

DOI: 10.5846/stxb202004160902

汪雁佳, 陆宏芳, 林永标, 周丽霞, 蔡洪月, 周笛轩. 粤港澳大湾区不同恢复模式植物群落结构与生态系统健康的动态变化. 生态学报, 2021, 41(9): 3669-3688.

Wang Y J, Lu H F, Lin Y B, Zhou L X, Cai H Y, Zhou D X. Plant community structure and health development dynamics of different restoration modes in Guangdong-Hong Kong-Macao Bay Area. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(9): 3669-3688.

粤港澳大湾区不同恢复模式植物群落结构与生态系统健康的动态变化

汪雁佳^{1,2}, 陆宏芳^{1,3,*}, 林永标^{1,3}, 周丽霞¹, 蔡洪月^{1,2}, 周笛轩^{1,2}

1 中国科学院华南植物园 海岛与海岸带生态修复工程实验室, 广州 510650

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州), 广州 511458

摘要:基于长期定位监测数据,量化揭示了红锥纯林(*Castanopsis hystrix*)、10 种与 30 种乡土树种混交林等 3 种乡土人工林植物群落的生物量、物种多样性、生物热力学健康水平(eco-exergy)和土壤理化性状在种植后 13 年内的发展动态,并与尾叶桉(*Eucalyptus urophylla*)纯林,以及自然恢复系统(灌草坡)进行了比较。结果表明:(1)研究期间,5 种恢复模式的植物群落生物量均呈现波动上升趋势,但在发展速率上有所差异。13 龄时的尾叶桉纯林与两种乡土树种混交林生物量显著高于其各自 1 龄时的水平,且显著高于自然恢复灌草坡;相较于其他人工林,红锥纯林生物量增长缓慢,但快于灌草坡;(2)5 种恢复模式植物群落的物种多样性(物种丰富度、Shannon-Wiener 指数、Pielou 均匀度指数)在 6 至 13 龄间均呈下降趋势,且 30 种乡土树种混交林下降趋势最为显著。13 龄时,两种混交林 Shannon-Wiener 指数略高于两种纯林,显著高于灌草坡;10 种乡土树种混交林的 Pielou 均匀度指数略高于红锥纯林与 30 种乡土树种混交林,显著高于尾叶桉纯林与灌草坡。(3)4 种人工林的植物群落生物热力学健康水平皆在 6 至 13 龄间显著增加;13 龄时两种乡土混交林群落生态熵显著高于两种纯林,两种纯林显著高于灌草坡,且该差异主要源自于乔木层生态熵的差异。(4)不同植被恢复模式中,10 种乡土树种混交林土壤养分的累积效果最佳,13 龄时其土壤总氮含量显著高于红锥纯林和自然恢复灌草坡,但与 30 种乡土树种混交林和尾叶桉纯林无显著差异。(5)冗余分析结果显示,研究期间植被与土壤间的相关关系逐步建立,土壤理化性状对地上植被结构变化的解释度由 1 龄时的 73.3% 逐步上升至 13 龄时的 82.0%,但只有土壤有机碳含量在 13 龄时与地上植被结构的相关性达到显著水平。上述结果表明,乡土种人工林与外来种人工纯林群落结构、生物热力学健康水平、及植被与土壤间关系的发展规律相似,且相对而言,混交林优于纯林,纯林优于自然恢复灌草坡。植被恢复的起始物种丰富度并不是越高越好;发展到 13 龄时,10 种乡土树种混交林在植被结构与土壤改良方面均优于 30 种乡土树种混交林。植被与土壤间相关关系的建立是一个长期的过程,不同植被恢复模式对土壤理化性状的差异性影响难以在短期内有所显现。

关键词:植被恢复;混交人工林;生物多样性;生物热力学健康水平;土壤理化特征

Plant community structure and health development dynamics of different restoration modes in Guangdong-Hong Kong-Macao Bay Area

WANG Yanjia^{1,2}, LU Hongfang^{1,3,*}, LIN Yongbiao^{1,3}, ZHOU Lixia¹, CAI Hongyue^{1,2}, ZHOU Dixuan^{1,2}

1 Engineering Laboratory for Vegetation Ecosystem Restoration on Islands and Coastal Zones, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

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

3 Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou), Guangzhou, 511458, China

基金项目:国家自然科学基金项目(31770487);南方海洋科学与工程广东省实验室(广州)人才团队引进重大专项(GML2019ZD0408);国家重点研发计划(2017YFC0505403-04)

收稿日期:2020-04-16; 网络出版日期:2021-03-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: luhf@scbg.ac.cn

Abstract: Based on long-term monitoring data, the dynamics of plant community biomass, species diversity, bio-thermodynamic health state (eco-exergy) and soil properties of *Castanopsis hystrix* monoculture, 10 native species and 30 native species mixed forest plantations after planting 13 years were quantitatively revealed, and compared with *Eucalyptus urophylla* monoculture and the naturally recovered shrub and herb (SH) ecosystem. The results showed that: (1) the plant community biomasses of all five restoration modes exhibited a fluctuating increase tendency during the study period, but with different development rates. The biomasses of the *E. urophylla* monoculture and the two mixed-native species forest plantations at 13 years old were significantly higher than their own states at 1 year old respectively, besides significantly higher than that of the SH ecosystem. The biomass of the *C. hystrix* monoculture developed slowly than that of other forest plantations but quickly than that of the SH. (2) The plant species diversity (species richness, Shannon-Wiener index, and Pielou index) decreased progressively in the five restoration modes from age 6 to 13, and the downtrends of the 30 native species mixed forest plantation were most significant. At 13 years old, the Shannon-Wiener index of the two mixed-native species plantations was slightly higher than that of the two monocultures and the SH. The Pielou index of the 10 native species mixed forest plantation was slightly higher than that of the *C. hystrix* monoculture and the 30 native species mixed forest plantation, but was significantly higher than that of the *E. urophylla* monoculture and the SH. (3) The community bio-thermodynamic health states of the four forest plantations significantly increased from age 6 to 13. Up to 13 years old, the plant community eco-exergies of the two mixed-native species forest plantations were significantly higher than those of the two monocultures which were significantly higher than that of the SH. (4) Among the five vegetation restoration modes, it was the 10 native species mixed forest plantation that had the superior characteristic at soil nutrient accumulation, with its soil total nitrogen content significantly higher than that of the *C. hystrix* monoculture and the SH at 13 years old, but not significantly different with that of the 30 native species mixed forest plantation and the *E. urophylla* monoculture. (5) The results of redundancy analysis showed that the correlation between vegetation and soil was gradually established during this study period, and the explanatory degree of soil properties to the change of aboveground vegetation structure gradually increased from 73.3% at age 1 to 82.0% at age 13. However, only the correlation between the soil organic carbon content and the aboveground vegetation structure indices reached a significant level at age 13. The results showed that the development of the native species forest plantations followed the same laws with the exotic species monoculture and the natural recovery ecosystem in the plant community structure, the bio-thermodynamic health state and the relationship between plant community and soil properties. Comparatively, the mixed-native forest plantations were superior to the monoculture plantations in plant community development and soil nutrient accumulation, while the monoculture plantations were better than the natural recovery ecosystem. However, the initiative plant species richness was not the higher the better. After 13 years development, the 10 native species mixed forest plantation performed better than the 30 native species mixed forest plantation in both vegetation structures and soil properties. The establishment of the relationship between vegetation and soil is a long-term process, and the effects of different vegetation restoration modes on soil properties is hard to emerge in a decade.

Key Words: vegetation restoration; mixed plantation; biodiversity; bio-thermodynamic health state; soil properties

粤港澳大湾区是我国改革开放的前沿,区域人口承载量巨大,也是经济最为活跃的地区之一,在我国经济版图中占有极其重要的地位(占全国 GDP 总量的 12%)。与此同时,城市化和产业化快速发展使大湾区原生生态系统长期遭受严重的人为干扰,形成大面积的丘陵荒坡和退化生态系统,环境污染、水土流失、土地退化和生物多样性锐减等生态问题日益加剧^[1]。1985 年广东开展的“五年消灭荒山、十年绿化广东”,以及随后开展的“新一轮绿化广东大行动”,和十八大以后兴起的生态文明建设、美丽中国建设等都促进了区域植被生态恢复工作。经不懈地努力恢复,到 2018 年广东森林覆盖率达 58.59%(广东省林业局),初步在植被恢复、美化绿化方面取得了较好成效,同时在固碳增汇等方面为区域社会经济的发展提供了重要的生态保障^[2]。然而,除香港外,大湾区森林植被 58% 以上为人工林,且以针叶林和外来种纯林为主,尤其是桉树人工林,其大

规模种植所引起的生态问题争议不断;现存林分普遍存在树种单一、结构简单、天然更新能力较差,生态服务功能弱的问题^[3]。“绿色发展,保护生态”是《粤港澳大湾区发展规划纲要》所列基本原则之一;森林作为绿色屏障,在保障大湾区生态环境方面起着至关重要的作用,如何在加快大湾区经济发展的同时牢固树立和践行“绿水青山就是金山银山”的理念,科学有效地恢复和调整区域植被生态系统结构,提升生态系统健康水平和服务功能,推进大湾区经济和生态保护协调发展,是亟待解决的战略问题。

植被恢复目标或成功标准的内核是恢复植被的合理结构、功能和动态过程,进而持续、高效地为人类提供生态系统服务^[4]。已有研究表明,相对于外来速生树种,乡土阔叶树种虽然成林较慢,但成林后具有保水固土能力强、物种丰富度高等优势;而物种多样性是生态系统稳定性的基础,因此以乡土树种为主的人工林结构更加稳定^[5]。近年来,乡土树种及其混交林的营造在大湾区植被恢复实践中日受青睐^[6-7]。然而,不同物种丰富度的乡土树种人工林植物群落结构、健康与土壤理化性状的发展规律如何?与以桉树为代表的外来种人工纯林以及自然恢复模式相比有何异同?人为启动乡土种人工林的物种丰富度以多少为适宜?一系列问题尚有待长期定位研究的揭示。

针对上述问题,为更好地指导和促进粤港澳大湾区乃至整个华南地区的退化生态系统恢复工作,选取华南地区最具代表性的丘陵荒坡为研究对象,通过大规模森林生态系统野外控制实验和长期定位观测手段,开展生态恢复实验;于 2005 年在鹤山森林生态系统国家野外科学观测研究站人为构建了以红锥纯林(*Castanopsis hystrix* monoculture, CM)为代表的乡土树种人工纯林、10 种和 30 种两个物种丰富度的乡土树种混交人工林(10 native species mixed forest plantation, 10NS; 30 native species mixed forest plantation, 30NS)、以尾叶桉纯林(*Eucalyptus urophylla* monoculture, EU)为代表的外来种人工纯林等植被恢复模式,并以自然恢复灌草坡(Shrub and herb, SH)为对照,就不同恢复模式的植物群落结构、生态系统健康水平和土壤理化性状开展长期定位监测研究。

1 试验地概况

鹤山森林生态系统国家野外科学观测研究站共和样地(112°50'E, 22°34'N),为典型的低山丘陵地貌,海拔在 10—60 m 之间;属亚热带季风气候,气候温暖多雨,年均气温 21.7 °C,年均降水量 1700 mm,具有明显的干湿季节交替现象;地带性土壤为砖红壤性赤红壤,土壤质地一般为粘壤土类和壤质粘粒,表层土(0—10 cm) pH 值 3.63—4.35,属强酸性土壤。区域顶级群落是亚热带季风常绿阔叶林,由于早期受人为干扰,植被退化严重,形成大面积的丘陵荒山。于 2005 年在退化荒坡上人工构建了乡土种红锥与外来种尾叶桉两个纯林、10 种与 30 种两个物种丰富度的乡土混交林以及自然恢复灌草坡,运用植被与土壤的长期野外定位监测与室内分析手段,量化研究各植被恢复生态系统结构的发展动态。在该野外控制实验平台选取了上述 5 种植物恢复模式,每种模式设有 3 个重复样地,样地采取完全随机分布模式,每个样地占地约 1 hm²;种植株行距为 2 m×3 m,种植密度约为 1667 株/hm²(图 1)。2018 年,5 种恢复模式乔木层植被种类变化情况见表 1。13 龄时,两个混交林共存的乡土树种(人为种植)有 6 种,分别为华润楠(*Machilus chinensis*)、枫香(*Liquidambar formosana*)、阴香(*Cinnamomum burmannii*)、灰木莲(*Manglietia glauca*)、红锥(*Castanopsis hystrix*)、黧蒴锥(*Castanopsis fissa*),另外 2 种共存的乡土树种深山含笑(*Michelia maudiae*)与火力楠(*Michelia macclurei*)在 10 树种混交林中能够自然萌生。

