

文章编号:1001-4810(2001)01-0047-06

茂兰森林生态系统对岩溶环境的适应与调节^①

周运超,潘根兴

(南京农业大学资源与环境学院,南京 210095)

摘 要:通过对贵州茂兰森林区岩溶作用下森林生态特点的研究表明,岩溶山区由于岩溶作用导致了地貌、土壤、水分等状况的特异性,其森林生态系统行为对岩溶作用也作出了相应的响应,如森林生态系统虽然生物多样性、物种的特有性仍然较好,但物种以钙生性、旱生性为主,生产力低下,森林生态系统主要通过诸如无性更新、不间断随时更新等方式来适应严酷的岩溶环境。因此要保持和恢复岩溶石山区森林生态系统生产力,其首要的基础研究问题是岩溶作用影响下森林植物的生境胁迫的机制及其动态,森林植物对这种胁迫的适应性及其基因调控机理。

关键词:岩溶作用;森林生态系统;胁迫与调控;生态响应

中图分类号:S718.51;X141

文献标识码:A

0 前 言

岩溶作用是地球表层系统中可溶性岩石在 H_2O 和 CO_2 存在的条件下,溶解并形成 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 HCO_3^- 而排释的过程。表层带岩溶地球化学形态的发育演进为石质岩溶→生物岩溶→土壤岩溶→生态岩溶^[1],而现代岩溶学研究的重心已转向研究岩石圈、水圈、生物圈、大气圈相互作用及其对岩溶作用的影响^[2]。由于森林生态系统是地球表层系统中最为活跃和重要的生态系统,它参与调节大气组分以及温室效应,故生态系统与岩溶作用的相互关系一直是岩溶学研究的重要领域,不过,关于岩溶作用对森林生态系统的影响研究报道都很少。我国南方石灰岩山区属于生态脆弱带,资源环境与社会经济发展的矛盾日益尖锐,恢复和重建生态系统的生产力,对于改善生态环境与推进南方山区可持续发展具有十分重要的意义。

生态学家认为生态学研究的重点在于生物及其环境间的相互关系,而对于环境的研究更多的注意力则集中在气象和土壤方面^[3],在贵州茂兰森林区由于其特殊的地质环境,从而使岩性、岩溶作用在该森林

生态系统中占主导地位,而森林生态实质上只是对岩溶及岩溶作用响应的结果。本文根据对贵州茂兰岩溶区森林生态系统研究资料,讨论岩溶作用对森林生态系统的影响,以及岩溶作用下森林立地的生境特点与胁迫,进而揭示研究森林植物对岩溶生境适应的基因调控的必要性。

1 岩溶环境对森林生态系统的胁迫性

1.1 地质地貌特殊

贵州茂兰岩溶森林区位于贵州高原南部向广西丘陵平原过渡的斜坡地带,东经 108° ,北纬 25° ,年平均温度 $15.3^\circ C$,年降水量 $1752mm$,年平均相对湿度 83% ,属典型的亚热带温湿气候区;该区是当今世界上保存最为完好的岩溶森林生态系统,也是岩溶区原生性森林分布面积最大的地区。对于其森林生态系统行为曾有丰富的研究资料积累。

该区的母岩主要为古生代石炭系摆佐组(C_1b)的浅灰、灰色厚层至块状细—中粒白云岩,偶夹灰岩,系较为纯质的碳酸盐岩石类型(表 1)。该区岩石沉积于距今约 3 亿年左右的下石炭纪,三叠纪后期脱离海

^① 基金项目:国家自然科学基金(49972087)资助

作者简介:周运超(1964—),男,博士,副教授,从事森林土壤碳转移等研究。E-mail:zhouyunchao@21cn.com

收稿日期:2000-11-10

侵,上升为陆。造山运动加里东期的广西运动及燕山期的宁镇运动均作用于该区,喜山运动则进一步将其抬升。一系列的地质运动导致该区岩层发生褶皱、断裂形成褶曲、断层和节理等,而岩层则近乎水平(倾角 $5^{\circ}\sim 8^{\circ}$)^[4]。该区地貌的形成是在第三纪末期以后,

