

DOI: 10.5846/stxb201902280377

刘润红, 涂洪润, 李娇凤, 梁士楚, 姜勇, 荣春艳, 李月娟. 桂林岩溶石山青冈群落数量分类与排序. 生态学报, 2019, 39(22): - .

Liu R H, Tu H R, Li J F, Liang S C, Jiang Y, Rong C Y, Li Y J. Numerical classification and ordination of *Cyclobalanopsis glauca* communities in karst hills of Guilin, Southwest China. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(22): - .

桂林岩溶石山青冈群落数量分类与排序

刘润红^{1,2}, 涂洪润^{1,3}, 李娇凤^{1,3}, 梁士楚^{1,3}, 姜勇^{1,3,*}, 荣春艳^{1,3}, 李月娟^{1,3}

1 广西师范大学珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室, 桂林 541006

2 兰州大学生命科学学院/草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000

3 广西师范大学生命科学学院, 桂林 541006

摘要: 植物群落的数量分类和排序可以客观地揭示植物群落与环境之间的关系, 从而能为植被恢复与重建、森林经营与管理与生物多样性保护等提供理论依据。本研究基于群落学调查和环境因子测定数据, 采用 Ward 聚类、双向指示种分析 (TWINSpan) 和多元回归树 (MRT) 对桂林岩溶石山青冈群落进行数量分类, 选用冗余分析 (RDA) 进行排序, 分析其与环境因子之间的关系。结果表明: (1) 3 种分类方法所得结果基本一致, 可将桂林岩溶石山青冈群落划分为 3 个群丛类型, 分别为青冈-粗糠柴+龙须藤+红背山麻杆-三穗薹草群丛 (Ass. *Cyclobalanopsis glauca*-*Mallotus philippensis* + *Bauhinia championi* + *Alchornea trewioides*-*Carex tristachya*)、青冈-龙须藤+红背山麻杆+干花豆-宽叶沿阶草+三穗薹草群丛 (Ass. *Cyclobalanopsis glauca*-*Bauhinia championi* + *Alchornea trewioides* + *Fordia cauliflora*-*Ophiopogon platyphyllus* + *Carex tristachya*)、青冈-粗糠柴+干花豆-三穗薹草群丛 (Ass. *Cyclobalanopsis glauca*-*Mallotus philippensis* + *Fordia cauliflora*-*Carex tristachya*); (2) 冗余分析结果较好地反映出各群丛类型的分布格局及其与环境梯度的相互关系, 在 10 个环境因子中, 岩石裸露率、土壤含水量、pH 值、全氮、全磷、全钾、速效钾这 7 个环境因子对群落的分布影响显著。土壤含水量和全钾含量可能是影响该植物群落物种组成与分布的重要生态因子。

关键词: 青冈; Ward 聚类; 双向指示种法 (TWINSpan); 多元回归树 (MRT); 冗余分析 (RDA)

Numerical classification and ordination of *Cyclobalanopsis glauca* communities in karst hills of Guilin, Southwest China

LIU Runhong^{1,2}, TU Hongrun^{1,3}, LI Jiaofeng^{1,3}, LIANG Shichu^{1,3}, JIANG Yong^{1,3,*}, RONG Chunyan^{1,3}, LI Yuejuan^{1,3}

1 Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection, Ministry of Education, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China

2 State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems / School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

3 College of Life Science, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China

Abstract: The plant community is an assemblage of plant populations that live in certain area, and interact with and adapt to each other in the context of long-term environmental changes. The quantitative analysis of forest community is an important approach to research the community classification and sorting. The numerical classification and ordination of plant communities can objectively reveal the ecological relationship between plant communities, distribution and the environmental factors which provides the important theoretical basis for forest vegetation restoration and reconstruction, forest management, and biodiversity conservation. Although a fast-growing literature on the numerical classification and ordination of plant communities are published in recent years, yet little is known about the numerical classification and

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31860124); 广西自然科学基金项目 (2016GXNSFBA380030)

收稿日期: 2019-02-28; **网络出版日期:** 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yongjiang226@126.com

ordination of *Cyclobalanopsis glauca* communities in karst hills of Guilin, Southwest China, which prevents us from to determine the environmental factors influencing the distribution of *Cyclobalanopsis glauca* communities. Therefore, it is necessary to carry out a case study about the numerical classification and ordination of *Cyclobalanopsis glauca* communities in karst hills of Guilin. To explore this uncertainty, based on the environmental factors and community structure data by the systematic field investigation of 20 plots of *Cyclobalanopsis glauca* communities, we conducted the quantitative classification of *Cyclobalanopsis glauca* communities with Ward clustering, two-way indicator species analysis (TWINSpan), and multivariate regression trees (MRT) methods. The relationship between the distribution of species and environmental factors was analyzed by the redundancy analysis (RDA) ordination method. The results showed that: (1) the results of the three classification methods were basically consistent. The 20 plots of *Cyclobalanopsis glauca* communities in karst hills of Guilin were divided into 3 associations types: Ass. *Cyclobalanopsis glauca*-*Mallotus philippensis* + *Bauhinia championi* + *Alchornea trewioides*-*Carex tristachya*, Ass. *Cyclobalanopsis glauca*-*Bauhinia championi* + *Alchornea trewioides* + *Fordia cauliflora*-*Ophiopogon platyphyllus* + *Carex tristachya*, Ass. *Cyclobalanopsis glauca*-*Mallotus philippensis* + *Fordia cauliflora*-*Carex tristachya*. (2) Both redundancy analysis and three numerical classification exhibited consistent results. The redundancy analysis clearly reflected the distribution range of three association types and the relationships between association types and the environmental factors. Among 10 environmental factors, the rock bare rate, soil water content, soil pH value, soil total nitrogen, soil total phosphorus, soil total potassium, and available potassium have significant effects on the distribution across the 3 associations types. The changes of soil water content and total potassium content were main ecological factors influenced the composition and distribution of *Cyclobalanopsis glauca* communities in karst hills of Guilin, Southwest China.