2 研究方法

生物量、生物多样性和土壤理化性状是陆地生态系统的基本特征,被普遍认为是生态系统健康的基础,因此提高植被生物量和物种多样性,进而实现植被与土壤的协同发展,是陆地退化生态系统恢复与重建的重要目标^[2]。然而,生物量、物种多样性和土壤理化性状与生态系统健康水平之间的动态量化关系尚有待揭示。

针对这一问题,本研究在分析测度各植物群落生物量、物种组成与多样性的同时,引入生态烟(eco-exergy)概念,量化揭示各植物群落的生物热力学健康水平与发展规律;同时分析植物群落结构和生物热力学健康水平与土壤理化性状间的相关关系,为区域生态恢复实践提供科学依据。

表 1 5 种植被恢复模式乔木层植被种类变化

Table 1 Changes of tree species in the five restoration modes after 13 years

植被恢复类型 Restoration mode	2005 年	2018 年
草坡 (SH)	山苍子 (<i>Litsea cubeba</i>)、 野漆 (<i>Toxicodendron succedaneum</i>)	无
尾叶桉纯林 (EU)	尾叶桉 (<i>Eucalyptus urophylla</i>)	尾叶桉 (<i>Eucalyptus urophylla</i>)、变叶榕 (<i>Ficus variolosa</i>)、潺 槁木姜子 (<i>Litsea glutinosa</i>)、木荷 (<i>Schima superba</i>)、厚荚相 思 (<i>Acacia crassicaarpa</i>)、黄牛木 (<i>Cratogeomys cochinchinense</i>)、 毛黄肉楠 (<i>Actinodaphne pilosa</i>)、山苍子 (<i>Litsea cubeba</i>)、野 漆 (<i>Toxicodendron succedaneum</i>)、樟树 (<i>Cinnamomum camphora</i>)
红锥纯林 (CM)	红锥 (<i>Castanopsis hystrix</i>)	红锥 (<i>Castanopsis hystrix</i>)、变叶榕 (<i>Ficus variolosa</i>)、潺 槁木姜子 (<i>Litsea glutinosa</i>)、山杜英 (<i>Elaeocarpus sylvestris</i>)、华润 楠 (<i>Machilus chinensis</i>)、黄牛木 (<i>Cratogeomys cochinchinense</i>)、 火力楠 (<i>Michelia macclurei</i>)、岭南山竹子 (<i>Garcinia oblongifolia</i>)、马尾松 (<i>Pinus massoniana</i>)、山苍子 (<i>Litsea cubeba</i>)、鹅掌柴 (<i>Schefflera heptaphylla</i>)、野漆 (<i>Toxicodendron succedaneum</i>)、银柴 (<i>Aporosa yunnanensis</i>)、竹节树 (<i>Carallia brachiata</i>)
10 种乡土树种 混交林 (10NS)	秋枫 (<i>Bischofia javanica</i>)、华润楠 (<i>Machilus chinensis</i>)、枫 香 (<i>Liquidambar formosana</i>)、阴香 (<i>Cinnamomum burmannii</i>)、灰木莲 (<i>Manglietia glauca</i>)、观光木 (<i>Tsoongiodendron odorum</i>)、五桠果 (<i>Dilleniaceae Salisb</i>)、 蓝花楹 (<i>Jacaranda mimosifolia</i>)、红锥 (<i>Castanopsis hystrix</i>)、尾叶桉 (<i>Eucalyptus urophylla</i>)	华润楠 (<i>Machilus chinensis</i>)、枫香 (<i>Liquidambar formosana</i>)、 阴香 (<i>Cinnamomum burmannii</i>)、灰木莲 (<i>Manglietia glauca</i>)、观光木 (<i>Tsoongiodendron odorum</i>)、红锥 (<i>Castanopsis hystrix</i>)、鰲蒴锥 (<i>Castanopsis fissa</i>)、火力楠 (<i>Michelia macclurei</i>)、深山含笑 (<i>Michelia maudiae</i>)、木荷 (<i>Schima superba</i>)、山苍子 (<i>Litsea cubeba</i>)、山矾 (<i>Symplocos sumuntia</i>)、潺槁木姜子 (<i>Litsea glutinosa</i>)、尾叶桉 (<i>Eucalyptus urophylla</i>)
30 种乡土树种 混交林 (30NS)	秋枫 (<i>Bischofia javanica</i>)、华润楠 (<i>Machilus chinensis</i>)、枫 香 (<i>Liquidambar formosana</i>)、阴香 (<i>Cinnamomum burmannii</i>)、灰木莲 (<i>Manglietia glauca</i>)、观光木 (<i>Tsoongiodendron odorum</i>)、五桠果 (<i>Dilleniaceae Salisb</i>)、 蓝花楹 (<i>Jacaranda mimosifolia</i>)、红锥 (<i>Castanopsis hystrix</i>)、火力楠 (<i>Michelia macclurei</i>)、尖叶杜英 (<i>Elaeocarpus apiculatus</i>)、山杜英 (<i>Elaeocarpus sylvestris</i>)、 深山含笑 (<i>Michelia maudiae</i>)、海南红豆 (<i>Ormosia pinnata</i>)、凤凰木 (<i>Delonix regia</i>)、假苹婆 (<i>Sterculia lanceolata</i>)、岭南山竹子 (<i>Garcinia oblongifolia</i>)、山桂 (<i>Bennettiodendron leprosipes</i>)、猫尾木 (<i>Dolichandrone cauda-felina</i>)、印度紫檀 (<i>Pterocarpus indicus</i>)、人面子 (<i>Dracontomelon duperreanum</i>)、日本杜英 (<i>Elaeocarpus japonicus</i>)、香樟 (<i>Cinnamomum bodinieri</i>)、海南菜豆树 (<i>Radermachera hainanensis</i>)、乐昌含笑 (<i>Michelia chapensis</i>)、海南蒲桃 (<i>Syzygium hainanense</i>)、鰲蒴锥 (<i>Castanopsis fissa</i>)、尾叶桉 (<i>Eucalyptus urophylla</i>) 与厚荚 相思 (<i>Acacia crassicaarpa</i>)	山杜英 (<i>Elaeocarpus sylvestris</i>)、岭南山竹子 (<i>Garcinia oblongifolia</i>)、海南蒲桃 (<i>Syzygium hainanense</i>)、假苹婆 (<i>Sterculia lanceolata</i>)、潺槁木姜子 (<i>Litsea glutinosa</i>)、山苍子 (<i>Litsea cubeba</i>)、深山含笑 (<i>Michelia maudiae</i>)、火力楠 (<i>Michelia macclurei</i>)、华润楠 (<i>Machilus chinensis</i>)、枫香 (<i>Liquidambar formosana</i>)、阴香 (<i>Cinnamomum burmannii</i>)、 灰木莲 (<i>Manglietia glauca</i>)、红锥 (<i>Castanopsis hystrix</i>)、鰲蒴 锥 (<i>Castanopsis fissa</i>)、尾叶桉 (<i>Eucalyptus urophylla</i>)

草坡 SH: Shrub and herb 红锥纯林 CM: *Castanopsis hystrix* monoculture; 10 种乡土树种混交林 (10NS): 10 native species mixed forest plantation; 30 种乡土树种混交林 (30NS): 30 native species mixed forest plantation; 尾叶桉纯林 EU: *Eucalyptus urophylla* monoculture

2.1 植被调查与群落结构分析

本研究采用 1 龄 (2006 年)、4 龄 (2009 年)、6 龄 (2011 年) 和 13 龄 (2018 年) 的植物群落调查数据。调

查方法为相邻格子法,即在每个样地内布设 30 m×30 m 的样地,然后将之平均划分成 9 个 10 m×10 m 网格,调查上述网格内所有乔木的种类、胸径、高度和冠幅;从上述 9 个网格中各随机抽取 1 个 5 m×5 m 网格,共 9 个小网格,调查小网格内所有灌木的种类、基径、高度和冠幅以及草本植物的种类、丛(株)数与盖度。乔、灌、草三层植物种类划分主要参照依据为《鹤山植物志》^[8]以及《中国植物志》(<http://www.iplant.cn/frps>)。2018 年采用收割法获取草本层主要物种芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)和乌毛蕨(*Blechnum orientale*)的生物量;乔、灌木优势种和常见种生物量计算主要采用广州鹤山及其他生态恢复相关研究论文^[9-10]中的生物量模型(表 2),其他乔木与灌木物种生物量模型来源于广东鼎湖山站(表 3),其他灌木层生物量模型来源于云南西双版纳站(表 4),蕨类等物种生物量模型主要来源于湖南会同站(表 5,各站资料均来源于国家生态科学数据中心:<http://rs.cern.ac.cn/>)。

Shannon-Wiener 指数 H' (Shannon-Wiener index, SWI)能较好兼容物种丰富度与均匀度,作为物种多样性水平的综合度量指数^[11],被广泛运用于植物群落的分析中。除 Shannon-Wiener 指数外,本研究还选取了物种丰富度 (species richness, RI) 和均匀度指数 J (Pielou index, PI)以更全面地分析各植物群落物种多样性。具体计算公式如下:

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i \tag{1}$$

$$J = H' / \ln S \tag{2}$$

式中, S 为样方的植物物种数; P_i 为种 i 的个体数占所有种的个体数的比例。

表 2 主要乔木及灌木异速生长方程

Table 2 Allometric regression equations and the statistics

物种 Species	地上生物量		地下生物量		备注
	Aboveground biomass		Underground biomass		
	回归方程 Regression equation	R^2	回归方程 Regression equation	R^2	
尾叶桉 <i>Eucalyptus urophylla</i>	$y = 0.1691x^{0.7472}$	0.9462	$y = 0.1723x^{0.563}$	0.8942	乔木;胸径 > 1cm
厚荚相思 <i>Acacia crasscarpa</i>	$y = 0.4171x^{0.6201}$	0.9750	$y = 0.0562x^{0.6725}$	0.9141	或者树高 > 1.5m
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	$y = 0.2894x^{0.7405}$	0.8598	$y = 0.1360x^{0.673}$	0.7850	(Trees; DBH > 1cm or
深山含笑 <i>Michelia maudiae</i>	$y = 0.1419x^{0.9694}$	0.9932	$y = 0.0640x^{0.6464}$	0.7139	the height > 1.5 m)
灰木莲 <i>Manglietia glauca</i>	$y = 0.6355x^{0.4751}$	0.8123	$y = 0.0635x^{0.6628}$	0.8994	
观光木 <i>Tsoongiodendron odorum</i>	$y = 0.1466x^{0.8309}$	0.9367	$y = 0.0442x^{0.7256}$	0.8846	
华润楠 <i>Machilus chinensis</i>	$y = 1.1447x^{0.5820}$	0.9500	$y = 0.3663x^{0.5081}$	0.9693	
香樟 <i>Cinnamomum bodinieri</i>	$y = 0.3760x^{0.5171}$	0.8521	$y = 0.1017x^{0.6883}$	0.8714	
火力楠 <i>Michelia macclurei</i>	$y = 0.2010x^{0.8013}$	0.8022	$y = 0.038x^{0.7999}$	0.8593	
阴香 <i>Cinnamomum burmannii</i>	$y = 0.9665x^{0.3015}$	0.7535	$y = 0.3376x^{0.2402}$	0.8446	
红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	$y = 0.2926x^{0.7162}$	0.9555	$y = 0.1017x^{0.5941}$	0.8238	