在此期间构造运动有节奏的上升、停滞为岩溶作用的发育提供了有利的时间条件。第四纪晚期,在新构造运动大面积抬升的继续作用及其影响下,岩溶作用得到进一步加强,成为该区生态系统的主导的生物地球化学过程^[5]。

表 1 茂兰地区碳酸盐化学成分^[4] (单位:g/kg)
Tab.1 The chemical compositions of carbonate rock in Maolan area

岩石类型	SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	CaO	MgO	K ₂ O	Na ₂ O	P ₂ O ₅	S
白云岩	0.4	0.2	0.6	309.2	218.9	0.08	0.44	0.02	0.04
灰岩	20.2	2.0	0.6	525.9	0.04	0.04	0.47	0.02	0.35
白云岩	7.9	6.5	5.8	316.4	196.0	0.6		0.11	

岩溶作用是在地质构造的基础上发展起来的,而它又促进了岩溶地貌的演化。经过长期的岩溶作用,茂兰森林区地貌形成了地上、地下两个系统,地下部分主要为地下洞穴系统,地上部分则形成典型的岩溶地貌形态如漏斗(洼地)、槽谷、峰丛、石牙等。漏斗表现为深陷而陡峻的倒圆锥形、椭圆锥形,直径数十米至二百米,深 100~250m,而洼地则相对宽坦,直径 200~1000m,深 100~300m,槽谷多为长条状的深切谷地。本区内均无大型平坦开阔之地。

根据对该区不同海拔第四纪剖面的孢粉分析,区内气候在森林形成之前已是温暖气候,具有热带、亚热带的性质^[6]。而植物区系分析表明该区植物区系以热带性的植物占优势^[7]。更新世时仍以蕨类植物生长为主,现今植被可能为晚更新世以来形成^[6]。可见植被的发育与岩溶作用及其发展历史有密切的关系。

1.2 土被瘠薄

区内岩石的纯度导致岩溶作用后残积形成的土壤极为微弱^[4,7,8]。土壤主要分布于负地形的底部,在坡的中下部至坡顶仅留存零星土壤,它们存在于岩溶缝隙中^[4,9~11]。在湿润亚热带淋溶作用较强的环境中,岩溶作用下的土壤发育表现为土壤中养分离子的淋失和 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 HCO_3^- 离子等的积聚,使土壤仍呈碱性反应。在洼地部位,地球化学过程表现为物质的积聚,因而土多,林木长势旺盛,物种丰富。

1.3 干旱缺水

本区降雨量大,但分布不均匀。雨量集中在夏半年(4~9月),降雨量达 1419.6mm^[12],占全年总降雨量的 81%。水分降到地表,因为土被发育微弱,加上地下裂隙和管道系统发育,水分以沿着岩溶地下通道向外排泄为主,只有极少量的水保存在土壤—表层岩缝—森林生态系统中。这是岩溶区表现为水分亏缺而呈现干旱的原因。根据朱守谦等对乌江流域岩溶石质山地土壤的水分状况的监测,在连续放晴下未郁闭新

造林地土壤能保持的田间持水量仅可供植物 7~14 天的蒸腾^[3]。在本区,除漏斗、洼地、盆地等负地形底部保持的水分持续供应而有泉水出露外,绝大部分地区林木均感水分亏缺^[7]。因此,岩溶作用下形成的地形地貌、少土、高钙而碱性与干旱等因素,造成了森林植物生长的极其严酷的环境与地球化学和生态化学的胁迫。

2 森林生态系统对岩溶环境胁迫性的适应性

茂兰岩溶森林生态系统在其演化过程中发生发展并响应岩溶作用,形成独特而有别于其它地区,从系统本身到植物区系、生物多样性,植物种及其物种的生长、生活特性等无不与岩溶作用有着极密切的关系,而森林生态系统则是对这一系列过程响应并演化的结果。

