

DOI: 10.13332/j.1000-1522.20170466

地形部位对贵州茂兰喀斯特森林群落结构及物种多样性的影响

秦随涛 龙翠玲 吴邦利

(贵州师范大学地理与环境科学学院, 贵州 贵阳 550001)

摘要:【目的】地形是导致植物群落结构异质性的重要因素,了解茂兰喀斯特森林木本植物群落结构及物种多样性的地形差异,对揭示喀斯特森林的物种维持机制具有重要意义。【方法】根据群落调查法进行样地调查,分析植物群落结构。采用 Margalef 丰富度指数(D)、Pielou 均匀度指数(J)、Simpson 优势度指数(M)和 Shannon-Wiener 多样性指数(H)等多样性指标研究3种地形部位(槽谷、坡地、漏斗)群落乔木层和灌木层的物种多样性。【结果】(1)在研究区内,槽谷森林共有木本植物81种,隶属39科63属;漏斗森林木本植物共有80种,隶属39科61属;坡地森林木本植物共有69种,隶属35科58属。槽谷森林的物种区系组成最复杂,其次是漏斗森林,坡地森林的物种区系组成最简单。3种地形部位的优势种主要是樟科、蔷薇科、漆树科和山茱萸科植物等。30个样地的PCA排序结果反映了群落类型与环境梯度之间的关系,影响群落物种组成差异的主要环境因子为光照、水分和土壤。(2)3种地形部位群落乔木层中轮叶木姜子的重要值最大,是群落的优势种,青冈栎、四照花和翅荚香槐的重要值低于轮叶木姜子,是群落乔木层的亚优势种,皱叶海桐是灌木层的优势种。(3)3种地形部位木本植物生活型以中高位芽和小高位芽植物为主,大高位芽植物最少。坡地森林以小高位芽植物占优势,而漏斗和槽谷森林以中高位芽植物为主。(4)3种地形部位乔木层物种多样性指数为槽谷>漏斗>坡地,但灌木层物种多样性指数则表现为槽谷>坡地>漏斗。【结论】在3种地形中,槽谷森林的物种区系组成最复杂,物种多样性最丰富,群落优势种为轮叶木姜子和皱叶海桐,木本植物生活型以中高位芽和小高位芽植物为主,光照、水分和土壤条件是影响不同地形群落分布格局的主要环境因子。

关键词:木本植物;群落结构;物种多样性;喀斯特森林;茂兰

中图分类号:S718.54⁺2 **文献标志码:**A **文章编号:**1000-1522(2018)07-0018-09

引文格式:秦随涛,龙翠玲,吴邦利.地形部位对贵州茂兰喀斯特森林群落结构及物种多样性的影响[J].北京林业大学学报,2018,40(7):18-26. Qin Suitao, Long Cuiling, Wu Bangli. Effects of topographic sites on the community structure and species diversity of karst forest in Maolan, Guizhou Province of southwestern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2018, 40(7): 18-26.

Effects of topographic sites on the community structure and species diversity of karst forest in Maolan, Guizhou Province of southwestern China

Qin Suitao Long Cuiling Wu Bangli

(School of Geography and Environmental Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, Guizhou, China)

Abstract: [Objective] Topography is an important factor leading to the heterogeneity of plant community structure. In order to know the difference of community structure and species diversity of woody plants in karst forest at different topographic sites, studies were carried out in woody plant communities of Maolan Natural Reserve, Guizhou Province of southwestern China. Studies about

收稿日期:2017-12-25 修回日期:2018-03-20

基金项目:国家自然科学基金项目(31660107),贵州省自然科学基金项目[黔科合J字(2012)2280号]。

第一作者:秦随涛。主要研究方向:环境生态学。Email:1764993215@qq.com 地址:550001 贵州省贵阳市宝山北路180号贵州师范大学地理与环境科学学院。

责任作者:龙翠玲,博士,教授。主要研究方向:森林生态学。Email:longcuiling898@163.com 地址:同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

topographic difference of community structure and species diversity of Maolan karst forest had great significance to reveal the mechanism of species maintenance in karst forest. [Method] Community survey method was used to analyse plant community structure. The species diversity of tree and shrub layers at different topography sites (funnel, hillside and valley) was analyzed using Margalef diversity index(D), Pielou evenness index(J), Simpson dominance index(M) and Shannon-Wiener diversity index(H). [Result] The results showed that: (1) There were 81 species of woody plants in valley forest and they belong to 39 families and 63 genera; there were 80 species of woody plants in funnel forest and they belong to 39 families and 61 genera; there were 69 species of woody plants in hillside forest and they belong to 35 families and 58 genera; in the research area, species floristic composition of valley forest was the most complex, that of funnel forest was the second and floristic composition of hillside forest was the simplest. The dominant species in three topography sites mainly belong to Lauraceae, Rosaceae, Anacardiaceae and Cornaceae plant. The PCA ordination results of 30 plots reflected the relationship between the community type and the environmental gradient, and the main environmental factors affecting the diversity of the species were light, water and soil. (2) The important value of *Litsea verticillata* was the highest in the tree layer and it was the dominant species of community. The important values of *Cyclobalanopsis glauca*, *Cornus japonica* var. *chinensis* and *Cladrastis platycarpa* were lower than that of *Litsea verticillata*, and they were the sub-dominant species of the arbor layer of the community. *Pittosporum crispulum* was the dominant species of shrub layer. (3) The main life form composition of woody plant at different topography sites was mesophanerophyte and microphanerophyte, and megaphanerophyte was the least. Microphanerophyte was the dominant life form in the hillside forest and mesophanerophyte was the dominant life form in funnel and valley forest. (4) Among three topography sites, species diversity indexes of the arbor layer were valley > funnel > hillside, but species diversity indexes of the shrub layer were valley > hillside > funnel. [Conclusion] Among three kinds of topographic sites, species floristic composition and species diversity of valley forest were the most complex and the most abundant, the dominant species were *Litsea verticillata* and *Pittosporum crispulum*, woody plant life forms were phanerophytes and microphanerophytes in valley forest. Light, moisture and soil are the main environmental factors affecting the community distribution pattern at different terrain sites.

