

文章编号: 1008 - 2786 - (2018)1 - 001 - 10

DOI: 10. 16089/j. cnki. 1008 - 2786. 000300

喀斯特原生天坑垂直梯度上植物多样性特征

——以云南沾益天坑为例

税 伟, 陈毅萍², 简小枚¹, 江 聪³, 王前锋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, 福建 厦门 361102;

3. 福州大学 生物科学与工程学院, 福州 350116)

摘 要: 规模宏大的地表负地形——喀斯特天坑具有巨大的容积和陡峭圈闭的岩壁, 在坑底形成异于坑外的独特微生境, 是研究物种组成和多样性的理想场所, 但目前鲜少对喀斯特天坑植物群落的生态过程及其空间变化特征进行探讨。本研究以云南沾益大毛寺原生天坑植物群落为研究对象, 通过游动分割窗技术以及边缘效应值、边缘效应强度和 β 多样性指数的计算, 对原生天坑“坑边缘—坑壁—坑底”的生态交错带进行定量判定, 探讨垂直环境梯度上植物群落物种多样性变化特征及天坑内外物种多样性边缘效应特征。研究结果表明, 原生天坑“坑边缘—坑壁—坑底”垂直梯度上的生态交错带出现在坑壁中域位置, 宽度大约为 40 m, 是连接天坑内外生态系统的一个特殊生态过渡带; 天坑内外植物群落在坑壁出现“断裂”, 存在不同于一般生态交错带的“边缘负效应”; 基于 β 多样性指数, 垂直环境梯度上植物物种更替率总体呈上升趋势, 坑底与坑边缘的植物群落物种组成存在较大差异, 坑底拥有更高的物种丰富度和多样性, 具有重要的物种多样性保护库价值。

关键词: 原生天坑; 物种多样性; 边缘效应; 垂直梯度

中图分类号: Q948. 15

文献标志码: A

喀斯特天坑是一种具有巨大的容积、陡峭而圈闭的岩壁、深陷的井状或桶状轮廓等空间与形态特征, 平面宽度与深度至少大于 100 m 以上, 底部与地下河相连的特大型喀斯特负地形^[1-3]。由于其巨大的塌陷规模和特殊的圈闭化地形, 天坑内部形成了有别于周围区域的小气候, 坑底与坑口边缘相比拥有较大的湿度、较低的温度和较高的负氧离子浓度, 为各种动植物的繁衍和生长提供了有利的条件^[4-6]。因而其不仅是世界罕见的地质奇观, 更是探索植物组成和结构, 植物多样性形成与维持最为理想的地域^[1]。

近几年来, 人类活动干扰使生境破碎化现象变得愈加普遍, 生境片段化问题已成为生态学研究热点问题^[7]。相关研究表明, 人工植被如农田作物可能会得益于破碎化生境^[8], 但对于未受干扰的本

地自然植物而言, 生境破碎无疑是致命的^[7]。因而对自然形成的喀斯特天坑所造成的区域生境异质性, 其对局域植物群落物种多样性具有怎样的影响? 坑内“地下森林”经过天坑环境的过滤作用^[9-10], 经历了开拓、定居、竞争、适应, 最终演替形成顶极群落^[11], 坑内外植物群落存在明显差异^[12], 但不同于“陆岛”的海陆隔离, 天坑内外生境具有一定的联系^[11]。作为在地理上连接天坑内外系统的坑壁, 其在生态功能上扮演着怎样的角色? 天坑“坑边缘—坑壁—坑底”生态环境梯度上是否存在边缘效应^[13]? 其上的植物多样性具有怎样的分布特征? 在区域海拔梯度上, 植物群落多样性与海拔梯度变化间具有 5 种关系(正相关、负相关、无明显规律、中等海拔区出现最高值、中等海拔出现最低值), 在局域尺度垂直梯度变化上, 天坑坑壁植物多样性是

收稿日期(Received date): 2017 - 12 - 17; 改回日期(Accepted date): 2018 - 02 - 04

作者简介(Biography): 税伟(1974 -), 男, 四川射洪人, 教授, 博士生导师, 主要从事地理学研究。[Shui Wei (1974 -), male, born in Shehong, Sichuan province, professor, Ph. D supervisor, mainly research on geography.] E-mail: shuiwei@fzu.edu.cn

否也会出现“中域膨胀效应”?

沾益天坑群位于我国“植物王国”——云南省境内,该天坑群原生天坑与退化天坑完美共生,生态系统原生性保存良好,且坑内亚热带湿润常绿阔叶林与滇中、滇东地区地带性半湿润性常绿阔叶林存在明显分异^[13],是进行植物多样性及天坑独特生境特征研究的理想场所。天坑按照演化过程可分为原生天坑、成熟天坑和退化天坑^[14],我国现有天坑大多以不同退化程度天坑存在,原生天坑较少,相较于退化天坑,原生天坑四周坑壁直立,几乎未受人类活动干扰,是进行植物多样性研究不可多得的对象。因而本文选择云南沾益天坑群内的大毛寺原生天坑进行“坑边缘—坑壁—坑底”环境梯度上植物多样性研究,通过运用游动分割窗技术(moving split-window techniques)对垂直梯度上的生态交错带进行定量判定,并进行 α 多样性指数和 β 多样性指数的计算,探讨沿垂直梯度的植物物种组成差异与物种多样性变化特征,以及植物群落的边缘效应特征。从地理学和生态学研究视角出发,探讨喀斯特天坑植物群落物种多样性的空间分布与变化特征,进一步揭示天坑独特生境及其重要的物种保护库价值。

