



## 生态恢复方式对喀斯特生境苔藓植物物种组成的影响

汪鹏, 魏虹, 陈明月, 张梅, 曾辰武, 张学朝

### 引用本文:

汪鹏, 魏虹, 陈明月, 张梅, 曾辰武, 张学朝. 生态恢复方式对喀斯特生境苔藓植物物种组成的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2023, 31(5): 705–714.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4636>

## 您可能感兴趣的其他文章

### Articles you may be interested in

#### 贵阳喀斯特城市墙壁苔藓植物物种多样性研究

Study on Diversity of Bryophytes on the Wall in Karst Urban Guiyang City

热带亚热带植物学报. 2018, 26(5): 473–480 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3890>

#### 粤东亚热带森林群落树种组成对苔藓植物分布的影响

Influence of Tree Species Composition in Subtropical Forest Communities on Bryophyte Distribution in Eastern Guangdong

热带亚热带植物学报. 2019, 27(4): 376–382 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4029>

#### 水淹对消落带水生苔藓植物优势种生理生态特征的影响及耐水淹评价

Effects of Waterlogging on Eco-physiological Characteristics of Aquatic Bryophytes and Their Comprehensive Evaluation of Water Tolerance in Hydro-fluctuation Belt

热带亚热带植物学报. 2017, 25(1): 65–72 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3626>

#### 广西中越边境喀斯特地区叶附生苔类植物物种多样性研究

Study on Species Diversity of Epiphyllous Liverworts in Karst Region of Guangxi–Vietnam Border

热带亚热带植物学报. 2018, 26(5): 481–489 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3870>

#### 金马河温江段河岸带不同生境植物物种多样性与土壤理化性质的动态变化

Dynamic Changes in Plant Diversity and Soil Physical and Chemical Properties in Different Habitats in Wenjiang Section of Jinma River

热带亚热带植物学报. 2021, 29(1): 1–8 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4237>

向下翻页, 浏览PDF全文

# 生态恢复方式对喀斯特生境苔藓植物物种组成的影响

汪鹏, 魏虹\*, 陈明月, 张梅, 曾辰武, 张学朝

(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, 西南大学生命科学学院, 重庆 400715)

**摘要:** 为探究生态恢复方式对苔藓植物的影响, 研究了自然弃耕和退耕还林等生态恢复方式对重庆市中梁山喀斯特地区不同生境类型下苔藓植物物种组成特征的影响。结果表明, 研究区有苔藓植物 15 科 26 属 41 种, 其中藓类 39 种, 苔类 2 种, 美灰藓(*Eurohypnum leptothollum*)为主要优势物种; 研究区石生藓类植物占比较大, 生活型以平铺型和丛集型为主, 各生境物种多样性及相似性指数整体偏低, 但相比弃耕杂草地、灌木林和经济型林地, 竹林和马尾松林中苔藓植物具有更高的物种多样性; 冗余分析表明, 郁闭度和光照强度是影响苔藓植物分布的关键环境因子, 乔木林为苔藓植物的生长提供了更适宜的生境。因此, 相比于自然恢复和经济性林地等恢复方式, 退耕还林是喀斯特退化生境更为理想的生态恢复方式。

**关键词:** 喀斯特生境; 生态恢复方式; 苔藓植物; 生物多样性

doi: 10.11926/jtsb.4636

## Effect of Restoration Methods on Species Composition of Bryophytes in Karst Habitats

WANG Peng, WEI Hong\*, CHEN Mingyue, ZHANG Mei, ZENG Chenwu, ZHANG Xuechao

(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, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China)

**Abstract:** In order to explore the effects of ecological restoration methods on bryophyte, the species composition in different habitat types in Zhongliangshan Karst area of Chongqing, China under natural abandonment and conversion of farmland to forest, et al. was studied. The results showed that there were 41 species of bryophytes in 15 families and 26 genera, including 39 mosses and 2 liverworts, and *Eurohypnum leptothollum* was the dominant species. Lithophytic mosses occupy a large proportion, and their life forms are mainly tiled and clustered. The species diversity and similarity index of all habitats were low on the whole. Bryophytes in bamboo forest and Masson pine forest had higher species diversity than those in abandoned weedy land, shrub land and economic forest. Redundancy analysis showed that canopy density and light intensity were the key environmental factors affecting bryophyte distribution, tree forest provided more suitable habitats for bryophyte growth. Therefore, compared with natural restoration and economic forest restoration, returning farmland to forest was a more ideal ecological restoration method for karst degraded habitats.

**Key words:** Karst habitat; Ecological restoration method; Bryophyte; Biodiversity

喀斯特生境是一种脆弱的生态环境, 具有环境容量低、生物量小、生态环境系统变异敏感度高、

空间转移能力强、稳定性差等一系列生态脆弱性特征<sup>[1]</sup>。人为干扰是喀斯特地区生态环境恶化的主要

收稿日期: 2022-03-11 接受日期: 2022-06-02

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFC0502304)资助

This work was supported by the National Key Research and Development Program (Grant No. 2016YFC0502304).

作者简介: 汪鹏(1997年生), 男, 硕士研究生, 主要研究方向为群落生态学。E-mail: 320053854@qq.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: weihong@swu.edu.cn

驱动力, 砍伐、劳作等人为干扰破坏了自然生态系统, 造成植被退化、水土流失、石漠化等问题的发生和发展<sup>[2]</sup>。近年来, 众多学者开展了大量关于石漠化退化生态系统植被恢复的研究, 生态恢复可以通过构建不同植被类型<sup>[3]</sup>, 改善土壤结构、养分条件和微生物菌群等环境条件<sup>[4]</sup>, 从而有效防止喀斯特生态系统继续退化并提升其生态服务功能。研究表明, 不同生态恢复方式的恢复效果存在较大差异, 有待进行更深入的研究<sup>[5]</sup>。

植物群落是物种与环境相互作用的产物。复杂的环境条件对物种的生长繁殖具有选择性和一定的限制性, 恢复后形成的植物群落又会影响原有的生境条件<sup>[6]</sup>。相较于乔灌木类植物, 大多数苔藓植物叶仅 1 层细胞, 且表面无保护性的角质层, 对环境变化具有更高的敏感性, 对环境变化的生态响应(生长基质、生活型、物种分布及组成)也更明显<sup>[7]</sup>。但相较于乔灌木类植物, 苔藓植物受个体小、鉴别困难等原因的限制, 在研究中往往被忽略<sup>[8]</sup>。作为陆地生态系统中重要的生产者, 苔藓植物分布广泛, 部分物种生命力顽强, 能够在极端环境中生存<sup>[9]</sup>。很多苔藓植物对干燥环境有极强的适应性, 能生活在裸露的岩石和沙丘上, 是石漠化地区生态恢复的先锋植物和拓荒者<sup>[10]</sup>, 在生成岩面生物结皮层、改善岩面环境和促进群落演替过程中起着重要作用<sup>[11]</sup>。因此, 喀斯特地区苔藓植物的生态学功能越来越成为研究者关注的焦点。

