

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201811036

引文格式: 何斌, 李青, 刘勇. 黔西北地区不同演替阶段植物群落结构与物种多样性特征 [J]. 广西植物, 2019, 39(8): 1029–1038.  
HE B, LI Q, LIU Y. Community structure and species diversity at different vegetation successional stages in Northwest Guizhou [J].  
*Guihaia*, 2019, 39(8): 1029–1038.

## 黔西北地区不同演替阶段植物群落结构与物种多样性特征

何斌<sup>1\*</sup>, 李青<sup>1</sup>, 刘勇<sup>2</sup>

(1. 贵州工程应用技术学院 生态工程学院, 贵州省普通高等学校生物资源开发与生态修复特色重点实验室, 贵州 毕节 551700; 2. 北京林业大学 林学院, 省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083)

**摘要:** 该文采用“空间代替时间”的方法, 研究了贵州省威宁县喀斯特地区植被演替过程中的群落结构、物种组成、生活型谱和物种多样性的变化规律。结果表明: (1) 该调查共记录到种子植物 174 种, 隶属于 52 科 117 属, 物种分布较多的有菊科、蔷薇科、禾本科、杜鹃花科、小檗科、唇形科、蓼科。(2) 随着植被的正向演替, 物种丰富度逐渐增加, 群落结构趋于复杂, 高位芽植物所占比例逐渐增大。(3) 随着植被的恢复, 群落层次分化逐渐明显, 大径级植株所占比例呈现增加趋势。(4) 随着植被的恢复, 群落各层次的 Shannon-Wiener 多样性指数 ( $H$ )、Simpson 多样性指数 ( $D_s$ )、均匀度指数 ( $J$ ) 和 Margalef 丰富度指数 ( $D_M$ ) 逐渐增加; 不同演替阶段植物群落之间的 Sørensen 相似系数呈现先上升后下降的趋势, Cody 指数则表现为逐渐增加的趋势。黔西北地区不同演替阶段植物群落结构和物种多样性不同, 建群种和关键种发生了明显变化, 不同演替阶段植物群落结构和物种多样性的研究对喀斯特地区植被演替规律的认识和生态恢复具有重要意义。

**关键词:** 黔西北, 植被演替, 物种组成, 生活型谱, 群落结构, 物种多样性

中图分类号: Q948.15 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2019)08-1029-10

## Community structure and species diversity at different vegetation successional stages in Northwest Guizhou

HE Bin<sup>1\*</sup>, LI Qing<sup>1</sup>, LIU Yong<sup>2</sup>

(1. College of Ecological Engineering, Guizhou University of Engineering Science, Key Laboratory of Biological Resources and Ecological Remediation of Guizhou Province, Bijie 551700, Guizhou, China; 2. Forestry College, Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

**Abstract:** In this study, karst plant communities in Weining County of Guizhou Province was investigated by means of space instead of time during vegetation succession in a karst mountain area of China. The species composition, life pat-

收稿日期: 2019-03-12

基金项目: 贵州省科学科技合作计划项目(黔科合 LH 字 [2015] 7591); 贵州省普通高等学校科技拔尖人才支持计划项目(黔教合 KY 字 [2016] 099); 贵州省重点学科“生态学”项目(ZDXK [2013] 11) [Supported by the Science and Technology Program of Guizhou Province ([2015] 7591); Supporting Program of Top Talents in Science and Technology of Education Department of Guizhou Province ([2016] 099); Key Discipline of Ecology of Guizhou Province (ZDXK [2013] 11)].

作者简介: 何斌(1980-), 男, 山西朔州人, 博士, 副教授, 主要从事森林生态学和植物生理生态学研究, (E-mail) hebin23kewen@163.com。

\* 通信作者

tern, community structure and species diversity of vegetation communities were studied. The results were as follows: (1) A total of 174 seed plants were recorded in this survey, belonging to 52 families and 117 genera. The dominant families included Compositae, Rosaceae, Gramineae, Azaleaceae, Berberaceae, Labiataceae, Polygonaceae. (2) With the positive succession of vegetation, the species richness gradually increased, the community structure tended to be complex, and the proportion of high-position bud plants gradually increased. (3) During the restoration of vegetation, the community stratification gradually became obvious, and the proportion of large diameter plants increased. (4) The Shannon-Wiener index ( $H$ ), Simpson index ( $D_s$ ), evenness index ( $J$ ) and Margalef index ( $D_M$ ) of various levels of the community increased gradually along restoration. The Sørensen index of plant communities between different succession stages showed a trend of first increasing and then decreasing, while the Cody index showed a gradually increasing trend. In summary, the plant community structure and species diversity of different successional stages in karst mountain areas are different, and the group building species and key species have changed obviously. The study of community structure and species diversity has important significance for the understanding of vegetation succession and ecological restoration in karst mountainous areas.

**Key words:** Northwest Guizhou, vegetation succession, species composition, life pattern, community structure, species diversity

全球喀斯特面积约 2 200 万  $\text{km}^2$ , 约占世界陆地面积的 12%, 中国以贵州为中心的西南地区 ( $102^\circ\text{—}111^\circ\text{ E}$ ,  $23^\circ\text{—}32^\circ\text{ N}$ ) 是世界上面积最大、最集中连片的喀斯特区域, 面积超过  $55 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。目前居住着 1 亿多人口、48 个少数民族(熊康宁等, 2011), 贫困人口相对集中, 再加上该地区特殊的地质背景, 岩溶作用强烈, 生态环境容量小, 尖锐的人地矛盾导致了十分严重的石漠化现象, 严重制约了其可持续发展, 直接威胁到长江、珠江流域生态安全(彭晚霞等, 2008), 是我国植被恢复和生态重建的重点和难点地区(蒋忠诚等, 2016)。如何构建适宜的植被体系是该区域生态恢复和建设面临的重大科学问题。

植被作为一个地区生态环境的综合反映, 受物种进化(物种的形成、迁移及灭亡)、地理差异、环境因子(地质、地貌、气候、土壤)及干扰等多个生态过程的影响(Whittaker et al., 2001; Willis & Whittaker, 2002)。在不同尺度和空间上形成了有规律的时空格局, 既反映了植物对环境资源的利用和适应关系, 又反映了植物在群落中的更新、竞争等关系(Legendre & Fortin, 1989)。植被恢复是改善喀斯特地区生态环境的根本, 根据植被演替规律采取人为措施加快植被恢复进程是主要途径之一。研究喀斯特地区不同演替阶段植物群落结构特征和物种组成, 揭示物种替代和群落结构变

