

地形对喀斯特山地植物物种多样性及分布格局的影响

李芹, 容丽, 王敏

(贵州师范大学 地理与环境科学学院, 贵州 贵阳 550001)

摘要: [目的] 研究地形对喀斯特地区植物物种多样性与分布格局的影响, 为喀斯特区生态保护与维持提供科学依据。[方法] 利用方差分析、典范对应分析(CCA)研究贵州省施秉县喀斯特山地不同地形下乔木、灌木和草本植物物种多样性差异及地形因子对其分布格局的影响。[结果] 乔木在山顶的均匀度显著低于其他坡位; 优势度显著高于其他坡位。灌木在山顶的多样性显著高于下坡和河谷; 丰富度为山顶显著高于中、下坡和河谷, 上坡显著高于下坡和河谷; 河谷的优势度显著高于山顶。草本的多样性为山顶显著低于中、下坡和河谷; 丰富度为山脊和山顶显著低于中、下坡和河谷; 优势度与多样性表现相反。半阴坡的草本丰富度显著大于半阳坡。坡度对乔木丰富度与多样性的影响一致, 均为平坡显著大于缓坡和斜坡, 陡坡显著大于斜坡; 均匀度为斜坡显著低于平坡和陡坡, 优势度与均匀度表现相反。CCA 排序表明, 海拔和坡度对 3 种生长型植物分布格局的影响均显著, 坡位对乔木分布格局的影响显著, 坡向对 3 种生长型植物分布格局的影响均不显著。[结论] 喀斯特区植物物种多样性及其分布格局受以海拔、坡度为主, 坡位和坡向为辅的多个因子共同的影响。

关键词: 地形; 喀斯特; 物种多样性; 分布格局; 典范对应分析(CCA)

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2019)06-0027-08

中图分类号: Q948

文献参数: 李芹, 容丽, 王敏. 地形对喀斯特山地植物物种多样性及分布格局的影响[J]. 水土保持通报, 2019, 39(6): 27-34. DOI: 10. 13961/j. cnki. stbctb. 2019. 06. 005; Li Qin, Rong Li, Wang Min. Effects of topography on diversity and distribution pattern of plant species in karst mountains area[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2019, 39(6): 27-34.

Effects of Topography on Diversity and Distribution Pattern of Plant Species in Karst Mountains Area

Li Qin, Rong Li, Wang Min

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

Abstract: [Objective] The influence of topography on the diversity and distribution pattern of plant species in karst areas was studied, in order to provide scientific basis for ecological protection and maintenance in this region. [Methods] Variance analysis was used to study the species diversity of trees, shrubs and herbs under different topographic in Shibing karst area of Guizhou Province, and canonical correspondence analysis(CCA) was used to study the effects of topographic factors on their distribution patterns. [Results] The evenness of trees at the top of mountain was significantly lower than other slopes, while the dominance was significantly higher than other slopes. The diversity of shrubs at the top of mountain was significantly higher than that at the downhill and valley. The richness at the top of mountain was significantly higher than that at the middle slope, downhill slope and valley, and the uphill was significantly higher than that of the downhill and valley. The dominance of valley was significantly higher than that of the top of mountain. The diversity of herbs was significantly lower at the top of mountain than that at the middle slope, downhill and valley. The richness was significantly lower at the ridge and the top of mountain than that at the middle slope, downhill and valley.

收稿日期: 2019-05-29

修回日期: 2019-07-09

资助项目: 贵州省研究生教育创新计划项目“贵州省熊康宁喀斯特环境研究生导师工作室”(黔教研合 GZS 字[2016]04 号); 国家重点研发计划项目(2016YFC0502600)。

第一作者: 李芹(1996—), 女(汉族), 贵州省仁怀市人, 硕士研究生, 研究方向为水土保持与国土整治。E-mail: 2494040322@qq.com。

通讯作: 容丽(1973—), 女(汉族), 贵州省贵阳市人, 博士, 教授, 主要从事植物生态、岩溶环境生态方面的研究。E-mail: ronglit@163.com。

The dominance was opposite to the diversity. The richness of herbs in semi-shady slope was significantly higher than that in semi-sunny slope. The influence of slope on the richness and diversity of trees was consistent, the flat slope was significantly higher than those on the gentle slope and slope, and steep slope was significantly higher than those on slope. The evenness of slope was significantly lower than those on flat slope and steep slope, while the dominance was opposite to the evenness. The CCA results showed that, elevation and slope had significant influence on the distribution pattern of the three types of growing plants while slope direction had no significant influence. Slope position had significant influence only on the distribution pattern of tree species. [Conclusion] The diversity and distribution pattern of plant species in karst areas are influenced by many factors, elevation and slope are the main influential factors, and slope position and slope direction are the secondary influential factors.

