

环境因子及群落动态对植物物种多样性影响研究进展

王心茹, 邢亚娟*

黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 黑龙江 哈尔滨

收稿日期: 2021年10月17日; 录用日期: 2021年11月19日; 发布日期: 2021年11月26日

摘要

物种多样性是目前生态学研究的热点问题之一, 其形成与发展离不开环境因子和群落的自然演替。自第二次工业革命以来, 人类活动愈加复杂, 相应的人为干扰给物种多样性带来了巨大的影响。为深入了解环境因子及群落动态对物种多样性的影响, 本文综述了国内外近年来相关的研究成果, 详细分析了水平梯度(纬度)、垂直梯度(海拔)、土壤因子(土壤厚度、土壤养分、土壤pH值等)、地形因子(坡度、坡位、坡向)、演替和干扰等对物种多样的影响。在今后的研究中, 要注重长期定点研究, 为科学评估物种多样性发生和维持机制提供相应参考数据。

关键词

物种多样性, 环境因子, 群落动态, 干扰, 自然演替

Research Progress on the Effects of Environmental Factors and Community Dynamics on Plant Species Diversity

Xinru Wang, Yajuan Xing*

College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang

Received: Oct. 17th, 2021; accepted: Nov. 19th, 2021; published: Nov. 26th, 2021

Abstract

Species diversity is one of the hot issues in ecological research. Its formation and development cannot be separated from environmental factors and natural succession of communities. Since the

*通讯作者。

Second Industrial Revolution, human activities have become more complex, and the corresponding human disturbances have had a huge impact on species diversity. For understanding the environment factor and dynamic effects on species diversity, community related research results at home and abroad in recent years was reviewed in this paper, a detailed analysis of the horizontal gradient (latitude), vertical gradient (altitude), soil factors (soil thickness, soil nutrient, soil pH, etc.), terrain factors (slope, slope position and slope direction), succession and interference effects on species diversity. In the future, long-term fixed-point studies should be paid attention to provide relevant reference data for scientific evaluation of the mechanism of species diversity occurrence and maintenance.

Keywords

Species Diversity, Environmental Factors, Community Dynamic, Interference, Natural Succession

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

随着人类活动的加剧,大量原始森林遭到破坏,处于演替过程中,由此引发了一系列次生环境问题[1][2]。导致物种灭绝的速度不断加快,生物多样性受到严重威胁[3][4]。生物多样性是由遗传多样性,物种多样性,生态系统多样性组成。而物种多样性是生物多样性的核心,是地区生物多样性的简单度量和一个群落结构和功能的复杂性的衡量指标[5]。因此,近几年来,物种多样性的研究成为国内外科学和政治关注的热点问题之一[6]。国外主要就多样性与生产力的关系以及多样性内物种共存、协同进化和群落内异质性进行研究,并在此基础上形成一系列的假说。而我国在多样性的研究起步较晚,大多是从生物因子的角度出发,探索物种多样性受生产力的影响和种间各种关系的影响,以及它们之间的相互关系。对于环境因子和群落演替方面的研究还不是很完善。

物种多样性的格局主要由水和养分可利用性、地形、气候、干扰和生物相互作用[7]、景观异质性[8]等来决定,将其统称为内外两个原因。内因是生态学特性之间的差异;外因则是生境的异质性[9]。生境是由各种环境因子综合作用的结果[9][10]。因此,环境因子对物种多样性具有重要影响。环境因子又可分为气候因子(光照、温度、水分)[11]、土壤因子(有机质积累、pH值、N含量及P含量等)[12]和地形因子(海拔、坡位、坡向、坡度等)[13]。各因子之间的关系错综复杂,相互作用[14]。有学者认为海拔和纬度作为环境影响因子,尺度过大,两者对物种多样性的影响,追根溯源是气候等因子综合作用的影响[15]。因此对于单独研究海拔和纬度对物种多样性的影响具有重要意义。

生境异质性会因植物群落受到干扰而改变,从而影响物种多样性[16]。因此,干扰被认为是调节物种多样性的主要因子。干扰分为自然干扰和人为干扰,常见的一些干扰如火灾、洪水、风等自然干扰;森林采伐、放牧、湿地排水等人为干扰[17]。而演替也被认为是一种时间范围上的自然干扰形式,植物群落演替的过程就是植物群落不断发生变化、群落环境生化的过程[18]。物种多样性在受到不同的干扰会表现出不同的情况,相同情况而不同程度的干扰也会出现不同的状况[18][19]。尚未得到统一,因此对其的研究具有重要意义。

