

文章编号: 1008-2786-(2008)5-597-08

桂西北喀斯特人为干扰区植被的演替规律与更新策略

宋同清^{1,3}, 彭晚霞^{1,2,3}, 曾馥平^{1,3}, 王克林^{1,3}, 欧阳资文^{1,2,3}

(1. 中国科学院亚热带农业生态研究所, 湖南 长沙 410125 2 湖南农业大学生物科学技术学院, 湖南 长沙 410128

3 中国科学院环江喀斯特农业生态系统研究观测站, 广西 环江 547200)

摘 要: 采用全面调查和样方调查方法, 以木论自然保护区顶级群落为对照, 运用群落生态学原理和方法, 研究桂西北喀斯特人为干扰区进入环境保护阶段 22 a 后植被自然恢复过程中群落的演替规律及物种多样性变化。结果表明, 干扰区的物种多样性丧失严重, 有维管束植物 91 科 206 属 241 种, 仅为自然保护区的 26.6%, 6 种植被类型的顺向演替系列为石漠化稀疏草丛→草丛→草灌丛→灌丛→藤刺灌丛→乔灌丛。除石漠化稀疏草丛植被极少外, 随着干扰区群落的自然恢复, 群落的高度 (0.49~15.56 m) 上升而密度 (46.8~50.31 株/m²) 下降, 总盖度呈高 (0.85)→低 (0.50)→最高 (0.90)→次高 (0.80) 的变化; 群落生物量 (7.74~131.42 t/hm²) 逐渐积累增大, 随高度的升高和草本生物量占总生物量百分比的减少而增加; 物种数 (14~46)、Shannon-Wiener 多样性指数 (0.89~4.13) 升高, 生态优势度在演替的前期 (0.28) 和后期 (0.23) 较高, 中间较低且保持相对稳定 (0.10~0.16), 均匀度的变化规律正好相反。和顶级群落相比, 干扰区最大的群落高度、生物量和多样性指数分别下降了 10.82 m、42.02 t/hm² 和 0.29。针对干扰区植被恢复缓慢的现状, 分析了喀斯特干扰区形成机理及其对植被的影响, 提出了干扰区不同立地类型上人工与自然相结合的 3 条植被恢复途径, 对大面积处于极度退化下的桂西北喀斯特人为干扰区植被的恢复建设和生态重建具有重要的理论价值和实际指导意义。

关键词: 干扰区; 自然恢复; 群落演替; 多样性; 更新策略; 桂西北喀斯特

中图分类号: F124.5 X22

文献标识码: A

植被演替是一种在时间上的生态系统梯度。亚热带喀斯特森林系统的演替系列为草丛→草灌丛→灌丛→乔灌丛→常绿落叶阔叶林→常绿落叶阔叶混交林^[1], 它是在温暖湿润的季风气候和特定的自然地理环境条件下形成的, 状态相对稳定, 多种多样的植物群落具有十分明显的异龄结构和其他复杂结构。但这些群落仅分布在茂兰、木论等少数交通闭塞、人迹罕至的自然保护区和悬崖峭壁等危险地带, 更多的喀斯特森林处于人为干扰之下的退化状态。喀斯特地区地形地貌特殊, 雨热资源丰富但分布不均^[2], 碳酸盐岩溶蚀性强^[3], 土壤瘠薄, 覆盖度低,

渗透性强, 持水性能差^[4], 生境十分脆弱, 生态系统的稳定性和抗干扰性差, 在人为干扰下极易退化, 恢复相当困难。20 世纪 40~80 年代, 人口的急剧膨胀导致了尖锐的人地矛盾, 人类为了生存, 通过砍伐、垦殖、樵采、采矿、放牧、旅游开发、工程建设等各种方式对本来脆弱的喀斯特生态环境进行长期的干扰和破坏, 小气候环境及土壤发生了剧烈变化, 生态服务功能失调, 气温和地表温度增高, 湿度降低, 生境干旱化问题突出, 连中生性植物种类也因此生长不良或不适合生长, 取而代之的是一些旱生性带刺的灌木、藤本和草本, 乔木及幼苗完全消失, 绝大部分

收稿日期 (Received date): 2007-11-30; 改回日期 (Accepted): 2008-04-28.

基金项目 (Foundation item): 中国科学院西部行动计划项目 (KZCX2-XB2-08); 国家重点基础研究发展计划 (973 计划) 课题 (2006CB403208); 国家十一五科技支撑计划 (2006BAC01A10) [This project was financially supported by West Project of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX2-XB2-08-02), the Project of the National Key Basic Research and Development Plan 973 (No. 2006CB403208), and the National Eleventh Five-year Plan of Science and Technology Supporting (No. 2006BAC01A10).]