Keywords: topography; karst; species diversity; distribution pattern; Canonical correspondence analysis(CCA)

物种多样性是生物多样性在物种水平上的表现形式,对物种多样性的研究一直是生态学科研究的重要内容^[1]。地形是影响区域群落和物种变化的主要环境因子之一,通过海拔高度、坡位、坡度、坡向等地形因子的改变引起光照、温度、湿度、土壤水分、养分等环境因子的改变^[2],进而影响植物群落组成、分布及物种多样性。地形差异形成的生境异质也为群落中多物种的共存提供了条件,有利于生物多样性的维持^[3-4]。植物与地形在不同尺度上都有着密切的联系,研究两者间的关系可以让我们更好地了解生态系统功能的形成及发展过程,对保护生物的多样性具有重要意义^[5]。长期以来,学者们基于地形因素对群落物种多样性与分布格局的形成及其维持机制进行了大量探索,取得了不少重要发现。海拔被认为是影响物种多样性分布格局的决定性因素之一^[6],有研究^[7]表明随着海拔的上升,物种的丰富度和密度呈现先升高后下降的趋势,也有研究^[8]表明随着海拔的升高物种多样性呈现不同的分布格局,关于海拔对物种多样性分布格局的影响机制并未得到普遍共识。此外,坡位、坡向和坡度对物种多样性和分布都具有不同程度的影响^[9-10]。

喀斯特地区因其特殊的岩溶构造,发育了独特的地上地下二元空间结构,地表储水困难,生境具有石漠化、土壤贫瘠、含钙量高等特点,植被也因此具有旱生性、岩生性等不同于其他地区植被的特点。生境与植被的独特性也吸引了众多学者的研究,但大多集中在植被群落动态演替^[11]、生境特征^[12]、生态恢复^[13]、物种组成与多样性特征^[14-15]等方面,在地形对物种多样性的影响方面的研究尚不多见。此次研究将探讨白云岩喀斯特地区地形对物种多样性的影响。黔东南施秉县境内分布有大面积的白云岩喀斯特,在地形地貌的发育和植被分布上都与石灰岩喀斯特存在差异,具有其独特的地质地貌条件。施秉白云岩喀斯特发育并保存了大面积的原生森林,物种组成丰富多

样。据调查,区内野生种子植物共有 140 科 538 属 1 087 种,其中包括被子植物 133 科 521 属 1 061 种,裸子植物 7 科 17 属 26 种^[16-17]。从地理成分上看,科的区系分布较多为热带分布(42.86%),世界分布(32.14%),其次是温带分布(25%);属的分布类型中温带分布占 50.82%,热带分布占 46.91%,中国特有属占 2.26%。总体上看,植物区系主要以热带分布和温带分布占主体^[17],是中国南方亚热带喀斯特原生森林保存较完好,物种种类比较复杂多样的地区之一,也是白云岩喀斯特地貌比较典型的代表。本文以贵州省施秉县云台山白云岩喀斯特世界自然遗产地为研究对象,比较不同地形条件下各生长型植物的物种多样性差异,并对物种与地形因子进行排序分析,探讨地形对喀斯特区物种多样性及其空间分布的影响,为喀斯特地区的生态恢复及生物多样性保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区基本概况

研究区为世界遗产地的施秉白云岩喀斯特,经度 108°01'34"—108°09'32"E,纬度 27°05'49"—27°13'59"N 间,边界与云台山景区—杉木河景区—生态水源涵养区重合,总面积 28 295 hm²,核心区面积为 10 280 hm²,缓冲区面积为 18 015 hm²。地势由西、西北向东、东南逐渐降低,最高海拔 1 869 m,最低海拔 486 m,平均海拔 526 m。气候属于亚热带季风湿润气候区,年平均气温为 16 ℃,降水丰沛,年平均降水量 1 220 mm,集中分布在 4—10 月,气候温和湿润,四季如春,具有亚热带山地湿润气候的特点。成土母岩为寒武纪纯白云岩,土壤为白云岩风化的薄层石灰土。

1.2 地貌发育特征

施秉白云岩喀斯特发育于寒武纪白云岩上,具有比较完整而典型的白云岩喀斯特地貌。与石灰岩喀斯特地区不同的是:石灰岩更易溶,侵蚀以化学溶蚀

为主,地上地下喀斯特发育强烈;而白云岩相对不易可溶,喀斯特作用不及石灰岩地区强烈,地貌发育以物理崩塌为主^[18]。施秉白云岩喀斯特地貌发育以河流下切侵蚀和崩塌作用为主,景观上呈现出峰丛峡谷和峰丛谷地等地貌景观,山体险峻陡立,只有局部地区发育有峰丛浅洼和塔状孤峰,在景观表现和地貌发育上都与石灰岩喀斯特不同。

1.3 样地设置与调查

采用典型样方法,在遗产地核心区的不同地形部位设置样地。根据山体划分山顶、上坡、中坡、下坡、山脊和河谷几个坡位;坡向分阴坡(337.5°~22.5°, 22.5°~67.5°)、阳坡(157.5°~202.5°, 202.5°~247.5°)、半阴坡(67.5°~112.5°, 292.5°~337.5°)、半阳坡(112.5°~157.5°, 247.5°~292.5°);坡度分平坡(<5°)、缓坡(6°~15°)、斜坡(16°~25°)和陡坡(>25°)4个等级。根据地形和植被组成等情况,在每个样地内设置 10 m×10 m 或 20 m×20 m 的乔木样方若干。在每个 20 m×20 m 的乔木样方对角线处各设置 5 m×5 m 的灌木样方共两个,并随机设置两个 1 m×1 m 的草本样方;每个 10 m×10 m 样方内随机设置 5 m×5 m 的灌木样方和 1 m×1 m 的草本样方各一个,共有乔木样方 36,灌木样方 35,草本样方 36 个。乔木样方内对高度≥5 m 的乔木进行每木调查,记录其种名、高度、胸径、枝下高、冠幅;灌木记录其种名、各物种株数、平均高度、平均冠幅、乔灌幼苗数;草本记录其种类、平均高度、平均盖度。采用 GPS 和地质罗盘测量各样地海拔、经纬度、坡度和坡向等。本次调查共记录到维管束植物 288 种,隶属于 94 科 213 属,其中:乔木 82 种,灌木 197 种,草本 77 种。

