

桂西南岩溶植被演替过程中的植物多样性*

Species Diversity in the Process of Succession of Karst Vegetation in Southwest Guangxi

区智 李先琨 吕仕洪 向悟生 苏宗明 陆树华
Ou Zhi Li Xiankun Lü Shihong Xiang Wusheng Su Zongming Lu Shuhua

(广西植物研究所 桂林雁山 541006)

(Guangxi Institute of Botany, Yanshan, Guilin, Guangxi, 541006, China)

摘要 2001年10月至2002年8月,以“空间代替时间”方法对崮岗自然保护区及其周边区域的岩溶植被进行调查,采用物种丰富度(S)、Shannon-Wiener指数(H)、Simpson指数(D)、Margalef's指数(E)分别从乔木层、灌木层、草本层以及整个群落分析桂西南岩溶植被各演替阶段的物种多样性特征。结果表明:随着演替进行,草本层由种类较少的阳性草种发展到种类丰富的耐荫草种,物种多样性随着演替的进行而增加,在灌丛阶段存在一个较小的峰值。灌木层物种多样性在藤刺灌丛阶段达到最大,随后到先锋阶段明显下降,至亚顶极、顶极阶段灌木层的物种多样性又略有回升,但不及藤刺灌丛阶段,亚顶极阶段与顶极阶段的灌木层物种多样性差异不大。乔木层由于亚顶极阶段既存活有阳性树种,又存活有阴性树种,物种多样性基本上是先锋群落阶段<亚顶极群落阶段、亚顶极群落阶段>顶极群落阶段。桂西南岩溶植物群落物种多样性并非随着演替发展而增大,而是在亚顶极阶段达到最大值;不同群落演替阶段各层次物种多样性表现为灌木层>草本层、灌木层>乔木层的规律。

关键词 岩溶植被 演替 物种多样性

中图法分类号 Q948

Abstract The vegetation was investigated by the method “space substitute time” in and around Longgang Natural Reserve, southwest Guangxi from Oct. 2001 to Aug. 2002. The species diversity of Karst plants at different phases of succession in the survey area were analyzed with species richness, Shannon-Wiener index, Simpson index, Margalef's index in the layers of tree, shrub, herb and community. The results are as follows. With the development of succession, the rare light species are substituted by the abundant shade-tolerant species in herb layer. The species diversity of herb layer increases with progress of succession, but there is a small peak value in phase of shrub-herb. The species diversity in shrub layer reaches maximum in phase of vine-shrub, then apparently declines in the pioneer of phase; but rises again to some extent in sub-climax and climax phase, and the species diversities of herb layer in sub-climax and climax phase have no much different. Since coexistence of light trees and shade trees in sub-climax phase, the species diversity in tree layer follows the laws of pioneer phase<sub-climax phase and sub-climax phase>climax phase. The species diversity of community in the survey area doesn't increase with progress of succession, but reaches maximum in sub-climax phase. The shrub layer doesn't only grows shrub, but also grows young trees and seedlings in sub-climax phase. The species diversity of plant community at different phases of succession follows the laws of shrub layer>herb layer and shrub layer>tree layer.

Key words karst vegetation, succession, diversity of species

世界岩溶石山面积约占陆地面积的4% (534万km²),我国是世界上岩溶面积最大的国家(占世界岩溶面积的64%)^[1]。据不完全统计,我国碳酸盐类岩出露的面积约137万km²,主要分布在贵州、广西、云南和四川,即通称我国的西南石灰岩山区。根据岩溶

发育的特点,广西岩溶地貌大致可分为4种类型^[1]:

(1)峰丛型分布于桂西、桂西北靠近云南和云贵高原边缘部分。(2)峰林型分布在广西盆地四周,桂林、阳朔一带即为代表。(3)孤峰型与残丘型散布在广西整个岩溶平原上,呈零星状分布。广西岩溶地区绝大部分处在亚热带气候下,气候温和、雨量充沛、光照充足,森林资源十分丰富,但由于其自然生态系统功能脆弱、抗干扰能力低,加上自然灾害频繁以及长期

