

# 黔东南州白云岩喀斯特区植物群落演化特征

蔡艳<sup>1</sup>, 罗小菊<sup>2</sup>, 王晓双<sup>1</sup>, 王雁青<sup>1</sup>, 王帅<sup>1</sup>, 刘映良<sup>1\*</sup>

(1 贵州师范大学 生命科学学院, 贵阳 550025; 2 贵州师范大学 图书馆, 贵阳 550025)

**摘要:** 该研究采用时空互代法、连续带指数法等, 对贵州省黔东南州的白云岩喀斯特区 60 个具有代表性的典型样地的植物种组组成、以及各演替阶段植物群落高度、密度、生物量、生物多样性指数、均匀度指数、生态优势度指数等进行调查分析, 以探讨白云岩喀斯特区植物群落的演化特征, 为深入研究白云岩喀斯特区植物群落自然恢复规律奠定基础。结果表明: (1) 各种组的优势种组成不同, 种组替代规律依次为先锋种、次先锋种、过渡种, 最终被顶极种替代的过程。(2) 群落的高度、密度、生物量等结构特征随植物群落演替发展呈逐渐增大趋势, 变化范围分别为 0.58~9.54 m, 585~3 145 株·hm<sup>-2</sup>, 8.45~128.56 t·hm<sup>-2</sup>。(3) 植物群落的物种丰富度随演替阶段的发展呈下降趋势, 从草本群落阶段到顶极群落阶段物种数由 48 种降低到 10 种。(4) 随着植物群落演替阶段的发展, 生物多样性指数呈先升高后降低的趋势, 即由草本群落的 3.48 升高到草灌群落的 4.73, 后降到顶极群落的 3.46; 均匀度指数呈降低趋势, 最高为草本群落阶段的 0.95, 最低为常绿阔叶林阶段的 0.78; 生态优势度指数逐渐升高, 顶极群落达到最大, 为 0.10。

**关键词:** 植物群落; 群落演替; 白云岩; 演化特征; 种组; 连续带指数

**中图分类号:** Q948.15<sup>+</sup>4 **文献标志码:** A

## Evolution Characteristics of Plant Communities in the Karst Area of Dolomites, Southeastern Guizhou Province

CAI Yan<sup>1</sup>, LUO Xiaoju<sup>2</sup>, WANG Xiaoshuang<sup>1</sup>, WANG Yanqing<sup>1</sup>, WANG Shuai<sup>1</sup>, LIU Yingliang<sup>1\*</sup>

(1 School of Life Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, China; 2 Library of Guizhou Normal University, Guiyang 550025, China)

**Abstract:** By employing the method of using space as a substitute for time and continuum index, we analyzed the plant species composition of sixty representative typical plots and the height, density, biomass, Shannon—winner index, Pielou index and Simpson index of plant communities at the different succession stages in the Dolomite karst area of southeastern Guizhou Province, in order to explore the evolution characteristics of plant communities and get into the foundation for the natural restoration rules of plant communities in the karst area of Dolomite. The results showed that: (1) the dominant species of each group are composed differently, the substitution rules of the group are pioneer species, sub—pioneer species, transition species, and finally replaced by the climax species. (2) The structural characteristics of height, density and biomass of the communities gradually increased with the succession of plant communities, with the range of change being 0.58—9.54 m and 585—3 145 plants·hm<sup>-2</sup> and 8.45—128.56 t·hm<sup>-2</sup>, re-

收稿日期: 2019-08-12; 修改稿收到日期: 2019-10-22

基金项目: 国家自然科学基金地区基金(31760124); 国家自然科学基金委员会-贵州省人民政府喀斯特科学研究中心项目(U181112401); 贵州省科技计划项目(黔科合平台人才[2017]5726)

作者简介: 蔡艳(1993—), 女, 硕士研究生, 从事植物生态学研究。E-mail: 1823984925@qq.com

\* 通信作者: 刘映良, 教授, 从事植物生态学研究。E-mail: liuyil-23@126.com; liuyil-23@126.com

spectively. (3) The species richness of plant communities decreased with the development of succession stages, and the number of species from herbaceous stage to climax stage decreased from 48 species to 10 species. (4) With the development of plant communities succession stages, the shannon-winner index increased firstly and then decreased, from 3.48 in herbaceous-scrub stage to 4.73, and then decreased to 3.46 in climax stage; The Pielou index showed a decreasing trend, with the highest being 0.95 in herbaceous-scrub stage and the lowest being 0.78 in the evergreen and deciduous stage; The Simpson index gradually increased and reached the maximum 0.10 in the climax stage.

**Key words:** plant communities; communities succession; dolomite; evolutionary characteristics; species group; continuum index

中国西南喀斯特区植物群落是一种脆弱的生态系统,由于长期的人为开垦、战争、环境演变等多种因素的影响,已大面积退化,甚至形成“石漠化”,严重威胁农业生产环境乃至人类的生存发展,可见喀斯特植物群落的恢复与重建具有重大的意义。喀斯特地貌类型较多,主要划分为3类,即石灰岩、白云岩、石膏岩为主的喀斯特地貌<sup>[1]</sup>。石灰岩为主的喀斯特地貌具有土壤浅薄、岩石裸露率高、含水量低,化学沉积物多等特征。白云岩为主的喀斯特地貌化学沉积物少、土壤呈碱性、黑色、灰褐色土壤,土壤地质为粉黏壤土<sup>[2]</sup>。石膏岩为主的喀斯特地貌比较少见,多以水化、结晶作用为主。由于喀斯特环境的特殊性、复杂性,容易造成石漠化<sup>[3]</sup>,导致植物群落的恢复与重建困难,成为中国生态系统恢复与重建研究的重点和难点。