1 研究区域与方法

1.1 研究区域概况

沾益天坑群位于云南省沾益区海峰自然保护区境内(图1),天坑群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^[12],区域气候特

征为典型的亚热带高原季风气候类型,具有冬春干旱多风、夏秋温暖多雨,年温差小,日温差大的特点,年均温在 13.8 ~ 14 °C,年降雨量 1073.5 ~ 1089.7 mm,年蒸发量在 2069.1 mm,相对湿度 71%,每年霜日集中在 1 月,全年无霜期 242 d,年平均风速 2.7 m/s,风向以西南风为主。该区域独特的气候类型及其特征为丰富的植物物种多样性形成奠定了重要基础。

2016 年 8 月,课题组对云南省沾益天坑群进行实地踏勘,共调查 10 余个天坑,并对部分天坑进行经纬度、坑口直径、坑深等基础信息数据采集。本文主要选择几乎未受人类活动影响的大毛寺原生天坑进行研究(图1)。大毛寺天坑位于 25°47'20"N, 103°33'56"E,坑口海拔 2030 m,坑口实测长径 136.8 m,坑壁直立,实测坑深 186.7 m,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*)等(图2)。

1.2 样地调查

大毛寺天坑坑壁陡峭直立,坑壁植物较为稀少且主要集中在天坑东南侧坑壁上,因而选择东南侧坑壁作为研究对象,其主要为一个垂直冲沟,高度约为 110 m。由于原生天坑可进入性较差,植被数据获取困难,本研究主要借助无人机和高分辨率摄影技术获取植物数码相片,进行室内物种识别。为提高统计数据的可靠性,只研究“坑边缘—坑壁—坑底”生态过程中木本植物的变化特征。

坑壁植物分布较为随机,在坑壁上按不等间距

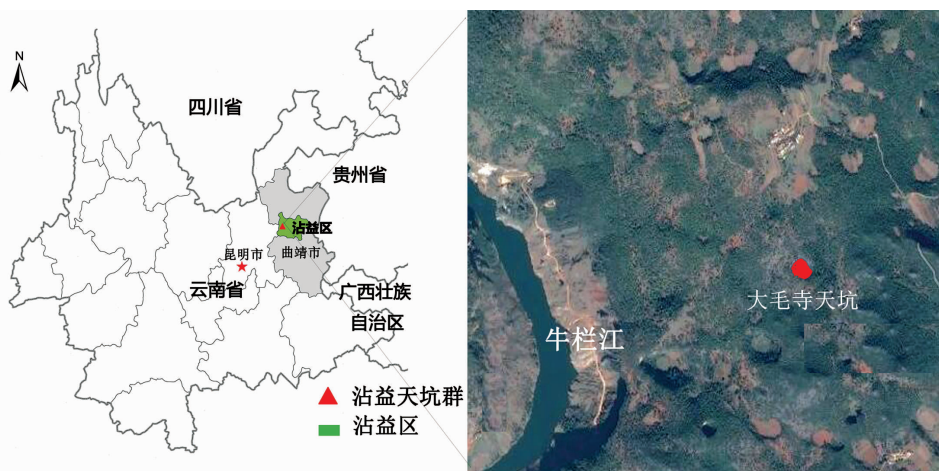


图1 云南沾益天坑群地理区位

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



图2 大毛寺原生天坑实景

Fig. 2 Panorama of Damaosi original tiankeng

设置3条10 m样带(图3),根据实际情况在垂直冲沟处设置样带1条,垂直冲沟的东、西两侧有植物分布处分别设置样带1条。每条样带上按照紧邻样方法设置10 m × 10 m的样方,共设11个梯度,33个样方,最后将3条样带同一梯度上的样方统计数据取均值作为该梯度上的分析数据。最终获得坑边缘到坑壁再到坑底的分析数据15个,其中1、2号样方位于坑边缘,3–13号样方位于坑壁,14–15号样方位于坑底。

1.3 研究方法

1.3.1 游动分割窗技术

确定两个不同界面的过渡带或交错带的位置和宽度是开展不同界面交错带生态效应研究的基础^[15],游动分割窗技术作为一种判定生态交错带的可靠方法,其能够客观地反映样带上植被分布的不连续性或环境因子的突变性^[16]。

采用 Whittaker^[17]的游动分割窗距离计算方法,进行天坑“坑边缘—坑壁—坑底”生态过程中生态交错带的判定:1)沿坑壁样带采集木本植物的多度、盖度等基础数据,将 Shannon-Wiener 物种多样性指数的计算结果作为距离系数计算的变量;2)对15个采样点按编号排列,选择4、6、8、10个窗口宽度分别进行两个半窗体之间 Shannon-Wiener 物种多样性指数的均值计算;3)然后选择平方欧氏距离(公式1)作为相异系数的计算,计算两个半窗之间 Shannon-Wiener 物种多样性指数的相异系数并相



图3 坑壁垂直梯度上样方设置

Fig. 3 Plant community sample setting on the vertical gradient

加;4)将分割窗向前滑动一个取样点,重复2)、3)过程;5)当分割窗最右端向前滑动到最后一个取样点后,停止相异系数的计算,并将得到的相异系数沿样带序列进行作图,根据波峰和峰宽确定交错带的位置和宽度(图4)。

