

喀斯特原生天坑植物群落空间格局特征 ——以云南沾益天坑为例

税伟^{1*} 陈毅萍² 简小枚¹ 江聪³ 王前锋¹ 郭平平¹

(¹福州大学环境与资源学院,福州 350116; ²厦门大学环境与生态学院,厦门 361102; ³福州大学生物科学与工程学院,福州 350116)

摘要 以云南沾益大毛寺原生天坑为例,获取坑内植物群落林木个体相对位置信息,进行角尺度、混交度、林层指数等林木空间结构参数与坑底植物群落空间格局分析,并运用点格局分析方法进行单个种群的空间分布特征以及不同种群间的空间关联性分析。结果表明:大毛寺原生天坑坑底植物群落在空间分布上呈现随机分布,林木物种呈中度混交,林木垂直分层虽较简单,但结构稳定,具有发育成熟的顶极森林群落的空间分布特征;坑底植物群落的种群主要呈聚集分布,种群间呈负关联,且处于同一垂直层次上种群间空间负相关性更强,垂直层次相差越大,空间竞争性越小,而随着空间范围的增大,空间负关联越弱;坑内生态系统具有较高的稳定性,是难得的物种自然栖息地和生态避难所,独特生境中形成的稳定植物群落结构在喀斯特地区生态恢复研究中具有重要的借鉴意义和导向作用。

关键词 天坑; 植物群落; 空间分布; 沾益

Spatial pattern of plant community in original karst tiankeng: A case study of Zhanyi tiankeng in Yunnan, China. SHUI Wei^{1*}, CHEN Yi-ping², JIAN Xiao-mei¹, JIANG Cong³, WANG Qian-feng¹, GUO Ping-ping¹ (¹College of Environment and Resources, Fuzhou University, Fuzhou 350116, China; ²College of the Environment and Ecology, Xiamen University, Xiamen 361102, China; ³College of Biological Science and Engineering, Fuzhou University, Fuzhou 350116, China).

Abstract: Damaosi is one of original karst tiankengs with underground virgin forest in Yunnan Province. The spatial point pattern analysis and the woody individual spatial structure parameters, including the uniform angle index, mingling degree and storey index, were used to estimate spatial pattern of the tiankeng's underground forest community. We also analyzed the intraspecific spatial distribution characteristics and interspecific spatial association on the basis of the individual relative position information of plant community. The results showed that the spatial distribution of plant community in Damaosi tiankeng was random. Plant species in the forest were moderately mixed. The vertical stratification of this forest was relatively simple, with stable structure and mature development characteristics of climax forest community. The populations in this community were mainly clustered in spatial distribution, negatively correlated between species and stronger negative correlation on the same vertical level. The larger the difference in the vertical level, the smaller the space competition was. The negative correlation in space became weaker with the increases of spatial scale. Tiankeng ecosystem was one type of precious natural habitats and plant refuges with high ecological stability. The stable structure of tiankeng plant community had important implications for the ecological restoration in karst areas.

Key words: tiankeng; plant community; spatial distribution; Zhanyi.

本文由国家重点研发计划项目(2016YFC0502900)资助 This work was supported by the National Key Research and Development Program (2016YFC0502900).

2017-12-18 Received, 2018-03-29 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shuiweiman@163.com

空间格局分析是研究生态学过程的重要手段之一^[1],对植物种群空间格局的研究也一直是生态学研究的热点。在气候、地形、地貌、土壤、干扰等自然、人为作用和过程控制下,植被个体之间长期的相互作用导致了不同尺度、不同层次上的空间变异,形成了有规律的植被空间格局,是种群空间属性的重要方面^[2-3]。对认识植物种群的生态过程、种内和种间关系,以及植物种群与环境因子的相互关系具有重要作用^[4-6]。关于植物群落的空间格局分析已有广泛研究,但对喀斯特负地形等隐域生境中的植物群落的空间格局研究却很少。喀斯特负地形拥有不同于周围区域的独特生境。由于其独特的地貌形态,坑内呈现出逆温现象,植物群落在垂直环境梯度上也具有反演特征^[7-8],在全球气候变化下成为生物多样性难得的避难所^[9-14]。其中,喀斯特天坑作为规模最为宏大的地表负地形^[15-16],坑底气候不同于周围区域的小气候,坑底具有较大的湿度、较低的温度和较高的负氧离子浓度,为各种生态类型动物的繁衍和植物的生长提供了有利的条件^[17-19]。坑内植物群落经历开拓、定居、竞争、适应,最终演替形成“天坑地下森林”^[20],其植物群落在物种组成和多样性方面都与坑外存在明显差异^[21],是进行植物群落结构特征研究的理想场所。

中国喀斯特天坑分布广泛且数量众多,堪称“世界喀斯特天坑王国”。截至2010年,全世界已发现并确认的天坑有80多个,其中超过50个在中国,全球十大天坑中,中国占了9个^[22](表1),而且全球已发现天坑中的3个特大型天坑(重庆奉节小寨天坑、广西乐业大石围天坑、广西巴马好龙天坑)均在中国^[16]。目前,中国已发现的天坑群有广西乐业天坑群、四川兴文天坑群、重庆武隆天坑群、湖北宣恩天坑群和云南沾益天坑群等。由于喀斯特天坑往往分布在受

人类活动干扰小、不易到达的偏僻隐蔽区域内,可达性较差,垂直陡峭的圈闭化坑壁使野外调查具有较高的难度及危险性,且相比于喀斯特漏斗等其他负地形,喀斯特天坑被确定和命名的时间较晚,因而关于喀斯特天坑生境特征及其物种多样性的研究较少,其特殊“地下森林”的空间分布特征的相关研究更是鲜见。

局域生物多样性的维持与植物种内、种间的相互作用息息相关^[23],喀斯特天坑独特的局部小气候形成异于坑外的植物群落,除坑内独特的生境作用外,也与坑内林木间的相互作用紧密相关。因此,为查明原生天坑植物群落的种群空间分布情况,本研究以云南沾益大毛寺原生天坑坑底植物群落为对象,通过林木空间结构参数计算以及运用种群格局与点格局分析方法进行坑底植物群落空间分布格局的研究,揭示原生天坑坑内独特生境中植物群落的空间分布格局特征、植物群落的种内相互关系和种间空间关联,有助于认识喀斯特天坑植物种群的生态过程、相互作用机制以及与天坑独特生境之间的耦合关系,为云南高原喀斯特生态脆弱区及我国其他拥有相似生境的区域在开展生态恢复、物种就地保护工作方面提供有益的参考。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

沾益天坑群位于云南省沾益区海峰自然保护区境内(图1),其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,冬春干旱多风,夏秋湿润多雨,年均温在13.8~14.0℃,年降雨量1073.5~1089.7 mm,年蒸发量2069.1 mm,相对湿度71%,每

表1 世界前十大天坑及其规模^[15-16]

Table 1 Ten top karst tiangkengs and their size all over the world^[15-16]

