应用生态学报 2020年5月 第31卷 第5期 http://www.cjae.net
Chinese Journal of Applied Ecology, May 2020, 31(5): 1496-1504 DOI: 10.13287/j.1001-9332.202005.004

退化天坑倒石堆阴坡植物群落垂直分布特征——以云南沾益深陷塘为例

朱粟锋[1] 江 聪[2] 税 伟[1*] 郭平平[1] 张永永[1] 冯 洁[1] 高 宸[1] 鲍玉珍[1]
([1]福州大学环境与资源学院, 福州 350116; [2]北京大学深圳研究生院城市规划与设计学院, 广东深圳 518055)

摘 要 以深陷塘退化天坑倒石堆阴坡乔灌层植物群落为对象,研究倒石堆不同坡位的物种多样性变化特征及其主要影响因子。结果表明:深陷塘南侧乔木层物种有13科17属21种,灌木层物种有14科20属20种,群落属于亚热带湿润针阔混交林类型;微气候环境使坑口与坑坡植被差异明显,倒石堆上的二次崩塌使中坡位能够涵养更多的水分,为需水性植物提供了优质的生态位。各α多样性指数均在坑底边缘坡位达到最大值,Margalef丰富度指数、Shannon指数、Simpson指数、Pielou均匀度指数分别为3.58、2.47、0.79、0.86,但整体上差异较小,变异系数最高仅为0.226;β多样性指数波动较大,沿坑口、坑坡和坑底边缘间,Routledge指数、Whilson-Shmida指数均呈现减小-增大-减小趋势,其最大值分别为15.95、1.20,物种更替率总体呈上升趋势,共有种的数量逐渐减少。土壤是各坡位间差异最主要的影响因子,各坡位上植物多样性主要与土壤全氮、全磷、有效磷、有机碳含量有关。

关键词 天坑; 倒石堆; 植物群落; 物种多样性

Vertical distribution characteristics of plant community in shady slope of degraded tiankeng talus: A case study of Zhanyi Shenxiantang in Yunnan, China.

ZHU Su-feng[1], JIANG Cong[2], SHUI Wei[1*], GUO Ping-ping[1], ZHANG Yong-yong[1], FENG Jie[1], GAO Chen[1], BAO Yu-zhen[1]
([1]*College of Environment and Resources, Fuzhou University, Fuzhou* 350116, *China*; [2]*School of Urban Planning and Design, Peking University Shenzhen Graduate School, Shenzhen* 518055, *Guangdong, China*).

Abstract: We investigated the characteristics of plant species diversity in tree and shurb layers and the main influencing factors in different slope positions of a shady slope of degraded tiankeng talus. The results showed that there were 21 species in 17 genera and 13 families in the tree layer, and 20 species in 20 genera and 14 families in shrub layer in the south side of the Shenxiantang. Plant communities were subtropical moist coniferous and broad-leaved mixed forest. Micro-climate led to obvious vegetation variation between the pit and the pit slope at the tiankeng. The secondary collapse over the talus with mid-slope could conserve more water, which supported the water-demanding species in a high-quality niche. All the α diversity indices including Margalef (3.58), Shannon (2.47), Simpson (0.79) and Pielou (0.86) reached the maximum at the pit bottom edge with slight variability, and the maximum coefficient of variation was only 0.226. The β diversity index fluctuated greatly among the pit-pit, slope-pit, bottom edge. The Routledge and Whilson-Shmida indices showed the trends of decrease-increase-decrease, with the maximum values of 15.95 and 1.20, respectively. Species turnover demonstrated the upward trend overall, and the number of co-species was decreased. Plant diversity on each slope position was mainly related to the contents of total nitrogen, total phosphorus, available phosphorus and organic carbon in soil. Soil was the most important factor leading to the difference among slope positions.

Key words: tiankeng; talus; plant community; species diversity.

本文由国家自然科学基金项目(41871198)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (41871198).
2019-12-10 Received, 2020-02-24 Accepted.
* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shuiweiman@163.com

植物与生境关系是生物地理学研究的热点，生境变化对植物个体生长、繁殖和生存等方面产生重要影响[1]。生境特征的改变会导致植物群落物种在时空分布上的规律性变化。地形作为重要的非地带性环境因子，与其他环境要素共同决定植物群落结构及其分布特征[2]。同时，地形也是局部生境温湿度的良好指示，不仅影响光照、水分和土壤发育，也影响地貌和群落的物种构成、结构和动态变化[3]。坡面微地形上，坡上部土壤细粒被侵蚀、重力等作用搬运到坡下部，并在坡底发生沉积；因此坡下部的土壤厚度大，有机质含量高，能为植物提供良好的生长条件，导致不同坡位上植物群落结构和物种特征均有较大差异[4]。坡位作为决定生境异质性的重要小尺度因子，其水热条件及其组合的空间分布不同都会影响植物群落特征。植物多样性作为植物群落特征的重要指标，一直是重点研究内容[5]，也反映了植物群落在物种组成、结构方面存在的差异，以及不同环境因子与群落间的相互关系[6]。

一直以来，大量环境因子用于解释大尺度多样性的分布格局[7-8]。在区域尺度上，地形、土壤养分等环境因素是决定植物多样性的主要因素[9]，而导致植物多样性形成的主要原因则是群落生境的异质性[10]。分布于降水充沛的热带或亚热带的喀斯特地区的喀斯特天坑[11]，是一类规模宏大的地表负地形，独特的生境条件能够满足更多具有不同生态位的物种的需求。根据天坑壁崩塌程度，可将喀斯特天坑分为原生和退化天坑，坑壁完整的为原生天坑，发生崩塌的是退化天坑，且相比其他负地形，退化天坑物种多样性最为丰富[12]。由于受到地形的约束，使天坑内部生境与外界环境相互独立，并在由退化程度高的坑壁形成的倒石堆上形成了独特的植物群落——天坑地下森林[13]，这里是探索植物群落组成和结构、植物多样性形成与维持以及物种分化的一个理想场所[14]，具有重要的科学价值。