2002-09-24 收稿,2002-11-4 修回。

* 国家自然科学基金与地区科学基金联合资助项目(30069005,

桂科配 0135026)。

广西科学 2003年2月 第10卷第1期

63

以来的人为干扰,使得该地区森林生态系统严重退化,面临严重的生态危机。桂西南是我国生物多样性三个特有现象分布中心之一,区域内的崙岗自然保护区是我国乃至世界少有的北回归线以南保存面积较大、植物生态系统较完整、独特的岩溶山地季节雨林,在桂西南具有很强的代表性^[2]。该保护区及其周边地区有岩溶植被遭受破坏退化后形成的各个演替阶段。我们调查能代表桂西南岩溶植被的广西崙岗自然保护区及周边地区不同岩溶植被主要演替阶段的植物群落,研究桂西南岩溶地区植被演替不同阶段物种的多样性特点,为广西岩溶植被的保护及持续利用提供理论依据。

1 研究地区自然概况与研究方法

1.1 自然概况

调查研究主要针对崙岗自然保护区及其周边区域的岩溶植被进行。崙岗自然保护区地处龙州县中北部和宁明县西北部范围内,为西北—东南向长条状地块。地理位置为 106°42'28"~107°04'54"E, 22°13'56"~22°33'09"N,总面积 101 km²。属于北热带湿热、裸露型岩溶地,岩溶地貌类型主要为峰丛谷地型和峰丛洼地型。该区为热带季风气候,平均气温 22℃ 以上的每年达 7 个月,最冷月平均气温 13℃ 以上,年最高气温 37~39℃,≥10℃ 的积温为 7 344~7 930℃,无霜期可达 351 d 以上。年平均降水量为 1 150~1 550 mm,最多可达 2 043 mm,最小 890 mm。保护区的土壤主要有三大类:一是分布于 350~400 m 以上的山顶部分的山地褐色石灰土;二是分布于山坡的山地棕色石灰土,土壤覆盖面积 10%~20%;三是分布于谷地和圆洼地的谷地棕色石灰土,土壤覆盖面积近 100%。保护区植物区系主要由热带性、北部湾植物区系和海南植物区系的优势科组成,如大戟科、无患子科、楝科、桑科、豆科等。

1.2 研究方法

1.2.1 野外样地调查

根据北热带岩溶植被演替的主要特征,我们于 2001 年 10 月至 2002 年 8 月采取以空间代替时间的方法^[3]对不同演替阶段的群落物种多样性进行调查。样地的设置根据不同演替阶段的群落特征在崙岗自然保护区及其周边地区设置,共 10 个,其中重新设置 6 个乔木样地,1 个藤刺灌丛样地,1 个灌草丛样地,1 个草丛样地,另有 1 个 10 m×20 m 的乔木样地为以前调查设置的。乔木样地是在森林群落中设 1 个 20 m×30 m 大样地,分成 6 个 10 m×10 m 格子样地形成,灌草丛样地面积为 10 m×10 m。样地记录项目包括:(1) 每木检测乔木的高度、枝下高、胸径、冠幅;(2) 灌木和草本的高度、盖度、株数;(3) 生境因子,如海拔、坡度、坡向、坡位、土壤类型等。各样地基本情况见表 1。

1.2.2 室内数据分析

将森林群落分为乔木层、灌木层和草本层;灌丛群落分灌木层与草本层;草丛群落中因有一定盖度的灌木也分为灌木层与草本层。分别计算各个群落乔木、灌木、草本层的重要值。计算公式为:

乔木植物重要值=相对密度+相对优势度+相对频度;

灌木和草本植物重要值=相对高度+相对盖度。

选用以下 4 种多样性指数^[4~6]测定群落植物多样性:

(1) 物种丰富度 S : 即样地中物种总数;

(2) Shannon-Wiener 指数: $H = - \sum P_i \ln P_i$;

