

喀斯特不同土壤厚度小生境植物群落物种多样性与生产力^{*}

杜浩瀚, 陈金艺, 赵仪洁, 郭旭曼, 罗 杰, 刘锦春, 龙 云

(西南大学 生命科学学院 三峡库区生态环境教育部重点实验室 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 重庆 400715)

摘要:喀斯特地区土壤空间分布不均且浅薄,存在不同土壤厚度小生境。土壤是植物生长的基质,土壤厚度影响其中的营养资源量,影响植物生长发育且会改变群落组成和结构。以喀斯特草灌群落为研究对象,调查研究了不同土壤厚度小生境植物群落特征及物种多样性。结果表明:1)在不同小生境下植物物种的生长情况各异,随着土壤厚度的增加,景天科(Crassulaceae)、禾本科(Gramineae)逐渐减少,而豆科(Fabaceae)、蔷薇科(Rosaceae)的重要值增大,菊科(Asteraceae)植物逐渐占有优势地位。2)群落的物种多样性在中等土壤厚度小生境(土深 10~30 cm)中较高,因此中等土壤厚度小生境更有利于植物种类和多样性的发展。3)随着小生境土壤厚度加深,群落中优势种地位越来越稳定,优势种种类组成呈现出从草本植物过渡到木本植物的趋势。综上,在喀斯特地区,生境的适宜和生态位的互补使中等土壤厚度的土壤生境中植物种类和多样性更丰富,更利于植物的共生,以促进群落演替进行。

关键词:喀斯特;异质性生境;重要值;物种多样性;植被恢复

中图分类号:Q948.15

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2024)06-0103-08

喀斯特地区土层浅薄且厚度不均,具有高度的异质性^[1-3]。陈佳等人^[4]研究发现喀斯特坡地土层厚度变异系数介于 12%~85.3%,空间分布极为不均。不同土层厚度下的土壤体积、储水空间、凋落物厚度等差异较大,从而可能形成资源不同的小生境单元^[5-6]。这些小生境单元提供植物定居和生长的能力差异最终影响到该地区植物群落的结构和植被生长^[7-8]。通常情况下,随着土层厚度增加,土壤所涵养的水分、养分增加,植物根系可利用的生存空间也会增加,植物生存的立地条件更好,从而可能“供养”更多的植物物种,促进植物的生长和发育,提高植被的生产力^[9-10]。李其斌等人^[11]的研究结果证实了群落的物种多样性和生产力与土壤厚度呈正相关关系;李周等人^[12]的研究也表明,在喀斯特植被恢复的草本群落阶段,优势种苣荬草(*Arthraxon hispidus*)的株高、叶面积和地上部生物量也均随土层厚度增加而表现出明显上升的趋势。因此,土层深厚的小生境单元可能会促进植物的定植和生长,提高生物多样性及生物量的储存,从而促进群落的正向发展。相反,土层浅薄的小生境单元,由于保水保肥能力差,植物根系可利用空间缺乏,植物定居困难,导致群落结构简单,生态系统脆弱^[1]。然而,在喀斯特地区,浅薄的土层透气性好,可能会利于植物随机定居^[12];同时,一些浅根植物可以发展水平根系,通过根系的横向拓展适应浅土生境^[13]。因此,浅层土壤小生境下植物的多样性和生产力不能低估。

土壤中的水分、养分含量和 pH 等通过影响植被的生长发育从而影响群落物种多样性和生产力^[14-15]。例如一定程度的土壤水分增加提高了群落物种丰富度和多样性^[16-18],同时对林下草本植物根系生长和生物量的积累具有重要的作用^[19];土壤中氮磷钾的含量影响着群落中物种的多样性和均匀性^[20-22],而土壤磷含量增加会降低土壤 pH,促进大多数植物的根系生长^[23-24];喀斯特地区不同土壤厚度小生境下的土壤水分、养分等理化性质差异可能是影响植物群落结构、物种多样性变化特征及地上生物量的重要因素。

中国西南岩溶地区是世界上连片分布面积最大、岩溶发育最强烈的典型生态脆弱区,该区域的生态环境问题突出,石漠化问题日益严峻^[25-26]。石漠化导致的植被退化及生产力下降是限制喀斯特地区经济发展和生态文明建设的重要因素^[27-28]。因此,在石漠化治理和区域经济发展中,植被恢复和生产力提升显得尤为重要。在植被恢复过程中,演替早中期(即草灌期)是一个不可忽视的阶段^[29],这一时期植物的定植、群落结构和生产力维持

^{*} 收稿日期:2024-06-21 修回日期:2024-10-03 网络出版时间:2024-12-27T12:10

资助项目:国家自然科学基金面上项目(No. 31500399);重庆市自然科学基金创新发展联合基金项目(No. CSTB2023NSCQ-LZX0073);重庆市研究生科研创新项目(No. CYS22201)

第一作者简介:杜浩瀚,男,研究方向为植物生态学,E-mail:wxrvynioppoi@163.com;通信作者:龙云,男,副教授,博士,E-mail:longyr@swu.edu.cn

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/50.1165.N.20241227.0847.004