目前，关于天坑环境因子与植物多样性之间关系的研究相对较少。李承义等[15]以贵州猴耳天坑苔类群落为对象，发现苔类群落物种数随天坑深度加深呈增加趋势。吴金等[16]发现，空气湿度、光照度、林冠郁闭度以及人为干扰度是影响天坑内孔雀蕨科植物分布的主要环境因子。郭平平等[17]基于草灌层物种，发现土壤养分铵态氮、速效钾、有效磷对天坑物种分布影响最显著。本研究选择云南沾益天坑群中的深陷塘退化天坑，以其南侧阴坡倒石堆上乔灌群落为对象，倒石堆作为连接天坑内外纽带，其不同坡位梯度上的物种多样性变化特征及主要影响因子，为喀斯特生态脆弱区以及其他拥有相似生境的区域在科学开展生态恢复、物种就地保护方面提供科学依据。

1　研究地区与研究方法

1.1　研究区概况

沾益天坑群（25° 35′—25° 57′ N，103° 29′—103°39′ E）位于云南省海峰自然保护区境内，其间分布着数十个原生、退化天坑。区域内地质条件较为复杂，地质环境既具有岩石与地层的多样性又表现出构造体系的多元性。岩石以碳酸岩类和白云岩为主，碎屑岩类的砂页岩次之，有少量岩浆与现代沉积。天坑群区内的土壤处于云南土壤的红壤水平带，水平分布上没有明显变化，分布规律主要体现为垂直性分布和区域性分布，主要有红壤、黄棕壤、紫色土和石灰土等[18]。区域内气候为典型的亚热带高原季风气候类型，年均温 13.8～14 ℃，年降雨量 1073.5～1089.7 mm，年蒸发量 2069.1 mm，相对湿度 71%，年平均风速 2.7 m·s^{-1}，风向以西南风为主，具有冬春干旱多风、夏秋湿暖多雨，年温差小、日温差大的特点[19]。

2019 年 4 月，选取天坑群的东北部的深陷塘退化天坑，坑底海拔 2028～2031 m，坑口长径 421.9 m，短径 348.7 m，坑深 148.7 m（图 1）。坑底在 20 世纪 90 年代曾进行农耕活动，现已退耕，植被已获得一定程度的恢复；天坑北侧为一完全退化坑壁，现为陡

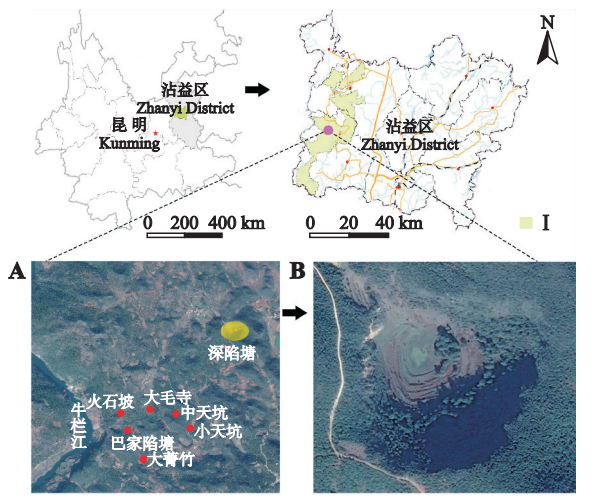


图 1　沾益天坑群（A）及深陷塘天坑（B）地理区位

Fig.1　Geographical location of Zhanyi tiankeng group (A) and Shenxiantang tiankeng (B).

I：海峰自然保护区 Haifeng Nature Reserve.

石坡,为天坑的“入口”,植被主要为一些稀疏的灌木;西侧为未退化垂直坑壁,几乎无植被;东侧为一半退化坑壁(上部存在垂直坑壁,下部为倒石堆),主要为乔灌相间的植被分布;南侧为完全退化坑壁,存在因坑壁大面积崩塌堆积和坑外坡面径流侵蚀而成的倒石堆,是连接天坑内部与外部区域的枢纽[17],各类植被尤为丰富,主要有栓皮栎(*Quercus variabilis*)、八角枫(*Alangium chinense*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、头状四照花(*Dendrobenthamia capitata*)、黄背栎(*Q. pannosa*)、水麻(*Debregeasia orientalis*)、长圆叶柃木(*Swida oblonga*)、云南油杉(*Keteleeria evelyniana*)、清香木(*Pistacia weinmannifolia*)、球核荚蒾(*Viburnum propinquum*)等亚热带湿润针阔(常绿针、阔叶林)混交林物种,是深陷塘最具完整天坑地下森林特征的倒石堆区域。

1.2 样方设置与调查

根据天坑南侧阴坡坑内、坑口植被分布情况和地形特征,沿坑坡垂直设置一条 1 m 的样线,其上等间距设置 5 个 20 m×20 m 的乔木样方,其中坑坡设置 4 个样方,坑口设置 1 个样方,在每个乔木样方内分别按照“梅花型”设置 5 个 5 m×5 m 的灌木样方,共计得到 5 个乔木样方,25 个灌木样方(图 2)。

调查记录样方内所有乔灌层物种、群落类型、科属种及数量,计算各类多样性指数。利用手持 GPS 记录各样方的经纬度、海拔、坡位及坡度等地理信息。在每个乔木样方内随机选取 3 个采样点,土壤除去腐殖质层,用环刀采集 0~15 cm 土层土样,将同一样方内的 3 份土样合并为 1 份,共计得到 5 份土样。

土壤风干后,委托青岛衡立环境技术研究院进行土壤理化性质的测定。通过 25 mL 酸性滴定管完成对有机碳和全氮的检测,铵态氮、全磷和有效磷通过 TU-1901 紫外可见分光光度计检测,全钾和有效钾通过TAS-990F原子吸收分光光度计完成检测,pH 值由 ST2100 pH 计检测,土壤水分采用干湿比重法测定,计算土壤容重。土壤理化性质见表 1。

