

不同地形部位喀斯特森林物种多样性的比较研究 ——以贵州茂兰自然保护区为例*

龙翠玲

(贵州师范大学地理与生物科学学院, 贵州 贵阳 550001)

摘要 选择茂兰国家级喀斯特森林自然保护区为研究对象,对区内不同地形部位的植被进行群落学调查,分析了不同地形部位的植物物种多样性特征,并对喀斯特森林物种多样性维持机制进行探讨。结果表明(1)槽谷森林的物种数 S 、丰富度指数 $R1$ 及物种多样性指数 H' 最大,分别为 76、4.477 和 5.102;其次为漏斗森林,分别为 68、4.059 和 5.024;坡地森林的最小,分别为 64、3.110 和 4.886。漏斗森林的均匀度指数 J 最大,为 0.825,其次为槽谷森林,为 0.816;坡地的相对较小,为 0.814。生态优势度指数 λ 与均匀度指数相反。(2)三种地形部位喀斯特森林均以灌木的物种丰富度和多样性指数最大,其次为草本和藤本植物,乔木的最小。(3)多样性指数随地形部位的变异程度草本植物和灌木物种大于乔木和藤本植物物种。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。

关键词 地形部位;喀斯特森林;物种多样性;茂兰

中图分类号 S718.54 文献标识码 A

0 前言

喀斯特森林生态系统环境特殊,蕴藏着丰富的生物多样性,群落结构动态及物种多样性维持机制的研究是喀斯特森林生态研究的重要内容之一。喀斯特区地形地貌复杂,生境差异明显,使喀斯特植被在物种组成上十分丰富,群落内部存在着极为复杂的相互联系,群落的种类及其数量、空间结构、功能和动态等方面表现出明显的差异。随着人类活动的加剧,喀斯特石山地区石漠化、生态脆弱、水土流失等生态环境恶化的问题越来越严重,在很大的程度上影响区域经济的可持续发展。因此,对退化喀斯特生态环境的重建治理及物种多样性格局的研究具有重要的现实意义。前人对亚热带常绿阔叶林的物种多样性进行大量研究^[1~7],但对南方喀斯特森林物种多样性特征及地形格局的研究较少,对喀斯特区生态环境的高度异质性与物种多样性维持机制的关系知之甚少。本文以茂兰自然保护

区三种主要地形部位的喀斯特森林为研究对象,通过样方调查,分析它们在物种和群落水平上植物多样性各个方面的变化规律,以揭示其独特性,为我国南方退化喀斯特森林生态系统的修复、生物多样性保护、自然保护区的建设提供科学依据。

1 研究区概况

茂兰喀斯特林区位于贵州省南部荔波县境内(15°09'~25°20'N,107°52'~108°05'E)。茂兰国家级自然保护区保存着世界同纬度地区少有的原生性喀斯特森林^[8],为我们研究喀斯特森林群落学特征及物种多样性维持机制提供了理想的场所。区内为典型的喀斯特峰丛地貌,最高海拔 1 078.6 m,最低海拔 430 m,平均海拔 800 m 以上。成土母岩以中下石炭纪白云岩及石灰岩为主。属亚热带季风湿润气候,年均温 15.3℃,≥10℃积温 5 727.9℃,年均降雨量 1 320.5

* 基金项目:贵州省教育厅自然科学基金资助项目(2001028)、贵州师范大学博士基金资助

作者简介:龙翠玲(1973-),女,博士,从事植被生态学及生物多样性保护等方面的研究。电话:13595078295,E-mail:longcuiling898@163.com

mm,全年平均相对湿度83%。土壤以黑色石灰土为主,土层浅薄,地面岩石裸露,pH=7.5~8.0,有机质和全氮含量特别丰富。

具体调查区域在保护区核心区区内进行,分别在槽谷、坡地、漏斗三种主要地形部位设置样地,三种地形部位群落的基本情况如下:

1.1 槽谷样地

下坡坡位,谷底平坦,林下岩石露头多,土壤为黑色石灰土,pH=7.0~7.4,总覆盖度90%。林分分为乔木、灌木、草本三个层次。乔木层分布不均匀,稀疏地段覆盖度为60%,密集地段为95%,分两个亚层:第一亚层平均高20 m,最高25 m,树种主要有椴木石楠(*Photinia davidsoniae*)、掌叶木(*Handeliadendron bodinieri*)、荔波鹅耳枥(*Carpinus lipoensis*)、光叶榉(*Zelkova serata*)、楠木(*Phoebe* spp.)等。第二亚层均高12 m,树种主要有杨梅叶蚊母树(*Distylium myricoides*)、角叶槭(*Acer sycopseoides*)等。草本植物有天门冬(*Asparagus cochinchinensis*)、柳叶蕨(*Cyrtogonellum fraxinellum*)等植物。岩石裂隙发育,小生境有石沟、石面、石洞、石缝等,土层厚2~6 cm,其上覆盖有3~7 cm的枯枝落叶层。

