

贵州省林业厅
茂兰国家级自然保护区管理处

ECOLOGICAL
RESEARCH
ON
KARST
FOREST (II)

喀斯特森林生态研究

(II)

朱守谦 主编



贵州科技出版社

喀斯特森林生态研究(Ⅱ)

ECOLOGICAL RESEARCH ON KARST FOREST (Ⅱ)

贵州省林业厅
茂兰国家级自然保护区管理处

朱守谦 主编

贵州科技出版社

责任编辑 陈克贤
封面设计 张炳德
技术设计 瞿琳

内容提要

本书为“八五”国家科技攻关课题、国家自然科学基金课题和贵州省自然科学基金课题资助的有关喀斯特森林生态研究的论文集。内容包括喀斯特森林树种的水分生态,生长特点,种群生态研究;喀斯特森林区系组成,生物量构成,水文生态功能,自然恢复,土壤种子库等群落生态研究以及碳酸盐岩发育的土壤的抗侵蚀特征,生态旅游等。可供林学、生态学、喀斯特学、自然保护等方面科技人员和大专院校师生阅读参考。

喀斯特森林生态研究(Ⅱ)

朱守谦 主编

贵州科技出版社出版发行

(贵阳市中华北路289号 邮政编码550004)

贵州省贵阳市经纬印刷厂印刷 贵州省新华书店经销

787×1092毫米 16开本 13印张 316千字

1997年6月第1版 1997年6月第1次印刷

印数1—1000

ISBN7-80584-681-2/S·119 定价:35.00元

《喀斯特森林生态研究》(II)

编辑委员会

主 编 朱守谦

编辑委员 何纪星 魏鲁明 陈克贤

李明晶 玉如良 祝小科

陈正仁

Editorial Board of Ecological Research on Karst Forest

Chief Editor: Zhu Shouqian

Editors: He Jixing Wei Luming

Chen Kexian Li Mingjing

Yu Ruliang Zhu Ziaoke

Chen Zhengren

前 言

继 1993 年《喀斯特森林生态研究》(I)一书出版后,作者又承担了一系列与喀斯特森林生态有关的国家、省级科研课题。它们主要是八五国家重点科技(攻关)专题“长江中上游造林困难地段植被恢复与造林技术研究”中的一个子专题——“乌江流域岩溶石质山地人工造林与植被恢复技术”(1991—1995 年);贵州省自然科学基金课题“茂兰喀斯特森林群落的种群结构和动态研究”(1994—1996 年);国家自然科学基金课题“退化喀斯特森林生态系统自然恢复的生态学过程”(1996—1998 年)和贵州省自然科学基金课题“岩溶半石山地次生林形成的生态学过程研究”(1996—1998 年)等。这些研究课题的实施和完成,使我们的研究对象包含了原生性喀斯特森林和次生性喀斯特森林,乃至喀斯特灌丛、草坡。在研究内容上,既有应用基础研究,也有大量实用技术研究,并把两者有机结合起来。在层次上,把个体、种群、群落水平的研究结合起来,互相渗透。在研究方法上,把面上调查研究与点上定位研究,野外比较生态学研究 and 室内实验生态学研究结合起来。较好地做到这几个结合,使研究工作的深度和广度得到进一步的提高。既使研究成果直接为生产应用,也促进了学科的发展。这些研究工作的完成,共撰写学术论文 40 余篇,其中,已有 8 篇在《植物生态学报》、《贵州农学院学报》等刊物上发表;4 篇在 1993 年中国林学会森林生态分会森林环境持续发展学术讨论会、1995 年中国生态学会第五届全国会员代表大会暨学术讨论会等学术会议上交流。

本书主要搜集了有关喀斯特森林生态的应用基础研究方面的论文,包括少量已发表的论文。有关喀斯特地区人工造林和植被恢复技术,及退化喀斯特森林生态系统自然恢复的生态学过程等将另书出版。

本书包括以下几方面内容:1. 喀斯特森林生态研究综述;2. 喀斯特森林树种的水势、蒸腾、PV 曲线、形态解剖、适应类型等水分生态研究;3. 喀斯特森林树种生长特点,圆果化香、云贵鹅耳枥、黔竹的种群结构,光皮桦的生殖生态等种群生态研究;4. 喀斯特森林生物量构成,土壤种子库、种间联结、水文生态功能、洞穴生物群落等群落生态研究;5. 茂兰喀斯特森林植物区系,土壤抗蚀特征等方面研究。论文作者都是上述课题的研究人员。

全部研究工作得到上述各课题的经费资助。研究工作得以顺利进行和完成,是全体研究人员共同努力的结果。茂兰国家级自然保护区管理处和贵州农学院林学系给予了极大的支持和关照。本书的出版得到贵州省林业厅的经费资助,杨铁厅长、彭远森副厅长、张礼安副厅长,官国倍处长都给予了热情的关怀和帮助。贵州农学院林学系谢双喜副教授对全部英文摘要和译稿进行了校核和编写。在此一并表示衷心的感谢。

我们的研究工作仍在继续进行,书中不妥之处,恳请读者批评指正。

朱守谦

(贵州农学院林学系 贵阳 550025)