长期以来,国内外研究者对喀斯特地区进行大量的研究,石灰岩喀斯特区的研究多集中在植物群落演替过程中,植物群落结构特征的演化<sup>[4-5]</sup>、植物群落的空间格局<sup>[6-7]</sup>、土壤理化性质与微生物群落互作<sup>[8-12]</sup>、植物群落的生物多样性<sup>[13]</sup>、种群生态<sup>[14]</sup>、植被修复技术<sup>[15]</sup>等的研究,白云岩喀斯特区的研究主要集中在植物资源调查分析<sup>[16-17]</sup>、植物区系调查分析<sup>[18]</sup>、种子生态学<sup>[19]</sup>等方面。但是对白云岩喀斯特地区植物群落演替群落结构特征演化的研究较少。该研究从白云岩喀斯特区的种组组成,植物群落演替过程中群落结构特征、生物多样性等方面进行研究,揭示白云岩喀斯特区植物群落演替的群落演化特征,挖掘植物群落演替的规律,加深对植物群落演替的理解,这一研究对维护喀斯特区脆弱生态系统的稳定性,植物群落生态系统的恢复与重建具有重要的理论依据及实践意义。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地概况

研究地位于贵州省黔东南州施秉县,地理位置

为 $107^{\circ}52'37''\sim 108^{\circ}28'47''E, 26^{\circ}46'46''\sim 27^{\circ}20'16''N$ ,地处黔中丘原向黔东低山丘陵过渡地带,地势由西、西北向东、东南部逐渐降低,山脉走向与构造线一致,多呈北东、北东走向,属典型的白云岩喀斯特地貌类型。气候属亚热带湿润季风气候区,气候具有季风性、高原性特点,年总辐射 $3\ 538\ MJ\cdot m^{-2}$ ,日照时数 $1\ 197\ h$ ,年平均气温 $14\sim 16\ ^{\circ}C$ ,年总积温 $5\ 500\ ^{\circ}C$ ,无霜期 $225\sim 294\ d$ ,年降水量 $1\ 060\sim 1\ 200\ mm$ 。土壤以黑色石灰土居多,黄壤次之,兼有黄棕壤、紫色土和潮土,化学沉积物少。典型地带性植被为亚热带常绿阔叶林。

### 1.2 样地设置与调查

选取海拔、坡度、坡向等立地条件相似的区域进行研究,地貌类型主要以峰丛山地、峰丛峡谷为主。设置具代表性的典型样地,采用群落最小表现面积法确定样地最小面积,乔木群落、灌木群落和草本群落各20个样地,共设置60个样地。其中,每个乔木群落样地面积为 $20\ m\times 20\ m$ ,每个灌木群落样地面积为 $16\ m\times 10\ m$ ,每个草本群落样地面积为 $4\ m\times 5\ m$ 。采用常规群落调查方法,调查植物群落的种类、株数、高度、胸径、生境、植物起源、冠幅等。

### 1.3 分析方法

根据物种在顶极群落演替系列中的分布及优势地位,并给定各物种以 $1\sim 10$ 的权重,分别为1、3、5、7、9,对应的种组分别为先锋种、次先锋种、过渡种、次顶极种、顶极种;顶极适应值从小到大其地位依次为先锋种、次先锋种、过渡种、最后由次顶极种演替到顶极种;先锋种植物为一般阳性植物,顶极适应值为1,顶极种的顶极适应值为 $9^{[20]}$ 。

连续带指数(CI)分析方法<sup>[21]</sup>是根据群落组成物种在不同演替阶段出现的频率、优势度等,并结合各物种的生态特性进行分析的方法。CI取值范围 $100\sim 1\ 000$ ,其CI值越大表明越接近顶极森林阶段<sup>[21]</sup>。根据CI值,采用最优分割法<sup>[22]</sup>进行群落阶段划分。

## 1.4 数据分析

采用 Office 2010 软件对数据进行处理<sup>[23]</sup>, (1) 对各样地植物物种、优势种、种组等的分析, 并计算重要值, 乔木重要值 ( $IV$ ) = (相对显著度 + 相对频度 + 相对密度) / 3; 灌木重要值 ( $IV$ ) = (相对密度 + 相对频度 + 相对优势度) / 3; 草本重要值 ( $IV$ ) = (相对密度 + 相对频度 + 相对盖度) / 3。 (2) 对各样地生物多样性、植物群落组成结构分析, 并计算生物多样性指数 (Shannon-winner index):  $H = -\sum P_i \cdot \ln P_i$ ; 均匀度指数 (Pielou index):  $J = (-\sum P_i \cdot \ln P_i) / \ln S$ ; 生态优势度指数 (Simpson index):  $D = \sum n_i(n_i - 1) / N(N - 1)$ ; 连续带指数 ( $CI$ ) = 每个种的重要值乘各个种的顶极适应值之总和; 以上各式中,  $\ln$  表示自然对数;  $P_i$  为样方中第  $i$  个物种在总体中的个体比例;  $S$  为样方内所有物种数;  $n_i$  为群落中第  $i$  种的个体数,  $N$  为群落中所有种的个体数。

相对生长关系被广泛运用于群落生物量估测, 采用  $W = a(D^2 H)^b$ <sup>[4]</sup> 的回归式进行计算, 建立地上部分生物量 ( $W$ ) 与树高 ( $H$ )、胸径 ( $D_{\text{胸径}}$ ) 或地径 ( $D_{\text{地径}}$ ) 的关系式;  $W_{\text{乔木}} = 0.0755(D_{\text{胸径}}^2 \cdot H)^{0.8941}$ ;  $W_{\text{灌木}} = 0.0495(D_{\text{地径}}^2 \cdot H)^{0.0740}$ ; 群落中乔木层、灌木层生物量分别按上述回归式及相应的株数求得, 草本层生物量采用刈割法实测获得。