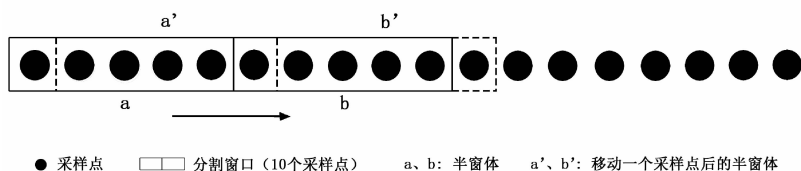


图4 游动分割窗移动示意

Fig.4 Moving split-window techniques

$$SED_n = \sum_{i=1}^w (X_{Ai} - X_{Bi})^2 \quad (1)$$

式中, SED_n 表示窗体为 n 时的平方欧氏距离, X_{Ai} 和 X_{Bi} 表示 A 半窗体和 B 半窗体在参数为 i 时的值, w 表示窗口变量数。

1.3.2 边缘效应值

边缘效应(E)是环境因子作用于系统而引起状态变化的反应。可通过生物系统边缘部分的状态值(V_e)与内部状态值(V_i)的代数差进行边缘效应值(E_q)的计算,具体计算公式如下^[18]:

$$E_q = V_e - V_i \quad (2)$$

其中状态指标可以用数量和重量、高度、粗度以及生物量、质量、生物多样性指标等表示,本研究主要选择 Margalef 物种丰富度、Shannon-Wiener 物种多样性、Pielou 均匀度和 Simpson 物种优势度等 4 个指数作为状态值分别进行计算与对比分析。

1.3.3 边缘效应强度

在边缘效应值计算的基础上,对边缘效应强度进行测度,进一步探讨植物群落边缘效应强度。通过度量群落中种群数量和结构的定量指标来进行测度(如物种丰富度、个体多度、物种多样性等),其中,由 m 个群落所形成的交错区的这一指标为 Y , m 个群落的这一指标为 y_i ($i = 1, 2, 3, \dots, m$),边缘效应强度为 E ,则组建边缘效应强度的测度模式^[19]:

$$E = \frac{mY}{\sum_{i=1}^m y_i} \quad (3)$$

式中,若 E 值大于 1,可以认为是正效应,若小于 1,则说明是负效应。

1.3.4 β 多样性指数

1) Whittaker 指数:该指数是 Whittaker 在 1960 年提出的第一个描述 β 多样性的指数,用来判断两个群落的相似程度。其表达式为:

$$\beta_w = \frac{S}{ma} - 1 \quad (4)$$

式中, S 为所研究的集合中的物种总数; ma 为各样方或样本的平均物种数。当两个样方物种组成完全相同时, β_w 值为 1; 当两个样方物种组成完全不同时, β_w 值为 2。

2) Cody 指数:该指数是 Cody 在 1975 年提出的,主要用来测度物种在生境梯度上的更替速率^[20],其表达式为:

$$\beta_c = \frac{g(H) + l(H)}{2} \quad (5)$$

式中, $g(H)$ 为沿垂直梯度 H 增加的物种数; $l(H)$ 为沿垂直梯度 H 失去的物种数,即在上一个梯度中存在而在下一个梯度中没有的物种数。

2 结果

2.1 天坑内外生态交错带判定

运用游动分割窗技术进行生态交错带判定时,窗体宽度大小的选择在很大程度上对判定结果产生影响。前人的相关研究结果认为一般选择窗体在 6~12 之间较为合适^[21-22],因而结合前人的经验选择与本文样带上样方设置个数(15 个)的实际情况,最终选择移动分割窗窗体为 4、6、8、10 四种情况进行分析。

结果如图 5 所示,当窗口宽度大小为 4 时,曲线波动较大,有一个较为明显的波峰出现在 11~12 样方之间,但交错带宽度过窄,在曲线最后还出现了一个峰值,无法判断其峰尖位置和峰值宽度;当窗口宽度大小为 6 时,曲线波动也非常大,出现 3 个波峰,交错带宽度也很窄;当窗口宽度为 8 时,在样方 7~8 之间(坑壁中域位置)出现一个明显的波峰,交错带宽度显示为从样方 6~9,即 4 个海拔梯度共 40 m;当窗口宽度为 10 时,出现了两个波峰,一个在样方 7~8 之间,一个在样方 9~11 之间,最大峰值出现在 7~8 之间。通过将窗口宽度为 4 和 6、8 和 10 的结果相叠合,发现窗口宽度为 8 和 10 的结果具有较好的拟合效果,其有一个共同波峰在样方 7~8 之