1996 年 12 月 20 日

Preface

After the book, *Ecological Research on Karst Forest (I)*, was published, the authors undertook a series of research programmes on Karst forest ecology from the state and province. These programmes include the technique on afforestation and vegetation recovery of Karst stony hills in Wujiang watershed—a sub programme of the study on technique of afforestation and vegetation recovery at difficult planting lands in upper and middle watersheds of Changjiang River which is a state key scientific research program (1991 – 1995), the study on population structure and dynamics of Karst forest community in Maolan region that is a programme of Nature Science Foundation of Guizhou province (1994 – 1996), the ecological process on natural recovery of degraded Karst forest ecosystem that is a programme of National Nature Science Foundation (1996 – 1998), and the ecological process study on forming secondary forest in Karst half – stony hills that is a programme of Nature Science Foundation of Guizhou province (1996 – 1998). Through conducting and finishing these programmes, our research objects contained the primary Karst forest, secondary karst forest and karst shrubs and grassland; the research contents contained the applied basic science research and a lot of practical technique research as well as the combined study with the both; the research levels included the individual, population and community study; the research methods combined the general investigation with the typically fixed plot study and combined the comparative ecological study in the field with the experimental ecological study in laboratory. To make these combinations well, it improved our study levels in the depth and the scope, namely it provided the research results directly for production, and improved the development of scientific subjects. After the completion of these programmes, more than 40 articles were written, among which 8 articles were published in the *Acta Phytocologica Sinica*, and *Journal of Guizhou Agricultural College*; 4 articles were interchanged in the symposium on the sustained development of forest environment held by the Society of Chinese Forestry in 1993 and the conference of members of the Ecological Society of China in 1995. This book mainly consists of the articles on the applied basic research, including a few articles published. The articles about the technique on afforestation and vegetation recovery in Karst region and the ecological process on natural recovery of degraded Karst forest ecosystem will be published in other book.

This book is organized in 5 aspects; 1. A summary of the research on Karst forest ecology. 2. The water ecology study, such as water potential, transpiration, PV curves, morphology and adaptation types of Karst forest trees. 3. The population ecology study, such as the population structure of *Platycarya longipes*, *Carpinus pubescens* and *Dendrocalamus tsangii*, and the reproductive ecology study of *Betula luminifera*. 4. The community ecology study, such as biomass components, soil seed bank, hydroecological function and cave bio-community of Karst forest. 5. Other study such as the flora, and soil erosion resistance in Karst region. The authors are all the members of our program.

All the research work are financed by the above programmes, and the completion of the research work is the result of the hard work by all research members. The research work is also supported by the Management of Maolan National Nature Reserve and the Forestry Department of Guizhou Agricultural College. The publication of this book is financed by the Guizhou Provincial Forestry Bureau. We are grateful to the concerns of the leaders from Guizhou Provincial Forestry Bureau, Yang Tie, Peng Yuansen, Zhang Lian and Guan Guopei. Mr. Xie Shuangxi revised all English abstracts.

Prof. Zhu Shouqian
Forestry Department
Guizhou Agricultural College
Guiyang, Guizhou 550025
December, 20, 1996

目 录

1. 综述

喀斯特森林生态研究·····	(1)
----------------	-----

2. 水分生态

喀斯特森林树种水势特征初步研究·····	(9)
喀斯特森林树种蒸腾特性初步研究·····	(16)
喀斯特森林树种的 PV 曲线研究·····	(25)
茂兰喀斯特森林树种叶形态解剖特征研究·····	(33)
喀斯特森林树种对水分亏缺的适应类型·····	(42)
女贞滇柏耐水分胁迫的实验研究·····	(47)

3. 种群生态

茂兰喀斯特森林树种生长特点初步研究·····	(55)
茂兰喀斯特森林圆果化香种群结构·····	(65)
茂兰喀斯特森林云贵鹅耳枥种群结构·····	(75)
黔竹无性系种群叶构件生态学研究·····	(85)
黔竹种群结构初步研究·····	(93)
黔竹生物量构成初步研究·····	(101)
光皮桦生殖生态学初步研究 ——结实量和幼苗幼树数量·····	(108)

4. 群落生态

茂兰喀斯特森林生物量构成初步研究·····	(118)
黔中喀斯特植被土壤种子库初步研究·····	(128)
喀斯特山地次生灌丛优势种群种间联结性的初步研究·····	(136)
喀斯特森林自然恢复过程的实验研究初报·····	(142)
乌江流域喀斯特地区植被—土壤系统水文生态功能研究·····	(148)
茂兰喀斯特洞穴群及洞穴生物群落初探·····	(160)

5. 区系及其它

茂兰喀斯特森林植物区系研究·····	(167)
茂兰兰科植物的区系特点和生态分布·····	(173)
碳酸盐岩发育的土壤的抗侵蚀特征分析·····	(182)
柏属树种引种育苗试验初报·····	(188)
贵州生态旅游资源特点及评价·····	(193)

Contents

1. Summary

Ecological research on Karst forest	(1)
---	-----

2. Water ecology

A preliminary study on the characters of water potential of Karst forest trees	(9)
A preliminary study on transpiration characters of Karst forest trees	(16)
A study on the Pressure-Volume curves of Karst forest tree species	(25)
A study on the characters of leaf morphological anatomy of trees in Maolan Karst forest	(33)
The types of adaptation of Karst forest trees to water deficit	(42)
An experimental study on water stress of <i>Ligustrum lucidum</i> and <i>Cupressus duclouxiana</i>	(47)

