

喀斯特森林林隙梯度物种多样性变化规律

龙翠玲

(贵州师范大学 地理与生物科学学院, 贵阳 550001)

摘要: 采用 Margalef 物种丰富度指数(R_1)、Shannon-Wiener 指数(H')及 Pielou 均匀度指数(J)来研究物种多样性的林隙梯度变化。结果表明:从林隙中心至非林隙林地的水平梯度上,林隙不同区域的种类组成存在较大差异,一些阳性树种如圆果化香等在林隙中心分布较多,青冈等耐荫性强的树种则在郁闭林下较为丰富,而中度耐荫种类如香叶树、大叶冬青等则集中分布在林隙近中心和林隙边缘处。从非林隙到林隙中心,物种丰富度逐渐升高,即非林隙<林隙边缘<林隙近中心<林隙中心;物种多样性的变化则总体呈中间高两头低的现象,均匀度的变化与其一致;物种多样性林隙梯度变化程度受林隙发育期和面积的影响较大,变化程度为早期林隙>中期林隙>晚期林隙,大林隙>中等林隙>小林隙,早期林隙和大林隙的边缘效应显著。

关键词: 喀斯特森林;物种多样性;林隙梯度;茂兰

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2008)01-0057-05

Species diversity change pattern in gap gradient in karst forest in Maolan Nature Reserve, Guizhou Province

LONG Cui-Ling

(College of Geography and Life Science, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China)

Abstract: To research the species diversity change pattern in gap gradients. The Margalef index, Shannon-Wiener index and Pielou evenness index were computed with the data from gaps investigation in karst forest in Maolan Nature Reserve. The results showed that species composition was different greatly in different gap area from gap center to non-gap. Some light-demanding species such as *Platycarya longipes* was much in gap center area, shade-tolerant species such as *Quercus glarca* was much in non-gap area and moderate shade-tolerant species such as *Lindera communis* and *Ilex latifolia* was much in near gap center and gap border area. Species richness index gradually increased from non-gap to the gap center area, such that; Non-gap<Gap border<Near gap center<Gap center; Species diversity index change pattern was high in the center and low on edges. The change of evenness index coincided with species diversity index. The degree of species diversity change in gap gradients was affected heavily by gap phase and gap size, the degree of change was: Early phase gap>Middle phase gap>Late phase gap and Large size gap>Middle size gap>Small size gap. Early phase gap and large size gap had remarkable edge effect.

Key words: karst forest; species diversity; gap gradient; Maolan

林隙普遍存在于森林中,其在森林结构、动态和生物多样性维持中起重要作用,林隙动态与森林生物多样性有密切关系,它是森林群落内众多物种共存和多样性维持的基础,也是森林景观结构和动态

的基础(臧润国等,1999;洪伟等,2000;刘艳红等,2000)。国内外众多学者对森林林隙动态和物种多样性进行了研究,得出许多重要的结论(Arnaga, 1988;Lertzman, 1992;王周平等,2003;熊小刚等,

收稿日期: 2006-08-08 修回日期: 2007-06-27

基金项目: 贵州省自然科学基金((2007)2049);贵州省教育厅自然科学基金(2001028);贵州师范大学博士基金[Supported by Natural Science Foundation of Guizhou Province((2007)2049);Education Department of Guizhou Province(2001028);Scientific Research Foundation for Doctors of Guizhou Normal University]

作者简介: 龙翠玲(1973-),女,侗族,贵州锦屏人,博士,副教授,主要从事植被生态学及恢复生态学的研究,(E-mail)long268749@sohu.com.

2002;吴宁,1999),但对林隙中物种多样性随林隙水平梯度变化规律的研究较少(齐代华等,2001)。林隙的形成改变了群落中的光照条件,形成从非林隙到林隙中心的空间异质性梯度,从而为新的物种侵入、生长和更新提供充足的资源和环境(Kneeshaw等,1998)。因受边缘效应的影响,林隙物种多样性在林隙水平梯度上变化十分显著(洪伟等,2000)。本文选取茂兰喀斯特森林林隙为研究对象,从林隙梯度上的物种多样性变化角度来探讨林隙形成在森林动态中的作用,为进一步研究喀斯特森林的天然更新和森林资源保护提供有益的参考。

