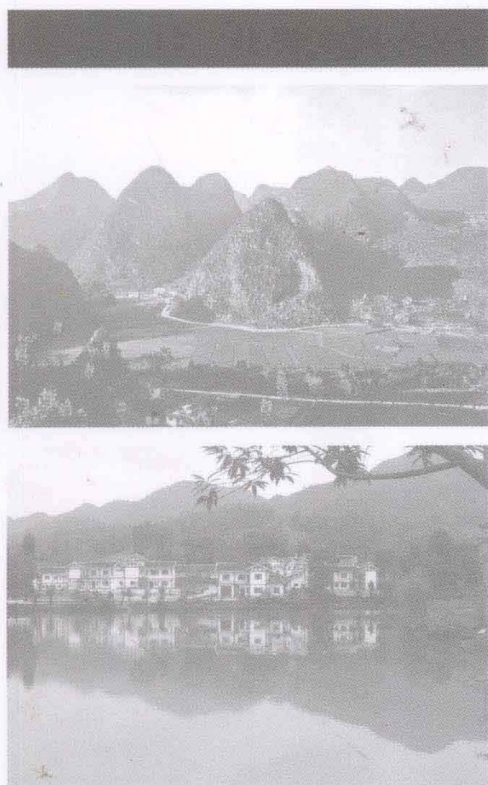


云贵高原

典型陆地 生态系统研究(一)

典型森林、 灌丛群落格局、 维持与过程

主 编 王震洪
副主编 杨立美 杨成波
周自宗 袁 莉
徐琬莹 廖重刚



科学出版社

云贵高原典型陆地生态系统研究 (一)

——典型森林、灌丛群落格局、维持与过程

主 编 王震洪
副主编 杨立美 杨成波 周自宗
袁 莉 徐琬莹 廖重刚

科 学 出 版 社
北 京

内 容 简 介

云贵高原区域生态系统与相邻的西南纵向岭谷区、青藏高原、四川盆地、长江中下游平原、东南红壤丘陵区、珠江中下游区域生态系统相比,在地形、气候、地球化学、人类活动方面具有显著差异。在长期生态系统演化中,植物对区域生态环境的响应,植被格局、维持与过程显示了许多独特性。在对云贵高原典型植被半湿润常绿阔叶林、喀斯特灌丛、阔叶林长期研究的基础上,本书讨论了半湿润常绿阔叶林物种的多样性格局,分析了植物多样性维持的环境和生物条件及生态系统水土保持功能,探讨了喀斯特灌丛群落多样性及其对环境和生物因子的响应关系;利用贵州海拔呈现垂直梯度变化的条件,分析了垂直地带三种植物叶面积变化特征和相关因子;以贵州中部石漠化山地不同演替阶段为对象,研究了土壤种子库及其与地上植被的关系;在样本树种叶分解速率研究的基础上,建立了分解速率-凋落叶化学指标关系模型,预测了喀斯特阔叶林主要树种叶凋落物分解速率;利用模拟降雨方法,探讨了岩溶区阔叶林植物形态特征对降雨截留-动能的影响和中度石漠化灌丛水土流失。

本书可供生态学、林学、环境科学、植物学、地理学的研究人员和管理工作者参考。

图书在版编目(CIP)数据

云贵高原典型陆地生态系统研究(一):典型森林、灌丛群落格局、维持与过程/王震洪主编. —北京:科学出版社,2011

ISBN 978-7-03-030283-0

I. ①云… II. ①王… III. ①云贵高原-陆地-生态系统-研究 IV. ①P942.7

中国版本图书馆CIP数据核字(2011)第022729号

责任编辑:莫结胜 刘 晶 / 责任校对:刘亚琦

责任印制:钱玉芬 / 封面设计:耕者设计工作室

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

新 蕾 印 刷 厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2011年3月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2011年3月第一次印刷 印张:21

印数:1—1 000 字数:495 000

定价:85.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

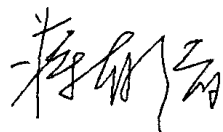
序

我国地域辽阔,陆地生态系统类型十分丰富。各种陆地生态系统,特别是森林和灌丛,在保护生态安全,为人类提供生态系统服务方面发挥着不可替代的作用。随着全球气候的变化和生态环境问题的日益加剧,由于区域生态安全的需求,在区域水平上,研究区域有代表性的典型森林、灌丛生态系统的格局、结构和功能,其维持和过程机制,以及它们对气候变化的适应,具有日益重要和紧迫的意义。

云贵高原是我国西南重要的、有特殊意义的地理区域,孕育着丰富的、与众不同的动植物物种和生物多样性,是一个巨大的物种和基因库。云贵高原地处长江上游,也是珠江的发源地,它的生态环境变化直接影响着两大河流的生态安全。该书作者贵州大学王震洪教授深刻地认为,云贵高原陆地生态系统在演化过程中,受云贵高原特有的河流深切割、区域气候、岩溶过程和人-地关系四大过程(即反映水文地质、地理、地球化学和物理、人文等过程)的叠加作用,造就了云贵高原独特的陆地生态系统格局。在陆地生态系统中,其典型森林和灌丛在这些过程的长期作用下,形成了现有的群落格局、结构和功能、维持机制;植被在生态过程中所起的作用,特别是对水平衡的调控作用等,蕴涵着独特的规律。王震洪教授和其团队在这样的科学思想指导下,在国家自然科学基金等项目的支持下,开展了相应的研究工作,《云贵高原典型陆地生态系统研究(一)——典型森林、灌丛群落格局、维持与过程》一书正是这些研究成果的体现。

在研究中,作者应用定位观测方法,研究了高原特有的半湿润常绿阔叶林演替阶段的物种多样性特征、维持条件与土壤保持功能,揭示了植物多样性维持的群落结构条件以及植物多样性是如何影响水土保持功能的;阐述了喀斯特灌丛群落多样性对环境和群落结构因子的响应,以及随着海拔的上升三种典型植物叶片特征的变化;量化了贵州中部岩溶山地阔叶林不同演替阶段土壤种子库及阔叶林主要树种基于养分含量的凋落叶分解速率;分析了岩溶区阔叶林不同植物形态特征对降雨截留-动能的影响及中度石漠化山地土壤侵蚀过程。在研究方法上,作者建立了一个基于机制的生态系统恢复评价模型,提出了植物群落定性指标定量化和用枝叶吸附水的测定评价植物形态特征对截留降雨的影响的方法,提出用临界截留降雨量和吸附水量评价不同森林截留降雨能力。研究成果为云贵高原植被科学和生态系统研究提供了许多新的科学资料。

