

茂兰喀斯特森林植物物种丰富度的垂直分布特征及环境解释

余江洪^{1,2}, 安明态^{1,2*}, 张 央^{1,2}, 田 力^{1,2}, 王 琨^{1,2}

(1 贵州大学 林学院, 贵阳 550025; 2 贵州大学生物多样性与自然保护研究中心, 贵阳 550025)

摘 要: 茂兰喀斯特峰丛地貌森林是目前罕见的一类原生性强、人为干扰少的非地带性森林生态系统, 与常态地带性森林生态系统相比差异大。该研究采用典型样地调查方法对茂兰喀斯特森林海拔在 620~910 m 之间的垂直样带 11 个样方进行调查, 分析研究区顶级群落物种丰富度的垂直梯度变化特征, 并用冗余分析(RDA)法分析环境因子对物种丰富度的影响, 以明确垂直梯度上物种丰富度与环境因子的关系, 为喀斯特自然森林生态系统的维持与恢复、保护与管理提供理论基础。结果表明:(1)该调查茂兰喀斯特峰丛共记录有维管植物 511 种, 隶属于 124 科 272 属。(2)单因素方差分析表明, 该群落不同生活型的丰富度之间存在极显著差异($P < 0.01$); LSD 多重比较分析表明, 群落丰富度水平表现为总体>灌木层>草本层>乔木层。(3)随海拔梯度的升高, 群落总物种丰富度和草本层物种丰富度与海拔呈显著负相关关系($P < 0.05$), 乔木层丰富度和灌木层丰富度与海拔无明显规律。(4)冗余分析表明, 土壤 C/N/P 的解释率达到 58%, 是影响物种丰富度的主要因素。

关键词: 喀斯特森林; 海拔梯度; 物种丰富度; 土壤理化性质; 冗余分析(RDA); 茂兰

中图分类号: Q948.11 文献标志码: A

Vertical Distribution Characteristics and Environmental Interpretation of Plant Species Richness in Maolan Karst Forest

YU Jianghong^{1,2}, AN Mingtai^{1,2*}, ZHANG Yang^{1,2}, TIAN Li^{1,2}, WANG Kun^{1,2}

(1 College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2 Research Center for Biodiversity and Nature Conservation, Guizhou University, Guiyang 550025, China)

Abstract: The Karst peak-cluster landform forest in Maolan is a rare non-zonal forest ecosystem with strong originality and less human disturbance, which is quite different from the normal landform zonal forest ecosystem. In this study, the typical sample plot survey method was used to 11 vertical transect plots in the Maolan Karst forest with an altitude of 620—910 m. We analyzed the vertical gradient variation characteristics of the species richness of the top community in the study area, and used redundancy analysis (RDA) method to analyze the effects of environmental factors on species richness, so as to clarify the relationship between species richness and environmental factors on the vertical gradient, and provide a theoretical basis for the maintenance and restoration, protection and management of Karst natural forest ecosystem. The results showed that: (1) a total of 511 species of vascular plants belonging to 124 families and 272 genera were recorded in the Maolan karst peak cluster. (2) One-way ANOVA analysis showed that

收稿日期: 2022-10-13; 修改稿收到日期: 2023-02-07

基金项目: “十三五”国家重点研发计划课题(2016YFC05026040); 贵州省科技计划重大专项(黔科合 JZ 字[2014]2002)

作者简介: 余江洪(1996—), 女, 硕士研究生, 主要从事生物多样性保护、植物分类学和喀斯特森林生态学研究。E-mail: yu_jh1996@163.com

* 通信作者: 安明态, 博士, 正高级实验师, 主要从事生物多样性保护、植物分类学和喀斯特森林生态学研究。E-mail: gdanmingtai@126.com

the richness of different life forms in the community was very significantly different ($P < 0.01$); Multiple comparison analysis of LSD showed that the richness level of community was overall $>$ shrub layer $>$ herb layer $>$ tree layer. (3) With the increase of altitude gradient, the total species richness of community and the species richness of herb layer were significantly negatively correlated with altitude ($P < 0.05$), while the tree layer richness and shrub layer richness were no obvious regularity with altitude. (4) Redundancy analysis showed that the contribution rate of soil C/N/P reached 58%, which was the main factor affecting species richness.

Key words: Karst forest; altitude gradient; species richness; soil physical and chemical properties; redundancy analysis (RDA); Maolan

物种多样性的空间分布格局及其影响因素是生态学乃至生物地理学领域研究的重要热点之一^[1-2]。针对物种多样性空间分布格局的研究则多以物种丰富度作为基本指标^[3]。海拔梯度作为生物地理学的一个重要地形因子^[4],综合了水分、温度、光照和土壤理化性质等多种环境因素的变化^[5-7],成为研究物种丰富度梯度格局的重要对象。相关研究表明,随着海拔的升高,在区域海拔梯度上,物种丰富度随海拔梯度的变化有负相关、正相关、中等海拔区出现最高值、中间海拔出现最低值、无明显规律 5 种关系^[8-10]。因此,物种丰富度的垂直分布格局在不同的地形地貌山体可能有不同的表现。

喀斯特作为一种特殊的地形地貌,其丰富的空间异质性维持了极高的物种多样性,而茂兰喀斯特森林是目前中国乃至世界罕见的一类原生性强、人为干扰少的中亚热带喀斯特森林生态系统,包含着复杂而深奥的生态变化过程^[11-14]。与其他地貌类型的森林植被相比,茂兰喀斯特森林在生态环境、群落外貌、组成特征、垂直结构以及生境高度异质对植物的影响等方面都存在明显不同^[15]。前人的研究主要是针对不同地形部位群落结构^[16]、优势种群结构与分布格局^[17]、群落数量特征^[18]等方面的研究,但目前针对喀斯特山地植物物种多样性的垂直分布格局的研究较少。

