

茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林群落组成和优势种更新类型

吴邦利, 龙翠玲*, 秦随涛

(贵州师范大学地理与环境科学学院, 贵阳 550001)

摘要: 为探讨茂兰喀斯特森林群落结构和优势种更新机制, 对茂兰自然保护区常绿落叶阔叶混交林群落进行了调查。结果表明, 群落中有木本植物 37 科 58 属 70 种, 以樟科、蔷薇科、无患子科和漆树科为主。常绿树种 41 种, 占总种数的 58.6%; 落叶树种 29 种, 占总种数的 41.4%, 这体现了喀斯特常绿落叶阔叶混交林的群落学性质。群落的优势乔木树种有轮叶木姜子 (*Litsea verticillata*)、青冈栎 (*Cyclobalanopsis glauca*)、狭叶润楠 (*Machilus rehderi*) 和翅荚香槐 (*Cladrastis platycarpa*) 等。灌木优势种有皱叶海桐 (*Pittosporum crispulum*)、裂果卫矛 (*Euonymus dielsianus*)、革叶铁榄 (*Sinosideroxylon wightianum*) 和南天竹 (*Nandina domestica*) 等。优势种种群结构有 5 种类型: 单峰型, 如樱桃 (*Cerasus pseudocerasus*)、南酸枣 (*Choerospondias axillaris*) 等阳性乔木, 为林窗更新种, 随林窗的郁闭将衰退消失; 逆 J 字型, 如轮叶木姜子、香港四照花 (*Dendrobenthamia hongkongensis*)、皱叶海桐等耐荫性强的常绿阔叶树种, 更新能力较强, 为顶极群落优势种; 间歇型, 如青冈栎、狭叶润楠、齿叶黄皮 (*Clausena dumiana*) 等树种, 群落中的个体多集中在小径级阶段, 能长期存在于群落中; L 字型, 如桂皮 (*Cinnamomum tamala*)、梓叶槭 (*Acer catalpifolium*)、革叶铁榄等; 单柱型, 如石岩枫 (*Mallotus repandus*)、南天竹等常绿灌木树种, 个体集中于幼苗、幼树阶段, 为顶极群落亚乔木层和灌木层的主要组成种。因此, 这表明调查区域的植物群落处于相对稳定的顶极阶段。

关键词: 茂兰自然保护区; 喀斯特森林; 群落结构; 更新; 顶极群落

doi: 10.11926/jtsb.3893

Community Composition and Regeneration Types of Dominant Species in Evergreen and Deciduous Broad-leaved Mixed Karst Forest in Maolan National Nature Reserve, Guizhou Province

WU Bang-li, LONG Cui-ling*, QIN Sui-tao

(College of Geography and Environmental Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China)

Abstract: In order to understand the structure and regeneration mechanism of dominant species in community, the evergreen and deciduous broad-leaved mixed karst forests in Maolan National Nature Reserve, Guizhou Province, were investigated. The results showed that there were 70 woody species, belonging to 37 families and 58 genera in the community. The dominant families were Lauraceae, Rosaceae, Sapindaceae and Aceraceae. There were 41 evergreen trees and 29 deciduous trees, accounting for 58.6% and 41.4% of the total species, respectively, which indicated the character of evergreen and deciduous broad-leaved mixed karst forests. The dominant trees in community were *Litsea verticillata*, *Cyclobalanopsis glauca*, *Machilus rehderi* and *Cladrastis platycarpa*, etc., while dominant shrub were *Pittosporum crispulum*, *Euonymus dielsianus*, *Sinosideroxylon wightianum* and

收稿日期: 2018-02-05 接受日期: 2018-03-26

基金项目: 国家自然科学基金项目(31660107); 贵州省科技计划项目(黔科合平台人才[2017]5726号); 贵州省自然科学基金项目(2012-2280)资助
This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31660107); the Planning Project for Science and Technology in Guizhou Province (Grant No. [2017]5726); and the Natural Science Foundation of Guizhou Province (Grant No. 2012-2280).

作者简介: 吴邦利(1993-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事环境生态学研究。E-mail: wubangli@foxmail.com

* 通信作者: Corresponding author. E-mail: longcuiling898@163.com

Nandina domestica, etc. Based on DBH class distribution pattern, the dominant species community structure could be divided into five types. The unimodal type species, such as heliophyte *Cerasus pseudocerasus* and *Choerospondias axillaris*, regenerate in gap, which would disappear finally with the gap closing. The inverse-J type species, such as evergreen broad-leaved trees *Litsea verticillata*, *Dendrobenthamia hongkongensis*, *Pittosporum crispulum*, were dominant species in climax community with strong shade tolerance and renewability. The sporadic type species, such as *Cyclobalanopsis glauca*, *Machilus rehderi*, *Clausena dunniana*, main in small DBH class, can exist in the community for a long time. The L type species, such as *Cinnamomum tamala*, *Acer catalpifolium*, *Sinosideroxylon wightianum*, and the unibar type species, such as *Mallotus repandus*, *Nandina domestica*, were the dominant species in subtree layer and shrub layer of the climax community. Therefore, the karst forest community in Maolan is in a relatively stable climax stage.

Key words: Maolan National Nature Reserve; Karst forest; Community structure; Regeneration; Climax community

群落结构是认识群落的物种组成、发展变化和演变趋势的首要条件和重要基础,也是群落最基本的特征,它表示群落中的所有物种及其个体在时间和空间上的配置和生长状况。种群是群落学研究的基本单位,优势种群的发展变化与群落的稳定性、延续性息息相关,其结构不仅可以客观地体现群落的发展趋势,而且还能反映不同种群个体在组配情况和更新机制上的显著特征,研究森林群落种群结构及其更新机制对阐明种群生理生态特性、更新策略乃至群落的形成发展及其稳定性与演替规律等都具有重要意义^[1]。

常绿阔叶阔叶混交林是一种介于常绿阔叶林与落叶阔叶林之间的地带性森林植被类型,在中国主要分布于北亚热带,是山地垂直带谱中的重要组成部分^[2]。贵州茂兰喀斯特森林自然保护区与广西环江的木论自然保护区连片构成当今世界上分布面积最大、保护最好的喀斯特非地带性植被类型,其群落性质为常绿阔叶阔叶混交林^[3-4]。区内喀斯特地貌发育良好,形态多种多样,呈现出峰峦叠嶂的喀斯特峰丛景观。茂兰喀斯特森林群落结构复杂多样,物种组成较同一生物气候带的常绿阔叶林区高^[5],生境具有高度的异质性特征。目前,关于亚热带常绿阔叶林群落结构和常绿阔叶阔叶混交林更新机制的研究较多^[6-12];对喀斯特常绿阔叶阔叶混交林种群更新机制的研究也不少,朱守谦^[13]认为喀斯特森林主要树种的繁殖更新方式有 2 种,分别是阴性树种的大量幼体处于等待状态,而阳性树种大量幼苗在林下相继死亡,待光照条件改善后才能成长为幼树;刘济明^[14]的研究表明,喀斯特森林优势树种有 4 种繁殖方式,进一步揭示了喀斯特森林群落的更新动态;龙翠玲等^[15]报道林隙的存在为物