该书的出版对深入研究云贵高原陆地生态系统、指导当地生态环境保护和建设具有重要的意义。在此出版之际,我怀着对作者的敬意,欣然提笔为序。



2010年10月

前言

云贵高原位于湖南雪峰山以西，贵州大娄山以南，云南哀牢山以东，广西柳州—百色一带以北地区，包括云南中东部、贵州全部、广西西部，四川、重庆南部，以及湖南、湖北西部边境地区，海拔 1000~3000m，地势中、西部高，并从中西部向北、东、南三个方向倾斜。在地质历史上，云贵高原大部分地区是海洋，沉积了大量的石灰质，在 2 亿~3 亿年前，地壳上升成为陆地。在 500 多万年前，印度次大陆和欧亚大陆碰撞挤压导致了青藏高原和喜马拉雅山的形成。青藏高原的形成过程也导致云贵高原所处陆地的抬升，最终形成云贵高原。假如把珠穆朗玛峰、喜马拉雅山、青藏高原看成是一座大山的山顶，云贵高原则是这座大山的山腰。在云贵高原周围，与其具有自然地理上显著差异的区域生态系统主要是云南西部与东南亚接壤的纵向岭谷区、云贵高原西北的青藏高原、北部的四川盆地、东部的长江中下游平原、东南部的红壤丘陵区、南部的珠江三角洲及周围丘陵区。

云贵高原在生态系统演化的过程中，受四大过程的深刻影响，形成了独特的生态系统格局。

第一大过程是河流深切割作用。在云贵高原北部有金沙江、长江一级深切割；在云贵高原南部有珠江水系的北盘江、南盘江和柳江的深切割；在云贵高原东部有湖南湘江、资江、沅江、澧水上游的切割；在云贵高原西部有红河、澜沧江支流的深切割。东西走向长江的一级切割导致了云南境内的金沙江一级支流龙川江、螳螂川、小江、牛栏江和贵州境内的赤水河、乌江近于南北走向的深切割；珠江水系的北盘江、南盘江、柳江深切割则呈北南走向；高原东部湖南资江、沅江、澧水的切割呈西东走向；云南西部河流的切割则呈北南走向或东西走向。在云贵高原中部，由于河流切割较浅，高原面保存比较完整，形成较多的低山和湖盆生态系统。不同深度级别的河流切割，在云贵高原上形成了梯度变化的河谷生态系统和海拔变化很小的山地生态系统。在整个云贵高原上，河流从中部较完整的高原面开始，向北东南西逐步发育，形成了“菊花状”的分布格局。

岩溶过程是影响云贵高原生态系统演化的第二大过程。岩溶是地表水和地下水对可溶性岩石所进行的一种以化学溶蚀为主、机械剥蚀为辅的地球化学作用及其所产生的各种现象的总称。以白云岩、方解石、部分黏土矿物及碎屑矿物组成的混合矿物在地层中的分布是发生岩溶现象的地球化学原因。岩溶过程的结果是形成地表岩溶地貌与地下岩溶地貌。地表水溶蚀和侵蚀石灰岩，形成许多凹槽，其间的突出部分称为石芽。在热带多雨的厚层纯石灰岩地区，石芽发育得特别高大，称为石林。地表岩溶地貌包括了石芽、石林、峰林、喀斯特丘陵等喀斯特正地形和溶沟、落水洞、盲谷、干谷、喀斯特洼地（包括漏斗、喀斯特盆地）等喀斯特负地形。地下喀斯特地貌有溶洞、地下河、地下湖等。云贵高原 80% 的地区都存在岩溶现象，岩溶现象导致生态系统土壤流失严重，

土层变薄，甚至石漠化，土地失去生产力。

云贵高原独特的气候是影响区域生态系统格局的第三大过程。云贵高原总体属亚热带季风气候，但地处低纬度高海拔，气候特征与中国东部和南部的亚热带季风气候有明显的不同。在高原上，不同区域地貌特征的差异对气候也产生了显著的影响。高原西部的云南，海拔一般在 1800m 左右，但西南部海拔相对较低，北部相对较高。在冬季，从西伯利亚南侵的寒潮，常常受北部海拔较高山峰的阻截并有西南暖流的抵御作用，造成高原多晴天，干燥而温暖。夏季主要受西南季风影响，降水丰富，雨日多，但雨季来得迟，且因海拔高，温度偏低。一年中干湿季分明。在纬度、海拔和大气环流三者综合影响下，气温季节变化较小。在高原东部的贵州部分，海拔一般在 1000m 左右。由于东北部没有高山对来自于西伯利亚的冷湿气流的阻截作用，以及西南暖流的减弱，冷湿气流在贵州高原上长期停留，导致阴雨天气特别多，而且寒冷。在夏天，来自太平洋赤道地区的东南季风强度大，并从海拔低的东部向海拔高的西部推进，当遇到海拔逐级递增的云贵高原的阻截作用及来自印度洋热湿气流的抵御作用时，暖湿气流经常停留在贵州高原上空，降水较多，气温较高，因此，在云贵高原的贵州部分，全年阴雨日多，素有“天无三日晴”的称谓。

在云贵高原上生活着不同的民族，这些民族不同的生活生产方式对环境的影响，成为塑造区域生态系统格局的第四大过程。中国有 56 个不同的民族，在云贵高原上就有 30 多个。不同的民族居住在不同的地区，在适应自然、改造自然方面形成了独特的文化。云贵高原具有独特的生态环境，不同民族具有不同的生活方式。不同生活方式与不同的地理环境相互作用，导致了各具特色的人文地理环境，而生态环境与经济文化类型又有着密切的因果关系，因此，“云贵高原生态环境的复杂多样性—民族多样性—人文环境多样性—经济文化多样性”规律十分明显。云贵高原经济文化发展处于不同的发展水平，根据这一因果关系规律，存在着不同人文环境、经济文化类型发展水平的演替系列。这些演替系列反映了不同类型和级别的“人-地关系”。这些“人-地关系”一直以不同方式、不同发生频率、不同速率、不同进化水平、不同结果影响着云贵高原生态系统的演化。在不合理“人-地关系”，特别是大工业时代“人-地关系”导致全球变化加剧的今天，这些不同发展水平的“人-地关系”反映了生态-经济-社会巨系统的多样性和复杂性。