Key words: woody plant; community structure; species diversity; karst forest; Maolan

植物群落是一定区域内不同植物在长期进化过程中与环境相互适应而逐渐形成的生态复合体,其包括了植物与植物之间以及植物与其他生物间的相互作用^[1]。植物群落的物种组成和结构特征是植物群落生态学研究的基础,分布在群落不同空间中的物种功能各具特点,从而形成了不同的群落生态功能^[2]。植物群落的结构和外貌由群落生活型组成所决定,相同生活型或相似生态需求组成的层片能反映环境对群落的影响。在山地森林群落中,地形是影响植物群落时空异质性的的重要因素,木本植物分布特征、森林群落年龄及其空间格局等都与地形因子有重要联系^[3-4]。以往关于地形对植物群落的影响研究主要包括群落物种组成、结构特征、区系组成和物种多样性等方面^[5-8],有关研究成果可揭示群落物种组成特点、结构功能特征及物种与环境之间的关系,也能为植物群落物种多样性的保护提供重要参考。

茂兰喀斯特森林是一类特殊的亚热带森林生态系统,其与常态地貌上的森林植被相比,无论在生态环境、森林群落性质、群落外貌、区系组成,水平、垂直结构及演替更新动态,乃至系统内动物区系、种群发展及生态系统对环境的影响等方面都有显著不同^[9]。长期以来,对茂兰喀斯特森林的树种空间分布格局^[10]、凋落物动态^[11]、种间分离特征^[12]和林隙特征^[13]等方面的研究取得了丰富成果。茂兰喀斯特森林地形地貌复杂多样,地貌形态有落水洞、漏斗、洼地、槽谷、盲谷及盆地等,根据这些负向喀斯特个体地貌形态与喀斯特锥峰在空间上组合关系的差异,形成峰丛漏斗和峰丛洼地及峰林盆地等地貌组合类型,其中峰丛漏斗、峰丛洼地和槽谷等是保护区内分布极广的主要地貌类型^[14]。不同地貌类型环境条件差异较大,各植物种群在恶劣的环境中经过长期进化,其生理生态特性适应当地环境变化,形成独特的群落组成与外貌特征,从而具有明显的地域

特点。因此,为分析地形部位的差异对群落组成结构及物种多样性的影响,深入探讨茂兰喀斯特森林群落组成与物种多样性的地形格局。该文以茂兰喀斯特森林的木本植物为研究对象,研究坡地、槽谷和漏斗等典型地形部位群落物种区系组成、群落优势种、生活型组成及物种多样性等内容,为喀斯特森林生态系统的研究和茂兰喀斯特森林的保护提供参考依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

茂兰喀斯特森林自然保护区位于贵州省荔波县黔、桂交界处,其东、南面与广西省环江县毗邻,地理坐标为 $107^{\circ}52'10'' \sim 108^{\circ}05'40''E$, $25^{\circ}09'20'' \sim 25^{\circ}20'50''N$,总面积约 $20\,000\text{ hm}^2$,处于中亚热带贵州高原区范围内,属中亚热带季风湿润气候,雨量充沛。年平均温 $15.3\text{ }^{\circ}\text{C}$,气温年较差 $18.3\text{ }^{\circ}\text{C}$,生长期 315 d ,年降水量 $1\,752.5\text{ mm}$,集中分布于4—10月,年平均相对湿度 83% ,有利于林木生长发育。茂兰喀斯特森林土壤有机质、氮、磷、钾养分丰富,pH在 $7.1 \sim 7.4$,呈弱碱性,土壤质量好,但土层浅薄,土被不连续。植被类型主要为常绿落叶阔叶混交林。保护区内有维管束植物 148 科, 408 属, 801 种, 37 变种,约占贵州省维管束植物六分之一。保护区内是以青冈栎 (*Cyclobalanopsis glauca*)、椴木石楠 (*Photinia davidsoniae*)、狭叶润楠 (*Machilus rehderi*)、香叶树 (*Lindera communis*)、云贵鹅耳枥 (*Carpinus pubescens*)、翅荚香槐 (*Cladrastis platycarpa*)、朴树 (*Celtis tetrandra*)、皱叶海桐 (*Pittosporum crispulum*)、裂果卫矛 (*Euonymus dielsianus*) 等为优势种的常绿落叶阔叶混交林。