对群落发展动态具有不可低估的作用^[30]。因此,研究喀斯特草灌期群落特征、生产力维持及相关影响因素,对于喀斯特退化生态系统功能的发挥和生物多样性的保护具有重要意义。然而,目前的研究多集中于森林生态系统的恢复,如恢复过程中的森林植被群落结构、土壤结构或碳吸存特征等^[31-34],很少有研究关注到喀斯特地区草灌群落阶段小尺度上不同土层厚度小生境在群落结构和多样性维持中的作用。因此,本研究根据小尺度上的土层厚度分类标准,对喀斯特植被恢复过程中的草灌群落进行调查,试图探究该地区不同土壤度生境中草灌植物群落物种组成、群落结构、物种多样性及地上生物量积累,并考察不同土壤厚度小生境如何影响喀斯特植被恢复草灌期的物种多样性和生产力,以及深土小生境是否比浅土生境更有利于物种的共存和生长,从而进一步揭示喀斯特退耕恢复早中期生物多样性形成和维持机制,并为生物多样性管理和保护措施的制定提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于重庆市沙坪坝区中梁山北段,地理范围为东经 106.42°~106.43°、北纬 29.65°~30.05°,是典型的喀斯特山地。该区域气候属亚热带季风气候,四季分明,年平均气温为 17.4℃;降雨充沛,年降水量为 1 000~1 300 mm;海拔为 500~700 m。研究区主要植被是灌刺丛和草本植物;土壤为黄色石灰土,土层厚薄不均,异质性高。

1.2 实验设计

2019 年 7—8 月在研究区选取 3 个植被类型相同,海拔相对一致,且弃耕年限均为 10~15 a 的植被恢复样地,在每个样地随机选取 3 个 10 m×10 m 的大样方(共 9 个)。沿着每个大样方的对角线(含 4 个角)每隔 1 m 设置 1 个 50 cm×50 cm 的小样方,用竹签在 4 个角进行固定,如果每条对角线都设置相同数量的小样方,则样地中心的小样方间距会过小,因此一条对角线取 9 个样方,另一条对角线取 6 个样方,每个大样方内共设置 15 个小样方(如果遇到石质基质不能取样,则根据实际情况向左右偏移取样),9 个大样方共计 135 个小样方。用钢钎测量土壤厚度,以钢钎在每个小样方内随机插入 6 次的插入长度平均值作为样方土壤厚度。将调查的 135 个样方根据实际土壤厚度划分为 4 个土壤厚度小生境:浅土小生境(S10,土壤厚度为>0~10 cm)、浅中土小生境(S20,土壤厚度为>10~20 cm)、中深土小生境(S30,土壤厚度为>20~30 cm)和深土小生境(S40,土壤厚度为>30 cm)。最后得到浅土小生境样方 25 个,浅中土小生境样方 36 个,中深土小生境样方 41 个,深土小生境样方 33 个。

1.3 群落调查

用对角线取样法对每个小样方内植物群落进行调查,记录每种植物的多度、盖度、高度和样方的总盖度。将样方内所有植物分物种进行刈割,分别装入信封带回实验室,烘干后称取干质量。

完成植被调查后和土壤厚度测定后,在每种小生境下随机取 6 个小样方,用 5 点取样法以 10 cm 为一层进行土壤样品的采集,将同层土样混合均匀,再以四分法取 1 kg 左右后装入自封袋带回实验室备用。

1.4 指标计算

采用重要值、丰富度指数对群落物种组成和结构特征进行度量,采用 Shannon-Wiener 指数、Pielou 均匀度指数和 Margalef 丰富度指数表示物种多样性特征。各指数计算方法如下。

- 1) 重要值为该物种的相对多度、相对盖度与相对频度之和;
- 2) 科物种重要值为该科每个物种的重要值的总和;
- 3) 丰富度指数为:

$$R = S;$$

- 4) Shannon-Wiener 指数为:

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i \log_2 P_i;$$

- 5) Pielou 均匀度指数为:

$$E = H' / \ln S;$$

- 6) Margalef 丰富度指数为:

$$D_{MG} = (S - 1) / \ln N。$$

其中: S 为群落物种总数, N 是该群落内所有物种的总个体数, P_i 为物种 i 的个体数占群落中总个体数的比例。

1.5 数据处理

采用 SPSS 17.0 软件对物种多样性指数、植物的盖度、生物量及土壤理化性质进行方差齐性检验(Levene 检验)和单因素方差分析(One-way ANOVA),在上述统计分析结果具有统计学意义的情况下采用 LSD 法进行多重比较,如方差不齐时则采用非参数检验进行多重比较。运用 Pearson 相关性分析对土壤理化性质与植物群落特征进行相关性分析。当 $p<0.05$ 时,上述统计分析结果具有统计学意义。利用 Canoco 2005 与 Origin 2019 软件进行绘图。