重庆中梁山是以褶皱束构造为背景的低山丘陵地貌, 多为砂岩组成的脊状山脊线, 背斜低山中上部出露有灰岩的地区, 形成细长的与山体走向一致的岩溶槽谷, 具有典型的喀斯特地貌特征<sup>[12]</sup>。1960 年前后, 人为因素造成该区域大量森林砍伐殆尽, 生境退化严重。1996 年重庆中梁山区域开始进行石漠化治理, 形成了由退耕还林恢复的刚竹林、慈竹林及马尾松林等林地和自然弃耕恢复的灌木、杂草地等恢复生境<sup>[13]</sup>。本研究以中梁山喀斯特生境苔藓植物群落为研究对象, 探究不同的生态恢复方式对苔藓植物群落物种组成特征的影响, 以期更好地了解 and 掌握喀斯特地区生态恢复的状况并指导生态恢复实践。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

研究区域位于重庆市近郊北碚区中梁山龙凤

槽谷凤凰村附近, 属亚热带湿润季风气候区, 冬暖夏热, 雨量丰沛, 常年平均气温 16.8 °C, 年降水量为 1 200~1 300 mm, 海拔 360~700 m<sup>[14]</sup>。该地区开展退耕还林工程后, 在山体两侧恢复形成了连片的马尾松(*Pinus massoniana*)林, 并有部分柏木(*Cupressus funebris*)林和刺槐(*Robinia pseudoacacia*)林; 在居民区周边及山脚则为栽种的刚竹(*Phyllostachys sulphurea*)和慈竹(*Bambusa emeiensis*)林。灌木林与草地多为农田弃耕后自然恢复形成, 其中灌木层以白栎(*Quercus fabri*)、女贞(*Ligustrum lucidum*)幼苗占优势; 草本层植物有白茅(*Imperata cylindrica*)、铁芒萁(*Dicranopteris linearis*)等。区内人类活动以农业生产活动为主, 主要栽种包括猕猴桃(*Actinidia chinensis*)、核桃(*Juglans regia*)等经济林木和玉米(*Zea mays*)、土豆(*Solanum tuberosum*)等农作物<sup>[15]</sup>。

### 1.2 样地及样方设定

参照相关研究对退化生境恢复方式的划分方法进行样地选择<sup>[16-17]</sup>。经野外调查, 确定了弃耕地、灌木林地、马尾松林、竹林和猕猴桃林 5 种生境, 分别对应自然弃耕、退耕还林和人工经济林等不同恢复方式, 涵盖了研究地区主要生境类型。每种生境各选择典型样地 3 个(表 1), 样地面积均为 10 m×20 m。调查样地地理坐标为(106°25'29.97"~106°25'56.61" E, 29°46'06.39"~29°46'32.74" N)。弃耕地为弃耕后自然恢复 2~5 a 的混生杂草地, 主要分布狗尾草、青蒿、乌荛梅、接骨木等。灌木林地是弃耕后自然恢复 5~10 a 形成的灌草混生群落, 主要分布白栎、栎树(幼)、女贞(幼)、悬钩子、小飞蓬等。马尾松林为退耕还林人工恢复约 20 a 左右, 建群种为马尾松林, 林下杂生棕榈、刺五加、悬钩子等。竹林为退耕还林人工恢复约 20 a 左右, 建群种为刚竹, 散生极少数女贞、黄檀, 林下几乎无其他植被。猕猴桃林经济型林地, 林下分布小飞蓬、马唐、狗尾草等, 栽种 10 a 左右。

参照《生物多样性观测技术导则》<sup>[18]</sup>设置苔藓植物样方, 每个样地均设置 9 个样方。由于研究区苔藓植物主要分布在大小不一的岩石表面, 且平铺生长的藓类长势较好, 本研究将每个样方大小调整为 20 cm×20 cm, 以便更好地比较不同基质上苔藓植物盖度差异。为反映苔藓植物群落对干旱生境的适应, 于 2020 年 6 月—8 月重庆夏季高温期(气温> 35 °C)开展了 3 次野外调查, 每次调查 5 个样地(各生境类型 1 个), 共调查 15 个样地, 合计 135 个样方。

表 1 样地的环境特征(n=3)

Table 1 Environment character of plots (n=3)

恢复方式 Recovery method	生境类型 Habitat type	海拔 Altitude (m)	光照强度 /% Light intensity	郁闭度 Canopy density /%	坡度 Slope (°)	坡向 Aspect (°)	群落高度 (m) Community height	石土比 /% Ratio of stone to soil
自然弃耕 Abandoned farmland	弃耕地 Abandoned farmland	616.0±2.0	64.3±8.4	20.3±5.0	31.4±5.0	250.0±6.0	0.3±0.1	50±5
	灌木林 Shrubwood	661.0±1.0	58.3±7.4	36.5±9.3	32.2±9.5	198.0±8.0	0.8±0.2	70±0
退耕还林 Returning abandoned farmland to forest	马尾松林 Pinus massoniana forest	678.0±0.0	4.3±0.3	49.7±2.4	32.9±2.4	192.0±5.0	10.0±1.0	70±5
	刚竹林 Phyllostachys sulphurea forest	679.0±1.0	5.3±3.8	70.5±5.4	40.6±3.7	214.0±10.0	10.0±2.0	75±0
人工经济林 Artificial economic forest	猕猴桃林 Actinidia chinensis forest	682.0±1.0	51.3±4.7	33.2±5.2	36.8±6.0	183.0±2.0	2.0±0.5	60±5

### 1.3 环境因子测定及植物样本采集

为尽量减少温度和湿度的影响,在晴朗天气对样地进行采样。采样前,将 GPS (HOLUX, m-241plus) 校准后直立调查样方中心位置,待稳定后读数记录,获取样地经纬度、海拔信息;将两个照度计 (EXTECH, LT45) 分别放置于调查样方中心位置及样地外全光照处,同时记录 3 次读数,通过样地内光照与全光照比值获取相对光照数据;利用罗盘获取样地坡度、坡向等信息;利用目测法估算各个样地的其他高等植物的群落高度和郁闭度。将样方中出现的每种苔藓植物编号,利用筛网(筛孔 1 cm×1 cm)测定各物种盖度,记录其生长基质后采样装袋,共采集植物样本 300 余份。

### 1.4 样本鉴定

将样本自然风干保存后进行形态解剖,利用 SZ810 体式显微镜及 BK6000 生物显微镜对采集的苔藓植物的细胞、叶形、叶尖、孢子体、叶基、中肋等形态进行观察和鉴定。凭证样本保存在西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室。

### 1.5 物种多样性计算

由于苔藓植物个体数目不易测量,因此以苔藓植物的盖度代替多度进行计算,本研究参考张金屯主编的《数量生态学》<sup>[19]</sup>进行物种多样性分析。重要值(P)体现了物种在群落中的重要性, $P=(C+F)/2$ ,式中,P 为苔藓植物的生态重要值,C 为相对盖度;F 为相对频度。