1 研究地区概况

研究地位于贵州省南部黔、桂交界处的茂兰国家级喀斯特森林自然保护区(107°52'~108°05' E,25°09'~25°20' N)。区内为典型的喀斯特峰丛地貌,最高海拔1078.6 m,最低海拔430 m,平均海拔800 m以上。成土母岩以中下石炭纪白云岩及石灰岩为主。年均温15.3℃,7月均温26.4℃,1月均温8.3℃,≥10℃积温5727.9℃,年均降雨量1320.5 mm。全年平均相对湿度83%。土壤以黑色石灰土为主,土层浅薄,地面岩石裸露,pH7.5~8.0,有机质和全氮含量特别丰富。具体调查区域在保护区核心区顶极常绿落叶阔叶林内,以耐旱、喜钙类型的植被为主。林分郁闭度0.95,平均树高20 m,平均胸径约25 cm,优势乔木高达30.5 m,胸径达45 cm。群落乔木层树种主要有圆果化香(*Platycarya longipes*)、翅荚香槐(*Cladrastis platycarpa*)、青冈(*Quercus glarca*)、桫木石楠(*Photinia davidsoniae*)、掌叶木(*Handeliendron bodinieri*)等。灌木层主要有湖北十大功劳(*Mahonia confusa*)、球核荚蒾(*Viburnum propinquum*)、贵州悬竹(*Ampelocalamus calcareus*)等。草本地被层有庐山楼梯草(*Elatostema stewardii*)、翠云草(*Selaginella uncinata*)、柳叶蕨(*Cyrtogonellum fraxinellum*)等。

2 研究方法

2.1 外业调查

在茂兰保护区核心区选取典型地段设置标准地,面积约为3.0 hm²。在样地内寻找林隙。当发现林隙时,辨认林隙形成木的种类,测量其胸径和高度。由于调查时条件的限制,我们以倒木或枯立木

腐烂级与附近林区1974年择伐时遗留的伐倒木腐烂程度进行对照来大致估测林隙形成木的年龄。对每棵边缘木做树冠投影图,林隙面积由周围边缘木组成的多边形求算,共调查到林隙60个。在调查过程中选取20个近似圆形的典型林隙,将林隙划分为三个同心圆带状区域(图1):从林隙内到林隙外依次为林隙中心区(主要为林冠空隙)、林隙近心区(林冠空隙与扩展林隙过渡区)、林隙边缘区(扩展林隙与非林隙过渡区),在距林隙10 m处设置一个10 m×10 m的非林隙区样方。对每个林隙的中心、近中心、边缘区和非林隙区按相邻格子法进行小样方取样(1 m×1 m)。分别记载林隙各个区域的半径,记录各区域和非林隙小样方内乔、灌、草种名及高度和盖度,高度大于3 m的树种记录其胸径。

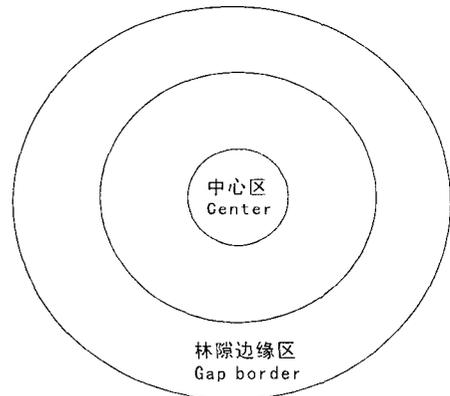


图1 林隙各区域划分示意图

Fig. 1 Placement illustration of different area in gaps of karst forest

2.2 数据处理

用公式 $S = \pi(R^2 - r^2)$ (S : 面积, 圆周率 $\pi = 3.14$, R : 区域外边界到林隙中心点的距离, r : 区域内边界到林隙中心点的距离, 林隙中心区 $r = 0$) 来计算林隙边缘、林隙近中心及林隙中心区域的面积。将20个林隙分为早期林隙(小于15 a)、中期林隙(15~30 a)和晚期林隙(大于30 a)3个发育期,按扩展林隙面积分为小林隙(小于100 m²)、中等林隙(100~200 m²)和大林隙(大于200 m²)三个等级,分别对不同时期和不同大小级林隙的林隙中心、林隙近中心、林隙边缘区和非林隙4个区域内的总物种多样性进行统计。

用下列指数分析林隙各区域与非林隙林分的物种多样性:(1)Margalef物种丰富度指数(R_1) (Margalef, 1957): $R_1 = (S-1)/\log_2 N$ 。式中 S 为物种数, N 为

