

◆岩溶森林生态保护修复◆

西南岩溶地区天然次生林群落不同层次的构建机制^{*}周晓果¹, 孙冬婧¹, 温远光^{1,2**}, 王 磊², 陆志成³, 朱宏光²

(1. 广西科学院生态环境研究所, 广西南宁 530007; 2. 广西大学林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 广西南宁 530004; 3. 北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083)

摘要:以西南岩溶地区天然次生幼龄林、中龄林和近熟林为研究对象,采取以空间代替时间的群落生态学方法,研究不同林分结构特征的变化规律和森林群落不同层次的构建机制。结果表明:岩溶地区天然次生林恢复过程中,林分的结构特征发生了显著变化。由幼龄林、中龄林到近熟林,林冠层(林木胸径 DBH>5 cm、树高 H>5 m)的个体密度、胸高断面积和地上生物量显著增加,而林下层(DBH<5 cm、H<5 m)的各项指标均显著减少。岩溶地区天然次生林群落不同层次具有不同的构建机制。在幼龄林中,林冠层和林下层物种组成很相似,这与幼龄林中极高的个体密度、尚无明显分化、较高的岩石裸露率和过低的土壤容重阻碍了植物的定居和生长有关,主要表现为生境过滤驱动机制。在中龄林中,土壤性质和林分结构进一步改善,可为植物提供更多样的生境,此时,林冠层植物具有气候主导的生态位,而林下层植物则具有土壤和微生境主导的生态位,导致林冠层和林下层植物组成的差异。在近熟林中,生境过滤作用减弱,生物因子作用增强,树木地上生物量和冠层盖度成为林冠层和林下层植物组成成分的主要驱动因素。

关键词:岩溶地区 天然次生林 群落构建机制 林冠层 林下层

中图分类号:S718.5 文献标识码:A 文章编号:1005-9164(2022)01-0120-11

DOI:10.13656/j.cnki.gxkx.20220310.002

受人类高强度活动和不合理开发利用的影响,我国西南岩溶地区的森林资源锐减,生态功能退化,绝大部分地区沦为次生性的灌木林和灌草丛^[1],部分地区石漠化^[2],严重影响西南岩溶地区的生态安全和经济社会的可持续发展^[2,3]。进入21世纪,国家明确将西南岩溶地区石漠化综合治理作为重大生态工程实

施并上升为国家战略^[4],极大地促进了天然次生林的形成和恢复。天然次生林是原始林经过采伐或多次破坏后自然恢复起来的森林^[5]。我国天然次生林约占全国森林总面积的46.2%,约占全国森林总蓄积的23.3%,在水源涵养、水土保持、珍贵木材资源储备以及生物多样性保护等方面具有重要的作用^[6-8]。

收稿日期:2022-01-04

^{*} 广西重点研发计划项目(2018AB40007)和国家自然科学基金项目(31860171,32160358,31460121)资助。

【作者简介】

周晓果(1980-),女,博士,副教授,主要从事森林生态学研究,E-mail:xgzhou2014@126.com。

【**通信作者】

温远光(1957-),男,博士,教授,主要从事森林生态学、恢复生态学研究,E-mail:wenyg@263.net。

【引用本文】

周晓果,孙冬婧,温远光,等.西南岩溶地区天然次生林群落不同层次的构建机制[J].广西科学,2022,29(1):120-130.

ZHOU X G, SUN D J, WEN Y G, et al. Construction Mechanism of Natural Secondary Forest Communities at Different Forest Strata in a Karst Area of Southwest China [J]. Guangxi Sciences, 2022, 29(1): 120-130.

然而,由于天然次生林多为中、幼龄林,林分结构不稳定,大部分天然次生林由于遭受多次破坏沦为低质低效林^[6,7]。森林群落不同层次的物种组成决定着林分的结构、质量和演替方向^[9]。因此,深入开展岩溶地区天然次生林群落不同层次的物种组成及构建机制研究,对加快天然次生林培育、持续提升林分质量具有重要意义。

干扰后森林结构的进展演替一般从密度、胸高断面面积、冠层高度和冠层群落多样性等方面进行评估^[1]。早期的研究表明,天然次生林恢复过程中的群落组成受到多种因素的影响。例如,植物繁殖体的迁移和扩散影响种子的到达和定居^[10],植物物种的生态特性影响植物对外界干扰和环境变化的响应和适应^[1],而种间和种内关系则影响植物群落的生长、发育和组成^[11]。此外,群落环境的变化影响资源的分布和有效性,导致土壤 N、P 的限制和 pH 的变化^[12]。最重要的是,扰动历史和土地利用方式强烈地影响土壤性质^[12,13]、残余繁殖体(如种子库、芽和幼树)的存在以及当前植物群落的物种组成^[14]。这导致了天然次生林演替过程中微生境和小气候的复杂性。与此同时,冠层中的大型木本植物通常具有气候主导的生态位,林下植物具有土壤和微生境主导的生态位^[15],从而导致森林群落不同层次植物组成的差异和林分质量的不同。最近的研究表明,森林群落不同层次的植物组成受不同构建机制的影响^[16]。然而,目前对岩溶地区天然次生林群落不同层次的构建机制尚不清楚,量化不同群落层次结构和生态环境因子对森林群落不同层次构建作用的影响意义重大。

本研究以西南岩溶地区天然次生林为研究对象,根据《中华人民共和国林业行业标准 主要树种龄级与龄组划分》(LY/T 2908—2017)^[17],研究对象分属青冈栎幼龄林(恢复期为 20—30 a)、中龄林(恢复期为 40—50 a)和近熟林(恢复期为 60—70 a),探究岩溶地区天然次生林群落不同林层的构建机制及其主控因子,为岩溶地区森林生态保护、修复和管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域和样地概况

研究区域位于广西南宁市马山县(23°24′—24°02′ N, 107°41′—108°29′ E),属南亚热带季风气候区。年平均气温 21.3℃,1 月平均气温 12.1℃,7

月平均气温 28.2℃。年平均降水量 1 667.1 mm,4—9 月为雨季,10 月至翌年 3 月为旱季。该地区岩溶地貌广布,属于滇黔桂石漠化片区。土壤主要是石灰岩土,土层浅薄,一般在 40 cm 以内,分布不均,岩石裸露率为 20%—50%^[18]。

