

皖南次生马尾松林自然演替进程中的群落动态*

李伟立¹ 余倩¹ 郭雪艳¹ 达良俊^{1,2,3**}

(¹华东师范大学环境科学系, 上海 200241; ²浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114; 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200241)

摘要 本研究采用空间替代时间的方法, 在安徽牯牛降自然保护区以恢复 10、20~30 和 50 a 以上的马尾松(*Pinus massoniana*) 林为研究对象, 对不同恢复时期群落的物种组成、群落结构、生境因子等进行调查, 探明马尾松林演替过程中群落结构变化的动态格局及演替进程中土壤的响应。结果表明: (1) 随着演替进程, 植物群落物种丰富度逐渐降低, Shannon 多样性指数整体呈上升趋势, 林冠层落叶树种优势度下降, 常绿树种增加。(2) 马尾松的径级分布在 3 个群落中均属单峰型, 甜槠(*Castanopsis eyrei*) 的径级分布则由 L 字型变为逆 J 型, 其他常绿灌木也呈现出良好的增长趋势。(3) 随着演替时间的延长, 土壤全 N 和有机质含量呈上升趋势, pH 值表现为下降趋势, 土壤肥力随恢复进程而逐渐上升。

关键词 马尾松林; 常绿阔叶林; 演替; 土壤响应

中图分类号 Q145 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2014)8-1997-08

Community dynamics in different successional stages of secondary *Pinus massoniana* forest in south Anhui Province. LI Wei-li¹, YU Qian¹, GUO Xue-yan¹, DA Liang-jun^{1,2,3**} (¹Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200241, China; ²Tiantong Forest Ecosystem National Research Station, Ningbo 315114, Zhejiang, China; ³Shanghai Key Laboratory for Ecology of Urbanization Process and Eco-restoration, Shanghai 200241, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(8): 1997–2004.

Abstract: To explore successional dynamics of community structure and associated soil response within *Pinus massoniana* forests, species composition, community structure and habitat properties were determined among three forests differing in restoration stages (*i. e.*, 10, 20–30 and 50 a) in Guniujiang Nature Reserve in Anhui Province, by using a space-for-time substitution approach. The results showed that 1) with the succession, the species richness decreased, but the Shannon diversity index increased. The dominance of deciduous trees declined, but the dominance of evergreen trees progressed in the canopy layer; 2) The distribution of diameter size followed the unimodal type for *P. massoniana* across the three successional stages, but changed from L to inverse-J type for *Castanopsis eyrei* through forest succession; evergreen shrubs exhibited good performance in growth; 3) With the forest succession, soil total nitrogen and organic matter contents increased, and soil fertility increased gradually, while the pH value decreased.

Key words: *Pinus massoniana* forest; evergreen broadleaved forest; succession; soil response.

针叶林是常绿阔叶林次生演替过程中重要的前期阶段(达良俊等, 2004; 宋永昌和陈小勇, 2007)。次生马尾松林作为其中最常见的群落, 广泛分布于我国常绿阔叶林区, 同时也是我国亚热带东部湿润地区典型的针叶乡土树种, 分布于江苏、浙江、安徽、河南、江西、广东、广西、云南、福建、湖南、湖北、四

川、贵州、陕西等 14 省(区), 目前马尾松林的面积占全国针叶林的首位, 是我国东部及南方最具代表性的森林类型之一(肖祥希, 2000)。常绿阔叶林遭受破坏、形成裸地后, 马尾松以其适应性强、耐干旱瘠薄的优势, 成为最先侵入的优势木本植物, 逐渐形成次生马尾松林, 它对改善次生裸地生境, 促进物种更替, 推动次生演替的前期进程具有显著作用(宋永昌和陈小勇, 2007)。

物种多样性特征及其土壤特性是退化生态系统

* 国家自然科学基金面上项目(40971041)和上海市科技兴农重点攻关项目(沪农科攻字(2011)第1-6号)资助。

** 通讯作者 E-mail: ljda@des.ecnu.edu.cn

收稿日期: 2014-03-19 接受日期: 2014-05-09

恢复的重要表征,森林恢复意味着一种植被类型向另一种植被类型的不断转化(程瑞梅,2010)。土壤是植物生长与发育的营养库,因此土壤的肥力状况可直接影响植物的生长与发育,同时植物在生长与发育过程中根系分泌物和枯枝落叶形成的腐殖质会改善土壤的环境条件,从而会影响许多植被的恢复过程(张庆费等,1999)。张全发等(1990)研究发现,在群落演替的前期,以土壤性质的内因动态演替为主,土壤性质影响着植被的变化,同时也因植被的变化而发生改变,植物群落与土壤间这种彼此影响相互促进的作用是植被恢复演替的动力。

本文选择中亚热带北缘的安徽牯牛降自然保护区为研究区域,以空间代替时间的方法,研究本区域不同恢复时期马尾松林的物种组成、群落结构及土壤养分,旨在揭示马尾松林向常绿阔叶林的演替动态及其机制,为进一步保护和恢复常绿阔叶林的理论与实践提供参考。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于安徽省南部牯牛降国家级自然保护区(117°20'E—117°37'E,30°00'N—30°14'N)祁门县境内。该保护区地处中亚热带北缘,年平均气温9.2~16.0℃,年平均降水量1600~1700mm,3—8月为雨季,年平均相对湿度79%~81%。低山地区土壤多为山地黄红壤。地带性植被为常绿阔叶林(韩也良,1990)。