2.1 生物多样性

茂兰岩溶森林是一种稳定的岩溶石山顶极常绿落叶阔叶林,其在组成、结构、生长、更新、演替等方面,不同于常绿阔叶林,也异于北亚热带和亚热带中山常绿落叶混交林^[7]。茂兰岩溶森林生态系统面积仅为 19640ha,就有维管束植物 154 科、514 属、1203 种,其中种子植物 143 科、494 属、1172 种^[7,14];其乔灌木组成的科和种的重要值序为:

科的重要值序:胡桃科、樟科、壳斗科、榆科、芸香科、无患子科、槭树科、海桐花科、大戟科、榛科。

种的重要值序:园果化香、齿叶黄皮、青冈栎、菱叶海桐、朴树、光叶槭、秀丽栲、掌叶木、园叶乌桕^[7,15]。

在森林生态系统中,其它的生物种也是丰富多彩的,无论从植物、苔藓到动物、昆虫到大型真菌,物种极为丰富。除林木外,还有中草药 345 种(包括变种及变型),分属 132 科 261 属^[16];苔藓植物中藓类植物

186 种, 分属 28 科 93 属, 苔类 49 种, 分属 21 科 27 属^[17,18]; 动物种类中兽类 34 种, 分属 7 目 17 科 27 属^[19]; 鸟类 103 种, 分属 12 目 28 科, 占贵州省记录 417 种的 24.7 %^[20]; 更有两栖类 19 种, 分属 2 目 6 科 6 属, 占贵州省两栖类动物种数 63 种的 31.6 %^[21]; 还有爬行类动物 39 种, 分属 2 目 8 科 24 属, 占贵州省爬行类动物总数 105 种 (亚种) 的 37.1 %^[22]; 鱼类有 21 种, 分属 4 目 7 科 17 属^[23]; 昆虫 289 种, 分属 17 目 89 科^[24]; 蚊相 9 属 48 种, 占贵州省已知蚊种的 45 %^[25]; 除上述动、植物及昆虫、蚊相等资源外, 还有大型真菌 182 种, 分属 35 科 81 属^[26]; 可见该区物种的丰富程度较高。

表 2 说明了茂兰岩溶森林生态系统生物多样性较之贵州其它非岩溶区的生物多样性要丰富得多。茂

兰常绿阔叶林 (常态地貌) 的生物多样性也比贵州其它地点的生物多样性要丰富, 但以岩溶常绿落叶阔叶混交林的生物多样性最丰富, 而以灌丛的生物多样性最低。根据黄建辉等 (1997) 对中国从南到北的地带性森林群落物种多样性的研究, 即便是热带季雨林和季节性雨林其 Simpson 多样性指数均只有 11.44^[28], 都低于茂兰森林的 Simpson 多样性指数。虽然仅一个指数的差异不能说明所有的问题, 但从另一个角度来看, 也足以说明岩溶森林生态系统的物种多样性这样一个事实。岩溶森林生态系统的物种多样性与贺金生等对中国中亚热带东部常绿阔叶林主要类型的群落 Simpson 多样性指数^[30] 的比较结果也是如此。因此, 岩溶环境广泛适宜于众多亚热带森林植物。这是岩溶区生态系统恢复的基本依据。

表 2 不同地点森林植被物种多样性^[27]
Tab. 2 Biodiversity in different forest areas

植被类型	地点	经、纬度 (° E, ° N)	海拔 (m)	物种丰富度	Simpson 多样性指数	均匀度
常绿阔叶林	息烽西山	106, 27	1490~1520	22.6±4.6	2.9005±0.6590	11.42±1.62
常绿阔叶林	惠水样摆	106, 26	980~1000	23.6±2.2	7.9399±1.5928	29.70±5.84
常绿阔叶林	雷公山	108, 26	800~1350	21.7±5.8	8.6236±3.7497	31.39±11.04
常绿阔叶林	梵净山	108, 27	800~1300	30.7±5.8	10.4610±3.6967	30.46±11.42
常绿阔叶林	荔波茂兰	107, 25	560~690	37.8±10.6	13.012±4.757	26.87±4.69
常绿落叶林	荔波茂兰	107, 25	560~690	59.8±12.5	22.1346±10.9609	27.91±9.08
灌丛	荔波茂兰	107, 25	560~690	210±8.9	7.3780±4.0794	28.92±9.16