序号 Code	名称 Name	天坑容积 Volume (10 ⁶ m ³)	坑口长/宽 Size of pithead (m)	坑口面积 Area of pithead (10 ³ m ²)	天坑深度 Tiankeng depth (m)		国家/地区 Country
					最大 Maximum	最小 Minimum	
					1	小寨 Xiaozhai	
2	号龙 Haolong	110.0	800/600	320.0	506	185	中国广西巴马 Bama, Guangxi, China
3	大石围 Dashiwei	75.0	600/420	167.0	613	511	中国广西乐业 Leye, Guangxi, China
4	交乐 Jiaole	67.0	750/400	220.0	325	283	中国广西巴马 Bama, Guangxi, China
5	Lusé	61.0	800/600	350.0	250	224	巴布亚新几内亚 Papua New Guinea
6	小岩湾 Xiaoyanwan	40.0	625/475	200.0	248	178	中国四川兴文 Xingwen, Sichuan, China
7	中石院 Zhongshiyuan	34.8	565/555	278.2	214	75	中国重庆武隆 Wulong, Chongqing, China
8	大坨 Datuo	32.7	530/380	149.0	290	263	中国广西乐业 Leye, Guangxi, China
9	青龙 Qinglong	31.7	520/200	194.0	276	195	中国重庆武隆 Wulong, Chongqing, China
10	下石院 Xiashiyuan	31.5	990/545	352.1	373	50	中国重庆武隆 Wulong, Chongqing, China

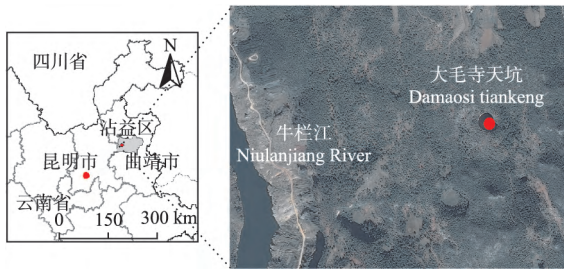


图 1 云南沾益天坑群地理区位

Fig.1 Location of Zhanyi karst tiankeng groups in Yunnan Province.

年霜日集中在 1 月,全年无霜期 242 d,年平均风速 $2.7 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$,风向以西南风为主^[24].土壤类型主要为红壤,地表主要生长着亚热带常绿阔叶林中的半湿润常绿阔叶林,植被资源较为丰富,常见地表植物有滇油杉(*Keteleeria evelyniana*)、滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucoides*)、滇石栎(*Lithocarpus dealbatus*)、银木荷(*Schima argentea*)、栓皮栎(*Quercus variabilis*)、刺柏(*Juniperus formosana*)等.

2016 年 8 月,通过对云南省沾益天坑群进行实地踏勘,发现该天坑群中原生天坑与退化天坑完美共生.其中,大毛寺天坑($25^{\circ}47'20'' \text{ N}$, $103^{\circ}33'56'' \text{ E}$),坑口海拔 2030 m,是未受人类干扰的原生天坑.其四周坑壁直立,官方直径测量数据最长达到 200 m,野外实测其长径为 136.8 m,短径为 76.6 m,深度达 186.7 m.坑内植物群落已发展成“地下森林”,坑底植物主要有棕榈(*Trachycarpus fortunei*)、八角枫(*Alangium chinense*)、穗序鹅掌柴(*Schefflera delavayi*)、香椿(*Toona sinensis*)、川滇木莲(*Manglietia duclouxii*)、榕叶冬青(*Ilex ficoidea*)、刺通草(*Trevesia palmata*)等.由于天坑独特的负地形,坑内植物群落类型与滇中、滇东地区地带性半湿润性常绿阔叶林存在明显分异^[14],是进行天坑独特生境及植物群落空间分布格局特征研究的理想场所.因此,本研究主要选择大毛寺原生天坑进行天坑植物群落特征分析(图 2).

1.2 样地调查

选取大毛寺原生天坑开展坑底植物群落空间分布格局研究.为保证调查数据的全面性及准确性,采用全样地调查方法在面积为 0.8 hm^2 的坑底进行木本层物种清查,但由于原生天坑的不可达性,主要借助无人机及数码相机获取数码照片进行物种识别.由于大毛寺天坑近似圆形,为使分析数据更全面,在坑底设置一个 $80 \text{ m} \times 80 \text{ m}$ 的样地进行林木空间结

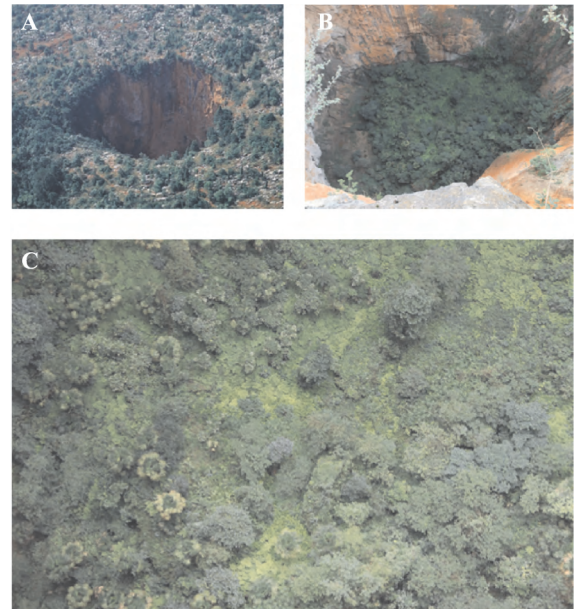


图 2 大毛寺原生天坑地下森林实景

Fig.2 Panorama and profile map of underground forest in Damaosi original tiankeng.

A: 全景图 Overall perspective; B: 平面图 Planform; C: 天坑地下森林 Underground forest of tiankeng.

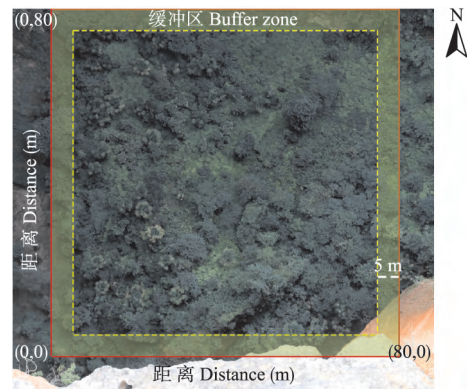


图 3 天坑坑底植物群落个体相对位置

Fig.3 Plant community's individual relative position in bottom of tiankeng.

构分析.李丽等^[25]认为,样地面积 $\geq 2500 \text{ m}^2$ 时能够较真实地反映林木的空间分布格局,因此本研究所选样地面积符合林木空间结构分析的样地条件.同时,考虑边缘效应对林木结构分析的影响,设置 5 m 的缓冲区,故实际有效林木分析样地为 $70 \text{ m} \times 70 \text{ m}$.由于样地内林木胸径、高度等数据实测存在一定困难,因而通过“中国数字植物标本馆”、“中国在线植物志”等资料查阅,获得目标物种在成年期的大致胸径范围,同一物种统一处理,以此补充 Winkelmass 林分空间结构分析软件中需要输入的林木胸径大小(必须输入数据项).此外,结合实地方位数据调查,采用相对坐标信息进行样地内林木位置的定位.以

样地西北角(0,0)为起点,东北角(0,80)为纵坐标最上端,西南角(80,0)为横坐标最右端,获取林木的相对空间坐标(图3).以乔灌为研究对象,共收集312株林木的相对空间信息,其中277株作为中心木进行分析,位于缓冲区内的35株林木作为最邻近木进行分析.