研究区域3种地形部位的生境特征如下。坡地:位于坡体中上部,林内岩石露头多,具大面积岩石崩塌碎块,土壤为黑色石灰土,总覆盖度 40% 。岩石裂隙发育,土层浅薄且不连续,土壤多分布于岩石缝隙,低凹处土层厚 $1 \sim 3\text{ cm}$,枯枝落叶层厚 $3 \sim 5\text{ cm}$,水分条件差,光照条件好。槽谷:下坡坡位,谷底平坦,林下岩石露头多,土壤为黑色石灰土,总覆盖度 60% 。岩石裂隙发育,土被不连续,有成片土壤分布,低凹处土层厚 $2 \sim 6\text{ cm}$,枯枝落叶层厚 $3 \sim 7\text{ cm}$ 。水分条件、光照条件适中。漏斗:林下岩石露头多,土壤为黑色石灰土,总覆盖度 85% 。岩石裂隙发育,土被不连续,有成片土壤分布,低凹处土层厚 $5 \sim 20\text{ cm}$,枯枝落叶层厚 $5 \sim 10\text{ cm}$,局部地段有积水现象,水分条件好,光照条件差^[15]。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置和调查方法

在茂兰自然保护区中选取坡地、槽谷、漏斗3种地形,以朱守谦等^[16]在保护区内进行的大量样地调查所确定的最小表现面积 900 m^2 作为依据,分别在3种地形部位选取典型地段设置 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 的不连续样地 10 个,共 30 个样地。记录每个样地的海拔高度、坡向、坡度、土壤类型、水分条件、光照条件等环境因子。采用常规的群落调查方法^[17],在每个样地中设置 16 个 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 的小样方,对样方内的乔木和灌木进行每木调查,记录乔、灌木的种名、个体数、树高、枝下高、胸径、冠幅等。

1.2.2 木本植物生活型划分

采用 Raunkiaer 对植物生活型的划分方法,统计各地形部位木本植物生活型的总数,计算各植物生活型物种占总种数的百分比,编制不同地形部位木本植物的生活型谱。

1.2.3 物种重要值和多样性分析

采用生物群落多样性的测度方法计算乔木层和灌木层的重要值。计算公式如下:

重要值 (IV) = (相对多度 + 相对显著度 + 相对频度) / 3

群落物种多样性分析选取 Margalef 丰富度指数 (D)、Pielou 均匀度指数 (J)、Simpson 优势度指数 (M)、Shannon-Wiener 多样性指数 (H) 4 项指标评价多样性^[18]。计算公式如下:

Margalef 丰富度指数: $D = (S - 1) / \ln N$;

Pielou 均匀度指数: $J = - \sum P_i \ln P_i / \ln S$;

Simpson 优势度指数: $M = 1 - \sum P_i^2$;

Shannon-Wiener 多样性指数: $H =$

$-\left(\sum_{i=1}^s P_i \ln P_i \right) / \ln S$ 。

式中: S 为物种数目, N 为群落中所有物种个体数总和, P_i 为第 i 个物种的个体数与群落总个体数之比,即 $P_i = n_i / N$ 。

1.2.4 物种多度 PCA 排序

采用 Excel 2007 进行数据的录入、整理,建立物种多度矩阵;采用 CANOCO 4.5 软件对 30 个样地中各植物物种多度进行 PCA 排序分析。

2 结果与分析

2.1 群落的物种区系组成及 PCA 排序

由表 1 可知,3 种地形部位木本植物科、属、种的组成有差别。槽谷地形中,木本植物共有 81 种,隶属 39 科 63 属,优势科为樟科 (*Lauraceae*) (6 属 9

表1 3种地形部位木本植物科、属、种组成

Tab. 1 Composition of species, genera and families of woody plants at different topography sites

科名 Family name	槽谷 Valley		漏斗 Funnel		坡地 Hillside	
	属数	种数	属数	种数	属数	种数
	Genus number	Species number	Genus number	Species number	Genus number	Species number
樟科 Lauraceae	6	9	6	8	6	7
蔷薇科 Rosaceae	5	7	5	8	5	6
山茱萸科 Cornaceae	2	3	3	4	3	4
壳斗科 Fagaceae	2	3	2	2	2	4
漆树科 Anacardiaceae	3	4	3	3	2	2
大戟科 Euphorbiaceae	2	2	2	2	3	4
芸香科 Rutaceae	3	4	2	2	3	3
马鞭草科 Verbenaceae	3	3	2	2	3	3
金缕梅科 Hamamelidaceae	2	2	1	1	2	2
茜草科 Rubiaceae	2	2			1	1
苦木科 Simaroubaceae	2	2	1	2		
无患子科 Sapindaceae	2	2	2	2	2	2
五加科 Araliaceae	2	2	2	3	2	3
百合科 Liliaceae			1	1	1	1
鼠李科 Rhamnaceae	1	1	2	2	1	1
榆科 Ulmaceae	2	2	2	2	2	2
杜英科 Elaeocarpaceae			2	3		
红豆杉科 Taxaceae	1	1			1	1
桦木科 Betulaceae	1	1				
柿树科 Ebenaceae	1	2	1	2	1	2
槭树科 Aceraceae	1	4	1	6	1	2
榛科 Corylaceae	1	1	1	1	1	1
小檗科 Berberidaceae	1	1	1	1	1	1
卫矛科 Celastraceae	1	1	1	1	1	1
金丝桃科 Hypericaceae	1	1	1	1	1	1
梧桐科 Sterculiaceae	1	3	1	2	1	2
八角科 Illiciaceae	1	1				
杜鹃花科 Ericaceae			1	1		
海桐花科 Pittosporaceae	1	2	1	2	1	2
冬青科 Aquifoliaceae	1	2	1	2	1	1
蝶形花科 Papilionaceae	1	1	1	1	1	1
五福花科 Adoxaceae	1	2	1	2	1	1
马尾树科 Rhoipteleaceae	1	1				
桑科 Moraceae			1	1		
木兰科 Magnoliaceae	1	1				
木犀科 Oleaceae	1	1				
鞘柄木科 Toricelliaceae	1	1	1	1		
山矾科 Symplocaceae	1	1	1	1	1	1
胡桃科 Juglandaceae	1	1	1	1	1	1
忍冬科 Caprifoliaceae			1	1	1	1
荨麻科 Urticaceae	1	1	1	1	1	1
桃金娘科 Myrtaceae			1	1		
胡颓子科 Elaeagnaceae			1	1	1	1
茶茱萸科 Icacinaceae	1	1	1	1	1	1
山榄科 Sapotaceae	1	1	1	1	1	1
南天竹科 Nandinaceae	1	1	1	1	1	1
合计 Total	63	81	61	80	58	69