化规律是石漠化治理的重要基础性工作, 对喀斯特地区石漠化治理和植被恢复具有重要意义。

迄今为止, 有关喀斯特地区植物群落的研究多集中在喀斯特森林种群结构、动态特征、生境特征、多样性、生态系统恢复等方面(梁士楚, 1992; 俞国松等, 2011; 黄宗胜等, 2013; 兰斯安等, 2016; 盛茂银等, 2015; 张红玉等, 2015), 对于喀斯特地区植被恢复过程中群落演替规律的研究也有报道(区智等, 2003; 刘玉国等, 2011; 文丽等, 2015; 檀迪和熊康宁, 2016), 主要是针对桂西、桂西南、滇东和黔中地区, 但对黔西北地区却尚未见有报道。由于自然条件、人为干扰和治理模式以及不同地区石漠化程度的不同, 植被演替过程中群落结构和物种多样性会有所差异。因此, 本研究以贵州省威宁县为例, 采用“空间代替时间”的方法对该区域不同演替阶段的植物群落进行调查, 探讨植被演替过程中植物群落结构和物种多样性的变化规律, 以期为喀斯特地区植被恢复和重建提供科学依据。

## 1 研究方法

### 1.1 研究区概况

威宁县 ( $103^\circ 36'\text{—}104^\circ 45'\text{ E}$ ,  $26^\circ 36'\text{—}27^\circ 26'\text{ N}$ ) 位于贵州省西北部, 平均海拔 2 200 m, 具有低

纬度、高海拔、高原山地的典型地理特征,属亚热带季风气候。年平均气温 11.2 °C,年平均降水量 739 mm,年平均日照数 1 812 h,土壤以硅铝质黄棕壤和铁铝质黄棕壤为主,呈微酸性。森林覆盖率达 49.02%,由于人类活动的干扰,中亚热带常绿阔叶林基本上被破坏。近年来,在国家政策的指引下当地政府采取了多种措施对植被进行了恢复,使该地区形成了喀斯特地区半湿润常绿阔叶林的不同演替阶段——灌草丛、灌丛、针叶林、落叶阔叶林,构成了比较具有代表性的演替系列。

## 1.2 群落调查

运用典型群落样地调查法于 2018 年 7—8 月在灌草丛、灌丛、针叶林、落叶阔叶林 4 个演替阶段调查取样。根据群落最小实际表现面积,森林群落面积为 20 m × 30 m,灌丛和灌草丛群落面积为 10 m × 10 m。调查时,将样地划分为 6 个 10 m × 10 m 的小样方,每个样方内设 5 个 1 m × 1 m 的微型样方,对样地内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm 的乔木进行每木检尺;在每个小样方内,记录灌木的植物名称、株数、高度和盖度;按梅花形随机选取 5 个微型样方,调查草本的植物名称、株数、高度和盖度。详细记录各样地的海拔、经纬度、坡度、坡向等环境因子。共调查样地 45 个(灌草丛 3 个、灌丛 12、针叶林 18 个、落叶阔叶林 12 个)。

## 1.3 数据分析

1.3.1 生活型 根据 Raunkiaer(1932)的生活型分类系统,对样地内出现的所有植物进行统计分析。

1.3.2 物种多样性  $\alpha$  多样性指数参考马克平(1994)的方法,公式如下:

$$\text{Shannon-Wiener 多样性指数}(H): H = -\sum P_i \ln P_i \quad (1)$$

$$\text{Simpson 多样性指数}(D_s): D_s = 1 - \sum P_i^2 \quad (2)$$

$$\text{Pielou 均匀度指数}(J): J = \frac{-\sum P_i \ln P_i}{\ln S} \quad (3)$$

$$\text{Margalef 丰富度指数}(D_M): D_M = (S-1)/\ln N \quad (4)$$

式中, $S$  为样地中物种总数, $N$  为所有物种个体数总和, $P_i$  表示第  $i$  个物种的个体数与群落总个体数之比。

$\beta$  多样性指数参考张晓龙等(2017)的方法,公式为 Sørensen 指数( $SI$ ):  $SI = \frac{2c}{a+b}$  (5)

$$\text{Cody 指数}(\beta_c): \beta_c = \frac{g(H)+l(H)}{2} = \frac{a+b-2c}{2} \quad (6)$$

式中, $a$  和  $b$  分别为两样方的物种数, $c$  为两样方的共有物种数。

1.3.3 群落结构划分 依据王泺鑫等(2016)的方法,将乔木的胸径划分为 9 个径级,分别为胸径 I [0,3) cm、II [3,6) cm、III [6,9) cm、IV [9,12) cm、V [12,15) cm、VI [15,18) cm、VII [18,21) cm、VIII [21,24) cm、IX 24 cm 及以上;将乔木的高度也划分为 9 个高度级,分别为高度级 I [3,6) m、II [6,9) m、III [9,12) m、IV [12,15) m、V [15,18) m、VI [18,21) m、VII [21,24) m、VIII [24,27) m、IX 27 m 及以上。

1.3.4 数据处理 数据分析和图形绘制使用 Microsoft Excel 2016 和 R 2.80 软件来完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同演替阶段的物种组成

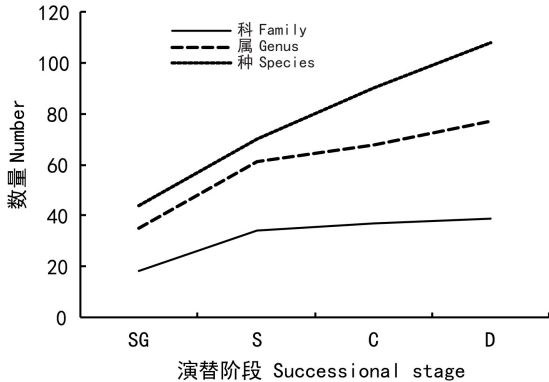
本次调查共记录到种子植物 174 种,隶属于 52 科 117 属,其中双子叶植物 151 种,隶属于 47 科 98 属;单子叶植物 23 种,隶属于 5 科 19 属(表 1)。物种数最多的 7 个科分别为蓼科(6 种)、唇形科(7 种)、小檗科(8 种)、杜鹃花科(10 种)、禾本科(12 种)、蔷薇科(20 种)、菊科(23 种)。

表 1 研究区内调查样地的植物物种组成

Table 1 Plant species composition of the survey plots in the study area

类型 Type	物种组成 Species composition		
	科 Family	属 Genus	种 Species
单子叶植物 Monocotyledon	5	19	23
双子叶植物 Dicotyledon	47	98	151
合计 Total	52	117	174