作者简介 (Biography): 宋同清 (1962-), 男, 汉族, 湖北天门人, 中国科学院亚热带农业生态研究所副研究员, 主要从事群落生态学和恢复生态学, 发表论文 30 余篇。[Song Tongqing (1962-), male, associate researcher of Institute of Subtropical Agriculture, CAS, specialized on ecological restoration research.] Tel 0731-4615233; E-mail songtongq@yahoo.com.cn

森林退化成草灌丛或草丛,部分地带甚至完全石漠化。1980年代中期进入环境保护阶段之后,人为干扰显著减少,植被自然恢复了20多a但因物种多样性丧失严重,繁殖体缺乏,仍持续在草丛和草灌丛阶段,此时除继续停止人为干扰破坏外,更需要人工促进更新,使植被得到迅速的恢复。本文利用生态学原理,通过在中国科学院环江喀斯特生态实验站喀斯特森林人为干扰区内进行全面和典型样方调查,以实验站所在县的木论自然保护区为参照,探讨了干扰区植被22a的自然恢复演替规律,分析了干扰区植被的物种组成、群落类型、结构、生物量和多样性的变化,提出了桂西北喀斯特干扰区在不同立地类型和不同群落演替阶段上人工与自然相结合的3条植被恢复途径,旨在为极度退化的桂西北喀斯特人为干扰区植被迅速恢复建设、生态重建和生物资源保护提供重要的理论和实践依据。

1 研究区自然概况和研究方法

1.1 研究区自然概况

研究区位于桂西北中国科学院环江喀斯特农业生态系统研究观测站。地理位置为 $108^{\circ}18'56.9''\sim 108^{\circ}19'58.4''\text{E}$, $24^{\circ}43'58.9''\sim 24^{\circ}44'48.8''\text{N}$,地势四周高,中间低,海拔最高为647.2m,最低为272.0m,最大相对高差375.2m,地形破碎,坡度较陡, $\geq 25^{\circ}$ 的坡面占62%。土壤为深色或棕色石灰土,洼地基岩裸露面积占15%,土壤厚度20~160cm,坡地基岩裸露面积 $\geq 30\%$,土层较薄,一般为10~50cm。多年平均气温为 19.9°C ,7月平均气温为 27.9°C ,1月平均气温 10.1°C ,极端温度分别为 38.7°C 和 -5.2°C ,年平均 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 积温为 6300°C ,无霜期329d,多年平均降雨量 1389.1mm ,4~8月为雨季,降雨量占全年的73.7%,9月至次年3月为旱季。年平均日照 1451.1h ,平均太阳总辐射量 $413.8\text{kJ}/\text{cm}^2$,其中有效辐射量为 $211.9\text{kJ}/\text{cm}^2$ 。整个地貌为低山丘陵,位于中亚热带季风气候区,1984年之前在砍伐、樵采、垦殖、放牧、火烧5种主要方式干扰下植被遭到了大面积的破坏,至今为止,虽然恢复了22a但仍处于草丛和草灌丛阶段,属典型的桂西北喀斯特峰从洼地人为干扰区。为保证样方调查的准确性和可比性,除顶级群落外,野外调查限定在观测站内,最远距离 $\leq 10\text{km}$ 。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置

本研究采取样地法和以“空间代替时间”的研究方法^[5],结合干扰区植被现状,将植被自然恢复过程分为石漠化稀疏草丛(I) \rightarrow 草丛(II) \rightarrow 草灌丛(III) \rightarrow 灌丛(IV) \rightarrow 藤刺灌丛(V) \rightarrow 乔灌丛(VI)6个演替阶段,并以干扰区所在的环江县木论自然保护区顶级群落为对照(VII),在各演替阶段的不同群落类型上设置样地,3次重复,共获样地42块,其中有12块固定标准地,2007-06-07进行野外调查。

1.2.2 植被调查

基于种-面曲线,乔木、灌木和草本样地的取样面积分别设置为 $20\text{m}\times 30\text{m}$ 、 $10\text{m}\times 10\text{m}$ 和 $5\text{m}\times 5\text{m}$ 。每个乔木样地分为10个 $6\text{m}\times 10\text{m}$ 乔木样方,在每个乔木样方内设置1个 $5\text{m}\times 5\text{m}$ 灌木样方和1个 $1\text{m}\times 1\text{m}$ 草本样方。每个灌木样地分为4个 $5\text{m}\times 5\text{m}$ 灌木样方和1个 $1\text{m}\times 1\text{m}$ 草本样方。每个草本样地按五点法设置5个 $1\text{m}\times 1\text{m}$ 草本样方。调查记录每个样方内乔、灌木及幼树种类、数量、胸径、地径、高度、冠幅和盖度;草本植物调查其种类、数量、多度、平均高和盖度;同时记录每个样方的地理位置、地形地貌、土壤特征、人为影响方式和强度、所属植被类型、总盖度等,并用手持GPS定位。

1.2.3 生物量调查

草本层、藤本层地上部和地下部生物量分别以全割法和全挖手捡法($1\text{m}\times 1\text{m}$)实测,取样带回实验室于 80°C 恒温烘至恒重,秤干重并计算生物量;乔木和灌木地上部生物量采用样本法,根据样木建立相对生长关系式为

$$W_{\text{乔木}} = 0.0699(D_{\text{胸径}}^2 H) 0.8037$$

$$r = 0.8154^{**} \quad n = 21$$

$$W_{\text{灌木}} = 0.0463(D_{\text{地径}}^2 H) 0.0791$$

$$r = 0.7860^{**} \quad n = 87$$

群落中地上部乔木层、灌木层生物量分别按上述回归式及相应的株数求得,地下部生物量按标准木法测定;枯枝落叶在草本层收割完之后采用手捡法($1\text{m}\times 1\text{m}$)实测。

