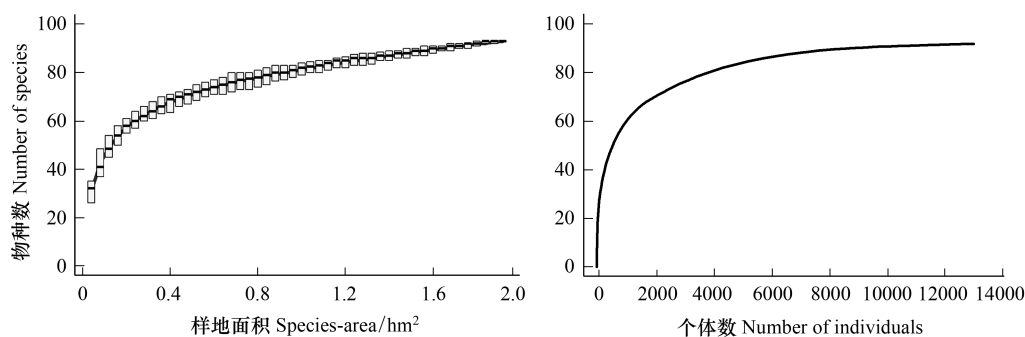


图 1 样地内木本植物的种-面积曲线和种-多度曲线

Fig.1 The species-area and species-abundance curves for woody plants in plot

1.3 数据处理

物种重要值的计算公式为: $IV_{\text{乔木}} = (\text{相对多度} + \text{相对频度} + \text{相对显著度})/3$, $IV_{\text{灌木}} = (\text{相对密度} + \text{相对频度} +$

相对盖度)/3;种-面积曲线和种-多度曲线采用 R 软件 vegan 包里的 specaccum() 函数绘制; α 多样性采用物种个体数、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、Pielou 均匀度指数来度量,其中,

Shannon-Wiener 指数:

$$H = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i \quad (1)$$

Simpson 指数:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s (P_i)^2 \quad (2)$$

Pielou 群落均匀度指数:

$$E = H / \ln S \quad (3)$$

式中, P_i 为第 i 种植物的相对重要值; S 为样方中的物种总数。

人为干扰、土壤厚度、岩石裸露率、坡度和海拔等生境因子对物种分布的影响采用 CCA 排序(Canonical Correlation Analysis)结合随机化排列检验进行分析。其中,物种矩阵是由 20 m×20 m 的样方中的物种多度累积组成,生境因子矩阵是由每个 20 m×20 m 的样方中的人为干扰、土壤厚度、岩石裸露率、坡度和平均海拔等生境因子组成;海拔、土壤厚度分别为样方 4 个顶点及样方中心位置的海拔和土壤厚度的平均值;坡度则是根据样方 4 个顶点的高度进行计算,即每个样方每次取 3 个顶点的高度确定一个平面作为一次计算,4 次计算的平均值作为一个样方坡度^[14];岩石裸露率为样方内裸露于地表的基岩面积与样方面积的比值^[15]。

2 结果

2.1 垂直结构

样地群落类型为青冈栎+南酸枣+光皮桉木林,属于典型的岩溶石山常绿落叶阔叶混交林(表 1)。群落的垂直结构可以划分为乔木层和灌木层,其中乔木层可划分为乔木上层和乔木下层 2 个亚层^[16]。乔木上层高度在 15 m 以上,盖度 96%,组成种类有 34 种(常绿 18 种,落叶 16 种),优势种为青冈栎、南酸枣等;乔木下层高度在 7—15 m 范围内,组成种类有 30 种(常绿 17 种,落叶 13 种),优势种为粗糠柴、菜豆树等;灌木层高度在 1—5 m 范围内,组成种类有 32 种(常绿 18 种,落叶 14 种),优势种为狗牙花、刺叶冬青等(表 1)。重要值前 12 位的物种分别来自乔木上层(5 种)、乔木下层(4 种)和灌木层(3 种)。