在 500 多万年前青藏高原的形成过程中，云贵高原整体地形格局得以造就。云贵高原在金沙江、长江、珠江、元江、沅江等诸水系干流及支流的切割作用，造就了云贵高原不同区域地形格局。云贵高原不同区域气候、岩溶过程和人-地作用方式的差异造就了云贵高原局域生态系统格局。云贵高原局域生态系统格局是不同流域形成、气候效应、岩溶过程、“人-地关系”四大过程的组合并叠加到大地构造上形成的，呈现了复杂的现代生态系统过程。例如，长江、珠江等干流和支流的切割造成了云贵高原不同级别的流域生态系统，这些流域的地形、气候、植被、人类活动调控着地表物质过程，并影响到中下游流域、水库、河道生态安全。气候、岩溶过程、人类活动直接影响着流域植被的发生和演替，对生态系统功能和服务产生着深远的影响。在高原上，四个过程的作用与不同的局域生态系统是作用与响应的关系。在这些异质性（不同的）生态系统中，生物多样性格局、维持与生态系统功能、植被对不同环境的响应和适应，植被-物种对

土壤系统、地表物质过程的作用,局域生态系统变化的景观格局响应,不同民族人-地关系都蕴涵着独特的规律。了解这些规律,对云贵高原生态环境保护和建设,保证长江、珠江中下游地区生态安全具有重要的现实意义,因此,云贵高原生态系统值得深入和长期的研究和探讨。

过去的研究工作从全国不同区域的宏观视角对云贵高原主要植被分布格局(吴征镒等,1987;吴征镒,1995)、森林生态系统类型、结构与规律(蒋有绪,1996;蒋有绪等,2002;冯宗炜等,1999)、水文生态规律(蒋有绪,1996;刘世荣等,2003)、喀斯特土壤-植被系统生源要素循环(刘丛强,2007,2009)等方面做了系统研究,揭示了宏观上的生态系统规律。这些生态系统规律和云贵高原大地形格局是对应的,是生态系统对大地形格局的响应。但是,在大地形格局下,河流深切割、岩溶作用、高原气候及不同民族生活方式四个过程的叠加作用使生态系统规律呈现了分异,这些在区域生态系统、局域生态系统尺度上分异的规律,在世界上也是独特的。随着全球变化的加速,生态学家、政府以及民众对这些规律的认识变得越来越迫切。从2000年以来,课题组在王震洪教授的领导下,得到国家自然科学基金项目“西南岩溶区常绿阔叶林调控土壤水力侵蚀的植物学机理”(40860015)、贵州省科技支撑计划项目“乌江流域猫跳河数字流域研究”[2008(3033)]、贵州省自然科学基金项目“基于促进岩石风化的石漠化治理新途径研究”(黔科合J字[2005]2025号)、贵阳市科技局重点专项“两湖一库汇水区农业面源污染治理技术及新农村建设示范”(2009-筑科农工字3-042号)、黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室基金项目“植物物种多样性与坡面土壤侵蚀关系研究”(10501-161,208)等项目的支持,在云贵高原上开展了上述问题的部分研究工作,涉及半湿润常绿阔叶林、喀斯特灌丛、阔叶林植被格局、植物多样性维持、凋落物分解、种子库、植物形态变化、水土流失等。半湿润常绿阔叶林、喀斯特灌丛、阔叶林是云贵高原区域生态系统的三种主要植被类型。半湿润常绿阔叶林是云贵高原西部低纬度高海拔地区的地带性植被,对应于长江中下游地区常绿阔叶林适应云贵高原西部降雨量偏少、气候干燥的类型,该植被类型孕育着丰富的植物多样性,对金沙江、珠江流域水土流失调控具有重要意义。喀斯特灌丛是西南喀斯特地区长期人类干扰下适应于岩溶环境的非地带性植被,该植被类型分布面积最大,进展演替可发展成阔叶林,逆行演替可退化成石漠化草丛或裸地,对石漠化生态恢复具有重要意义。阔叶林是喀斯特地区残存的森林植被,物种多样性高,能为喀斯特退化生态系统提供种源,并作为生态恢复的模式生态系统。

本书是在王震洪教授指导下对这些研究工作进行的总结,希望对云贵高原典型陆地生态系统的认识有促进作用。第一章由王震洪编写;第二章由杨立美编写;第三章由周自宗编写;第四章由袁莉编写;第五章由徐琬莹编写;第六章由廖重刚编写;第七章由杨成波编写。全书分章节完成后由王震洪统稿。

王震洪

2010年10月25日

目 录

序

前言

第一章 半湿润常绿阔叶林次生演替阶段物种多样性格局、维持与水土保持功能	1
1.1 研究意义	2
1.2 生物多样性、维持、生态系统功能研究现状	3
1.3 生物多样性格局、维持及生态系统功能研究需要关注的问题	7
1.4 半湿润常绿阔叶林次生演替阶段物种多样性格局	9
1.5 植物多样性与群落结构特征指标间关系及维持条件.....	33
1.6 半湿润常绿阔叶林不同次生演替阶段树冠水文生态及其与物种多样性的 关系.....	52
1.7 半湿润常绿阔叶林不同次生演替阶段水土保持功能及其与植物多样性的 关系.....	62
参考文献	70
第二章 贵州喀斯特灌丛植物多样性及其对影响因子的响应	75
2.1 研究意义.....	75
2.2 国内外研究现状.....	76
2.3 本研究关注的问题.....	78
2.4 喀斯特灌丛植物群落多样性.....	79
2.5 喀斯特灌丛物种多样性.....	90
2.6 喀斯特灌丛群落物种多样性对影响因子的响应	104
2.7 讨论	112
参考文献.....	115
第三章 贵州垂直地带三种植物叶特征变化及其相关因子研究	118
3.1 研究意义	118
3.2 国内外研究进展	120
3.3 本研究关注的问题	122
3.4 不同海拔梯度三种植物叶片特征变化	123
3.5 环境因子与叶片特征之间的关系	136
3.6 植物群落数量特征及其与叶片特征之间的关系	142
3.7 讨论	150
参考文献.....	152
第四章 贵州中部喀斯特中度石漠化山地阔叶林次生演替系列土壤种子库研究	155
4.1 研究意义	155