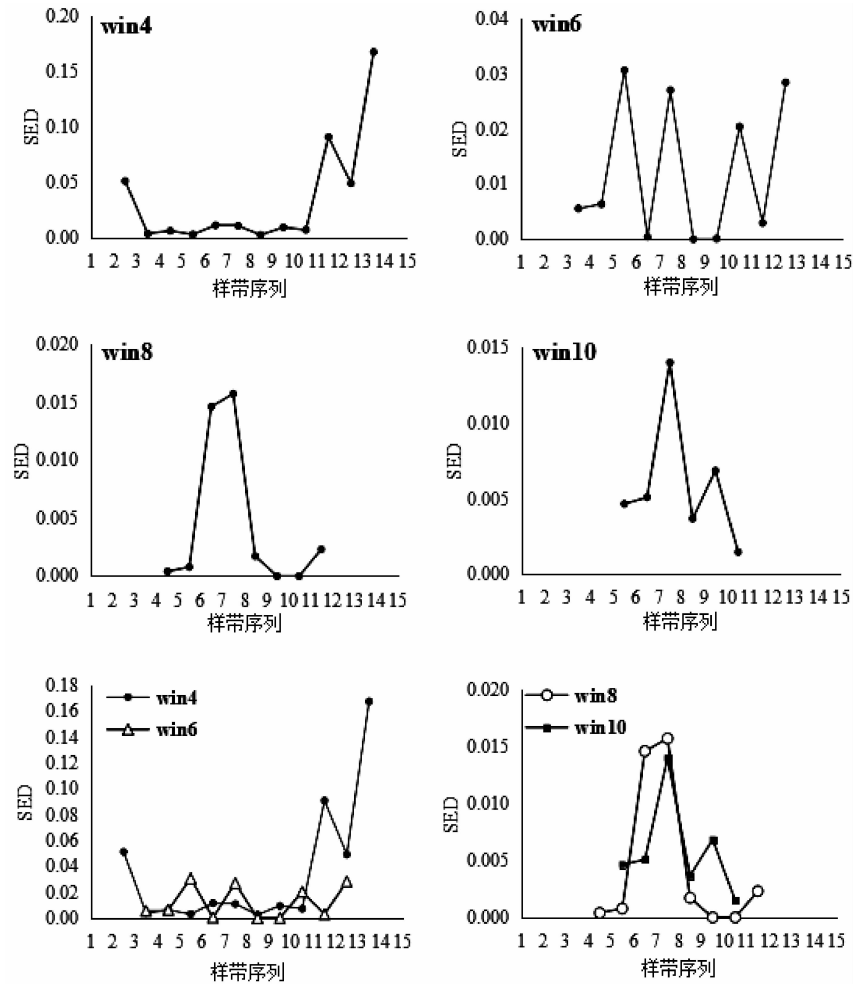


图 5 基于平方欧氏距离的游动分割窗峰值分布

Fig. 5 Peak value of SED based on the moving split-window techniques

间。以原生坑坑底为基准面(0 m),则波峰出现在相对垂直高度大约为 65 m 处,生态交错带则大致处于相对垂直高度 50 ~ 80 m 之间。

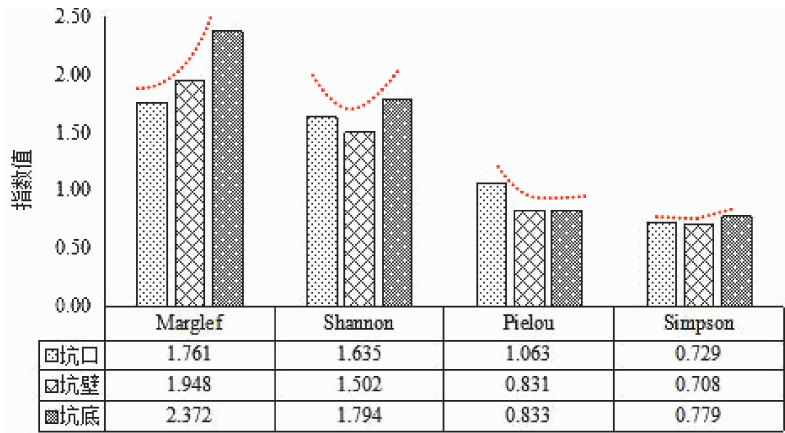
因而,在大毛寺原生天坑“坑边缘—坑壁—坑底”生态过程中,存在生态交错带,且该生态交错带位于垂直陡峭的天坑坑壁的中域位置,宽度大约为 40 m,天坑坑壁是连接天坑坑外与坑内生态系统的一个特殊生态过渡带。

2.2 天坑内外边缘效应及其强度

天坑坑壁是一个特殊的生态过渡带,通过坑边缘、坑壁、坑底木本植物 α 多样性指数的计算可以发现,从坑边缘到坑底的生态过程中,物种丰富度不断增加,物种多样性先减少后增加,且坑底高于坑边缘,物种优势度总体变化不大,而物种组成的均匀度则总体降低(图 6)。坑内外物种组成虽然差异很大,但在生态学意义上,坑内外两个系统并非完全独立,而是一个连续的生态过程,坑壁很好地连接了两

个生境。从坑边缘、坑壁到坑底生态过程中,坑底的物种优势度与均匀度和坑边缘、坑壁之间的差异性不大,而物种丰富度和多样性具有较明显的优势。较高的丰富度和多样性则代表着坑底生境相较于坑壁和坑外,拥有更为优越的环境资源,更有利于植物的生长、繁衍和多物种共存,因而具有重要的物种保护库价值。

天坑坑壁作为生态过渡带连接天坑内外两个生态系统,因而将天坑坑壁作为系统边缘进行植物物种多样性的边缘效应分析。将坑壁(B)作为天坑坑底(N)的边缘部分,则基于 Margalef 物种丰富度、Shannon-Wiener 物种多样性、Pielou 均匀度和 Simpson 物种优势度 4 个指数计算出来的边缘效应值都为负值,如表 1 所示。坑壁状态值小于坑内,坑内植物群落从坑底到坑壁在生态变化上出现了负效应,表现出边缘负效应。将坑壁(B)作为坑外(W)的边缘部分,则发现在物种丰富度、多样性和优势度



注:图中虚线为辅助趋势线。 Note: The dotted line in the figure is the auxiliary trend line.