2 研究结果

2.1 物种组成和结构特征

调查得到所有样方内被子植物共 48 科 95 属 110 种。物种数较多的科有菊科(Asteraceae),为 21 种,占总种数的 19.09%;其次是蔷薇科(Rosaceae),为 10 种,占总种数的 9.09%;禾本科(Gramineae)有 6 种,豆科(Fabaceae)和伞形科(Apiaceae)各有 5 种;景天科(Crassulaceae)、石竹科(Caryophyllaceae)、唇形科(Lamiaceae)、茜草科(Rubiaceae)、石蒜科(Amaryllidaceae)等各有 3 种;其余多为 1 种或 2 种,分散分布于忍冬科(Caprifoliaceae)、虎耳草科(Saxifragaceae)、廖科(Polygonaceae)等科中。

在 4 种小生境中,浅中土(S20)和中深土(S30)这 2 种中等土壤厚度小生境下物种数明显高于浅土(S10)和深土(S40)生境的物种数;总体上单子叶植物和双子叶植物的物种数占比比较稳定,深土生境下单子叶植物的物种数有减少趋势而双子叶植物的物种数呈增多趋势;生活型组成较稳定,中深土生境下灌木有增多趋势;从科组成来看,单科所占的比重大,但随着土壤厚度的加深,蔷薇科和菊科在植物群落中的比例逐渐上升(表 1)。

表 1 不同土壤厚度小生境下物种组成和结构特征差异

Tab. 1 Differences in species composition and structural characteristics under small habitat conditions with different soil thickness										
小生境	物种数/个	种类组成		生活型组成			科类组成			
		单子叶	双子叶	灌木	草本	藤本	禾本科	蔷薇科	菊科	其他科
S10	47	17.02%	82.98%	10.64%	76.59%	12.77%	6.38%	4.26%	21.28%	68.08%
S20	58	15.52%	84.48%	12.07%	74.14%	13.79%	5.17%	6.90%	20.69%	67.24%
S30	60	16.67%	83.33%	18.33%	68.34%	13.33%	8.33%	8.33%	23.34%	60.00%
S40	48	8.33%	91.67%	12.50%	77.08%	10.42%	6.25%	10.42%	25.00%	58.33%

2.2 科、种重要值

样地内重要值排名前 5 的科分别为菊科、葡萄科(Vitaceae)、景天科、蔷薇科和豆科(表 2)。

在 4 种小生境中,菊科的重要值都最高,且该科的重要值随着小生境土壤厚度的递增而增加;葡萄科的重要值在 4 种小生境中比较稳定,都在 0.30 左右;景天科的重要值随着小生境总土壤厚度的递增表现出递减的趋势,在深土生境中重要值排名掉出前 5;蔷薇科的重要值随着小生境土壤厚度的增加而表现出增加的趋势;豆科在样地内重要值排在第 5 位,主要由浅中土生境的葛(*Pueraria montana* var. *lobata*)贡献。另外,茜草科重要值排名虽然在样地中未能进入前 5,但是在好几个生境中均有较高重要值,而禾本科的重要值在较深的土壤生境中有下降趋势(表 2)。

样地内重要值排名前 5 的种分别为艾(*Artemisia argyi*)、乌荑莓(*Causonis japonica*)、八宝(*Hylotelephium erythrostictum*)、野菊(*Dendranthema indicum*)和葛(表 2)。

在浅土生境中,重要值排名第 1 的为景天科的八宝,其次为乌荑莓、野菊和艾;浅中土生境中除了重要值较高的乌荑莓和艾外,蔷薇科的龙牙草(*Agrimonia pilosa*)、大麻科的葎草(*Humulus scandens*)也占据了重要地位;中深土生境中重要值最高的为野菊,而禾本科植物芒(*Miscanthus sinensis*)、大戟科的灌木山麻杆(*Alchornea davidii*)均呈现出较强的优势;深土生境中主要以菊科的艾、野菊和野苘蒿(*Crassocephalum crepidioides*)等为优势种(表 2)。

2.3 物种多样性

Shannon-wiener 指数、Pielou 均匀度指数和 Margalef 丰富度指数在 4 种小生境中出现了比较一致的规律,

即均以浅中土和中深土这 2 种中等土壤厚度中较高,而在浅土小生境下最低(表 3)。

表 2 样地内和不同土壤厚度小生境中植物科和种重要值排序(前 5)