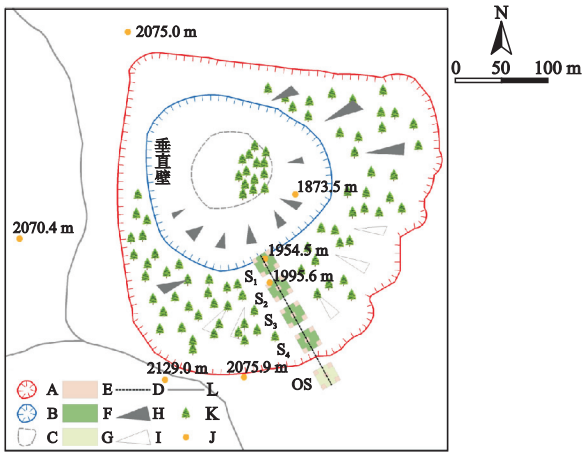


图 2 深陷塘样方示意图

Fig.2 Schematic diagram of Shenxiantang.

OS: 坑口 Pit; S_1: 坑底 Pit bottom; S_2: 下坡位 Downhill; S_3: 中坡位 Mid-slope; S_4: 上坡位 Uphill. 下同 The same below. A: 天坑上部边界 Upper boundary of tiankeng; B: 天坑中部边界 Central boundary of tiankeng; C: 天坑下部边界 Lower boundary of tiankeng; D: 样线 Line transect; E: 灌木样方 Shrub quadrat; F: 坑内乔木样方 Arbor quadrat in tiankeng; G: 坑口灌木样方 Shrub quadrat in pit; H: 斜坡 Clivus; I: 陡坡 Steep slope; K: 植被 Vegetation; J: 高程点 Elevation point.

1.3 数据处理

1.3.1 游动分割窗技术 游动分割窗技术(MSWT)能客观反映样带上植被分布的不连续性[20]。以 Shannon 指数作为距离系数计算的变量,分析天坑坡位梯度上植物群落变化过程:

1) 利用乔木样方内的灌木样方数据,“梅花型”的中心灌木样方的 Shannon 指数值作为该梯度上的分析数据,而其角落的同一水平上两个灌木样方的 Shannon 指数值取均值作为该梯度上的数值,这样每个乔木样方得到 3 个不同梯度取样点数据,沿坑坡垂直样线共得到 15 个等间距取样点数据;

2) 沿样线 15 个取样点,按坑底边缘至坑口方向编号为 1~15,计算相邻两点(A 和 B)的宽度;

3) 计算 A 和 B 两半窗之间天坑植物 Shannon

表 1 深陷塘不同坡位的土壤特性

Table 1 Soil properties in different slope positions of Shenxiantang

坡位 Slope position	SOC (g·kg^{-1})	TN (g·kg^{-1})	AN (mg·kg^{-1})	TP (g·kg^{-1})	AP (mg·kg^{-1})	TK (g·kg^{-1})	AK (mg·kg^{-1})	pH	SM (%)	SVW (cm^3·g^{-1})
S_1	42.3	2.50	50.5	0.64	7.25	21.20	137.0	6.64	30.80	1.06
S_2	44.6	2.70	82.8	0.42	6.94	14.40	193.0	6.72	27.05	1.22
S_3	58.2	4.10	37.6	0.54	9.58	19.30	85.1	7.49	33.34	1.03
S_4	47.0	3.45	37.8	0.42	13.40	15.50	46.5	6.93	30.17	0.95
OS	40.6	2.04	43.8	0.52	0.83	5.89	13.3	6.33	29.95	1.10

S_1: 坑底 Pit bottom; S_2: 下坡位 Downhill; S_3: 中坡位 Mid-slope; S_4: 上坡位 Uphill; OS: 坑口 Pit. SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; TN: 全氮 Total nitrogen; AN: 铵态氮 Ammonium nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus; AP: 有效磷 Available phosphorus; TK: 全钾 Total potassium; AK: 有效钾 Available potassium; SM: 土壤含水量 Soil moisture; SVW: 土壤容重 Soil volume weight. 下同 The same below.

指数的平均值；

4）计算 A 和 B 之间 Shannon 指数的相异系数，此处采用欧式平方距离；

5）将分割窗向前滑动一个取样点，重复 3）、4）；

最后，将所得的距离系数沿样带序列作图，游动分割窗原理示意见图 3。

1.3.2 α 多样性指数　Shannon 多样性指数（H）、Simpson 优势度指数（C）、Margalef 丰富度指数（D）、Pielou 均匀度指数（J）计算公式[21]如下：

$$H = -\sum_{i=1}^{S} P_i \ln P_i \tag{1}$$

$$C = 1 - \sum_{i=1}^{S} P_i^2 \tag{2}$$

$$D = (S-1)/\ln N \tag{3}$$

$$J = -\sum_{i=1}^{S} (P_i \ln P_i)/\ln S \tag{4}$$

式中：P_i 为第 i 个种在所有物种中的比例，即 $P_i = N_i/N$，其中 N_i 为第 i 个种的个体数量；N 为总个体数量；S 为物种总数。

1.3.3 β 多样性指数　Routledge 指数（β_R）、Whilson-Shmida 指数（β_T）、Sørenson 系数（C_S）计算公式[22]如下：

$$\beta_R = \frac{S^2}{2r+S} - 1 \tag{5}$$

$$\beta_T = \frac{g(H) + l(H)}{m_a} \tag{6}$$

$$C_S = 2t/(A+B) \tag{7}$$

式中：m_a 为各样方或样本的平均物种数；$g(H)$ 和 $l(H)$ 是沿生境梯度 H 增加或失去的物种数目；r 为分布重叠的物种对数；t 为 2 个群落或样地共有的物种数；A 为样地Ⅰ的物种总数；B 为样地Ⅱ的物种总数。Sørenson 系数值的取值范围是 0～1（若为 0，表示两个群落种类完全不同；若为 1，则完全相同）。

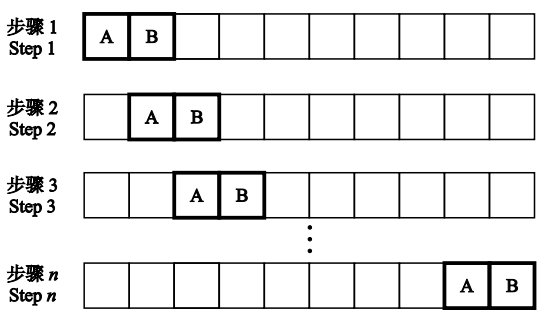


图 3　游动分割窗分析原理

Fig.3　Analysis principle of the moving split window technique. A、B：土壤取样点 Soil sampling point.