3. Population ecology

A preliminary study on growth features of tree species in Maolan Karst forest	(55)
The population structure of <i>Platyxarya longipes</i> in Maolan Karst forest	(65)
The population structure of <i>Carpinus pubescens</i> in Maolan Karst forest	(75)
The ecological study on leaf module of clonal population of <i>Dendrocalamus tsangii</i>	(85)
A preliminary study on the population structure of <i>Dendrocalamus tsangii</i>	(93)
A preliminary study on biomass components of <i>Dendrocalamus tsangii</i>	(101)
A preliminary study on reproductive ecology of <i>Betula luminiifera</i>	(108)

4. Community ecology

A preliminary study on biomass components of Karst forest in Maolan	(118)
A preliminary study on the soil seed bank of Karst vegetation in the central Guizhou ..	(128)
A preliminary study on interspecific association of dominance populations of secondary shrubs in Karst hills	(136)
A preliminary report on experiment of natural recovery process of forest in Karst region	(142)
A study on hydro - ecology function of vegetation - soil system of Karst region in Wujiang watershed	(148)
A preliminary study on Karst cave groups and cave biotic community in Maolan	(160)

5. Other study

A study on the flora of Karst forest in Maolan region	(167)
The floral characteristics and ecological distribution of Orchid plants in Maolan region	(173)
The analysis of erosion resistance charactres of soils from carbonate rocks	(182)
A preliminary report on seedling nursing and planting of <i>Cupressus</i> trees	(188)
Characters and evaluations of ecological tourism resources in Guizhou	(193)

喀斯特森林生态研究*

朱守谦

(贵州农学院)

摘 要

亚热带湿润地区的喀斯特森林,因其生境的特殊性,结构的复杂性,系统的脆弱性,在一系列特征上有别于常绿阔叶林。本文从生境特征,种群特征和群落学特性诸方面对相关的研究成果进行了综述,并讨论了喀斯特森林的经营利用。

关键词 喀斯特森林 生境 种群 经营利用

我国东半壁地处欧亚大陆东部,濒太平洋西岸,受太平洋东南季风和印度洋西南季风影响,在亚热带地区发育着典型的亚热带常绿阔叶林。而地球上相同纬度的北非和中亚,受副热带高压控制,却形成大范围的亚热带荒漠。致使我国的亚热带常绿阔叶林是地球上面积最大,类型最多,特征最典型者,是人类的宝贵财富。亚热带湿润地区的喀斯特地貌上发育的喀斯特森林,因其生境的特殊性,结构的复杂性,系统的脆弱性,在一系列特征上有别于常绿阔叶林,是亚热带森林的精粹,更是地球上所稀有。

生物多样性保护,是当前生态学界关心和研究的热点之一。生物多样性至少应在基因、物种、生态系统、景观4个层次上进行研究。生态系统多样性,是以植物群落和生境的多样性为基础的。研究地球上植物群落和其相应的生境多样性,两者的相互联系、相互作用、协同进化的生态过程,揭示其基本规律,是实施生物多样性保护的基础,这正是作者致力于贵州喀斯特森林生态学研究的原由之一。本文是在多年研究基础上,对贵州喀斯特森林特征的再认识和综述。

1. 喀斯特森林的生境特征

1.1 喀斯特森林生境是一系列小生境的组合

喀斯特森林是在森林气候背景上,在可溶性碳酸盐岩发育的喀斯特地貌上生育的森林。其生境与相同气候条件下常态地貌上常绿阔叶林的生境有明显的不同。过去,不少学者对此作过总结,如岩石裸露率高,土被不连续,土层浅薄,土壤富钙,偏碱性等,无疑这是正确的。进一步深入研究表明^[1],喀斯特森林生境可以划分出一些具有各不相同的生态学特性和被植物利用的有效性的小生境类型,它是一系列小生境的组合。如在贵阳市花溪纯质灰岩发育的喀斯特低丘,和荔波茂兰白云岩发育的喀斯特峰丛洼地、峰丛漏斗的不同地形部位

* 本文曾在1993年中国林学会森林生态分会召开的“森林·环境·持续发展”学术讨论会上交流,并收入大会论文集。1996年作了修改补充。

上, 根据小生境的成因和外部形态特征(有土或无土, 正或负地形, 溶蚀剥蚀或堆积, 长、宽、深三维尺度等)可以区分出石面、石缝、石沟、石洞、石槽、土面等6种小生境类型。上述裸露喀斯特地区, 石面生境面积可占总面积的54—91%, 平均70%, 这是岩石裸露率和生境严酷程度的确切估计。不同小生境有不同的生态有效性。从树种对小生境资源的利用特征来看, 花溪5个典型样地(样地面积100m²)上、227株树木中分布在土面小生境中的仅占13.2%, 而石面、石沟小生境中分别占32.6%和40.1%。树种对小生境资源的这种利用比例, 过去是认识不足的。石面也是一个复合生境, 主要是石面和裂隙(石缝), 石洞的组合。从生态学观点看, 裂隙、石缝、石沟互有联系但没有本质的区别, 石沟、石缝都是起源于裂隙。因此, 喀斯特裂隙的发育是生境质量的主要体现。凡产状平缓, 层理较厚, 使层面裂隙发育受抑, 露出地表的裂隙较少, 生境严酷性就增加, 反之亦然。新构造运动决定了构造裂隙的密度及发育状况, 也决定了植被赖以生存的原始生境的质量。因为新构造运动的抬升, 使侵蚀基准面下降, 促进了溶蚀及冲刷作用和沟的形成, 而植物根系生长也促进沟的发育, 裂隙不断拓宽形成石沟。小生境类型的划分以及小生境生态性质的不同, 进一步论证了喀斯特生境的多样性。小生境类型组合不同, 表达了生境严酷程度的不同。