1.2 漏斗样地

林下岩石露头多,土壤为黑色石灰土,pH=7.1~7.5,总覆盖度95%。林分垂直结构复杂,乔木层明显分为两个亚层:第一亚层平均高25 m,最高35 m,主要组成树种有樟叶槭(*Acer cinnamomifolium*)、黄梨木(*Boniodendron minus*)、青冈栎(*Quercus glauca*)、翅荚香槐(*Cladrastis platycarpa*)、小叶栎树(*Koelreuteria minor*)等,盖度为80%以上。第二亚层高12 m左右,盖度70%,主要有圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*)、朴树(*Celtis sinensis*)、齿叶黄皮(*Clausena dunniana*)、香叶树(*Lindera communis*)等;草本地被层有庐山楼梯草(*Elatostema stewardii*)、翠云草(*Selaginella uncinata*)等。林内藤本植物十分丰富,幼苗、幼树少。岩石裸露率达90%以上,裂隙发育,形成石沟、石面、石洞、石缝等小生境类型,植被沿裂隙生长,土被不连续,低凹处土层厚5~20 cm,覆盖有5~10 cm的枯枝落叶层,局部地段有积水现象。

1.3 坡地样地

位于坡体中上部,坡向东,坡度45°。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,pH=7.4,总覆盖度70%。林分垂直结构简单,高7~12 m,主要树种有光叶海桐(*Pittosporum glabratum*)、圆果化香(*Platycarya longipes*)、石岩枫

(*Mallotus repandus*)等;灌木层主要有湖北十大功劳(*Mahonia confusa*)、南天竹(*Nandina domestica*)、珊瑚树(*Aucuba* spp.)、球核荚蒾(*Viburnum propinquum*)等,贵州悬竹(*Ampelocalamus calcareus*)、黔竹(*Dendrocalamus tsiangii*)等较丰富;草本地被层有苔藓(*Bryophyta* spp.)、石苇(*Pyrrosia lingua*)、苔草(*Carex* sp.)等。草本和藤本植物不发达,灌木较丰富。岩石裸露率达80%,土层浅薄,低凹处土层厚1~3 cm,枯枝落叶层厚3~5 cm。

2 研究方法

在槽谷、坡地、漏斗三种地形部位设置样地,根据不同的地形情况设置10 m×10 m的样方进行每木调查,记录样方中乔木、灌木的种类、个体数、高度、胸径或基径和冠幅。在样地中随机设置5个1 m×1 m的小样方调查草本、乔灌幼苗的种类、个体数和盖度等内容。以朱守谦等对茂兰喀斯特森林进行大量样地调查所确定的最小表现面积为900 m²[9,10]作为依据,本调查中的三种地形部位样地调查面积分别定为1 000 m²。物种多样性测度指标为:

(1) Margalef 物种丰富度指数($R1$)^[11]。

$$R1 = (S - 1) / \log_2 N \quad (1)$$

式中, S 为物种数, N 为所有物种的个体数之和。

(2)annon-Wiener 指数(H')^[12]

$$H' = - \sum P_i \log_2 P_i \quad (2)$$

式中, $P_i = n_i / N_i$ 代表第*i*个物种的个体数 n_i 占所有个体总数 N_i 的比例, S 同(1)式。

(3) Pielou 均匀度指数(J)^[13]

$$J = H' / \log_2 S \quad (3)$$

式中, H' 同(2)式, S 同(1)式。

(4)生态优势度(λ)^[14]

$$\lambda = \sum n_i (n_i - 1) / N(N - 1) \quad (4)$$

式中, N, n_i 同(2)式, S 同(1)式。

3 结果与分析

3.1 不同地形部位喀斯特森林的物种多样性比较

不同地形部位喀斯特森林的多样性指标见表1。经方差分析检验,三种地形部位的物种多样性指数均存在明显差异($P < 0.05$)。由表1可知,三种地形部位喀斯特森林中,槽谷的物种数 S 、丰富度指数 $R1$ 及物种多样性指数 H' 最大,分别为76、4.477和5.102;其次为漏斗森林, $S, R1, H'$ 分别为68、4.059和5.024;

