DOI: 10.5846/stxb201801150109
陈毅萍,江聪,简小枚,税伟,胡颖,马婷,项子源.云南沾益中度退化天坑草地植物群落水平空间分布特征.生态学报,2018,38(22): - .
Chen Y P,Jiang C,Jian X M,Shui W,Hu Y,Ma T,Xiang Z Y.Spatial distribution characteristics of grassland plant communities in a moderately degraded tiankeng in Zhanyi, Yunnan.Acta Ecologica Sinica,2018,38(22): - .

云南沾益中度退化天坑草地植物群落水平空间分布特征

陈毅萍[1],江　聪[2],简小枚[3],税　伟[3,*],胡　颖[3],马　婷[3],项子源[3]
1 厦门大学环境与生态学院,厦门　361102
2 福州大学生物科学与工程学院,福州　350116
3 福州大学环境与资源学院,福州　350116

摘要:规模最为宏大的地表负地形——喀斯特天坑不仅是世界罕见的地质奇观,圈闭化地形而形成的独特生境更是探索植物物种多样性及其空间分布特征最为理想的地域。以云南沾益天坑群中的中度退化天坑——“巴家陷塘”坑底草地植物群落为研究对象,通过 α 多样性指数与 β 相似性系数的应用,对“巴家陷塘”中度退化天坑坑底草地植物群落物种多样性的水平空间分布特征展开探讨,并对其近邻退化漏斗和“大毛寺”原生天坑坑外草地植物群落的相似性进行对比分析,研究结果发现:(1)中度退化天坑坑底草地植物群落物种丰富度和多样性从中心到边缘呈现出“中心高边缘低”的“逆洼地效应”特征;(2)相较于土壤资源,喀斯特天坑植物群落的生长与空间分布对光照资源的响应更为明显,且四周坑壁高度差异造成的坑内光照资源的空间异质性,也使坑底草地植物物种多样性存在一定的“圈层效应”;(3)喀斯特天坑独特的圈闭化地形对植物群落的“隔离”、庇护作用即使在退化天坑中也有明显体现,且对喜阴、耐湿的物种更具庇护性。因而在全球气候变化下,即使是退化天坑,也应成为区域小尺度生态避难所的重要保护对象。

关键词:中度退化天坑; 植物群落; 物种多样性; 水平分布

Spatial distribution characteristics of grassland plant communities in a moderately degraded tiankeng in Zhanyi, Yunnan

CHEN Yiping[1],JIANG Cong[2],JIAN Xiaomei[3],SHUI Wei[3,*],HU Ying[3],MA Ting[3],XIANG Ziyuan[3]
1 *College of the Environment and Ecology, Xiamen University, Xiamen*, 361102, *China*
2 *College of Biological and Engineering, Fuzhou University, Fuzhou*, 350116, *China*
3 *College of Environment and Resources, Fuzhou University, Fuzhou*, 350116, *China*

Abstract: Karst tiankengs are not only a rare geological wonder in the world with their huge negative-landform in the earth's surface, but an ideal region to explore plant species diversity and spatial distribution, which attribute to an unique habitat formed by their trapped topography. This study analyzed the grassland plant community in the “Bajiaxiantang” karst tiankeng, which is a moderately degraded habitat in the Zhanyi tiankeng group in Yunnan Province. The alpha diversity index was applied to analyze the spatial distribution characteristics of the grassland plant community species in the bottom of this habitat, and the similarity of the grassland plant community was compared to that of the degraded doline near “Bajiaxiantang” and the outside area of the “Damaosi” primitive tiankeng using a beta similarity coefficient. The results showed that: (1) in the bottom of the moderately degraded karst tiankeng, the species richness and diversity of the

基金项目:国家重点研发计划项目(2016YFC0502905)
收稿日期:2018-01-15;　　**网络出版日期**:2018-00-00
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: shuiweiman@163.com

grassland plant community presented an "inverse depression effect", where the species richness and diversity were higher in the center and lower at the edge; (2) compared with soil resources, the growth and spatial distribution of plant communities in the karst tiankeng were possibly more sensitive to light resources, and the spatial heterogeneity of light caused by the height difference of the tiankeng pit wall resulted in a "circle effect" of the grassland plant species diversity; (3) the isolated and protective function on plant communities by the unique trapped topography of karst tiankengs even be reflected in degraded tiankengs, and are more protective for ombrophyte. With global climate change, karst tiankengs should be served as important regional small-scale ecological sanctuaries to protect these unique ecosystems, even though they are degraded.

Key Words: moderately degraded tiankeng; plant communities; species diversity; horizontal distribution

喀斯特天坑(Karst tiankeng)是一种规模宏大的地表负地形,在全球锥状和塔状(cone and tower)喀斯特类型中是最具代表性的一种典型形态[1-2]。这个在本世纪初由中国人定义和命名的喀斯特地貌术语已获得国际喀斯特学术界的一致认可,其特殊的地质地貌科学意义、较高的景观美学价值和旅游价值[3-4]、科学价值[5]、世界遗产价值[6]及其稀有的自然属性也获得了联合国教科文组织的认可[7],逐渐被世人熟知。截至2010年,全世界已发现并确认天坑80多个,其中超过50个在中国,全球十大天坑中也有9个位于中国[6](表1)。中国喀斯特天坑不仅数量多,且规模大、分布集中、具有较高的美学和科学价值[9],因而拥有全球最大喀斯特分布面积的中国不仅堪称"世界喀斯特天坑王国",也是研究喀斯特天坑的高地。

表1 世界前十大天坑及其规模

Table 1 World's top ten tiankengs and their sizes

序号 Order number		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
名称 Name		小寨	号龙	大石围	交乐	Lusé	小岩湾	中石院	大坨	青龙	下石院
容积 Volume/(1×10^8 m^3)		1.19	1.1	0.75	0.67	0.61	0.4	0.35	0.33	0.32	0.32
坑口大小 长/宽 Size of pithead Length/Width/m		625/535	800/600	600/420	750/400	800/600	625/475	565/555	530/380	520/200	990/545
坑口面积 Area of pithead/(1×10^5 m^2)		2.74	3.2	1.67	2.2	3.5	2	2.78	1.49	1.94	3.52
天坑深度 Depth of tiankeng/m	最大	662	506	613	325	250	248	214	290	276	373
	最小	511	185	511	283	224	178	75	263	195	50
国家/地区 Country/Region		中国/重庆/奉节	中国/广西/巴马	中国/广西/乐业	中国/广西/巴马	巴布亚新几内亚	中国/四川/兴文	中国/重庆/武隆	中国/广西/乐业	中国/重庆/武隆	中国/重庆/武隆

数据参考文献[2,5,7,8]

中国南方喀斯特地区有良好的生物栖息环境,不仅是就地保护生物多样性的重要基地,也是珍稀濒危动植物栖息的重要场所,具有极其显著的生物多样性世界遗产价值[10]。在此地区中形成的喀斯特负地形具有重要的物种保护功能[11],其中规模最为宏大、圈闭化程度最高的喀斯特天坑便是一个重要的物种及物种多样性保护库。喀斯特天坑内部是一个相对封闭的环境,下部与坑口地表相比拥有较大的湿度、较低的温度和较高的负氧离子浓度,形成了有别于周围区域的小气候,为各种生态类型动、植物的繁衍生长提供了有利条件[12-14]。但由于目前已发现的天坑主要以退化天坑居多,且原生天坑四周坑壁垂直直立,野外调查采样存在一定的困难和危险性,因而目前关于喀斯特天坑植物群落的相关研究主要围绕退化天坑展开,且主要集中在广西乐业天坑群、四川兴文天坑群和云南沾益天坑群等。主要有围绕天坑森林物种多样性的研究[15-19],系列天坑中森林物种多样性的相似性对比[15],天坑植物群落植物区系研究[20],天坑植物群落物种种间关系探讨[21],空间替代时间的系列天坑植物演替研究[22-23],天坑植物群落组成、结构及其与生境的关联研究[24],天