1.2.4 物种多样性计算方法

多样性指数的计算方法详见文献^[6-8]。物种丰富度 S =样方内物种数/样方面积,它反映样方单位面积的物种数目,并不涉及种的多度分布概率,对常

见种和偶见种不加区别; Shannon - Wiener 指数 H' = $-\sum P_i \cdot \ln P_i$; $P_i = N_i/N$, N_i 为样方中第 i 物种的个体数, N 为样方总个体数; Simpson 优势度指数 D' = $1/\sum (P_i)^2$; Pielou 均匀度指数 $J = H'/\ln S$; 所有研究数据使用 Excel 软件进行数据处理, 并运用 SPSS11.0 软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 干扰区植被自然恢复 22 a 后的物种组成

野外调查统计结果表明, 目前干扰区共有维管束植物 91 科 206 属 241 种 (含种下等级)。其中蕨类植物门有 15 科 19 种, 种子植物门裸子植物亚门 2 科 2 种, 被子植物亚门双子叶植物纲 63 科 173 种, 单子叶植物纲 11 科 47 种, 属种数量占优势的科为大戟科 (18 种)、菊科 (16 种) 和禾本科 (18 种), 每科 ≥ 5 种的有防己科 (5 种)、蔷薇科 (8 种)、碟形花科 (7 种)、桑科 (6 种)、鼠李科 (5 种)、芸香科 (5 种)、茜草科 (5 种)、马鞭草科 (6 种)、百合科 (5 种) 和莎草科 (9 种), 以上 13 个科共计有 113 种, 占全部种数的 45.9%, 1 科 4 种的有樟科、楝科、紫金牛科、苦苣苔科和兰科, 1 科 3 种有 7 科, 1 科 2 种有 21 科, 其余的 45 科均为 1 科 1 属, 总的趋势是科属分布性广, 集中性强, 充分反映了喀斯特地区的生境异质多样性和人为干扰的结果。目前干扰区共有草本植物 107 种, 灌木 73 种, 藤本 29 种, 小乔木至乔木 32 种。常见的植物种类有圆叶乌桕 (*Sapium rotundifolium*)、朴树 (*Celtis tetrandra* sp. *shensis*)、华南皂荚 (*Gledisia fera*)、石山榕 (*Ficus virens* var. *sublan-ceolata*)、榔榆 (*Ulmus parvifolia*)、棠梨 (*Pyrus betulaefolia*)、继木 (*Loropetalum chinense*)、菜豆树 (*Radermachera sinica*)、广西巴豆 (*Croton kangsiensis*)、黄荆 (*Vitex negundo*)、小构树 (*Broussonetia kazinok*)、红背山麻杆 (*Alchornea trav ioides*)、盐肤木 (*Rhus chinensis*)、竹叶花椒 (*Zanthoxylum amatum*)、八角枫 (*Alangium chinensis*)、灰毛浆果楝 (*Cipadessa cinerascens*)、石山苕麻 (*Boehmeria strigosifolia*)、小果野桐 (*Mallotus microcarpus*)、甜叶算盘子 (*Glochidion philippicum*)、老虎筋 (*Euphorbia milii*)、火棘 (*Pyracantha fortuneana*)、冻绿 (*Rhamnus utilis*)、金樱子 (*Rosa laevigata*)、龙须藤 (*Bauhinia championii*)、山葛藤 (*Pueraria monana*)、白茅 (*Imperata cylindrica*)、蔓生莠竹 (*Microstegium vagans*)、斑茅 (*Saccharum*

arundinaceum)、类芦 (*Neyraudia reynaudiana*)、臭蒿 (*Artemisia hedini*)、鬼针草 (*Bidens parviflora*)、小飞蓬 (*Conyza canadensis*)、蕨菜 (*Pteridium aquilinum*)、肾蕨 (*Nephrolepis auriculata*)、芒萁 (*Dicranopteris pedata*)、野古草 (*Arundinella anomala*) 等, 其中圆叶乌桕、华南皂荚、黄荆、小构树、红背山麻杆、盐肤木、竹叶花椒、八角枫、灰毛浆果楝、火棘、金樱子、白茅、蔓生莠竹、鬼针草、蕨菜等是干扰区植被各群落主要的建群种或共建种, 由于干扰强度大, 退化严重, 它们中的大部分均为阳性先锋物种。

