

弄岗北热带喀斯特季节性雨林15 ha监测样地的树种组成与空间分布

王 斌 黄俞淞 李先琨* 向悟生 丁 涛
黄甫昭 陆树华 韩文衡 文淑均 何兰军

(广西壮族自治区、中国科学院广西植物研究所, 广西桂林 541006)

摘要: 北热带喀斯特季节性雨林(northern tropical karst seasonal rain forest)是在我国热带北缘喀斯特地区分布的典型森林植被类型之一。由于富钙偏碱的地球化学背景及多样性的生境类型, 同时受季风气候影响, 该森林呈现群落结构多样、树种组成丰富、特有成分突出等特点。基于大型固定监测样地对该森林树种组成与空间分布进行的研究, 是探明该区域生物多样性形成与维持机制的基础。我们于2011年底建立了广西弄岗北热带喀斯特季节性雨林15 ha监测样地, 依照CTFS (Center for Tropical Forest Science)全球森林生物多样性监测规范, 定位并调查了样地内每一棵胸径 ≥ 1 cm的木本植物。结果表明: (1)样地内有监测树种223种, 隶属于56科157属; 独立个体总数为68,010株(含分枝为95,471株), 平均胸径为4.84 cm; (2)树种科、属的区系均以热带成分为主, 大戟科、马鞭草科、梧桐科等为优势科; (3)个体数最多的11个树种的个体数之和占到总个体数的51.64%, 前58个树种的占90.19%; 稀有种有75种, 占总树种数的33.63%; (4)群落结构稳定且更新良好, 主要优势种的径级结构均呈倒“J”形, 无明显断层; (5)树种分布在空间上表现出明显差异, 黄梨木(*Boniodendron minus*)等强耐旱型树种分布于山顶周围; 蚬木(*Excentrodendron tonkinense*)等树种分布于山坡中部; 对叶榕(*Ficus hispida*)等喜湿耐荫型树种分布于山谷周围; (6)胸径 > 20 cm的个体较多分布在山坡中下部, 极少分布在山顶周围; 胸径10–20 cm的个体较均匀分布于整个样地; 分枝和萌枝较多分布在山顶周围; (7)种–面积散点图在2–7 ha的取样面积下分化形成两条曲线, 表明了树种数量组成在空间上具有强烈异质性。研究初步认为: 强烈生境异质性及独特地质背景可能是影响该喀斯特森林物种组成及空间分布的重要因素。

关键词: 喀斯特季节性雨林, 区系分析, 种–多度格局, 种–面积曲线, 径级结构, 空间分布

Species composition and spatial distribution of a 15 ha northern tropical karst seasonal rain forest dynamics study plot in Nonggang, Guangxi, southern China

Bin Wang, Yusong Huang, Xiankun Li*, Wusheng Xiang, Tao Ding, Fuzhao Huang, Shuhua Lu, Wenheng Han, Shujun Wen, Lanjun He

Guangxi Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guilin, Guangxi 541006

Abstract: Northern tropical karst seasonal rain forest, located on the northern margin of the tropical limestone karst region of China, is unique in the world and represents one of the world's most remarkable types of karst forest. The limestone karst forests in this region display various characteristics, such as a variety of community structures, high species richness, and abundant endemic biological species, owing to the special limestone soils with abundant Ca and relatively high pH, the variety of heterogeneous habitats, and the impacts of the monsoon climate. An approach to the analysis of species composition and spatial distribution based on the investigation of a permanent plot is fundamentally important for revealing

收稿日期: 2013-08-30; 接受日期: 2013-10-25

基金项目: 国家自然科学基金(31270469, 31300359)和国家科技支撑计划课题(2011BAC09B02)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xiankunli@163.com

mechanisms of biodiversity maintenance in this area. The 15 ha Nonggang Northern Tropical Karst Seasonal Rain Forest Dynamics Plot (22.43°N, 106.95°E) was established in 2011. The plot is located in the Nonggang (or Longgang) National Nature Reserve in Guangxi, southern China, adjacent to northeastern Vietnam. Based on the standard field protocol of the Center for Tropical Forest Science (CTFS), all free-standing individuals in this plot with DBH (diameter at breast height) ≥ 1 cm were tagged, mapped and identified to species. The results of the study were as follows: (1) A total of 95,471 individuals, including trees with multiple trunks, belonging to 223 species, 157 genera and 56 families were recorded in the plot. (2) Community composition, both at the family and the generic level, was dominated by tropical floristic elements. The most dominant families were Euphorbiaceae, Verbenaceae, and Moraceae. (3) The 11 species with the greatest numbers of individuals represented 51.64% of the total individuals, and the 58 species with the greatest numbers of individuals represented 90.19% of the total individuals in the plot. Seventy-five species were considered to be rare species because they were represented by no more than one tree per hectare, accounting for 33.63% of the total species. (4) The DBH size-class structure of all species in the plot exhibited a reverse J-shaped pattern, indicating good regeneration across the community. (5) Species composition exhibited strong spatial variation in the plot. The strongly drought-resistant *Boniodendron minus* and *Memecylon scutellatum* were the dominant species on the mountain peaks. *Excentrodendron tonkinense* and *Cleistanthus sumatranus* were the dominant species on the middle slopes. The strongly shade-tolerant *Erythrina stricta* and *Ficus hispida* were the dominant species on the valley bottoms. (6) The trees with DBH > 20 cm showed a higher density in the valley bottoms, whereas the trees with DBH between 10 and 20 cm were distributed evenly over the entire plot. The individual trees showing ramifications and the tree sprouts showed a higher density on the mountain peaks. (7) The species–area relationship scatter diagram consisted of two curves for sampling areas ranging between 2 and 7 ha, indicating strong spatial heterogeneity of species composition in the plot. The study suggested that the strong habitat heterogeneity and the special geological background of the area may be important for regulating the species composition and spatial distribution of trees in this karst seasonal rain forest.

Key words: karst seasonal rain forest, floristic characteristics, species–abundance pattern, species–area relationship, size class structure, spatial distribution

北热带喀斯特季节性雨林 (tropical karst seasonal rain forest) 是在我国热带北缘喀斯特地区分布的典型森林植被类型之一。由于具有富钙偏碱的特殊地球化学背景以及丰富多样的生境类型, 同时受季风气候影响, 该区域森林呈现出群落结构多样、树种组成丰富、特有成分突出等特点, 是全球最独特的热带喀斯特森林(苏宗明等, 1988; 李先琨等, 2003)。广西弄岗自然保护区目前仍保存着世界少有、面积较大、生态系统完整的典型喀斯特山地季节性雨林, 代表树种有蚬木 (*Excentrodendron tonkinense*)、肥牛树 (*Cephalomappa sinensis*)、东京桐 (*Deutzianthus tonkinensis*)、金丝李 (*Garcinia paucinervis*) 等, 是一座独特而巨大的生物多样性基因宝库, 被认为是我国 14 个具有国际意义的陆地生物多样性关键地区之一(梁畴芬, 1988; 苏宗明, 2003)。我国作为喀斯特大国, 喀斯特地区面积约占国土面积的 1/3; 其中, 西南喀斯特地区是全球三大

喀斯特集中分布区中面积最大、岩溶发育最强烈的地区, 也是石漠化最严重和生态环境最脆弱的地区之一(袁道先和章程, 2008)。原始生境下的喀斯特森林可作为石漠区生态重建工程中的生态参考系统, 并能提供丰富的种源。因而对我国西南部弄岗喀斯特森林进行植物资源清查、生物多样性维持机制等研究意义重大。

以大型固定样地为主的森林生物多样性监测方法受到越来越多的关注, 为人们了解生物多样性的变化及其影响、研究物种共存机制等提供了翔实的数据(马克平, 2008)。美国 Smithsonian 研究院热带森林科学研究中心 (Center for Tropical Forest Science, CTFS) 发起了全球森林生物多样性监测网络的建设, 该网络自 1980 年以来在全球 23 个国家和地区建立了近 50 个大型固定森林监测样地 (<http://www.ctfs.si.edu>), 定位并挂牌监测的木本植物达到 8,500 种 450 万株, 验证和发展了物种共存机

制的诸多理论和假说,在生态学领域产生了很大影响(Condit *et al.*, 2000; Hubbell, 2001; Nathan, 2006; He & Hubbell, 2011)。中国森林生物多样性监测网络(Chinese Forest Biodiversity Monitoring Network, CForBio)由中国科学院生物多样性委员会于2004年启动建设,是CTFS全球森林生物多样性监测网络的重要组成部分。截至2012年,CForBio森林监测网络包括了12个大型固定监测样地(<http://www.cfbiodiv.org>),涵盖了针阔叶混交林、落叶阔叶林、常绿阔叶林以及热带雨林等不同经纬带的森林植被类型;其中,弄岗北热带喀斯特季节性雨林15 ha监测样地,以典型喀斯特山地季节性雨林植被为监测对象,于2011年底在广西弄岗国家级自然保护区(Nonggang National Nature Reserve)建成,是CForBio和CTFS网络中唯一的典型热带喀斯特森林监测样地,也是目前全球喀斯特地区最大的一块固定森林监测样地。

由于喀斯特森林承载着防止石漠化、调蓄表层岩溶带、碳库等多项生态功能重任,近年来越来越受到学术界和各级政府有关部门的重视(袁道先, 2001; 曹建华等, 2001; Liu *et al.*, 2010; 郭柯等, 2011)。学术界针对喀斯特地区的生境异质性特征、生物多样性空间分布、群落演替规律以及生态系统功能等方面开展了探索性的研究工作,并取得了可喜的进展(朱守谦等, 1993; 李先琨等, 2008; Zhang *et al.*, 2010; 刘玉国等, 2011; Lin *et al.*, 2011)。然而,由于喀斯特山地野外调查难度较大,研究工作更容易受到尺度、时间、地点及方法等限制,迄今为止相关资料仍然较匮乏,以往通过短期、小面积调查数据而取得的初步成果也亟需在更大时空尺度上得到验证。弄岗喀斯特季节性雨林15 ha样地的建立,会为弄岗喀斯特森林后续生物多样性研究提供丰富、翔实的科学数据支撑。本文基于弄岗样地的第一次植被调查数据,从树种组成、区系成分、种-多度格局、径级结构、空间分布、种-面积关系等方面进行分析,初步探讨以下几个科学问题: (1)弄岗喀斯特森林由哪些树种组成? 这些树种在科、属水平上属于哪类植物区系? 不同科、属的树种在森林里优势度是否有差异? (2)不同树种的种群个体数、胸径结构、分布频率等数量特征有什么特点? (3)不同树种在喀斯特山地的空间分布格局有什么特点? 不同位置(或面积)取样框所包含的树种数量是

否有差异? (4)与同纬度森林相比,喀斯特森林的树种组成及空间分布有什么独特性,是什么原因造成的?