1.2 喀斯特森林生境中生态空间的多层性

喀斯特森林土壤浅薄, 表征根系的生态空间狭小; 土被不连续, 表征生态空间的相对离散。然而, 在土壤层以下广厚的岩层却构成根系巨大的生态空间。这同样是由于裂隙的发育, 岩石的渗漏性强, 且由此而使生态空间相对连续。前述植物在石面、石沟中分布数量比例较高, 假如没有巨大岩层生态空间的支撑是无法维持的。可以设想, 仅仅是浅薄的土壤空间, 绝不能维持30m以上高大乔木和群落的高度郁闭以及多层次森林的生育。岩层中大量发育的构造裂隙既是水分的运移通道和储集空间, 更是植物根系穿窜的途径, 根系生长的机械压力和生物化学作用, 会使裂隙扩展并在其间累积土壤, 从而改善生存条件。这些根系可以不断得到水分养分的补充, 尽管是有限的但却是相对稳定的。地表土壤浅薄但质优(肥力高)的生境与地下广阔但低水平持续供应养分的生境相结合, 即多层生态空间的结合, 是喀斯特森林得以繁盛生育的物质基础, 是喀斯特森林树种与生境相互作用, 协同进化的重要一环。

1.3 喀斯特森林生境中普遍存在不同程度的水分亏缺

这种水分亏缺不是由于降水量不足, 而是因为土层浅薄, 贮水能力低以及由于岩石渗漏性强。因此, 与干旱地区的水分亏缺是不同的, 发生土壤干旱时, 大气并不一定同步表现为干旱, 即空气相对湿度, 绝对湿度仍可能较高, 引起干旱不完全是空气干燥蒸发较强的结果。研究表明, 碳酸盐岩发育的石灰土, 表层含水量的年变化曲线与降水量年变化曲线高度吻合。一年中表层土壤呈明显的干湿交替。如1994年定位监测表明白云质灰岩(A), 纯质灰岩(B), 白云质灰岩堆积母质(C)发育的三种石灰土上, 5、6月均为土壤高墒期, 8、11月均为低墒期。此外, A土壤的7月, B土壤的4月, C土壤的4、7、9月为低墒期, 其余时间皆为中墒期。墒情变化既与当年雨季, 春、夏、秋旱的时序相一致, 又随土壤特性不同而异。

喀斯特森林生境中水分亏缺的发生有其偶然性或临时性, 发生频率可以很高而持续时间可能相对较短, 即临时性干旱很容易为较频繁的降雨所解除。如根据土壤含水量占田间持水

量的百分率，参考喀斯特森林常见树种的萎蔫系数，把水分亏缺的程度分为轻度、中度和重度，1994年上述3类土壤中亏缺累计次数为4—21次不等，持续时间多到15—30天，少则5—8天。个别年份亦可能出现较严重的水分亏缺。喀斯特生境中水分亏缺有派生性，即亏缺的程度与植被退化程度呈正相关。上述特征说明喀斯特生境中水分亏缺程度的多变性，水分亏缺是塑造喀斯特森林树种一系列适应干旱特征的环境基础。

除上述之外，喀斯特森林生境还有一些较明显的特征，如土壤富钙，有机质含量较高等。较特殊的是喀斯特生境，特别是小生境类型的组合具有明显的、无序的时间变化特征。这在岩石裂隙发育良好，植被生长茂盛，根系粗壮、发达，大量穿穿于岩层裂隙、缝、沟的地段常见。这是由于生物、化学、物理的作用使岩石崩落时有发生，地面多为不同大小崩落岩石所堆积，几年内就使原有小生境的空间位置和类型组合发生极大变化，大有面目全非之感。显然，这种变化是无序的，然而却是喀斯特生境中所特有的，对幼苗幼树生长，天然更新过程，甚至成熟树木的生长都发生极大的影响。

上述各因素的综合，是造成喀斯特森林特征有别于地带性常绿阔叶林的环境基础，也是认识喀斯特森林树种特性，喀斯特森林生产力，演替动态等特征的环境基础。

2 喀斯特森林的种群特征

2.1 喀斯特森林主要树种种群结构特征

茂兰喀斯特森林15个树种23株解析木的生长过程分析表明，具有生长缓慢，绝对生长量小但生长量稳定，波动较小，以及种间、个体间生长过程差异较大的特点。以胸径生长为例，84年生的福建柏(*Fokienia hodginsii*)胸径为4.6cm，最大连年生长量仅0.14cm。相对而言，乔木第一亚层的常绿树种多数具有较快的生长速度，落叶树种具有相对稳定和次快的生长速度，第二亚层常绿树种则具较慢的生长速度，但仍远大于山脊针叶树种。高生长速度则表现为乔木第一亚层落叶阔叶树>乔木第一、二亚层常绿阔叶树>山脊针叶树。

喀斯特森林组成树种的种群较小是显著特点。以常见树种的平均种群密度(19个样地中各种群的平均密度)为例，山脊的华南五针松(*Pinus kwangtungensis*)为556株/hm²，其中幼苗幼树468株。落叶阔叶树圆叶乌桕(*Sapuim rotundifolium*)为78株/hm²，其中幼苗幼树15株，云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)为659株/hm²，其中幼苗幼树523株，圆果化香(*Platycarya longipes*)为1591株/hm²，其中幼苗幼树1242株。第一层常绿阔叶树青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)为851株/hm²，其中幼苗幼树687株。第二层常绿小乔木种群平均密度稍大，如尖尾蚊母树(*Distylium cuspidatum*)可达6935株/hm²，齿叶黄皮(*Clausena dunniana*)为1377株/hm²，腺柄山矾(*Symplocos adenophylla*)较小，为549株/hm²。显然，种群较小是因为组成群落的树种较多，环境容纳量小，有限的资源被众多树种所分享。