1.3 数据处理

1.3.1 林木空间结构参数计算 林分空间结构影响着森林生态系统的功能、过程和生物多样性,评估森林的林分结构对于森林管理非常重要.Winkelmass空间结构参数通过客观的抽样方案可以比较便捷地应用,并能得到林分结构的空问栅格图^[26].本研究通过角尺度、混交度和林层指数3个林分空间结构参数研究大毛寺原生天坑底部的林木空间分布格局及其林木空间分布多样性和林层多样性.为充分体现空间结构规律^[27-28],中心木的最邻近木株数采取4株进行计算^[29-30].

1) 角尺度:角尺度可以在大量减少花费和人力的情况下,清晰地描述林木个体水平分布格局,且角尺度的计算是建立在*n*个最近相邻木基础上的,即使对较小的团组,用角尺度也可评价出各群丛之间的变异^[3].角尺度定义为α角(对象木与其最近2株相邻木组成的夹角) <标准角α₀(α₀ = 72°)的个数占所考察的4个夹角的比例,这里取4株最邻近木,角尺度计算结果可分为很均匀、均匀、随机、不均匀和集聚5种空间分布格局(图4).计算公式如下:

$$W_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 Z_{ij} \tag{1}$$

式中:W_i为角尺度指数;i为第*i*棵参考树;j为参考

树*i*的第*j*棵最邻近树.其中,当第*j*个α角<标准角α₀时,Z_{ij}=1;否则,Z_{ij}=0.

W_i值的分布能反映出—个林分中林木个体的分布格局,而其分布的均值(W)能反映—个林分的整体分布情况.均值(W)的计算公式为:

$$W = \frac{1}{N} \sum_i W_i \tag{2}$$

式中:i为第*i*棵参考树;N为总的林木株数.

2) 混交度:混交度是一种便捷且有效地测度混交林中不同种之间隔离程度的方法^[31-32].混交度调查一般从局部到整体进行计算,把林中所有单株林木逐一作为中心木,计算出中心木的最近相邻木中与中心木不属同种的个体所占的比例,得到单株林木的混交度,再通过计算所有单株林木混交度的均值得出整个混交林的平均混交度.计算公式为:

$$M_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 v_{ij} \tag{3}$$

式中:M_i为混交度指数,大小为0≤M_i≤1;v_{ij}为一个离散性的变量,其值定义为:当参照树*i*与第*j*株相邻木非同种时v_{ij}=1,反之v_{ij}=0.将M_i的取值划分为0、(0,0.25]、(0.25,0.5]、(0.5,0.75]、(0.75,1],对应林木间混交程度分别为零度、弱度、中度、强度和极强度(图5).

3) 林层指数:林层指数是反映林层多样性的参数,不仅能很好地描述林分的垂直分布格局,还能在一定程度上反映各林层的空间关联性,主要通过中心木的*n*株邻近木中与中心木不属同层林木所占的比例与空间结构单元内林层结构多样性的乘积进行测度^[33],计算公式为:

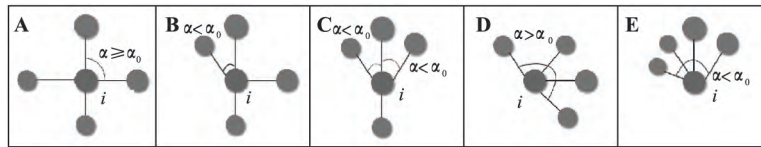


图4 角尺度取值及其对应分布格局

Fig.4 Uniform angle index and its corresponding distribution pattern.

A: 很均匀 Very even; B: 均匀 Even; C: 随机 Random; D: 不均匀 Nonuniform; E: 集聚 Cluster.

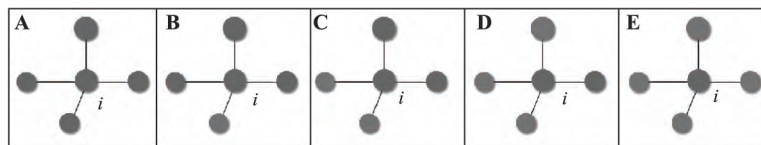


图5 混交度取值及其树种空间隔离程度

Fig.5 Mingling degree and the degree of tree species spatial isolation.

A: 零度混交 No mixture; B: 弱度混交 Low mixture; C: 中度混交 Medium mixture; D: 高度混交 High mixture; E: 完全混交 Complete mixture.

$$S_i = \frac{Z_i}{3} \times \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 S_{ij} \quad (4)$$

式中: S_i 为林层指数; Z_i 为中心木 i 的空间结构单元内林层的个数; S_{ij} 为离散型变量, 当中心木 i 与第 j 株邻近木不属同层, $S_{ij} = 1$, 反之则 $S_{ij} = 0$. S_i 取值为 $(0, 1)$, 林层指数越接近于 1, 表明林分在垂直方向上的成层性越复杂.

1.3.2 点格局分析 植物种群格局研究方法很多, 如利用趋势面分析进行大尺度的植物种群分布格局分析, 利用双向轨迹方差法进行中尺度的格局分析, 利用种毗连法进行小尺度的格局分析. 而 Ripley^[34] 在 1977 年提出的点格局分析方法克服了传统方法只能分析单一尺度空间分布格局的问题, 在各种尺度的种群格局分析中都能较好地应用^[35]. 该方法通过划定一定面积的研究区域, 以植物种群个体在二维空间上的坐标为基础数据, 构成点图, 再以点图为基础进行格局分析^[36]. 它可以分析各种尺度下的种群格局和种间关系, 在拟合分析的过程中也能最大限度地利用坐标图的信息, 得到空间格局的最大聚集强度及其对应的尺度信息^[5, 23].

1) 种群分布格局分析: 目前对种群格局的分析大多采用 Ripley K 函数模型^[37]. 因此, 本研究采用 Ripley $K(t)$ 函数进行大毛寺原生天坑底部群落空间分布格局分析, 计算公式如下:

$$\hat{K}(d) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{1}{W_{ij}} I_d(u_{ij}) \quad (5)$$

式中: A 为样地面积; n 为样地中某一植物种群的个体总数; u_{ij} 为点 i 到 j 的距离; d 为空间尺度. 当 $u_{ij} \leq d$ 时 $I_d = 1$, 否则 $I_d = 0$; W_{ij} 是以 i 作圆心、 u_{ij} 作为半径的圆落在面积 A 中的弧长与整个圆周的比值, 其可以校正边界效应引起的误差. 在实际应用中, 可以把式 (5) 简化为式 (6), 用 $\hat{L}(d)$ 代替 $\hat{K}(d)$, 公式如下:

$$\hat{L}(d) = \sqrt{\frac{\hat{K}(d)}{\pi}} - d \quad (6)$$

在随机分布下 $\hat{L}(d)$ 在所有的 d 尺度下都为 0; 若 $\hat{L}(d) > 0$, 则在 d 尺度下种群为集聚分布; 若 $\hat{L}(d) < 0$, 则种群为均匀分布.

通过 Monte Carlo 随机模拟方法进行拟合检验, 计算上、下包迹线, 即置信区间. 假定种群是随机分布, 则用随机模型拟合一组点的坐标值, 对每个 d 值, 计算 $\hat{L}(d)$; 同样, 用随机模型再拟合新一组点的坐标值, 分别计算不同尺度 d 的 $\hat{L}(d)$. 重复该过程直到达到预先确定的次数, $\hat{L}(d)$ 的最大值和最小值分别为上、下包迹线的坐标值. 该过程主要利用

ADE4 软件进行计算, 最终将计算得到的 $\hat{L}(d)$ 与拟合值通过 Excel 软件作图表达, 其中横坐标为不同空间尺度 d , 纵坐标为 $\hat{L}(d)$ 值. 研究中样地面积为 $80 \text{ m} \times 80 \text{ m}$, 由于 $d_{\max} \leq 0.5 \times \max(X_{\max} - X_{\min}, Y_{\max} - Y_{\min})$, 所以 d 值最大值为 40.