$\alpha$  多样性是反映群落内部物种数和物种相对多度的一个指标,主要表明群落本身的物种组成和个体数量分布的特征。本试验选取 Patrick 丰富度指数(R)、Simpson 多样性指数(D)、Shannon-Wiener 多样性指数(H)和 Pielou 均匀度指数(J)。Patrick 指数  $R=S$ , Simpson 指数  $D=1-\sum(N_i/N)^2$ , Shannon-Wiener 指数

$H=-\sum(P_i \times \ln P_i)$ , Pielou 指数  $J=H/\ln(S)$ , 式中,S 为物种数, $N_i$  为第 i 个物种的盖度,N 为所有物种的盖度之和, $P_i$  为第 i 个物种的相对盖度。

本试验采用 Sorenson 多样性指数衡量不同生境中苔藓植物物种组成的变化, $\beta=2c/(a+b)$ ,式中,c 为两个生境共有物种数,a、b 分别为两个生境的物种数。

### 1.6 数据处理

采用 Excel 对原始数据进行整理,利用 SPSS 软件中单因素方差分析法分析不同生境中苔藓植物多样性指数的差异显著性;利用 CANOCO 4.5 对物种和标准化后的环境数据进行冗余分析;利用 R 语言中 mantel test 检验环境因子对苔藓物种分布的影响,具体为 vegan 包 vedist() 函数计算相似性距离,ape 包中 mantel() 函数进行 mantel test 分析,其中物种数据使用 Barry-Curtis 距离,环境因子用 Euclid 距离。

## 2 结果和分析

### 2.1 物种组成特征

对野外调查获取的 300 余份标本进行详细鉴定,整个调查区域共有 15 科 26 属 41 种苔藓植物,其中藓类 39 种,苔类 2 种。由图 1 可知,研究区内丛藓科(Pottiaceae)的属、种数量最多,有 7 属 11 种;其次为灰藓科(Hypnaceae)有 4 属 4 种、羽藓科(Thuidiaceae)有 3 属 4 种和青藓科(Brachytheciaceae)有 2 属 6 种,这些科苔藓植物的分布较为广泛。

对不同生境中苔藓植物科属种数量的统计结果表明,退耕还林的马尾松林和竹林下苔藓植物具有较高的科、属、种数,而人工果园猕猴桃林下的苔藓植物科属种数较少(表 2)。将苔藓植物中物种数

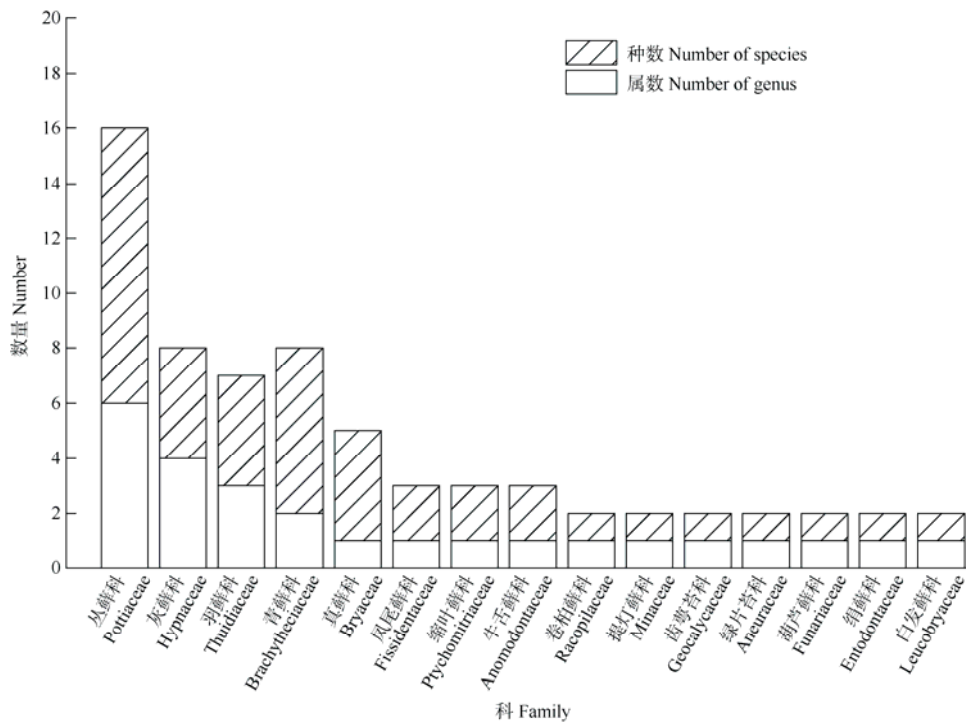


图 1 苔藓植物的科属种数

Fig. 1 Number of family, genus and species of bryophyte

表 2 不同生境中苔藓植物科属概况

Table 2 Characteristics of bryophyte families and genera in different habitats

生境类型 Habitat type	科/属/种数 Number of family/ genus/species	物种数量最多的科 Family with the largest number of species	物种数量最多的属 Genus with the largest number of species
弃耕地 Abandoned farmland	8/10/11	丛藓科 Pottiaceae	扭口藓属 <i>Barbula</i>
马尾松林 <i>Pinus massoniana</i> forest	11/15/15	灰藓科 Hypnaceae	
刚竹林 <i>Phyllostachys sulphurea</i> forest	10/16/19	丛藓科 Pottiaceae	青藓属 <i>Brachythecium</i>
灌木林 Shrubwood	8/12/13	真藓科 Bryaceae	真藓属 <i>Bryum</i>
猕猴桃林 <i>Actinidia chinensis</i> forest	6/8/10	丛藓科 Pottiaceae	扭口藓属, 青藓属 <i>Barbula, Brachythecium</i>

最多的科定义为优势科，物种数最多的属定义为优势属。除马尾松林和灌木林中苔藓植物优势科分别为灰藓科和真藓科(Bryaceae)外,其他 3 种生境中苔藓植物优势科均为丛藓科，青藓属(*Brachythecium*)及扭口藓属(*Barbula*)为优势属。

本研究将样地中重要值( $P \geq 0.10$ )的苔藓植物定义为优势物种。由表 3 可知,不同生境中苔藓植物优势种和优势程度均有较大差异,弃耕地、马尾松林、竹林均有 5 种优势物种,而灌木林和猕猴桃林分别有 3 和 2 种。其中美灰藓在不同样地中均占优势,但优势程度具有一定差异,其在弃耕地、竹林、灌木林和猕猴桃林中均占主要优势,而在马尾松林中则是大灰藓(*Calohypnum plumiforme*)占主要优势。从物种生长方式来看,竹林中优势苔藓植物多以匍

匍生长,不规则分枝为主,如美灰藓、薄壁卷柏藓(*Racopilum cuspidigerum*);而其他生境中的优势物种茎单一不分枝的藓类则兼并丛生生长,如狭叶扭口藓(*Barbula subcontorta*)、红蒴立碗藓(*Physcomitrium eurystomum*)。美灰藓在所有样地中均表现出较好的适应性,具有较高的重要值。