(3) Simpson 指数: $D = N(N-1) / \sum N_i(N_i-1)$;

(4) Margalef's 指数: $E = (S-1) / \ln N$ 。

上面式子中, N 为种 i 所在样地的各个种的重要值之和; P_i 为种 i 的相对重要值; N_i 为种 i 的重要值; S 为样地中物种总数。测定结果见表 2。根据表 2 的数据和广西植物研究所多年来的植被调查结果,参考相邻省区^[7]的岩溶植被研究成果,分析桂西南岩溶地区不同植被演替过程及其多样性特征。

2 桂西南岩溶植被各演替阶段及植被特征

2.1 裸岩阶段

在桂西南,岩溶地区形成裸岩的主要方式有两种,一种是砍伐,一种是耕种。一般坡地的森林受破坏的主要方式是砍伐,开阔的、土层较厚的圆洼地的森林受破坏的主要方式是耕种^[7]。由于岩溶地区土壤盖度小、土层薄、保水性差,原生植被遭到毁坏后,极易造成水土流失甚至石漠化,如果被破坏成裸岩后,恢复起来相当困难。

2.2 草丛阶段

撂荒地、裸岩荒山在没有人干扰的情况下,首先是一年生草本定居,如:白花丹 (*Plumbago zeylanica*)、胜红蓟 (*Ageratum conyzoides*) 等,然后一些喜阳、耐旱、抗逆性强的草本植物,例如:飞机草 (*Eupatorium odoratum*)、蔓生莠竹 (*Microstegium vagans*)、白茅 (*Cymbopogon citratus*) 等,能够适应裸岩石山的恶劣环境相继侵入定居,并形成优势群落。

2.3 藤刺灌丛阶段

在草丛群落发展到一定时期,群落环境条件由于草本植物与恶劣的环境发生了能量与物质的交换而得到一定的改善,一些喜光的阳性灌木藤本植物出现,例如酒饼叶 (*Desmos cochinchinensis*)、山石榴 (*Randia spinosa*)、鸡爪筋 (*Randia sinensis*)、斜叶澄广花 (*Orophea anceps*)、剑叶龙血树 (*Dracaena cochinchinensis*) 等与一些高草混生形成灌草丛(也可

表1 样地基本情况

Table 1 Basic conditions of sampling sites

样地号 Plot no.	演替阶段 Phase of succession	海拔 Elevation (m)	面积 Size (m ²)	坡度 Slope/°	坡向 Aspect	群落盖度 Coverage of community/%	群落优势种* Dominant species
Q1	草阶段 Herb phase	295	100	30	东坡 East slope	100	Mv、Eo
Q2	灌丛阶段 Shrub and herb	233	100	15	东坡 East slope	90	Mv
Q3	灌丛阶段 Shrub phase	215	100	5	北坡 North slope	95	Cl
Q4	先锋阶段 Pioneer phase	525	200	50	东北坡 Northeast slope	85	Bh
Q5	亚顶极阶段 Subclimax phase	310	600	18	东坡 East slope	90	Br、Gp
Q6	顶极阶段 Climax phase	358	600	28	西坡 West slope	85	Bh、Cs
Q7	顶极阶段 Climax phase	195	600	25	西南坡 Southwest slope	95	Bh、Cs
Q8	顶极阶段 Climax phase	218	600	10	南坡 South slope	90	Ce
Q9	顶极阶段 Climax phase	300	600	15	北坡 North slope	95	Ld
Q10	顶极阶段 Climax phase	264	600	5	南坡 South slope	95	Ce

* Bh: 蚬木 *Burretiodendron hsienmu*; Cs: 闭花木 *Cleistanthus saichikii*; Ce: 肥牛树 *Cephalomappa sinensis*; Gp: 白头树 *Garuga pinnata*; Ld: 五桠果叶木姜子 *Litsea dillenifolia*; Br: 重阳木 *Bischofia racemosa*; Mv: 蔓生秀竹 *Microstegium vagans*; Eo: 飞机草 *Eupatorium odoratum*; Cl: 山黄皮 *Clausena excavata*

表2 不同演替阶段植物群落的物种丰富度 (S)、Shannon-Wiener 指数 (H)、Simpson 指数 (D)、Margalef's 指数 (E)

Table 2 Species evenness (S), Shannon-Wiener index (H), Simpson index (D), Margalef's index (E) of botanical communities at different phases of succession.