本文在前人的基础上,系统的梳理环境因子及群落动态(干扰和演替)对于物种多样性的影响,主要从

纬度、海拔、土壤因子、地形因子、演替和干扰的角度, 深入探讨两者之间的关系, 并对当前研究中可能存在的问题进行分析讨论, 以期为以后的研究提供基础。

2. 环境因子对于植物物种多样性的影响

2.1. 水平梯度对植物物种多样性的影响

在水平梯度上, 纬度较之经度对物种多样性的影响更大[20]。贺金生等[21]对陆地植物物种多样性的研究表明: 随着纬度的增加, 植物物种多样性逐渐降低。这一规律得到国内外众多学者研究证明, 得出“纬度梯度假说”: 从地球两极向赤道靠拢, 植物物种多样性逐渐升高, 在赤道时, 物种丰富度达到最高[22]。对于这一原因的解释, 其一是随着纬度的上升, 温度和湿度逐渐降低, 一些耐受度低的植物不适应生境条件退出群落, 或者是竞争力过大, 无法适应下被淘汰[23] [24]。其二是赤道地区比其他地区拥有更大的地理区域所致[25] [26]。Gary 等[27]对热带与温带森林群落物种多样性研究也证明热带地区的物种形成速度更快, 多样性更高。这一现象与上述结论一致, 遵循纬度梯度假说。

但是也有研究发现随着纬度的增加, 物种多样性呈现正相关的关系或不明显关系。长江上游滇西北地区裸子植物物种多样性随着纬度由南向北呈递增的趋势, 在经度上未呈现出明显变化[28]。中亚热带常绿阔叶林北部也呈现出比南部物种多样性高[29]。究其原因可能因为该区域受到人为干扰, 植物群落处于次级演替阶段, 物种多样性呈递增情况。另外, 位于过渡带的贵州茂兰、广西三十六弄——陇均和弄岗 3 个喀斯特森林在纬度相差不大的情况下, 无论纬度是递增或递减, 物种 α 多样性始终呈现出变化不显著的规律[30], 其原因可能是因为该区域处于过渡带, 交叉区域植物种类繁多, 会增加物种多样性, 从而削弱纬度对物种多样性的影响; 而 β 多样性则随纬度差异的减少而减少[30]。李林等[31]对亚热带物种多样性研究也证实了纬度对于物种 β 多样性也有一定的影响, 纬度差异越大, 群落多样性越大。

综上所述, 一般情况下, 物种多样性会随着纬度的升高而降低。但是, 在纬度增加悬殊小的地区, 会受到当地的气候、土壤、海拔等因素的影响, 削弱纬度对物种多样性的影响; 区域内降水条件、热量状况的配合可能更有利于某一些草甸植物的生长, 从而形成优势树种, 影响物种多样性; 或者是人为干扰因素使得纬度梯度的影响不明显, 物种多样性表现出正相关的关系或者无明显变化情况。因此, 纬度对物种多样性的影响不是单一化的因素, 综合其他因素的影响。

2.2. 垂直梯度对植物物种多样性的影响

在垂直梯度上, 水分、热量和海拔等环境因子会导致环境异质性, 从而影响物种多样性的变化[32]。而海拔的变化又可以直接影响水分和热量, 因此, 海拔是一个影响物种多样性的综合因子[33]。海拔对物种多样性的研究已经成为经典的生态学课题, 但是至今众说纷纭, 一直没有得到统一的结论[34]。对于国内外研究进行综述, 发现两者关系最普遍的一种结果是随着海拔的升高而呈下降趋势[35]。唐志尧等[36]对我国秦岭山脉进行物种多样性研究, 发现木本植物与海拔呈现负相关的关系, 而在群落层次中, 物种丰富度随海拔的升高, 灌木层 > 乔木层。究其根本是由于当地年均气温随着海拔升高而不断下降, 温度越低, 植物耐受性承受的越大, 不适应的植物无法生存, 导致多样性降低。Unger 等[37]对厄瓜多尔东北部低地到山地森林的研究发现海拔越高, P 的含量越低, N 的含量越高, 植物对于营养物质的需求量越低, 反映了生产力的降低, 物种多样性降低。而相对应的有效氮与有效磷的比率大幅下降。Claudine 等[38]、岳明等[39]研究与上述结论一致。

此外, 还有大量文献研究表示物种多样性和海拔之间的驼峰关系, 单峰分布格局或者双峰分布格局。俗称“中间高度膨胀理论”: 物种多样性在中海拔地区最高, 两端最低。蕨类植物从 1000 m 到 1500 m 是随着海拔增加呈现正相关关系, 但是随着能量的增加, 导致水分的过度损失, 蕨类植物的多

多样性开始减少, 最终呈现出驼峰形式[34]。挪威医学博士[40]在马来西亚山区研究表示海拔最低地区多样性较低, 且随着海拔增加而出现递增趋势, 在海拔 1400~2000 米出现显著的一个峰值, 然后开始出现递减趋势, 到达海拔的顶部时, 峰值可达 700 米左右[34]。单峰模式已经成为一种常态[41]。但在极少数小空间, 尺度很大时, 可能会因为不同生物群落包含多个重叠, 而出现双峰或多峰模式。如吴裕鹏等[42]对海南尖峰岭研究表明, 原始林因其当地光照、温度等其他群落结构影响, 物种多样性呈现双峰模式。