喀斯特森林树种种群结构类型多样，变化较大，典型性不强是又一特点。以圆果化香种群为例，其年龄结构有稳定增长型，准稳定型，衰退型和侵入型4种。其空间分布是山脊、坡上部都是稳定增长型，坡中部以准稳定型为多，兼有衰退型和侵入型，坡下部都是侵入型，规律性较明显。这是圆果化香的生物生态特性，与环境协同进化和与其他植物相互作用

的结果。种群结构的不典型性表现为年龄结构中不规则地或出现1—2个龄组缺失, 或各龄组的株数不是严格地依次减少或递增, 或所有样地中具典型结构的样地比例小。这可能与乔木树种寿命长, 种群增长过程中不确定地出现环境压力增大, 致使种子产量少, 出苗不齐, 幼苗成活率低, 进入下一龄组的数量减少甚至没有等。因此, 喀斯特森林树种种群结构研究中, 要综合年龄结构, 大小级结构, 径级结构, 树高结构等对种群动态进行判断。此外, 结构类型的多变性和过度性, 也要求对结构类型的数量特征, 判据等进行深入研究。

2.2 喀斯特森林主要种群的生态位宽度较窄

按 Shannon-Wiener 以多样性指数为基础的生态位宽度计测公式计算结果, 茂兰喀斯特森林中窄、较窄、中等、较宽、宽生态位(生态位宽度分别为 <0.2 , $0.21-0.4$, $0.41-0.6$, $0.61-0.8$, >0.8)的种数分别占 29.51%, 40.98%, 14.75%, 9.84% 和 4.92%, 可见窄生态位物种较多而宽生态位物种稀少。生态位宽度可理解为物种利用资源多样性的一个指标, 生态位宽度较窄意味着环境资源被众多的种群所居分, 竞争的结果使每个种群只能利用资源谱中相对狭窄的一段。计测过程表明, 生态位宽度测值与种群的株数密度和频度呈紧密负相关(复相关系数 0.93), 也表明频度对生态位宽度测值的制约作用更大。显然, 这是因为喀斯特生境高度的异质性、随机性、严酷性, 较低的生态有效性, 使各种群的基础生态位在严酷的喀斯特生境中受到制约, 现实生态位宽度较窄。

2.3 喀斯特森林主要种群的分布格局以随机分布为多, 集群分布次之, 很少均匀分布

应用方差均值比率法测定结果表明, 茂兰喀斯特森林的 61 个树种, 随机分布占 63.94%, 集群分布占 36.06%。与外貌相同的中山常绿落叶阔叶林相比是明显不同的。这可能一方面是因为各小生境类型分布的随机性和离散性, 另一方面是喀斯特森林中以鸟类和风力传播种子的种群较多, 这种传播动力形成的幼苗分布格局很少是集群的。根系在岩石裂隙和石缝中的穿窜, 生态空间的多层性, 给根蘖条的形成以随机分布的潜势。与常绿阔叶林不同的是, 因为喀斯特生境中小生境空间的相对狭小, 植物对土壤缝隙这种资源空间的竞争, 常在幼年时即已成定局, 特别是在石洞中, 几乎见不到一个洞内着生两株植物的, 对资源空间的竞争主要表现为对光照的利用性竞争。

2.4 喀斯特森林树种以多种途径和方式来适应经常出现的水分亏缺

喀斯特生境这块模板上, 自然选择的压力塑造的生态适应对策是多样的, 包括形态、解剖、生理、生化等方面, 它们都有利于树种在水分亏缺的逆境中提高生存能力。用土壤—植物—大气连续体的观点, 研究植物吸收、贮存、散失水分的潜势及水分平衡的维持。通过 20 余个树种的蒸腾速率, 水势的日进程、年进程测定, 40 余个种叶片形态、解剖、含水量、水分饱和和亏缺、束缚水含量及与自由水的比值等指标测定, 它们与环境因子的相关分析, 21 个树种的 PV 曲线研究以及常见树种的水分胁迫实验研究, 表明喀斯特森林树种对水分胁迫的适应方式和途径具多样性, 集中表现在吸水能力, 持水、输水、耐脱水能力, 散失水分强度及其组合的分异。多元分析结果表明, 可以归纳为 5 大类: 1. 以常绿乔木冬青 (*Ilex purpurea*) 为代表的具低吸水能力, 低渗透调节能力, 低持水能力, 低耐脱水能力和低耗水强度的低输入低输出的低水平平衡的类型; 2. 以落叶阔叶乔木朴树 (*Celtis tetrandra* subsp. *sinensis*) 为代表的, 具高吸水能力, 高渗透调节能力, 中持水能力, 高耐脱水能力和高耗水强度的高输入高输出的高水平平衡的类型; 3. 以三角枫 (*Acer buergerianum*), 榆