种的繁殖更新提供了重要条件,并分析了茂兰喀斯特森林林隙内乔灌木的更新情况;张忠华^[16]从群落稳定性上对茂兰地区种群的更新特征进行了研究。这些研究为深入分析茂兰喀斯特森林树种的更新规律奠定了基础,但未能从树种的生物学和生态学特性方面阐述喀斯特森林优势树种的更新动态。因此,本文以贵州省茂兰自然保护区常绿落叶阔叶混交林为对象,研究群落的区系组成、木本植物数量特征和优势种群的径级结构,并对径级结构进行更新类型分析,探讨优势种的更新机制,为深入揭示茂兰喀斯特森林的群落性质及物种更新规律、合理保护和物种多样性维持机制的研究提供科学依据。

1 研究区概况

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 1 078.6 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。年均温为 15.3℃,7 月均温 26.4℃,1 月均温 8.3℃,≥10℃ 以上的年积温 5 727.9℃,年均降雨量 1 320.5 mm,年均相对湿度 83%。地面岩石裸露,土层浅薄,土壤以黑色石灰土为主,pH 7.5~8.0,有机质和全氮含量丰富。保护区内是以轮叶木姜子(*Litsea verticillata*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、椴木石楠(*Photinia davidsoniae*)、狭叶润楠(*Machilus rehderi*)、香叶树(*Lindera communis*)、云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)、翅荚香槐(*Cladrastis platycarpa*)、朴树(*Celtis tetrandra*)、皱叶海桐(*Pittosporum crispulum*)、裂果卫矛(*Euonymus dielsianus*)

等为优势种的顶极常绿落叶阔叶混交林^[15]。

2 方法

2.1 野外调查

在实地勘察的基础上, 在茂兰喀斯特森林自然保护区选取地形条件基本一致的典型森林群落, 设置面积为 20 m×20 m 不连续样地共 25 块, 样地总面积为 1 hm², 采用 GPS 对样地的地理坐标进行测量, 并记录样地的海拔、坡向、坡度等。样地再划分成 5 m×5 m 的样方, 调查样方内的所有木本植物, 记录种名、数量、胸径(地径)、高度、冠幅、郁闭度等指标。

2.2 重要值的计算

重要值(importance value, IV)是判定群落优势种和划分群落类型的常用指标^[17], $IV=(RD+RP+RF)/3$, 式中, RD 为该种在群落中的相对密度, RP 为该种在群落中的相对显著度, RF 为该种在群落中的相对频度。

2.3 径级结构的划分

采用空间代替时间的方法, 即径级结构代替年龄结构进行分析^[18], 共划分为 10 个径级, 0~5 cm 胸径为第 1 径级, 5~10 cm 为第 2 径级, 每个径级

间隔 5 cm, 依次类推, 最大径级为 45~50 cm。

3 结果和分析

3.1 群落木本植物区系组成

从表 1 可见, 样地中共有木本植物 37 科 58 属 70 种, 其中被子植物 69 种, 隶属于 36 科 57 属, 裸子植物 1 科 1 属 1 种。物种较多的有樟科(Lauraceae, 6 属 7 种)和蔷薇科(Rosaceae, 4 属 5 种), 其次为无患子科(Sapindaceae)和漆树科(Anacardiaceae), 均有 3 属 3 种; 含 2 属的有 9 科, 占总科数的 24.3%, 其余 24 科为单属或单种的科, 占总科数的 64.9%。从树种特性来看, 常绿树种有 41 种, 占总种数的 58.6%; 落叶树种 29 种, 占总种数的 41.4%。常绿树种以樟科的轮叶木姜子、香叶树、狭叶润楠、桂皮(*Cinnamomum tamala*)、川桂(*C. wilsonii*)和美脉琼楠(*Beilschmiedia delicata*)等为主, 其余忍冬科(Caprifoliaceae)、五加科(Araliaceae)、海桐花科(Pittosporaceae)、壳斗科(Fagaceae)和冬青科(Aquifoliaceae)等亦以常绿树种为主。落叶树种以漆树科、柿科(Ebenaceae)、无患子科、榆科(Ulmaceae)和槭树科(Aceraceae)等为主。可见, 群落区系组成复杂, 木本植物以樟科、蔷薇科、无患子科和漆树科为主, 常绿与落叶树种的组成比例体现了喀斯特常绿落叶阔叶混交林的群落学性质。

表 1 群落木本植物区系组成

Table 1 Flora composition of woody plants in the community

科 Family	属 Genus	种 Species	类型 Type
樟科 Lauraceae	木姜子属 <i>Litsea</i>	轮叶木姜子 <i>L. verticillata</i>	常绿乔木 Evergreen tree
	山胡椒属 <i>Lindera</i>	香叶树 <i>L. communis</i>	常绿小乔木 Small evergreen tree
	润楠属 <i>Machilus</i>	狭叶润楠 <i>M. rehderi</i>	常绿乔木 Evergreen tree
	楠属 <i>Phoebe</i>	楠木 <i>P. zhenan</i>	常绿乔木 Evergreen tree
	琼楠属 <i>Beilschmiedia</i>	美脉琼楠 <i>B. delicata</i>	常绿乔木 Evergreen tree
	樟属 <i>Cinnamomum</i>	桂皮 <i>C. tamala</i>	常绿乔木 Evergreen tree
			川桂 <i>C. wilsonii</i>
蔷薇科 Rosaceae	樱属 <i>Cerasus</i>	樱桃树 <i>C. pseudocerasus</i>	落叶小乔木 Small deciduous tree
	扁核木属 <i>Prinsepia</i>	扁核木 <i>P. utilis</i>	落叶灌木 Deciduous shrub
	火棘属 <i>Pyracantha</i>	火棘 <i>P. fortuneana</i>	常绿灌木 Evergreen shrub
	石楠属 <i>Photinia</i>	椴木石楠 <i>P. davidsoniae</i>	常绿乔木 Evergreen tree
		石楠 <i>P. serrulata</i>	常绿乔木 Evergreen tree
无患子科 Sapindaceae	灯台树属 <i>Bothrocaryum</i>	灯台树 <i>B. controversum</i>	落叶乔木 Deciduous tree
	黄梨木属 <i>Boniodendron</i>	黄梨木 <i>B. minus</i>	常绿乔木 Evergreen tree
	掌叶木属 <i>Handeliodendron</i>	掌叶木 <i>H. bodinieri</i>	落叶乔木 Deciduous tree
漆树科 Anacardiaceae	黄连木属 <i>Pistacia</i>	黄连木 <i>P. chinensis</i>	落叶乔木 Deciduous tree
	南酸枣属 <i>Choerospondias</i>	南酸枣 <i>C. axillaris</i>	落叶乔木 Deciduous tree
	漆树属 <i>Toxicodendron</i>	漆树 <i>T. vernicifluum</i>	落叶乔木 Deciduous tree
五加科 Araliaceae	梁王茶属 <i>Nothopanax</i>	异叶梁王茶 <i>N. davidii</i>	常绿灌木 Evergreen shrub