随着植被的恢复,植物群落的科属种数量逐渐增加,但是增速逐渐放缓(图1)。这是因为从灌草丛向落叶阔叶林演替过程中,随着植被的恢复,土壤、水、肥、气、热等小生境条件不断改善,环境容量不断提高,物种数量不断增加;但是,在进入到森林群落后,由于内部竞争逐渐增大,各物种分别占据相应的生态位,物种侵入相对演替前期较困难,故物种数量增加速率放缓。



注: SG. 灌草丛; S. 灌丛; C. 针叶林; D. 落叶阔叶林。下同。

Note: SG. Shrub grassland; S. Shrubland; C. Coniferous forest;

D. Deciduous broad-leaved forest. The same below.

图1 不同演替阶段的物种数量

Fig. 1 Plant species composition at different successional stages

不同演替阶段,物种组成有一定的差异,阶段相隔越远差异越大。在草本层中,落叶阔叶林有百脉根、半夏、草玉梅、车前草、刺儿菜、灯笼草、地榆、风轮菜、鬼针草、何首乌、黑穗画眉草、黄花蒿、黄毛草莓、灰苞蒿、火绒草、积雪草、吉祥草、金茅、苎草、苦蒿、苦荞麦、马兰、毛莲蒿、矛叶苎草、蒙古、牛尾蒿、蒲公英、三脉紫菀、云南莎草、蛇莓、四叶葎、碎米莎草、天南星、椭圆叶花锚、香茶菜、小蓬草、小鱼眼草、沿阶草、羊齿天门冬、一把伞南星、一年蓬、鱼腥草、云南兔儿风、芸香草、知风草、珠光香青、砖子苗、紫花地丁;针叶林有阿拉伯婆婆纳、白茅、半夏、糙野青茅、车前草、车轴草、川芒、倒提壶、东亚唐松草、风轮菜、鬼针草、黑穗画眉草、黄毛草莓、火绒草、积雪草、苎草、老鹳草、龙胆、马蹄金、尼泊尔蓼、牛尾蒿、牛至、蒲公英、茜草、求米草、柔毛委陵菜、蛇莓、酸模叶蓼、夏枯草、

小柴胡、小蓬草、鸭跖草、野棉花、野芝麻、一把伞南星、一年蓬、鱼腥草、云南莎草、云南兔儿风、芸香草、珍珠菜、知风草、珠光香青、猪殃殃、紫花地丁;灌丛有苍耳、车前草、地石榴、繁缕、风轮菜、瓜子金、黑穗画眉草、黄毛草莓、灰苞蒿、火草、积雪草、苎草、老鹳草、马鞭草、马蹄金、牛尾蒿、牛至、蒲公英、千里光、茜草、青蒿、求米草、山蓼、蛇莓、鼠麴草、酸模叶蓼、喜冬草、夏枯草、刺儿菜、鸭跖草、羊茅、野棉花、一年蓬、鱼腥草、云南莎草、云南兔儿风、泽漆、珠光香青、紫花地丁;灌草丛有茜草、青蒿、云南莎草、东亚唐松草、风轮菜、珠光香青、牛至、夏枯草、蒲公英、车轴草、灰苞蒿、牛尾蒿、火草、车前草、地榆、紫花地丁、刺儿菜、苎草、黑穗画眉草、千里光、云南兔儿风、白茅、黑麦草。在灌木层中,落叶阔叶林有矮生栒子、菝葜、薄叶鼠李、扁刺峨眉蔷薇、常春藤、椴木、大白杜鹃、地石榴、滇榛、杜鹃、粉枝莓、贵州花椒、贵州小檗、胡颓子、胡枝子、火棘、荚蒾、截叶铁扫帚、金丝桃、锦绣杜鹃、宽刺绢毛蔷薇、南天竹、中华柳、马桑、木槿、南烛、平枝栒子、忍冬、三叶木通、十大功劳、素馨花、威宁小檗、卫矛、乌饭、乌桕果、西南栒子、小冻绿树、盐肤木、迎春花、云锦杜鹃、云南杨梅、珍珠荚蒾、马棘;针叶林有扁刺峨眉蔷薇、古宗金花小檗、牛奶子、云南杨梅、火棘、西南栒子、滇榛、贵州小檗、小叶栒子、截叶铁扫帚、红素馨、粉叶栒子、金丝梅、杜鹃、毕节小檗、马缨杜鹃、白栎、水红木、大白杜鹃、珍珠荚蒾、菝葜、马桑、豪猪刺、南烛、锦绣杜鹃、乌桕果、茅莓、棠梨刺、盐肤木、粗齿铁线莲;灌丛有滇榛、火棘、西南栒子、金丝桃、扁刺峨眉蔷薇、胡颓子、荚蒾、杜鹃、马缨杜鹃、大白杜鹃、云南杨梅、露珠杜鹃、南烛、粉叶栒子、榭栎、贵州小檗、短柄枹栎、平枝栒子、素馨花、粉枝莓、山矾、薄叶鼠李、香叶树、椴木、菝葜、马桑、白刺花、截叶铁扫帚、铁仔、茅莓、绣线菊;灌草丛有西南栒子、平枝栒子、匍匐栒子、小叶栒子、粉叶栒子、矮生栒子、火棘、金丝桃、扁刺峨眉蔷薇、古宗金花小檗、贵州小檗、滇榛、荚蒾、胡颓子、素馨花、截叶铁扫帚、总状扁核木、云南杨梅、乌桕果、南烛、锦绣杜鹃。在乔木层中,落叶阔叶林有滇杨、榭栎、云贵鹅耳枥、短柄枹栎、化香树、华山松、滇

梨、花椒、亮叶鼠李、青榨槭、栓皮栎、云南松、刺叶高山栎、川滇桤木、白栎、响叶杨、椴树; 针叶林有云南松、榿栎、华山松、杉木、川滇桤木、刺柏、山杨、刺叶高山栎、滇杨、豆梨、黄杉。灌草丛是植被破坏后恢复的初始阶段, 草本植物占优势, 伴生有灌木以及乔木幼苗, 群落中共有 44 种植物, 隶属于 18 科 35 属; 随着群落的演替, 滇榛、火棘、西南栲子、短柄栲栎、白栎、杜鹃等逐渐成为灌丛阶段的优势种, 该阶段共有植物 70 种, 隶属于 37 科 61 属; 针叶林阶段, 以云南松、华山松、杉木、黄杉等为优势种, 共有植物 90 种, 隶属于 34 科 68 属; 落叶阔叶林阶段, 主要以榿栎、栓皮栎、云贵鹅耳枥、化香树等为优势种, 共有植物 108 种, 隶属于 39 科 77 属。总之, 随着植被的正向演替, 耐荫植物和乔木植物增加, 优势种更替表现出一定的连续性; 但是, 灌木和草本植物在灌草丛和灌丛阶段相似, 到了针叶林和落叶阔叶林阶段, 优势种发生了较大变化, 一方面可能是由于一些植物不适应荫湿环境, 另一方面可能是受到了乔木的竞争排斥。