数据分析采用 SPSS 22.0 和 Excel 2007 软件对数据进行统计分析，采用单因素方差分析（one-way ANOVA）比较不同数据组间的差异（$\alpha = 0.05$）。利用 R 软件将各坡位梯度的植物多样性指数值矩阵与土壤理化因子矩阵进行相关性分析。利用 Origin 9.0、Excel 2007 软件作图。

2　结果与分析

2.1　退化天坑阴坡垂直梯度上植物物种组成

深陷塘阴坡垂直梯度上乔木层物种有 13 科 17 属 21 种，灌木层物种有 14 科 20 属 20 种。植物群落整体属于亚热带湿润针阔混交林类型，主要物种组成及所属科、属信息见表 2。

2.2　退化天坑坡位梯度上植物群落变化特征

选择窗体 4、6、8、10 进行坡位群落特征分析，由图 4 可以看出，当窗口宽度为 4 时，出现 3 个较为明显的波峰，表现为两个渐变过渡型和一个突变型，分别出现在 5～7、8～10、10～12 样点间，交错带宽度分别跨越了 4、3 和 3 个海拔梯度，样方 S_2 与 S_3、S_3 与 S_4 间多样性变化较为明显，而在 S_4 样方内尤为明显；当窗宽为 6 时，曲线波动也非常大，出现了 2 个波峰，分别出现在 4～6、9～12 样点间，样方 S_2 内多样性明显波动，并进一步说明 S_3 和 S_4 间多样性差异较为明显；当窗宽为 8 时，仅出现了一个明显的波峰，波峰出现在样点 5～7 之间，进一步说明样方 S_2～S_3 间多样性变化较为明显；当窗宽为 10 时，出现了 2 个波峰，但只有一个明显出现在 5～8 样点间，另一个则表现不突出。但以上曲线波动过大，尚不能确定各样方的具体差异，因此分别将窗宽为 4 和 6、8 和 10 的结果叠合，拟合效果发现窗宽为 4 和 6 时，有一个共同波峰在样点10～12之间，而窗宽为8和

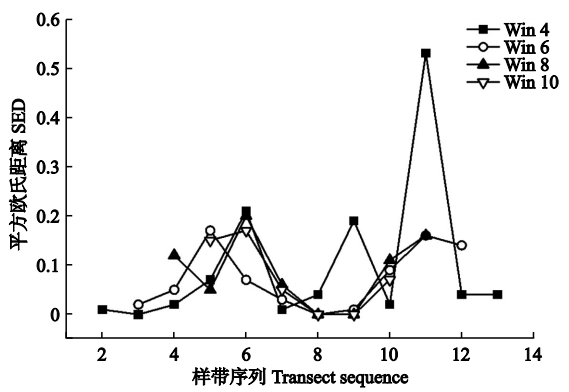


图 4　平方欧氏距离（SED）的游动分割窗（win）峰值图

Fig.4　Peak map of MSWT based on square Euclidean distance (SED).

表 2 深陷塘南侧阴坡乔木层与灌木层物种组成

Table 2 Species composition of arbor and shrub on the south side slope of the Shenxiantang

项目 Item	科 Family	属 Genus	种 Species
乔木 Arbor	松科 Pinaceae	松属 *Pinus*	云南松 *Pinus yunnanensis*、华山松 *P. armandii*
		油杉属 *Keteleeria*	云南油杉 *Keteleeria evelyniana*
	壳斗科 Fagaceae	栎属 *Quercus*	栓皮栎 *Quercus variabilis*、槲栎 *Q. aliena*、黄背栎 *Q. pannosa*
		青冈属 *Cyclobalanopsis*	青冈 *Cyclobalanopsis glauca*
	山茱萸科 Cornaceae	四照花属 *Dendrobenthamia*	头状四照花 *Dendrobenthamia capitata*
		梾木属 *Swida*	长圆叶梾木 *Swida oblonga*
	大风子科 Flacourtiaceae	柞木属 *Xylosma*	柞木 *Xylosma racemosum*
	木犀科 Oleaceae	梣属 *Fraxinus*	光蜡树 *Fraxinus griffithii*
		流苏树属 *Chionanthus*	流苏树 *Chionanthus retusus*
	桑科 Moraceae	构属 *Broussonetia*	构树 *Broussonetia papyrifera*
	桦木科 Betulaceae	鹅耳枥属 *Carpinus*	云南鹅耳枥 *Carpinus monbeigiana*
	榆科 Ulmaceae	朴属 *Celtis*	四蕊朴 *Celtis tetrandra*
	杨柳科 Salicaceae	杨属 *Populus*	滇杨 *Populus yunnanensis*
	蔷薇科 Rosaceae	樱属 *Cerasus*	崖樱桃 *Cerasus scopulorum*
	柿科 Ebenaceae	柿属 *Diospyros*	君迁子 *Diospyros lotus*、野柿 *D. kaki*
	芸香科 Rutaceae	花椒属 *Zanthoxylum*	花椒 *Zanthoxylum bungeanum*
	柏科 Cupressaceae	刺柏属 *Juniperus*	刺柏 *Juniperus formosana*
灌木 Shrub	桑科 Moraceae	桑属 *Morus*	蒙桑 *Morus mongolica*
	漆树科 Anacardiaceae	黄连木属 *Pistacia*	清香木 *Pistacia weinmannifolia*
灌木 Shrub		盐肤木属 *Rhus*	盐肤木 *Rhus chinensis*
	杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃属 *Rhododendron*	爆杖花 *Rhododendron spinuliferum*
	萝藦科 Asclepiadaceae	娃儿藤属 *Tylophora*	娃儿藤 *Tylophora ovata*
	山茶科 Theaceae	厚皮香属 *Ternstroemia*	厚皮香 *Ternstroemia gymnanthera*
		山茶属 *Camellia*	西南红山茶 *Camellia pitardii*
	八角枫科 Alangiaceae	八角枫属 *Alangium*	八角枫 *Alangium chinense*
	荨麻科 Urticaceae	水麻属 *Debregeasia*	水麻 *Debregeasia orientalis*
	藤黄科 Guttiferae	金丝桃属 *Hypericum*	尖萼金丝桃 *Hypericum acmosepalum*
	豆科 Leguminosae	羊蹄甲属 *Bauhinia*	鞍叶羊蹄甲 *Bauhinia brachycarpa*
	忍冬科 Caprifoliaceae	荚蒾属 *Viburnum*	球核荚蒾 *Viburnum propinquum*
	紫金牛科 Myrsinaceae	杜茎山属 *Maesa*	杜茎山 *Maesa japonica*
		铁仔属 *Myrsine*	铁仔 *Myrsine africana*
	小檗科 Berberidaceae	小檗属 Berberis	粉叶小檗 *DBerberis pruinosa*
	马桑科 Coriariaceae	马桑属 *Coriaria*	马桑 *Coriaria nepalensis*
	蔷薇科 Rosaceae	石楠属 *Photinia*	带叶石楠 *Photinia loriformis*
		火棘属 *Pyracantha*	火棘 *Pyracantha fortuneana*
		杏属 *Armeniaca*	梅 *Armeniaca mume*
		悬钩子属 *Rubus*	空心泡 *Rubus rosaefolius*