2.2 径级结构

由图 2 可知,在个体水平上,样地内所有木本植物个体的平均胸径为 4.32 cm,整体径级分布呈明显的倒“J”型,小径级(1.0 cm≤DBH≤5.0 cm)植株所占的比例最高(表 2)。其中,DBH≤5.0 cm 的个体数有 11299 株,占个体总数 92.36%;DBH≤10.0 cm 的个体数有 11747 株,占 96.03%;DBH≥20.0 cm 的个体数仅有 118 株,占 0.96%。在物种水平上,平均 DBH≤5.0 cm 的物种有 79 种,占总物种数的 85.86%;平均 DBH≤10 cm 的物种有 88 种,占 95.65%;平均 DBH≥20.0 cm 的物种仅有 6 种,占 6.52%(图 2)。

2.3 α 多样性及其变化

由图 3 可知,每个 20 m×20 m 的样方中个体数的平均值为 262±132,最大值为 572,最小值为 80。Shannon-Wiener 指数均值为 2.67±0.26,最大值为 3.11,最小值为 2.11。Simpson 指数均值为 0.89±0.03,最大值为 0.95,最小值为 0.81。Pielou 均匀度指数均值为 0.78±0.05,最大值为 0.92,最小值为 0.69。其中,每个样方个体数的变化最大,而 Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数变化较小。

2.4 生境因子对物种分布的影响

CCA 排序结果表明,人为干扰、海拔对物种分布产生极显著的影响($P<0.01$),坡度、土壤厚度、岩石裸露率对物种分布产生显著的影响($P<0.05$)(图 4)。

表 1 样地内主要种类的重要值
Table 1 The important value of the main species in the plot

垂直结构 Vertical structure		物种 Species	多度 Abundance	重要值 Importance value	叶习性 Leaf habit
乔木层 Canopy layer	上层	青冈栎 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	1219	1.254	常绿
		南酸枣 <i>Ziziphus jujuba</i>	758	1.128	落叶
		光皮楝木 <i>Swida wilsoniana</i>	241	0.950	落叶
		阔叶合欢 <i>Cylindrokelupha turgida</i>	147	0.913	落叶
		石山樟 <i>Cmnamomum saxitilis</i>	114	0.865	常绿
		肉桂 <i>Cinnamomum cassia</i>	424	0.684	常绿
		黄梨木 <i>Dalbergia hupeana</i>	103	0.677	常绿
		无患子 <i>Sapindus mukorossi</i>	159	0.664	落叶
		桂花 <i>Sapindus mukorossi</i>	78	0.582	常绿
	下层	喜树 <i>Camptotheca acuminata</i>	156	0.554	落叶
		粗糠柴 <i>Mallotus philippensis</i>	1802	1.251	常绿
		菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	1115	1.143	落叶
		西南卫矛 <i>Euonymus hamiltonianus</i>	388	1.002	落叶
		千里香 <i>Murraya paniculata</i>	174	0.808	常绿
		华南蒲桃 <i>Syzygium austrosinense</i>	105	0.741	常绿
		紫珠 <i>Callicarpa bodinieri</i>	193	0.714	落叶
		密花树 <i>Rapanea neriifolia</i>	159	0.667	常绿
		扁片海桐 <i>Pittosporum planilobum</i>	61	0.512	常绿
		灌木层 Shrub layer	狗牙花 <i>Ervatamia divaricata</i>	616	0.954
刺叶冬青 <i>Ilex bioritsensis</i>	330		0.927	常绿	
欖木 <i>Euonymus hamiltonianus</i>	141		0.888	常绿	
扁担杆 <i>Grewia biloba</i>	175		0.728	落叶	
山麻杆 <i>Alchornea davidii</i>	198		0.727	落叶	
六月雪 <i>Serissa foetida</i>	630		0.643	常绿	
红背山麻杆 <i>Alchornea trewioides</i>	221		0.625	落叶	
石岩枫 <i>Mallotus repandus</i>	146		0.608	落叶	
小叶女贞 <i>Ligustrum quihoui</i>	113		0.576	落叶	
荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	337		0.532	落叶	