坑垂直梯度上植物多样性变化特征探讨[25],以及天坑与其他不同喀斯特负地形的植物群落物种多样性对比研究[26-27]。通过研究发现,喀斯特天坑中森林群落类型复杂且特殊、生态梯度变化大[19],不同天坑之间相似性较低[15],地下森林植物群落的植物区系较为丰富[20,22],植物种类丰富,且有丰富的起源古老、药用价值高的植物种类[16-18],与其他喀斯特负地形相比,退化程度较小的喀斯特天坑中的植物群落物种多样性最为丰富[26],但随着天坑的退化,天坑植物群落会逐渐趋同于坑外植物群落[27]。

然而国内目前对喀斯特天坑植物群落的研究主要集中在植物种类调查、群落演替、植物区系成分以及植物多样性对比研究,但鲜有研究关注天坑植物群落物种多样性的空间分布特征。由于喀斯特天坑命名时间较晚,国外关于喀斯特区域植物群落的相关研究则还主要集中在落水洞、漏斗(doline)等的研究上,关于植物群落物种多样性空间分布差异的相关研究主要侧重南坡、北坡和洞底部不同生境下所造成的空间分布差异[28-32]或垂直梯度上的分布变化特征[33],而鲜有对坑底水平空间上的植物多样性分布特征展开研究,探讨天坑内部环境对植物水平空间分布的影响以及植物对天坑环境的适应。在对云南沾益天坑群中的“大毛寺”原生天坑植物群落物种多样性沿天坑“坑边缘—坑壁—坑底”垂直环境梯度上的变化特征探讨中发现,植物物种更替率总体呈上升趋势,天坑坑边缘植物物种组成与坑底具有较大差异,但坑壁植物物种多样性与垂直梯度变化之间无明显相关性[25]。因而本研究则以水平空间为研究视角,对云南沾益天坑坑底植物群落的水平空间分布特征展开研究。天坑尤其是崩塌型天坑从天坑形成早期阶段到成熟阶段和退化阶段,其坑底堆积物最终会形成中心低边缘高的的特点[34],使坑底边缘区域具有更高的土壤资源优势。而在经济学中有一种现象叫“洼地效应”,用来形容在一个区域内,存在一定的资源高地和资源低地,根据资源比较优势,资金会向交易成本低的地方集聚。而土壤是植物生长的重要影响因子,在西南喀斯特地区,土壤累积更是植被生长与植物群落演替的关键条件[35-37],因而引用经济学概念,对天坑坑底植物群落物种多样性从坑底中心向边缘的变化特征提出假设:天坑坑底植物群落物种多样性从坑底中心向边缘具有“中心低边缘高”的“洼地效应”。

研究以云南沾益天坑群中的“巴家陷塘”中度退化天坑坑底草地植物群落为主要对象,探讨其植物丰富度、多样性从坑底中心到坑边缘的变化特征,以及在坑底不同方位上的变化规律,探讨草地植物群落对天坑环境的适应特征;并选择距“巴家陷塘”中度退化天坑西侧不到 200 m 的一个退化漏斗底部的草地植物群落以及“大毛寺”原生天坑坑外草地植物群落进行群落相似性对比分析,探讨大区域范围内天坑圈闭化生境的隔离作用和庇护作用。旨在通过研究退化天坑草地植物群落物种多样性的空间分布特征,揭示植物群落生长与天坑生境之间的耦合关系,并通过退化天坑的相关研究结果在一定程度上为将来原生天坑的深入研究提供参考借鉴和对比研究依据。

1　研究区域与研究方法

1.1　研究区域与研究对象

沾益天坑群位于云南省海峰自然保护区范围内的大坡乡境内(图 1),天坑群所在区域属于金沙江水系,是金沙江一级支流牛栏江流域的控制区,区域气候特征为典型的亚热带高原季风气候类型,具有冬春干旱多风、夏秋湿暖雨,年温差小,日温差大的特点,为丰富的植物物种多样性形成奠定了重要基础[38]。

2016 年 8 月,课题组对云南省沾益天坑群进行了实地踏勘,共调查了 10 个天坑(含 2 个漏斗),并对部分天坑进行了基本信息数据的采集(表 2)。该天坑群原生-退化天坑完美共生,其中“大毛寺”原生天坑(Ⅰ)是几乎未受人类活动影响,坑壁垂直的原生天坑,其官方直径测量数据最长达到约 200 m(本次研究实测其长径长度为 136.8 m),是国内非常罕有的原生天坑,其坑底植物群落丰富多样,已形成一个结构稳定的“地下森林”。但原生天坑四周坑壁垂直直立,可进入性较差,进行草地植物群落物种多样性研究在退化天坑内则具有更强可操作性,因而选择在几个退化天坑中退耕时间最长的“巴家陷塘”中度退化天坑为研究对象展开具体分析。“巴家陷塘”中度退化天坑坑底早前曾进行农耕活动,建国后退耕,其东侧为一完全退化坑壁,现为陡石坡,是天坑的“入口”,西侧为一半退化坑壁(上部为垂直坑壁,底部为倒石堆),南侧与北侧为未退化垂直