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

弄岗国家级自然保护区位于我国广西壮族自治区龙州县之东及宁明县以北($106^{\circ}42'28''$ – $107^{\circ}04'54''$ E, $22^{\circ}13'56''$ – $22^{\circ}33'09''$ N),呈西北–东南长条状分布,总面积10,080 ha;主要受东南季风和西南季风的影响,形成较明显的干湿交替季节。保护区年均气温约 22°C ;最冷月(1月)均温 13°C 以上,极端最低温 -0.2°C ;最热月(7月)均温 28°C 以上,极端最高温 39.9°C ;有7个月(4–10月)温度高于 22°C ,年积温 $7,400$ – $7,800^{\circ}\text{C}$;年均降雨量 $1,200$ – $1,500$ mm,集中于5–9月(占76%);平均风速 0.8 – 1.4 m/s。由于山体的阻隔,林区内风速小于林外,雾露量较大,相对湿度 92 – 94% 。龙州气象站1971–2000年的月平均降雨量、平均气温、平均风速等气象资料见图1。

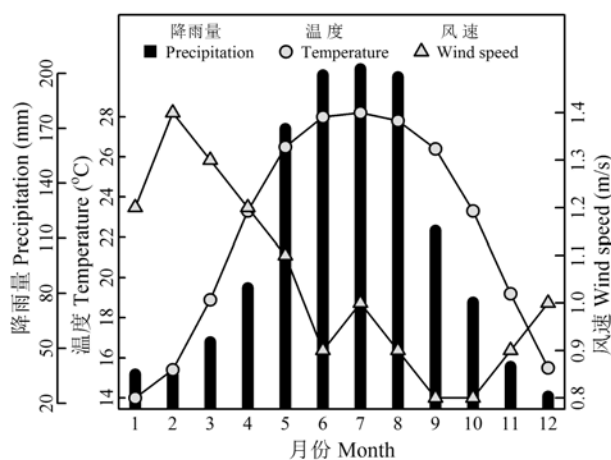


图1 弄岗自然保护区1971–2000年的月平均降雨量、气温、风速的变化

Fig. 1 Monthly variations of rainfall, air temperature and wind speed between 1971 and 2000 in the Nonggang Nature Reserve

弄岗保护区地貌类型以喀斯特峰丛深切圆洼地(谷地)为主,该地貌由多个石山山峰和镶嵌其中的洼地(谷地)组成。山峰顶部海拔 400 – 500 m左右,最高峰海拔 680.1 m,山峰密度最大可达 80 个/ km^2 以上;洼地底部海拔 150 – 200 m左右,最低海拔为

118.2 m, 洼地最大深度114 m, 最大宽度450 m; 从峰顶到洼底的相对海拔250–300 m, 随海拔垂直变化, 土壤养分、空气湿度、光照强度及植被组成等发生一系列变化; 且不同地点的峰丛–洼地上的生态分布规律相似(李克因, 1988)。

根据土壤及植被分布情况, 峰丛–洼地组合可分为3种生境类型: (1)山顶周围: 基岩裸露达95%, 全天阳光直射, 夏季地表最高温达60℃以上; 黑色石灰土分布岩隙间, 厚度30–50 cm, CaCO_3 含量2–4%, pH 7.0–7.5; 以耐旱性极强的铁榄(*Sinosideroxylon pedunculatum*)、清香木(*Pistacia weinmannifolia*)、细叶谷木(*Memecylon scutellatum*)等为优势种, 林高只有5–6 m, 树干弯曲、多分枝, 树皮粗糙, 叶硬、叶级小。(2)山坡中部: 基岩裸露80%左右, 光照充足, 湿度适中; 棕色石灰土以斑块状分布, 厚度30–60 cm, CaCO_3 含量3%左右, pH 6.8–7.3; 以蚬木、肥牛树、闭花木(*Cleistanthus sumatranus*)等为优势种, 林冠层高20–30 m, 最大树高达35 m。(3)洼地(谷地)周围: 岩石裸露10%左右, 受周围山体遮挡, 荫蔽性高, 有被水淹的可能; 水化棕色石灰土连片分布, 厚度达60 cm以上, CaCO_3 含量1.5%左右, pH 6.5左右; 以喜湿耐荫性强的的大叶风吹楠(*Horsfieldia hainanensis*)、望天树(*Parashorea chinensis*)、东京桐、中国无忧花(*Saraca dives*)等为

优势种, 林冠层高35 m上下, 最大树高45 m以上, 板根和茎花现象较普遍, 附生及藤本植物较多(陈平, 1988; 苏宗明等, 1988)。

弄岗保护区共计维管植物184科810属1,752种。蕨类植物29科51属150种, 裸子植物4科5属10种, 双子叶植物126科611属1,337种, 单子叶植物25科143属255种, 还有栽培植物或逸生植物42科73属81种。其中, 有国家珍稀濒危植物33种, 广西重点保护野生植物73种, 广西特有植物101种, 喀斯特(岩溶)特有植物278种。被子植物以大戟科、茜草科、蝶形花科、禾本科、菊科等泛热带性质(或世界广布)科为优势(梁畴芬等, 1988; 黄俞淞等, 2013)。

1.2 样地设置和调查方法

弄岗15 ha样地位于弄岗自然保护区弄岗片的弄姆皇, 地理位置22°25' N、106°57' E。该区域为典型喀斯特季节性雨林分布区; 喀斯特峰丛洼地地貌, 周围群峰林立, 峭壁可高达百米。自2009年初经过多次实地勘察, 使用全站仪反复测量并调整样地边框, 最终确定样地为长方形, 东西长500 m, 南北宽300 m。样地有三个角点位于数十米高的绝壁之下, 内部包括了一个小型山峰和一个较完整的洼地(谷地); 海拔范围180–370 m, 平均海拔260 m; 坡度范围3.7°–78.9°, 平均坡度41.7°。整个样地虽然相对海拔高差并不大(190 m), 但生境异质性强, 包

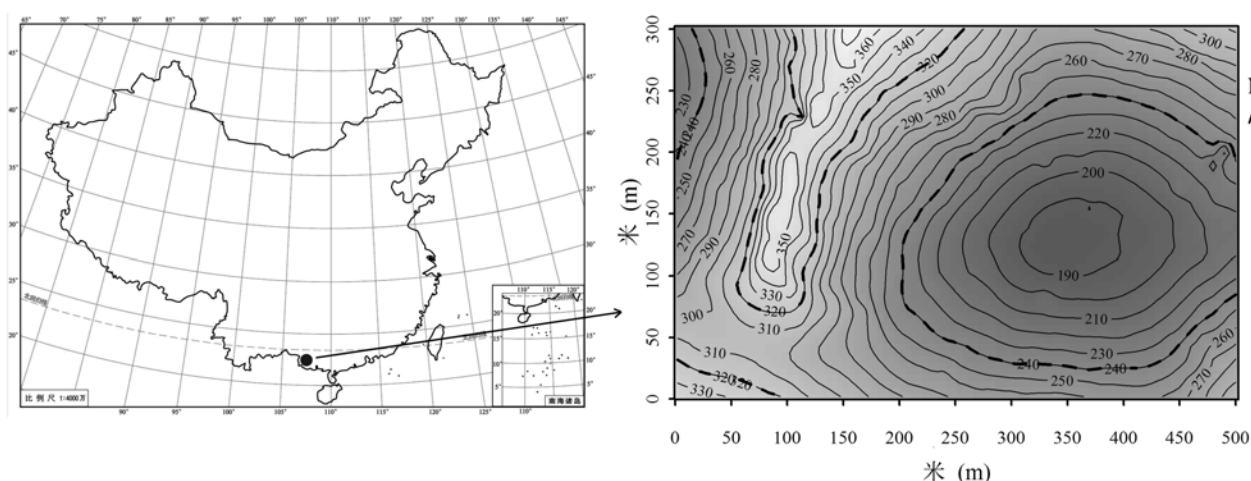


图2 弄岗样地地形图及其在中国的地理位置。根据植被及土壤分布规律, 弄岗样地初步可分3种生境类型: (1)海拔>320 m的山顶类型; (2)海拔位于240–320 m之间的山坡类型; (3)海拔<240 m的洼地类型。

Fig. 2 The location and contour map of the 15-ha Nonggang forest plot, China. According to the vegetation and soil distribution, the Nonggang forest plot was basically divided into three habitat types: (1) Mountain peak type at the altitude > 320 m; (2) Mountain slope type at the altitude between 240 and 320 m; (3) Valley bottom type at the altitude < 240 m.