也有少数研究结论不同于上述两者情况。物种多样性与海拔呈现正相关或无相关性。Aiba 等对婆罗洲基纳巴卢山研究发现物种多样性呈现出正相关关系, 因其当地特殊的地理环境, 超碱性基质上的树种多样性通常比非超碱性基质上的更低, 海拔越高, 碱性越低[43]。奥赫勒米勒和威尔逊在新西兰的一项研究中, 发现草本物种丰富度和海拔之间没有关系[44]。

综上所述, 一般情况下随着海拔的升高, 温度越来越低, 土壤中营养物质降低, 导致物种多样性降低。但是, 不同种类的植物对于温度和养分的需求不同, 大多数植物可能达到某一海拔峰值的时候, 进入舒适区, 使得物种多样性达到最高。而在一些特殊地理环境下, 其特殊性会直接影响物种多样性, 从而削弱海拔对其的影响。

2.3. 土壤因子对植物物种多样性的影响

土壤是植物赖以生存的重要条件之一, 土壤的理化性质会影响植物群落的发生、发育并作用于植物群落的演替, 同时土壤环境异质性还会引起物种多样性的变化[10]。因此, 土壤因子也是物种多样性的重要影响因素。

2.3.1. 土壤厚度对植物物种多样性的影响

不同的土壤厚度对植物的生长发育有所不同, 植物根系在深土中觅食, 越深的土壤层具有更潜在植物根系, 从而得到更丰富的物种群落。并且深土中具有充足的水分和养分, 有利于深根性植物生长; 浅土中, 厚度受到限制, 水肥不充分, 植物生长受限, 种间竞争力下降, 植物生产力降低[45] [46]。Mathew 等[45]对北美高草原土壤厚度研究发现, 物种多样性与土壤深度呈现正相关的关系, 这是因为土壤深度的增加, 土壤中的水分和养分的总量增加, 地上竞争和竞争排斥增加, 支持更多的植物生物量, 杂类植物比草类植物更依赖于从深土中吸取水分。高土壤湿度时, 土壤资源更加的丰富, 草类植物在土壤表层即可获得大部分水分, 物种间对于土壤资源竞争变得不那么重要; 相对应增加了浅土的不稳定性, 优势草竞争的能力下降。土壤深度的增加, 物种丰富度增加, 均匀度减少, 导致植物多样性无显著变化[47]。李周等[46]对我国喀斯特地貌土壤厚度对物种多样性研究与上述结论一致, 无显著变化。

2.3.2. 土壤养分对植物物种多样性的影响

土壤养分与物种多样性总体呈现负相关的关系, 主要是因为土壤中的 P、N、等是植物生长发育不可或缺的元素[10]。李晓娜等[48]对北京延庆区荒滩地的研究发现, 随着氮含量的增加, 物种多样性呈现正相关的关系; 而磷含量对其的影响恰恰相反, 随着磷的增加, 物种多样性逐渐降低。原因可能是当地土壤的退化, 氮素成为引起该区域演替的关键因素, 而有效磷的供给可能要小于凋落物的矿化。在不限制氮的情况下, 磷的有效性会限制植物的生长, 导致物种丰富度的下降[49]。除此之外, Franco-vizcain 等[50]对加利福尼亚沙漠研究发现, 土壤中钙、镁的比例对物种多样性也具有一定的影响。

2.3.3. 土壤 pH 值对植物物种多样性的影响

土壤 pH 值决定土壤的酸碱性, 同时 pH 值也是影响植物群落演替的主要因子[10]。土壤 pH 值增加,

物种丰富度增加; pH 值在 7~8 之后物种丰富度开始出现下降趋势。其原因可能是过碱时, 土壤中有大量植物无法吸收的重金属元素, 必然会导致植物的生长发育受到限制[51]。中欧植物区系中存在大量喜钙物种, 因此最酸性土壤的物种多样性低于最碱性[10]。Partel 等[52]对高酸、高碱土壤的温带地区研究表明, 酸性土壤的当地植物群落低于碱性土壤。但是在这种环境下, 若是存在富含矿物质的泉水, 一定程度上会降低物种丰富度, 从而认为矿物质对植物的生长发育是存在负反馈效应[10]。除此之外, 还有一些研究表明, 物种多样性随着酸碱度的增加而降低或者呈现出不显著关系, 大多数情况下是因为受到人为干扰, 影响植物生产力以及种间竞争[51]。

2.3.4. 其他土壤因子对植物物种多样性的影响

在干旱和贫瘠环境下, 土壤的含水量对物种多样性有一定的作用。众所周知, 沙漠化会抑制林下植物和附生植物的物种多样性, 阔叶林随着含水量的增加而增加, 芦苇丛随着含水量的增加而降低, 而沼泽地的物种多样性与含水量呈现驼峰的关系[49]。土壤酶活性对缙云山物种多样性研究发现, 随着土壤酶活性的增加, 物种多样性呈现正相关的关系, 而在亚热带植物群落演替中, 乔木层 > 草本层 > 灌木层[53]。除此之外, 土壤中的菌根对物种多样性也有一定的影响[49]。