环境因子与生物多样性格局的关系一直是生态学家感兴趣的领域。土壤因子作为重要的环境因子为植物的生存提供了重要的环境条件,对植物的群落结构和功能产生重要影响,其中土壤理化性质的差异是限制物种丰富度的重要因素之一^[19-20]。目前,喀斯特关于土壤理化性质与植物多样性之间关系的研究较多,如不同地形^[21]、不同等级石漠化^[22]、不同演替^[23]的植物多样性与土壤理化性质及两者关系的研究,为研究土壤理化性质与植物多样性的关系奠定了基础。但对喀斯特森林群落垂直梯度物种丰富度特征与土壤理化性质的关系研究较

少。本研究通过对茂兰国家级自然保护区喀斯特森林顶级群落植被垂直梯度的物种丰富度进行调查以及土壤理化性质的测定,旨在关注如下问题:(1)茂兰喀斯特地貌垂直梯度上的物种丰富度特征;(2)在群落水平上不同生活型的物种丰富度随海拔的上升呈现出什么样的关系;(3)土壤因子对群落物种丰富度变化的响应及相关关系,为喀斯特地区的生物多样性保护和生态功能恢复实践提供理论参考。

1 研究地概况

研究区位于贵州茂兰国家级自然保护区内,地理位置为 $107^{\circ}52'10'' \sim 108^{\circ}05'40''E, 25^{\circ}09'20'' \sim 25^{\circ}20'50''N$ 之间,该地区属于典型的中亚热带季风气候区,年平均气温 $15.3^{\circ}C$,年降水量在 $1\ 752.5\ mm$,年日照时数 $1\ 272.8\ h$,年相对湿度 83% 。具有春秋温暖、冬无严寒、夏无酷暑、雨量充沛以及雨热同季的气候特征。研究区是典型的喀斯特分布区,土壤类型以黑色石灰土为主,土层浅薄,地面岩石裸露, $pH7.5 \sim 8.0$,有机质和全氮含量丰富。该区域森林植被以典型的喀斯特非地带性常绿阔叶混交林为主,保护区内保存着世界同纬度地区大面积集中连片的原生性的顶极喀斯特森林^[24-26]。

2 材料和方法

2.1 样地设置与调查

用群落生态学调查的方法,在研究区内针对典型地段,选择原生性好、代表性强的森林群落进行调查,从山脚至山顶共设置 11 个大小为 $30\ m \times 30\ m$ 的连续性垂直带状样地(表 1),每个样地再设置 9 个 $10\ m \times 10\ m$ 的小样方,总调查面积为 $9\ 900\ m^2$,以样方为单位开展群落不同生活型调查。其中,以树高作为判定标准,将树高 $\geq 5\ m$ 的木本植物划为乔木层,并记录物种名、胸径、高度、株数等指标;树高 $< 5\ m$ 的木本植物划为灌木层,记录指标包括物种名、株数、地径、高度、盖度等^[27-29]。草本层记录物

表 1 研究区喀斯特森林样地基本情况

Table 1 Basic information of karst forest sample plots in the study area

样地号 No.	样段 Transect/m	海拔 Altitude/m	坡位 Slope	坡向 Aspect	样地面积 Plot area/m ²
Y1	0—30	620	山脚 Foot of the mountain	西南 Southwest	30×30
Y2	30—60	635	下部 Lower part of the mountain	西南 Southwest	30×30
Y3	60—90	653	中下部 Lower middle part of the mountain	西南 Southwest	30×30
Y4	90—120	675	中下部 Lower middle part of the mountain	西南 Southwest	30×30
Y5	120—150	710	中部 Middle part of the mountain	西南 Southwest	30×30
Y6	150—180	735	中部 Middle part of the mountain	西南 Southwest	30×30
Y7	180—210	769	中部 Middle part of the mountain	西南 Southwest	30×30
Y8	210—240	810	中上部 Upper and middle parts of the mountain	西南 Southwest	30×30
Y9	240—270	851	中上部 Upper and middle parts of the mountain	西南 Southwest	30×30
Y10	270—300	880	上部 Upper part of the mountain	西南 Southwest	30×30
Y11	300—330	910	山顶 Mountaintop	全向 Omnidirectional	30×30

种名、株(丛数)或多度和高度等指标。

2.2 土壤采集与测定

垂直梯度的 11 个 30 m×30 m 的典型样地中,按样地四角及中心 5 个点分别取样(0~10 cm),充分混合后作为整个群落样地的总体土样。每个样地分别取 3 个重复土壤样本带回实验室,用于土壤理化性质的测定。

土壤测定项目有土壤有机碳(C)、全氮(N)、碱解氮(AN)、全磷(P)、有效磷(AP)、土壤水分(SM)等含量。

测定方法:土壤含水率测定方法为烘干法,烘箱温度为 105 ℃,烘干时间为 8 h,有机碳采用高温外热重铬酸钾氧化-容量法测定,全氮采用半微量开氏法,全磷采用 H₂SO₄-HClO₄ 消煮-钼锑抗比色法,碱解氮采用碱解扩散法,有效磷采用 0.5 mol·L⁻¹ NaHCO₃ 浸提-钼锑抗比色法测定。

2.3 重要值计算

本研究选取相对重要值大于 1% 的物种作为优势种,测定植物的相对密度(relative density, RD)、相对优势度(relative abundance, RA)、相对频度(relative frequency, RF)和相对盖度(relative coverage, RC)。重要值的公式如下:

乔木层重要值:

$$IV_{\text{乔}} = \frac{RD + RA + RF}{3}$$

灌木层和草本层重要值:

$$IV_{\text{灌和草}} = \frac{RD + RC + RF}{3}$$

2.4 丰富度计算

本研究以样地中的植物物种总数来计量物种丰

度,在垂直梯度上共分为 4 个不同的生活型,分别为群落总物种丰富度(S)、乔木物种丰富度(TL)、灌木物种丰富度(SL)和草本物种丰富度(HL)。群落总体、乔木层、灌木层、草本层的物种丰富度指数采用马克平等^[30]的计算公式进行计算:

$$\text{物种丰富度} = \text{样方中物种总数}$$

2.5 数据分析与处理

数据采用 SPSS 22 软件对群落不同生活型的物种丰富度进行单因素方差分析(One-Way ANOVA)和最小显著差数法(least significant difference, LSD)多重比较,并绘制物种丰富度柱状图。对不同生活型的物种丰富度与海拔进行一元线性回归分析。运用 CANOCO 5.0 软件对群落 4 个层次的物种丰富度与土壤因子进行冗余分析(RDA),并利用基于蒙特卡罗(Monte-Carlo)前置性检验来判断环境因子与排序轴相关系数的显著性。物种丰富度、重要值和土壤化学计量统计采用 Excel 2016 软件完成。

3 结果与分析

3.1 群落物种组成

11 个样地内共记录的维管植物 511 种,隶属于 124 科 272 属。从生活型来看,乔木植物共有 104 种,隶属于 45 个科 76 个属,其中樟科(Lauraceae)种类最多,共有 8 个属 11 个种;灌木植物共 238 种,隶属于 84 科 157 属,其优势科是豆科(Fabaceae)和樟科,均有 11 个属;草本植物共有 268 个种,隶属于 44 科 93 属,优势科为兰科(Orchidaceae),有 17 个属,31 个种。

物种重要值作为一个综合指标,可以较好地体现在群落中的地位和作用,通过分析重要值可以找出群落中的优势种。11个样地中筛选相对重要值大于1%的优势种共有23个(表2),其中化香树(*Platycarya acea*)(12.17%)、黄梨木(*Boniodendron minus*)(6.43%)、柯(*Lithocarpus glaber*)(6.05%)和齿叶黄皮(*Clausena dumiana*)(5.79%)等4种物种相对重要值大于5%的属于优势种。

3.2 垂直梯度物种丰富度特征

群落总体、乔木层、灌木层、草本层的物种丰富度与海拔梯度变化关系的结果显示(图1),乔木层和灌木层物种丰富度随海拔的变化无规律性,草本层物种丰富度随海拔的升高有极显著下降趋势($R^2=0.649, P<0.01$),群落的总物种丰富度随海拔的升高有显著下降趋势($R^2=0.415, P<0.05$)。对各

表2 乔木层优势种重要值统计表

Table 2 Statistics of important values of dominant species in tree layers

序号 Number	物种 Species	相对重要值 Relative importance value/%
1	化香树 <i>Platycarya acea</i>	12.17
2	黄梨木 <i>Boniodendron minus</i>	6.43
3	柯 <i>Lithocarpus glaber</i>	6.05
4	齿叶黄皮 <i>Clausena dumiana</i>	5.79
5	小果朴 <i>Celtis cerasifera</i>	4.14
6	岩生鹅耳枥 <i>Carpinus rupestris</i>	3.99
7	铁榄 <i>Sinosideroxylon pedunculatum</i>	3.91
8	多脉青冈 <i>Cyclobalanopsis multinervis</i>	3.91
9	裂果卫矛 <i>Euonymus dielsianus</i>	3.61
10	密花树 <i>Myrsine seuginii</i>	3.05
11	小叶柿 <i>Diospyros mollis</i>	2.77
12	天峨槭 <i>Acer oblongum</i>	2.59
13	小果润楠 <i>Machilus microcarpa</i>	2.43
14	圆叶乌柏 <i>Triadica rotundifolia</i>	2.11
15	杨梅叶蚊母树 <i>Distylium myricoides</i>	1.62
16	光皮楝木 <i>Cornus wilsoniana</i>	1.18
17	野柿 <i>Diospyros kaki</i> var. <i>sylvestris</i>	1.17
18	海桐 <i>Pittosporum tobira</i>	1.17
19	子楝树 <i>Decaspermum gracilentum</i>	1.09
20	红果罗浮槭 <i>Acer fabri</i> var. <i>rubrocarpus</i>	1.08
21	尖叶四照花 <i>Cornus elliptica</i>	1.02
22	牛耳枫 <i>Daphniphyllum calycinum</i>	1.01
23	梭罗树 <i>Reevesia pubescens</i>	1.01

群落不同生活型的物种丰富度间采用单因素方差分析和LSD多重比较,单因素方差分析结果表明,该群落不同生活型的丰富度之间存在极显著差异($P<0.01$),LSD多重比较结果显示(图2),群落总体的物种丰富度显著高于乔木层、灌木层、草本层,灌木层的物种丰富度显著高于乔、草层,而乔木层和草本层基本无显著性差异,具体表现为群落总体>灌木层>草本层>乔木层。

3.3 环境因子与群落中不同生活型的物种丰富度的关系

对所有12个环境因子[N、P、AN、SM、C、AP、AN/AP、C/N、C/N/P、N/P、C/P、海拔(AL)]与群落总体、乔木层、灌木层和草本层的物种丰富度进行