坑壁(图 2)。

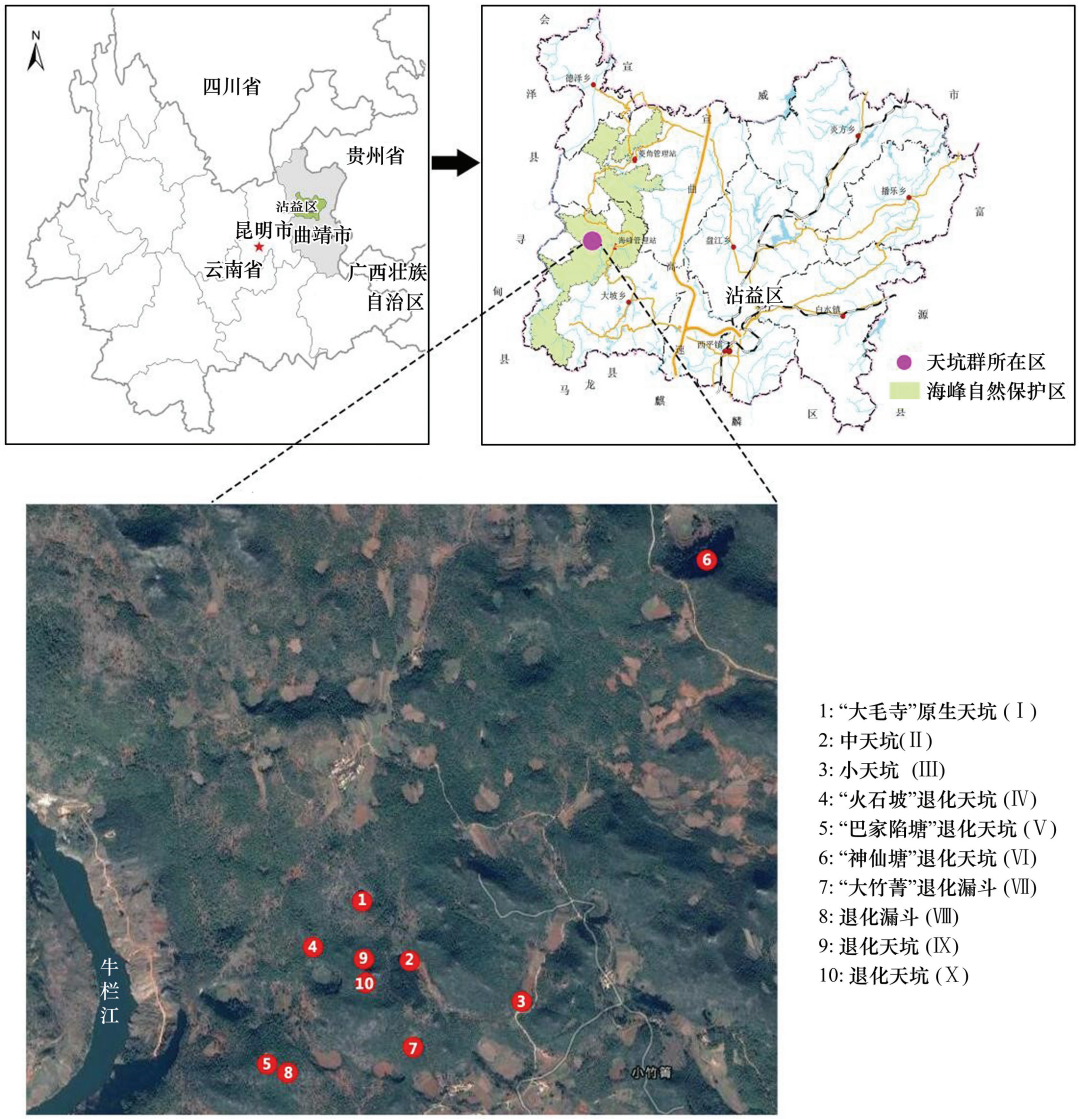


图 1 天坑群地理区位示意

Fig.1 Geographical location of tiankeng group

表 2 调查天坑、漏斗基本信息

Table 2 Basic information of the investigated tiankeng/doline

编号 Mark	天坑/漏斗 Tiankeng/Doline	地理位置 Location		海拔 Elevation/m	长径 Long diameter/m	短径 Short diameter/m	深度 Depth/m
		经度 Latitude(N)	纬度 Longitude(E)				
Ⅰ	大毛寺	25°47′19.9″	103°33′55.5″	2024—2036a	136.8	76.6	186.7
Ⅱ	中天坑	25°47′15.6″	103°34′2.7″	1996—2000a	62.0	50.0	153.0
Ⅲ	小天坑	25°47′59.4″	103°34′21.0″	1945—1950a	75.0	72.0	179.2
Ⅳ	火石坡	25°47′10.1″	103°33′50.9″	1961—1965a	150.0	132.0	64.4
Ⅴ	巴家陷塘	25°47′6.4″	103°33′40.7″	2012—2015b	240.0	197.7	69.8
Ⅵ	神仙塘	25°48′11.2″	103°34′45.8″	2028—2031b	421.9	348.7	148.7
Ⅶ	大竹菁	25°46′51.4″	103°34′27.0″	1901—1907a	455.6	365.0	123.6
Ⅷ	—	25°47′6.1″	103°33′45.8″	1971—1975b	125.0	—	—

注:“a”表示在天坑/漏斗坑口边缘所测海拔数据;“b”表示在天坑/漏斗坑底所测海拔数据

1.2　调查样方设计

选择“巴家陷塘”中度退化天坑坑底、“巴家陷塘”中度退化天坑西侧退化漏斗底部和“大毛寺”原生天坑坑外 3 个草地植物群落进行样方设置与数据统计。具体样方设置如下:

(1)在“巴家陷塘”中度退化天坑坑底按照东、东北、北、西北、西、西南、南、东南 8 个方位设置样线,考虑坑底直径长度和坑底草本植物水平分布的目视规律,每条样线上按照 5 m 间距设置 1 m×1 m 草本样方进行数据采集(图 3),同时在坑中心处设置 4 个样方,从坑底中心到边缘共 7 个环境梯度。根据实际情况,同时在南侧样带 15 m 处和西到西南侧样带间 20 m 处分别设置补充样方 1 个,共设置 62 个 1 m×1 m 草本样方,初步发现草本植物种 70 种。

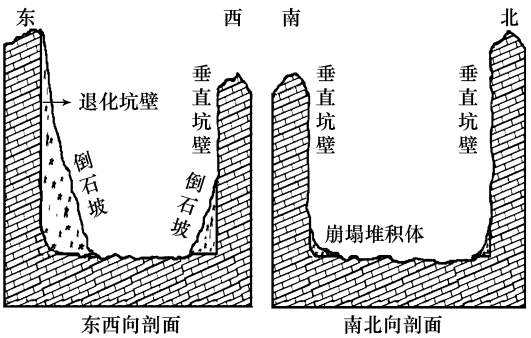


图 2　“巴家陷塘”中度退化天坑剖面示意[34]

Fig.2　Profile of moderately degraded tiankeng “Bajiaxiantang”[34]

(2)由于位于“巴家陷塘”中度退化天坑西侧的漏斗底部中心区域物种较为单一,遂绕其底部周边一周设置 41 个 1 m×1 m 草本样方,初步发现草本植物物种 68 种。

(3)在“大毛寺”原生天坑坑口 50 m 范围内共设置了 62 个 1 m×1 m 草本样方,其中西北、西南方位设置 25 个样方,东北和东南方位设置 37 个样方,在设置的样方中初步发现“大毛寺”原生天坑坑外草本物种 51 种。

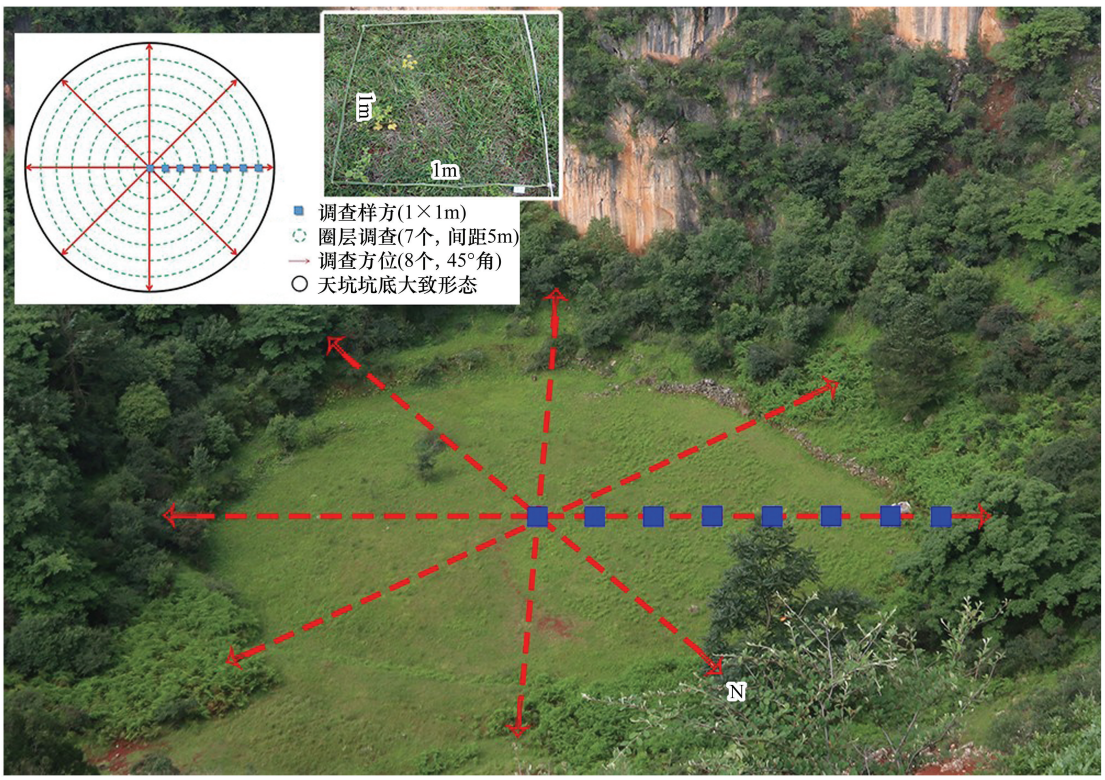


图 3　“巴家陷塘”中度退化天坑坑底草本样方设置示意

Fig.3　Diagrammatic drawing of herb sample setting in the bottom of moderately degraded tiankeng “Bajiaxiantang”

1.3　研究方法

1.3.1　α 多样性指数

(1)Margalef 物种丰富度指数

Margalef 指数反映群落物种丰富度是指一个群落或环境中物种数目的多寡,亦表示生物群聚(或样品)中种类丰富度程度的指数,具体计算公式为:

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

式中,D 代表 Margelef 物种丰富度指数;S 代表群落中的物种总数;N 表示观察到的物种个体总数。

(2)Shannon-Wiener 物种多样性指数

Shannon-Wiener 物种多样性指数又称为信息指数,用于研究异质性问题。群落中物种数越多,随机抽取一个个体,判断该个体属于哪个物种的不确定性就越大,多样性就越高[39]。计算公式为:

$$H' = -\sum_{i=1}^{s} (P_i \ln P_i) \tag{2}$$

式中,H'表示 Shannon-Winner 物种多样性指数;P_i表示调查到的物种 i 的个体数占所有物种总个体数的比例;S 表示调查到的物种总数。

(3)Pielou 群落均匀度指数

Pielou 均匀度指数反映的是调查群落的均匀度情况。Pielou 在 1977 年将其定义为群落的实测多样性(H′)与最大多样性(H′max,即在给定物种数 S 下的完全均匀群落的多样性)的比率[40]。本研究则主要以 Shannon-Wiener 多样性指数对其进行测定,具体计算公式为:

$$J = -\sum_{i=1}^{s} (P_i \ln P_i) / \ln S \tag{3}$$

式中,J 表示 Pielou 群落均匀度指数;P_i表示调查到的物种 i 的个体数占所有物种总个体数的比例;S 表示调查到的物种总数。

(4)Simpson 优势度指数

Simpson 指数又称为优势度指数,是最著名和最早的优势度指数之一,主要对调查群落的集中性进行度量,与多样性指数的测度内容相反。具体计算公式如下:

$$H = 1 - \sum_{i=1}^{S} (N_i / N)^2 \tag{4}$$

式中,H 表示 Simpson 优势度指数;S 表示调查到的物种总数;N_i表示调查到的物种 i 的个体数;N 表示调查群落中所有物种的个体总数。实际上 N_i/N 近似于 P_i。

1.3.2 相似性系数

测定群落间 β 多样性的最简便的方法就是相似性系数(C),其中应用最广泛的是 Jaccard 系数、Sørenson 系数和 Dice 系数。相似性系数值的取值范围是 0—1,若等于 0,表示两个群落种类完全不相同;若等于 1,表示两个群落种类完全相同。

(1)Jaccard 系数

Jaccard 系数是用来比较样本集中的相似性和分散性的概率,具体计算公式如下:

$$C_J = \frac{t}{A + B - t} \tag{5}$$

式中,t 代表两个样地共有的物种数;A 代表样地Ⅰ的物种总数;B 代表样地Ⅱ的物种总数。根据 *Jaccard* 相似性原理[41],C_J具体相似性程度划分的取值范围如表 3。

表 3 Jaccard 系数取值范围

Table 3 Coefficient range of Jaccard

取值 Value	[0, 0.25)	[0.25, 0.50)	[0.50, 0.75)	[0.75, 1.00]
相似程度 Similarity degree	极不相似	中等不相似	中等相似	极相似

(2)Sørenson 系数

$$C_S = \frac{2t}{A + B} \tag{6}$$

式中,t 为两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。

(3)Dice 系数

$$C_D = \frac{2t}{2t + a + b} \tag{7}$$

式中,t 为两个群落或样地共有的物种数;a、b 分别为样地Ⅰ、Ⅱ独有的物种数。

2　结果

2.1　坑底中心至边缘的草本植物群落变化

沿坑底 8 个方位的样带,分别进行从中心到边缘环境梯度上 α 多样性指数的计算,其中由于边缘区域部分调查样方中只有川西鳞毛蕨(*Dryopteris rosthornii*)一种物种,所以 4 个 α 多样性指数测度值都为 0。总体上,“巴家陷塘”中度退化天坑坑底草地植物群落物种均匀度和优势度从中心到边缘的变化不大,且两个指数的计算结果重合性较强(图 4)。8 个方位中物种丰富度与多样性指数的计算结果重合性较强,从坑中心到坑边缘存在着一定的变化,具体表现为:(1)坑底东侧方位的草地植物物种丰富度从中心到边缘呈现“先增大后减小”的变化规律,物种丰富度则在靠近坑边缘处出现骤减;(2)在西侧样带上,除在第 5 个样方(距中心 29 m 处)草本植物物种丰富度和多样性出现骤减外,从中心到边缘总体上变化不大;(3)南侧样带上物种丰富度和多样性总体上都具有“先增大后减小”的特点;(4)北侧样带上物种丰富度和多样性从中心到边缘波动较大,而在最接近中心的区最高;(5)东北侧样带植物物种丰富度和多样性从中心到边缘总体上呈下降趋势;(6)东南侧样带物种多样性总体呈下降趋势,而物种丰富度则波动较大,在样方 3 和样方 5 处出现较高的丰富度;(7)西北侧样带物种丰富度和多样性则总体上呈下降趋势;而西南侧样带则总体上呈现“增大→减小→增大”的变化规律,且在边缘区域出现最高丰富度和多样性。

在不同方位上,草本植物物种优势度和均匀度沿“中心→边缘”环境梯度总体变化很小,而丰富度和多样性则在不同方位具有不同的规律。因而将不同方位样带上同一梯度的测度值取平均值,观察坑底草地植物群落植物物种从坑中心到边缘的 α 多样性指数变化情况。结果显示,从坑中心到坑边缘,植物物种优势度和均匀度变化很小,且两个指数值相差不大,而物种丰富度和多样性则呈降低趋势(图 5),呈现“中心高,边缘低”的分布特征。所以研究假设不成立,“巴家陷塘”中度退化天坑坑底草地植物群落物种多样性从坑底中心向边缘不具有“中心低边缘高”的“洼地效应”,但具有与之相反的规律,表现出“逆洼地效应”。

2.2　坑底同一水平环境梯度 上的草本植物群落变化

“巴家陷塘”中度退化天坑坑底草地植物群落物种丰富度、多样性从中心到边缘总体上具有“中心高,边缘低”的特征,但在样线同一环境梯度的不同方位上又有差异,因而从中心到边缘按圈层进行同一个环境梯度上不同方位的 α 多样性指数对比分析,揭示坑底草本植物空间分布的圈层特征。

通过统计分析发现,物种均匀度与优势度指数值在 7 个圈层中都非常相近,曲线重合度高,且无论在哪个圈层中,这两个指数随着方位变化没有发生大的波动,因而草本植物物种均匀度和优势度不存在特殊的圈层效应。而物种丰富度和多样性指数则在不同圈层、不同方位上呈现不同的变化规律,其中:(1)在第 1 圈层中,物种在“西→西北→北”范围内表现出更高的丰富度和多样性,在坑底北侧丰富度和多样性最高;(2)在第 2 圈层中,东北侧和西北侧植物物种丰富度较高,而在南侧和西侧具有较高的物种多样性;(3)第 3 圈层中,植物物种在“东南→南→西南”范围内具有较高的物种丰富度和多样性;(4)第 4 圈层中,植物物种丰富度在东侧最高,而其余方位物种丰富度则较为均一,物种多样性总体上波动较小,但也在东侧具有最大值;(5)第 5 圈层中,植物物种在东侧和北侧方位中具有较高的丰富度和多样性,以西南方位为参照点,随着“西南→南→东→东南”和“西南→西→西北→北”方位的变化,植物物种丰富度和多样性都呈增加趋势;(6)第 6 圈层中,