括了从山顶、山坡到洼地等系列完整的“峰丛-洼地”生境类型; 样地内植被组成垂直变异明显; 岩石裸露率达70%以上, 绝大部分地段土层厚度不足30 cm; 局部地形复杂多变, 小生境类型丰富, 有些10 m×10 m样方内最大高差达十几米。

依照CTFS全球森林生物多样性监测规范(Condit, 1995), 采用全站仪将15 ha样地划分成1,500个10 m×10 m样方, 样方4个角用铝管作永久标记。每个10 m×10 m样方又细分为4个5 m×5 m小样方。野外调查以10 m×10 m样方为单位对每个树种个体进行编号, 以大样地西南角作为坐标原点, 每棵树的编号有7位数, 前4位是单位样方的行号和列号, 后3位是树种个体的编号, 每棵树的分枝和萌枝使用独立数字编号。以5 m×5 m小样方为测量单位, 按逆时针顺序挂牌并测量小样方内每株胸径≥1 cm的树种个体(及分枝、萌枝), 记录其树种名称、胸径、坐标及生长状态等信息。于2011年底完成样地内第一次植被调查。

1.3 数据分析

依据《国家重点保护野生植物名录(第一批)》以及《广西植物名录》(覃海宁和刘演, 2010)等, 对弄岗样地内“国家重点保护野生植物”以及“广西特有植物”进行统计。参照吴征镒(1991)和吴征镒等(2003)对中国种子植物科属分布区类型划分标准, 对弄岗样地内树种进行科属地理区系分析。参考Hubble和Foster(1986)的定义: 每公顷个体数≤1株的树种为稀有种, 每公顷个体数≤10株的为偶见种。参考梁畴芬等(1988)对弄岗保护区树种生境偏好的描述, 将弄岗样地内优势树种的偏好生境划分为山顶、中上坡、中坡、中下坡以及谷底等类型。

科的重要值 = (相对多样性+相对多度+相对胸高断面积)/3, 种的重要值 = (相对频度+相对多度+相对胸高断面积)/3。其中, 相对多样性是指一个科所含的树种数占总树种数的百分比, 计算相对频度时的单位样方面积为20 m×20 m, 计算相对多度时仅统计了独立个体的数量, 而计算相对胸高断面积时包括了分枝和萌枝的断面积(Linares-Palomino & Alvarez, 2005; 兰国玉等, 2008; 杨庆松等, 2011)。

径级分布图采用的胸径等级间隔大小为1 cm。种-多度曲线以多度(或累计多度百分比)为纵坐标, 以树种多度从大到小排序为横坐标。种-面积散点图采用随机取样法: 以不同面积的矩形样框在大样

地内随机取样并统计树种数; 矩形样框的长宽比为5:3; 样框面积的范围为0-15 ha, 共分500个等级; 每个等级的样框随机重复取样100次。

采用R 3.0.0软件(R Core Team, 2013)和Excel 2010对数据进行统计分析与制图。

2 结果

2.1 树种组成及特有成分

弄岗样地内胸径≥1 cm的木本植物有223种, 隶属于56科157属, 独立个体总数为68,010株, 包括分枝、萌枝在内的活体个数为95,471株。

弄岗样地监测植物中: 国家Ⅱ级重点保护野生植物有蚬木、海南椴(*Diplodiscus trichosperma*)、紫荆木(*Madhuca pasquieri*)、董棕(*Caryota obtusa*)、任豆(*Zenia insignis*)等5种; 广西特有植物有南烛厚壳桂(*Cryptocarya lyoniifolia*)、蜂窝木姜子(*Litsea foveola*)、广西牡荆(*Vitex kwangsiensis*)、山榄叶柿(*Diospyros siderophylla*)、三脉叶荚蒾(*Viburnum triplinerve*)、广西流苏树(*Chionanthus guangxiensis*)、毛叶铁榄(*Sinosideroxylon pedunculatum* var. *pubifolium*)、茎花赤才(*Lepisanthes cauliflora*)、密花美登木(*Maytenus confertiflorus*)、龙州珠子木(*Phyllanthodendron breynioides*)、淡黄金花茶(*Camellia flavida*)、龙州水锦树(*Wendlandia oligantha*)、柳叶天料木(*Homalium sabiifolium*)等13种。同时, 这些珍稀植物中绝大多数也是广西喀斯特(岩溶)特有植物(黄俞淞等, 2013)。

2.2 树种区系特征

根据中国种子植物科属分布区类型划分标准, 弄岗样地木本植物56科划分为6个分布型, 157属划分为12个分布区型。在世界分布型科属未统计的情况下, 热带性质的科占总科数的88.61%, 其中泛热带分布型科数占70.45%; 热带性质的属占总属数的88.39%, 其中泛热带分布型和热带亚洲分布型属数占52.26%; 也有部分科属的区系类型属于北温带分布以及东亚和北美洲间断分布类型(表1)。

弄岗样地主要优势科为大戟科、马鞭草科、梧桐科、桑科、椴树科等, 这些优势科均属于热带性质或世界广布型(表2)。其中, 大戟科植物所含21属36种23,181株个体, 胸高断面积之和为61.6 m², 占总断面积之和的18.68%, 占总重要值的19.78%, 为重要值排名第1位的科。从科的组成分析, 含有属数

表1 弄岗森林样地木本植物区系类型
Table 1 The areal-types of woody plants in the Nonggang forest plot, Guangxi

分布区类型 Areal types	科数 No. of families	科的比例 %	属数 No. of genera	属的比例 %
1. 世界广布 Cosmopolitan	12	—	2	—
2. 泛热带 Pantropic	31	70.45	36	23.23
3. 热带亚洲及热带美洲间断 Tropical Asia and South Tropical America disjuncted	5	11.36	6	3.87
4. 旧世界热带 Old World Tropic	2	4.54	23	14.84
5. 热带亚洲至热带大洋洲 Tropical Asia to Tropical Australasia Oceania	0	0	18	11.61
6. 热带亚洲至热带非洲 Tropical Asia to Tropical Africa	0	0	9	5.81
7. 热带亚洲 Tropical Asia	1	2.27	45	29.03
8. 北温带 North Temperate	4	9.09	5	3.23
9. 东亚和北美洲间断 East Asia and North America disjuncted	1	2.27	7	4.52
11. 温带亚洲 Temperate Asia	0	0	1	0.65
12. 地中海区、西亚至中亚 Mediterranean, West Asia to Central Asia	0	0	1	0.65
14. 东亚 East Asia	0	0	4	2.58
合计 Total	56	100	157	100

表2 弄岗森林样地重要值排名前12位的科
Table 2 Top 12 families with the highest importance values in the Nonggang forest plot, Guangxi

科名 Family	分布区类型 Areal types	属数 No. of genera	树种数 No. of species	个体数 No. of stems	断面积之和 Basal area (m ²)	重要值 IV
大戟科 Euphorbiaceae	泛热带 Pantropic	21	36	23,181	61.6	19.78
马鞭草科 Verbenaceae	热带亚洲及热带南美间断 Tropical Asia and North America disjuncted	4	9	6,985	48.1	8.67
梧桐科 Sterculiaceae	泛热带 Pantropic	4	5	11,514	37.81	8.62
桑科 Moraceae	世界广布 Cosmopolitan	6	18	5,667	16.42	6.36
椴树科 Tiliaceae	泛热带 Pantropic	3	3	4,007	27.39	4.63
茜草科 Rubiaceae	世界广布 Cosmopolitan	9	11	2,578	7.81	3.35
楝科 Meliaceae	世界广布 Cosmopolitan	8	9	3,397	6.82	3.24
番荔枝科 Annonaceae	泛热带 Pantropic	6	7	3,531	2.54	2.55
无患子科 Sapindaceae	泛热带 Pantropic	6	6	1,791	9.86	2.53
蝶形花科 Fabaceae	世界广布 Cosmopolitan	4	4	323	17.22	2.46
柿树科 Ebenaceae	泛热带 Pantropic	1	4	3,394	5.61	2.36
紫葳科 Bignoniaceae	泛热带 Pantropic	4	6	764	8.47	2.03

最多的科依次为大戟科、茜草科、楝科、桑科、番荔枝科、无患子科、芸香科等。从属的组成分析,含有种数最多的属为榕属(*Ficus*)(12种),其次是野桐属(*Mallotus*)(5种),柿树属(*Diospyros*)(4种),算盘子属(*Glochidion*)(4种);含有单种的属较多,共121属,占总属数的77.1%。

2.3 树种-多度格局

个体数最多的树种为大戟科的闭花木,独立个体数为9,977株,包括分枝、萌枝在内的个体数为11,982株;其次为椴树科的苹婆(*Sterculia monosperma*),独立个体数为6,328株。另外个体数超过

2,000株的树种还有对叶榕(*Ficus hispida*)、日本五月茶(*Antidesma japonicum*)、广西牡荊、海南大风子(*Hydnocarpus hainanensis*)、三角车(*Rinorea bengalensis*)等;个体数超过100株的树种有75个(表3)。

个体数最多的前11个树种个体数之和为35,119株,它们的树种数占总树种数的4.93%,而个体数之和占总个体数的51.64%;前58个树种个体数之和为61,335株,占总树种数的26.01%,占总个体数的90.19%(图3a)。弄岗样地内有75个稀有种、83个偶见种,分别占总树种数的33.63%和37.22%,占总个

表3 弄岗森林样地重要值排名前20位树种的组成及偏好生境
Table 3 Composition and preferred habitats of top 20 species with the highest important values in the Nonggang forest plot, Guangxi