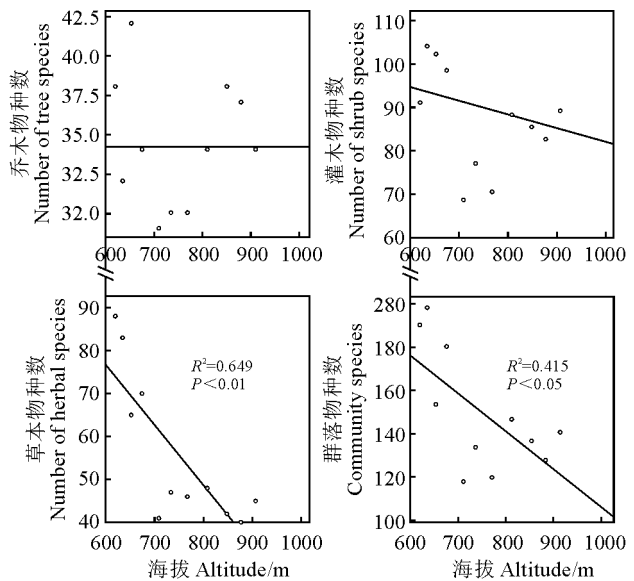


图1 茂兰喀斯特森林群落不同生活型物种丰富度的垂直梯度变化

Fig. 1 Vertical gradient changes of species richness at different life form plants of Karst forest communities in Maolan

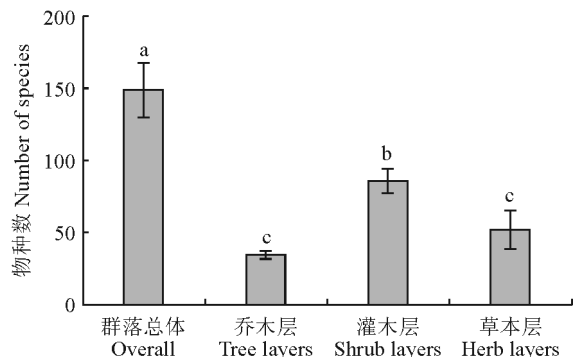
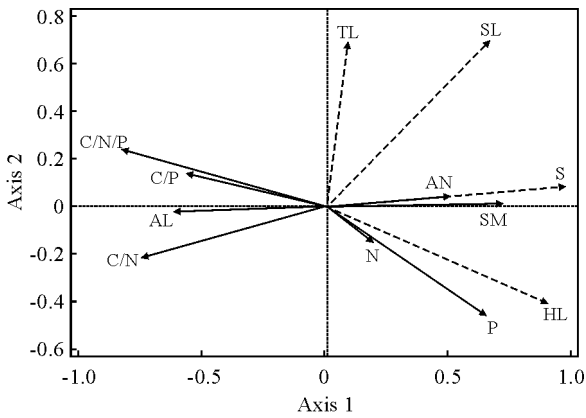


图2 研究区群落不同生活型物种丰富度的多重比较
Fig. 2 Multiple comparisons among species richness of different life form plants in study area

表 3 环境因子重要性排序和显著性检验结果

Table 3 Importance ranking and significance test results of environmental factors

环境因子 Environmental factor	环境因子所占解释量 Interpretation of environmental factor/%	环境因子所占贡献率 Contribution rate of environmental factor/%	F	P	重要性排序 Importance ordering
C/N/P	58	58	12.4	0.004	1
C/P	17	17	0.5	0.050	2
C/N	7.1	7.1	1.6	0.196	3
AL	4.7	4.7	0.8	0.454	4
SM	3.3	3.3	0.7	0.460	5
N	2.4	2.4	0.3	0.658	6
P	1.7	1.7	0.3	0.740	7
AN	1.2	1.2	0.2	0.832	8



TL. 乔木层物种丰富度; SL. 灌木层物种丰富度; HL. 草本层物种丰富度; S. 群落总物种丰富度; AN. 碱解氮; SM. 土壤水分; P. 全磷; N. 全氮; AL. 海拔

图 3 不同生活型的物种丰富度与环境因子的 RDA 分析

TL. Tree layer species richness; SL. Shrub layer species richness; HL. Herb layer species richness; S. All species richness of communities; AN. Alkaline hydrolysis nitrogen; SM. Soil moisture; P. Total phosphorus; N. Total nitrogen; AL. Altitude

Fig. 3 Redundancy analysis of species richness of different life form plants and environmental factors

冗余分析(RDA, 因变量的 RDA 轴 1 长度小于 2)来探讨环境因子与茂兰森林群落物种丰富度的关系。在第 I 轴、第 II 轴的解释量分别为 84% 和 11%, 即前两轴因子的累积解释率为 95%, 表明前两轴能够很好地反映茂兰喀斯特森林群落不同生活型物种丰富度与环境因子之间的关系, 并且主要由第一轴决定, C/N/P 对群落不同层次物种丰富度的解释量最大, 可达到 58%, 其次是 C/P, 占 17%。从不同生活型的物种丰富度与土壤因子的二维排序图发现(图 3), C/N/P、P、SM 和 C/N 的连线最长, 表明 C/N/P、P、SM 和 C/N 能够较好地解释不同生活型物种

丰富度的差异。

通过对土壤因子进行蒙特卡洛检验排序, 研究土壤因子对物种丰富度影响的重要性(表 3)。检验发现 C、N/P、AP 和 AN/AP 未通过蒙特卡洛检验, 则说明 C、N/P、AP 和 AN/AP 对物种丰富度的影响可以忽略, 其他因子对物种丰富度影响重要性由大到小为: C/N/P、C/P、C/N、AL、SM、N、P 和 AN。C/N/P 对物种丰富度的影响达到显著水平 ($P < 0.01$)。其中, C/N/P、C/P、和 C/N 对物种丰富度的解释率(贡献率)排前三分别为 58%、17% 和 7.1%。