研究结果中若 $\hat{L}(d)$ 在包迹线以内, 则种群空间分布属于随机分布; 若在包迹线以外, 则显著偏离随机分布, 其中若在上包迹线以外, 则表示种群空间分布数据集聚分布, 若在下包迹线以外, 则表示种群空间分布为均匀分布^[38].

2) 种间空间关联分析: 种群物种间的关系分析实际上也是多元点格局分析, 类似单种点格局分析, 进行某 2 个物种间的空间关系分析时, 对第 1 个中 $K(d)$ 写成 $K_{11}(d)$, 对第 2 个种则写成 $K_{22}(d)$, 计算公式如下:

$$\hat{K}_{12}(d) = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} \frac{1}{W_{ij}} I_d(u_{ij}) \quad (7)$$

式中: n_1 和 n_2 分别为物种 1 和物种 2 的个体数; i 和 j 分别为物种 1 和物种 2 的个体, 通过 $\hat{L}_{12}(d)$ 代替 $\hat{K}_{12}(d)$, 简化公式 (7) 如下:

$$\hat{L}_{12}(d) = \sqrt{\frac{\hat{K}_{12}(d)}{\pi}} - d \quad (8)$$

当 $\hat{L}_{12}(d) = 0$ 时 2 个物种在 d 尺度下没有关联性; 当 $\hat{L}_{12}(d) > 0$ 时, 说明 2 个物种在 d 尺度下为正关联; 当 $\hat{L}_{12}(d) < 0$ 时, 则说明两个物种在 d 尺度下为负关联.

同样用 Monte Carlo 随机模拟方法进行拟合, 检验两个种群是否显著关联. 若 $\hat{L}_{12}(d)$ 在包迹线内, 则 2 个植物种群之间没有关联, 若 $\hat{L}_{12}(d)$ 在上包迹线以外, 则说明 2 个物种之间存在正关联; 若 $\hat{L}_{12}(d)$ 在下包迹线以外, 则说明 2 个物种之间存在负关联.

采用 Excel 2007、R 软件对数据进行分析, 利用 Excel 2007 软件作图.

2 结果与分析

2.1 原生天坑坑底植物群落空间分布格局

按照种群中个体的聚集程度和方式, 种群空间格局一般可以分为随机分布、均匀分布和聚集分布 3 种分布型, 不同的分布型表征不同的植物种群特征及其所在生境的环境特征. 通过 Winkelmass 软件计算发现, 在角尺度的 5 个等级中频数分布呈现出正态分布特征, 在 0.5 处频数最高, 角尺度均值为 0.501 (图 6), 原生天坑底部林木空间分布呈现出随

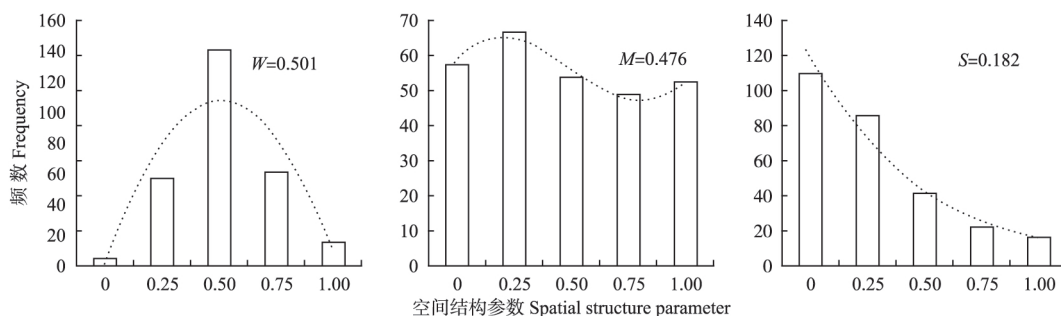


图 6 林木空间结构参数的频数分布

Fig.6 Frequency distribution of tree spatial structure parameters.

W : 角尺度 Uniform angle index; M : 混交度 Mingling index; S : 林层指数 Story index.

机分布,这种分布特征也可由图 7 体现出来,点图的绘制主要基于坑底植株在二维空间上的坐标信息,八角枫、香椿和穗序鹅掌柴等乔木分布虽较集中,但坑底植物群落总体分布较发散,呈随机分布。

混交度的分布总体上差异不大,从零度混交、弱度混交、中度混交、强度混交到极强度混交的频数分布上,呈现出先增加后降低再增加的趋势(图 6),混交度均值为 0.476,属于中度混交,因而原生天坑坑底植物群落中物种间的隔离程度属于中等水平。林层指数从 0 到 1 呈现出明显的递减趋势,其均值为 0.182,说明大毛寺原生天坑坑底植物群落虽然与一般森林相比在水平结构分布上较相近,但其垂直分

层结构仍较简单。

2.2 原生天坑坑底优势种的种内空间分布特征

通过混交度分析可以发现,坑底植物群落总体上呈中度混交状态,即物种间存在一定的隔离,因而采用点格局分析进一步探讨在随机分布的大格局下物种间的局部空间分布格局。选取的主要优势种有棕榈、穗序鹅掌柴、香椿、叶上花(*Helwingia japonica*)、一把伞南星(*Arisaema erubescens*)和云南草寇(*Alpinia blepharocalyx*)等。从图 8 可知,棕榈树种群的空间分布随着尺度的增大表现出“随机分布→聚集分布”的特点,在研究尺度 $d \leq 7$ m 范围内主要呈现随机分布,当尺度 $d > 7$ m 时空间分布主要呈现聚集分布,当尺度 $d = 26$ m 时棕榈种群聚集程度最大($L(d) = 4.89$);穗序鹅掌柴种群的空间分布随着研究尺度的增大表现出“随机分布→聚集分布→随机分布”的特点,在研究尺度为 $d < 3$ m 范围内为随机分布,当 $3 \text{ m} \leq d < 32$ m 时穗序鹅掌柴种群的空间分布主要呈现聚集分布,并在 $d = 13$ m 时空间聚集程度达到最大($L(d) = 6.74$),当 $d \geq 32$ m 时其种群又呈现随机分布;香椿种群的空间分布主要呈现聚集分布,当尺度 $d = 32$ m 时香椿种群聚集程度达到最大($L(d) = 19.12$);叶上花种群主要呈聚集分布,当尺度 $d = 38$ m 时聚集程度达到最大($L(d) = 12.40$);一把伞南星种群在空间上总体呈聚集分布,当尺度 $d = 27$ m 时聚集程度达到最大($L(d) = 11.38$),当 $d > 27$ m 种群空间还是聚集分布,但聚集程度逐渐减弱;云南草寇种群在空间上也呈聚集分布,当尺度 $d = 7$ m 时空间聚集程度达到最大($L(d) = 17.73$)。随着空间尺度的增大,其空间聚集逐渐减弱,在 $d = 25$ m 时聚集程度达到最低,在 $d > 25$ m 后物种间聚集程度又有小幅度上升。由此可以发现,大毛寺原生天坑坑底植物群落空间分布总体上虽呈随机分布,但