表 2 样地内不同径级个体数及其科属种组成
Table 2 Number of stems, species, genera, and families with different diameter at breast height (DBH) in plot

胸径等级 DBH grade/cm	个体数 Number of individuals	物种数 Number of species	属数 Number of genera	科数 Number of families
≥1.0	12233	96	75	37
≥5.0	934	53	46	31
≥10.0	486	46	41	29
≥15.0	279	35	32	25
≥20.0	118	28	26	22

3 讨论

3.1 物种种类组成

灵田镇小水村后的岩溶石山常绿落叶阔叶混交林样地物种数相对较少,仅有 37 科 75 属 96 种(常绿树 53 种,落叶树 43 种),低于国内其他亚热带地区的森林动态监测样地,如古田山中亚热带常绿阔叶林 24 hm²

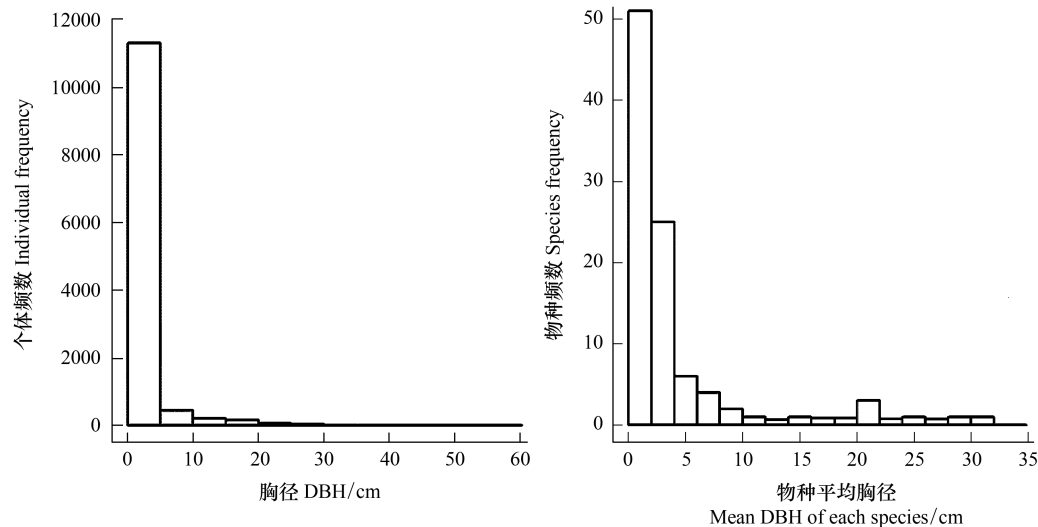


图 2 样地内个体 DBH 和物种平均 DBH 的频数分布

Fig.2 Frequency distribution of individual DBH and species average DBH in the plot