2019 年 5 月,在查阅相关资料和询问当地群众明确研究区域土地利用历史和林分年龄的基础上,选择代表性的幼龄林、中龄林和近熟林为研究对象。幼龄林是指森林中的林木遭到不同程度的砍伐破坏后,由原来的林木伐根萌蘖迅速生长、层次结构尚无明分化,林分年龄在 40 a 以下的林分。中龄林主要是指层次结构明显分化,林分年龄为 40—60 a 的林分。近熟林是指群落的组成和结构接近当地顶极群落,年龄在 60—80 a 的林分。幼龄林乔木层优势种为青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*,重要值 128.5)、光叶海桐(*Pittosporum glabratum*,重要值 42.8)、小果化香(*Platycarya glandulosa*,重要值 31.1)、灌木层优势种为矮棕竹(*Rhapis humilis*,重要值 144.0)、龙须藤(*Bauhinia championii*,重要值 35.5)、美丽胡枝子(*Lespedeza formosa*,重要值 20.8),草本层优势种为粽叶芦(*Thysanolaena latifolia*,重要值 172.5)、薄叶卷柏(*Selaginella delicatula*,重要值 66.1)、白茅(*Imperata cylindrica*,重要值 32.1)。中龄林乔木层优势种为青冈栎(重要值 92.4)、苦木(*Picrasma quassioides*,重要值 32.7)、海红豆(*Adenanthera microsperma*,重要值 21.2)、灌木层优势种为青冈栎(重要值 29.7)、龙须藤(重要值 22.4)、网脉酸藤子(*Embelia rudis*,重要值 18.8),草本层优势种为井栏边草(*Pteris multifida*,重要值 92.0)、薄叶卷柏(重要值 86.3)、灰绿耳蕨(*Polystichum anomalum*,重要值 33.0)。近熟林乔木层优势种为青冈栎(重要值 88.4)、海红豆(重要值 55.4)、南酸枣(*Choerospondias axillaris*,重要值 47.8),灌木层优势种为西南红山茶(*Camellia pitardii*,重要值 76.1)、青冈栎(重要值 51.3)、海红豆(重要值 37.7),草本层优势种为团叶鳞始蕨(*Lindsaea orbiculata* var. *orbiculata*,重要值 90.9)、斜羽凤尾蕨(*Pteris oshimensis*,重要值 87.6)、灰绿耳蕨(重要值 64.8)。

在上述 3 种林分的典型地段,分别设置 9 个 20 m×20 m 的样方,将每个样方细分成 4 个 10 m×10 m 的小样方,样方间相隔 300 m。不同林分样地的地形和 0—20 cm 土层土壤特征见表 1。

表 1 不同林分样地的地形和土壤(土层 0-20 cm)特征

Table 1 Topography and soil (0-20 cm) characteristics of different stand plots

变量 Variable	林分类型 Stand type		
	幼龄林 Young-aged forest	中龄林 Middle-aged forest	近熟林 Near-mature forest
海拔(m) Altitude (m)	262.78 ± 3.53 ^a	279.67 ± 2.18 ^b	261.11 ± 2.76 ^a
坡度(°) Slope (°)	38.89 ± 1.90 ^c	31.67 ± 1.32 ^b	28.22 ± 1.20 ^a
岩石裸露率(%) Rock bareness ratio (%)	45.75 ± 9.63 ^b	24.41 ± 6.75 ^a	41.50 ± 14.91 ^b
土壤容重(g·cm ⁻³) Soil bulk density (g·cm ⁻³)	0.71 ± 0.15 ^a	0.90 ± 0.11 ^b	0.93 ± 0.21 ^b
土壤含水量(%) Soil water content (%)	32.57 ± 5.25 ^a	31.59 ± 4.50 ^a	30.91 ± 5.15 ^a
pH值	6.86 ± 0.29 ^b	6.75 ± 0.21 ^b	6.45 ± 0.27 ^a
土壤有机碳(g·kg ⁻¹) Soil organic carbon (g·kg ⁻¹)	90.44 ± 15.23 ^c	44.96 ± 8.03 ^a	48.00 ± 5.94 ^b
土壤全氮(g·kg ⁻¹) Soil total nitrogen (g·kg ⁻¹)	6.24 ± 1.38 ^b	4.89 ± 0.53 ^a	4.85 ± 0.87 ^a
土壤全磷(g·kg ⁻¹) Soil total phosphorus (g·kg ⁻¹)	0.52 ± 0.09 ^a	0.73 ± 0.14 ^b	0.77 ± 0.14 ^b
土壤全钾(g·kg ⁻¹) Soil total potassium (g·kg ⁻¹)	4.21 ± 0.16 ^a	6.52 ± 1.10 ^b	8.29 ± 1.67 ^c
有效氮(mg·kg ⁻¹) Soil available nitrogen (mg·kg ⁻¹)	30.59 ± 11.81 ^a	28.96 ± 8.06 ^a	37.09 ± 15.24 ^a
速效磷(mg·kg ⁻¹) Soil available phosphorus (mg·kg ⁻¹)	2.53 ± 1.44 ^b	1.26 ± 0.97 ^a	1.86 ± 0.97 ^{ab}
速效钾(mg·kg ⁻¹) Soil available potassium (mg·kg ⁻¹)	73.56 ± 36.07 ^a	89.33 ± 47.18 ^a	79.33 ± 34.41 ^a

注:同一行不同小写字母表示不同林分间差异显著($P < 0.05$)

Note: Different lowercase letters in the same line indicate significant differences among different stands ($P < 0.05$)

1.2 群落调查和生物量估算

在每个样方,对胸径(DBH)≥2 cm的林木进行全面调查,记录物种名、胸径、树高(H)和冠幅。将所有乔木分为林冠层(DBH≥5 cm, H ≥5 m)和林下层(DBH<5 cm, H <5 m)。在调查过程中,分别记录个体数、萌芽个体数,以每棵树的萌芽个体数来表征演替过程中的再生能力。将各层的总个体数和萌芽个体数相加作为茎干数,计算茎干密度和平均单株茎干数。

根据样方调查数据,采用相对生长法计算树木地上生物量(TAB)^[19]:

$$TAB = 0.0755 \times (DBH^2 \times H)^{0.8941},$$

式中:DBH为胸径(cm), H 为树高(m)。

1.3 群落多样性、重要值和谱系多样性计算

(1)基于调查数据,统计群落调查样方内的物种组成,计算物种丰富度指数(R)和Shannon-Wiener指数(H')^[20]:

$$R = S,$$

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i,$$

式中, S 是样方中出现的物种数; $P_i = n_i/N$,其中 n_i 为样地内某种的个体数, N 为样地内总个体数。

(2)计算每个林冠层和林下层各物种的重要值(IV)^[21]:

$$IV = 100 \times (R_a + R_f + R_c)/3,$$

式中, R_a 为相对丰度,是每个样方林冠层(或林下层)某一物种的个体数与样方中所有物种个体数的比值; R_f 为相对频度,为每个样方中林冠层(或林下层)某一物种的频度与样方中所有物种的总频度之比; R_c 为相对显著度,为每个样方林冠层(或林下层)某一物种的胸高断面面积与样方中所有物种的总胸高断面面积之比。 R_a 、 R_f 和 R_c 用百分数表示。