2.2 干扰区各演替阶段的群落类型及更新途径

目前干扰区有 6 个演替阶段, 顺向演替系列为石漠化稀疏草丛 \rightarrow 草丛 \rightarrow 草灌丛 \rightarrow 灌丛 \rightarrow 藤刺灌丛 \rightarrow 乔灌丛, 顶级群落的调查样方选择在木论自然保护区。由表 1 可知, 干扰区乔灌丛仅有一个植物群落, 即乌桕 + 华南皂荚, 其余的乔木有朴树、石山榕、榔榆、菜豆树、广西巴豆, 伴随红背山麻杆、黄荆、绣叶龙须藤 (*Bauhinia* sp.)、金樱子、硬叶石豆兰 (*Bulbophyllum affine*)、石油菜 (*Pilea cavaleriei*)、厚叶旋蒴苣苔 (*Boea crassifolia*) 等物种, 处在山脚下立地条件优越的地方, 面积有 20 hm^2 , 乔木层还没有完全分化, 辅之以森林抚育措施, 可以在短时期内以较快的速度恢复和发展到原来的群落结构; 灌丛和藤刺灌丛的面积不到干扰区总面积的 20%, 大都分布在立地条件较好的坡下部, 黄荆灌丛的面积很大, 占了灌丛总面积的 60%, 藤刺灌丛生长茂盛, 郁闭度高, 根系盘结, 致使幼树幼苗稀少, 必须合理引进阳性和耐荫乔木等演替后期的物种繁殖体^[9], 并对灌木适当进行修剪和砍伐, 促进更新; 草灌丛和草丛的面积占了干扰区总面积的 80%, 除表 1 中的 6 个主要植被类型之外还有小飞蓬草丛、臭蒿草丛、大刺子莞 (*Rhynchospora* sp.) 草丛、华刺子莞 (*Rhynchospora chinensis*) 草丛等, 22 a 自然恢复之后植被变化很小, 应大量补充繁殖体, 特别是先锋性的固氮物种, 适当考虑种植一些乡土经济林木, 草灌丛阶段还要保护好已有的灌丛并适当修剪, 加速植物生长, 缩短其进入种子生产期的时间, 尽快恢复植物种群的有性繁殖更新链; 石漠化稀疏草丛由火烧之后反复垦殖破坏形成, 植被很少, 每 100 m^2 仅有 5 科 6 属 9 种, 必须搬运客土, 重建土壤环境, 并坚持不懈地进行物质和能量输入, 逐步进行恢复。

2.3 干扰区各演替阶段的群落结构变化

由表 2 可知, 除石漠化稀疏草丛仅有零星分布

表 1 干扰区不同演替阶段主要植被类型及立地条件

Table 1 The primary vegetation types and their situated condition in different succession stages in disturbed area

演替阶段	植被类型	海拔 (m)	坡度 (°)	坡向	坡位
I	稀疏草丛	289~ 343	40	NW	下~上
	白茅草丛	281	5	S	下
II	蔓生莠竹草丛	285	10	N	下
	蕨菜草丛	315	45	NW	中
	斑茅+黄荆群落	325	30	SE	上
	白茅+黄荆群落	275	/	/	/
III	蔓生莠竹+火棘群落	320	40	N	中
	黄荆群落	327	35	SE	中
IV	红背山麻杆群落	333	25	SE	上
	老虎筋+八角枫群落	302	15	N	下
V	火棘+盐肤木群落	321	35	NW	中
	乌桕+华南皂荚群落	302	10	NW	下
VI	青冈栎+南酸枣群落	716	40	NE	中上
VII					

注: I、II、III、IV、V、VI、VII分别代表石漠化稀疏草丛、草丛、草灌丛、灌丛、藤刺灌丛、乔灌丛、顶级群落,下同。

的草本之外,随着干扰区群落的恢复,群落的高度逐渐增加。草本群落仅有草本层,罕见树木个体,平均高 0.49 m,草灌阶段开始出现灌木层,高度仅 0.92 m,灌丛阶段则上升到 1.86 m,到了藤刺灌丛和乔灌丛阶段,高度分别达到了 3.56 m 和 4.74 m,但远低于顶级群落,仅为其 22.88% 和 30.46%。密度的变化规律与高度相反,伴随着个体的增大急剧下降,从草本层的 468.50 株/m² 下降到顶级群落的 9.31 株/m²,中间的两层分别为草灌丛和灌丛、藤刺灌丛和乔灌丛,同一层次的密度相对稳定。总盖度的变化比较复杂,是高度和密度共同作用的反映,在草本群落阶段,个体小但密度大,盖度很高,灌乔木幼苗难以侵入,更新缓慢;草灌过渡阶段和灌丛阶段个体较小,高度和密度居中,盖度较小,光线较强,有利于更新,但缺乏繁殖体,应尽快引进阳性先锋树种;藤刺灌丛阶段的个体急剧增大,密度也不低,灌木多为常绿种类,竞相生长,郁闭度很高,林内潮湿,光线极低,幼树幼苗稀少,甚至草本也少见,不利于更新;以圆叶乌桕为主的落叶阔叶林乔灌丛目前的个体还较小,密度较大,盖度下降,植被生长状况良好,稍加抚育能迅速恢复。总之,干扰区各演替阶段的群落结构不太合理,与顶级群落相比,高度过低,个体过小,密度过高,分化和层次结构不明显,在不同的阶段应采取不同的更新措施。

2.4 干扰区各演替阶段的群落生物量变化

群落生物量是土地生产力的表征指标之一^[10]

随着植被的自然恢复,群落生物量逐渐积累增大,干扰区内(除稀疏草丛几乎没有生物量之外)群落的生物量变化范围为 7.74 ~ 89.40 t/hm²,两者相差 11.55 倍(表 3),草本阶段生物量仅 7.74 t/hm²,100% 为草本贡献;草灌阶段的生物量上升为 17.46 t/hm²,灌木较少,生物量仍以草本为主,占 71.60%,

表 2 干扰区不同演替阶段植被群落结构变化

Table 2 Changes in vegetation community structures in different succession stage in disturbed area

	I	II	III	IV	V	VI	VII
高度 (m)	0.2	0.49	0.92	1.86	3.56	4.74	15.56
密度 (ind / m ²)	0.09	468.5	58.0	53.2	17.8	15.4	9.31
总盖度	0.01	0.86	0.50	0.70	0.95	0.80	0.80