4.2	国内外研究现状	157
4.3	黔中喀斯特中度石漠化山地阔叶林次生演替系列群落特征	164
4.4	黔中喀斯特中度石漠化山地阔叶林次生演替系列土壤种子库特征	177
4.5	黔中喀斯特中度石漠化山地阔叶林次生演替系列阶段幼苗库特征	187
4.6	讨论	189
	参考文献	192
第五章	基于模型的喀斯特阔叶林主要树种叶分解速率研究	200
5.1	研究意义	201
5.2	国内外研究进展	203
5.3	本研究关注的问题及研究的技术路线	208
5.4	典型树种叶片凋落物分解季节动态	210
5.5	典型树种年分解速率与化学质量指标间关系及预测模型	215
5.6	阔叶林 96 个树种叶片凋落物年分解速率的预测	238
5.7	讨论	245
	参考文献	249
第六章	喀斯特阔叶林植物形态特征对降雨截留-动能的影响	253
6.1	研究意义	254
6.2	国内外研究现状	255
6.3	植物形态特征对枝叶吸附水效应的影响	257
6.4	植物形态特征对降雨动能的影响	273
6.5	讨论	291
	参考文献	294
第七章	人工模拟降雨条件下喀斯特中度石漠化灌丛水土流失研究	297
7.1	研究意义	297
7.2	国内外研究现状	298
7.3	本研究关注的问题	300
7.4	研究方法	301
7.5	模拟降雨条件下中度石漠化灌丛产流规律	304
7.6	模拟降雨条件下中度石漠化灌丛产沙规律	308
7.7	贵州喀斯特中度石漠化灌丛生态系统土壤入渗规律研究	309
7.8	模拟降雨条件下中度石漠化灌丛径流中养分流失规律	312
7.9	讨论	318
	参考文献	320
	致谢	323

第一章 半湿润常绿阔叶林次生演替阶段物种多样性格局、维持与水土保持功能

摘 要 针对植物多样性格局、维持和生态系统功能问题,选择半湿润常绿阔叶林不同次生演替阶段为材料,采用定位观测和实验室分析技术,纵向研究植物多样性特征,以及这种特征维持的现代生态条件和多样性对水土保持功能的影响。研究得出如下结果:①半湿润常绿阔叶林不同次生演替阶段的乔木层、灌木层和草本层植物种丰富度呈梯度变化,根据这些变化可以分析多样性梯度变化下多样性维持的现代生态条件及其与土壤保持功能的关系。②在群落演替过程中,每个演替阶段,群落内个体累积数、个体密度、植被覆盖度随物种数的增加而增大,个体平均高度则减小。这些结果显示了植物多样性维持的群落结构特征。③通过多样性维持因子与植物种丰富度相关分析、主成分分析,乔、灌、草三层物种多样性维持因子中,反映群落层次优势程度的指标具有最高的负荷量。在乔木层,草本植物地上现存量、草本层基面积所占负荷量最大;在灌木层,乔木层胸高断面积、乔木层地上部分现存量、草本层地上部分现存量所占负荷量最大;在草本层,乔木层胸高断面积、乔木层投影面积、乔木层个体密度所占负荷量最大。认为不同生活型植物间的相互影响是半湿润常绿阔叶林不同次生演替阶段植物物种多样性维持的主导变量。④提出用临界截留降雨量和吸附水量评价不同森林截留降雨能力,并用不同演替截留-干流率的实测确定了几种演替阶段的临界截留降雨量。植物枝叶吸附水的测定明晰了树木截留降雨的植物学基础。小叶非革质化、叶面粗糙、有表皮毛、叶子含水量低的植物叶对雨水具有最大的生物量鲜重吸附率。一次降雨湿透枝叶后,云南松窄叶石栎竹叶草群落(APLO)、滇清风滇油杉杜氏地丁群落(ACKV)具有最大的吸附水量。⑤在演替阶段间,随着物种数的增加,群落截留降雨、地表径流量、土壤侵蚀量、总磷淋失量不断减少,增强了土壤的保持功能及稳定性。认为物种丰富度增加,提高了地面覆盖,形成多层次结构,增大了拦截降雨面积,使群落中吸附水功能强的植物存在的机会增加,减少了穿透降雨形成的机会,增加了蒸发。多样性增加了水吸附功能群作用、根促渗作用,减少了地表径流。植物多样性通过增加群落复杂性、地面覆盖、地下根系密度,削弱雨滴溅蚀、沟蚀,抑制土壤侵蚀和总磷流失。土壤保持是生态系统的重要功能,直接影响着生态系统生产力、生态系统持续性,并进一步影响其他生态系统服务。笔者的研究表明植物多样性能导致土壤保持功能,因此,研究工作迂回地支持了“植物多样性—土壤保持功能—生态系统生产力”这一关系,同时也支持了多样性-持续性假说。研究工作建立了一个与物种丰富度相关的生态系统恢复评价模型和定性指标定量化的分析方法,提出演替延搁、物种承载力、临界种群等概念,以解释演替和物种多样性。

关键词 半湿润常绿阔叶林; 次生演替; 植物种多样性; 维持条件; 树冠水文生态; 地表径流; 土壤侵蚀; 生态系统持续性

1.1 研究意义

地球最显著的特征是具有生命，生命的最显著特征是多样性 (Tilman, 2000)。但是，一个世纪以来，全球人口急剧增长对生态系统的各种干扰胁迫已成为全球性问题，导致了生态系统退化 (Naeem et al., 1994, 1997; Pimm et al., 1995)。生物多样性在景观、生态系统、物种和基因水平不断下降，生命的最显著特征正在丧失 (Levine, 2000)。生物多样性变化，从漫长的进化角度本应是一种自然历史的动态过程，但在人类的干扰下，这种变化速度太快，绝大部分物种在人类还没有机会认识和利用前就已经灭绝了 (Levine, 2000)。许多物种在寻找着自己的避难所而处在濒临灭绝的边缘。从全球范围看，即使以当前灭绝的最低速度估计，可能有一半的物种在 100 年内消失，其绝对数量是过去 35 亿年地球 5 次大规模灭绝的总和 (Pimm et al., 1995)。我国是世界生物多样性最高的国家之一，但已有 15%~20% 的动植物种受到灭绝的威胁，高于世界 10%~15% 的平均水平。