## 2.2 不同演替阶段生活型组成

由表 2 可知, 灌草丛阶段高位芽植物最多, 隐芽植物次之, 1 a 生植物最少; 灌丛阶段高位芽植物最多, 地面芽植物次之, 地上芽植物最少; 针叶林阶段高位芽植物最多, 地面芽植物次之, 地上芽植物最少; 落叶阔叶林阶段地面芽植物最多, 隐芽植物次之, 地上芽植物最少。在植被正向演替过程中, 高位芽植物所占比例逐渐升高, 在落叶阔叶林阶段达到最大; 地面芽植物先增加后减少, 在针叶林阶段最多; 1 a 生植物也是先增加后减少, 在灌丛阶段最多; 隐芽植物先减少再增加, 在灌丛阶段最少; 地上芽植物也是先减少再增加, 在针叶林阶段最少。

## 2.3 不同演替阶段群落结构特征

2.3.1 不同演替阶段群落径级结构 由于灌草丛与灌丛阶段几乎不存在乔木, 径级结构的研究仅针对针叶林和落叶阔叶林。从图 2 可以看出, 针叶林和落叶阔叶林的径级结构均呈左偏型正态分布, 表明二者均处于稳定的增长趋势。针叶林阶段, 在胸径 II 的个体数最多; 落叶阔叶林阶段, 在胸径 IV 的个体数最多。随着植被的恢复, 大径级

植物株数所占比例有增加的趋势。

2.3.2 不同演替阶段群落垂直结构 随着植被的恢复, 高度也有很大差别。灌草丛阶段, 矮小灌木或半灌木与草本植物混生, 平均高 0.5 m, 覆盖度 60%~80%; 灌丛阶段, 形成典型的灌木层和草本层, 灌木层平均高 1.5 m, 覆盖度 70%~90%, 草本层高 0.3~0.6 m, 覆盖度 30%~50%; 针叶林阶段, 乔木层、灌木层、草本层分化明显, 乔木层平均高 18 m, 郁闭度为 70%~80%, 灌木层平均高 1.1 m, 覆盖度 20%~40%, 草本层高 0.2~0.5 m, 覆盖度 20%~30%; 落叶阔叶林阶段, 乔木层、灌木层、草本层分化明显, 乔木层平均高 21 m, 郁闭度 80%~90%, 灌木层平均高 1.8 m, 覆盖度 30%~40%, 草本层高 0.2~0.5 m, 覆盖度 10%~20%。

图 3 为针叶林和落叶阔叶林在不同高度级的植物株数, 二者均呈单峰曲线, 其中针叶林主要集中在高度级 V、VI、VII 上, 个体株数占总数的 59.21%, 高度级 V 的个体株数最多, 占到了总数的 27.62%; 落叶阔叶林主要集中在高度级 V、VI、VII 上, 个体株数占总数的 54.03%, 高度级 VI 的个体株数最多, 占到了总数的 25.38%。

## 2.4 不同演替阶段的物种多样性变化

物种多样性作为群落的基本特征, 可以用来指示群落的生境状况, 反映群落的组成结构、个体的分布格局变化等 (Bråkenhielm & Liu, 1998)。随着植被的正向演替, 立地条件、气候等环境条件得到改善, 群落的物种多样性随之增加。

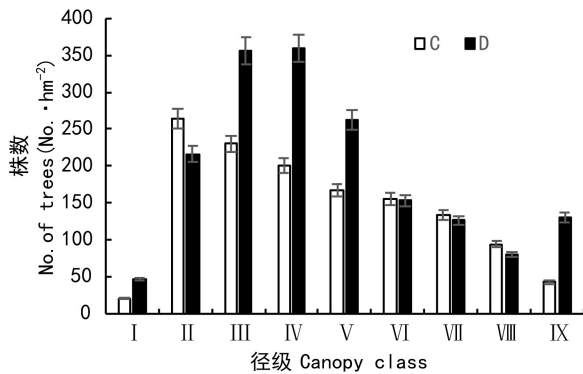
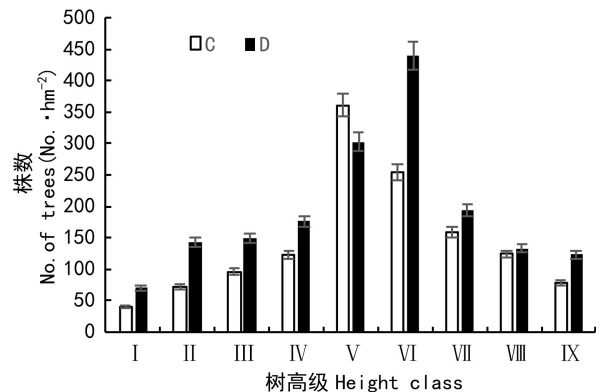
2.4.1  $\alpha$  多样性 由图 4 可知, 随着植被的恢复, 群落各层次的 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数、均匀度指数和 Margalef 丰富度指数均呈增长趋势, 说明随着植被的正向演替, 群落生境逐渐向着顶级群落方向发展, 生物多样性和资源空间配置更加复杂。早期灌草丛阶段, 生境严酷、不稳定、变化剧烈, 物种数量少, 生物多样性指数低; 随着植被的恢复, 生境条件逐渐改善, 大量物种入侵, 物种数量增多, 生物多样性指数增加, 至顶级群落阶段达到最大值。

同一演替阶段不同层次的 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数、均匀度指数和 Margalef 丰富度指数的变化趋势均为草本层 > 灌木

表 2 不同演替阶段群落生活型谱

Table 2 Life form of composition at different succession stages

演替阶段 Succession stages		生活型 Life form				
		高位芽植物 Phanerophyte	地上芽植物 Chamaephyte	地面芽植物 Hemicryptophyte	隐芽植物 Cryptophyte	1年生植物 Annual
灌草丛 Shrub grassland	种类数 Species	17	5	8	11	3
	百分比 Percentage (%)	38.64	11.36	18.18	25	6.82
灌丛 Shrubland	种类数 Species	30	2	15	13	10
	百分比 Percentage (%)	42.86	2.86	21.43	18.57	14.28
针叶林 Coniferous forest	种类数 Species	41	2	20	17	10
	百分比 Percentage (%)	45.56	2.22	22.22	18.89	11.11
落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forest	种类数 Species	56	3	17	21	11
	百分比 Percentage (%)	51.85	2.78	15.74	19.44	10.19

