

DOI: 10.5846/stxb201211071561

欧芷阳, 苏志尧, 袁铁象, 彭玉华, 何琴飞, 黄小荣. 土壤肥力及地形因子对桂西南喀斯特山地木本植物群落的影响. 生态学报, 2014, 34(13): 3672-3681.

Ou Z Y, Su Z Y, Yuan T X, Peng Y H, He Q F, Huang X R. Effect of soil fertility and topographic factors on woody plant communities in the karst mountains of Southwest Guangxi, China. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(13): 3672-3681.

土壤肥力及地形因子对桂西南喀斯特山地 木本植物群落的影响

欧芷阳^{1,2,*}, 苏志尧², 袁铁象¹, 彭玉华¹, 何琴飞¹, 黄小荣¹

(1. 广西壮族自治区林业科学研究院, 南宁 530002; 2. 华南农业大学, 广州 510642)

摘要: 基于对桂西南喀斯特山地植被的典型群落抽样调查, 运用聚类分析和除趋势对应分析(DCA)对样方内胸径 ≥ 1.0 cm 的木本植物进行数量分类和排序, 运用除趋势典范对应分析(DCCA)探讨了土壤肥力及地形因子对木本植物群落空间分布的影响。结果表明: 1) 聚类分析将森林群落划分为 4 个类型。2) DCCA 第一排序轴突出反映了土壤全氮、碱解氮含量及坡度的变化趋势, 第二排序轴主要反映了海拔和全钾的变化趋势, 各植物群落类型沿第一排序轴呈有规律的分布。3) 在影响植物群落空间格局的因素中, 土壤肥力因子对群落格局的解释能力为 32.82%, 地形因子的解释部分占 22.54%, 8.98% 是土壤与地形因子耦合作用的结果, 两者未能解释的部分占 53.62%。群落物种多度分布主要受生物之间的相互作用和人为干扰等随机因素所影响。

关键词: 除趋势对应分析; 除趋势典范对应分析; 植物群落; 空间格局; 桂西南

Effect of soil fertility and topographic factors on woody plant communities in the karst mountains of Southwest Guangxi, China

OU Zhiyang^{1,2,*}, SU Zhiyao², YUAN Tiexiang¹, PENG Yuhua¹, HE Qinfei¹, HUANG Xiaorong¹

1 Guangxi Forestry Research Institute, Nanning 530002, China

2 College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Abstract: Southwest Guangxi in China has a well-developed karst geomorphology. Shrubs are predominant and secondary forests and Fengshui woods have a patchy distribution in this area because of disturbance and vegetation degradation. However, little is known about the main environmental factors that affect the spatial distribution of woody plants in this area. To investigate the spatial patterns of woody plant communities and explore how the soils and topography influence them, woody plants with diameter at breast height ≥ 1.0 cm, nine soil parameters (pH, total nitrogen, total phosphorus, total potassium, alkali-hydrolyzable nitrogen, available phosphorus, available potassium, exchangeable calcium and soil organic matter) and five topographic factors (percentage of covered rock, elevation, slope, aspect and position) were investigated in 44 sample plots in a typical karst region in southwest Guangxi. Multivariate statistical analysis techniques, such as cluster analysis, detrended correspondence analysis (DCA) and detrending canonical correspondence analysis (DCCA) were employed in the study. The results clearly demonstrated that: 1) The 44 sample plots were classified into four communities by cluster analysis: *Vitex negundo* + *Cipadessa baccifera* + *Alchornea trewioides* (I), *V. negundo* + *Litsea glutinosa* + *Mallotus philippensis* (II), *Lysidice rhodostegia* + *Canthium dicoccum* (III) and *Excentrodendron hsienmu* (IV) according to the importance values of woody plants. 2) DCA ordination revealed that the compositions of communities I and II were

基金项目: 广西自然科学基金资助项目(2012GXNSFAA053042); 广西林业科学研究院基本科研业务费资助项目(林科 201201 号)

收稿日期: 2012-11-07; **网络出版日期:** 2014-02-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ozhiyang@126.com

very different from those of communities III and IV, but the composition and structure of community III was similar to that of community IV. 3) DCCA ordination showed that the first axis was significantly positively correlated with soil total nitrogen (0.729), alkali-hydrolyzable nitrogen (0.713) and slope (0.704). Soil organic matter (0.671), percentage of covered rock (0.665) and elevation (0.450) were also significantly positively related to the first DCCA axis. The second axis was significantly correlated with elevation (-0.614), total potassium (0.558), available potassium (0.481) and pH (0.410). The first axis accounted for the largest fraction of variation and mainly showed a gradient of soil total nitrogen, alkali-hydrolyzable nitrogen and slope. The second axis mainly showed variation due to elevation and soil total potassium. Along the first axis, the patterns of communities ranged from shrub communities to secondary forests dominated by *E. hsienmu* and *L. rhodostegia*, respectively, accompanied with an increase in altitude, slope, percentage of covered rock and major soil nutrients. The distribution of major woody species with important values ≥ 1.0 in the DCCA two-dimensional ordination diagram showed that *V. negundo*, *C. baccifera* and *A. trewioides* were mainly distributed at the bottom of slopes where soil was barren and human disturbance was intensive. Arbor species that were dominant or subdominant in secondary forest, such as *E. hsienmu*, *Walsura robusta* and *Sapium rotundifolium*, mainly existed on the upper slope with a high percentage of covered rock and steep slope gradients where soil was fertile. 4) Effect of soils, topographic factors and their interaction on the spatial patterns of woody plant communities was quantitatively partitioned and it was found that soils accounted for 32.82% of the variation, topographical factors accounted for 22.54% and interaction between soils and topography accounted for 8.98%. Undetermined factors accounted for 53.62% of variation. This indicated that the distribution of species abundance was mainly affected by biological and anthropogenic factors in the study area.