坡地森林的最小, S 、 $R1$ 、 H' 分别为 64、3.110 和 4.886。漏斗森林的均匀度指数 J 最大, 为 0.825, 其次为槽谷森林, 为 0.816, 坡地的相对较小, 为 0.814。生态优势度指数 λ 与均匀度指数相反, 坡地森林最大, 槽谷森林次之, 漏斗森林最小。其原因可能是坡地森林中有成片的贵州悬竹分布, 因而坡地森林中优势种突出, 每个物种的个体分布不均匀。由表 1 还可知, 槽谷森林多样性指数的平均变异系数为 0.739, 坡地森

林平均为 0.879, 漏斗森林平均为 0.731。可见, 因环境条件的差异, 同一地形部位喀斯特森林的多样性指数也存在较大差别, 多样性指数的平均变异系数均达 0.700 以上, 其中坡地森林的差异尤为突出。由于茂兰喀斯特森林地形地貌复杂, 生态环境丰富多样, 加上局部地段岩石崩塌现象时有发生, 生态环境更趋复杂化, 导致喀斯特森林中物种的种类、密度等差异显著。

表 1 不同地形部位喀斯特森林的物种多样性指数

Tab. 1 Species diversity indices in karst forest at different topography sites

地形	层次	物种多样性指数									
		S	SD	$R1$	SD	H'	SD	J	SD	λ	SD
槽谷	乔	19	3.764	1.990	0.417	2.567	0.340	0.767	0.166	0.220	0.031
	灌	18	4.062	2.608	0.466	3.231	0.679	0.863	0.217	0.193	0.027
	草	11	2.739	2.700	0.510	3.154	0.420	0.753	0.099	0.230	0.013
	藤	10	2.345	2.300	0.346	2.742	0.385	0.813	0.051	0.192	0.044
	总林分	76	12.76	4.477	1.518	5.102	1.274	0.816	0.101	0.173	0.035
坡地	乔	20	3.347	1.743	0.457	2.844	0.634	0.841	0.053	0.177	0.032
	灌	17	6.588	2.982	1.131	3.695	0.855	0.861	0.093	0.134	0.081
	草	13	3.079	2.344	0.897	2.673	0.712	0.600	0.107	0.349	0.118
	藤	10	3.578	1.800	0.505	2.342	0.587	0.836	0.099	0.180	0.088
	总林分	64	14.33	3.110	0.313	4.886	0.661	0.814	0.047	0.174	0.045
漏斗	乔	17	5.820	1.890	0.701	2.667	0.665	0.710	0.093	0.246	0.015
	灌	13	3.432	2.607	0.743	3.437	0.537	0.866	0.101	0.119	0.082
	草	12	3.937	2.659	0.552	2.965	0.808	0.650	0.153	0.251	0.064
	藤	8	2.121	2.000	0.501	2.539	0.350	0.842	0.137	0.215	0.018
	总林分	68	12.60	4.059	1.442	5.024	1.287	0.825	0.223	0.166	0.097

注:表中 SD 为标准差。

3.2 不同地形部位喀斯特森林各生长型的物种多样性比较

由表 1 和图 1 可知, 坡地森林各生长型的物种丰富度指数 $R1$ 的排列顺序为灌木 > 草本 > 藤本 > 乔木; 槽谷森林的排序为草本 > 灌木 > 藤本 > 乔木; 漏斗森林的排序为草本 > 灌木 > 藤本 > 乔木。槽谷森林各生长型的物种多样性指数 H' 的排列顺序为灌木 > 草本 > 藤本 > 乔木; 坡地森林为灌木 > 乔木 > 草本 > 藤本; 漏斗森林为灌木 > 草本 > 乔木 > 藤本。可见, 三种地形部位森林均以灌木的物种丰富度和多样性指

数最大, 其次为草本和藤本植物, 相对而言, 乔木的最小。槽谷森林的物种均匀度指数 J 由大到小为灌木、藤本、乔木和草本植物; 坡地森林的为灌木、乔木、藤本和草本植物; 漏斗森林为灌木、藤本、乔木和草本。槽谷森林各生长型的生态优势度 λ 由大到小为草本、乔木、灌木和藤本; 坡地森林为草本、藤本、乔木和灌木; 漏斗森林为草本、乔木、藤本和灌木。从均匀度指数的变化趋势来看, 三种地形部位森林仍以灌木为最大, 其次为藤本和乔木, 草本植物最小, 而生态优势度指数的变化与均匀度指数相反, 表现为以草本为最