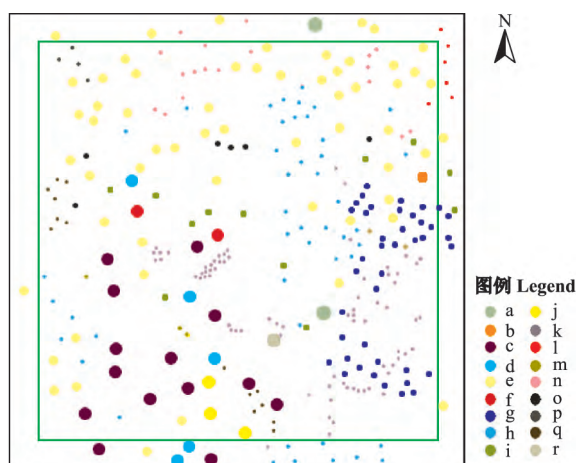


图 7 大毛寺原生天坑底部木本层植物群落空间分布

Fig.7 Spatial distribution of woody plant community in the bottom of Damaosi original tiangkeng.

a) 川滇木莲 *Manglietia duclouxii*; b) 岭南花椒 *Zanthoxylum austrosinense*; c) 八角枫 *Alangium chinense*; d) 细叶水团花 *Adina rubella*; e) 棕榈 *Trachycarpus fortunei*; f) 滇结香 *Edgeworthia gardneri*; g) 香椿 *Toona sinensis*; h) 穗序鹅掌柴 *Schefflera delavayi*; i) 短萼海桐 *Pittosporum brevicalyx*; j) 未定种(木犀科) Uncertain species (Oleaceae); k) 叶上花 *Helwingia japonica*; l) 匍茎珍珠莲 *Ficus sarmentosa*; m) 猫儿屎 *Decaisnea insignis*; n) 齿叶冬青 *Ilex crenata*; o) 未定种 Uncertain; p) 未定种(豆科) Uncertain species (Leguminosae); q) 亮叶十大功劳 *Mahonia nitens*; r) 滇榛 *Corylus yunnanensis*.

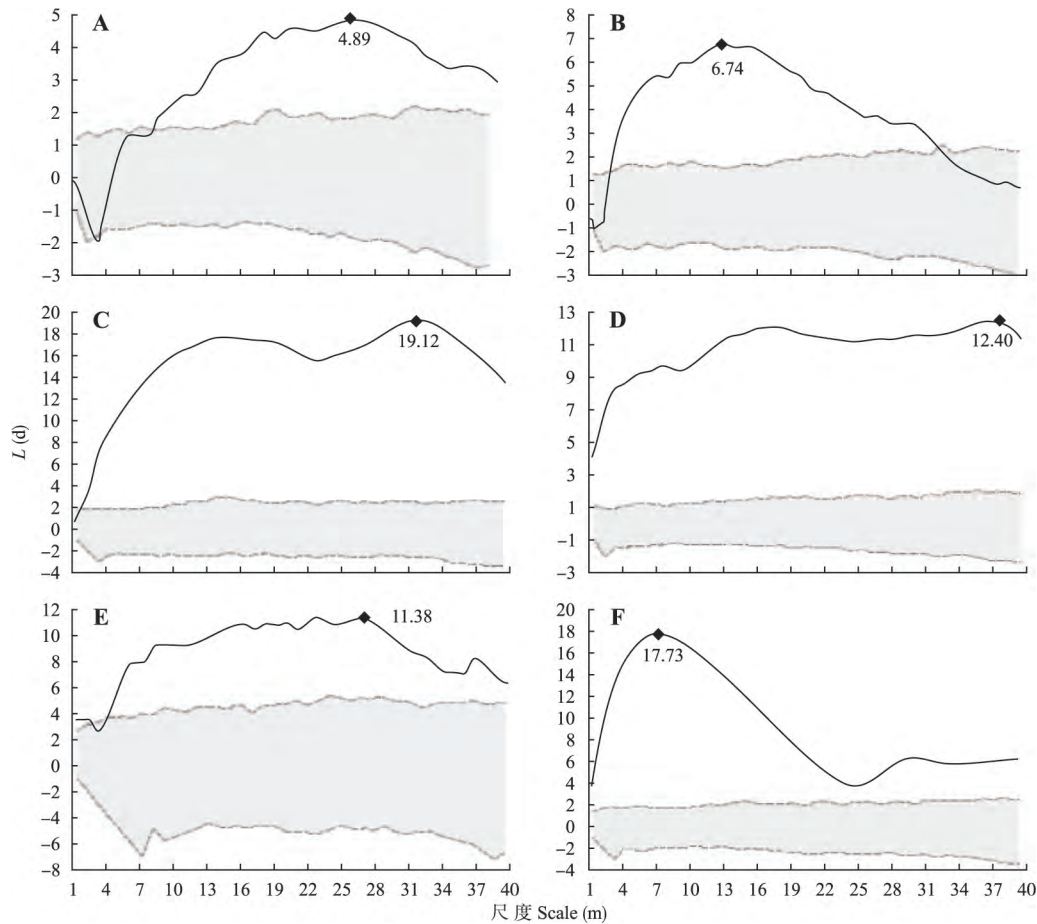


图 8 单个物种的空间分布特征

Fig.8 Spatial distribution characteristics of individual species.

A: 棕榈 *Trachycarpus fortunei*; B: 穗序鹅掌柴 *Schefflera delavayi*; C: 香椿 *Toona sinensis*; D: 叶上花 *Helwingia japonica*; E: 一把伞南星 *Arisaema erubescens*; F: 云南草寇 *Alpinia blepharocalyx*.

是对于单个种群而言,在空间上物种却多以聚集分布为主。

2.3 原生天坑坑底优势种的种间空间关联

选择棕榈-穗序鹅掌柴(A)、香椿-棕榈(B)、香椿-穗序鹅掌柴(C)、云南草寇-棕榈(D)、叶上花-穗序鹅掌柴(E)、叶上花-棕榈(F)、一把伞南星-穗序鹅掌柴(G)、一把伞南星-棕榈(H)种对进行种间空间分布关联性分析。图9显示,棕榈种群与香椿、穗序鹅掌柴、云南草寇和叶上花种群之间在空间上都呈负相关,与一把伞南星种群之间的空间关联性随着尺度的增加表现出“无关联→负相关”的特点,在空间尺度为 $d \leq 3$ m时不相关,相互之间独立生长,而当尺度 $d > 3$ m,两者在空间分布上呈负相关。因而棕榈种群与其他种群之间在生境选择上存在较激烈的竞争,空间分布呈现出一定的排斥效应。这与棕榈种群在空间上总体呈聚集分布(图8)的结果一致。