Key Words: DCA; DCCA; plant community; spatial pattern; Southwest Guangxi

自然界普遍存在生境的异质性格局,植物如何在异质性生境中实现共存以及环境因子在植物群落空间分布中的作用受到极大关注。其中,土壤作为植物生存的物质基础,土壤养分的空间异质性对植物群落产生重要影响^[1-2];反之,土壤肥力也随植被生长状况而发生改变^[3]。在山区和丘陵地带,地形控制光、温、水的空间再分配^[4-5],营造局部小气候,影响土壤养分及干扰的频率和强度分布^[6-8],进而影响山地植被的空间分布。植物、土壤、地形三者在不同尺度上存在密切联系,通过对植物群落空间格局与土壤、地形因子关系的研究,可以揭示植物群落的分布规律及其环境主导因子、深入诠释植物群落与环境的关系,是当前植物生态学的重要研究内容^[9-11]。

喀斯特生态系统是以碳酸盐岩为物质基础,在大气-水-岩石-生物相互作用下形成的一种具有特殊物质、能量、结构和功能的生态系统,在我国主要分布于以贵州为中心的西南地区^[12],广西也是喀斯特地貌比较典型的省份之一。喀斯特森林系统具有生态敏感度高、环境容量低、抗干扰能力弱、稳定性差的特点;其土壤浅薄、土被不连续,植物生长缓慢,自

我恢复能力较低^[13]。这一地区由于强烈的人为干扰使得大面积的森林退化成灌丛或草丛,生物多样性丧失,生境质量下降,部分地段甚至完全石漠化^[14],喀斯特石漠化地区与北方的沙漠和黄土高原并称为我国三大脆弱生态区。众多学者已对喀斯特森林物种组成及群落结构特征^[15-16],土壤养分空间异质性对群落树种分布的影响^[12]、植被恢复与土壤养分变化^[17]及不同植被土壤养分的时空分异特征^[18-19]等展开了大量研究,对喀斯特森林群落空间格局及环境解释进行了初步尝试^[20],但这些研究大多集中于贵州和桂西北喀斯特峰丛洼地,对桂西南典型喀斯特地貌区的同类研究开展较少。本文以桂西南平果县不同微生境和恢复阶段的植物群落为研究对象,在数量分类基础上通过排序重点探讨以下两个方面的内容:1)对研究区域植物群落空间格局起主导作用的土壤和地形因子有哪些?2)土壤肥力和地形因子对群落空间格局分异的影响程度有多大?通过研究以期能为桂西南喀斯特山地植被恢复与生态重建提供理论依据。

1 研究区概况

调查在广西平果县(23°12'—23°51'N, 107°

21'—107°51'E) 马头镇典型喀斯特地貌分布区进行。平果全境属亚热带季风气候区,年平均温度 19—21.5℃,年平均降雨量 1 200—1 500 mm,年平均日照时数 1 619.4 h,年均蒸发量 1 572 mm,平均相对湿度 80% 以上,降雨多集中在 5—9 月之间。喀斯特山地土壤以棕色和黑色石灰土为主,土层浅薄,保水保肥能力差。以调查区域喀斯特山地不同恢复阶段的植物群落为研究对象,该区域植被曾遭受火烧、放牧、砍伐和开荒等人为干扰,植被以灌丛、灌木、疏林地占较大比例。受人为活动强烈干扰,村庄附近及路边形成以黄荆 (*Vitex negundo*) 或马缨丹 (*Lantana camara*) 为优势种的灌丛。一些村落周边山体中上部残存小面积次生乔木林或风水林;在岩石裸露、土层极少、地势陡峭而人迹罕至的山体上部,通常生长着低矮的石生植物群落。本区域自实施封山育林、退耕还林工程以来,加上居民生活方式的变更,对石山植被的人为干扰逐渐减少,植被得到缓慢恢复,植被覆盖率逐渐提高,但现有植被仍以灌丛、灌木林占优势。

2 研究方法

2.1 调查方法

于 2012 年 4—6 月上旬,运用典型群落抽样调查方法对处于不同恢复阶段的植物群落进行调查。乔木林、乔灌过渡林、灌木林的调查面积为 20 m × 20 m,灌丛调查面积为 10 m × 10 m。每个样方进一步划分为 5 m × 5 m 的测量单元进行木本植物调查。调查内容包括:

1) 群落特征 对样方内树高 (H) ≥ 1.3 m、胸径 (DBH) ≥ 1 cm 的立木进行每木检尺,记录其种名、高度、胸径、冠幅、枝下高等数值。

2) 土壤因子调查 因喀斯特山地土层浅薄且不连续,调查时按 S 型在样方内取 0—15 cm 表层土壤,混合成约 1 kg 待测土样,带回实验室进行分析。土样分析指标包括土壤有机质 (SOM)、全氮 (TN)、全磷 (TP)、全钾 (TK)、碱解氮 (AvN)、速效磷 (AvP)、速效钾 (AvK) 和交换性钙 (Ca) 含量。

3) 地形因子调查 利用 GPS 在样方中心位置记录其地理坐标和海拔,同时记录样方所在坡向、坡位、坡度、干扰与否及干扰类型;岩石裸露率 (Rock) 借鉴宋同清等^[20]的方法用网格法测定,即将 100 cm

× 100 cm 的框架分成 20 cm × 20 cm 网格,在样方内按对角线 5 点覆盖来测定。

调查共设置 44 个样方,总调查面积为 12 600 m²。分析时把接受太阳辐射相同的坡向划为同一等级,将坡向分为 4 级:1) 阴坡 (0—25°), 3 个样方; 2) 半阴坡 (60—85°、295—310°), 15 个样方; 3) 半阳坡 (95—125°、230—250°), 14 个样方; 4) 阳坡 (150—220°), 12 个样方^[21]。坡位从山谷到山脊分为:1) 上坡位, 17 个样方; 2) 中坡位, 18 个样方; 3) 下坡位, 9 个样方。

2.2 数据预处理及变量确定

运用多元统计分析软件 PC-ORD 5.0 计算样方中木本植物的丰富度和重要值,以重要值表征物种多度,其计算公式如下:

$$\text{重要值} = (\text{相对密度} + \text{相对频度} + \text{相对显著度}) / 3$$

建立了物种多度主矩阵_[44×180]、土壤_[44×9]和地形因子_[44×5]次矩阵 3 个数据矩阵表。为了满足数据分析的需要,定量变量采用实测值表示,对坡向和坡位定性变量参照闫东锋等^[22]的方法进行赋值。坡向: 阳坡 (0.3), 半阳坡 (0.5), 半阴坡 (0.8), 阴坡 (1.0); 坡位: 上坡位 (0.4), 中坡位 (1.0), 下坡位 (0.8)。由于 14 项环境指标的量纲各异,运行 STATISTICA 8.0 统计软件,对坡度、海拔、岩石裸露率、全氮、全磷、全钾、速效氮、速效磷和速效钾 9 个数据进行标准化处理,以消除不同量纲之间的差异。