树种名 Species	科名 Families	个体数 No. of stems	分枝数 No. of ramifications	平均断面积 Mean basal area (cm ²)	相对频度 Relative frequency	重要值 IV	偏好生境 Preferred habitats
闭花木 <i>Cleistanthus sumatranus</i>	Euphorbiaceae	9,977	2,005	30.13	1.50	9.05	中上坡 H-2
苹婆 <i>Sterculia monosperma</i>	Sterculiaceae	6,328	2,738	37.76	2.79	7.47	中下坡 H-4
广西牡荆 <i>Vitex kwangsiensis</i>	Verbenaceae	2,470	2,933	87.75	2.63	6.86	中下坡 H-4
蚬木 <i>Excentrodendron tonkinense</i>	Tiliaceae	1,502	369	76.87	1.82	2.79	中上坡 H-2
海南椴 <i>Diplodiscus trichosperma</i>	Tiliaceae	1,126	856	65.30	1.76	2.44	中上坡 H-2
劲直刺桐 <i>Erythrina stricta</i>	Fabaceae	316	2	541.58	1.29	2.32	谷底 H-5
海南大风子 <i>Hydnocarpus hainanensis</i>	Flacourtiaceae	2,260	333	14.21	2.41	2.28	中下坡 H-4
日本五月茶 <i>Antidesma japonicum</i>	Euphorbiaceae	2,535	373	10.48	1.91	2.18	谷底 H-5
对叶榕 <i>Ficus hispida</i>	Moraceae	2,989	188	14.11	0.68	2.14	谷底 H-5
金丝李 <i>Garcinia paucinervis</i>	Guttiferae	1,684	258	21.96	2.60	2.12	中上坡 H-2
茎花山柚 <i>Champerea manillana</i>	Opiliaceae	1,340	138	22.76	2.39	1.79	中坡 H-3
假玉桂 <i>Celtis timorensis</i>	Ulmaceae	1,122	27	42.65	2.11	1.74	中下坡 H-4
细叶谷木 <i>Memecylon scutellatum</i>	Melastomataceae	1,221	974	21.60	2.00	1.74	山顶 H-1
截裂翅子树 <i>Pterospermum truncatolobatum</i>	Sterculiaceae	1,604	721	13.98	1.75	1.69	中坡 H-3
山榄叶柿 <i>Diospyros siderophylla</i>	Ebenaceae	1,592	531	17.83	1.30	1.59	山顶 H-1
三角车 <i>Rinorea bengalensis</i>	Violaceae	2,178	476	9.38	0.77	1.57	中坡 H-3
黄梨木 <i>Boniodendron minus</i>	Sapindaceae	694	406	75.20	1.15	1.55	山顶 H-1
割舌树 <i>Walsura robusta</i>	Meliaceae	1,315	246	18.69	1.67	1.49	中坡 H-3
肥牛树 <i>Cephalomappa sinensis</i>	Euphorbiaceae	917	919	33.66	0.78	1.33	中上坡 H-2
网脉核果木 <i>Drypetes perreticulata</i>	Euphorbiaceae	631	99	60.84	1.47	1.24	中坡 H-3
其他 Other	—	24,209	12,869	—	65.22	44.62	—
总计 Total	—	68,010	27,461	—	100	100	—

H-1: Mountain peak; H-2: Upper slope; H-3: Middle slope; H-4: Lower slope; H-5: Valley bottom

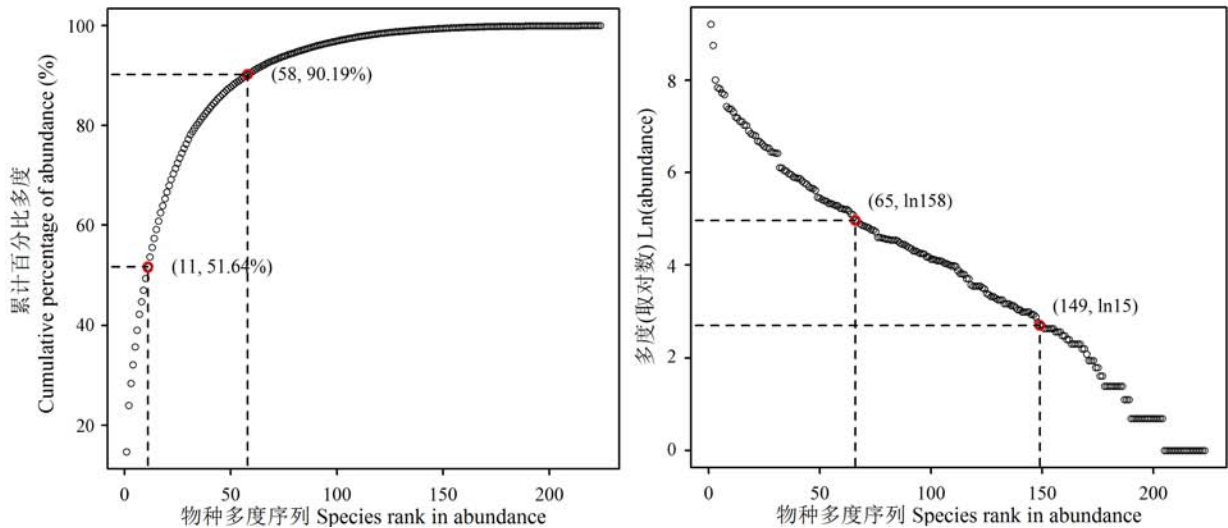


图3 物种多度累计分布图和物种多度序列图
Fig. 3 Cumulative distribution curve of species abundance and sequence curve of species abundance in the Nonggang forest plot

体数的0.35%和5.2%；而每公顷个体数大于10株的树种有65个(图3b)。

2.4 优势树种与层次结构
样地内重要值≥1的树种有26个，它们占总树种

数的11.66%, 占样地内总重要值的62.42%。重要值排名前3位的分别是闭花木、苹婆、广西牡荊, 为山坡区域的乔木层第Ⅱ亚层优势种; 重要值第4、5位的分别是蚬木、海南椴, 为山坡区域的乔木层第Ⅰ亚层优势种, 也是典型的喀斯特季节性雨林建群树种。细叶谷木、山榄叶柿、黄梨木(*Boniodendron minus*)等为山顶周围的乔木层优势种, 重要值列第13、15、17位; 另外, 毛叶铁榄、清香木等也集中分布在山顶周围, 相对频度较小, 重要值列第41、60位。劲直刺桐为谷底周围的乔木层第Ⅰ亚层优势种, 重要值第6位; 日本五月茶、对叶榕等为谷底周围的乔木层第Ⅱ亚层优势种, 重要值第8、9位; 另外, 谷底周围的乔木层第Ⅰ亚层树种广西棋子豆(*Archidendron guangxiensis*)、中国无忧花、羽叶白头树(*Garuga pinnata*)等树种大径级比例较多, 但总个体数量相对较少, 重要值分别为第27、31、53位(表3)。

样地内 $DBH \geq 1$ cm个体的胸高断面积总和为 $22.08 \text{ m}^2/\text{ha}$, 独立个体的平均胸径为4.84 cm, 分枝和萌枝的平均胸径为3.18 cm。最大个体为白头树(*Garuga forrestii*), 胸径为101 cm。优势树种中平均胸高断面积较大的有劲直刺桐、广西牡荊、蚬木、海南椴、网脉核果木(*Drypetes perreticulata*)、假玉桂(*Celtis timorensis*)、广西棋子豆、中国无忧花等; 其中, 劲直刺桐、广西棋子豆、中国无忧花等分布

在谷底周围, 而其他5个树种均分布在山坡中部上下。另外, 羽叶白头树、岭南酸枣(*Spondias lakonensis*)、董棕、木蝴蝶(*Oroxylum indicum*)、臀果木(*Pygeum topengii*)、木棉(*Bombax ceiba*)、秋枫(*Bischofia javanica*)等也具有较大的平均胸高断面积, 均分布在谷底周围。

弄岗样地山顶周围林高5–6 m, 植被类型为山顶矮林; 山坡中部, 乔木层第Ⅰ亚层林高20–30 m, 个别树高可达35 m, 第Ⅱ亚层林高8–15 m, 第Ⅲ亚层高5–7 m, 植被类型介于旱生型山顶矮林和热带雨林之间; 谷底周围, 乔木层第Ⅰ亚层林高25–35 m, 个别树高可达45 m, 第Ⅱ亚层林高8–15 m, 第Ⅲ亚层高4–7 m, 植被类型具有热带雨林特征。

2.5 径级结构

弄岗样地内所有个体的总径级分布明显呈现倒“J”形, 即小径级个体数最多, 随着胸径等级的增加个体数量逐渐下降。其中, 胸径1–3 cm的个体数36,444株, 占总个体数的53.59%; 1–12 cm的有61,837株, 占总个体数的90.92%; 10 cm以上的有8,502株, 占总个体数的12.5%; 20 cm以上的有1,912株, 占总个体数的2.81%; 30 cm以上的仅有472株, 占总个体数的0.69% (图4)。

对9个优势种径级结构的分析(图5)表明: 黄梨木、山榄叶柿、细叶谷木、闭花木、蚬木、肥牛树、日本五月茶、对叶榕等8个树种的径级结构均呈不

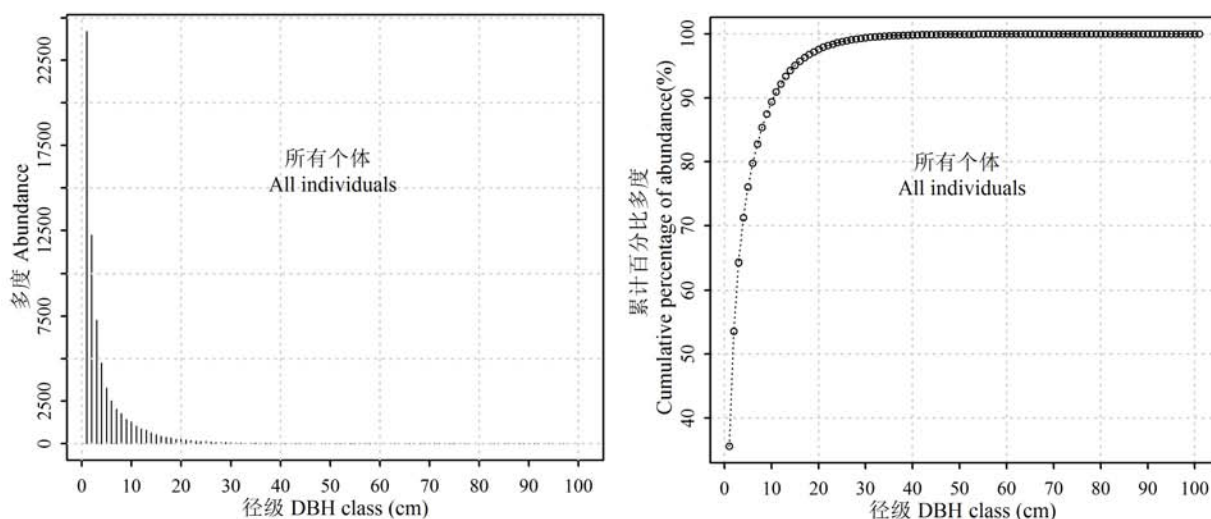


图4 弄岗样地的全部树种径级分布图及径级累计分布图

Fig. 4 Size-class distribution and size-class cumulative distribution of all tree species in the Nonggang forest plot.