所有物种的个体数之和;(2)Shannon-Wiener 指数(H') (Shannon 等,1949); $H' = -\sum P_i \log_2 P_i$ 。式中 $P_i = n_i / N_i$ 代表第 i 个物种的个体数 n_i 占所有个体总数 N_i 的比例, S 同(1)式;(3)Pielou 均匀度指数(J) (Pielou, 1977); $J = H' / \log_2 S$ 。式中 H' 同(2)式, S 同(1)式。

3 结果分析

3.1 主要树种优势度的林隙梯度变化

由表 1 可知,不同树种优势度(以重要值表示,重要值=相对密度+相对频度+相对优势度)在林隙中心至非林隙林地的梯度上存在差异。林隙中心以圆果化香、黄连木(*Pistacia chinensis*)、云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)、小叶柿(*Diospyros dumetorum*)等树种占优势。林隙近中心以翅荚香槐、美脉琼楠(*Beilschmiedia delicata*)、香叶树(*Lindera communis*)等占优势。而林隙边缘和非林隙则分别以大叶冬青(*Ilex Latifolia*)、狭叶润楠(*Machilus rehderi*)、小叶青冈(*Cyclobalanopsis myrsinaefolia*)以及樟叶槭(*Acer cinnamomi folium*)、青冈、狭叶润楠、小叶青冈等占优势。以上分析表明:一些强阳性树种如圆果化香等在林隙中心分布较多,青冈等耐荫性强的树种则在郁闭林下较为丰富,而中度耐荫种类如香叶树、大叶冬青等则集中分布在林隙近中心和林隙边缘处。光因子测定结果表明从林隙中心到非林隙林地的梯度上,光照强度呈递减的趋势。由此可知,不同树种在林隙水平梯度上分布的差异,由各树种的生态习性所决定,不同耐荫性的植物在林隙中的分布具有明显的林隙分割特征。体现了林隙植物分布与环境因子间的协调性,也表明喀斯特森林中不同树种对林隙环境资源的分享,是物种多样性维持的内在机制。由表 1 还可看出,非林隙中优势种与非优势种间的重要值差别较大,优势种突出,其中樟叶槭、青冈、狭叶润楠和小叶青冈等树种的重要值占 60% 以上,林隙边缘次之,在林隙近中心和林隙中心,种间重要值差别不大,这说明越接近林隙中心,更新层幼苗在填充林隙初期,相互竞争排斥作用越不明显。

3.2 物种丰富度的林隙梯度变化

茂兰喀斯特森林林隙水平梯度上的物种丰富度变化较明显(图 2a, b),表现在由非林隙、林隙边缘、林隙近中心到林隙中心的梯度上,物种丰富度指数(R_1)呈上升趋势,特别在早期林隙和大林隙中趋势更显著,而晚期林隙和小林隙中变化幅度最小,中期

表 1 林隙水平梯度上主要树种的重要值

Table 1 The important value of main trees in different area of gaps

树种 Species	林隙 中心 Gap center	林隙近 中心 Near gap center	林隙 边缘 Gap border	非林隙 Non- gap
小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinaefolia</i>	1.51	1.75	2.64	2.32
香叶树 <i>Lindera communis</i>	1.62	2.31	1.74	0.51
狭叶润楠 <i>Machilus rehderi</i>	1.94	1.72	2.83	2.62
黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>	2.27	1.36	0.37	0
圆果化香 <i>Platycarya longipes</i>	2.52	1.33	0.24	0
大叶冬青 <i>Ilex Latifolia</i>	1.35	1.02	3.19	1.02
美脉琼楠 <i>Beilschmiedia delicata</i>	1.30	2.46	0.77	0.21
樟叶槭 <i>Acer cinnamomi folium</i>	1.88	0.86	1.72	2.98
掌叶木 <i>Handeliendron bodinieri</i>	1.94	1.38	0.61	0.06
云贵鹅耳枥 <i>Carpinus pubescens</i>	2.31	1.47	0.32	0.12
小叶柿 <i>Diospyros dumetorum</i>	2.75	1.71	0.49	0.53
齿叶黄皮 <i>Clausena dunniana</i>	0.89	0.84	0.74	0.85
翅荚香槐 <i>Cladrastis platycarpa</i>	1.33	3.89	1.24	0.15
青冈 <i>Quercus glauca</i>	0.92	0.88	1.65	2.47
黄梨木 <i>Boniendron minus</i>	1.91	1.86	1.52	1.43