图 2 不同演替阶段不同径级的木本植物株数  
(平均值±标准误差)Fig. 2 Number of woody plant of different canopy sizes  
at different successional stages ( $\bar{x} \pm s_x$ )图 3 不同演替阶段不同高度的木本植物株数  
(平均值±标准误差)Fig. 3 Number of woody plant of different heights at  
different successional stages ( $\bar{x} \pm s_x$ )

层>乔木层。主要是因为乔木层物种少,主要集中在优势种植物,而草本层物种多,个体分布较均匀,对资源空间的争夺还不剧烈,分化还不明显。

2.4.2  $\beta$  多样性  $\beta$  多样性可以反映随着环境梯度的变化,物种发生替代的程度或变化的速率(张晓龙等,2017)。随着植被的恢复,不同演替阶段植物群落之间的 Sørensen 指数呈先增加后降低的趋势(图 5),针叶林群落和灌丛群落之间的 Sørensen 相似性系数最大,均为 0.50;而落叶阔叶林群落和针叶林群落之间的 Sørensen 相似性系数最小,仅为 0.44。Cody 指数与 Sørensen 指数的变化趋势不同,随着植被的恢复,不同演替阶段植物群落之

间的 Cody 指数表现出逐渐增加的趋势(图 6),落叶阔叶林和针叶林群落之间的 Cody 指数明显高于其它群落之间的。可见,随着植被的恢复,植物群落间物种的更替速率加快。在不同演替阶段,常见的一些共有种植物均有出现,如扁刺峨眉蔷薇、滇榛、火棘、贵州小檗、车前草、黑穗画眉草、云南莎草、云南兔儿风、云南杨梅、紫花地丁等。

### 3 讨论与结论

尽管在中国西南喀斯特地区植被的自然演替规律也符合常态地貌上植被演替的一般规律,但是

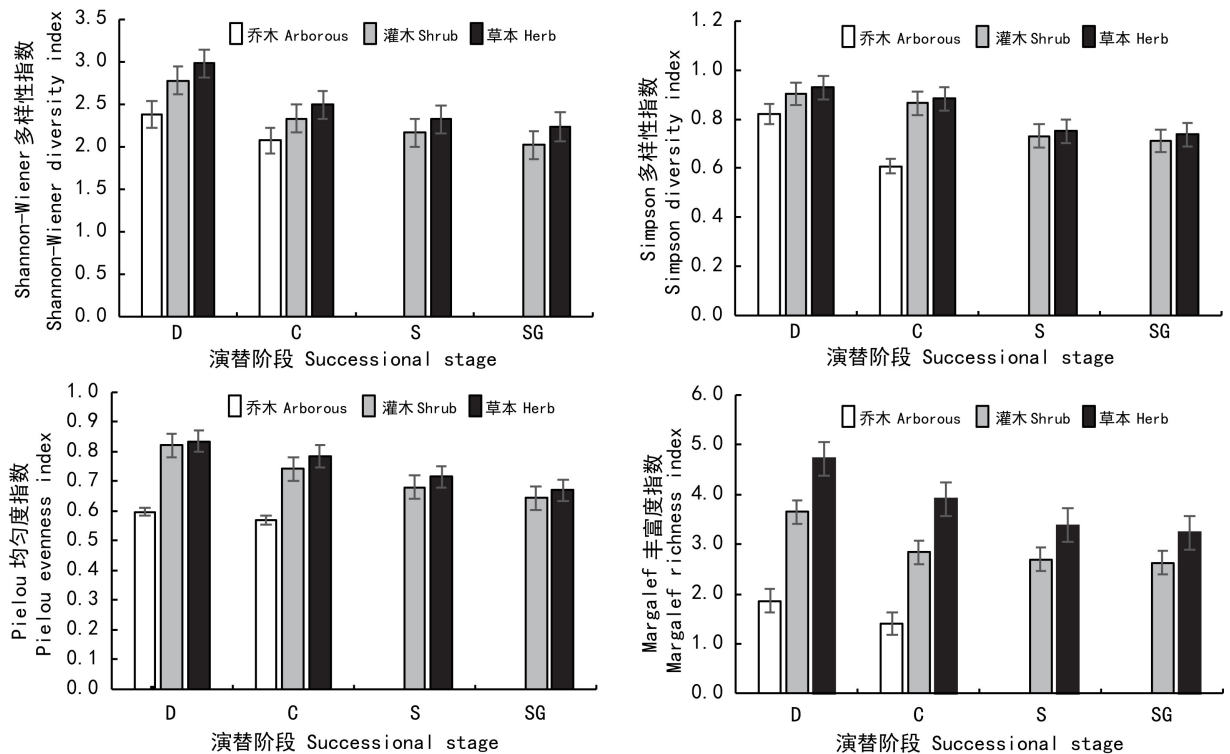


图 4 不同演替阶段下群落各植被层物种多样性(平均值 $\pm$ 标准误差)  
Fig. 4 Species diversity of different layers at different successional stages ( $\bar{x} \pm s_x$ )

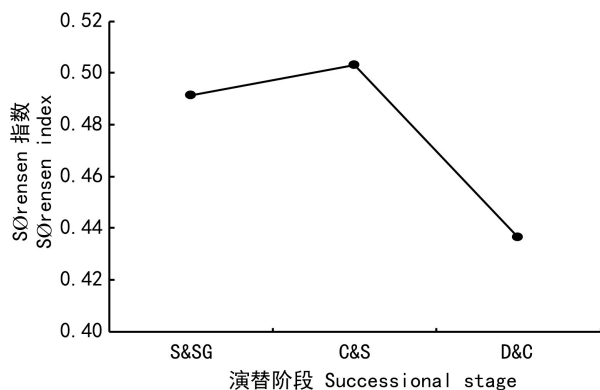


图 5 不同演替阶段植物群落间的 Sørensen 指数  
(平均值 $\pm$ 标准误差)  
Fig. 5 Sørensen indices of plant communities at different successional stages ( $\bar{x} \pm s_x$ )

