

DOI: 10.20103/j.stxb.202302050185

钟萍, 王光军, 刘绍华, 徐永福, 罗为群. 桂北典型岩溶区植物 alpha 和 beta 多样性特征及影响因素. 生态学报, 2024, 44(7): 3016-3026.

Zhong P, Wang G J, Liu S H, Xu Y F, Luo W Q. Characteristics and effects of plant alpha and beta diversity in typical karst area of northern Guangxi. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(7): 3016-3026.

桂北典型岩溶区植物 alpha 和 beta 多样性特征及影响因素

钟 萍^{1,2,3,4}, 王光军^{3,4}, 刘绍华^{1,2,*}, 徐永福⁵, 罗为群^{1,2}

1 中国地质科学院岩溶地质研究所, 自然资源部/广西岩溶动力学重点实验室, 联合国教科文组织国际岩溶研究中心, 桂林 541004

2 广西平果喀斯特生态系统国家野外科学观测研究站/百色平果喀斯特生态系统广西野外科学观测研究站, 平果 531406

3 中南林业科技大学生命科学与技术学院, 长沙 410004

4 南方林业生态应用技术国家工程实验室, 长沙 410004

5 中南林业科技大学林学院, 长沙 410004

摘要: 母岩对景观演化和生物定植起着决定性作用, 但母岩对区植物多样性是否产生影响是地学、植物学和生态学共同关注的热点。以桂北冠岩、恭城两个典型岩溶区 3 种母岩(灰岩、碎屑岩、灰岩夹白云岩)天然次生林为研究对象, 基于野外调查数据, 分析了岩溶区植物 alpha 和 beta 多样性特征及影响因素。结果显示: (1) 研究区内物种相对丰富, 共记录乔木 86 种、灌木 93 种、草本 56 种, 灰岩植物 alpha 多样性最高, 碎屑岩次之, 灰岩夹白云岩最低; (2) 不同母岩和同一母岩区的植物群落相异性均较高, 物种周转组分对 beta 多样性贡献(82.86%—84.49%) 显著高于物种丰富度组分(15.51%—17.14%); (3) Pearson 和 Mantel 分析表明, 母岩、基岩裸露率和土壤厚度与桂北岩溶区植物 alpha 和 beta 多样性显著相关($P < 0.05$)。综上所述, 桂北岩溶森林林分异质性较高, 碳酸岩混合沉积区植物多样性显著低于纯灰岩和碎屑岩。植物组成差异主要取决于物种周转过程, 母岩、基岩裸露和土壤厚度是主要影响因素。本研究从母岩的角度评估了岩溶森林的植物多样性特征及主要影响因素, 为桂北乃至中国西南岩溶地区植被保护和重建提供科学依据和理论支持。

关键词: 岩溶区; 母岩; 基岩裸露率; 土壤厚度; 植物多样性

Characteristics and effects of plant alpha and beta diversity in typical karst area of northern Guangxi

ZHONG Ping^{1,2,3,4}, WANG Guannjun^{3,4}, LIU Shaohua^{1,2,*}, XU Yongfu⁵, LUO Weiqun^{1,2}

1 International Research Centre on Karst under the Auspices of UNESCO, Key Laboratory of Karst Dynamics, MNR/GZAR, Institute of Karst Geology, CAGS, Guilin 541004, China

2 Pingguo Guangxi, Karst Ecosystem, National Observation and Research Station/ Pingguo Baise, Karst Ecosystem, Guangxi Observation and Research Station, Pingguo 531406, China

3 College of Life Science and Technology, Central South University of Forestry & Technology, Changsha 410004, China

4 National Engineering Laboratory for Applied Technology of Forestry & Ecology in South China, Changsha 410004, China

5 College of Forestry, Central South University of Forestry & Technology, Changsha 410004, China

Abstract: Bedrock plays a crucial role in regulating the process of landscape evolution and biological colonization. Experts in geosciences, botany, and ecology have been interested in understanding how bedrock influences regional plant diversity levels. This research aimed to study the natural secondary forests in two typical karst areas of Guanyan and Gongcheng

基金项目: 中国地质调查项目“南方石漠化重点区综合地质调查与评价”(DD20190502); 广西科技计划项目(桂科 AB21220026)

收稿日期: 2023-02-05; **网络出版日期:** 2024-01-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liushaohua@mail.cgs.gov.cn

located in northern Guangxi. The study focused on the forests that grew on three bedrocks namely limestone, clastic rock, and limestone sandwiched with dolomite. By analyzing the field-measured data of the sample plot, the study aimed to identify the plant diversity characteristics, both alpha and beta, and the environmental factors that influence them in the karst area. The research results showed that: (1) The study area recorded 86 trees, 93 shrubs, and 56 herbs, revealing a relatively affluent species count. The plant alpha diversity was observed to have a noticeable variation across different types of bedrock. The research findings indicate that the highest plant diversity was found on limestone bedrock, hosting a rich and diverse range of plant species, while clastic rock also displayed a significant level of plant diversity. However, the lowest plant diversity was recorded on limestone bedrocks sandwiched with dolomite. (2) The plant communities in different and same bedrock areas showed a considerable difference in their composition. The variation in the beta diversity was significantly influenced by the species turnover component, which accounted for 82.86% to 84.49% of the beta diversity, rather than the species richness component, which accounted for only 15.51% to 17.14%. (3) The statistical analysis conducted using the Pearson correlation and Mantel test methods indicated that bedrock, bedrock exposure rate, and soil thickness significantly correlated with plant composition and diversity in the study area ($P < 0.05$). To summarize, the karst forests located in Northern Guangxi exhibit a high degree of heterogeneity. It has been observed that plant richness in carbonate-mixed sediments is significantly lower than on pure limestone and clastic rock. Bedrock, bedrock exposure, and soil thickness are the main factors influencing plant compositional diversity, which depends mainly on species turnover processes. This study evaluates the plant diversity characteristics and identifies the main influencing factors of karst forests from the perspective of bedrock. It highlights the importance of these factors in shaping the local plant community and emphasizes the need for future research to investigate the mechanisms behind their impact further. This information could be valuable for informing conservation efforts and forest management practices in the karst region of northern Guangxi and even southwest China.

