

# 陆地植物群落物种多样性演替研究进展<sup>\*</sup>

吴 勇, 苏智先

(四川省环境科学与生物多样性保护重点实验室, 四川师范学院生物多样性研究中心, 中国四川 南充 637002)

**摘 要:** 植物群落物种多样性在不同梯度上, 其变化规律不一致. 物种多样性与纬度呈反相关关系, 与水分关系密切, 表现出不同变化规律, 与海拔主要表现为反相关关系和中间高度膨胀规律. 土壤盐度、水分、肥力对物种多样性也有影响. 在不同演替阶段物种多样性出现不同变化规律, 群落结构最复杂的演替阶段, 物种多样性最高.

**关键词:** 植物群落; 物种多样性; 演替; 进展

中图分类号: Q941 文献标识码: A 文章编号: 1007- 7847(2001)S0- 0125- 04

## Research Progress of Species Diversity in Land Plant Community

WU Yong, SU Zhi-xian

(Sichuan Provincial Key Laboratory of Environmental Science and Biodiversitcal Conservation,  
Biodiversitcal Research Center of Sichuan Teachers College, Nanchong 637002, Sichuan, China)

**Abstract:** The regular patterns of plant community species diversity are different among different gradients. The species diversity is opposite relationship with latitude. There is a close relationship between species diversity and moisture, and the patterns are different. The major patterns with altitude are opposite relationship and mid-altitude bluge. The salinity, moisture, fertility of soil can affect plant species diversity. There are different patterns in different developing stages. When the structure of plant community is the most complex, the developing stage has the highest species diversity.

**Key words:** plant community; species diversity ; evolution, ; progress

(*Life Science Research*, 2001, 5(Suppl) : 125~ 128)

生物多样性保护, 全球变化和可持续发展是当今世界关注的3大热点问题<sup>[1]</sup>. 生物多样性是指一定空间和范围内多种多样活有机体(动物、植物、微生物)有规律地结合在一起的总称<sup>[2]</sup>. 它既是生物之间以及与其生存环境之间复杂的相互关系的体现, 也是生物资源丰富多彩的标志, 同时也是对自然界生态平衡基本规律的一个简明概括. 生物多样性的研究重点在3个水平层次上, 即遗传多样性(Genetic diversity), 物种多样性(Species diversity), 生态系统多样性(Ecosystem diversity)和

景观多样性(Landscape diversity). 遗传多样性侧重于遗传基因的研究, 属于分子生物学的研究范畴, 全世界基因大约有 $1 \times 10^9$ 之多; 生态系统是一个动态系统, 边界难以确定, 而且系统内生物之间、生物与环境之间关系非常复杂, 导致生态系统多样性研究难度很大; 而物种多样性代表着物种演化的空间范围和对特定环境的生态适应, 是进化机制的最主要产物, 因而被认为是最适合研究生物多样性的生命层次<sup>[3]</sup>. 实际上生物多样性研究在这个层次上也进行得最多. 传统的估计全球物

\* 收稿日期: 2001- 04- 25; 修回日期: 2001- 09- 24

作者简介: 吴勇(1971- ), 男, 四川仁寿县人, 硕士研究生, 主要从事生物多样性保护研究, Tel: 0817- 2312567, 0817- 2196809, E-mail: scwy9@263.net.

种在 500 万种以上 (Biological diversity unit 1996), 而实际物种可能还要多得多, 目前已描述过的物种有 170 万种<sup>[3]</sup>. 但是, 由于人口急剧增加, 工业化和城市化的无节制发展, 大量物种正在灭绝. 人类活动导致的物种灭绝速度比自然灭绝速度至少大 1 000 倍<sup>[4]</sup>. 这使生态学家们忧心忡忡, 生物多样性的研究与保护也越来越受到有识之士的重视. 目前, 生物多样性较高的“热点”区域研究较多, 如热带海洋, 热带雨林等, 各种自然保护区也得到了优先研究<sup>[4-22]</sup>. 生物多样性在各种梯度上的演替研究也较多, 尤其是在水平方向和垂直方向上的演替研究最多.