2.4. 地形因子对植物物种多样性的影响

地形因子一般分为坡度、坡向和坡位, 也有些分类是将海拔和纬度也归为地形因子中的一种。在其他环境因子不变的情况下, 地形因子对物种多样性起着决定性的作用[13]。

2.4.1. 坡度对植物物种多样性影响

在自然情况下, 坡度主要影响太阳折射角, 导致环境异质性。坡度越缓, 土壤含土量越多, 更有利于植物的生长, 从而影响物种多样性[54]。坡度也会受到海拔的影响, 在亚热带山地地区, 海拔在 1300~1700 米之间, 坡度会达到一个峰值, 土壤水分的变化使得植物的格局发生很大的变化[10]。Bazyar 等[54]对扎格罗斯北部研究发现, 当北部海拔到达 1400~1800 米时, 坡度为 30°, 物种多样性达到最高。当坡度越缓时, 物种生存面积越大, 优势种越突出, 物种丰富度越大[13]。伊朗 Nowshahr 和东部 Hyrcanian 森林的植物物种多样性随坡度的增加而增加[54]。而苏志尧等对粤北山地森林研究得出与上述不同的结论, 坡度对蕨类、木质藤本和草本植物均无显著影响[55]。

2.4.2. 坡向对植物物种多样性的影响

坡向主要在自然情况下影响太阳辐射的强度, 引起水热的差异, 从而影响到物种多样性。Olivero 等[56]对俄亥俄州的研究发现, 从北到南, 物种的组成更具丰富, 物种多样性呈现增加趋势。而苔藓植物的研究与上述结果有所差异, 在山坡西南方向物种多样性高于东北方向。其原因可能是苔藓植物更耐阴, 更喜湿, 西南方向光照辐射程度高于东北, 水分、养分更适乔、灌木的生长, 给苔藓植物营造了更湿的林下环境, 因此更适合其生长。温佩颖等[57]对阔叶红松林在坡向作用下对物种多样性研究发现, 乔木在阴坡向阳坡的递进中, 物种多样性呈现递减的趋势。生长在阴坡的灌木, 受到光照弱、湿度大, 但因灌木长期处于乔木的林下部分, 习惯阴坡的环境, 故其物种多样性高于平地[13]。

2.4.3. 坡位对植物物种多样性的影响

坡位主要会影响土壤含水量的变化, 导致环境异质性, 不同的坡位物种多样性有所不同。在上坡和山顶地段, 阳光充足, 多为喜阳植物生长, 山底和下坡地段, 与其相反, 大多生长耐阴性植物[13]。植物根系对土壤具有根系作用, 植物根系的土拱, 为上坡的土壤做支撑, 使边坡更加稳定; 下坡的植物可以更好地加固斜坡, 并且因为坡度的原因, 水分沉积在下坡, 使得下坡的物种多样性更大[58]。

3. 群落动态对于植物物种多样性的影响

3.1. 演替对植物物种多样性的影响

演替会影响群落的物种结构, 造成环境的异质性, 进而影响物种多样性[9]。早期大多数对于演替研究是关于演替和环境因子之间的相互关系, 而在十九世纪五十年代左右, 对于演替与物种多样性的研究得到了涉及[18]。Mac Arthur 和 Elton 提出了“稳定性假说”, 即群落物种多样性越丰富, 群落越稳定[24]。当群落演替达到顶级群落时, 群落越稳定, 故而随着群落的演替, 物种多样性越高[59]。北京东灵山物种多样性测度研究发现, 随着群落演替的进行, 物种多样性越来越丰富, 并逐渐趋于稳定; 垂直结构上, 草本层 > 灌木层 > 乔木层[60]。Bazzaz 等[61]对 Illinois 研究与“稳定性假说”一致。

近几年, 有大量的研究发现演替对物种多样性的影响与上述结论不同。他们认为物种多样性随着演替的进行呈现出单峰的模式, 在演替的初期, 物种多样性随着演替的进行出现增加的趋势, 而演替到了中后期(乔灌林阶段)出现一个峰值, 随后演替进入顶级群落形式(乔灌草阶段), 群落达到最稳定状态。由于在群落竞争中, 喜阳物种逐渐消失, 优势种突出, 生态位逐渐饱和, 无法侵入新的物种, 物种多样性开始降低。而这种程度的降低是群落稳定、成熟的表现[62]。Odum 等[63]对生态演替的研究发现在演替的初、中期物种多样性增加, 随着演替的进行, 出现稳定的生态系统, 生态位饱和, 物种多样性降低。此外, 威斯康星森林生态系统的进化可以适应环境的异质性, 使得物种进行一次次演替, 周而复始的循环, 伴随着物种多样性的变化, 因此每次稳定的峰值都有所变化[64]而刘冠成等[24]对我国小兴安岭的五个自然保护区的研究发现, 随着演替的进行物种多样性先增加后降低, 演替前期草本相比于其他要更高。长白山弃地与上述情况一致却又有些不同, 随着演替物种的多样性达到顶峰后呈现下降趋势, 演替进入最后阶段时, 物种多样性又出现了一定的回升[65]。其原因可能是植物种类和环境之间的相互作用, 使得林下耐阴植物种类的增多, 物种多样性出现了回升。