Key Words: karst area; bedrock; bedrock exposure rate; soil thickness; plant diversity

了解植物多样性特征及维持机制有助于森林资源的可持续开发利用和有效保护。alpha 多样性和 beta 多样性描述局域物种多样性的两个层次, alpha 多样性多用于评估群落内的物种丰富度和多样性; beta 多样性则度量环境梯度下群落间物种组成差异^[1]。根据 POD 法^[2]可将 beta 多样性分解为物种周转组分和丰富度差异组分, 物种周转组分表示由于环境过滤、历史事件等造成不同地点间物种替代, 导致群落间物种丰富度产生差异; 丰富度差异组分表示由于干扰或物种稀疏等生态过程造成群落间物种丰富度不同^[3-4]。通常认为, 在制定生物多样性保护战略时, 当物种周转组分贡献高, 策略应保护多个地点, 而当丰富度差异组分占比较高时则优先保护物种多样性较高的地点^[5]。大量研究表明, 植物群落多样性受到古环境、现代环境(气候、地形、土壤等)、区域生物多样性和群落生物量等生物因子和非生物因子的影响^[6-8]。母岩是土壤形成的基础物质, 是景观演化和生物定植的关键影响因素^[9], 通过影响生境适宜性形成不同的植被生长势^[10]。Ott^[9]研究证实全球尺度上硅质碎屑岩、深成岩和变质岩比碳酸盐岩具有更高的归一化植被指数。Hu 等^[11]在青藏高原开展的研究证实母岩和风化等地质效应直接影响生物多样性, 并通过与生物多样性和当代环境的相互作用间接影响生态系统功能。母岩对区植物多样性是否产生显著影响? 已成为地学、植物学和生态学共同关注热点。

岩溶区是物种形成的主要场所和重要的生物多样性方舟^[12]。我国岩溶总面积占国土面积 1/3^[13], 其中西南岩溶地区面积超过 50 万 km², 是世界上最大的连续喀斯特片区, 是长江和珠江流域上游的重要生态屏障^[14], 具有岩性背景复杂、母岩类型多样、生物类群丰富、生态系统脆弱等典型特征^[15]。由于地质背景和过度人为干扰, 岩溶区植被严重存在退化的现象。区域内残存原生林极少, 常见小片孤立天然次生林、人工乔木林和灌木林覆盖, 多以稀疏灌丛、灌草覆盖。岩溶植被对维持生态系统结构和功能稳定极其重要^[16], 近年我国先后启动了石漠化综合治理、天然林保护等重大工程, 岩溶生境现存次生林是石漠化植被恢复重建的重要

参考范本^[16],植物群落组成与物种多样性机制已成为岩溶森林生态系统研究热点之一^[17]。以往研究多集中关注岩溶植物群落结构^[16]、植物适应策略^[18]、植被恢复对土壤质量的影响^[19]等,而对岩溶区植物多样性特征及其影响因素的研究较少。依据钙、镁含量差异,岩溶碳酸岩主要有灰岩和白云岩两种典型母岩。根据 1:20 万数字地质图^[20],桂北母岩以碎屑岩、灰岩、碳酸岩混合沉积(如灰岩夹白云岩、白云岩与灰岩互层等)为主(约占 77%),其它母岩约占 23%。桂林有“岩溶的首都”之称,其冠岩和恭城岩溶地貌发育最为典型。因此,本文以桂林冠岩、恭城典型母岩的天然次生林为研究对象,运用样方调查法,分析碎屑岩、纯碳酸岩、碳酸岩混合沉积等不同母岩植物 alpha 和 beta 多样性特征,探讨岩溶区植物多样性对母岩等环境因子的响应,以期为桂北乃至中国西南岩溶区植被恢复和保护修复提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于广西壮族自治区桂林的两个典型岩溶区(图 1):冠岩岩溶区(110°21′—111°36′E, 25°0′—25°15′N)和恭城岩溶区(110°45′—111°0′E, 24°45′—25°4′N),地貌为典型的岩溶地貌,地形以山地丘陵为主。气候均属亚热带季风气候,四季分明,雨热同期,年平均气温 19.4℃,年平均降雨量为 1804.4 mm。根据中国地质科学院岩溶地质研究所提供的 1:5 万区域地质图,研究区内以灰岩为主、灰岩夹白云岩和碎屑岩占比次之、其它碳酸岩混合沉积(如白云岩与灰岩互层)、碳酸岩夹碎屑岩、第四系等母岩零星分布,出露地层主要属泥盆系和石炭系地层。植被主要为亚热带常绿、落叶阔叶混交林,乔木层优势种为香樟(*Cinnamomum camphora*)、枫香树(*Liquidambar formosana*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)等。灌木层优势种主要有龙须藤(*Bauhinia championii*)、红背山麻杆(*Alchornea trewioides*)以及藤本植物菝葜(*Smilax china*)等。草本层优势种