2.3 多元统计分析

应用 PC-ORD 5.0 的聚类分析方法对 44 个调查样方进行类型划分,距离系数采用 Bray-Curtis (Sorenson),选择可变类平均法 ($\beta = -0.25$) 对二元数据矩阵中的样方进行聚类,输出树状图,然后再进行除趋势对应分析 (DCA)。采用除趋势典范对应分析 (DCCA) 方法对样方进行排序,用 Monte Carlo 法进行显著性检验。分离土壤肥力、地形因子、土壤与地形的交互作用及其他因素对植物群落空间格局的影响。对于每一次分析,总的典范特征值代表可解释的变异部分。进行因子分解分析时,对物种多度矩阵进行 4 次不同处理的排序,将每次排序得到的主要排序轴的特征值之和除以物种多度的总变化量,得到不同处理的排序所能解释的群落格局变化,实现对影响植物群落分布的土壤肥力、地形及其他因子等的定量分离。定量分离的具体步骤及方法参见

文献^[23-24]。DCA 排序、DCCA 排序、Monte Carlo 检验运行 CANOCO 4.5 软件包实现。

3 结果与分析

3.1 样方聚类分析

调查共记录到胸径 $DBH \geq 1$ cm 的木本植物 180 种,分属于 133 属、60 科。聚类分析将 44 个样方划分为 4 个类型,结果如图 1、表 1 所示,基本上反映了研究区域植物群落的格局分异。其中,群落类型 1 是以黄荆为优势种的灌丛群落,主要伴生种有灰毛浆果楝和红背山麻杆,潺槁树、扁担杆 (*Grewia biloba*)、雀梅藤 (*Sageretia thea*) 等分布其间。该类型包括 12 个样方,基本分布于村庄或公路附近、地势较为平坦,人为干扰强烈,主要受放牧和砍柴干扰。群落结构简单,物种数少。群落类型 2 是以黄荆、潺槁树和粗糠柴为共优势种的灌木群落,黄荆在群落中的优势度下降,黄牛木 (*Cratoxylum cochinchinense*) 和余甘子 (*Phyllanthus emblica*) 在群落中占据一定的优势地位,灰毛浆果楝、雀梅藤伴生其中,群落下层多见红背山麻杆分布。该类型包括 8 个样方,分布

于乔-灌过渡林或次生乔木林边缘,土层相对较厚而较为干燥;群落结构简单、物种数相对于灌丛有所增加,为 91 种。群落类型 3 为仪花+鱼骨木群落,主要伴生种有海南椴 (*Hainania trichosperma*) 和小栎树 (*Boniodendron minus*),群落下层常见球核荚蒾 (*Viburnum propinquum*)、九里香 (*Murraya exotica*)、清香木 (*Pistacia weinmanniifolia*)、薄皮酒饼簕 (*Atalantia henryi*) 及石山棕 (*Guihaia argyrata*) 分布。该类型包括 10 个样方,基本分布于中、上坡位,地势陡峭而受人为干扰较少、恢复较好;群落出现分层,物种数最多,为 121 种。群落类型 4 是以蚬木占优势的常绿阔叶林,主要伴生种有割舌树、南酸枣和小叶榕,圆叶乌桕 (*Sapium rotundifolium*) 在群落中占据一定优势地位,薄皮酒饼簕、九里香及苧麻 (*Boehmeria nivea*) 常分布于群落下层。群落分层明显、层间植物丰富,物种数为 110 种。该群落包括 13 个样方,或分布于地势陡峭、人迹罕至的岩石坡顶,或分布于保护较好的风水林内。群落环境阴湿、林下调落物较厚,但仍存在一定人为活动痕迹,应加强对这一植被类型的保护。

表 1 样方的聚类统计结果
Table 1 Cluster classification of 44 plots

群落类型 Communities	包含的样方编号 Included plots No.	物种数 No. of species	优势种 Dominant species
类型 1 Type 1	01,02,03,04,05,06, 07,08,09,10,11,12	42	黄荆 (<i>Vitex negundo</i>), 灰毛浆果楝 (<i>Cipadessa baccifera</i>), 红背山麻杆 (<i>Alchornea trewioides</i>)
类型 2 Type 2	13,14,15,16,19, 20,22,25,26	91	黄荆、潺槁树 (<i>Litsea glutinosa</i>) 粗糠柴 (<i>Mallotus philippensis</i>)
类型 3 Type 3	17,18,21,24,30, 31,32,42,43,44	121	仪花 (<i>Lysidice rhodostegia</i>) 鱼骨木 (<i>Canthium dicoccum</i>)
类型 4 Type 4	23,27,28,29,33,34,35, 36,37,38,39,40,41	110	蚬木 (<i>Excentrodendron hsienmu</i>)

3.2 DCA 排序结果

DCA 排序 3 个轴的特征值分别为 0.711、0.358 和 0.290。DCA 二维散点图(图 2)可以明显地把群落类型 1 和群落类型 2 区分开,且这两个群落与 DCA 第一排序轴右侧两个群落间的梯度较大,表明群落间物种组成异质性较高^[25],右侧两个群落间的物种组成和结构较为相似。DCA 第一轴基本上反映了群落分布的地形条件和干扰程度,第二排序轴生态意义不明显。DCA 第一轴左边的样方基本上分布

于下坡位或中坡位,离村庄或公路较近,受干扰强烈,为灌丛或灌木群落;第一轴右边的样方由中坡位过渡至上坡位或地势险峻的岩石坡顶,人为活动较少,由乔木树种构成群落优势种。DCA 排序第一轴梯度达 4.96,根据排序原理,进一步采用单峰模型的 DCCA 方法对数据进行直接梯度分析,以揭示土壤肥力及地形因子对木本植物群落空间格局的影响。

