

# 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

宋同清<sup>1,2\*</sup> 彭晚霞<sup>1,2</sup> 曾馥平<sup>1,2</sup> 王克林<sup>1,2</sup> 曹洪麟<sup>3</sup> 李先琨<sup>4</sup>  
覃文更<sup>5</sup> 谭卫宁<sup>5</sup> 刘璐<sup>1,2</sup>

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, 广西环江 547100)

3 (中国科学院华南植物园, 广州 510650)

4 (广西壮族自治区、中国科学院广西植物研究所, 桂林 541006)

5 (广西壮族自治区木论国家级自然保护区管理局, 广西环江 547200)

**摘要:** 不同退化程度石漠化生态重建的关键是恢复植被, 提高土地生产力。本文基于动态监测样地(200 m × 40 m)植被的全面调查, 研究了喀斯特峰丛洼地人工林、次生林和原生林3类典型森林群落木本植物的组成与生物多样性特征。结果表明, 3类森林的物种组成分别为26科52属65种、33科68属100种和43科91属123种, 常绿物种分别占41.54%、47.00%和52.85%; 科、属、种和生活型组成复杂, 优势科或种明显, TWINSpan分类第3级水平上可分别划分为8、9和8个群落类型。原生林多样性和结构性指标均高于人工林和次生林, 人工林的Shannon-Wiener指数、Simpson指数、均匀度、冠幅、胸径和树高均高于次生林, 而种类、密度和盖度则低于次生林。不同类型森林群落特征不同, 应采取相应的经营策略。

**关键词:** 物种组成, 生活型, 群落结构, 多样性

## Community composition and biodiversity characteristics of forests in Karst cluster-peak-depression region

Tongqing Song<sup>1,2\*</sup>, Wanxia Peng<sup>1,2</sup>, Fuping Zeng<sup>1,2</sup>, Kelin Wang<sup>1,2</sup>, Honglin Cao<sup>3</sup>, Xiankun Li<sup>4</sup>, Wengeng Qin<sup>5</sup>, Weining Tan<sup>5</sup>, Lu Liu<sup>1,2</sup>

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

2 Huanjiang Observation and Research Station of Karst Ecosystem, Chinese Academy of Sciences, Huanjiang, Guangxi 547100

3 South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

4 Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006

5 Mulun Administration of National Nature Reserve, Guangxi, Huanjiang 547200

**Abstract:** To explore the spatio-temporal distributional patterns of the vegetation in a Karst cluster-peak-depression region, we investigated the species composition and diversity characteristics of three forests inside 200 m × 40 m dynamic monitoring plots in Huanjiang County of Guangxi. Results showed that plant communities changed from plantation to secondary forest to primary forest with increasing diversity associated with reduced disturbance intensity. We recorded 65 woody species belonging to 26 families and 52 genera, 100 woody species belonging to 33 families and 68 genera, and 123 woody species belonging to 43 families and 91 genera in the plantation, secondary, and primary forests, respectively. Evergreens accounted for 41.5%, 47.0%, and 52.9% of species in the plantation, secondary, and primary forests, respectively. Meanwhile, the families characterized with one species accounted for 39.46%, 36.36%, and 53.66% of the total families in the plantation, secondary, and primary forests, respectively. The dominant families and spe-

收稿日期: 2010-01-07; 接受日期: 2010-06-08

基金项目: 中国科学院西部行动计划(KZCX2-XB2-08)、国家自然科学基金(No. 30970508)、国家科技支撑计划(2009BAD6B008)和中国科学院西部之光博士资助项目

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: songtongq@163.com

cies with an *IV* (importance value) > 10.00 numbered 6 families and 6 species (23.1% and 9.2% of total), 6 families and 5 species (18.1% and 5%), and 10 families and 7 species (23.3% and 5.7%) in the plantation, secondary, and primary forests, respectively. While the proportions of these *IVs* were up to 76.1% and 65.2%, 81.0% and 66.2%, and 64.4% and 32.5% of the sum *IVs* of respective families and species in the corresponding forests. Two-way indicator species analysis (TWINSPAN) divided the plantation, secondary forest, and primary forest into 8, 9, and 8 community groups at the third level, respectively. Diversity and structure indices were significantly higher in the primary forest than in the plantation and secondary forests, except for crown breadth and Simpson index in the plantation. The values of Simpson index and evenness in the plantation were highly significantly higher than in the secondary forest. And the values of density and coverage in the plantation were highly significantly lower than in the secondary forest. Thus, variable disturbance intensity resulted in variation in communities' composition and diversity characteristics in these forests. Our results may be informative for choosing forest management strategies in the Karst cluster-peak-depression region.

**Key words:** forest types, species composition, community structure, diversity, Karst cluster-peak-depression region

生态系统退化的内因取决于系统本身的自然属性,而人类直接或间接的干扰是加速其退化的驱动力(张惠远等, 1999; Tuyet, 2001)。我国西南喀斯特地区是中国四大生态环境脆弱区之一(袁道先, 1997; 彭晚霞等, 2008)。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<sup>2</sup>(蒋忠诚等, 2007)。该区顶极植物群落为亚热带石灰岩常绿落叶阔叶混交林,但强烈的人为干扰使大面积的森林退化成灌丛或草丛,生物多样性丧失,生境质量下降,部分地段完全石漠化(曾馥平等, 2007),且这种快速退化的总体态势并没有得到有效控制(王世杰和李阳兵, 2007),一直以来是喀斯特地区生态治理与重建的难点(中国科学院学部, 2003)。

自20世纪80年代中期对这一区域采取一系列环境保护措施后,人为干扰显著减少,植被得到了缓慢恢复,沿强、中、弱干扰递减梯度形成了综合治理人工林、自然恢复次生林和自然保护原生林3类典型森林生态系统。为了解不同森林类型的演替规律,长期监测其生物、土壤、气候等指标,优化设计不同退化程度石漠化植被的恢复方案,尽快扭转当前的石漠化趋势,保障该区域生态经济的可持续发展,中国科学院亚热带农业生态研究所2007年建立了3类典型森林生态系统动态监测样地,并进行了全面系统的植被调查,收集了丰富的实测数据。本文运用群落生态学原理探讨了喀斯特峰丛洼地森林群落物种组成、类型、结构和物种多样性等