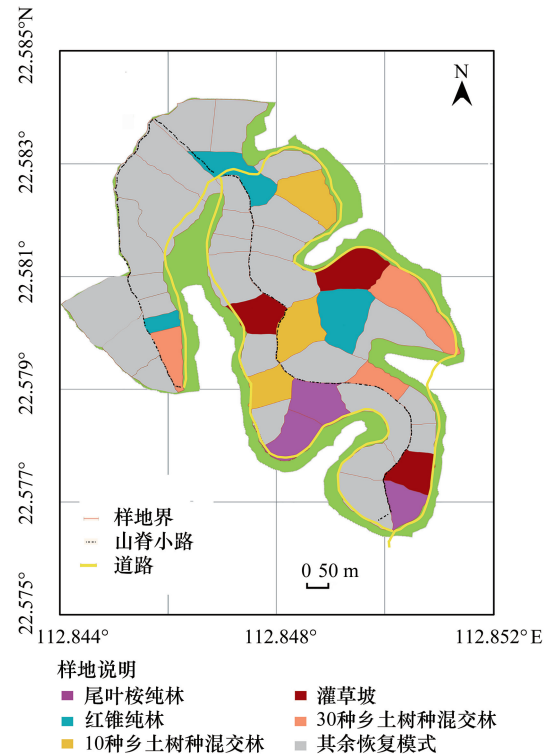


图 1 实验样地分布

Fig.1 Experimental ground distribution

续表

物种 Species	地上生物量		地下生物量		备注
	Aboveground biomass		Underground biomass		
	回归方程 Regression equation	R^2	回归方程 Regression equation	R^2	
潺槁木姜子 <i>Litsea glutinosa</i>	$y = 0.1518x^{0.7435}$	0.8130	$y = 0.0337x^{0.7913}$	0.7500	
黧蒴锥 <i>Castanopsis fissa</i>	$y = 0.3778x^{0.614}$	0.8782	$y = 0.0718x^{0.7044}$	0.9548	
日本杜英 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	$y = 0.0938x^{0.8589}$	0.7841	$y = 0.0289x^{0.8469}$	0.6712	
山苍树 <i>Litsea cubeba</i>	$y = 0.0497x^{1.0529}$	0.8348	$y = 0.0019x^{1.5024}$	0.7549	
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	$y = 0.0245x^{1.0209}$	0.9711	$y = 0.0126x^{0.9024}$	0.9685	乔木;胸径 < 1cm
枫香树 <i>Liquidambar formosana</i>	$y = 0.0407x^{0.9147}$	0.9879	$y = 0.0336x^{0.7700}$	0.9997	或者树高 < 1.5m
红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	$y = 0.1388x^{0.7096}$	0.9457	$y = 0.0013x^{1.2365}$	0.9871	(Trees; DBH < 1cm and
华润楠 <i>Machilus chinensis</i>	$y = 0.0587x^{0.9082}$	0.9991	$y = 0.0319x^{0.7631}$	0.9930	the height < 1.5m)
火力楠 <i>Michelia macclurei</i>	$y = 0.0039x^{1.4435}$	0.9629	$y = 0.0020x^{1.2323}$	0.9192	
潺槁木姜子 <i>Litsea glutinosa</i>	$y = 0.0227x^{1.0125}$	0.9319	$y = 0.0022x^{1.2359}$	0.8381	
黧蒴锥 <i>Castanopsis fissa</i>	$y = 0.0506x^{0.899}$	0.9724	$y = 0.0082x^{0.9953}$	0.9844	
日本杜英 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	$y = 0.1316x^{0.6959}$	0.7827	$y = 0.0423x^{0.6827}$	0.6945	
山苍树 <i>Litsea cubeba</i>	$y = 0.0043x^{1.3607}$	0.9080	$y = 0.0004x^{1.5183}$	0.7597	
白背叶 <i>Mallotus apelta</i>	$y = 0.1004x^{0.4018}$	0.7590	$y = 0.0364x^{0.3676}$	0.6466	
梔子 <i>Gardenia jasminoides</i>	$y = 0.0556x^{0.9636}$	0.8814	$y = 0.0295x^{0.5991}$	0.6635	灌木 (Shrubs)
决明 <i>Cassia tora</i>	$y = 0.0267x^{1.3075}$	0.9649	$y = 0.0117x^{1.1652}$	0.8955	
桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>	$y = 0.4571x^{0.7346}$	0.6964	$y = 0.2144x^{0.8813}$	0.6270	
野牡丹 <i>Melastoma candidum</i>	$y = 0.0630x^{0.830}$	0.8260	$y = 0.0420x^{0.358}$	0.6940	
梅叶冬青 <i>Ilex asprella</i>	$y = 0.1569x^{0.5899}$	0.8355	$y = 0.0498x^{0.6248}$	0.8192	
鬼灯笼 <i>Clerodendrum fortunatum</i>	$y = 0.0351x^{0.7675}$	0.9201	$y = 0.0092x^{0.6673}$	0.8393	

x 代表胸径 (单位: cm) 的平方与树高 (单位: m) 的乘积。当胸径小于 1 cm 且树高低于 1.5 m 时 x 中的胸径为基径, biomass 为生物量干重 (kg)。数据来源: Chen 等^[9]

2.2 群落生物热力学健康指标

生态焓 (eco-exergy, Ex), 即生态系统达到与其同温同压环境条件下处于热力学平衡态的系统的过程中所做的功, 即生态系统相对环境所具有的自由能^[12]。源于热力学的生态焓概念, 衡量的是特定生物体或生态系统与其热力学平衡态下的能量差, 反映的是系统远离热力学平衡状态的距离, 多用于水生生态系统的自组织与健康评价研究^[13-18], 作为生态系统结构稳定性和复杂性的衡量指标, 并于近年被引入森林生态系统健康评价^[19-21]。

群落生态焓等于群落内各物种生物量与该物种遗传信息的乘积之和^[22], 计算公式如下:

$$Ex = 18.7 \times \sum_{i=1}^s C_i \beta_i$$

(3)

其中, 18.7 为碎屑物所含生态焓的平均值 (kJ/g), C_i 代表 i 物种的生物量 (g/m^2), β_i 代表 i 物种的相对于碎屑物的权重转换因子, 可由以下公式^[23]求得:

$$\beta = 1 + \ln(20^{1.63 \times 10^8 c}) / 7.43 \times 10^5$$

(4)

其中, c 值是生物体单倍体基因组 DNA 的物理总长度 (pg)。本研究 c 值数据来源于英国皇家植物园植物 c 值数据库 (<https://Cvalues.science.kew.org/search>); 所引用的大部分 c 值数据精确至属水平, 不能精确至属的, 则采用同科植物的平均 c 值。

群落单位生物量的生态焓即结构焓 (specific eco-exergy, Ex_{sp}), 是群落单位生物量内包含物种遗传信息量的表征, 具体计算公式如下:

表 3 其他乔木及灌木异速生长方程
Table 3 Allometric regression equations and the statistics

物种 Species	干生物量 Trunk biomass		枝生物量 Twig biomass		叶生物量 Leaf biomass		根生物量 Root biomass		备注
	回归方程 Regression equation	R ²	回归方程 Regression equation	R ²	回归方程 Regression equation	R ²	回归方程 Regression equation	R ²	
木荷 <i>Schima superba</i>	$y = 0.0683x^{0.8504}$	0.9682	$y = 0.0227x^{0.8516}$	0.956	$y = 0.0374x^{0.5940}$	0.9005	$y = 0.0197x^{0.8975}$	0.9599	乔木 Trees
云南银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	$y = 0.0683x^{0.8504}$	0.9682	$y = 0.0227x^{0.8516}$	0.956	$y = 0.0374x^{0.5940}$	0.9005	$y = 0.0197x^{0.8975}$	0.9599	
鹅掌柴 <i>Schefflera heptaphylla</i>	$y = 0.0816x^{0.8437}$	0.9987	$y = 0.0098x^{1.0979}$	0.9955	$y = 0.0285x^{0.6967}$	0.9833	$y = 0.065x^{0.6913}$	0.9917	
山乌桕 <i>Triadica cochinchinensis</i>	$y = 0.0816x^{0.8437}$	0.9987	$y = 0.0098x^{1.0979}$	0.9955	$y = 0.0285x^{0.6967}$	0.9833	$y = 0.065x^{0.6913}$	0.9917	
山蒲桃 <i>Syzygium leiwei</i>	$y = 0.0476x^{0.9144}$	0.9874	$y = 0.0056x^{1.1274}$	0.9701	$y = 0.2444x^{0.3229}$	0.9546	$y = 0.0214x^{0.8389}$	0.9617	
假苹婆 <i>Sterculia lanceolata</i>	$y = 0.0476x^{0.9144}$	0.9874	$y = 0.0056x^{1.1274}$	0.9701	$y = 0.2444x^{0.3229}$	0.9546	$y = 0.0214x^{0.8389}$	0.9617	
岭南山竹子 <i>Garcinia oblongifolia</i>	$y = 0.0163x^{1.0557}$	0.9690	$y = 0.3908x^{0.3725}$	0.9169	$y = 0.2156x^{0.3596}$	0.9856	$y = 0.3350x^{0.4598}$	0.9796	
竹节树 <i>Carallia brachiata</i>	$y = 0.0163x^{1.0557}$	0.9690	$y = 0.3908x^{0.3725}$	0.9169	$y = 0.2156x^{0.3596}$	0.9856	$y = 0.3350x^{0.4598}$	0.9796	
白楸 <i>Mallotus paniculatus</i>	$y = 0.0774x^{0.7899}$	0.9938	$y = 0.0474x^{0.6318}$	0.9651	$y = 0.0649x^{0.3324}$	0.9024	$y = 0.0177x^{0.8663}$	0.9098	
白背叶 <i>Mallotus apelta</i>	$y = 0.0774x^{0.7899}$	0.9938	$y = 0.0474x^{0.6318}$	0.9651	$y = 0.0649x^{0.3324}$	0.9024	$y = 0.0177x^{0.8663}$	0.9098	
变叶榕 <i>Ficus variolosa</i>	$y = 0.0774x^{0.7899}$	0.9938	$y = 0.0474x^{0.6318}$	0.9651	$y = 0.0649x^{0.3324}$	0.9024	$y = 0.0177x^{0.8663}$	0.9098	
琴叶榕 <i>Ficus pandurata</i>	$y = 0.0774x^{0.7899}$	0.9938	$y = 0.0474x^{0.6318}$	0.9651	$y = 0.0649x^{0.3324}$	0.9024	$y = 0.0177x^{0.8663}$	0.9098	
三桠苦 <i>Melicope pteleifolia</i>	$y = 0.0163x^{1.0557}$	0.9690	$y = 0.3908x^{0.3725}$	0.9169	$y = 0.2156x^{0.3596}$	0.9856	$y = 0.3350x^{0.4598}$	0.9796	灌木 Shrubs
九节 <i>Psychotria asiatica</i>	$y = 0.0774x^{0.7899}$	0.9938	$y = 0.0474x^{0.6318}$	0.9651	$y = 0.0649x^{0.3324}$	0.9024	$y = 0.0177x^{0.8663}$	0.9098	
岗松 <i>baechea frutescens</i>	$y = 0.9457x^{0.8210}$	0.9457	$y = 0.9446x^{0.9256}$	0.9446	$y = 0.6284x^{0.4561}$	0.6284	$y = 0.6468x^{0.2978}$	0.6468	
山黄麻 <i>Trema tomentosa</i>	$y = 0.0103x+0.324$	0.3078	$y = 0.001x+0.0512$	0.5979	$y = 0.004x+0.1256$	0.2217			

x 代表胸径(单位:cm)的平方与树高(单位:m)的乘积,biomass 为生物量干重(kg)。主要数据来源:鼎湖山站(<http://rs.cern.ac.cn/>),其中山黄麻的生物量方程来源于陈富强等^[10]

表 4 其他灌木层异速生长方程

植物 Plant	干生物量 Trunk biomass		枝生物量 Twig biomass		叶生物量 Leaf biomass		根生物量 Root biomass	
	回归方程 Regression equation	R^2	回归方程 Regression equation	R^2	回归方程 Regression equation	R^2	回归方程 Regression equation	R^2
灌木层 Shrubs	$W=0.2216x^{1.0018}$	0.9033	$W=-8E-06x^2+0.0374x$	0.8058	$W=-6E-06x^2+0.0325x$	0.6843	$W=-3E-05x^2+0.2424x$	0.7774

W 为生物量,biomass 为生物量干重(kg),x 代表胸径(单位:cm)的平方与树高(单位:m)的乘积。数据来源:云南西双版纳站(<http://rs.cern.ac.cn/>)

表 5 蕨类异速生长方程

植物 Plant	地上生物量 Aboveground biomass		地下生物量 underground biomass	
	回归方程 Regression equation	R^2	回归方程 Regression equation	R^2
蕨类 Ferns	$\log(wg)=-4.224+0.986\times\log(n)+2.689\times\log(h)$	0.8690	$\log(wug)=-2.451+1.301\times\log(n)+1.516\times\log(h)$	0.8160

W 为生物量(wg 为地上,wug 为地下),n 为萌条丛数(根或枝),h 为高度(cm),biomass 为生物量干重(kg)。数据来源:湖南会同站(<http://rs.cern.ac.cn/>)

$$Exsp=18.7\times\sum_{i=1}^sC_i\beta_i/\sum_{i=1}^sC_i$$

(5)

