

贵州猴耳天坑地下森林苔藓植物多样性特征研究

李小芳, 张朝晖*, 李承义, 吴金, 王智慧

(贵州师范大学 贵州省山地环境信息系统与生态环境保护重点实验室, 贵阳 550001)

摘要: 为了探索苔藓在地下森林中的多样性特征, 采用梯度划分法, 对贵州猴耳天坑(深度 280 m, 坑口直径 300 m)地下森林进行实地调查研究。结果表明: (1) 猴耳天坑地下森林共有苔藓植物 71 种, 包含 5 种不同生长基质苔藓, 其中树附生苔藓物种最为丰富有 41 种, 其余基质苔藓物种数量依次为: 土附生 > 石面生 > 腐木生 > 叶附生。(2) 地下森林苔藓生活型共计 10 种, 喜阴暗潮湿环境的生活型种类达 88%, 而适应于强光干旱环境的生活型种类仅 12%。(3) 对地下森林不同梯度苔藓植物物种丰富度指数分析表明, 坡中最高(8.461 7), 依次是坡底(7.502 0)和坡顶(6.978 5), 而苔藓植物 Pielou 均匀度指数的大小依次为: 坡顶(0.945 4) > 坡底(0.907 2) > 坡中(0.844 5)。(4) β 多样性指数分析表明, 地下森林不同梯度群落间的相异性都介于(0.75~1.00)之间, 底部与顶部的相异系数高达 0.960 8。(5) 地下森林因其独特的地形地貌和水热条件, 不仅各个梯度群落间异质性较高, 而且各个群落间相异性也都较高, 结构分异明显, 生境复杂。(6) RDA 分析表明, 光照、湿度和温度是影响天坑地下森林苔藓物种分布的主要因子, 其中光照度影响最大。(7) 坑内与坑外物种多样性的对比研究表明, 天坑地下森林苔藓植物物种多样性高, 是喀斯特石漠化地区物种的天然避难所。

关键词: 苔藓植物; 生活型; 多样性; 地下森林; 喀斯特天坑

中图分类号: Q948.114; Q948.15⁺5 **文献标志码:** A

Diversity of Bryophytes in Underground Forest of Monkey-Ear Tiankeng

LI Xiaofang, ZHANG Zhaohui*, LI Chengyi, WU Jin, WANG Zhihui

(Key Laboratory for Information System of Mountainous Area and Protection of Ecology Environment of Guizhou Province, Guizhou Normal University, Guiyang 550001 China)

Abstract: In order to explore the diversity characteristics of bryophytes in the underground forest, we use gradient method to study the diversity of bryophytes in underground forest of Monkey-ear Tiankeng, which is about 280 meters apart from the earth's surface and its diameter is about 300 metres. Research results show that: (1) there are 71 species of bryophytes in underground forest, there are five growth matrices of bryophytes, and the trunk is the most abundant growth matrix of bryophytes (41 species). The number of the other four growth matrix species presents a decreasing trend of forest land > stone surface > carrion > leaf surface. (2) There are 10 species of life-forms in underground forest, a total of 88% of the life-form types enjoy the dark and humid environment, while only 12 percent are adapted to the bright and dry environment. (3) Studying on the Margalef of bryophytes, shows that middle (8.461 7) > bottom (7.502 0) > top (6.978 5), and Pielou of bryophytes shows that top (0.945 4) > bottom (0.907 2) > middle (0.844 5). (4) Analysis of the Beta diversity of bryophytes, which shows that the difference of bryophyte community is between (0.75-1.00) in different gradient of underground forest, and the difference between bottom and top is as high as 0.960 8. (5) Analysis shows that the underground forest has high dissimilarity not only in different gradient but also in whole forest, its structure differentiation is obvious and

收稿日期: 2018-07-28; 修改稿收到日期: 2018-11-03

基金项目: 国家自然科学基金(31360043); 黔科合平台人才([2017]5726)

作者简介: 李小芳(1992-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物生态学研究。E-mail: fanglxzsk@163.com

* 通信作者: 张朝晖, 教授, 主要从事植物生态学研究。E-mail: zhaozhang9@hotmail.com

its habitat is complex, all of that is because of its unique topography and hydrothermal conditions. (6) RDA analysis showed that light, humidity and temperature were the main factors influencing the bryophytes species distribution of underground forest of Tiankeng, among which light had the greatest influence. (7) The comparison of species diversity in and out of Tiankeng shows that underground forest of Tiankeng has higher species diversity of bryophytes and it is a natural refuge for the species in karst rocky desertification area.

Key words: bryophyte; life-form; diversity; underground forest; Karst Tiankeng

喀斯特天坑(Karst Tiankeng)是 21 世纪初发现的一种与多数漏斗、洼地、洞穴形成机制不同且规模宏大的地表负地形。朱学稳对天坑的定义进行了多次的修订,最终确定为天坑是四周岩壁陡直,平均宽度和深度通常均超过 100 m 的大型塌陷漏斗^[1],但在不同的国家或者地区对天坑这一术语有不同的表达方式,如在欧洲用 doline、而在北美则用 limestone sinks 或者 sinkholes 来表示^[2-4]。天坑主要分布于降雨量充沛的热带和亚热带喀斯特山区,它是一个相对封闭的环境,下部与坑口地表相比拥有较大的湿度,较低的温度,使天坑形成了有别于周围区域的小气候和适合生物生存的独特生境^[5-7]。天坑森林(Karst Tiankeng forest)是存在于天坑这种特殊的负地形地貌中的喀斯特森林,受天然屏障悬崖的圈围保护而衍生出来的一种特殊生态系统^[8]。根据植物群落所处天坑的位置,可把天坑森林划分为天坑崖口森林、天坑峭壁森林和天坑地下森林等 3 种类型。天坑地下森林是天坑底部的碎石坡在岩溶天坑这种特殊的生境中,植被经过多年的演替逐渐形成的森林植被生态系统,它具有与地下河相通的特殊的水热条件及相对独立的结构^[9]。由于其四周崖壁圈围,深度和宽度均超过 100 m,导致天坑地下森林植被种子很难通过风媒、虫媒、水媒等媒介传播到坑外,而坑外的植被种子可以通过一定的沉降作用到达底部,所以天坑地下森林因其特殊的环境地貌,在一定程度上有生物避难所功能^[10-12]。

苔藓植物是一类体型矮小、结构简单的高等植物,植物体内缺乏维管组织和真正的根系系统,叶面无角质层覆盖,所以苔藓植物对环境的变化极其敏感。目前,国内对天坑苔藓植物的报道仅见唐启明等^[13]对广西大石围天坑群和周围洞穴苔藓植物的研究,但也只是简单的分类和报道广西苔藓植物新纪录种。国外的研究仅零星见于坑内不同微环境和不同坑体之间苔藓植物的分类比较^[14]。国内外已有大量文献对地表森林苔藓植物进行报道^[15-19],但到现在为止,还未对地下森林苔藓植物进行系统的报道。地下森林因其特殊的构造,以其底部最低点为中心,