特征的变化,提出了因地制宜的森林经营策略,为深入探明不同森林的生态服务功能、制定科学管理措施提供依据。

## 1 研究区自然概况

研究区选择在广西环江毛南族自治县(全国石漠化综合治理县), 107°51'–108°43'E、24°44'–25°33'N, 最高海拔为1,028.0 m, 属亚热带季风气候区。根据广西环江县气象局1986–2005年20年间的气象观测数据,研究区年平均气温为15.7℃, 1月为10.1℃, 7月为28℃, 历年最低气温为–5.2℃, 无霜期为290 d, 年平均日照时数为1,451 h, 年平均降雨量为1,389.1 mm, 4–9月降雨量占全年的70%, 平均蒸发量为1,571.1 mm, 平均相对湿度为70%。

3类典型森林生态系统动态监测样地均位于该县西南部峰丛洼地集中分布地带,具体为:(I)下南古周重度干扰综合治理人工林:简称古周人工林,1996年实施生态移民50%,山坡中下部实施退耕还林还草措施,山坡上部因地势险要、岩石裸露率高、土被稀少、土层浅薄,全面实行封山育林;(II)大才木莲中度干扰自然恢复次生林:简称木莲次生林,1985年在人为干扰(砍伐、放牧和火烧等)破坏形成的灌草丛基础上实施自然恢复;(III)木论弱度干扰自然保护原生林:简称木论原生林,目前世界上喀斯特地区保存最完好、面积最大的原生林,干扰较轻,1996年定为国家级自然保护区。3类生态系统的气候、地貌、母质、土壤类型、植被区系等区域自

然背景一致, 相互距离≤80 km, 以便于比较。各森林生态系统的基本情况见表1。

## 2 研究方法

### 2.1 样地设置与调查

通过勘查, 2007年在3类生态系统内各选择一个土壤母质和类型基本一致且较规则的坡面和洼地连续体, 按CTFS(Centre for Tropical Forest Science)的标准(Condit, 1995)从洼地向坡顶各建立一块投影面积为200 m × 40 m的动态监测样地, 其中坡面为160 m × 40 m, 洼地为40 m × 40 m。用全站仪将整个样地划分为20个20 m × 20 m样方, 将每个样方用插值法细分为4个10 m × 10 m和16个5 m × 5 m小样方, 以5 m × 5 m的小样方为植被调查单位, 以10 m × 10 m为尺度进行植被特征变化分析。调查时按顺时针挂牌标记每个胸径(DBH)≥1 cm的木本植物个体(DBH ≥ 1 cm的萌生分蘖株按1个个体计), 记录其名称(现场不能确定的物种按编号采集样本请专家鉴定), 测定树木的胸径、树高和冠幅, 注明坐标和植物生长状况(斜生、断顶、倒伏等)。

### 2.2 数据处理与分析

森林群落结构选择密度(株/m<sup>2</sup>)、平均冠幅(m)、盖度(%)、平均胸径(cm)、平均高度(m)等5个指标来测度, 其中盖度的计算方法为所有树木树冠的椭圆形面积之和占地面面积的比例。群落物种多样性采用丰富度、Pielou均匀度指数、Shannon-Wiener指数和Simpson优势度指数来测度, 其中丰富度为样方内物种数目。多样性指数的计算方法如下(马克平

等, 1995):

$$\text{Shannon-Wiener指数: } H = -\sum_{i=1}^S P_i \log P_i \quad (1)$$

$$\text{Pielou均匀度: } E = H/\ln S \quad (2)$$

$$\text{Simpson优势度指数: } D = \sum_{i=1}^S P_i^2 \quad (3)$$

式中,  $S$ 为物种数目,  $P_i$ 为种 $i$ 的相对重要值, 即 $P_i = N_i/N$ ,  $N_i$ 为第 $i$ 个物种的重要值,  $N$ 为所有种的重要值之和, 重要值为相对密度、相对优势度和相对频度之和。

根据各样方所有DBH≥1 cm的木本植物重要值, 采用VESPAN软件包中的TWINSPAN(Hill, 1979)进行分类, 其他数据采用SPSS13.0软件(for Windows)进行分析处理。

## 3 结果

### 3.1 物种组成

#### 3.1.1 科、属、种和生活型组成特点及变化

由表2可知, 古周人工林、木莲次生林和木论原生林的木本植物分别有26科52属65种、33科68属100种、43科91属123种, 常绿物种分别占41.54%、47.00%和52.85%, 属数≥4的科分别有2、5、7科, 物种数≥5的有2、8、8科, 生活型数≥4分别有2、5、5科, 1科1属1种1生活型的有10、12、26科, 分别占总科数的39.46%、36.36%和60.47%。

#### 3.1.2 科和种的重要值组成特点与比较

由表3可知, 古周人工林、木莲次生林、木论原生林中重要值>10.00的科分别有6、6、10科, 分别

表1 广西环江县喀斯特峰丛洼地3类典型森林生态系统基本情况

Table 1 Summary of the three typical forest ecosystems in karst cluster-peak-depression region in Huanjiang County of Guangxi

类型 Type	干扰强度 Disturbance intensity	植被类型 Vegetation type	土壤类型 Soil types	pH	土壤养分 Soil nutrients			
					有机质 Organic matter (g/kg)	全氮 Total N (g/kg)	全磷 Total P (g/kg)	全钾 Total K (g/kg)
(I) 综合治理人工林 Comprehensively managed plantation	强 Strong	人工林、次生林、农田 Plantations, secondary forests, and croplands	石灰土 Limestone	6.78	66.91	4.06	1.02	13.25
(II) 自然恢复次生林 Natural secondary forest	中 Medium	次生林 Secondary forests	石灰土 Limestone	7.69	91.45	4.89	1.33	4.98
(III) 自然保护原生林 Primary forest	弱 Weak	原生林、次生林、人工林 Primary and secondary forests, and plantations	石灰土 Limestone	7.14	118.16	5.61	1.16	5.21

表2 广西环江县喀斯特峰丛洼地3类森林木本植物科、属、种及生活型

Table 2 Number of families, genera, species, and life-forms of woody plants in the three forests in karst cluster-peak-depression region in Huanjiang County of Guangxi

	科 Family	属 Genus	种 Species	常绿乔木 Evergreen tree	常绿灌木 Evergreen shrub	落叶乔木 Deciduous tree	落叶灌木 Deciduous shrub	攀援灌木 Climbing shrub	攀援藤本 Climbing liana	木质藤本 Woody liana
I	26	52	65	15	11	19	11	8	1	0
II	33	68	100	9	24	16	16	15	6	14
III	43	91	123	29	32	37	11	9	1	4

I, II, III表示3类森林生态系统, 见表1。I, II and III stand for the three types of forest ecosystems as in Table 1.