续表(Continued)

科 Family	属 Genus	种 Species	类型 Type
五加科 Araliaceae	梁王茶属 <i>Nothopanax</i>	长梗罗伞 <i>B. glomerulata</i>	常绿灌木 Evergreen shrub
壳斗科 Fagaceae	青冈属 <i>Cyclobalanopsis</i>	青冈栎 <i>C. glauca</i>	常绿乔木 Evergreen tree
	锥栗属 <i>Castanopsis</i>	丝栗栲 <i>C. frargesn</i>	常绿乔木 Evergreen tree
杜英科 Elaeocarpaceae	杜英属 <i>Elaeocarpus</i>	杜英 <i>E. sylvestris</i>	常绿乔木 Evergreen tree
	猴欢喜属 <i>Sloanea</i>	猴欢喜 <i>S. sinensis</i>	常绿乔木 Evergreen tree
小檗科 Berberidaceae	十大功劳属 <i>Mahonia</i>	湖北十大功劳 <i>M. fortunei</i>	常绿灌木 Evergreen shrub
大戟科 Euphorbiaceae	南天竹属 <i>Nandina</i>	南天竹 <i>N. domestica</i>	常绿小灌木 Small evergreen shrub
	乌柏属 <i>Sapium</i>	圆叶乌柏 <i>S. rotundifolium</i>	落叶乔木 Deciduous tree
鼠李科 Rhamnaceae	野桐属 <i>Mallotus</i>	石岩枫 <i>M. repandum</i>	常绿灌木 Evergreen shrub
	枳椇属 <i>Hovenia</i>	拐枣 <i>H. acerba</i>	落叶乔木 Deciduous tree
金缕梅科 Hamamelidaceae	鼠李属 <i>Rhamnus</i>	鼠李 <i>R. davurica</i>	落叶灌木 Deciduous shrub
	枫香树属 <i>Liquidambar</i>	枫香 <i>L. formosana</i>	落叶乔木 Deciduous tree
芸香科 Rutaceae	蚊母树属 <i>Distylium</i>	中华蚊母树 <i>D. chinense</i>	常绿灌木 Evergreen shrub
	黄皮属 <i>Clausena</i>	齿叶黄皮 <i>C. dunniana</i>	落叶小乔木 Small deciduous tree
马鞭草科 Verbenaceae	吴茱萸属 <i>Evodia</i>	吴茱萸 <i>E. rutaecarpa</i>	常绿灌木 Evergreen shrub
	牡荆属 <i>Vitex</i>	黄荆条 <i>V. negundolinn</i>	落叶灌木 Deciduous shrub
槭树科 Aceraceae	紫珠属 <i>Callicarpa</i>	紫珠 <i>C. bodinieri</i>	落叶灌木 Deciduous shrub
	槭属 <i>Acer</i>	梓叶槭 <i>A. catalpifolium</i>	落叶大乔木 Big deciduous tree
山茱萸科 Cornaceae		樟叶槭 <i>A. cinnamomifolium</i>	常绿乔木 Evergreen tree
		角叶槭 <i>A. sycopseoides</i>	常绿小乔木 Small evergreen tree
忍冬科 Caprifoliaceae		三角槭 <i>A. buergerianum</i>	落叶乔木 Deciduous tree
	四照花属 <i>Dendrobenthamia</i>	四照花 <i>D. japonica</i>	落叶小乔木 Small deciduous tree
海桐花科 Pittosporaceae		香港四照花 <i>D. hongkongensis</i>	常绿乔木 Evergreen tree
	海桐花属 <i>Pittosporum</i>	巴东荚蒾 <i>V. henryi</i>	常绿乔木 Evergreen tree
冬青科 Aquifoliaceae	荚蒾属 <i>Viburnum</i>	球核荚蒾 <i>V. propinquum</i>	常绿灌木 Evergreen shrub
	冬青属 <i>Ilex</i>	皱叶海桐 <i>P. crispulum</i>	常绿灌木 Evergreen shrub
柿科 Ebenaceae		光叶海桐 <i>P. glabratum</i>	常绿灌木 Evergreen shrub
	柿属 <i>Diospyros</i>	大叶冬青 <i>I. latifolia</i>	常绿大乔木 Big evergreen shrub
榆科 Ulmaceae		小叶冬青 <i>I. ficoidea</i>	常绿灌木 Evergreen shrub
	榆属 <i>Ulmus</i>	柿树 <i>D. kaki</i>	落叶大乔木 Big deciduous tree
桦木科 Betulaceae	朴属 <i>Celtis</i>	毛叶柿 <i>D. philippensis</i>	落叶乔木 Deciduous tree
	鹅耳枥属 <i>Carpinus</i>	多脉榆 <i>U. castaneifolia</i>	落叶乔木 Deciduous tree
豆科 Leguminosae	香槐属 <i>Cladrastis</i>	朴树 <i>C. sinensis</i>	落叶乔木 Deciduous tree
山矾科 Symplocaceae	山矾属 <i>Symplocos</i>	云贵鹅耳枥 <i>C. pubescens</i>	落叶乔木 Deciduous tree
胡桃科 Juglandaceae	化香树属 <i>Platycarya</i>	翅荚香槐 <i>C. platycarpa</i>	落叶乔木 Deciduous tree
梧桐科 Sterculiaceae	梧桐属 <i>Firmiana</i>	腺叶山矾 <i>S. adenophylla</i>	常绿乔木 Evergreen tree
桑科 Moraceae	构属 <i>Broussonetia</i>	圆果化香 <i>P. longipes</i>	落叶小乔木 Small deciduous tree
八角枫科 Alangiaceae	八角枫属 <i>Alangium</i>	青桐 <i>F. simplex</i>	落叶乔木 Deciduous tree
红豆杉科 Taxaceae	红豆杉属 <i>Taxus</i>	构树 <i>B. papyrifera</i>	落叶乔木 Deciduous tree
卫矛科 Celastraceae	卫矛属 <i>Euonymus</i>	八角枫 <i>A. chinense</i>	落叶小乔木 Small deciduous tree
山榄科 Sapotaceae	铁榄属 <i>Sinosideroxylon</i>	南方红豆杉 <i>T. mairei</i>	常绿乔木 Evergreen tree
胡颓子科 Elaeagnaceae	胡颓子属 <i>Elaeagnus</i>	裂果卫矛 <i>E. dielsianus</i>	常绿灌木 Evergreen shrub
茶茱萸科 Icacinaceae	粗丝木属 <i>Gomphandra</i>	革叶铁榄 <i>S. wightianum</i>	常绿小灌木 Small evergreen shrub
桃金娘科 Myrtaceae	子楝树属 <i>Decaspermum</i>	胡颓子 <i>E. pungens</i>	常绿灌木 Evergreen shrub
荨麻科 Urticaceae	水麻属 <i>Debregeasia</i>	粗丝木 <i>G. tetrandra</i>	常绿灌木 Evergreen shrub
苦木科 Simaroubaceae	苦木属 <i>Picrasma</i>	华夏子楝树 <i>D. esquirolii</i>	常绿灌木 Evergreen shrub
藤黄科 Guttiferaceae	金丝桃属 <i>Hypericum</i>	水麻 <i>D. orientalis</i>	落叶灌木 Deciduous shrub
茜草科 Rubiaceae	六月雪属 <i>Serissa</i>	苦木 <i>P. quassioides</i>	落叶灌木 Deciduous shrub
		金丝桃 <i>H. monogynum</i>	常绿灌木 Evergreen shrub
		六月雪 <i>S. japonica</i>	常绿小灌木 Small evergreen shrub