生物多样性的快速下降，带来了一系列生态环境问题。第一，导致遗传资源无法弥补的损失，许多经过漫长地质年代形成的优秀遗传资源没有被利用就丢失了。第二，生物多样性是生态系统功能和服务的基石，生物多样性下降将导致支撑社会经济、文化和政治的生态系统功能和服务严重受损。第三，生物多样性下降是自然历史和社会历史的倒退。因此，生态学家一直把生物多样性格局、维持和生态系统功能作为生态学的核心问题研究。生态学家认为，在地球上大部分生态系统已被历史人类干扰和破坏的条件下，干扰轻微的关键生态系统对遏制生物多样性下降、提供生态系统服务具有重要的作用 (Pimm et al., 1995)。在全球尺度上，生态学家知道人类总是按自己的意愿改变生态系统土地利用方式，使景观破碎化和生态系统结构简单化，生物种群和群落被分割，物种赖以生存的群落环境被破坏是导致全球动植物多样性快速下降的根本原因 (Daily, 1995)。但是对于许多区域水平上的关键生态系统，仍然不十分了解已经受干扰并且干扰仍然继续的条件下，生态系统生物多样性格局对应的维持机制和功能。在多样性下降势头还没有被遏制的形势下，关键生态系统多样性格局、维持和功能的研究及它们之间的数量化关系对开展创新性生态系统管理是十分迫切的。

在我国，半湿润常绿阔叶林就是在云贵高原上的这种关键生态系统，它位于四川南部到云南南部，贵州和广西西部到云南西部的一个弧形区域，面积约 30 万 km²。长江蜿蜒地从这个区域流过，是中国西南地带性森林植被类型。根据有关资料，在半湿润常绿阔叶林分布区，有种子植物 8000 多种，森林生物量可达到 300~600t/hm²，林地土壤侵蚀一般低于 300t/km² (吴征镒等, 1987; 蒋有绪, 1996; 冯宗炜等, 1999)。该植被具有良好的生物多样性保护、生产力维持和土壤保持功能，为该区 and 周边地区提供着良好的生态系统服务。20 世纪 50~70 年代大面积的地带性植被被干扰和破坏，形成大面积的荒山、坡耕地和次生植被，使生态系统功能受到不同程度的损害。一个最典型的例子是该区向长江流域输送的泥沙，占了整个流域泥沙输送量 (16 亿吨) 的 1/3。水土流失导致土壤退化，江河淤积，植被生产力和 CO₂ 固定能力下降。

半湿润常绿阔叶林生态系统被干扰和破坏主要由不合理的经济发展模式和人口增长驱动。干扰和破坏的主要方式是 20 世纪 50 年代末大面积砍伐森林发展炼铁业、60~70 年代开荒发展农业和为解决群众的燃料问题长期频繁的森林砍伐，这些干扰方式导致了生态系统的不同退化形式。80 年代后，国家改变了经济发展的方式，环境保护和恢复政策得到了执行，半湿润常绿阔叶林生态系统得到不同程度的恢复。但是，在这个关键的生态系统中，目前还很少有系统的工作对植物多样性格局、维持和生态系统功能进行研究。而在中国，半湿润常绿阔叶林退化生态系统的恢复是环境保护和发展的重点，因为该退化生态系统恢复可大大减少三峡水库库区泥沙淤积，改善区域生态环境，提高植被固定 CO_2 的能力等。

1.2 生物多样性、维持、生态系统功能研究现状

1.2.1 生物多样性格局

生物多样性急剧下降，人类已开始广泛关注。20 世纪 50 年代以来，许多生态学研究涉及了不同尺度多样性格局的研究。从物种、基因、生态系统、景观水平，利用各种定量方法研究了全球生态系统可能蕴藏的基因、物种数和生态系统的多样性程度。例如，有人提出全球生态系统总基因蕴藏量为 10^9 个，有昆虫 3000 万种，真菌 160 万种（李博等，1999）。结合动植物区系、地理和群落学等方面的研究，开展特定生态系统编目多样性、区系成分多样性的研究。例如，蒋有绪等（2002）对海南岛热带林物种组成和区系组成多样性的研究；吴征镒（1995）对中国植物区系及组成的研究。利用各种多样性指数测定不同区域生态系统群落内、群落间和地区间物种多样性： α 、 β 、 γ 多样性，分析 α 、 β 、 γ 多样性格局、尺度变化特征和多样性测度模型的适合性（Whittaker, 1972）。通过物种的年龄、基因型、进化史、分类学上的意义及人类干扰、土地利用、生态学和生殖生物学特征，对某物种在所处地理群落中现实生物多样性等条件下的濒危状况进行基础性评级，以了解其灭绝的危险性及保护的可能性和策略（Mace and Lande, 1991）。通过调查不同地理区域和海洋深度的物种丰富度及极端环境和人类干扰条件下的物种丰富度，揭示物种多样性空间格局的梯度变化规律等（Scheiner, 1990）。

在这些研究中，利用各种多样性指数，描述和评价特定生态系统物种多样性，揭示多样性存在的状态及规律，是最具生命力的领域。阿略兴曾用某种植物群落中单位面积拥有的物种数，即种的饱和度（species saturation）或种的丰富度（species richness）来评述植物群落物种多样性特征（李博等，1999）。Whittaker（1972）提出植物物种多样性包括 α 、 β 、 γ 多样性。 α 多样性可以表达群落内植物种类数量及生物种类间相对多度，反映了群落内物种间通过竞争资源或利用同种生境种间共存的结果。 α 多样性的描述、评价和理解通常具有物种丰富度、物种在群落中的优势程度和物种分布均匀程度三个方面的内涵。描述和评价 α 多样性的数学公式有 300 多种，但最为常用的是 Margalef 指数、 α 多样性指数、Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数（蒋有绪等，2002；马克平，2005）。 β 多样性指数表达生物对异质性环境的反应，通常 β 多样性用群落间相似性指数或是同一地理区域内不同生境中生物物种的周转率表示，常用的指数有 Whit-

taker 指数、Cody 指数、Wilson 指数、Shmida 指数和 Bray-Curtis 指数等。 γ 多样性, 被确定为地理相互隔绝但彼此相邻的物种多样性, 同时也反映进化过程中的生物多样性 (Cody, 1975)。