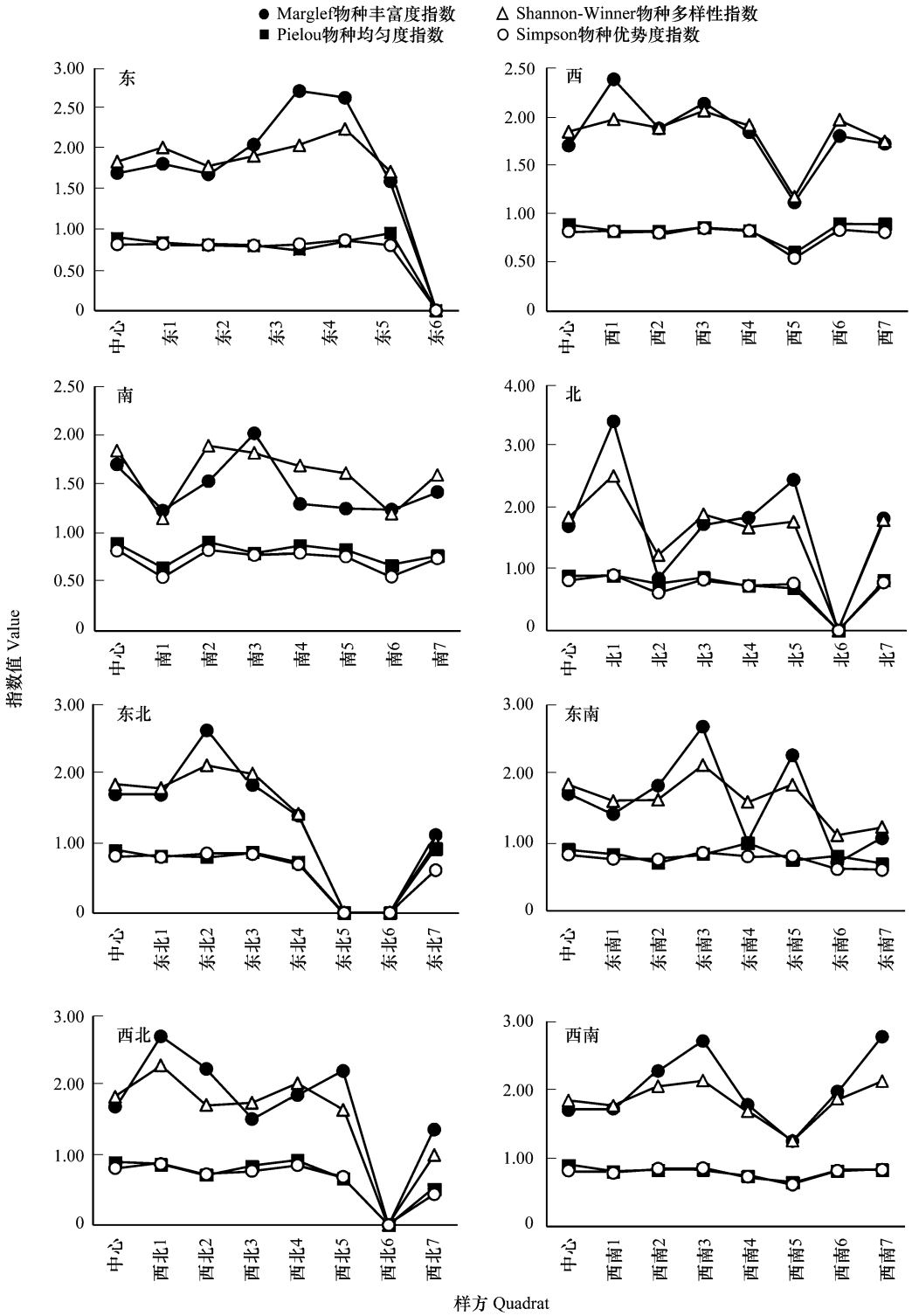
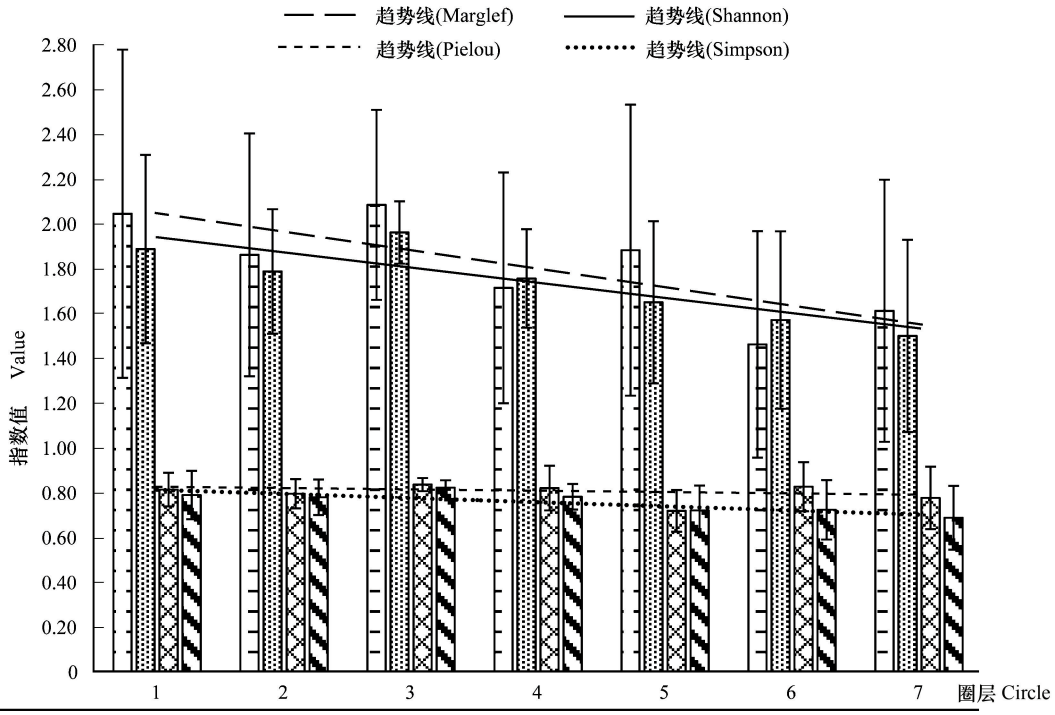


图 4 坑底不同方位上草本层植物 α 多样性指数变化

Fig.4 Alpha diversity indexes variety of herbaceous plants in the bottom of tiankeng at different orientation

北半侧的植物物种都为蕨类,因而 4 个 α 多样性指数值都为 0,而在南半侧,“西→西南”方位具有较高的物种丰富度和多样性,随着“西→南→东”方位的变化,植物物种丰富度和多样性先减小后增大;(7)第 7 圈层中,植物物种在西南侧具有最高的丰富度,在北侧和西南则具有较高的物种多样性(图 6)。

从中心向外 0—25 m 范围和 25—45 m 范围内,草本植物物种分别在北半侧和南半侧表现出更高的物种



	1	2	3	4	5	6	7
Margalef	2.043	1.860	2.083	1.712	1.880	1.460	1.610
Shannon	1.885	1.785	1.959	1.754	1.648	1.568	1.498
Pielou	0.812	0.793	0.834	0.818	0.717	0.824	0.774
Simpson	0.787	0.777	0.820	0.780	0.719	0.721	0.686

图 5　从坑底中心到边缘草本层物种 α 多样性指数变化

Fig.5　Alpha diversity indexes variety of herbaceous plants in the bottom of tiankeng from the center to edge

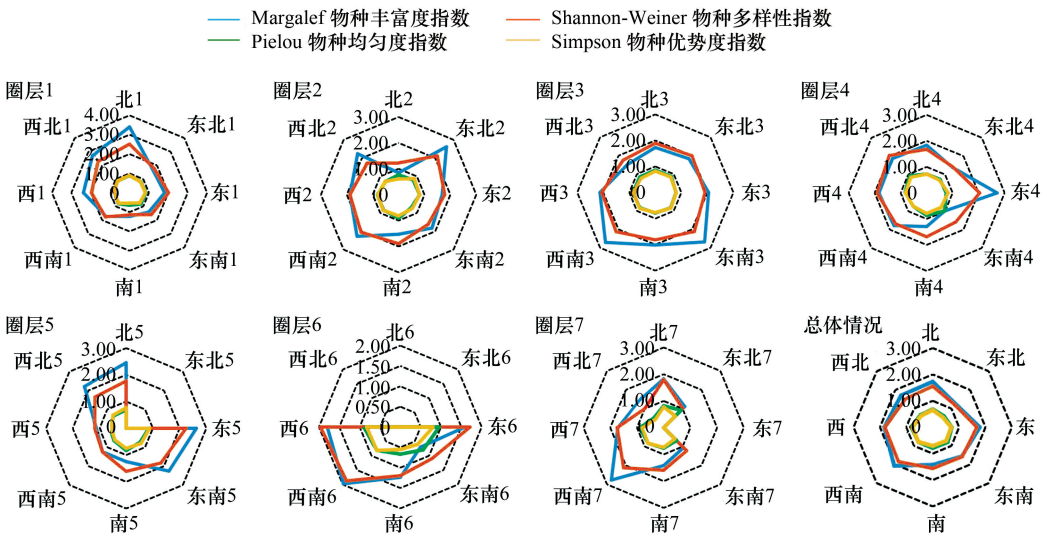


图 6　坑底草本层植物不同圈层 α 多样性指数变化

Fig.6　Alpha diversity indexes variety of herbaceous plants in the bottom of tiankeng at different circles