出现向四周辐射减少的水分差异^[8],又因地下森林碎石坡的坡向、坡度和干扰程度的不同,所以天坑地下森林区系较为复杂。通过对不同梯度地下森林苔藓多样性的研究,旨在探索苔藓在梯度上的分布规律、探讨天坑地下森林这种“原始森林”在一些环境问题中的作用机制,为以后天坑地下森林的研究提供理论和数据的参考。

1 研究区域概况

猴耳天坑位于贵州省贵阳市开阳县(图 1),地理坐标为 E106°59'56.5"~107°0'16.6",N27°04'57"~27°05'27"。该县在地质构造上,属黔中高原区,地势较高,起伏不平,西南高东北低,隶属于乌江水系。

猴耳天坑坑口最大直径为 300 m,坑深 280 m,坑底最大直径也是 280 m,属典型喀斯特地貌,平均海拔 1 100 m,由于坑口形状像猴耳,故名为猴耳天坑。此天坑的形成是由于千万年的雨水冲刷,再加上地下水系对地下岩层长时间地不断侵蚀和搬运,塌陷而形成天坑。猴耳天坑地下森林是塌陷的碎石坡经过常年的演替,逐渐形成的森林植被,面积约 2 000 m²,属于北亚热带季风湿润气候,平均气温介

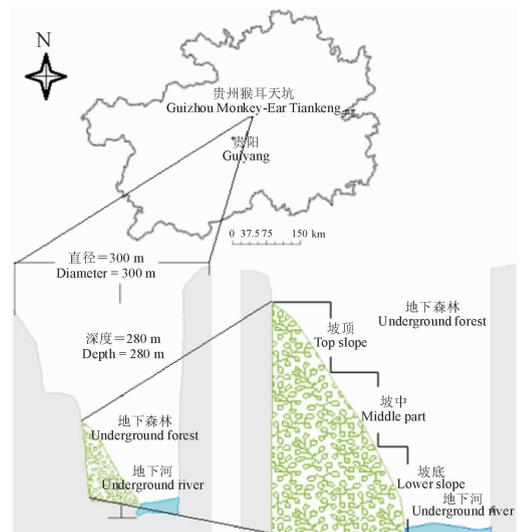


图 1 猴耳天坑地下森林概况示意图

Fig. 1 View of underground forest in Monkey-Ear Tiankeng

于 10.6~15.30 ℃ 之间,年均降雨量介于 1 141~1 547 mm 之间,由于该天坑发现较晚,属于刚开发阶段,所以天坑中以及天坑中的洞穴植被保存比较完整,为我们的研究提供了丰富的自然材料。

2 研究方法

2.1 野外工作及室内工作

2017 年 9 月 10 日和 10 月 30 日分别对贵州开阳猴耳天坑地下森林进行野外调查,天坑地下森林因其特殊的形成方式和形态结构,导致水和光照在地下森林表面分布得不均匀。笔者根据地下森林不同海拔梯度,将地下森林划分为 3 个样地(表 1):1. 坡底;2. 坡中;3. 坡顶。每样地内设置 4 个样点,每个样点地内随机设置 5 个 10 cm×10 cm 样方,共采集标本 60 份,并详细记录每份标本的盖度、生境、经纬度、海拔等信息。

2.2 标本鉴定

在室内采用经典形态法,借助 HWG-1 型双筒解剖镜及 XSZ-107TS 型光学显微镜对标本进行形态学观察,并参考《中国苔藓志》第 1、2、4~8 卷^[20-26]、中国苔纲和角苔纲植物属志(上、下册)^[27]《Moss Flora of China (English Version)》^[28-31] 等对苔藓进行物种鉴定及记录结果。

2.3 数据分析

2.3.1 α 多样性测度 分别对地下森林 3 个不同梯度样地进行多样性分析,α 多样性的分析采用 Margalef 丰富度指数、Simpson 优势度指数、Shannon-wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数。

Margalef 丰富度指数(D): $D=(S-1)/\ln N$ (1)

其中 S 为每个梯度样地内的所有苔藓植物物种数, N 为每个梯度样地内的个体总数。

Simpson 优势度指数(H_1):

$$H_1 = \sum_{i=1}^S (P_i)^2 \quad (2)$$

Shannon-wiener 多样性指数(H):

$$H = -\sum_{i=1}^S (P_i \ln P_i) \quad (3)$$

$$\text{Pielou 均匀度指数}(J): J = \frac{\sum_{i=1}^S (P_i \ln P_i)}{\ln S} \quad (4)$$

其中 P_i 为重要值, $P_i = N_i/N$, N_i 为第 i 个物种的相对盖度之和, N 为 S 个种的相对盖度之和。

2.3.2 β 多样性测度 为了分析天坑地下森林不同梯度样地群落之间的相异性,采用 β 多样性进行分析,采用了被国内外不同领域专家大量引用的、基于 BAS 法验证的 Sørensen 相异系数^[32]。

$$\beta_{svr} = (b+c)/(2a+b+c)$$

a 为共有物种数, b 和 c 分别是 2 个群落内特有的物种数,β 值在 0~1 之间,其中 β 范围在 0~0.25 之间,表明两群落极为相似;在 0.25~0.50 之间,两群落中等相似;在 0.50~0.75 之间,两群落中等不相似;在 0.75~1.00 之间,两群落极不相似。

2.3.3 苔藓生活型多样性测度 根据 Mägdefrau^[33] 对苔藓生活型的定义及分类系统,再结合野外的观察和室内的鉴定,划分天坑苔藓生活型为以下 10 种:(1)一年生(Annuals);(2)矮丛集型(Short turfs);(3)高丛集型(Tall turfs);(4)垫状型(Cushions);(5)平铺型的(Mats);(6)交织型(Wefts);(7)悬垂型(Meteorium);(8)尾状型(Tails);(9)扇形(Fans)和(10)树型(Dendroids)。

2.4 数据处理

使用 Excel 2007 软件对数据进行整理,并运用 Rx64 3.4.4、Origin9.0、Canoco4.5 和 Arc GIS10.2 进行数据统计分析及绘图。

3 结果与分析

3.1 苔藓植物多样性组成

对猴耳天坑地下森林调查发现,天坑地下森林苔藓植物共有 71 种,合计 23 科 36 属。其中 6 大优势科(所含种数≥5)分别为:青藓科(Brachytheciaceae)3 属 9 种,凤尾藓科(Fissidentaceae)1 属 8 种,羽苔科(Plagiochilaceae)1 属 8 种,孔雀藓科(Hypopterygiaceae)3 属 7 种,提灯藓科(Mniaceae)2 属 5 种,羽藓科(Thuidiaceae)4 属 5 种,6 大科合计 14 属 42 种,占全部种总数的 59.15%(表 2),表明了 6 大科苔藓植物在天坑地下森林群系中占了重要的位置,可以看出 6 大优势科所含的物种,都是相比同类其他物种较粗大,从侧面反映出地下森林具