2.3 土壤采集和分析

与地上植被调查相对应,各植被恢复模式土壤样品分别采集于 2006 年、2009 年、2011 年和 2018 年的干季。采样方法是分别在上述 15 个实验样地中用直径 3 cm 土钻随机采集 0—10 cm 的土样 5 个,混合后过 10 目土壤筛后装进自封袋中,形成一个混合样;每块样地取 3 个混合样共计 45 个混合样。带回实验室后,一部分湿土用于土壤含水量(SMC)与 pH 的测定,土壤含水量采用烘干法测定,土壤 pH 采用电位法测定;剩余部分风干后研磨,过 100 目土壤筛,用于土壤有机碳(SOC)与土壤全氮(TN)的测定,土壤有机碳采用重铬酸钾氧化-外加热法测定,土壤全氮采用半微量开氏法测定。

2.4 数据处理与分析

数据经过 Excel 2013 软件处理后,在 SPSS 23.0 中采用单因素方差分析(One-way ANOVA)与多重比较(Tukey 检验或 Kruskal-Wallis H 检验,后者在非正态分布或方差不齐情况下使用)分析不同恢复阶段与不同恢复模式植物群落结构特征、生物热力学健康水平和土壤理化性状之间的差异性。图中数据均采用 3 个样地的平均值与标准差表示,显著性水平设定为 $\alpha=0.05$ 。采用冗余分析(Redundancy analysis,RDA)法^[24]分析植物群落结构和生物热力学健康水平与土壤理化性状间的相关关系。其中,RDA 分析使用 R 语言软件完成;其他图件均采用 Origin 2017 软件制作。

3 结果与分析

3.1 5 种恢复模式植物群落生物量动态与比较

3.1.1 5 种恢复模式植物群落生物量发展动态

研究期间,自然恢复灌草坡(SH)植物群落与各层生物量均无显著变化(图 2);4 种人工林中,尾叶桉纯林(EU)前期生物量增长最快,在 6 龄时已显著高于其 1 龄时的水平,6 龄后其生物量增长放缓;两种乡土混交林(10NS、30NS)前期(6 龄前)生物量增长较慢,但发展到 13 龄时两种乡土混交林生物量也已显著高于其各自 1 龄时的水平;红锥纯林(CM)生物量增长速度最慢,截止 13 龄时仍与其 1 龄时的水平无显著差异。4 种人工林乔木层生物量增加趋势与群落总体生物量增加趋势一致,且 13 龄的 EU、10NS 与 30NS 乔木层生物量显著高于其各自 1 龄时的水平。4 种人工林灌木层生物量表现为逐渐减少的趋势,13 龄的 CM 和 10NS 灌木层生物量分别显著低于其各自 1 龄与 4 龄时的水平;而草本层生物量经过 13 年的发展则与其各自 1 龄时的水平无显著差异。

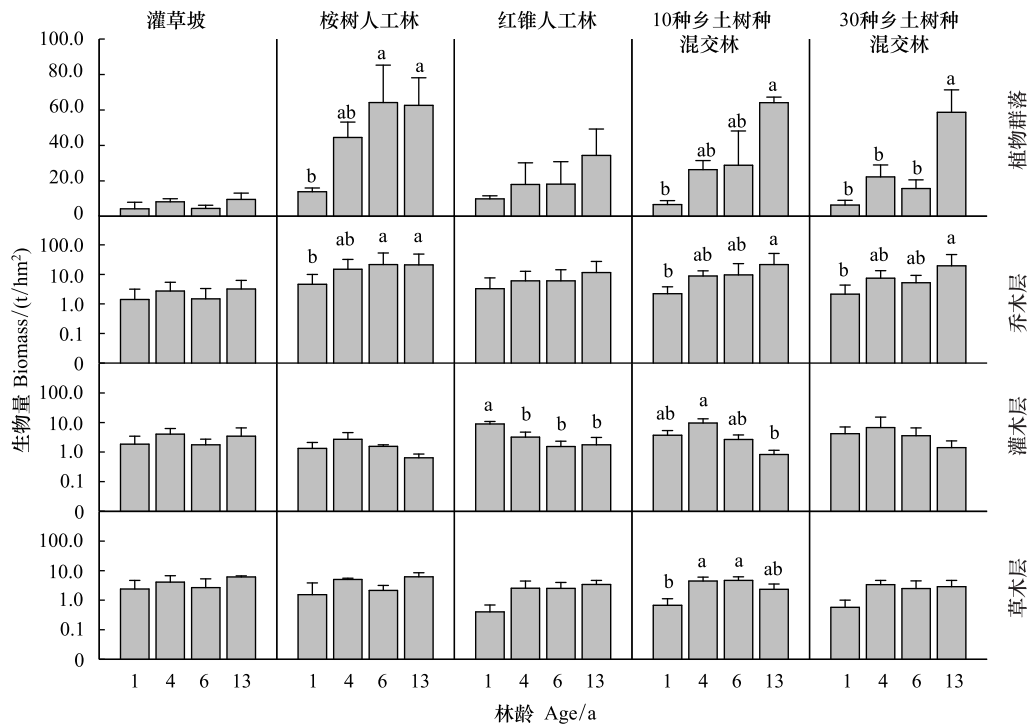


图2 5种恢复模式植物群落生物量发展动态

Fig.2 Dynamics of plant community biomass in the five restoration modes

图中小写字母表示数据之间的差异达到显著性($P<0.05$);图中数据为平均值 $\pm$ 标准差($n=3$)

3.1.2 5种恢复模式植物群落间生物量动态比较

13龄时,EU与两种乡土树种混交林植物群落生物量均显著高于自然恢复灌草坡;其中EU植被生物量在1—6龄时始终保持相对高位,而两个混交林后期发展速度加快,至13龄时,已与EU无显著差异,且10NS生物量略高于EU(图3)。分层结果显示,1—13龄期间,5种恢复模式灌木层和草本层生物量均无显著差异。整个研究期间,4种人工林乔木层生物量显著高于自然恢复灌草坡;EU乔木层生物量只在1龄时显著高于3种乡土种人工林;13龄时EU乔木层生物量略高于CM和30NS,略低于10NS(图3)。

3.2 5种恢复模式植物群落物种多样性发展动态与比较

3.2.1 5种恢复模式植物群落物种多样性发展动态

相较于1龄时的物种丰富度水平,5种恢复模式的物种丰富度在13年后均有所下降,但只有30NS的物种丰富度下降达到显著性水平(图4)。分层结果显示,30NS乔木层与草本层物种丰富度随着林龄的增加呈下降趋势,且在13龄时的物种丰富度显著低于其1龄时的水平。各个恢复模式灌木层物种丰富度在13年间均无显著变化。

在6—13龄间,5种恢复模式植物群落SWI与PI均呈下降趋势;其中30NS的降幅最大,13龄时其物种多样性水平(SWI与PI)均显著低于其1龄与6龄时的水平。分层结果显示,13龄时30NS乔木层SWI显著低于其1龄时的水平(图5)。研究期间,5种恢复模式灌木层与草本层植被SWI和PI均无显著变化。

3.2.2 5种恢复模式间植物群落物种多样性动态比较

13年间,5种恢复模式植物群落物种丰富度主要表现为混交林>纯林>对照灌草坡。1龄时,30NS群落物种丰富度显著高于EU和SH;发展到13龄时,30NS植物群落的物种丰富度显著高于SH;6龄以后,纯桉林与3种乡土种人工林在物种丰富度上已无显著差异。乔木层结果显示,整个研究期间两种乡土混交林物种丰富度均显著高于SH;两种人工纯林间则无显著差异;发展至13龄时,灌草坡显著低于4种人工林,两种纯林显著低

于 30NS;两种混交林间亦已无显著差异。整个研究期间,灌木层物种丰富度无显著变化。1 龄时 30NS 草本层物种丰富度显著高于 SH,但 6 龄以后不同恢复模式草本层物种丰富度无显著差异。

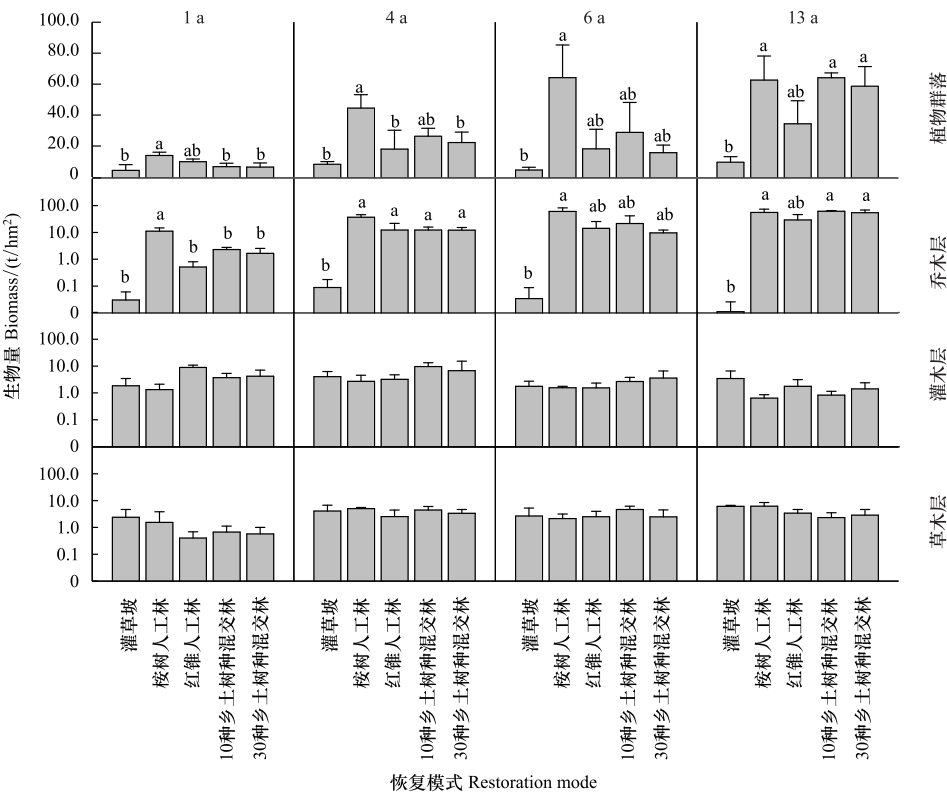


图 3 5 种恢复模式间植物群落生物量的动态比较

Fig.3 Dynamic comparison of plant community biomass among the five restoration modes