### 2.2 生活型特征

从生长基质来看,中梁山喀斯特地区地表苔藓植物有石生、土生和混生(同时生长在不同基质上)3 种。各生境均以混生苔藓为主(占比  $\geq 50\%$ );弃耕地中土生苔藓植物占比较高(接近 30%),而其他生境中土生苔藓植物占比均相对偏低(图 2),这可能与样地石土比较低有关,土壤面积占比较大为土生苔藓提供了更多的生长环境。

表 3 部分优势苔藓植物的重要值

Table 3 Importance value of dominant bryophytes

物种 Species	弃耕地 Abandoned farmland	马尾松林 <i>Pinus massoniana</i> forest	刚竹林 <i>Phyllostachys sulphurea</i> forest	灌木林 Shrubwood	猕猴桃林 <i>Actinidia chinensis</i> forest
美灰藓 <i>Eurohypnum leptothallum</i>	0.42	0.17	0.27	0.56	0.58
薄壁卷柏藓 <i>Racopilum cuspidigerum</i>	-	0.10	0.16	-	-
细尖鳞叶藓 <i>Taxiphyllum aomoriense</i>	-	-	0.11	-	-
比拉真藓 <i>Bryum billarderi</i>	-	0.16	-	-	-
卷叶凤尾藓 <i>Fissidens dubius</i>	-	0.14	-	-	-
大灰藓 <i>Calohypnum plumiforme</i>	-	0.30	-	-	-
宽叶青藓 <i>Brachythecium curtum</i>	-	-	0.21	-	-
斜枝青藓 <i>B. campylothallum</i>	-	-	0.17	-	-
狭叶扭口藓 <i>Barbula subcontorta</i>	0.16	-	-	-	0.31
红蒴立碗藓 <i>Physcomitrium eurystomum</i>	0.16	-	-	0.19	-
深绿褶叶藓 <i>Palamocladium nilgheriense</i>	-	-	-	0.10	-
牛舌藓 <i>Anomodon minor</i>	0.15	-	-	-	-
小青藓 <i>Brachythecium perminusculum</i>	0.16	-	-	-	-

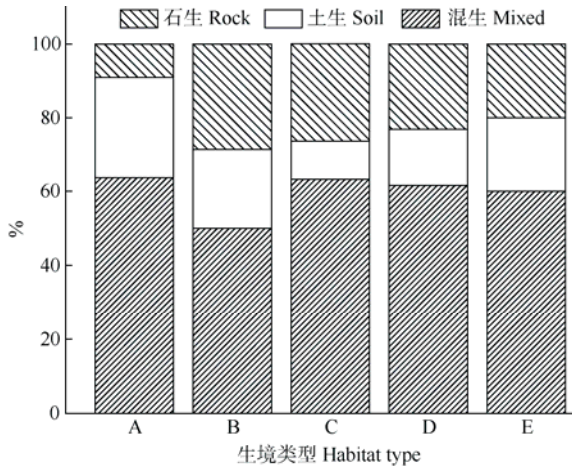


图 2 不同生境中苔藓植物的生长基质。A: 弃耕地; B: 马尾松林; C: 刚竹林; D: 灌木林; E: 猕猴桃林。下同

Fig. 2 Substrates of bryophytes in different habitats. A: Abandoned farmland; B: *Pinus massoniana* forest; C: *Phyllostachys sulphurea* forest; D: Shrubwood; E: *Actinidia chinensis* forest. The same below

依据苔藓植物生活型的划分标准, 地表苔藓植物主要有 3 类生活型, 即平铺型、丛集型和交织型。由图 3 可知, 研究区苔藓植物主要由平铺型和丛集型组成, 交织型较少。丛集型藓类在弃耕地中最多, 马尾松林中最少, 交织型并未在弃耕地中出现而在其他样地中所占比例相近且均较低, 而平铺型藓类植物在马尾松林和竹林中占比较大, 而在其余样地中占比相近且较低。

### 2.3 苔藓植物多样性特征

5 种植被类型中, 马尾松林、竹林和弃耕地中苔藓植物丰富度显著高于灌木林和猕猴桃林( $P <$

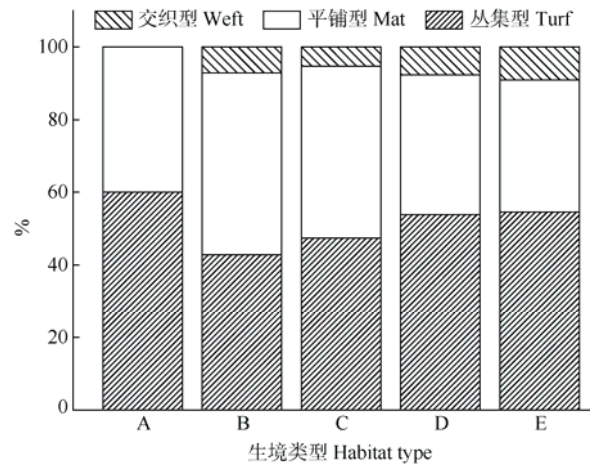


图 3 不同生境苔藓植物生活型

Fig. 3 Life forms of bryophytes in different habitats

0.05), 整体趋势为竹林>马尾松林>弃耕地>灌木林>猕猴桃林; Simpsons 和 Shannon-Wiener 多样性指数的变化趋势一致, 均竹林>马尾松林>弃耕地>猕猴桃林>灌木林, 其中灌木林和猕猴桃林显著低于其他 3 种类型; 马尾松林、竹林和弃耕地表现出较高的物种均匀度(图 4)。

比较各样地中苔藓植物物种组成的相似性, 马尾松林与灌木林中苔藓植物相似性系数最高, 为 0.429, 呈中等相似水平; 马尾松与猕猴桃林相似性系数为 0.240, 呈极不相似水平; 其他样地间的相似性指数为 0.250~0.400, 属于偏中低度不相似水平(表 4), 说明研究区苔藓植物物种相似性整体偏低, 不同恢复方式对样地中苔藓植物分布影响不同。