4 讨论

4.1 植物群落的物种组成特征

茂兰喀斯特森林海拔梯度上群落物种丰富, 群落类型也呈现出复杂多样性。本研究结果显示, 11 个样地 9 900 m² 内调查到 124 科 272 属 511 种维管束植物, 与侯满福等^[31]研究茂兰喀斯特原生性森林群落物种组成特征(9 个样地 10 000 m² 内记录到 99 科 230 属 573 种维管束植物)的结果相比, 本研究的物种丰富度略高, 体现了茂兰群落物种丰富多样; 与中国岩溶森林生态系统的典型代表广西弄岗地区^[32]的物种丰富度(34 个样地 13 600 m² 内统计到 102 科 252 属 374 种维管束植物)相比, 可以看出茂兰喀斯特森林的物种丰富度非常高。主要原因是茂兰喀斯特森林小生境异质性高^[33-34], 水热条件好, 人为干扰小, 不同的小生境类型可以储存大量的水分和养分, 为植物的生长提供充足条件。

4.2 海拔梯度上植物群落不同生活型物种丰富度的变化

海拔对群落物种的分布有着极为重要的影响,

海拔的变化导致了水热条件的变化,影响土壤的理化性质,从而影响物种的分布格局。在常态地貌植物群落物种丰富度研究中,报道最多的丰富度模式是中等海拔有最大值的单峰格局^[35]和沿海拔梯度呈负相关^[36-37]。本研究中,群落总的物种丰富度和草本层物种丰富度随海拔梯度呈负相关,而灌木层物种丰富度和乔木层物种丰富度无明显规律。尽管茂兰喀斯特山地相对于常态地貌而言海拔高差较低,但总的物种丰富度在海拔梯度上呈现显著负相关,可能是在较小的相对海拔高差尺度下,温度差异不大,但喀斯特地貌由于其小气候、微地形、土壤理化性质等空间异质性丰富^[26, 38],群落总的物种丰富度仍然存在较明显的变化规律,即空间异质性是造成喀斯特森林在垂直方向上变化的主要原因。

不同生活型之间,乔木层丰富度显著低于群落总体、灌木层,与草本层无显著性差异,表现出群落总体>灌木层>草本层>乔木层的现象,原因可能是乔木层建群种优势地位明显,不利于更多其他乔木树种定居^[37]。其次,与非喀斯特地区相比,喀斯特环境具有岩石裸露程度高、土壤稀薄、水分下渗快等特点,高大的乔木往往具有发达而强壮的根系,靠攀附岩石,穿透裂隙来吸收储存在岩石空隙、裂隙中的水分和养分^[39-40]。因此,在有限的生态位环境内,不利于更多高大的乔木生存。此外,随着海拔升高,物种类群替代也较为明显,其中,乔木层、灌木层从低海拔到高海拔逐渐从常绿树种被落叶树种替代,草本层以喜荫湿种类逐渐被偏阳性耐干旱瘠薄的种类替代。

4.3 土壤理化性质与森林群落物种丰富度的关系

土壤作为植物吸收养分的载体及相关生理生化反应的主要场所,其自身各种理化性质的变化对各元素的循环具有重大影响^[41]。物种丰富度分布格

局往往与土壤理化性质的研究密切相关,而土壤中的碳、氮和磷元素化学计量比率反映着土壤养分矿化和分解的平衡关系,是群落生态学动态过程的重要特征^[42]。本研究 RDA 分析结果表明,土壤理化性质与茂兰喀斯特森林群落不同生活型丰富度之间存在相关关系,C/N/P 是主要的影响因子。而有关土壤 C/N/P 元素比率关系的研究结果差异较大^[43-44],如 Li 等^[44]研究结果表明中国亚热带地区土壤 C/N/P 原子比率为 80 : 7.9 : 1,周山森林公园^[45]土壤 C/N/P 比值平均为 125.7 : 10.5 : 1 时,两者都具有很好的限制性。本研究中茂兰喀斯特森林土壤碳、氮、磷原子比率为 385 : 29.5 : 1,与前者碳氮磷原子比例为 80 : 7.9 : 1 的研究结果相比,可以看出本研究中磷平均含量较低,杨再梅等^[46]对茂兰喀斯特土壤养分空间分布特征的研究分析表明磷的平均含量低于西南地区。刘立斌等^[47]的研究也证明喀斯特表层土壤存在缺磷现象。主要原因是土壤中 P 元素较难得到补给,植物对养分的吸收更容易导致 P 的减少,从而加重土壤中 P 的限制^[48]。同时小生境、土壤质地、植被类型等也影响着土壤碳、氮、磷的含量^[49-51],进一步影响植物的丰富多样。

用于解释物种丰富度的因子之间常常存在复杂的相互作用,本研究中海拔梯度选择同一山体,坡向相同的情况下,探明了茂兰喀斯特森林群落植物物种丰富度在海拔梯度上变化特征以及土壤理化性质的影响,除此以外,应考虑小生境、坡向、基岩、干扰等其他环境因子对物种丰富度分布格局也可能有一定的影响,有待于下一步深入开展其他环境因子对物种丰富度分布格局的有关研究。因此,在对喀斯特生态修复的过程中,应该充分考虑各种环境因子之间的相互作用,以便更能科学地制定保护策略和修复方案。

参考文献:

- [1] GASTON K J. Global patterns in biodiversity [J]. *Nature*, 2000, **405**(6 783): 220-227.
- [2] 张 薏,李婷婷,张钦弟,等. 太岳山主要树种空间分布格局及其维持机制研究[J]. *西北植物学报*, 2017, **37**(4): 782-789.
ZHANG M, LI T T, ZHANG Q D, *et al.* Study on the Spatial Distribution Patterns and Maintaining Mechanisms of Dominant Trees in Taiyue Mountain, Shanxi [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, **37**(4): 782-789.
- [3] 周 哲,郭垚鑫,易俊杰,等. 太白山攀援植物物种丰富度及其

沿海拔梯度的分布格局[J]. *西北林学院学报*, 2020, **35**(6): 60-65.

