

文章编号: 1008 - 2786 - (2016) 2 - 165 - 08

DOI: 10. 16089/j. cnki. 1008 - 2786. 000114

## 云南石林岩生维管植物多样性及生物量特征

朱习爱<sup>1,2</sup>, 沈有信<sup>1\*</sup>, 何贝贝<sup>2</sup>, 王电杰<sup>1,2</sup>, 黄金<sup>3</sup>

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650000; 2. 中国科学院大学, 北京 100049;

3. 石林风景名胜区管理局, 云南 石林 652211)

**摘 要:** 对云南石林石漠化生态系统、人工林生态系统和次生林生态系统内的岩生维管植物进行样方调查, 结果表明: 1. 三种生态系统内分别记录到 15 科 21 属 21 种、15 科 25 属 25 种和 28 科 39 属 41 种岩生维管植物。2. 单位面积平均生物量表现为石漠化 ( $11.17 \pm 2.98 \text{ g/m}^2$ ) > 次生林 ( $6.04 \pm 1.03 \text{ g/m}^2$ ) > 人工林 ( $1.29 \pm 0.44 \text{ g/m}^2$ ), 系统间存在显著差异 ( $F = 14.27, P < 0.001$ )。岩石裂缝中生长的少量阳性灌木个体异常地增加了石漠化生态系统的单位面积生物量。3. 超过 75% 的物种分布于石壁、石坑、石隙等微生境, 而石台、石面和石沟很少有植物殖居; 按中国植被进行的生活型分类, 三种系统中草本物种数占各自系统内总物种数比例分别为 42.8%、60% 和 34.2%; 灌木和藤本次之, 其物种数差异不大, 其中落叶种数较常绿物种数多; 乔木物种组成只有中、小乔木, 占群落中总物种数的比例最低。4. MRPP 分析显示, 三种生态系统岩生维管植物组合模式存在显著差异 ( $A = 0.125, P < 0.001$ )。Shannon - Wiener 多样性指数和均匀度指数均表现为人工林 > 石漠化 > 次生林。随着植被覆盖度的增加, 物种数呈上升趋势, 其中阳性物种逐渐减少, 阴性物种逐渐增加, 物种从随机分布过渡到均匀分布。

**关键词:** 喀斯特; 植被生态系统; 岩生维管植物; 物种多样性; 生物量; 云南石林

中图分类号: Q948

文献标志码: A

喀斯特是世界上广泛分布的一种地质景观类型。中国的喀斯特地区, 若按碳酸盐岩出露面积计, 为  $90.7 \times 10^4 \text{ km}^2$ , 其中西南部以云、贵、桂为主体, 包括湘、鄂、川部分地区的喀斯特高原约占总面积的一半 ( $50 \times 10^4 \text{ km}^2$ )<sup>[1]</sup>。喀斯特地区脆弱的生态地质环境背景加上各种不合理的人为干扰, 导致喀斯特石漠化已经成为当今严重的生态问题<sup>[2]</sup>, 目前很多学者依据土面植被的各项指标(如植被覆盖率、群落结构和功能等)评价石漠化恢复程度<sup>[3-5]</sup>, 忽略了更脆弱的露石亚生态系统。

岩生植物是指在岩石缝隙间及岩石上, 或覆于岩石表面的薄层土壤上生长的一类具有较强抗性能

力植物<sup>[6]</sup>。出露的岩石个体在很多生态系统中常见, 其表面通常被描述为贫瘠、干旱、强光辐射、温度变化剧烈的生境<sup>[7]</sup>, 但仍有一些生物在岩石表面显示出顽强的生命力, 包括微生物、地衣、苔藓、蕨类和种子植物<sup>[8]</sup>。岩生维管植物具有耐旱、耐贫瘠、抗逆性强等优势<sup>[6,9]</sup>, 能顽强生存于岩石微生境, 固定碳、氮元素<sup>[10]</sup>, 形成一定的生物量, 在水土保持、群落更新、石漠化防治和环境指示等方面起着重要作用<sup>[11-13]</sup>。许多文献资料就低等岩生生物类群及其对岩石的溶蚀作用做了大量阐述<sup>[14-15]</sup>, 但对喀斯特露石子系统岩生维管植物关注不多。随着喀斯特地表植被的改变, 喀斯特露石小生境发生剧烈变化, 但

收稿日期(Received date): 2015 - 07 - 12; 改回日期(Accepted): 2015 - 12 - 05。

基金项目(Foundation item): 中国科学院西部之光项目(07ZK101K02)资助。[Supported by West Light Foundation of The Chinese Academy of Sciences (07ZK101K02).]

作者简介(Biography): 朱习爱(1990 -), 男, 硕士研究生, 云南宣威人, 从事碳酸盐岩附着物研究。[Zhu Xiaai(1990 -), male, Postgraduates, born in Xuanwei of Yunnan Province, engaged in carbonate rock epiliths research.] E-mail: zhuxiai19900624@163.com, Tel: 13108522518

\* 通信作者(Corresponding author): 沈有信[Shen Youxin], 男, 博士, 研究员, 从事退化生态系统的研究与恢复工作。E-mail: yxshen@xtbg.ac.cn

目前尚无研究显示这种变化对岩生维管植物的影响。本研究选择石林地区的石漠化生态系统、人工林生态系统和次生林生态系统,对石体上的维管束植物的多样性、生物量、生境特点等进行测定和统计,以期揭示石漠化迹地及其人工修复系统中岩生维管植物的多样性提供理论参考,为评价石漠化植被修复提供依据。

## 1 研究区概况

研究区位于喀斯特分布集中区的云南省石林县境内,距昆明 84 km,海拔 1 500 ~ 1 950 m。属亚热带低纬度高原山地季风气候,夏秋半年为雨季(5—10月),冬春半年为旱季(11月至次年4月)。历年平均日照数 2 318 h,日照率 53%,无霜期 254 d,年均温 14.8℃,年降水量 850 mm。地带性植被属“滇中、滇东高原半湿润常绿阔叶林”<sup>[11]</sup>。选择以下 3 类喀斯特生态系统进行对比研究:

1. 石漠化生态系统(以下简称为石漠化):多年樵薪后,石体间土壤上偶见低矮植物如岩柿(*Diospyros dumetorum*)、白刺花(*Sophora davidii*)、毛枝绣线菊(*Spiraea martinii*)等,植被高度低于样地内大部分石头。样地处斜坡带的峰丛洼地,岩石表面覆盖蓝藻结皮。

2. 人工林植被生态系统(以下简称为人工林):2005年清除原生植被,种植了云南松(*Pinus yunnanensis*)、红叶石楠(*Photinia × fraseri*)、火棘(*Pyracantha fortuneana*)等乔灌木幼树,至今已高于大部分石头。树木间距较大,约为 4 m,林窗开阔,林下空旷多杂草。由于苗木种植时,使埋藏于土壤的岩石出露,实验调查时尽量选择自然出露岩石的地方。石体表面附着藻类和藓类结皮,详见田友萍有关调查<sup>[16]</sup>。

3. 次生半湿润常绿阔叶林生态系统(以下简称次生林):以云南木犀榄(*Olea yunnanensis*)、清香木

(*Pistacia weinmanniifolia*)、滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucoides*)、团花新木姜子(*Neolitsea homilantha*)为优势种,混有黄连木(*Pistacia chinensis*)、云南鹅耳枥(*Carpinus monbeigiana*)、毛叶合欢(*Albizia mollis*)等落叶成分,森林保存有相对原始的成分。具体植被情况参见沈有信等相关调查<sup>[17]</sup>,石体上着生多种低等生物和高等维管植物。其他基本情况见表 1。

## 2 材料与方法

### 2.1 野外样地设置及调查

2014年10月在3类生态系统内各设置 100 m × 100 m 样地,于样地的坡顶设立一条水平标准线,用塑料绳垂直标准线向下沿坡面拉 6 条长 100 m 的样带线,样带线横向间隔 10 m,每条样带线上间隔 10 m 设 2 m × 2 m 调查样方,3 个样地共计 180 个样方。记录样方内岩石上维管植物的种类、个体数及其生境类型。

岩生维管植物的小生境区分为 6 种:石壁(*Stone wall*)、石台(*Stone terrace*)、石面(*Stone surface*)、石坑(*Stone pit*)、石隙(*Stone crack*)和石沟(*Stone gully*)。石壁小生境通常是裸露于外界环境的岩石侧面,最小面积 0.1 m<sup>2</sup>,最大 4 m<sup>2</sup>,表面很少有土壤堆积;其他 5 种小生境参考朱守谦<sup>[18]</sup>、熊华<sup>[19]</sup>等对喀斯特生境的划分标准。根据植物的生活习性将物种分为阳生和阴生两类<sup>[20]</sup>。

### 2.2 样品及数据处理

1. 借助植物志、显微镜等工具分析鉴定维管植物标本。野外采集的植物样品立即带回实验室,称鲜重( $G_{鲜}$ ),105℃杀青后,用电热干燥箱在 80℃下烘干至恒重,称干重( $G_{干}$ ),计算其生物量。

2. 用丰富度指数、物种多样性指数和均匀度指数作为衡量群落多样性的指标<sup>[21]</sup>,方差分析估计系统间岩生维管植物的丰富度和生物量差异。

用非度量多维尺度(NMDS)排序法和多响应置

表 1 3 类喀斯特生态系统研究地概况

Tab. 1 Field research sites of three different karst ecosystems

生态系统类型	地理位置	海拔/m	坡度/°	坡向	岩石裸露率/%	群落总盖度/%
石漠化生态系统	N: 24°51'E: 103°19'	1 789	20° ~ 30°	东西 WE	44.7	5
人工林生态系统	N: 24°50'E: 103°19'	1 776	30° ~ 45°	东北 NE	36.4	46
次生林生态系统	N: 24°38'E: 103°20'	1 927	35° ~ 45°	东北 NE	32.4	80

换过程(MRPP)分析<sup>[22]</sup>系统岩生维管植物组合模式的相似关系,R统计软件Vegan程序包的metaMDS函数和mrpp函数即可实现<sup>[23-24]</sup>;用Labdsv包的indval函数<sup>[25]</sup>做指示种分析(Indicator species analysis)<sup>[26]</sup>,判别与特定生态系统类型相关的岩生维管植物种类。

计算公式:

$$\text{Margalef 丰富度指数: } R = \frac{S-1}{\ln N},$$

$$\text{Shannon - Wiener 指数: } H' = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i,$$

$$\text{Simpson 指数: } D = 1 - \sum P_i^2,$$

$$\text{Pielous 均匀度指数: } J_{sw} = \frac{H'}{\ln S},$$

式中  $S$  为系统内物种总数, $N$  为所有物种的个体数之和; $P_i = N_i/N$ , $P_i$  为第  $i$  种的个体数  $N_i$  占所有种个体总数  $N$  的比例。所有的数据运算与统计作图在 R 3.1.2 和 Excel 中完成。

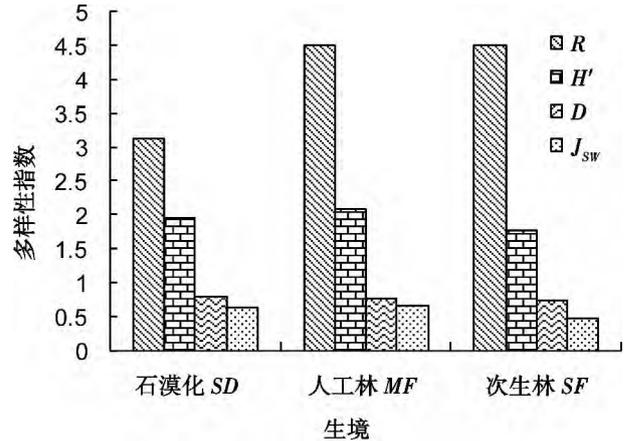
### 3 结果与分析

#### 3.1 不同生态系统岩生维管植物多样性

石漠化、人工林、次生林样地内分别记录到岩生维管植物 15 科 21 属 21 种、15 科 25 属 25 种、28 科 39 属 41 种。其中,蕨类植物共 5 科 7 属 7 种,包括水龙骨科(含 3 属 3 种)、蕨科、铁角蕨科、中国蕨科和肿足蕨科(各含 1 属 1 种),其他的为种子植物。在科、属、种 3 个层次上,各个系统内的草本科属种占各自系统物种总数的比例约 70%,乔木和灌木共占 20%,藤本较少(约 10%)。