种)、蔷薇科 (Rosaceae) (5 属 7 种)、漆树科 (Anacardiaceae) (3 属 4 种)、芸香科 (Rutaceae) (3 属 4 种) 和马鞭草科 (Verbenaceae) (3 属 3 种); 漏斗地形中, 木本植物共有 80 种, 隶属 39 科 61 属, 优势科为樟科 (6 属 8 种)、蔷薇科 (5 属 8 种)、山茱萸科 (Cornaceae) (3 属 4 种) 和漆树科 (3 属 3 种); 坡地地形中, 木本植物共有 69 种, 隶属 35 科 58 属, 优势科为樟科 (6 属 7 种)、蔷薇科 (5 属 6 种)、山茱萸科 (3 属 4 种) 和大戟科 (Euphorbiaceae) (3 属 4 种)。3 种地形部位的植物总科数是 46 科, 在 3 种地形中均有分布的植物科数是 30 科, 占总科数的 65.2%。可见, 槽谷森林的物种区系组成最复杂, 其次是漏斗森林, 坡地森林的区系组成最简单。3 种地形部位的优势科植物是樟科、蔷薇科、漆树科、山茱萸科、芸香科、马鞭草科和大戟科等。

采用 PCA 对 3 种地形部位的 30 个样地进行排序, 并根据 2 个排序轴作出 PCA 二维排序图 (图 1)。经计算, 全部 4 个轴的特征值分别为 0.402、0.116、0.066、0.058, 4 个轴的解释变异量累计为 64.3% (表 2), 说明排序结果良好。排序图将坡

地 (1~10 号样地)、槽谷 (11~20 号样地)、漏斗 (21~30 号样地) 共 30 个样地分为 A、B、C 3 个生态区。3 个生态区在 PCA 二维排序图上分异明显, 坡地所设置的样地基本位于 A 区, 槽谷所设置的样地基本位于 B 区, 漏斗所设置的样地全位于 C 区, 结合野外调查资料, 同一地形中所设置样地在排序图中基本属于同一生态区, 说明排序比较合理。排序图中距离越近的样地其物种组成相似性越高, 因此, 槽谷和漏斗样地中物种组成、物种多度和生境特点的相似性较坡地样地高, 并且槽谷和漏斗地形中的物种组成更丰富, 物种多度更高。从排序轴来看, 第 1 轴反映各群落所在生境的光照梯度, 即第 1 排序轴从下到上, 依次为漏斗、槽谷和坡地, 光照条件由弱到强; 第 2 轴反映各群落所在生境的水分和土壤梯度, 即第 2 排序轴从左到右, 依次为坡地、槽谷、漏斗, 水分、土壤条件由差到好。不同群落在排序轴上的位置基本反映了其与环境因子的关系, 光照、水分和土壤决定了群落小生境的变化, 导致不同地形部位群落物种组成的梯度变化。

表 2 PCA 排序统计结果

Tab. 2 Summary statistics table for the four PCA ordination results

统计量 Statistics	第 1 轴 The first axis	第 2 轴 The second axis	第 3 轴 The third axis	第 4 轴 The fourth axis
特征值 Eigenvalue	0.402	0.116	0.066	0.058
解释变异量 (累计) Explained variance (accumulative total)	40.2	51.8	58.5	64.3

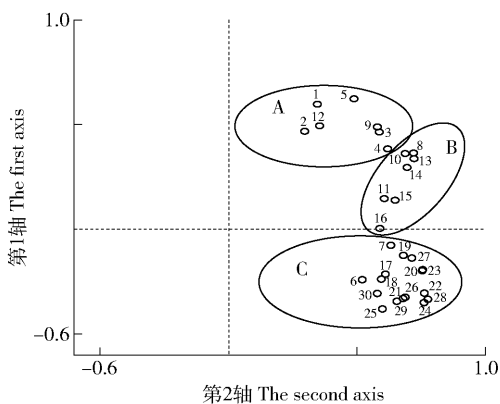


图 1 3 种地形部位 30 个样地物种多度的 PCA 排序图

Fig. 1 Principal component analysis in species richness of 30 plots at three different topography sites

2.2 群落木本植物优势种分析

由表 3 可知, 在乔木层中轮叶木姜子共有 519 株占据主导地位, 具有较大的相对多度、相对显著度和重要值, 分别为 16.56、42.84 和 21.16; 青冈栎株数较多, 相对显著度较大, 其重要值为 7.86, 位居第 2; 四照花 (*Cornus japonica* var. *chinensi*)、翅荚香槐的