ZHOU Z, GUO Y X, YI J J, *et al.* Species richness and its distribution pattern along altitudinal gradient of climbing plants in Taibai Mountain [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2020, **35**(6): 60-65.

- [4] 倪东萍,邓洪平,顾 梨,等. 重庆大巴山国家级自然保护区森林植物多样性垂直格局[J]. *西北植物学报*, 2018, **38**(6): 1 171-1 178.

NI D P, DENG H P, GU L, *et al.* Altitudinal Pattern of Vas-

- cular Plant Species Diversity of the Dabashan National Nature Reserve in Chongqing [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, **38**(6): 1 171-1 178.
- [5] 向前胜,张登山,孙奎,等. 高寒地区不同海拔梯度西北小檗生境土壤微生物群落结构及多样性分析[J]. 西北植物学报, 2021, **41**(6): 1 036-1 050.
- XIANG Q S, ZHANG D S, SUN K, *et al.* Analysis of soil microbial community structure and diversity in different elevation gradients of Amur Berberis in Alpine region [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(6): 1 036-1 050.
- [6] 张静,陈志林,侯晓巍,等. 三江源区祁连圆柏群落物种多样性沿海拔梯度的变化格局[J]. 西北植物学报, 2020, **40**(10): 1 759-1 767.
- ZHANG J, CHEN Z L, HOU X W, *et al.* Patterns of species diversity of *Cyperus chinensis* community along altitudinal gradients in the Headwaters of three rivers, China [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, **40**(10): 1 759-1 767.
- [7] 池秀莲,唐志尧. 面积、温度及分布区限制对物种丰富度海拔格局的影响:以秦岭太白山为例[J]. 植物生态学报, 2011, **35**(4): 362-370.
- CHI X L, TANG Z Y. Effects of area, temperature and distribution restriction on altitude pattern of species richness: a case study of Taibai Mountain in Qinling Mountains [J]. *Journal of plant ecology*, 2011, **35**(4): 362-370.
- [8] 贺金生,陈伟烈. 陆地植物群落物种多样性的梯度变化特征[J]. 生态学报, 1997, **17**(1): 93-101.
- HE J S, CHEN W L. Gradient variation characteristics of species diversity of terrestrial plant communities [J]. *Journal of ecology*, 1997, **17**(1): 93-101.
- [9] 岳明,张林静,党高弟,等. 佛坪自然保护区植物群落物种多样性与海拔梯度的关系[J]. 地理科学, 2002, **22**(3): 349-354.
- YUE M, ZHANG L J, DANG G D, *et al.* The relationship between plant community species diversity and altitude gradient in Foping Nature Reserve [J]. *Geography*, 2002, **22**(3): 349-354.
- [10] ITOW S. Species turnover and diversity patterns along an elevation broad-leaved forest coenocline [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1991, **2**: 477-484.
- [11] 刘攀峰,杨瑞,安明态,等. 贵州茂兰喀斯特森林植被演替序列的数量分析[J]. 中国岩溶, 2008, **27**(4): 329-334.
- LIU P F, YANG R, AN M T, *et al.* Quantitative analysis of succession sequence of Karst Forest Vegetation in Maolan, Guizhou [J]. *Karst in China*, 2008, **27**(4): 329-334.
- [12] ZHANG Z H, HU G, ZHU J D, *et al.* Aggregated spatial distributions of species in a subtropical karst forest, southwestern China [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2013, (2): 131-140.
- [13] ZHANG Z H, HU G, ZHU J D, *et al.* Spatial patterns and interspecific associations of dominant tree species in two old-growth karst forests, SW China [J]. *Ecological Research*, 2010, **25**(6): 1 151-1 160.
- [14] ZHANG Z H, HU G, ZHU J D, *et al.* Stand structure, woody species richness and composition of subtropical karst forests in Maolan, south-west China [J]. *Journal of tropical forest science*, 2012, **24**(4): 498-506.
- [15] 龙翠玲. 茂兰喀斯特森林林隙大小对树种更新的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2008, (2): 34-38.
- LONG C L. Effects of gap size on tree species regeneration in Maolan Karst forest [J]. *Journal of Nanjing Forestry University* (Natural Science Edition), 2008, (2): 34-38.
- [16] 秦随涛,龙翠玲,吴邦利. 地形部位对贵州茂兰喀斯特森林群落结构及物种多样性的影响[J]. 北京林业大学学报, 2018, **40**(7): 18-26.
- QIN S T, LONG C L, WU B L. Effects of topographic sites on the community structure and species diversity of karst forest in Maolan, Guizhou Province of southwestern China [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2018, **40**(7): 18-26.
- [17] 覃弦,龙翠玲. 茂兰喀斯特森林不同演替阶段优势乔木种群结构与分布格局[J]. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2016, **34**(6): 33-38.
- QIN X, LONG C L. Analysis on structure and distribution pattern of dominant arbor population at different succession stages of karst forest in Maolan natural reserve [J]. *Journal of Guizhou Normal University* (Natural Sciences Edition), 2016, **34**(6): 33-38.
- [18] 刘映良,薛建辉. 贵州茂兰退化喀斯特森林群落数量特征[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2005, **29**(3): 23-27.
- LIU Y L, XUE J H. Quantitative Properties of Degraded Karst Forest Communities in Maolan Mountain Area of Guizhou [J]. *Journal of Nanjing Forestry University* (Natural Science Edition), 2005, **29**(3): 23-27.
- [19] TILMAN D, HADDI AE. Drought and biodiversity in grasslands [J]. *Oecologia*, 1992, **89**(2): 257-264.
- [20] 吴彦,刘庆,乔永康,等. 亚高山针叶林不同恢复阶段群落物种多样性变化及其对土壤理化性质的影响[J]. 植物生态学报, 2001, **25**(6): 648-655.
- WU Y, LIU Q, QIAO Y K, *et al.* Species diversity changes of subalpine coniferous forest communities at different restoration stages and their effects on soil physical and chemical properties [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2001, **25**(6): 648-655.
- [21] 郑鸾,龙翠玲. 茂兰喀斯特森林不同地形植物多样性与土壤理化特征研究[J]. 广西植物, 2020, **40**(6): 792-801.
- ZHENG L, LONG C L. Plant diversity and soil physico-chemical characteristics in different topography of Maolan