图 6 “坑边缘-坑壁-坑底”木本层植物 α 多样性指数
Fig. 6 Woody plant community α diversity on the vertical gradient

为正值,即坑壁的状态值大于坑外,呈现出一定的边缘正效应,但在物种组成均匀度上则表现出非常细微的边缘负效应。通过边缘效应强度值的计算,发现基于 4 个 α 指数计算出的结果都小于 1,都呈现出负效应,说明天坑坑内与坑外两个生境中的植物物种多样性、丰富度、优势度和物种组成均匀度在天坑坑壁上出现了“断裂”,产生了负向的边缘效应。

表 1 天坑坑内与坑外植物群落边缘效应测度
Tab. 1 Edge effect value of plant community inside and outside tiankeng

指数	基于 Marglef 指数	基于 Shannon 指数	基于 Pielou 指数	基于 Simpson 指数
边缘效应值(B-N)	-1.274	-0.938	-0.006	-0.161
边缘效应值(B-W)	0.233	0.048	-0.040	0.012
边缘效应强度	0.795	0.777	0.973	0.906

2.3 坑壁垂直梯度的植物群落变化

不同群落或环境梯度上的共有种越少,则 β 多样性指数就会越高^[20]。从坑边缘到坑底,Cody 指数值主要呈不断增大趋势(图 7),说明沿着坑壁垂直环境梯度,共有种的数量越来越少,物种组成差异越来越大。Whittaker 指数在坑壁垂直梯度的变化波动较大,呈现出“增大—减小—增大—减小”的趋势,在生态交错带位置(样方 6-9)呈不断增大趋势,而随着接近天坑坑底生态系统,由于局部小气候环境逐渐变得相似,物种组成也趋于相似,Whittaker 指数又减小。因而沿天坑坑壁垂直梯度,物种更替率总体呈上升趋势,天坑坑边缘植物群落与坑底植物群落存在较大的差异性。

天坑坑壁垂直梯度上,植物群落结构差异较大,但是从坑边缘到坑底垂直环境梯度变化过程中,植物物种丰富度、多样性、优势度和物种均匀度等 α

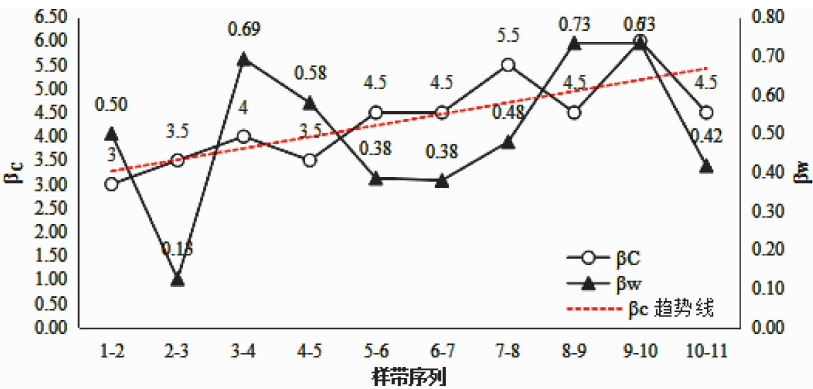
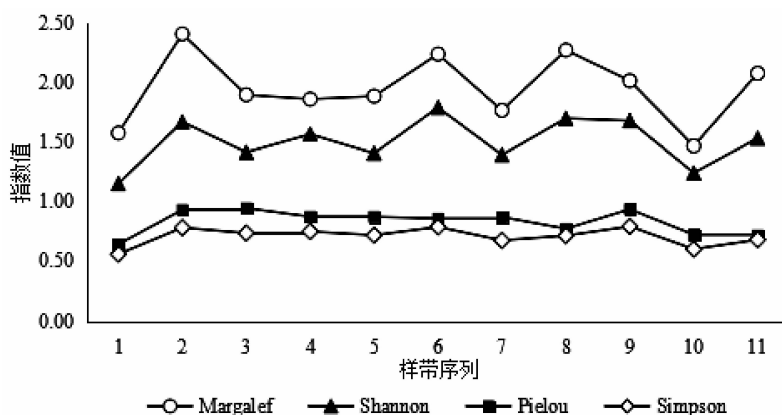


图 7 坑壁垂直梯度上 β 多样性指数变化

Fig. 7 Plant community β diversity on the vertical gradient

图8 坑壁垂直梯度上 α 多样性指数变化Fig. 8 Plant community α diversity on the vertical gradient

多样性指数的变化却较小(图8),植物物种多样性与垂直梯度之间并无特殊关系。虽然生态交错带出现在天坑坑壁中域位置,但植物物种多样性并没有发现中部位置更高的“中域膨胀效应”。

3 讨论

3.1 喀斯特天坑植物群落物种多样性的“边缘负效应”

全球生境减少或生境质量降低对生物多样性产生了重大影响,而其中生境破碎化又是对全球生物多样性威胁最大的一个因素^[23]。喀斯特天坑作为一种规模最为宏大的地表负地形,使其所在区域生境形成了破碎化景观,天坑坑内与坑外形成了两个不同的生态系统,也使坑内与坑外植物群落存在明显分异。但本研究通过对大毛寺原生天坑“坑边缘—坑壁—坑底”生态环境过程中植物物种多样性的变化特征进行探讨发现,坑内与坑外两个系统并非完全独立,坑壁在其中起到了重要的连接过渡作用,但在这个特殊的生态过渡带上,研究也发现了独特的“边缘负效应”,植物物种多样性在坑壁上出现了“断裂”。