1.2.2 生物多样性维持

20 世纪 90 年代, 国际 DIVERSITAS 研究计划中提出的植物多样性维持问题, 已成为生态学家研究的一个热点 (Abram, 1995), 其研究深度和广度正在不断拓展, 但其蕴藏的许多非常重要的理论问题仍有待探索。一定生境物种多样性的维持或存在, 目前认为是历史地理过程和现代生态过程作用的结果。蒋有绪等 (2002) 总结了历史地理作用过程, 主要有以下几种假说。①区系起源论。Raven、Crane 提出生物多样性高的区域 (如热带地区) 是世界植物起源的中心, 具有大量种 “源” (origin), 热带植物区系成分高的地理群落, 物种多样性高。②历史地理论。一些学者认为生物多样性高的原因在于历史地理的变迁。历史地理事件导致物种大规模灭绝的区域的物种多样性低。③经度、纬度论或环境资源论。随着经度、纬度变化, 水热条件或其他环境资源丰富程度、异质性是不同的。丰富的、异质性的环境资源有利于高的生物多样性 (Tilman, 1982)。④物种形成与物种绝灭论。许多学者认为, 热带植物多样性形成, 不仅与丰富的环境资源有关, 而且热带环境资源特征与热带的物种形成、灭绝及进化 (物种三过程) 是相互作用的关系, 即环境资源特征是通过三个物种过程影响生物多样性的 (Fisher, 1943; MacArthur and Wilson, 1967; Gentry, 1988)。

对于一定生境多样性维持的现代生态过程, 目前主要提出以下几种理论 (Wilson, 1988; 宋永昌, 2001)。①中度干扰论。在多样性维持中, 不少人强调干扰仍然是物种进化的动力, 认为人为或自然干扰在物种的进化中起着重要作用, 中度干扰在不同尺度上导致高的物种多样性。②生产力-多样性理论。在 Abram (1995) 关于生物多样性与生产力关系的讨论中, 初级生产力将使能量金字塔的底座变宽, 使生态系统食物链具有较高的物质和能量基础, 使生态系统能负荷更多的物种。③竞争假说。在热带地区, 因为各种耐寒力差的种群也可生存, 不同生物共存使物种具有极大的竞争压力, 多数物种只能以低密度个体协同存在, 物种在进化中形成比其他地区更狭的生态位, 因而生态系统物种多样性很高 (Goldwasser and Roughgarden, 1993)。④时间假说。Rosenzweig (1995) 认为, 生物多样性与时间、空间及无维度梯度 (dimensionless) 有关。时间尺度包括生态时间尺度和进化时间尺度两个方面。随着时间的推移, 植物群落物种多样性是不断发展的, 其机制可用演替的促进模型来解释。⑤资源限制假说。在热带森林中, 植物的高度多样性可能是由于土壤营养物质的快速循环和淋溶, 土壤中各种营养物质含量低, 无法支撑优势种发展, 形成丰富的多物种共存格局。⑥动物受粉者假说。在热带潮湿地区, 风的传粉效率是很低的。大多数植物通过动物传粉, 使植物种群生殖隔离的概率增大, 促进物种的分化, 形成丰富的物种共存。

1.2.3 生态系统功能

植物多样性与生态系统功能研究主要关注一定植物物种多样性条件下初级生产力、生物量、物质循环过程, 并进一步论述多样性条件下生态系统的持续性和稳定性问题。

植物多样性与初级生产力关系, 在 100 年前, Darwin 在其巨著《物种起源》中就指出, “假若在一个小区上种植一种草本植物, 而在相似的小区上种植几种属的草本植物, 后者可能收获比前者多的植物和干草, 这已经被实验所证实了”, “……在许多自然的环境中, 最大的生命的量可能由生命的巨大多样性来支撑的法则已经被观察到” (Kareiva, 1996)。尽管不知道他指的是什么实验, 但从中可以看出, 他指的是植物多样性和生产力的关系。20 世纪 50 年代, 基于资源利用的种间差异及植物多样性能导致植物群落充分利用有限资源, 并因此实现高的生产力的相关研究, 生态学家提出了多样性-生产力假说。Andy Hector 等生态学家在欧洲 8 个国家开展实验研究, 通过建立物种数达 32 个的物种梯度, 研究生产力随物种丰富度的变化的关系, 结果显示生态系统生产力上升与多样性是同步效应, 支持多样性-生产力假说 (Hector et al., 2000; Hector, 1999)。与该假说相联系, 在多样性高的生态系统中, 由于植物高的养分获取、固定和吸收功能, 营养物质淋溶减少, 植物多样性维持了强的营养供给能力和生产力, 使生态系统结构和功能具有持续稳定的能力, 即多样性-生态系统持续性假说 (Elton, 1958; Tilman et al., 1996b)。Naeem 在英国 Silwood Park 构建具有生产者、消费者和分解者, 多样性梯度变化的生态系统, 测定不同多样性水平下初级生产力、群落呼吸、枯落物分解、氮和磷有效态营养的保存、土壤水分保持、植被覆盖状况等指标, 结果表明, 物种丰富度的降低, 将导致生态系统初级生产力和 CO_2 固定功能下降, 抵抗不良环境的能力变弱 (Naeem et al., 1994; Kareiva, 1996; Wilsey and Potvin, 2000; Chapin et al., 1985; Flaherty, 1969)。Tilman 等及其领导的研究小组在 Cedar Creek 选择不同时期撂荒的草地, 比较不同物种丰富度条件初级生产力及生态系统对干旱的抵抗力, 发现物种越丰富, 生态系统抗干旱能力越强, 第一生产力越高 (Tilman and Downing, 1994; Kareiva, 1996; Tilman et al., 1996b)。对草地生态系统功能群多样性与生态系统过程关系研究表明, 生态系统植物种多样性、功能群多样性和功能群构成差异性对生态系统过程具有明显的决定作用, 功能群构成差异性对生态过程的作用大于生态系统物种多样性和功能群多样性 (Tilman et al., 1997; Tilman et al., 1996b)。这些结论都支持多样性-生产力和多样性-生态系统持续性假说。