(*Ulmus pumila*), 云南紫荆 (*Cercis yunnanensis*) 等落叶阔叶树为代表的, 具高吸水能力, 中渗透调节能力, 中持水能力, 中耐脱水能力和中耗水强度的高输入中输出的类型; 4. 以女贞 (*Ligustrum lucidum*), 香叶树 (*Lindera communis*), 椴木石楠 (*Photinia davidsoniae*), 野扇花 (*Sarcococca ruscifolia*) 为代表的常绿阔叶乔木树种, 具中吸水能力, 中渗透调节能力, 高持水能力, 中耐脱水能力和低耗水强度的中输入低输出类型; 5. 以常绿针叶乔木侧柏 (*Platycladus orientalis*) 为代表的具高吸水能力, 高渗透调节能力, 中持水能力, 高耐脱水能力和低耗水强度的高输入低输出类型。各种不同潜能的组合殊途同归, 使这些树种能维持各种水平的水分平衡, 从而在喀斯特森林中成为常见种或优势种。

研究表明, 湿润地区喀斯特森林树种对水分胁迫的适应方式和途径与干旱地区相比, 只有程度上的不同, 却无本质上差异。与地中海气候区植物对干旱适应的生活型和结构的趋同相比^[11], 则表现出极高的适应多样性。这是因为湿润地区是临时性干旱, 也是因为贵州植物区系复杂性, 过渡性高, 物种资源丰富, 遗传基础多样, 变异丰富。

2.5 喀斯特森林中种群对环境资源的利用有独特的形式

研究表明, 石面、石缝小生境中立生的树木较土面还多, 居第 1、2 位。这是树种与生境协同进化的必然结果。为此, 种群都形成一系列相适应的特性, 如根系穿窜能力强, 种子发芽后幼苗根系生长较快, 以尽快钻入石缝之中。关于根系的某些特性, 作者曾作过描述^[2]。喀斯特森林树种还有较特殊的生产结构, 表现在山脊针叶树种如华南五针松 (*Pinus kwangtungensis*), 短叶黄杉 (*Pseudotsuga brevifolia*), 翠柏 (*Calocedrus macrolepis*) 等, 枝条生物量比例特高, 在树干上分布均匀。如 70 年生的华南五针松, 树高 7.3m, 胸径 21.2cm, 地上部分总生物量 154.2kg, 而枝叶生物量达 90.44kg, 占 58.65%, 其中枝生物量 78.72kg, 占 51.05%。坡地落叶阔叶树的生产结构特点是枝条在树干上分布部位较高, 生物量比例较低, 多分布不均, 垂直方向上分布不连续, 总有一段侧枝较多和另一段基本无侧枝。这一方面是对光的竞争和适应的结果, 另一方面是受外部干扰造成树干折断, 继而萌发出多条侧枝或树干分叉造成分叉处侧枝生物量特大。常绿阔叶树的生产结构相对均匀连续。

3 喀斯特森林的群落学特性

3.1 中亚热带原生性喀斯特森林是常绿落叶阔叶林

关于中亚热带喀斯特森林的群落学属性, 确切地说, 亚热带地区喀斯特森林是与气候顶极相同的常绿阔叶林还是其它什么? 这在学术上是有争论的。有的认为, 亚热带石灰岩山地存在常绿阔叶林^[3]。有的认为, 亚热带石灰岩落叶阔叶—常绿阔叶混交林是亚热带石灰岩低山或中山上的地带性植被^[4]。石灰岩常绿落叶阔叶混交林是亚热带石灰岩山地的原生性群落^[5]。也有学者把中亚热带石灰岩山地常绿阔叶林, 常绿落叶阔叶混交林, 落叶阔叶林皆归并为钙质土阔叶林, 认为发育的植物群落多为常绿落叶混交林或落叶林类型, 典型的常绿阔叶林较少, 仅在局部土层较厚的地段发育、保存至今的更为少见^[6]。

作者曾阐述和论证了中亚热带喀斯特地区原生性植被是常绿落叶阔叶林的观点^[2]。进一步深入的研究证明这个判断的正确。所以在学术观点上产生分歧有一系列的原因。首先, 应该看到, 问题的本质是亚热带喀斯特地区的原生性植被是什么? 而不是喀斯特地区植被现

状是什么？从这个角度看，应该认为原生性植被是常绿落叶阔叶混交林，是相对稳定的地形土壤顶极。从顶极群落的分布格局来看，由于喀斯特地区地貌类型组合和地形、坡位的不同，导致生境性质的差异，长期协同进化过程中，形成了不同顶极群落的配置格局。如在茂兰，在无垂直带分异的情况下，山脊两侧分布着以华南五针松、短叶黄杉、翠柏、铁杉等为优势的针叶阔叶树混交林。局部地形平缓，具有土壤堆积条件的地形部位，如鞍部则有较小面积的以常绿阔叶树为优势的片段。绝大部分地段包括不同坡位，洼地、漏斗底部等发育的是常绿落叶阔叶混交林。这种格局有很好的重现性，说明其形成决非偶然，它不是否定常绿落叶阔叶混交林是相对稳定的地形土壤顶极的结论，而是更全面地阐明了这一结论。正如亚热带中山常绿落叶阔叶林带一样，它是以典型的常绿落叶阔叶混交林为主，也包括局部地段落叶阔叶树占优势或常绿阔叶树占优势的地段^[7]。表明由于种的分布的独立性，在协同进化过程中形成不同群落类型的空间配置格局，而这种格局又是以绝大部分空间是以常绿落叶阔叶混交林为主的背景上形成的。其次，还应看到，基于喀斯特地区人为活动频繁，植被反复受到人为干扰，逆向演替的结果使其落叶成分激增，甚至占了优势。但是，它不是原生性群落。再次，还要看到，喀斯特地区岩层在垂直方向上常有碳酸盐岩和非碳酸盐沉积岩（如砂页岩）的间层，即石灰岩上常有砂页岩盖层。在地质过程中，盖层不断被侵蚀剥蚀而使石灰岩出露地表。这种条件下，喀斯特地区的土壤性质就不是典型的石灰土，地貌也不是典型的喀斯特地貌，植物群落及其组成树种也就不是典型的常绿落叶阔叶林，而多常绿阔叶树和酸性土树种。严格说来，这不是典型的喀斯特森林。碳酸盐岩亦有不同的种类，其化学成分各异。石灰岩和白云岩发育的喀斯特生境最为典型。而当石灰岩中含多量泥质时，其地貌、土壤、植被性质就向常态地貌，地带性土壤和常绿阔叶林趋近。可以看到泥质灰岩发育的喀斯特山上生育马尾松，林下有油茶，虽然长势不及酸性土。