DBH: 胸径 Diameter at breast high

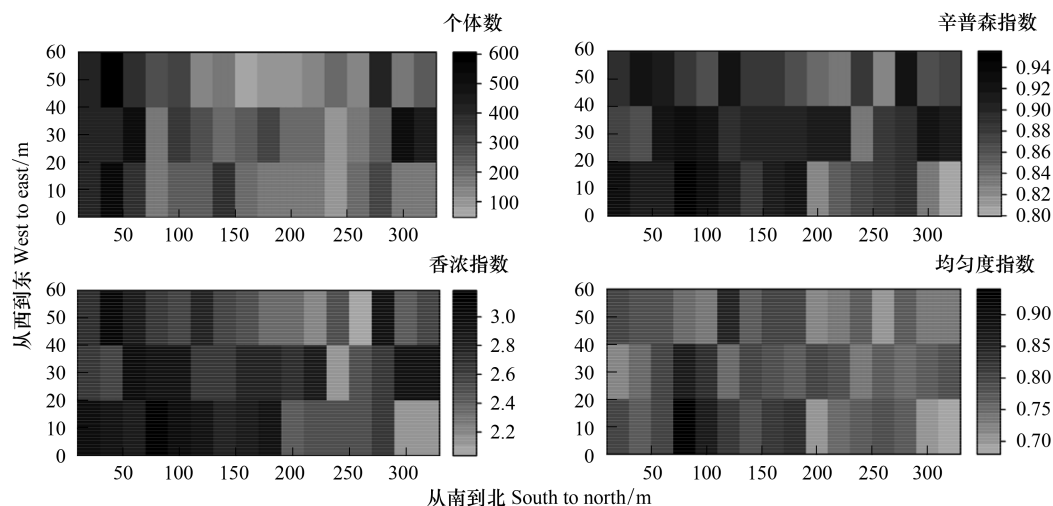


图 3 样地内物种 α 多样性及其变化特征

Fig.3 Alpha diversity and its changing characteristics of species in the plot

样地(159 种)^[2]、鼎湖山亚热带常绿阔叶林 20 hm²样地(210 种)^[17]、弄岗北热带喀斯特季节性雨林 15 hm²样地(223 种)^[18]、八大公山亚热带山地常绿落叶阔叶混交林 25 hm²样地(238 种)^[3]。导致物种较少的原因主要有两方面:其一是由于岩溶石山地地形复杂、土壤层浅薄、岩石裸露率高等特有的生境条件限制,淘汰了那些不能忍受该生境的物种,只选择那些功能性状或表型特征具有嗜钙性、耐旱性、石生性等能通过生境“过滤”的物种;排序结果也较好的印证了海拔、土壤厚度、岩石裸露率和坡度等生境因子均对物种分布产生极显著和显著的影响(图 4);其二是研究样地位于居民的后山,长期以来该地区受到一定程度的人为活动干扰。由于不合理的土地利用与破坏,距离村庄较近的部分森林基本退化为灌丛或藤刺灌丛。有研究表明森林退化最明显的是土壤结构的退化,即土壤密度变大、孔隙结构变小,土壤环境因素得不到改善(水土流失严重,生境质量下降)从而导致不适宜更多物种的生长^[19]。所以,以上两点是导致研究样地物种数相对较低的主要原因。

3.2 群落结构

森林的垂直结构在种群更新和群落动态中具有重要作用,有助于了解不同高度级种群动态和种内-种间竞争关系^[16]。由表 1 可知,常绿物种青冈栎、石山樟和落叶物种南酸枣、光皮桫欏、阔叶合欢在乔木上层中占有优势地位;乔木下层主要由常绿物种粗糠柴、千里香、华南蒲桃和落叶物种菜豆树、西南卫矛优势种组成,乔木下层物种的幼树数量比较多,天然更新能力强。但乔木下层的物种均属于中小乔木,不会成为乔木上层的优势种。而灌木层优势种主要由常绿物种狗牙花、刺叶冬青、檫木和落叶物种扁担杆、山麻杆组成。从垂直结构上看,群落各层属于稳定的更新状态,所以该样地的更新结构是稳定型和增长型。而径级结构是指植株按径级大小的分配状况,它是植物群落重要的结构特征之一,也是植物对不同生境因子适应的结果^[4]。研究表明,样地内所有物种个体径级分布呈倒“J”型(图 2),小径级植株个体数比较多,而样地内大径级植株数量比较少,体现物种自然更新良好^[3]。植株平均胸径为 4.32 cm,比亚热带内多个国家自然保护区样地的群落平均胸径偏小,例如祝燕等^[2]研究古田山样地发现群落平均胸径为 5.12 cm,丁晖等^[20]研究武夷山样地发现群落平均胸径为 5.1 cm,杨庆松等^[21]研究天童山样地发现群落平均胸径为 5.66 cm,秦运芝等^[22]研究湖南八大公山样地发现群落平均胸径为 5.41 cm。造成平均胸径较小的原因可能与物种的生长型、土壤养分、地形因子和人为干扰有关^[4,11]。土壤养分和地形因子是影响物种组成和群落胸径大小的决定性因素^[23],地形本身对植物并不产生直接作用,而是通过对降水、光照、土壤养分等因素的再分配对植物产生间接影响^[24]。研究结果表明,人为干扰、海拔对物种分布产生极显著的影响,坡度、土壤厚度、岩石裸露率对物种分布产生显著的影响(图 4)。