占总科数的23.08%、18.18%和23.25%, 占总重要值的76.06%、81.00%和64.39%; 重要值在1.00–10.00之间的有14、15和21科, 分别占总科数的53.84%、45.45%和48.84%, 占总重要值的22.66%、17.77%和33.58%; 重要值<1.00的有6、12和12科, 占总科数的23.08%、36.36%和27.91%, 占总重要值的1.28%、1.23%和2.03%。

由表3还可看出, 3类森林中重要值>10.00的物种分别有6、5、7种, 占总物种数的9.23%、5.00%和5.69%, 占总重要值的65.16%、66.19%和32.52%; 重要值在1.00–10.00的物种有26、27、55种, 占总物种数的40.00%、27.00%和44.72%, 占总重要值的29.63%、27.37%和61.26%; 重要值<1.00的物种有33、68、61种, 占总物种数的50.77%、68.00%和49.59%, 占总重要值的5.21%、6.43%和6.22%。

3类森林中重要值>10.00的优势科和种的数量差异不大, 占各自总数的比例均很小, 但这些科和种的重要值之和占总重要值的比例均很大。在人工林和次生林中, 建群种明显, 重要值>10.00的优势科和种在原生林中重要值大都处于1.00–10.00之间, 表明这两类森林具备演替为原生林的基础。重要值>10.00的科中属原生林和次生林共有的为大戟科和木犀科, 原生林和人工林共有紫葳科, 次生林和人工林共有漆树科, 3类森林没有重要值>10.00的共有科, 也没有重要值>10.00的共有种, 仅人工林和原生林共有菜豆树(*Radermachera sinica*)。

### 3.2 群落类型

3类森林在TWINSPAN分类第四级水平分别被划分为12、13和14个群落类型, 结合实际生态意义, 均采取第三级水平的划分, 即分别划分为8、9、8个类型(图1A, B, C), 相邻样地属于同种类型的居

多。结合野外调查资料, 发现该水平分类直观体现了植物群落、人为干扰、地形和土壤的综合差异及其相互关系, 分类比较合理。

#### 3.2.1 古周人工林

从图1A来看, 古周人工林4级水平可分别划分为2、4、7、12个群落类型。第一级别的指示种为广西野桐(*Mallotus barbatus* var. *croizatianus*)、菜豆树、板栗(*Castanea mollissima*), 第二级别为抱茎菝葜(*Smilax ocreata*)、香椿(*Toona sinensis*)、粉苹婆(*Sterculia euosma*)、朴树(*Celtis sinensis*)、黄檀(*Dalbergia hupeana*)、白毛长叶紫珠(*Callicarpa longifolia*)和梧桐(*Firmiana platanifolia*), 第三级别为任豆(*Zenia insignis*), 第四级别为任豆、香椿、绢毛羊蹄甲(*Bauhinia* sp.1)、石山樟(*Cinnamomum saxitilis*)、老虎刺(*Carissa spinarum*)。

第三级水平的群落类型有: (1)灰毛浆果楝(*Cipadessa cinerascens*)+石山樟群落, 主要伴生种有白毛长叶紫珠、长叶柞木(*Xylosma longifolium*)和黄檀, 主要分布在比较陡峭的上坡, 人为破坏小; (2)灰毛浆果楝+菜豆树+香椿群落, 常见伴生种有刀果鞍叶羊蹄甲(*Bauhinia brachycarpa*)、斜叶榕(*Ficus tinctoria*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、长叶柞木、老虎筋(*Euphorbia milii*)、鱼藤(*Derris trifoliata*)、杜茎山(*Maesa japonica*)、黄檀、白毛长叶紫珠等, 集中分布在地势比较陡峭的中上坡, 岩石裸露率高, 有一定的人为破坏, 群落结构较复杂; (3)刀果鞍叶羊蹄甲+菜豆树群落, 主要伴生种有灰毛浆果楝、香椿、盐肤木、长叶柞木、杜茎山等, 主要分布在中坡和上坡; (4)菜豆树群落, 主要伴生种有香椿、灰毛浆果楝、任豆、斜叶榕等; (5)香椿+板栗+菜豆树+构树(*Broussonetia papyrifera*)群落, 洼地耕作区往

表3 喀斯特峰丛洼地3类典型森林前20个木本植物科和种的重要值

Table 3 Importance values (IV) of the top 20 families in the three forests in karst cluster-peak-depression region of Guangxi