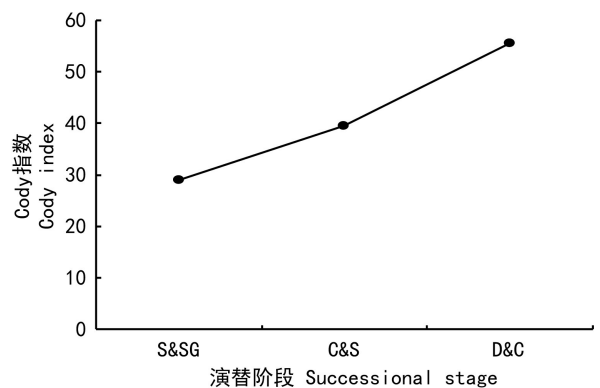


图 6 不同演替阶段植物群落间的 Cody 指数  
Fig. 6 Cody indices of plant communities at different successional stages

由于喀斯特地区景观异质性强、小生境复杂多样,以及水热条件和植物区系成分丰富,能为不同演替阶段提供不同习性的物种种源,演替从开始阶段就具有多样性,再加上人为因素的干扰,演替方

向并不单一(王德炉等, 2003;文丽等, 2015)。鉴于时间和条件的限制,目前多采用“空间代替时间”的方法来研究不同演替阶段植物群落结构的变化过程和规律,本研究也不例外。

本研究发现不同演替阶段植物群落结构发生

了改变,出现了不同程度的物种替代现象。这反映了植被演替过程中物种组成的变化特点,即演替的实质就是一些物种替代另一些物种的过程(Cain & Shelton, 2001),在正向演替过程中,一个阶段系统功能的恢复都会有利于下一阶段新物种的引入(赵平和彭少麟, 2001)。在西南喀斯特地区,不同演替阶段生境条件不同,种间、种内竞争关系也有差别。灌草丛阶段,植被覆盖度低,土壤、光照、水分和温度条件变化剧烈,生境恶劣,以喜光、耐寒、繁殖力强的草本植物为主;随着生境条件的改善,繁殖能力更强的灌木逐渐占据优势;灌木的生长和生境条件的改善为乔木的生长创造了条件,乔木逐渐成为群落的优势种。随着植被的恢复,群落组成由草本植物占优势逐渐向灌木、乔木树种占优势过渡,群落的物种丰富度逐渐增加,这与许多学者(刘玉国等, 2011; Bazzaz, 1975; 杨华斌等, 2009)的研究结果类似。本次调查共记录到种子植物 52 科 117 属 174 种,远低于刘玉国等(2011)在贵州普定研究中记录到的物种数(75 科 195 属 334 种),这可能与土壤理化性质、年降雨量和年均温等气候条件有关,贵州普定的年降雨量和气温远高于本次调查研究的区域;但远高于温远光等(2013)在广西马山研究中记录到的物种数(28 科 37 属 41 种)和区智等(2003)在广西弄岗研究中记录到的物种数(33 科 44 属 56 种),这可能是由于样地面积大小不同造成的,广西马山和弄岗的样地数量明显少于本次调查。

植物生活型是植物长期对环境条件的趋同适应,具体表现在其外部形态的生态适应性,可以反映群落空间利用与竞争等方面的信息和当地的气候条件。同一群落类型在不同地区由于环境条件的差异会形成不同的植物生活型谱(郭泉水等, 1999; Vashistha et al., 2011; Amjad et al., 2016);同一地区不同演替阶段的植物群落也会形成不同的植物生活型谱(张光富和宋永昌, 2001; 雷泞菲等, 2002; Hedwall et al., 2015)。本研究发现,不同演替阶段植物生活型谱不同,随着植被的正向演替,高位芽植物所占比例逐渐升高,这与许多学者(雷泞菲等, 2002)的研究结果一致。这可能与不同植物对水热条件的响应方式(Raju et al.,

2014)以及研究区域内环境条件变化有关(Mahdavi et al., 2012)。

在群落演替过程中,生物与环境、生物与生物之间相互作用,物种此消彼长(史作民等, 1998),生物多样性会发生显著变化(朱宏光等, 2011)。不同学者的研究结论不同,目前主要有二种观点。一种观点认为随着群落正向演替物种多样性逐渐增加;另一种观点认为随着群落正向演替,物种多样性在演替初期和中期阶段达到最大,随后又逐渐下降。本研究发现,随着植被的恢复,群落各层次的 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数、均匀度指数和 Margalef 丰富度指数逐渐增加。这与西南喀斯特地区贵州普定的研究结果相似,但是在西南喀斯特地区中亚热带和南亚热带不同层次物种的多样性随着群落的正向演替先增大后降低,最大值出现在乔灌丛。这些差异说明喀斯特地区植物群落在演替过程中物种多样性存在着多种变化趋势,退化群落在正向演替过程中是向着喀斯特地貌与顶极群落双重作用下形成的复杂多样的生境方向发展,生境资源空间配置趋向于更加复杂(喻理飞等, 2002)。

$\beta$ 多样性用于反映随着环境梯度变化植物群落之间的差异性,当一个群落向另一个群落过渡时,环境梯度变化较大,不同群落间共有种越少, $\beta$ 多样性越大(王庆锁等, 2000)。本研究发现,随着植被的恢复,不同演替阶段植物群落之间的 Sørensen 相似系数表现为先上升后下降的趋势, Cody 指数则表现为逐渐增加的趋势。Sørensen 相似系数在落叶阔叶林群落和针叶林群落之间最小, Cody 指数则在二者之间最大,说明落叶阔叶林和针叶林之间物种更替速率相对较快。

本文仅研究了喀斯特山地灌草丛、灌丛、针叶林和落叶阔叶林 4 个阶段植物群落的物种组成、生活型谱、群落结构和物种多样性等特征,而有关环境因子与不同演替阶段之间的关系还需进一步深入研究。