2.2 不同石山部位上植被类型

对于峰丛顶 (脊)、锥峰山腰、漏斗洼地的森林生态系统调查的结果示于表 3。可见森林植物对岩溶地貌的形成表现出极大的响应与适应。由于峰丛顶 (脊) 风大、土少、水少、光照充足, 生长的只是一些耐旱、耐瘠薄、喜光的树种, 如广东松、园果化香等, 而漏

斗洼地土壤肥沃、土厚、水分、养分充足而光照较差, 生长的就是如巴东荚蒾等相关树种, 而山腰部位则条件处于前二者之间, 生长的就是一些中间类型的树种如青冈栎等。说明森林生态系统中生物类型及其行为与岩溶作用存在密切的关系。

表 3 森林生态系统对不同岩溶地形的响应^[7,8,26,29]
Tab. 3 The response of forest ecosystem to different karst terrains

部 位	主要树种分布格局	森 林 生 长	生物量 (t/ha)	大 型 真 菌
峰丛顶 (脊)	广东松、园果化香	与岩隙大小多少有明显相关, 树高 < 15m	102.08	革质、皮质, 9 种
锥峰山腰	青冈栎	也受岩隙控制, 树高 15~30m	164.07	从上到下由革皮质过渡到肉质, 63 种
漏斗洼地	巴东荚蒾	由于各种条件较好, 树高 > 30m	147.74	肉质为主, 100 种

岩溶作用造成环境的严酷性与胁迫的严重性, 使森林生态系统表现出生产力低下的特点, 这是岩溶区森林植物对岩溶环境的被动适应的结果。将朱守谦、杨汉奎等对茂兰岩溶森林生产力的研究结果与国内

其它地区林地生产力比较 (表 4), 可以看出茂兰岩溶森林的生产力极低, 仅为长白山云、冷杉林的一半左右, 而与同地带的哀牢山、黑石顶等地的森林生态系统也不能比拟。

表 4 森林生产力的比较
Tab. 4 Comparison of forest productivity

地点	经纬度 (°E,°N)	生 产 力 构 成 (t/ha)				资料来源
		乔木层	灌层	草本层	合计	
茂兰常绿落叶林	108,25	164.07	3.53	0.42	168.02	朱守谦 ^[29]
茂兰常绿落叶林	108,25	89.20	5.75	0.28	95.23	杨汉奎 ^[10]
广东黑石顶常绿林		281.18	2.78	0.50	284.46	陈章和 ^[31]
湖南会同杉木林	101,24	274.9	13.2	3.50	291.6	邓士坚 ^[32]
哀牢山木果石栎林	110,27	348.7	6.32	0.66	355.68	邱学忠 ^[33]
长白山阔叶红松林	128,42	275.7				李文华 ^[34]
长白山云冷杉林	128,42	242.6				李文华 ^[34]

2.3 特有植物种

一个区域森林生态系统的响应程度除与其多样性有关外,其特有物种可代表其特定的响应程度。茂兰区森林生态系统中的特有种有:石山木莲、狭叶含笑、石生鼠李、石山桂、荔波鹅耳枥、荔波瘤果茶、贵州悬竹、荔波大节竹、长柄核果木、石山胡颓子、五叶漆、总状桂花、黔山橙、荔波槭、黄毛柿、黔芭苔、短叶穗花杉等^[7,11];还有苔藓如狭瓣细鳞苔、长尖细湿藓等。此外一些为适应岩溶地下洞穴而出现的生物类型,如洞穴洞口有光带生长的维管束植物、喜钙性的苔藓、固氮藻类等,还有栖居在岩溶洞穴中的各类动物。其中尤其有意义的是在洞穴完全无光的地带还有维管束植物的生长,以及鱼类中鲤鱼目鲤科 亚科的一些种及鲇形目鲇科、胡鲇科的一些种类生活^[35],由于高度适应岩溶洞穴的生活,而表现出全身半透明、缺乏色