石漠化、人工林、次生林系统的 Margalef 丰富度指数( $R$ ) 分别是 3.133 1、4.500 5、4.509 2,随着上覆植被覆盖度的增加,物种丰富度逐渐增加(图 1); Shannon 多样性指数( $H'$ ) 和均匀度指数( $J_{sw}$ ) 表现为人工林 > 石漠化 > 次生林;石漠化生态系统中 Simpson 指数(0.803 0) 高于人工林(0.773 6) 和次生林系统(0.746 8),表现出与物种丰富度相反的趋势。综合来看,相比石漠化和人工林系统,次生林的物种丰富度较高,多样性和均匀度较低。

石漠化、人工林和次生林每条样带的平均物种数分别是  $13.83 \pm 2.23$ 、 $9.17 \pm 2.15$ 、 $35.33 \pm 2.20$  (平均值  $\pm$  标准误),表现出次生林 > 石漠化 > 人工林[图 2(a)],系统间有显著差异( $F = 40.49$ ,  $P < 0.001$ );多重比较结果显示石漠化生态系统与人工



注:SD、MF、SF 分别代表石漠化、人工林、次生林生态系统(下同)。R: Margalef 丰富度指数, $H'$ : Shannon - Wiener 指数, $D$ : Simpson 指数, $J_{sw}$ : Pielous 均匀度指数。Note: SD: Stony Desertification, MF: Manmade Forest, SF: Secondary Forest. R: Margalef index,  $H'$ : Shannon - Wiener index,  $D$ : Simpson index,  $J_{sw}$ : Pielous evenness index.

图 1 3 类喀斯特生态系统物种多样性指数

Fig. 1 Species diversity indexes of the three karst ecosystems

林生态系统间的差异不显著( $P = 0.15$ ),两个系统的物种科数相同,属、种总数差异不大,都低于次生林系统。

石漠化生态系统的优势科是苦苣苔科(*Gesneriaceae*)、卷柏科(*Selaginellaceae*)和蔷薇科(*Rosaceae*),云南蛛毛苣苔(*Paraboea neurophylla*)、卷柏(*Selaginella tamariscina*)和毛枝绣线菊(*Spiraea martinii*)为优势种,其在系统样方内的出现频率分别是 21.7%、15.0%和 21.7%。人工林系统优势科为菊科(*Asteraceae*)和禾本科(*Poaceae*),鬼针草(*Bidens pilosa*)和黄茅(*Heteropogon contortus*)为优势种,样方内的出现频率分别为 13.3%、11.7%,其中鬼针草在样方内的平均株数( $1.48 \pm 0.73$ )最高。荨麻科(*Urticaceae*)、胡椒科(*Piperaceae*)和水龙骨科(*Polypodiaceae*)是次生林的优势科,荫地冷水花(*Pilea hamaoi*)、石韦(*Pyrrrosia lingua*)和变异铁角蕨(*Asplenium varian*)是优势种,样方内出现频率分别为 47.5%、62.8%和 66.0%,在系统内分布较广泛,前两个物种在样方内的平均株数( $45.53 \pm 15.62$ 、 $36.59 \pm 14.14$ )较高。

#### 3.2 不同生态系统岩生维管植物的生物量

不同喀斯特植被生态系统的岩生维管植物生物量有显著差异[ $F = 14.27$ ,  $P < 0.001$ ;图 2(b)]。石漠化生态系统平均生物量最高,达  $11.17 \pm 2.98$  g/

$\text{m}^2$  与次生林生态系统的生物量 ( $6.04 \pm 1.03 \text{ g/m}^2$ ) 差异不显著 ( $P=0.117$ ) ,但显著高于人工林;人工林生态系统的生物量最低 ( $1.29 \pm 0.44 \text{ g/m}^2$ ) 约为次生林系统的 1/4。

### 3.3 不同生态系统岩生维管植物的生活型构成及分布特征

按《中国植被》的生活型划分标准<sup>[27]</sup>对记录的植物种类进行分类(表2)。可见,多年生草本植物物种数在各自系统内所占的比例均最高(42.8%、60%和34.2%) ,其次是一年生草本(28.6%、20%和22%)。灌木和藤本物种数占系统内总物种数比例的差异不大,其中落叶物种较常绿物种多。乔木物种组成只有中、小乔木,其在群落中所占比例最小。

从石漠化、人工林到次生林,随着系统内上覆植被盖度的增加,阳性物种逐渐减少,阴性物种逐渐增多(图3a)。次生林系统内大部分(83%)岩生维管植物分布于石壁、石面和石坑小生境,很少有植物分布于石沟;石漠化和人工林系统内约1/2的植物分布在裸岩的缝隙之间,45%的物种生长在石壁和石坑,石台、石面和石沟偶尔有植物殖居(图3b)。