## 2 结果与分析

### 2.1 群落演替阶段的划分

演替是一个植物群落被另一个植物群落取代的过程<sup>[24]</sup>。根据连续带指数将 60 个植物群落样地划分为 6 个演替阶段 (表 1), 即草本群落阶段、草灌群落阶段、灌丛灌木阶段、灌乔过渡阶段、常绿阔叶阔叶林阶段和顶极群落阶段。由表 1 看出, 草本群落

阶段  $CI$  值最高为 192, 最低为 100, 平均为 161; 顶极群落阶段  $CI$  值最高为 885, 最低为 771, 平均值为 823; 其余群落演替阶段  $CI$  值在草本群落阶段与顶极群落阶段之间。根据  $CI$  值结果表明, 60 个样地中, 草本群落阶段所占样地数最多, 占 20 个样地, 常绿阔叶林阶段其次, 其值为 16, 灌乔过渡阶段样地数最少, 其值为 3。综上所述, 连续带指数大小反映不同群落类型在群落演替进程中所处的地位, 草本群落和顶极群落分别处于演替系列的下端和上端, 而灌木群落则处于中间, 具体结果详见表 1。

### 2.2 植物群落种组组成

白云岩喀斯特区植物群落各种组主要物种 (表 2), 将重要值大于 10% 的种定为优势种, 由表 2 可知, 在白云岩喀斯特区植物群落中, 先锋种多以草本植物为主, 其优势种为五节芒、翠云草、薯蕷、莎草、鸢尾等植物, 木本植物种类较少, 且以落叶植物为主, 以五加、构树等为优势种。次先锋种中薄叶鼠李处于绝对优势地位, 其重要值高达 39.04%, 同时因为研究区域为杉木主产区之一, 故有一定量的次生杉木林, 阔叶林里间有一定量的杉木, 且也占优势, 杉木的重要值达到了 17.46%。过渡种以南酸枣、刺楸、麻栎、光皮桦等落叶乔木为主, 南酸枣处于绝对优势地位, 重要值达 36.41%, 常绿灌木或小乔木较少, 以巴东荚蒾和香叶树为优势种。次顶极种苦槠和四照花占优势地位, 重要值高均为 24.00% 左右, 其次为狭叶润楠、黄心夜合; 苦槠为常绿乔木, 耐旱、耐寒、喜光, 常与杉、樟混生。顶极种均为乔木, 其中圆果化香处于绝对优势地位, 重要值高达 41.21%, 其余优势种重要值在 13%~18% 之间波动, 圆果化香为喀斯特地区植物群落的主要建群种之一, 为落叶树种, 主要分布于广东、广西及贵州

表 1 各样地群落演替阶段划分结果

Table 1 Division results of community succession stages in each sample

| 演替阶段 Succession stages | 样地编号/ $CI$ 值 The sample number/ $CI$ value                                                                                                                                                |
|------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 代码 Code                | 名称 Name                                                                                                                                                                                   |
| A                      | 草本群落阶段 Herbaceous stage<br>41/164, 42/179, 43/152, 44/168, 45/181, 46/153, 47/145, 48/113, 49/122, 50/171, 51/179, 52/132, 53/185, 54/183, 55/100, 56/192, 57/185, 58/154, 59/192, 60/174 |
| B                      | 草灌群落阶段<br>Herbaceous-scrub stage<br>28/252, 31/236, 32/232, 34/258, 35/208, 37/232, 38/276, 39/219, 40/281                                                                                |
| C                      | 灌丛灌木群落阶段<br>Scrub-shrub stage<br>23/437, 24/306, 25/360, 26/433, 27/404, 29/372, 30/309, 36/423                                                                                           |
| D                      | 灌乔过渡阶段 Shrub-tree stage<br>21/523, 22/522, 33/526                                                                                                                                         |
| E                      | 常绿阔叶林阶段<br>Evergreen and deciduous forest stage<br>3/543, 4/566, 5/599, 6/559, 7/650, 8/587, 9/572, 10/596, 11/566, 12/611, 13/551, 15/582, 16/544, 18/621, 19/554                        |
| F                      | 顶极群落阶段 Climax stage<br>1/824, 2/858, 14/771, 17/776, 20/885                                                                                                                               |