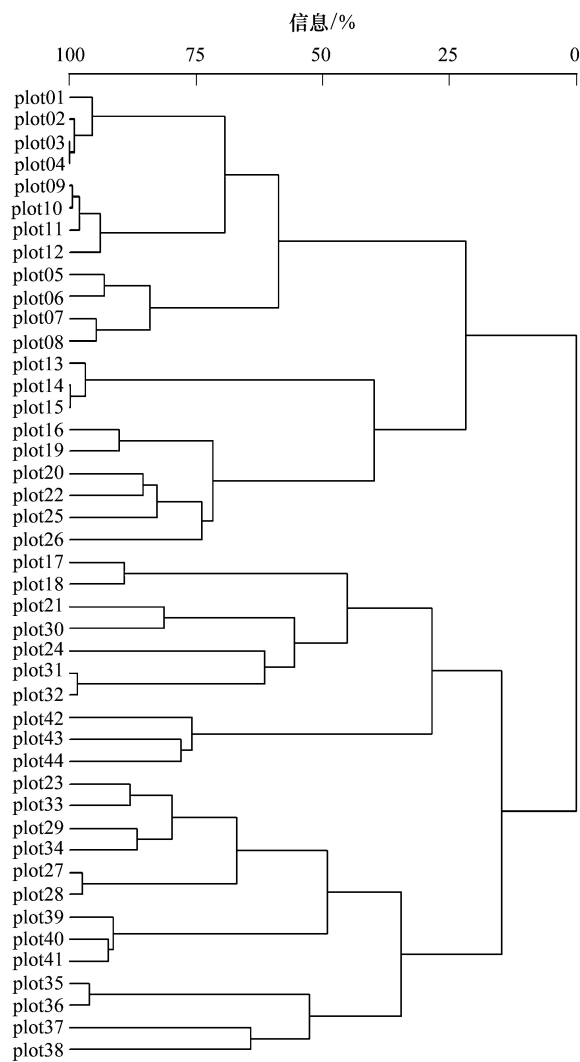


图 1 44 个样方的聚类图

Fig.1 Dendrogram generated from cluster analysis of 44 plots

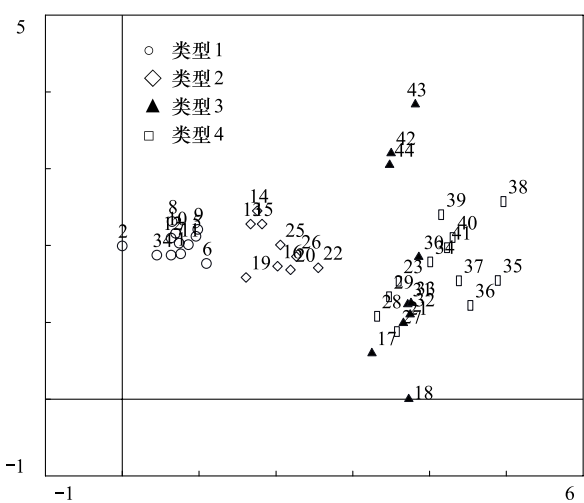


图 2 44 个样方的 DCA 二维排序图

Fig.2 DCA two-dimensional scatter ordination diagram of 44 plots

1—44 代表样方编号

3.3 DCCA 排序分析

DCCA 排序轴特征值反映的是相应排序轴所集中的物种多度矩阵中的信息量的大小,相关系数表示的是各排序轴与真实环境梯度之间的相关性^[26]。本文 DCCA 排序结果分别见表 2、图 3 和图 4。物种与环境因子前 3 个排序轴的相关系数分别为 0.966、0.964 和 0.896, Monte Carlo 检验均达到显著水平 ($P=0.002$)。物种前两个排序轴之间的相关系数仅为 0.0265,环境因子的前两个排序轴之间的相关系数为 0.000,因此 DCCA 的排序结果是可信的^[27]。4 个排序轴的特征值分别为 0.665、0.355、0.185 和

表 2 DCCA 排序结果

Table 2 Results of DCCA ordination

	第一轴 Axis 1	第二轴 Axis 2		第一轴 Axis 1	第二轴 Axis 2
pH 值	-0.378 *	0.410 **	速效钾 Available potassium	-0.325 *	0.481 **
土壤有机质 Soil organic matter	0.671 **	-0.043	交换性钙 Exchangeable calcium	0.191	-0.010
全氮 Total nitrogen	0.729 **	0.098	岩石裸露率 Per. of covered rock	0.665 **	0.271
全磷 Total phosphorus	-0.305 *	0.089	坡度 Slope	0.704 **	-0.401 **
全钾 Total potassium	-0.272	0.558 **	坡向 Aspect	0.029	0.349 *
碱解氮 Available nitrogen	0.713 **	0.289	坡位 Position	-0.390 **	0.074
速度磷 Available phosphorus	-0.076	-0.003	海拔 Elevation	0.459 **	-0.614 **
特征值 Eigenvalues				0.665	0.355
物种与环境间的相关系数 Species-environment correlations				0.966	0.964
物种与环境变化关系的累计比例 Cumulative percentage variance of species-environmental relation				23.0	35.3

* $P<0.05$; ** $P<0.01$

0.328, 贡献率分别为 43.38%、23.16%、12.07% 和 21.40%, 前两个排序轴的累积贡献率为 65.88%, 反映了排序的绝大部分信息, 因此本文仅对第一、第二轴进行分析。

土壤全氮(TN)、碱解氮(AvN)和坡度(Slope)是与 DCCA 第一排序轴相关性最强的因子(表 2), 这 3 个因子在决定群落空间格局的诸多环境因子中起着主导作用。土壤有机质(SOM)、岩石裸露率和海拔(Elv)与 DCCA 排序第一轴呈极显著正相关, 坡位呈极显著负相关, 这些因子对本区域木本植物空间格局形成同样具有重要作用。此外, 土壤 pH 值、全磷(TP)和速效钾(AvK)与 DCCA 排序第一轴的相关系数也达显著水平, 作用也很明显。14 个因子中, 与 DCCA 第二排序轴相关性最高的因子是海拔因子, 相关系数为 -0.614, 其次为全钾, 相关系数为 0.558。

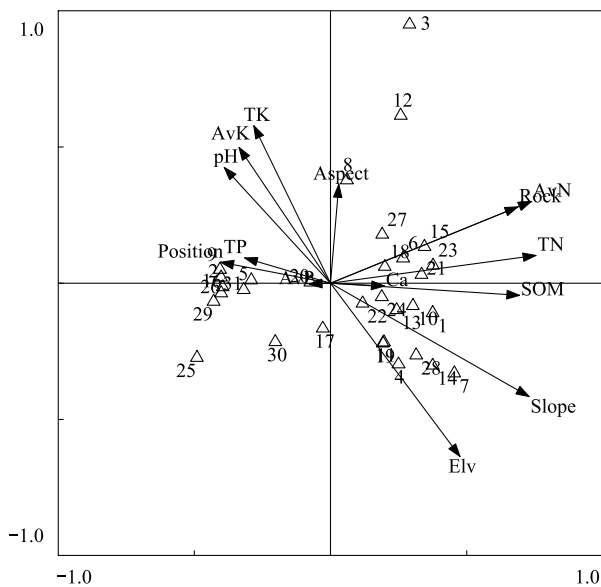


图 3 植物群落样方的 DCCA 二维排序图

Fig.3 The two-dimensional DCCA ordination of plant community samples

1—44 代表样方编号; SOM: 土壤有机质 Soil organic matter; TN: 全氮 Total nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus; TK: 全钾 Total potassium; AvN: 碱解氮 Available nitrogen; AvP: 速效磷 Available phosphorus; AvK: 速效钾 Available potassium; Ca: 交换性钙 Exchangeable calcium; Slope: 坡度; Position: 坡位; Aspect: 坡向; Elv: 海拔, elevation; Rock: 岩石裸露率 Percentage of covered rock