1.4 数据处理

计算各样方内每个物种的重要值,多样性的测度采用丰富度指数 Margalef、多样性指数 Shannon-Wiener、均匀度指数 Pielou 和优势度指数 Simpson^[19-20],计算公式为:

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

$$\text{灌木重要值} = (\text{相对密度} + \text{相对高度} + \text{相对盖度}) / 3$$

$$\text{草本重要值} = (\text{相对高度} + \text{相对盖度}) / 2$$

$$\text{丰富度 Margalef 指数: } R = (S - 1) / \ln(N)$$

$$\text{多样性 Shannon-Wiener 指数: } H = -\sum P_i \ln P_i$$

$$\text{均匀度 Pielou 指数: } J = H / \ln S$$

$$\text{优势度 Simpson 指数: } C = \sum P_i^2$$

式中:S——样地中记录到的物种数;N——样地内

所有物种的重要值之和; P_i ——物种*i*的重要值占样方全部物种重要值的比例。

利用 Excel 计算物种多样性指数,SPSS 软件进行方差分析,Canoco 4.5 软件对三种生长型植物的重要值(乔木 82 种、灌木 197 种、草本 77 种)与 4 个环境因子(海拔、坡度、坡向及坡位)分别整理成数据矩阵进行排序。坡向和坡位采用数字等级赋值表示,1 表示阴坡,2 表示半阴坡,3 表示半阳坡,4 表示阳坡;1 表示山顶、2 表示山脊、3 表示上坡、4 表示中坡、5 表示下坡、6 表示河谷,其他环境数据采用实测值表示。

2 结果与分析

2.1 地形对不同生长型植物物种多样性的影响

对于乔木(表 1),不同坡位的多样性和丰富度指数无显著差异;山顶的均匀度指数最低且显著($p < 0.05$)低于其他坡位;优势度与均匀度指数相反,山顶最高且显著($p < 0.05$)高于其他坡位。坡向对四个多样性指数无显著影响。坡度在平坡处的多样性指数显著($p < 0.05$)高于缓坡和斜坡处,陡坡处的多样性显著($p < 0.05$)高于斜坡;丰富度指数与多样性指数的变化一致;均匀度指数为斜坡处显著($p < 0.05$)低于平坡和陡坡处;优势度指数为斜坡处显著($p < 0.05$)高于平坡和陡坡处。对于灌木(表 2),在不同坡位,山顶的多样性指数要显著($p < 0.05$)高于下坡和河谷;丰富度指数为山顶显著($p < 0.05$)高于中坡、下坡和河谷,上坡显著($p < 0.05$)高于下坡和河谷;均匀度指数无显著差异;优势度指数为河谷显著($p < 0.05$)高于山顶。坡向和坡度对灌木的四个多样性指数无显著影响。对于草本(表 3),山顶的多样性指数显著($p < 0.05$)低于中坡、下坡和河谷;丰富度指数为山顶和山脊显著($p < 0.05$)低于中坡、下坡和河谷;均匀度指数无显著差异;优势度指数为山顶显著($p < 0.05$)高于中坡、下坡和河谷。半阴坡的丰富度指数显著($p < 0.05$)高于半阳坡,其他指数无显著差异;坡度对草本的 4 个多样性指数无显著影响。

2.2 地形对不同生长型植物分布格局的影响

对乔木、灌木和草本植物与环境因子分别进行 CCA 排序,蒙特卡罗检验结果显示所有典范轴的显著性均达到显著水平($p < 0.01$)。在乔木、灌木和草本的 CCA 排序轴中,前 3 轴的物种环境方差累积贡献率分别是 87.1%,81.7%,82.8%(表 4)。前 3 轴的累积贡献率达 80%,说明排序结果能够较好地解释物种与环境间的相关关系。

表 1 不同地形条件下乔木物种多样性指数

项目	多样性指数	丰富度指数	均匀度指数	优势度指数	
坡位	山顶	1.189±0.792 ^a	1.027±0.807 ^a	0.635±0.337 ^a	0.463±0.327 ^a
	上坡	1.673±0.368 ^a	1.241±0.481 ^a	0.906±0.069 ^b	0.229±0.095 ^b
	中坡	1.476±0.675 ^a	1.117±0.703 ^a	0.867±0.167 ^b	0.320±0.224 ^b
	下坡	1.474±0.504 ^a	1.031±0.600 ^a	0.897±0.083 ^b	0.288±0.136 ^b
	河谷	1.914±0.325 ^a	1.592±0.452 ^a	0.909±0.040 ^b	0.181±0.068 ^b
	山脊	—	—	—	—
坡向	阳坡	1.343±0.664 ^a	0.994±0.657 ^a	0.804±0.247 ^a	0.367±0.252 ^a
	阴坡	1.638±0.445 ^a	1.303±0.532 ^a	0.857±0.087 ^a	0.257±0.115 ^a
	半阳坡	1.333±0.671 ^a	0.941±0.489 ^a	0.734±0.364 ^a	0.369±0.313 ^a
	半阴坡	1.745±0.375 ^a	1.402±0.569 ^a	0.899±0.050 ^a	0.220±0.094 ^a
坡度	平坡(<5°)	1.762±0.584 ^a	1.568±0.631 ^a	0.842±0.151 ^a	0.253±0.221 ^a
	缓坡(6°~15°)	1.100±0.368 ^{bc}	0.814±0.326 ^{bc}	0.711±0.138 ^{ab}	0.445±0.177 ^{ab}
	斜坡(16°~25°)	0.875±0.474 ^b	0.543±0.357 ^b	0.672±0.341 ^b	0.520±0.241 ^b
	陡坡(>25°)	1.609±0.519 ^{ac}	1.175±0.555 ^{ac}	0.881±0.202 ^a	0.260±0.191 ^a