3.3 物种多样性

在 α 多样性研究时发现,个体数的变化较大(图 3)。造成样方中个体数的变化较大的原因是生境过滤、种子扩散因素^[25]和一定的人为干扰共同作用的结果。首先:在样地调查中发现微地形复杂多变,石槽,石沟等小生境类型多样且分布不均,部分样方坡度非常陡峭,地形起伏较大,基岩裸露严重;而部分样地坡度较平坦。这导致光照,微气候,土壤水分和养分等生境因子在空间具有不均匀性,致使植物的种类组成和多度分布在空间格局上产生差异显著的特征。我们的排序结果显示人为干扰、海拔、土壤厚度、岩石裸露率和坡度对物种分布产生极显著和显著影响(图 4),从统计学的角度也很好的佐证了微生境在岩溶石山对物种的 α 多样性产生重要的影响。这与张忠华^[26]对岩溶石山常绿落叶阔叶混交林研究发现生境异质性、人为干扰等因素对 α 多样性指数具有显著的影响一致,同时兰斯安^[12]研究也发现岩溶石山微生境等地形因子变化对物种多样性具有显著影响。其次,在受到复杂多变的微地形、石槽、石沟等限制下种子扩散距离母树的远近也是影响岩溶石山 α 多样性格局变化的动因之一。当种子成熟以后,尤其是依靠重力传播的物种,其初始扩散的距离一般以母树的冠幅附近为主^[27-28],然而岩溶石山特有的生境类型,比如石槽,石沟和土被极少且不连续分布会导致成熟的种子不能扩散到适合其分布的地区,使得群落中的物种分布呈斑块状分布^[29-30]。最后,距离人类干扰活动较近的部分样方分布的物种种类也会偏低。而 Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数变化较小(图 3)。Simpson 指数是用于表征物种优势度的一个指标。Pielou 均匀度指数是指一个群落或生境中全部物种个体数目的分配状况,虽然各样方个体数量差异比较大,但是物种数量无较大差异,这是生境筛选和扩散限制同时起