大,灌木为最小。由以上分析得知,茂兰不同地形部位喀斯特森林生长型的物种丰富度指数 $R1$ 、物种多样性指数 H' 的变化趋势基本相同,大致表现为从灌木、草本、藤本和乔木递减的趋势,反映了不同地形部位森林不同生长型多样性的差异。各地形部位以灌木的均匀度指数最大,这是因为灌木层处于更新层,许多种类处于动态发展阶段,组织化水平低,优势成分不明显。草本植物的优势成分突出,因为在茂兰喀斯特森林中,草本植物大多数为蕨类植物和兰科植物,

因此优势成分明显。在漏斗和槽谷等负地形中草本和藤本植物较坡地森林发达,因此,漏斗和槽谷森林中的草本和藤本植物物种丰富度指数和多样性指数较坡地森林的高(图1 a, b),但坡地森林中草本植物的生态优势度较漏斗和槽谷两种地形部位的高(图1d),原因为坡地的生境条件较为干旱,土层浅薄,且不连续,多数草本植物以丛生的状态分布,因此草本植物个体数集中于少数种类,导致优势成分明显。

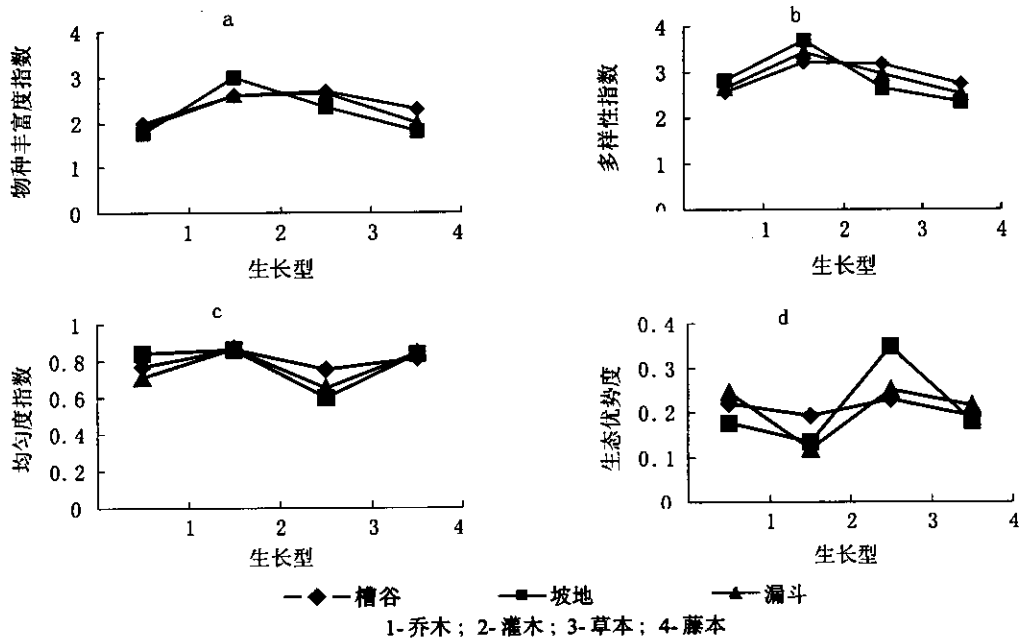


图1 不同地形部位喀斯特森林各生长型的物种多样性指数分布

Fig. 1 Species diversity distribution of growth forms in karst forest at different topography sites

3.3 不同生长型物种多样性的地形差异性分析

茂兰喀斯特森林不同地形部位生态环境差别很大,各物种对此环境的适应能力也不同,表现为各生长型的物种多样性指数随不同地形部位的变化幅度不一。由表2可知,不同地形部位各生长型物种丰富度指数的变异系数由大到小的顺序为灌木、乔木、草本和藤本植物;多样性指数的变异系数由大到小的顺序为草本、灌木、藤本和乔木;均匀度指数为草本、灌木、藤本和乔木;生态优势度由大到小为灌木、草本、藤本和乔木。相对而言,各地形部位森林灌木和草本植物的多样性指数在地形间的变异系数较大,表明茂兰喀斯特森林草本植物和灌木的多样性指数随地形部位的变异程度明显大于乔木和藤本植物,反映了生境条件对不同生长型物种多样性的影响。不同地形部位的生境或林下的小环境对灌木层和草本层的作用很大。如在生境条件优越或乔木覆盖度低的地段,林