注：“—”表示无数据；表中数据为均值±标准误；同列数据后不同字母表示差异显著($p<0.05$)。下同。

表 2 不同地形条件下灌木物种多样性指数

项目	多样性指数	丰富度指数	均匀度指数	优势度指数	
坡位	山顶	2.538±0.126 ^a	3.773±0.556 ^a	0.875±0.033 ^a	0.114±0.025 ^a
	上坡	2.275±0.492 ^{ab}	3.214±1.443 ^{ac}	0.851±0.055 ^a	0.157±0.094 ^{ab}
	中坡	2.141±0.354 ^{ab}	2.302±0.903 ^{bc}	0.904±0.040 ^a	0.147±0.045 ^{ab}
	下坡	2.013±0.231 ^b	1.918±0.539 ^b	0.892±0.056 ^a	0.165±0.044 ^{ab}
	河谷	1.921±0.469 ^b	2.063±0.892 ^b	0.842±0.077 ^a	0.222±0.115 ^b
	山脊	2.320±0.238 ^{ab}	3.040±0.376 ^{abc}	0.857±0.064 ^a	0.151±0.067 ^{ab}
坡向	阳坡	2.186±0.353 ^a	2.549±1.043 ^a	0.887±0.058 ^a	0.152±0.059 ^a
	阴坡	1.940±0.541 ^a	2.244±1.254 ^a	0.818±0.064 ^a	0.225±0.108 ^a
	半阳坡	2.324±0.574 ^a	3.583±1.994 ^a	0.849±0.049 ^a	0.162±0.115 ^a
	半阴坡	2.271±0.427 ^a	2.947±1.221 ^a	0.868±0.041 ^a	0.150±0.079 ^a
坡度	平坡(<5°)	2.099±0.473 ^a	2.624±1.227 ^a	0.847±0.064 ^a	0.191±0.104 ^a
	缓坡(6°~15°)	2.274±0.339 ^a	3.040±0.908 ^a	0.850±0.038 ^a	0.146±0.057 ^a
	斜坡(16°~25°)	2.285±0.333 ^a	2.761±0.993 ^a	0.895±0.053 ^a	0.139±0.051 ^a
	陡坡(>25°)	2.228±0.468 ^a	2.940±1.827 ^a	0.877±0.053 ^a	0.153±0.073 ^a

表 3 不同地形条件下草本物种多样性指数

项目	多样性指数	丰富度指数	均匀度指数	优势度指数	
坡位	山顶	1.213±0.260 ^a	0.651±0.266 ^a	0.916±0.068 ^a	0.326±0.088 ^a
	上坡	1.533±0.613 ^{ab}	1.086±0.669 ^{ab}	0.922±0.044 ^a	0.277±0.181 ^{ab}
	中坡	1.733±0.378 ^b	1.303±0.554 ^b	0.918±0.061 ^a	0.213±0.084 ^b
	下坡	1.719±0.393 ^b	1.231±0.526 ^b	0.942±0.036 ^a	0.210±0.081 ^b
	河谷	1.697±0.155 ^b	1.140±0.153 ^b	0.928±0.050 ^a	0.209±0.044 ^b
	山脊	1.325±0.006 ^{ab}	0.651±0.000 ^a	0.956±0.004 ^a	0.282±0.002 ^{ab}
坡向	阳坡	1.540±0.388 ^a	1.006±0.436 ^{ab}	0.926±0.051 ^a	0.252±0.107 ^a
	阴坡	1.427±0.680 ^a	0.941±0.663 ^{ab}	0.946±0.055 ^a	0.298±0.191 ^a
	半阳坡	1.283±0.158 ^a	0.675±0.170 ^a	0.917±0.042 ^a	0.310±0.049 ^a
	半阴坡	1.674±0.514 ^a	1.303±0.601 ^b	0.915±0.058 ^a	0.238±0.134 ^a
坡度	平坡(<5°)	1.608±0.350 ^a	1.068±0.364 ^a	0.933±0.047 ^a	0.236±0.098 ^a
	缓坡(6°~15°)	1.395±0.271 ^a	0.796±0.327 ^a	0.934±0.041 ^a	0.276±0.063 ^a
	斜坡(16°~25°)	1.495±0.373 ^a	0.961±0.499 ^a	0.928±0.060 ^a	0.251±0.078 ^a
	陡坡(>25°)	1.480±0.448 ^a	0.993±0.550 ^a	0.916±0.049 ^a	0.279±0.125 ^a

表 4 3 种生长型植物排序的特征值和物种—环境相关系数

参数	乔木			灌木			草本		
	CCA1	CCA2	CCA3	CCA1	CCA2	CCA3	CCA1	CCA2	CCA3
特征值	0.749	0.618	0.466	0.745	0.519	0.481	0.626	0.445	0.370
物种—环境相关性	0.965	0.958	0.901	0.983	0.942	0.953	0.946	0.841	0.853
物种环境关系方差累计比例/%	35.6	65.0	87.1	34.9	59.2	81.7	36.0	61.6	82.8
所有典范轴的显著性检验	0.002			0.002			0.006		