丰富度和多样性,具有一定的“圈层效应”。而通过实地调查发现,“巴家陷塘”中度退化天坑四周坑壁的高度具有北面高于南面的特征(表 4),因而在坑底边缘总体环境较为阴湿的情况下,较低坑壁面的光照资源相对更为充足,除了喜阴植物的集聚生长外,也更有利于喜温喜光植物的生长,所以越靠近边缘区域,南半侧植物

物种丰富度和多样性更高。而将 8 个方位不同圈层的测度值取均值,从整体上进行分析不同方位上草本植物群落特征则发现,物种丰富度指数和多样性指数重合度较高,在坑底西南侧具有最高的物种丰富度和多样性(图 6:总体情况)。“巴家陷塘”中度退化天坑坑内西部为一个倒石坡(坑口部分仍为垂直坑壁)(图 7),植被在该处拥有良好的土壤资源繁衍生长和较少的外界干扰,而坑内东部则为退化坑壁(图 8),也是“巴家陷塘”中度退化天坑的“入口”,因而东侧植物受干扰和破坏较大,总体形成了坑内西侧植物物种丰富度和多样性较高的空间格局特征。天坑内部光照和土壤等环境和生态要素对草地植物群落水平空间分布具有重要影响,而天坑垂直坑壁对丰富的物种多样性形成也产生了重要的庇护作用。

表 4 “巴家陷塘”中度退化天坑坑壁面高度

Table 4 Pit wall height of “Bajiaxiantang” moderately degraded tiankeng

方位 Orientation	东侧 East	西侧 West	南侧 South	北侧 North
高度 Height/m	68.9	65.8	65.4	69.8

图 7 中度退化天坑西侧坑壁与倒石堆

Fig.7 Western side pit wall and rockfall talus of the moderately degraded tiankeng

图 8 中度退化天坑东侧退化坑壁

Fig.8 Eastern side degraded pit wall of the moderately degraded tiankeng

2.3 草本植物群落相似性比较分析

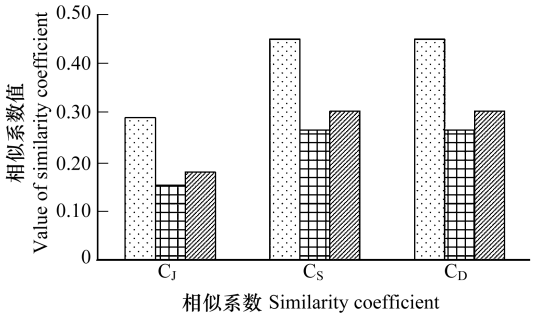
岛屿生物地理学理论[42]是生态学研究的重要理论之一,最初是根据被海水包围的岛屿上的物种多样性研究而提出的,后来也逐渐应用到高山、自然保护区、湖泊、周围开阔的林地等“陆岛”的研究中[43-44]。而天坑四周崖壁圈闭陡峭,是一个典型且特殊的“陆岛”,相较于岛屿与陆地之间的隔离,天坑与虽然外部生态系统的联系更紧密,但圈闭化负地形又使其坑内形成了异于坑外的局部小气候,坑内坑外生境异质性较大。因而对“巴家陷塘”中度退化天坑坑底草地植物群落(Degraded Tiankeng, DT)、距“巴家陷塘”中度退化天坑西侧不到 200 m 的退化漏斗底部草地植物群落(Degraded Doline, DD)、“大毛寺”原生天坑坑外草地植物群落(Primitive Tiankeng, PT)进行相似性的两两比较分析。结果显示,3 个样地中 Jaccard 系数、Sørenson 系数、Dice 系数 3 个相似性指数结果具有相同的规律,DT 与 DD 相似性最高,而 DT 与 PT 相似性最低(图 9)。DD 与 PT 都是 DT 的坑外生态系统,但是 DT 与距离更近的 DD 的相似性更高,说明在天坑群所在区域也具有一般区域生境的特征,即距离越近,生境异质性越小。然而即使在大区域范围内近邻生境的相似性更大,但 DT 与 DD 之间其草本植物群落的 Jaccard 系数也才 0.290,即存在中等不相似。林宇等人[15]在相关研究中也发现,广西大石围天坑群内,系列天坑之间的植物物种类型复杂且相似性较低。所以喀斯特天坑这一负地形的

存在犹如一个“陆岛”,圈闭化的生境使其与周围环境产生了一定程度的隔离,独特的微环境保存了与周围生境中相异的植物群落,所以喀斯特天坑重要的物种保护库价值即使在退化天坑中也具有明显的体现,因而对这种独特生境的保护应引起高度重视。

3　讨论

3.1　坑底草地植物群落物种多样性的水平“逆洼地效应”

研究得到了与研究假设相反的结果,坑底草地植物群落物种多样性从坑底中心向边缘显示出“中心高边缘低”的“逆洼地效应”。在实地调查中发现,从坑底中心到边缘,草本植物逐渐由紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)、黄龙尾(*Agrimonia pilosa*)、鼠麹草(*Gnaphalium affine*)、匍匐风轮菜(*Clinopodium repens*)等植物过渡为一把伞南星(*Arisaema erubescens*)、川西鳞毛蕨、板凳果(*Pachysandra axillaris*)等植物,而其中一把伞南星、川西鳞毛蕨、板凳果等是喜冷凉湿润气候和阴湿环境的植物,非常明显地分布在坑底边缘区域(30—45 m),而鼠麹草则是喜温性的植物,主要分布在坑底中心区域(0—30 m),紫茎泽兰、黄龙尾虽然在坑底分布较均匀,属“巴家陷塘”中度退化天坑坑底优势种,但在坑边缘区域却几乎未分布(图 10)。由于喀斯特天坑特殊的圈闭化地形,坑底中心到边缘存在光照资源异质性,因而相较于坑中心拥有较为充足的光照等有利非生物条件,坑边缘较为阴湿区域的适生植物则主要是一些喜阴植物,因而物种多样性较低。简小枚等人[21]对“巴家陷塘”中度退化天坑植物物种物种关系的探讨中也发现,阳生型植物和阴生型植物呈极显著负关联,现阶段仍具有独立的分布格局,但呈逐渐趋于稳定的趋势。所以从“巴家陷塘”中度退化天坑坑底中心到边缘,草地植物群落物种丰富度和多样性不断降低,呈现出“中心高边缘低”的“逆洼地效应”。



	C_J	C_S	C_D
DT-DD	0.290	0.449	0.449
DT-PT	0.152	0.264	0.264
DD-PT	0.178	0.303	0.303

图 9　原生天坑-退化天坑-退化漏斗草地植物群落相似性比较

Fig.9　Comparison on the similarity of grassland plant community among primitive tiankeng, degraded tiankeng and degraded doline

DT:-DD,退化天坑—退化漏斗,Degraded Tiankeng-Degraded Doline;DT-PT,退化天坑—原生天坑,Degraded Tiankeng-Primitive Tiankeng; DD-PT,退化漏斗—原生天坑,Degraded Doline-Primitive Tiankeng

而通过对“大毛寺”原生天坑坑底乔木层植物物种多样性在坑中心与边缘的差异性特征分析中也发现,乔木层物种多样性从坑中心向坑边缘也具有“中心高,边缘低”的“逆洼地效应”特征(图 11)。虽然天坑底坑边缘具有更为丰富的土壤资源,但生长于深度高达 186.7 m 坑内的乔木层植物的生长对于光照资源的响应更为敏感。且即使退化天坑坑底植物群落与原生天坑坑底植物群落存在很大差异,但其坑内植物群落物种多样性空间分布特征与原生天坑坑内的仍有相似之处。因而喀斯特天坑特殊圈闭化地形使其坑内光照、土壤等环境资源和生态要素具有明显的水平空间异质性,且相对于土壤因子,喀斯特天坑植物群落的水平空间分布对光照因子的响应更大。