3.2. 干扰对植物物种多样性的影响

美国学者 Connell [66]于 1978 年对于干扰提出了“中间干扰假说”, 该假说认为物种丰富度在中等干扰水平下达到最大化。因为发生干扰太频繁, 不耐受干扰的物种将会灭绝, 丰富度降低; 群落不受到干扰, 优势种淘汰弱竞争者, 丰富度下降[67]。

自然干扰是生态系统中无法忽视的存在, 火烧、洪水、飓风、外来物种入侵等都会对物种多样性造成一定的干扰。火是一个常见并且非常重要的自然扰动, 已被证实可以提高生产力, 减少环境异质性。Collins 等[15]对北美本土高草草原火灾燃烧和物种多样性的实验, 得出结论与“中间干扰假说”相矛盾, 火会降低物种多样性, 且火灾频率比火灾强度的影响更大。火灾强度低且频繁燃烧的地方与不经常燃烧却火灾程度较高的地方相比较, 物种多样较低, 原因是频繁的燃烧使得物种数量急剧减少, 并且燃烧了土壤上的枯枝落叶层, 变黑的土壤将直接暴露在太阳下, 水分的流失加快, 土壤肥力也会降低。洪水也是自然界中无法控制的干扰, 对于洪水的研究表明, 在中等频率的洪水下, 物种多样性是最高的; 而受到长期洪水或者较小的洪水下, 物种多样性降低, 这一现象符合中间干扰假说[68]。飓风对生态系统过程、植被和动物产生重大影响。Pascarella 等[69]对波多黎各受到飓风后物种多样性研究发现, 飓风发生后短期内物种多样性降低, 但是随后物种多样性开始增加, 飓风每毁掉 2~10 个物种就会有 1~4 个新物种的增加。原因可能是飓风连根拔起和折断树干, 间接影响林下物种。然而值得一提的是, 频繁的飓风可能会使得稀有非先锋物种灭绝[70]。外来物种的入侵会改变当地的群落结构, 严重威胁世界荒地。一般来说, 外来入侵会减少物种多样性。但是, 一些生态学家们认为随着外来物种的入侵, 生物多样性得到了改善[1]。

人类的活动对物种多样性具有一定的影响, 通过研究显示人类加剧了物种的灭亡速度, 如森林砍伐、草原放牧、湿地排水等。森林砍伐对物种多样性的影响是复杂的, 在长期砍伐的铁路伐木时期, 东部森林物种多样性仍然增多[71]。Cingolani 等[72]对阿根廷中部山地草原放牧与物种多样性研究发现, 在中度到高度的放牧情况与轻度或无放牧的情况相比, 植物与环境的关系更加契合, 会随着放牧的增加, 物种多样性降低。其原因可能是牧羊等动物对于草原的践踏和啃食, 使得草丛受到破坏, 逐渐被取代。

4. 结论

物种多样性作为生态学的热点话题之一, 环境因子及群落动态作为影响它的两大重要因素, 始终备受关注。各个环境因子之间错综复杂, 不同的环境背景下, 对某单一变量的研究都离不开其他变量的作用, 形成一种双向互动的关系。每个环境因子在特定条件下所总结出来的理论假设都不是绝对的。例如纬度的“纬度梯度假说”和海拔的“中间膨胀理论”, 虽然有着大量的研究证明, 但是可能会因为受到其他因子的影响, 削弱纬度或海拔自身的影响, 从而与理论相悖之。不仅仅是环境因子, 群落动态也出现相同的情况, 也会因为群落演替过程中, 林下植物喜阴、耐阳的变化以及外来物种入侵, 从而影响演替对其的影响; 而干扰更会因为干扰方式和程度的不同, 而情况不同。因此, 确定单一的因素对物种多样性的影响十分困难, 还需要进行长期的定位研究。