注:CCA1,CCA2,CCA3 分别表示第一排序轴、第二排序轴、第三排序轴。

由于前两个排序轴反映了物种与环境关系的绝大部分信息,所以利用前两轴绘制乔木、灌木和草本的物种—环境因子排序图。箭头表示环境因子,箭头的长短代表该环境因子与群落分布或物种分布的相关程度;箭头与排序轴夹角的大小表示该环境因子与排序轴的相关性^[21]。不同物种对环境的要求存在差异,在排序图上的分布情况也会有所不同。在乔木排序图中(图 1),4 个地形因子中与第一排序轴相关性比较高主要有坡位和海拔,从左到右表示坡位由山顶、上坡、中坡、下坡到河谷,海拔越来越低。位于第一排序轴左端的物种主要分布在山顶、上坡和海拔较高的区域,包括马尾松(*Pinus massoniana*)、大明松(*Pinus taiwanensis*)、乌冈栎(*Quercus phillyraeoides*)、欏木(*Loropetalum chinense*)、柏树(*Cupressus funebris*)等;右端的物种多分布在中下坡和河谷等海拔较低的区域,主要包括小果润楠(*Machilus microcarpa*)、日本杜英(*Elaeocarpus japonicus*)、红果黄肉楠(*Actinodaphne cupularis* (Hemsl.) Gamble)、朴树(*Celtis sinensis*)、黄丹木姜子(*Litsea elongata*)等。与第二排序轴相关性较高的主要是海拔和坡向,从上到下海拔越来越低,坡向由阳坡、半阳坡、半阴坡到阴坡。在第二排序轴上方的物种多分布在海拔较高,坡位向阳的区域,主要有黄栌(*Cotinus coggygria*)、岩生鹅耳枥(*Carpinus rupestris*)、海桐(*Pittosporum tobira*)、圆果化香(*Platycarya longipes*)、杜鹃(*Rhododendron simsii*)等;下方的物种多分布在低海拔、阴坡和半阴坡等区域,主要有冬青(*Ilex chinensis*)、珊瑚朴(*Celtis julianae*)、榆树(*Ulmus pumila* L.)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、山胡椒(*Lindera glauca*)等。

在灌木排序图中(图 2),由于物种种类较多,故图中只显示权重>2%的物种。图中与第一排序轴相关性比较高的地形因子主要有海拔和坡位,从左到右表示海拔越来越低,坡位由山顶、山脊、上坡、中坡、下坡到河谷。左端的物种主要位于山顶、山脊、上坡和海拔较高的区域,包括化香树(*Platycarya strobilacea*)、铁仔(*Myrsine africana* L.)、绣线菊(*Spiraea salicifolia*

L.)、火棘(*Pyracantha fortuneana*)、莢蒾(*Viburnum dilatatum*)等;右端的物种主要分布在低海拔和下坡、河谷等区域,主要有水麻(*Debregeasia edulis*)、花椒筋(*Zanthoxylum scandens*)、苕麻(*Boehmeria nivea*)、高粱泡(*Rubus lambertianus*)、窄叶蚊母树(*Distylium dunnianum*)等。与第二排序轴相关性较高的主要是坡度,从上到下坡度越来越小。坡度较陡的区域主要分布有异叶鼠李(*Rhamnus heterophylla*)、砚壳花椒(*Zanthoxylum dissitum*)、小果蔷薇(*Rosa cymosa*)、黄脉莓(*Rubus xanthoneurus*)等;在坡度较为平缓的区域主要分布有悬钩子(*Rubus corchorifolius*)、异叶梁王茶(*Nothopanax davidii*)、枸树(*Broussonetia pyriifera*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)等。

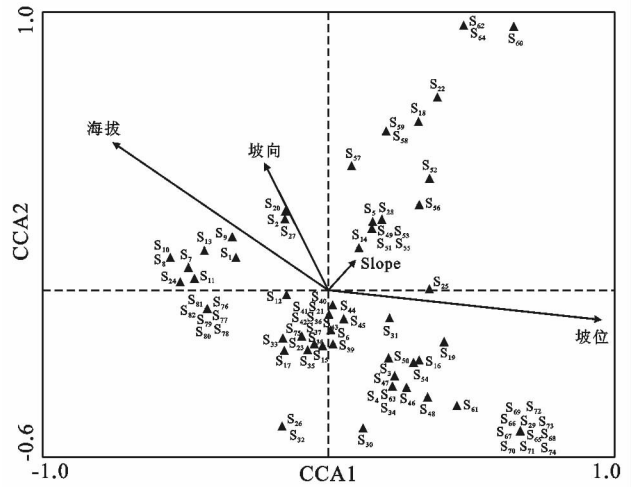


图 1 乔木物种与环境因子的 CCA 排序图

在草本植物的排序图中(图 3),与第一排序轴相关性较高的环境因子主要是海拔,其次是坡位,从左到右表示海拔越来越低,坡位由山顶、山脊、上坡、中坡、下坡到河谷。在山顶、山脊、上坡等海拔较高的区域主要分布有狗尾草(*Setaria viridis*)、苔草(*Carex*)、沿阶草(*Ophiopogon bodinieri*)、淫羊藿(*Epimedium sagittatum*)等;卷柏(*Selaginella tamariscina*)、新月蕨(*Pronephrium gymnopteridifrons*)、蒜香藤(*Mansoa alliacea*)等主要分布在下

坡、河谷等海拔较低的区域。与第二排序轴相关性较高的主要坡度,从上到下坡度越来越小。在坡度较大的区域主要分布有贯众(*Cyrtomium fortunei*)、蛇根草(*Ophiorrhiza mungos* L.)、冷水花(*Pilea notata*)等;在坡度较小的区域主要分布有金星蕨(*Parathelypteris glanduligera*)、鸢尾(*Iris tectorum*)、香附子(*Cyperus rotundus*)等。