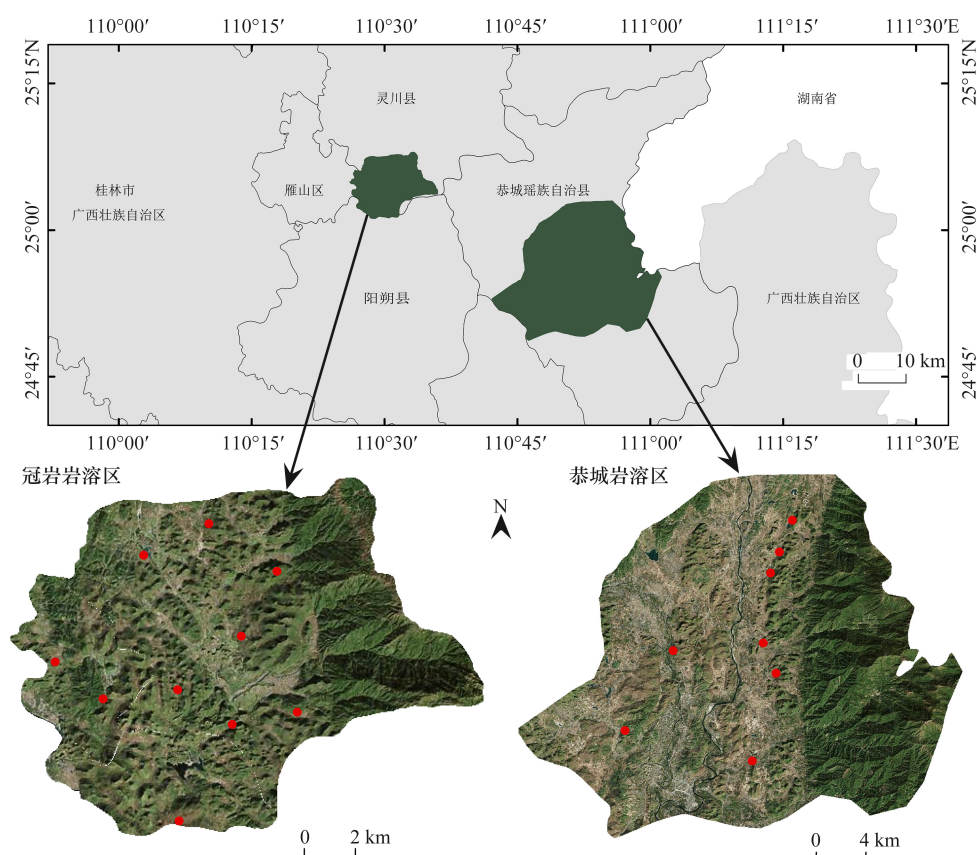


图 1 研究区及样地分布概况

Fig.1 Location of plots and study area

主要有求米草(*Oplismenus undulatifolius*)、野雉尾金粉蕨(*Onychium japonicum*)、芒(*Miscanthus sinensis*)、波缘冷水花(*Pilea cavaleriei*)、刺头复叶耳蕨(*Arachniodes aristata*)等。

1.2 样地设置与群落调查

2018 年 8 月与 2019 年 8 月,根据中国地质科学院岩溶地质研究所提供的 1:5 万区域地质图结合实地林分勘查,研究区内设置了天然次生乔木样地 24 个(图 1),其中 8 个灰岩样地,6 个碎屑岩样地,4 个灰岩夹白云岩样地,2 个第四系样地,2 个碳酸岩夹碎屑岩样地,1 个白云岩与灰岩互层样地,1 个碳酸岩与碎屑岩互层样地。剔除未达统计学重复的母岩样地,共 18 个样地 3 种母岩纳入统计分析。每个样地设置乔木样方 1 个(20 m×30 m),对样方内乔木每木检尺(DBH≥3 cm),记录种名、树高、胸径、冠幅等。沿乔木样方对角线设置灌木样方 3 个(5 m×5 m),沿对角线及中心设置草本样方 5 个(1 m×1 m),分别进行灌草调查,记录灌木种名、基径、高度等,记录草本种名、数量、盖度、平均高度等。

调查时,记录每个样地的经纬度、坡度、坡向、坡位、海拔、林下基岩裸露率、土层厚度等基本信息。其中,林下基岩裸露率为样地内无植被覆盖的裸露基岩所占比例^[21–22]。土壤厚度根据土壤剖面确定^[23],每个样地随机挖取 3 个剖面,剖面深度以挖至基岩为准,据 3 个剖面的深度判断样地的土层厚度。按土层深度 0—10 cm、0—20 cm、0—40 cm、0—100 cm、>100 cm 将其划分为极薄、较薄、薄、中厚、深厚。利用环刀法测得土壤含水率。样地基本信息见表 1。

表 1 样地基本信息表
Table 1 Basic information table of sample land

样地号 Plot number	母岩 Bedrock	坡度 Slope	坡向 Aspect	坡位 Slope position	海拔/m Altitude	基岩裸露率/% Bedrock exposure rate	土壤厚度 Soil thickness
1	灰岩	17°	0°	鞍部	193.0	90	中厚
2	灰岩	15°	90°	鞍部	235.0	80	薄
3	灰岩	25°	120°	下坡	320.0	75	薄
4	灰岩	10°	92°	中坡	284.5	98	极薄
5	灰岩	32°	5°	山脊	480.0	90	中厚
6	灰岩	13°	27°	中坡	277.0	85	薄
7	灰岩	20°	44°	中坡	396.0	90	极薄
8	灰岩	21°	273°	下坡	299.7	96	薄
9	碎屑岩	25°	290°	中坡	230.0	4	中厚
10	碎屑岩	12°	135°	下坡	182.0	0	中厚
11	碎屑岩	12°	105°	下坡	319.0	0	中厚
12	碎屑岩	20°	108°	下坡	206.7	70	中厚
13	碎屑岩	12°	99°	下坡	366.0	5	深厚
14	碎屑岩	33°	210°	中坡	309.0	90	较薄
15	灰岩夹白云岩	25°	76°	下坡	163.0	6	中厚
16	灰岩夹白云岩	20°	315°	下坡	164.0	3	中厚
17	灰岩夹白云岩	20°	270°	中坡	167.0	35	中厚
18	灰岩夹白云岩	25°	350°	下坡	209.0	20	深厚

1.3 多样性测度

将每个样地植物的原始丰度数据转为“样方-物种”矩阵后计算植物 alpha 和 beta 多样性。本文选用物种丰富度(S)、Simpson 多样性指数(D)、Shannon 多样性指数(H')和 Pielou 均匀度指数(E)4 个常用指数测度群落的 alpha 多样性^[24],通过 R 软件 vegan 程序包^[25]中 diversity 函数计算各林层多样性指数。根据乔木层、灌木层和草本层对群落结构与功能的贡献,分别赋予 0.5、0.3、0.2 的权重,计算各样地整体的多样性^[26],采用算数平均值和标准误表示三种母岩的植物 alpha 多样性。beta 多样性通过 adespatial 程序包^[27]中的 beta.div.comp 函数计算并分解,获取不同母岩的总体 beta 多样性、物种周转组分和丰富度差异组分占比及配对样方间的 Bray-Cruits 相异度距离矩阵^[4]。

1.4 数据分析、处理

首先运用单因素方差分析和 Tukey-HSD 检验,分析植物 alpha 多样性特征。基于配对样方间的 Bray-Cruits 距离矩阵运用非度量多维度排序(NMDS)和 Anosim 分析分析植物 beta 多样性特征。采用 Pearson 相关性分析植物 alpha 多样性与母岩、土壤、地形等环境因子的相关性,由于 4 个 alpha 多样性指数趋势一致,故仅选取 Shannon 指数绘制相关性热图。运用 Mantel 检验分析母岩、土壤、地形等环境因子对植物 beta 多样性的影响。

分析时,坡度、坡向经过正弦转换为线性变量;坡位用赋值法,按平地、山脊、鞍部、上坡、中坡、下坡、全坡的顺序转换为数值变量,用 1—7 表示;土层厚度按极薄、较薄、薄、中厚、深厚的顺序赋值,用 1—5 表示;母岩按灰岩、碎屑岩、灰岩夹白云岩顺序分别用 1—3 表示。为消除量纲的影响,对数据进行标准化处理。