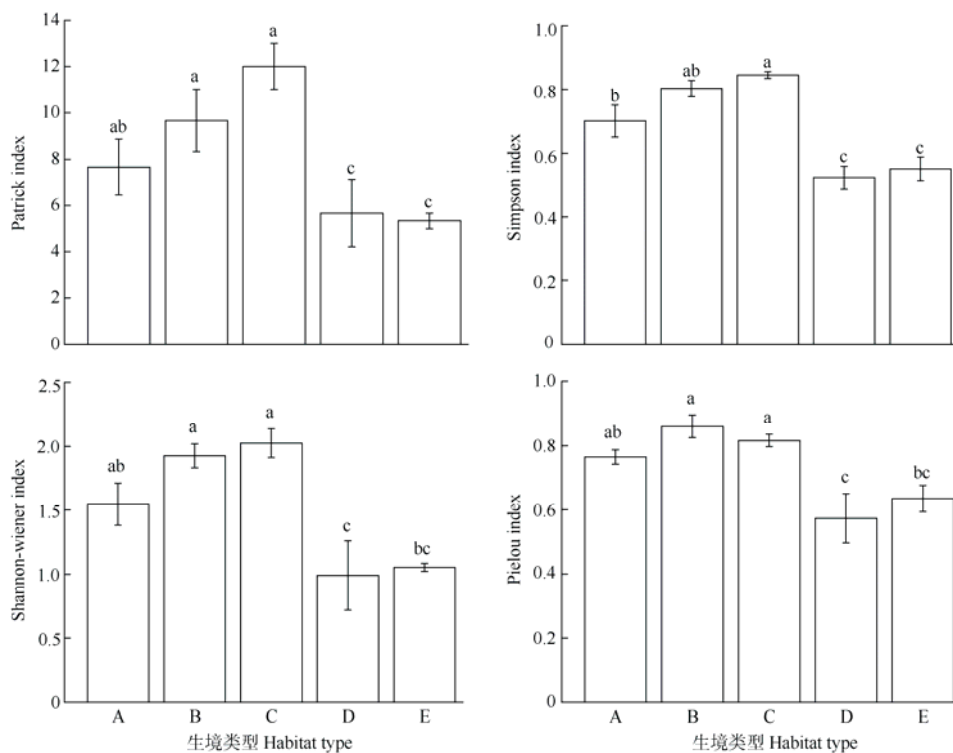


图 4 不同生境苔藓植物的  $\alpha$  多样性指数。柱上不同字母表示样地间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Fig. 4  $\alpha$  Diversity index of bryophytes in different habitats. Different letters upon column indicate significant difference at 0.05 level.

表 4 不同生境苔藓植物的 Sorenson 多样性指数

Table 4 Sorenson diversity index of bryophytes in different habitats

生境类型 Habitat type	马尾松林 <i>Pinus massoniana</i> forest	刚竹林 <i>Phyllostachys sulphurea</i> forest	灌木林 Shrubwood	弃耕地 Abandoned farmland	猕猴桃林 <i>Actinidia chinensis</i> forest
马尾松林 <i>Pinus massoniana</i> forest	1	0.353	0.429	0.308	0.240
刚竹林 <i>Phyllostachys sulphurea</i> forest		1	0.375	0.267	0.345
灌木林 Shrubwood			1	0.250	0.348
弃耕地 Abandoned farmland				1	0.286
猕猴桃林 <i>Actinidia chinensis</i> forest					1

## 2.4 环境因子对苔藓植物分布的影响

为了更好地探究环境因子对不同恢复方式下苔藓植物物种分布的影响,对样地光照强度、郁闭度、海拔、坡度、坡向、群落高度等环境因子进行了共线性检测,剔除了  $r^2 > 0.7$  且  $P < 0.05$  的环境因子(群落高度)。将研究区内频度  $\geq 3$  的苔藓物种与环境因子数据矩阵进行 DCA 分析,结果表明,第一轴梯度长度值为 2.76,因此,本研究可采用线性模型进行进一步的 RDA 分析。RDA 排序结果进行置换检验,显著性小于 0.05 ( $P = 0.002$ ),说明排序结果可以接受环境因子对物种分布的解释量(表 5)。排序轴前 4 轴的方差解释量为 42.62%,累积方差解释比例达 95.75%;其中第一轴的特征值为 0.179,第二轴

的特征值为 0.129。图 5 为冗余分析后的 RDA 图,红色箭头代表环境变量,每个箭头指向环境变量值最急剧增加的方向;箭头之间的角度表示各环境变量间的相关性;通过将 1 个环境变量的箭头投影到沿着该变量箭头方向的假想线上,来读取 1 个环境变量与其他环境变量的近似相关性。蓝色箭头代表物种,每个箭头指向对应物种值的最大增加方向;箭头之间的角度表示物种之间的相关性,当角度锐利时,近似相关性为正,当角度大于  $90^\circ$  时,近似相关性为负;箭头的长度是衡量该物种是否适合的标准。更定量地说,我们可以通过将其他物种的箭头投影到覆盖该物种箭头的假想线上,来读取一个物种与其他物种的近似相关性。如果投影线终止于坐

标原点(零点), 则相关性预计为零。通过将物种箭头尖端垂直投影到覆盖环境变量箭头的线上, 可以近似估算物种和环境变量之间的相关性。投影点在箭头指示的方向上落得越远, 相关性越高, 坐标原点(零点)附近的投影点表明相关性接近于零; 如果投影点位于相反方向, 则预测相关性为负。图中的环境因子所对应的射线越长, 表明该因子对研究对象的影响程度越大。由图 5 可知, 苔藓植物分布与生境光照强度和郁闭度具有较强的相关性, 美灰藓

(*Eurohypnum leptothallum*)、密枝青藓(*Brachythecium buchananii*)、小青藓(*B. perminusculum*)和扭口藓(*Barbula ehrenbergii*)与光照相关性较大, 与海拔、郁闭度呈负相关; 而细尖鳞叶藓、薄壁卷柏藓和卷叶湿地藓则与海拔和郁闭度相关性较大而与光照呈负相关。

采用 Mantel 检验环境因子对苔藓植物分布的影响, 结果表明, 光照对苔藓植物分布具有极显著影响, 郁闭度对苔藓植物分布具有显著影响, 而海拔、坡度、坡向对苔藓植物分布的影响较小(表 6)。

表 5 冗余分析结果

Table 5 Redundancy analysis result

项目 Item	第 1 轴 Axis 1	第 2 轴 Axis 2	第 3 轴 Axis 3	第 4 轴 Axis 4
特征值 Eigenvalue	0.179	0.129	0.078	0.039
解释变化(累积) Proportion of explaintion	17.925	30.866	38.680	42.624
解释的拟合变异(累计) Cumulative proportion	40.260	69.340	86.900	95.750

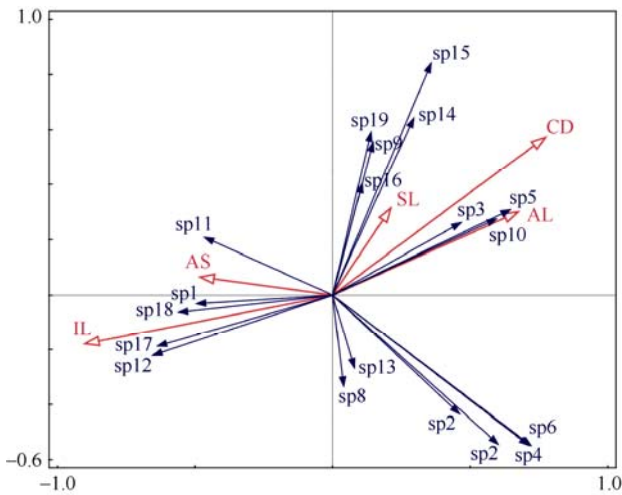


图 5 环境因子对苔藓植物分布的影响。sp1: 美灰藓; sp2: 粗枝藓; sp3: 细尖鳞叶藓; sp4: 大灰藓; sp5: 薄壁卷柏藓; sp6: 卷叶凤尾藓; sp7: 比拉真藓; sp8: 毛口藓; sp9: 皱叶毛口藓; sp10: 卷叶湿地藓; sp11: 狭叶扭口藓; sp12: 扭口藓; sp13: 多枝缩叶藓; sp14: 宽叶青藓; sp15: 斜枝青藓; sp16: 密枝青藓; sp17: 小青藓; sp18: 红蒴立碗藓; sp19: 长柄绢藓; IL: 光照强度; AS: 坡向; AL: 海拔; CD: 郁闭度; SL: 坡度。