然而, Wardle 等 (1997) 发现生态系统过程, 包括微生物生物量、枯落物凋落量、枯落物分解速率、氮矿化等指标与生物多样性呈负相关; 生态系统生产力与植物枯落物和土壤的长期作用过程有关, 而不是与植物多样性有关。Grime (1997) 针对“生物多样性导致优越的生态系统功能”的观点, 提出了反对意见, 认为自然的生态系统获得的资料明显与人工生态系统研究结果相矛盾, 生态系统过程主要由组成系统的生物成分的功能特征决定, 生态系统中优势植物的生物学特征控制着生态系统生产力和生物化学过程, 而不是与生态系统的物种丰富度有关; 生态系统物种数越多, 生产力越高是因为高多样性的生态系统导致高生产力物种的机会增大, 最终导致整个生态系统生产力比较高 (Hooper and Vitousek, 1997)。

土壤保持或水土保持是 17 个主要生态系统功能之一 (Costanza et al., 1997)。Tilman 和 Downing (1994) 对不同植物多样性样地根区的可利用 NO_3^- 、 NH_4^+ 进行测定发现, 植物多样性越高, 根区可利用 NO_3^- 、 NH_4^+ 的浓度越低, 推测高的多样性可能导致低的氮淋洗率, 这可能促进了营养循环和土壤肥力的持续性, 但没有直接的营养物质淋

溶测定数据。王震洪等(2006)研究了半湿润常绿阔叶林不同次生演替阶段物种多样性与地表径流、土壤侵蚀的关系,发现随着植物多样性的增加,地表径流发生的频率、径流量、土壤侵蚀不断下降,地表径流与土壤侵蚀方差、变异系数不断减小,表明多样性能导致土壤侵蚀功能稳定性增强。但总体来看,植物多样性与水土流失关系的研究资料很少。因为生态系统土壤侵蚀与生态系统物质循环、土壤营养的供给能力有关,可以验证生态系统多样性与持续性、生产力的关系,研究水土流失过程与多样性的直接关系是十分重要的,同时也是多样性-生态系统功能研究的最好环节。对于不同植被类型的水文生态效应研究,国内外都研究得比较多,研究的领域主要是降雨量再分配的树冠水文、地表径流过程等(刘世荣,1996)。蒋有绪(1996)、刘文耀等(1991)、刘世荣(1996)等在中国森林结构与功能规律研究中,比较系统地总结了不同地带性森林树冠水文生态作用,对降雨的再分配过程与降雨量间的关系及模型做了深入的分析。刘文耀(1991)、周跃(1999)曾对云南省常绿阔叶林和云南松林降雨树冠截留、干流和穿透降雨规律做过深入研究。研究方法一般是采用螺旋槽沟技术。从研究结果看,不同森林树冠截留降雨量是不同的,其范围为降雨量的10%~70%,干流所占降雨量的比例较低,一般仅占0.5%~3%,穿透降雨一般为30%~70%。降雨量与树冠截留量的关系一般随降雨量的增加,截留量不断增加,但树冠截留率却不断下降。截留量与降雨量间一般表现出直线和幂函数关系。

对地表径流的研究,由于研究尺度不同,可以将其分成三种。第一种方法是以小流域为单位对比不同流域的水文生态效应。瑞士 Engler 在 Emmenl 对比森林流域与牧草流域水文状况就属这种类型,后被世界各国的研究者广泛采用(Kirkby, 1978)。我国从20世纪60年代开始也开展了森林水文生态作用的集水区研究(马雪华,1987)。流域面积从几平方公里到几千平方公里,研究内容主要探讨森林覆盖率变化与流域径流量变化的关系,其中包括植被盖度变化对年径流量及其季节分配、洪水量、洪水过程、径流组合变化等方面。刘世荣等(1996)对我国森林水文生态作用集水区研究做了比较全面细致的总结和对比,这种研究方法常常上升到大流域尺度,研究流域系统在不同干扰条件下,江河中下游的河川水量变化,并建立水文模型,预测洪水及多年河川径流量,为水资源的合理调配提供依据。第二种方法是利用标准径流小区技术并结合生态定位观测,研究不同植被、土壤、坡度等条件与地表径流的关系,以分析植被过程对径流形成的调控效应、土壤物理化学性质变化对径流过程的影响等(Morgan, 1996)。这种方法常常和土壤侵蚀结合,通过研究,获得不同生态系统径流和土壤侵蚀量对应的植被、土壤参数,用于水土流失的预测。自70年代以来,以美国 Hubbard Brook 为代表的长期生态定位站,开展了生态系统对大尺度干扰的反应,其中包括植被、土壤、河流化学和生物地球化学过程、水文过程、动物及微生物等诸多方面,为系统认识森林水文生态作用过程、制订合理的森林经营措施提供科学依据,这种研究过程代表着当今研究的主流(Likens and Borman, 1995)。第三种方法是利用模拟降雨装置,模拟不同降雨条件地表径流的过程和径流中物质输出的关系。这种方法能控制影响径流过程的各种条件,解决上述两种方法常常无法控制径流影响条件的问题,以揭示径流过程机制,并使影响径流过程的各种条件定量化,建立起比较精细的模型系统。