运用植物系统发育数据库 Phylomatic version 3 (<http://phylodiversity.net/phyloomatic/>),基于 GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>)中陆地植物的基因序列构建进化树进行群落谱系多样性和结构分析。使用谱系多样性指数(Faith's PD)度量每个样方的系统发育 alpha 多样性^[22]。用净种间亲缘关系指数(Net Relatedness Index, NRI)量化每个样方内物种间的谱系关系,NRI衡量种间平均谱系距离(MPD)的标准化效应大小^[23]:

$$NRI = -1 \times (MPD_{obs} - MPD_{rand}) / sdMPD_{rand},$$

式中, MPD_{obs} 为MPD的观察值, MPD_{rand} 为随机群落的预期MPD($n = 999$), $sdMPD_{rand}$ 是随机群落

MPD 的标准差。Faith's PD 和 NRI 利用 R 3.5.2 中的 picante 包计算。

1.4 土壤样品采样与分析

在每个 20 m × 20 m 样方中随机设置 9 个采样点, 用内径为 8.5 cm 的不锈钢土钻采集 0–20 cm 土层的样品, 混合均匀后去除根系、石砾等, 过 2 mm 孔径筛后自然风干, 用于土壤理化性质的测定。

采用环刀法测定土壤容重 (Soil Bulk Density, SBD), 采用重量法测定土壤含水量 (Soil Water Content, SWC), 采用水土比 (2.5 : 1) 电位法测定土壤 pH 值, 采用重铬酸钾外加热法测定土壤有机碳 (Soil Organic Carbon, SOC), 采用凯氏定氮法测定土壤全氮 (Total Nitrogen, TN), 有效氮 (Available Nitrogen, AN) 采用氯化钾溶液浸提法测定, 采用酸溶-钼锑抗比色法测定土壤全磷 (Total Phosphorus, TP), 采用 0.5 mol · L⁻¹ NaHCO₃ 法测定速效磷 (Available Phosphorus, AP), 采用火焰光度法测定土壤全钾 (Total Potassium, TK), 采用乙酸铵浸提法测定土壤速效钾 (Available Potassium, AK)^[24]。

1.5 统计分析

采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 检验同一层次不同林分物种多样性指数、土壤性质以及林分结构 (密度、高度、盖度、重要值、生物量) 差异的显著性, 采用最小显著性差异法 (Least Significant Difference, LSD) 进行多重比较 ($P < 0.05$)。在方差分析之前, 所有检验变量的原始数据均使用 Shapiro-Wilk 检验进行正态性检验, 并使用 R 3.5.2 的 Bartlett 检验进行方差齐性检验。采用独立样本 *t* 检验对同一林分不同层次间上述各指标进行差异显著性检验 ($P < 0.05$)。

采用 R 3.5.2 的 vegan 包, 基于不同林分各层次间的 Bray-Curtis 距离, 用主坐标分析 (Principal Coordinates Analysis, PCoA) 评估植物群落结构的总体差异。基于 Bray-Curtis 相异性测度, 用置换多元方差分析 (Permutational Multivariate Analysis of Variance, PERMANOVA) 检验不同林分垂直群落物种组成的差异。

以植物群落组成为响应变量, 土壤理化因子和林分结构特征因子为解释变量, 用冗余度分析 (Redundancy Analysis, RDA) 确定影响植物群落不同层次组成变异的主控因素。本研究采用各层次中物种的重要值来表征群落组成。在进行 RDA 分析前, 对植物重要值矩阵进行 Hellinger 转化, 对土壤和林分结

构参数进行标准化, 以避免单位尺度差异造成的偏差。用 vegan 包的 ordistep 函数向前选择能够解释植物群落组成变化的土壤和林分结构变量, 获得最优模型。最后, 用 varpart 函数对最优模型中的土壤物理特性、化学特性及林分结构特征因子进行方差分解分析, 并用韦恩图展示 3 类因子的纯效应和共同效应。

2 结果与分析

2.1 森林结构特征

不同林分林冠层和林下层的个体密度、萌芽个体密度和茎干密度存在明显差异 ($P < 0.05$, 表 2)。在林冠层中, 沿幼龄林、中龄林到近熟林, 个体密度显著增加, 而萌芽个体密度和单株平均茎干数显著降低; 各林分林下层的 3 种密度和单株平均茎干数均显著降低。对于幼龄林, 林下层 3 种密度极显著大于林冠层 ($P < 0.01$)。近熟林林冠层 3 种密度值极显著大于林下层 ($P < 0.01$)。就中龄林而言, 林冠层和林下层 3 种密度没有显著差异 (表 2)。无论是林冠层还是林下层, 幼龄林的单株平均茎干数都显著高于中龄林和近熟林 ($P < 0.05$)。

3 种林分林冠层的胸高断面积和地上生物量均显著大于林下层 (表 2)。从幼龄林、中龄林到近熟林, 林冠层的胸高断面积和地上生物量显著增加, 而林下层则显著降低。林冠层和林下层的林冠高度均随森林恢复而显著增加。3 种林分林冠层的林冠盖度均极显著高于林下层 ($P < 0.01$)。在林冠层, 林冠盖度在近熟林达到最大值, 而在林下层, 林冠盖度在中龄林达到最大值。

研究还发现, 由幼龄林、中龄林到近熟林, 物种丰富度和 Shannon-Wiener 指数在林冠层和林下层均呈现出先增加后降低的趋势 (表 2)。在林冠层, 中龄林的 Shannon-Wiener 指数显著高于幼龄林和近熟林 ($P < 0.05$), 中龄林的物种丰富度显著高于幼龄林 ($P < 0.05$), 但与近熟林差异不显著。

2.2 植物群落组成和谱系结构

PCoA 分析 (图 1) 表明, 幼龄林的林冠层和林下层群落组成很相似 (PERMANOVA, $R^2 = 0.238$, $P = 0.076$)。第一轴将中龄林林下层与其他群落层次分开, 解释了 37.77% 的变异量; 第二轴将幼龄林、中龄林和近熟林的林冠层和林下层分开, 可解释的变异量为 17.32%。林冠层和林下层 Faith's PD 沿幼龄林、中龄林到近熟林均表现出先增大后减小的特征