数据整理在 Excel 2010 中完成,分析与绘图在 R 4.1.3^[28]中完成。

2 结果与分析

2.1 物种组成特征

调查样方内共记录乔木 86 种,隶属于 35 科 62 属,壳斗科(10 种)、樟科(8 种)、大麻科、豆科、桑科(6 种)为优势科;记录灌木 93 种,隶属于 35 科 63 属,其中豆科记录数量最多(10 种),大戟科次之(7 种);记录草本 56 种,隶属于 31 科 47 属,禾本科(6 种)为优势科,并蕨类植物 17 种。不同母岩样地物种组成存在明显差异,如青冈(*Quercus glauca*)、木樨(*Osmanthus fragrans*)、翅荚香槐(*Cladrastis platycarpa*)、花梨木(*Aniba rosaeodora*)仅记录在碎屑岩、灰岩样地中,山牡荆(*Vitex quinata*)、桂林槭(*Acer kweilinense*)、花榈木(*Ormosia henryi*)、阔叶十大功劳(*Mahonia bealei*)等仅在灰岩样地中有记录,半蒴苣苔(*Hemiboea subcapitata*)、牛耳朵(*Primulina eburnea*)、波缘冷水花等仅出现在林下基岩裸露率更高的灰岩样地中。

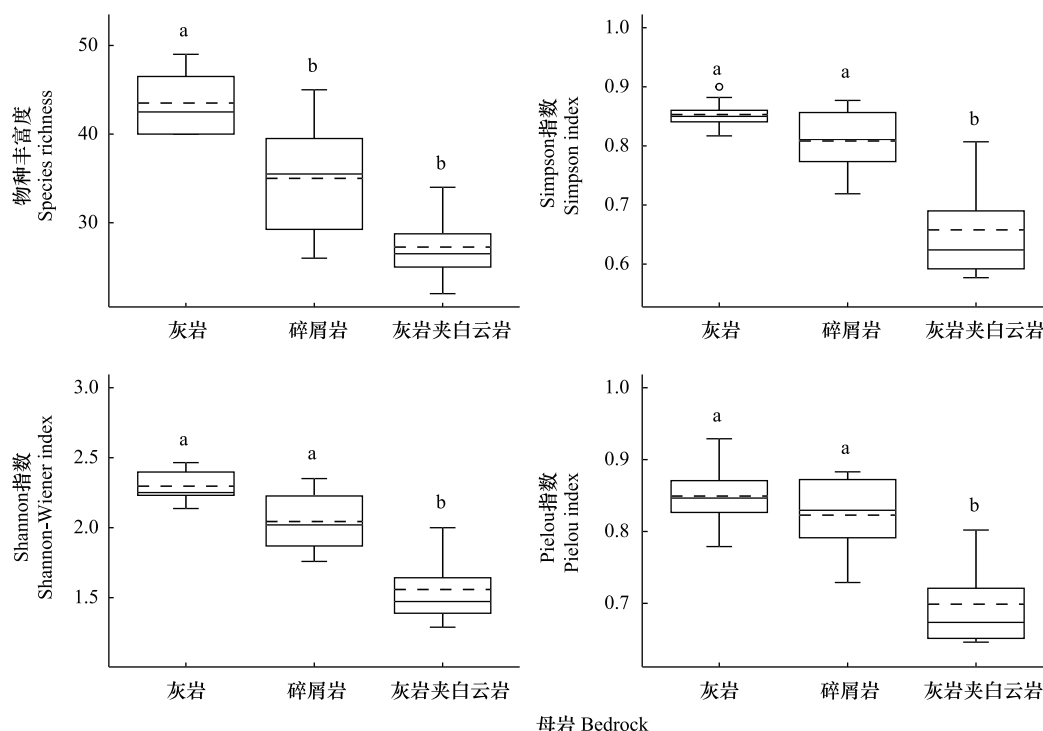


图2 不同母岩植物 alpha 多样性指数箱线图

Fig.2 Boxplots of alpha diversity indices of plants from different bedrocks

箱体上中下线分别为 75、50 和 25 分位数,虚线为平均数;不同字母表示组间存在显著差异($P < 0.05$, ANOVA, Tukey-HSD test)

2.2 植物多样性特征

alpha 多样性指数的单因素方差分析结果显示(图 2),不同岩性间丰富度指数、Simpson 指数、Shannon 指数及均匀度指数特征一致,均为灰岩最高($S=43.50\pm 1.25$, $D=0.85\pm 0.01$, $H'=2.30\pm 0.04$, $E=0.85\pm 0.01$),碎屑岩次之($S=35.00\pm 2.73$, $D=0.81\pm 0.02$, $H'=2.04\pm 0.09$, $E=0.82\pm 0.02$),两者之间丰富度指数差异性显著($P<0.05$),Simpson 指数、Shannon-Weiner 指数及均匀度指数差异不显著。岩溶区灰岩夹白云岩多样性最低($S=27.25\pm 2.16$, $D=0.66\pm 0.05$, $H'=1.56\pm 0.13$, $E=0.70\pm 0.03$)且与灰岩、碎屑岩均存在显著性差异($P<0.05$)。

NMDS 分析显示(图 3),不同母岩植物群落物种组成存在极显著差异。Bray-Cruits 相异度距离矩阵(表 2)显示,同一母岩样地的植物组成也存在较大相异性。不同岩性 beta 多样性组分分解特征一致(表 3),均为物种周转组分占比(82.86%—84.49%)高于物种丰富度组分占比(15.51%—17.14%)。研究区整体 beta 多样性为 0.44,其中物种周转组分贡献 85.08%,物种丰富度组分贡献 14.92%(表 2)。可见,研究区内林分异质性较高,植物群落相似性较低,周转组分对该区域物种组成差异的贡献占主导地位。