表 2 各种组主要物种及其重要值

Table 2 The major species of various species groups

| 种组 Species group |                             | 物种(重要值)<br>Species(IV)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |
|------------------|-----------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 代码 Code          | 名称 Name                     |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| I                | 先锋种<br>Pioneer species      | 五加 <i>Acanthopanax gracilistylus</i> (23.35%)、构树 <i>Broussonetia papyrifera</i> (20.08%)、五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i> (19.59%)、翠云草 <i>Selaginella uncinata</i> (13.41%)、薯蓣 <i>Dioscorea oppositifolia</i> (13.50%)、莎草 <i>Cyperus rotundus</i> (12.18%)、鸢尾 <i>Iris tectorum</i> (11.53%)、狗尾草 <i>Setaria viridis</i> (5.76%)、车前 <i>Plantago asiatica</i> (4.96%)、扁核木 <i>Prinsepia utilis</i> (4.63%)、槲木 <i>Aralia chinensis</i> (4.38%)、盐肤木 <i>Rhus chinensis</i> (4.08%)、马桑 <i>Coriaria nepalensis</i> (3.50%)、凤仙花 <i>Impatiens balsamina</i> (2.35%)、繁缕 <i>Stellaria media</i> (2.22%)等                                                                                     |
| II               | 次先锋种<br>Sub-pioneer species | 薄叶鼠李 <i>Rhamnus leptophylla</i> (39.04%)、樟 <i>Cinnamomum camphora</i> (28.27%)、杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> (17.16%)、山槐 <i>Albizia kalkora</i> (7.82%)、铃木 <i>Eurya japonica</i> (6.56%)、山茱萸 <i>Cornus officinalis</i> (6.54%)、枫香树 <i>Liquidambar formosana</i> (5.56%)、鹅掌柴 <i>Schefflera octophylla</i> (3.47%)、柿 <i>Diospyros kaki</i> (2.92%)、高山榕 <i>Ficus altissima</i> (2.81%)、喜树 <i>Camptotheca acuminata</i> (1.60%)、白背叶 <i>Mallotus apelta</i> (1.16%)等                                                                                                                                                                                                             |
| III              | 过渡种<br>Transition species   | 南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i> (36.41%)、刺楸 <i>Kalopanax septemlobus</i> (28.09%)、巴东荚蒾 <i>Viburnum henryi</i> (27.73%)、麻栎 <i>Quercus acutissima</i> (21.22%)、香叶树 <i>Lindera communis</i> (19.18%)、光皮桦 <i>Betula luminiifera</i> (18.79%)、穗花杉 <i>Ametotaxus argotaenia</i> (7.56%)、大叶苧麻 <i>Boehmeria penduliflora</i> (5.04%)、瘤果茶 <i>Camellia tuberculata</i> (4.26%)、云南木姜子 <i>Litsea pungens</i> (4.10%)、猴樟 <i>Cinnamomum bodinieri</i> (3.99%)、南方红豆杉 <i>Taxus chinensis</i> (2.83%)、川钓樟 <i>Lindera pulcherrima</i> (2.76%)、川楝 <i>Melia toosendan</i> (2.03%)、青麸杨 <i>Rhus potaninii</i> (1.85%)、金丝桃 <i>Hypericum monogynum</i> (1.52%)、马尾松 <i>Pinus massoniana</i> (0.76%)等 |
| IV               | 次顶极种<br>Sub-climax species  | 苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i> (24.80%)、四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> (23.94%)、狭叶润楠 <i>Machilus rehderi</i> (15.64%)、黄心夜合 <i>Michelia martinii</i> (12.78%)、小叶女贞 <i>Ligustrum quihoui</i> (9.61%)、四川杜鹃 <i>Rhododendron sutchuenense</i> (3.22%)等                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |
| V                | 顶极种<br>Climax species       | 圆果化香 <i>Platycarya longipes</i> (41.21%)、丝栗栲 <i>Castanopsis fargesii</i> (17.22%)、云贵鹅耳枥 <i>Carpinus pubescens</i> (16.82%)、青冈栎 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> (14.73%)、樟叶槭 <i>Acer cinnamomi folium</i> (13.72%)、黄连木 <i>Pistacia chinensis</i> (8.66%)、青皮木 <i>Schoepfia jasminodora</i> (5.48%)、朴树 <i>Celtis sinensis</i> (3.57%)、肉桂 <i>Cinnamomum cassia</i> (3.47%)、杜英 <i>Elaeocarpus decipiens</i> (3.41%)、贵州石楠 <i>Photinia bodinieri</i> (2.88%)等                                                                                                                                                                                                                            |

表 3 各演替阶段优势种组成

Table 3 Composition of dominant species in different succession stages of plant communities

| 种组<br>Species<br>group | 演替阶段 Succession stages                                                                                                      |                            |                               |                          |                                                                                                      |                                                   |
|------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------|-------------------------------|--------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------|
|                        | A                                                                                                                           | B                          | C                             | D                        | E                                                                                                    | F                                                 |
| I                      | 五节芒 <i>M. floridulus</i> 、薯蓣 <i>D. oppositifolia</i> 、鸢尾 <i>I. tectorum</i> 、莎草 <i>C. rotundus</i> 、翠云草、 <i>S. uncinata</i> | 五加 <i>A. gracilistylus</i> | —                             | —                        | 构树 <i>B. papyrifera</i>                                                                              | —                                                 |
| II                     | —                                                                                                                           | —                          | 薄叶鼠李<br><i>R. leptophylla</i> | —                        | 杉木 <i>C. lanceolata</i>                                                                              | —                                                 |
| III                    | —                                                                                                                           | —                          | —                             | —                        | 南酸枣 <i>C. axillaris</i> 、刺楸 <i>K. septemlobus</i> 、香叶树 <i>L. communis</i> 、光皮桦 <i>B. luminiifera</i> | 麻栎 <i>Q. acutissima</i>                           |
| IV                     | —                                                                                                                           | —                          | —                             | —                        | 苦槠 <i>C. sclerophylla</i> 、四照花 <i>D. japonica</i> 、樟叶槭 <i>A. cinnamomi folium</i>                    | 狭叶润楠 <i>M. rehderi</i> 、黄心夜合 <i>M. martinii</i>   |
| V                      | —                                                                                                                           | —                          | —                             | 巴东荚蒾<br><i>V. henryi</i> | 圆果化香 <i>P. longipes</i> 、青冈栎 <i>C. glauca</i>                                                        | 丝栗栲 <i>C. fargesii</i> 、云贵鹅耳枥 <i>C. pubescens</i> |

注:演替阶段和种组编号详见表 1 和表 2。下同

Note: The succession stages and species group number are shown in Tables 1 and 2. The same as below

的喀斯特地区。随着植物群落由低级阶段向高级阶段发展,自次先锋种开始均为木本植物,且植物生活型逐渐由落叶树种向常绿树种过渡,最终形成常绿阔叶林的中生群落。

为进一步研究种组与植物群落演替的关系,表 3 表明,草本群落阶段的优势种主要以先锋种的五节芒、翠云草、薯蓣、莎草、鸢尾等草本植物组成;草灌群落阶段、灌丛灌木群落阶段、灌乔过渡阶段的优

势种主要由五加、薄叶鼠李、巴东荚蒾等植物组成;常绿阔叶林阶段、顶极群落阶段优势种为四照花、光皮桦、丝栗栲、云贵鹅耳枥等乔木植物。

### 2.3 各种组在群落演替中优势地位的更替

植物群落演替阶段与植物种组组成具有明显的规律性,特别体现在先锋种与顶极种。在整个群落演替过程中,先锋种的变化规律呈明显的递减趋势,而顶极种则呈明显递增趋势;在群落演替阶段早期