同程度的倒“J”形,即以胸径1–2 cm的个体数最多,随着径级增加个体数量逐步下降;劲直刺桐的径级结构呈单峰型,在25 cm处形成峰值,胸径10–40 cm个体数有260株,占该总个体数的82.28%,而在胸径1–10 cm的个体仅有38株(图5)。

2.6 树种空间分布

从9个优势种的空间分布图(图6)可以看出:黄梨木、山榄叶柿、细叶谷木等主要聚集分布在山顶周围,而闭花木、蚬木、肥牛树等主要分布在山坡

中部,日本五月茶、劲直刺桐、对叶榕等主要分布在谷底周围。不同树种呈现出不同程度的斑块状分布现象(图6)。

从不同径级树种的空间分布来看:黄梨木、山榄叶柿、细叶谷木、蚬木、日本五月茶等树种的小径级个体空间分布范围广泛,而大径级个体空间分布范围相对较窄。闭花木、肥牛树、对叶榕等不同径级的空间分布差异不明显,即幼树与大树的空间分布范围相似。劲直刺桐较大径级个体分布范围相

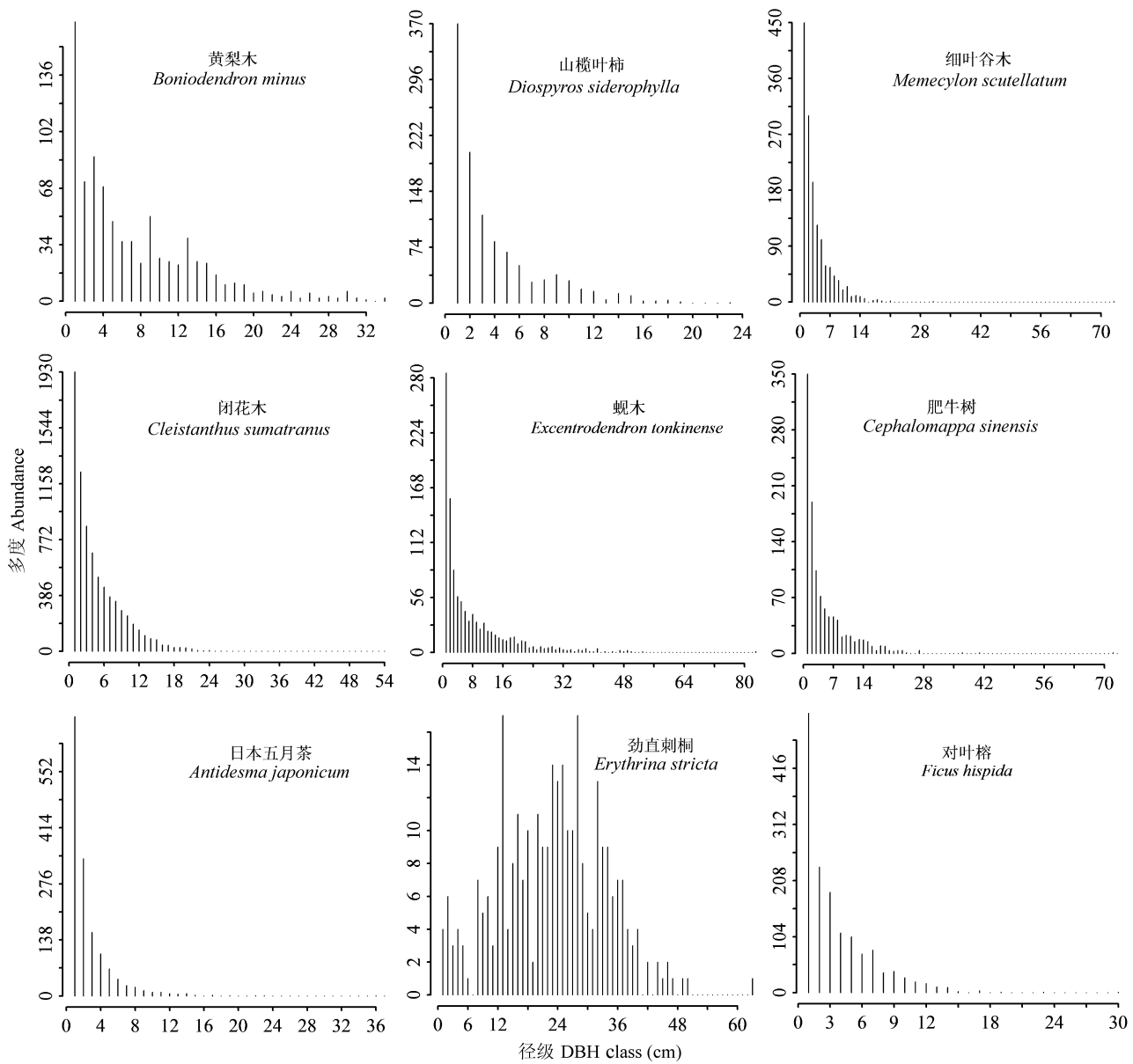


图5 9个优势树种的径级结构
Fig. 5 Size-class distribution of nine dominant tree species

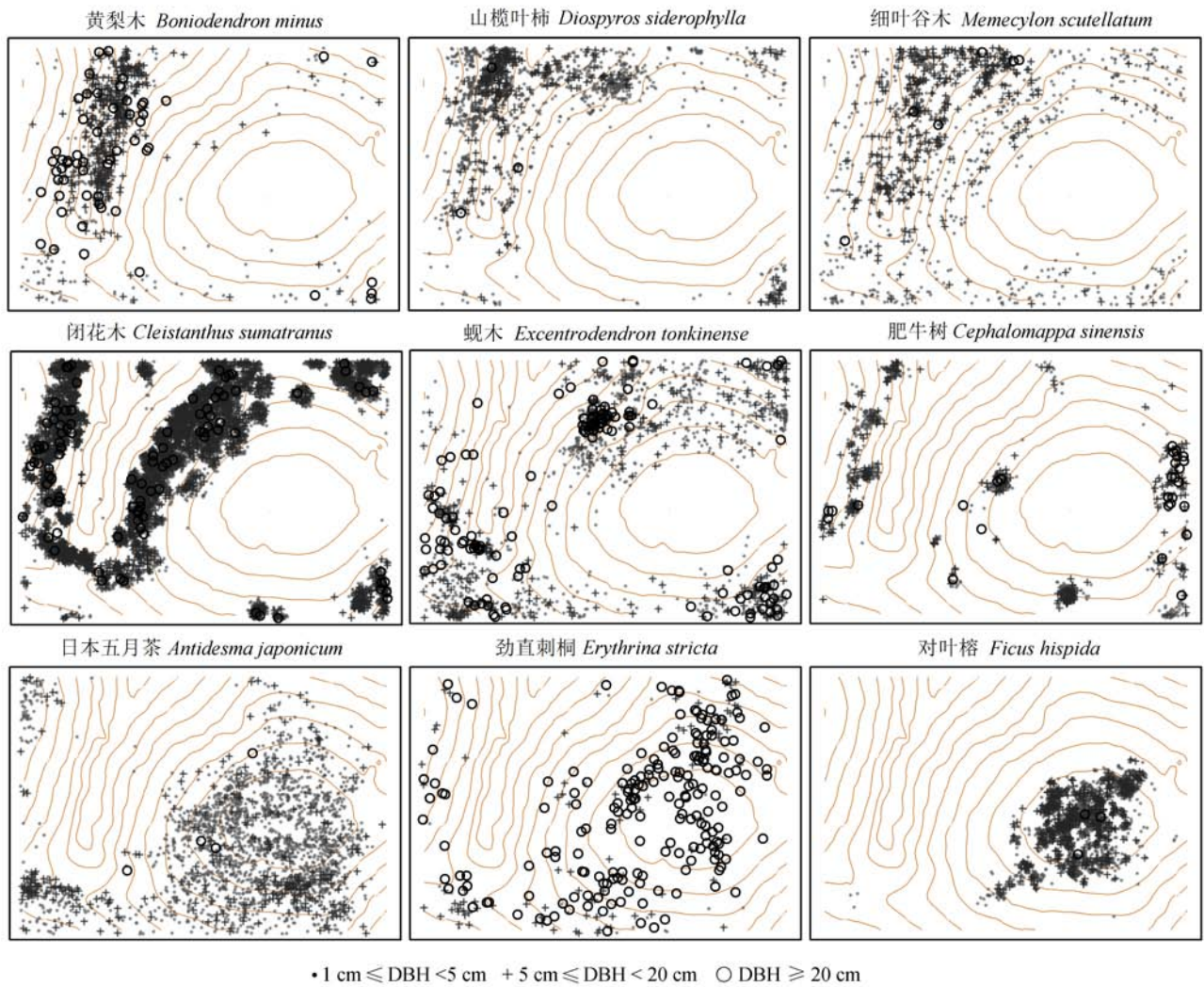


图6 弄岗样地9个优势树种在3个不同径级的空间分布图
Fig. 6 Spatial distribution maps of nine dominant tree species at 3 different DBH classes in the Nonggang forest plot

对广泛，而小径级个体数量较少，而这与其单峰型径级结构是相关的(图6)。从大径级乔木的空间分布图(图7)来看: DBH≥30 cm的个体较集中分布在山谷周围; DBH在20–30 cm的个体在山坡中下部的分布较多，在山顶周围分布极少; DBH在10–20 cm的树种个体广泛分布在整个样地，且在山坡中部的密度相对较大。

2.7 分枝和萌枝的格局

样地内DBH≥1 cm的分枝和萌枝共有27,460株，存在分枝或萌枝的树种有190种，占总树种数的85.2%。含分枝或萌枝最多的树种分别为广西牡荆、苹婆、闭花木、细叶谷木、肥牛树、海南椴等。所有分枝和萌枝的总径级分布呈现倒“J”形; 其中，胸

径在1–3 cm的数量有18,775株，占分枝和萌枝总个体数的67.84%; 1–5 cm的有23,140株，占总个体数的83.61%; 5–20 cm的有4,449株，占总个体数的16.08%; 20 cm以上的有86株，占总个体数的0.31% (图8)。

由所有分枝和萌枝的空间分布图(图9)可以看出: DBH≥20 cm的主要分布在山坡中部; DBH在5–20 cm的在山顶周围分布较多，在谷底周围分布较少; DBH在1–5 cm的分枝和萌枝覆盖了整个样地，在山顶周围等海拔较高区域分布较多。