## 参考文献:

AMJAD MS, ARSHAD M, SADAF HM, et al., 2016. Floristic



- composition, biological spectrum and conservation status of the vegetation in Nikyal valley, Azad Jammu and Kashmir [J]. *Asian Pacific J Trop Disease*, 6:63-69.
- BAZZAZ FA, 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois [J]. *Ecology*, 56: 485-488.
- BRÅKENHJELM S, LIU Q, 1998. Long-term effects of clear-felling on vegetation dynamics and species diversity in a boreal pine forest [J]. *Biodivers Conserv*, 7(2):207-220.
- CAIN MD, SHELTON MG, 2001. Secondary forest succession following reproduction cutting on the upper coastal plain of southeastern Arkansas, USA [J]. *For Ecol Manag*, 146 (1/3):223-238.
- FANG JY, WANG XP, TANG ZY, 2009. Local and regional processes control species richness of plant communities: The species pool hypothesis [J]. *Biodivers Sci*, 17(6):605-612. [方精云, 王襄平, 唐志尧, 2009. 局域和区域过程共同控制着群落的物种多样性: 种库假说 [J]. *生物多样性*, 17(6):605-612.]
- GUO QS, JIANG H, WANG B, et al., 1999. The quantitative classification and spatial distribution pattern of life form spectra of the plants in major Chinese forest communities [J]. *Acta Ecol Sin*, 19: 573-577. [郭泉水, 江洪, 王兵, 等, 1999. 中国主要森林群落植物生活型谱的数量分类及空间分布格局的研究 [J]. *生态学报*, 19:573-577.]
- HEDWALL PO, SKOGLUND J, LINDER S, 2015. Interactions with successional stage and nutrient status determines the life-form-specific effects of increased soil temperature on boreal forest floor vegetation [J]. *Ecol Evol*, 5:948-960.
- HUANG ZS, FU YH, YU LF, 2013. Characteristic evolution of soil organic carbon pool with the process of natural restoration of karst forest vegetation [J]. *Acta Pedo Sin*, 50 (2):306-314. [黄宗胜, 符裕红, 喻理飞, 2013. 喀斯特森林植被自然恢复过程中土壤有机碳库特征演化 [J]. *土壤学报*, 50(2):306-314.]
- JIANG ZC, LI XK, HU BQ, 2011. Study on rocky desertification and its comprehensive management in karst mountain area of Guangxi [M]. Beijing: Science Press: 125. [蒋忠诚, 李先琨, 胡宝清, 2011. 广西岩溶山区石漠化及其综合治理研究 [M]. 北京: 科学出版社:125.]
- LAN SA, SONG M, ZENG FP, et al., 2016. Altitudinal pattern of woody plant species diversity in the karst forest in Mulun, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 36(22):7374-7383. [兰斯安, 宋敏, 曾馥平, 等, 2016. 木论喀斯特森林木本植物多样性垂直格局 [J]. *生态学报*, 36(22):7374-7383.]
- LEGENDRE P, FORTIN MJ, 1989. Spatial pattern and ecological analysis [J]. *Plant Ecol*, 80(2):107-138.
- LEI NF, SU ZX, SONG HX, et al., 2002. A comparative study on life-form spectra of evergreen broad-leaved forest in different successions in Jinyun Mountain [J]. *Chin J Appl Ecol*, 13(3):267-270. [雷泞菲, 苏智先, 宋会兴, 等, 2002. 缙云山常绿阔叶林不同演替阶段植物生活型谱比较研究 [J]. *应用生态学报*, 13(3):267-270.]
- LIANG SC, 1992. Study on dynamics of pubescent hornbeam population in karst mountain of Guiyang [J]. *Acta Ecol Sin*, 12(1):53-60. [梁士楚, 1992. 贵阳喀斯特山地云贵鹅耳枥种群动态研究 [J]. *生态学报*, 12(1):53-60.]
- LIU YG, LIU CC, WEI YF, et al., 2011. Species composition and community structure at different vegetation successional stages in Puding, Guizhou Province, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 35(10): 1009-1018. [刘玉国, 刘长成, 魏雅芬, 等, 2011. 贵州省普定县不同植被演替阶段的物种组成与群落结构特征 [J]. *植物生态学报*, 35(10): 1009-1018.]
- MA KP, 1994. The method of measuring biodiversity of biological communities-the method of measuring diversity of Alpha (I) [J]. *Biodivers Sci*, 2(3):162-168. [马克平, 1994. 生物群落多样性的测度方法— $\alpha$ 多样性的测度方法(上) [J]. *生物多样性*, 2(3):162-168.]
- MAHDAVI P, AKHANI H, VAN DER MAAREL E, 2012. Species diversity and life-form patterns in steppe vegetation along a 3000 m altitudinal gradient in the Alborz Mountains, Iran [J]. *Folia Geobot*, 48:7-22.
- OU Z, LI XK, LÜ SH, et al., 2003. Species diversity in the process of succession of karst vegetation in Southwest Guangxi [J]. *Guangxi Sci*, 10(1):63-67. [区智, 李先琨, 吕仕洪, 等, 2003. 桂西南岩溶植被演替过程中的植物多样性 [J]. *广西科学*, 10(1):63-67.]
- PENG WX, WANG KL, SONG TQ, et al., 2008. Controlling and restoration models of complex degradation of vulnerable karst ecosystem [J]. *Acta Ecol Sin*, 28(2):811-820. [彭晚霞, 王克林, 宋同清, 等, 2008. 喀斯特脆弱生态系统复合退化控制与重建模式 [J]. *生态学报*, 28(2): 811-820.]
- RAJU VS, GOPAL P, SUTHARI S, 2014. Environmental assessment of climate of a habitat through floristic life-form spectra, a case study of Warangal north forest division, Telangana, India [J]. *J Nat Sci*, 2:77-93.
- RAUNKIAER C, 1932. The life forms of plants and statistical plant geography [M]. New York: Oxford University Press: 2-104.
- SHENG MY, XIONG KN, CUI GY, et al., 2015. Plant diversity and soil physical-chemical properties in karst rocky desertification ecosystem of Guizhou, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 35(2): 434-448. [盛茂银, 熊康宁, 崔高仰, 等, 2015. 贵州喀斯特石漠化地区植物多样性与土壤理化性质 [J]. *生态学报*, 35(2):434-448.]
- SHI ZM, LIU SR, CHENG RM, 1998. Changes in plant species diversity in a restoration sequence of *Quercus variabilis* forest stands in Bao Tianman Mountain [J]. *Chin J Plant Ecol*, 22 (5):415-421. [史作民, 刘世荣, 程瑞梅, 1998. 宝天曼地区栓皮栎林恢复过程中高等植物物种多样性变化 [J]. *植物生态学报*, 22(5):415-421.]
- TAN D, XIONG KN, 2016. Diversity of plant succession process in karst area [J]. *J Zhejiang Agric Sci*, 57(5): 788-793. [檀迪, 熊康宁, 2016. 喀斯特地区植物演替过