1.2 样地设置与植被调查

2011年4—12月,选择恢复10、20~30和50a的次生马尾松林;在每一恢复期,设置2个20m×20m的样方,并确保无地形差异。根据群落垂直结构的具体情况目测分层,针对每层记录其高度及整体盖度,并对每层中的植物种类分别记录其多盖度以及生长情况。对每个样方内木本植物进行每木调查,鉴别种类,对高度≥1.5m的个体测定高度(H,m)和胸径(DBH,cm);对高度<1.5m的个体仅测定高度(H,m);对林下草本及藤本植物,采用法瑞学派调查法鉴定种类并记录,同时分别记录各种类在该群落内最大高度及多盖度等级(表1,表2)。多盖度综合级的计量用Braun-Blanquet推荐的目测估计(宋永昌,2003),同时记录样方的海拔、坡向、坡度、坡位、土壤等环境因子。

1.3 土壤养分测定

2011年10—12月,在每个样方内,采用梅花布

表1 物种组成(H>1.5 m)及相对优势度
Table 1 Relative dominance of woody plants(H>1.5 m) in plots

层次	生活型	物种名称	初期	中期	后期		
乔木层 (≥8 m)	常绿针叶乔木	马尾松	100*	90.6*	50.2*		
		杉木			10.4		
		落叶阔叶乔木	枫香		5.8		
			白栎		1.3		
			黄檀			0.6	
	常绿阔叶乔木	甜槠			2.3	38.0*	
		石栎				0.8	
		合计	100	100	100		
		灌木层 (1.5~8 m)	常绿针叶乔木	杉木			10.5*
			落叶阔叶乔木	枫香	18.9*	6.3	
	木蜡树			5.3*			
	甜槠			0.3	1.3	22.5*	
	白栎				10.3*		
	落叶阔叶灌木	石栎				5.2*	
		黄檀	3.6				
短柄枹		3.5					
化香		0.9					
山樱花		0.2	1.8				
野漆			2				
拟赤杨			0.1	0.1			
南酸枣			<0.1				
长叶石栎					3.2		
常绿阔叶灌木		盐肤木	17.3*	1.7			
		山胡椒	7.3*	41.3*			
		野桐	2.4				
		山僵	2.1				
		白檀	0.9				
		野鸭椿	0.9				
		映山红	0.9		3.9		
		赛山梅	0.8	0.2			
		胡颓子	0.4	<0.1			
		金钟花	0.4				
		豆腐柴	0.4				
		圆叶鼠李	0.3				
		檫木	16.2*	25.0*	1.1		
		隔药柃	9.6*	4.4	23.6*		
		厚皮香				9.5*	
		乌饭	2.6		0.4		
	老鼠矢	1.6	1.9	1.6			
	乌药	1.5		1.6			
	黄瑞木	1	0.3				
	苦槠	0.6					
	薄叶山矾	0.2					
	紫珠	0.1	<0.1				
	米饭	<0.1	1.6	1.4			
	杨梅		0.1				
	亮叶冬青		<0.1				
山矾		1.7	<0.1				
油茶			3.7				
马银花			3.5				
赤楠			1.7				
天竺桂			1				
青冈			0.9				
矩形叶鼠刺			0.8				
杨桐			0.7				
细枝柃			0.6				
红楠			0.3				
石斑木			0.3				
细叶香桂			0.3				
刺叶桂樱			0.1				
杨梅叶蚊母树			<0.1				
合计		100	100	100			