参考文献

- [1] Davies, K.W. (2011) Plant Community Diversity and Native Plant Abundance Decline with Increasing Abundance of an Exotic Annual Grass. *Oecologia*, **167**, 481-491. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1992-2>
- [2] Stuart Chapin, F., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., et al. (1998) Consequences of Changing Biodiversity. *Bioscience*, **48**, 45-52.
- [3] 葛家文. 中国生物多样性现状及保护对策[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(11): 5066-5067.
- [4] 马建章, 戎可, 程鲲. 中国生物多样性就地保护的研究与实践[J]. 生物多样性, 2012, 20(5): 551-558.
- [5] 张彩虹, 朱教君, 闫巧玲, 等. 长白山北坡原始林与次生林植物物种多样性比较及影响因素分析[J]. 东北林业大学学报, 2009, 37(11): 52-55.
- [6] 王永健, 陶建平, 彭月. 陆地植物群落物种多样性研究进展[J]. 广西植物, 2006, 26(4): 406-411.
- [7] Reitalu, T., Purschke, O., Lotten, J., et al. (2012) Responses of Grassland Species Richness to Local and Landscape Factors Depend on Spatial Scale and Habitat Specialization. *Journal of Vegetation Science*, **23**, 41-51. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01334.x>
- [8] Pausas, J.G. and Austin, M.P. (2001) Patterns of Plant Species Richness in Relation to Different Environments: An Appraisal. *Journal of Vegetation Science*, **12**, 153-166. <https://doi.org/10.2307/3236601>
- [9] 汪殿蓓, 暨淑仪, 陈飞鹏. 植物群落物种多样性研究综述[J]. 生态学杂志, 2001(4): 55-60.
- [10] 刘冠成, 黄雅曦, 王庆贵, 等. 环境因子对植物物种多样性的影响研究进展[J]. 中国农学通报, 2018, 34(13): 83-89.
- [11] MacArthur, R.H. and Connell, J.H. (1966) *The Biology of Populations*. Wiley, New York.
- [12] Wilson, J.B. and Sykes, M.T. (1988) Some Tests for Niche Limitation by Examination of Species Diversity in the Dunedin Area, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, **26**, 237-244. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1988.10410115>
- [13] 温佩颖, 金光泽. 地形对阔叶红松林物种多样性的影响[J]. 生态学报, 2019, 39(3): 945-956.
- [14] De Bello, F., Lepš, J. and Sebastià, M.T. (2006) Variations in Species and Functional Plant Diversity along Climatic and Grazing Gradients. *Ecography*, **29**, 801-810. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04683.x>
- [15] Tilman, D., Wedin, D. and Knops, J. (1996) Productivity and Sustainability Influenced by Biodiversity in Grassland Ecosystems. *Nature*, **379**, 718-720. <https://doi.org/10.1038/379718a0>
- [16] 刘志民, 赵晓英, 刘新民. 干扰与植被的关系[J]. 草业学报, 2002, 11(4): 1-9.
- [17] Connell, J. (1978) Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs: High Diversity of Trees and Corals is Main-