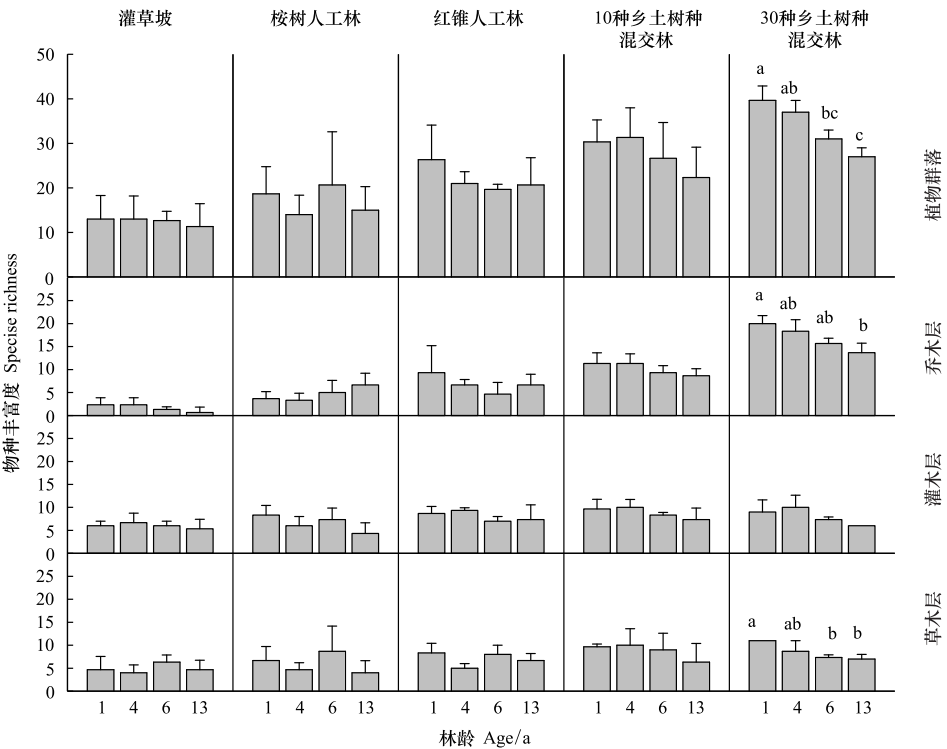


图 4 5 种恢复模式植物群落物种丰富度发展动态

Fig.4 Dynamic of plant community species richness in the five restoration modes

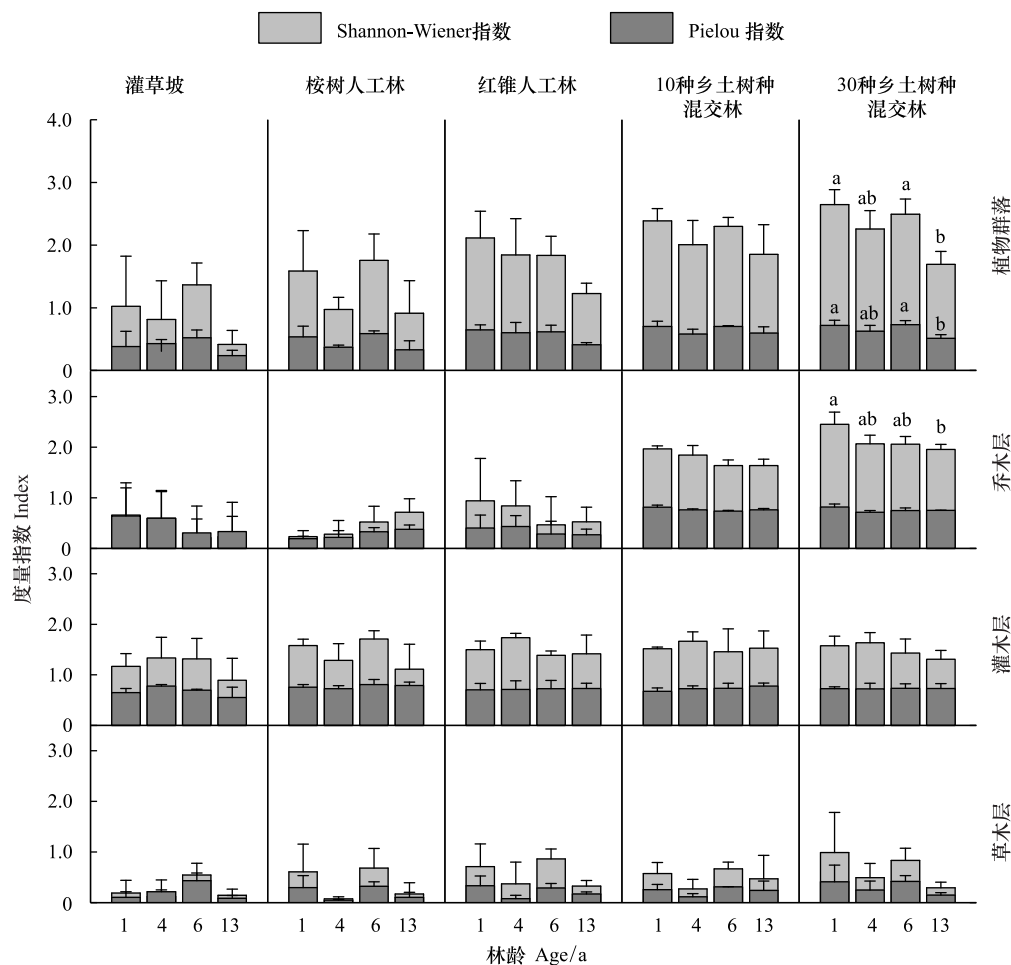


图5 5种恢复模式植物群落物种多样性发展动态

Fig.5 Dynamics of plant community species diversity in the five restoration modes

与物种丰富度一致,13年间,5种恢复模式植物群落SWI和PI也主要表现为混交林>纯林>对照灌草坡(图7)。单因素方差分析结果显示,灌草坡植物群落的SWI在1龄时显著低于30NS,但与其他3种恢复模式无显著差异,6龄以后显著低于两种混交林;10NS植物群落在13龄时超越30NS,成为5种恢复模式中植物群落SWI和PI最高的模式。除在4龄时EU的植物SWI显著低于30NS外,此后4种人工林恢复模式植物群落SWI均无显著差异。1—6龄间,5种植被恢复模式的群落PI均无显著差异;发展到13龄时,灌草坡的PI与纯桉林无显著差异,但显著低于3种乡土树种人工林;且10NS显著高于EU。

分层结果显示,1龄时只有30NS乔木层的SWI显著高于EU;而发展到13龄时,两种混交林的乔木层SWI均显著高于其他三种恢复模式;各恢复模式乔木层PI均无显著差异。研究期间5种恢复模式间灌木层和草本层植物群落SWI和PI均无显著差异。

3.3 5种恢复模式植物群落生物热力学健康水平发展动态与比较

3.3.1 5种恢复模式植物群落生物热力学健康水平发展动态

5种恢复模式植物群落生态熵在13年间均呈现(波动)上升的趋势。除SH外,其他4种恢复模式的植物群落生态熵在13龄时均显著高于其在1龄时的水平(图8),且乔木层生态熵的变化是群落生态熵发展变化主要贡献者。研究期间,4种人工林灌木层与乔木层生态熵变化趋势相反,13龄时CM、EU和10NS灌木层生态熵显著低于其各自1龄或4龄时的水平。5种恢复模式草本层生态熵发展到13龄时,均与其各自1龄时的水平无显著差异。

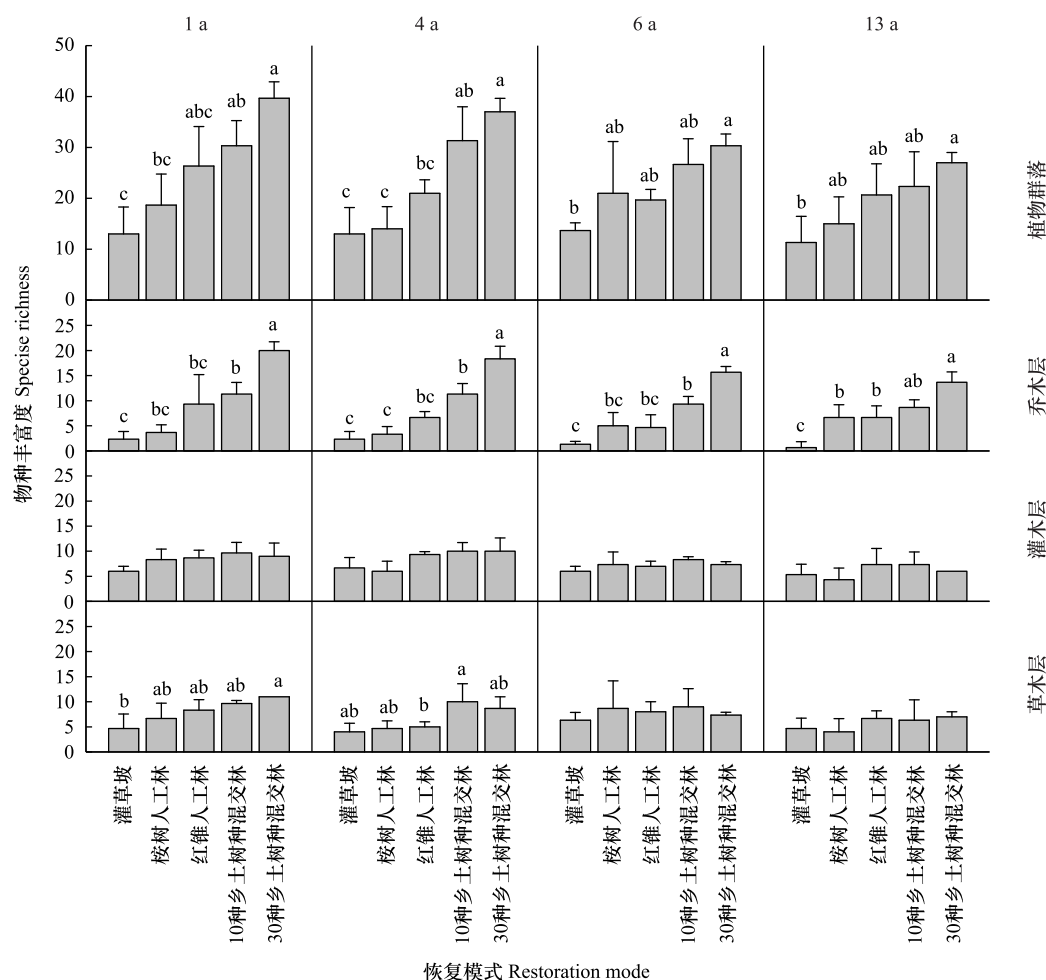


图6 5种恢复模式间植物群落物种丰富度的动态比较

Fig.6 Dynamic comparison of plant community species richness among the five restoration modes

与生态演替的发展趋势相反,研究期间5种恢复模式植物群落结构均呈(波动)下降的趋势(图9),只有30NS植物群落结构在4龄后显著低于其1龄时的水平,且主要源于其乔木层与草本层群落结构的显著下降。其他4种恢复模式植物群落结构在研究期间的变化均未达到显著水平。

3.3.2 5种恢复模式间植物群落生物热力学健康水平的动态比较

5种恢复模式间植物群落生态演替在1龄时无显著差异;发展到13龄时,两个混交林群落生态演替显著高于两个纯林,而两个纯林又显著高于自然恢复灌草坡(图10)。研究期间,EU群落生态演替一直高于CM,10NS一直高于30NS,但这一差异并不显著。分层结果显示,1龄时EU乔木层生态演替显著高于其他恢复模式,而10NS显著高于SH;发展到13龄时,两个混交林乔木层生态演替显著高于两个纯林,而两个纯林又显著高于对照灌草坡。研究期间,5种恢复模式间灌木层和草本层群落生态演替均无显著差异。

研究期间,5种恢复模式植物群落结构始终表现为混交林>纯林>灌草坡(图11)。单因素方差分析结果显示,1龄时30NS植物群落结构显著高于10NS和CM,两个乡土树种混交人工林显著高于EU和SH;但随着时间的推移,这种差距逐渐缩小。6龄以后,5种恢复模式间植物群落结构已无差异。分层结果显示,1龄和6龄30NS乔木层结构显著高于SH,而4龄和13龄时5种恢复模式间乔木层结构无显著差异(图11);研究期间,5种恢复模式灌木层结构始终没有显著差异;1龄时30NS草本层结构显著高于SH和EU,但在4龄后5种恢复模式草本层结构亦再无显著差异。

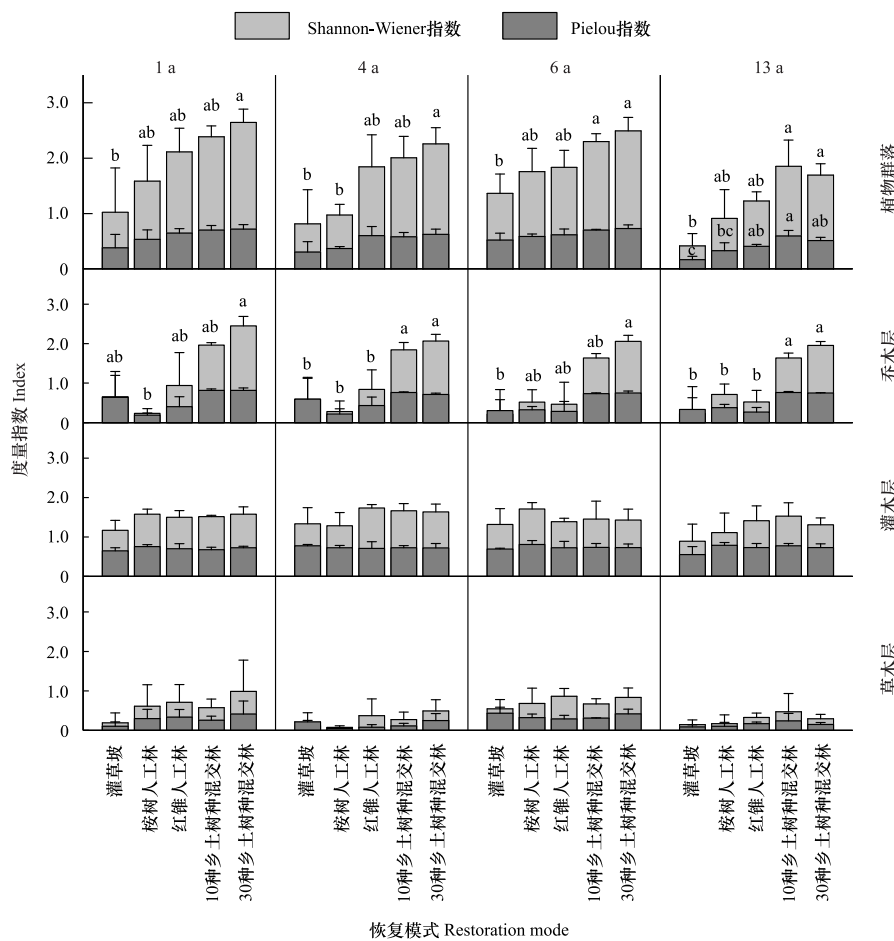


图7 5种植被恢复模式间植物群落物种多样性的动态比较

Fig.7 Dynamic comparison of plant community species diversity among the five restoration modes