林隙和中等面积的林隙变化幅度居中,如在早期林隙和大林隙中,林隙中心(R_1)达最大值,分别为 3.12 和 4.21,而非林隙仅为 1.35 和 1.55。这主要是由于干扰形成林隙后,林隙中心的更新层可获得充足的光照和资源空间,光照条件的改善使林隙中心更新层中的种子库和幼苗库中被抑制的种子和幼苗可充分地萌发、生长,侵入林隙内的物种也较容易定居成功,从而明显增加了林隙中心更新层的物种丰富度。在早期林隙和大林隙中有较好的光照条件和较小的竞争,因此,林隙中心的物种丰富度最为突出。物种丰富度的林隙梯度变化趋势表明茂兰喀斯特森林多数树种的萌发及幼苗幼树生长需要较强的光照条件,这是由其耐旱喜阳的生态习性所决定的。

3.3 物种均匀度的林隙梯度变化

不同时期和面积林隙中物种均匀度的林隙梯度变化(图 2c, d)。由(图 2c, d)可知,均匀度指数 J 的变化趋势为:在林隙近中心和林隙边缘物种均匀度较高,而在林隙中心和非林隙中较低,总体呈中间高两头低的变化。如在早期林隙的林隙近中心和林隙边缘中 J 值分别为 0.74 和 0.62,而在林隙中心和非林隙中则相对较低,分别为 0.51 和 0.49。在大林隙的林隙近中心和林隙边缘中, J 值分别为 0.78 和 0.64,而在林隙中心和非林隙中则分别为 0.59 和 0.55。物种均匀度的变化幅度由大到小表现为

早期林隙>中期林隙>晚期林隙及大林隙>中等林隙>小林隙,可见,早期林隙和 大林隙对更新层物种分布的均匀程度影响最显著,原因仍是这些林隙中的光照条件较强。更新层物种均匀度指数出现中间高两头低的变化主要是因为林隙中心光照较强,适

合阳性树种繁殖生长,以阳性树种的幼苗幼树占优势,而在非林隙中相反,光照条件较差,适合阴性和耐荫树种生长,以耐荫树种占优势,因此林隙中心和 非林隙中的物种均匀度均较低。林隙近中心和林隙边缘的光照条件介于林隙中心和 非林隙间,适合大

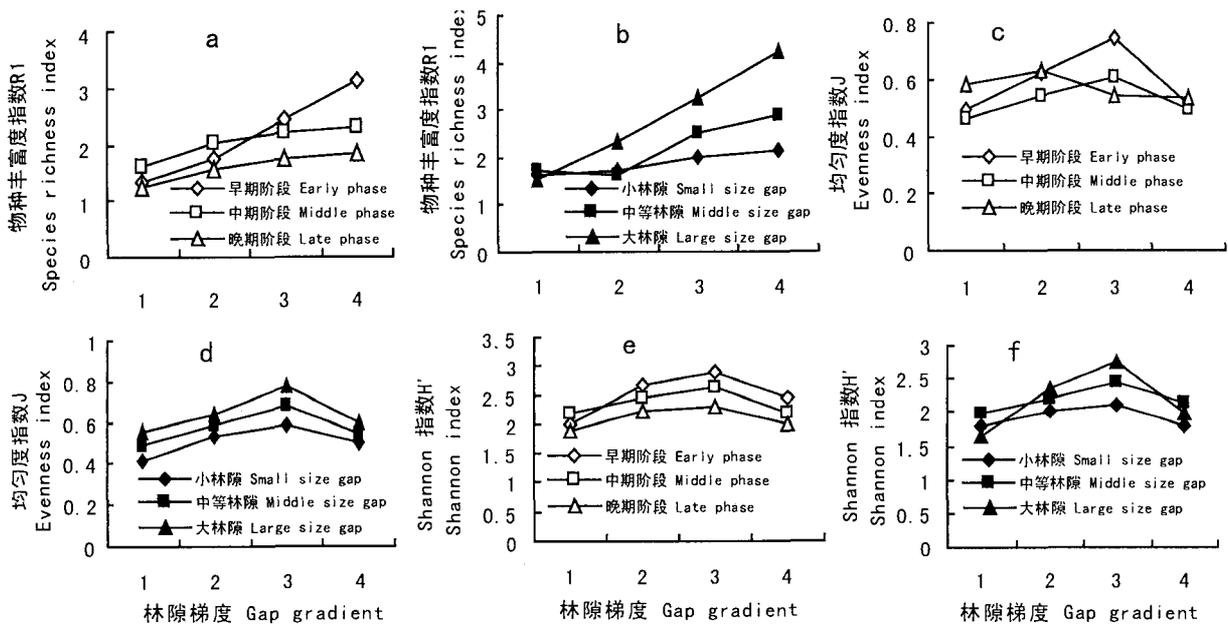


图2 不同时期和面积林隙中物种多样性的林隙梯度变化

Fig. 2 Species diversity changes along gap gradient in different phase and area gaps