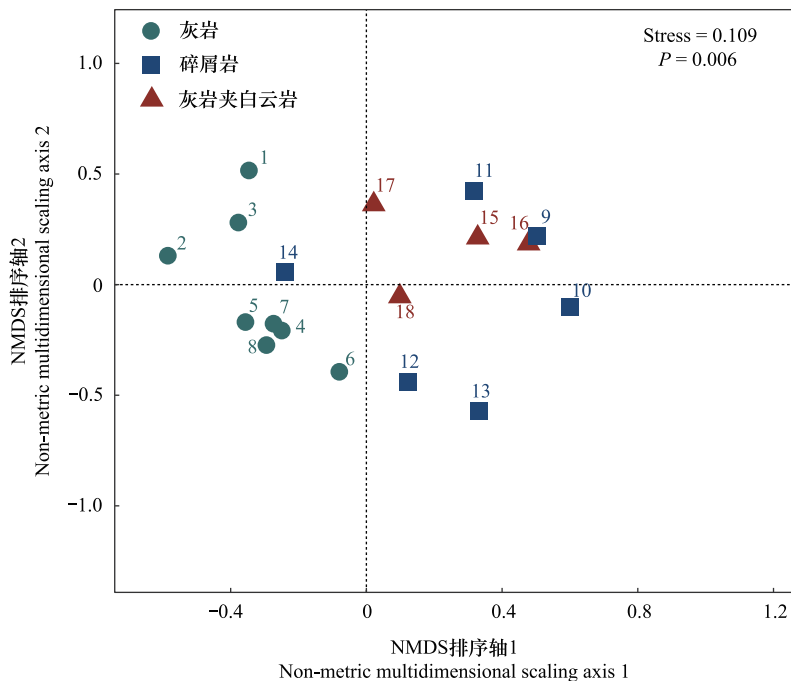


图 3 配对样地间植物 Bray-cruits 距离的 NMDS 排序图

Fig.3 NMDS ranking plot of Bray-cruits distance for plants in paired plots

图中的 1—18 代表不同的样地;stress 值为 0.109<0.2,排序结果合理;显著性检验基于 Anosim 分析

2.3 植物多样性与环境因子的相关性分析

Pearson 相关性分析表明(图 4),Shannon 多样性指数与母岩、土壤厚度显著负相关($P<0.05$),与基岩裸露率显著正相关($P<0.05$),且与母岩相关性最强($r=0.81$),与海拔等地形因子无显著相关性。母岩、基岩裸露率、土壤厚度是影响研究区植物 alpha 多样性的重要因素。Mantel Tests 分析表明(图 5),岩溶区植物 beta 多样性与基岩裸露率呈极显著正相关($P<0.01$),与母岩、土壤厚度显著正相关($P<0.05$),与其它环境因子无显著相关关系。即岩溶区样地间植物组成差异随基岩裸露率、母岩、土壤厚度的差异增大而增大,其中基岩裸露率与 beta 多样性相关性最强($r=0.52$),是影响研究区植物群落 beta 多样性的主要因素。

表 2 配对样地的 Bray-Cruits 相异度距离矩阵

Table 2 Bray-Cruits dissimilarity distance matrix for paired plots

样地号 Plot number	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
2	0.85																
3	0.76	0.76															
4	0.90	0.92	0.93														
5	0.92	0.70	0.84	0.88													
6	0.93	0.90	0.86	0.89	0.81												
7	0.94	0.89	0.82	0.91	0.64	0.66											
8	0.88	0.86	0.89	0.81	0.81	0.82	0.80										
9	0.96	0.99	0.97	0.98	0.91	0.92	0.90	0.93									
10	0.99	0.99	0.98	0.98	0.94	0.89	0.95	0.95	0.81								
11	0.92	0.91	0.88	0.98	0.92	0.94	0.95	0.96	0.73	0.84							
12	0.97	0.87	0.90	0.88	0.83	0.76	0.89	0.83	0.95	0.76	0.94						
13	0.99	0.99	0.97	0.97	0.98	0.83	0.94	0.91	0.96	0.96	0.94	0.72					
14	0.84	0.82	0.77	0.90	0.77	0.76	0.60	0.71	0.91	0.94	0.87	0.90	0.92				
15	0.89	0.94	0.91	0.91	0.95	0.93	0.92	0.91	0.87	0.76	0.79	0.88	0.93	0.88			
16	0.94	0.98	0.98	0.96	0.90	0.90	0.90	0.93	0.77	0.80	0.78	0.92	0.93	0.89	0.60		
17	0.76	0.88	0.64	0.93	0.84	0.88	0.87	0.90	0.83	0.90	0.73	0.93	0.93	0.77	0.85	0.74	
18	0.93	0.85	0.81	0.93	0.86	0.84	0.83	0.83	0.84	0.91	0.86	0.69	0.75	0.83	0.76	0.82	0.80

表 3 植物 beta 多样性及组分特征表

Table 3 Characterization of plant beta-diversity and components

母岩 Bedrock	总体 beta 多样性 Total beta diversity	物种周转组分 Species turnover components	物种丰富度 组分 Richness difference components	物种周转 组分占比/% Proportion of species turnover components	物种丰富度 组分占比/% Proportion of richness difference components
整体 Overall	0.44	0.37	0.06	85.08	14.92
灰岩 Limestone	0.42	0.35	0.07	83.06	16.94
碎屑岩 Clastic rock	0.44	0.36	0.07	82.86	17.14
灰岩夹白云岩 Limestone sandwiched with dolomite	0.38	0.32	0.06	84.49	15.51

3 讨论

调查共记录乔灌木 235 种,其中壳斗科、樟科、大麻科、豆科、桑科、大戟科为优势科。由于特殊地质化学背景,岩溶区基岩裸露率高,土壤深浅不均且偏碱性,喜钙、耐旱耐碱、且有发达根系的植物才能在该生境中生长^[29]。如壳斗科青冈,深根性直根系,耐旱耐瘠薄,生长中速,适应性及天然更新能力强,因此在岩溶区广泛分布。不同母岩植物多样性和群落组成存在显著差异,母岩、基岩裸露率、土壤厚度是影响桂北岩溶区植物 alpha 和 beta 多样性的重要因素。相关性分析表明母岩对基岩裸露率和土壤厚度有显著影响,母岩不仅对植物多样性产生直接影响,可能还通过影响基岩裸露程度、土壤厚度和含水对植物多样性产生间接影响。这与其它区域相关研究基本一致^[30–32]。在青藏高原东南部对比不同岩层生物群落的研究表明,土壤母岩对生物多样性产生直接影响^[11]。Jiang^[33]、Liu 等^[34]相关研究证实不同母岩的矿物组成和风化速率不同,控制所发育土壤的厚度、缝隙结构和持水能力,因而决定木本和草本植物的覆盖与生长。碎屑岩发育土壤土层深厚、养分含量更高^[35],适宜植物生长,组成和多样性往往较为丰富。与碎屑岩相比,灰岩、灰岩夹白云岩等碳酸岩具有较强的可溶蚀性,其形成的生境基岩裸露率更高,岩石缝隙结构有利于根系较深的树种生长^[34],所发育土