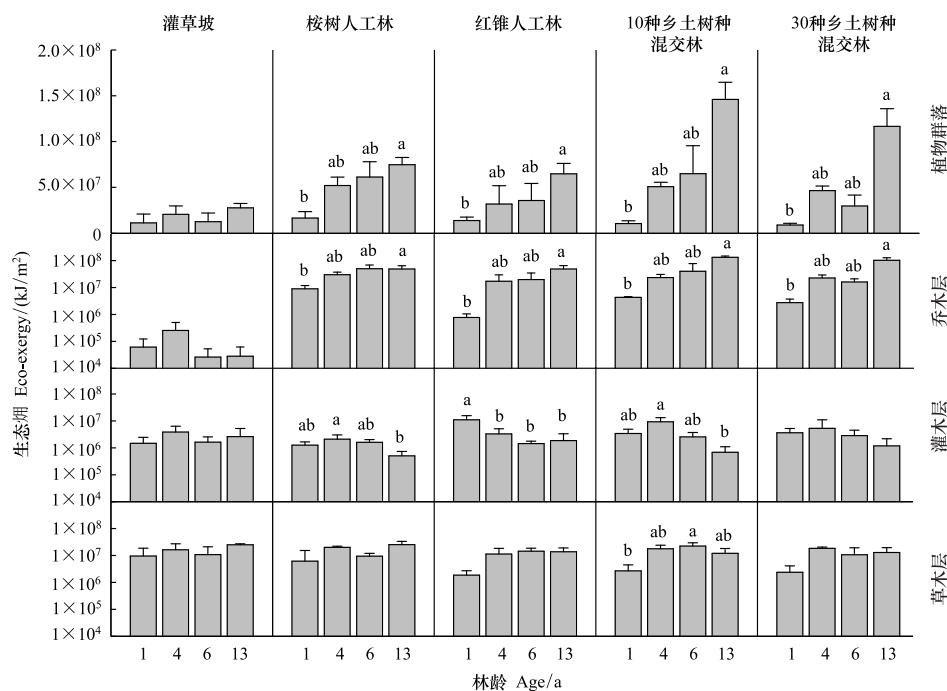


图8 5种植被恢复模式植物群落生态熵发展动态

Fig.8 Dynamics of plant community eco-exergy in the five restoration modes

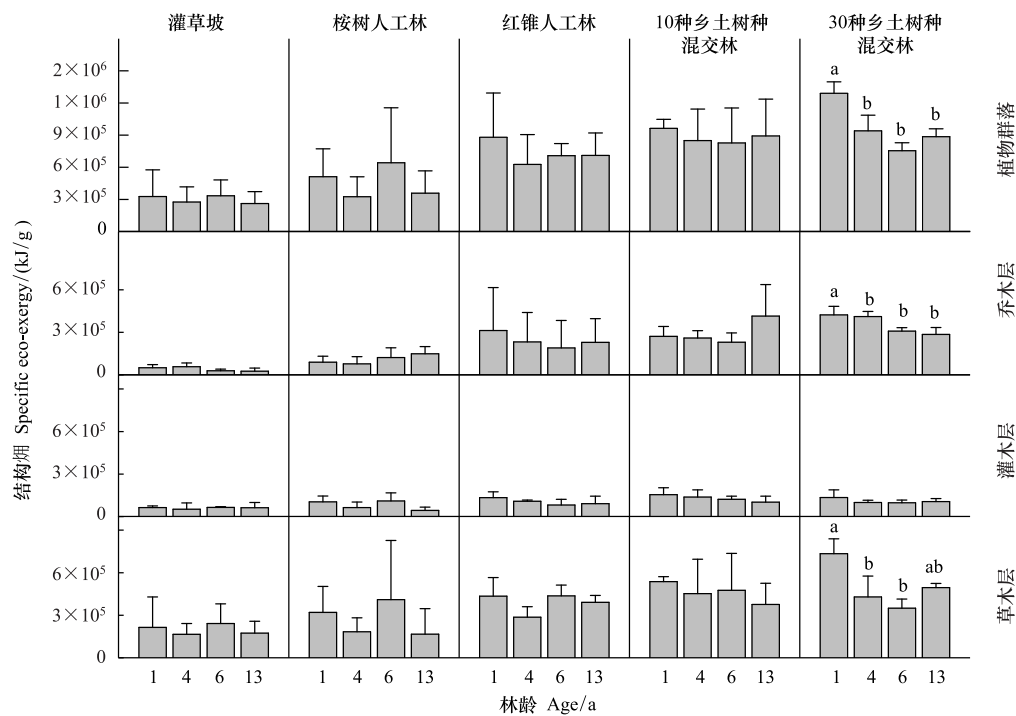


图9 5种恢复模式植物群落结构动态

Fig.9 Dynamics of plant community specific eco-exergy in the five restoration modes

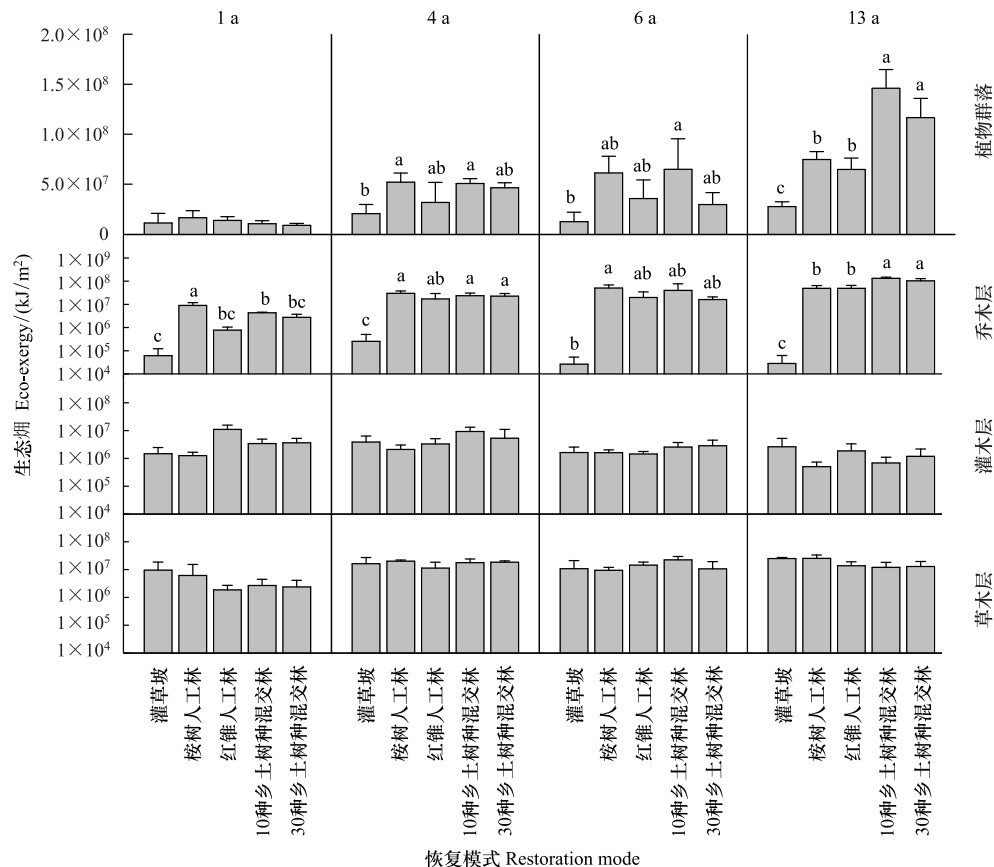


图10 5种恢复模式间植物群落生态动态比较

Fig.10 Dynamic comparison of plant community eco-exergy among the five restoration modes

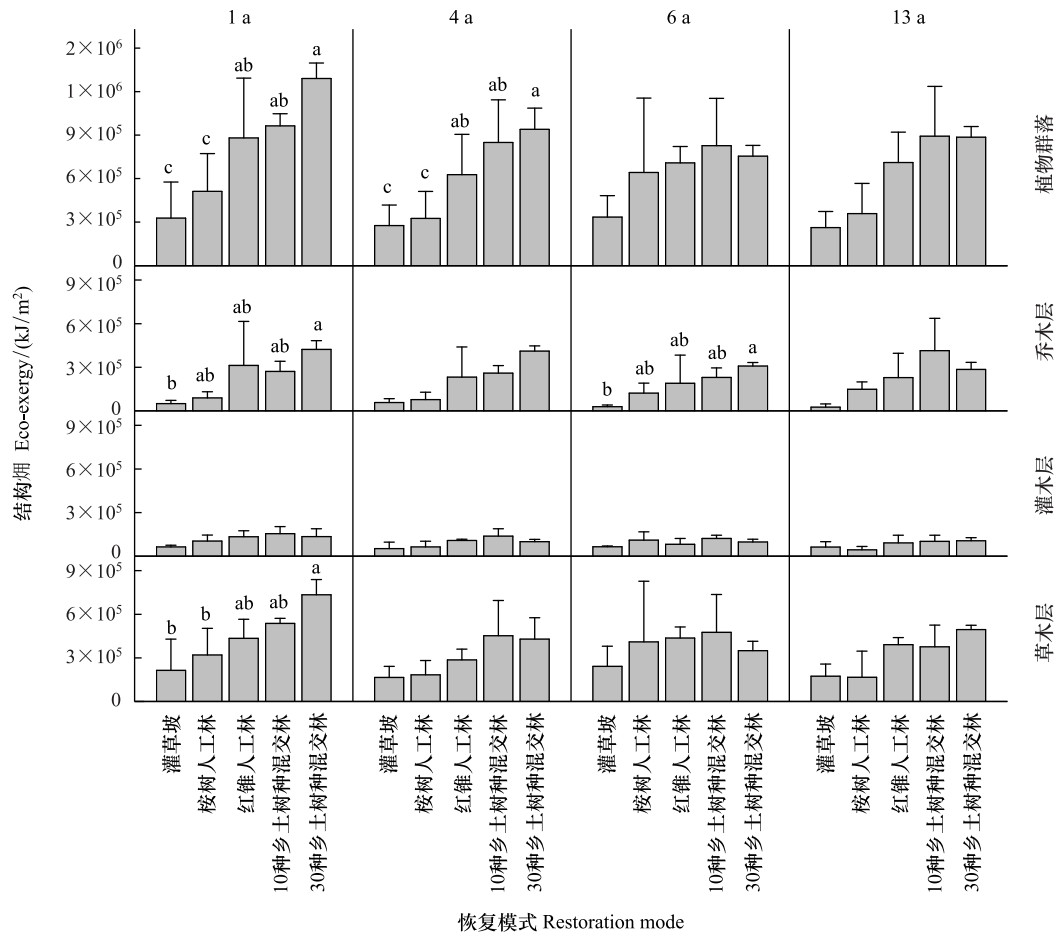


图 11 5 种恢复模式间植物群落结构动态比较

Fig.11 Dynamic comparison of plant community specific eco-exergy among the five restoration modes

3.4 5 种恢复模式土壤理化性状发展动态与比较

研究期间,5 种恢复模式土壤酸碱度(pH)、含水量(SMC)、有机碳含量(SOC)、全氮含量(TN)和碳/氮比(C/N)均呈现(波动)上升趋势。13 龄时,5 种恢复模式的 SMC 均显著高于其各自在 1 龄时的水平;两个混交林和自然恢复灌草坡的土壤 pH 显著高于其各自在 1 龄时的水平。5 种恢复模式的 SOC 均在 1—4 龄期间略有下降,而后快速提升;6 龄时除 EU 外的 4 种恢复模式 SOC 均显著高于其各自在 4 龄时的水平;之后 SOC 的增长速度放慢甚至下降;13 龄时 CM 的 SOC 已与其 1—4 龄的水平无显著差异,EU 的 SOC 呈现出与两种混交林相似的变化趋势,但差异不显著。研究期间,只有 30NS 的土壤 TN 在 13 龄时显著高于其 4 龄的水平,只有 CM 的土壤 C/N 在 13 龄时显著高于其 1—6 龄的水平;其他模式的土壤 TN 和 C/N 均无显著变化。红锥纯林的土壤 C/N 在 13 龄时显著高于其 1—6 龄时的水平。整个研究期间,5 种恢复模式间土壤 pH、含水量、有机碳与碳氮比均无显著差异。13 龄时,只有 10NS 的土壤全氮(TN)显著高于 SH 和 CM。