## 1 生物多样性的空间格局研究

空间格局是指物种多样性在水平方向上和垂直方向上的分布规律, 水平方向上沿着东西方向和南北方向气候因子都会发生有规律的递变, 水热组合的变化产生不同的生境, 从而引起不同地带生物多样性的差异. 垂直方向上随海拔的升高, 水热组合也发生相类似的变化, 从而导致不同海拔高度出现不同物种, 生物多样性也随着海拔高度的变化而变化.

### 1.1 生物多样性格局成因研究

1.1.1 历史原因 历史久而环境稳定的区域一般而言拥有更多的物种. 如深海由于年龄古老而环境稳定, 其物种比较丰富<sup>[3]</sup>. 另外山系走向也关系重大, 如东亚的中国多东西走向山地, 而北美多南北走向山地, 在冰期到来时, 东西走向山地对南部的生物而言是天然屏障, 能起到保护伞的作用, 而北美冰川长趋南下, 大量物种因为降温而灭绝, 因而东亚物种多样性比北美高.

1.1.2 环境异质性与资源多样性 D. Tilman<sup>[3]</sup> 提出资源比假说 (resource ratio hypothesis), 认为环境中如果含有不同的资源比 (如土壤中 N 和 P 之比) 就会形成更丰富的生境, 也就会有较多的物种共存<sup>[3]</sup>. 越来越多的研究表明: 微环境异质性较高的区域, 往往物种多样性也较高.

1.1.3 岛屿与生物地理学理论 美国生态学家 R. H. MacArthur 等<sup>[3]</sup> 提出: 岛屿面积越大以及和大陆距离越近, 其物种多样性越高, 该理论目前已被广泛接受.

1.1.4 生物因素 包括生物与生物之间的相互关系, 如共生、寄生、传粉、捕食、竞争等.

## 1.2 生物多样性的水平格局研究

大多数学者认为陆地上生物多样性的水平格局与纬度呈反相关关系, 即物种丰富度从赤道向高纬度地区有规律地递减. 这种规律形成的重要因子是热量. 黄建辉、高贤明对比研究了东灵山、太白山、黄山和西双版纳乔木层、灌木层和草本层的物种多样性, 发现乔木层物种多样性完全符合这一规律, 灌木层则以亚热带最高, 而草本层则与乔木层几乎相反<sup>[3]</sup>. R. B. Primach 对比研究了热带和温带哺乳动物物种的丰富度, 结论是低纬度的哺乳动物物种远较高纬度高<sup>[2]</sup>. Rex 等还研究了海洋中物种与纬度的关系, 结果发现海洋中物种丰富度的变化规律与陆地上非常相似, Segerstrale 与 Kinne 还研究过海水盐度与物种丰富度的关系, 他们发现海水盐度高于或低于 3.5%, 物种都会减少<sup>[2]</sup>. 水平方向上的另一种变化规律是经向的, 这一规律的主导因子是水分. 如我国内蒙古自治区从东向西的自然景观依次为草原—荒漠草原—荒漠, 李博以内蒙古高原为例, 揭示了干旱、半干旱地区生物多样性随干旱程度的增加而降低的规律<sup>[3]</sup>. 贺金生、陈伟烈<sup>[23]</sup> 总结了前人的研究成果, 认为纬向生物多样性与纬度呈负相关关系, 研究实例较多, 如 Currie & Paquin 系统研究了北美树木物种多样性的纬度方向变化规律, 发现北美东部生物多样性变化规律完全符合这一规律, 而西部则由于地形等因素的影响, 变化规律不明显<sup>[24]</sup>. Gentry 利用积累的 74 个 1 000 m<sup>2</sup> 的样方 (海拔 1 000 m 以下) 数据研究了植物群落物种多样性随纬度梯度的变化规律, 从高纬度到低纬度物种多样性明显增加, 而且不同的热带森林之间的差异大于不同的温带森林之间的差异<sup>[25]</sup>. Malyshev 等也用 Currie & Paquin 的方法研究了大不列颠、西德及东欧 20°~30°E 范围内植物物种多样性的纬向变化特征, 发现物种丰富度与纬度和大于 10 °C 积温都存在线性关系<sup>[23]</sup>. 谢晋阳、陈灵芝对我国暖温带、温带、寒温带森林植物群落的物种多样性研究结果表明: 从北到南乔木层、灌木层的物种多样性指数增加, 草本层先增加后减少<sup>[23]</sup>. 黄建辉、陈灵芝对我国亚热带、温带森林群落物种多样性的研究结果也符合上述规律<sup>[23]</sup>. 贺金生、陈伟烈还总结出沿经度方向的物种多样性变化规律, 这一方向上的变化主要受水分因子的限制, 但水分多少衡量的标准不一致, 一般借助降雨量或湿度来描述. 物种多样