素,眼睛完全退化^[23],反映出对岩溶环境的生物的特异性。

2.4 植物喜钙成分增加

岩溶作用的结果造成土壤地球化学环境的特殊性,在碱性条件下,土壤中的 N 矿化快,而 P、Fe、Mn 等营养元素的生物有效性比在酸性土壤中更差,因而嫌钙性植物在这类土壤上生长则会出现缺 P 和缺 Fe 症状。酸性土壤中由于 pH 低,钙生植物在生长过程中需要吸取大量的 Ca²⁺、Mg²⁺ 作为营养^[36],但酸性土壤不能保证供应,因而钙生植物生长不良或甚至于不能生长。根据我们对茂兰岩溶森林区的调查(表 5),本区特有种与酸性土壤的植物相比表现出高 Ca、高 Ca/Mg 和相对富 N、P、K 等,特有种植物的这种营养结构是研究植物对岩溶环境的适应性进而进行生态系统恢复的重要理论基础。

表 5 茂兰岩溶森林植被部分植物叶营养及其与酸性土壤植物营养的比较(单位:g/kg)
Tab. 5 Nutrient content of plant leaves in Maolan karst or non-karst area

植物名称	是否特有种	N	P	K	Ca	Mg
黄梨木	是	16.2	1.29	9.8	32.5	2.7
粗壮楠	是	12.4	0.99	6.6	16.8	2.2
齿叶黄皮	是				23.9	8.1
核果木	是				37.7	8.1
小叶柿	是				26.4	6.6
石柑子	是	26.4	0.77	26.1	42.3	2.3
萍婆	否				18.7	6.1
伊桐	否	13.1	0.62	18.6	15.4	3.0
园叶乌桕	否	25.4	0.80	13.1	16.6	6.6
贞丰柿	否	11.4	0.67	9.2	32.4	3.6
柳叶阔楠	否				2.4	5.9
多脉青冈	(酸性土)				12.5	4.0
华山松	(酸性土)	9.97	1.35	5.52	6.67	2.84
为时数据	(酸性土)	7.38	0.67	4.23	3.87	2.30

2.5 耐旱植物种类的扩展

本区森林生态系统对干旱胁迫的响应与适应表现为叶型小,有的具有厚角质层,有的叶退化为刺,有的植物具有肉质构造等。据统计,乔木树种中小型叶占 87.4%,革质叶占 50.3%^[11]。具旱生特性的种有海桐、齿叶黄皮、石楠、粗糠柴、鹅耳枥、化香、香叶树、飞蛾槭、青冈栎、球核荚蒾、金江槭、杨梅叶蚊母树等。

森林生态系统中的生物除上述对岩溶作用的响应与适应方式外,还有其它的方式,如由于岩溶作用导致环境的特殊性,不同的物种具有不同的适应方式,如假萍蓁其根系能从岩石陡峭的断面上,下垂到几米以下的地面,这些根系暴露于空气中因经常有水分沿根流下使其不致枯死。而多数植物则能使根系穿插于岩石裂隙中,有的植物其根系则沿岩石表面大量生长,盘结于岩石表面进而把整块岩石包住,甚至长在岩石表面的根茎局部呈扁平状,以增大与岩石的接触面来扩大养分的吸收面积和固着能力。还有以自我更新的方式如无性更新、不间断随时更新等来适应岩溶环境。

岩溶作用虽然导致岩溶区环境变得严酷,但森林生态系统以其特有的方式响应,进而改善了这一环境,形成具有生物多样性,加上水文二元结构^[37]的存在,使得林区地表水出现,系统中空气相对湿度较高。