1-非林隙 Non-gap; 2-林隙边缘 Gap border; 3-林隙近中心 Near gap center; 4-林隙中心 Gap center.

多数树种的幼苗幼树生长,因此物种均匀度较高。

3.4 物种多样性的林隙梯度变化

如图(2e, f)所示,物种多样性指数的变化趋势与均匀度指数一致,变化幅度由大到小表现为早期林隙>中期林隙>晚期林隙及大林隙>中等林隙>小林隙,林隙梯度物种多样性指数表现为林隙近中心和林隙边缘高于林隙中心和 非林隙。早期林隙和 大林隙近中心的 H' 值最高,分别达 2.88 和 2.75,而非林隙仅为 1.95 和 1.51,表明早期林隙和 大林隙的边缘效应最明显。随着林隙的发育和面积减小,物种多样性的林隙水平梯度变化趋于和缓,是因为在林隙更新过程中,林隙填充者的数量增多和林冠空隙面积的缩小,降低了林隙不同区域环境梯度变化程度。由于林隙水平梯度上的物种丰富度和均匀度变化不一,导致物种多样性林隙水平梯度变化显著程度略有下降,但仍反映出林隙的存在具有明显的边缘效应,使林隙边缘及近中心的物种多样性增加。说明林隙的存在确实可增加森林的物种多样性,从而使林隙在维持和增加森林物种多样性、促进

森林循环演替方面发挥着重要作用。

4 小结与讨论

由非林隙、林隙边缘、林隙近中心到林隙中心的微观空间异质性梯度上,不同耐荫性的物种占据不同的生境区域,体现了物种对林隙环境的分割特征。林隙的形成,改变了光照条件,导致植物更新多维生态位的分化,使幼苗、幼树在林隙内分布形成同源种团结构(guild structure),林隙植物对林隙环境的分割性支持了林隙一分享假说的观点,也反映了林隙是森林中物种多样性维持的内在机制。从非林隙到林隙中心,物种丰富度逐渐升高,即非林隙<林隙边缘<林隙近中心<林隙中心;物种多样性的变化则总体呈中间高两头低的现象,均匀度的变化与物种多样性的变化一致;茂兰喀斯特森林物种多样性的林隙梯度变化规律与针阔混交林物种多样性的林隙梯度变化规律(齐代华等,2001)不一致,原因除与这两种植被类型不同外,喀斯特森林的独特性及生境

多样性也可能是导致其差异的重要原因。喀斯特森林地貌类型复杂,小生境类型及组合丰富多样。由于受石面、石沟、石缝等小生境分布的随机性和不均匀性的影响,群落水平结构复杂。主要表现在植株的成丛性明显,群落内的植株通常是成丛生长于石沟、石缝之中,植株的大小、丛间距离及其分布极不规则,物种的生存和分布具有很大的随机性。因此,喀斯特森林物种多样性特征随林隙梯度变化的规律性与非喀斯特地貌上的不同,变化趋势更为复杂。因此,决定喀斯特森林物种多样性林隙梯度变化的有关生态因子及植物个体的生理生态特性、植物种间和种内关系的变化等方面的内容还有待于进一步的研究。物种多样性林隙梯度变化程度受林隙发育期和面积的影响较大,变化程度为早期林隙>中期林隙>晚期林隙,大林隙>中等林隙>小林隙,可见,物种多样性随林隙梯度的变化在早期林隙和大林隙中变化趋势更显著,随着林隙的发育和林隙面积的减小变化趋于和缓。由此可知,早期林隙和大林隙的边缘效应显著,此结果与洪伟等(2000)的研究结果一致,但喀斯特森林不同发育期和不同面积林隙的边缘效应强度还有待深入研究,此研究将对喀斯特森林的经营和管理具有重要参考意义。