3.3.1 植物群落与环境的关系

DCCA 排序图中环境因子用箭头表示, 箭头所处的象限表示环境因子与排序轴之间的正负相关

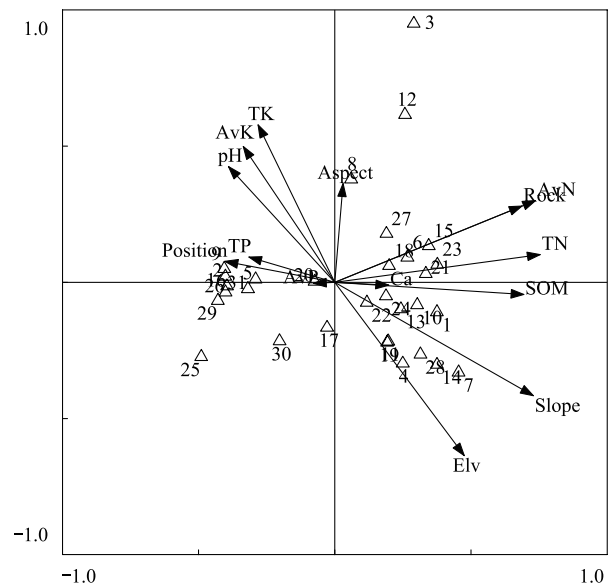


图 4 森林群落主要种类的 DCCA 排序图

Fig 4 The two-dimensional DCCA ordination of the main species in sample plots

1—31 代表调查样方植物群落的主要种类; 1: 蚬木; 2: 黄荆; 3: 仪花; 4: 球核荚蒾; 5: 潺槁树; 6: 鱼骨木; 7: 海南楸; 8: 南酸枣; 9: 灰毛浆果楝; 10: 九里香; 11: 清香木; 12: 榕树; 13: 线枝蒲桃; 14: 薄皮酒饼簕; 15: 圆叶乌桕; 16: 红背山麻杆; 17: 岩柿; 18: 龙眼; 19: 赤楠; 20: 黄牛木; 21: 小栎树; 22: 朴树; 23: 割舌树; 24: 龙须藤; 25: 粗糠柴; 26: 雀梅藤; 27: 海南蒲桃; 28: 假桂乌口树; 29: 扁担杆; 30: 余甘子; 31: 马缨丹

1: *Excentrodendron hsienmu*; 2: *Vitex negundo*; 3: *Lysidice rhodostegia*; 4: *Viburnum propinquum*; 5: *Litsea glutinosa*; 6: *Canthium dicoccum*; 7: *Hainania trichosperma*; 8: *Choerospondias axillaria*; 9: *Cipadessa baccifera*; 10: *Murraya exotica*; 11: *Pistacia weinmanniifolia*; 12: *Ficus microcarpa*; 13: *Syzygium araiocladum*; 14: *Atalantia henryi*; 15: *Sapium rotundifolium*; 16: *Alchornea trewioides*; 17: *Diospyros dumetorum*; 18: *Dimocarpus longan*; 19: *Syzygium buxifolium*; 20: *Cratogeomys cochinchinense*; 21: *Boniiodendron minus*; 22: *Celtis sinensis*; 23: *Walsura robusta*; 24: *Bauhinia championii*; 25: *Mallotus philippensis*; 26: *Sageretia thea*; 27: *Syzygium hainanense*; 28: *Tarenna attenuata*; 29: *Grewia biloba*; 30: *Phyllanthus emblica*; 31: *Lantana camara*

性, 箭头连线的长度表示植物群落物种的分布与该环境因子相关性的大小, 连线越长影响越大; 2 个箭头之间的夹角大小代表这 2 个环境因子之间相关性的大小, 夹角越小, 相关性越大; 箭头和排序轴的夹角代表着某个环境因子与排序轴的相关性大小^[20]。图 3 显示了调查样方在 DCCA 二维排序空间的分布格局, 反映了其所在群落的生态学特性。全氮、碱解氮、坡度的箭头连线长度最长, 海拔、土壤有机质及

岩石裸露率的箭头连线长度其次,因子间夹角 $<90^{\circ}$,且与第一排序轴的夹角都很小、相关性很强。这一结果与表 2 所反映的规律基本一致,表明这 6 个因子对本地木本植物群落空间格局有着重要影响。土壤 pH 值、速效钾、全钾及坡位的箭头连线也比较长,与上述 6 个因子间的夹角超过 90° ,对木本植物空间格局影响明显。沿 DCCA 第一排序轴从左到右,坡位由下坡逐步过渡到上坡位,海拔升高、岩石裸露率增加、坡度逐渐加大,植被受干扰减少,全氮、碱解氮以及有机质等土壤养分含量积累增加,群落类型出现了由灌丛、灌木向以仪花、蚬木为优势种的次生乔木林过渡的分布格局。第二排序轴主要表现了海拔和土壤钾含量的变化趋势,即沿第二排序轴从下到上,海拔降低,土壤 pH、全钾和速效钾含量增加。在海拔较低、坡度较小、受干扰严重的下坡位处,群落分布向灌丛方向发展。土壤速效磷及交换性钙含量对植物群落空间分布没有达到显著影响。

3.3.2 物种-环境关系

图 4 显示的是重要值超过 1.0 的 31 个主要物种排序的得分情况,各物种在 DCCA 二维排序空间内的位置大致反映了该物种的综合环境生态位。图 4 所示与物种 DCCA 第一排序轴相关性最大的环境变量与样方 DCCA 排序相同,土壤全氮、碱解氮、坡度在本区域植物群落物种空间分布中起着主导作用,土壤有机质、岩石裸露率及海拔同样有着重要影响。

沿 DCCA 第一轴自左向右,坡位由下坡过渡至上坡位,海拔升高,岩石突出面积和坡度增加,土壤主要养分含量逐渐增加,依次分布着粗糠柴、扁担杆、灰毛浆果楝、黄荆、雀梅藤、红背山麻杆、马缨丹、潺槁树、余甘子、黄牛木、岩柿、南酸枣、朴树、清香木、赤楠、海南蒲桃、龙须藤、龙眼、线枝蒲桃、球核荚蒾、小叶榕、鱼骨木、仪花、九里香、假桂乌口树、小叶栾树、圆叶乌桕、割舌树、蚬木、薄皮酒饼簕、海南椴等物种。黄荆、灰毛浆果楝、红背山麻杆等灌丛物种主要分布于土壤较为贫瘠的下坡位地段;蚬木、割舌树、圆叶乌桕等主要分布于海拔较高、坡度大、岩石裸露率高而受人为干扰较少的地段,群落土壤养分积累丰富。物种 DCCA 第一排序轴主要反映了物种在土壤主要养分含量与地形因子相耦合的环境梯度上的分布规律,第二排序轴主要反映了物种沿海拔梯度的分布趋势。