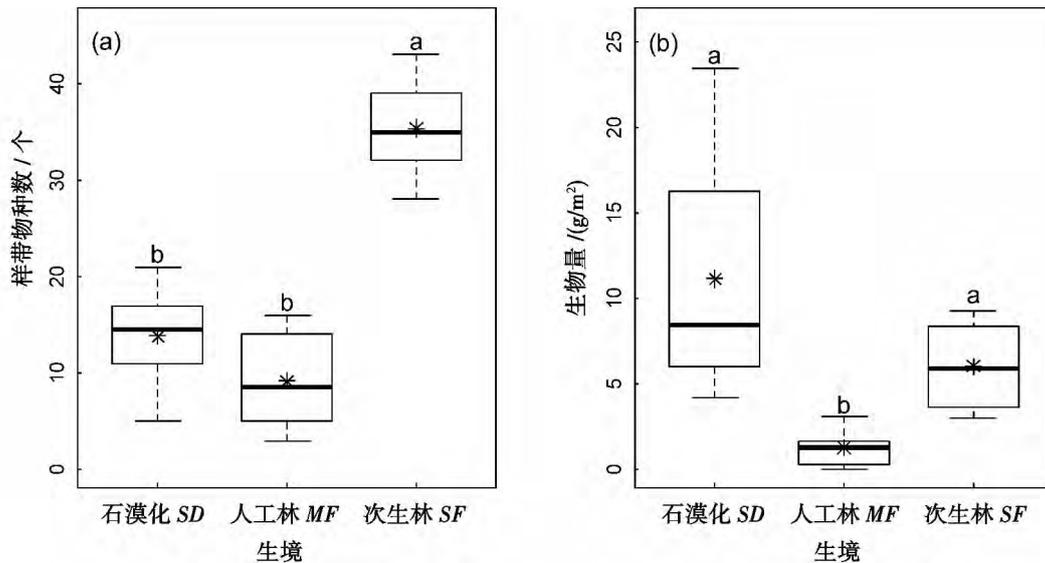
### 3.4 不同生态系统岩生维管植物组合特征

多响应置换过程(MRPP)分析结果表明3种生

态系统间岩生维管植物组合模式存在显著差异( $A=0.125, P<0.001$ ) ,并且这种差异存在于各个生态系统的全部配对之间(表3)。此外,11%(7种)的物种在3类生态系统中都有分布,66%(40种)的物种分布在特定类型的生态系统,其中次生林特有种(27种)数量最多,其次是人工林(8种)和石漠化(5种)。

非度量多维尺度(NMDS)二维排序结果(图4)较好地反映了3个生态系统岩生维管植物群落各样方之间的组合差异。总体来看,3个系统物种彼此分隔,距离较远,相似性较弱,各自都有组成系统群落的植物种类。从系统内物种分布的空间趋势来看,石漠化生态系统物种数的空间分布呈现“凹型”格局,群落物种的聚类 and 排序距离远,样方内生境相似程度低,具高度异质性,很少存在维持多个物种数的样方,具有随机分布的群落结构;次生林生态系统的样方之间群落物种的聚类 and 排序距离较近,生境相似程度高,物种形成均匀分布;人工林生态系统介于二者之间。

指示种分析(ISA)表明3个生态系统内都有代表各自岩生维管植物群落的指示种(表4),50%(6种)的指示种分布在次生林生态系统,人工林和石漠化系统的指示种数分别为5种、2种。



注:不同字母表示差异达到显著  $P<0.001$ 。虚线上下端直线代表1.5倍四分位数间距,箱体的顶部和底部分别代表上下四分位数,中间的粗线代表中位数,位于中位数线上浮动的“\*”代表平均值。Note: Different lowercase letters above the bar indicate significant difference between two ecosystems ( $P<0.001$ ), the upper /lower end of the dash represent 1.5 fold the in terquartile range, any point out of this range is outlier, the upper /lower part of the box represent the quartile, the wider line in between represent median, the “\*”folating on the median line represent mean value.

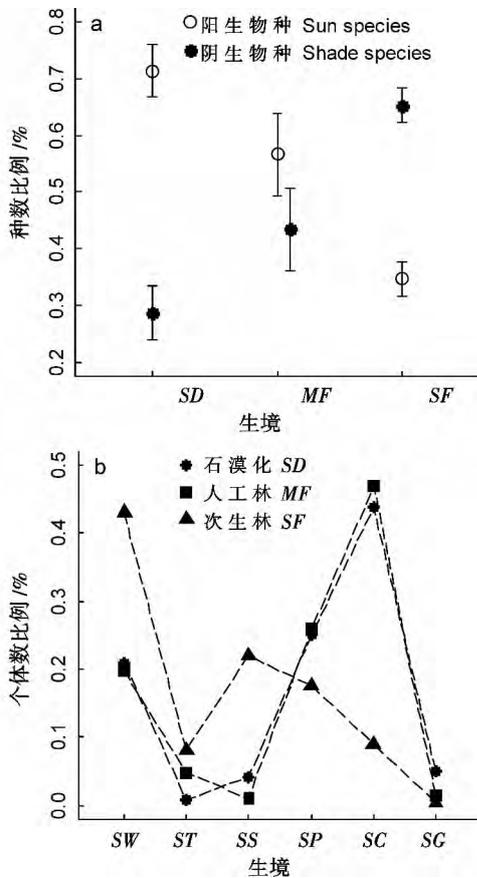
图2 不同生态系统维管植物丰富度(a)和单位样方面积生物量箱线图(b)

Fig. 2 Boxplot of species richness (a) and biomass per square meter quadrat (b) of vascular plants among the three ecosystems

表 2 3 种喀斯特植被生态系统物种的生活型组成

Tab.2 Composition of life form in three different karst vegetation ecosystems

生活型	石漠化 SD		人工林 MF		次生林 SF	
	种数	占总数	种数	占总数	种数	占总数
	/个	/%	/个	/%	/个	/%
常绿中乔木	0	0	0	0	1	2.4
落叶中乔木	0	0	1	4	2	4.9
常绿小乔木	0	0	0	0	2	4.9
乔木合计	0	0	1	4	5	12.2
常绿灌木	0	0	1	4	4	9.8
落叶灌木	3	14.3	2	8	3	7.3
木质常绿藤本	0	0	0	0	1	2.4
木质落叶藤本	1	4.8	0	0	1	2.4
草质常绿藤本	0	0	0	0	1	2.4
草质落叶藤本	2	9.5	1	4	3	7.3
多年生草本	9	42.8	15	60	14	34.2
一年生草本	6	28.6	5	20	9	22
合计	21	100	25	100	41	100



注: SW、ST、SS、SP、SC、SG 分别代表石壁、石台、石面、石坑、石隙、石沟。Note: SW: Stone Wall, ST: Stone Terrace, SS: Stone Surface, SP: Stone Pit, SC: Stone Crack, SG: Stone Gully.