即草本群落阶段,先锋种占绝对的优势,其值为41%,顶极种明显处于劣势,在5个种组组成中,其值最低(不到5%),而在群落演替晚期即顶极群落阶段,先锋种几乎被淘汰,顶极种占优势,其值为36%;在整个群落演替过程中,次先锋种的变化规律呈递减趋势,次顶极种的变化规律呈递增趋势,而过渡种的变化规律不明显。植物群落演替重要值百分率不同,植物群落的分布也不同。因为各种组之间存在相互抑制的关系,即适应等级I种组的衰退有利于其他种组优势地位的提高,适应等级V种组的提高抑制适应等级I、II、III、IV种组的发展,反映了白云岩喀斯特区植物群落演替地位更替是从适应等级I种组到适应等级V种组的替代过程(图1)。

## 2.4 各演替阶段群落结构特征的演化

白云岩喀斯特区植物群落演替阶段群落结构特征演化(表4)。草本群落阶段以草本植物为主,有极少数树木个体与草本植物混生,群落高度较低,且平均高度为0.58 m;草灌过渡阶段开始出现灌木,灌木高度低,个体小,群落平均高度为1.85 m;从灌乔过渡阶段到常绿阔叶林阶段,占优势的植物群落主要是一些灌木及小乔木,分化不明显,植物群落高

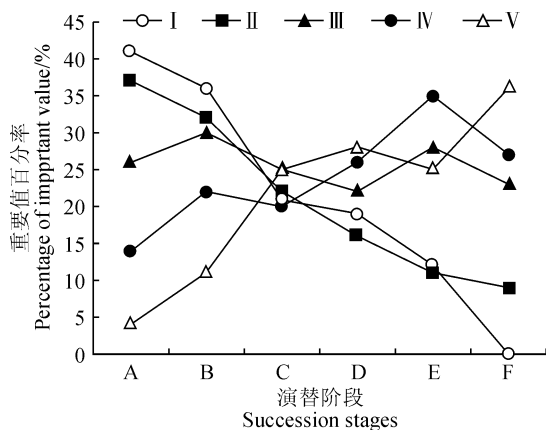


图1 各适应等级种组重要值随演替阶段的动态变化  
Fig. 1 The dynamic changes of the important values of each adaptation level species group with the succession stages

度的变化不大,但随演替阶段的发展植物群落高度呈递增趋势,到顶极群落阶段,群落平均高度为9.54 m,此阶段主要是以乔木为主,与草本群落、灌木群落有明显的区分界限。植物群落演替早期即草本群落阶段,群落个体小,密度小,群落密度平均为585株·hm<sup>-2</sup>;草灌过渡阶段,群落密度逐渐增大,从草本群落的585株·hm<sup>-2</sup>增加到常绿阔叶林阶段3145株·hm<sup>-2</sup>,增高了约5.8倍,但从常绿阔叶林阶段到顶极群落阶段群落密度呈下降趋势,群落密度降到1547株·hm<sup>-2</sup>,降低了约2倍,顶极群落阶段,群落个体大,密度相对较小。生物量在群落自然恢复过程中,逐年积累增加,从草本群落的8.45 t·hm<sup>-2</sup>逐渐升高,到顶极群落阶段为128.56 t·hm<sup>-2</sup>,升高了约22倍,群落自然恢复贡献的大小由各演替阶段生物量的大小决定,对维护群落的稳定性和群落功能多样性起不可替代的作用。综上所述,在整个植物群落演替过程中,株高和生物量随植物群落演替的发展呈增大趋势,植物群落密度从草本群落阶段到常绿阔叶林阶段与群落演替发展关系密切,且逐渐增加,而从常绿阔叶林阶段到顶极群落阶段,由于竞争剧烈等原因,其密度趋于稳定,呈减小趋势,因此,群落株高、密度和生物量是群落演替的重要的属性因子,说明只要该地区的生态系统不受到过于严重的干扰情况下,自然恢复状态下完全可以靠自身调节正向演替,实现植被自然恢复过程。

## 2.5 各群落演替阶段生物多样性演化分析

群落自然恢复过程中,群落多样性变化由多样性指数反应(表5),总体上看,群落的演替趋势向组成物种数减少,生物多样性指数、均匀度指数降低而生态优势度上升的方向发展,说明群落的演替生境是向着顶极群落的生境方向发展。草本群落阶段,生物多样性指数较低,而均匀度指数较高,因为演替早期阶段,喀斯特生境干旱,生境变化剧烈,适应生长的物种较少,分布较均匀。草灌群落阶段,早期严酷的生境状况得到改善,大量物种入侵并生存,物种剧增,生物多样性指数最高,其值为4.73,物种分布

表4 各演替阶段群落结构特征的演化

Table 4 Evolution of community structure characteristics in various succession stages

| 数量指标<br>Quantitative index           | 演替阶段 Succession stage |       |       |       |        |        |
|--------------------------------------|-----------------------|-------|-------|-------|--------|--------|
|                                      | A                     | B     | C     | D     | E      | F      |
| 株高 Plant height/m                    | 0.58                  | 1.85  | 2.34  | 2.52  | 7.22   | 9.54   |
| 密度 Density/(plant·hm <sup>-2</sup> ) | 585                   | 1204  | 1432  | 1612  | 3145   | 1547   |
| 生物量 Biomass/(t·hm <sup>-2</sup> )    | 8.45                  | 28.94 | 70.45 | 89.45 | 123.23 | 128.56 |

表 5 各演替阶段生物多样性的变化

Table 5 Changes of biodiversity in various succession stages

| 多样性指标<br>Index of community diversity | 演替阶段 Succession stage |      |      |      |      |      |
|---------------------------------------|-----------------------|------|------|------|------|------|
|                                       | A                     | B    | C    | D    | E    | F    |
| 生物多样性 Shannon-winner index            | 3.48                  | 4.73 | 3.82 | 3.78 | 3.73 | 3.46 |
| 均匀度指数 Pielou index                    | 0.95                  | 0.92 | 0.87 | 0.80 | 0.78 | 0.83 |
| 生态优势度指数 Simpson index                 | 0.04                  | 0.04 | 0.07 | 0.05 | 0.08 | 0.10 |