Fig. 5 Effect of environmental factors on bryophyte distribution. sp1: *Eurohypnum leptothallum*; sp2: *Gollania clarescens*; sp3: *Taxiphyllum taxira-meum*; sp4: *Hypnum plumaeforme*; sp5: *Rhacopilum aristatum*; sp6: *Fis-sidens cristatus*; sp7: *Bryum billarderi*; sp8: *Trichostomum brachydontium*; sp9: *T. crispulum*; sp10: *Hyophila involuta*; sp11: *Barbula unguiculata*; sp12: *B. ehrenbergii*; sp13: *Ptychomitrium gardneri*; sp14: *Brachythecium oedipodium*; sp15: *B. campylohallum*; sp16: *B. buchananii*; sp17: *B. permi-nusculum*; sp18: *Physomitrium eurystomum*; sp19: *Entodon macropodus*; IL: Light intensity; AS: Aspect; AL: Altitude; CD: Canopy density; SL: Slope.

表 6 Mantel test 检验环境因子与苔藓物种的相关性

Table 6 Correlation coefficient between environmental factors and bryophyte species

环境变量 Environment variable	斯皮尔曼相关系数 Spearman correlation coefficient (r)	P
海拔 Altitude	0.172	0.055
光照强度 Light intensity	0.306	0.001
坡度 Slope	0.071	0.239
坡向 Aspect	0.159	0.094
郁闭度 Canopy density	0.204	0.034

### 3 结论和讨论

喀斯特石漠化生境的特殊性, 对植物种类具有强烈的筛选性(耐旱性、石生性)<sup>[20]</sup>, 本研究共调查到 41 种苔藓植物。相较于其他喀斯特生境, 如贵州沟谷<sup>[21]</sup>、猴耳天坑<sup>[22]</sup>等, 本研究区苔藓物种多样性整体偏低, 可能与样地石漠化程度整体偏高有关(土石比 50%~75%)<sup>[23]</sup>。苔藓植物是群落演替的先锋植物, 对生境有较强的适应能力, 研究区苔藓植物生活型以丛集型和平铺型为主, 已形成了一套适应特殊环境的生活型和形态特征, 可以更好地适应喀斯特干旱环境。丛集型苔藓植物主要是通过密集生长, 有效减缓空气在叶片表面的流动, 从而有利于降低植物体内水分的蒸腾<sup>[24]</sup>; 而平铺型苔藓植物具有更高的生物量和更好的吸水 and 持水能力<sup>[25]</sup>, 对石漠化生境的改善具有较好的生态意义。研究表明, 郁闭度较低的生境中, 如灌木林、弃耕地和猕猴桃



林中丛集型藓类占比更大,说明丛集型藓类可能更适应光照强度较高的生境。

在石漠化恢复过程中,由于采用了不同生态恢复方式,地上植被对石漠化环境产生了不同的影响<sup>[26]</sup>。本研究选取了自然弃耕、退耕还林和人工经济林 3 种典型恢复方式,除海拔外的其他环境因子均表现出明显差别,样地间苔藓植物相似性系数普遍偏低,在一定程度上反映了不同的恢复方式对生境具有不同的生态影响。而冗余分析表明,光照和郁闭度是影响研究区苔藓植物分布的主要环境因子。光照为植物生长生存提供了必须的能源条件,但是由于喀斯特地形环境复杂,植被类型多样,导致光照强度差异明显。而苔藓植物由于光合色素含量等生理特征差异对光照条件表现出不同程度的耐受性,大部分苔藓植物对光照的需求量低,能在低光照条件下完成满足自身需求的光合作用。但也有部分物种对光照具有较高耐受性,分布于光强较大的区域<sup>[27-28]</sup>。郁闭度不仅可以影响群落中的光环境,还可以影响群落土壤水分及温度,从而影响地被植物的生长发育<sup>[29]</sup>,在喀斯特地区,水土保持能力相对其他生态系统较弱,郁闭度对群落微环境的影响更为显著<sup>[30]</sup>。大量研究表明,郁闭度是影响苔藓植物分布和物种多样性的重要环境因子<sup>[31-33]</sup>。在本研究中,各生境岩石裸露率较高,岩面对水分的节流能力较弱,无法很好地为苔藓植物提供生理水分,高郁闭度的竹林和马尾松林能有效减少林下空气流动,限制水分蒸发,因此对苔藓植物分布与生存具有显著影响。退耕还林的生态恢复方式为苔藓植物提供了更理想的生境。

从重要值来看,不同样地中苔藓植物优势物种不同,适应性较强的美灰藓也表现出不同占比,表明不同的生态恢复措施影响了地被苔藓植物的生长和分布。作为先锋物种,苔藓植物敏感地反映了生境的变化,不同物种对环境因子的适应体现出不同生态恢复方式的恢复效果差异。细尖鳞叶藓、薄壁卷柏藓可能更适应高郁闭度低光照环境,而狭叶扭口藓,红蒴立碗藓则在低郁闭度高光照环境中广泛存在,这可能与苔藓植物对水分需求差异以及耐旱机制不同有关。相较于其他平铺型藓类,细尖鳞叶藓和薄壁卷柏藓的枝枝密集和重叠程度较低,与空气接触的面积较大,需要较高的湿度环境才能维持自身正常生长状态,而狭叶扭口藓和红蒴立碗藓则可能是因为个体相对较小,对水分需求量较

低,因而在低郁闭度区域也能广泛生长。

苔藓植物在不同生境中的分布特点,直接影响各生境中苔藓植物多样性特征。在本研究中,不同恢复方式对苔藓植物多样性具有明显影响,退耕还林形成的竹林和马尾松林中苔藓植物具有更高的多样性,这与林地郁闭度较大,能有效保持林下空气湿度、土壤湿度有关<sup>[34]</sup>。相对于弃耕后自然恢复形成的灌木林,弃耕农田苔藓植物多样性相对较高,这可能是与弃耕农田石土比相对较低,土生类苔藓植物较多有关<sup>[35-37]</sup>。猕猴桃林中苔藓植物物种数最低,可能是受到了较为强烈的人为活动的影响,施肥、农药和耕地等农业活动,均可能在一定程度上影响苔藓植物的生长环境,其内在联系有待进行更深入的研究。而猕猴桃林中苔藓植物多样性指数和均匀度指数较灌木林高,主要是因为美灰藓和狭叶扭口藓优势程度突出导致,进一步体现这两个物种对研究区环境具有较强的适应性。