3.2　喀斯特天坑对喜阴植物的庇护作用

对“巴家陷塘”中度退化天坑坑底草地植物群落物种多样性的空间分布特征研究中发现,从坑底中心到边缘由于受坑内喜阴植物多分布于边缘区域的影响,植物物种多样性也呈现出“中心高,边缘低”的分布规律;受天坑坑壁高度对光照资源分布的影响,坑内坑壁面更高的一侧喜阴植物分布更为集中,从而影响该方位植物物种丰富度与多样性。因而喀斯特天坑特殊生境中,喜阴植物对其内部环境资源分布的异质性具有明显的响应与适应,也是天坑生境中重要的指示性植物类型。胡方彩等[45]在对贵州中部不同孤岛生境植被演替过程中的群落组成及物种多样性进行研究时也发现,随着演替的进展,群落高度逐渐增大,阴性植物逐渐迁入。喜阴植物在天坑生境中可以良好生长,因而在全球气候变化下,天坑生境也可成为其重要的“避难所”。

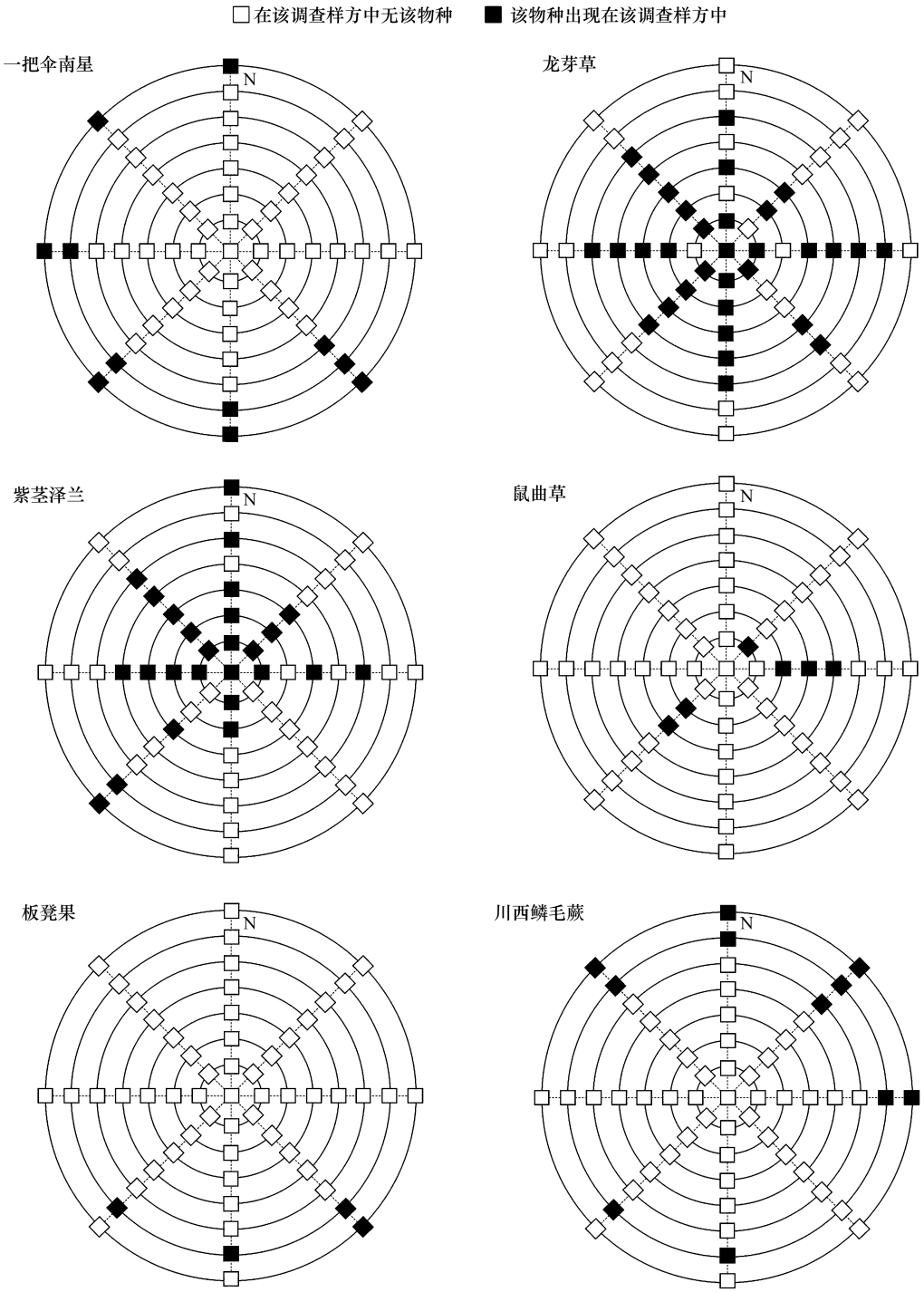


图 10 中度退化天坑坑底指示性草本植物分布情况

Fig.10 Distribution of the indicative herb in the bottom of the moderately degraded tiankeng

Bátori 等人[29-30]对匈牙利南部 Mecsek 山中的漏斗植物群落所展开的研究也发现,漏斗对于冰川遗留植物物种、高山植物物种和湿地植物物种等喜阴、耐湿植物物种具有重要保护庇护作用。Raschmanová 等人[46]对喀斯特塌陷漏斗中的土壤弹尾目群落组成及其耐寒性在微气候环境梯度上进行对比研究时也发现,喀斯特塌陷漏斗能够增加当地土壤弹尾目多样性,而且可以作为区域耐寒性物种的重要保护库。而相较于喀斯特漏斗,规模更为宏大、圈闭性更好的喀斯特天坑的逆温现象[26-27]将会更为明显,能够为阴生植物提供更为适生的环境。李伟云等[19]从云南沾益天坑群植物物种组成研究中发现,云南沾益天坑群植物群落种类丰富且特殊,受

天坑坑壁天然屏障的保护,还保存着较完整的原生植被类型,是一个重要的物种保护库。通过本研究则进一步发现喀斯特天坑不仅具有重要的物种保护库价值,且对喜阴、耐湿的物种则更具庇护作用,而这种特征在退化天坑中也同样存在。即使是退化天坑,在全球气候变化下,也应该成为区域小尺度生态避难所的重要保护对象。

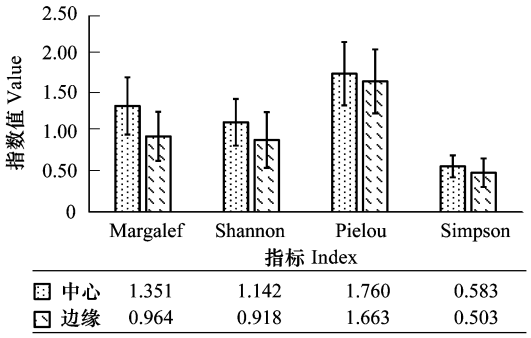


图 11　"大毛寺"原生天坑坑底从中心到边缘乔木层物种 α 多样性指数变化

Fig.11　Alpha diversity indexes variety of arbor layer in the bottom of "Damaosi" primitive tiankeng from the center to edge

4　结论

本研究以"巴家陷塘"中度退化天坑坑底草地植物群落为研究对象,通过 α 多样性指数与 β 相似性系数的应用,展开"巴家陷塘"中度退化天坑坑底草地植物群落物种多样性水平空间分布特征的探讨,以及与近邻退化漏斗和"大毛寺"原生天坑坑外草地植物群落相似性的对比分析,发现:(1)中度退化天坑坑底草本植物物种丰富度和多样性沿"中心→边缘"环境梯度不断降低,呈现"中心高边缘低"的"逆洼地效应";(2)受天坑坑壁北高南低造成的光照资源空间异质的影响,坑底植物物种多样性存在一定的"圈层效应",从中心向外 0—25 m 范围内,在光照资源更弱的一侧具有更高的物种丰富度和多样性,而从距中心 25—45 m 范围内,则在光照资源更强的一侧具有更高的物种丰富度和多样性;(3)相较于土壤资源,喀斯特天坑植物群落的生长与空间分布对光照资源更为敏感;(4)"巴家陷塘"中度退化天坑坑底草地植物群落即使与其近邻退化漏斗内的草地植物群落也存在中等不相似,喀斯特天坑独特圈闭化地形对植物群落的"隔离"、庇护作用即使在退化天坑中也有明显体现,且对喜阴、耐湿的物种则更具庇护作用。因而在全球气候变化下,即使是退化天坑,也应作为区域小尺度生态避难所的重要保护对象加以保护。