10 时,有一个共同波峰在样点 5~7 之间。最后再分别将窗宽 4、6、8 以及 4、6、8、10 的结果叠合验证,发现窗宽为 4、6、8 时拟合效果十分明显,仅存在一个共同波峰在样点 10~13 之间,样方 S_4~OS 间多样性变化尤为明显。

坑底边缘与下坡位样方间植物群落相近,但下坡位与中坡位、中坡位与上坡位间植物群落逐渐发生了变化,而上坡位与坑口样方间则表现出明显差异,各自有不同的植物群落。坑底边缘与下坡位样方内是以云南松(*Pinus yunnanensis*)、云南油杉为主的乔木以及火棘(*Pyracantha fortuneana*)为主的灌木组成的针阔混交林群落,中坡位样方是以头状四照花乔木和以水麻为主的灌木组成的阔叶林群落,且大量生长着适宜生长于湿润环境中的草本植物一把伞南星(*Arisaema erubescens*),上坡位样方内是以青冈、黄背栎为主的乔木以及八角枫为主的灌木组成的针阔混交林群落,坑口样方内则与坑坡区别明显,是以清香木为主的灌木以及数量较少的刺柏(*Juniperus formosana*)为主的乔木组成的针阔混交林群落。

2.3 退化天坑植物多样性随坡位变化

由图 5 可以看出,坑口、上坡位、中坡位、下坡位和坑底边缘乔灌层物种的 Margalef、Shannon、Pielou 和 Simpson 指数均在坑底边缘达到最大值,分别为 3.58、2.47、0.79、0.86,说明坑底边缘是物种最丰富多样的地带。整体上,α 多样性指数在各坡位间差异较小,各变异系数值仅分别达到 22.6%、14.8%、11.4%、12.0%,其中 Margalef 丰富度指数差异显著,表现出从坑底边缘向坑口减小的趋势,而 Shannon 多样性指数也表现出略减小的趋势,但差异不显著;

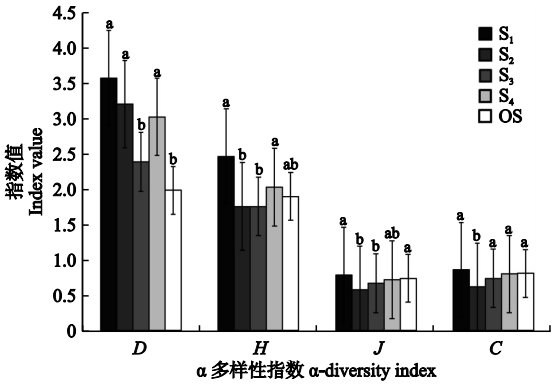


图 5　不同坡位的植物 α 多样性指数

Fig.5　Plant α diversity on different slope positions (mean±SD).

不同字母表示差异显著($P<0.05$) Different letters meant significant difference at 0.05 level. *D*: Marglef 指数 Marglef index; *H*: Shannon 指数 Shannon index; *J*: Pielou 指数 Pielou index; *C*: Simpson 指数 Simpson index.

此外,各坡位间 Pielou 和 Simpson 指数总体差异不显著,各物种间分布较为均匀。

由表 3 可以看出,沿坑口-坑坡-坑底边缘环境梯度中,β_R、β_T指数波动较大,呈现出减小-增大-减小的趋势,说明沿着坑位环境梯度,共有种的数量及物种组成差异呈现波动式变化。其中,β_T在上坡位与坑口间达到最大值 1.20,上坡位与坑口差异最大,共有种最少;而 β_R则在下坡位与中坡位间达到最大值 15.95,两样地间植物群落差异较大。此外,在接近天坑坑内生态系统中,由于局部小气候环境逐渐变得相似,物种组成也趋于相似,坑坡各群落间植被表现出极高的相似性,其中中坡位与上坡位间的相似系数最高($C_S=0.71$)。

表 3　不同坡位植物 β 多样性

Table 3　β diversity of plant communities on slope positions

相邻样地 Adjacent plot	β_R	β_T	C_S
S_1-S_2	14.52	0.73	0.64
S_2-S_3	15.95	1.09	0.46
S_3-S_4	8.52	0.58	0.71
S_4-OS	15.00	1.20	0.40

β_R: Routledge 指数 Routledge index; β_T: Whilson-Shmida 指数 Whilson-Shmida index; C_S: Sørenson 指数 Sørenson index.