重要值分别为 5.82 和 5.66, 在群落中也占据着重要位置。轮叶木姜子 (*Litsea verticillata*) 在群落乔木层中数量最多, 重要值最大, 是该群落的优势种; 青冈栎、四照花和翅荚香槐的重要值低于轮叶木姜子, 是群落乔木层的亚优势种。在灌木层中皱叶海桐共有 217 株, 其重要值为 19.34, 是灌木层的优势种; 裂果卫矛、革叶铁榄 (*Sinosideroxylon wightianum*) 和南天竹 (*Nandina domestica*) 在群落中的株数分别为 179 株、146 株和 175 株, 重要值分别为 11.83、10.80 和 10.69, 三者数量在群落中的数量和重要值都较大, 是群落灌木层中的亚优势种。

2.3 木本植物生活型组成

由表 4 可知, 3 种地形部位木本植物生活型组成差异较大。坡地地形中, 小高位芽植物最多, 所占比例为 43.5%; 矮高位芽植物次之, 所占比例为 31.9%; 中高位芽植物所占比例为 17.4%, 居第 3 位; 大高位芽植物最少, 所占比例为 7.2%。槽谷地形中, 中高位芽植物最多, 所占比例为 38.3%; 小高位芽植物次之, 所占比例为 25.9%; 矮高位芽植物

表3 群落乔灌木物种重要值

Tab. 3 Importance values of species in tree and shrub layers of the community

层次 Layer	物种 Species	株数 Plant number	RA/%	RP/%	RF/%	IV/%
乔木层 Tree layer	轮叶木姜子 <i>Litsea verticillata</i>	519	16.56	42.84	4.09	21.16
	青冈栎 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	155	4.94	14.90	3.75	7.86
	四照花 <i>Cornus japonica</i> var. <i>chinensis</i>	205	6.54	7.68	3.24	5.82
	翅荚香槐 <i>Cladrastis platycarpa</i>	157	5.01	7.72	4.26	5.66
	狭叶润楠 <i>Machilus rehderi</i>	255	8.13	2.14	4.43	4.90
	巴东荚蒾 <i>Viburnum henryi</i>	129	4.11	3.66	3.24	3.67
	香港四照花 <i>Dendrobenthamia hongkongensis</i>	97	3.09	4.17	2.90	3.39
	香叶树 <i>Lindera communis</i>	137	4.37	0.66	3.92	2.98
	圆叶乌桕 <i>Sapium rotundifolium</i>	81	2.58	1.72	3.07	2.46
	齿叶黄皮 <i>Clausena dunniana</i>	95	3.03	0.35	3.92	2.43
	黄梨木 <i>Boniodendron minus</i>	98	3.13	1.18	2.90	2.40
	柿树 <i>Diospyros kaki</i>	83	2.65	0.48	3.92	2.35
	梓叶槭 <i>Acer catalpifolium</i>	92	2.93	0.49	3.58	2.33
	云贵鹅耳枥 <i>Carpinus pubescens</i>	83	2.65	0.93	3.24	2.27
	桂皮 <i>Cinnamomum wilsonii</i>	107	3.41	0.15	3.07	2.21
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	98	3.13	0.41	3.07	2.20	
灌木层 Shrub layer	皱叶海桐 <i>Pittosporum crispulum</i>	217	15.51	33.21	9.30	19.34
	裂果卫矛 <i>Euonymus dielsianus</i>	179	12.79	14.96	7.75	11.83
	革叶铁榄 <i>Sinosideroxylon wightianum</i>	146	10.44	13.04	8.91	10.80
	南天竹 <i>Nandina domestica</i>	175	12.51	11.03	8.53	10.69
	湖北十大功劳 <i>Mahonia fortunei</i>	76	5.43	9.46	8.14	7.68
	石岩枫 <i>Mallotus repandus</i>	116	8.29	3.40	10.85	7.51
	球核荚蒾 <i>Viburnum propinquum</i>	54	3.86	10.55	4.65	6.35
	异叶梁王茶 <i>Nothopanax davidii</i>	147	10.51	0.08	3.10	4.56
	长梗罗伞 <i>Brassaiopsis glomerulata</i>	34	2.43	1.43	3.49	2.45
	中华蚊母树 <i>Distylium chinense</i>	44	3.15	0.03	3.88	2.35
	胡颓子 <i>Elaeagnus retrostyla</i>	35	2.50	0.05	5.43	2.66
	粗丝木 <i>Gomphandra tetrandra</i>	35	2.50	0.07	4.65	2.41
	苦木 <i>Picrasma quassioides</i>	34	2.43	0.01	4.26	2.23
	六月雪 <i>Serissa japonica</i>	33	2.36	0.01	1.55	1.31
	吴茱萸 <i>Evodia rutaecarpa</i>	11	0.08	0.01	3.49	1.19
小叶冬青 <i>Ilex ficoidea</i>	14	1.00	0.01	1.94	0.98	

注:RA 代表相对多度;RP 代表相对显著度;RF 代表相对频度;IV 代表重要值。Notes:RA, relative abundance;RP, relative prominence;RF, relative frequency;IV, importance value.