综上,研究区不同恢复方式形成的生境中苔藓植物物种组成、优势种、生活型特征及多样性指数均表现出一定的差异,说明不同的生态恢复方式对喀斯特地区苔藓植物物种组成特征具有明显影响。相比自然恢复和人工经济林,退耕还林更适宜苔藓植物的生长,更有助于提高该区域苔藓植物多样性。美灰藓是研究区的主要优势物种,对生境有更好的适应能力,可作为改善喀斯特环境的优先物种之一。

## 参考文献

- [1] SONG T Q, PENG W X, DU H, et al. Occurrence, spatial-temporal dynamics and regulation strategies of karst rocky desertification in southwest China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, 34(18): 5328-5341. [宋同清, 彭晚霞, 杜虎, 等. 中国西南喀斯特石漠化时空演变特征、发生机制与调控对策 [J]. *生态学报*, 2014, 34(18): 5328-5341. doi: 10.5846/stxb201405090929.]
- [2] DAI Q H, YAN Y J. Research progress of karst rocky desertification and soil erosion in southwest China [J]. *J Soil Water Conserv*, 2018, 32(2): 1-10. [戴全厚, 严友进. 西南喀斯特石漠化与水土流失研究进展 [J]. *水土保持学报*, 2018, 32(2): 1-10. doi: 10.13870/j.cnki.stbxb.2018.02.001.]
- [3] LIU Y G, LIU C C, WEI Y F, et al. Species composition and community structure at different vegetation successional stages in Puding, Guizhou Province, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2011, 35(10): 1009-1018. [刘玉国, 刘长成, 魏雅芬, 等. 贵州省普定县不同植被演替

- 阶段的物种组成与群落结构特征 [J]. 植物生态学报, 2011, 35(10): 1009–1018. doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.01009.]
- [4] HU F, DU H, ZENG F P, et al. Dynamics of soil nutrient content and microbial diversity following vegetation restoration in a typical karst peak-cluster depression landscape [J]. Acta Ecol Sin, 2018, 38(6): 2170–2179. [胡芳, 杜虎, 曾馥平, 等. 典型喀斯特峰丛洼地不同植被恢复对土壤养分含量和微生物多样性的影响 [J]. 生态学报, 2018, 38(6): 2170–2179. doi: 10.5846/stxb201703180458.]
- [5] CHENG H T, LI Q F, WANG X M, et al. Effects of different vegetation restoration strategies on soil penetrability of karst ecosystem in Guizhou Province [J]. J Soil Water Conserv, 2020, 34(6): 110–116. [程汉亭, 李勤奋, 王晓敏, 等. 不同植被恢复策略对贵州喀斯特生态系统土壤渗透特性的影响 [J]. 水土保持学报, 2020, 34(6): 110–116. doi: 10.13870/j.cnki.stxb.2020.06.017.]
- [6] LI Q K, MA K P. Advances in plant succession ecophysiology [J]. Acta Phytoecol Sin, 2002, 26(S1): 9–19. [李庆康, 马克平. 植物群落演替过程中植物生理生态学特性及其主要环境因子的变化 [J]. 植物生态学报, 2002, 26(S1): 9–19.]
- [7] CUTLER N. Nutrient limitation during long-term ecosystem development inferred from a mat-forming moss [J]. Bryologist, 2011, 114(1): 204–214. doi: 10.1639/0007-2745.114.1.204.
- [8] YUAN C J, XIONG K N, RONG L, et al. Research progress on the biodiversity during the ecological restoration of karst rocky desertification [J]. Earth Environ, 2021, 49(3): 336–345. [袁成军, 熊康宁, 容丽, 等. 喀斯特石漠化生态恢复中的生物多样性研究进展 [J]. 地球与环境, 2021, 49(3): 336–345. doi: 10.14050/j.cnki.1672-9250.2021.49.061.]
- [9] SARDANS J, PEÑUELAS J. Drought changes nutrient sources, content and stoichiometry in the bryophyte *Hypnum cupressiforme* Hedw. growing in a Mediterranean forest [J]. J Bryol, 2008, 30(1): 59–65. doi: 10.1179/174328208X281987.
- [10] KORANDA M, MICHELSEN A. Mosses reduce soil nitrogen availability in a subarctic birch forest via effects on soil thermal regime and sequestration of deposited nitrogen [J]. J Ecol, 2021, 109(3): 1424–1438. doi: 10.1111/1365-2745.13567.
- [11] MENG W P, DAI Q H, RAN J C. A review on the process of bryophyte karstification [J]. Chin J Plant Ecol, 2019, 43(5): 396–407. [蒙文萍, 戴全厚, 冉景丞. 苔藓植物岩溶作用研究进展 [J]. 植物生态学报, 2019, 43(5): 396–407. doi: 10.17521/cjpe.2019.0020.]
- [12] WEI X P. The study on the characteristics and mechanism of soil erosion in karst valley area, Chongqing [D]. Chongqing: Southwest University, 2011. [魏兴萍. 岩溶槽谷区水土流失特征及机理研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2011.]
- [13] ZHENG H R, LUO H X, ZOU Y Q, et al. Quantifying vegetation restoration in a karst rocky desertification area in Chongqing based on Geo-informatic Tupu [J]. Acta Ecol Sin, 2016, 36(19): 6295–6307. [郑惠茹, 罗红霞, 邹扬庆, 等. 基于地学信息图谱的重庆岩溶石漠化植被恢复演替研究 [J]. 生态学报, 2016, 36(19): 6295–6307. doi: 10.5846/stxb201411122233.]
- [14] ZHANG Y Z, JIANG Y J, LI Y, et al. Effects of tunnel excavation on slope runoff and soil erosion in a karst trough valley [J]. Acta Ecol Sin, 2019, 39(16): 6126–6135. [张远瞩, 蒋勇军, 李勇, 等. 隧道工程对喀斯特槽谷区坡面产流及土壤侵蚀的影响 [J]. 生态学报, 2019, 39(16): 6126–6135. doi: 10.5846/stxb201812052655.]
- [15] WANG Q R, JIANG Y J, HAO X D, et al. Relationship between surface soil pollen and modern vegetation in karst trough area of Zhongliang Mountain, Chongqing City, SW China [J]. Carsol Sin, 2021, 40(3): 466–475. [汪啟容, 蒋勇军, 郝秀东, 等. 重庆中梁山岩溶槽谷区表土孢粉与现代植被的关系研究 [J]. 中国岩溶, 2021, 40(3): 466–475. doi: 10.11932/karst2021y20.]
- [16] YANG Z J, WEN C, YANG L, et al. Effects of different restoration methods on ecosystem multifunctionality in the semi-arid loess small watershed [J]. Acta Ecol Sin, 2020, 40(23): 8606–8617. [杨智蛟, 温晨, 杨磊, 等. 半干旱黄土小流域不同恢复方式对生态系统多功能性的影响 [J]. 生态学报, 2020, 40(23): 8606–8617. doi: 10.5846/stxb202002010187.]
- [17] ZHAO Y, ZHANG W, HU P L, et al. Responses of soil organic carbon fractions to different vegetation restoration in a typical karst depression [J]. Acta Ecol Sin, 2021, 41(21): 8535–8544. [赵元, 张伟, 胡培雷, 等. 桂西北喀斯特峰丛洼地不同植被恢复方式下土壤有机碳组分变化特征 [J]. 生态学报, 2021, 41(21): 8535–8544. doi: 10.5846/stxb202101140151.]
- [18] Ministry of Environmental Protection of the People's Republic of China. HJ 710.2—2014 Technical guidelines for biodiversity monitoring: Lichens and bryophytes [S]. Beijing: China Environmental Press, 2015. [中华人民共和国环境保护部. HJ 710.2—2014 生物多样性观测技术导则 地衣和苔藓 [S]. 北京: 中国环境科学出版社, 2015.]
- [19] ZHANG J T. Quantitative Ecology [M]. 2nd ed. Beijing: Science Press, 2011: 86–122. [张金屯. 数量生态学 [M]. 第2版. 北京: 科学出版社, 2011: 86–122.]
- [20] LI J F, WANG Z H, ZHANG Z H. Bryophyte diversity and the effect of soil formation along with water conservation in karst rocky desertification region [J]. Res Environ Sci, 2013, 26(7): 759–764. [李军峰, 王智慧, 张朝晖. 喀斯特石漠化山区苔藓多样性及水土保持研究 [J]. 环境科学研究, 2013, 26(7): 759–764. doi: 10.13198/j.res.2013.07.68.ljef005.]