	科 Family	重要值 IV	种 Species	重要值 IV
综合治理人工林 Comprehensively managed plantation	楝科 Meliaceae	78.469	菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	47.517
	紫葳科 Bignoniaceae	47.517	灰毛浆果楝 <i>Cipadessa cinerascens</i>	39.813
	豆科 Leguminosae	39.383	香椿 <i>Toona sinensis</i>	33.820
	桑科 Moraceae	12.932	刀果鞍叶羊蹄甲 <i>Bauhinia brachycarpa</i>	28.423
	漆树科 Anacardiaceae	12.743	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	12.600
	壳斗科 Fagaceae	10.455	板栗 <i>Castanea mollissima</i>	10.455
	大戟科 Euphorbiaceae	9.450	构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>	6.599
	梧桐科 Sterculiaceae	7.625	斜叶榕 <i>Ficus tinctoria</i>	5.915
	五加科 Araliaceae	6.117	长叶柞木 <i>Xylosma longifolium</i>	5.708
	茜草科 Rubiaceae	5.973	乌口树 <i>Tarenna attenuata</i>	5.474
	刺篱木科 Flacourtiaceae	5.708	任豆 <i>Zenia insignis</i>	5.207
	紫金牛科 Myrsinaceae	5.673	麻楝 <i>Chukrasia tabularis</i>	4.836
	马鞭草科 Verbenaceae	4.136	石山樟 <i>Cinnamomum saxitilis</i>	4.008
	樟科 Lauraceae	4.008	广西密花树 <i>Rapanea kwangsiensis</i>	3.879
	苏木科 Caesalpiniaceae	2.911	白毛长叶紫珠 <i>Callicarpa longifolia</i>	3.278
	榆科 Ulmaceae	2.397	假苹婆 <i>Sterculia lanceolata</i>	2.971
	蔷薇科 Rosaceae	2.210	老虎刺 <i>Carissa spinarum</i>	2.911
	棕榈科 Palmae	1.659	虾公木 <i>Bridelia fordii</i>	2.733
	芸香科 Rutaceae	1.094	粉苹婆 <i>Sterculia euosma</i>	2.723
	木犀科 Oleaceae	1.063	密脉鹅掌柴 <i>Schefflera venulosa</i>	2.341
自然恢复次生林 Natural secondary forest	马鞭草科 Verbenaceae	86.750	黄荆 <i>Vitex negundo</i>	79.743
	大戟科 Euphorbiaceae	85.354	红背山麻杆 <i>Alchornea trewioides</i>	60.811
	八角枫科 Alangiaceae	29.366	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	29.366
	木犀科 Oleaceae	14.554	小叶女贞 <i>Ligustrum quihoui</i>	14.357
	蔷薇科 Rosaceae	12.295	野桐 <i>Mallotus japonicus</i>	10.266
	漆树科 Anacardiaceae	10.948	老虎刺 <i>Carissa spinarum</i>	7.550
	苏木科 Caesalpiniaceae	7.550	石岩枫 <i>Mallotus repandus</i>	7.310
	桑科 Moraceae	6.460	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	6.987
	豆科 Leguminosae	5.607	三对节 <i>Clerodendrum serratum</i>	5.345
	鼠李科 Rhamnaceae	5.055	火棘 <i>Pyracantha fortuneana</i>	5.037
	五加科 Araliaceae	3.837	石山榕 <i>Ficus altissima</i>	4.289
	刺篱木科 Flacourtiaceae	3.700	棠梨 <i>Pyrus calleryana</i>	3.699
	楝科 Meliaceae	3.511	长叶柞木 <i>Xylosma longifolium</i>	3.569
	紫金牛科 Myrsinaceae	3.189	灰毛浆果楝 <i>Cipadessa cinerascens</i>	3.372
	芸香科 Rutaceae	2.434	杜茎山 <i>Maesa japonica</i>	3.189
	梧桐科 Sterculiaceae	2.320	藤漆 <i>Pegia nitida</i>	2.545
	紫葳科 Bignoniaceae	2.119	老虎筋 <i>Euphorbia milii</i>	2.534
	茜草科 Rubiaceae	2.088	团花鸭脚木 <i>Schefflera glomerulata</i>	2.440
	马桑科 Coriariaceae	1.642	苞叶木 <i>Chaydaia rubrinervis</i>	2.438
	荨麻科 Urticaceae	1.492	高粱泡 <i>Rubus lambertianus</i>	2.136
自然保护原生林 Primary forest	大戟科 Euphorbiaceae	33.975	铁榄 <i>Sinosideroxylon pedunculatum</i>	18.496
	紫金牛科 Myrsinaceae	22.432	东女贞 <i>Ligustrum japonicum</i>	15.634
	无患子科 Sapindaceae	20.863	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	14.409
	山榄科 Sapotaceae	18.496	小叶栲树 <i>Koelreuteia minor</i>	12.644
	木犀科 Oleaceae	17.624	欐木 <i>Loropetalum chinense</i>	12.609
	金缕梅科 Hamamelidaceae	17.099	菜豆树 <i>Radermachera sinica</i>	11.244
	杉科 Taxodiaceae	14.409	油竹 <i>Bambusa surrecta</i>	10.510
	榆科 Ulmaceae	13.292	广西密花树 <i>Rapanea kwangsiensis</i>	8.115
	茜草科 Rubiaceae	12.620	杜茎山 <i>Maesa japonica</i>	8.066
	紫葳科 Bignoniaceae	11.244	石岩枫 <i>Mallotus repandus</i>	8.007
	马鞭草科 Verbenaceae	9.491	白毛长叶紫珠 <i>Callicarpa longifolia</i>	7.537
	芸香科 Rutaceae	8.932	粗糠柴 <i>Mallotus philippensis</i>	8.520
	樟科 Lauraceae	8.708	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	6.909
	五加科 Araliaceae	7.026	红背山麻杆 <i>Alchornea trewioides</i>	6.506
	八角枫科 Alangiaceae	6.909	密花树 <i>Rapanea neriifolia</i>	6.251
	漆树科 Anacardiaceae	5.893	朴树 <i>Celtis sinensis</i>	5.916
	桑科 Moraceae	5.437	通脱木 <i>Tetrapanax papyrifera</i>	5.207
	豆科 Leguminosae	4.875	掌叶木 <i>Handeliendron bodinieri</i>	4.976
	柿科 Ebenaceae	4.797	厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	4.650
	壳斗科 Fagaceae	4.730	小叶山柿 <i>Diospyros dumetorum</i>	4.540