Tab. 2 Importance value ranking (top 5) of plant families and species in plots and microhabitats with different soil thickness				
生境	科	科物种重要值	种	种重要值
全样地	菊科(Asteraceae)	0.84	艾(<i>Artemisia argyi</i>)	0.27
	葡萄科(Vitaceae)	0.24	乌莓莓(<i>Cayratia japonica</i>)	0.24
	景天科(Crassulaceae)	0.23	八宝(<i>Hylotelephium erythrostictum</i>)	0.21
	蔷薇科(Rosaceae)	0.20	野菊(<i>Dendranthema indicum</i>)	0.17
	豆科(Fabaceae)	0.20	葛(<i>Pueraria lobata</i>)	0.16
S10	菊科(Asteraceae)	0.63	八宝(<i>Hylotelephium erythrostictum</i>)	0.49
	景天科(Crassulaceae)	0.49	乌莓莓(<i>Cayratia japonica</i>)	0.30
	葡萄科(Vitaceae)	0.30	野菊(<i>Dendranthema indicum</i>)	0.19
	石竹科(Caryophyllaceae)	0.24	艾(<i>Artemisia argyi</i>)	0.19
	茜草科(Rubiaceae)	0.19	卷耳(<i>Cerastium arvense</i>)	0.18
S20	菊科(Asteraceae)	0.67	乌莓莓(<i>Cayratia japonica</i>)	0.32
	葡萄科(Vitaceae)	0.32	艾(<i>Artemisia argyi</i>)	0.26
	豆科(Fabaceae)	0.25	葛(<i>Pueraria lobata</i>)	0.21
	蔷薇科(Rosaceae)	0.22	龙芽草(<i>Agrimonia pilosa</i>)	0.18
	茜草科(Rubiaceae)	0.15	葎草(<i>Humulus scandens</i>)	0.15
S30	菊科(Asteraceae)	0.91	野菊(<i>Dendranthema indicum</i>)	0.27
	葡萄科(Vitaceae)	0.26	乌莓莓(<i>Cayratia japonica</i>)	0.26
	景天科(Crassulaceae)	0.22	艾(<i>Artemisia argyi</i>)	0.23
	禾本科(Gramineae)	0.21	八宝(<i>Hylotelephium erythrostictum</i>)	0.18
	蔷薇科(Rosaceae)	0.20	芒(<i>Miscanthus sinensis</i>)	0.17
S40	菊科(Asteraceae)	1.02	艾(<i>Artemisia argyi</i>)	0.43
	葡萄科(Vitaceae)	0.32	乌莓莓(<i>Cayratia japonica</i>)	0.32
	蔷薇科(Rosaceae)	0.22	葎草(<i>Humulus scandens</i>)	0.19
	禾本科(Gramineae)	0.19	野菊(<i>Dendranthema indicum</i>)	0.17
	茜草科(Rubiaceae)	0.19	野茼蒿(<i>Crassocephalum crepidioides</i>)	0.16

表 3 样地内不同土壤厚度小生境中物种多样性指数

Tab. 3 Plot-level species diversity index in microhabitats with different soil thickness					
物种多样性指数	总体样地	土壤厚度小生境			
		S10	S20	S30	S40
Shannon-wiener 指数	3.55	2.83	3.44	3.34	3.20
Pielou 均匀度指数	0.76	0.72	0.84	0.81	0.81
Margalef 丰富度指数	13.09	7.01	8.72	8.70	7.53

2.4 群落盖度、生物量

4 种小生境单位面积的平均盖度变化不大(图 1),而单位面积地上生物量随着小生境土壤厚度的增加呈增加趋势,但中深土生境下与深土生境差异并不明显(图 2)。分析盖度和生物量的关系,发现不同土壤厚度小生境下单位面积的群落盖度均随着地上生物量的增加而增加,并且在浅中土生境下盖度的增加斜率均高于其他小生境(图 3)。

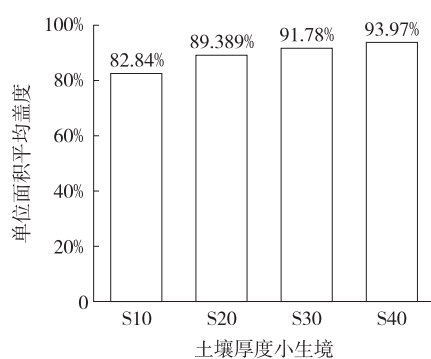


图1 不同土壤厚度小生境下单位面积的平均盖度

Fig.1 Average canopy cover per unit area in small habitats with different soil thickness

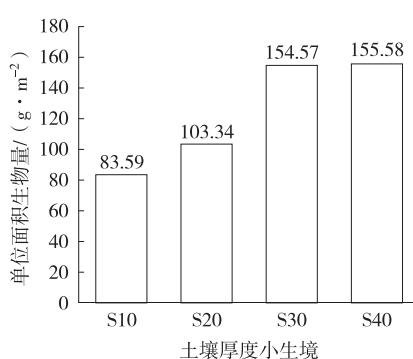


图2 不同土壤厚度小生境下单位面积的地上生物量

Fig.2 Aboveground biomass per unit area in small habitats with different soil thickness

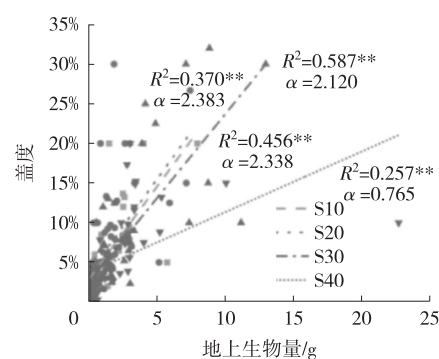


图3 单位面积的平均盖度和地上生物量的回归分析

Fig.3 Regression analysis of average canopy cover per unit area and aboveground biomass