* 物种为群落优势种。

表 2 群落调查记录的木本植物名录
Table 2 Woody plants in plots

植物名称	拉丁名	科	属	生活型
黄瑞木	<i>Adinandra millettii</i>	山茶科	杨桐属	常绿阔叶灌木
山合欢	<i>Albizia kalkora</i>	豆科	合欢属	落叶阔叶乔木
拟赤杨	<i>Alniphyllum fortunei</i>	安息香科	拟赤杨属	落叶阔叶乔木
朱砂根	<i>Ardisia crenata</i>	紫金牛科	紫金牛属	常绿阔叶灌木
紫金牛	<i>Ardisia japonica</i>	紫金牛科	紫金牛属	常绿阔叶灌木
安徽小檗	<i>Berberis anhweiensis</i>	小檗科	小檗属	落叶阔叶灌木
构树	<i>Broussonetia papyrifera</i>	桑科	构属	落叶阔叶乔木
紫珠	<i>Callicarpa bodinieri</i>	马鞭草科	紫珠属	落叶阔叶灌木
连蕊茶	<i>Camellia cuspidata</i>	山茶科	山茶属	常绿阔叶灌木
油茶	<i>Camellia oleifera</i>	山茶科	山茶属	常绿阔叶灌木
茶	<i>Camellia sinensis</i>	山茶科	山茶属	常绿阔叶灌木
板栗	<i>Castanea mollissima</i>	壳斗科	栗属	落叶阔叶乔木
甜槠	<i>Castanopsis eyrei</i>	壳斗科	栲属	常绿阔叶乔木
苦槠	<i>Castanopsis sclerophylla</i>	壳斗科	栲属	常绿阔叶乔木
南酸枣	<i>Choerospondias axillaris</i>	漆树科	南酸枣属	落叶阔叶乔木
天竺桂	<i>Cinnamomum chekiangense</i>	樟科	樟属	常绿阔叶乔木
细叶香桂	<i>Cinnamomum subavenium</i>	樟科	樟属	常绿阔叶乔木
大青	<i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>	马鞭草科	大青属	落叶阔叶灌木
杨桐	<i>Cleyera japonica</i>	山茶科	红淡比属	常绿阔叶乔木
柘树	<i>Cudrania tricuspidata</i>	桑科	柘属	落叶阔叶乔木
杉木	<i>Cunninghamia lanceolata</i>	松科	杉木属	常绿针叶乔木
青冈	<i>Cyclobalanopsis glauca</i>	壳斗科	青冈属	常绿阔叶乔木
黄檀	<i>Dalbergia hupeana</i>	豆科	黄檀属	落叶阔叶乔木
野柿	<i>Diospyros kaki</i> var. <i>sylvestris</i>	柿科	柿属	落叶阔叶乔木
杨梅叶蚊母树	<i>Distylium myricoides</i>	金缕梅科	蚊母树属	常绿阔叶灌木
胡颓子	<i>Elaeagnus pungens</i>	胡颓子科	胡颓子属	常绿阔叶灌木
细枝柃	<i>Eurya loquaiana</i>	山茶科	柃属	常绿阔叶灌木
隔药柃	<i>Eurya muricata</i>	山茶科	柃属	常绿阔叶灌木
野鸭椿	<i>Euscaphis japonica</i>	省沽油科	野鸭椿属	落叶阔叶灌木
金钟花	<i>Forsythia viridissima</i>	木犀科	连翘属	落叶阔叶灌木
栀子	<i>Gardenia jasminoides</i>	茜草科	子属	常绿阔叶灌木
算盘子	<i>Glochidion puberum</i>	大戟科	算盘子属	落叶阔叶灌木
枸骨	<i>Ilex cornuta</i>	冬青科	冬青属	常绿阔叶灌木
铁冬青	<i>Ilex rotunda</i>	冬青科	冬青属	常绿阔叶乔木
亮叶冬青	<i>Ilex viridis</i>	冬青科	冬青属	常绿阔叶灌木
矩形叶鼠刺	<i>Itea chinensis</i>	虎耳草科	鼠刺属	常绿阔叶灌木
乌药	<i>Lindera aggregata</i>	樟科	山胡椒属	常绿阔叶灌木
山胡椒	<i>Lindera glauca</i>	樟科	山胡椒属	落叶阔叶灌木
绿叶甘橿	<i>Lindera neesiana</i>	樟科	山胡椒属	落叶阔叶灌木
山僵	<i>Lindera reflexa</i>	樟科	山胡椒属	落叶阔叶灌木
枫香	<i>Liquidambar formosana</i>	金缕梅科	枫香树属	落叶阔叶乔木
石栎	<i>Lithocarpus glaber</i>	壳斗科	石栎属	常绿阔叶乔木
长叶石栎	<i>Lithocarpus harlandii</i>	壳斗科	石栎属	常绿阔叶乔木
豹皮樟	<i>Litsea coreana</i> var. <i>sinensis</i>	樟科	木姜子属	常绿阔叶乔木
欆木	<i>Loropetalum chinensis</i>	金缕梅科	欆木属	常绿阔叶灌木
红楠	<i>Machilus thunbergii</i>	樟科	润楠属	常绿阔叶乔木
杜茎山	<i>Maesa japonica</i>	紫金牛科	杜茎山属	常绿阔叶灌木
白背叶	<i>Mallotus apeltus</i>	大戟科	野桐属	常绿阔叶灌木
野桐	<i>Mallotus tenuifolius</i>	大戟科	野桐属	落叶阔叶灌木

续表 2
Table 2 Continued

植物名称	拉丁名	科	属	生活型
杨梅	<i>Myrica rubra</i>	杨梅科	杨梅属	常绿阔叶乔木
浙江新木姜子	<i>Neolitsea aurata</i> var. <i>chekiangensis</i>	樟科	新木姜子属	常绿阔叶乔木
光叶石楠	<i>Photinia glabra</i>	蔷薇科	石楠属	常绿阔叶乔木
马尾松	<i>Pinus massoniana</i>	松科	松属	落叶针叶乔木
崖花海桐	<i>Pittosporum illicioides</i>	海桐花科	海桐花属	常绿阔叶灌木
化香	<i>Platycarya strobilacea</i>	胡桃科	化香属	落叶阔叶乔木
豆腐柴	<i>Premna microphylla</i>	马鞭草科	豆腐柴属	落叶阔叶灌木
山樱花	<i>Prunus serrulata</i>	蔷薇科	李属	落叶阔叶乔木
刺叶桂樱	<i>Prunus spinulosa</i>	蔷薇科	李属	常绿阔叶乔木
白栎	<i>Quercus fabri</i>	壳斗科	栎属	落叶阔叶乔木
短柄枹	<i>Quercus glandulifera</i> var. <i>brevipetiolata</i>	壳斗科	栎属	落叶阔叶乔木
石斑木	<i>Raphiolepis indica</i>	蔷薇科	石斑木属	常绿阔叶灌木
圆叶鼠李	<i>Rhamnus globosa</i>	鼠李科	鼠李属	落叶阔叶灌木
马银花	<i>Rhododendron ovatum</i>	杜鹃花科	杜鹃花属	常绿阔叶灌木
映山红	<i>Rhododendron simsii</i>	杜鹃花科	杜鹃花属	落叶阔叶灌木
盐肤木	<i>Rhus chinensis</i>	漆树科	盐肤木属	落叶阔叶灌木
华茶藨	<i>Ribes fasciculatum</i>	虎耳草科	茶藨子属	落叶阔叶灌木
乌桕	<i>Sapium sebiferum</i>	大戟科	乌桕属	落叶阔叶乔木
赛山梅	<i>Styrax confusus</i>	安息香科	安息香属	落叶阔叶灌木
薄叶山矾	<i>Symplocos anomala</i>	山矾科	山矾属	常绿阔叶乔木
白檀	<i>Symplocos paniculata</i>	山矾科	山矾属	落叶阔叶灌木
老鼠矢	<i>Symplocos stellaris</i>	山矾科	山矾属	常绿阔叶乔木
山矾	<i>Symplocos sumunita</i>	山矾科	山矾属	常绿阔叶灌木
赤楠	<i>Syzygium buxifolium</i>	桃金娘科	蒲桃属	常绿阔叶灌木
厚皮香	<i>Temstroemia gymnanthera</i>	山茶科	厚皮香属	常绿阔叶乔木
野漆	<i>Toxicodendron succedaneum</i>	漆树科	漆树属	落叶阔叶乔木
木蜡树	<i>Toxicodendron sylvestri</i>	漆树科	漆树属	落叶阔叶乔木
漆树	<i>Toxicodendron vernicifluum</i>	漆树科	漆树属	落叶阔叶乔木
榔榆	<i>Ulmus parvifolia</i>	榆科	榆属	落叶阔叶乔木
乌饭	<i>Vaccinium bracteatum</i>	杜鹃花科	乌饭树属	常绿阔叶灌木
米饭	<i>Vaccinium mandarinorum</i>	杜鹃花科	乌饭树属	常绿阔叶灌木
牡荆	<i>Vitex negundo</i> var. <i>cannabifolia</i>	马鞭草科	牡荆属	落叶阔叶灌木