所占比例 19.8%,居第3位;大高位芽植物最少,所占比例为 16.0%。漏斗地形中,中高位芽植物最多,所占比例为 36.3%;大高位芽植物次之,比例为 32.5%;小高位芽植物所占比例为 18.7%,居第3位;矮高位芽植物最少,所占比例为 12.5%。可见,3种地形部位木本植物生活型主要为中高位芽植物(31.3%)和小高位芽植物(28.7%),矮高位芽植物

次之(20.9%),大高位芽植物最少(19.1%)。坡地森林以小高位芽植物占优势,而漏斗和槽谷森林以中高位芽植物为主。

2.4 木本植物物种多样性分析

3种不同地形条件的物种多样性指数存在差异(表5),在乔木层中,槽谷的物种数最多,为60种,漏斗和坡地分别为49和40种;槽谷的 Margalef 指

数(8.605 0)大于漏斗(6.786 9)和坡地(5.640 9);多样性指数 H 和均匀度指数 J 与 Margalef 指数呈相同的变化趋势,即槽谷 > 漏斗 > 坡地。在灌木层中,槽谷物种数最多,为 35 种,高于坡地(34 种)和漏斗(26 种)的物种数;槽谷的 Margalef 指数为 5.494 3,坡地和漏斗分别为 5.142 8 和 3.821 2;多样性指数

H 和均匀度指数 J 均为槽谷 > 坡地 > 漏斗,乔木层和灌木层的优势度指数 M 与均匀度指数 J 的变化趋势相反。由以上分析得知,3 种地形部位乔木层物种多样性指数为槽谷 > 漏斗 > 坡地,但灌木层物种多样性指数则表现为槽谷 > 坡地 > 漏斗。

表 4 3 种地形部位木本植物生活型组成

Tab. 4 Life form composition of woody plants at different topography sites

生活型组成 Life form composition	坡地 Hillside		槽谷 Valley		漏斗 Funnel	
	种数	占比	种数	占比	种数	占比
	Number of species	Percentage/%	Species number	Percentage/%	Species number	Percentage/%
大高位芽植物 Megaphanerophyte	5	7.2	13	16.0	26	32.5
中高位芽植物 Mesophanerophyte	12	17.4	31	38.3	29	36.3
小高位芽植物 Microphanerophyte	30	43.5	21	25.9	15	18.7
矮高位芽植物 Nanophanerophyte	22	31.9	16	19.8	10	12.5
合计 Total	69	100	81	100	80	100

表 5 3 个地形部位乔灌层物种多样性指数

Tab. 5 Species diversity indexes in tree and shrub layers of the community at three different topography sites

	乔木层 Tree layer					灌木层 Shrub layer				
	S	D	J	M	H	S	D	J	M	H
漏斗 Funnel	49	6.786 9	0.827 0	0.175 0	3.050 6	26	3.821 2	0.726 6	0.273 6	2.467 9
槽谷 Valley	60	8.605 0	0.836 3	0.163 7	3.424 1	35	5.494 3	0.757 5	0.242 5	2.637 2
坡地 Hillside	40	5.640 9	0.690 1	0.304 1	2.685 8	34	5.142 8	0.741 8	0.258 2	2.562 3

注: S , 总物种数; D , Margalef 丰富度指数; J , 均匀度指数 Pielou 指数; M , Simpson 优势度指数; H , Shannon-Wiener 多样性指数。Notes: S , total species number; D , Margalef richness index; J , Pielou evenness index; M , Simpson dominance index; H , Shannon-Wiener diversity index.

3 讨 论

植物群落是长期生长在某一区域内的植物与环境相互适应的产物^[19]。茂兰喀斯特森林处于中亚热带地区,其群落物种组成、植物生活型、物种多样性等都受到了该区域环境的影响,从而具有喀斯特森林复杂生境特征的烙印。调查发现,茂兰不同地形部位喀斯特森林木本植物物种组成丰富,坡地地形中,木本植物共有 69 种,隶属 35 科 58 属;槽谷地形中,木本植物共有 81 种,隶属 39 科 63 属;漏斗地形中,木本植物共有 80 种,隶属 39 科 61 属,樟科和蔷薇科是 3 种地形部位的优势科。由于环境条件的差异,3 种地形部位木本植物生活型组成差别也较大。在坡地中,小高位芽和矮高位芽植物最多,大高位芽植物最少;槽谷中,中高位芽植物最多,大高位芽植物最少;漏斗中,中高位芽和大高位芽植物最多,矮高位芽植物最少。导致 3 种地形部位木本植物生活型构成差异的原因是:坡地地势较陡,岩石裸露率高,土层浅薄,缺水少肥,相对于漏斗和槽谷生

境来说,坡地生态环境最为严酷,限制了林木的生长发育,林木矮小,因而坡地森林以小高位芽植物占优势。在漏斗等负地形中,土层较厚,并堆积了大量的枯枝落叶,水肥条件好,林木长势旺盛,树体高大,因此漏斗森林以中高位芽和大高位芽植物占优势。槽谷的生态环境条件介于坡地和漏斗之间,槽谷森林以中高位芽植物为主。朱守谦等^[20]对茂兰喀斯特森林群落特征的研究表明:茂兰森林群落植物的生活型谱以中高位芽植物和小高位芽植物为主,矮高位芽植物次之,大高位芽植物最少,本研究结果与此结论基本一致。总而言之,影响群落植物生活型谱的组成因素是复杂的,通常包括群落所在地的纬度、海拔高度、水热条件或地形条件等因子^[21]。茂兰喀斯特森林植物生活型组成是该地区中亚热带季风湿润气候特点与该区域地貌类型、土壤条件、环境资源状况等因素共同作用的结果。