3 讨论

由于特殊的地貌结构和人为干扰的影响,喀斯特地区的土壤厚度表现出强烈的差异性。这种差异性直接导致不同土壤厚度小生境下物种组成的差异,从而影响整个生境中的物种组成和群落结构^[28]。在土层浅薄的生境下,八宝、卷耳(*Cerastium arvense*)等为优势物种,说明在浅土生境更有利于体积小、数量多、对土壤需求较少的r-对策的植物生存^[35]。随着土壤厚度的加深,蔷薇科、禾本科和菊科植物在群落中的优势地位越来越明显,可能原因是菊科植物在异质环境中往往能够表现出更加灵活的生长策略^[36-37]。同时,菊科植物当中的某些入侵种具有更强的有性繁殖、无性繁殖能力以及水分养分利用效率^[37-38]。

通常认为深厚土层会促进植物的定居,提高物种丰富度^[39]。然而本文的研究结果并不支持这一观点。所研究的4种土壤厚度小生境中,中等土壤厚度小生境物种丰富度明显高于其他土壤厚度小生境。在喀斯特地区,土壤浅薄区域,水分养分缺乏,难以支持更多的物种尤其是深根植物的生存,更多的是以八宝、卷耳等矮小植物、浅根植物或无性系繁殖植物为主。而在深厚土壤条件下,虽然此种生境提供了更多的水分养分和植物根系生存空间,但是喀斯特地区的土壤是粘土,容易板结,透气性差,从而导致一些物种无法定居^[40-42]。同时,土壤较深的生境中由于地上部分对光资源的竞争愈来愈大,浅根系植物或矮小植物处于竞争的劣势地位而被淘汰。中等厚度土壤生境具有适宜的土壤含水量^[4],养分含量集中^[43],透气性适中,因此能容纳包括深根和浅根植物共同存在的更多物种,所以植物的多样性和丰富度更高。同时,群落不同小生境下的变化类似于一个群落动态演替的过程^[12]。随着小生境土壤厚度的增加,尽管群落中物种种类和丰富度指数均呈现出先增加后减少的趋势,但均匀度指数增长后无明显变化。研究表明,随着植物的定居、生长、竞争到稳定的过程中,某些机会主义物种会在竞争中被优势种排挤掉,导致群落中物种多样性的降低。物种均匀度是衡量群落结构复杂性和稳定性的因素,均匀度越大表明群落结构越复杂,稳定性也越高^[44]。通过对群落中植物生活型的组成比例也可以分析出植物群落的优势种组成从草本植物逐渐过渡到以木本植物为主,从侧面也表现出随着生境土壤厚度的增加,喀斯特山地植物群落结构也越来越成熟和稳定。另一方面,尽管深土生境物种丰富度下降,但相比浅土生境,地上植被的生物量和盖度明显增加,这也正是深土生境中深根、高大型植物占优势导致的^[45-46]。

土壤为植物的生长基质,直接影响着植物群落的种类组成和特征,决定着生态系统的功能和结构^[47]。研究表明土壤养分含量的高低直接影响着群落的生产力高低,土壤养分越丰富通常群落生产力越高^[48]。综上,在喀斯特地区中,生境土壤厚度的改变引起植物群落多样性、生长特征等出现规律性的变化,生境的适宜和生态位的互补使中等土壤厚度的土壤生境中植物多样性提高,更利于植物的共生;随着生境土壤厚度的增加景天科、石竹科等矮小植物逐渐减少,豆科、蔷薇科等高大型植物在群落中地位逐渐上升,菊科植物在群落中的优势度明显增大,导致当地群落从草本向着灌丛进行演替。

参考文献:

- [1] 苏维词. 贵州喀斯特山区生态环境脆弱性及其生态整治[J]. 中国环境科学, 2000, 20(6): 547-551.