参考《安徽植物志》和《浙江植物志》。

点法采集 0~20 和 20~40 cm 的土样,带回实验室,经风干、粉碎、过筛后,用酸度计(Mettler Toledo FE20)测定土壤 pH 值;采用标准凯氏法进行消解,使用流动注射分析仪(Skalar, Nethland)测定土壤总氮、总磷;采用重铬酸钾滴定法测定土壤有机质。

1.4 数据分析

1.4.1 优势种确定 将群落分成乔木层($H \geq 8$ m)和灌木层($8 \text{ m} > H > 1.5 \text{ m}$)。木本植物的相对优势度采用相对胸高断面面积的百分比值(relative basal area, RBA, %)表征。

各层次优势种由优势度分析法(Ohsawa, 1984; 达良俊等, 2004)确定。公式如下:

表3 不同演替阶段群落物种组成的生活型特征

Table 3 Species and life form composition in different successional stages

演替时间 (a)	常绿乔木	落叶乔木	常绿灌木	落叶灌木	草本	总计
10	6(7.8)	9(11.7)	12(15.6)	16(20.8)	34(44.1)	77(100)
20~30	7(9.9)	12(16.9)	15(21.1)	8(11.3)	29(40.8)	71(100)
>50	16(26.7)	6(10.0)	18(30.0)	6(10.0)	14(23.3)	60(100)

括号内数值表示该类型物种数占总物种的比例。

$$d = 1/N \left\{ \sum_{i \in T} (x_i - x)^2 + \sum_{j \in U} x_j^2 \right\}$$

式中 x_i 为前位树种 (top species, T) 的相对优势度值 (RD) x 为优势种 (dominant species) 数量确定的优势种理想百分比 (ideal percentage share) x_j 为剩余种 (remaining species) 的百分比。 N 为种总数。如果群落只有一个优势种, 则优势种的理想百分比为 100%。如果有 2 个优势种, 则它们的理想百分比为 50%。如果有 3 个优势种, 则理想百分比为 33.3%, 依此类推。当 d 最小时, 前位种的种数即为群落优势种数。

1.4.2 多样性 采用 Shannon 指数 (H') 和物种丰富度 (S) 描述群落的物种多样性。

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

式中 P_i 为第 i 种的个体数 n_i 为第 i 种个体数占所有种个体总数 n 的比例, 即 $P_i = n_i/n$; $i = 1, 2, 3, \dots, S$, S 为物种数。

采用 t -test 和单因素方差分析检验样地间的差异, 统计分析在 SPSS 18.0 软件上完成。

1.4.3 更新格局 分析不同恢复时期优势种径级变化趋势, 可推断群落动态演替过程 (Ohsawa *et al.*, 1999)。据达良俊等 (2004) 的更新格局划分方法, 将胸径径级分布图分为单峰型 (unimodal type)、间歇型 (sporadic type)、逆 J 字型 (inverse-J type)、L 字型 (L type) 和单柱型 (unibar type)。

2 结果与分析

2.1 种类组成及多样性

随演替进程, 乔木由 15 种增加至 22 种; 草本由 34 种降至 14 种; 灌木无明显变化 (表 3)。常绿树种所占比例由 23.4% 增加至 57.4%; 落叶树种由 32.5% 降至 19.6%。恢复 10 年的群落中木本植物有 43 种, 分属 23 科 36 属, 以山茶科、山矾科、壳斗科、樟科为主; 其中落叶树种 25 种, 常绿树种 18 种; Shannon 指数为 3.15。恢复 20~30 a 群落中木本植物有 42 种, 分属 22 科 34 属, 以山茶科、蔷薇科、漆

树科为主; 其中落叶树种 20 种, 常绿树种 22 种; Shannon 指数为 3.01; 50 年以上群落中木本植物 46 种, 分属 19 科 36 属, 主要有山茶科、樟科、壳斗科; 其中落叶树种 12 种, 常绿树种 34 种; Shannon 指数为 3.20。