- Karst forest [J]. *Guihaia*, 2020, **40**(6): 792-801.
- [22] 盛茂银,熊康宁,崔高仰,等. 贵州喀斯特石漠化地区植物多样性与土壤理化性质[J]. 生态学报,2015,**35**(2): 434-448. SHENG M Y, XIONG K N, CUI G Y, *et al.* Plant diversity and soil physical and chemical properties in karst rocky desertification area of Guizhou [J]. *Journal of Ecology*, 2015, **35**(2): 434-448.
- [23] 喻阳华,钟欣平,郑 维,等. 喀斯特森林不同演替阶段植物群落物种多样性、功能性状、化学计量及其关联[J]. 生态学报,2021,**41**(6): 2 408-2 417. YU Y H, ZHONG X P, ZHANG W, *et al.* Species diversity, functional traits, stoichiometry and their associations of plant communities in different succession stages of karst forest [J]. *Journal of ecology*, 2021, **41**(6): 2 408-2 417.
- [24] 杨廷丽,安明态,张广奇,等. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林木本植物幼苗组成及其年际动态[J]. 北京林业大学学报,2022,**44**(4): 24-35. YANG T L, AN M T, ZHANG G Q, *et al.* Seedling composition and its interannual dynamics of woody plants in karst evergreen deciduous broadleaved mixed forest [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2022, **44**(4): 24-35.
- [25] ZHANG Z H, HU G, NI J. Effects of topographical and edaphic factors on the distribution of plant communities in two Subtropical Karst Forests, Southwestern China [J]. *Journal of Mountain Science*, 2013, **10**(1): 95-104.
- [26] 彭晚霞,宋同清,曾馥平,等. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林植被的空间异质性[J]. 西北植物学报,2011,**31**(4): 815-822. PENG W X, SONG T Q, ZENG F P, *et al.* Spatial heterogeneity of vegetation in Karst mixed forest of evergreen and deciduous broadleaf [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2011, **31**(4): 815-822.
- [27] 袁 泉,曹嘉瑜,刘建峰,等. 生长型分类方案不同导致森林生态系统植物功能性状的统计偏差[J]. 生态学报,2021,**41**(3): 1 106-1 115. YUAN Q, CAO J Y, LIU J F, *et al.* Statistical deviation of plant functional traits due to different classification schemes of growth types in forest ecosystems [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(3): 1 106-1 115.
- [28] 中国植被编辑委员会. 中国植被[M]. 北京:科学出版社,1980. China Vegetation Editorial Board. China Vegetation[M]. Beijing: Science Press, 1980.
- [29] 祝 燕,赵谷风,张丽文,等. 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地——群落组成与结构[J]. 植物生态学报,2008, **32**(2): 262-273. ZHU Y, ZHAO G F, ZHANG L W, *et al.* Community composition and structure of gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest east China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2008, **32**(2): 262-273.
- [30] 马克平,黄建辉. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究[J]. 生态学报,1995,**18**(3): 268-277. MA K P, HUANG J H. Study on plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1995, **18**(3): 268-277.
- [31] 侯满福,沈庆庚,覃海宁. 贵州茂兰喀斯特原生性森林群落物种多样性特征[J]. 广西师范大学学报(自然科学版),2011, **29**(1): 60-65. HOU M F, SHEN Q G, QIN H N. Species diversity characteristics of karst primary forest communities in Maolan, Guizhou [J]. *Journal of Guangxi Normal University (Natural Science Edition)*, 2011, **29**(1): 60-65.
- [32] 苏宗明,赵天林,黄庆昌. 弄岗自然保护区植被调查报告[J]. 广西植物,1988,(S1): 185-212. SU Z M, ZHAO T L, HUANG Q C. Vegetation investigation in Nonggang Nature Reserve [J]. *Guihaia*, 1988, (S1): 185-212.
- [33] 张忠华,胡 刚,倪 健,等. 茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林树种的空间分布格局及其分形特征[J]. 生态学报,2015, **35**(24): 8 221-8 230. ZHANG Z H, HU G, NI J, *et al.* Spatial distribution patterns and their fractal properties for trees in a subtropical mixed evergreen-deciduous broad-leaved karstforest in Maolan, southwestern China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(24): 8 221-8 230.
- [34] 吴求生,龙 健,李 娟,等. 茂兰喀斯特森林小生境类型对土壤微生物群落组成的影响. 生态学报,2019, **39**(3): 1 009-1 018. WU Q S, LONG J, LI J, *et al.* Effects of different microhabitat types on soil microbial community composition in the Maolan Karst Forest in Southwest China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(3): 1 009-1 018.
- [35] NAMGAIL T, RAWAT G S, MISSHRA C, *et al.* Biomass and diversity of dry alpine plant communities along altitudinal gradients in the Himalayas [J]. *Journal of Plant Research*, 2012, **125**(1): 93-101.
- [36] NAGY L, GRABHERR G, KÖRNER C. Alpine biodiversity in space and time: a synthesis [J]. *Ecological Studies*, 2003, 167: 453-464.
- [37] 吴 昊. 秦岭松栎林群落物种丰富度特征及其环境解释[J]. 生态环境学报,2017,**26**(6): 931-938. WU H. Species richness characteristics and environmental interpretation of pine-oak forest community in Qinling Mountains [J]. *Journal of Ecological Environment*, 2017, **26**(6): 931-938.
- [38] 苏 樑,杜 虎,王 华,等. 喀斯特峰丛洼地不同植被恢复阶段优势种根系构型特征[J]. 西北植物学报,2018,**38**(1): 150-157.