- SU W C. Eco-environmental fragility in Guizhou karst mountain region and its ecological rehabilitation[J]. China Environmental Science, 2000, 20(6): 547-551.
- [2] 王升, 陈洪松, 付智勇, 等. 基于探地雷达的典型喀斯特坡地土层厚度估测[J]. 土壤学报, 2015, 52(5): 1024-1030.
WANG S, CHEN H S, FU Z Y, et al. Estimation of thickness of soil layer on typical karst hillslopes using a ground penetrating radar[J]. Acta Pedologica Sinica, 2015, 52(5): 1024-1030.
- [3] VERESS M. Karst types and their karstification[J]. Journal of Earth Science, 2020, 31: 621-634.
- [4] 陈佳, 史志华, 李璐, 等. 小流域土层厚度对土壤水分时空格局的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(7): 1565-1570.
CHEN J, SHI Z H, LI L, et al. Effects of soil thickness on spatiotemporal pattern of soil moisture in catchment level[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20(7): 1565-1570.
- [5] 周运超, 罗美. 喀斯特小流域土壤厚度的影响因素[J]. 山地农业生物学报, 2017, 36(3): 1-5.
ZHOU Y C, LUO M. Influencing factors of soil thickness in karst small watershed[J]. Journal of Mountain Agriculture and Biology, 2017, 36(3): 1-5.
- [6] YAN Y J, DAI Q H, YANG Y Q, et al. Epikarst shallow fissure soil systems are key to eliminating karst drought limitations in the karst rocky desertification area of SW China[J]. Ecohydrology, 2022, 15(2): e2372.
- [7] 贾金田, 付智勇, 陈洪松, 等. 喀斯特坡地基岩起伏对土壤剖面水分格局的影响[J]. 应用生态学报, 2016, 27(6): 1708-1714.
JIA J T, FU Z Y, CHEN H S, et al. Effect of irregular bedrock topography on the soil profile pattern of water content in a karst hillslope[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(6): 1708-1714.
- [8] 袁振, 陈美谕, 贾黎明, 等. 太行山片麻岩地区微地形土层厚度特征及其植被生长阈值[J]. 林业科学, 2018, 54(10): 156-163.
YUAN Z, CHEN M Y, JIA L M, et al. Difference of soil thickness among micro-topographies and their thresholds for vegetation growth in gneiss area of Taihang Mountains[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2018, 54(10): 156-163.
- [9] 王志强, 刘宝元, 海春兴. 土壤厚度对天然草地植被盖度和生物量的影响[J]. 水土保持学报, 2007, 21(4): 164-167.
WANG Z Q, LIU B Y, HAI C X. Effects of soil depth on vegetation cover and above ground biomass in east part of Inner Mongolia[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2007, 21(4): 164-167.
- [10] 吴义远, 董文渊, 王婷, 等. 土层厚度对箬竹无性系种群形态可塑性的影响[J]. 西北林学院学报, 2019, 34(5): 29-34.
WU Y Y, DONG W Y, WANG T, et al. Effects of soil thickness on morphological plasticity of the population of natural *Qiongzhusua tumidinoda* clone ramet[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2019, 34(5): 29-34.
- [11] 李其斌, 张春雨, 赵秀海. 长白山不同演替阶段针阔混交林群落物种多样性及其影响因子[J]. 生态学报, 2022, 42(17): 7147-7155.
LI Q B, ZHANG C Y, ZHAO X H. Species diversity and influencing factors of coniferous and broad-leaved mixed forest communities in different successional stages of Changbai Mountain[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(17): 7147-7155.
- [12] 李周, 赵雅洁, 宋海燕, 等. 喀斯特土层厚度异质性对草地群落结构和优势种生长的影响[J]. 草业科学, 2017, 34(10): 2023-2032.
LI Z, ZHAO Y J, SONG H Y, et al. The effects of soil thickness heterogeneity on grassland plant community structure and growth of dominant species in karst area[J]. Pratacultural Science, 2017, 34(10): 2023-2032.
- [13] ZHANG J, WANG J M, CHEN J Y, et al. Soil moisture determines horizontal and vertical root extension in the perennial grass *Lolium perenne* L. growing in karst soil[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 629.
- [14] 张继辉, 蔡道雄, 卢立华, 等. 不同林龄柚木人工林土壤生态化学计量特征[J]. 生态学报, 2020, 40(16): 5718-5728.
ZHANG J H, CAI D X, LU L H, et al. Soil ecological stoichiometry of different aged teak (*Tectona grandis*) plantations[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(16): 5718-5728.
- [15] REN H Y, XIE J Y, LI K, et al. Diversity-conditioned soil strengthens plant diversity-productivity relationship[J]. Journal of Applied Ecology, 2023, 60(9): 1881-1892.
- [16] WU G L, ZHANG Z N, WANG D, et al. Interactions of soil water content heterogeneity and species diversity patterns in semi-arid steppes on the Loess Plateau of China[J]. Journal of Hydrology, 2014, 519(B): 1362-1367.
- [17] 罗亚勇, 孟庆涛, 张静辉, 等. 青藏高原东缘高寒草甸退化过程中植物群落物种多样性、生产力与土壤特性的关系[J]. 冰川冻土, 2014, 36(5): 1298-1305.
LUO Y Y, MENG Q T, ZHANG J H, et al. Species diversity and biomass in relation to soil properties of alpine meadows in the eastern Tibetan Plateau in different degradation stages[J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2014, 36(5): 1298-1305.
- [18] CUI W, ZHENG X X. Spatial heterogeneity in tree diversity and forest structure of evergreen broadleaf forests in southern China along an altitudinal gradient[J]. Forests, 2016, 7(10): 216.
- [19] 王静波, 于水强, 郝倩薇, 等. 不同林龄亚热带次生林细根生物量和形态分布差异[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2021, 49(3): 38-46.
WANG J B, YU S Q, HAO Q W, et al. Distribution differences of fine root biomass and morphology in subtropical secondary forest at different forest ages[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2021, 49(3): 38-46.
- [20] BITTMAN S, MC CARTNEY D H, WADDINGTON J, et al. Long-term effects of fertilizer on yield and species composition of