参考文献(References):

[1] 朱学稳, 朱德浩, 黄保健, 陈伟海, 张远海, 韩道山. 喀斯特天坑略论. 中国岩溶, 2003, 22(1): 51-65.
[2] Zhu X W, Waltham T. Tiankeng: definition and description. Cave and Karst Science, 2005, 32(2/3): 75-79.
[3] 岳跃民, 王克林, 张伟, 陈洪松, 王敏. 基于典范对应分析的喀斯特峰丛洼地土壤—环境关系研究. 环境科学, 2008, 29(5): 1400-1405.
[4] 黄保健, 蔡五田, 薛跃规, 朱学稳. 广西大石围天坑群旅游资源研究. 地理与地理信息科学, 2004, 20(1): 109-112.
[5] 朱学稳. 中国的喀斯特天坑及其科学与旅游价值. 科技导报, 2001, 19(10): 60-63.
[6] 陈伟海, 朱学稳, 朱德浩, 马祖陆. 重庆奉节天坑地缝喀斯特地质遗迹及发育演化. 山地学报, 2004, 22(1): 22-29.
[7] 税伟, 陈毅萍, 王雅文, 苏正安, 张素. 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.
[8] 陈伟海. 重庆武隆喀斯特地质遗迹评价及形成演化研究[D]. 北京: 中国地质大学(北京), 2011: 57-59.
[9] Zhu X W, Chen W H. Tiankengs in the karst of China. Cave and Karst Science, 2005, 32(2/3): 55-56.
[10] 余国睿. 中国南方喀斯特生物多样性及其世界遗产价值研究[D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2014.
[11] 俞筱押, 李玉辉, 马遵平. 云南石林喀斯特小生境木本植物多样性特征. 山地学报, 2007, 25(4): 438-447.
[12] 朱学稳. 天坑: 大地的"天窗". 森林与人类, 2010, (12): 46-51.
[13] 陈伟海, 朱德浩, 朱学稳. 重庆市奉节天坑地缝岩溶景观特征及评价. 地理与地理信息科学, 2004, 20(4): 80-83, 96-96.
[14] 王佳佳, 郭纯青. 西南岩溶石山区正负地形生态系统的对比研究及承载力内涵. 贵州农业科学, 2007, 35(6): 85-87, 84-84.
[15] 林宇. 广西大石围天坑群天坑森林物种多样性研究[D]. 桂林: 广西师范大学, 2005.
[16] 苏仕林, 黄珂, 马博. 广西乐业大石围天坑群区蕨类植物多样性研究. 湖北农业科学, 2012, 51(5): 948-950.
[17] 黄珂, 苏仕林. 大石围天坑群区蕨类植物资源调查与分析. 安徽农学通报, 2015, 21(19): 74-80.
[18] 苏仕林. 大石围天坑群区药用蕨类植物资源调查. 湖北农业科学, 2012, 51(23): 5376-5380.
[19] 李伟云, 向艳辉, 杜宇, 吴霞. 云南省沾益天坑内的地下森林. 四川林勘设计, 2001, (2): 20-25.
[20] 范蓓蓓. 广西大石围天坑群天坑植物群落特征及演替研究[D]. 桂林: 广西师范大学, 2014.

[21] 简小枚, 税伟, 陈毅萍, 江聪, 胡颖, 王前锋, 黄梦圆. 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.

[22] 冯慧喆. 广西大石围天坑群植物区系的起源和演化研究[D]. 桂林: 广西师范大学, 2015.

[23] 党桂兰, 冯慧喆, 唐启明, 莫佛艳, 薛跃规. 广西植物新分布. 广西师范大学学报: 自然科学版, 2016, 34(2): 147-150.

[24] 苏宇乔, 薛跃规, 范蓓蓓, 莫佛艳, 冯慧喆. 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.

[25] 税伟, 陈毅萍, 简小枚, 江聪, 王前锋. 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.

[26] 刘守江, 张斌, 杨清伟, 胡翠华, 舒成强. 四川兴文石海小岩湾园区植物群落物种组成与多样性初探. 亚热带植物科学, 2009, 38(1): 37-40.

[27] 税伟. 中国兴文世界地质公园绿色发展分析与创新对策. 北京: 光明日报出版社, 2011: 101-118.

[28] Vilović T, Buzjak S, Buzjak N. Geoecological and floristic features of the sovljak doline (Mt. Velika Kapela, Croatia)//Rešetnik I, Ljubešić Z. Knjiga sažetaka. Zagreb: Hrvatsko botaničko društvo, 2016, 9: 22-25.

[29] Bátori Z, Gallé R, Erdös L, Körmöczi L. Ecological conditions, flora and vegetation of a large doline in the Mecsek Mountains (South Hungary). Acta Botanica Croatica, 2011, 70(2): 147-155.

[30] Bátori Z, Farkas T, Erdös L, Tölgyesi C, Körmöczi L, Vojtkó A. A comparison of the vegetation of forested and non-forested solution dolines in hungary: a preliminary study. Biologia, 2014, 69(10): 1339-1348.

[31] Bátori Z, Csiky J, Farkas T, Vojtkó A E, Erdös L, Kovács D, Wirth T, Körmöczi L, Vojtkó A. The conservation value of karst dolines for vascular plants in woodland habitats of hungary: refugia and climate change. International Journal of Speleology, 2014, 43(1): 15-26.

[32] Bátori Z, Körmöczi L, Erdös L, Zalatnai M, Csiky J. Importance of karst sinkholes in preserving relict, mountain, and wet-woodland plant species under sub-mediterranean climate: a case study from southern Hungary. Journal of Cave and Karst Studies, 2012, 74(1): 127-134.

[33] Vilisics F, Sólymos P, Nagy A, Farkas R, Kemencei Z, Hornung E. Small scale gradient effects on isopods (Crustacea: Oniscidea) in karstic sinkholes. Biologia, 2011, 66(3): 499-505.

[34] 韦跃龙, 陈伟海, 黄保健. 广西乐业国家地质公园地质遗迹成景机制及模式. 地理学报, 2010, 65(5): 580-594.

[35] 文丽, 宋同清, 杜虎, 王克林, 彭晚霞, 曾馥平, 曾昭霞, 何铁光. 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.

[36] Zhang Z H, Hu G, Ni J. Erratum to: effects of topographical and edaphic factors on the distribution of plant communities in two subtropical Karst forests, southwestern China. Journal of Mountain Science, 2013, 10(2): 337-338.

[37] Touré D, Ge J. The response of plant species diversity to the interrelationships between soil and environmental factors in the limestone forests of southwest China. Journal of Environment and Earth Science, 2014, 4(8): 105-122.

[38] 谭成. 海峰湿地生态系统浅析. 四川林勘设计, 2002, (1): 1-8.

[39] 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(下). 生物多样性, 1994, 2(4): 231-239.

[40] Pielou E C. The measurement of diversity in different types of biological collections. Journal of Theoretical Biology, 1966, 13(1): 131-144.

[41] 沈蕊, 张建利, 何彪, 李峰, 张志明, 周睿, 欧晓昆. 元江流域干热河谷草地植物群落结构特征与相似性分析. 生态环境学报, 2010, 19(12): 2821-2825.

[42] Macarthur R H, Wilson E O. The Theory of Island Biogeography. Princeton: Princeton University Press, 1967.

[43] 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(14): 5925-5930.

[44] 周凤娇, 余帅勇. 喀斯特山地孤岛灌丛植物多样性. 贵州林业科技, 2012, 40(1): 18-22.

[45] 胡方彩, 罗庆莲, 孙云. 黔中喀斯特山地不同孤岛生境的群落组成及物种多样性研究. 贵州科学, 2011, 29(4): 23-28.

[46] Raschmanová N, Žurovcová M, Kováč, Paučulová L, Šustr V, Jarošová A, Chundelová D. The cold-adapted population of Folsomia manolachei (Hexapoda, Collembola) from a glaciated karst doline of central Europe: evidence for a cryptic species? Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research, 2017, 55(1): 19-28.