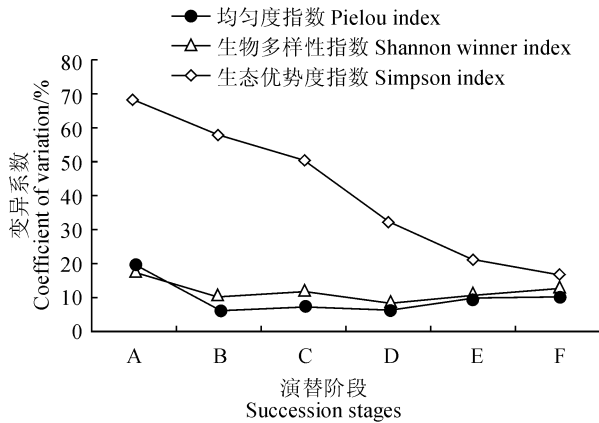


图 2 各演替阶段多样性指数随演替阶段的动态变异  
Fig. 2 The dynamic variation of diversity indexes in various succession stages

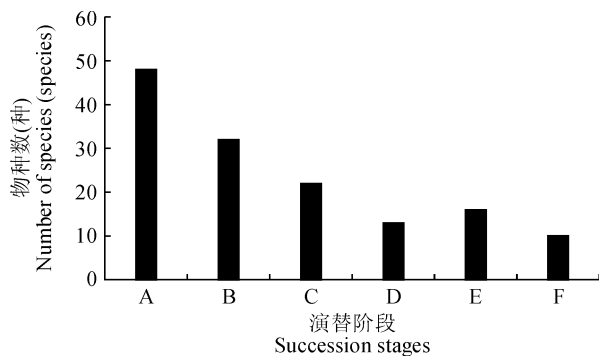


图 3 各演替阶段物种丰富度的变化  
Fig. 3 Changes of species richness in various succession stages

均匀,均匀度指数几乎不变。从灌丛灌木阶段到顶极群落阶段,因为群落演替进入中晚期,物种之间的竞争加剧,为争夺有限的资源而使一些长势较弱的物种被淘汰,导致生物多样性指数和均匀度指数均降低。顶极群落阶段,因种间分化,导致群落稀疏,生物多样性指数和均匀度指数均降低。生态优势度指数总体趋势呈上升趋势,而灌乔过渡阶段降低,可能因为此阶段是灌木群落和乔木群落的过渡阶段,导致物种优势度有所降低。

为进一步探讨植物群落演替阶段生物多样性的

变化情况,对生物多样性指标进行变异系数分析。由图 2 可知,生态优势度指数变异系数的变化程度较大,从草本群落阶段到顶极群落阶段变异系数从 68.23%降低到 16.53%,生态优势度的变化程度慢慢变小,最后趋于稳定,说明随群落演替的进行,群落越来越稳定,生物多样性指数和均匀度指数变异系数的变化程度不大,由此说明植物群落从草本群落阶段到顶极群落阶段这两个指标变化波幅不大,相对稳定。综上可得,草本群落阶段环境不稳定,群落组成简单,处于不断的动荡、变化之中,向顶极阶段发展则趋于稳定,波动幅度较小,变异系数的变化程度较小,对实现植被恢复具有重要的意义。

## 2.6 各演替阶段物种丰富度的变化

物种丰富度是指群落中物种数量的多少<sup>[25]</sup>。图 3 可知,在整个植物群落演替过程中,植物群落物种丰富度从草本群落阶段(48 种)到顶极群落阶段(10 种)呈递减趋势。草本群落阶段物种数最高,可能因为在植物群落演替的早期阶段,草本植物对裸地恶劣生境的适应能力强,使得大量草本植物入侵并定居下来,而木本植物的入侵只有在生境得到一定的改善后方能生存繁衍所致。顶极群落阶段因为植物群落生存环境的分化及种间竞争加剧,使物种丰富度呈下降趋势。

## 3 讨论

通过对施秉白云岩喀斯特区植物群落演替阶段种组组成与优势地位更替的调查研究分析,结果表明随植物群落演替阶段的发展,各种组替代规律依次为先锋种、次先锋种、过渡种、次顶极种最后被顶极种替代的过程;草本群落阶段适应等级 I 种组占优势,顶极群落阶段适应等级 V 种组占优势,其余居于草灌群落阶段与常绿阔叶林阶段之间,这一规律与喻理飞等<sup>[26]</sup>的研究规律一致,这一规律与群落演替阶段呈正相关关系。

施秉白云岩喀斯特植物群落演替阶段群落结构特征的研究结果表明,该研究区域植物群落结构特

征具有明显的差异。在整个演替过程中,植物群落物种丰富度降低,最大值出现在草本群落阶段(48种),最小值出现在顶极群落阶段(10种),这与杨华斌等<sup>[27]</sup>的研究结果不一致。在整个植物群落演替过程中,生物多样性指数最高出现在草灌群落阶段,其值为4.73,总体呈升高-降低趋势、均匀度指数在0.95~0.83之间波动,总体变化呈降低趋势,这一研究结果与檀迪等<sup>[28]</sup>的研究结果不一致。可能因为施秉白云岩喀斯特区地势较低,空气湿润,气候适宜,丰富的植物区系和地理环境,生境的特殊性,结构的多样性与复杂性等特征,为具有不同生态习性的物种的发育提供有利的生长条件;也可能与森林类型有关,该研究调查的森林属于亚热带常绿阔叶林,主产杉木为主,不同演替阶段都会有不同阶段的次生杉木,次生