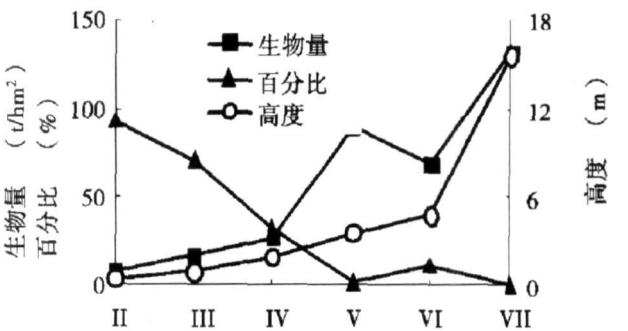


图 1 群落生物量与高度、草本层生物量百分比的关系

Fig 1 The relationship among biomass height and grass biomass percent of communities

灌木的出现减少了光照, 改变了生存环境, 竞争加强, 个体的体积增大, 一些弱小草本大量死亡, 枯枝落叶较多, 占了生物量的 17.08%, 生物归还系数较高, 有利于土壤质地的改善, 为灌木生长准备了充足的养分; 灌丛阶段总生物量直线上升, 灌木层生物量占据明显优势, 为 63.39%, 草本层开始处于次要地位, 为 31.50%; 藤刺灌丛阶段灌木层的生物量高达 83.38 t/hm², 占总生物量的 93.7%, 此时群落内藤刺灌木、灌木和各种藤本纵横交错, 高度发达, 竞争力强, 叶片均出现在顶层, 生物量极少, 仅占 7.74%, 草本生物量极少, 只有 0.63 t/hm², 仅为 0.71%; 干扰区群落演替至以圆叶乌桕为主的落叶阔叶林时, 灌木层的优势逐步丧失, 生物量仅占总生物量 8.22%, 但乔木的个体较小, 未能成林, 总生物量比藤刺阶段还低, 为 68.76 t/hm², 乔木的生物量开始占据绝对优势, 占总生物量的 73.02%, 且圆叶乌桕在反复砍伐之后萌生的次生林, 地下部分根桩和根系发达, 生物量大, 占整个乔木生物量的 60.89%, 为地上部分的生长打下坚实的基础, 随着时间的推移, 其生物量将迅速达到和超过藤刺灌丛, 另外, 此时群落的落叶树种比例较大, 枯枝落叶较多, 林分没有完全郁闭, 林内光线较多, 草本层的生物量也较

大, 占 10.94%, 整个群落结构逐趋合理, 更新旺盛, 恢复迅速。自然恢复 22 a 之后, 干扰区各演替阶段的群落生物量仍远低于顶级群落, 分别只有顶级群落的 5.89%、13.29%、20.68%、68.03 和 52.32%, 乔木树种的移出是群落生物量下降和土地生产力丧失的主要原因。此外, 由图 1 可看出, 干扰区群落的生物量与密度、盖度的关系不大, 随群落高度的增加而增加, 随草本层生物量占总生物量百分比的减少而增大, 草本层逐渐衰退, 群落逐渐走向成熟。

2.5 干扰区各演替阶段群落多样性变化

植被恢复是退化生态系统重建的第一步, 植物多样性的恢复是植被恢复的重要内容与标志, 群落组织结构的变化用多样性指数变化反应^[11] (图 2)。从整体上讲, 干扰区植被的物种丰富度 (*S*) 和 Shannon-Wiener 多样性指数 (*H'*) 随着植被群落顺向演替方向逐步提高, 二者的曲线变化趋势非常吻合, 均匀度随着优势种的出现而下降, 演替的初期和后期较少, 中期较高, 生态优势度变化规律与均匀度相反, 说明干扰区退化群落的恢复是向着亚热带温暖湿润的季风气候与喀斯特特定自然地理条件双重作用形成的复杂多样性的生境发展, 生物资源与环境资源的时间和空间配置更趋复杂和合理, 系统也逐

表 3 干扰区不同演替阶段群落生物量及构成													
Table 3 The biomass and composition of plant communities in different succession stages in disturbed areas													
群落	II		III		IV		V		VI		VII		
	生物量 (t/hm ²)	%	生物量 (t/hm ²)	%	生物量 (t/hm ²)	%	生物量 (t/hm ²)	%	生物量 (t/hm ²)	%	生物量 (t/hm ²)	%	
乔木层	干	/	/	/	/	/	/	/	11.05	22.01	40.25	33.45	
	枝	/	/	/	/	/	/	/	5.54	11.03	26.44	21.97	
	叶	/	/	/	/	/	/	/	3.05	6.07	18.57	15.43	
	桩	/	/	/	/	/	/	/	22.96	45.73	26.17	21.75	
	根	/	/	/	/	/	/	/	7.61	15.16	8.91	7.4	
	Σ	/	/	/	/	/	/	/	50.21	73.02	120.34	91.57	
灌木层	枝	/	/	0.95	17.22	11.76	68.25	61.94	73.93	3.48	61.56	2.31	56.9
	叶	/	/	0.34	48.08	2.23	12.92	6.92	8.26	1.77	31.38	1.04	25.61
	根	/	/	0.69	34.71	3.24	18.83	14.92	17.81	0.4	7.06	0.71	17.49
	Σ	/	/	1.98	11.32	17.23	63.39	83.78	93.71	5.65	8.22	4.06	3.09
草本层	草	3.85	53.12	8.83	70.62	7.12	83.18	0.2	31.75	6.41	85.2	0.47	58.75
	根	3.39	46.88	3.67	29.38	1.44	16.82	0.43	68.25	1.11	14.8	0.33	41.25
	Σ	7.24	93.5	12.5	71.6	8.56	31.5	0.63	0.71	7.52	10.94	0.8	0.61
枯枝落叶		0.5	6.5	2.98	17.08	1.39	5.11	4.99	5.58	5.38	7.84	6.22	4.73
总计		7.74	100	17.46	100	27.18	100	89.4	100	68.76	100	131.42	100