2.6 岩溶生态系统恢复展望

中国岩溶面积共计 130 万 km²(不包括埋藏岩溶区),约占国土总面积的七分之一,主要分布在湘西、鄂西、贵州、广西、滇东等地。这些地区的水热气候条件应该能满足森林生长,故理论上应该是茂密的森林景观,然而目前原生岩溶森林生态系统仅存的只有极小面积,绝大多数地区都只是灌丛或荒坡甚至于石漠化。这一地区是我国人口密度较大的地区之一,在人多地少而生态环境又脆弱的条件下,恢复森林,改善环境,是岩溶山区持续发展的必然要求。然而由于岩溶作用影响的复杂性及特殊性,岩溶区森林生态系统的恢复不可能一蹴而就,必须从森林植物对岩溶环境的响应与适应性的机理研究入手,查明岩溶环境生物地球化学过程及其动态对生境胁迫的控制、植物适应的基因调控机制,进而从生产实践加以改进和完善,这是解决岩溶石山区生态系统恢复的根本途径。根据目前对岩溶石山的封山、育林试验研究表明,岩溶区森林生态系统的恢复虽然是一个困难的问题,但“九五”期间国家攻关课题劣质山地造林技术研究项目的实施,为岩溶区森林生态系统的恢复奠定了前期研究基础。因此在现阶段加强对岩溶作用与森林生态系统的相互作用机制的研究是十分重要的。

参考文献：

[1] 潘根兴,曹建华.表层带岩溶作用:以土壤为媒介的地球表层生态系统过程——以桂林峰丛洼地岩溶系统为例[J].中国岩溶,1999,18(4):287—296.

[2] 袁道先.现代岩溶学与地球变化研究[J].地质前缘,1997,4(1—2).

[3] 王伯荪,彭少麟.植被生态学[M].北京:中国环境科学出版社,1997:6—8.

[4] 毛志中,张波.茂兰喀斯特森林区地质特点[A].茂兰喀斯特科学考察集[C].贵阳:贵州科技出版社,1987:24—73.

[6] 陈佩英.茂兰喀斯特森林区的第四纪孢粉分析[A].茂兰喀斯特科学考察集[C].贵阳:贵州科技出版社,1987:125—145.

[7] 兰开敏.茂兰喀斯特森林区植物区系的初步研究[A].茂兰喀斯特科学考察集[C].贵阳:贵州科技出版社,1987:148—161.

[8] 魏鲁明,朱守谦,李援越.茂兰喀斯特森林数量分类初步研究[A].喀斯特森林生态研究(I)[C].贵阳:贵州科技出版,1993:22—51.

[9] 张明,张凤海.茂兰喀斯特森林下的土壤[A].茂兰喀斯特科学考察集[C].贵阳:贵州科技出版社,1987:111—124.

[10] 杨汉奎,程仕泽.贵州茂兰喀斯特森林群落生物量研究[J].生态学报,1991,11(4):307—311.

[11] 朱守谦,杨世逸.茂兰喀斯特森林初析[A].茂兰喀斯特科学考察集[C].贵阳:贵州科技出版社,1987:210—224.

[12] 甘天箴,穆彪.茂兰喀斯特森林气候考察报告[A].茂兰喀斯特科学考察集[C].贵阳:贵州科技出版社,1987:98—110.

[13] 朱守谦,韦小丽,祝小科等.乌江流域喀斯特石质土地土壤水分特征研究[A].森林生态学论坛(I)[C].北京:中国农业科技出版社,1999:11—14.

[14] 刘灿然,马克平.生物群落多样性的测度方法[J].生态学报,1997,17(6):601—610.

[15] 陈正仁.茂兰喀斯特森林植物区系研究[A].喀斯特森林生态研究(Ⅱ)[C].贵阳:贵州科技出版社,1997:167—172.

[16] 陈德媛,晁兵.茂兰喀斯特森林区中草药初步调查[C].茂兰喀斯特科学考察集[C].贵阳:贵州科技出版社,1987:225—226.

[17] 张朝辉.茂兰喀斯特林区蕨类植物生态研究[A].喀斯特森林生态研究(I)[C].贵阳:贵州科技出版社,1993:90—101.

[18] 林齐维.茂兰喀斯特森林区苔藓植物初步调查报告[A].茂兰喀斯特科学考察集[C].贵阳:贵州科技出版社,1987:244,253—256.

[19] 谢家骅.茂兰喀斯特森林区兽类调查报告[A].茂兰喀斯特科学考察集[C].贵阳:贵州科技出版社,1987:311—313.

[20] 陈尔瓊,黄海魁,李凤山.茂兰喀斯特森林区鸟类初步调查报告[A].茂兰喀斯特科学考察集[C].贵阳:贵州科技出版社,1987:299,306—308.