杉木林的出现可能会影响群落的物种丰富度、生物多样性指数及均匀度指数;还可能与土壤的理化性质有直接的关系,吴燕飞等<sup>[2]</sup>研究得出,施秉白云岩喀斯特区土壤呈碱性,为黑色、灰褐色土壤,土壤地质为粉粘壤土,化学沉积物少,李瑞等<sup>[29]</sup>和盛茂银等<sup>[30]</sup>研究显示,在不同等级石漠化环境中物种丰富度、均匀度指数、生物多样性指数、优势度指数均有显著性差异。在整个演替过程中,生物量呈增大趋势,这一研究结果与Wen Yuanguang等<sup>[31]</sup>的研究结果类似;植物群落的高度、密度增大;生态优势度指数呈增大趋势,这一研究结果与檀迪等<sup>[28]</sup>的研究结果一致。白云岩喀斯特区群落生境改善是向着顶极群落与喀斯特地貌双重作用形成复杂多样的生境方向发展,生境资源的空间配制更加复杂。

## 参考文献:

- [1] 韦跃龙, 罗书文, 陈伟海, 等. 贵州绥阳地质公园白云岩喀斯特景观特征及其形成演化分析[J]. 地球学报, 2018, **39**(3): 365-383.  
WEI Y L, LUO S W, CHEN W H, *et al.* Characteristics and formation and evolution analysis of the dolomite Karst landscape of Suiyang geopark, Guizhou Province[J]. *Acta Geoscientica Sinica*, 2018, **39**(3): 365-383.
- [2] 吴燕飞, 季宏兵, 褚华硕, 等. 黔东南施秉白云岩上覆土壤剖面理化特征与土壤有机碳含量关系研究[J]. 地球与环境, 2017, **45**(3): 267-276.  
WU Y F, JI H B, CHU H S, *et al.* A study of soil physico-chemical properties in relation to soil organic carbon on overlying soil profiles of dolomite in Shibing, Southeast of Guizhou Province, China[J]. *Earth and Environment*, 2017, **45**(3): 267-276.
- [3] LI S, WEI X H, HUANG J G, WANG X Z, *et al.* The causes and processes responsible for rocky desertification in karst areas of southern China[J]. *Sciences in Cold and Arid Regions*, 2009, **1**(1): 80-90.
- [4] 李裕元, 邵明安. 黄土高原子午岭森林群落演替与结构特征演化[J]. 西北植物学报, 2003, **23**(5): 693-699.  
LI Y Y, ZHAO M A. Natural succession and evolution of structural characteristics of forest community in Ziwuling area on the Loess Plateau[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2003, **23**(5): 693-699.
- [5] 覃弦, 龙翠玲. 茂兰喀斯特森林不同演替阶段优势乔木种群结构及数量动态[J]. 林业资源管理, 2016, (6): 57-63.  
QIN X, LONG C L. Population structure and quantitative dynamics of dominant arbor species at different succession stages in Maolan Karst forest [J]. *Forest Resources Management*, 2016, (6): 57-63.
- [6] 朱守谦, 陈正仁, 魏鲁明. 退化喀斯特森林自然恢复的过程和格局[J]. 贵州大学学报, 2002, **21**(1): 19-25.  
ZHU S Q, CHEN Z R, WEI L M. The process and pattern of natural restoration of degraded Karst forests[J]. *Journal of Guizhou University*, 2002, **21**(1): 19-25.
- [7] 芦伟, 余建平, 任海保, 等. 古田山中亚热带常绿阔叶林群落物种多样性的空间变异特征[J]. 生物多样性, 2018, **26**(9): 1 023-1 028.  
LU W, YU J P, REN H B, *et al.* Spatial variations in species diversity of mid-subtropical evergreen broad-leaved forest community in Gutianshan National Nature Reserve[J]. *Biodiversity Science*, 2018, **26**(9): 1 023-1 028.
- [8] LIU R Q, ZHOU X H, WANG J W, *et al.* Differential magnitude of rhizosphere effects on soil aggregation at three stages of subtropical secondary forest successions [J]. *Plant and Soil*, 2019, **436**(1-2): 365-380.
- [9] LIU S J, ZHANG W, WANG K L, *et al.* Factors controlling accumulation of soil organic carbon along vegetation succession in a typical Karst region in Southwest China[J]. *The Science of the Total Environment*, 2015, 521: 52-58.
- [10] ZHU H H, HE X Y, WANG K L, *et al.* Interactions of vegetation succession, soil bio-chemical properties and microbial communities in a Karst ecosystem[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2012, 51: 1-7.
- [11] WEI Y, YU L F, ZHANG J C, *et al.* Relationship between vegetation restoration and soil microbial characteristics in degraded karst regions; a case study[J]. *Elsevier B. V. and Science Press*, 2011, **21**(1): 132-138.
- [11] WEI Y, YU L F, ZHANG J C, *et al.* Relationship between vegetation restoration and soil microbial characteristics in degraded Karst regions; A case study[J]. *Pedosphere*, 2011, **21**(1): 132-138.
- [12] ZHAO J, LI S P, HE X Y, *et al.* The soil biota composition along a progressive succession of secondary vegetation in a karst area[J]. *PLoS One*, 2014, **9**(11): 1-9.
- [13] 林冰梅, 林卫东, 黄淑娟. 广西中越边境喀斯特地区生物多