表 1 猴耳天坑样地划分及其生境

Table 1 Environmental features of sampling sites of Monkey-Ear Tiankeng

样地 Sample	生境 Habitat	经纬度 Longitude and latitude	样地间距 Sample space/m
坡底 Lower slope	草本、灌木 Vegetation and shrub	27°45'56"N 107°0'21"E	20
坡中 Middle slope	草本、灌木、乔木 Vegetation, shrub and arbor	27°04'55"N 107°0'56"E	20
坡顶 Top slope	草本、乔木 Shrub and arbor	27°05'57"N 27°0'15"E	20

表 2 猴耳天坑地下森林苔藓植物物种、属占比

Table 2 Proportion of bryophyte species and genera in underground forest of Monkey-Ear Tiankeng

科名 Family name	属名 Genus name	种名 Species name	所含属数 No. of genera	占总属数百分比 Percentage/%	所含种数 No. of species	占总种数百分比 Percentage/%
白发藓科 Leucobryaceae	白发藓属 <i>Leucobryum</i> Brid	白发藓 <i>L. glaucum</i>	1	4.35	1	1.42
凤尾藓科 Fissidentaceae	凤尾藓属 <i>Fissidens</i> Hedw	黄叶凤尾藓 <i>F. zippeianus</i>				
		钝叶凤尾藓 <i>F. microcladus</i>				
		大风尾藓 <i>F. nobilis</i>				
		透明凤尾藓 <i>F. hyalinus</i>	1	4.35	8	11.27
		车氏凤尾藓 <i>F. zolligeri</i>				
		卷叶凤尾藓 <i>F. cristatus</i>				
		暗色凤尾藓 <i>F. obscurite</i>				
		二形凤尾藓 <i>F. geminiflorus</i>				
真藓科 Bryaceae	直藓属 <i>Bryum</i> Dill	球根真藓 <i>B. radiculosum</i> Brid	1	4.35	2	2.82
		溪边青藓 <i>B. rivulare</i>				
提灯藓科 Mniaceae	匍灯藓属 <i>Plagiomnium</i> T. Kop	大叶匍灯藓 <i>P. succulentum</i>				
		具喙匍灯藓 <i>P. rhynochophorum</i>				
		圆叶匍灯藓 <i>P. vesicatum</i>	1	4.35	5	7.04
		鞭枝疣灯藓 <i>P. integrum</i>				
		全缘匍灯藓 <i>T. flagellaris</i>				
扭叶藓科 Trachypodaceae	扭叶藓属 <i>Trachypus</i> Reinw. et Hornsch	扭叶藓 <i>T. bicolor</i>	1	4.35	2	2.82
		长叶扭叶藓 <i>T. longifolius</i>				
蔓藓科 Meteoriaceae	悬藓属 <i>Barbella</i> Fleisch	悬藓 <i>B. compressiramea</i>	2	8.70	2	2.82
		细带藓 <i>T. aurea</i>				
平藓科 Neckeraeae	拟平藓属 <i>Neckeropsis</i> Reichardt	舌叶拟平藓 <i>N. senperiana</i>				
		扁枝藓原变种 <i>H. trichomanoides</i>	3	13.04	3	4.23
		西南树平藓 <i>N. drommontagneanum</i>				
		东亚孔雀藓 <i>H. japonicum</i>				
孔雀藓科 Hypopterygiaceae	雌尾藓属 <i>Cyathophorella</i> (Broth) Fleisch	黄边孔雀藓 <i>H. flavo-limbatum</i>				
		黄雌尾藓 <i>C. burkittii</i>				
		刺叶雌尾藓 <i>C. subspinosa</i>	3			
		九州雌尾藓 <i>C. kyusyuensis</i>				
		短肋雌尾藓 <i>C. hookeriana</i>				
		树雌尾藓 <i>D. decolyi</i>				
		细叶小羽藓 <i>T. microphyllum</i>				
		尖毛细羽藓 <i>C. fuscatum</i>				
羽藓科 Thuidiaceae	麻羽藓属 <i>Claopodium</i> (Lesq. et Jam.) Ren	细麻羽藓 <i>C. gracillimum</i>	4	17.39	5	7.04
		虫毛藓属 <i>Boulaya</i> Card				
		树雌尾藓属 <i>Dendrocyclophorum</i> Dix				
羽藓属 <i>Thuidium</i> B. S. G	细羽藓属 <i>Cyrtio-hypnum</i> Hampe	细羽藓 <i>C. acicatum</i>				
		虫毛藓 <i>B. mittenii</i>				