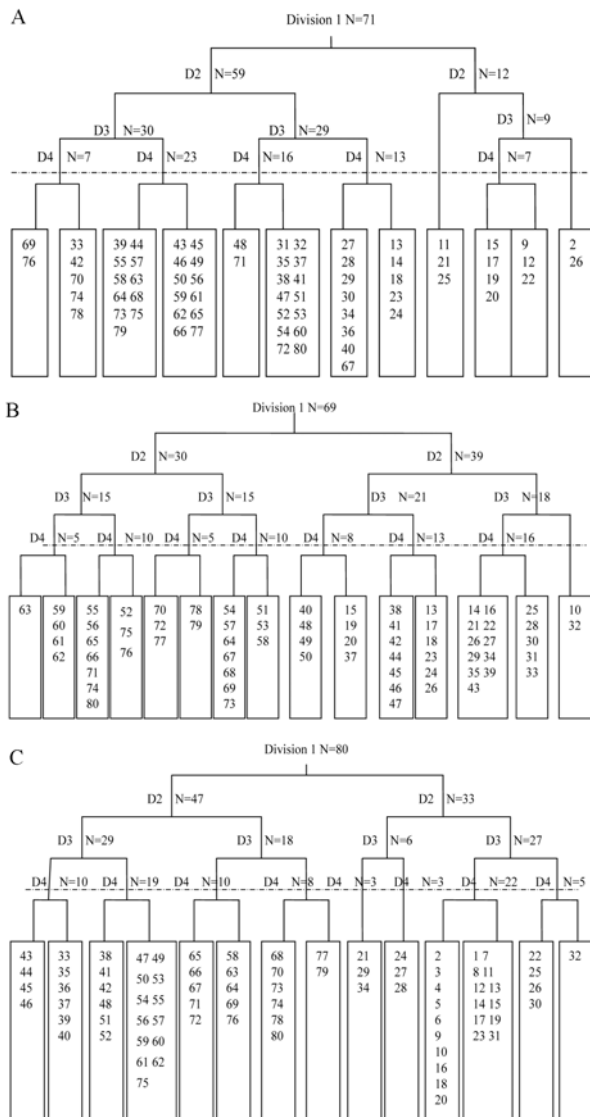


图1 古周(A)、木莲(B)和木论(C)3个典型森林各80个样方的乔木层TWINSpan分类图

Fig. 1 Dendrogram of the TWINSpan classification in tree layer of 80 sampling plots in (A) Guzhu, (B) Mulian and (C) Mulun in Huanjiang County of Guangxi.

坡地过渡地带(即农作物向人工经济林过渡地带), 人类活动频繁, 属退耕还林区域; (6)板栗群落, 伴生树种为菜豆树、构树, 主要分布在坡麓处, 林分简单, 树木矮化; (7)构树群落, 伴生种有柑橘(*Citrus reticulata*)和枇杷(*Eriobotrya japonica*), 属退耕还林区域, 林分简单; (8)农业耕作区, 分布在洼地, 没有DBH $\geq$ 1 cm木本植物(故在图中没有显示), 土层较厚, 平时主要种植黄豆(*Glycine max*)、红薯(*Ipomoea batatas*)、玉米(*Zea mays*)等农作物。

### 3.2.2 木莲次生林

从图1B来看, 木莲次生林4级水平可分别划分为2、4、8、15个群落类型。第一级别以广西野桐、盐肤木、小叶女贞(*Ligustrum quihoui*)、三对节(*Clerodendrum serratum*)和红背山麻杆(*Alchornea trewioides*)为指示种将坡上和坡下植物划分开来; 第二级别的指示种有长叶柞木、石岩枫(*Mallotus repandus*)和红背山麻杆; 第三级别为小叶女贞、冻绿(*Rhamnus utilis*)、老虎筋、棠梨(*Pyrus calleryana*)和杜茎山; 第四级别为黄荆(*Vitex negundo*)。

第三级水平的群落类型有: (1)广西野桐+马桑(*Coriaria nepalensis*)群落, 伴生有藤漆(*Pegia nitida*)、老虎筋等, 分布在坡中上部, 地势陡峭, 受干扰较严重, 土壤较干燥, 植物以旱生植物为主; (2)黄荆+三对节群落, 主要伴生种有长叶柞木、广西野桐、八角枫(*Alangium chinense*)等, 主要分布在坡上部, 植被自然恢复较好, 出现了灰毛浆果楝、苞叶木(*Chaydaia rubrinervis*)等原生性较强的物种; (3)石岩枫+粉苹婆群落, 主要伴生种有龙须藤(*Bauhinia championi*)、三对节等, 分布在坡中上部; (4)广西野桐+八角枫+红背山麻杆群落, 主要伴生种有黄荆、老虎筋等, 主要分布在坡中上部, 地势较陡峭; (5)黄荆+小叶女贞+八角枫群落, 杜茎山、金樱子(*Fructus rosae*)为主要伴生种, 主要分布在坡中下部; (6)黄荆+小叶女贞+八角枫群落, 盐肤木、火棘(*Pyracantha fortuneana*)、金樱子和老虎筋为主要伴生种, 主要分布在坡的中下部位, 植被由藤刺灌丛向灌丛发展; (7)黄荆+盐肤木+棠梨群落, 伴生种有小叶女贞、八角枫、冻绿、火棘等, 分布在坡脚和坡中, 林分郁闭度高, 湿度较大; (8)黄荆/火棘群落, 分布在坡脚处, 林分单一, 曾经受人类干扰比较大, 耐贫瘠与分蘖数量多是植被应付干扰的生活对策, 其他木本植物很难入侵, 处于森林植被演替的初级阶段; (9)白茅(*Imperata cylindrica*)+蔓生莠竹(*Microstegium vagans*) + 斑茅(*Saccharum arundinaceum*)群落, 群落内没有DBH $\geq$ 1 cm木本植物(故在分类图中没有显示), 分布在洼地, 环境湿润, 植物多为喜湿、喜光等禾本科草本植物。

### 3.2.3 木论原生林

从图1C来看, 木论原生林4级水平可分别划分为2、4、8、14个群落类型。第一级别以铁榄(*Sinosideroxylon pedunculatum*)、八角枫、杜茎山、东女贞

(*Ligustrum japonicum*)和红背山麻杆为指示物种将原生性较强的森林和次生林划分开来; 第二级别的指示种为白毛长叶紫珠、云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)、卵果海桐(*Pittosporum ovoideum*)、通脱木(*Tetrapanax papyriferum*)和朴树; 第三级别为杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*)和八角枫; 第四级别为通脱木、小叶栎树(*Koelreuteia minor*)、小叶山柿(*Diospyros dumetorum*)、密花树(*Rapanea neriifolia*)、榔榆(*Ulmus parvifolia*)、铁榄和东女贞。