表2 各生长型物种多样性指数的地形间变异

Tab. 2 Coefficient of variation of species diversity indices of growth forms among topography sites

物种多样性指数	乔木		灌木		草本		藤本	
	A	CV	A	CV	A	CV	A	CV
$R1$	1.874	28.0	2.732	28.6	2.568	24.1	2.033	22.2
H'	2.693	15.3	3.454	20.0	2.931	22.1	2.541	16.0
J	0.773	9.1	0.863	15.9	0.668	17.9	0.830	11.5
λ	0.214	27.7	0.149	57.2	0.277	47.5	0.196	42.5

注:表中A为平均值;CV为变异系数。

下大量灌木和草本植物种子萌发后幼苗幼树充分生长,因而灌木和草本的丰富度指数和多样性指数较

大;而在生境贫瘠或乔木覆盖度高的地段,灌木和草本的繁殖和生长均受到限制,因而丰富度和多样性指数均较低。茂兰喀斯特森林中槽谷、坡地、漏斗等地形部位的环境条件差异较大,导致灌木和草本的物种多样性指数随地形部位的变化差异明显,旁证了草本植物和灌木对地形环境的差异及林下微环境的改变更为敏感,成为茂兰喀斯特森林物种多样性维持的主要载体。

4 讨论

复杂多样的地貌条件和千差万别的气候条件是喀斯特区域生态系统多样性形成的主要动力^[15~21]。茂兰自然保护区内森林景观类型主要为漏斗森林、洼地森林及谷地森林。由于受人为干扰较小,都生长着茂密的森林。但由于地形、地貌差别较大,在漏斗森林漏斗底部太阳辐射较弱,且局部地段有积水现象,因此漏斗中所生长和繁殖的大多为耐阴性较强的植物,特别是草本和藤本植物繁多。喀斯特锥峰的平缓地带为坡地,虽受坡向和坡位等生态因子的影响,坡地的光照条件仍然是几种地形部位中最为优越的,但坡地地势陡峭,水土流失和水分渗漏性较强,水分条件较差,因而坡地上草本和藤本植物不发达,灌木和乔木种类相对较丰富。槽谷是三种地形部位中光照和水分条件均较理想的,表现为其草本和藤本植物较漏斗和坡地丰富多样(图1)。茂兰保护区的这种植物群落物种多样性的空间分布特征主要由于其气候、土壤、小生境差异及其相互配置的不同而引起。首先,保护区内喀斯特地貌十分发育,形态多样,有峰丛、漏斗、洼地、盲谷、落水洞、河谷等,呈现出峰峦叠障的喀斯特景观。其次,茂兰保护区喀斯特森林群落小生境丰富多样,既有湿度小、温度高、变幅大、风大、日照强烈的山脊生境,也有湿度大、温度低、变幅小、日照少、静风的负地形生境(如槽谷、洼地、漏斗等)和局部林下枯枝落叶较厚、岩溶裂隙水和枯枝落叶滞留水较多而形成临时性积水的森林滞留沼泽湿地生境;既有岩石裸露、气温变化剧烈的石牙、崩塌的大块岩石等干旱生境,也有土层相对深厚、土壤营养元素丰富、有机质含量高,气温变幅较小的石沟、石缝等肥沃生境^[17]。此外,由于重力的崩塌和堆积,一些布满崩塌岩块的地表下面还埋有土壤、形成多层次生态空间。总之,茂兰喀斯特森林以其独特的地貌形态及其组合类型,构成奇特的森林地貌景观,使森林小气候差别极大,加上林内生态环境时空尺度上的异质性及其石面、石沟、

石缝、土面等小生境类型组合的多样性和分布的随机性,为不同性质物种提供丰富多样的更新生态位,这是茂兰喀斯特森林物种资源丰富的基础,而茂兰喀斯特这种独特的物种多样性则是森林生态系统对岩溶作用响应并演化的结果。

致谢:野外调查中得到茂兰保护区管理局的大力支持;贵州师范大学地理与生物科学学院2000级毕业生韦峥嵘、刘欣、高兰和龙明鼎等参加野外调查,特此致谢!