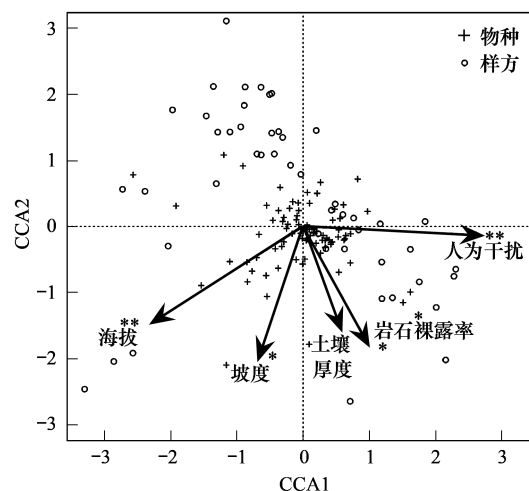


图 4 物种分布与生境因子的 CCA 排序图

Fig.4 CCA ranking chart of species distribution and habitat factors

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$

作用的一个结果^[25,31]。

4 结论

通过对灵田镇小水村后的岩溶石山常绿落叶阔叶混交林样地的研究,发现样地内林层清晰,垂直结构上乔木上层、乔木下层和灌木层优势种均由常绿树种和落叶树种组成。样地内所有物种个体的径级结构呈倒“J”型,说明该群落处于良好的自然更新状态。而 α 多样性中个体数变化最大,Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数变化较小。在对环境因子与物种分布关系的显著性检验时发现,人为干扰、海拔、土壤厚度、岩石裸露率和坡度均对物种分布有一定的影响,而岩溶石山本身是石漠化最严重、生态环境最脆弱和森林退化急剧的地区之一,人们应当加大保护,减少人为干扰,改善土壤结构,使之能适宜更多物种的生长。因此,对岩溶石山地区常绿落叶阔叶混交林的群落结构和物种多样性进行研究,对了解该地区群落结构、物种保护和生物多样性的维持具有极其重要的意义。

参考文献 (References):

- [1] 姚兰,艾训儒,易咏梅,黄永涛,冯广,刘峻城. 鄂西南亚热带常绿落叶阔叶混交林优势种群的结构与动态特征. 林业科学, 2017, 53(2): 10-18.
- [2] 祝燕,赵谷风,张偲文,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.
- [3] 卢志军,鲍大川,郭屹立,路俊盟,王庆刚,何东,张奎汉,徐耀粘,刘海波,孟红杰,黄汉东,魏新增,廖建雄,乔秀娟,江明喜,谷志容,廖春林. 八大公山中亚热带山地常绿落叶阔叶混交林物种组成与结构. 植物科学学报, 2013, 31(4): 336-344.
- [4] 孙伟中,代力民,章一平. 椴树阔叶红松林群落主要树种径级结构研究. 生态学杂志, 1997, 16(1): 19-22.
- [5] Tilman D, Reich P B, Knops J M H. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. Nature, 2006, 441(7093): 629-632.
- [6] Gamfeldt L, Snäll T, Bagchi R, Jonsson M, Gustafsson L, Kjellander P, Ruiz-Jaen M C, Fröberg M, Stendahl J, Philipson C D, Mikusiński G, Andersson E, Westerlund B, Andrén H, Moberg F, Moen J, Bengtsson J. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. Nature Communications, 2013, 4: 1340.
- [7] Feng G, Svenning J C, Mi X C, Jia Q, Rao M D, Ren H B, Bebbler D P, Ma K P. Anthropogenic disturbance shapes phylogenetic and functional tree community structure in a subtropical forest. Forest Ecology and Management, 2014, 313, 188-198.
- [8] 《中国森林》编辑委员会. 中国森林. 北京: 中国林业出版社, 2000.
- [9] 方晓峰,杨庆松,刘何铭,马遵平,董舒,曹烨,袁铭皎,费希阳,孙小颖,王希华. 天童常绿阔叶林中常绿与落叶物种的物种多度分布格局. 生物多样性, 2016, 24(6): 629-638.
- [10] Zhang Z H, Hu G, Zhu J D, Ni J. Aggregated spatial distributions of species in a subtropical karst forest, southwestern China. Journal of Plant Ecology, 2013, 6(2): 131-140.
- [11] 胡芳,曾馥平,杜虎,彭晚霞,张芳,谭卫宁,宋同清. 桂西北喀斯特常绿落叶阔叶混交林物种多样性分布格局的尺度效应. 生态学报, 2018, 38(17): 6074-6083.
- [12] 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.
- [13] Zhang Z H, Hu G, Zhu J D, Luo D H, Ni J. Spatial patterns and interspecific associations of dominant tree species in two old-growth karst forests, SW China. Ecological Research, 2010, 25(6): 1151-1160.
- [14] Valencia R, Foster R B, Villa G, Condit R, Svenning J C, Hernández C, Romoleroux K, Losos E, Magård E, Balslev H. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. Journal of Ecology, 2004, 92(2): 214-229.
- [15] Nee S. The neutral theory of biodiversity: do the numbers add up? Functional Ecology, 2005, 19(1): 173-176.
- [16] Hao Z Q, Zhang J, Song B, Ye J, Li B H. Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest. Forest Ecology and Management, 2007, 252(1/3): 1-11.
- [17] 叶万辉,曹洪麟,黄忠良,练琰瑜,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.
- [18] 王斌,黄俞淞,李先琨,向悟生,丁涛,黄甫昭,陆树华,韩文衡,文淑均,何兰军. 弄岗北热带喀斯特季节性雨林 15 ha 监测样地的树种