2.4　植物多样性与土壤环境因子的关系

由表 4 可以看出,Simpson 多样性指数、Pielou 均匀度指数与全氮、全磷、有效磷呈显著负相关,Shannon 多样性指数与有机碳、全钾呈显著正相关,Marglef 丰富度指数与全磷呈显著负相关,而与全钾呈显著正相关。整体上,各坡位上植物多样性主要与土壤的全氮、全磷、有效磷、有机碳等环境因子有关,而与土壤含水量、土壤容重等环境因子无显著相关关系。

表 4　不同坡位间植物多样性指数与土壤环境因子的相关系数

Table 4　Correlation coefficients between plant diversity index and soil environmental factors among different slope positions

	SOC	TN	AN	TP	AP	TK	AK	PH	SM	SVW	*D*	*H*	*J*
TN	0.941**												
AN	−0.340	−0.382											
TP	−0.045	−0.082	−0.324										
AP	0.544	0.784	−0.222	−0.312									
TK	0.482	0.560	−0.058	0.393	0.665								
AK	−0.017	−0.028	0.836*	−0.011	0.138	0.521							
pH	0.980**	0.980**	−0.310	−0.054	0.685	0.623	0.092						
SM	0.676	0.591	−0.838*	0.563	0.231	0.408	−0.462	0.631					
SVW	−0.362	−0.547	0.891*	−0.109	−0.612	−0.291	0.636	−0.425	−0.680				
D	−0.227	−0.048	0.447	0.087	0.464	0.688	0.727	−0.039	−0.338	0.072			
H	−0.453	−0.335	−0.206	0.645	0.078	0.435	0.061	−0.334	0.122	−0.307	0.614		
J	−0.332	−0.272	−0.676	0.670	−0.112	0.089	−0.524	−0.308	0.461	−0.573	0.036	0.805*	
C	−0.264	−0.201	−0.743	0.637	−0.059	0.088	−0.580	−0.242	0.517	−0.655	−0.021	0.760	0.991**

D: Marglef 指数 Marglef index; *H*: Shannon 指数 Shannon index; *J*: Pielou 指数 Pielou index; *C*: Simpson 指数 Simpson index.

3　讨　　论

3.1　退化天坑特殊生境对倒石堆植物群落的影响

植物群落是植物与环境相互作用的产物[23],不同环境梯度上物种的多样性对环境响应不一致,具有不同的多样性格局。多样性随着环境梯度的变化体现了植物群落在物种分布格局、资源利用等方面的协调与权衡[24],特别是在小尺度的研究区域,如海岛、喀斯特天坑、洼地等[25],非生物因子对植物群落的影响尤为明显。喀斯特地区生境破碎化情况突出,自然干扰下形成了众多破碎化及区域异质性的生境[26]。分布于破碎化生境中的喀斯特退化天坑

犹如一个“陆岛”[18],属于典型的负地形,圈闭化环境以及受坑壁和坑深的影响,天坑内部坑底到坑口的环境梯度上呈现不同的气候特征,造就了由各类生物构成的独特循环生态系统[26],因此深陷塘南侧倒石堆垂直梯度上的植被类型呈现出明显的差异。倒石堆的形成与天坑漫长的地质运动中坑壁的多次崩塌密切相关[11],一般情况下,倒石堆上坡脚的土壤累积量最大,保水性最好,能为需水性植物提供优质的生态位。但本研究中,需水量最多的头状四照花和一把伞南星却多生长在中坡位,而并非坡脚。实地调查发现,中坡位样方内多为散布的乱石堆,区域表面凹陷,为坑壁二次崩塌所造起,这样在坑坡原有倒石堆上又形成了以中坡位为次坡脚的小型倒石堆,这个小型倒石堆使凹陷区域能够涵养更多的水分,也在一定程度上阻碍了水分向大坡脚运输,因此在整个南侧垂直坡位上中坡位能成为需水量大的植物栖息地,而其他样方则成为需水量较小的针阔混交林。

综合 α 多样性指数发现,坑坡各样方多样性指数均大于坑口,坑坡作为天坑底部与坑外的连接地带,使坑底与坑口具有差异明显的生境特征,因此其植物多样性差异也最明显。此外,深陷塘坑底边缘坡位样地的植物群落与其他坡位的 β 多样性指数差异较大,说明在坑底边缘坡位生境类型多样,能量流动较强,物种替代速率较快;而其他坡位上 β 多样性指数较小,共有种较少,其植物群落结构最为稳定,物种更替速率最小。这可能是由于下坡位处于灌丛向森林群落交错带,在很小的范围内形成了明显的生境异质性,能为局域范围内植物群落物种多样性的形成与维持提供一种重要的机制。

3.2 退化天坑倒石堆植物群落差异的主要影响因子

深陷塘南侧垂直坡位间物种多样性表现出较为明显的差异性,这种差异性与天坑内生境的诸多环境因子有关。南侧各坡位间土壤类型及土壤累积量呈现出明显差异,土壤中全氮、全磷、有效磷、有机碳对物种多样性有显著影响。坡度会引起土壤水分条件的变化,是导致物种多样性波动的重要因素[27]。深陷塘南坡的坑口侧面为呈凹型地带的种植耕地,在雨水、风等自然因子的搬运下,坑内南坡随着坡位的下降,石灰岩逐渐减少而土壤累积不断增多。因此与坑口相比,下坡位和坑底边缘的土壤累积量较高,其植物生长状况良好,多样性及异质性也较高,而坑口喀斯特区域,水分下渗较快,土壤含水量较低,土壤较贫瘠,植物的水分和养分输送受到一定限制,植物的多样性较低。因此,在喀斯特地区,土壤累积是植被生长与植物群落演替的关键条件,调控着植被的物种组成、群落类型和生长发育状况[28]。