参考文献

- [1] 洪伟,林成来,吴承祯,等.福建溪流流域常绿阔叶防护林物种多样性特征研究[J].生物多样性,1999,7(3):208-213.
- [2] 洪伟,吴承祯,林成来,等.福建龙栖山森林群落边缘效应的研究[J].林业科学,2000,36(2):33-38.
- [3] 吴承祯,洪伟,陈辉,等.万木林中亚热带常绿阔叶林物种多样性研究[J].福建林学院学报,1996,16(1):33-37.
- [4] 章寿林.闽北四种典型常绿阔叶林物种多样性比较[J].福建林学院学报,1997,17(增刊):70-73.
- [5] 贺金生,陈伟烈,李凌浩.中国中亚热带东部常绿阔叶林主要类型的群落多样性特征[J].植物生态学报,1998,22(4):303-311.
- [6] 彭少麟,王伯荪.广东亚热带森林群落物种多样性[J].生态科学,1983,(2):98-104.
- [7] 廖成章,洪伟,吴承祯,等.福建中亚热带常绿阔叶林物种多样性的空间格局[J].广西植物,2003,23(6):517-522.
- [8] 周政贤.茂兰喀斯特森林考察综合报告[C]//周政贤主编,茂兰喀斯特森林科学考察集.贵阳:贵州人民出版社,1987.1-23.
- [9] 朱守谦,杨世逸.茂兰喀斯特森林初析.周政贤主编,茂兰喀斯特森林科学考察集.贵阳:贵州人民出版社,1987.210-224.
- [10] 朱守谦,魏鲁明.茂兰喀斯特森林群落结构研究[C]//朱守谦主编,喀斯特森林生态研究(1).贵阳:贵州科技出版社,1993.12-21.
- [11] Margalef R. Information theory in ecology [J]. General System, 1957, 3: 37-71.
- [12] Shannon CE, Wiener W. The Mathematical Theory of Communication [M]. Urbana: University of Illinois Press, 1949.
- [13] Pielou EC. Ecological Diversity [M]. New York: Wiley, 1977.
- [14] Simpson EH. Measurement of diversity [J]. Nature, 1949, 163: 688.
- [15] 罗宜富.荔波小七孔岩溶植被的研究[J].中国岩溶,2004,23(1):25-29.
- [16] 苏维词.喀斯特区域生态系统多样性刍议[J].中国岩溶,1996,15(3):217-223.
- [17] 朱守谦,杨世逸.茂兰喀斯特森林初析[C]//周政贤主编,茂兰喀斯特森林科学考察集.贵阳:贵州人民出版社,1987.210-224.
- [18] 蓝美宁,蒋忠诚,邓艳,等.广西岩溶地区森林群落及其生态因子的比较研究[J].中国岩溶,2004,23(1):30-36.
- [19] Grubb PJ. The maintenance of species-riches in plant communi-

ties: the importance of the regeneration[J]. *Biological Review*, 1977, 52: 107-145.

[20] 龙翠玲, 余世孝, 熊志斌, 等. 茂兰喀斯特森林林隙植物多样性

与更新[J]. *生物多样性*, 2005, 13(1): 43-50.

[21] 周运超, 潘根兴. 茂兰森林生态系统对岩溶环境的适应与调节

[J]. *中国岩溶*, 2001, 20(1): 47-52.

Comparison of species diversity in karst forest among different topography sites —A case study in Maolan natural reserve, Guizhou province

LONG Cui-ling

(School of Geography and Life Science, Guizhou Normal University, Guiyang, Guizhou 550001, China)

Abstract: Maolan National Nature Reserve, a representative karst area with well-protected vegetation in subtropical area, was selected to study the species diversity in karst forest at different topography sites by investigation on the communities. The results showed that: (1) Species number (S), Margalef index ($R1$) and Shannon-wiener index (H') of karst forest in valley were the highest, they were 76, 4.477 and 5.102, respectively. The second was Funnel forest, S , $R1$ and H' were 68, 4.059 and 5.024, respectively. The diversity indices of hillside forest was the lowest, S , $R1$ and H' were 64, 3.110 and 4.886, respectively. The evenness index (J) in funnel forest was the highest (0.825), Valley forest was the second (0.816) and hillside forest (0.814) was the lowest. Ecologic index (λ) was reverse to J . (2) Species number and Shannon-wiener index of shrub were the highest among three topography sites, herb and liana were the second and arbor was lowest comparatively. Evenness index of shrub was the highest in all topography sites and the dominance species of herb was obvious. (3) Species diversity index of arbor and liana did not change much more significant than those of shrub and herb with change of topography sites. The great heterogeneity of karst habitat was the basic of species diversity maintenance in karst forest.

Key words: Topography sites; Karst forest; Species diversity; Maolan