续表 2 Continued Table 2

科名 Family name	属名 Genus name	种名 Species name	所含属数 No. of genera	占总属数百分比 Percentage/%	所含种数 No. of species	占总种数百分比 Percentage/%
青藓科 Brachytheciaceae	青藓属 <i>Brachythecium</i> B. S. G	绿枝青藓 <i>B. viridifolium</i> 扁枝青藓 <i>B. planusculum</i> 灰白青藓 <i>B. albicans</i> 野口青藓 <i>B. noguchii</i> 宽叶美喙藓 <i>E. hians</i> 疏网美喙藓 <i>E. laxirete</i> 小叶美喙藓 <i>E. filiforme</i> 水生长喙藓 <i>R. pallenticaulis</i> 长喙藓属 <i>Rhynchostegium</i> B. S. G	3	13.04	8	11.27
绢藓科 Entodontaceae	绢藓属 <i>Entodon</i> C. Muell	长柄绢藓 <i>E. macropodus</i>	1	4.35	1	1.42
鞘藓科 Sematophyllaceae	疣胞藓属 <i>Clasobryum</i> Dozy et Molke 小鞘藓属 <i>Brotherella</i> Loeske ex Fleisch 腐木藓属 <i>Heterophyllum</i> (Schimp.) Kindb	三列疣胞藓 <i>C. glabrescens</i> 垂鞘小鞘藓 <i>B. nictans</i> 腐木鞘藓 <i>H. affine</i>	3	13.04	3	4.23
绿片苔科 Aneuraceae	片叶苔属 <i>Riccardia</i> S. F	羽枝片叶苔 <i>R. multifida</i>	1	4.35	1	1.42
叉苔科 Metzgeriaceae	叉苔属 <i>Metzgeria</i> Raddi	平叉苔 <i>M. conjugata</i>	1	4.35	1	1.42
钱苔科 Ricciaceae	钱苔属 <i>Riccia</i> L.	稀枝钱苔 <i>R. hueneriana</i> 钱苔 <i>R. glauca</i> 狭叶羽苔 <i>P. trabeculata</i> 刺叶羽苔 <i>P. sciophila</i> 密疣羽苔 <i>P. singularis</i> 羽状羽苔 <i>P. dendroides</i> 福氏羽苔 <i>P. fordiana</i> 玉龙羽苔 <i>P. yudongensis</i> 美姿羽苔 <i>P. pulcherrima</i> 明叶羽苔 <i>P. nitens</i>	1	4.35	2	2.82
羽苔科 Plagiochilaceae	羽苔属 <i>Plagiochila</i> Dumort	长叶细磷苔 <i>L. discreta</i> 小胞细磷苔 <i>L. sordida</i> 暗绿细磷苔 <i>L. obscura</i> 三重细磷苔 <i>L. magohakui</i>	1	4.35	4	5.63
细磷苔科 Lejeuneaceae	细磷苔属 <i>Lejeunea</i> Libert	花叶溪苔 <i>P. endimifolia</i> 南溪苔 <i>M. crispata</i>	1	4.35	1	1.42
溪苔科 Palliaceae	溪苔属 <i>Pellia</i> Raddi	多形带叶苔 <i>P. ambigua</i> 带叶苔 <i>P. lyellii</i>	1	4.35	2	2.82
南溪苔科 Makinoaceae	南溪苔属 <i>Makinoa</i> Miyake	毛地钱 <i>D. hirsuta</i> 蛇苔属 <i>Conocephalum</i> Hill	1	4.35	1	1.42
带叶苔科 Pallaviciniaceae	带叶苔属 <i>Pallavicinia</i> S. Gray	单月苔 <i>M. tenerum</i> 黄角苔 <i>P. laevis</i>	1	4.35	1	1.42
魏氏苔科 Wiesnerellaceae	毛地钱属 <i>Dumortiera</i> Nees		1	4.35	1	1.42
蛇苔科 Conocephalaceae	蛇苔属 <i>Conocephalum</i> Hill		1	4.35	1	1.42
单月苔科 Monosoleniaceae	单月苔属 <i>Monosolenium</i> Griff		1	4.35	1	1.42
角苔科 Anthocerotaceae	黄角苔属 <i>Phaeoceros</i> Prosk		1	4.35	1	1.42

有一定适宜物种生长的条件,在物种多样性保护具有一定的优势。

3.2 生活型多样性组成

相同类型生活型的苔藓植物具有相似的生态习性^[34]和竞争策略^[35],对生活型的划分可将对环境要求的相似的物种合并为一类。对地下森林苔藓植物进行生活型的归纳整理,地下森林囊括了一年生、矮丛集型,高丛集型,垫状型,平铺型的,交织型,悬垂型,尾状型,扇形,树形等 10 种生活型。高丛集型、交织型、平铺型、树形、扇形等 5 种生活型存在于地下森林不同的梯度环境中。不同类型的生活型百分比存在一定的差异,由表 3 可知,交织型、平铺型、高丛集型和扇形等喜阴暗潮湿环境的生活型种类达 88%,而矮丛集型、垫状型和一年生等适应于强光干旱环境的生活型种类仅 12%。

3.3 生长基质多样性

针对不同生长基质的苔藓植物展开调查和分析,对深入研究天坑地下森林生态系统苔藓植物物种多样性的维持机制至关重要,地下森林包含 5 种不同生长基质的苔藓。图 2 所示,地下森林有树附生苔藓 34 种,如:玉龙羽苔(*Plagiochila yulongensis*)、短肋雌尾藓(*Cyathophorella hookeriana*)等。地面生苔藓 32 种,如:单月苔(*Monosolenium tenerum*)、南溪苔(*Makinoaceae crispata*)等。石附生苔藓 26 种,如:细麻羽藓(*Claopodium gracillimum*)、长柄绢藓(*Entodon macropodus*)等。腐木生苔藓 7 种,如:垂蒴小锦藓(*Brotherella nictans*)、黄角苔(*Phaeoceros laevis*)等。叶附生苔藓 1 种,如:平叉苔(*Metzgeria conjugata*)。可以看出树干是苔藓植物最为丰富的生长基质(41 种),其余 4 种生长基质物种数量呈现林地>石面>腐木>叶面的递减趋势。

表 3 猴耳天坑地下森林苔藓植物生活型

Table 3 Percentage of life-forms of bryophytes in underground forest of Monkey-Ear Tiankeng

类型 Type	所占比例 Percentage/%
交织型 Wefts	41
高丛集型 Tall turfs	13
尾状型 Tails	6
树形 Dendroids	4
垫状型 Cushions	2
平铺型 Mats	16
扇形 Fans	10
矮丛集型 Short turfs	4
悬垂型 Meteorium	2
一年生 Annuals	2

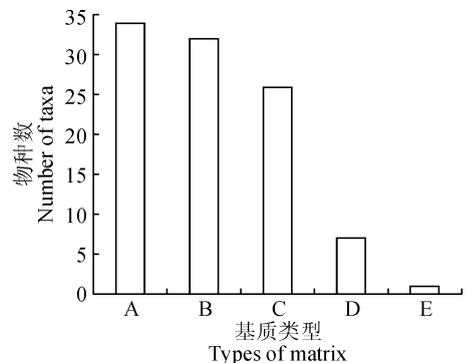
3.4 天坑地下森林不同梯度苔藓植物多样性特征

3.4.1 天坑地下森林不同梯度 α 多样性指数变化趋势

比较天坑地下森林不同梯度苔藓植物多样性指数(图 3)。(1)Simpson 优势度指数是最著名的优势度指数之一,主要用于调查群落的集中性,其常与多样性指数的测度内容相反,是对多样性指数的有偏估计量,天坑地下森林不同梯度苔藓植物优势度指数呈现中部高两端低的趋势,坡中优势度指数(0.943 6)高于坡底优势度指数(0.928 7)和坡顶优势度指数(0.920 1),说明坡中苔藓植物群落的集中性较高;(2)Margalef 物种丰富度指数表示一个群落或环境中物种数的多少,它的变化趋势与 Simpson 优势度指数一致,坡中丰富度指数(8.461 7)高于坡底丰富度指数(7.502 0)和坡顶丰富度指数(6.978 5);(3)Shannon-Wiener 物种多样性指数常被用于研究异质性问题,天坑地下森林不同梯度苔藓植物物种多样性指数的变化趋势与 Margalef 丰富度指数呈现相反的情况,即中部低两端高的趋势,坡中物种多样性指数(2.926 8)低于坡底物种多样性指数(2.989 8)和坡顶多样性指数(3.004 6);(4)Pielou 均匀度指数由 Shannon-Wiener 物种多样性指数推导而来,表示群落的均匀度情况,也是呈现中部低两端高的情况,坡中均匀度(0.844 5)低于坡底均匀度(0.907 2)和坡顶均匀度(0.945 4)。