贵州石灰岩出露面积较大，但宏观上看，它们是与常态地貌交错、镶嵌分布，有的甚至处于常态地貌的包围之中。物种的适应性是广的，在扩展过程中，一些常态地貌上常见的生态幅度较大的常绿阔叶树种，不断侵入喀斯特生境定居是正常的，在局部地段构成优势片段也是可能的，这就是喀斯特地区有常绿阔叶林片段的原因。综上所述，把亚热带喀斯特地区顶极群落看作是常绿落叶阔叶林为主体，局部地段是针阔混交林和常绿阔叶林的顶极格局是合适的。

3.2 喀斯特森林组成树种的种—多度结构多样

研究表明，喀斯特森林组成树种的种多度结构多数为接近对数正态分布，也有接近于断棒分布。这决定于组成群落的种数多寡即种序长短，优势种有无，优势种组中所含种数多少及其相对重要性比率高低。按重要值计，喀斯特森林的优势种常不明显，但按生物量计，则常有明显的优势种，即群落中少数种的树高、胸径、生物量极大，但其株数及分布频度往往很低。据统计，相对重要性较大的前3位树种的生物量占乔木层总生物量的比例可高达38—81%，这些少量的物种就已体现了系统的功能水平。研究还表明，生物量按物种分配的序列与重要值按物种分配的序列不尽相同。

3.3 喀斯特森林是低生产力的森林

据测定，茂兰喀斯特森林中分布最广的典型类型，圆果化香，青冈栎林的乔木层地上部分总生物量为 $164.07t \cdot (hm^2)^{-1}$ ，山脊针阔混交林乔木层地上部分生物量为 $102.08t \cdot$

$(\text{hm}^2)^{-1}$ ，漏斗喀斯特森林为 $147.74\text{t}\cdot(\text{hm}^2)^{-1}$ [8]。远低于水热条件相似的亚热带人工林和亚热带原生性低山常绿阔叶林，亦低于较高纬度的寒温带针阔混交林和亚高山针叶林[9]。显然这是喀斯特生境严酷的必然结果。

3.4 喀斯特森林是动态脆弱的生态系统

对于喀斯特森林是动态脆弱的生态系统，它只在环境参数的严格限定的值之内才持续存在，并且将在环境参数或种群值的重大扰乱之下崩溃^[10]，作者曾作过论述^[2]。自然干扰对喀斯特森林的影响常在系统所能忍受的阈限之内，而人为干扰，特别是大量砍伐、火烧等则常超出系统所能忍受的阈限，而导致系统发展的逆转。值得注意的是，这种逆转必然导致生境的异化，即进一步旱生化，复杂多样的小生境类型向旱生化趋同，生境的严酷性剧增，甚至植物难以立生，形成石漠景观。随植被和生境的退化，植被恢复的难度激增。所以，保护喀斯特森林是当务之急。

4 喀斯特森林的经营利用

根据前述，喀斯特森林的生境、种群和群落学特点，可见喀斯特森林具有一系列利弊兼容的双重性质，如物种组成多样但群落生产力低，群落结构复杂但抗干扰的能力较低，森林易遭破坏但恢复重建较难，喀斯特生境严酷但喀斯特森林的保护环境功能突出等等。这启示我们在喀斯特森林经营利用中要遵循下列各点。

4.1 喀斯特森林的经营应首先着眼于保护

这是因为这种原生性的喀斯特森林在地球上的稀有性，它是人类宝贵的自然遗产。也是因为这种植被中孕育着许多物种资源，有较高的生物多样性，是人类宝贵的物种基因库。同时，也是因为这种森林的动态脆弱性，一旦破坏后很难恢复重建，即使人工恢复也有极大的难度。为此，对保存较好的、原生性较强的喀斯特森林，应建立各类自然保护区，实现有效的保护。

4.2 喀斯特森林经营的目标功能，应是保护生态环境，特别是农业生产环境

这是因为森林植被是维护农业生产优良环境的根本。水分条件即旱涝灾害是制约喀斯特地区农业生产发展的主要限制因子。它一方面受制于气候条件，目前非人力所能控制。但另一方面，喀斯特森林却能缓解这种旱涝威胁。保护、恢复喀斯特森林，是维护喀斯特区农业生产环境的根本。