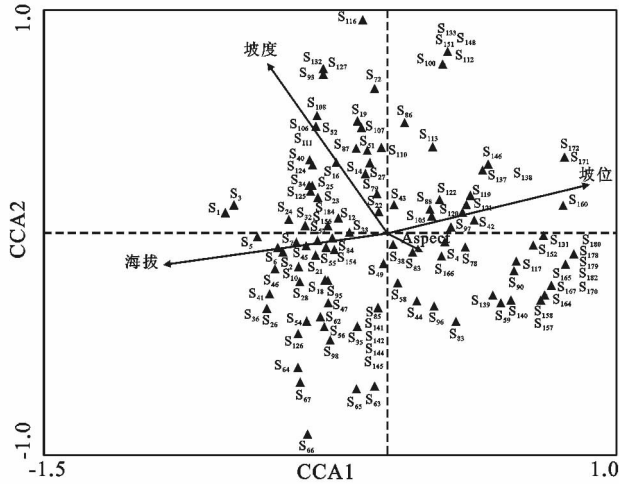


图 2 灌木物种与环境因子的 CCA 排序图

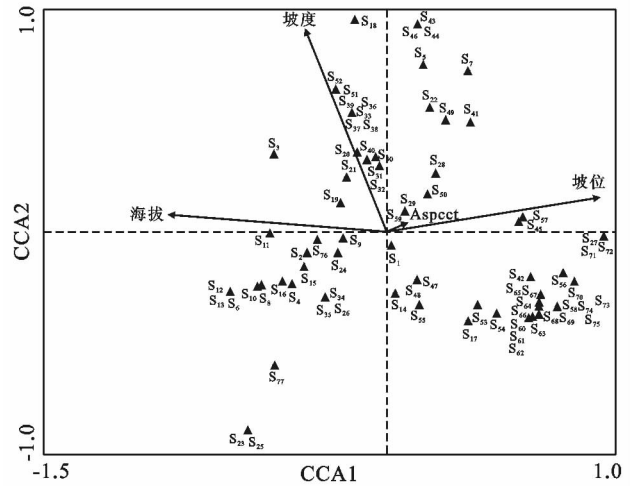


图 3 草本物种与环境因子的 CCA 排序图

同时通过前向选择法分析各项环境因子对三种生长型植物的影响力和显著性(表 5),由表可知,地形因子中对乔木分布格局的解释力度大小为:坡位>海拔>坡度>坡向,前三者影响比较显著;对于灌木,地形因子影响力排序为:海拔>坡度>坡位>坡向,前两者比较显著;对于草本,影响力排序为:海拔>坡度>坡向>坡位,具有显著影响力的是海拔和坡度。

表 5 环境因子对植物分布的解释量与显著性检验

环境因子	乔木		灌木		草本	
	解释变量	p 值	解释变量	p 值	解释变量	p 值
坡位	0.71	0.002 *	0.47	0.134	0.34	0.448
海拔	0.60	0.002 *	0.74	0.002 *	0.61	0.002 *
坡度	0.47	0.020 *	0.51	0.022 *	0.44	0.044 *
坡向	0.32	0.464	0.42	0.460	0.35	0.366

注: * 表示在 0.05 水平上显著, ** 表示在 0.01 水平上显著。

3 讨论

3.1 地形因子对植物物种多样性的影响

地形差异形成的异质生境是物种多样性维持的重要基础^[3]。不同坡位土壤水肥条件具有显著差异,最终影响植物多样性的差异^[22]。本研究中,不同坡位乔木的丰富度和多样性指数无显著差异;山顶由于光照充足,土壤温度较高,马尾松、大明松等阳性树种分布较多,优势种明显,优势度指数明显高于其他坡位,但均匀度指数明显低于其他坡位。在山顶和上坡区域,灌木的丰富度和多样性指数都比较高,而下坡和河谷地区较低。下坡等区域乔木分布密度大、群落郁闭度高,灌木生长所需的光照条件受到限制,因而物种丰富度和多样性指数显著低于其他坡位;河谷地段海拔较低,气候湿热,水流冲刷严重、石砾含量高且土壤多为砂土,植被主要以窄叶蚊母树为主,物种单一

且分布较多,所以灌木的丰富度和多样性指数低,但优势度指数较高。山顶和山脊光照充足,土壤养分含量少,植被多为耐瘠喜阳物种,而中下坡和河谷区域光照有限,但生境水分含量高,植被多为耐荫喜湿物种。草本植物在中下坡及河谷的丰富度和多样性指数明显高于山脊和山顶,表明这一区域草本多为喜湿耐荫物种,少量喜阳物种多分布在山顶、山脊等区域,占较大的优势地位。

坡向影响地表植被接受太阳光照的时间和强度,导致土壤产生水热差异。彭晚霞等^[23]认为坡向是导致土壤全氮和有机质含量产生变化的主要因素,对群落物种丰富度具有显著影响。本研究中,坡向对乔木和灌木的 4 个多样性指数均无显著影响,说明乔木和灌木对坡向的变化并不敏感。但草本的丰富度指数表现为半阴坡显著高于半阳坡,主要由于该区域耐荫性草本植物种类较多,此外半阴坡的水分和光照条件