- 样性保护层结构特征及其动态变化[J]. 中国水土保持科学, 2015, **13**(4): 33-36.
- LIN B M, LIN W D, HUANG S J. Strategies for biodiversity conservation in the karst region of the sino-vietnamese border area of Guangxi[J]. *China Population Resources and Environment*, 2015, **25**(11): 296-299.
- [14] 温培才, 王霖娇, 盛茂银. 我国西南喀斯特森林生态系统生态化学计量学研究[J]. 世界林业研究, 2018, **31**(2): 66-71.
- WEN P C, WANG L J, SHENG M Y. Research progress in ecological stoichiometry of Karst forest ecosystem in southwest China[J]. *World Forestry Research*, 2018, **31**(2): 66-71.
- [15] 黄甫昭, 李冬兴, 王 斌, 等. 喀斯特季节性雨林优势种群生态位特征及其对石漠化地区植被修复的启示[J]. 广西科学, 2018, **25**(5): 599-610.
- HUANG F Z, LI D X, WANG B, *et al.* Niche characteristics of dominant populations of tropical Karst seasonal rainforest implications for vegetation restoration in rock desertification region[J]. *Guangxi Sciences*, 2018, **25**(5): 599-610.
- [16] 汤晓辛, 王 英, 杨庆伟, 等. 施秉云台山白云岩喀斯特地区豆科植物资源调查[J]. 湖北农业科学, 2016, **55**(5): 1 183-1 185.
- TANG X X, WANG Y, YANG Q W, *et al.* The resources survey of Leguminosae plant in dolomite Karst area, Yuntai Mountain in Shibing[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2016, **55**(5): 1 183-1 185.
- [17] 张玉武, 宋久祥, 贺红早, 等. 施秉县云台山南方喀斯特自然保护区兰科植物资源调查[J]. 种子, 2013, **32**(10): 61-64.
- ZHANG Y W, SONG J X, HE H Z, *et al.* Investigation of Orchidaceae plant resources in Guizhou Shibing County south Yuntai Mountain Karst nature reserve[J]. *Seed*, 2013, **32**(10): 61-64.
- [18] 汤晓辛, 张 潮, 商传禹. 世界遗产地施秉云台山白云岩喀斯特野生种子植物的区系[J]. 分子植物育种, 2017, **15**(5): 1 986-1 993.
- TANG X X, ZHANG C, SHANG C Y. The flora of wild seed plants in Shibing yuntai mountain world heritage of dolomite Karst[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2017, **15**(5): 1 986-1 993.
- [19] 龙 健, 赵继斌, 冯晓英, 等. 施秉喀斯特森林种子生态学研究[J]. 江苏农业科学, 2014, **42**(8): 360-362.
- [20] 喻理飞, 朱守谦, 魏鲁明, 等. 退化喀斯特群落自然恢复过程研究——自然恢复演替系列[J]. 山地农业生物学报, 1998, **17**(2): 71-77, 86.
- YU L F, ZHU S Q, WEI L M, *et al.* Study on the natural restoration process of degraded Karst communities——Successional sere[J]. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 1998, **17**(2): 71-77, 86.
- [21] 刘映良, 薛建辉. 贵州茂兰退化喀斯特森林群落数量特征[J]. 南京林业大学学报, 2005, **29**(3): 23-27.
- LIU Y L, XUE J H. Quantitative properties of degraded Karst forest communities in Maolan mountain area of Guizhou[J]. *Journal of Nanjing Forestry University*, 2005, **29**(3): 23-27.
- [22] 张家来. 应用最优分割法划分森林群落演替阶段的研究[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1993, **17**(3): 224-231.
- ZHANG J L. Study on dividing the successional stages of forest communities with division method of optimization[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 1993, **17**(3): 224-231.
- [23] 聂明鹤, 沈 艳, 饶丽仙. 宁夏典型草原区退耕草地群落演替序列与环境解释[J]. 草业学报, 2018, **27**(8): 11-20.
- NIE M H, SHEN Y, RAO L X. Quantitative classification and environmental interpretation of plant communities on the Ningxia typical steppe after 1-21 years of restoration[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2018, **27**(8): 11-20.
- [24] 周灿芳. 植物群落动态研究进展[J]. 生态科学, 2000, **19**(2): 53-59.
- ZHOU C F. Research advances of plant community dynamics[J]. *Ecologic Science*, 2000, **19**(2): 53-59.
- [25] 杨中领, 苏芳龙, 苗 原, 等. 施肥和放牧对青藏高原高寒草甸物种丰富度的影响[J]. 植物生态学报, 2014, **38**(10): 1 074-1 081.
- YANG Z L, SU F L, MIAO Y, *et al.* Effects of fertilization and grazing on species richness in an alpine meadow of Qinghai-Xizang Plateau[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, **38**(10): 1 074-1 081.
- [26] 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.
- YU L F, ZHU S Q, YE J Z, *et al.* Dynamics of a degraded Karst forest in the process of natural restoration[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2002, **38**(1): 1-7.
- [27] 杨华斌, 韦小丽, 党 伟. 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, 2009, **28**(3): 203-207.
- YANG H B, WEI X L, DANG W. Species composition and diversity variations at different succession stages of Karst vegetation in central Guizhou[J]. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 2009, **28**(3): 203-207.
- [28] 檀 迪, 熊康宁. 喀斯特区植物演替过程的多样性[J]. 浙江农业科学, 2016, **57**(5): 788-793.
- [29] 李 瑞, 王霖娇, 盛茂银, 等. 喀斯特石漠化演替中植物多样性及其与土壤理化性质的关系[J]. 水土保持研究, 2016, **23**(5): 111-119.
- LI R, WANG L J, SHENG M Y, *et al.* Plant species diversity and its relationship with soil properties in Karst rocky desertification succession[J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2016, **23**(5): 111-119.
- [30] 盛茂银, 熊康宁, 崔高仰, 等. 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, 2015, **35**(2): 434-448.
- SHENG M Y, XIONG K N, CUI G Y, *et al.* Plant diversity and soil physical-chemical properties in Karst rocky desertification ecosystem of Guizhou, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(2): 434-448.
- [31] WEN Y G, SUN D J, ZHU H G, *et al.* Changes in aboveground biomass and diversity between different stages of secondary succession of a karst vegetation in Guangxi, China[J]. *Advances in Biomedical Engineering*, 2011, **1**(2): 420-423.