3.5 植物群落结构与生物热力学健康水平和土壤因子间的相关关系

RDA 分析结果显示,在 1—6 龄时各层植物群落结构和生物热力学健康水平与土壤环境因子间无显著相关关系。但随着时间的推移,土壤环境数据的解释度由 1 龄时的 73.3% 上升至 13 龄时的 82.0%,植被与土壤间的相关关系逐步建立(图 13)。13 龄时的冗余分析结果表明,各层植物群落结构和生物热力学健康水平与土壤环境因子接近显著相关关系($P < 0.1$),且第一轴解释了 54.7% 的方差变异,第二轴解释了 27.3% 的方差变异;进一步分析结果表明,SOC 对地上群落结构方差变化的贡献最大且达到显著水平($F = 2.713, P = 0.042$)。

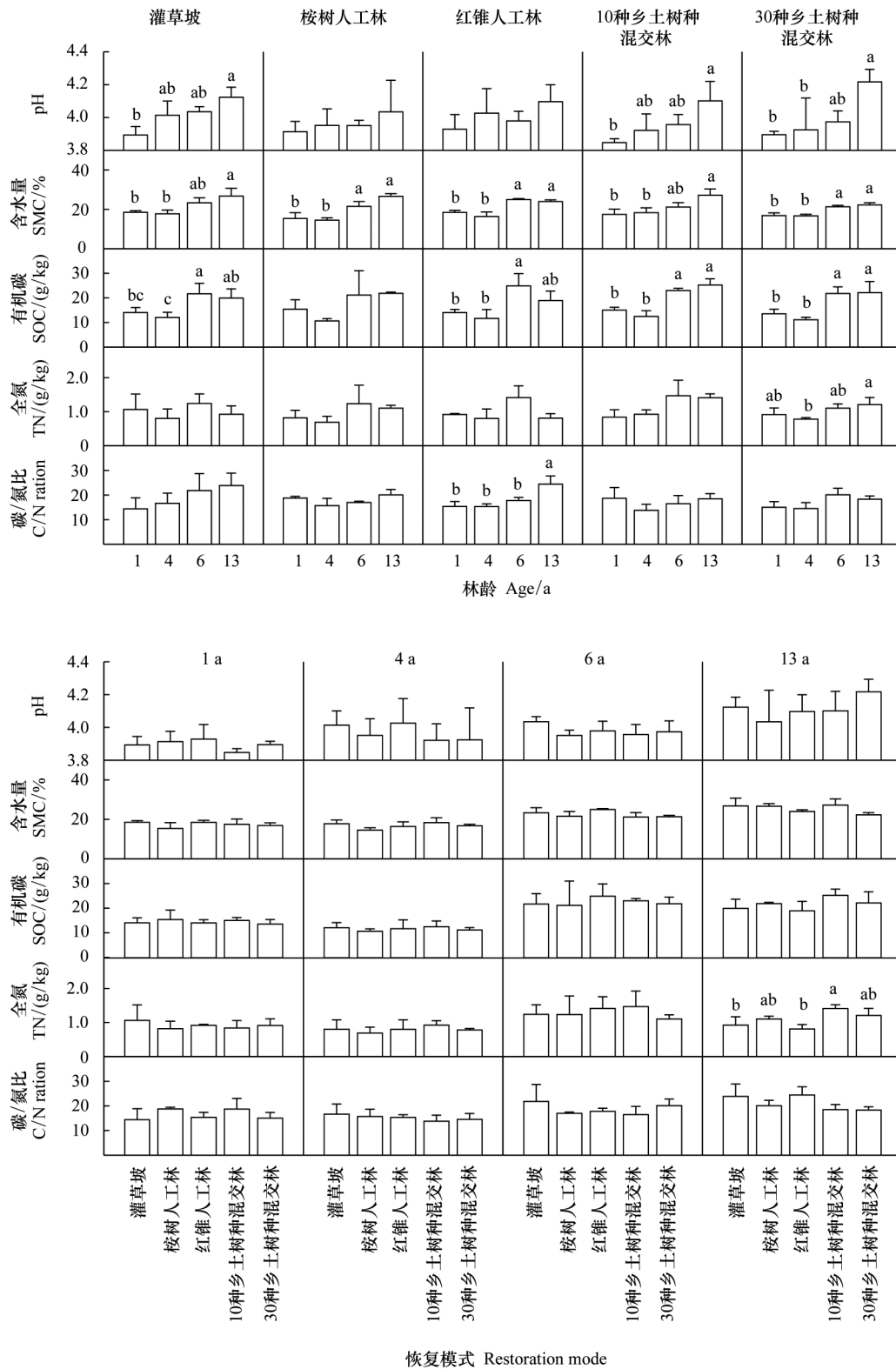


图 12 5 种恢复模式土壤理化性质

Fig.12 Soil properties of the five restoration modes

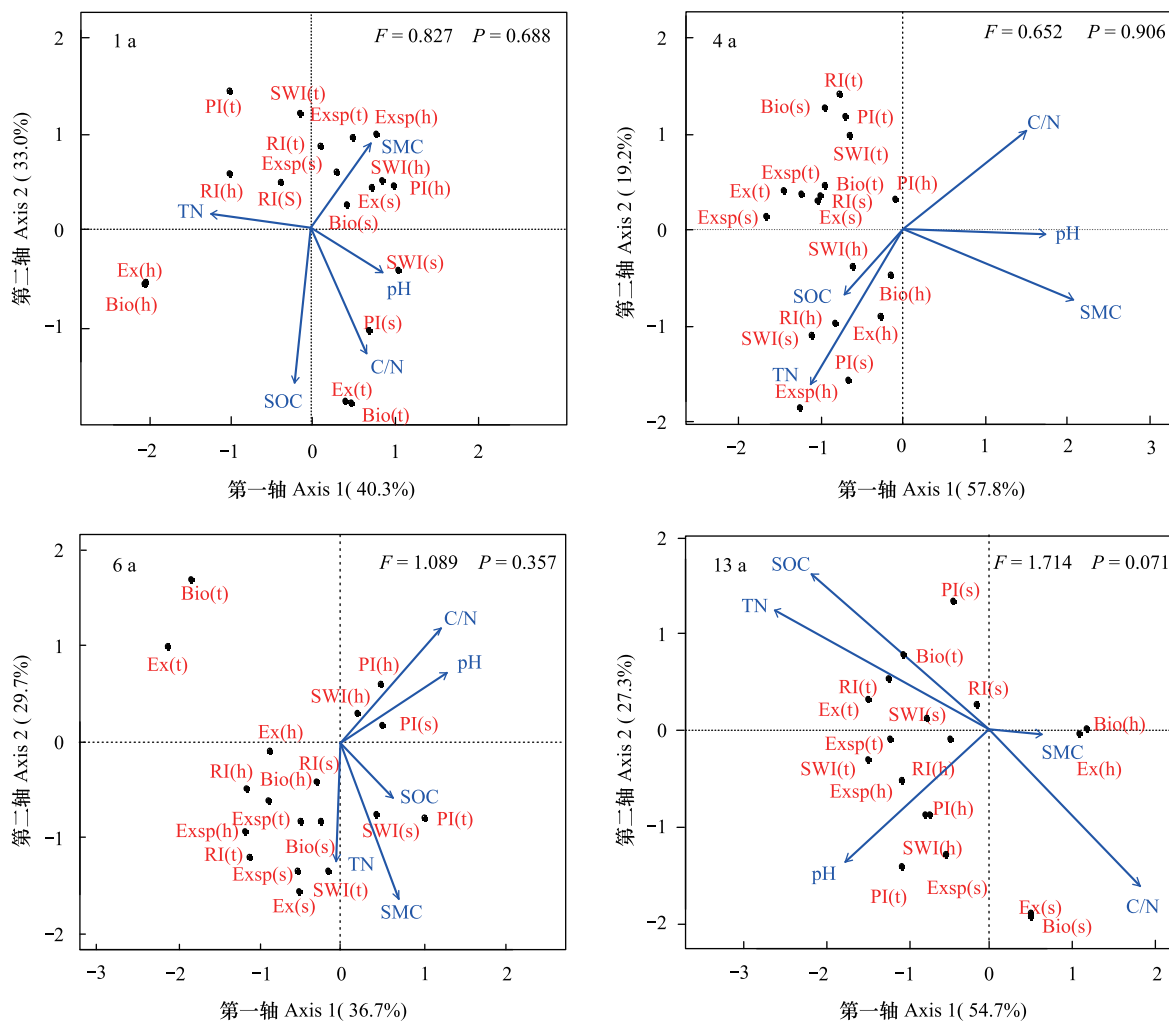


图 13 不同林龄植物群落结构和生物热力学健康水平与土壤理化因子间的冗余分析(RDA)

Fig.13 Redundancy analysis results of plant community structures, bio-thermodynamic health states and soil properties at different forest age

RI: 丰富度指数 species richness; PI: Pielou 指数 Pielou index; SWI: Shannon-Wiener 指数 Shannon-Weiner index; Bio: 生物量 biomass, Ex: 生态焓 eco-exergy, Exsp: 结构焓 specific eco-exergy, SMC: 土壤含水量 soil moisture content; SOC: 土壤有机碳 soil organic carbon; TN: 全氮 total nitrogen content

4 讨论

退化生态系统自然恢复是一种被动的恢复策略^[25],通常需要经过漫长的发展历程,而利用人工林恢复模式则可在较短时间内促进植被生长与生物量累积^[26-27]。本研究结果表明,研究期间 5 种植被恢复模式的生物量均呈波动增长趋势(图 2);且相对于自然恢复模式灌草坡,4 种人工林均可有效加速植被的恢复进程。纯桉林在生长初期生物量累积方面的优势更为明显,在 4 龄时显著高于同龄的 30 种乡土树种混交林与红锥纯林。有研究表明,以桉树为代表的速生先锋种在酸性或不肥沃土壤上具有高度适应性,可在人为启动后快速恢复地上生物量^[28],但随着林龄的增加具有明显的自疏现象,这将导致其生物量在后期发展过程中增长放缓,甚至可能出现负增长^[29];而相比纯林,混交林也可产生相似或更高的生物量^[30-31]。本研究中外来先锋种尾叶桉的速生性使其生物量在 6 龄时已显著高于其自身 1 龄时的水平,但后劲不足,在 6—13 龄间增长速度放缓;相反,乡土种人工林生物量增长表现出前慢后快的特征,且两个混交林优于红锥纯林(图 2)。到 13 龄

时,两个乡土树种混交林生物量已与外来种桉树纯林无显著差异,且 10NS 已超越 EU(图 3),由此说明多树种混交有助于提高人工林发展后期的及生物量。

大量研究表明,混交林营造被认为是加速生物多样性、系统稳定性恢复的有效手段^[32-35]。与前人的研究结果一致,本研究发现 5 种恢复模式在 13 年间植物群落物种多样性整体表现为混交林>纯林>对照灌草坡的规律(图 6,图 7)。但是,与生物量的正向发展趋势不同,5 种恢复模式植物群落物种多样性(物种丰富度、Shannon-Wiener 指数、Pielou 均匀度指数)在研究期间均呈波动下降趋势。

1 龄时,30 NS 物种多样性在所有人工林最高,但发展到 13 龄时,30NS 物种多样性不仅显著低于其在 1 龄时的水平(图 4,图 5),而且在 Shannon-Wiener 指数、均匀度指数方面略低于 10NS;除此以外,10NS 的 Shannon-Wiener 指数、Pielou 均匀度指数均显著高于 SH,且其 Pielou 均匀度显著高于 EU(图 7)。Yu 等在广东鹤山的长期定位研究发现,除物种丰富度外,遗传多样性也与混交林群落生物量稳定性显著正相关;而且优势种的特性对于系统的稳定性有着重要影响^[35]。因此,营造乡土树种混交林是加速植被恢复的有效措施,但并不是起始物种丰富度越高越好^[36],混交林遗传多样性和优势树种的选取亦是需要谨慎考虑的问题。

5 种植被恢复模式的植物群落生态熵在 13 年间均呈现(波动)上升的趋势;且除 SH 外,其他 4 种人工林恢复模式的群落生态熵均在 13 龄时显著高于其在 1 龄时的水平(图 8)。由此可见,南亚热带丘陵荒坡自然恢复系统以及人工林恢复系统共同遵循生态熵最大化假说,朝着增强自身稳定性的方向发展,且人工林健康水平恢复得更快,这与李浩等^[19]与 Lu 等^[20-21]的研究结果类似。5 种植被恢复模式间的横向动态比较结果显示,研究期间两种混交林生态熵显著高于两种纯林,而两种纯林显著高于灌草坡(图 10);这一结果与 Lu 等的研究结果相一致^[20]。