2.2 相对优势度

随演替进程, 乔木层针叶树种从演替初期至演替后期, 丰富度仅增加了 1 种, 但相对优势度由 100% 减少至 60.6%; 其中群落建群种马尾松由 100% 降至 50.2%。常绿阔叶乔木丰富度和相对优势度显著增加 (图 1); 其中甜槠由 0 增至 38.0%, 成为群落第 2 优势种, 石栎 (*Lithocarpus glaber*) 由 0% 增至 0.8%。落叶阔叶乔木在恢复中期 (20~30 a) 物种丰富度和相对优势度最大, 其中枫香 (*Liquidambar formosana*) 由 0% 增至 5.8% 又降至 0%, 白栎 (*Quercus fabri*) 由 0% 增至 1.3% 又降至 0%; 黄檀 (*Dalbergia hupeana*) 仅在恢复后期出现, 相对优势度为 0.6%。

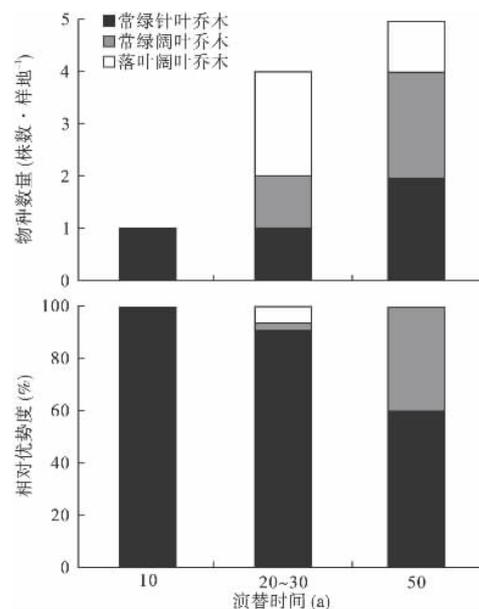


图1 乔木层物种数量及相对优势度变化

Fig. 1 Species richness and relative dominance with different life-forms of tree layer

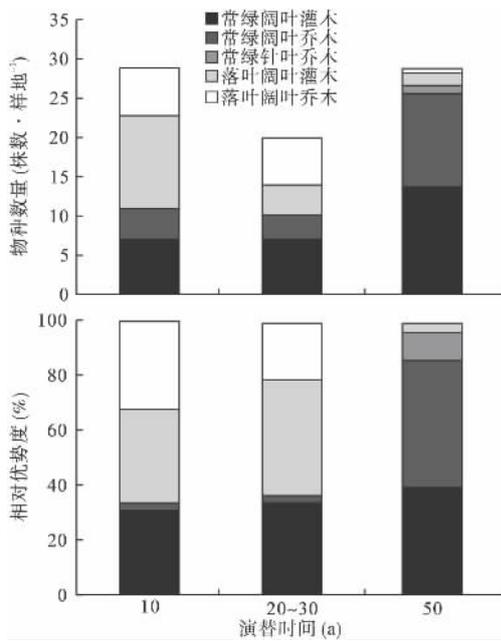


图2 灌木层物种数量及相对优势度变化
Fig.2 Species richness and relative dominance of shrub layer with different life-forms

随着演替进程灌木层也发生相应变化(图2),常绿物种数量由11种增至27种,优势度由33.8%增至96.0%;落叶物种由18种减至2种,优势度由66.2%减少至4.0%。恢复10 a时,主要以落叶阔叶灌木为主,主要优势种有枫香、盐肤木(*Rhus chinensis*)、榿木(*Loropetalum chinensis*)、隔药铃(*Eurya muricata*)、山胡椒(*Lindera glauca*)、木蜡树(*Toxicodendron sylvestri*);恢复20~30 a时,落叶阔叶灌木相对优势度显著增加,主要优势种为山胡椒、榿木、白栎、枫香;恢复50 a以上时,常绿阔叶乔木及常绿阔叶灌木相对优势度远大于落叶阔叶乔木及落叶阔叶灌木,主要优势种为隔药铃、甜槠、杉木

(*Cunninghamia lanceolata*)、厚皮香(*Ternstroemia gymnanthera*)、石栎。

2.3 群落结构特征

2.3.1 群落垂直结构 随演替进程,群落垂直结构趋于复杂(图3)。林木层由2层逐渐增加为3层,由马尾松构成的超高层(22~26 m)出现在恢复后期。乔木层的分布顶点逐渐由12~14 m上升至14~20 m。灌木层的个体数量虽有所减少,但其分布顶点均在2~4 m。

2.3.2 优势种径级结构 针叶乔木马尾松的径级结构呈单峰型,大个体分布右移,并缺少更新苗,为衰退种群。落叶阔叶乔木枫香和白栎的径级结构在演替中期呈间歇型,缺少更新苗,随大个体死亡,种群逐渐退出群落。常绿阔叶乔木甜槠的径级结构呈L型或逆J型,更新充足,大个体随恢复进程逐渐增多,为可续种群,被诊断为演替后期优势种;石栎种群数量稀少,更新不连续,被诊断为演替后期伴生种。

落叶阔叶灌木山胡椒、木蜡树和盐肤木的径级结构呈单柱形或L字型,更新苗数量少,且林下条件欠佳,幼龄死亡个体较多,逐渐退出群落。常绿落叶灌木隔药铃的径级结构呈单柱形或L字型,更新苗充足。榿木的径级结构呈单柱形或L字型,随演替进行林内环境改变或人为干扰导致其后期退出群落。厚皮香的径级结构呈L字型,数量较少(图4)。