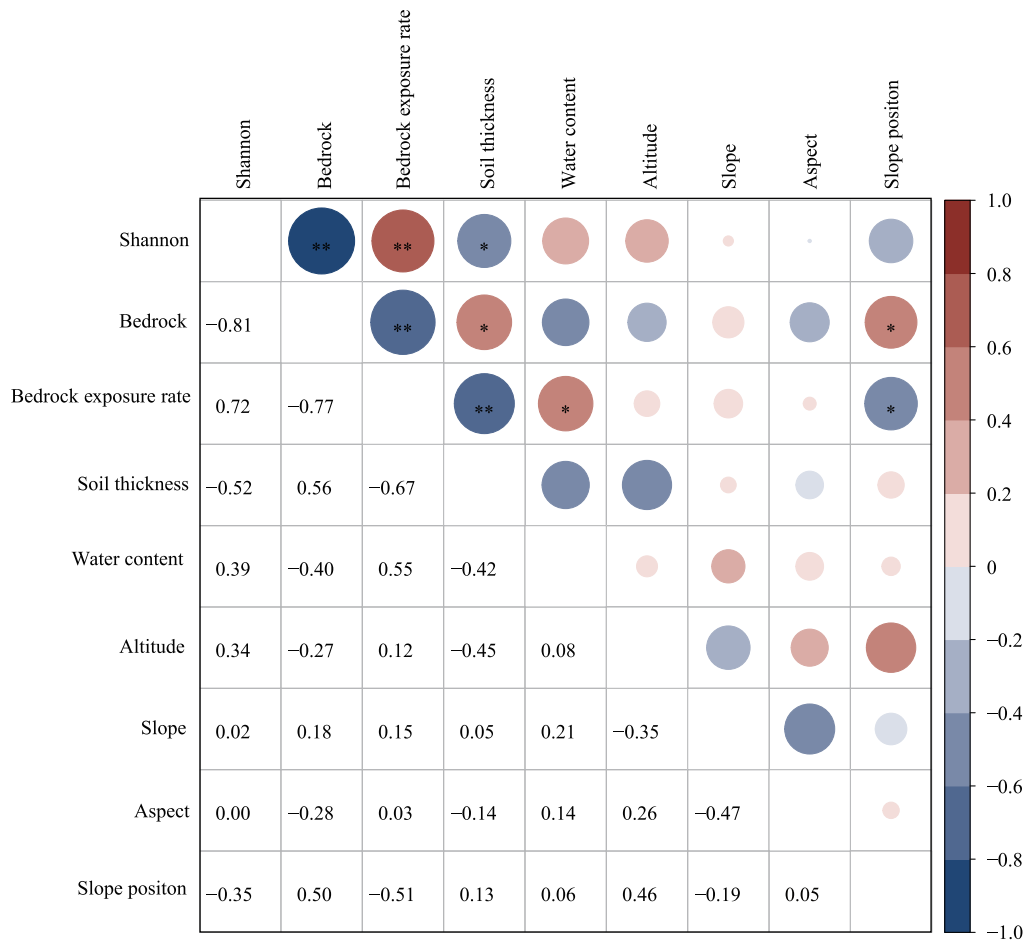


图4 植物 alpha 多样性与环境因子相关性热图

Fig.4 Heat map of the correlation between plant alpha diversity and environmental factors

Shannon: Shannon 多样性指数; Bedrock: 母岩; Bedrock exposure rate: 基岩裸露率; Soil thickness: 土壤厚度; Water content: 土壤含水率; Altitude: 海拔; Slope: 坡度; Aspect: 坡向; Slope position: 坡位。颜色梯度及图中数字表示 Pearson 相关系数 r , * 为显著性标记, * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

壤土层浅薄且钙含量较高,导致石生性、喜钙性的岩溶区特有种、适宜种(如大叶土蜜树 *Bridelia retusa*、桂林槭、波缘冷水花、牛耳朵等)和适生能力强的随遇种(如青冈、木樨、香樟等)着生^[36]。因而,植物多样性更为丰富,且植物组成与碎屑岩相异性明显。此外,母岩通过影响养分迁移和土壤养分含量对植物分布和组成产生间接影响可能是潜在影响机制。植物生长需要的磷、铁等营养元素来源于母岩,且养分有效性可能受到土壤-母岩界面的化学和物理过程的控制^[37-38],董茜等^[31]、Wang 等^[39]研究发现灰岩、灰岩夹白云岩、碎屑岩的土壤养分存在显著性差异,进而影响植物多样性。作为研究区内碳酸岩混合沉积的典型类型,灰岩夹白云岩的基岩裸露率较低、土层中厚,生境异质性显著低于灰岩;所发育土壤元素背景值受多个岩性端元的影响^[40],养分含量往往低于灰岩、碎屑岩发育土壤^[31,35,41],故植物丰富度和多样性显著低于灰岩与碎屑岩。

岩溶区林分异质性较高,植物群落相似性较低。不仅不同母岩的植物组成存在显著性差异,同一母岩样地的植物组成也存在较大相异性。这可能与基岩裸露率对植物组成差异影响最大有关。因为基岩裸露形成石面、石缝、石沟等特殊小地貌,土层深浅不一且土被不连续,丰富了小尺度上的生境异质性^[42-43],极大地影响植物的空间分布和多样性。分解 beta 多样性发现,物种周转组分对该区域物种组成差异的贡献占主导地位。理论认为,环境过滤、竞争、地理隔离等是导致物种替换的潜在机制^[44-45]。基岩裸露、母岩和土壤厚度共同促进小生境高度异质性可能是影响桂北岩溶区植物种生态位竞争和物种周转的原因。因此,建议开展岩溶