3.4.2 天坑地下森林不同梯度 β 多样性指数变化趋势

本研究还采用 Sørensen 系数相异性原理来度量天坑地下森林不同梯度群落间的相异性,比较分析不同梯度群落间的相异性(表 4),天坑地下森林



A. 树附生苔藓; B. 地面生苔藓; C. 石附生苔藓;
D. 腐木生苔藓; E. 叶附生苔藓

图 2 猴耳天坑地下森林不同基质所含物种数

A. Bryophy of volatile tree; B. Bryophy of volatile oil;
C. Bryophy of volatile stone; D. Bryophy of volatile rotten wood; E. Bryophy of volatile leaf

Fig. 2 Number of different matrixes in underground forest of Monkey-Ear Tiankeng

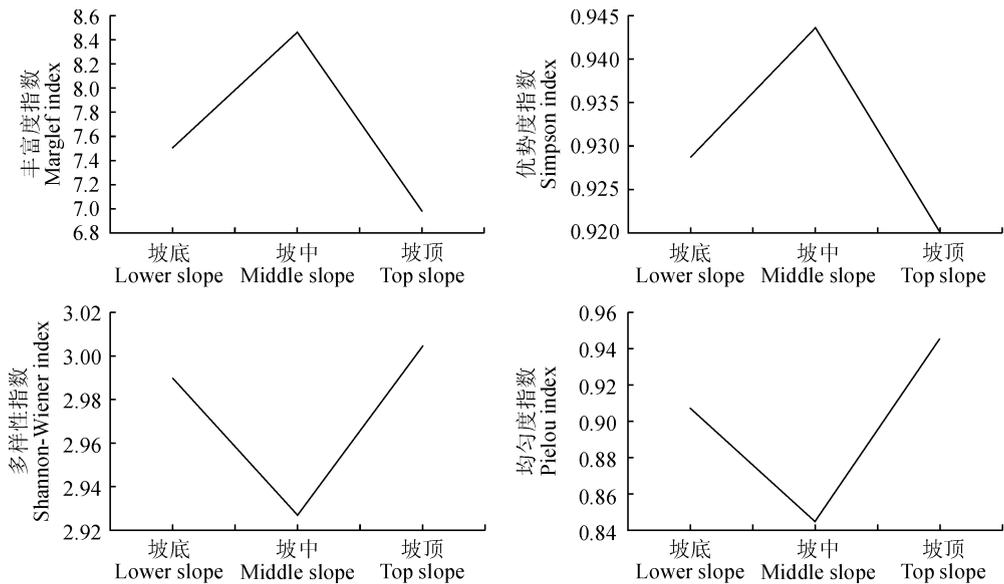


图3 猴耳天坑地下森林不同梯度苔藓植物多样性指数

Fig. 3 Brophyte diversity in different gradients of the underground forest of Monkey-Ear Tiangkeng

不同梯度苔藓植物群落之间的 Sørensen 系数都在 0.75 以上,说明各个梯度之间都极不相似,生境存在明显差异,其原因有三:(1)地下森林在天坑四周峭壁圈围下,由于其独特的倒石坡形状,导致光照的摄入角度和照射时间长短的不一;(2)天坑地下河蒸发的水分,向四周扩散时出现逐渐减少的差异;(3)地下森林不同海拔梯度的植被组成具有差异性,所以地下森林苔藓植物在各个海拔梯度之间具有较大的生境差异性。

3.5 物种和环境因子间的冗余分析(RDA)

本研究采用冗余分析方法揭示天坑地下森林苔藓物种和环境因子间的相互关系。通过 RDA 分析,得到环境因子和物种的二维排序图(图 4)。其中绿色实心箭头表示不同物种,红色实心箭头表示环境变量;各箭头之间的夹角代表变量之间的相关性,夹角余弦值为两变量间的相关性系数;物种垂直投影与箭头延长线上,投影点的相对位置代表物种在某种环境变量的最适值(箭头方向代表正方向);物种间的直线距离越小代表物种对环境的适应能力越相近。

第一排序轴和第二排序轴的特征值分别为 0.921 和 0.076(表 5),分别解释了 92.1% 和 7.6% 的物种对环境的适应特征,累积解释量为 99.7%,反映了环境-物种的大部分信息,RDA 分析显示光照、湿度和光照度是影响物种分布的主要因子,对于喜阴暗潮湿环境的物种位于第一轴序正半轴,如明叶羽苔、南溪苔、带叶苔、全缘匍灯藓等 23 个物种,占总数的 32%。温度位于第一轴序的负半轴,如细麻

表 4 猴耳天坑不同梯度之间共有物种和 Sørensen 相异性系数

Table 4 Common species and Sørensen diversity coefficients among different gradients of Monkey-Ear Tiangkeng

	坡底 Lower slope	坡中 Middle slope	坡顶 Top slope
坡底 Lower slope	--	5	1
坡中 Middle slope	0.830 5	--	6
坡顶 Top slope	0.960 8	0.785 7	--

表 5 猴耳天坑环境因子-RDA 排序轴的相关排序值

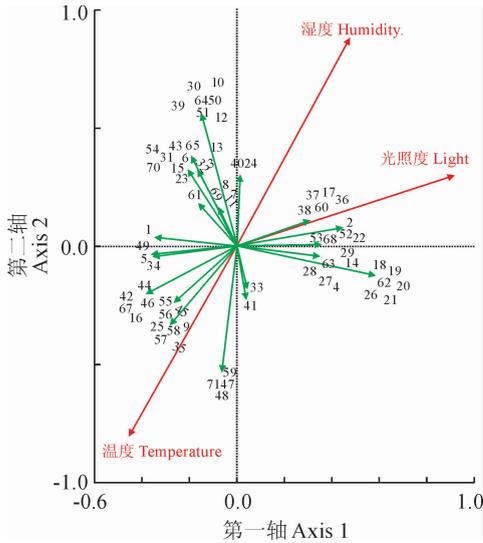
Table 5 Related rankings of the environmental factor-RDA ordinal axes of Monkey-Ear Tiangkeng

相关排序值 Related ranking	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2
特征值 Eigen values	0.921	0.076
物种-环境相关性 Species-Environment correlation	1.000	1.000
累积百分率 Cumulative percentage	92.1	99.7

羽藓、暗色凤尾藓、长叶细磷苔、平叉苔等 48 个物种,占总数的 62%。由此可见天坑地下森林整体环境是阴暗潮湿的,影响苔藓植物在天坑地下森林分布的主要环境因子是温度,这与实地考察的结果相符合。