2.4 土壤养分

从表4可见,随着演替进程,土壤有机质含量显著增加,pH值显著下降;总N含量先增加后减少;表层土壤(0~20 cm)P含量先减少后增加,深层土壤(20~40 cm)P含量则持续增加;表层土壤N/P先上升后下降,深层土壤N/P则逐渐下降。

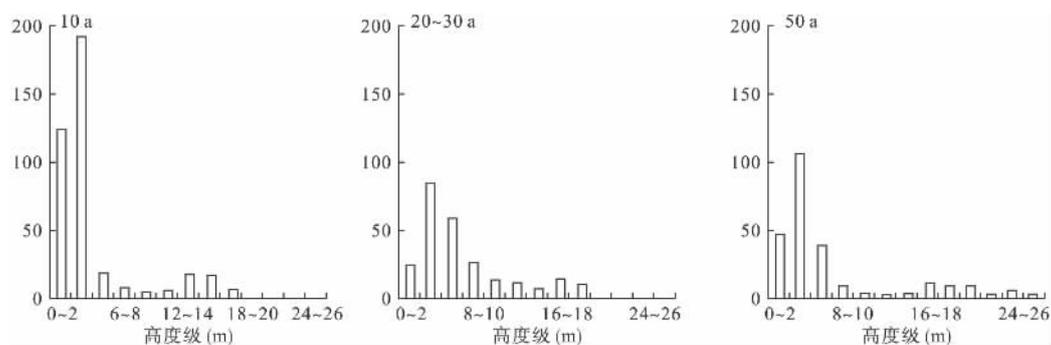


图3 各群落全部种类的高度级频率分布
Fig.3 Height-class frequency distribution for all the tree species in the communities

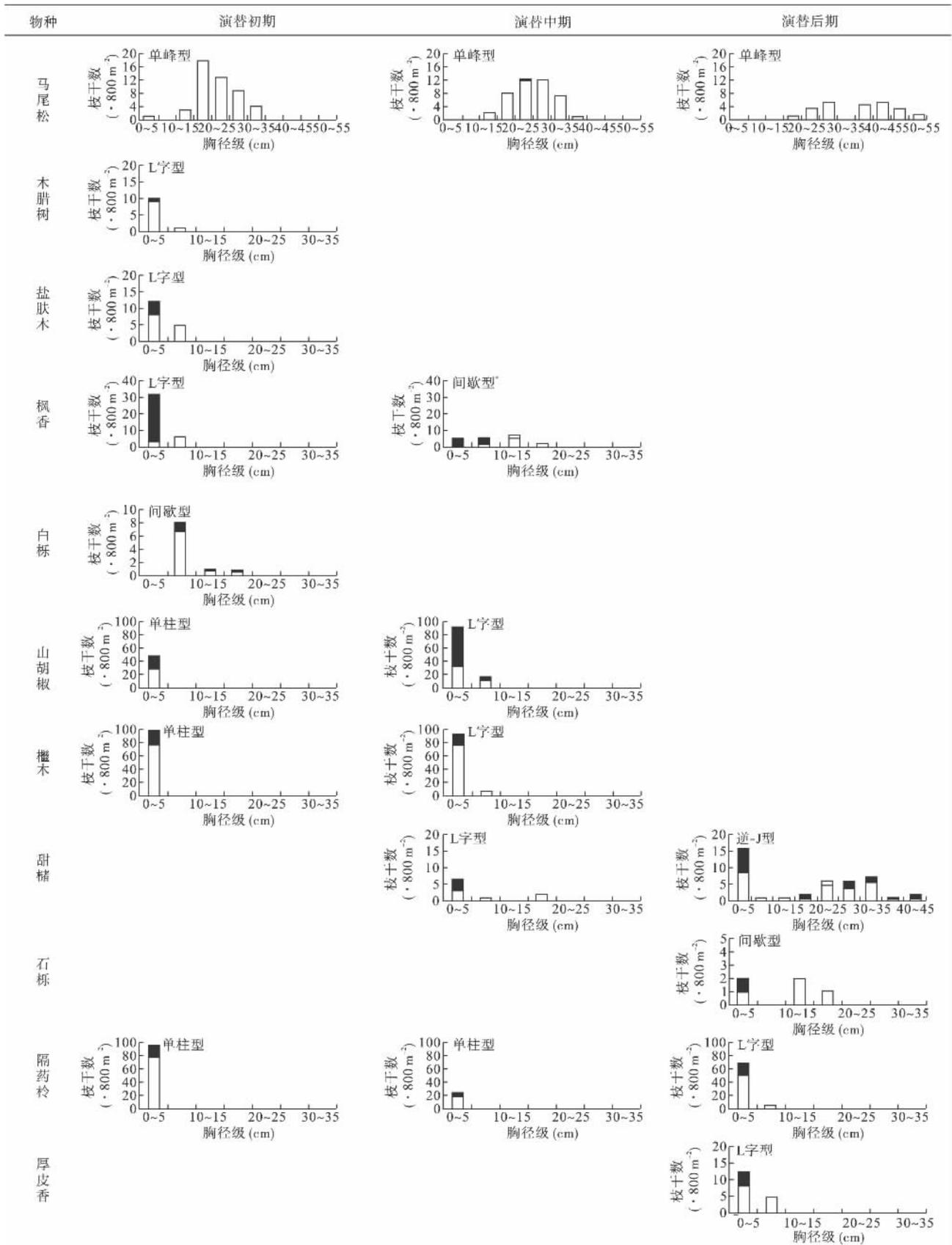


图4 各群落主要优势种群群结构
 Fig.4 Tree diameter (DBH) size class frequency distribution for main dominant species among the communities
 白色表示主干 黑色表示萌枝; * RBA 超过5%的非优势种。