样地号 Plot no.	乔木层 Tree layer				灌木层 Shrub layer				草层 Herb layer				群落 Community			
	S	H	D	E	S	H	D	E	S	H	D	E	S	H	D	E
Q1	—	—	—	—	21	2.780	14.126	3.775	4	1.312	3.521	0.566	25	4.092	17.646	4.341
Q2	—	—	—	—	29	3.161	22.365	5.096	5	1.534	4.492	0.755	34	4.695	26.856	4.341
Q3	—	—	—	—	43	3.372	6.278	7.927	2	0.675	1.941	0.189	45	4.407	8.219	8.116
Q4	9	1.889	4.887	1.403	22	2.568	9.533	3.964	13	2.326	8.785	2.265	44	6.783	23.215	7.631
Q5	30	2.809	10.695	5.084	31	3.216	23.576	5.662	4	1.307	3.507	0.566	65	7.332	37.778	11.313
Q6	15	2.186	6.913	3.156	23	2.779	12.690	4.152	3	0.914	3.022	0.377	41	5.879	22.625	7.686
Q7	12	1.784	4.023	1.929	26	2.889	12.510	4.718	10	2.126	7.895	1.699	48	6.799	24.428	8.346
Q8	14	1.856	3.733	2.104	24	2.710	9.036	4.341	16	2.356	7.236	2.831	54	6.922	20.005	9.276
Q9	19	1.961	4.286	3.331	29	2.813	11.589	5.285	18	2.667	12.490	3.209	66	7.441	28.364	11.824
Q10	9	1.687	4.128	1.403	27	2.818	11.758	4.907	20	2.846	16.095	3.586	56	7.351	31.982	9.896

认为是草阶段向灌丛阶段演替的中间过渡阶段),以后灌木、藤本植物大量增加,占据优势成为灌丛群落。这个阶段最明显的特征是刺生藤本大量出现。

2.4 阳性树种占优势的先锋群落阶段

由于灌木的定居与生长,使得光照、温度等环境条件进一步得到改善,为一些阳性树种的生存提供条件。任豆树 (*Ormosia hosiei*)、东京桐 (*Deutzianthus tonkinensis*)、海南椴 (*Hainania trichosperma*)、翻白叶树 (*Pterospermum heterophyllum*) 等主要树种得以发展。继而,阳性的乔木树种生长,逐渐形成岩溶森林。

2.5 顶极群落阶段

由于阳性树种的生长,使得林下形成荫蔽环境,

年幼时耐荫的中性树种增加,例如:肥牛树 (*Muricococcum sinense*)、蚬木 (*Burretiodendron hsienmu*)、闭花木 (*Cleistanthus saichikii*)、金丝李 (*Garcinia paucinerkis*) 等树种的幼树找到了合适的生存环境而侵入。随着时间的推移,这些中性树种的幼树幼苗生长成为大乔木,占据林内的上层,而阳性树种因在林内不能得到更新而逐渐消失,退出竞争舞台,林下长入耐荫的灌木和草本植物。至此,稳定的森林群落就形成了。