- [21] TAN H Y. Study on bryophytes species diversity in karst ravine from Guizhou Province [D]. Guiyang: Guizhou University, 2017. [谈洪英. 贵州喀斯特沟谷苔藓植物物种多样性研究 [D]. 贵阳: 贵州大学, 2017.]
- [22] LI X F, ZHANG Z H, LI C Y, et al. Diversity of bryophytes in underground forest of Monkey-ear Tiangkeng [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin, 2018, 38(12): 2324–2333. [李小芳, 张朝晖, 李承义, 等. 贵州猴耳天坑地下森林苔藓植物多样性特征研究 [J]. 西北植物学报, 2018, 38(12): 2324–2333. doi: 10.7606/j.issn.1000-4025.2018.12.2324.]
- [23] TOBIAS M, NIINEMETS Ü. Acclimation of photosynthetic characteristics of the moss *Pleurozium schreberi* to among-habitat and within-canopy light gradients [J]. Plant Biol, 2010, 12(5): 743–754. doi: 10.1111/j.1438-8677.2009.00285.x.
- [24] CONG C L, LIU T L, KONG X Y, et al. Flora and species diversity of epilithic mosses on rock desertification in the Puding Karst Area [J]. Carsol Sin, 2017, 36(2): 179–186. [从春蕾, 刘天雷, 孔祥远, 等. 贵州普定喀斯特受损生态系统石生藓类植物区系及物种多样性研究 [J]. 中国岩溶, 2017, 36(2): 179–186. doi: 10.11932/karst20170204.]
- [25] RICE S K, GAGLIARDI T A, KRASA R A. Canopy structure affects temperature distributions and free convection in moss shoot systems [J]. Am J Bot, 2018, 105(9): 1499–1511. doi: 10.1002/ajb2.1145.
- [26] ZHANG J P, ZHANG J G, DUAN A G, et al. Ecological control of rocky desertification in karst areas of southwestern China [J]. Sci Silv Sin, 2008, 44(7): 84–89. [张俊佩, 张建国, 段爱国, 等. 中国西南喀斯特地区石漠化治理 [J]. 林业科学, 2008, 44(7): 84–89. doi: 10.3321/j.issn:1001-7488.2008.07.015.]
- [27] PENTECOST A, ZHANG Z H. Response of bryophytes to exposure and water availability on some European travertines [J]. J Bryol, 2006, 28(1): 21–26. doi: 10.1179/174328206X90431.
- [28] KIMMERER R W, DRISCOLL M J L. Bryophyte species richness on insular boulder habitats: The effect of area, isolation, and microsite diversity [J]. Bryology, 2000, 103(4): 748–756. doi: 10.1639/0007-2745(2000)103[0748:BSROIB]2.0.CO;2.
- [29] FAN X X, DU Z X, CHAI S L, et al. Comparison on chlorophyll fluorescence kinetic response of six bryophytes to different light intensity [J]. N Hort, 2018(20): 84–90. [樊晓旭, 杜泽萱, 柴淑丽, 等. 光强胁迫下六种苔藓植物的叶绿素荧光动力学响应差异 [J]. 北方园艺, 2018(20): 84–90. doi: 10.11937/bfy.20173946.]
- [30] ZHANG L H, QI J Q, LI T T, et al. Effects of stand density on understorey plant diversity and biomass in a *Pinus massoniana* plantation in Wenfeng Mountain, Xinjin County [J]. Acta Ecol Sin, 2019, 39(15): 5709–5717. [张柳桦, 齐锦秋, 李婷婷, 等. 林分密度对新津文峰山马尾松人工林林下物种多样性和生物量的影响 [J]. 生态学报, 2019, 39(15): 5709–5717. doi: 10.5846/stxb201808151747.]
- [31] LU X Q. A study of theory and technique on the vegetation restoration and reconstruction of degraded ecosystem in karst mountain area [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2006. [卢晓强. 贵州喀斯特退化森林生态系统恢复与重建理论及技术研究 [D]. 南京: 南京林业大学, 2006.]
- [32] PAKEMAN R J, BROOKER R W, O'BRIEN D, et al. Using species records and ecological attributes of bryophytes to develop an ecosystem health indicator [J]. Ecol Indic, 2019, 104: 127–136. doi: 10.1016/j.ecolind.2019.04.084.
- [33] TURETSKY M R, BOND-LAMBERTY B, EUSKIRCHEN E, et al. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems [J]. New Phytol, 2012, 196(1): 49–67. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04254.x.
- [34] ZHOU H Y, ZHANG J, ZHANG D J, et al. Community characteristics of soil fauna for different canopy density of a *Pinus massoniana* plantation [J]. Acta Ecol Sin, 2017, 37(6): 1939–1955. [周泓杨, 张健, 张丹桔, 等. 不同郁闭度控制下马尾松(*Pinus massoniana*)人工林土壤动物群落特征 [J]. 生态学报, 2017, 37(6): 1939–1955. doi: 10.5846/stxb201510232148.]
- [35] WAITE M, SACK L. How does moss photosynthesis relate to leaf and canopy structure? Trait relationships for 10 Hawaiian species of contrasting light habitats [J]. New Phytol, 2010, 185(1): 156–172. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03061.x.
- [36] HRBÁČEK F, CANNONE N, KŇAŽKOVÁ M, et al. Effect of climate and moss vegetation on ground surface temperature and the active layer among different biogeographical regions in Antarctica [J]. Catena, 2020, 190: 104562. doi: 10.1016/j.catena.2020.104562.
- [37] GARCÍA-CARMONA M, ARCENEGUI V, GARCÍA-ORENES F, et al. The role of mosses in soil stability, fertility and microbiology six years after a post-fire salvage logging management [J]. J Environ Manage, 2020, 262: 110287. doi: 10.1016/j.jenvman.2020.110287.