表 4 不同演替阶段土壤性状

Table 4 Soil properties in different successional stages

土壤因子	恢复 10 a		恢复 20 ~ 30 a		恢复 50 a 以上	
	0 ~ 20 cm	20 ~ 40 cm	0 ~ 20 cm	20 ~ 40 cm	0 ~ 20 cm	20 ~ 40 cm
N (mg · g ⁻¹)	0.91 a	0.77 b	1.33 c	0.79 b	1.05 d	0.74 e
P (mg · g ⁻¹)	0.12 a	0.07 b	0.11 a	0.15 c	0.15 d	0.17 c
N/P	7.61 a	10.40 b	12.38 c	5.42 d	6.94 e	4.33 f
pH	5.11 a	5.00 b	5.26 c	5.06 d	4.90 e	4.40 f
有机质 (%)	1.99 a	0.96 b	2.89 c	2.00 d	3.10 e	2.01 f

同一行数据后不同字母表示差异显著 $P < 0.05$ 。

3 讨论

3.1 马尾松林演替过程的群落动态变化

森林群落在演替过程中,其群落的组成及多样性特征在逐渐改变 (Finegan & Delgado 2000),特别是在干扰方式及强度相近的情况下,演替时间是影响其组成和多样性特征的重要因素 (Zahawi & Augspurger, 1999; 邓守彦等 2009)。乔木物种作为森林群落的主要生长型 (Gentry, 1995),在形成群落,改变群落内的光照、温度、水分及养分等微环境方面发挥着举足轻重的作用 (Duncan & Chapman, 2003)。随着乔木物种的生长和数量增多,群落郁闭度增加,很多早期进入群落的喜阳草本植物消失,取而代之为一些耐荫草本植物,演替初期大量进入样地的先锋落叶树种也逐步由常绿耐阴树种取代 (达良俊等 2004),这与本研究结论相似。本研究中,在不同演替时期的马尾松林中,随演替时间的延长,乔木增加,草本减少;落叶树种数量减少,常绿树种增加。3 个不同演替时期的群落,其物种丰富度逐渐下降,物种多样性指数整体呈上升趋势。演替 10 a 群落的多样性指数略高于 20 ~ 30 a 群落,这与演替 10 a 样地内存在林窗有关 (Brown & Gurevitch 2004)。

有关研究表明,亚热带和南亚热带森林群落演替的主要模式,根据优势种的差异可划分为 6 个阶段: (1) 针叶林阶段; (2) 以针叶树为主的针阔混交林阶段; (3) 以阳生性阔叶树为主的针阔混交林阶段; (4) 以阳生性树种为主的常绿阔叶林阶段; (5) 以中生性树种为主的偏中生常绿阔叶林阶段; (6) 以中生性树种为主的中生常绿阔叶林即顶极阶段 (彭少麟和方炜, 1995; 张家诚和陈力 2000)。宋永昌等 (2004) 在天童国家森林公园对常绿阔叶林各演替系列的研究表明,常绿阔叶林演替主要表现为次生灌丛 → 马尾松林 → 马尾松 + 木荷 (*Schinus superba*) 林 → 木荷 + 马尾松林 → 木荷 + 栲树 (*Castanopsis fargesii*) 林 → 栲树林。恢复过程中,伴随着马尾松的

逐渐消退,以山茶科的木荷为代表的常绿阔叶树种逐渐成长起来并慢慢取代马尾松,而后壳斗科的栲树才出现并终成为演替顶极种,而白栎等落叶阔叶树种只在灌丛中出现。在本研究中,在马尾松消退过程中首先出现并逐渐取而代之的树种并不是木荷等常绿阔叶树种,而是金缕梅科的枫香、壳斗科的白栎等落叶阔叶树种,随后逐渐出现壳斗科的甜槠等常绿阔叶树种并成长为顶极种。因安徽南部环境条件较天童来说,温湿度较低,不利于山茶科植物木荷的生长;也正是由于木荷等常绿阔叶树种在演替初期没有进入群落,马尾松林的演替过程中枫香、白栎等落叶阔叶树种才可以进入亚乔木层而没有仅作为灌丛出现。

3.2 马尾松林演替过程中土壤理化性质的变化

植物群落的演替体现在种类组成和结构上,也体现在环境的改变上。土壤作为植被演替中的主要环境因子,其基本属性和特征必然影响群落演替 (程瑞梅等 2010)。以往研究表明,土壤养分随演替进行总是不断地发生变化 (李庆康和马克平, 2002),一般认为 N 素含量在干扰 (如皆伐或火烧) 后短期内显著增加,随后下降或保持多年的较低水平 (Robertson & Vitousek, 1981; Robertson, 1984; Vitousek *et al.*, 1989)。也有研究表明,随着植被正向演替,土壤全氮和有机质含量增加明显,土壤化学性状明显改善 (张庆费等, 1999)。土壤 pH 值逐步降低,且随着土壤深度增加,不同植被演替阶段土壤体现出了明显的表聚性 (程瑞梅等 2010)。

阎恩荣等 (2008) 在对天童国家森林公园研究中发现,土壤氮磷养分库含量和凋落物凋落量存在显著线性正相关;在常绿阔叶林退化过程中,土壤总氮含量与氮归还量间呈显著线性正相关;土壤总磷含量与凋落物磷含量和磷归还量间均呈显著线性正相关;这种特征表明,土壤养分含量与凋落物养分归还量的关系更为密切。本研究中,伴随着演替的进行,群落结构越来越复杂,林内凋落物逐渐增多,凋