第三级水平的群落类型有: (1)通脱木+铁榄+东女贞群落, 主要伴生种有波叶山黄皮(*Murraya euchretifolia*)、虾公木(*Bridelia fordii*)、乌口树(*Tarenna attenuata*)、掌叶木(*Handeliendron bodinieri*)、香楠(*Aidia canthioides*)、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)、密榴木(*Milium chunii*)等, 主要分布在坡中下部, 人为破坏较轻, 原生性较强, 主要由一些较喜湿润和耐荫性强的树木组成; (2)东女贞+铁榄+小叶栎树+小叶山柿群落, 主要伴生种有九里香(*Murraya exotica*)、广西密花树(*Rapanea kwangsiensis*)、密花树、榔榆等, 主要分布在中上坡, 原生性强; (3)朴树+广西密花树+铁榄群落, 伴生种有

东女贞、粉苹婆、香椿、山黄皮(*Clausena anisum*)、小叶栎树等, 主要分布在坡中上部, 原生性很强, 树木高大; (4)欆木(*Loropetalum chinense*)+密花树群落, 伴生种有铁榄、东女贞、卵果海桐、香椿、石岩枫、白毛长叶紫珠、山黄皮、小叶栎树, 主要分布在坡上部, 人为破坏较轻, 群落结构简单, 矮化丛生现象明显, 旱生特征突出; (5)野桐+石岩枫群落, 伴生种有虾公木、菜豆树, 分布在坡下部, 曾经受的破坏较严重, 恢复较慢; (6)掌叶木+野桐群落, 主要伴生种有圆叶乌桕、杜茎山, 分布在洼地, 优势树种喜湿, 耐荫性强; (7)杉木+枫香(*Liquidambar formosana*)群落, 主要伴生种八角枫、菜豆树、杜茎山、白毛长叶紫珠、鱼藤等, 分布在洼地和西南坡, 洼地以退耕还林为主, 西南坡以自然恢复为主; (8)石岩枫+杜茎山+杉木群落, 伴生种有白毛长叶紫珠和野桐等, 地处坡麓处, 破坏严重, 退耕还林力度不强, 自然恢复较慢, 森林生长和结构最差。

3.3 群落结构

多重比较分析结果表明(表4), 木论原生林除密度略低于木莲次生林外, 冠幅、盖度、胸径和高度均高于木莲次生林和古周人工林, 且除冠幅外其他指标均达到了极显著水平( $P < 0.01$ ), 个体较大, 群

表4 3类典型森林生态系统的群落结构  
Table 4 Community structure of the three forest ecosystems

类型 Type	密度		平均冠幅			盖度			平均胸径			平均高度		
	Density (plant/m <sup>2</sup> )		Average crown breadth (m)			Coverage (%)			Mean DBH (cm)			Average height (m)		
	均值	Mean	CV(%)	均值	Mean	CV(%)	均值	Mean	CV(%)	均值	Mean	CV(%)	均值	Mean
I	0.34±0.027 <sup>Bb</sup>	68.75	1.49±0.709 <sup>Aa</sup>	163.20	61.00±5.223 <sup>Cc</sup>	76.39	2.800±0.294 <sup>Bb</sup>	55.50	3.10±0.413 <sup>Bb</sup>	55.24				
II	0.59±0.049 <sup>Aa</sup>	73.73	1.14±0.064 <sup>Aa</sup>	50.56	108.32±8.545 <sup>Bb</sup>	70.56	2.40±0.208 <sup>Bb</sup>	55.70	2.76±0.137 <sup>Bb</sup>	44.53				
III	0.49±0.023 <sup>Aa</sup>	60.70	1.93±0.054 <sup>Aa</sup>	24.97	194.65±12.570 <sup>Aa</sup>	57.76	6.39±0.178 <sup>Aa</sup>	29.43	4.78±0.107 <sup>Aa</sup>	19.97				

I, II, III表示3类森林生态系统, 见表1。同一列不同大小写字母分别表示差异经过ANOVA检验达到极显著( $P < 0.01$ )和显著水平( $P < 0.05$ )。I, II, III stand for the three types of forest ecosystem as in Table 1. Different capital letters within a column indicate that the differences are remarkably significant at  $P = 0.01$ , and different lowercase letters within a column indicate the differences are significant at  $P = 0.05$  by ANOVA test.

表5 3类典型森林生态系统的物种多样性  
Table 5 Species diversity of the three forest ecosystems

类型 Type	种类 Species number		Simpson指数		Shannon-Wiener 指数		Pielou均匀度指数	
	Species/100 m <sup>2</sup>		Simpson index		Shannon-Wiener index		Pielou evenness index	
	均值	Mean	CV (%)	均值	Mean	CV (%)	均值	Mean
I	7.86±0.57 <sup>Bb</sup>	64.50	0.798±0.018 <sup>Aa</sup>	19.67	2.129±0.124 <sup>Bb</sup>	52.23	0.728±0.033 <sup>Bb</sup>	40.80
II	8.53±0.52 <sup>Bb</sup>	54.63	0.569±0.035 <sup>Bb</sup>	54.83	1.919±0.123 <sup>Bb</sup>	57.48	0.583±0.034 <sup>Cc</sup>	52.49
III	13.55±0.80 <sup>Aa</sup>	52.99	0.846±0.001 <sup>Aa</sup>	9.34	3.171±0.077 <sup>Aa</sup>	21.73	0.886±0.018 <sup>Aa</sup>	6.09

I, II, III表示3类森林生态系统, 见表1。  
I, II, III stand for the three types of forest ecosystem as in Table 1.