都比较适中;半阳坡地区岩石裸露的微生物境较多,土壤水分养分易流失,对草本类近地表植物的丰富度影响比较大。

坡度对灌木和草本4个多样性指数均无显著影响,但在平坡和陡坡处,乔木的多样性指数、丰富度指数及均匀度指数都比较高,这与高策^[9]等研究表明的坡度增加物种数减少的趋势并不一致。平坡地形平坦,有利于土壤养分、水分物质的积累,利于植被生长;陡坡地带地势险峻,人为干扰小,原生植被保存较好,物种丰富度和多样性都较高。缓坡斜坡地带多靠近旅游栈道、人行步道,人为干扰较大,可能对乔木的物种多样性有一定影响。

3.2 地形因子对不同生长型植物分布格局的影响

在区域和景观尺度上,地形是影响植物物种组成和分布格局的主要环境因子。地形通过对光照、水分、温度、湿度等环境因子的控制影响土壤肥力和水热资源的重新分配,从而影响植物的物种组成和分布状况^[23]。有研究^[24-25]认为,在区域尺度内,海拔是影响植物分布格局的主要因子;也有研究^[26]表明坡向对植物分布格局的影响大于海拔;而黄甫昭等^[27]对弄冈喀斯特山地的研究表明海拔和坡向的变化是影响植被差异的共同因素。此外,有研究表明,在一定海拔范围内,坡位是影响植被生长的关键因子^[28];而袁铁象等^[29]在桂西南的研究表明坡度是影响灌木、草本等地表植物的分布格局的主要地形因子,其次是海拔和坡向。由于研究对象和取样尺度的差异,影响植被分布格局的地形因子往往不同^[30]。

本研究中,对乔木物种分布格局具有显著影响的地形因子依次是坡位、海拔和坡度;海拔和坡度对灌木和草本物种的分布格局均具有显著影响,这与熊斌梅等^[31]的研究结果相似。不同生长型植物对地形因子变化的响应有所差异,灌木和草本对坡位变化引起的生境改变的响应没有乔木敏感;云台山地势陡峭,山峰高耸,海拔是影响其水热条件差异的主要环境因子,植被分布呈明显的地形分异现象^[16];以物理崩塌为主的地貌发育导致这一区域山体十分陡立,坡度对土壤水分、养分的作用加强,成为影响植物分布的主要因子之一;相比之下,坡向对几种生长型植被分布格局的影响并不显著。

4 结论

坡位对乔木、灌木和草本的物种多样性均存在一定程度的影响。坡向对乔木、灌木的4个多样性指数影响不显著;草本在半阴坡的丰富度明显高于半阳坡。乔木在平坡和陡坡处的多样性指数和丰富度指

数最大,平坡和陡坡处均匀度指数显著高于斜坡,优势度指数与均匀度指数相反;坡度对灌木和草本的4个物种多样性指数无显著影响。不同生长型植物对地形因子变化的响应不同,坡位、海拔和坡度是影响乔木物种分布格局的主要因子;而海拔和坡度是影响灌木和草本物种分布格局的主要因子,坡向对3种生长型植物分布格局的影响均不显著。云台山喀斯特区植物物种多样性及其分布格局受到以海拔、坡度为主,坡位和坡向为辅的多个因子共同的影响。

[参 考 文 献]

- [1] 尚文艳,吴钢,付晓,等. 陆地植物群落物种多样性维持机制[J]. 应用生态学报,2005,16(3):573-578.
- [2] 蔡庆空,蒋金豹,崔希民,等. 环境因子对土壤水分空间异质性的影响:以北京市怀柔区为例[J]. 山地学报,2013,31(3):294-299.
- [3] 龙翠玲. 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[J]. 中国岩溶,2007,26(1):55-60.
- [4] 黄甫昭,丁涛,李先琨,等. 弄冈喀斯特季节性雨林不同群落物种多样性随海拔的变化[J]. 生态学报,2016,36(14):4509-4517.
- [5] Cadotte M W, Carscadden K, Mirotnick N. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services[J]. Journal of Applied Ecology, 2011,48(5):1079-1087.
- [6] James H. Brown. Mammals on mountainsides: Elevational patterns of diversity[J]. Global Ecology and Biogeography, 2001,10(1):101-109.
- [7] 王志恒,陈安平,方精云. 湖南省种子植物物种丰富度与地形的关系[J]. 地理学报,2004,59(6):889-894.
- [8] 贺金生,陈伟烈. 陆地植物群落物种多样性的梯度变化特征[J]. 生态学报,1997,17(1):93-101.
- [9] 高策,王鸿彬,张合平,等. 广西喀斯特地区不同立地条件群落物种多样性[J]. 广西林业科学,2014,43(1):41-45.
- [10] 区余端,苏志尧,李镇魁,等. 地形因子对粤北山地森林不同生长型地表植物分布格局的影响[J]. 应用生态学报,2011,22(5):1107-1113.
- [11] 文丽,宋同清,杜虎,等. 中国西南喀斯特植物群落演替特征及驱动机制[J]. 生态学报,2015,35(17):5822-5833.
- [12] 吴华丽,代小燕. 喀斯特地区石漠化生境特征与植被恢复的植物选择探讨[J]. 水土保持应用技术,2014(4):39-42.
- [13] 赵敏慧,陆艳,王婷,等. 云南省砚山县石漠化区域植被修复的物种配置研究[J]. 水土保持通报,2015,35(2):319-325+331.
- [14] 张承琴,王普昶,龙翠玲,等. 贵州喀斯特峰丛洼地不同