[图 2(a)]。随着演替的进行,林冠层和林下层植物群落谱系结构均从聚集($NRI > 0$)过渡到发散

($NRI < 0$)[图 2(b)]。在中龄林,林冠层植物群落结构为谱系聚集,而林下层植物群落为谱系发散。

表 2 3种林分林冠层和林下层的结构特征

Table 2 General structural characteristics of the canopy and understory of three forests

层次 Strata	结构特征 Structural characteristics	林分类型 Stand type			
		幼龄林 Young-aged forest	中龄林 Middle-aged forest	近熟林 Near-mature forest	
林冠层 Canopy	个体密度(株·hm ⁻²) Individual density (tree·hm ⁻²)	331 ± 112 ^{a**}	461 ± 123 ^b	939 ± 141 ^{c**}	
	萌芽个体密度(株·hm ⁻²) Sprout density (tree·hm ⁻²)	1 550 ± 204 ^{a**}	581 ± 129 ^b	319 ± 97 ^{a**}	
	茎干密度(株·hm ⁻²) Stem density (tree·hm ⁻²)	1 881 ± 200 ^{a**}	1 042 ± 194 ^a	1 258 ± 190 ^{b**}	
	单株平均茎干数 Average stem number	6.28 ± 2.08 ^{b*}	2.33 ± 0.43 ^a	1.34 ± 0.11 ^{a**}	
	胸高断面积(m ² ·hm ⁻²) Basal area (m ² ·hm ⁻²)	7.06 ± 2.82 ^{a*}	11.71 ± 2.67 ^{a**}	43.02 ± 17.32 ^{b**}	
	地上生物量(t·hm ⁻²) Tree aboveground biomass (t·hm ⁻²)	18.9 ± 9.6 ^{a*}	49.1 ± 11.8 ^{b**}	157.9 ± 24.2 ^{c**}	
	林冠高度(m) Canopy height (m)	5.42 ± 1.46 ^{a**}	7.93 ± 1.29 ^{b**}	13.90 ± 0.94 ^{c**}	
	林冠盖度(%) Canopy coverage (%)	64.6 ± 11.5 ^{a**}	58.3 ± 6.1 ^{a**}	73.5 ± 3.3 ^{b**}	
	物种丰富度 Species richness	5.89 ± 1.45 ^a	9.11 ± 2.26 ^b	7.22 ± 2.49 ^{ab}	
	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	1.14 ± 0.45 ^a	1.87 ± 0.22 ^b	1.35 ± 0.25 ^a	
	林下层 Understory	个体密度(株·hm ⁻²) Individual density (tree·hm ⁻²)	889 ± 211 ^c	456 ± 81 ^b	297 ± 34 ^a
		萌芽个体密度(株·hm ⁻²) Sprout density (tree·hm ⁻²)	2 997 ± 419 ^c	547 ± 135 ^b	150 ± 31 ^a
		茎干密度(株·hm ⁻²) Stem density (tree·hm ⁻²)	3 897 ± 390 ^c	1 003 ± 161 ^b	447 ± 52 ^a
单株平均茎干数 Average stem number		4.38 ± 0.95 ^c	2.20 ± 0.37 ^b	1.50 ± 0.11 ^a	
胸高断面积(m ² ·hm ⁻²) Basal area (m ² ·hm ⁻²)		4.13 ± 1.48 ^b	0.80 ± 0.26 ^a	0.47 ± 0.15 ^a	
地上生物量(t·hm ⁻²) Tree aboveground biomass (t·hm ⁻²)		10.01 ± 3.80 ^b	2.30 ± 0.83 ^a	1.45 ± 0.43 ^a	
冠层高度(m) Canopy height (m)		3.67 ± 0.27 ^a	4.13 ± 0.53 ^a	4.99 ± 0.72 ^b	
冠层盖度(%) Canopy coverage (%)		27.6 ± 6.8 ^a	39.3 ± 11.5 ^b	20.7 ± 8.4 ^a	
物种丰富度 Species richness		8.00 ± 3.08 ^a	9.78 ± 3.53 ^a	6.33 ± 2.87 ^a	
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index		1.27 ± 0.50 ^a	1.86 ± 0.47 ^b	1.51 ± 0.50 ^{ab}	

注:同行不同小写字母表示不同林分间差异显著($P < 0.05$), *、** 分别表示同一林分不同林层之间同一特征差异显著($P < 0.05$)、极显著($P < 0.01$)

Note: Different lowercase letters in the same line indicate significant differences among different stands ($P < 0.05$), * and ** indicate significant ($P < 0.05$) and extremely significant ($P < 0.01$) differences between the same characteristics of different layers in the same stand, respectively

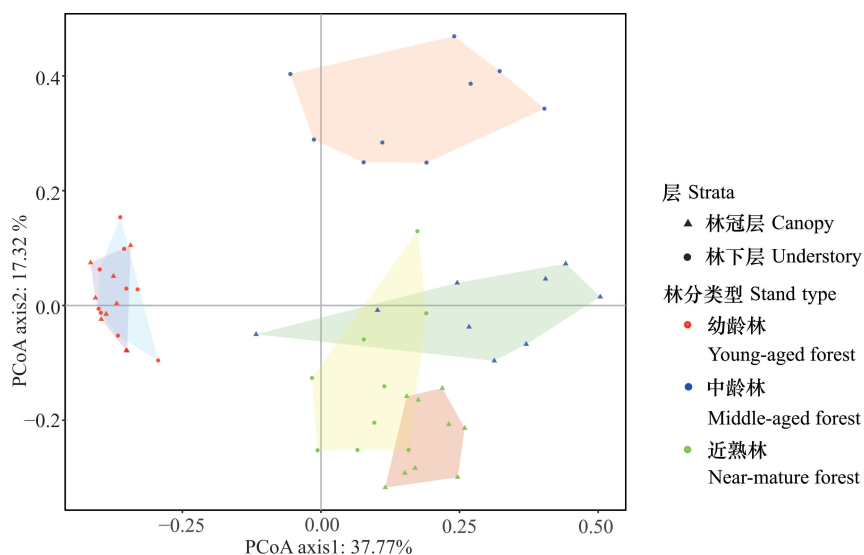


图 1 不同林分林冠层和林下层植物群落的主坐标分析

Fig. 1 Principal coordinate analysis of the plant communities in canopy and understory in different stands