趋稳定。植被恢复初期即草丛阶段,喀斯特生境干旱,变化剧烈,种群竞争激烈,群落的优势种主要集中在少数甚至个别的先锋物种,其物种丰富度、多样性指数和均匀度都低,生态优势度很高,不过这种高的生态优势度是以多样性严重减少为代价的,它是生态条件极度恶劣的反映;随着植被演替的延续,经过草灌丛过渡,群落恢复到灌丛和藤刺灌丛,早期严酷的生境得到改善,大量物种侵入并生存,个体数量的分布平衡,群落的物种丰富度、多样性指数和均匀度逐渐增加,到藤刺灌丛阶段同时达到第一峰值,群落内的优势种与伴生种或共建种的差异逐渐减少,生态优势度降低且保持相对平衡状态;随着圆叶乌桕等落叶优势树种的出现,种间的竞争分化打破了持续时间很长的平衡状态,群落自然稀疏,物种丰富度、多样性指数、均匀度指数稍有下降,生态优势度上升。顶级群落的青冈栎和南酸枣优势明显,生态优势度达 0.23 与草本层不同,这种高生态优势度是建立在均匀度保持一定水平,物种丰富度和多样性较大的基础上,它是喀斯特独特自然地理、气候、复杂多样的小生境与植物协调演替的结果,是生态系统全面改良和相对稳定的表现。

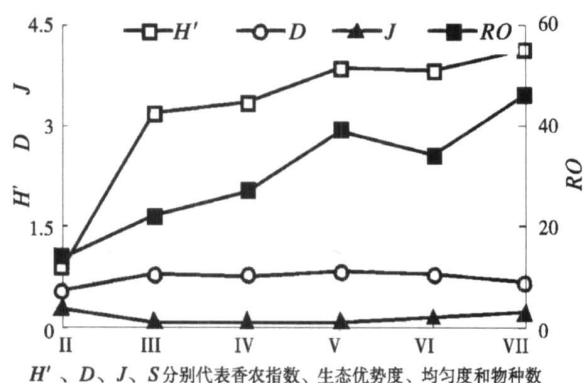


图 2 各演替阶段群落多样性变化

Fig 2 Variations in community diversity in different

3 结论与讨论

3.1 喀斯特地区干扰与植被的关系

干扰是种群动态变化的重要因子之一,它可以改变生境条件、增加生境异质性等许多复杂的过程使植物群落本身发生结构、动态过程的变化,甚至改变其演替方向^[12]。有关干扰的假说很多,其中中度干扰假说占主要地位^[13-14],各种假说之间相互矛盾甚至完全对立^[15-16],但在最大丰富度出现在中度强

度或频率的干扰水平上非常一致^[17]。大量的研究表明,轻度干扰能增加植物多样性,有利于群落更新^[18],但任何程度的干扰均导致群落结构和微生境的改变,打破了原来的配置平衡关系,即使丰富度、多样性指数、均匀度增加了,但生态优势度却减少了,各物种之间的竞争重新加强,生态系统的稳定性减弱。喀斯特地区特殊性决定了它不太适合目前的这些干扰理论。首先,喀斯特森林生态系统具有天生的脆弱性,敏感性强,稳定性差,对干扰的反应迅速而剧烈,稍加干扰即便退化;其次,干扰最初是以暂时去除物种为目的,轻度干扰虽能增加物种多样性,但是以打破生态平衡为代价的,喀斯特地区特别是原生性较强的森林区,物种与物种、物种与环境之间经过长期的竞争与适应达到了协调状态,植被大都生长在石灰岩石块上、缝隙中、瘠薄的土壤上和悬崖峭壁等环境恶劣地方,去除容易,若想重新进行繁殖和恢复,仅靠人力难以实现,主要依赖漫长的自然恢复过程,要重新达到原来的状态少则几十年,多则上百年甚至上千年。最后,喀斯特的石漠化过程和植物群落的退化具有方向性的一致性、机制上的互动性,伴随着干扰强度的加大,植被逐渐消失,环境不断恶化,进一步导致物种多样性减少,形成恶性循环直至土地完全石漠化,退化和恢复在速度上具有不同步性和非线性,由于土壤贫瘠、浅薄,水土流失严重,干扰后退化快,而喀斯特地区成土母质低,成土速度极慢,形成 1 cm 土壤需 2 000~3 000 a^[19],一旦流失后果严重,植被赖以生存的土壤基础遭到破坏且长时间不能恢复,更新与生长自然会受到重大影响。可见,喀斯特地区的植被演替是一种长期的纯自然演替过程,在无干扰的原生性森林最好不要进行任何程度和方式的干扰,在已受干扰的地区,应科学利用正向干扰诱导植被恢复。