光照因子也可能是植物群落差异性重要的影响因子,喀斯特天坑作为宏大的地表负地形,其坍塌的坑壁和圈闭化地形特征导致天坑内部不同坡位间的光照条件存在差异,也可能间接影响不同坡位的植物群落多样性,进而影响群落结构特征。当然光照因子是否真的会影响退化天坑不同坡位间物种多样性以及是如何影响的,这需要进一步研究。有研究发现,人类活动对具有一定隔离的岛屿生境内的物种多样性、丰富度具有重要影响[29]。由于可进入性问题,天坑坑内受到适度干扰,因此人类影响也是不可忽略的因素。“中度干扰理论”认为,人类或自然一定程度上的干扰是物种多样性增加的条件,林分在经历中度干扰时也会一定程度上提高森林物种丰富度[30]。本研究发现,相较于坑口,坑坡的多样性指数更高,深陷塘是一个退化天坑,其坑内生态系统一定程度受到人类活动干扰,而天坑群位于海峰自然保护区内,人类活动强度受到限制,其坑内较高的物种丰富度也符合“中度干扰论”。正是由于天坑较高的物种丰富度和多样性,因此拥有更为优越的环境资源,更有利于植物的生长、繁衍和物种共存,因而具有重要的物种多样性保护库价值,能够成为喀斯特地区难得的物种多样性保护库。

参考文献

[1] Siefert A, Fridley J, Ritchie M. Community functional responses to soil and climate at multiple spatial scales: When does intraspecific variation matter? *PLoS One*, 2014, **9**(10): e111189

[2] Woodward F, Mckee I. Vegetation and climate. *Environment International*, 1991, **17**: 535-546

[3] Punchi-Manage R, Getzin S, Wiegand T, *et al*. Effects of topography on structuring local species assemblages in a Sri Lankan mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology*, 2013, **101**: 149-160

[4] Dai N, Hirabuki Y, Mochida Y. Influence of microlandforms on forest structure, tree death and recruitment in a Japanese temperate mixed forest. *Ecological Research*, 2003, **18**: 533-547

[5] 高俊峰, 马克明, 祁建, 等. 北京东灵山地区农耕干扰和环境梯度对植物多样性的影响. 西北植物学报 2008, **28**(12): 2506-2513 [Gao J-F, Ma K-M, Qi J, *et al*. Effects of anthropogenic disturbance and environmental pattern on plant diversity in Dongling Mountain, Beijing, China. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2008, **28**(12): 2506-2513]

[6] 孙青, 王树森, 赵淑文, 等. 辽河流域关门砬子水库入库河口区不同坡位植物群落多样性变化研究. 内蒙古大学学报, 2014, **45**(6): 591-598 [Sun Q, Wang S-S, Zhao S-W, *et al*. Species diversity of different plant communities at estuary of Guanmenlazi Reservoir, Liao River Basin. *Journal of Inner Mongolia University*, 2014, **45**(6): 591-598]

[7] Currie DJ, Paquin V. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, 1987, **329**: 326

[8] Currie DJ, Mittelbach GG, Cornell HV, *et al*. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, 2004, **7**: 1121-1134

[9] 吴昊, 王得祥, 黄青平, 等. 环境因子对秦岭南坡中段松栎混交林物种多样性的影响. 西北农林科技大学学报, 2012, **40**(9): 41-50 [Wu H, Wang D-X, Huang Q-P, *et al*. Influence of environmental factors on species diversity of pine-oak mixed forest in the middle part of south Qinling Mountains. *Journal of Northwest A&F University*, 2012, **40**(9): 41-50]

[10] 汪殿蓓, 暨淑仪, 陈飞鹏. 植物群落物种多样性研究综述. 生态学杂志, 2001, **20**(4): 55-60 [Wang D-B, Ji S-Y, Chen F-P. A review on the species diversity of plant community. *Chinese Journal of Ecology*, 2001, **20**(4): 55-60]

[11] 税伟, 陈毅萍, 王雅文, 等. 中国喀斯特天坑研究起源、进展与展望. 地理学报, 2015, **70**(3): 431-446 [Shui W, Chen Y-P, Wang Y-W, *et al*. Origination, study progress and prospect of karst tiankeng research in China. *Acta Geographica Sinica*, 2015, **70**(3): 431-446]

[12] 简小枚, 税伟, 王亚楠, 等. 重度退化的喀斯特天坑草地物种多样性及群落稳定性——以云南沾益退化天坑为例. 生态学报, 2018, **38**(13): 4704-4714 [Jian X-M, Shui W, Wang Y-N, *et al*. Species diversity and stability of grassland plant community in heavily-degraded karst tiankeng: A case study of Zhanyi tiankeng in Yunnan, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(13): 4704-4714]

[13] 苏宇乔, 薛跃规, 范蓓蓓, 等. 广西流星天坑植物群落结构与多样性. 西北植物学报, 2016, **36**(11): 2300-2306 [Su Y-Q, Xue Y-G, Fan B-B, *et al*. Plant community structure and species diversity in Liuxing Tiankeng of Guangxi. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, **36**(11): 2300-2306]

[14] 简小枚, 税伟, 陈毅萍, 等. 云南中度退化的喀斯特天坑草地植物群落优势种种间关系. 应用生态学报, 2018, **29**(2): 492-500 [Jian X-M, Shui W, Chen Y-P, *et al*. Interspecific relationships of dominant species in the grassland community of moderately degraded tiankeng of Yunnan, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(2): 492-500]

[15] 李承义, 张朝晖, 吴金, 等. 天坑洞穴群苔类群落分布规律与环境因子关系——以贵州猴耳天坑为例. 生态学杂志, 2019, **38**(3): 744-752 [Li C-Y, Zhang C-H, Wu J, *et al*. Distribution pattern of liverwort community in relation to environmental factors of caves in karst tiankeng: A case study of Monkey-ear Tiankeng of Guizou Province. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, **38**(3): 744-752]