复杂的地形地貌类型与气候条件的结合推动了喀斯特区域生态系统多样性的形成,加上喀斯特生境的高度异质性是喀斯特森林物种多样性维持的基

础。在相同气候带内,与非喀斯特区森林相比,喀斯特森林生态系统可以承载更高的生物多样性^[22]。物种多样性分析结果表明:茂兰喀斯特森林3种地形部位群落中乔木层的物种数为149,灌木层为95,物种多样性指数呈现乔木层>灌木层的特征。其原因可能是茂兰喀斯特森林原生性强,乔木层的存在,使灌木层获得的光照不足,限制了灌木的生长;同时,茂兰喀斯特森林中岩石裸露率高,地表破碎化严重,木本植物多在石沟、石缝、土面等多种小生境随机分布,环境资源的稀缺加剧了乔木层与灌木层之间的竞争,光照和养分等条件限制了灌木层物种的生长,因而其物种多样性指数小于乔木层。从地形条件来看,乔木层物种多样性指数呈槽谷>漏斗>坡地的趋势,出现这种趋势的原因是槽谷地势平缓,水分、土壤养分和光照条件都较好,较适宜植物生长,因而物种最为丰富。坡地地势陡峭,虽光照条件优越,但是水土流失最为严重,水分条件差,不适宜植物生长,因此乔木物种数最少。灌木层物种多样性指数呈现槽谷>坡地>漏斗的趋势。由于漏斗中林分郁闭度高,光照严重不足,因此除了乔木层外,林下很少有灌木能够生存,因此漏斗中灌木种类最少。

茂兰喀斯特森林生境条件复杂且严酷,不同地形部位环境条件差异较大,但都表现出土被不连续、土壤浅薄且保水能力差、水分渗透性强等特点,因此木本植物生长缓慢,一旦受到干扰后很难恢复。林内群落主要组成树种多为喜钙、耐旱、石生的树种,具有极强的环境适应能力和生存力。喀斯特森林优势乔木种群如翅荚香槐、青冈栎等都具有较强的耐干旱能力^[23]。群落在自然演替中,其郁闭度逐渐增加,林内光照减弱,乔木和灌木之间的竞争加剧,幼苗的死亡率增加;当林中出现林隙时,光照增加,乔灌木幼苗开始迅速生长。因此,针对水土流失程度较严重的坡地地形,可以选择种植翅荚香槐、青冈栎等耐干旱能力较强的树种,减少水土流失;同时针对槽谷和漏斗地形中森林郁闭度大的特点,可以采取人工稀疏的方式扩大林隙,或适当进行透光伐,增加光照,促进乔灌幼苗的生长,实现林内树种更新。

参 考 文 献

- [1] 刘万德,臧润国,丁易. 海南岛霸王岭两种典型热带季雨林群落特征[J]. 生态学报,2009,29(7):3465-3476.
Liu W D, Zang R G, Ding Y. Community features of two types of typical tropical monsoon forests in Bawangling Nature Reserve, Hainan Island[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3465-3476.
- [2] 沈燕,罗江平,王旭,等. 湖南莽山华南五针松群落特征[J]. 中南林业科技大学学报,2016,36(2):1-7,24.

- Shen Y, Luo J P, Wang X, et al. Characteristics of *Pinus kwangtungensis* community at Mangshan, Hunan Province [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2016, 36(2): 1-7, 24.
- [3] 沈泽昊,张新时,金义兴. 三峡大老岭地区主要木本植物分布的地形格局[J]. 植物生态学报,2000,24(5):581-589.
Shen Z H, Zhang X S, Jin Y X. An analysis of the topographical patterns of the chief woody species at Dalaoling Mountain in the Three Gorges Region [J]. Acta Phytocologica Sinica, 2000, 24(5): 581-589.
- [4] 胡志伟,沈泽昊,吕楠,等. 地形对森林群落年龄及其空间格局的影响[J]. 植物生态学报,2007,31(5):814-824.
Hu Z W, Shen Z H, Lü N, et al. Impacts of topography on the spatial pattern of the age of forest community[J]. Journal of Plant Ecology, 2007, 31(5): 814-824.
- [5] 霍萌萌,郭东罡,张婕,等. 灵空山油松-辽东栎林乔木树种群落学特征及空间分布格局[J]. 生态学报,2014,34(20):5925-5935.
Huo M M, Guo D G, Zhang J, et al. Tree community characteristics and spatial patterns of the forms *Pinus tabulaeformis*-*Quercus wutaishanica* in Lingkong Mountain [J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(20): 5925-5935.
- [6] 熊斌梅,汪正祥,田凯,等. 七姊妹山自然保护区黄杉林群落学特征[J]. 广西植物,2017,37(4):434-441.
Xiong B M, Wang Z X, Tian K, et al. Coenological characteristics of *Pseudotsuga sinensis* forests in Qizimei Mountains Nature Reserve [J]. Guihaia, 2017, 37(4): 434-441.
- [7] 李大东,董廷发,陈坚,等. 四川米仓山自然保护区台湾水青冈群落学特征及多样性研究[J]. 西北植物学报,2016,36(1):174-182.
Li D D, Dong T F, Chen J, et al. Characteristics of *Fagus hayatae* community and species diversity in Micangshan Nature Reserve, Sichuan [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2016, 36(1): 174-182.
- [8] 张志祥,刘鹏,刘春生,等. 浙江九龙山南方铁杉(*Tsuga tchekiangensis*)群落结构及优势种群更新类型[J]. 生态学报,2008,28(9):4547-4558.
Zhang Z X, Liu P, Liu C S, et al. The structure characteristics and dominant population regeneration types of *Tsuga tchekiangensis* communities in the Jiulongshan National Natural Reserve of Zhejiang Province [J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(9): 4547-4558.
- [9] 周政贤. 茂兰喀斯特森林科学考察综合报告[C] // 周政贤. 茂兰喀斯特森林科学考察集. 贵阳:贵州人民出版社,1987:1-23.
Zhou Z X. A comprehensive report on the survey of Maolan karst forest [C] // Zhou Z X. Scientific survey of the Maolan karst forest. Guiyang: Guizhou People's Publishing House, 1987: 1-23.
- [10] 张忠华,胡刚,倪健. 茂兰喀斯特常绿阔叶混交林树种的空间分布格局及其分形特征[J]. 生态学报,2015,35(24):8221-8230.
Zhang Z H, Hu G, Ni J. Spatial distribution patterns and their