- 石漠化等级植物群落物种组成和多样性特征[J]. 西南大学学报:自然科学版, 2015, 37(6): 48-53.
- [15] 俞月凤, 何铁光, 杜虎, 等. 桂西北喀斯特地区不同退化程度植被群落物种组成及多样性特征[J]. 广西植物, 2019, 39(2): 178-188.
- [16] 李晓娜, 熊康宁, 陈浒, 等. 黔东南施秉白云岩喀斯特地区生物多样性与世界遗产价值[J]. 贵州师范大学学报:自然科学版, 2010, 28(3): 13-18.
- [17] 汤晓辛, 张潮, 商传禹. 世界遗产地施秉云台山白云岩喀斯特野生种子植物的区系[J]. 分子植物育种, 2017, 15(5): 1986-1993.
- [18] 李世奇, 熊康宁, 苏孝良, 等. 世界自然遗产提名地施秉喀斯特地貌及其演化[J]. 贵州师范大学学报:自然科学版, 2012, 30(3): 12-17.
- [19] 马克平. 生物群落多样性的测度方法: α 多样性的测度方法(上)[J]. 生物多样性, 1994, 2(3): 162-168.
- [20] 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法: α 多样性的测度方法(下)[J]. 生物多样性, 1994, 2(4): 231-239.
- [21] 张金屯. 数量生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2011.
- [22] 田迅, 高凯, 张丽娟, 等. 坡位对土壤水分及植被空间分布的影响[J]. 水土保持通报, 2015, 35(5): 12-16.
- [23] 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 等. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林植物与土壤地形因子的耦合关系[J]. 生态学报, 2010, 30(13): 3472-3481.
- [24] 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[J]. 植物学报, 2000, 42(6): 620-627.
- [25] Zhang Jintun, Zhang Feng. Ecological relations between forest communities and environmental variables in the Lishan Mountain Nature Reserve, China [J]. African Journal of Agricultural Research, 2011, 6(2): 248-259.
- [26] Tavili A, Jafari M. Interrelations between plants and environmental variables [J]. International Journal of Environmental Research, 2009, 3(2): 239-246.
- [27] 黄甫昭, 王斌, 丁涛, 等. 弄岗北热带喀斯特季节性雨林群丛数量分类及与环境的关系[J]. 生物多样性, 2014, 22(2): 157-166.
- [28] 王世雄, 王孝安, 李国庆, 等. 陕西子午岭植物群落演替过程中物种多样性变化与环境解释[J]. 生态学报, 2010, 30(6): 1638-1647.
- [29] 袁铁象, 张合平, 欧芷阳, 等. 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[J]. 应用生态学报, 2014, 25(10): 2803-2810.
- [30] 欧芷阳, 苏志尧, 袁铁象, 等. 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[J]. 生态学报, 2014, 34(13): 3672-3681.
- [31] 熊斌梅, 雷耘, 汪正祥, 等. 地形对七姊妹山自然保护区植物丰富度及分布格局的影响[J]. 西北植物学报, 2016, 36(11): 2307-2313.

(上接第 20 页)

- [5] 黄兴成, 石孝均, 李渝, 等. 基础地力对黄壤区粮油高产、稳产和可持续生产的影响. 中国农业科学, 2017, 50(8): 1476-1485.
- [6] 彭石磊, 何丙辉, 王润泽, 等. 自然降雨条件下不同施肥模式和耕作方式对坡耕地紫色土肥力质量的影响[J]. 农业资源与环境学报, 2018, 35(4): 318-326.
- [7] Shelton D P, Dickey E C, Kachman S D, et al. Corn residue cover on the soil surface after planting for various tillage and planting systems[J]. Journal of Soil & Water Conservation, 1995, 50(4): 399-404.
- [8] 朱青, 王兆骞, 尹迪信. 贵州坡耕地可持续管理研究[J]. 贵州科学, 2007, 25(S1): 494-501.
- [9] 胡岗, 秦松, 范成五, 等. 3 种不同管理措施黄壤坡耕地的有机碳与氮养分[J]. 西南农业学报, 2015, 28(6): 2630-2636.
- [10] 田太强. 施肥与耕作对紫色土坡耕地地表径流氮磷流失及作物产量的影响[D]. 重庆: 西南大学, 2014.
- [11] 付恭华. 中国粮食生产的多维成本研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2014.
- [12] 徐明岗, 卢昌艾, 张文菊, 等. 我国耕地质量状况与提升对策[J]. 中国农业资源与区划, 2016, 37(7): 8-14.
- [13] Ghimire R, Ghimire B, Mesbah A O, et al. Current status, opportunities, and challenges of cover cropping for sustainable dryland farming in the Southern Great Plains[J]. Journal of Crop Improvement, 2018, 32(4): 1-20.
- [14] 国家环境保护总局. 水和废水监测分析方法[M]. 4 版. 北京: 中国环境科学出版社, 2002.
- [15] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [16] 刘宏斌, 邹国元, 范先鹏, 等. 农田面源污染监测方法与实践[M]. 北京: 科学出版社, 2015.
- [17] 马琳琳, 安娟, 刘前进. 横坡垄作壤中流条件下垄高对径流态氮磷流失的影响[J]. 水土保持学报, 2014, 28(6): 56-60.
- [18] 彭石磊. 自然降雨条件下长期施肥和耕作对坡耕地紫色土壤肥力的影响[D]. 重庆: 西南大学, 2018.
- [19] 罗益. 不同耕作模式下黄壤坡耕地地表径流氮素流失特征研究[D]. 贵州 贵阳: 贵州大学, 2015.
- [20] 杨爱民, 沈昌蒲, 刘福, 等. 坡耕地垄作区田水土保持效益的研究[J]. 水土保持学报, 1994, 8(3): 52-58.