性与水分的关系主要有6种模式:多样性与降雨量呈明显正相关关系(新热带类型)<sup>[26]</sup>;多样性与降雨量不存在相关关系(热带亚洲森林类型)<sup>[26]</sup>;沿湿度梯度多样性呈现“中间高度膨胀”规律(如 lowland < 1 000 m 海拔)<sup>[27~28]</sup>;湿度大多样性高但相关关系不明显(沟谷地带);最干燥坡向,多样性最高(如疏林类型);不受周期性干旱和周期性水淹的中间地带,物种多样性高(如森林)。以上模式提示我们,植物群落物种多样性同水分之间的关系在不同地区是不一致的,而且不同植物群落或物种与水分的相关关系也是不一样的。Gentry A H & Dodson 的数据表明,对附生植物而言,仅降雨量就是非常好的多样性预测指标<sup>[29]</sup>,苔藓植物的物种多样性与水分条件也有密切关系<sup>[30]</sup>。

以上研究提示我们,经度方向和纬度方向的物种多样性变化规律有一定的总体趋势,但也要因地制宜,尤其是不同植物群落的变化规律更是千差万别,不能一概而论。

### 1.3 生物多样性的垂直格局研究

生物多样性的垂直格局是指生物多样性随海拔高度的变化而发生的相应变化规律。大多数人认为生物多样性与海拔呈负相关关系,因为随着海拔高度的增加水热组合越来越差,生物多样性逐渐降低。而实际上,垂直方向上的生物多样性变化规律远非如此简单。贺金生、陈伟烈<sup>[25]</sup>总结了物种多样性与海拔的关系模式总共有5种:1)负相关关系,即随着海拔的增加物种多样性降低。Kikkawa & Williams, Terborgh 研究了南美安第斯山脉鸟类种数与海拔的关系,发现鸟类种数随海拔增加而直线下降<sup>[3]</sup>,还有一个经典例子就是 Yoda 对尼泊尔喜马拉雅山维管植物多样性的研究,发现随海拔增加物种多样性也直线下降<sup>[31]</sup>。大多数山地具有这样的变化规律,这种规律正如纬向变化规律的缩影;2)“中间膨胀”规律(mid-altitude bulge),也就是在中度海拔处生物多样性最高。1975年 Whittaker & Niering 研究了美国亚利桑那 Samtacatalina 山植被种数与海拔的关系,发现植物种数随海拔高度的变化曲线为一开口向下的抛物线(物种数为纵轴,海拔高度为横轴)<sup>[3]</sup>;美国的 Siskiyou 山脉也有相似的变化规律<sup>[21]</sup>。这种变化规律的山地在全世界分布也比较广泛;3)“中间萎缩”规律,即在中度海拔处生物多样性最低。这种规律与第二个规律恰好相反,研究实例如美国落基山脉中的 Front range 山脉的东坡,为干旱大陆

性气候,生物多样性在沟谷和高山草甸过度地带较高,而在中度海拔的疏林地带最低<sup>[23]</sup>;4)正相关关系,即海拔越高,生物多样性越高。这是少见的情况,新西兰的 Red mountain 是一个研究实例<sup>[23]</sup>;5)无明显相关关系。这种情况也很少见,目前新西兰的 Dunedin 地区是唯一的研究实例<sup>[14]</sup>。另外垂直方向上植被和土壤的垂直带谱研究较多。王献溥研究了川西北高山峡谷地区垂直方向上的主要植被带<sup>[2]</sup>;蔡绪慎、黄加福、周以良、李旭光、缪世利、刘玉成、方任吉等分别研究了卧龙自然保护区、大兴安岭、四川峨眉山、重庆缙云山、南川金佛山等地的植被垂直分布规律<sup>[32]</sup>。