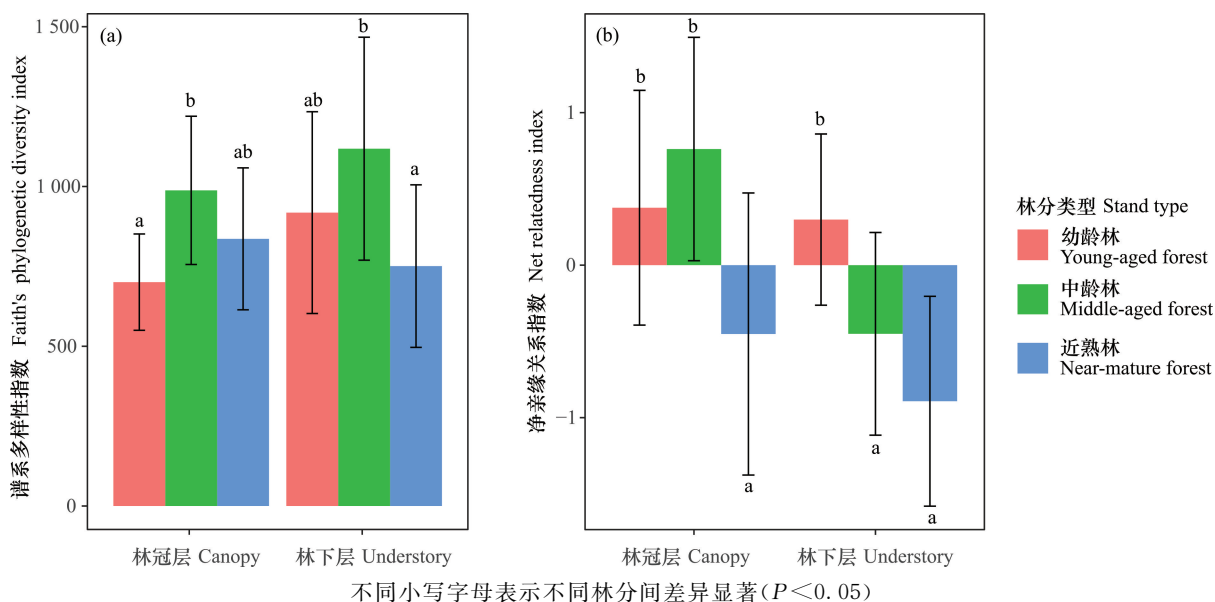
不同小写字母表示不同林分间差异显著 ($P < 0.05$)Different lowercase letters indicate significant differences among different stands ($P < 0.05$)

图 2 不同林分林冠层和林下层的谱系多样性指数和净亲缘关系指数

Fig. 2 Faith's phylogenetic diversity and net relatedness index in canopy and understory among different stands

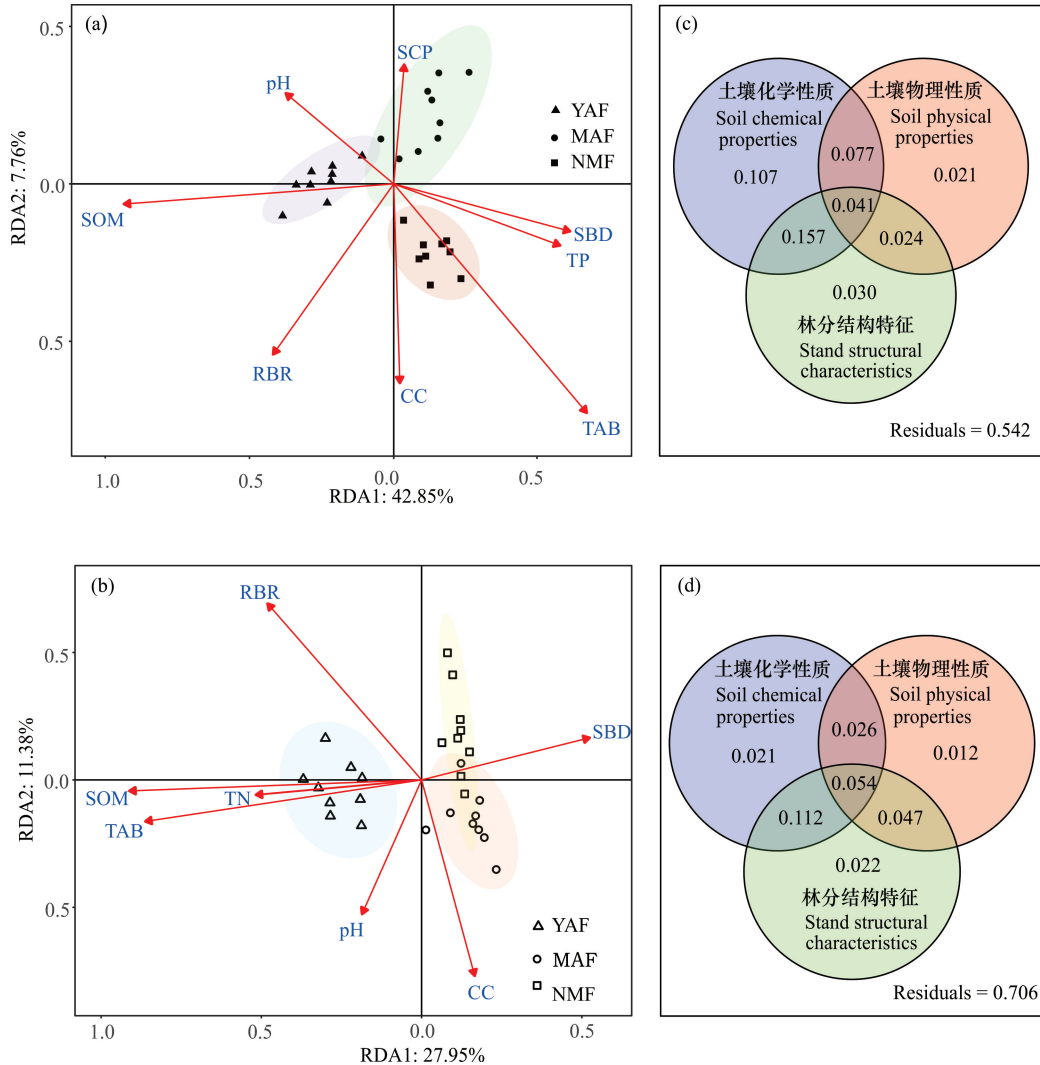
2.3 植物群落物种组成变化的驱动因子

RDA 分析结果表明,随着演替的进行,不同森林林冠层、林下层植物群落物种组成的变化主要受土壤化学性质、土壤物理性质、林分结构特性及其综合效应所驱动[林冠层 RDA 模型:调整 $R^2 = 0.458$, $P = 0.001$,图 3(a);林下层 RDA 模型:调整 $R^2 = 0.294$, $P = 0.001$,图 3(b)]。土壤和林分结构特性解释的变异量在不同层次之间有很大的差异[图 3(c)、(d)]。在林冠层中,地上生物量(TAB)、土壤有机质