林隙中的植物种类及数量不但受到林隙大小、年龄的影响,还受林隙边缘效应的影响,表征林隙是森林中存在的具有时空异质性的综合体,是维持森林物种多样性的内在机制。当林隙形成后,林隙内的环境条件发生了不同程度的变化(段仁燕等,2005),这种变化不仅体现在林隙与非林隙环境条件的变化上,在林隙内不同区域环境的异质性上也体现得特别明显。林隙梯度上微观空间异质性通过处于各梯度上生物的多样性变化体现得非常清楚,不同物种对此做出了不同的更新反应。不同面积和发育阶段林隙的生境条件存在差异,导致其中的植物群落在结构和功能上都存在很大的差异,这种差异主要受制于林隙组成种不同的生态生物学特性。换言之,具有不同功能作用的不同物种及其个体相对多度的差异是形成不同特征林隙植被的基础。因此,对不同大小和不同年龄林隙植物物种多样性的林隙梯度变化规律进行研究,有利于对群落结构与功能在林隙植被恢复过程中变化的认识;也有利于在森林经营活动中,模拟森林的自然干扰体系,创造适合于不同物种生存和生长的环境条件,在满足经营者一定经济利益的情况下,尽量保持森林生态系

统结构的完整性和森林景观格局的动态平衡,维持不同水平上的森林生物多样性。

野外调查中得到茂兰保护区管理局的大力支持;地理与生物科学学院2000级毕业生韦峥嵘、刘欣、高兰和龙明鼎等参加野外调查,特此致谢!

参考文献:

- 臧润国,刘静艳,董大方. 1999. 林隙动态与森林生物多样性[M]. 北京:中国林业出版社:114-121
- Arnaga L. 1988. Gap dynamics of a tropical cloud forest in north-eastern Mexico[J]. *Biotropica*, **20**(3):178-184
- Duan RY(段仁燕), Wang XA(王孝安), Wu GL(吴甘霖). 2005. Gap disturbance and forest community succession(林窗干扰与森林群落演替)[J]. *Guihaia*(广西植物), **25**(5):419-423
- Hong W(洪伟), Wu CZ(吴承桢), Lin CL(林成来), et al. 2000. Study on edge effect of the gap of the forest communities in Longxi Mountain of Fujian(福建龙栖山森林群落林窗边缘效应研究)[J]. *Sci Silv Sin*(林业科学), **36**(2):33-38
- Kneeshaw DD, Bergeron Y. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest[J]. *Ecology*, **79**:783-794
- Lertzman KP. 1992. Pattern of gap-phase replacement in subalpine old-growth forest[J]. *Ecology*, **73**:657-669
- Liu YH(刘艳红), Zhao HX(赵惠勋). 2000. Advances in theory of disturbance and species diversity preservation(干扰与物种多样性维持理论研究进展)[J]. *J Beijing Fore Univ*(北京林业大学学报), **22**(4):101-105
- Margalef R. 1957. Information theory in ecology[J]. *General System*, **3**:37-71
- Pielou EC. 1977. *Ecological Diversity*[M]. Wiley:New York
- Qi DH(齐代华), Li XG(李旭光), Wang ZP(王周平), et al. 2001. Preliminary research on species diversity change of the regeneration layer in gap gradient in a coniferous-broadleaved forest in Jinyun Mountain(缙云山针阔混交林更新层物种多样性林隙梯度变化初探)[J]. *Biodiversity Sci*(生物多样性), **9**(1):51-55
- Shannon CE, Wiener W. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*[M]. Urbana:University of Illinois Press
- Wang ZP(王周平), Li XG(李旭光), Shi SY(石胜友), et al. 2003. A comparison study on the species diversity between the gap and non-gap in Jinyun Mountain(缙云山森林林隙与非林隙物种多样性比较研究)[J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), **14**(1):7-10
- Wu N(吴宁). 1999. Dynamics of forest gaps in subalpine coniferous forests on the eastern slope of Gongga Mountain(贡嘎山东坡亚高山针叶林的林窗动态研究)[J]. *Acta Phytoecol Sin*(植物生态学报), **23**(3):228-237
- Xiong XG(熊小刚), Xiong GM(熊高明), Xie ZQ(谢宗强). 2002. The regeneration of tree species in the mixed evergreen-deciduous broad-leaved forests in the Shennongjia Mountains, Hubei Province(神农架地区常绿落叶阔叶混交林树种更新研究)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **22**(11):2 001-2 005