### 1.4 生物多样性在土壤梯度上的演替研究

土壤是植物赖以生长的自然物质基础,土壤的物理化学性质对植物的生长产生直接影响。土壤梯度可以分为3个层次,即水份梯度、肥力梯度和盐份梯度。在水份梯度上,一般在中等梯度(即干湿适度)上生物多样性最高(如森林),而干旱环境(如沙漠、荒漠)和水湿环境(如周期性被水淹的江河湖岸)的生物多样性相对较低。肥力梯度则主要指土壤中植物可吸收的 N、P、K 的含量与组合, Ashton & Gartlan 的研究表明:物种多样性与土壤中的 Mg、P、K 有明显的相关性<sup>[32]</sup>。但肥力与多样性的研究结论有些差异,一些研究认为:物种多样性峰值应出现在肥力梯度的中间位置,也有研究表明物种多样性出现在最肥沃的地方。有一点是可以肯定的:土壤肥力与物种多样性的关系很复杂,对  $\beta$  多样性而言,毫无疑问土壤肥力起着重要的影响作用<sup>[33]</sup>。不少学者认为土壤对生物多样性的影响是次要的,主要的因子还是生物地理因子或降雨量。盐度梯度的研究目前报道比较少。

### 1.5 生物多样性在群落不同演替梯度上的演替研究

群落的演替是一个动态过程,在这个过程中,群落物种和结构逐步发生变化,从而导致群落生物多样性发生变化。过去的生物多样性研究大多是研究某一群落在某一演替阶段的物种组成以及与环境因子的相互关系,很少有人对演替整个过程的生物多样性进行过跟踪研究,原因是每一个群落的演替要达到顶级群落都需要较长时间,从而要求长时期的野外跟踪调查,而且关于顶级群落的理论目前还有不一致的意见,这些因素使不同演替阶段生物多样性的比较研究难度增大。但也有人根据长期积累的数据和资料对某些地区进

行过生物多样性在演替梯度上的研究, 结果发现在演替的前期生物多样性增加, 在中后期达到一个峰值, 这时的群落并未达到顶级群落而是群落结构多样性最高的时期(如森林群落就是乔木层、灌木草本层同时具备的时期), 此时群落中喜阴物种和喜阳植物同时并存。在以后向顶级群落演替过程中喜阳物种逐渐被淘汰, 群落优势种逐渐明显, 均匀度降低, 加上优势种的他感作用, 群落物种减少, 多样性降低<sup>[28, 34, 35]</sup>。贺金生, 陈伟烈总结出演替梯度上生物多样性变化的 4 条规律:

- 1) 在群落演替早期, 随着演替进程, 生物多样性逐渐增加;
- 2) 演替过程中, 在垂直和水平微环境异质性较大时, 可能出现较高物种多样性;
- 3) 演替过程中, 由于优势种的他感作用, 局部阶段可能会出现物种多样性的降低;
- 4) 演替系列群落的优势度-多样性曲线早期是几何级数分布, 后期成为对数正态分布。

## 2 讨论

1) 样地设置 样地的选择与设置关系到最终结果和结论, 因而显得尤其关键。目前常用的种-面积曲线外推法, 理论上来讲是可行的, 但既然是抽样调查, 其理论前提是研究领域为均质性的, 这实际上是不可能的, 也就是说只要样地小于研究领域, 都存在物种漏计, 因而误差不可避免。为解决这一问题, 马克平, 刘灿然等<sup>[2]</sup>介绍过用刀切法和自助法改进多样性指数计算方法。另外, 样地选择与大小确定是否妥当, 与研究人员野外工作经验也有关系。

2) 生物多样性的测度方法众多, 不同的方法可能得出不同结论。在选择指数计算方法时应以数据丰富程度和研究领域的范围为主要依据。同时要考虑实际情况, 对某些计算方法进行改进, 如为避免计算对象的个体差异, 可用生物量、重要值等取代。

3) 生物多样性的空间格局虽然有一定规律可循, 但无论是水平方向还是垂直方向, 生境因子的渐变是不能一概而论的, 各个研究领域有自己不同于其他地区的主导因子, 因而生物多样性的渐变规律也不可能完全吻合。不同群落生物多样性在水平方向和垂直方向上的变化规律更是千差万别, 各不相同。

4) 陆地植物群落生物多样性的影响因素是多种多样的, 当然各种因子所起的作用有大有小, 但某一地域的生物多样性是各种因子综合影响的结果, 试图用某种模式概括生物多样性的演替规律是不可能的。尽管在经向、纬向和垂直方向上生物多样性的演替有一定的总体趋势, 植物群落生物多样性与环境因子、气候因子复杂的内在联系仍有待于进一步研究。