3.2 干扰区的成因、植被的恢复现状与更新策略

桂西北的人为干扰方式主要有砍伐、樵采、垦殖、放牧、火烧等 5 种,各种干扰之间具有协同性、叠加性和连锁性。火烧除偶然事故原因外,其目的是垦殖和放牧。火烧之后反复垦殖的破坏强度最大,尤其是在 $\geq 25^\circ$ 陡坡上,属毁灭性干扰,是导致石漠化的主要干扰方式。放牧觅食造成一些刚刚萌生、叶嫩味鲜的适口性物种消失,放牧过程中的践踏则导致砍伐和樵采之后的根桩难以成活,同时增加了幼苗的死亡率。砍伐和樵采属选择性干扰,它们只破坏那些利用价值和燃烧值较大的物种,过程缓慢,

物种的逐步适应性强, 多样性丧失较少, 但砍伐和樵采的对象是个体较大的乔木和灌木, 对森林结构的破坏较大, 它是造成森林服务功能失调、环境退化从而形成大面积的草丛和草灌丛的干扰方式之一。20 世纪 80 年代中期, 桂西北喀斯特地区在这 5 类方式的干扰下, 80% 以上的森林退化至草丛或草灌丛, 之后进入了环境保护阶段, 伴随着当地经济水平的提高、能源问题的合理解决和各种森林保护政策、法规的相继出台和全面实施, 植被进入自然恢复状态, 但由于植被资源丧失严重, 物种多样性降低, 自然更新缓慢, 除少数立地环境较好的地方偶现乔灌丛外, 大面积植被仍持续在草丛和灌丛阶段。本文研究的桂西北喀斯特干扰区在经过 22 年自然恢复之后, 草丛和草灌丛的面积仍占总面积的 80%, 物种数和 6 个演替阶段最大的群落高度、生物量分别只有自然保护区的 26.6%、30.5%、68.0%, 多样性指数最高时也下降了 0.29, 改变这种局面必须实行新的更新策略。根据桂西北喀斯特地区不同的立地类型和群落恢复现状, 将该区域内的草丛和草灌丛进行分类, 充分利用现代生态学原理, 实行 3 条不同的植被自然与人工恢复途径: ①立地条件较好的地方可以直接实施草丛→常绿落叶阔叶林→顶级群落, 主要补充演替后期的繁殖体; ②立地条件中等时实施草丛→灌丛→常绿落叶阔叶林→顶级群落, 充分利用灌丛恢复时期改良土壤和小气候环境, 保护并适当修剪灌丛, 促进有性繁殖更新链尽快恢复, 为乔林群落的形成打下基础; ③立地条件恶劣时实施石漠化稀疏草丛→草丛→草灌丛→灌丛→乔灌丛→常绿落叶阔叶林→顶级群落, 逐步恢复。

参考文献 (References)

- [1] Yu Lief, Zhu Shouqian, Ye Jingzhong *et al*. Dynamics of degraded karst forest in the process of natural restoration. *Scientia Sinica Sinica*, 2002, 38: 1~7 [喻理飞, 朱守谦, 叶镜中, 等. 退化喀斯特森林自然恢复过程中群落动态研究 [J]. 林业科学, 2002, 38 (1): 1~7]
- [2] Zhou Youyou, Jiang Zhongheng, Wei Zhenlian. Rational study on the drought and the cause of drought in central Guangxi karst agricultural area. *Carsologica Sinica*, 2003, 22: 144~149 [周游游, 蒋忠诚, 韦珍莲. 广西中部喀斯特干旱农业区的干旱程度及干旱成因分析 [J]. 中国岩溶, 2003, 22(2): 144~149]
- [3] Zhao Zhongqiu, Hou Lisheng, Cai Yunlong. The process and mechanism of soil degradation in karst area in southwest China. *Earth Science Frontiers*, 2006, 13: 185~189 [赵中秋, 后立胜, 蔡运龙. 西南喀斯特地区土壤退化过程与机理探讨 [J]. 地学前缘, 2006, 16(3): 185~189]
- [4] He Tengbing. Status of soil and water loss and counter measures of ecological agriculture construction in Guizhou karst mountainous region [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2001, 14(5): 28~34 [何腾兵. 贵州喀斯特山区水土流失状况及生态农业建设途径探讨 [J]. 水土保持学报, 2000, 14(5): 28~34]
- [5] Daubenmire R. (Translated by Chen Qingcheng) *Plant Communities—A Textbook of Plant Synecology* [M]. People's Education Press, Beijing, 1981: 113~301. [Daubenmire R. (陈庆诚译). 植物群落——植物群落生态学教程 [M]. 人民教育出版社, 北京, 1981: 113~301]
- [6] Ma Keping, Huang Jianhui, Yu Shunli *et al*. Plant community diversity in Dongling mountain Beijing, China: species richness, evenness and species diversity. *Acta Ecologica Sinica*, 1995, 15(3): 268~277 [马克平, 黄建辉, 于顺利, 等. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 II. 丰富度、均匀度和物种多样性研究 [J]. 生态学报, 1995, 15(3): 268~277]
- [7] Pielou EC. *An introduction of mathematical ecology*. New York: Wiley, 1977.
- [8] Magurran A. E. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1988.
- [9] Shen Youxin, Jiang Jie, Chen Shengguo *et al*. Vegetation degradation and its restoration strategies of Karst upland in south-eastern Yunnan [J]. *Journal of Mountain Science*, 2005, 23(4): 425~430. [沈有信, 江浩, 陈胜国, 等. 滇东喀斯特山地植被退化及其恢复对策 [J]. 山地学报, 2005, 23(4): 425~430]
- [10] Wang Dehui, Zhu Shouqian, Huang Baobing *et al*. Changes of vegetation features of rocky desertification process in karst area of Guizhou [J]. *Journal of Nanjing University (Natural Sciences Edition)*, 2003, 27(3): 26~30 [王德炉, 朱守谦, 黄宝龙, 等. 贵州喀斯特区石漠化过程中植被特征的变化 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2003, 27(3): 26~30]
- [11] Yu Lihong, Zhu Jiaojun, Kong Xiangwen *et al*. The effects of anthropogenic disturbances (thinning) on plant species diversity of *Pinus koransis* plantation [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(11): 3757~3764 [于立忠, 朱教君, 孔祥文, 等. 人为干扰 (间伐) 对红松人工林林下植物多样性的影响 [J]. 生态学报, 2006, 26(11): 3757~3764]
- [12] Mou Changcheng, Song Hongwen, Su Ping *et al*. Distribution patterns of plant biodiversity on the *Alnus hirsute* and *Betula platyphylla* swamps ecotones in Changbai Mountains [J]. *Journal of Natural Resources*, 2005, 20(2): 258~265 [牟长城, 宋洪文, 苏平, 等. 长白山赤杨和白桦沼泽交错带植物多样性分布格局 [J]. 自然资源学报, 2005, 20(2): 258~265]
- [13] Connell JH. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, 1978, (199): 1302~1310.
- [14] Huston M. A. General hypothesis of diversity [J]. *American naturalist*, 1979, (113): 81~101.
- [15] Schimidt W, Keeley J E, Bond W J. The intermediate disturbance hypothesis does not explain fire and diversity pattern in fynbos [J]. *Plant Ecology*, 1997, (132): 77~84.
- [16] Fulbright T E. Disturbance effects on species richness of herbaceous plants in a semi-arid habitat [J]. *Journal of arid Environment*