- fractal properties for trees in a subtropical mixed evergreen-deciduous broad-leaved karst forest in Maolan, southwestern China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(24): 8221-8230.
- [11] 俞国松,王世杰,容丽,等. 茂兰喀斯特森林主要演替群落的凋落物动态[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(10): 1019-1028.
Yu G S, Wang S J, Rong L, et al. Litter dynamics of major successional communities in Maolan karst forest of China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(10): 1019-1028.
- [12] 张忠华,胡刚,倪健. 茂兰喀斯特森林群落的种间分离特征[J]. *生态学报*, 2010, 30(9): 2235-2245.
Zhang Z H, Hu G, Ni J. Interspecific segregation of old-growth karst forests in Maolan, southwest China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(9): 2235-2245.
- [13] 龙翠玲,余世孝,魏鲁明,等. 茂兰喀斯特森林干扰状况与林隙特征[J]. *林业科学*, 2005, 41(4): 13-19.
Long C L, Yu S X, Wei L M, et al. Disturbance regimes and the characteristics of gaps in Maolan karst forest, Guizhou Province [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 41(4): 13-19.
- [14] 李兴中,李双岱. 茂兰喀斯特森林区地貌景观[C] // 周政贤. 茂兰喀斯特森林科学考察集. 贵阳: 贵州人民出版社, 1987: 42-73.
Li X Z, Li S D. The geomorphologic landscape of the Maolan karst forest [C] // Zhou Z X. Scientific survey of the Maolan karst forest. Guiyang: Guizhou People's Publishing House, 1987: 42-73.
- [15] 郑振宇,龙翠玲. 茂兰喀斯特森林不同地形部位木本植物种间联结性分析[J]. *林业资源管理*, 2014(4): 78-84, 91.
Zheng Z Y, Long C L. Interspecific association of woody plant species at different topography sites in Maolan karst forest [J]. *Forest Resources Management*, 2014(4): 78-84, 91.
- [16] 朱守谦,魏鲁明. 茂兰喀斯特森林群落结构研究[C] // 朱守谦. 喀斯特森林生态研究(1). 贵阳: 贵州科技出版社, 1993: 12-21.
Zhu S Q, Wei L M. Studies on structure of Maolan karst forest communities [C] // Zhu S Q. Ecological research on karst forest (I). Guiyang: Guizhou Publishing House of Science and Technology, 1993: 12-21.
- [17] 杨允菲,祝廷成. 植物生态学 [M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社, 2011: 29-31.
Yang Y F, Zhu T C. *Plant ecology* [M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press, 2011: 29-31.
- [18] 马克平. 生物群落多样性的测度方法 I: α 多样性的测度方法(上) [J]. *生物多样性*, 1994, 2(3): 162-168.
Ma K P. Biological diversity measure (I): α diversity measure method [J]. *Biodiversity Science*, 1994, 2(3): 162-168.
- [19] 项小燕,吴甘霖,段仁燕,等. 大别山五针松种群结构及动态研究[J]. *长江流域资源与环境*, 2016, 25(1): 55-62.
Xiang X Y, Wu G L, Duan R Y, et al. Studies on population structure and dynamics of *Pinus dabeshanensis* [J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2016, 25(1): 55-62.
- [20] 朱守谦,魏鲁明. 茂兰喀斯特森林的群落学特点[C] // 朱守谦. 喀斯特森林生态研究(1). 贵阳: 贵州科技出版社, 1993: 1-11.
Zhu S Q, Wei L M. Phytocoenological character of Maolan karst forest [C] // Zhu S Q. Ecological research on karst forest (I). Guiyang: Guizhou Publishing House of Science and Technology, 1993: 1-11.
- [21] 江洪. 东灵山植物群落生活型谱的比较研究[J]. *植物学报*, 1994, 36(11): 884-894.
Jiang H. Study on life-form spectrum of plant community in Dongling Mountain [J]. *Acta Botanica Sinica*, 1994, 36(11): 884-894.
- [22] Xiang W S, Ding T, Lu S H, et al. A comparison of tree species diversity in two subtropical forests, Guangxi, Southwest China [J]. *Journal of Resources and Ecology*, 2015, 6(4): 208-216.
- [23] 韩玉杰,徐志防,叶万辉,等. 不同类型喀斯特植物的荧光特征及抗旱性比较[J]. *广西植物*, 2007, 27(6): 918-922.
Han Y J, Xu Z F, Ye W H, et al. Characteristics of chlorophyll fluorescence and comparison of drought resistance among different species of karst plants [J]. *Guihaia*, 2007, 27(6): 918-922.

(责任编辑 赵 勃
责任编辑委 臧润国)