## 参考文献 (References):

- [1] 陈灵芝, 钱迎倩. 生物多样性科学前沿[J]. 生态学报, 1997, 17(6): 565- 572.
- [2] 王献溥, 刘玉凯. 生物多样性的理论与实践[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 1994.
- [3] 李博. 生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1999.
- [4] 马克平, 刘灿然. 北京东灵山地区植物群落多样性研究 III. 几种类型森林群落的种-多度关系研究[J]. 生态学报, 1997, 17(6): 573- 583.
- [5] 白永飞, 许志信. 内蒙古高原针茅草原群落 $\alpha$ 多样性研究[J]. 生物多样性, 2000, 8(4): 353- 360.
- [6] 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, 15(3): 64- 67.
- [7] 张丽霞, 张峰. 芦芽山植物群落的多样性研究[J]. 生物多样性, 2000, 8(4): 361- 369.
- [8] 贺金生, 陈伟烈. 长江三峡地区退化生态系统植物群落物种多样性特征[J]. 生态学报, 1998, 18(4): 89.
- [9] 白永飞, 李凌浩. 锡林河流域草原群落植物多样性和初级生产力沿水热梯度变化的样带研究[J]. 植物生态学报, 2000, 24(6): 667- 673.
- [10] 洪伟, 林成来. 福建建溪流域常绿阔叶防护林物种多样性特征研究[J]. 生物多样性, 1998, 7(3): 208- 213.
- [11] 岳明, 任毅. 佛坪国家级自然保护区植物群落物种多样性特征[J]. 生物多样性, 1999, 7(4): 263- 269.
- [12] 张光富. 浙江天童山灌丛群落的物种多样性及其与演替的关系[J]. 生物多样性, 2000, 8(3): 271- 276.
- [13] 王德芝, 李东义. 雾灵山自然保护区的生物多样性研究[J]. 生物多样性, 1997, 5(1): 49- 53.
- [14] 陈桂珠, 王勇军. 深圳福田红树林鸟类自然保护区生物多样性及其保护研究[J]. 生物多样性, 1997, 5(2): 104- 111.
- [15] 奚为民. 雾灵山国家自然保护区森林群落物种多样性研究[J]. 生物多样性, 1997, 5(2): 121- 125.
- [16] 乌云娜, 李政治. 锡林郭勒草原景观多样性的时间变化[J]. 植物生态学报, 2000, 24(1): 58- 63.
- [17] 陈仲新, 谢海生. 毛乌素沙地景观生态类型与灌丛生物多样性研究[J]. 生态学报, 1994, 14(4): 345- 353.
- [18] 马克平, 叶万辉. 北京东灵山地区植物群落多样性研究 X. 不同尺度群落样带的 $\beta$ 多样性[J]. 生态学报, 1997, 17(6): 626- 634.

(下转第 145 页)