穗序鹅掌柴种群与香椿种群在空间上也呈现出

负关联,二者在空间分布上具有一定的竞争。而穗序鹅掌柴种群与一把伞南星种群之间的空间关联性随着尺度的增大表现出“负相关→无关联→正相关”的特点,在研究尺度 $d < 21$ m范围内主要呈现负相关,而在 $d > 30$ m尺度上则呈正相关,在 $22 \text{ m} \leq d \leq 31$ m尺度范围内则没有显著的空间相关性。说明在较小范围内,一把伞南星种群与穗序鹅掌柴种群在空间上存在一定的竞争,其在空间分布上呈现出一定的排斥特征;随着研究尺度的增大,可供生长的生境面积和资源不断增加,这种竞争逐渐减弱,当研究尺度增大到一定程度后,二者之间独立生长甚至出现互利生长的状态。穗序鹅掌柴种群与叶上花种群之间的空间关联性随着尺度的增加表现出“负相关→无关联”的特点,当尺度 $d \leq 31$ m时呈负相关,而当 $d > 31$ m后则无空间关联性,说明在小尺度范围内,两个种群是竞争关系,而随着尺度的增加,这种竞争逐渐减弱,二者独立生长。

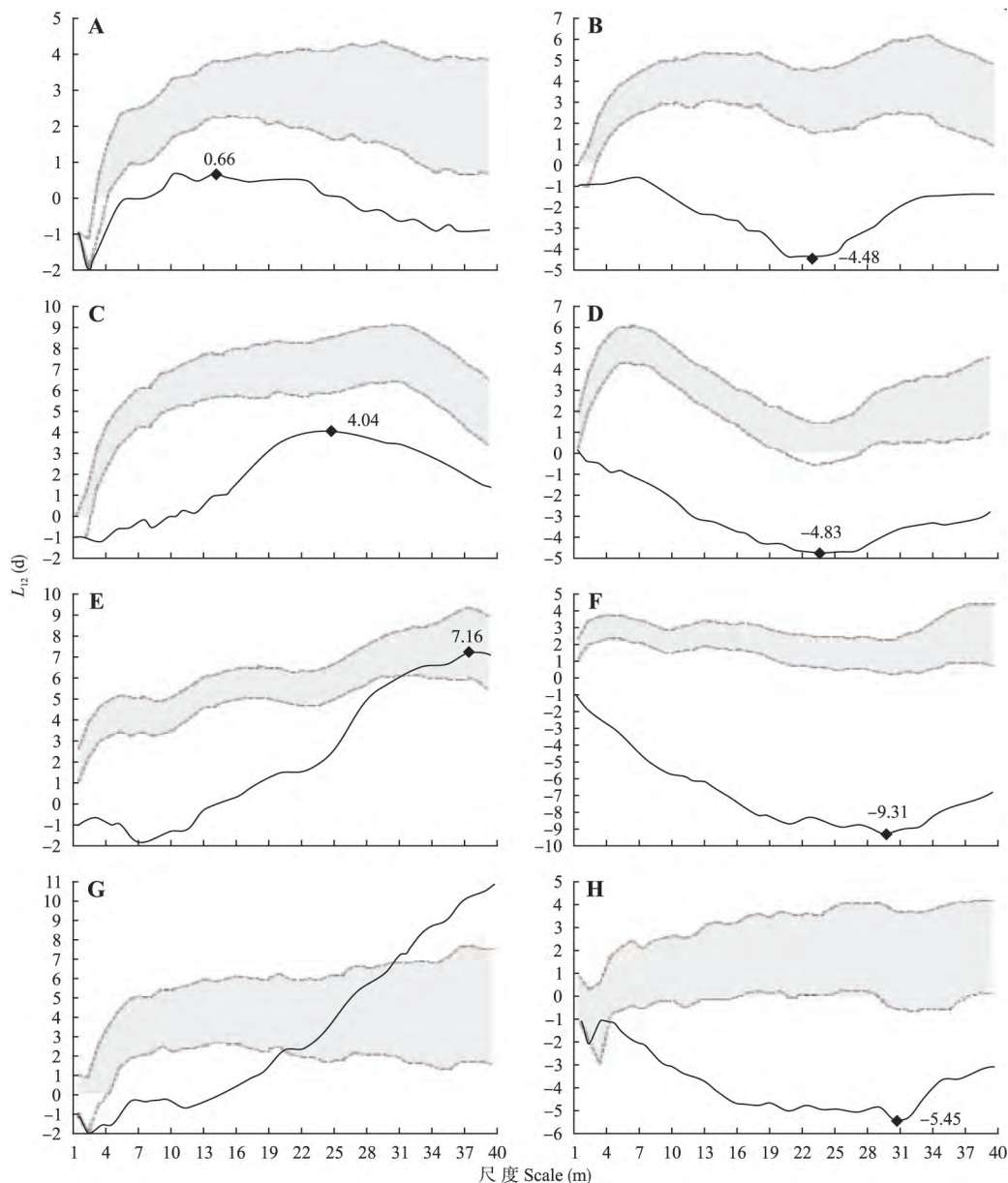


图9 优势种的种间空间关联性

Fig.9 Interspecific spatial association of dominant species.

A: 棕榈-穗序鹅掌柴 *Trachycarpus fortunei*-*Schefflera delavayi*; B: 香椿-棕榈 *Toona sinensis*-*Trachycarpus fortunei*; C: 香椿-穗序鹅掌柴 *Toona sinensis*-*Schefflera delavayi*; D: 云南草寇-棕榈 *Alpinia blepharocalyx*-*Trachycarpus fortunei*; E: 叶上花-穗序鹅掌柴 *Helwingia japonica*-*Schefflera delavayi*; F: 叶上花-棕榈 *Helwingia japonica*-*Trachycarpus fortunei*; G: 一把伞南星-穗序鹅掌柴 *Arisaema erubescens*-*Schefflera delavayi*; H: 一把伞南星-棕榈 *Arisaema erubescens*-*Trachycarpus fortunei*.

3 讨论

地下森林是在特殊生境(如天坑、深陷的岩缝等地下封闭环境)经过长期的生长、发育与演替所形成的一种以乔灌为主的植物群落^[14]。天坑作为规模最为宏大的地表负地形,坑底已形成稳定的地下森林,具有一定的植物群落空间分布格局。群落空间分布格局是植物群落对生境的一种生态适应状态,是物种种内、种间相互作用的结果,是植物群落的重

要生态特征。因此,研究坑底植物群落空间分布特征及种内和种间空间关联,对于揭示天坑植物群落的构建机制具有重要意义。

通过 Winkelmass 软件计算发现,大毛寺天坑植物群落角尺度均值为 0.501。根据惠刚盈等^[39]用 3 倍标准差原理提出的角尺度均值评判标准,角尺度均值范围在区间 [0.475, 0.517] 内属于随机分布, >0.517 为团状分布,而 <0.475 为均匀分布,可以发现原生天坑底部林木空间分布总体呈随机分布。任

青山^[40]对天然次生林研究表明,一个发育成熟的顶极森林群落,其物种在空间上主要呈随机分布,表明大毛寺原生天坑地下森林经过长期的竞争与适应,最终在天坑特殊生境条件下演替形成顶极群落,已具有稳定的森林系统结构。另一方面,由于光照是植物生长与光合作用的重要因子,受大毛寺原生天坑垂直坑壁影响,坑内光照资源有限,且主要从坑口进入,因而坑内植物在“向上”争夺资源的过程中,林木生长的高度差异较小,不同于坑外植物群落而表现出较小的垂直分层,但从角尺度测度上可以看出,坑底植物群落在天坑独特生境中具有顶极森林群落的特征,是一个较为稳定的地下森林。