3.6 天坑地下森林与非天坑区域苔藓植物多样性的对比研究

猴耳天坑在四周崖壁的圈围下,形成了一个与外界相对隔离的场所,所以天坑地下森林与非天坑区域苔藓植物多样性的对比研究具有一定的科学意义,本研究选取与天坑地下森林面积相差不大的 2 个非天坑区域进行对比。由表 6 可知,天坑地下森



1. 白发藓; 2. 黄叶凤尾藓; 3. 钝叶凤尾藓; 4. 大风尾藓; 5. 透明凤尾藓; 6. 车氏凤尾藓; 7. 卷叶凤尾藓; 8. 暗色凤尾藓; 9. 二形凤尾藓; 10. 球根真藓; 11. 溪边青藓; 12. 大叶匍灯藓; 13. 具喙匍灯藓; 14. 圆叶匍灯藓; 15. 鞭枝灯藓; 16. 全缘匍灯藓; 17. 扭叶藓; 18. 长叶扭叶藓; 19. 悬藓; 20. 细带藓; 21. 舌叶拟平藓; 22. 扁枝藓原变种; 23. 西南树平藓; 24. 东亚孔雀藓; 25. 黄边孔雀; 26. 黄雌尾藓; 27. 刺叶雌尾藓; 28. 九州雌尾藓; 30. 树雌尾藓; 31. 细叶小羽藓; 32. 尖毛细羽藓; 33. 狭叶麻羽藓; 34 细麻羽藓; 35. 虫毛藓; 36. 绿枝青藓; 37. 扁枝青藓; 38. 灰白青藓; 39. 野口青藓; 40. 宽叶美喙藓; 41. 疏网美喙藓; 42. 小叶美喙藓; 43. 水生长喙藓; 44. 长柄绢藓; 45. 三列疣胞藓; 46. 垂蒴小锦藓; 47. 腐木锦藓; 48. 羽枝片叶苔; 49. 平叉苔; 50. 稀枝钱苔; 51. 钱苔; 52. 狭叶羽苔; 53. 刺叶羽苔; 54. 密疣羽苔; 55. 羽状羽苔; 56. 福氏羽苔; 57. 玉龙羽苔; 58. 美姿羽苔; 59. 明叶羽苔; 60. 长叶细磷苔; 62. 暗绿细磷苔; 63. 三重细磷苔; 64. 花叶溪苔; 65. 南溪苔; 66. 多形带叶苔; 67. 带叶苔; 68. 毛地钱; 69. 蛇苔; 70. 单月苔; 71. 黄角苔

图4 猴耳天坑环境因子和不同物种的冗余分析(RDA)二维排序图

1. *L. glaucum*; 2. *F. zippelianus*; 3. *F. microcladus*;
4. *F. nobilis*; 5. *F. hyalinus*; 6. *F. zolligeri*; 7. *F. cristatus*;
8. *F. obsuriete*; 9. *F. geminiflorus*; 10. *B. radiculosum* Brid;
11. *B. rivulare*; 12. *P. succulentum*; 13. *P. rhynchophorum*;
14. *P. vesicatum*; 15. *P. integrum*; 16. *T. flagellaris*;
17. *T. bicolor*; 18. *T. longifolius*; 19. *B. compressiramea*;
20. *T. aurea*; 21. *N. semperiana*; 22. *H. trichomanoides*;
23. *H. dromontagneanum*; 24. *H. japonicum*; 25. *H. flavo-limbatum*;
26. *C. burkillii*; 27. *C. subspinoso*; 28. *C. kyusyuensis*;
29. *C. hookeriana*; 30. *D. decolys*; 31. *H. microphyllum*;
32. *C. fuscatum*; 33. *C. aciculium*; 34. *C. gracillimum*;
35. *B. mittenii*; 36. *B. viridefactum*; 37. *B. planiusculum*;
38. *B. albicans*; 39. *B. noguchi*; 40. *E. hians*; 41. *E. laxirete*;
42. *E. filiiforme*; 43. *R. pallenticaule*; 44. *E. macropodus*;
45. *C. glabrescens*; 46. *B. nictans*; 47. *H. affine*;
48. *R. multifida*; 49. *M. conjugata*; 50. *R. huebeneriana*;
51. *R. glauca*; 52. *P. trabeculata*; 53. *P. sciophila*;
54. *P. singularis*; 55. *P. dendroides*; 56. *P. fordiana*;
57. *P. yulongensis*; 58. *P. pulcherrima*; 59. *P. nitens*;
60. *L. discreta*; 61. *L. sordida*; 62. *L. obscura*;
63. *L. magohukui*; 64. *P. endivifolia*; 65. *M. crispata*;
66. *P. ambigua*; 67. *P. lyellii*; 68. *D. hirsuta*;
69. *C. conicum*; 70. *M. tenerum*; 71. *P. laevis*

Fig. 4 Redundancy analysis two-dimensional ordination diagram of different species and environmental factors of Monkey-Ear Tiangkeng

表6 猴耳天坑地下森林与天坑边缘不同生境多样性对比
Table 6 Comparison of diversity of different habitats between underground forest and edge of Monkey-Ear Tiangkeng

指标 Index	地下森林 Underground forest	地表森林 Surface forest	石漠化森林 Rocky desertification forest
所含科数 No. of families	23	12	8
所含属数 No. of genera	36	16	17
所含种数 No. of species	71	29	22
所含基质类型数 No. of growth matrix	5	3	2
所含生活型种数 No. of life-form	10	4	2
所含混合群落数 No. of hybrid community	32	6	0

林在物种多样性、基质的复杂性、生活型种类等都与非天坑区域有明显的区别。

4 讨论

4.1 研究区域不同梯度苔藓植物群落组成及特征

贵州猴耳天坑地下森林苔藓植物种类的组成为23科36属71种,其中地下森林底部苔藓植物共有14科18属27种,地下森林中部共有14科20属32种,地下森林顶部有14科17属24种,可以看出地下森林苔藓植物种类在垂直梯度上变化明显,在中部数量最高(32种),这与王文和等^[36]对鹭峰国家森林公园的研究发现具有一定的差异性,鹭峰苔藓植物在垂直梯度上之所以变化不明显,是因为鹭峰地处低海拔地区,气候干燥,生境单一,而猴耳天坑处于中海拔地区,在四周崖壁的圈围下,整个地下森林阴暗潮湿,使得地下森林苔藓植物种类在垂直梯度上变化明显。