- [4] WASSENEGGER M, HEIMES S, *et al.*, RNA-directed de novo methylation of genomic sequences in plants[J]. *Cell*, 1994, 76: 567– 576.
- [5] METTE M F, AUFSATZ W, *et al.* Transcriptional silencing and promoter methylation triggered by double-stranded RNA[J]. *The EMBO Journal*, 2000, 19(19): 5194– 5201.
- [6] CAROLYN N, *et al.* Introduction of a dimetic chalcone synthase gene into petunia results in reversible cosuppression or homologous genes in trans[J]. *Plant Cell*, 1990, 23: 279– 289.
- [7] LINDBO J A, DOUGHERTY W G. Untranslatable transcripts of the tobacco etch virus replication in transgenic plants and protoplasts[J]. *Virology*, 1992, 189: 725– 733.
- [8] DALMAY T, HAMILTON A, RUDD S, *et al.* An RNA dependent RNA polymerase gene in *Arabidopsis* is required for post-transcriptional gene silencing mediated by a transgene but not by a virus[J]. *Cell*, 2000, 101: 543– 553.
- [9] MOURRAIN P, *et al.* *Arabidopsis* SGS2 and SGS3 genes are required for posttranscriptional gene silencing and natural virus resistance[J]. *Cell*, 2000, 101: 533– 542.
- [10] SMARDON A, SPOERKE J M, *et al.* EGO-1 is related to RNA directed RNA polymerase and functions in germ-line development and RNA interference in *C. elegans*[J]. *Curr Biol*, 2000, 10: 169– 178.
- [11] HAMILTON A, BAULCOMBE D. A novel species of small antisense RNA in posttranscriptional gene silencing[J]. *Science*, 1999, 286: 950– 952.
- [12] ZAMORE P D, TUSCHLT, *et al.* RNAi: double-stranded RNA directs ATP dependent cleavage of mRNA at 21 to 23 nucleotide intervals[J]. *Cell*, 2000, 101: 25– 33.
- [13] BASS B. Double-stranded RNA as a template for gene silencing[J]. *Cell*, 2000, 101: 235– 238.
- [14] ANANDALAKSHMI R, PRUSS G, *et al.* A virus suppressor of gene silencing in plants[J]. *Proc Natl Acad Sci*, 1998, 95: 13079 – 13084.
- [15] BRIGNEI G, VOINNET O, *et al.* Virus pathogenicity determinants are suppressor of transgene silencing in *Nicotiana glauca* [J]. *The EMBO J*, 1998, 17: 6739– 6746.
- [16] 郭兴启, 温孚江, 朱常香. 转基因植物中 RNA 介导的病毒抗性研究进展[J]. *生命科学*, 2000, 12(4): 166– 169.
- [17] JOEL Good Win, KELLY Chapman, SHERRI Swaney, *et al.* Genetic and biochemical dissection of transgenic RNA-mediated virus resistance[J]. *The Plant Cell*, 1996, 8: 95– 105.

## (上接第 128 页)

- [19] 刘灿然, 马克平. 北京东灵山地区植物群落多样性研究 IV. 样本大小对多样性测度的影响[J]. *生态学报*, 1997, 17(6): 584– 592.
- [20] 马克平, 叶万辉. 北京东灵山地区植物群落多样性研究 VIII. 群落组成随海拔梯度的变化[J]. *生态学报*, 1997, 17(6): 593– 600.
- [21] 刘灿然, 马克平. 生物群落多样性测度方法 V. 生物群落物种数目的估计方法[J]. *生态学报*, 1997, 17(6): 593– 600.
- [22] 刘灿然, 马克平. 生物群落多样性测度方法 IV. 刀切法和自助法在生物多样性测度研究中的应用[J]. *生物多样性*, 1997, 5(1): 61– 66.
- [23] 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): 91– 99.
- [24] GURRIE D J, PAQUIN V. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees[J]. *Nature*, 1987, 329: 326– 327.
- [25] GENTRY A H. Change in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 1988, 75: 1– 34.
- [26] GENTRY A H. Neotropical floristic diversity: Phylogeographical connections between central and south America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 1982, 69: 557– 593.
- [27] MOOK C D. Tree species diversity in the eastern deciduous forest with particular reference to north central Florida [J]. *Am Nat*, 1967, 101: 173– 187.
- [28] AUCLAIRAN, GOFF G. Diversity relations of upland forest in the western Great lakes area [J]. *Am Nat*, 1971, 105: 449– 528.
- [29] GENTRY A H, DODSON. Diversity and phytogeography of new tropical vascular epiphytes [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 1987, 74: 205– 233.
- [30] COXJE, LARSON DW. Environmental relations of the bryophyte and vascular components of a talus slope plant community [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1993, 4: 553– 560.
- [31] YODAKK A. Preliminary survey of the forest vegetation of eastern Nepal [J]. *Coll Arts Sci Chiba Univ Not Sci Ser*, 1967, 5: 99– 140.
- [32] 钟章成. 常绿阔叶林生态学 [M]. 重庆: 西南师范大学出版社, 1988.
- [33] GANTLAN G S, NEWBERYD M, THOMASK W, *et al.* The influence of topography and soil phosphorous of the vegetation Korup forest reserve [J]. *Cameroun Vegetation*, 1986, 65: 131– 148.
- [34] ODUME P. Organic production and turnover in old field succession [J]. *Ecology*, 1960, 41: 34– 49.
- [35] LOUKSOL. Evolution of diversity, efficiency, and community stability [J]. *Am Zool*, 1970, 10: 17– 25.