大毛寺原生天坑坑底植物群落在天坑独特生境的庇护下,已形成较为稳定的“地下森林”。但坑底植物稳定的空间分布格局不仅受环境影响,同时也与种内的相互关系有关^[41],因而通过物种在种群内的空间分布格局来进一步测度这种关系^[42]。通过点格局分析发现,优势种的种内分布格局与尺度无显著关系:香椿、叶上花和云南草寇等优势种对尺度变化不明显,表现为聚集分布;棕榈与穗序鹅掌柴在小尺度上虽表现为随机分布,但在中、大尺度上表现为聚集分布特点。这与王道亮等^[43]的研究结果不一致,可能是由于种群成簇萌生是影响天坑优势种空间分布的重要原因^[44]。种群在天坑圈闭化生境及自身生长特性的共同作用下,形成适合天坑群落生存和繁育的有利结构,以适应自身的发展^[45]。

群落空间分布格局不仅与环境相关,也存在物种间的相互作用。大毛寺天坑坑底植物群落空间分布总体呈随机分布,而其中的优势物种种群在局部空间上又主要呈聚集分布,因而通过进一步分析不同物种种间的空间关联性,探讨不同物种间的空间分布特征具有重要意义。大毛寺原生天坑坑底植物群落物种间的空间关联性总体上呈负相关,即坑底植物种群在坑底空间 80 m 范围内存在一定的竞争性,单个种群多呈聚集分布,所以不同物种间存在一定的隔离,混交程度较低。而关于优势物种穗序鹅掌柴与其他物种的空间关联性,在坑底 80 m 范围内其与乔木层物种在空间上存在负关联,而与灌木层的空间负关联随着空间尺度逐渐增大而减弱,与草本层的空间负关联随着空间尺度逐渐增大而消失,当空间格局大于 60 m 时甚至出现互利共生的正效应。因此,原生天坑坑底植物群落各种群间不仅存在负关联,且处于同一垂直层次上的种群间空间负相关更强,垂直层次相差越大,其空间竞争性越小,随着

空间范围的增大,空间负关联减弱。喀斯特天坑由于其圈闭化生境,具有明显的生境异质性,在某些尺度上,物种间对资源的相似性利用会导致物种生态位分化,物种间表现出负相关^[46],而在某些尺度上充足的资源能使物种共存,形成稳定的植物群落。

天坑植物群落在圈闭化生境中经历了开拓、定居、竞争、适应,是天坑中的植物及其环境的有机组合^[21]。通过天坑植物群落空间分布格局分析发现,天坑植物群落现已发展成稳定的地下森林系统,群落的存在也证明了喀斯特天坑独特的生物多样性保护库价值和物种避难所价值。气候变化已使生物群落层面的植物发生了迁移,在大尺度范围内,应优先保护现存的大型避难所;而在一些景观区、面积较小的自然保护区范围内,优先保护较小尺度的避难所至关重要^[47]。天坑作为罕见的自然栖息地,这种物种避难所功能在面对未来气候变化以及喀斯特地区脆弱生态环境上具有明显而突出的价值。对喀斯特天坑植物种群的生态过程及相互作用机制进行研究,能为云南高原喀斯特生态脆弱区及我国其他具有相似生境的区域在开展生态恢复、物种就地保护工作方面提供有益的参考。

参考文献

- [1] Liebhold AM, Gurevitch J. Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography*, 2002, **25**: 553-557
- [2] Legendre P, Fortin MJ. Spatial pattern and ecological analysis. *Plant Ecology*, 1989, **80**: 107-138
- [3] Zhao Z-H (赵中华), Hui G-Y (惠刚盈), Hu Y-B (胡艳波), et al. The new method judged horizontal distribution pattern by uniform angle index. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2016, **52**(2): 10-16 (in Chinese)
- [4] Li G-C (李国春), Song H-D (宋华东), Li Q (李琦), et al. Spatial point pattern analysis of main trees and flowering *Fargesia qinlingensis* in *Abies fargesii* forests in Mt. Taibai of the Qinling Mountains, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2017, **28**(11): 3487-3493 (in Chinese)
- [5] Zhang J-T (张金屯). *Quantitative Ecology*. 2nd Ed. Beijing: Science Press, 2011: 248-249 (in Chinese)
- [6] Shui W (税伟), Du Y (杜勇), Chen Y-P (陈毅萍), et al. Spatial patterns and influence factors of specialization in tea cultivation based on geographically weighted regression model: A case study of Anxi County of Fujian Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2017, **28**(4): 1298-1308 (in Chinese)
- [7] Bátori Z, Gallé R, Erdős L, et al. Ecological conditions, flora and vegetation of a large doline in the Mec-