- tained Only in Non-Equilibrium State. *Science*, **199**, 1302-1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- [18] 毛志宏, 朱教君. 干扰对植物群落物种组成及多样性的影响[J]. 生态学报, 2006(8): 2695-2701.
- [19] Wilson, J.B., Gitay, H., Roxburgh, S.H., *et al.* (1992) Egler's Concept of Initial Floristic Composition in Succession-Ecologists Citing It Don't Agree What It Means. *Oikos*, **64**, 591-593. <https://doi.org/10.2307/3545179>
- [20] Plotkin, J.B., Potts, M.D., Yu, D.W., *et al.* (2000) Predicting Species Diversity in Tropical Forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**, 10850-10854. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.20.10850>
- [21] 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(1): 93-101.
- [22] 黄建辉, 高贤明, 马克平, 等. 地带性森林群落物种多样性的比较研究[J]. 生态学报, 1997, 17(6): 611-618.
- [23] Bergholz, K., May, F., Giladi, I., *et al.* (2017) Environmental Heterogeneity Drives Fine-Scale Species Assembly and Functional Diversity of Annual Plants in a Semi-Arid Environment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **24**, 138-146. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.01.001>
- [24] 刘冠成. 基于时空动态的小兴安岭植物物种多样性变异规律[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 黑龙江大学, 2018.
- [25] 尚文艳, 吴钢, 付晓, 等. 陆地植物群落物种多样性维持机制[J]. 应用生态学报, 2005, 16(3): 573-578.
- [26] Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., *et al.* (2010) Evolution and the Latitudinal Diversity Gradient: Speciation, Extinction and Biogeography. *Ecology Letters*, **10**, 315-331. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01020.x>
- [27] Malyshev, L., Nimis, P.L. and Bolognini, G. (1994) Essays on the Modelling of Spatial Floristic Diversity in Europe: British Isles, West Germany, and East Europe. *Flora*, **189**, 79-88. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30571-6](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30571-6)
- [28] 冯建孟, 朱有勇. 滇西北地区裸子植物多样性的地理分布格局及其与区系分化之间的关系[J]. 生态环境学报, 2010, 19(4): 830-835.
- [29] 贺金生, 陈伟烈, 李凌浩. 中国中亚热带东部常绿阔叶林主要类型的群落多样性特征[J]. 植物生态学报, 1998(4): 16-24.
- [30] 王俊丽. 西南喀斯特森林植物多样性和功能性状的纬度格局研究[D]: [硕士学位论文]. 南宁: 南宁师范大学, 2020.
- [31] 李林, 魏识广, 练琚愉, 等. 亚热带不同纬度植物群落物种多样性分布规律[J]. 生态学报, 2020, 40(4): 1249-1257.
- [32] Sheldon, K.S., Yang, S. and Tewksbury, J.J. (2011) Climate Change and Community Disassembly: Impacts of Warming on Tropical and Temperate Montane Community Structure. *Ecology Letters*, **14**, 1191-1200. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01689.x>
- [33] Wang, G., Zhou, G., Yang, L., *et al.* (2003) Distribution, Species Diversity and Life-Form Spectra of Plant Communities along an Altitudinal Gradient in the Northern Slopes of Qilianshan Mountains, Gansu, China. *Plant Ecology*, **165**, 169-181. <https://doi.org/10.1023/A:1022236115186>
- [34] Vetaas, O.R. and Bhattarai, K.R. (2003) Variation in Plant Species Richness of Different Life Forms along a Subtropical Elevation Gradient in the Himalayas, East Nepal. *Global Ecology & Biogeography*, **12**, 327-340. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00044.x>
- [35] Patterson, B.D., Stotz, D.F., Solari, S., *et al.* (2010) Contrasting Patterns of Elevational Zonation for Birds and Mammals in the Andes of Southeastern Peru. *Journal of Biogeography*, **25**, 593-607. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1998.2530593.x>
- [36] 唐志尧, 方精云, 张玲. 秦岭太白山木本植物物种多样性的梯度格局及环境解释[J]. 生物多样性, 2004, 12(1): 115-122.
- [37] Unger, M., Leuschner, C. and Homeier, J. (2010) Variability of Indices of Macronutrient Availability in Soils at Different Spatial Scales along an Elevation Transect in Tropical Moist Forests (NE Ecuador). *Plant & Soil*, **336**, 443-458. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0494-z>
- [38] Ah-Peng, C., Wilding, N., Kluge, J., *et al.* (2012) Bryophyte Diversity and Range Size Distribution along Two Altitudinal Gradients: Continent vs. Island. *Acta Oecologica*, **42**, 58-65. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.04.010>
- [39] 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.
- [40] Heaney, L.R. (2001) Small Mammal Diversity along Elevational Gradients in the Philippines: An Assessment of Patterns and Hypotheses. *Global Ecology & Biogeography*, **10**, 15-39. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00227.x>
- [41] Oommen, M.A. and Shanker, K. (2005) Elevational Species Richness Patterns Emerge from Multiple Local Mechanisms in Himalayan Woody Plants. *Ecology*, **86**, 3039-3047. <https://doi.org/10.1890/04-1837>