落物氮磷归还量增多,导致土壤总氮总磷含量整体呈上升趋势,土壤肥力随恢复进程而逐渐上升。自然土壤中的有机质主要来源于植物凋落物,其性质和数量是影响有机质积累的主要因素,而pH值也与凋落物含量密切相关。演替50a以上的群落中,植被群落结构较为复杂,植被生物量较大,可以产生更多的凋落物,土壤的有机质含量增加,同时大量凋落物分解产生较多的CO₂和有机酸,降低了土壤pH值(许明祥和刘国彬,2004;胡玉福等,2006;温仲明等,2007)。演替10a群落pH值低于20~30a群落,可能是由于演替10a群落中草本层物种数量较多,从而影响了土壤pH值。

致谢 感谢华东师范大学城市生态与植被生态研究室宋坤博士对论文修改提出的宝贵意见。

参考文献

- 安徽植物志编纂委员会. 1991. 安徽植物志. 合肥: 合肥科学技术出版社.
- 程瑞梅,肖文发,王晓荣,等. 2010. 三峡库区植被不同演替阶段的土壤养分特征. 林业科学, **46**(9): 1-6.
- 达良俊,杨永川,宋永昌. 2004. 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. 植物生态学报, **28**: 376-384.
- 邓守彦,刘万德,郭忠玲,等. 2009. 不同恢复时期红松阔叶林群落结构域多样性特征. 林业科学研究, **22**(4): 493-499.
- 韩也良. 1990. 牯牛降科学考察集. 北京: 中国展望出版社.
- 胡玉福,邓良基,张世熔,等. 2006. 川中丘陵区不同利用方式的土壤养分特征研究. 水土保持学报, **20**(6): 75-78.
- 李庆康,马克平. 2002. 植物群落演替过程中植物生理生态学特性及其主要环境因子的变化. 植物生态学报, **26**: 9-19.
- 彭少麟,方炜. 1995. 广州白云山次生常绿阔叶林的群落组成结构动态. 植物学通报, **12**(生态学专辑): 49-54.
- 宋永昌. 2003. 植被生态学. 上海: 上海华东师范大学出版社.
- 宋永昌. 2004. 中国常绿阔叶林分类试行方案. 植物生态学报, **28**(4): 435-448.
- 宋永昌,陈小勇. 2007. 中国东部常绿阔叶林生态系统退化机制与生态恢复. 北京: 科学出版社.
- 温仲明,焦峰,赫晓慧,等. 2007. 黄土高原森林边缘区退耕地植被自然恢复及其对土壤养分变化的影响. 草业学报, **16**(1): 16-23.
- 肖祥希. 2000. 马尾松幼林施肥后营养动态研究. 福建林学院学报, **20**(2): 97-100.
- 许明祥,刘国彬. 2004. 黄土丘陵区刺槐人工林土壤养分特

- 征及演变. 植物营养与肥料学报, **10**(1): 40-46.
- 阎恩荣,王希华,周武. 2008. 天童常绿阔叶林不同退化群落的凋落物特征及与土壤养分动态的关系. 植物生态学报, **32**(1): 1-12.
- 张家诚,陈力. 2000. 亚热带多优势种森林群落演替现状评判研究. 林业科学, **36**(2): 116-121.
- 张庆费,宋永昌,由文辉. 1999. 浙江天童植物群落次生演替与土壤肥力的关系. 生态学报, **19**(2): 173-176.
- 张全发,郑重,金义兴. 1990. 植物群落演替与土壤发展之间的关系. 武汉植物学研究, **8**(4): 325-334.
- 浙江植物志编委会. 1993. 浙江植物志. 杭州: 浙江科学技术出版社.
- Brown KA, Gurevitch J. 2004. Long-term impacts of logging on forest diversity in Madagascar. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**: 6045-6049.
- Duncan RS, Chapman CA. 2003. Tree-shrub interactions during early secondary forest succession in Uganda. *Restoration Ecology*, **11**: 198-207.
- Finegan B, Delgado D. 2000. Structural and floristic heterogeneity in a 30-year-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession. *Restoration Ecology*, **8**: 380-393.
- Gentry AH. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests// Bullock SH, Mooney HA, Medina E, eds. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge: Cambridge University Press: 146-194.
- Ohsawa M. 1984. Difference of vegetation zones and species strategies in the subalpine region of Mt. Fuji. *Vegetatio*, **57**: 15-52.
- Ohsawa M, Wildpret W, Aroc MD. 1999. A Comparative Study on Evergreen Broad-Leaved Forests and Trees of the Cannary Island and Japan. Chiba: Chiba University Press.
- Robertson GP, Vitousek PM. 1981. Nitrification potentials in primary and secondary succession. *Ecology*, **62**: 367-386.
- Robertson GP. 1984. Nitrification and nitrogen mineralization in a lowland rainforest succession in Costa Rica, Central America. *Oecologia*, **61**: 99-104.
- Vitousek PM, Matson PA, Van Cleve K. 1989. Nitrogen availability and nitrification during succession: Primary, secondary, and old-field series// Clarholm M, Bergstrom L, eds. *Ecology of Arable Land*. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher.
- Zahawi RA, Augspurger CK. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica*, **31**: 540-552.

作者简介 李伟立,硕士研究生,1988年生,主要从事城市生态学与植被工程学研究。E-mail: liweili017@163.com
责任编辑 张敏