落结构合理而稳定,除密度和盖度变异较大外,冠幅、胸径和高度的变异较小(变异系数<30.00%);木莲次生林密度和盖度显著高于古周人工林,但冠幅、胸径、树高较小,各指标变异系数在44.53–70.56%之间;古周人工林群落结构极不稳定,变异系数在55.50–163.20%之间。

### 3.4 物种多样性

由表5可知,随着干扰强度减弱,喀斯特峰丛洼地除丰富度线性递增外,其他多样性指标均呈现次生林<人工林<原生林的趋势。木论原生林植物多样性显著高于次生林和人工林(Simpson指数仅显著高于次生林),生态系统相对稳定,Shannon-Wiener指数呈中等变异,Simpson指数和Pielou均匀度指数的变异很小;与古周人工林相比,木莲次生林种类较多,其他多样性指标均较低,其中Simpson指数和Pielou均匀度指数达到了极显著和显著水平,且变异较大。

## 4 讨论

### 4.1 不同类型森林的物种组成特点及变化

印度Mudumalai (Condit *et al.*, 2000)、泰国HKK (Bunyavejchewin *et al.*, 2004)、巴拿马BCI (Condit *et al.*, 1999)、马来西亚Pasoh(Kochummen *et al.*, 1990; Manokaran & LaFrankie, 1990)等一些热带CTFS 50 ha动态监测样地中物种分别有72、248、299和818种;厄瓜多尔Yasuni和斯里兰卡Sinharaja 25 ha样地分别有1,104和205种(Condit *et al.*, 2005);波多黎各Luquillo和哥伦比亚La Palanan 16 ha样地分别有140和219种(Condit *et al.*, 2005);国内长白山25 ha阔叶红松林样地有52种(郝占庆等, 2008),古田山24 ha样地(祝燕等, 2008)、鼎湖山(叶万辉等, 2008)和西双版纳(兰国玉等, 2008)20 ha样地分别有159、210和468种。喀斯特峰丛洼地景观异质性强,岩石裸露率达80%以上,土层浅薄,土壤稀少而干燥,植物多生长在岩石上或石缝中,既要有石生性、喜钙性和耐旱性的特点,又必须具有发达而强壮的根系才能扎根和生长,种类不算丰富,人工林、次生林和原生林0.8 ha样地中物种分别有65、100和123种。优势科除了世界分布科、亚世界分布科外,主要以热带–亚热带分布科占优势,其次是主产热带科,再次为主产温带和主产亚热带–温带的科(吴征镒, 2003; 吴征镒等, 2003)。

沿强、中、弱干扰递减梯度,植被呈现了人工林→次生林→原生林的变化,种类越来越丰富,常绿物种的比例逐渐提高,生活型更加多元化,优势种的重要值比例越来越低,1科1属1种1生活型的比例增加,物种组成分布渐趋均匀,生态位利用趋向合理化,没有出现重要值>10.00的共有科和种,这证实了王尚义等(2007)、张金屯等(2000)关于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的观点。

### 4.2 不同类型森林的群落分类

植物群落分类是植被研究中最复杂的问题之一,也是地植物学研究领域争论颇多的问题之一,至今还没有一个为植物学家共同接受的统一分类原则和分类系统(吴征镒, 1980; 宋永昌, 2001)。现有分类系统均以定性分类为主,而数量分类能客观、准确地揭示植被与环境的生态关系,其中二元物种指示分析(TWINSPAN)为国际上占主导地位的数量分类方法(Hill, 1979; 张金屯, 1992)。喀斯特峰丛洼地长期以来受人类活动的干扰,森林发生了不同程度的退化,即使保存较完好的木论原生林区也不能完全反映其常绿落叶阔叶混交林顶极群落的本质。TWINSPAN等级分类表明,沿强、中、弱干扰递减梯度,群落类型逐步增加,物种产生了由先锋种→次先锋种→过渡种→次顶极种→顶极种的过渡,顶极种和次顶极种的比例越来越高,森林群落向非地带性顶极群落方向演替。

### 4.3 不同类型森林的群落结构及其恢复

喀斯特峰丛洼地脆弱生态系统的退化是以强烈的人类干扰为驱动力、以植被减少为诱因、以土地生产力退化为本质的复合过程(彭晚霞等, 2008)。其顶极群落具备生境复杂、植被茂盛、生物种类多样、反馈功能强、系统平衡等总体特征,但随着人类干扰的增加,群落物种多样性丧失和结构破坏严重。古周人工林和木莲次生林综合治理和自然恢复时间虽然分别达到了11年和22年,但还没有达到成熟期,群落多样性和结构性指标仍较低,稳定性较差,要达到木论原生林那样相对合理的群落结构还需要经历较长的演替时间和过程。因此,对于无干扰的原生性较强的森林应该保持现状,顺其自然发展;已受干扰的人工林,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;次生林区要适当进行修