- sek Mountains (South Hungary) . *Acta Botanica Croatica* , 2011 , **70**: 147-155
- [8] Jian X-M (简小枚) , Shui W (税伟) , Chen Y-P (陈毅萍) , *et al.* Interspecific relationships of dominant species in the grassland community of moderately degraded tiankeng of Yunnan , China. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)* , 2018 , **29**(2) : 492-500 (in Chinese)
- [9] Bátori Z , Farkas T , Erdős L , *et al.* A comparison of the vegetation of forested and non-forested solution dolines in Hungary: A preliminary study. *Biologia* , 2014 , **69**: 1339-1348
- [10] Bátori Z , Csiky J , Farkas T , *et al.* The conservation value of karst dolines for vascular plants in woodland habitats of Hungary: Refugia and climate change. *International Journal of Speleology* , 2014 , **43**: 15-26
- [11] Bátori Z , Kormoczi L , Erdős L , *et al.* 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 & Karst Studies* , 2012 , **74**: 127-134
- [12] Bátori Z , Vojtkó A , Farkas T , *et al.* Large- and small-scale environmental factors drive distributions of cool-adapted plants in karstic microrefugia. *Annals of Botany* , 2017 , **119**: 301-309
- [13] Vilisics F , Sóllymos P , Nagy A , *et al.* Small scale gradient effects on isopods (Crustacea: Oniscidea) in karstic sinkholes. *Biologia* , 2011 , **66**: 499-505
- [14] Vreš B. Pregled flore Mišje doline in zgornjega porečja Rašice (Dolenjska , Slovenija) . *Hladnikia* , 2012 , **30**: 3-37
- [15] Zhu X-W (朱学稳) , Zhu D-H (朱德浩) , Huang B-J (黄保健) , *et al.* A brief study on karst tiankeng. *Carologica Sinica (中国岩溶)* , 2003 , **22**(1) : 51-65 (in Chinese)
- [16] Zhu X-W , Waltham T. Tiankeng: Definition and description. *Cave and Karst Science* , 2005 , **32**: 75-79
- [17] Zhu X-W (朱学稳) . Tiankeng: The skylight of earth. *Forest and Humankind (森林与人类)* , 2010(12) : 46-51 (in Chinese)
- [18] Chen W-H (陈伟海) , Zhu D-H (朱德浩) , Zhu X-W (朱学稳) . Characteristics and evaluation of karst landscape in tiankeng-Difeng scenery site , Fengjie , Chongqing. *Geography and Geo-Information Science (地理与地理信息科学)* , 2004 , **20**(4) : 80-83 (in Chinese)
- [19] Wang J-J (王佳佳) , Guo C-Q (郭纯青) . Comparison between the positive and negative topographic ecosystem in karst mountainous areas and its bearing capability. *Guizhou Agricultural Sciences (贵州农业科学)* , 2007 , **35**(6) : 85-87 (in Chinese)
- [20] Fan B-B (范蓓蓓) . The Study of Characteristics and Succession of Karst Tiankeng Community in Dashiwei , Guangxi. Master Thesis. Guilin: Guangxi Normal University , 2014 (in Chinese)
- [21] Li W-Y (李伟云) , Xiang Y-H (向艳辉) , Du Y (杜宇) , *et al.* Underground forest communities in Zhanyi , Yunnan Province. *Forest Science and Technology (四川林勘设计)* , 2001(2) : 20-25 (in Chinese)
- [22] Shui W (税伟) , Chen Y-P (陈毅萍) , Wang Y-W (王雅文) , *et al.* Origination , study progress and prospect of karst tiankeng research in China. *Acta Geographica Sinica (地理学报)* , 2015 , **70**(3) : 431-446 (in Chinese)
- [23] Wang Z-H (王震洪) , Yang L-M (杨立美) , Yang C-B (杨成波) , *et al.* Study on Typical Terrestrial Ecosystem of Yunnan-Guizhou Plateau. I. Typical Forest , Shrub Community Pattern , Maintenance and Process. Beijing: Science Press , 2011 (in Chinese)
- [24] Tan C (谭成) . The preliminary discussion about Haifeng's wetland ecosystem. *Forest Science and Technology (四川林勘设计)* , 2002(2) : 1-8 (in Chinese)
- [25] Li L (李丽) , Hui S-R (惠淑荣) , Hui G-Y (惠刚盈) , *et al.* A study on the minimum area of forest spatial investigation. *Forest Resources Management (林业资源管理)* , 2007(2) : 47-51 (in Chinese)
- [26] Corona P , D' Orazio P , Lamonaca A , *et al.* The Winkelmass index as a forest management tool for inventorying stand structure. *Forest* , 2005 , **2**: 777-778
- [27] Shui W (税伟) , Chen Y-P (陈毅萍) , Jian X-M (简小枚) , *et al.* Plant diversity characteristics of original karst tiankeng along vertical gradient: A case study of Zhangyi tiankeng in Yunnan Province , China. *Mountain Research (山地学报)* , 2018 , **36**(1) : 53-62 (in Chinese)
- [28] Hui G-Y (惠刚盈) , Hu Y-B (胡艳波) . Measuring species spatial isolation in mixed forests. *Forest Research (林业科学研究)* , 2001 , **14**(1) : 23-27 (in Chinese)
- [29] Zheng L-F (郑丽凤) , Zhou X-N (周年年) , Jiang X-T (江希钊) , *et al.* Analysis of the stand spatial structure of *Pinus massoniana*-broadleaved mixed forest. *Journal of Tropical and Subtropical Botany (热带亚热带植物学报)* , 2006 , **14**(4) : 275-280 (in Chinese)
- [30] Ma H-J (马洪婧) , Chen X-L (陈信力) , Shi L-Y (史珑燕) , *et al.* Spatial structure and stability of *Pinus* and *Quercus* mixed forest. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science) (西北农林科技大学学报: 自然科学版)* , 2013 , **41**(8) : 72-78 (in Chinese)
- [31] Gadov KV. New variables for describing stands of trees. *Forst Und Holz* , 1993 , **48**: 601-606
- [32] Gadov KV , Zhang CY , Wehenkel C , *et al.* Continuous cover forestry. Chapter 2: Forest structure and diversity. Berlin: Springer , 2012
- [33] Lyu Y (吕勇) , Zang H (臧颢) , Wan X-J (万献军) , *et al.* Storey structure study of *Cyclobalanopsis myrsinaefolia* mixed stand based on Storey index. *Forest Resources Management (林业资源管理)* , 2012(3) : 81-84 (in Chinese)
- [34] Ripley BD. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society* , 1977 , **39**: 172-212
- [35] Zhang J-T (张金屯) . Analysis of spatial point pattern for plant species. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)* , 1998 , **22**(4) : 344-349 (in Chinese)
- [36] Zhang L (张兰) , Zhang H (张华) , Zhao C-Y

- (赵传燕). Point pattern analysis of *Populus euphratica* population in the lower reaches of Heihe River. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2014, **25** (12): 3407-3412 (in Chinese)
- [37] Dong L-B (董灵波), Liu Z-G (刘兆刚), Zhang B (张博), et al. Forest landscapes' spatial point patterns and associations based on Ripley L and O-ring functions. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2014, **25**(12): 3429-3436 (in Chinese)
- [38] Yang X-F (杨晓凤), Miao Y-M (苗艳明), Zhang Q-D (张钦弟), et al. Spatial pattern analysis of individuals in different age-classes of *Pinus bungeana* in Wulu Mountain Reserve, Shanxi, China. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), 2013, **33**(1): 24-30 (in Chinese)
- [39] Hui G-Y (惠刚盈), Gadow K, Hu Y-B (胡艳波), et al. Characterizing forest spatial distribution pattern with the mean value of uniform angle index. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2004, **24**(6): 1225-1229 (in Chinese)
- [40] Ren Q-S (任青山). Study on niche structure of dominant population in natural secondary forests. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 1998, **26**(2): 5-10 (in Chinese)
- [41] Zhang X (张欣). Used Point Patterns Analysis to Study on the Stability of Plantation Structure for *Hippophae rhamnoides* Linn. Master Thesis. Changchun: Northeast Normal University, 2011 (in Chinese)
- [42] Xie C-Q (解传奇), Tian M-X (田民霞), Zhao Z-R (赵忠瑞), et al. Spatial point pattern analysis of *Abies georgei* var. *smithii* in forest of Sygera Mountains in southeast Tibet, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2015, **26**(6): 1617-1624 (in Chinese)
- [43] Wang D-L (王道亮), Li W-Z (李卫忠), Cao Z (曹铸), et al. Spatial pattern of *Quercus wutaishanica* in natural secondary forest of Huanglong Mountain. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2016, **36**(9): 2677-2685 (in Chinese)
- [44] Sun S-C (孙书存), Chen L-Z (陈灵芝). Architectural analysis of crown geometry in *Quercus liaotungensis*. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 1999, **23**(5): 433-440 (in Chinese)
- [45] Chang X-H (常新华), Zhao X-H (赵秀海), Zeng F-Y (曾凡勇), et al. Spatial distribution of main tree species and their environmental interpretations in conifer and broadleaved mixed forests of Changbai Mountains, northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 2009, **31**(1): 7-12 (in Chinese)
- [46] Han W-H (韩文衡), Xiang W-S (向悟生), Ye D (叶铎), et al. Spatial patterns of and specific correlations between dominant tree species in a karst evergreen and deciduous broadleaved mixed forest in Mulun Karst National Nature Reserve. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(11): 2769-2776 (in Chinese)
- [47] Eigenbrod F, Gonzalez P, Dash J, et al. Vulnerability of ecosystems to climate change moderated by habitat intactness. *Global Change Biology*, 2015, **21**: 275-286

作者简介 税 伟,男,1974年生,博士,教授,博士生导师。主要从事地理学及土地利用/覆被变化与生态环境效应研究。E-mail: shuiwei@fzu.cn

责任编辑 孙 菊

税伟,陈毅萍,简小枚,等. 喀斯特原生天坑植物群落空间格局特征——以云南沾益天坑为例. 应用生态学报, 2018, **29**(6): 1725-1735

Shui W, Chen Y-P, Jian X-M, et al. Spatial pattern of plant community in original karst tiankeng: A case study of Zhanyi tiankeng in Yunnan, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(6): 1725-1735 (in Chinese)