- [42] 吴裕鹏, 许涵, 李意德, 等. 海南尖峰岭热带林乔灌木层物种多样性沿海拔梯度分布格局[J]. 林业科学, 2013, 49(4): 16-23.
- [43] Aiba, S.I. and Kitayama, K. (1999) Structure, Composition and Species Diversity in an Altitude-Substrate Matrix of Rain Forest Tree Communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology*, **140**, 139-157. <https://doi.org/10.1023/A:1009710618040>
- [44] Ohlemüller, R. and Wilson, J.B. (2000) Vascular Plant Species Richness along Latitudinal and Altitudinal Gradients: A Contribution from New Zealand Temperate Rainforests. *Ecology Letters*, **3**, 262-266. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00151.x>
- [45] Dornbush, M.E. and Wilsey, B.J. (2010) Experimental Manipulation of Soil Depth Alters Species Richness and Co-Occurrence in Restored Tallgrass Prairie. *Journal of Ecology*, **98**, 117-125. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01605.x>
- [46] 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.
- [47] Nippert, J.B. and Knapp, A.K. (2007) Soil Water Partitioning Contributes to Species Coexistence in Tallgrass Prairie. *Oikos*, **116**, 1017-1029. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15630.x>
- [48] 李晓娜, 张微微, 赵春桥, 等. 延庆区荒滩地土壤理化性质及其对植物多样性的影响[J]. 草地学报, 2019, 27(3): 695-701.
- [49] Hejman, M., Laudisová, M.K., Schellberg, J., et al. (2007) The Rengen Grassland Experiment: Plant Species Composition after 64 Years of Fertilizer Application. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **122**, 259-266. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.12.036>
- [50] Franco Vizcaino, E. et al. (1993) Plant Species Diversity and Chemical Properties of Soils in the Central Desert of Baja California, Mexico. *Soil Science*, **155**, 406-416. <https://doi.org/10.1097/00010694-199306000-00006>
- [51] Schuster, B. and Diekmann, M. (2003) Changes in Species Density along the Soil pH Gradient-Evidence from German Plant Communities. *Folia Geobotanica*, **38**, 367-379. <https://doi.org/10.1007/BF02803245>
- [52] Pärtel, M. (2002) Local Plant Diversity Patterns and Evolutionary History at the Regional Scale. *Ecology*, **83**, 2361-2366. <https://doi.org/10.2307/3071796>
- [53] 杨万勤, 钟章成, 陶建平, 等. 缙云山森林土壤酶活性与植物多样性的关系[J]. 林业科学, 2001(4): 124-128.
- [54] Hosseinzadeh, R., Soosani, J., Alijani, V., et al. (2016) Diversity of Woody Plant Species and Their Relationship to Physiographic Factors in Central Zagros Forests (Case Study: Perc Forest, Khorramabad, Iran). *Journal of Forestry Research*, **27**, 1137-1141. <https://doi.org/10.1007/s11676-016-0243-0>
- [55] 区余端, 苏志尧, 李镇魁, 等. 地形因子对粤北山地森林不同生长型地表植物分布格局的影响[J]. 应用生态学报, 2011, 22(5): 1107-1113.
- [56] Olivero, A.M. and Hix, D.M. (1998) Influence of Aspect and Stand Age on Ground Flora of Southeastern Ohio Forest Ecosystems. *Plant Ecology*, **139**, 177-187. <https://doi.org/10.1023/A:1009758501201>
- [57] 雷波, 包维楷, 贾渝, 等. 不同坡向人工油松幼林下地表苔藓植物层片的物种多样性与结构特征[J]. 生物多样性, 2004, 12(4): 410-418.
- [58] Fan, C.C. and Lai, Y.F. (2014) Influence of the Spatial Layout of Vegetation on the Stability of Slopes. *Plant & Soil*, **377**, 83-95. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1569-9>
- [59] Tilman, D. (1999) The Ecological Consequences of Changes in Biodiversity: A Search for General Principles. *Ecology*, **80**, 1455-1474. <https://doi.org/10.2307/176540>
- [60] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 等. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 II 丰富度、均匀度和物种多样性指数[J]. 生态学报, 1995, 15(3): 268-277.
- [61] Bazzaz, F.A. (1975) Plant Species Diversity in Old-Field Successional Ecosystems in Southern Illinois. *Ecology*, **56**, 485-488. <https://doi.org/10.2307/1934981>
- [62] 檀迪, 熊康宁. 喀斯特地区植物演替过程的多样性[J]. 浙江农业科学, 2016, 57(5): 788-793.
- [63] Odum, E.P. (1969) The Strategy of Ecosystem Development. *Science*, **164**, 262-270. <https://doi.org/10.1126/science.164.3877.262>
- [64] Loucks, O.L. (1970) Evolution of Diversity, Efficiency, and Community Stability. *American Zoologist*, **10**, 17-25. <https://doi.org/10.1093/icb/10.1.17>
- [65] 高贤明, 黄建辉, 万师强, 等. 秦岭长白山弃耕地植物群落演替的生态学研究 II 演替系列的群落 α 多样性特征[J]. 生态学报, 1997(6): 57-63.

-
- [66] Connell, J.H. (1979) Intermediate-Disturbance Hypothesis. *Science*, **204**, 1344-1345. <https://doi.org/10.1126/science.204.4399.1345.a>
- [67] Collins, S.L., *et al.* (1995) Experimental Analysis of Intermediate Disturbance and Initial Floristic Composition: Decoupling Cause and Effect. *Ecology*, **76**, 486-492. <https://doi.org/10.2307/1941207>
- [68] Pollock, M.M., Naiman, R.J. and Hanley, T.A. (1998) Plant Species Richness in Riparian Wetlands—A Test of Biodiversity Theory. *Ecology*, **79**, 94-105. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0094:PSRIRW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0094:PSRIRW]2.0.CO;2)
- [69] Pascarella, J.B., Aide, T.M. and Zimmerman, J.K. (2004) Short-Term Response of Secondary Forests to Hurricane Disturbance in Puerto Rico, USA. *Forest Ecology & Management*, **199**, 379-393. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.05.041>
- [70] Imbert, D., Rousteau, A. and Labbe, P. (1998) Hurricanes and Biological Diversity in Tropical Forests—The Case of Guadeloupe. *Acta Oecologica*, **19**, 251-262.
- [71] Meier, A.J., Bratton, S.P. and Duffy, D.C. (1995) Possible Ecological Mechanisms for Loss of Vernal-Herb Diversity in Logged Eastern Deciduous Forest. *Ecological Applications*, **5**, 935-946. <https://doi.org/10.2307/2269344>
- [72] Cingolani, A.M., Cabido, M.R., Renison, D., *et al.* (2010) Combined Effects of Environment and Grazing on Vegetation Structure in Argentine Granite Grasslands. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 223-232. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02147.x>