3.2 群落数量特征

乔木种群 群落中乔木树种重要值最高的是轮叶木姜子, 为 21.160, 在群落中处于优势地位, 是群落优势种和建群种; 其次为青冈栎

(7.864)、狭叶润楠(5.820)和翅荚香槐(5.462); 其余树种的重要值较小, 表明群落的优势乔木树种为轮叶木姜子、青冈栎、狭叶润楠和翅荚香槐等(表 2)。

表 2 群落主要乔木的重要值

Table 2 Importance values of main trees in the community

植物 Species	相对密度 Relative density	相对显著度 Relative prominence	相对频度 Relative frequency	重要值 Importance value
轮叶木姜子 <i>Litsea verticillata</i>	0.166	0.428	0.041	21.160
青冈栎 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	0.049	0.149	0.037	7.864
狭叶润楠 <i>Machilus rehderi</i>	0.101	0.042	0.029	5.820
翅荚香槐 <i>Cladrastis platycarpa</i>	0.065	0.067	0.032	5.462
四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i>	0.081	0.021	0.044	4.867
巴东荚蒾 <i>Viburnum henryi</i>	0.050	0.037	0.043	4.333
香港四照花 <i>Dendrobenthamia hongkongensis</i>	0.041	0.037	0.032	3.667
香叶树 <i>Lindera communis</i>	0.036	0.029	0.032	3.233
圆叶乌柏 <i>Sapium rotundifolium</i>	0.024	0.028	0.022	2.467
齿叶黄皮 <i>Clausena dunniana</i>	0.031	0.014	0.028	2.433
黄梨木 <i>Boniiodendron minus</i>	0.029	0.013	0.030	2.402
柿树 <i>Diospyros kaki</i>	0.018	0.027	0.025	2.348
梓叶槭 <i>Acer catalpifolium</i>	0.018	0.025	0.025	2.267
云贵鹅耳枥 <i>Carpinus pubescens</i>	0.027	0.017	0.022	2.254
桂皮 <i>Cinnamomum tamala</i>	0.024	0.009	0.033	2.210
多脉榆 <i>Ulmus castaneifolia</i>	0.026	0.005	0.035	2.200
掌叶木 <i>Handelioidendron bodinieri</i>	0.025	0.004	0.030	1.967
樟叶槭 <i>Acer cinnamomifolium</i>	0.026	0.001	0.031	1.933
黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>	0.021	0.001	0.035	1.900
灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	0.016	0.007	0.031	1.824

灌木种群 群落中灌木树种以皱叶海桐的重要值最高, 为 19.341, 是灌木种群中的优势种; 其次是裂果卫矛(11.837); 革叶铁榄和南天竹分别为 10.797 和 10.689。其余灌木重要值较大的有湖北十大功劳(*Mahonia fortunei*)、石岩枫(*Mallotus repandus*)、球核荚蒾 (*Viburnum propinquum*) 和异叶梁王茶

(*Nothopanax davidii*), 分别为 7.677、7.516、6.353 和 4.813, 他们的重要值之和为 26.359, 小于前 4 种灌木之和(52.664), 表明后 4 种灌木在群落中虽占有一定地位, 但不如前 4 种灌木的地位显著。因此, 群落中灌木种群的优势种主要为皱叶海桐、裂果卫矛、革叶铁榄和南天竹(表 3)。

表 3 群落主要灌木的重要值

Table 3 Importance values of main shrubs in the community

植物 Species	相对密度 Relative density	相对显著度 Relative prominence	相对频度 Relative frequency	重要值 Importance value
皱叶海桐 <i>Pittosporum crispulum</i>	0.155	0.332	0.093	19.341
裂果卫矛 <i>Euonymus dielsianus</i>	0.128	0.150	0.078	11.837
革叶铁榄 <i>Sinosideroxylon wightianum</i>	0.104	0.130	0.089	10.797
南天竹 <i>Nandina domestica</i>	0.125	0.110	0.085	10.689
湖北十大功劳 <i>Mahonia fortunei</i>	0.054	0.095	0.081	7.677
石岩枫 <i>Mallotus repandus</i>	0.083	0.034	0.109	7.516
球核荚蒾 <i>Viburnum propinquum</i>	0.039	0.105	0.047	6.353
异叶梁王茶 <i>Nothopanax davidii</i>	0.105	0.008	0.031	4.813
长梗罗伞 <i>Brassaiopsis glomerulata</i>	0.024	0.014	0.035	2.449
中华蚊母树 <i>Distylium chinense</i>	0.031	0.003	0.039	2.443
胡颓子 <i>Elaeagnus pungens</i>	0.025	0.005	0.054	2.820
粗丝木 <i>Gomphandra tetrandra</i>	0.025	0.007	0.047	2.624
苦木 <i>Picrasma quassioides</i>	0.024	0.001	0.043	2.277
六月雪 <i>Serissa japonica</i>	0.024	0.001	0.016	1.320
吴茱萸 <i>Evodia rutaecarpa</i>	0.008	0.001	0.035	1.459
小叶冬青 <i>Ilex ficoidea</i>	0.010	0.001	0.019	1.008
光叶海桐 <i>Pittosporum glabratum</i>	0.012	0.001	0.027	1.337
水麻 <i>Debregeasia orientalis</i>	0.007	0.000	0.023	1.018
扁核木 <i>Prinsepia utilis</i>	0.007	0.000	0.023	1.014
黄荆条 <i>Vitex negundolinn</i>	0.009	0.000	0.027	1.207

3.3 种群径级结构

径级频率分布可分为 5 种结构类型：单峰型、单柱型、逆-J 字型、间歇型和 L 字型。

(1) 单峰型(图 1)，代表树种有落叶乔木南酸枣(*Choerospondias axillaris*)和樱桃(*Cerasus pseudocerasus*)，在群落中数量较少，仅有少量大径级个体出现，呈现 1 个或多个不连续性的单峰，由于缺乏幼苗幼树，更新潜力不足，是群落中的偶见种。