4.2 研究区域苔藓植物群落生活型分析

苔藓植物的生活型是指在其生长型的基础上,包含环境条件对植物形态的塑造信息^[29],地下森林囊括10种生活型,不同类型的生活型百分比存在一定的差异,这与天坑地下森林独特的倒坡型形状相符合,在天坑的最底部很可能出现以天坑底部最低点为中心向四周辐射减少的水分差异,所以地下森林水分的获得量由底部向顶部呈现逐渐减少的趋势,再者,由于倒石坡的存在,导致地下森林不同坡度受到光照的强度和时间量不一致,又因为苔藓植物的生活型跟水和光照这两个环境因素紧密相连,所以出现了地下森林不同类型的生活型百分比存在一定的差异。喜阴暗潮湿环境的生活型种类达88%,说明天坑地下森林整体是阴暗潮湿的,这与天

坑独特的负地形结构相符合。

4.3 研究区域苔藓植物生长基质分析

天坑地下森林包含5种不同生长基质苔藓,树干是苔藓植物最为丰富的生长基质(41种)。生长基质苔藓植物数量呈现树木>林地>石面>腐木>叶面的递减趋势。这与天坑独特的结构相符合,在阴暗潮湿的环境中,树附生苔藓植物占有较高的生态位,在获取光照上占有一定的优势,林地和石面则相对处于劣势,所以物种多样性相对较低,天坑地下森林在四周崖壁的圈围下,植被生长较为旺盛,加上人工不定时的清理枯枝落叶,所以附着在腐木上的苔藓植物较少,植被叶表面由于其物理性质和化学性质与其他4种常见生长基质存在较大差异,所以能适应这种独特小生境的苔藓植物种类很少。

4.4 地下森林不同梯度苔藓多样性特征

4.4.1 地下森林不同梯度苔藓 α 多样性特征 对地下森林不同梯度进行苔藓多样性分析表明,Simpson优势度指数和Margalef物种丰富度指数呈先上升后下降的趋势,而Shannon-Wiener物种多样性指数和Pielou均匀度指数呈中部低两端高的趋势,出现这种差异性的原因可能是因为Margalef丰富度指数的计算参数只有单一的物种数,而Shannon-Wiener物种多样性指数还涉及到信息论方法,和预测未来事件的不确定性等因素,由此可知,地下森林苔藓植物多样性在坡中最高,坡顶最低。

4.4.2 地下森林不同梯度 β 多样性分析 对天坑地下森林不同梯度的苔藓植物进行Sørensen相异性分析。地下森林坡底和坡中的Sørensen相异系数为0.8305,而地下森林坡中和坡顶的Sørensen相异系数为0.7857,可以看出,不同梯度之间的Sørensen相异系数差值呈现降低的趋势,说明随着地下森林梯度的增高,苔藓植物的演替速率逐渐升高,在地下森林坡中达到最大值,继而苔藓植物的演替速率呈现下降的趋势。天坑地下森林不同梯度苔藓植物群落之间的Sørensen系数都在0.75以上,

说明各个梯度之间都极不相似,生境存在明显差异,这与马文章等^[37]对哀牢山中山湿性常绿阔叶林的研究结果具有一定的差异性,哀牢山中山湿性常绿阔叶林不同生长基质间苔藓群落的Sørensen相异系数在0.250~0.610之间,其全年气候温凉,潮湿,年均降雨量1840mm,明显高于猴耳天坑的年均降雨量1141~1547mm,李德峰等研究发现降雨量与生物多样性呈一定的正相关关系^[38],生物多样性在一定程度上又反映出生境的复杂性,所以两者之间的差异性可能是因为天坑的负地形地貌具有一定的储水作用,使水分不易散发,使得天坑地下森林在降雨量不多的情况下,具有较为复杂的生境。加之天坑地下森林四周高度和宽度均超过100m的峭壁,对光照具有削弱和发散的作用,使得天坑地下森林不同地方的光照具有一定的差异性,这些都使得天坑地下森林整体的异质性较强。正是因为天坑地下森林具有这些独特的地势地貌,才使得其在保持物种多样性方面具有一定的优势。

4.5 天坑地下森林与非天坑区域苔藓多样性分析

在天坑地下森林共采集到36属71种,在天坑边缘地表森林采集到16属29种,在石漠化森林仅采集到17属22种,地下森林苔藓生活型多样,多达10种,而石漠化森林仅含2种,地下森林苔藓生长生境有树干、叶片、腐木、岩石和泥土等5种,而天坑周边的两个区域仅含岩石和泥土等常见生长基质,侧面反映出天坑地下森林微环境较复杂,这与对3个点苔藓混合群落个数调查结果相符合,即地下森林(32)>地表森林(6)>石漠化森林(0)。天坑地下森林因其独特的负地貌结构,使其微环境复杂多样,使得与其周围环境存在明显差异,这与税伟等^[39]对云南沾益天坑的研究结果相符合,即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植物的特有种,说明喀斯特天坑独特的微生境以及形成的小气候酿造了其内独特的物种,是某些物种的天然避难所。

参考文献:

[1] PALMER A N, PALMER M V. Hydraulic processes in the origin of tiankeng[J]. *Cave and Karst Science*, 2005, **32**(2/3): 93-98.

[2] EVELPIDOU N, PIRAZZOLI P A, SALIGE J F, et al. Submerged notches and doline sediments as evidence for Holocene subsidence[J]. *Continental Shelf Research*, 2011, **31**(12): 1273-1281.

[3] HATTAWAY R A. The calciphilous bryophytes of three limestone sinks in eastern Tennessee[J]. *Bryologist*, 1980, **83**(2): 161-169.

[4] NOLD STEPHEN C, BELLECOURT, et al. Underwater sinkhole sediments sequester Lake Huron's carbon[J]. *Bio-geochemistry*, 2013, **115**(1/3): 235-250.

[5] 朱学稳. 天坑:大地的“天窗”[J]. *森林与人类*, 2010, 12: 46-51. ZHU X W. Tiankeng: the “skylight” of the earth[J]. *Forests and Humans*, 2010, 12: 46-51.

[6] 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 W H, ZHU D H, ZHU X W. Characteristics and evaluation of Tiankeng seam in Fengjie, Chongqing[J]. *Geograph-*