(SOM)、岩石裸露率(RBR)、土壤容重(SBD)和林冠层盖度(CC)是解释方差最多的因素[图 3(a),表 3]。土壤化学性质、土壤物理性质、林分结构特性分别独立解释了 10.7%、2.1%和 3.0%的变异[图 3(c)],三者的共同解释率为 4.1%,而土壤化学性质和林分结构特性的共同解释率为 15.7%。在林下层,超过一半(70.6%)的植物群落组成变化未得到解释。SOM、TAB、RBR 和 CC 解释了大部分的方差[图 3(b),表 3]。土壤化学性质和林分结构特性的共同解

释率为 11.2%, 高于两者单独解释的比例[图 3(d)]。土壤因子和林分结构因子的共同解释率为 5.4%。

RDA 结果表明, pH、SOM、TAB、CC、SBD 和 RBR 是林冠层和林下层植物构成的共同驱动因素。



YAF: 幼龄林; MAF: 中龄林; NMF: 近熟林; SOM: 土壤有机质; pH: 土壤 pH; TP: 土壤全磷; TN: 土壤全氮; SBD: 土壤容重; SCP: 土壤毛细孔隙度; RBR: 岩石裸露率; TAB: 地上生物量; CC: 冠层盖度。(a) 不同林分林冠层植物组成与土壤因子和林分结构特性的冗余度分析; (b) 不同林分林下层植物组成与土壤因子和林分结构特性的冗余度分析; (c) 土壤因子和林分结构特性对林冠层植物组成影响的方差分解; (d) 土壤因子和林分结构特性对林下层植物组成影响的方差分解

YAF: Young-aged forest; MAF: Middle-ages forest; NMF: Near-mature forest; SOM: Soil organic matter; pH: Soil pH; TP: Soil total phosphorus; TN: Soil total nitrogen; SBD: Soil bulk density; SCP: Soil capillary porosity; RBR: Rock bareness ratio; TAB: Tree aboveground biomass; CC: Canopy coverage. (a) Redundancy analysis of plant community composition and soil factors and stand structural characteristics in canopy of different stands; (b) Redundancy analysis of plant community composition and soil factors and stand structural characteristics in understory of different stands; (c) Variance partitioning of soil factors and stand structural characteristics on plant community composition in canopy; (d) Variance partitioning of soil factors and stand structural characteristics on plant community composition in understory

图 3 不同林分林冠层和林下层植物组成与土壤因子和林分结构特性的冗余度分析及影响因子的方差分解

Fig. 3 Redundancy analysis of plant community composition and soil factors and stand structural characteristics in canopy and understory of different stands and variance partitioning of the influencing factors

表3 林冠层和林下层土壤、林分结构特性及排序轴的相关性

Table 3 Correlation between soil, stand structure and ordination axis in canopy and understory

层次 Strata	因子 Factors	RDA1	RDA2	r^2	P
林冠层 Canopy	TAB	0.708	-0.706	0.833	0.001
	SOM	-0.998	-0.056	0.775	0.001
	RBR	-0.642	-0.766	0.391	0.003
	SBD	0.974	-0.226	0.350	0.006
	CC	0.044	-0.999	0.327	0.009
	TP	0.953	-0.302	0.326	0.012
	pH	-0.816	0.578	0.193	0.072
	SCP	0.097	0.995	0.118	0.231
林下层 Understory	SOM	-0.996	-0.092	0.785	0.001
	TAB	-0.982	-0.188	0.730	0.001
	RBR	-0.686	0.727	0.501	0.002
	CC	0.218	-0.976	0.408	0.005
	SBD	0.963	0.268	0.286	0.018
	TN	-0.991	-0.137	0.256	0.027
	pH	-0.488	-0.873	0.229	0.044

3 讨论

3.1 不同森林林分结构的变化

本研究表明,由幼龄林、中龄林到近熟林,林冠层和林下层的结构特征之间存在显著差异(表2)。早期研究表明,林冠层和林下层的树木密度和胸高断面积均在演替中期达到峰值,而演替后期森林的密度最小^[25]。也有研究发现,树种多样性的峰值可能出现在演替中期^[26]或演替后期^[27]。本研究中,森林结构指标,如树冠高度、个体密度、胸高断面积和林冠层生物量随森林恢复呈连续性递增,而个体密度、萌芽个体密度、茎干密度、平均茎干数、胸高断面积、林下层生物量沿幼龄林、中龄林到近熟林的恢复序列不断减小。此外,林冠层和林下层的物种丰富度和多样性峰值均出现在中龄林阶段(表2)。这些结果与之前的研究^[28]一致,即幼龄林包含更高的萌芽个体和茎干密度,胸高断面积和树冠高度较低,乔木种类少,多样性指数低,以及树种多样性指数的高峰期在中龄林阶段。

萌生是植物对干扰响应的一种重要的适应方式,通常情况下,在遭受严重干扰后,具有较强萌生能力

的物种能够存活,反之亦然^[28]。可见,萌生过程在植被恢复和自然更新中具有重要作用^[29]。有研究表明,除裸子植物外,几乎70%–80%的树种均具有不同程度的萌生能力,但不同的物种其萌生能力的强弱不同^[28]。本研究发现,3种森林在萌生特性方面存在显著差异,尤其是幼龄林,其林冠层(6.28±2.08)和林下层(4.38±0.95)的单株平均茎干数最高。幼龄林的高茎干密度可能与以前的土地利用类型(如反复砍伐薪柴)有关。已有研究表明,在岩溶森林^[1]和热带森林^[30]中,树木受损后萌芽是林分萌生的一种重要形式。此外,在森林再生的早期演替阶段,萌芽可能会导致初始覆盖度的增加^[30]。在岩溶地区,停止人为干扰后的一段时间内,茎干可以再次萌芽,但随着演替进程的延续,大部分茎干被单株茎干所替代。本研究揭示的幼龄林高茎干数特征与岩溶地区农业撂荒形成的其他森林^[12,13]存在明显差异。这种强烈的再生特性对岩溶地区天然次生林的建立和演替起着重要作用。