(2) 单柱型(图 2)，代表树种为石岩枫、南天竹等常绿灌木，在群落中多为小灌木，只有小径级个体分布，无明显的增长趋势。

(3) 逆-J 字型(图 3)，代表树种有常绿乔木轮叶木姜子、香港四照花(*Dendrobenthamia hongkongensis*)、黄梨木(*Boniiodendron minus*)，常绿灌木皱叶海桐、裂果卫矛、球核荚蒾，落叶乔木树种柿树(*Diospyros kaki*)、掌叶木(*Handeliiodendron bodinieri*)、黄连木(*Pistacia chinensis*)等，径级频率呈连续分布，并呈现出两个峰，即大径级的小峰和小径级的大峰，由于在群落里拥有充足的后继更新个体，更新能力较其它树种强，从种群的发展趋势看属成熟稳定类型。

(4) 间歇型(图 4)，代表树种有落叶乔木齿叶黄皮(*Clausena dunniana*)、四照花(*Dendrobenthamia japonica*)、翅荚香槐，常绿乔木树种青冈栎、狭叶润楠，在群落中个体数量多，且主要集中在小径级

阶段，中径级和大径级个体较少，径级频率分布呈现出不连续的现象，并有多个大小不同的峰出现，从种群的发展趋势看属间歇性发展型。

(5) L 字型(图 5)，多数树种的径级结构为此类型，如桂皮、樟叶槭(*Acer cinnamomifolium*)等常绿乔木和革叶铁榄、湖北十大功劳、中华蚊母树(*Distylium chinense*)、胡颓子(*Elaeagnus pungens*)、长梗罗伞(*Brassaiopsis glomerulata*)、异叶梁王茶等常绿灌木，还有梓叶槭(*Acer catalpifolium*)、多脉榆(*Ulmus castaneifolia*)、灯台树(*Bothrocaryum controversum*)等落叶树种，由群落中个体较小的亚乔木及个体较大的大灌木组成，径级频率呈连续分布，且个体主要集中于幼苗、幼树等小径级阶段，从种群的发展趋势看属成长类型。

4 讨论

树种的生物学、生态学特征决定了其在群落中的地位和作用以及群落的演替过程和发展趋势。群落中优势乔木树种的径级结构反映了种群的动态变化过程，根据种群结构类型特征，可确定各种种的更新方式并推测群落的变化趋势^[1]。单峰型的南酸枣、樱桃等为落叶乔木，均为阳性树种，具有相似的生态习性。王小伟等^[19]的研究表明，樱桃是极喜光树种，耐干旱、贫瘠，在透光度较好的群落中，