[21] 李德俊,魏刚,汪健等.茂兰喀斯特森林区两栖类资源初步调查报告[A].茂兰喀斯特科学考察集[C].贵阳:贵州科技出版社,1987:316.

[22] 李德俊,汪健,魏刚等.茂兰喀斯特森林区爬行类调查报告[A].茂兰喀斯特科学考察集[C].贵阳:贵州科技出版社,1987:323.

[23] 李德俊,王大忠,汪健等.茂兰喀斯特森林区鱼类资源初步调查报告[A].茂兰喀斯特科学考察集[C].贵阳:贵州科技出版社,1987:331—336.

[24]

马归燕,张小雪,龚才等. 茂兰喀斯特森林区昆虫种类资源考察报告[A]. 茂兰喀斯特科学考察集[C]. 贵阳:贵州科技出版社, 1987:338.

[25]

陈汉彬,赵红,张培轩. 茂兰喀斯特森林区蚊相调查[A]. 茂兰喀斯特科学考察集[C]. 贵阳:贵州科技出版社, 1987,:356.

[26]

吴兴亮,王季槐,钟金霞. 贵州茂兰喀斯特森林区真菌的种类组成及其生态分布[J]. 生态学报, 1993,13(4):306—312.

[27]

朱守谦. 贵州部分森林群落物种多样性的比较研究[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1987,11(4):286—295.

[28]

黄建辉,高贤明,马克平等. 地带性森林群落物种多样性的比较研究[J]. 生态学报, 1997,17(6):611—618.

[29]

朱守谦,魏鲁明,陈正仁等. 茂兰喀斯特森林生物量构成初步研究[J]. 植物生态学报, 1995,19(4):358—367.

[30]

贺金生,陈伟烈,李凌浩. 中国中亚热带东部常绿阔叶林主要类型的群落多样性特征[J]. 植物生态学报, 1998,22(4):303—311.

[31]

陈章和,张宏达,王伯荪等. 广东黑石顶常绿阔叶林生物量及其分配的研究[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1993,17(4):289—298.

[32]

邓士坚,王开平,高虹. 杉木老龄人工林生物量和营养元素含量的分布[J]. 生态学杂志, 1988,7(1):13—18.

[33]

邱学忠等. 云南哀牢山徐家坝地区木果石栎林生物量的初步研究[J]. 云南植物研究, 1984,6(1):85—92.

[34]

李文华等. 长白山主要生态系统生物生产量的研究[A]. 森林生态系统研究—Ⅱ[C]. 1981:34—48.

[35]

冉景丞,徐庭煜,陈会明等. 茂兰喀斯特洞穴群及洞穴生物群落初探[A]. 喀斯特森林生态研究(Ⅱ)[C]. 贵阳:贵州科技出版社, 1997:160—166.

[36]

Walter Larcher[奥地利]著. 植物生态生理学[M]. 北京:中国农业大学出版社, 1997:154—157.

[37]

李兴中,李双岱. 茂兰喀斯特森林区水文地质特征[A]. 茂兰喀斯特科学考察集[C]. 贵阳:贵州科技出版社, 1987:74—97.

ADAPTATION AND ADJUSTMENT OF MAOLAN FOREST ECOSYSTEM
TO KARST ENVIRONMENT

ZHOU Yun-chao , PAN Gen-xing

(College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: This paper describes the characteristics of Maolan karst ecosystem, in which karstification is a main factor affecting the landform, soil and water content etc. , on the other hand, forest ecosystem also responses to karstification ,showing that species have some specialized characteristics such as calciphile and xerophilous in order to grow in karst environment, which determines low productivity although it exists more biodiversities and species. Forest ecosystem responses to severe conditions, which are the origin of ecosystem frailty in karst mountainous regions in particular ways such as clone regeneration, continuous regeneration, etc.. To maintain or restore the productivity of karst forest ecosystem, it is better at first to study the mechanism of environmental stress on forest species under karstification, especially to study the adaptability of forest species to this kind of stress and the mechanism of the genetic adjustment.

Key words: Karstification; Forest ecosystem; Environmental stress and adjustment; Eco-response