- SU L, DU H, WANG H, *et al.* Root architecture characteristics of dominant species in various vegetation restoration processes in Karst peak-cluster depression [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, **38**(1): 150-157.
- [39] PERRIN J, JEANNIN P Y, ZWAHLEN F. Epikarst storage in a karst aquifer: a conceptual model based on isotopic data, Milandre test site, Switzerland [J]. *Journal of Hydrology*, 2003, **279**(1/4): 106-124.
- [40] ROSE K L, GRAHAM R C, PARKER D R. Water source utilization by *Pinus jeffreyi* and *Arctostaphylos patula* on thin soils over bedrock [J]. *Oecologia*, 2003, **134**(1): 46-54.
- [41] 李红林, 璐 贡, 朱美玲, 等. 塔里木盆地北缘绿洲土壤化学计量特征[J]. 土壤学报, 2015, **52**(6): 1 345-1 355.
- LI H L, LU G, ZHU M L, *et al.* Soil stoichiometry in oasis of northern Tarim Basin [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2015, **52**(6): 1 345-1 355.
- [42] 曾冬萍, 蒋利玲, 曾从盛, 等. 生态化学计量学特征及其应用研究进展[J]. 生态学报, 2013, **33**(18): 5 484-5 492.
- ZENG D P, JIANG L L, ZENG C S, *et al.* Ecological stoichiometry and its application [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(18): 5 484-5 492.
- [43] YUE K, FORNARA D A, YANG W, *et al.* Effects of three global change drivers on terrestrial C : N : P stoichiometry: a global synthesis [J]. *Global Change Biology*, 2017, **23**(6): 2 450-2 463.
- [44] LI Y, WU J, LIU S, *et al.* Is the C : N : P stoichiometry in soil and soil microbial biomass related to the landscape and land use in southern subtropical China? [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2012, **26**(4).
- [45] 王 聪, 和武宇恒, 翟淑涵, 等. 周山森林公园土壤及土壤微生物碳、氮、磷生态化学计量关系[J]. 陕西林业科技, 2020, **48**(3): 1-6.
- WANG C, HE-WU Y H, ZHAI S H, *et al.* The ecological stoichiometry of soil microbial carbon, nitrogen and phosphorus in Zhoushan Forest Park [J]. *Shanxi Forestry Science and Technology*, 2020, **48**(3): 1-6.
- [46] 杨再梅, 谭 伟, 戚玉娇, 等. 茂兰喀斯特常绿落叶阔叶林土壤养分空间分布特征[J]. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2021, **50**(3): 404-412.
- YANG Z M, TAN W, QI Y J, *et al.* Spatial distribution characteristics of soil nutrients in Maolan Karst evergreen and deciduous broad-leaved forest [J]. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 2021, **50**(3): 404-412.
- [47] 刘立斌, 钟巧连, 倪 健, 等. 贵州高原型喀斯特次生林 C、N、P 生态化学计量特征与储量[J]. 生态学报, 2019, **39**(22): 8 606-8 614.
- LIU L B, ZHANG Q L, NI J. Ecological stoichiometry characteristics and reserves of C, N, P in Karst secondary forest of Guizhou plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(22): 8 606-8 614.
- [48] 王 华, 陈 莉, 宋 敏, 等. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林土壤磷钾养分空间异质性[J]. 生态学报, 2017, **37**(24): 8 285-8 293.
- WANG H, CHEN L, SONG M, *et al.* The spatial heterogeneity of soil phosphorus and potassium nutrients in karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest [J]. *Ecology*, 2017, **37**(24): 8 285-8 293.
- [49] 许森平, 任成杰, 张 伟, 等. 土壤微生物生物量碳氮磷与土壤酶化学计量对气候变化的响应机制[J]. 应用生态学报, 2018, **29**(7): 2 445-2 454.
- XU M P, REN C J, ZHANG W, *et al.* Responses of soil microbial biomass C, N, P and soil enzyme stoichiometry to climate change [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(7): 2 445-2 454.
- [50] 王兴富, 黄先飞, 胡继伟, 等. 喀斯特石漠化过程中小生境及岩性的演替对土壤有机碳的影响[J]. 水土保持学报, 2020, **34**(4): 295-303.
- WANG X F, HUANG X F, HU J W, *et al.* Effects of niche and lithologic succession on soil organic carbon during karst rocky desertification [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2020, **34**(4): 295-303.
- [51] 田立新, 吴初平, 杨少宗, 等. 浙江杭州午潮山亚热带常绿阔叶林群落结构和物种组成[J]. 应用生态学报, 2020, **31**(6): 1 909-1 915.
- TIAN L X, WU C P, YANG S Z, *et al.* Community structure and species composition of subtropical evergreen broad-leaved forest in Wuchao Mountain, Hangzhou City, Zhejiang Province [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2020, **31**(6): 1 909-1 915.

(编辑:潘新社)