目前关于边缘效应的相关研究主要集中在森林植物群落边缘效应的研究,且相关研究结果大多发现在森林边缘区往往生物多样性更丰富。由于林缘有更广泛的生长空间,更小竞争和更多的资源(光照、风速等),因而边缘区的边缘效应实际上更多的是受资源调控。原生天坑四周坑壁垂直陡峭,不同于一般的水平生态交错带,也不同于退化天坑的退化壁和漏斗的倒石堆等拥有具有比较优势的土壤、

光照或风速等环境资源,原生天坑坑壁面上多为石灰岩,土壤稀少且保水性能差,能够适生的植物有限,乔木层植物更是稀少,因而出现了不同于一般生态交错带的边缘负效应。

当然,关于边缘效应的相关研究目前也还没有一个特有的普适性规律,除了较为普遍的正效应,也存在有负效应的相关研究结果^[24],甚至交错带与中心区相比并无特殊差异^[25-26]的情况。生境异质性是普遍存在的,受不同环境资源条件的限制,边缘效应的特有性特征也比较明显。虽然关于退化天坑、漏斗、不同区域天坑、不同圈闭化程度的天坑内、外植物群落边缘效应还有待进一步的分析研究,但对于圈闭化生境与独特的地形地貌,本研究所发现的原生天坑植物群落物种多样性具有独特的边缘负效应特征,这对于边缘效应的研究是一个重要的补充。

3.2 植物物种多样性与垂直环境梯度的关系

目前关于山地植物群落物种多样性沿海拔梯度的分布格局已有大量研究,相关研究结果中共有5种变化模式:分别是随海拔升高先降低后升高、先升高后降低、单调升高、单调下降和没有明显格局^[27-30]。本论文研究结果近似属于第5种情况,天坑坑壁植物群落物种多样性和丰富度随垂直梯度没有明显变化特征。Vilisics等^[31]在对匈牙利阿格泰列克国家公园落水洞中的陆生等足类动物进行微尺度垂直梯度的变化研究时发现,物种丰富度和物种组成从落水洞底部到洞口这一垂直梯度上差异不大,但多度呈现递减规律,且物种种类中普通种在垂直带上的分布没有特殊规律,而特有种则主要分布在落水洞底部。而课题组在对大毛寺原生天坑坑外

与坑底植物群落的对比研究中也发现,坑外植物物种与坑内植物物种存在明显差异,且坑内底部存在不同于坑外地带性植被类型的特有物种。因而说明喀斯特负地形微环境之间还是存在一定的相似性,喀斯特落水洞、竖井、漏斗等负地形的已有相关研究成果可以在规模更为宏大的喀斯特天坑的生态环境、生物多样性研究分析中提供较好的参考方向。

落水洞的生境特征与天坑有相似之处,所得结果也具有一定的相似性,一定程度上可以说明喀斯特天坑等负地形独特的局部气候孕育了其内独特的植物群落,拥有更为丰富的植物多样性,但在坑壁垂直梯度变化上,物种多样性却并未呈现明显变化规律。空间变化格局往往具有很强的尺度依赖性,尺度、取样效应、干扰对物种丰富度、多样性的海拔梯度格局也具有重要的影响^[32]。Bátori 等^[33]在进行匈牙利南部 Mecsek 山中漏斗植物群落在“斜坡—漏斗底部—斜坡”环境梯度上的变化特征时发现,在较小的漏斗中植被基本不沿断面变化,而在大漏斗中植被则出现反演现象。因而植物群落物种多样性与面积之间具有紧密联系,即研究的尺度问题非常重要,所以从坑边缘到坑底垂直梯度变化过程中,植物物种丰富度、多样性无特别明显变化也可能与梯度变化太小有关。另一方面,垂直环境梯度变化也不能等同于海拔梯度变化的影响^[33],这在未来的研究中也一个不可忽视的问题。

4 结论

喀斯特天坑地表负地形的形成造成了区域生境异质性,巨大的塌陷规模和独特的圈闭化地形使坑内坑外形成两个系统,坑内外植物物种组成存在明显分异。本研究通过游动分割窗技术以及边缘效应值、边缘效应强度和 β 多样性指数的计算,对大毛寺原生天坑“坑边缘—坑壁—坑底”生态过程中的生态交错带进行定量判定,并探讨坑壁微尺度垂直环境梯度上植物群落物种组成、物种多样性变化特征以及天坑内外植物群落物种多样性边缘效应特征,进一步发现:(1)喀斯特天坑坑壁是连接天坑坑外与坑内生态系统的一个特殊生态过渡带;(2)大毛寺原生天坑坑内与坑外植物群落物种多样性在天坑坑壁上出现“断裂”,存在不同于一般生态交错带的“边缘负效应”;(3)大毛寺原生天坑“坑边缘—坑壁—坑底”垂直环境梯度上天坑坑底植物群落与

坑口植物群落物种组成存在较大差异,且拥有更高的物种丰富度和多样性,具有重要的物种多样性保护库价值;(4)坑壁植物物种多样性与垂直梯度变化之间无明显相关性。

参考文献 (References)