- ic and Geographic Information Science*, 2004, **20**(4): 80-83.
- [7] 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内涵[J].贵州农业科学,2007, **35**(6): 85-87.
WANG J J, GUO C Q. Comparative study on positive and negative topographic ecosystems in karst mountainous areas and its bearing capability[J]. *Guizhou Agricultural Science*, 2007, **35**(6): 85-87.
- [8] 林宇.广西大石围天坑群天坑森林物种多样性研究[D].广西桂林:广西师范大学,2005: 1-53.
- [9] 李伟云,向艳辉,杜宇.云南沾益海峰自然保护区地下森林群落群落特征分析[J].西南林业学院学报,2001, **21**(1): 1-11.
LI W Y, XIANG Y H, DU Y. Analysis on community characteristics of underground forest community in Zhanyi Haifeng Nature Reserve, Yunnan [J]. *Journal of Southwest Forestry College*, 2001, **21**(1): 1-11.
- [10] BÁTORI Z, GALLÉ R, ERDÖS L, *et al.* Ecological condition, flora and vegetation of a large doline in the mecesk mountains (outh hungary) [J]. *Acta Botanica Croatica*, 2011, **70**(2): 147-155.
- [11] BÁTORI Z, FARKAS T, ERDÖS L, *et al.* A comparison of the vegetation of forested and non-forested solution dolines in Hungary: a preliminary study[J]. *Biologia*, 2014, **69**(10): 1 339-1 348.
- [12] BÁTORI Z, KÖMÖCZI L, ERDÖS L, *et al.* Importance of karst sinkholes in preserving redict, mountain, and wet-woodland plant species under sub-Mediterranean climate: a case study from southern Hungary[J]. *Journal of Cave and Carst Studies*, 2012, **74**(1): 127-134.
- [13] 唐启明,薛跃规,党桂兰,等.广西苔藓植物新纪录[J].广西师范大学学报,2016, **34**(2): 143-146.
TANG Q M, XUE Y Q, DANG G L, *et al.* Bryophytes species new records to Guangxi, China[J]. *Journal of Guangxi Normal University*, 2016, **34**(2): 143-146.
- [14] HAROLD R, JAMES W. The bryophyte of certain limestone sinks in Alpena county, Michigan[J]. *The Bryologist*, 1956, **59**(1): 12-17.
- [15] 张天汉,王智慧,张朝晖.贵州思雅河河谷地区喀斯特峰丛石漠苔藓植物群落研究[J].西北植物学报,2013, **33**(10): 2 104-2 112.
ZHANG T H, WANG Z H, ZHANG Z H. Distribution of bryophyte community from karst peak cluster rock desertification ivalley of Siya River, Guizhou Provinces [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, **33**(10): 2 104-2 112.
- [16] 张朝晖,艾伦·培特卡斯.英格兰洞穴苔藓植物区系特征及其岩溶沉积研究[J].西北植物学报,2002, **22**(2): 359-367.
ZHANG Z H, ALAN P. The characteristics of the bryophytes and karst deposition in karst caves, England[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2002, **22**(2): 359-367.
- [17] 陈肖鹏,张朝晖.贵州木油厂汞矿区4种藓类植物及其基质中重金属元素分析[J].西北植物学报,2009, **29**(12): 2 535-2 541.
CHEN X P, ZHANG Z H. Content of heavy metal elements in four species of bryophytes and their matrix from muiyouchang mercury mine, Guizhou Provinces [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009, **29**(12): 2 535-2 541.
- [18] 王登富,张朝晖.赤水河上游主要森林植被中苔藓物种多样性研究[J].植物研究,2013, **33**(5): 558-563.
WANG D F, ZHANG Z H. Species diversity of bryophytes in main forest vegetation in upper reaches of Chishui River [J]. *Plant Research*, 2013, **33**(5): 558-563.
- [19] BENGT G J. The bryophyte diaspora bank and its role after small-scale disturbance in a boreal forest [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2010, **4**(6): 819-826.
- [20] 高谦.中国苔藓志(第1卷)[M].北京:科学出版社,1966.
- [21] 高谦.中国苔藓志(第2卷)[M].北京:科学出版社,1996.
- [22] 黎兴江.中国苔藓志(第4卷)[M].北京:科学出版社,2006.
- [23] 吴鹏程,贾渝.中国苔藓志(第5卷)[M].北京:科学出版社,2011.
- [24] 吴鹏程.中国苔藓志(第6卷)[M].北京:科学出版社,2011.
- [25] 胡人亮,王幼芳.中国苔藓志(第7卷)[M].北京:科学出版社,2005.
- [26] 吴鹏程,贾渝.中国苔藓志(第8卷)[M].北京:科学出版社,2004.
- [27] 高谦,吴玉环.中国苔纲和角苔纲植物属志(上、下册)[M].北京:科学出版社,2006.
- [28] CHEN G, CROSBY M R. Moss flora of China Vol. 1 [M]. (English Version) St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 1999: 1-273.
- [29] CHEN G, CROSBY M R. Moss flora of China [M]. (English Version) Vol. 3 St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2003: 1-141.
- [30] WU P C, CROSBY M R. Moss Flora of China Vol. 7 [M]. (English Version) St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2008: 1-258.
- [31] LI X J, CROSBY M R. Moss Flora of China Vol. 2 [M]. (English Version) St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2001: 1-283.
- [32] 斯辛峰,赵郁豪,陈传武,等. Beta 多样性分解:方法、应用与展望[J].生物多样性,2017, **25**(5): 464-480.
SHI X F, ZHAO Y H, CHEN C W, *et al.* Beta diversity decomposition: methods, applications and prospects [J]. *Biodiversity Science*, 2017, **25**(5): 464-480.
- [33] BATES J W. Is "life-form" a useful concept in bryophyte ecology [J]. *Oikos*, 1998, **82**: 223-237.
- [34] MÄGDEFRAU K. Life-forms of bryophytes [J]. *Bryophyte Ecology*, 1982, 45-58.
- [35] MÄLSON K, RYDIN H. Competitive hierarchy, but no competitive exclusions in experiments with rich fen bryophytes [J]. *Journal of Bryology*, 2009, **31**(1): 41-45.
- [36] 王文和,于童泉,徐红梅,等.鸢峰国家森林公园苔藓植物研究[J].北京农业学院学报,2006, **21**(2): 5-7.
WANG W H, YU T Q, XU H M, *et al.* JiuFeng national forest park bryophyte research [J]. *Journal of Beijing Agricultural College*, 2006, **21**(2): 5-7.
- [37] 马文章,刘文耀,宋亮,等.哀牢山中山湿性常绿阔叶林不同生长基质苔藓植物的组成与分布特征[J].植物分类与资源学报,2011, **33**(4): 443-450.
MA W Y, LIU W Y, SONG L, *et al.* Species composition and distribution of bryophytes on different substrate types in middle mountain moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains [J]. *Plant Diversity and Resources*, 2011, **33**(4): 443-450.
- [38] 李德峰,傅彤,胡自治,等.生物多样性与生产力间的关系及对降水变化的响应[J].草地学报,2010, **18**(5): 651-655.
LI D F, FU T, HU Z Z, *et al.* Response of relationship between biodiversity and productivity to precipitation change [J]. *Journal of Grassland Science*, 2010, **18**(5): 651-655.
- [39] 税伟,陈毅萍,简小枚,等.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[J].山地学报,2018, **36**(1): 53-62.
SHUI W, CHEN Y P, JIAN X M, *et al.* Plant diversity characteristics of the original karst Tiankeng along vertical gradient: a case study of Zhanyi Tiankeng in Yunnan [J]. *Journal of Montane*, 2018, **36**(1): 53-62.