- contrasting pasture swards in the Aspen Parkland of the Northern Great Plains[J]. Canadian Journal of Plant Science, 1997, 77(4): 607-614.
- [21] WAN K Y, TAO Y, LI R H, et al. Influences of long-term different types of fertilization on weed community biodiversity in rice paddy fields[J]. Weed Biology and Management, 2012, 12(1): 12-21.
- [22] WU C Y, DENG L, HUANG C B, et al. Effects of vegetation restoration on soil nutrients, plant diversity, and its spatiotemporal heterogeneity in a desert-oasis ecotone[J]. Land Degradation & Development, 2021, 32(2): 670-683.
- [23] BATES T R, LYNCH J P. Stimulation of root hair elongation in *Arabidopsis thaliana* by low phosphorus availability[J]. Plant Cell & Environment, 1996, 19(5): 529-538.
- [24] 拓行行, 李玉华, 俞瀚林, 等. 宁南山区华北落叶松林下草本层群落特征及其影响因素[J]. 生态学杂志, 2023, 42(10): 2449-2458.
- TUO H H, LI Y H, YU H L, et al. Community characteristics and influencing factors of herbaceous layer under *Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii* forests in a south mountainous area of Ningxia[J]. Chinese Journal of Ecology, 2023, 42(10): 2449-2458.
- [25] 龙健, 王智慧. 喀斯特山地修复的生态学研究[J]. 生态环境学报, 2015, 24(12): 1950-1954.
- LONG J, WANG Z H. Ecological study on the restoration of Karst mountain region[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2015, 24(12): 1950-1954.
- [26] 温培才, 王霖娇, 盛茂银. 西南喀斯特高原峡谷石漠化生态系统植物群落特征及其与土壤理化性质的关系[J]. 四川农业大学学报, 2018, 36(2): 175-184.
- WEN P C, WANG L J, SHENG M Y. Characteristics of plant community and its relationships with soil physic-chemical properties in the rocky desertification ecosystem of karst plateau canyon, southwest China[J]. Journal of Sichuan Agricultural University, 2018, 36(2): 175-184.
- [27] 张盼盼, 胡远满, 肖笃宁, 等. 喀斯特高原山区土地潜在石漠化与地形因子的关系[J]. 生态与农村环境学报, 2010, 26(1): 20-24.
- ZHANG P P, HU Y M, XIAO D N, et al. Potential rocky desertification in relation to topographic factors in karst mountain in areas[J]. Journal of Ecology and Rural Environment, 2010, 26(1): 20-24.
- [28] 陈洪松, 付智勇, 张伟, 等. 西南喀斯特地区水土过程与植被恢复重建[J]. 自然杂志, 2018, 40(1): 41-46.
- CHEN H S, FU Z Y, ZHANG W, et al. Soil water processes and vegetation restoration in karst regions of southwest China[J]. Chinese Journal of Nature, 2018, 40(1): 41-46.
- [29] 蔡秋, 陈梅琳. 贵州喀斯特山区环境特征与生态系统的恢复和重建[J]. 农业系统科学与综合研究, 2001, 17(1): 49-53.
- CAI Q, CHEN M L. The features of environment and ecosystem restoration and rehabilitation in Guizhou karst mountain[J]. System Sciences and Comprehensive Studies in Agriculture, 2001, 17(1): 49-53.
- [30] CHEN N, RATAJCZAK Z, YU K L. A dryland re-vegetation in northern China: success or failure? Quick transitions or long lags?[J]. Ecosphere, 2019, 10(4): e02678.
- [31] 罗绪强, 张桂玲, 王世杰, 等. 退化喀斯特森林群落常见植物叶片光合作用变异特征[J]. 生态环境学报, 2019, 28(9): 1713-1721.
- LUO X Q, ZHANG G L, WANG S J, et al. The variation characteristics of leaf photosynthesis of common plants in degraded Karst forest communities[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2019, 28(9): 1713-1721.
- [32] 魏媛, 张金池, 俞元春, 等. 退化喀斯特植被恢复过程中土壤基础呼吸及代谢熵的变化[J]. 土壤通报, 2010, 41(4): 797-801.
- WEI Y, ZHANG J C, YU Y C, et al. Changes of soil basal respiration and qCO_2 along successional processes of degraded Karst vegetation[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2010, 41(4): 797-801.
- [33] 黄宗胜, 喻理飞, 符裕红, 等. 茂兰退化喀斯特森林植被自然恢复中生态系统碳吸存特征[J]. 植物生态学报, 2015, 39(6): 554-564.
- HUANG Z S, YU L F, FU Y H, et al. Characteristics of carbon sequestration during natural restoration of Maolan karst forest ecosystems[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 39(6): 554-564.
- [34] CARLUCCI M B, BRANCALION P H S, RODRIGUES R R, et al. Functional traits and ecosystem services in ecological restoration[J]. Restoration Ecology, 2020, 28(6): 1372-1383.
- [35] 雷颖, 罗杰, 郭旭曼, 等. 小生境尺度下喀斯特弃耕地植物多样性、生物量及其影响因素[J]. 草业学报, 2024, 33(2): 28-38.
- LEI Y, LUO J, GUO X M, et al. Microhabitat plant diversity and biomass differences in abandoned karst farmland and their driving factors[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2024, 33(2): 28-38.
- [36] HAKIM N, AHMAD M, RATHEE S, et al. Invasive *Cirsium arvense* displays different resource-use strategies along local habitat heterogeneity in the trans-Himalayan Region of Ladakh[J]. Environmental Monitoring and Assessment, 2023, 195(6): 730.
- [37] ZHANG J, YOU W H, LI N N, et al. Invasive clonal plants possess greater capacity for division of labor than natives in high patch contrast environments[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1210070.
- [38] LI W R, WANG L W, QIAN S F, et al. Root characteristics explain greater water use efficiency and drought tolerance in invasive Compositae plants[J]. Plant and Soil, 2023, 483: 209-223.
- [39] 高峻, 何春霞, 张劲松, 等. 太行山干瘠山地土壤厚度空间变异及草灌群落分布特征[J]. 生态学报, 2020, 40(6): 2080-2089.