- [1] 朱学稳. 中国的喀斯特天坑及其科学与旅游价值[J]. 科技导报, 2001(10): 60–63 [ZHU Xuewen. China's karst tiankeng and its value for science and tourism [J]. Science and Technology Review, 2001(10): 60–63]
- [2] 朱学稳, 朱德浩, 黄保健, 等. 喀斯特天坑略论[J]. 中国岩溶, 2003, 22(1): 51–65 [ZHU Xuewen, ZHU Dehao, HUANG Baojian, et al. A brief study on karst tiankeng [J]. Carsologica Sinica, 2003, 22(1): 51–65]
- [3] ZHU X W, WALTHAM T. Tiankeng: definition and description [J]. Cave and Karst Science, 2005, 32(2–3): 75–79
- [4] 税伟, 陈毅萍, 王雅文, 等. 中国喀斯特天坑研究起源、进展与展望[J]. 地理学报, 2015, 70(3): 431–446 [SHUI Wei, CHEN Yiping, WANG Yawen, et al. Origination, study progress and prospect of karst tiankeng research in China [J]. Acta Geographica Sinica, 2015, 70(3): 431–446]
- [5] 陈伟海, 朱德浩, 朱学稳. 重庆市奉节天坑地缝岩溶景观特征及评价[J]. 地理与地理信息科学, 2004, 20(4): 80–83 [CHEN Weihai, ZHU Dehao, ZHU Xuewen, et al. Characteristics and evaluation of karst landscape in tiankeng-difeng scenery site, Fengjie, Chongqing [J]. Geography and Geo-Information Science, 2004, 20(4): 80–83]
- [6] 王佳佳, 郭纯青. 西南岩溶石山区正负地形生态系统的对比研究及承载力内涵[J]. 贵州农业科学, 2007, 35(6): 85–87 [WANG Jiajia, GUO Chunqing. Comparison between the positive and negative topographic ecosystem in karst mountainous areas and its bearing capability [J]. Guizhou Agricultural Sciences, 2007, 35(6): 85–87]
- [7] EWERS R M, DIDHAM R K. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation [J]. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 2006, 81(1): 117–142
- [8] SCHMIEDEL I, SCHACHERER A, HAUCK M, et al. Distribution patterns of vascular plant taxa in the federal states of Lower Saxony and Bremen, Germany, with respect to their naturalization and threat status [J]. Tuexenia, 2011, 31(1): 211–226
- [9] CORNWELL W K, SCHWILK D W, ACKERLY D D. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume [J]. Ecology, 2008, 87(6): 1465–1471
- [10] CORNWELL W K, ACKERLY D D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California [J]. Ecological Monographs, 2009, 79(1): 109–126
- [11] 范蓓蓓. 广西大石围天坑群天坑植物群落特征及演替研究 [D]. 广西师范大学, 2014 [FAN Beibei. The study of characteristics and succession of karst tiankeng community in