4.3 喀斯特森林经营中应绝对杜绝皆伐

过去，喀斯特地区人类活动频繁，皆伐、火烧、毁林开荒、樵采的结果，是石化面积不断增加。国外亦有类似的经验和教训。如斯洛文尼亚共和国的高地喀斯特冷杉林，长期择伐利用而使林相保持完整，森林得以持续利用。而亚德里亚海滨的低地喀斯特区，由于皆伐和过度放牧，却形成了大片裸露石山。这种历史悲剧不能再重演，喀斯特森林应绝对杜绝皆伐。

4.4 喀斯特地区植被的恢复要重视封山育林的自然恢复途径

亚热带森林气候的水热条件，为植被自然恢复提供了优良的条件，只要有有性、无性繁殖体存在，就有可能自然恢复。特别是长期协同进化过程中，喀斯特森林树种的无性更新系列占有极重要的地位，它能利用原有母体根系及贮藏的营养物质，从而使更新幼体有较强的

抗性和耐性。生物巨大的侵入能力，使封山育林自然恢复能较人工造林更有效地利用各种小生境，特别是石缝、石面生境。某种意义上封山育林较人工造林更有成效，特别是在可操作性上更是如此。

参考文献

1. 朱守谦 1993 喀斯特森林生态研究 (I) 贵阳 贵州科技出版社 1—78
2. 朱守谦等 1987 茂兰喀斯特森林初析 茂兰喀斯特森林科学考察集 贵阳 贵州人民出版社 210—224
3. 方任吉等 1984 亚热带石灰岩山地存在常绿阔叶林 西南师范学院学报 总 20 期 104—110
4. 候学煜 1982 中国植被地理及优势植物化学成分 北京 科学出版社 90—95
5. 吴征镒 1980 中国植被 北京 科学出版社 300—306
6. 黄威廉等 1988 贵州植被 贵阳 贵州人民出版社 272—296
7. 朱守谦 1989 雷公山森林类型 雷公山自然保护区科学考察集 贵阳 贵州人民出版社 205—233
8. 朱守谦等 1995 茂兰喀斯特森林生物量构成初步研究 植物生态学报 19 (4) 358—367
9. 杨汉奎等 1991 贵州茂兰喀斯特森林群落生物量研究 生态学报 11 (4) 307—312
10. R.M. May 等 (孙儒泳等译) 1982 理论生态学 北京 科学出版社 160—164
11. O.L 朗格等 (樊梦康等译) 1985 水分与植物生活一问题与研究现状 北京 科学出版社 321—330

Ecological Research on Karst Forest

Zhu Shouqian

(Guizhou Agricultural College)

Abstract

Karst forest in humid subtropics, as the particularity of habitat, the complexity of structure and the fragility of system, is different from the evergreen broadleaf forest at a series of characters. This paper deals with the research works on the characteristics of habitat, population and community for Karst forest, and discusses the management and utilization on Karst forest.

Keywords: Karst forest Habitat Population
Management and utilization

喀斯特森林树种水势特征初步研究

何纪星 朱守谦 韦小丽

(贵州农学院)

摘 要

本研究用压力室法测定制作了黔中喀斯特森林 13 个常见树种的水势日进程、年进程曲线, 讨论了曲线的特征、类型和变化。用能反映植物吸水潜能的 6 个水势参数, 用座标综合评价法评定了 13 个树种的吸水潜能大小等级。

关键词: 喀斯特森林树种 水势 日进程 年进程

植物体的总水势是植物体内水分状态瞬息变化的最好尺度^[1], 它与土壤水势之差, 决定了植物从土壤中吸水能力的大小。它的变化, 调节着土壤—植物—大气连续体中水分流动状况, 因而是一个重要的水分生态指标。本研究试图通过对喀斯特森林树种水势的时间变化过程的测定, 了解树种吸水潜能的时间变化等水分生态特性, 并为评价树种的耐旱程度提供依据。

1 研究方法

研究对象为贵州农学院校园内生长在白云质灰岩山上的常见常绿和落叶乔灌木树种。它们是朴树 (*Celtis tetrandra* subsp. *sinensis*), 云南紫荆 (*Cercis yunnanensis*), 杜仲 (*Eucommia ulmoides*), 三角枫 (*Acer buergerianum*), 榆 (*Ulmus pumila*), 腊梅 (*Chimonanthus praecox*), 野扇花 (*Sarcococca ruscifolia*), 椴木石楠 (*Photinia davidsoniae*), 女贞 (*Ligustrum lucidum*), 冬青 (*Ilex purpurea*), 滇柏 (*Cupressus duclouxiana*), 香叶树 (*Lindera communis*) 和侧柏 (*Platycladus orientalis*)。用压力室法测定枝条水势。每月选择 3—4 天典型天气 (晴天和阴天) 进行水势日进程测定, 从 8—18 时每隔 2 小时测定一次。将每月多天的日进程实测值求其平均值代表各月平均水势, 研究其年进程。每次测定材料尽量在同一植株, 相同部位上取 1 年生枝条, 重复测定 2 次, 取其均值进行分析。

2 研究结果

2.1 水势日进程

14 个树种的水势日进程曲线 (图 1) 可见, 多数是清晨水势最高 (负值最小), 随气温上升, 水汽饱和差增大, 水势逐渐降低, 中午或午后达到最低 (负值最大), 直至水汽饱和差减小后, 水势逐渐提高, 形成单峰型曲线。峰值出现的时间因树种, 季节和天气而异, 在 10、12、14、16 时不定, 变化较大。

测定中发现, 有些树种的水势日进程兼有非单峰型, 多出现在夏、秋炎热天气, 情况较