3.2 不同森林群落不同层次物种组成的变化

研究表明,3种林分中,林冠层和林下层植物组成存在显著差异。PCoA分析发现,幼龄林林下层和林冠层的群落组成极为相似,而中龄林和近熟林不同林层的物种组成却明显不同(图1)。虽然近熟林具有最高的物种丰富度、Shannon-Wiener指数和Faith's PD,但是,林冠层和林下层的物种组成和构建却存在显著差异。这一结果与早期的研究结果^[28]一致。早期研究发现,森林中不同层次受不同组装机制的影响^[16]。本研究还发现,中龄林林冠层物种组成成为谱系聚集,而林下层则为谱系发散,这可能是林冠层经常受到较严酷环境(如光照、水分限制等)的生境过滤,而林下层却具有较有利的生境,这符合压力—优势假说^[31]。在近熟林不同林层中,林冠层植物组成在演替后期呈现出谱系发散格局,表明随着天然次生林的恢复,非生物环境胁迫降低,有利于亲缘关系远的物种在群落中共存。

3.3 驱动森林群落不同层次物种组成变化的主要因子

本研究表明,不同群落林冠层和林下层之间的植物组成存在显著差异,这是由土壤和林分结构特征及其相互作用共同驱动形成的。岩溶地区土壤pH值通常较高,钙质土壤含水量与pH值呈正相关^[32]。岩石裸露程度也影响到土壤的蓄水能力^[33]。土壤容重越低,透水性越强,保水能力越弱^[34]。因此,在亚

热带岩溶天然次生林中, 土壤 pH 值、岩石裸露率和土壤容重共同成为植物分布的生境过滤器, 这与其他研究^[35]结果相似。除土壤性质外, 乔木地上生物量和冠层盖度是决定森林群落不同层次物种组成差异的最重要因素。这在一定程度上与树木生物量(生物量高表明资源利用效率高和养分回归的凋落物产量高)^[36], 以及冠层盖度与林下植物的光有效性^[37]有关。

本研究中, 植被通过在幼龄林中重新萌芽和定居得以恢复。但幼龄林较高的基岩裸露率和较低的土壤容重不利于乔灌木在演替早期的定居, 再者, 尚无层次分化, 导致林冠层与林下层物种组成很相似。在中龄林, 随着土壤和冠层性质的改善, 为植物提供了更多样的生境。在这一阶段, 林冠层植物具有气候主导的生态位, 而林下层植物则具有土壤和微生境主导的生态位, 导致林冠层和林下层物种组成的差异。进入近熟林阶段, 森林环境进一步形成, 生境过滤作用减弱, 生物因子作用增强, 树木地上生物量和冠层盖度成为林冠层和林下层植物组成的主要驱动因素。

参考文献

- [1] 温远光, 雷丽群, 朱宏光, 等. 广西马山岩溶植被年龄序列的群落特征[J]. 生态学报, 2013, 33(18): 5723-5730.
- [2] JIANG Z C, LIAN Y Q, QIN X Q. Rocky desertification in Southwest China: Impacts, causes, and restoration [J]. Earth-Science Reviews, 2014, 132: 1-12.
- [3] QI X K, WANG K L, ZHANG C H. Effectiveness of ecological restoration projects in a karst region of Southwest China assessed using vegetation succession mapping [J]. Ecological Engineering, 2013, 54: 245-253.
- [4] 王克林, 岳跃民, 陈洪松, 等. 喀斯特石漠化综合治理及其区域恢复效应[J]. 生态学报, 2019, 39(20): 7432-7440.
- [5] 朱教君. 次生林经营基础研究进展[J]. 应用生态学报, 2002, 13(12): 1689-1694.
- [6] 李雪云, 潘萍, 欧阳勋志, 等. 闽楠天然次生林幼树幼苗更新特征及空间分布格局[J]. 东北林业大学学报, 2018, 46(9): 11-15.
- [7] 董灵波, 田栋元, 刘兆刚. 大兴安岭次生林空间分布格局及其尺度效应[J]. 应用生态学报, 2020, 31(5): 1476-1486.
- [8] 李婷婷, 容丽, 王梦洁, 等. 黔中喀斯特次生林群落结构动态[J]. 广西植物, 2021, 41(5): 684-694.
- [9] 陈昌雄. 闽北天然阔叶林各林层合理密度的研究[J]. 中南林业调查规划, 2002, 21(4): 32-34.
- [10] ZWIENER V P, CARDOSO F C G, PADIAL A A, et al. Disentangling the effects of facilitation on restoration of the Atlantic Forest [J]. Basic and Applied Ecology, 2014, 15(1): 34-41.
- [11] FORRESTER D I, BAUHUS J, COWIE A L, et al. Mixed-species plantations of *Eucalyptus* with nitrogen-fixing trees: A Review [J]. Forest Ecology and Management, 2006, 233(2/3): 211-230.
- [12] ZHANG W, ZHAO J, PAN F J, et al. Changes in nitrogen and phosphorus limitation during secondary succession in a karst region in Southwest China [J]. Plant and Soil, 2015, 391(1): 77-91.
- [13] LI D J, WEN L, JIANG S, et al. Responses of soil nutrients and microbial communities to three restoration strategies in a karst area, Southwest China [J]. Journal of Environmental Management, 2018, 207: 456-464.
- [14] HOLL K D, LOIK M E, LIN E H V, et al. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: Overcoming barriers to dispersal and establishment [J]. Restoration Ecology, 2000, 8(4): 339-349.
- [15] QIAN H, RICKLEFS R E. Out of the tropical lowlands: Latitude versus elevation [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2016, 31(10): 738-741.
- [16] LUO Y H, CADOTTE M W, BURGESS K S, et al. Forest community assembly is driven by different strata-dependent mechanisms along an elevational gradient [J]. Journal of Biogeography, 2019, 46(10): 2174-2187.
- [17] 国家林业局. 中华人民共和国林业行业标准 主要树种龄级与龄组划分: LY/T 2908—2017[S]. 北京: 中国标准出版社, 2017: 10.
- [18] 陆志成, 温远光, 周晓果, 等. 封育年限对岩溶植被组成和土壤肥力修复的影响[J]. 广西植物, 2019, 39(8): 1016-1028.
- [19] 朱守谦, 魏鲁明, 陈正仁, 等. 茂兰喀斯特森林生物量构成初步研究[J]. 植物生态学报, 1995, 19(4): 358-367.
- [20] SHANNON C E, WIENER W. The mathematical theory of communities [J]. Urbana: University of Illinois Press, 1965.
- [21] JIN D M, HUANG Y, ZHOU X L, et al. High risk of plant invasion in the understory of eucalypt plantations in South China [J]. Scientific Reports, 2015, 5: 18492. DOI:10.1038/srep18492.
- [22] FAITH D P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity [J]. Biological Conservation, 1992, 61(1): 1-10.
- [23] WEBB C O, ACKERLY D D, MCPHEE M A, et al.