剪, 保持合理的密度, 有利于有性繁殖更新链尽快恢复和林木的快速生长, 促进植物群落的迅速恢复与形成。

## 参考文献

- Academic Divisions of Chinese Academy of Sciences (中国科学院学部) (2003) Some propositions on advancing the comprehensive control of karst mountain areas in southeast China. *Advances in Earth Science* (地球科学进展), **18**, 489–492. (in Chinese with English abstract)
- Bunyavejchewin S, Baker PJ, LaFrankie JV, Ashton PS (2004) Structure, history, and rarity in a seasonal evergreen forest in western Thailand. In: *Tropical Diversity and Dynamism: Findings from a Network of Large-Scale Tropical Forest Plots* (eds Losos EC, Condit R, Leigh EG), pp. 145–148. Chicago University Press, Chicago.
- Condit R (1995) Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 18–22.
- Condit R, Ashton P, Balslev H, Brokaw N, Bunyavejchewin S, Chuyong G, Co L, Dattaraja HS, Davies S, Esufali S, Ewango CEN, Foster R, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Hernandez C, Hubbell S, John R, Kenfack D, Kiratiprayoon S, Pamela, Hart T, Itoh A, LaFrankie JV, Liengola I, Lagunzad D, Lao SLD, Losos E, Magard E, Makana JR, Manokaran N, Navarrete H, Nur SM, Okhubo T, Peres R, Samper G, Lee HS, Sukumar R, Svenning J, Tan S, Thomas D, Thomspon J, Vallejo MI, Munoz GV, Valencia R, Yamakura T, Zimmerman G (2005) Tropical tree  $\alpha$ -diversity: results from a worldwide network of large plots. *Biologiske Skrifter*, **55**, 565–582.
- Condit R, Ashton PS, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell SP, Foster RB, Itoh A, LaFrankie JV, Lee HS, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, **288**, 1414–1418.
- Condit R, Ashton PS, Manokaran N, LaFrankie JV, Hubbell SP, Foster RB (1999) Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **354**, 1739–1748.
- Hao ZQ (郝占庆), Li BH (李步杭), Zhang J (张健), Wang XG (王绪高), Ye J (叶吉), Yao XL (姚晓琳) (2008) Broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest plot in Changbaishan (CBS) of China: community composition and structure. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), **32**, 238–250. (in Chinese with English abstract)
- Hill MO (1979) *TWINSPAN—A Fortran Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two-Way Table by Classification of the Individuals and Attributes*. Cornell University, Ithaca, New York.
- Jiang ZC (蒋忠诚), Li XK (李先琨), Zeng FP (曾馥平) (2007) *Ecological Restoration in the Peak-Cluster Depression of Karst Area* (岩溶峰丛洼地生态重建). Geological Press, Beijing. (in Chinese)
- Kochummen KM, LaFrankie JV, Manokaran N (1990) Floristic composition of Pasoh Forest Reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science*, **3**, 1–3.
- Lan GY (兰国玉), Hu YH (胡跃华), Cao M (曹敏), Zhu H (朱华), Wang H (王洪), Zhou SS (周仕顺), Deng XB (邓晓保), Cui JY (崔景云), Huang JG (黄建国), Liu LY (刘林云), Xu HL (许海龙), Song JP (宋军平), He YC (何有才) (2008) Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamics plot: species compositions and spatial distribution patterns. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), **32**, 287–298. (in Chinese with English abstract)
- Ma KP (马克平), Huang JH (黄建辉), Yu SL (于顺利), Chen LZ (陈灵芝) (1995) Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China. II. Species richness, evenness and species diversities. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **15**, 268–277. (in Chinese with English abstract)
- Manokaran N, LaFrankie JV (1990) Stand structure of Pasoh Forest Reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science*, **3**, 14–24.
- Peng WX (彭晚霞), Wang KL (王克林), Song TQ (宋同清), Zeng FP (曾馥平), Wang JR (王久荣) (2008) Controlling and restoration models of complex degradation vulnerable Karst ecosystem. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **28**, 811–820. (in Chinese with English abstract)
- Song YC (宋永昌) (2001) *Vegetation Ecology* (植被生态学). East China Normal University Press, Shanghai. (in Chinese)
- Tuyet D (2001) Characteristics of karst ecosystems of Vietnam and their vulnerability to human impact. *Acta Geologica Sinica*, **75**, 325–329.
- Wang SJ (王世杰), Li YB (李阳兵) (2007) Problems and development trends about researches on karst rocky desertification. *Advances in Earth Science* (地球科学进展), **22**, 573–582. (in Chinese with English abstract)
- Wang SY (王尚义), Li SQ (李素清), Cao ZM (曹志敏), Zhao HX (赵海晓) (2007) The ecological relationships among artificial vegetation communities in Huangguliang small watershed, Lanxian County of Shanxi. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **27**, 5098–5109. (in Chinese with English abstract)
- Wu ZY (吴征镒) (2003) Revision of “The areal-types of the world families of seed plants”. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **25**, 535–538. (in Chinese with English abstract)
- Wu ZY (吴征镒), Zhou ZK (周浙昆), Li DZ (李德铎), Peng H (彭华), Sun H (孙航) (2003) The areal-types of the world families of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **25**, 245–257. (in Chinese with English abstract)
- Wu ZY (吴征镒) (1980) *Vegetation of China* (中国植被). Science Press, Beijing. (in Chinese)

- Ye WH (叶万辉), Cao HL (曹洪麟), Huang ZL (黄忠良), Lian JY (练琚愉), Wang ZG (王志高), Li L (李林), Wei SG (魏识广), Wang ZM (王章明) (2008) Community structure of a 20 hm<sup>2</sup> lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese version)* (植物生态学报), **32**, 274–286. (in Chinese with English abstract)
- Yuan DX (袁道先) (1997) On the environmental and geologic problems of karst mountains and rocks in the south-west China. *World Science-Technology Research & Development* (世界科技研究与发展), **19**(5), 41–43. (in Chinese)
- Zeng FP (曾馥平), Peng WX (彭晚霞), Song TQ (宋同清), Wang KL (王克林), Wu HY (吴海勇), Song XJ (宋希娟), Zeng ZX (曾昭霞) (2007) Changes in vegetation after 22 years' natural restoration in the karst disturbed area in Northwest Guangxi, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **27**, 5110–5119. (in Chinese with English abstract)
- Zhang JT (张金屯) (1992) Fuzzy set ordination and its application. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **12**, 325–331. (in Chinese with English abstract)
- Zhang JT (张金屯), Chai BF (柴宝峰), Qiu Y (邱扬), Chen TG (陈廷贵) (2000) Changes in species diversity in the succession of plant communities of abandoned land in Lüliang Mountain, western Shanxi. *Biodiversity Science* (生物多样性), **8**, 378–384. (in Chinese with English abstract)
- Zhang HY (张惠远), Zhao XY (赵昕奕), Cai YL (蔡运龙), Yin J (殷静) (1999) The driving mechanism of human forces to the land use change in the karst mountain area: the case study of Guizhou Province. *Geographical Research* (地理研究), **18**, 136–142. (in Chinese with English abstract)
- Zhu Y (祝燕), Zhao GF (赵谷风), Zhang LW (张俐文), Shen GC (沈国春), Mi XC (米湘成), Ren HB (任海保), Yu MJ (于明坚), Chen JH (陈建华), Chen SW (陈声文), Fang T (方腾), Ma KP (马克平) (2008) Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, east China. *Journal of Plant Ecology (Chinese version)* (植物生态学报), **32**, 262–273. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 朱华 责任编辑: 周玉荣)