图 3 不同生态系统阳生、阴生植物所占比例 (a) 和不同生境维管植物个体数所占比例 (b)

Fig. 3 The proportion of sun and shade species among ecosystems (a) and the proportion of species at different habitats (b)

表 3 不同生态系统岩生维管植物群落的多响应置换过程 (MRPP) 配对比较分析结果的  $A (P < 0.001^{***})$  值效应

Tab. 3 Effect size  $A$  with  $P (< 0.001^{***})$  values for MRPP

系统类型	系统类型	
	石漠化	人工林
人工林	0.070 <sup>***</sup>	
次生林	0.107 <sup>***</sup>	0.092 <sup>***</sup>

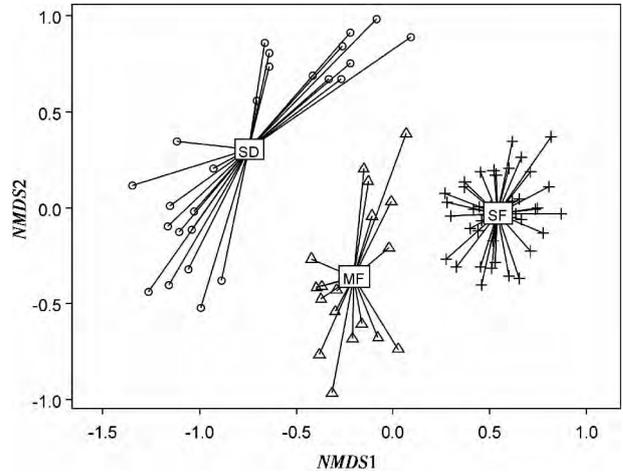


图 4 基于 NMDS 的物种组成排序图 (stress = 15.4%)

Fig. 4 Ordination diagram of species assemblages based on NMDS (stress = 15.4%)

## 4 讨论

出露岩石上不仅生长藻类、地衣和苔藓等低等植物,还分布有大量的蕨类和种子植物。宋满珍等<sup>[9]</sup>统计到的庐山岩生维管植物约有 81 科 191 属 418 种;张仁波等<sup>[12]</sup>调查到黔北岩生种子植物共有 60 科 101 属 118 种;代丽华等<sup>[13]</sup>在贵州遵义大沙河自然保护区记录到的岩生维管植物种类占总岩生植物的 44.8%;Chin<sup>[28]</sup>记录到 1 216 种马来半岛南部石灰岩的维管植物。石林位于西南喀斯特地区,气候温和,降雨量充沛,有较丰富的岩生维管植物种类。据不完全统计,石林喀斯特地区有维管束植物 147 科 533 属 889 种<sup>[29]</sup>,本次调查共记录到岩生维管植物 37 科 58 属 61 种,分别占该区总维管植物科的 25%,属的 11% 及种的 7%,较徐海清<sup>[30]</sup>在石林半湿润常绿阔叶林中统计到的石附生维管植物 (16 科 17 种) 种类丰富,与其他地区的岩生维管植物相比,种类较少,这可能与调查样地面积和生境取舍有关。