3.4 群落空间格局影响因子的分离

表 3 是 4 种不同排序方案中前 4 个轴的特征值之和及其占植物群落物种多度距阵总信息量的百分比。表中显示,土壤环境变量对群落物种空间分布格局的解释能力为 32.82%,其中有 23.84%是单纯由土壤因子所引起;由地形因子引起的群落格局变化约占 22.54%,其中有 13.54%单纯由空间因子所引起,地形与土壤因子交互解释的部分占 8.98%。调查区域的植被历史上曾遭受严重破坏,自然恢复缓

表 3 约束排序及物种多度矩阵变化的因子分解结果
Table 3 Results of detrended canonical correspondence analysis and portioning of the variation of species abundance matrix

因子 Factor	
群落格局的总体变异 Total variation of species abundance matrix	6.225
群落格局的土壤环境解释部分 Sum of canonical eigenvalues for soil environmentally constrained analysis	2.043
群落格局的空间解释部分 Sum of canonical eigenvalues for spatially constrained analysis	1.403
群落格局的单纯土壤环境解释部分 Sum of canonical eigenvalues for soil environmentally constrained analysis after removal effects of spatial factors	1.484
群落格局的单纯空间解释部分 Sum of canonical eigenvalues for spatially constrained analysis after removal effects of soil environmental factors	0.843
土壤环境因子对群落格局的解释能力 Species abundance variance explained by soil environmental factors/%	32.82
空间因子对群落格局的解释能力 Species abundance variance explained by spatial factors/%	22.54
单纯土壤环境因子对群落格局的解释能力 Species abundance variance explained by pure soil environmental factors/%	23.84
单纯空间因子对群落格局的解释能力 Species abundance variance explained by pure spatial factors/%	13.54
群落格局的土壤、空间因子的交互解释部分 Species abundance variance explained by crossed spatial-environmental factors/%	8.98
未能解释部分 Unexplained species abundance variation/%	53.62

慢。复杂性相对较低。但喀斯特生境又具有着异质性强的特点,因此其土壤环境变量的解释能力低于宋创业等^[24]关于黄河三角洲植物群落格局的同类研究(45.2%),接近于张文辉等^[26]对岷江上游干旱河谷植物群落(灌木层 36.93%,草本层 21.47%)及宋同清等^[20]对桂西北喀斯特峰丛洼地森林群落的研究结果(39.16%),其群落物种丰富程度大于黄河三角洲,与环境条件相似的岷江上游干旱河谷区及桂西北峰丛洼地相似。群落格局变化中,土壤因子和地形因子未能解释的部分占 53.62%,这部分变化主要包含了生物间相互作用和干扰等随机因素的影响。

4 结论与讨论

(1)聚类分析把 44 个样方划分为 4 个群落类型,即:黄荆-灰毛浆果楝-红背山麻杆群落、黄荆-潺槁树-粗糠柴群落、仪花-鱼骨木群落、蚬木群落。这 4 个群落并不是孤立存在,而是植被自然恢复过程中处于不同演替阶段的植被类型。

(2)DCCA 分析显示,土壤全氮、碱解氮及坡度在影响群落空间格局分异的环境因素中起主导作用,土壤有机质、岩石裸露率和海拔也产生重要影响,土壤速效磷和交换性钙对植物群落物种分布格局的影响没有达到显著水平。土壤和地形因子与森林群落格局不同程度的相关性,表明生境分化对群落物种多样性的维持起着重要作用。群落分布格局表现为灌丛、灌木群落多分布于海拔较低、地势比较平坦、岩石裸露率低的地段,人为活动频繁;物种相对丰富、群落分层明显的次生乔木群落大多分布于坡度大、岩石裸露率高、海拔相对较高的上坡位,这些地段由于地势险要而受人为干扰少,群落土壤养分积累丰富。群落分布规律与 Peng 等^[8]在桂西北木论喀斯特山地研究得出的结论相似。物种分布表现为黄荆、灰毛浆果楝、红背山麻杆等灌丛物种主要分布于干扰频繁、土壤较为贫瘠的下坡位地段,乔木树种主要分布于坡度大且受人为干扰较少的上坡位。海拔梯度通常被认为是控制山地植物分布格局的最主要因素^[10,28],由于本区域的海拔高差不大,海拔对植被格局的影响被降到次要位置,表征喀斯特生境特征的坡度和岩石裸露率的影响力度相对增强,反映了不同尺度上地形因子对植物空间分布的

影响存在差异、喀斯特生境异质性对群落格局产生重要影响。

(3)对物种的时空分布模式进行解释是群落生态学的核心研究内容,其中最关键的问题是物种的共存机制。生态学家一直致力于诠释物种共存机制,由此提出了大量的机制和假说,目前最引人注目的有生态位分化假说和以 Hubbell 为代表的生态学家提出的群落中性理论^[29-31]。生态位分化假说的核心内容为:不同物种适应于不同的生境,并受不同的生境因子限制,当资源存在空间差异并且每一物种都在其有竞争优势的位置定居时,大量物种可以共存^[20,32]。群落中性理论假定群落中所有的个体在生态学上都是完全等同的:具有相同的出生率、死亡率、迁移率以及新物种形成的概率;生态学上相同的物种可以实现共存,物种多度的变化是随机的,共存的物种数量取决于物种分化(或迁入)和随机灭绝之间的平衡,群落内物种的相对多度随时间表现为随机振荡的波动^[33]。因子分离分析结果显示,土壤因子对群落物种空间分布格局的解释能力为 32.82%,地形因子的约占 22.54%,有 8.98%是地形与土壤因子耦合的结果,表明地形对土壤主要养分的空间格局有一定影响。土壤和地形因子共同解释了物种多度变异的 46.38%,未能解释的部分达 53.62%,说明本地区多数植物是中性的,与环境的相关性很小,群落物种多度分布主要受生物之间的相互作用(如竞争所引起的异域分布或互惠关系所引起的种间联结)和随机因素所影响^[24],环境条件、种的生态位对物种多度变异的作用降到次要位置。这一结果与邵方丽等的研究结果相似^[11],但与宋同清等^[20]在环境条件更为优越、得到更好保护的木论国家级自然保护区的研究结果不一致,该研究由生物相互作用和随机因子造成的不可解释部分没有达到 50%。因此不同区域物种共存的维持机制存在差异,甚至是由多种机制来共同维持的^[34]。