- Phylogenies and community ecology [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 2002, 33: 475-505.
- [24] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 22-173.
- [25] DENSLOW J S, GUZMAN G S. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama [J]. Journal of Vegetation Science, 2000, 11(2): 201-212.
- [26] SHEIL D. Long-term observations of rain forest succession, tree diversity and responses to disturbance [J]. Plant Ecology, 2001, 155(2): 183-199.
- [27] CHINEA J D. Tropical forest succession on abandoned farms in the Humacao Municipality of Eastern Puerto Rico [J]. Forest Ecology and Management, 2002, 167(1/3): 195-207.
- [28] BOND W J, MIDGLEY J J. Ecology of sprouting in woody plants: The persistence niche [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2001, 16(1): 45-51.
- [29] 陈沐, 曹敏, 林露湘. 木本植物萌生更新研究进展[J]. 生态学杂志, 2007, 26(7): 1114-1118.
- [30] KAMMESHEIDT L. The role of tree sprouts in the restorations of stand structure and species diversity in tropical moist forest after slash-and-burn agriculture in Eastern Paraguay [J]. Plant Ecology, 1998, 139(2): 155-165.
- [31] COYLE J R, HALLIDAY F W, LOPEZ B E, et al. Using trait and phylogenetic diversity to evaluate the generality of the stress-dominance hypothesis in Eastern North American tree communities [J]. Ecography, 2014, 37(9): 814-826.
- [32] MISRA A, TYLER G. Influence of soil moisture on soil solution chemistry and concentrations of minerals in the calcicoles *Phleum phleoides* and *Veronica spicata* grown on a limestone soil [J]. Annals of Botany, 1999, 84(3): 401-410.
- [33] CHEN H S, ZHANG W, WANG K L, et al. Soil moisture dynamics under different land uses on karst hill-slope in northwest Guangxi, China [J]. Environmental Earth Sciences, 2010, 61(6): 1105-1111.
- [34] PENG T, WANG S J. Effects of land use, land cover and rainfall regimes on the surface runoff and soil loss on karst slopes in southwest China [J]. Catena, 2012, 90: 53-62.
- [35] QI D, WIENEKE X, ZHOU X, et al. Succession of plant community composition and leaf functional traits in responding to karst rocky desertification in the Wushan County in Chongqing, China [J]. Community Ecology, 2017, 18(2): 157-168.
- [36] BINKLEY D, CAMPOE O C, GSPALTL M, et al. Light absorption and use efficiency in forests: Why patterns differ for trees and stands [J]. Forest Ecology and Management, 2013, 288: 5-13.
- [37] DUAN W J, REN H, FU S L, et al. Community comparison and determinant analysis of understory vegetation in six plantations in South China [J]. Restoration Ecology, 2010, 18(2): 206-214.

Construction Mechanism of Natural Secondary Forest Communities at Different Forest Strata in a Karst Area of Southwest China

ZHOU Xiaoguo¹, SUN Dongjing¹, WEN Yuanguang^{1,2}, WANG Lei², LU Zhicheng³, ZHU Hongguang²

(1. Institute of Eco-Environmental Research, Guangxi Academy of Sciences, Nanning, Guangxi, 530007, China; 2. Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Forestry College, Guangxi University, Nanning, Guangxi, 530004, China; 3. School of Ecology and Nature Reserves, Beijing Forestry University, Beijing, 100083, China)

Abstract: Taking natural secondary young-aged, middle-age and near-mature forests in a Karst area of southwest China as the research object, the community ecology method with space instead of time was adopted to

study the change rule of different stand structure characteristics and the construction mechanism of forest community at different forest strata. The results showed that the structural characteristics of forest had changed significantly during restoration process of natural secondary forests in karst areas. The individual density, basal area and aboveground biomass in the young-aged, middle-age and near-mature forest had increased significantly in the canopy layer [i. e. DBH (diameter at breast height) >5 cm and tree height >5 m], while those indexes in the understory layer had decreased significantly (i. e. DBH <5 cm and tree height <5 m). Different strata of natural secondary forest communities in Karst areas had different construction mechanisms. In the young-aged forest, the species composition was very similar in the canopy and understory communities. This was related to the extreme high individual density, no obvious differentiation, high rock exposure rate and low soil bulk density, which stunted the settlement and growth of plants. The main performance was the driving mechanism of habitat filtering. In the middle-age forest, the soil properties and stand structure were improved, which could provide more diverse habitats for plants. At this time, the canopy plants had a climate-dominated niche, while the understory plants had a soil-microhabitat dominated niche, leading to the difference in plant composition between canopy and understory layer. In the near-mature forest, the effect of habitat filtering was weakened, and the effect of biological factors was enhanced. The aboveground biomass and canopy coverage had become the main driving factors for the differentiation of plant composition in canopy and understory.

Key words: Karst area; natural secondary forest; construction mechanism of community; canopy; understory

责任编辑: 陆媛峰

自治区科协 自治区社科联 共青团广西区委
关于征集第九届广西青年学术年会论文的通知

各自治区级自然科学、社会科学学会、协会、研究会、研究院等社会组织, 各市科协、社科联、团委, 各大专院校、科研院所、大中型企业:

为全面贯彻党的十九大和十九届历次全会精神, 自治区党委十二次代表大会精神, 深入学习贯彻习近平总书记关于青年培养的重要论述精神, 充分发挥青年学者在促进科技自立自强、建设新时代中国特色社会主义壮美广西的作用, 拟于2022年5月下旬举办第九届广西青年学术年会, 现向各界征集年会论文。

一、年会主题

科技支撑发展 创新引领未来——广西青年学者的新使命、新担当、新作为

二、截稿日期

2022年4月20日

三、报送方式

需提交论文与报名表的纸质版和电子版, 自然科学类报广西科协学会部(联络部), 社会科学类报广西社科联学会部。

四、联系人

广西科协: 荣泽玥 0771-2630981

广西社科联: 章琳 0771-4126151 陈恩标 0771-5868842