本研究测定的石林喀斯特生态系统岩生维管植

表4 不同生态系统岩生维管植物群落指示种分析

Tab. 4 Indicator species analysis of vascular plants community among ecosystems

物种 Species	指示值 Indicator value			P
	石漠化	人工林	次生林	
	SD	MF	SF	
拔毒散 <i>Sida szechuensis</i>	0.000	0.056	0.000	0.212
菝葜 <i>Smilax ferox</i>	0.000	0.000	0.047	0.347
白茅 <i>Imperata cylindrica</i>	0.000	0.111	0.000	0.052
变异铁角蕨 <i>Asplenium varians</i>	0.041	0.030	<b>0.561</b>	<b>0.001</b>
薄叶鼠李 <i>Rhamnus leptophylla</i>	0.100	0.000	0.000	0.092
草果药 <i>Hedychium spicatum</i>	0.000	0.000	0.023	1.000
草沙蚕 <i>Tripogon bromoides</i>	0.177	0.091	0.000	0.056
大果假瘤蕨 <i>Phymatopteris griffithiana</i>	0.033	0.000	0.000	0.509
倒提壶 <i>Cynoglossum amabile</i>	0.007	0.085	0.000	0.136
地果 <i>Ficus tikoua</i>	0.033	0.000	0.000	0.522
滇贵崖豆藤 <i>Millettia bonatiana</i>	0.000	0.000	0.023	1.000
滇青冈 <i>Cyclobalanopsis glaucooides</i>	0.000	0.000	0.070	0.198
豆瓣绿 <i>Peperomia tetraphylla</i>	0.000	0.000	<b>0.419</b>	<b>0.001</b>
钩苞大丁草 <i>Gerbera delavayi</i>	0.000	0.056	0.000	0.188
钩毛茜草 <i>Rubia oncorhiza</i>	0.014	<b>0.154</b>	0.005	<b>0.034</b>
荫地冷水花 <i>Pilea hamaoi</i>	<0.001	0.000	<b>0.650</b>	<b>0.001</b>
鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>	0.001	<b>0.422</b>	<0.001	<b>0.001</b>
贵州络石 <i>Trachelospermum bodinieri</i>	0.000	0.000	0.047	0.342
何首乌 <i>Fallopia multiflora</i>	0.000	0.000	0.023	1.000
红雾水葛 <i>Pouzolzia sanguinea</i>	0.000	0.000	<b>0.186</b>	<b>0.025</b>
花椒勒 <i>Zanthoxylum scandens</i>	0.033	0.000	0.000	0.532
黄背草 <i>Themeda japonica</i>	0.067	0.000	0.000	0.133
黄茅 <i>Heteropogon contortus</i>	0.046	<b>0.299</b>	0.000	<b>0.002</b>
尖叶铁扫帚 <i>Lespedeza juncea</i>	0.000	0.056	0.000	0.198
姜味草 <i>Micromeria biflora</i>	0.000	0.056	0.000	0.219
荩草 <i>Arthraxon hispidus</i>	0.014	0.026	0.002	0.860
景天科一种 <i>Crassulaceae</i>	0.000	0.000	0.023	1.000
卷柏 <i>Selaginella tamariscina</i>	<b>0.300</b>	0.000	0.000	<b>0.001</b>
蕨 <i>Pteridium aquilinum</i>	0.013	0.035	0.000	0.674
孔雀草 <i>Dendranthema indicum</i>	0.000	0.056	0.000	0.202
苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i>	0.000	0.056	0.000	0.204
裸叶粉背蕨 <i>Aleuritopteris duclouxii</i>	0.026	0.001	0.018	0.992
落葵薯 <i>Anredera cordifolia</i>	0.000	0.000	0.023	1.000
马唐 <i>Digitaria sanguinalis</i>	0.009	0.033	0.010	0.760
毛叶合欢 <i>Albizia mollis</i>	0.000	0.025	0.013	0.782
毛枝绣线菊 <i>Spiraea martinii</i>	<b>0.433</b>	0.000	0.000	<b>0.001</b>
南天竹 <i>Nandina domestica</i>	0.000	0.000	0.070	0.230
拟金茅 <i>Eulaliopsis binata</i>	0.026	0.012	0.000	0.735
牛膝 <i>Achyranthes bidentata</i>	0.000	<b>0.167</b>	0.000	<b>0.011</b>
千里光 <i>Senecio scandens</i>	0.000	0.000	0.023	1.000
清香木 <i>Pistacia weinmannifolia</i>	0.000	0.000	0.023	1.000
忍冬 <i>Lonicera? japonica</i>	0.000	0.000	0.070	0.222
三叶薯蓣 <i>Dioscorea arachidna</i>	0.000	0.000	0.070	0.230
石莲 <i>Sinocrassula indica</i>	0.000	0.000	0.047	0.515
石韦 <i>Pyrrhosia lingua</i>	0.000	<0.001	<b>0.857</b>	<b>0.001</b>
铁线莲 <i>Clematis florida</i>	0.020	0.000	0.010	1.000
铁仔 <i>Myrsine africana</i>	0.000	0.000	0.023	1.000
土牛膝 <i>Achyranthes aspera</i>	0.000	0.000	0.023	1.000
团花新木姜子 <i>Neolitsea homilantha</i>	0.000	0.000	0.047	0.470
瓦韦 <i>Lepisorus thunbergianus</i>	0.000	0.000	<b>0.488</b>	<b>0.001</b>
喜阴悬钩子 <i>Rubus mesogaesus</i>	0.043	0.198	0.000	0.369
心叶兔耳风 <i>Ainsliaea bonatii</i>	0.000	0.000	0.023	1.000
沿阶草 <i>Ophiopogon bodinieri</i>	0.000	0.000	0.047	0.346
硬杆子草 <i>Capillipedium assimile</i>	0.000	0.056	0.000	0.216
云南百部 <i>Stemona mairei</i>	0.000	0.000	0.023	1.000
云南蛛毛苣苔 <i>Paraboea neurophylla</i>	0.205	0.000	0.090	0.142
粘山药 <i>Dioscorea hemsleyi</i>	0.000	0.000	0.070	0.221
针齿铁仔 <i>Myrsine semiserrata</i>	0.000	0.000	0.023	1.000
肿足蕨 <i>Hypodematium crenatum</i>	0.000	<b>0.105</b>	0.001	<b>0.024</b>
紫堇 <i>Corydalis edulis</i>	0.000	0.000	0.070	0.218
紫茎泽兰 <i>Eupatorium adenophorum</i>	0.001	0.003	0.178	0.175

注: 显著指示种的指示值和 P 值用粗体标出。Note: Indicator values and P values for significant indicator species are shown in bold type.

物的平均生物量在  $6.17 \pm 5.92 \text{ g/m}^2$  之间。其中次生林岩生维管植物的生物量 ( $6.04 \pm 1.03 \text{ g/m}^2$ ) 约为徐海清<sup>[30]</sup> ( $42.41 \pm 22.23 \text{ g/m}^2$ ) 的 14%, 相对较低, 这可能与采样和计算方法有关。本研究采用样带法取样, 每个样方内的石体种类及面积差异巨大, 而徐海清的采样全部为石体。研究还发现石漠化系统的生物量较人工林和次生林高 [图 2(b)], 是因为裸露的生存环境促进了岩石裂缝中的一些多年生阳性灌木或小乔木 (如毛枝绣线菊、薄叶鼠李等) 的生长, 干物质较重, 而人工林和次生林系统的阴性植物数量虽多, 但大多为草本植物, 即使有部分乔灌木, 植株也较矮小, 生物量自然较低。

植物在小生境中的分布情况及其生活型多种多样 (表 2, 图 3b)。随着上覆植被盖度的增加, 岩生维管植物种数总体呈上升趋势, 且阳性物种越来越少, 阴性物种越来越多。石漠化样地的裸岩完全暴露, 石体上形成严酷的自然条件, 植被结构旱生化, 其他少数阴性物种则分布在石缝、石坑等水分、养分较充足的地方。人工林系统种植幼树至今已有 10 a, 乔灌木已高于大部分石头, 冠层盖度有所增加, 石体上偶见乔木幼苗, 但物种总数较石漠化系统并没有显著增加, 且大部分 (75%) 为草本植物。说明人工恢复石漠化系统尚未在短期内有效地促进岩生植物的殖居, 没有把物种丰富度修复起来, 也可能与当地的气候环境有关。次生林系统石体间的土面植被灌层盖度高达 80%, 为裸岩形成遮荫条件, 小生境生存条件较好, 岩石上有大量高等维管植物生长, 其数目约为石漠化、人工林的 2 倍, 其中还有相当数量的乔灌木及藤本, 草本物种数量有所减少。Angeli-ni<sup>[31]</sup> 认为, 群落内先定居 (如次生林内石体间的乔木) 的物种可以改善栖息地温度、光照等环境条件, 很多其他物种才能进入并生长, 从而增加物种丰富度。综上所述, 维管植物的某些种类能很好地适应喀斯特石漠化生境, 同时严苛的自然环境条件和强烈的人为干扰会降低物种在裸岩上存活的可能性, 而在喀斯特地区保护较好的次生林中, 岩生物种资源丰富。