- 程的多样性 [J]. 浙江农业科学, 57 (5) : 788-793.]
- VASHISTHA RK, RAWAT N, CHATURVEDI AK, et al., 2011. Characteristics of life-form and growth-form of plant species in an alpine ecosystem of Northwest Himalaya [J]. J For Res, 22:501-506.
- WANG DL, ZHU SQ, HUANG BL, 2003. Changes of vegetation features of rocky desertification process in karst area of Guizhou [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 27 (3) :26-30. [王德炉, 朱守谦, 黄宝龙, 2003. 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), 27(3) :26-30.]
- WANG LX, HAN HR, CHENG XQ, et al., 2016. Community characteristics and population structure of dominant species of *Pinus tabuliformis* forest in the Liaoheyan Nature Reserve [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 36(8) :1687-1696. [王砾鑫, 韩海荣, 程小琴, 等, 2016. 辽河源自然保护区油松群落特征及优势种群结构 [J]. 西北植物学报, 36(8) :1687-1696.]
- WANG QS, FENG ZW, LUO JC, 2000. Biodiversity of a forest-steppe ecotone in Northern Hebei province and Eastern Inner Mongolia [J]. Chin J Plant Ecol, 24(2) : 141-146. [王庆锁, 冯宗炜, 罗菊春, 2000. 河北北部、内蒙古东部森林-草原交错带生物多样性研究 [J]. 植物生态学报, 24(2) : 141-146.]
- WEN L, SONG TQ, DU H, et al., 2015. The succession characteristics and its driving mechanism of plant community in karst region, Southwest China [J]. Acta Ecol Sin, 35(17) : 5822-5833. [文丽, 宋同清, 杜虎, 等, 2015. 中国西南喀斯特植物群落演替特征及驱动机制 [J]. 生态学报, 35(17) :5822-5833.]
- WEN PC, SHENG MY, WANG LJ, et al., 2018. Temporal-spatial dynamics for plant community structure and species diversity of rocky desertification ecosystem in karst plateau basin, Southwest China [J]. Guihaia, 38(1) :11-23. [温培才, 盛茂银, 王霖娇, 等, 2018. 西南喀斯特高原盆地石漠化环境植物群落结构与物种多样性时空动态 [J]. 广西植物, 38(1) :11-23.]
- WEN YG, LEI LQ, ZHU HG, et al., 2013. Community characteristics in a chronosequence of karst vegetation in Mashan County, Guangxi [J]. Acta Ecol Sin, 33 (18) : 5723-5730. [温远光, 雷丽群, 朱宏光, 等, 2013. 广西马山岩溶植被年龄序列的群落特征 [J]. 生态学报, 33(18) : 5723-5730.]
- WHITTAKER RJ, WILLIS KJ, FIELD R, 2001. Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity [J]. J Biogeogr, 28(4) :453-470.
- WILLIS KJ, WHITTAKER RJ, 2002. Species diversity scale matters [J]. Science, 295(5558) :1245-1248.
- XIONG KN, CHEN YH, CHEN H, 2011. The technology and model of rocky desertification control in Guizhou [M]. Guiyang: Guizhou Science and Technology Press:36. [熊康宁, 陈永毕, 陈浒, 2011. 点石成金——贵州石漠化治理技术与模式 [M]. 贵阳:贵州科技出版社: 36.]
- YANG HB, WEI XL, DANG W, 2009. Species composition and diversity variations at different succession stages of karst vegetation in Central Guizhou [J]. J Mount Agric-Biol, 28 (3) :203-207. [杨华斌, 韦小丽, 党伟, 2009. 黔中喀斯特植被不同演替阶段群落物种组成及多样性 [J]. 山地农业生物学报, 28(3) :203-207.]
- YU GS, WANG SJ, RONG L, et al., 2011. Litter dynamics of major successional communities in Maolan karst forest of China [J]. Chin J Plant Ecol, 35(10) :1019-1028. [俞国松, 王世杰, 容丽, 等, 2011. 茂兰喀斯特森林主要演替群落的凋落物动态 [J]. 植物生态学报, 35(10) : 1019-1028.]
- YU LF, ZHU SQ, YE JZ, et al., 2002. Dynamics of a degraded karst forest in the process of natural restoration [J]. Sci Silv Sin, 38(1) :1-7. [喻理飞, 朱守谦, 叶镜中, 等, 2002. 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, 38(1) :1-7.]
- ZHANG CQ, WANG PC, LONG CL, et al., 2015. Species composition and biodiversity characteristics in Peak cluster-depressions differing in rock desertification of a karst area in Guizhou [J]. J SW Univ (Nat Sci Ed), 37(6) :48-53. [张承琴, 王普昶, 龙翠玲, 等, 2015. 贵州喀斯特峰丛洼地不同石漠化等级植物群落物种组成和多样性特征 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 37(6) :48-53.]
- ZHANG GF, SONG YC, 2001. Studies on species composition, structure and physiognomy of shrub communities in Tiantong region, Zhejiang Province [J]. Guihaia, 21 (3) : 201-207. [张光富, 宋永昌, 2001. 浙江天童灌丛群落的种类组成、结构及外貌特征 [J]. 广西植物, 21(3) :201-207.]
- ZHANG HY, YANG Y, LI Y, 2015. Discussion on ecosystem degradation and restoration in karst rock desertification areas of Southwest China [J]. Ecol Sci, 34(4) :169-174. [张红玉, 杨勇, 李勇, 2015. 西南喀斯特石漠化区域生态系统退化与恢复探讨 [J]. 生态科学, 34(4) :169-174.]
- ZHANG XL, ZHOU JH, CAI WT, et al., 2017. Diversity characteristics of plant communities in the arid desert of the Heihe basin under different moisture gradients [J]. Acta Ecol Sin, 37(14) : 4627-4635. [张晓龙, 周继华, 蔡文涛, 等, 2017. 水分梯度下黑河流域荒漠植物群落多样性特征 [J]. 生态学报, 37(14) : 4627-4635.]
- ZHAO P, PENG SL, 2001. Species and species diversity in relation with restoration and persistence of degraded ecosystem functions [J]. Chin J Appl Ecol, 12(1) :132-136. [赵平, 彭少麟, 2001. 种、种的多样性及退化生态系统功能的恢复和维持研究 [J]. 应用生态学报, 12(1) : 132-136.]
- ZHU HG, LI YQ, WEN YG, et al., 2011. The dynamics of the structure and plant species diversity of evergreen broadleaved forests in Damingshan National Nature Reserve after a severe ice storm damage in 2008, China [J]. Acta Ecol Sin, 31 (19) :5571-5577. [朱宏光, 李燕群, 温远光, 等, 2011. 特大冰冻灾害后大明山常绿阔叶林结构及物种多样性动态 [J]. 生态学报, 31(19) :5571-5577.]