另外,本研究期间各恢复模式植物群落生态熵波动上升的同时还伴随着物种多样性和结构熵的波动下降(图 4,图 9)。这一结果从生物热力学角度验证了彭少麟^[36]高物种多样性并不意味着高稳定性的观点的同时,表明 1—13 龄间各恢复模式植物群落生物热力学自组织和健康水平的提升主要归因于植被生物量的发展,而不是物种结构变化导致的物种多样性和单位生物量中遗传信息含量的增加。Lu 等的研究发现,11—26 龄间南亚热带 3 种人工林植物群落生态熵持续上升,并因群落优势种的更替而发生波动;这个过程中群落物种丰富度有所增加,但结构熵没有显著变化^[21]。联立本研究结果可知,人为启动南亚热带人工林在近 30 年的发展进程中会遵循生态熵最大化假说,群落生态熵因生物量的波动增长而增长,但如果没有林分改造等人为管理介入,群落生态熵不会随物种的自然更替而有显著提升。

地上生物量与地下土壤库的互动与非同步发展是植被恢复与演替过程中的常态^[9,37-38]。有研究发现,20 龄时南亚热带自然恢复灌草坡土壤中的 SOC、水解氮和有效钾等营养元素已基本恢复到同地带顶级森林群落的水平,而地上植被仍处于草本和灌丛占优势的低生物多样性阶段^[39]。另外,在长时期尺度上混交乡土人工林的土壤全碳、全氮、全磷以及速效磷含量显著高于纯桉林与裸荒地^[40]。本研究结果显示,研究期间 5 种恢复模式土壤 pH、SMC、SOC、TN、C/N 均呈波动上升趋势,至 13 龄时 5 种恢复模式的 SMC,两个混交林的 SOC 和 pH,自然恢复灌草坡的土壤 pH,以及红锥纯林的土壤 C/N 均已显著高于其各自 1 龄时的水平(图 12)。而 5 种恢复模式相比,13 龄时,只有 10NS 土壤全氮显著高于 CM 与 SH,5 种植被恢复模式的土壤 pH、SMC、SOC 与土壤 C/N 均无显著差异(图 12)。RDA 结果显示,研究期间土壤理化性状对地上植被结构与健康水平的解释度由 1 龄时的 73.3% 上升至 13 龄时的 82.0%;13 龄时,只有 SOC 与地上植物群落结构与生物热力学健康指标间的相关关系已达到显著水平(图 13)。综合上述研究结果,本研究认为植被与土壤间互作关系的建立是一个长期的过程;植物群落结构改变对土壤理化性状的差异性影响难以短期内有所显现。

5 结论

研究量化分析了 3 种乡土树种人工林植物群落结构、健康水平与土壤理化性状在 1—13 龄间的发展规律,并与外来种桉树人工纯林与自然恢复灌草坡进行对比,旨在为粤港澳大湾区退化生态系统的修复及管理

提出建议。主要结论如下:

(1) 1—13 龄间, 3 种乡土树种人工林与尾叶桉纯林和自然恢复灌草坡的植物群落结构、生物热力学健康及植被与土壤间的关系均遵循相似的动态规律, 但在节率上有所差异。研究期间, 5 种恢复模式植物群落的生物量和生态熵呈波动上升趋势, 但物种多样性与结构熵则呈(波动)下降趋势, 表明各群落发展进入物种更新的瓶颈期, 应考虑在林分改造中适当引入遗传信息含量较高的森林演替中晚期物种, 促进群落的正向演替与发展。

(2) 相对而言, 混交林在生物量、物种多样性和群落生物热力学健康水平的恢复方面均优于纯林, 而纯林又优于自然恢复灌草坡; 但乡土树种人工林起始物种丰富度并不是越高越好。13 龄时, 10 种乡土树种混交林的生物量、群落多样性水平(Shannon-Wiener 指数与 Pielou 均匀度指数)以及生物热力学健康水平(生态熵)和土壤总氮含量均优于 30 种乡土树种混交林。

(3) 植被与土壤间互作关系的建立是一个长期的过程; 人工林恢复模式可有效加速植物群落的发展, 但对土壤理化性状的差异性影响难以短期内有所显现。研究期间植被与土壤间的相关关系逐步建立, 但 13 龄时, 只有土壤有机碳含量与地上植被结构与生物热力学健康指标建立起了显著的相关关系。除了 13 龄时 10 种乡土树种混交林的土壤全氮含量显著高于红锥纯林与自然恢复灌草坡外, 整个研究期间, 5 种恢复模式间的土壤 pH、含水量、有机碳与碳氮比均无显著差异。

参考文献(References):

- [1] 王文静, 韩宝龙, 郑华, 欧阳志云. 粤港澳大湾区生态系统格局变化与模拟. 生态学报, 2020, 40(10): 3364-3374.
- [2] Peng S L, Hou Y P, Chen B M. Vegetation restoration and its effects on carbon balance in Guangdong province, China. Restoration Ecology, 2009, 17(4): 487-494.
- [3] 任海, 陆宏芳, 李意德, 温远光. 植被生态系统恢复及其在华南的研究进展. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(5): 469-480.
- [4] 任海, 刘庆, 李凌浩. 恢复生态学导论(第二版). 北京: 科学出版社, 2008: 1-10.
- [5] 余作岳, 彭少麟. 热带亚热带退化生态系统植被恢复生态学研究. 广州: 广东科技出版社, 1996: 1-266.
- [6] 周厚诚, 任海, 彭少麟. 广东南澳岛植被恢复过程中的群落动态研究. 植物生态学报, 2001, 25(3): 298-305.
- [7] Zhang C L, Li X W, Chen Y Q, Zhao J, Wan S Z, Lin Y B, Fu S L. Effects of *Eucalyptus* litter and roots on the establishment of native tree species in *Eucalyptus* plantations in South China. Forest Ecology and Management, 2016, 375: 76-83.
- [8] 易绮斐, 刘东明. 鹤山植物志. 武汉: 华中科技大学出版社, 2013.
- [9] Chen Y Q, Liu Z F, Rao X Q, Wang X L, Liang C F, Lin Y B, Zhou L X, Cai X A, Fu S L. Carbon storage and allocation pattern in plant biomass among different forest plantation stands in Guangdong, China. Forests, 2015, 6(3): 794-808.
- [10] 陈富强, 罗勇, 李清湖. 粤东地区森林灌木层优势植物生物量估算模型. 中南林业科技大学学报, 2013, 33(2): 5-10.
- [11] Spellerberg I F, Fedor P J. A tribute to Claude-Shannon (1916-2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the 'Shannon-Wiener' Index. Global Ecology and Biogeography, 2003, 12(3): 177-179.
- [12] Jørgensen S E, Mejer H. Ecological buffer capacity. Ecological Modelling, 1977, 3(1): 39-45, 47-47, 49-49, 51-51, 53-61.
- [13] Jørgensen S E, Mejer H. A holistic approach to ecological modelling. Ecological Modelling, 1979, 7(3): 169-189.
- [14] Jørgensen S E, Nielsen S N, Mejer H. Emergy, environ, exergy and ecological modelling. Ecological Modelling, 1995, 77(2/3): 99-109.
- [15] Jørgensen S E. Description of aquatic ecosystem's development by eco-exergy and exergy destruction. Ecological Modelling, 2007, 204(1/2): 22-28.
- [16] Jørgensen S E. Ecosystem services, sustainability and thermodynamic indicators. Ecological Complexity, 2010, 7(3): 311-313.
- [17] Chen Q, Zhao Q, Chen P M, Lu H F. Effect of exotic cordgrass, *Spartina alterniflora*, on the eco-exergy based thermodynamic health of the macrobenthic faunal community in mangrove wetlands. Ecological Modelling, 2018, 385: 106-113.
- [18] Linares M S, Callisto M, Marques J C. Thermodynamic based indicators illustrate how a run-of-river impoundment in neotropical savanna attracts invasive species and alters the benthic macroinvertebrate assemblages' complexity. Ecological Indicators, 2018, 88: 181-189.
- [19] 李浩, 曾宪曙, 陆宏芳. 基于生态熵(Eco-exergy)的鹤山红木荷人工林群落结构发展动态. 生态环境学报, 2012, 21(11): 1822-1829.
- [20] Lu H F, Wang Z H, Campbell D E, Ren H, Wang J. Emergy and eco-exergy evaluation of four forest restoration modes in southeast China. Ecological Engineering, 2011, 37(2): 277-285.
- [21] Lu H F, Fu F Y, Li H, Campbell D E, Ren H. Eco-exergy and emergy based self-organization of three forest plantations in lower subtropical China. Scientific Reports, 2015, 5(1): 15047.
- [22] Jørgensen S E, Nielsen S N. Application of exergy as thermodynamic indicator in ecology. Energy, 2007, 32(5): 673-685.
- [23] Fonseca J C, Marques J C, Paiva A A, Freitas A M, Madeira V M C, Jørgensen S E. Nuclear DNA in the determination of weighing factors to estimate exergy from organisms biomass. Ecological Modelling, 2000, 126(2/3): 179-189.
- [24] 龚艳宾. 天然阔叶红松林下植被物种多样性及生物量研究. 北京: 北京林业大学, 2016: 39-41.

- [25] Trujillo-Miranda A L, Toledo-Aceves T, López-Barrera F, Gerez-Fernández P. Active versus passive restoration: recovery of cloud forest structure, diversity and soil condition in abandoned pastures. *Ecological Engineering*, 2018, 117: 50-61.
- [26] Parrotta J A. Productivity, nutrient cycling, and succession in single- and mixed-species plantations of *Casuarina equisetifolia*, *Eucalyptus robusta*, and *Leucaena leucocephala* in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, 1999, 124(1): 45-77.
- [27] Parrotta J A, Turnbull J W, Jones N. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management*, 1997, 99(1/2): 1-7.
- [28] Amazonas N T, Forrester D I, Silva C C, Almeida D R A, Rodrigues R R, Brancalion P H S. High diversity mixed plantations of *Eucalyptus* and native trees: an interface between production and restoration for the tropics. *Forest Ecology and Management*, 2018, 417: 247-256.
- [29] 任海, 李志安, 申卫军, 余作岳, 彭少麟, 廖崇惠, 丁明懋, 邬建国. 中国南方热带森林恢复过程中生物多样性与生态系统功能的变化. *中国科学 C 辑 生命科学*, 2006, 36(6): 563-569.
- [30] Ghorbani M, Sohrabi H, Sadati S E, Babaei F. Productivity and dynamics of pure and mixed-species plantations of *Populus deltoids* Bartr. ex Marsh and *Alnus subcordata* C. A. Mey. *Forest Ecology and Management*, 2018, 409: 890-898.
- [31] Redondo-Brenes A, Montagnini F. Growth, productivity, aboveground biomass, and carbon sequestration of pure and mixed native tree plantations in the Caribbean lowlands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 2006, 232(1/3): 168-178.
- [32] Carnevale N J, Montagnini F. Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *Forest Ecology and Management*, 2002, 163(1/3): 217-227.
- [33] Vaz A S, Honrado J P, Lomba A. Replacement of pine by eucalypt plantations: Effects on the diversity and structure of tree assemblages under land abandonment and implications for landscape management. *Landscape and Urban Planning*, 2019, 185: 61-67.
- [34] Kelly M J. The role of species mixtures in plantation forestry. *Forest Ecology and Management*, 2006, 233(2-3): 195-204.
- [35] Yu Q S, Rao X Q, Chu C J, Liu S P, Lin Y B, Sun D, Tan X P, Hanif A, Shen W J. Species dominance rather than species asynchrony determines the temporal stability of productivity in four subtropical forests along 30 years of restoration. *Forest Ecology and Management*, 2020, 457: 117687.
- [36] 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学. 北京: 科学出版社, 1996: 137-141.
- [37] Li L J, Lu H F, Tilley D R, Ren H, Shen W J. The maximum empower principle: an invisible hand controlling the self-organizing development of forest plantations in south China. *Ecological Indicators*, 2013, 29: 278-292.
- [38] Zhou G Y, Liu S G, Li Z A, Zhang D Q, Tan X L, Zhou C Y, Mo J M. Old-growth forests can accumulate carbon in soils. *Science*, 2006, 314(5804): 1417.
- [39] 任海, 杜卫兵, 王俊, 余作岳, 郭勤峰. 鹤山退化草坡生态系统的自然恢复. *生态学报*, 2007, 27(9): 3593-3600.
- [40] 张静. 南亚热带森林丛枝菌根真菌资源及其对土壤有机碳的影响. *中国科学院华南植物园*, 2018: 20-21.