3 种生态系统岩生维管植物的组合模式存在明显差异 (表 3, 图 4)。由于石漠化生态系统干旱的恶劣环境, 植物分布稀疏且不均衡, 次生林相对良好的阴湿环境, 物种分布较集中, 人工林系统介于两者之间。由石漠化→人工林→次生林, 群落内各样方生境的相似程度越来越高, 群落物种结构从随机分

布过渡到均匀分布。系统的岩生维管植物指示种也发生改变(表4),石漠化系统的指示种为卷柏和毛枝绣线菊,人工林为钩毛茜草、鬼针草、黄茅、牛膝和肿足蕨,次生林为变异铁角蕨、豆瓣绿、荫地冷水花、红雾水葛、石韦和瓦韦,他们与各自生态系统特殊的环境相适应,系统间不存在相同的指示种。

现有石漠化治理的生态效益分析所用指标主要采自“土面”植被,如植被覆盖度、生物量、物种多样性指数等<sup>[4]</sup>。本实验的研究结果表明,石体上维管植物群落的物种组成、多样性、生物量、指示种在石漠化、人工林、次生林生态系统间存在较大差异,可作为露石亚生态系统恢复程度的评价指标。同时,由于很多石漠化迹地的露石子系统所占面积大,露石子系统的恢复程度也应作为石漠化修复程度的重要指标。

#### 参考文献(References)

- [1] 袁道先,朱德浩,翁金桃,等.中国岩溶学[M].北京:地质出版社,1993. [Yuan Daoxian, Zhu Dehao, Weng Jintao, et al. The karst science of China [M]. Beijing: Geological Publishing House, 1993.]
- [2] 王世杰.喀斯特石漠化概念演绎及其科学内涵的探讨[J].中国岩溶,2002,21(2):101-105 [Wang Shijie. Concept deduction and its connotation of karst rocky desertification [J]. Carsologica Sinica, 2002, 21(2): 101-105]
- [3] 肖华,熊康宁,张浩,等.喀斯特石漠化治理模式研究进展[J].中国人口·资源与环境,2014,24(3):330-334 [Xiao Hua, Xiong Kangning, Zhang Hao, et al. Research progress for karst rocky desertification control models [J]. China Population, Resources and Environment, 2014, 24(3): 330-334]
- [4] 尹育知.岩溶地区石漠化综合治理及其生态效益评价研究—以新化县为例[D].长沙:中南林业科技大学,2013. [Yin Yuzhi. Study on the comprehensive treatment and eco-benefit evaluation of karst rocky desertification area—A case study on Xinhua county [D]. Changsha: Central South University of Forestry & Technology, 2013.]
- [5] 吴孔运,蒋忠诚,罗为群.喀斯特石漠化地区生态恢复重建技术及其成果的价值评估——以广西平果县果化示范区为例[J].地球与环境,2007,35(2):159-165 [Wu Kongyun, Jiang Zhongcheng, Luo Weiqun. Techniques of ecological restoration and evaluation of economic of their results in Guohua demonstration area [J]. China Population, Earth and Environment, 2007, 35(2): 159-165]
- [6] 莫宁捷,吕长平,成明亮.浅谈岩生植物及其在园林中的应用[J].林业调查规划,2007,32(6):152-155 [Mo Ningjie, Lv Changping, Cheng Mingliang. Brief discussion on application of rock plants to gardens [J]. Forest Inventory and Planning, 2007, 32(6): 152-155]
- [7] Karsten U, Schumann R, Mostaert A. Aeroterrestrial algae growing on man-made surfaces [M]. Springer Netherlands, 2007.
- [8] Antony CP, Cockell CS, Shouche YS. Life in (and on) the rocks [J]. Journal of Biosciences, 2012, 37(1): 3-11
- [9] 宋满珍,魏宗贤,单文,等.庐山野生岩石植物资源及其园林应用[J].中国野生植物资源,2014,33(4):47-50 [Song Manzhen, Wei Zongxian, Shan Wen, et al. Resources of wild rock plant and their landscape application in Lushan Mountain [J]. Chinese Wild Plant Resources, 2014, 33(4): 47-50]
- [10] Lisci M, Monte M, Pacini E. Lichens and higher plants on stone: a review [J]. International Biodeterioration & Biodegradation, 2003, 51(1): 1-17
- [11] 王电杰,沈有信,黄金.石林3种喀斯特生态系统的石面有机质和养分含量[J].山地学报,2015,33(1):16-24 [Wang Dianjie, Shen Youxin, Huang Jin. Epilithic organic matter and nutrient contents in three different karst ecosystems [J]. Mountain Research, 2015, 33(1): 16-24]
- [12] 张仁波,何林,龚全丽,等.黔北岩生种子植物种类及其在石漠化治理中的应用[J].北方园艺,2012,13:77-80 [Zhang Renbo, He Lin, Dou Quanli, et al. The species of seed plants on rocks in north Guizhou Province and their applications in stone-desertified area [J]. Northern Horticulture, 2012, 13: 77-80]
- [13] 代丽华,何林,张仁波,等.大沙河自然保护区岩生植物种类研究[J].贵州农业科学,2010,38(6):21-23 [Dai Lihua, He Lin, Zhang Renbo, et al. Study on species of rock plant in Dashahe Nature Reserve of Guizhou Province [J]. Guizhou Agriculture Science, 2010, 38(6): 21-23]
- [14] Gaylarde CC, Gaylarde PM, Neilan BA. Endolithic phototrophs in built and natural stone [J]. Current Microbiology, 2012, 65(2): 183-188
- [15] Gorbushina AA. Life on the rocks [J]. Environmental microbiology, 2007, 9(7): 1613-1631
- [16] 田友萍,张捷,宋林华,等.云南石林碳酸盐岩表面气生蓝藻(蓝细菌)研究[J].生态学报,2002,22(11):1793-2020 [Tian Youping, Zhang Jie, Song Linhua, et al. A study on aerial cyanophyta (cyanobacteria) on the surface of carbonate rock in Yunnan Stone Forest, Yunnan Province, China [J]. Acta Ecological, 2002, 22(11): 1793-2020]
- [17] 沈有信,刘文耀,李玉辉,等.滇中喀斯特山地半湿润常绿阔叶林的群落生态学研究[J].广西植物,2005,25(4):321-326 [Shen Youxin, Liu Wenyao, Li Yuhui, et al. Community ecology study on karst semihumid evergreen broad-leaved forest at the central part of Yunnan [J]. Guihaia, 2005, 25(4): 321-326]
- [18] 朱守谦.喀斯特森林生态研究(Ⅲ)[M].贵阳:贵州科技出版社,2003. [Zhu Shouqian. Study on karst forest and ecology (Ⅲ) [M]. Guiyang: Guizhou Science and Technology Press, 2003.]
- [19] 熊华,于飞.喀斯特中度石漠化地区不同生境小气候变化特征[J].贵州农业科学,2013,41(8):103-105 [Xiong Hua, Yu Fei. Characteristics of microclimate change in different habitats of karst moderate rocky desertification area [J]. Guizhou Agriculture Sciences, 2013, 41(8): 103-105]
- [20] Benzing DH. Vascular epiphytes: general biology and related biota [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2008: 37-38
- [21] 马克平,刘玉明.生物群落多样性的测度方法 I  $\alpha$  多样性的测