1.3 生物多样性格局、维持及生态系统功能研究需要关注的问题

1992年,在里约热内卢召开的联合国环境与发展大会上,各国签署了具有里程碑意义的《生物多样性公约》,以约束各国在生物多样性保护及利用方面的行为。国际生物科学联盟(IUBS)在1991年第24次全体会议上,提出了“多样性的生态系统功能”研究项目。1994年,美国植物分类学家学会、系统生物学学会等组织为加强系统学及其生物多样性的研究,提出了“系统学议程2000”。后来,环境问题科学委员会(SCOPE)和联合国教科文组织(UNESCO)等国际组织加入进来,共同提出了DIVERSITAS行动计划。各国政府也针对本国的生物多样性现状实施了研究和保护计划(陈灵芝和钱迎倩,1997)。这些研究及行动计划从生物多样性起源、维持和变化,多样性的监测和技术,多样性的生态系统功能和生态系统服务,多样性的保护、恢复和持续利用等方面开展广泛的研究工作,在生物多样性现状和多样性变化的监测技术方面取得了较大的进展。生态学家通过全球范围内第一手资料的收集,对不同生态系统植物多样性格局已有相当程度的了解,并建立了较完整的理论体系。但对于不同生态系统植物物种多样性格局的维持,包括历史地理和各种现代生态过程对多样性格局形成、维持的作用,尽管已经做了大量的研究工作,但还是有许多生态系统影响植物多样性的动力学过程没有形成完整的理论体系。植物物种多样性与生态系统功能关系研究,由于研究结果在不同生态学家和生态系统间存在不一致,长期处于争论之中,并形成两个不同的学派,一个学派以美国的David Tilman和英国的John Lawton为代表,他们认为一个生态系统确实因为其内部物种多样性的降低而导致生产力下降,并影响到其他生态系统功能;另一个学派以美国的Michael Huston、英国的Phil Grime和新西兰的David Wardle为代表,他们认为,植物多样性对生产力没有明显的直接作用,生物多样性的作用是抽样误差或效应,或者是多样性条件下功能优势种的作用。对于植物多样性与水土流失过程的关系研究,国内外资料较少。植物多样性与土壤保持功能关系的研究,对证明植物多样性与生产力之间的关系具有间接意义,因为在多样性-生产力直接关系研究已陷入僵局的情况下,水土流失在不同尺度上导致土地生产力下降已是一个不争的事实(Morgan,1996)。假若能证明植物多样性能导致土壤保持功能,并维持生态系统土壤营养的持续性,那么就可以以迂回的方式证明植物多样性-生产力关系。

进一步总结国内外有关研究工作,这个领域还存在下列问题需要关注。①植物多样性格局、维持、生态系统功能三个方面的研究一般是分别研究,所得结论是在不同生态系统资料收集分析基础上的整合。在一个局域生态系统,从物种多样性评价着手,分析多样性格局;从多样性维持的群落结构和环境因子调查着手,分析多样性维持条件;从生态系统水文过程观测着手,分析植物多样性的生态系统功能,将物种多样性格局、维持条件和生态系统功能纵向地结合起来研究的例子很少。在目前多样性危机加剧的时刻,需要整体的、系统的资料和可互相支持的研究工作,以便完善多样性科学的理论体系。②对于植物多样性格局方面的研究,从基因、物种和生态系统及景观水平,对各种生态系统植物多样性水平进行评价,揭示 α 、 β 、 γ 多样性变化特征,特定地区植物种编

目多样性、区系成分多样性状况；通过一定的评价指标，对特定物种濒危状况进行评价，以确定灭绝的危险性；通过国内外现成资料的分析，揭示不同地区或全球物种多样性空间格局规律等的研究较多，而就一个局域生态系统物种多样性呈梯度变化条件下内在的多样性的群落结构特征，诸如多样性的群落垂直结构特征、多样性的植物个体数量及累积特征、多样性的植物个体密度特征、多样性的群落盖度特征等很少有人关注，而这些方面的了解可以深化对植物多样性存在状态的认识，为多样性的生态系统功能研究提供群落学证据。③对物种多样性维持研究，大量工作关注于历史地理、多样性起源中心、大规模灭绝事件、大区域多样性梯度形成的环境资源变量对多样性格局形成的作用。而在相同历史地理、多样性起源、古代灭绝事件和同—经度、纬度环境资源一致的条件下，即多样性形成的历史地理作用一致的条件下，局域生态系统物种多样性梯度形成的群落条件等现代生态过程研究很少。然而，后者是现实植物多样性保护最直接的理论基础，因为现代生态过程对多样性的作用与多样性形成的历史地理过程比较在很大程度上是人类可控或可影响的过程。由于目前物种灭绝速度已被证明是任何历史事件无法相比的，了解植物多样性梯度维持的现代生态作用及规律对物种多样性的恢复就显得十分重要。已有的研究多数是针对某因子的作用过程进行纵向研究，不同学者研究的着重点不同，因而，就存在多样性维持的一个因子一个学说的局面，好像所有学说都能解释多样性维持，而在特定生态系统，不知道哪种因子是多样性维持的主导因子或重要因子，因此，有必要在相同多样性维持的历史地理作用过程平台上，研究多样性维持的现代生态条件，筛选主导效应变量。④生态系统水文生态功能及其与植物物种多样性的关系研究，在森林树冠水文生态方面，尽管研究较多，研究结论也很统一，但目前的研究突出不同森林的树冠水文生态功能及与降雨间关系的机制研究，植物的形态特征、物种多样性差异对截留降雨的影响没有引起足够的关注。降雨量、降雨强度对截留量的影响仅仅是截留的外部机制，而植物及植物群落对相同降雨条件的截留调控对整个截留过程也起着重要作用，这一过程可以说是截留过程的内部机制，因此，要完整地阐明树冠水文生态过程的机制，必须对植物群落结构，如植物的形态特征、植物多样性等与截留降雨的关系进行深入分析。植物多样性的生态系统功能研究，目前还没有统一结论，其症结在于多样性与生态系统功能间没有找到确凿的作用证据。由于水土保持功能与生态系统物质循环过程相联系，生态系统物质循环过程是生态系统持续性、生产力的基础，通过植物多样性与土壤保持功能关系的研究，可以为多样性的生态系统功能收集更多的资料，以期找到土壤保持功能与多样性间关系的证据，综合分析多样性对生态系统功能的作用。

针对这些问题，在云南中部牟定县飒马场选择因不同干扰历史和恢复方式形成的次生演替阶段，以云南松林、云南松针混交林、灌草丛、常绿阔叶林、桉树人工阔叶混交林为研究对象。这些演替阶段从目前积累的资料看，是半湿润常绿阔叶林不同次生演替阶段（姜汉桥，1984；吴征镒等，1987；吴征镒，1995）。每一演替阶段，由于演替时间不同，根据植物多样性时间假说，物种丰富度和群落结构因子应是呈梯度变化的（Ricklefs, 2008）。通过一定面积和样方数的植被调查，获得每一演替阶段中物种数、个体数、高度、植被覆盖参数等群落数量特征资料，评价物种多样性及与物种多样性相关的恢复特征，分析物种丰富度梯度变化和群落结构因子变化的互动关系，阐明半湿润