(4)桂西南喀斯特地区存在十分严重的石漠化现象,且有不断扩张的态势^[35]。尽管调查区域已经实施封山育林、退耕还林工程,居民生活方式发生改变,对山地植被的干扰逐渐减少,但平果县作为我国铝矿矿藏丰富的地区,矿产开发活动对植被存在相当程度的影响。干扰对生态系统所造成的影响极其深远,历史时期植被遭受破坏后,土壤养分状况和结

构也发生了相应变化^[36],很难恢复和重建至其原有的物种区系及丰富程度。喀斯特生态系统生境脆弱,植物大多数分布于巨石突出、土层浅薄的恶劣生境,依靠强大根系扎根于石沟、石缝中,一旦植被遭到破坏,则难以自行恢复。调查区域除斑块状分布的小面积次生乔木林、风水林和疏林地外,其余大部分山地为黄荆-灰毛浆果楝-红背山麻杆灌丛群落,部分山地甚至退化为灌草群落。为遏制石漠化的进一步扩张,除加强对现有次生乔木林的保护、减少人为干扰——特别是对蚬木野生植株的盗砍外,还应根据不同的立地条件和植被现状,实行植被自然恢复、人工恢复及合理的抚育相结合的措施,以促进植被的正向演替。

References:

- [1] Zare S, Jafari M, Tavili A, Abbasi H, Rostampour M. Relationship between environmental factors and plant distribution in arid and semiarid area (case study: Shahriyar Rangelands, Iran). *American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences*, 2011, 10(1): 97-105.
- [2] Gholinejad B, Farajollahi A, Pouzesh H. Environmental factors affecting on distribution of plant communities in semiarid area (Case study: Kamyaran rangelands, Iran). *Annals of Biological Research*, 2012, 3(8): 3990-3993.
- [3] Liu F Y, Zhu H, Shi J P, Chen X M. Characteristics of plant communities and their soil fertilities in dry-hot valley of Yuanjiang County, Yunnan, China. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2007, 13(6): 782-787.
- [4] Shen Z H, Zhang X S, Jin Y X. Gradient analysis of the influence of mountain topography on vegetation pattern. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(4): 430-435.
- [5] Bader M Y, Ruijten J J A. A topography-based model of forest cover at the alpine tree line in the tropical Andes. *Journal of Biogeography*, 2008, 35(4): 711-723.
- [6] Brown D G. Predicting vegetation types at treeline using topography and biophysical disturbance variables. *Journal of Vegetation Science*, 1994, 5(5): 641-656.
- [7] Taten R, Takeda H. Forest structure and tree species distribution in relation to topography-mediated heterogeneity of soil nitrogen and light at the forest floor. *Ecological Research*, 2003, 18(5): 559-571.
- [8] Peng W X, Song T Q, Zeng F P, Wang K L, Du H, Lu S Y. Relationships between woody plants and environmental factors in karst mixed evergreen-deciduous broadleaf forest, southwest China. *Journal of Food, Agriculture & Environment*, 2012, 10(1): 890-896.
- [9] Kernaghan G, Harper K A. Community structure of ectomycorrhizal fungi across an alpine/subalpine ecotone. *Ecography*, 2001, 24(2): 181-188.
- [10] Zhang J T, Zhang F. Ecological relations between forest communities and environmental variables in the Lishan Mountain Nature Reserve, China. *African Journal of Agricultural Research*, 2011, 6(2): 248-259.
- [11] Shao F L, Yu X X, Zheng J K, Wang H N. Relationships between dominant arbor species distribution and environmental factors of shelter forests in the Beijing mountain area. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(19): 6092-6099.
- [12] Zhang Z H, Hu G, Zhu J D, Ni J. Spatial heterogeneity of soil nutrients and its impact on tree species distribution in a karst forest of Southwest China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(10): 1038-1049.
- [13] Luo H B, Liu F, Liu Y S, He T B, Su Y G. Variation of forest soil organic carbon in karst rocky desertification area. *Scientia Silvae Sinicae*, 2009, 45(9): 24-28.
- [14] Zeng F P, Peng W X, Song T Q, Wang K L, Wu H Y, Song X J, Zeng Z X. Changes in vegetation after 22 years' natural restoration in the karst disturbed area in Northwest Guangxi. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(12): 5110-5119.
- [15] Song T Q, Peng W X, Zeng F P, Wang K L, Cao H L, Qin W G, Tan W N, Liu L. Community composition and biodiversity characteristics of forests in Karst cluster-peak-depression region. *Biodiversity Science*, 2010, 18(4): 355-364.
- [16] Liu Y G, Liu C C, Wei Y F, Liu Y G, Guo K. Species composition and community structure at different vegetation successional stages in Puding, Guizhou Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(10): 1009-1018.
- [17] Wu H Y, Peng W X, Song T Q, Zeng F P, Liu X H, Song X J, Ou-Yang Z W. Changes of soil nutrients in process of natural vegetation restoration in karst disturbed area in northwest Guangxi. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2008, 22(4): 143-147.
- [18] Hu Z L, Pan G X, Li L Q, Du Y X, Wang X Z. Changes in pools and heterogeneity of soil organic carbon, nitrogen and phosphorus under different vegetation types in karst mountainous area of central Guizhou Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(8): 4187-4194.
- [19] Liu S J, Zhang W, Wang K L, Chen H S, Shu S Y, Tan W N. Spatiotemporal heterogeneity of topsoil nutrients in Karst Peak-Cluster depression area of Northwest Guangxi, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(11): 3036-3043.
- [20] Song T Q, Peng W X, Zeng F P, Wang K L, Qin W G, Tan W N, Liu L, Du H, Lu S Y. Spatial pattern of forest communities and environmental interpretation in Mulun National Nature Reserve, Karst cluster-peak depression region. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(3): 298-308.
- [21] Liu G, Zhu J Y, Ye Y C, Liu S S, Su Z Y. Organic carbon storage and its distribution in forest litters among forest communities in dongguan, South China. *Journal of Mountain Science*, 2010, 28(1): 69-75.
- [22] Yan D F, Yang X T. Quantitative ordination and environmental analysis of woody plant communities in Baotianman, Henan Province. *Ecology and Environmental Sciences*, 2010, 19(12): 2826-2831.
- [23] Shen Z H, Zhang X S, Jin Y X. Spatial pattern analysis and