- Dashiwei, Guangxi[D]. Guangxi Normal University, 2014]
- [12] 李伟云, 向艳辉, 杜宇, 等. 云南省沾益天坑内的地下森林[J]. 四川林勘设计, 2001(2): 20–25 [LI Weiyun, XIANG Yanhui, DU Yu, et al. Underground forest communities in Zhanyi, Yunnan Province[J]. Sichuan Forestry Exploration and Design, 2001(2): 20–25]
- [13] KOWALCZYK R, GóRNY M, SCHMIDT K. Edge effect and influence of economic growth on Eurasian lynx mortality in the Białowieża Primeval Forest, Poland [J]. Mammal Research, 2015, **60**(1): 3–8
- [14] TONY W. Tiankengs of the world, outside China [J]. Speleogenesis & Evolution of Karst Aquifers, 2006, **4**(1): 1–12
- [15] 石培礼, 李文华. 生态交错带的定量判定[J]. 生态学报, 2002, **22**(4): 586–592 [SHI Peili, LI Wenhua. Quantitative methodologies for ecotone determination [J]. Acta ecological sinica, 2002, **22**(4): 586–592]
- [16] 王志述. 宁夏四儿滩湿地—干草原交错带边界判定及植被数量特征分析[D]. 北京林业大学, 2014 [WANG Zhishu. Research on boundary definition and vegetation quantitative features of wetland-dry grassland in Siertan, Ningxia[D]. Beijing Forestry University, 2014]
- [17] WHITTAKER R H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California[J]. Ecological Monographs, 1960, **30**(3): 279–338
- [18] 周婷, 彭少麟. 边缘效应的空间尺度与测度[J]. 生态学报, 2008, **28**(7): 3322–3333 [ZHOU Ting, PENG Shaolin. Spatial scale and measurement of edge effect in ecology [J]. Acta Ecological Sinica, 2008, **28**(7): 3322–3333]
- [19] 彭少麟. 南亚热带演替群落的边缘效应及其对森林片断化恢复的意义[J]. 生态学报, 2000, **20**(1): 1–8 [PENG Shaolin. Studies on edge effect of successional communities and restoration of forest fragmentation in low sub-tropics [J]. Acta Ecological Sinica, 2000, **20**(1): 1–8]
- [20] Cody ML. Towards a theory of continental species diversity bird distributions over Mediterranean habitat gradients. In: ML Cody, J M Diamond (eds.), Ecology and Evolution of Communities, Cambridge: Harvard University Press, 1975, 214–257.
- [21] LUDWIG J A, CORNELIUS J M. Locating discontinuities along ecological gradients[J]. Ecology, 1987, **68**(2): 448–450
- [22] 石培礼, 刘兴良. 游动分割窗技术在生态交错带定量判定中的应用: 以四川巴郎山岷江冷杉林线为例[J]. 植物生态学报, 2002, **26**(2): 189–194 [SHI Peili, LIU Xingliang. The application of moving split-window technique in determining ecotone: a case study of ABIES FAXONIANA timberline in Balang mountain in Sichuan province[J]. Acta Phytoecological Sinica, 2002, **26**(2): 189–194]
- [23] KRAUSS J, BOMMARCO R, GUARDIOLA M, et al. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels[J]. Ecology Letters, 2010, **13**(5): 597–605
- [24] MILLS L S. Edge effects and isolation: red-backed voles on forest remnants[J]. Conservation Biology, 1995, **9**(2): 395–403
- [25] BóLDIL A. Edge effects in tropical versus temperate forest bird communities: three alternative hypotheses for the explanation of differences [J]. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae, 1996, **42**(3): 163–172
- [26] GALLO O D, PAULA D N P A, SOUSA S L, et al. Does the edge effect influence plant community structure in a tropical dry forest? [J]. Revista árvore, 2013, **37**(2): 311–320
- [27] 陈云, 冯佳伟, 牛帅, 等. 小秦岭自然保护区苔藓植物群落数量分类、排序及多样性垂直格局[J]. 生态学报, 2017, **37**(8): 2653–2664 [CHEN Yun, FENG Jiawei, NIU Shuai, et al. Numerical classification, ordination, and species diversity of bryophytes along elevation gradients in Xiaoqinling [J]. Acta Ecological Sinica, 2017, **37**(8): 2653–2664]
- [28] LEE C B, CHUN J H. Habitat heterogeneity and climate explain plant diversity patterns along an extensive environmental gradient in the temperate forests of South Korea [J]. Folia Geobotanica, 2016: 1–1
- [29] KOENIG I, FELDMAYER-CHRISTE E, MITCHELL E A D. Comparative ecology of vascular plant, bryophyte and testate amoeba communities in four Sphagnum, peatlands along an altitudinal gradient in Switzerland [J]. Ecological Indicators, 2015, **54**: 48–59
- [30] FERRER-CASTAÑ D, VETAAS O R. Pteridophyte Richness, Climate and Topography in the Iberian Peninsula: Comparing Spatial and Nonspatial Models of Richness Patterns[J]. Global Ecology & Biogeography, 2005, **14**(2): 155–165
- [31] VILISICS F, SÓLYMOS P, NAGY A, et al. Small scale gradient effects on isopods (Crustacea: Oniscidea) in karstic sinkholes [J]. Biologia, 2011, **66**(3): 499–505
- [32] 刘开明, 郑智, 龚大洁. 物种丰富度的垂直分布格局及其形成机制[J]. 生态学杂志, 2017, **36**(2): 541–554 [LIU Kaiming, ZHENG Zhi, GONG Dajie. Elevational patterns of species richness and their underlying mechanism [J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, **36**(2): 541–554]
- [33] BóTORI Z, KORMOCZI L, ERDOS 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 [J]. Journal of Cave & Karst Studies the National Speleological Society Bulletin, 2012, **74**(1): 127–134

Plant Diversity Characteristics of Original Karst Tiankeng along Vertical Gradient:

A Case Study of Zhanyi Tiankeng in Yunnan Province, China

SHUI Wei¹, CHEN Yiping², JIAN Xiaomei¹, JIANG Cong³, WANG Qianfeng¹

(1. College of Environment and Resources, Fuzhou University, Fuzhou 350116, China;

2. College of the Environment and Ecology, Xiamen University, Xiamen 361102, China;

3. College of Biological Science and Engineering, Fuzhou University, Fuzhou 350116, China)

Abstract: As a kind of grand negative landform, karst tiankeng, termed in the early 21st century, is characterized by huge internal space, steep and enclosed cliff, and unique microhabitat. Its intrazonal habitat conditions are suitable for animal and plant growth and reproduction. Recently, with the exploration of the scientific and aesthetic values of tiankengs, it appears to be an ideal target to study plant species composition and diversity of karst tiankeng, but current researches on the ecological process and its spatial variation are less. Damaosi tiankeng is of a typically natural tiankeng in Zhanyi Tiankeng Group in Yunnan, where it has low accessibility and high intrazonality. It is scientifically necessary to take Damaosi as case study to quantitatively determine the ecotone along the vertical gradient by calculation of the SED value, edge effect value, intensity and β diversity index, and then discuss the community composition, species diversity variation and the edge effect value based on the plant diversity inside and outside tiankeng. The results showed that along the vertical gradient of “pithead-cliff-bottom”, the ecotone (its width was 40 m around) of inside and outside of the tiankeng was found in the middle of the tiankeng cliff, and the tiankeng cliff served as a special ecological transition zone connecting its inside and outside ecosystem. The species diversity of plant community inside and outside the tiankeng exhibited interruption in the cliff, a marginal negative effect different from the other ecotone. Based on β diversity index, overall plant species turnover rate presented a rising trend along the vertical gradient, and the plant community species composition in the bottom and pithead of the tiankeng had large difference. There was high species richness and diversity in the bottom of the tiankeng with a valuable species diversity protection pool. Besides, there was no significant relationship between the species diversity and the vertical gradient variation. The finding can improve existing theoretical knowledge system and provide important reference for ecological restoration of the karst area.

Keywords: original tiankeng; species diversity; edge effect; vertical gradient