以上所述只是岩溶植被演替的主要阶段,但在实际情况下,由于人为的干扰和自然条件的变化,其演替的情况要复杂得多。

3 桂西南岩溶植被的植物多样性特征

3.1 不同植物群落演替阶段草本层物种多样性特征

图 1 中桂西南岩溶地区植被演替各阶段草本层的物种丰富度、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数与 Margalef's 指数都反映出从草丛阶段向灌草丛阶段草本层多样性增加, 到达灌丛阶段则有所降低, 然后基本上是随着演替向前进行草本层的多样性呈上升趋势。这是因为在岩溶地区由于裸岩的生境比较严酷, 能够适应这样恶劣环境的阳性草本植物较少, 从而导致岩溶地区草丛阶段物种多样性较低; 到了灌草丛阶段, 由于灌木的生长使环境异质性增加, 使得一些其它的草种侵入, 因而多样性有所增加; 到了灌丛阶段, 由于灌木增加, 一些阳性草种死亡, 草本层多样性又降低, 最后随着演替向前进行, 乔木的树高和冠幅增加, 群落的郁闭度随演替的进展逐渐增大, 并进一步增加了林内环境的复杂性, 创造出更多适于不同草本植物生长的小环境, 所以多样性会不断增加。亚顶极群落阶段(以白头树与重阳木占优势)与顶极群落(以蚬木占优势)的草本层多样性较低可能是因为这两个群落处于地表径流汇集地, 土壤冲刷较为严重并有阶段性水淹, 且岩石裸露较多, 草本植物在此环境下难以生长, 而表现出多样性较低的特征。

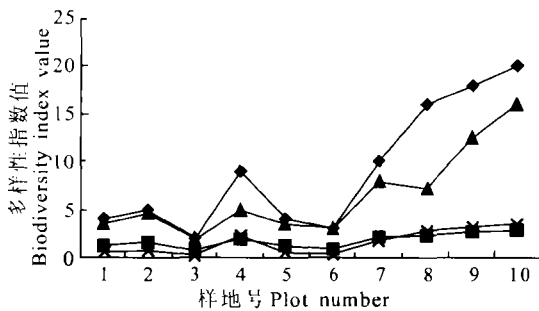


图 1 草本层物种多样性指数比较

Fig. 1 Comparison of biodiversity index of species in herb layer

◆—物种多样性指数; ■—Shannon-Wiener 指数; ▲—Simpson 指数; ×—Margalef's 指数
◆—Biodiversity index; ■—Shannon-Wiener index; ▲—Simpson index; ×—Margalef's index

3.2 不同植物群落演替阶段灌木层物种多样性特征

图 2 显示灌木层 4 个多样性指标也基本具有相同的变化趋势。各演替群落的灌木层多样性从草丛阶段开始到灌木阶段达到最大, 然后在先锋群落阶段降低, 再演替到后面的几个阶段, 基本上与先锋群落相差不大。这主要是因为, 从草丛阶段向灌丛阶段演替的过程中, 灌木逐渐代替草本成为优势。早期严酷的生境状况得到改善, 大量物种侵入并生存, 物种骤增, 多样性达到一个峰值^[8], 再演替到先锋群落、亚顶极群落、顶极群落时, 由于乔木树种侵入, 林下郁闭程

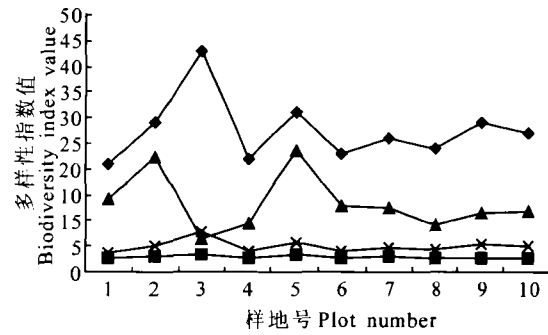


图 2 灌木层物种多样性比较

Fig. 2 Comparison of biodiversity index of species in shrub layer

◆—物种多样性指数; ■—Shannon-Wiener 指数; ▲—Simpson 指数; ×—Margalef's 指数
◆—Biodiversity index; ■—Shannon-Wiener index; ▲—Simpson index; ×—Margalef's index