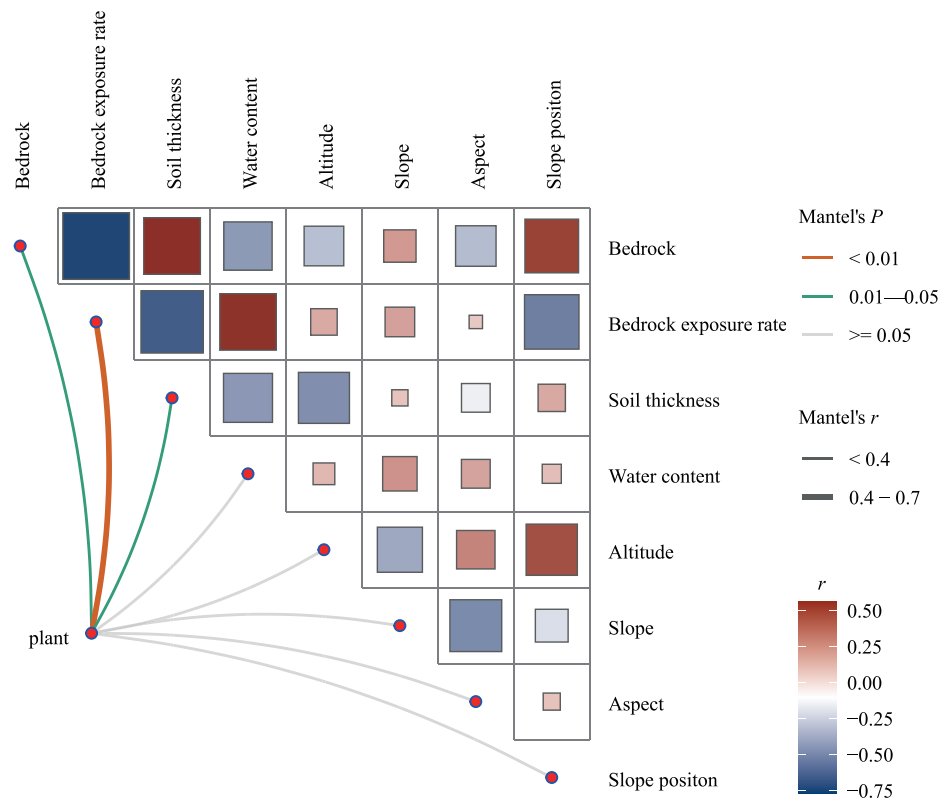


图 5 植物 β 多样性与环境因子相关性

Fig.5 Correlation between plant β diversity and environmental factors

基于 Bray-Curtis 距离通过 Mantel 检验得出的植物群落组成与环境因子之间的关系;线宽代表部分 Mantel 的 r 统计量,线条颜色代表统计显著性,颜色梯度表示 Pearson 相关系数

区森林生态系统保护工程时应应对岩溶区和碎屑岩区森林多处加以保护。此外,本文分析显示海拔等地形因子与植物多样性无显著相关性,可能是由于调查样地的山体陡峭矮小,海拔、坡向等地形因子对光热资源分配的影响较小,而对植物组成和多样性无显著影响。

4 结论

桂北岩溶区林分异质性较高,群落组成差异主要由周转过程主导,母岩、基岩裸露率、土壤厚度是岩溶区植物组成和多样性的重要影响因素。因此,基于母岩多位点保护,兼顾基岩裸露和土壤厚度等小生境差异而“适地适树”对岩溶区植被恢复与重建有重要意义。

致谢:感谢中国地质科学院岩溶地质研究所对地层母岩区分提供的有关帮助,感谢中南林业科技大学李志强老师、罗丽莹、段慧霞、王熊维、张国灿同学参与群落调查。

参考文献 (References) :

[1] Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity. TAXON, 1972, 21(2/3) : 213-251.
[2] Podani J, Schmera D. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. Oikos, 2011, 120(11) : 1625-1638.
[3] Socolar J B, Gilroy J J, Kunin W E, Edwards D P. How should beta-diversity inform biodiversity conservation? Trends in Ecology & Evolution, 2016, 31(1) : 67-80.

- [4] 斯幸峰, 赵郁豪, 陈传武, 任鹏, 曾嶝, 吴玲兵, 丁平. Beta 多样性分解: 方法、应用与展望. 生物多样性, 2017, 25(5): 464-480.
- [5] Gutiérrez-Cánovas C, Millán A, Velasco J, Vaughan I P, Ormerod S J. Contrasting effects of natural and anthropogenic stressors on beta diversity in river organisms. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(7): 796-805.
- [6] 唐志尧, 王志恒, 方精云. 生物多样性分布格局的地史成因假说. 生物多样性, 2009, 17(6): 635-643.
- [7] 袁铁象, 张合平, 欧芷阳, 谭一波. 地形对桂西南喀斯特山地森林地表植物多样性及分布格局的影响. 应用生态学报, 2014, 25(10): 2803-2810.
- [8] Fraser L, Pither J, Jentsch A, Sternberg M, Zobel M, Askarizadeh D, Bartha S, Beierkuhnlein C, Bennett J A, Bittel A, Boldgiv B, Boldrini I, Bork E, Brown L, Cabido M, Cahill J, Carlyle C, Campetella G, Chelli S, Cohen O, Csörgő A, Díaz S, Enrico L, Ensing D J, Fidelis A, Fridley J, Foster B, Garris H W, Goheen J, Henry H, Hohn M, Jouri M H, Klironomos J, Koorem K, Lawrence-Lodge R, Long R, Manning P, Mitchell R, Moora M, Müller S, Nabinger C, Naseri K, Overbeck G, Palmer T, Parsons S, Pesek M F, Pillar V, Pringle R, Roccaforte K, Schmidt A, Shang Z, Stahlmann R, Stotz G C, Sugiyama S, Szentes S, Thompson D, Tungalah R, Undrakhbold S, Van Rooyen M V, Wellstein C, Wilson J, Zupo T. Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. *Science*, 2015, 349: 302-305.
- [9] Ott R F. How lithology impacts global topography, vegetation, and animal biodiversity: a global-scale analysis of mountainous regions. *Geophysical Research Letters*, 2020, 47(20): e2020GL088649.
- [10] Hahn W J, Rempe D M, Dralle D N, Dawson T E, Lovill S M, Bryk A B, Bish D L, Schieber J, Dietrich W E. Lithologically controlled subsurface critical zone thickness and water storage capacity determine regional plant community composition. *Water Resources Research*, 2019, 55(4): 3028-3055.
- [11] Hu A, Wang J J, Sun H, Niu B, Si G C, Wang J, Yeh C F, Zhu X X, Lu X C, Zhou J Z, Yang Y P, Ren M L, Hu Y L, Dong H L, Zhang G X. Mountain biodiversity and ecosystem functions: interplay between geology and contemporary environments. *The ISME Journal*, 2020, 14(4): 931-944.
- [12] Clements R, Sodhi N S, Schilthuizen M, Ng P K L. Limestone karsts of southeast Asia: imperiled arks of biodiversity. *BioScience*, 2006, 56(9): 733-742.
- [13] 曹建华, 蒋忠诚, 袁道先, 夏日元, 章程. 岩溶动力系统与全球变化研究进展. 中国地质, 2017, 44(5): 874-900.
- [14] 白晓永, 冉晨, 陈敬安, 罗光杰, 陈飞, 肖碧琴, 龙明康, 李姿霖, 张小芸, 沈晓倩, 杨姝, 林心海, 李朝君, 张思蕊, 熊练, 王世杰. 中国喀斯特生态系统健康诊断的方法、进展与展望. 科学通报, 2023, 68(19): 2550-2568.
- [15] 郭柯, 刘长成, 董鸣. 我国西南喀斯特植物生态适应性及石漠化治理. 植物生态学报, 2011, 35(10): 991-999.
- [16] 张忠华, 胡刚, 刘立斌, 程安云, 胡聪, 吴洋洋, 倪健. 黔中北亚热带喀斯特次生林动态监测样地: 物种组成与群落结构. 生态学报, 2022, 42(2): 742-754.
- [17] 安明态. 喀斯特森林土壤水分和养分格局及其植物物种多样性维持机制研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2019.
- [18] 钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 杨勇, 郭银明, 许海洋, 蔡先立, 倪健. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略. 植物生态学报, 2018, 42(5): 562-572.
- [19] 马心雨, 田雪, 过怡婷, 林勇明. 基于 Meta 分析的中国西南地区植被恢复对土壤化学计量特征的影响. 应用与环境生物学报: 1-14 [2023-09-14]. <https://doi.org/10.19675/j.cnki.1006-687x.2022.07029>.
- [20] 李晨阳, 王新春, 何春珍, 吴轩, 孔昭煜, 李晓蕾. 全国 1: 200000 数字地质图(公开版)空间数据库. 中国地质, 2019, 46(S1): 1-10.
- [21] Nee S. The neutral theory of biodiversity: do the numbers add up? *Functional Ecology*, 2005, 19(1): 173-176.
- [22] 盘远方, 梁志慧, 李嘉宝, 梁士楚, 姜勇, 吴华萍, 王菁菁, 傅瑞静, 周健梅. 桂林岩溶石山常绿阔叶混交林群落结构与物种多样性. 生态学报, 2021, 41(6): 2451-2459.
- [23] 易晨, 李德成, 张甘霖, 赵玉国, 杨金玲, 刘峰, 宋效东. 土壤厚度的划分标准与案例研究. 土壤学报, 2015, 52(1): 220-227.
- [24] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 陈灵芝. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 II 丰富度、均匀度和物种多样性指数. 生态学报, 1995, 15(3): 268-277.
- [25] Oksanen J, Simpson G L, Blanchet F G, Kindt R, Legendre P, Minchin P R, O'Hara R B, Solymos P, Stevens M H H, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Carvalho G, Chirico M, Caceres M D, Durand S, Evangelista H B A, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill M O, Lahti L, McGlinn D, Ouellette M H, Cunha E R, Smith T, Stier A, Braak C J F T, Weedon J. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-2. 2022. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- [26] 高润梅, 石晓东, 樊兰英, 孙悦燕, 郭孝红. 山西省南方红豆杉自然分布与群落生态学特征. 应用生态学报, 2016, 27(6): 1820-1828.
- [27] Dray S, Bauman D, Blanchet G, Borcard D, Clappe S, Guenard G, Jombart T, Larocque G, Legendre P, Madi N, Wagner H H. *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*. R package version 0.3-16. 2022. <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>
- [28] R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2022. URL