- 度方法(下) [J]. 生物多样性, 1994, 2(4): 231 - 239 [Ma Keping, Liu Yuming. The measure method of biological community I: the measure method of  $\alpha$ -diversity (next) [J]. Chinese Biodiversity, 1994, 2(4): 231 - 239]
- [22] McCune B, Grace JB, Urban DL. Analysis of ecological communities [M]. Glenden Beach, Oregon: MjM software design, 2002.
- [23] Oksanen J. Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial [J]. R package version, 2011, 1(7): 1 - 4
- [24] Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, et al. 2012. Vegan: Community Ecology Package. Version 2.1 - 14. University of Oulu, Oulu, Finland [J/OL]. [2015 - 4 - 10]. <http://R-Forge.R-project.org/projects/vegan/>
- [25] Roberts D, W. 2012. Labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology. Version 1.4 - 1 [J/OL]. [2015 - 4 - 10]. <http://CRAN.R-project.org/package=labdsv>
- [26] Dufrene M, Legendre P. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach [J]. Ecological Monographs, 1997, 67(3): 345 - 366
- [27] 吴征镒. 中国植被 [M]. 北京: 科学出版社, 1980: 306 - 355 [Wu Zhengyi. Chinese vegetation [M]. Beijing: Science Press, 1980: 306 - 355]
- [28] Chin SC. The limestone hill flora of Malaya I [J]. The Garden's Bulletin, Singapore, 1977, 30: 165 - 219
- [29] 朱华. 中国南方石灰岩(喀斯特)生态系统及生物多样性特征 [J]. 热带林业, 2007, 35(增1): 44 - 47 [Zhu Hua. The karst ecosystem of southern China and its biodiversity [J]. Tropical Forestry, 2007, 35(Suppl. 1): 44 - 47]
- [30] 徐海清, 刘文耀, 沈有信, 等. 云南石林喀斯特地区半湿润常绿阔叶林附生植物的初步研究 [J]. 广西植物, 2006, 26(1): 43 - 48 [Xu Haiqing, Liu Wenyao, Shen Youxin, et al. A preliminary study of epiphytes in semi-humid evergreen broad-leaved forest in stone-forest karst region, Yunnan Province [J]. Guihaia, 2006, 26(1): 43 - 48]
- [31] Angelini C, Silliman BR. Secondary foundation species as drivers of trophic and functional diversity: evidence from a tree-epiphyte system [J]. Ecology, 2014, 95(1): 185 - 196

## Species Diversity and Biomass of Vascular Plant on Rocky Outcrops in Karst Area

ZHU Xia<sup>1,2</sup>, SHEN Youxin<sup>1</sup>, HE Beibei<sup>2</sup>, WANG Dianjie<sup>1,2</sup>, HUANG Jin<sup>3</sup>

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden of Chinese Academy of Sciences, Kunming 650000, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3. Stone Forest Scenic Area Administration, Shilin 652211, Yunnan, China)

**Abstract:** Vascular plants growing on rocky outcrops were surveyed at stony desertification ecosystems (*SDE*), manmade forest ecosystems (*MFE*) and secondary forest ecosystems (*SFE*) at Shilin, Yunnan Province, China. The results showed that: 1) 15 species of 21 genera of 21 families, 15 species of 25 genera of 25 families and 28 species of 39 genera of 41 families were identified at *SDE*, *MFE* and *SFE* respectively. 2) The average biomass ranges from 0.25 g/m<sup>2</sup> to 12.09 g/m<sup>2</sup>. There was significant difference among the three ecosystems. A small number of sun-requiring shrubs grew at crevices abnormally increased the biomass of *SDE*. 3) More than 75% of the species grew at the stony cliff, stony pit and stony crevice. Instead, few plants grew at the stony terrace, stony surface and stony gully. According to the life form of monograph "Vegetation of China", the proportion of herbaceous species accounted for 42.8%, 60% and 34.2% of the total number of species. Followed by shrubs and lianas, in which the deciduous species were more than evergreen species. The number of shrubs was almost equal to the number of lianas. Trees had the lowest percentage. 4) *MRPP* reveals that the assemblage of vascular plants existed significant differences ( $A = 0.125$ ,  $P < 0.001$ ) among the three ecosystems. Shannon index and Pielou evenness index were characterized by  $MFE > SDE > SFE$ . With the increase of vegetation coverage, the number of species increased, of which the sun species decreased and shade species increased gradually. The pattern of species ranges from random distribution to uniform distribution.

**Key words:** Karst; vegetation ecosystems; vascular plants on rocks; species diversity; biomass; Yunnan