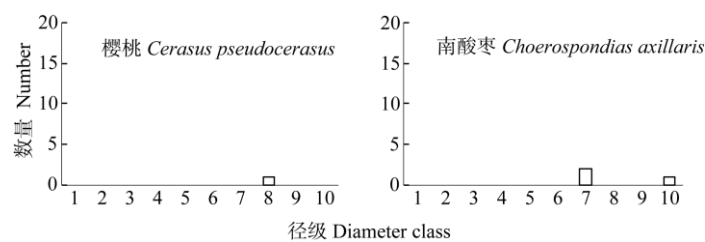


图 1 单峰型树种的径级分布

Fig. 1 Diameter class distribution of unimodal type species

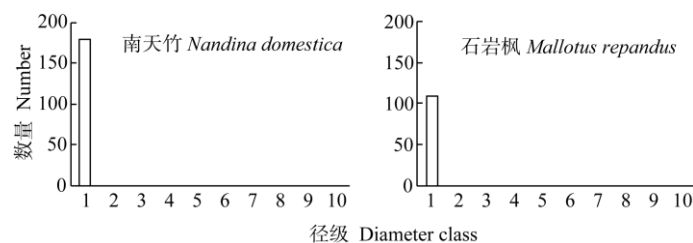


图 2 单柱型树种的径级分布

Fig. 2 Diameter class distribution of unibar type species

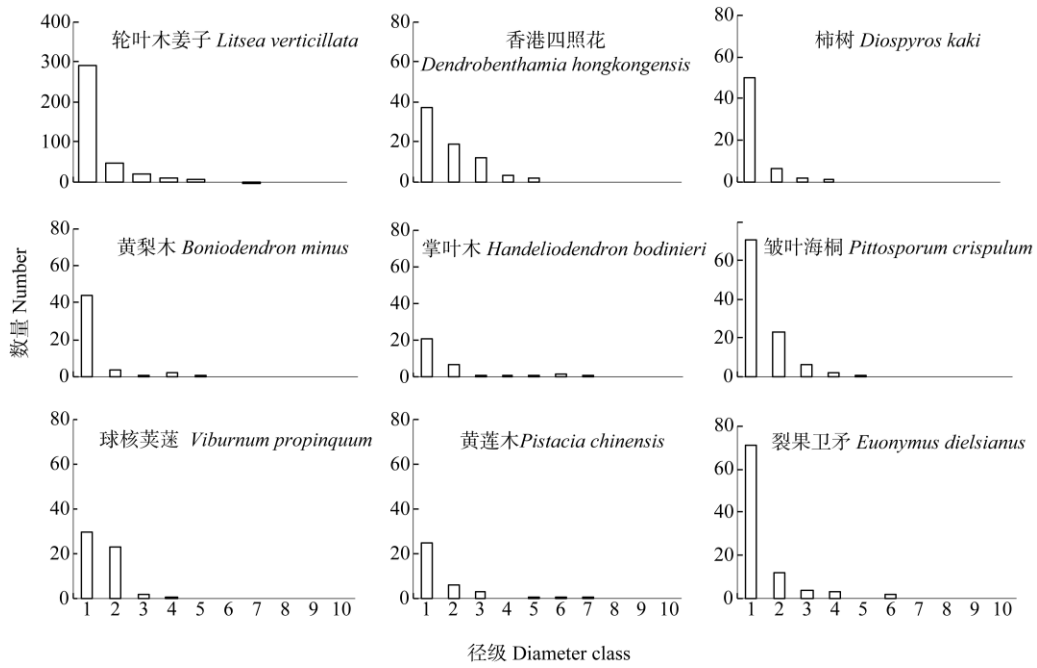


图 3 逆 J 字型树种的径级分布

Fig. 3 Diameter class distribution of inverse J type species

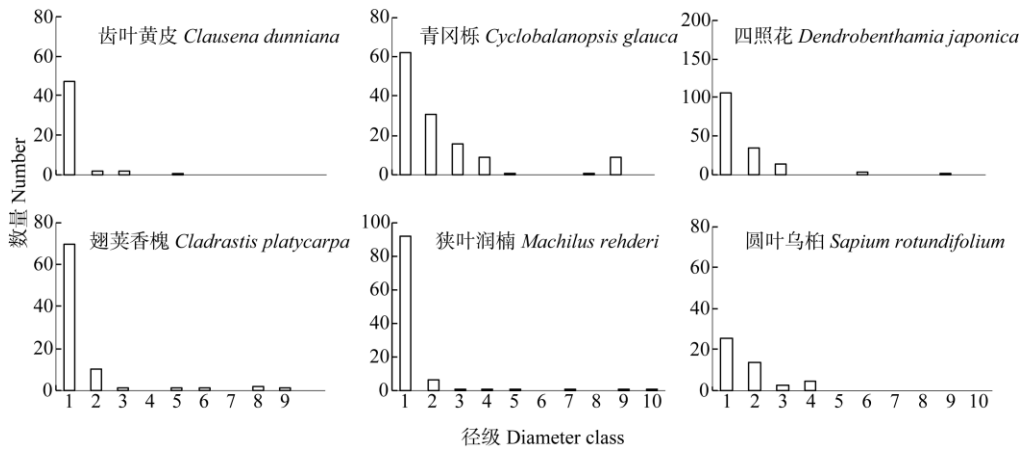


图 4 间歇型树种的径级分布

Fig. 4 Diameter class distribution of sporadic type species

其生长更新能力强, 在郁闭度较大、光照不足的群落易造成枝芽坏死, 不利于种群实现自我更新。单峰型树种由于缺乏幼苗和幼树, 随着群落演替发展, 残留在林冠层中的大径级个体将不断死亡, 该种最终将全部从群落中消失。因喜光性强, 这些树种只有在岩石崩塌造成的树木倒伏、折断、枯死及病死时所形成的林窗内获得更新机会, 因此, 单峰型的树种多为群落先锋种或林窗更新种, 在群落比较稳定的茂兰喀斯特森林中数量较少。

逆-J 字型的轮叶木姜子、香港四照花、黄梨木、

皱叶海桐、裂果卫矛、球核荚蒾等均为耐荫性强的常绿阔叶树种, 这些树种拥有丰富的幼苗和幼树, 在群落中所占比例较大, 且还有一定数量的中大径个体。由于此类树种对光照条件的要求不是很严格, 因此它们适应环境的能力较其它物种强, 同时, 这些树种主要以根萌生枝和幼苗库两种方式进行更新, 因此可通过很强的萌生能力来维持种群的稳定, 其生态习性和种群结构与亚热带常绿阔叶林优势种甜槠^[20]、木荷^[21]相似。故逆-J 字型的轮叶木姜子、香港四照花等是亚热带喀斯特常绿阔叶混

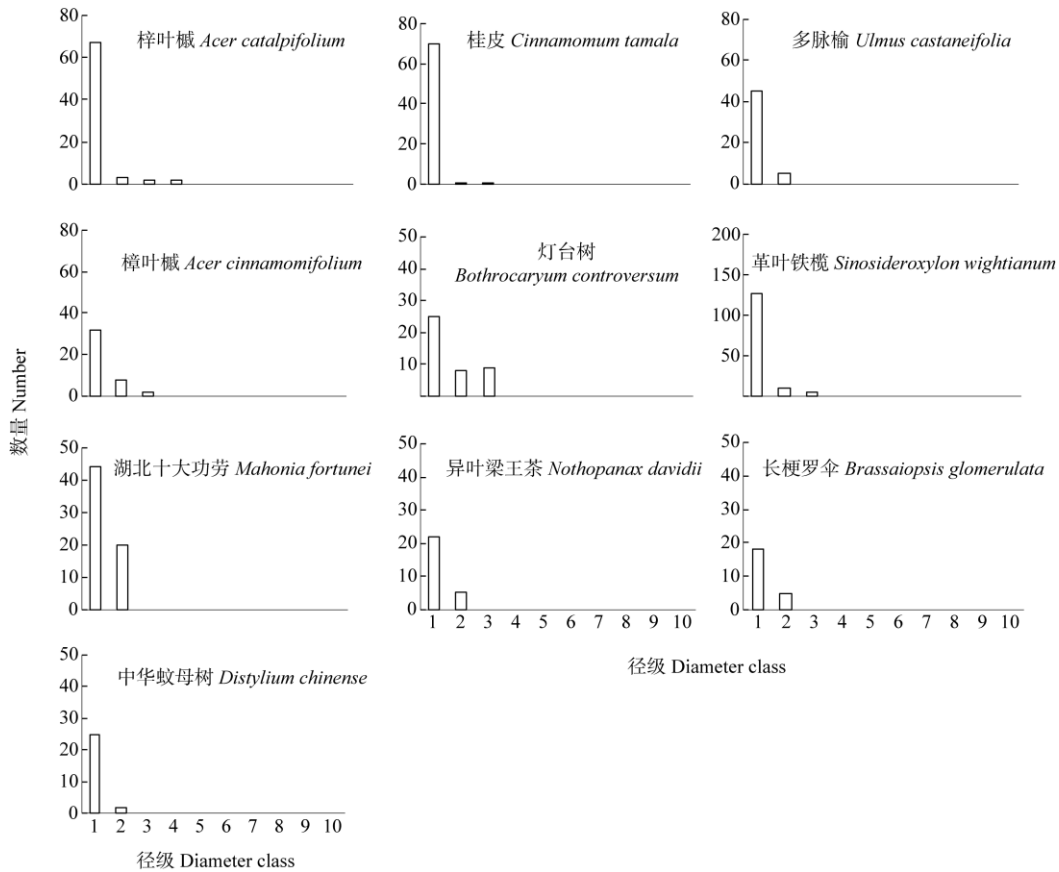


图 5 L 型树种的径级分布

Fig. 5 Diameter class distribution of L type species

交林顶极群落的优势种。

间歇型的青冈栎、狭叶润楠、齿叶黄皮、四照花、圆叶乌桕等为林冠层构成种，幼苗多分布在水分条件较好的漏斗地形中，而成年个体则多分布在相对干燥的槽谷、坡地等地形部位，种群结构为不连续生长型。从生态特性来看，这些树种的幼苗耐荫性较好，能生长在郁闭度较大的林下地带，而随着种群年龄的增加，个体的耐荫性逐渐降低，经常出现在人为干扰较大或受自然灾害影响较严重的林隙内或林缘部，更新机会表现出波动性和随机性的特征。陈秋夏等^[22]的研究表明，青冈栎为喜阳性物种，具有较强的耐干旱能力，但幼苗具有耐荫性。刘珊等^[23]的研究表明，圆叶乌桕具有一定的耐旱潜力，对水分亏缺有较强的生态适应能力，因此，青冈栎、狭叶润楠、齿叶黄皮、四照花、圆叶乌桕等间歇型树种可以延续至顶极群落并成为茂兰喀斯特森林的亚优势种。