<https://www.R-project.org/>.

- [29] 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.
- [30] Tang J W, Lü X T, Yin J X, Qi J F. Diversity, composition and physical structure of tropical forest over limestone in Xishuangbanna, south-west China. *Journal of tropical forest science*, 2011, 23(4): 425-433.
- [31] 董茜, 尤勇刚, 罗为群, 刘绍华, 王根柱, 刘玉国, 周金星. 岩溶区不同母岩植物群落物种组成及优势种群生态位差异. 中国岩溶, 2021, 40(5): 849-859.
- [32] 王磊, 崔明, 刘玉国, 周梦玲, 武建宏, 周桃龙. 岩溶区林分生长与影响因子的关系. 浙江农林大学学报, 2020, 37(6): 1036-1044.
- [33] Jiang Z H, Liu H Y, Wang H Y, Peng J, Meersmans J, Green S M, Quine T A, Wu X C, Song Z L. Bedrock geochemistry influences vegetation growth by regulating the regolith water holding capacity. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 1-9.
- [34] Liu H Y, Jiang Z H, Dai J X, Wu X C, Peng J, Wang H Y, Meersmans J, Green S M, Quine T A. Rock crevices determine woody and herbaceous plant cover in the Karst critical zone. *Science China Earth Sciences*, 2019, 62(11): 1756-1763.
- [35] 付瑞桐, 李德军, 胡培雷, 段鹏鹏, 张玉玲. 岩性对森林土壤有机碳矿化的影响. 生态学杂志: 1-11 [2023-09-14]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/21.1148.Q.20230331.0904.008.html>.
- [36] 曹建华, 袁道先, 杨慧, 黄芬, 朱同彬, 梁建宏, 周孟霞, 罗劬侃, 吴夏. 岩溶生态系统中的植物. 中国岩溶, 2022, 41(3): 365-377.
- [37] Dai Q H, Peng X D, Wang P J, Li C L, Shao H B. Surface erosion and underground leakage of yellow soil on slopes in Karst regions of southwest China. *Land Degradation & Development*, 2018, 29(8): 2438-2448.
- [38] Holloway J M, Dahlgren R A, Hansen B, Casey W H. Contribution of bedrock nitrogen to high nitrate concentrations in stream water. *Nature*, 1998, 395(6704): 785-788.
- [39] Wang M M, Chen H S, Zhang W, Wang K L. Soil nutrients and stoichiometric ratios as affected by land use and lithology at County scale in a Karst area, southwest China. *Science of the Total Environment*, 2018, 619/620: 1299-1307.
- [40] 夏学齐, 季峻峰, 杨忠芳, 卢新哲, 黄春雷, 魏迎春, 徐常艳, 梁卓颖. 母岩类型对土壤和沉积物镉背景的控制: 以贵州为例. 地学前缘, 2022, 29(4): 438-447.
- [41] 梁月明, 苏以荣, 何寻阳, 陈香碧. 岩性对喀斯特灌丛土壤固氮菌与丛枝菌根真菌群落结构及丰度的影响. 环境科学, 2017, 38(3): 1253-1261.
- [42] 刘方, 王世杰, 罗海波, 刘元生, 刘鸿雁. 喀斯特森林生态系统的小生境及其土壤异质性. 土壤学报, 2008, 45(6): 1055-1062.
- [43] 张忠华, 胡刚, 倪健. 茂兰喀斯特森林群落的种间分离特征. 生态学报, 2010, 30(9): 2235-2245.
- [44] Angeler D G. Revealing a conservation challenge through partitioned long-term beta diversity: increasing turnover and decreasing nestedness of boreal lake metacommunities. *Diversity and Distributions*, 2013, 19(7): 772-781.
- [45] Legendre P. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(11): 1324-1334.