2.8 种–面积及个体数–面积关系

按照随机取样方法，绘制了物种–面积和个体数–面积关系散点图(图10)。物种–面积散点图可分

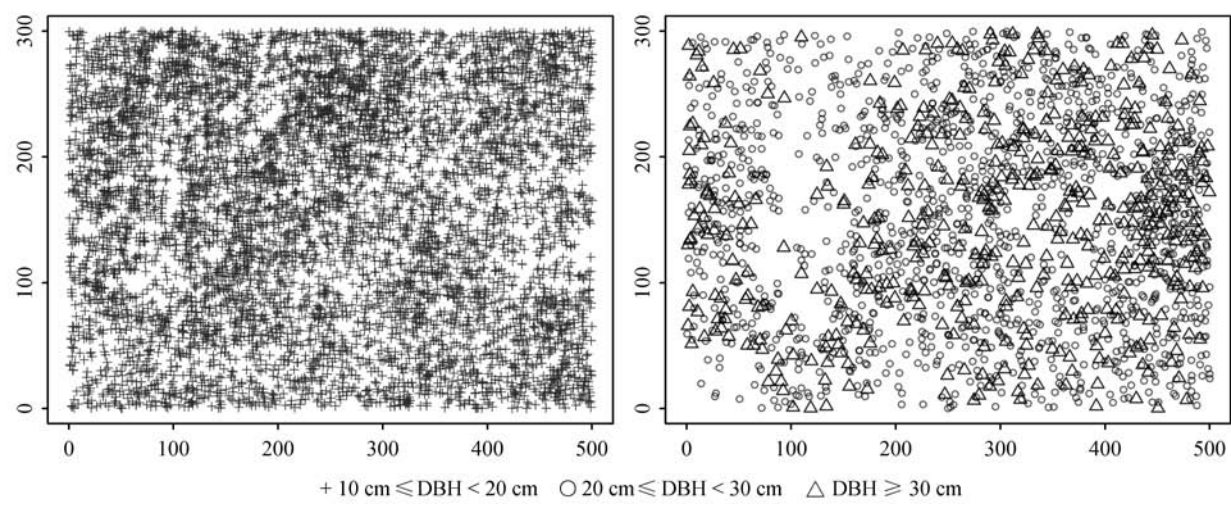


图7 弄岗样地胸径≥10 cm树种的空间分布图
Fig. 7 Spatial distribution maps of tree species with DBH≥10 cm in the Nonggang forest plot

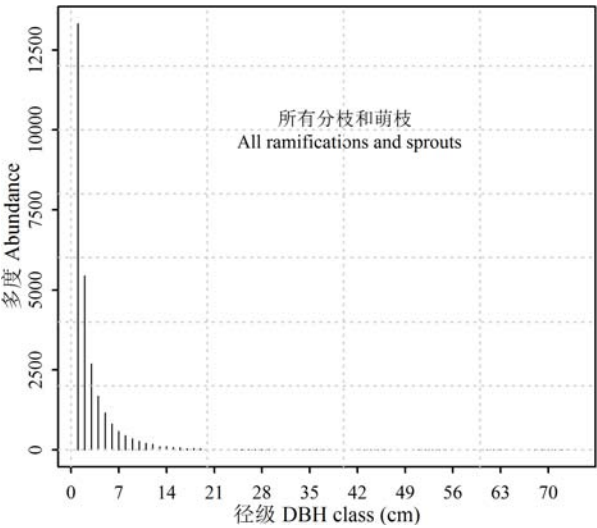


图8 弄岗样地所有分枝或根萌的径级结构
Fig. 8 Size-class distribution of all tree ramifications and sprouts in the Nonggang forest plot

为3个阶段: (1)随机取样面积在0–2 ha时, 树种数随着取样面积的增加而迅速增加; (2)当取样面积在2–7 ha时, 种–面积曲线自动分化形成两条曲线; 如在3–4 ha的取样面积下, 所得树种数的频数分布图呈双峰型, 最大值为193, 最小值为139; (3)当取样面积在7–15 ha时, 种–面积曲线恢复形成一条曲线, 曲线变化相对平缓, 并逐渐趋于稳定(图10a)。个体数–面积曲线的斜率基本保持恒定, 个体数随取样面积呈线性递增趋势, 在3–4 ha的取样面积下, 个

体数的频数分布图呈单峰型, 最大值为21,058, 最小值为11,530 (图10b)。

3 讨论

3.1 植物区系与优势科属

弄岗样地树种以大戟科、马鞭草科、梧桐科等热带性质科为主, 但典型热带科龙脑香科、肉豆蔻科缺乏(这两个科在弄岗保护区其他地方有分布)。弄岗样地热带性质的科数占88.61%, 热带性质的属数占88.39%; 植物区系为热带边缘性质, 具有向亚热带过渡的特点, 此结果与梁畴芬等(1988)的结论基本一致。从不同森林监测样地内的热带性质科属数所占比重来看: 西双版纳样地的热带科占89.47%; 鼎湖山的热带属占89.92%; 古田山的热带科占64.86%, 热带属占53.00%; 天童山的热带科占61.90%, 热带属占52.69%(兰国玉等, 2008; 叶万辉等, 2008; 祝燕等, 2008; 杨庆松等, 2011)。由此可知植物区系组成与其所在地理纬度及气候条件是有密切关系的, 弄岗(22.43°N)与西双版纳(21.61°N)及鼎湖山(23.10°N)的地理纬度较近, 植物区系特征也较为相似; 同时说明弄岗样地热带北缘植物区系与弄岗保护区地处我国热带北缘地理位置是相符的(表4)。

3.2 树种组成与特有成分

弄岗样地内胸径≥1 cm的木本植物有223种, 隶属于56科157属。与常绿阔叶林、高位珊瑚礁季雨

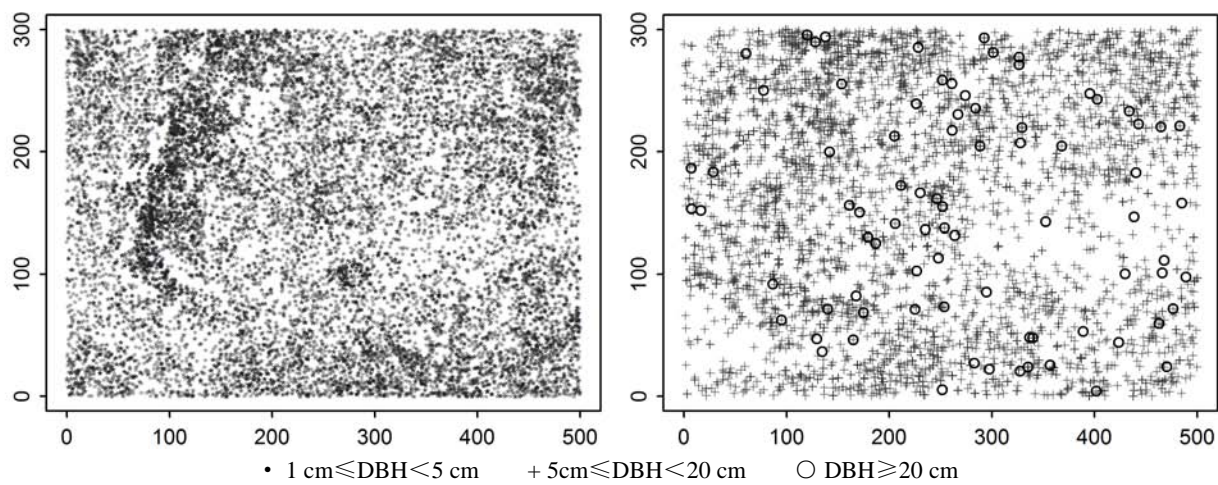


图9 弄岗样地所有分枝和萌枝在3个不同径级的空间分布图
Fig. 9 Spatial distribution maps of tree ramifications and sprouts at three different DBH classes in the Nonggang forest plot

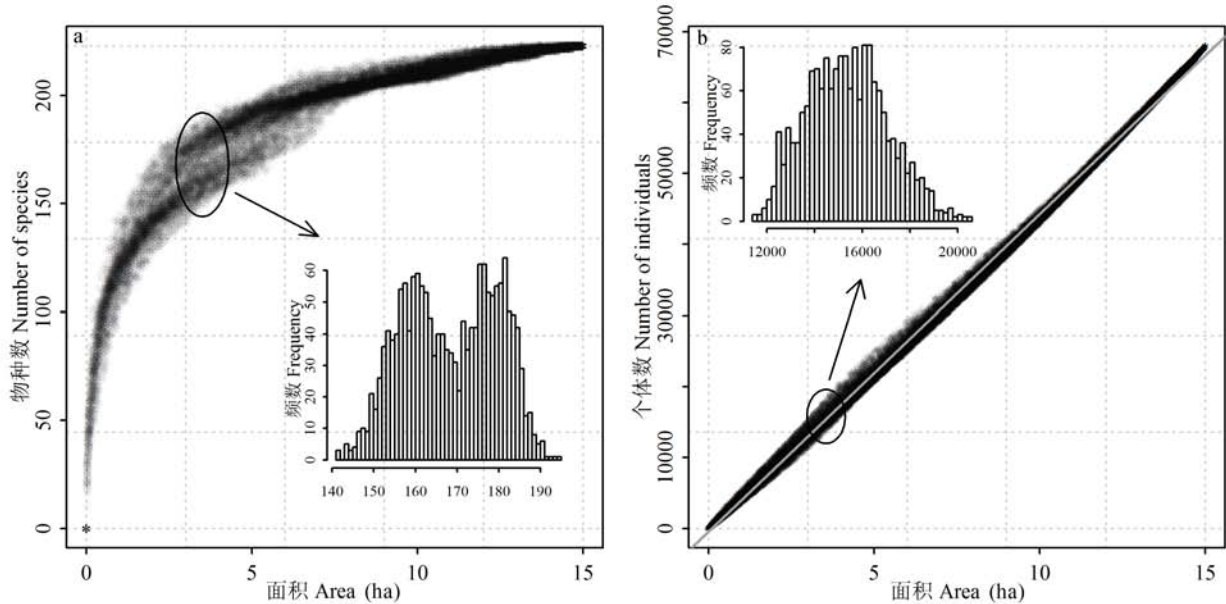


图10 弄岗样地的物种-面积关系图(a)和个体数-面积关系图(b)
Fig. 10 Species-area (a) and individual-area (b) relationship diagram in the Nonggang forest plot