L 型的桂皮、樟叶槭、梓叶槭、多脉榆、灯台树、革叶铁榄、湖北十大功劳、中华蚊母树等树种，

既有常绿、落叶阔叶亚乔木，也有大灌木树种，兼具喜光和耐荫特性，一般无大径级个体，幼苗储备充足，L 型树种在群落中分布广泛，种群结构稳定，是顶极群落亚乔木层和灌木层的优势种。单柱型的南天竹和石岩枫等常绿小灌木，兼具喜光和耐荫特性，多分布在水热适中的地形部位，是群落中灌木层的主要树种。茂兰保护区地形地貌复杂多样，森林小气候差异显著，加上石面、石沟、石缝等小生境随机性和异质性高等特征，为各物种提供了丰富多样的更新生态位^[15]。同时，喀斯特森林生态系统中环境条件恶劣，如岩石裸露、土被不连续、临时性干旱等，很多物种为了适应这种严酷的生存环境，争夺更多的资源和空间，提高种内及种间竞争力，逐渐形成了一种萌生方式^[24]，增强了群落物种的更新能力。因此，就现阶段来说，茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林群落以逆-J 字型的常绿阔叶优势树种为主，如轮叶木姜子、香港四照花、皱叶海桐等；单峰型和单柱型的樱桃、南天竹、石岩枫等，为顶极群落亚乔木层和灌木层的主要组成种；间歇型的青冈

栎、四照花、齿叶黄皮等树种, 其更新是不连续和波动性的。茂兰喀斯特森林群落中常绿和落叶树种的组成比例及年龄结构体现了喀斯特森林顶极群落的特征。张忠华等^[25]的研究表明, 喀斯特森林群落的种间关系趋于稳定, 负分离种对极少, 处于相对稳定的顶极阶段; 刘济明等^[26]对茂兰青冈栎-黄樟群落特征的研究表明茂兰保护区是非地带性的顶极群落, 本研究结果与他们的一致, 亦说明所研究的茂兰喀斯特森林是稳定的常绿阔叶混交林群落。

参考文献

- [1] DAL J, YANG Y C, SONG Y C. Population structure and regeneration types of dominant species in an evergreen broadleaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, eastern China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2004, 28(3): 376–384. doi: 10.17521/cjpe.2004.0054.
达良俊, 杨永川, 宋永昌. 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型 [J]. *植物生态学报*, 2004, 28(3): 376–384. doi: 10.17521/cjpe.2004.0054.
- [2] HUANG Y T, YAO L, AI X R, et al. Quantitative classification of the subtropical evergreen-deciduous broadleaved mixed forest and the deciduous and evergreen species composition structure across two national nature reserves in the southwest of Hubei, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2015, 39(10): 990–1002. doi: 10.17521/cjpe.2015.0096.
黄永涛, 姚兰, 艾训儒, 等. 鄂西南两个自然保护区亚热带常绿阔叶阔叶混交林类型及其常绿和落叶物种组成结构分析 [J]. *植物生态学报*, 2015, 39(10): 990–1002. doi: 10.17521/cjpe.2015.0096.
- [3] ZHENG Y W. Introduction to Mulun Karst Forest Region [M]. Beijing: Science Press, 1999: 15–19.
郑颖吾. 木论喀斯特林区概论 [M]. 北京: 科学出版社, 1999: 15–19.
- [4] LAN S A, SONG M, ZENG F P, et al. Species composition of woody plants in evergreen-deciduous broad-leaved karst forests, southwest China [J]. *Guihaia*, 2016, 36(10): 1156–1164. doi: 10.11931/guihaia.Gxzw201606018.
兰斯安, 宋敏, 曾馥平, 等. 喀斯特常绿阔叶混交林木本植物组成特征 [J]. *广西植物*, 2016, 36(10): 1156–1164. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201606018.
- [5] LI Y B, WANG S J, ZHOU D Q. Research on the ecosystem service evaluation of Maolan karst forest [J]. *Earth Environ*, 2005, 33(2): 39–44. doi: 10.3969/j.issn.1672-9250.2005.02.006.
李阳兵, 王世杰, 周德全. 茂兰岩溶森林的生态服务研究 [J]. *地球与环境*, 2005, 33(2): 39–44. doi: 10.3969/j.issn.1672-9250.2005.02.006.
- [6] ZHANG Z X, LIU P, LIU C S, et al. The structure characteristics and dominant population regeneration types of *Tsuga tchekiangensis* communities in the Jiulongshan National Natural Reserve of Zhejiang Province [J]. *Acta Ecol Sin*, 2008, 28(9): 4547–4558. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2008.09.057.
张志祥, 刘鹏, 刘春生, 等. 浙江九龙山南方铁杉(*Tsuga tchekiangensis*)群落结构及优势种群更新类型 [J]. *生态学报*, 2008, 28(9): 4547–4558. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2008.09.057.
- [7] QIU Z J, LIU P, LIU C S, et al. Community structure and regeneration types of dominant species in an evergreen broad-leaved forest in Mount Beishan of Jinhua, China [J]. *Guihaia*, 2010, 30(5): 629–635. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2010.05.010.
邱志军, 刘鹏, 刘春生, 等. 金华北山常绿阔叶林群落结构及优势乔木树种更新类型 [J]. *广西植物*, 2010, 30(5): 629–635. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2010.05.010.
- [8] YI H, DENG X W, XIANG W H, et al. The characteristics and regeneration of the *Choerospondias axillaries* broad-leaved community in the hilly region of central Hunan Province, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, 34(12): 3463–3471. doi: 10.5846/stxb201309302403.
易好, 邓湘雯, 项文化, 等. 湘中丘陵区南酸枣阔叶林群落特征及群落更新 [J]. *生态学报*, 2014, 34(12): 3463–3471. doi: 10.5846/stxb201309302403.
- [9] XIONG X G, XIONG G M, XIE Z Q. The regeneration of tree species in the mixed evergreen-deciduous broad-leaved forests in the Shennongjia Mountains, Hubei Province [J]. *Acta Ecol Sin*, 2002, 22(11): 2001–2005. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2002.11.029.
熊小刚, 熊高明, 谢宗强. 神农架地区常绿阔叶阔叶混交林树种更新研究 [J]. *生态学报*, 2002, 22(11): 2001–2005. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2002.11.029.
- [10] KANG B, LIU S R, WANG D X, et al. Regeneration characteristics of woody plant seedlings in typical secondary forests in Qinling Mountains [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2011, 22(12): 3123–3130. doi: 10.13287/j.1001-9332.2011.0438.
康冰, 刘世荣, 王得祥, 等. 秦岭山地典型次生林木本植物幼苗更新特征 [J]. *应用生态学报*, 2011, 22(12): 3123–3130. doi: 10.13287/j.1001-9332.2011.0438.
- [11] ZHANG J, GUO X Y, DA L J, et al. Regeneration pattern and limitation of under-story woody plants of artificial forest in Shanghai [J]. *J East Chin Norm Univ (Nat Sci)*, 2013, 2013(2): 11–19.
张净, 郭雪艳, 达良俊, 等. 上海人工林下木本植物更新格局 [J]. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 2013, 2013(2): 11–19.
- [12] YAO L, AI X R, YI Y M, et al. Structure and dynamics of dominant populations in the mixed forest of subtropical evergreen and deciduous broad-leaved tree species in the Southwest of Hubei Province [J]. *Sci Silv Sin*, 2017, 53(2): 10–18. doi: 10.11707/j.1001-7488.20170202.
姚兰, 艾训儒, 易咏梅, 等. 鄂西南亚热带常绿阔叶阔叶混交林优势种群的结构与动态特征 [J]. *林业科学*, 2017, 53(2): 10–18. doi:

- 10.11707/j.1001-7488.20170202.
- [13] ZHU S Q. Ecological Research on Karst Forest (I) [M]. Guiyang: Guizhou Science and Technology Publishing House, 1993: 8-10.
朱守谦. 喀斯特森林生态研究(I) [M]. 贵阳: 贵州科技出版社, 1993: 8-10.
- [14] LIU J M. The reproductive and regenerative countermeasures of the main woody species in Maolan karst forest [J]. *Sci Silv Sin*, 2000, 36(5): 114-122. doi: 10.11707/j.1001-7488.20000527.
刘济明. 茂兰喀斯特森林主要树种的繁殖更新对策 [J]. 林业科学, 2000, 36(5): 114-122. doi: 10.11707/j.1001-7488.20000527.
- [15] LONG C L, YU S X, XIONG Z B, et al. Species diversity and regeneration in forest gaps of the Karst forest in Maolan National Nature Reserve, Guizhou Province [J]. *Biodiv Sci*, 2005, 13(1): 43-50. doi: 10.3321/j.issn:1005-0094.2005.01.006.
龙翠玲, 余世孝, 熊志斌, 等. 茂兰喀斯特森林林隙的植物多样性与更新 [J]. 生物多样性, 2005, 13(1): 43-50. doi: 10.3321/j.issn:1005-0094.2005.01.006.
- [16] ZHANG Z H. Ecological research on population and community stability in karst forest vegetation [D]. Shanghai: East China Normal University, 2011: 41-44.
张忠华. 喀斯特森林植被种群生态学与群落稳定性分析 [D]. 上海: 华东师范大学, 2011: 41-44.
- [17] LIU J L, ZHOU Y Y, PAN J H, et al. Analyses on community characteristics and population structure of *Bretschneidera sinensis* in Zhejiang Jiulongshan National Natural Reserve [J]. *J Plant Res Environ*, 2013, 22(3): 95-99. doi: 10.3969/j.issn.1674-7895.2013.03.15.
刘菊莲, 周莹莹, 潘建华, 等. 浙江九龙山国家级自然保护区伯乐树群落特征及种群结构分析 [J]. 植物资源与环境学报, 2013, 22(3): 95-99. doi: 10.3969/j.issn.1674-7895.2013.03.15.
- [18] ZHANG W H, XU X B, ZHOU J Y, et al. Pattern and dynamics of the spatial population distribution of endangered *Abies chensiensis* [J]. *Acta Bot Boreali-Occid Sin*, 2005, 25(9): 1840-1847. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2005.09.023.
张文辉, 许晓波, 周建云, 等. 濒危植物秦岭冷杉种群空间分布格局及动态 [J]. 西北植物学报, 2005, 25(9): 1840-1847. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2005.09.023.
- [19] WANG X W, SHANG Z H, ZHANG Q, et al. The differences between relative light intensity and yield, quality in two canopy of sweet cherry [J]. *Acta Hort Sin*, 2009, 36(2): 157-162. doi: 10.3321/j.issn:0513-353X.2009.02.001.
王小伟, 尚志华, 张强, 等. 樱桃透光和郁闭树冠相对光照强度及其果实品质和产量的差异 [J]. 园艺学报, 2009, 36(2): 157-162. doi: 10.3321/j.issn:0513-353X.2009.02.001.
- [20] XU X H, YU M J, HU Z H, et al. The structure and dynamics of *Castanopsis eyrei* population in Gutian Mountain Natural Reserve in Zhejiang, east China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2005, 25(3): 645-653. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2005.03.036.
徐学红, 于明坚, 胡正华, 等. 浙江古田山自然保护区甜槠种群结构与动态 [J]. 生态学报, 2005, 25(3): 645-653. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2005.03.036.
- [21] ZHUGE G, AI J G, ZHAO B, et al. Structure and distribution pattern of dominant populations of evergreen broad-leaved forest in Shiyang forest center [J]. *J Zhejiang For Sci Technol*, 2007, 27(6): 6-9. doi: 10.3969/j.issn.1001-3776.2007.06.002.
诸葛刚, 袁建国, 赵斌, 等. 石垌林场常绿阔叶林优势种群结构与分布格局研究 [J]. 浙江林业科技, 2007, 27(6): 6-9. doi: 10.3969/j.issn.1001-3776.2007.06.002.
- [22] CHEN Q X, LIAO L, ZHENG J, et al. Effects of light intensities on growth and physiological characteristics of potted *Cyclobalanopsis glauca* seedlings [J]. *Sci Silv Sin*, 2011, 47(12): 53-59. doi: 10.11707/j.1001-7488.20111208.
陈秋夏, 廖亮, 郑坚, 等. 光照强度对青冈栎容器苗生长和生理特征的影响 [J]. 林业科学, 2011, 47(12): 53-59. doi: 10.11707/j.1001-7488.20111208.
- [23] LIU S, HE Q, LI J Y, et al. Physiological responses of the limestone endemic plant *Triadica roundifolia* seedlings to drought stress [J]. *J S China Agric Univ*, 2016, 37(2): 96-100. doi: 10.7671/j.issn.1001-411X.2016.02.015.
刘珊, 何茜, 李吉跃, 等. 石漠化树种圆叶乌柏对干旱胁迫的生理响应 [J]. 华南农业大学学报, 2016, 37(2): 96-100. doi: 10.7671/j.issn.1001-411X.2016.02.015.
- [24] ZHENG Z Y, LONG C L. Interspecific association of woody plant species at different topography sites in Maolan karst forest [J]. *For Resour Manag*, 2014(4): 78-84,91. doi: 10.13466/j.cnki.lyzygl.2014.04.016.
郑振宇, 龙翠玲. 茂兰喀斯特森林不同地形部位木本植物种间联结性分析 [J]. 林业资源管理, 2014(4): 78-84,91. doi: 10.13466/j.cnki.lyzygl.2014.04.016.
- [25] ZHANG Z H, HU G, NI J. Interspecific segregation of old-growth karst forests in Maolan, southwest China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, 30(9): 2235-2245.
张忠华, 胡刚, 倪健. 茂兰喀斯特森林群落的种间分离特征 [J]. 生态学报, 2010, 30(9): 2235-2245.
- [26] LIU J M, WEN A H, CHI X, et al. Community characteristics of *Cyclobalanopsis glauca* (Thunb.) Oerst.-*Cinnamomum parthenoxylon* (Jack.) Meissn in Maolan [J]. *Hubei Agric Sci*, 2014, 53(14): 3326-3331. doi: 10.3969/j.issn.0439-8114.2014.14.029.
刘济明, 文爱华, 池馨, 等. 茂兰青冈栎-黄樟群落特征 [J]. 湖北农业科学, 2014, 53(14): 3326-3331. doi: 10.3969/j.issn.0439-8114.2014.14.029.