- topographical interpretation of species diversity in the forests of dalaoling in the region of the Three Gorges. *Acta Botanica Sinica*, 2000, 42(6): 620-627.
- [24] Song C Y, Liu G H, Liu Q S, Cao M C, Huang C. Distribution patterns of plant communities in the Yellow River Delta and related affecting factors. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(12): 2042-2048.
- [25] Wang H N, Xie D D, Su Z Y. Multivariate studies on distribution of forest ground vegetation under different disturbance regimes in Dongguan, Guangdong, China. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2010, 30(6): 98-103.
- [26] Zhang W H, Lu T, Ma K M, Zhou J Y, Liu S L. Analysis on the environmental and spatial factors for plant community distribution in the arid valley in the upper reach of Minjiang River. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(3): 552-559.
- [27] ter Braak C J F. Canonical community ordination. Part I: basic theory and linear methods. *Ecoscience*, 1994, 1(2): 127-140.
- [28] Lan G Y, Hu Y H, Cao M, Zhu H. Topography related spatial distribution of dominant tree species in a tropical seasonal rain forest in China. *Forest Ecology and Management*, 2011, 262(8): 1507-1513.
- [29] Bell G. The distribution of abundance in neutral communities. *The American Naturalist*, 2000, 155(5): 606-617.
- [30] Hubbell S P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 2001.
- [31] Hubbell S P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 2005, 19(1): 166-172.
- [32] Xiang H J, An S Q, Wang Z S, Zheng J W, Leng X, Zhou Y W. Plant diversity and the mechanism for its maintenance in tropical forests. *Biodiversity Science*, 2004, 12(2): 290-300.
- [33] Zhou S R, Zhang D Y. Neutral theory in community ecology. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(5): 868-877.
- [34] Leibold M A, McPeck M A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, 2006, 87(6): 1399-1410.
- [35] Peng W X, Wang K L, Song T Q, Zeng F P, Wang J R. Controlling and restoration models of complex degradation of vulnerable Karst ecosystem. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(2): 811-820.
- [36] Koerner W, Kupouey J L, Dambrine E, Benoit M. Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges Mountains, France. *The Journal of Ecology*, 1997, 85(3): 351-358.
- [11] 邵方丽, 余新晓, 郑江坤, 王贺年. 北京山区防护林优势树种分布与环境的关系. *生态学报*, 2012, 32(19): 6092-6099.
- [12] 张忠华, 胡刚, 祝介东, 倪健. 喀斯特森林土壤养分的空间异质性及其对树种分布的影响. *植物生态学报*, 2011, 35(10): 1038-1049.
- [13] 罗海波, 刘方, 刘元生, 何腾兵, 苏英格. 喀斯特石漠化地区不同植被群落的土壤有机碳变化. *林业科学*, 2009, 45(9): 24-28.
- [14] 曾馥平, 彭晚霞, 宋同清, 王克林, 吴海勇, 宋希娟, 曾昭霞. 桂西北喀斯特人为干扰区植被自然恢复 22 年后群落特征. *生态学报*, 2007, 27(12): 5110-5119.
- [15] 宋同清, 彭晚霞, 曾馥平, 王克林, 曹洪麟, 李先琨, 覃文更, 谭卫宁, 刘璐. 喀斯特峰丛洼地不同类型森林群落的组成与生物多样性特征. *生物多样性*, 2010, 18(4): 355-364.
- [16] 刘玉国, 刘长成, 魏雅芬, 刘永刚, 郭柯. 贵州省普定县不同植被演替阶段的物种组成与群落结构特征. *植物生态学报*, 2011, 35(10): 1009-1018.
- [17] 吴海勇, 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 黎星辉, 宋希娟, 欧阳资文. 桂西北喀斯特人为干扰区植被自然恢复与土壤养分变化. *水土保持学报*, 2008, 22(4): 143-147.
- [18] 胡忠良, 潘根兴, 李恋卿, 杜有新, 王新洲. 贵州喀斯特山区不同植被下土壤 C、N、P 含量和空间异质性. *生态学报*, 2009, 29(8): 4187-4194.
- [19] 刘淑娟, 张伟, 王克林, 陈洪松, 舒世燕, 谭卫宁. 桂西北喀斯特峰丛洼地表层土壤养分时空分异特征. *生态学报*, 2011, 31(11): 3036-3043.
- [20] 宋同清, 彭晚霞, 曾馥平, 王克林, 覃文更, 谭卫宁, 刘璐, 杜虎, 鹿士扬. 木论喀斯特峰丛洼地森林群落空间格局及环境解释. *植物生态学报*, 2010, 34(3): 298-308.
- [21] 刘刚, 朱剑云, 叶永昌, 刘颂颂, 苏志尧. 东莞主要森林群落凋落物碳储量及其空间分布. *山地学报*, 2010, 28(1): 69-75.
- [22] 闫东锋, 杨喜田. 宝天曼木本植物群落数量排序与环境解释. *生态环境学报*, 2010, 19(12): 2826-2831.
- [23] 沈泽昊, 张新时, 金义兴. 三峡大老岭森林物种多样性的空间格局分析及其地形解释. *植物学报*, 2000, 42(6): 620-627.
- [24] 宋创业, 刘高焕, 刘庆生, 曹铭昌, 黄翀. 黄河三角洲植物群落分布格局及其影响因素. *生态学杂志*, 2008, 27(12): 2042-2048.
- [25] 王华南, 解丹丹, 苏志尧. 不同干扰背景下森林地表植被分布的多元分析. *中南林业科技大学学报*, 2010, 30(6): 98-103.
- [26] 张文辉, 卢涛, 马克明, 周建云, 刘世梁. 岷江上游干旱河谷植物群落分布的环境与空间因素分析. *生态学报*, 2004, 24(3): 552-559.
- [32] 项华均, 安树青, 王中生, 郑建伟, 冷欣, 卓元午. 热带森林植物多样性及其维持机制. *生物多样性*, 2004, 12(2): 290-300.
- [33] 周淑荣, 张大勇. 群落生态学的中性理论. *植物生态学报*, 2006, 30(5): 868-877.
- [35] 彭晚霞, 王克林, 宋同清, 曾馥平, 王久荣. 喀斯特脆弱生态系统复合退化控制与重建模式. *生态学报*, 2008, 28(2): 811-820.

参考文献:

- [3] 刘方炎, 朱华, 施济普, 陈晓鸣. 元江干热河谷植物群落特征及土壤肥力研究. *应用与环境生物学报*, 2007, 13(6): 782-787.
- [4] 沈泽昊, 张新时, 金义兴. 地形对亚热带山地景观尺度植被格局影响的梯度分析. *植物生态学报*, 2000, 24(4): 430-435.