林、阔叶红松林等类型的森林样地相比, 弄岗样地树种组成丰富, 尤其是属的种类丰富, 多数为单属单种; 然而与西双版纳热带雨林样地相比, 弄岗样地树种数量相对较少(表4)(郝占庆等, 2008; 兰国玉等, 2008; 叶万辉等, 2008; 祝燕等, 2008; Wu *et al.*, 2011; 杨庆松等, 2011)。弄岗样地优势树种中大部分属于热带喀斯特(岩溶)特有树种, 如蚬木、肥牛树、金丝李、三角车(*Rinorea bengalensis*)、割舌树(*Walsura robusta*)、网脉核果木、茎花山柚

(*Champereia manillana* var. *longistaminea*)等, 这些树种具有耐旱、耐碱、喜钙或耐钙等特性, 还具有发育强大的根系, 利于在岩石缝隙间扎根生长, 适应并局限在喀斯特生境条件下生长(苏宗明, 1988)。

3.3 胸高断面面积之和

弄岗样地每公顷胸高断面面积之和小于其他所有样地(表4), 这与样地内恶劣的生境条件有关: 弄岗样地70–80%的地表面积被裸露的岩石所占据, 绝大部分地段土层厚度小于30 cm; 大部分植物扎

表4 不同植被类型森林监测样地的地理坐标、面积以及树种组成(郝占庆等, 2008; 兰国玉等, 2008; 叶万辉等, 2008; 祝燕等, 2008; Wu *et al.*, 2011; 杨庆松等, 2011)

Table 4 Location, size and species composition of stem-mapping forest plots with different vegetation types

样地名称 Forest plot	地理坐标 Coordinates	面积 Size (ha)	科 Family	属 Genus	种 Species	个体数 Stem (株/ha)	胸高断面积 BA (m ² /ha)	稀有种 Rare (%)
1 长白山-阔叶红松林	42.38° N, 128.08° E	25	18	32	52	1,556	43.23	34.60
2 天童山-中亚热带常绿阔叶林	29.81° N, 121.77° E	20	50	91	153	4,730	38.98	36.20
3 古田山-中亚热带常绿阔叶林	29.25° N, 118.12° E	24	49	104	159	5,863	36.90	37.10
4 鼎湖山-南亚热带常绿阔叶林	23.10° N, 112.32° E	20	56	119	210	3,581	30.17	52.38
5 弄岗-北热带喀斯特季节性雨林	22.43° N, 106.95° E	15	56	157	223	4,534	22.08	33.63
6 垦丁-热带高位珊瑚礁季雨林	21.95° N, 120.82° E	10	34	74	95	3,909	45.15	28.42
7 西双版纳-热带雨林	21.61° N, 101.57° E	20	70	213	468	4,792	42.34	49.14

BA, Basal area; 1, Deciduous broad-leaved Korean pine mixed forest plot at Changbai Mountain in Jilin of China (Hao *et al.*, 2008); 2, Subtropical evergreen broad-leaved forest plot at Tiantong Mountain in Zhejiang of China (Yang *et al.*, 2011); 3, Subtropical evergreen broadleaved forest plot at Gutian Mountain in Zhejiang of China (Zhu *et al.*, 2008); 4, Lower subtropical evergreen broadleaved forest plot at Dinghu Mountain in Guangdong of China (Ye *et al.*, 2008); 5, Northern Tropical karst seasonal rain forest plot at Nonggang in Guangxi of China; 6, Tropical karst (uplifted coral reef) monsoon forest plot at Kenting in Taiwan of China (Wu *et al.*, 2011); 7, Tropical rain forest plot at Xishuangbanna in Yunnan of China (Lan *et al.*, 2008).

根在岩石缝隙中缓慢生长, 可能是受到土壤养分总量的限制或者由喀斯特植物本身特性所决定, 大径级树种的比例相对较低, 因此每公顷所含胸高断面积之和相对较小。前文中“DBH≥20 cm的个体在山坡中下部较多分布, 而在山顶周围极少分布”也能体现: 在岩石裸露率高的地区, 树种的平均胸高断面积相对较小; 又如, 喀斯特地区有些特有树种如米扬噎(*Streblus tonkinensis*)达百年高龄后, 胸径也只有10 cm左右(梁畴芬, 1988)。

3.4 稀有树种

弄岗样地有较多稀有树种, 占总树种数的33.63%; 但与其他森林监测样地相比, 弄岗稀有种比例仅大于台湾垦丁高位珊瑚礁季雨林样地(较年轻的喀斯特地貌)(王相华等, 2004), 而小于其他类型森林样地(表4)。这可能由于弄岗和垦丁样地均属于喀斯特森林有关: 喀斯特森林的树种需要具备耐旱、耐碱、耐钙等特性, 加上喀斯特山地较封闭的地形结构容易阻断种子长距离扩散, 造成不同洼地(谷地)之间的植物物种扩散受限, 因此稀有种来源就可能缩小了范围。如梁畴芬等(1988)调查发现, 大青山与弄岗近在咫尺(两地同位于龙州县), 但因大青山位于非喀斯特区, 因此大青山植物中有200余种在弄岗均没有分布, 而两地共有的物种有379个, 只占弄岗保护区总物种数的28%。另外, “每公顷≤1株的树种为稀有种”的定义及相对较小的样地面积, 也可能是造成弄岗和垦丁样地稀有种比例偏低的原因; 如, 从弄岗样地内随机抽取14 ha、12 ha、10 ha、8 ha的亚样地各100次, 统计出的稀有种比例分

别为33.27 ± 0.19%、31.27 ± 0.73%、29.79 ± 0.92%、30.45 ± 1.55%; 这表明随着取样面积的不断减小, 样地所包含稀有物种的比例有逐渐减少趋势。

3.5 径级结构

弄岗森林群落总径级结构呈倒“J”形, 主要优势树种的径级结构也表现为倒“J”, 幼苗所占比例较多, 种群能得到稳定更新生长; 而谷底优势种劲直刺桐的径级结构呈单峰型, 表现为中径级个体较多, 有重新产生大量幼苗的潜力, 也可能进一步成为衰退型树种, 因此该种群数量动态将可能对谷底群落稳定性造成一定影响。总体来看弄岗样地森林群落受外界干扰较少, 经过长期自然演替发育, 群落结构相对较稳定, 且群落能自然更新生长良好。

3.6 优势种空间分布

多个优势种共存是弄岗森林组成的重要特点之一。从优势物种空间格局看, 主要优势树种均成强烈聚集型分布, 且与生境条件密切相关, 主要优势种的空间分布图形成互补; 大部分树种的小径级个体分布范围相对广泛, 而大径级个体的分布范围相对较窄, 表现出不同径级的树种的生境偏好略有差异。在弄岗样地山顶周围, 极少有DBH≥20 cm的树木分布, 且树木分枝或萌枝较多; 在山谷周围, 大径级个体分布较多, 且树木分枝或萌枝分布较少。由此看来生境条件与植被分布及数量结构有着密切的关系。

3.7 种-面积及个体数-面积关系

由于弄岗样地“峰丛-洼地”坡面上交互共存着多个群落类型, 而不同群落中树种丰富度差异较

大,因此树种数量组成有较强的空间异质性,就造成了随机取样统计出的树种数可能呈双峰型频数分布,并形成了种-面积散点图在中尺度取样面积下分化成两条曲线。而整体上来看,样地内树种独立个体在空间上分布可能相对随机,因此随机取样统计出的树种个体数呈单峰型频数分布,个体数-面积曲线呈线性增长型。

3.8 喀斯特生境条件对植被分布的影响

弄岗喀斯特季节性雨林15 ha样地内海拔高差只有190 m,然而随着从山顶到谷底生境条件的巨变,群落类型从旱生型山顶矮林逐渐变异到潮湿的热带雨林,同时也伴随着群落高度、层次结构、个体密度、分枝构件、常绿落叶比例等功能性状上的巨大变异。与其他森林样地相比,弄岗喀斯特森林中树种丰富且特有成分突出、树种组成在空间上变异剧烈、优势种强烈聚集分布且与生境条件密切相关。由此看来,强烈生境异质性及独特地质背景可能是弄岗样地在恶劣生境条件下仍拥有多样群落类型和丰富树种的重要原因。

袁道先院士认为,喀斯特生态系统的运行主要受“喀斯特(岩溶)动力系统(karst dynamics system)”和“遗传信息传递系统(genetic information transmitting system)”联合作用的驱动;其中“喀斯特动力系统”通过碳、水、钙循环等主要物质能量传导形式,控制着喀斯特环境(富钙偏碱性岩石、地下双层空间结构)的形成,并影响着生命发育和物种选择;而“遗传信息传递系统”通过遗传信息把各种喀斯特环境信息记录并传递到生命体中,控制着喀斯特环境下特殊生物群落的形成和演化(袁道先, 2001; 袁道先和章程, 2008)。当前基于CTFS和CforBio大型森林监测样地网络,提出并发展的诸多物种共存机制的理论及假说中大部分都是在地势较平坦的热带雨林提出和得到验证的(Janzen, 1970; Hubbell, 2001; Barot & Gignoux, 2004);而在生境高度异质性的中国西南喀斯特地区,现有的这些理论和假说是否存在局限性?是否存在其他不同的物种维持机制?在喀斯特森林中“喀斯特动力系统”和“遗传信息传递系统”会在多大程度上加剧或减弱各种物种共存机制的作用?