- GAO J, HE C X, ZHANG J S, et al. Spatial variability of soil thickness and the distribution characteristics of herb and shrub communities in the arid and barren areas of Taihang Mountains[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(6): 2080-2089.
- [40] TOURE D. 中国西南地区龙虎山自然保护区喀斯特森林群落物种组成及与土壤、地质和其他环境因子的相关关系[D]. 武汉: 中国地质大学, 2016.
- TOURE D. Species composition of karst forest community and their interrelationships with soil, geological and other environmental factors in Longhushan Nature Reserve, Southwest China[J]. Wuhan: China University of Geosciences, 2016.
- [41] 郭旭曼, 王佳敏, 杜浩瀚, 等. 桢楠幼苗适应喀斯特岩溶裂隙生境及降雨时间格局变化的方式[J]. *生态学报*, 2023, 43(1): 379-387.
- GUO X M, WANG J M, DU H H, et al. *Phoebe zhenman* S. Lee seedlings adjust the biomass allocation and root distribution to adapt to the karst fissure habitat and rainfall temporal pattern[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(1): 379-387.
- [42] 李小永, 田小琴, 黄小祥. 喀斯特石漠化过程中土壤物理性质的演变[J]. *农技服务*, 2023, 40(5): 99-103.
- LI X Y, TIAN X Q, HUANG X X. The evolution of soil physical properties during the process of karst rocky desertification [J]. *Agricultural Technology Service*, 2023, 40(5): 99-103.
- [43] 周春衡, 陈洪松, 付智勇, 等. 土壤大孔隙形态对喀斯特区水土流失过程的影响[J]. *水土保持学报*, 2020, 34(6): 70-76.
- ZHOU C H, CHEN H S, FU Z Y, et al. Effect of soil macropore structures on soil and water loss progress in karst areas[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2020, 34(6): 70-76.
- [44] 范文武, 陈晓晓, 李加海, 等. 重庆中梁山海石公园石灰岩山地植物多样性研究[J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 2009, 31(5): 106-110.
- FAN W W, CHEN X D, LI J H, et al. A study on the species diversity of plants on the Haishi Park limestone shrubland in the Zhongliang Mountains of Chongqing[J]. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 2009, 31(5): 106-110.
- [45] MUELLER K E, TILMAN D, FORNARA D A, et al. Root depth distribution and the diversity-productivity relationship in a long-term grassland experiment[J]. *Ecology*, 2013, 94(4): 787-793.
- [46] BRAUN L, KADMON R, TOMIOLO S, et al. Is more less? a comprehensive experimental test of soil depth effects on grassland diversity[J]. *OIKOS*, 2022, 2022(5): e08535.
- [47] SANAEI A, YUAN Z Q, ALI A, et al. Tree species diversity enhances plant-soil interactions in a temperate forest in northeast China[J]. *Forest Ecology and Management*, 2021, 491: 119160.
- [48] ZHANG W, QIAO W J, GAO D X, et al. Relationship between soil nutrient properties and biological activities along a restoration chronosequence of *Pinus tabulaeformis* plantation forests in the Ziwuling Mountains, China[J]. *CATENA*, 2018, 161: 85-95.

Ecology and Biodiversity Conservation in Three Gorges Area

Karst Different Soil Thickness Small Habitats Plant Community Species Diversity and Productivity

DU Haoan, CHEN Jinyi, ZHAO Yijie, GUO Xuman, LUO Jie, LIU Jingchun, LONG Yun

(School of Life Sciences, Southwest University, Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region, Chongqing 400715, China)

Abstract: The spatial distribution in karst areas is uneven and the soil is shallow, resulting in different niche with varying soil thickness. Soil serves as the substrate for plant growth, and soil thickness affects nutrient availability, plant development, and community characteristics. It focuses on grassland communities in karst areas to explore the characteristics of plant communities and species diversity in habitats with different soil thicknesses. The results show that: 1) Plant species growth varies among different habitats; as soil thickness increases, Crassulaceae and Poaceae decrease gradually while Fabaceae and Rosaceae increase significantly, indicating a more dominant position for Asteraceae plants. 2) Species diversity of communities is higher in habitats with moderate soil thickness (shallow-medium soils, medium-deep soils), suggesting that moderate soil thickness is more favorable for the development of plant species and diversity. 3) As habitat soil thickness deepens, dominant species become increasingly stable within the community, showing a trend from herbaceous plants to woody plants in terms of composition. In conclusion, in karst regions, suitable habitat conditions combined with ecological niche complementarity make moderately thick soils richer in plant species diversity which promotes symbiosis among plants to facilitate community succession.

Keywords: karst; heterogeneous habitat; important value; species diversity; vegetation restoration

(责任编辑 黄 颖)