[16] 吴金, 李承义, 李小芳, 等. 喀斯特天坑内孔雀蕨科植物垂直分布特征及其与环境因子关系的研究. 植物研究, 2019, **39**(1): 45-53 [Wu J, Li C-Y, Li X-F, *et al*. Vertical distribution of hypopterygiaceae and their relationship with environmental factors in karst tiankeng. *Bulletin of Botanical Research*, 2019, **39**(1): 45-53]

[17] 郭平平, 税伟, 江聪, 等. 退化天坑倒石坡林下优势物种生态位特征. 应用生态学报, 2019, **30**(11): 3635-3645 [Guo P-P, Shui W, Jiang C, *et al*. Niche characteristics of understory dominant specie of talus slope in degraded tiankeng. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(11): 3635-3645]

[18] 胡秋红. 海峰湿地宿营旅游开发适宜度实证研究. 硕士论文. 昆明: 云南大学, 2016 [Hu Q-H. Haifeng Wetland Suitability Camping Tourism Development Research. Master Thesis. Kunming: Yunnan University, 2016]

[19] 税伟, 陈毅萍, 简小枚, 等. 喀斯特原生天坑植物群落空间格局特征——以云南沾益天坑为例. 应用生态学报, 2018, **29**(6): 1725-1735 [Shui W, Chen Y-P, Jian X-M, *et al*. Spatial pattern of plant community in original karst tiankeng: A case study of Zhanyi tiankeng in Yunnan, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(6): 1725-1735]

[20] Körmöczi L, Bátori Z, Erdõs L, *et al*. The role of randomization tests in vegetation boundary detection with moving split-window analysis. *Journal of Vegetation Science*, 2016, **27**: 1288-1296

[21] 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法. Ⅰ. α多样性的测度方法. 生物多样性, 1995, **2**(1): 231-239 [Ma K-P, Liu M-Y. The measurement method of community diversity. Ⅰ. The measurement method of α diversity. *Biodiversity Science*, 1995, **2**(1): 231-239]

[22] 马克平, 刘灿然, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法. Ⅱ. β多样性的测度方法. 生物多样性, 1995, **3**(1): 38-43 [Ma K-P, Liu C-R, Liu M-Y. The measurement method of community diversity. Ⅱ. The measurement method of β diversity. *Biodiversity Science*, 1995, **3**(1): 38-43]

[23] 李婷婷, 姬兰柱, 于大炮, 等. 东北阔叶红松林群落分类、排序及物种多样性比较. 生态学报, 2019, **39**(2): 620-628 [Li T-T, Ji L-Z, Yu D-P, *et al*. Forest community classification, ordination, and comparison of species diversity in broadleaved-Korean pine mixed forests of Northeast China. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(2): 620-628]

[24] 郑丽婷, 苏田, 刘翔宇, 等. 庙岛群岛典型植物群落物种、功能、结构多样性及其对环境因子的响应. 应用生态学报, 2018, **29**(2): 343-351 [Zheng L-T, Su T, Liu X-Y, *et al*. Species, functional, structural diversity of typical plant communities and their responses to environmental factors in Miao Archipelago, China. *Chi-*

nese Journal of Applied Ecology, 2018, **29**(2): 343-351]

[25] Bátori Z, Farkas T, Erdõs L, *et al*. A comparison of the vegetation of forested and non-forested solution dolines in Hungary: A preliminary study. *Biologia*, 2014, **69**: 1339-1348

[26] 税伟, 陈毅萍, 简小枚, 等. 喀斯特原生天坑垂直梯度上植物多样性特征——以云南沾益天坑为例. 山地学报, 2018, **36**(1): 53-62 [Shui W, Chen Y-P, Jian X-M, *et al*. Plant diversity characteristics of original karst tiankeng along vertical gradient: A case study of Zhanyi Tiankeng in Yunnan Province, China. *Mountain Research*, 2018, **36**(1): 53-62]

[27] 范得芳, 王得祥, 柴宗政, 等. 环境因子对秦岭锐齿栎群落物种分布及多样性的影响. 西北农林科技大学学报, 2016, **44**(10): 59-67 [Fan D-F, Wang D-X, Cai Z-Z, *et al*. Effects of environmental factors on species distribution and diversity of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* community in Qinling Mountains. *Journal of Northwest A&F University*, 2016, **44**(10): 59-67]

[28] 文丽, 宋同清, 杜虎, 等. 中国西南喀斯特植物群落演替特征及驱动机制. 生态学报, 2015, **35**(17): 5822-5833 [Wen L, Song T-Q, Du H, *et al*. The succession characteristics and its driving mechanism of plant community in karst region, Southwest China. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(17): 5822-5833]

[29] 杜虎, 彭晚霞, 宋同清, 等. 桂北喀斯特峰丛洼地植物群落特征及其与土壤的耦合关系. 植物生态学报, 2013, **37**(3): 197-208 [Du H, Peng W-X, Song T-Q, *et al*. Plant community characteristics and its coupling relationships with soil in depressions between karst hills, North Guangxi, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, **37**(3): 197-208]

[30] Kreft H, Jetz W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, **104**: 5925-5930

作者简介 朱粟锋, 男, 1994 年生, 硕士研究生。主要从事自然地理、生态地理研究。E-mail: Zhusfman@126.com

责任编辑 孙 菊

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

朱粟锋, 江聪, 税伟, 等. 退化天坑倒石堆阴坡植物群落垂直分布特征——以云南沾益深陷塘为例. 应用生态学报, 2020, **31**(5): 1496-1504

Zhu S-F, Jiang C, Shui W, *et al*. Vertical distribution characteristics of plant community in shady slope of degraded tiankeng talus: A case study of Zhanyi Shenxiantang in Yunnan, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, **31**(5): 1496-1504