度加大, 一些喜阳的灌木植物不得不退出, 而只有一些耐阴的灌木得以生存, 因而物种多样性有所下降。

3.3 不同植物群落演替阶段乔木层物种多样性分析

图 3 中乔木层 4 个指数的变化趋势基本上是先锋群落阶段<亚顶极群落阶段、亚顶极群落阶段>顶极群落阶段。这是由于先锋树种的生长, 遮蔽了林下物种, 使其光照、水分、湿度等条件发生改变, 同时还改善土壤环境, 群落内的小气候达到中性树种生长的要求, 中性树种开始出现。随着中性树种生长, 大部分中性树种进入乔木中下层, 群落演替到亚顶极阶段, 这时既存活着渐渐进入衰退期的阳性植物, 又存活着渐渐发展的中性植物, 所以在亚顶极群落阶段多样性指数值最大; 而当进入顶极阶段时, 由于中性树种大部分进入乔木中上层, 使得林下光照更少, 阳性树种的幼树幼苗不能生长, 阳性树种得不到更新, 环境资源朝不利于阳性树种的方向分化, 阳性树种渐渐退出群落, 故顶极阶段的物种多样性不及亚顶极阶段的高。图 3 中 4 个指标的变化趋势也大致相同。

3.4 各个演替阶段物种多样性分析

从图 4 可以看出, 物种多样性并非随着演替的不断深入而增大, 而是从草丛阶段开始物种多样性不断增加, 至亚顶极阶段达到最大值, 到达顶极阶段时物种多样性却有一定下降。这是因为从草本植物侵入裸岩荒地形成草丛群落开始一直到亚顶极群落, 随着生物对环境的作用, 恶劣的生态环境不断得到改善, 使得环境的容纳量不断提高, 故物种多样性也不断地提高。而达到顶极群落之后, 由于群落的稳定性增大, 群落建群种和各层优势种逐渐稳定, 各物种分别占据分化了的生态位, 群落内各种群的竞争趋于稳定, 物种侵入较困难, 一些物种由于在对环境资源的利用竞争中处于劣势, 而无法继续生存, 逐渐退出群落, 因

而物种多样性又会有所降低,但这种降低,不是群落的衰退,相反是表明群落的成熟和稳定。

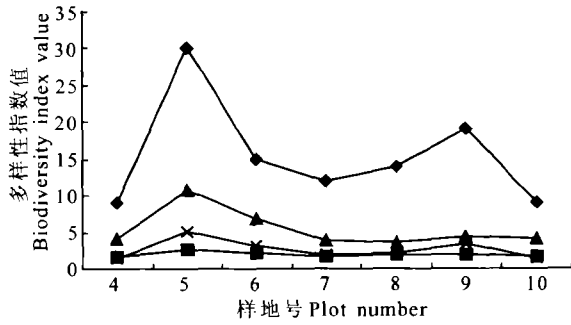


图3 乔木层物种多样性比较

Fig. 3 Comparison of biodiversity index species of tree layer
 ◆ 物种多样性指数; ■ Shannon-Wiener 指数; ▲ Simpson 指数; × Margale's 指数
 ◆ Biodiversity index; ■ Shannon-Wiener index; ▲ Simpson index; × Margale's index

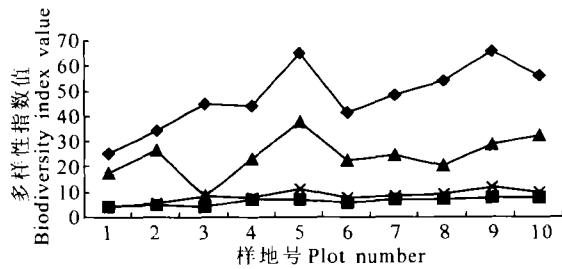


图4 群落物种多样性比较

Fig. 4 Comparison of biodiversity index of species of communities
 ◆ 物种多样性指数; ■ Shannon-Wiener 指数; ▲ Simpson 指数; × Margale's 指数
 ◆ Biodiversity index; ■ Shannon-Wiener index; ▲ Simpson index; × Margale's index