开展以上问题的探索,需要继续对弄岗喀斯特森林内物种组成及空间分布、群落发育谱系结构、光照及热量分布格局、凋落物及土壤物质元素含量

(CO₂、H₂O、Ca、Mg、C、N、P)等进行较大时空尺度上的定位监测。期望今后通过对弄岗15 ha样地(及若干个辅助样地)的长期定位监测和探索研究,能更科学地掌握喀斯特森林中物种组成分布和群落演替规律,更深入地了解“喀斯特动力系统”及“遗传信息传递系统”对各种物种共存机制的作用影响,为喀斯特地区石漠化治理、重建良性生态系统等工程提供科学理论支撑。

致谢:中国科学院植物研究所郭柯研究员、米湘成副研究员、任海保博士、赖江山博士等参加了弄岗15 ha样地选址并给予调查监测技术指导;广西师范大学梁士楚教授对野外调查工作给予了大力支持;广西弄岗国家级自然保护区管理局给予大量帮助;卢清柏、李冬兴等参加野外调查。在此一并致谢。

参考文献

- Barot S, Gignoux J (2004) Mechanism promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? *Oikos*, **106**, 185–192.
- Cao JH (曹建华), Yuan DX (袁道先), Pan GX (潘根兴), Lin YS (林玉石) (2001) Preliminary study on biological action in karst dynamic system. *Earth Science Frontiers* (地学前缘), **8**(1), 203–209. (in Chinese with English abstract)
- Chen P (陈平) (1988) A report on the soil investigation of the Longgang Natural Reserve. *Guihaia* (广西植物) (Suppl. 1), 52–73. (in Chinese with English abstract)
- Condit R (1995) Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**, 18–23.
- Condit R, Ashton P, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell SP, Foster RB, Itoh A, Lafrankie JV, Lee HS, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, **288**, 1414–1418.
- Guo K (郭柯), Liu CC (刘长成), Dong M (董鸣) (2011) Ecological adaptation of plants and control of rocky-desertification on karst region of Southwest China. *Journal of Plant Ecology (Chinese version)* (植物生态学报), **35**, 991–999. (in Chinese with English abstract)
- Hao ZQ (郝占庆), Li BH (李步杭), Zhang J (张健), Wang XG (王绪高), Ye J (叶吉), Yao XL (姚晓琳) (2008) Broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest plot in Changbaishan (CBS) of China: community composition and structure. *Journal of Plant Ecology (Chinese version)* (植物生态学报), **32**, 238–250. (in Chinese with English abstract)
- He FL, Hubbell SP (2011) Species-area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature*, **473**, 368–371.
- Huang YS (黄俞淞), Wu WH (吴望辉), Jiang RH (蒋日红),

- Liu SY (刘晟源), Liu Y (刘演), Li XK (李先琨) (2013) Primary study on species diversity of plant in Longgang National Nature Reserve of Guangxi. *Guihaia* (广西植物), **33**, 346–355. (in Chinese with English abstract)
- Hubbell SP (2001) *The United Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hubbell SP, Foster RB (1986) Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. In: *Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity* (ed. Soule ME), pp. 205–231. Sinauer Press, Sunderland, UK.
- Janzen DH (1970) Herbivorous and number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, **104**, 501–528.
- Lan GY (兰国玉), Hu YH (胡跃华), Cao M (曹敏), Zhu H (朱华), Wang H (王洪), Zhou SS (周仕顺), Deng XB (邓晓保), Cui JY (崔景云), Huang JG (黄建国), Liu LY (刘林云), Xu HL (许海龙), Song JP (宋军平), He YC (何有才) (2008) Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamic plot: species compositions and spatial distribution patterns. *Journal of Plant Ecology (Chinese version)* (植物生态学报), **32**, 287–298. (in Chinese with English abstract)
- Li KY (李克因) (1988) Primary exploration of the geomorphological districts and the development of surface forms in the Longgang Nature Reserve. *Guihaia* (广西植物), (Suppl. 1), 33–51. (in Chinese with English abstract)
- Li XK (李先琨), Jiang ZC (蒋忠诚), Huang YQ (黄玉清), Xiang WS (向悟生), Lü SH (吕仕洪), Ye D (叶铎), Su ZM (苏宗明) (2008) Dynamics of dominant population and its influence on karstification in Southwest Guangxi, China. *Acta Geoscientica Sinica* (地球学报), **29**, 253–259. (in Chinese with English abstract)
- Li XK (李先琨), Su ZM (苏宗明), Lü SH (吕仕洪), Ou ZL (欧祖兰), Xiang WS (向悟生), Ou Z (区智), Lu SH (陆树华) (2003) The spatial pattern of natural vegetation in the karst regions of Guangxi and the ecological signal for ecosystem rehabilitation and reconstruction. *Journal of Mountain Science* (山地学报), **21**(2), 129–139. (in Chinese with English abstract)
- Liang CF (梁畴芬), Liang JY (梁建英), Liu LF (刘兰芳), Mo XL (莫新礼) (1988) A report on the floristic survey on the Longgang Natural Reserve. *Guihaia* (广西植物) (Suppl. 1), 83–184. (in Chinese with English abstract)
- Lin YC, Chang LW, Yang KC, Wang HH, Sun IF (2011) Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation. *Oecologia*, **165**, 175–184.
- Linares PR, Alvarez SIP (2005) Tree community patterns in seasonally dry tropical forests in the Cerros de Amotape Cordillera, Tumbes, Peru. *Forest Ecology and Management*, **209**, 261–272.
- Liu YG (刘玉国), Liu CC (刘长成), Li GQ (李国庆), Wei YF (魏雅芬), Liu YG (刘永刚), Guo K (郭柯) (2011) Litter mass of five karst forests and their hydrological effects in Guizhou. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **47**(3), 82–88. (in Chinese with English abstract)
- Liu ZH, Dreybrodt W, Wang HJ (2010) A new direction in effective accounting for the atmospheric CO₂ budget: considering the combined action of carbonate dissolution, the global water cycle and photosynthetic uptake of DIC by aquatic organisms. *Earth Science Reviews*, **99**, 162–172.
- Ma KP (马克平) (2008) Large scale permanent plots: important platform for long term research on biodiversity in forest ecosystem. *Journal of Plant Ecology (Chinese version)* (植物生态学报), **32**, 237. (in Chinese)
- Nathan R (2006) Long-distance dispersal of plants. *Science*, **313**, 786–788.
- Qin HN (覃海宁), Liu Y (刘演) (2010) *A Checklist of Vascular Plants of Guangxi* (广西植物名录). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- R Core Team (2013) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Su ZM (苏宗明), Li XK (李先琨) (2003) The types of natural vegetation in karst region of Guangxi and its classified system. *Guihaia* (广西植物), **23**, 289–293. (in Chinese with English abstract)
- Su ZM (苏宗明), Zhao TL (赵天林), Huang QC (黄庆昌) (1988) The vegetation of Longgang Natural Reserve in Guangxi. *Guihaia* (广西植物), (Suppl. 1), 188–214. (in Chinese with English abstract)
- Wang HH (王相华), Sun IF (孙义方), Chien CT (简庆德), Pan FJ (潘富俊), Kuo CF (郭纪凡), Yu MH (游孟雪), Ku HL (古心兰), Wu SH (伍淑惠), Cheng YP (程俞斌), Chen SY (陈舜英), Kao YC (高瑞卿) (2004) Tree species composition and habitat types of a karst forest in Kenting, Southern Taiwan. *Taiwan Journal of Forest Science* (台湾林业科学), **19**, 323–335. (in Chinese with English abstract)
- Wu SH, Hseu ZY, Shih YT, Sun IF, Wang HH, Sen YC (2011) *Kenting Karst Forest Dynamics Plot: Tree Species Characteristics and Distribution Patterns*. Taiwan Forestry Research Institute, Taipei.
- Wu ZY (吴征镒) (1991) The areal-types of Chinese genera of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **13** (Suppl. IV), 1–139. (in Chinese with English abstract)
- Wu ZY (吴征镒), Zhou ZK (周浙昆), Li DZ (李德铎), Peng H (彭华), Sun H (孙航) (2003) The areal-types of the world families of seed plants. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **25**, 245–257. (in Chinese with English abstract)
- Yang QS (杨庆松), Ma ZP (马遵平), Xie YB (谢玉彬), Zhang ZG (张志国), Wang ZH (王樟华), Liu HM (刘何铭), Li P (李萍), Zhang N (张娜), Wang DL (王达力), Yang HB (杨海波), Fang XF (方晓峰), Yan ER (阎恩荣), Wang XH (王希华) (2011) Community structure and species composition of an evergreen broad-leaved forest in Tiantong's 20 ha

- dynamic plot, Zhejiang Province, eastern China. *Biodiversity Science* (生物多样性), **19**, 215–223. (in Chinese with English abstract)
- Ye WH (叶万辉), Cao HL (曹洪麟), Huang ZL (黄忠良), Lian JY (练琚愉), Wang ZG (王志高), Li L (李林), Wei SG (魏识广), Wang ZM (王章明) (2008) Community structure of a 20 ha lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese version)* (植物生态学报), **32**, 274–286. (in Chinese with English abstract)
- Yuan DX (袁道先) (2001) World correlation of karst ecosystem: objectives and implementation plan. *Advance in Earth Sciences* (地球科学进展), **16**, 462–466. (in Chinese with English abstract)
- Yuan DX (袁道先), Zhang C (章程) (2008) Karst dynamics theory in China and its practice. *Acta Geoscientica Sinica* (地球学报), **29**, 355–365. (in Chinese with English abstract)
- Zhang ZH, Hu G, Zhu JD, Luo DH, Ni J (2010) Spatial patterns and interspecific associations of dominant tree species in two old-growth karst forests, SW China. *Ecological Research*, **25**, 1151–1160.
- Zhu SQ (朱守谦) (1993) *Ecological Research on Karst Forest (I)* (喀斯特森林生态研究 I). Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese)
- Zhu Y (祝燕), Zhao GF (赵谷凤), Zhang LW (张俪文), Shen GC (沈国春), Mi XC (米湘成), Ren HB (任海保), Yu MJ (于明坚), Chen JH (陈建华), Chen SW (陈声文), Fang T (方腾), Ma KP (马克平) (2008) Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, east China. *Journal of Plant Ecology (Chinese version)* (植物生态学报), **32**, 262–273. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 王绪高 责任编辑: 时意专)