- 组成与空间分布. 生物多样性, 2014, 22(2): 141-156.
- [19] Guariguata M R, Ostertag R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 2001, 148(1/3): 185-206.
- [20] 丁晖, 方炎明, 杨新虎, 袁发银, 何立恒, 姚剑飞, 吴俊, 迟斌, 李垚, 陈水飞, 陈婷婷, 徐海根. 黄山亚热带常绿阔叶林的群落特征. 生物多样性, 2016, 24(8): 875-887.
- [21] 杨庆松, 马遵平, 谢玉彬, 张志国, 王樟华, 刘何铭, 李萍, 张娜, 王达力, 杨海波, 方晓峰, 阎恩荣, 王希华. 浙江天童 20 ha 常绿阔叶林动态监测样地的群落特征. 生物多样性, 2011, 19(2): 215-223.
- [22] 秦运芝, 张佳鑫, 刘检明, 刘梦婷, 万丹, 吴浩, 周阳, 孟红杰, 肖之强, 黄汉东, 徐耀粘, 卢志军, 乔秀娟, 江明喜. 湖南八大公山 25 ha 常绿落叶阔叶混交林动态监测样地群落组成与空间结构. 生物多样性, 2018, 26(9): 1016-1022.
- [23] Toledo M, Poorter L, Peña-Claros M, Alarcón A, Balcázar J, Leño C, Licona J C, Llanque O, Vroomans V, Zuidema P, Bongers F. Climate is a stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance. *Journal of Ecology*, 2011, 99(1): 254-264.
- [24] 谢玉彬, 马遵平, 杨庆松, 方晓峰, 张志国, 阎恩荣, 王希华. 基于地形因子的天童地区常绿树种和落叶树种共存机制研究. 生物多样性, 2012, 20(2): 159-167.
- [25] Qiao X J, Li Q X, Jiang Q H, Lu J M, Franklin S, Tang Z Y, Wang Q G, Zhang J X, Lu Z J, Bao D C, Guo Y L, Liu H B, Xu Y Z, Jiang M X. Beta diversity determinants in Badagongshan, a subtropical forest in central China. *Scientific Reports*, 2015, 5: 17043.
- [26] 张忠华, 胡刚, 祝介东, 倪健. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林物种多度与丰富度空间分布的尺度效应. 生态学报, 2012, 32(18): 5663-5672.
- [27] 兰国玉, 胡跃华, 曹敏, 朱华, 王洪, 周仕顺, 邓晓保, 崔景云, 黄建国, 刘林云, 许海龙, 宋军平, 何有才. 西双版纳热带森林动态监测样地——树种组成与空间分布格局. 植物生态学报, 2008, 32(2): 287-298.
- [28] 欧阳明, 杨清培, 陈昕, 杨光耀, 施建敏, 方向民. 毛竹扩张对次生常绿阔叶林物种组成、结构与多样性的影响. 生物多样性, 2016, 24(6): 649-657.
- [29] 芦伟, 余建平, 任海保, 米湘成, 陈建华, 马克平. 古田山中亚热带常绿阔叶林群落物种多样性的空间变异特征. 生物多样性, 2018, 26(9): 1023-1028.
- [30] Harte J, Smith A B, Storch D. Biodiversity scales from plots to biomes with a universal species-area curve. *Ecology Letters*, 2009, 12(8): 789-797.
- [31] 杨清培, 郭英荣, 兰文军, 宋庆妮, 杨光耀. 竹子扩张对阔叶林物种多样性的影响: 两竹种的叠加效应. 应用生态学报, 2017, 28(10): 3155-3162.