从表2可以看出不同群落演替阶段各层次物种多样性表现为灌木层>草本层、灌木层>乔木层的规律。这是因为灌木层除了许多灌木种类外,还包括乔木树种的幼树幼苗。因此,组成灌木层的种类较多,物种多样性较高。而乔木层与草本层之间没有明显的大小规律。

4 结束语

(1) 用3种多样性指数来测定桂西南岩溶地区不同演替阶段各层的多样性,都反映出基本一致的趋势,即:草本层多样性指数由草丛阶段向灌草丛阶段增加,达到灌丛阶段又相对下降,继续演替下去则增加;灌木层多样性指数从草丛阶段开始不断增加,在灌丛阶段达到最大,往后演替又有所降低;乔木层多样性指数从先锋群落阶段向亚顶极群落阶段增加,在亚顶极群落就达到最大值,到顶极有所下降。

(2) 一些学者认为,群落演替过程中的多样性峰值可以出现在演替过程的中期阶段^[9~12]。从本文

的结果可以看出,在桂西南岩溶地区,物种的多样性随演替的发展而增高,但演替的最高阶段的多样性不是最高,而是在亚顶极就达到最大。这也与谢晋阳等^[13]对暖温带落叶阔叶林的研究结果、黄忠良等^[14]对鼎湖山亚热带森林的研究结果、林露湘等^[15]对西双版纳热带地区的研究结果相似。

(3) 在桂西南岩溶植被演替的不同阶段,各层次物种多样性表现为灌木层>草本层、灌木层>乔木层,其灌木层的物种多样性是最大的。有学者认为在南亚热带森林中,灌木层对多样性指数的贡献率最大^[11],有人在对亚热带的群落多样性、中亚热带的群落多样性的研究中也得出同样的结果^[16~17],在北热带同样有此规律。如此看来,处于我国亚热带地区的植物群落,灌木层的多样性较大是一个普遍规律。

参考文献

- 1 广西科学院石山课题组编. 广西石山地区生态重建工程技术可行性研究. 南宁:广西科学技术出版社,1994.10~11.
- 2 苏宗明,赵天林,黄庆昌. 崑岗自然保护区植被调查报告. 广西植物,1988,增刊一:185~214.
- 3 Daubenmire R. 植物群落生态学教程. 陈庆诚译. 北京:科学出版社,1981.
- 4 Pielou E C. Ecological diversity. John Wiley & Sons,1975.
- 5 G W 考克斯. 普通生态学实验手册. 蒋有绪译. 北京:科学出版社,1997.120~121.
- 6 Magurran A. Ecological diversity and its measurement. Princeton:Princeton University Press,1988.
- 7 喻理飞,朱守谦,叶镜中. 退化喀斯特森林自然恢复过程中群落动态研究. 林业科学,2002,38(1):1~7.
- 8 林 鹏主编. 植物群落学. 上海:上海科学技术出版社,1986.185~186.
- 9 Louks O L. Evolution of diversity, efficiency, and community stability. American Zoologist, 1970,10:17~25.
- 10 Bazzar F A. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. Ecology, 1975, 56:485~488.
- 11 Denslow J S. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. Oecologia, 1980,48:18~21.
- 12 Ricklefs R E. Ecology. New York:Freeman,1990.
- 13 谢晋阳,陈灵芝. 暖温带落叶阔叶林的物种多样性特征. 生态学报,1994,14(4):337~344.
- 14 黄忠良,孔国辉,何道泉. 鼎湖山植物群落多样性的研究. 生态学报,2000,20(2):197~198.
- 15 林露湘,曹 敏,唐 勇等. 西双版纳刀耕火种弃耕地树种多样性比较研究. 植物生态学报,2002,26(2):216~222.
- 16 贺金生,陈伟烈,谢宗强等. 福建龙栖山自然保护区的常绿阔叶林类型及其群落物种多样性分析. 生态学杂志,1998,17(3):1~6.
- 17 洪 伟,林成来,吴承祯等. 福建建溪流域常绿阔叶防护林物种多样性特征研究. 生物多样性,1999,7(3):208~213.

(责任编辑:邓大玉)