- 2003, 58: 119~133
- [17] Petraitis P S, Latham R E, Niesenbaum R A. The maintenance of species diversity by disturbance[J]. *The Quarterly Review of Biology*, 1989 (64): 393~418
- [18] Mao Zhizhong, Zhu Jiaojun. Effects of disturbances on species composition and diversity of plant communities[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(8): 2695~2701 [毛志宏, 朱教君. 干扰对植物群落物种组成及多样性的影响[J]. *生态学报*, 2006, 26(8): 2695~2701]
- [19] Wang Kelin. Coordinated development tactics of agriculture and environment in ecological vulnerable regions[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2001, 9(2): 86~88 [王克林. 生态脆弱区域农业与环境协调发展策略[J]. *中国生态农业学报*, 2001, 9(2): 86~88]

Vegetation Succession Rule Andregeneration Strategies in Disturbed Karst Area Northwest Guangxi

SONG Tongqing^{1, 2}, PENG Wanxia^{1, 2, 3}, ZENG Fuping^{1, 2}, WANG Kelin^{1, 3}, OUYANG Zhen^{1, 2, 3}

(1. Institute of Subtropical Agriculture, the Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China;

2. College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China;

3. Station of Karst Ecology in Huanjiang, Institute of Subtropical Agriculture, CAS, Huanjiang, 547200, China)

Abstract The vegetation succession and biodiversity changes in 22 years' natural restoration after environmental protection were studied in disturbed karst area in northwest Guangxi via the spot investigation and referred literatures in this paper. Taken climax community in Mulun Natural Reserve as contrast, disturbance theory and community analysis methods were adopted in this study.

The investigation showed that there were about 241 species of vascular plant, which belong to 91 families and 206 genera in karst area in the northwest of Guangxi with only 26.6% of species in Mulun Natural Reserve. It indicated that species diversity lost severely in disturbed karst area. There were six vegetation growth forms in the sere: sparse grass of rocky desertification, grassland, grass-shrub, shrub, vine-shrub, tree-shrub. In the sere except the stage with sparse grass of rocky desertification, the average community height ranged from 0.49 m to 15.56 m while density from 468.50 plants per ha² to 0.31 plants per ha², and whole coverage was in the trend of higher (0.85), low (0.50), highest (0.90) and high (0.80) after natural restoration. The community biomass varied from 7.74 tons per ha² to 131.42 tons per ha² with the community height increasing and the percentage of the grass biomass to the whole community biomass decreasing. The species diversity and Shannon-Wiener's index increased gradually from 14 to 46 and from 0.89 to 4.13 respectively. Ecological dominance in the middle stages of the succession lowered from 0.10 to 0.16 with comparative less variations, whereas 0.28 in the beginning and 0.23 in the ending. The reverse was true to the rule of evenness. Compared to the climax community, the largest height, biomass and diversity index reduced by 10.82 m, 42.02 tons per ha² and 0.29 respectively. According to slow vegetation restoration in disturbed area, the authors discussed the formation mechanism of disturbed area and the effects on vegetation. Meanwhile, the authors put forward three approaches with combination of nature and human being to vegetation recovery, which would be suitable in exceeding degradation in great karst disturbed area in northwest Guangxi.

Key words disturbed area, natural vegetation, community succession, regeneration strategies, karst area in northwest Guangxi