Key Words: *Cyclobalanopsis glauca*; ward clustering; two-way indicator species analysis (TWINSpan); multiple regression trees (MRT); redundancy analysis (RDA)

植物群落是指生活在特定空间和时间范围内的各物种种群的集合,它是群落中各种群之间以及种群与环境之间相互作用、相互制约而形成的,是物种适应共同生存环境的结果^[1-3]。植物群落的数量分类和排序可以客观准确地揭示物种之间以及植物群落与环境之间的复杂生态关系,已成为研究植被生态学的重要手段^[4-6]。其中,数量分类是根据物种的数量信息,采用数量分类方法将所调查的样方划分成不同的群落类型,因此,数量分类能在一定程度上揭示植物群落的形成、演替及其与环境因子的关系,是分析植被间断性的重要方法,但不能用于描述群落的连续分布^[7]。排序则是研究植被连续性的方法,是运用数学方法将所调查的样方或物种,按照相似度来排定其位序,使得排序轴可以反映一定的环境梯度,从而能够解释群落之间、群落与其环境之间的相互关系^[8-9]。而植物群落既存在连续性的一面,又有间断性一面,只有结合使用数量分类和排序 2 种方法,才能够深刻地揭示植物群落的空间分布格局及其影响因素^[10-11]。因此,对植物群落进行数量分类和排序研究,有助于揭示群落的类型、结构、功能和演替趋势,以及物种之间、物种与环境之间的关系,从而为植被的恢复与重建、森林的经营与管理与生物多样性保护等提供科学理论依据^[12-13]。

目前,植被群落数量分类方法众多,常用的方法有聚类分析(cluster analysis)、双向指示种分析(two-way indicator species analysis, TWINSpan)和多元回归树(multivariate regression trees, MRT)^[14]。其中,聚类分析是根据样方间的相似性距离,将距离较近的样方归为一类,进而划分群落类型^[15-16]。作为聚类分析的一种, Ward 聚类分析又称离差平方和法,即以平方欧氏距离作为两类之间的距离,先将集合中各样本自成一类,计算类重心间方差,将离差平方和增量最小的两类首先合并,再依次将所有类别逐级合并^[17]。双向指示种分析法是当今应用最广泛的数量分类方法,该方法通过重要值进行样地分类,且可同时完成样方和物种的分类,分类结果可靠,适合不同尺度的群落分类,但需要专业经验确定优势种的权重,而且需要人为设定终止原则,否则将一直划分下去,直至所有样本都自成一类为止^[18-19]。多元回归树则是一种较新的数量分类方法,它同时以物种和环境信息为分类依据,将环境因子梯度作为分类节点,利用递归划分法,将样方尽可能划分为同质的

类型,然后利用交叉验证来确定分类结果而无需人为判定,因而比聚类分析和双向指示种分析更客观,对有过渡性质的样方划分更为可靠^[20]。目前,生态学研究上,最常用的排序分析方法有两类:一类是基于线性模型的主成分分析(Principal components analysis, PCA)及其衍生出来的冗余分析(Redundancy analysis, RDA);另一类是基于非线性模型的对应分析(Correspondence analysis, CA)及其直接梯度分析版本“典范对应分析”(Canonical correspondence analysis, CCA)^[21]。其中,冗余分析同时结合物种矩阵和环境矩阵,结果直观、明确且包含大量信息,每一步的计算结果都与环境因子进行线性回归,有效地揭示环境因子与物种组成和群落分布格局的相关程度的大小,从而对群落和环境因子间的复杂关系做出更加直观的生态解释^[21]。

喀斯特地貌是一种因水对可溶性碳酸盐岩(大多为石灰岩)进行溶蚀、冲蚀、潜蚀等作用而产生的特殊地貌形态的总称,又称岩溶地貌^[22]。桂林岩溶石山所在的我国西南喀斯特地区是世界三大喀斯特集中连片发育区中面积最大($5.4 \times 10^5 \text{ km}^2$, 约占全国喀斯特地貌总面积的 31.5%)、岩溶发育最典型和最强烈、石漠化最严重、人地矛盾最尖锐的地区,也是景观类型复杂、生物多样性丰富、生态系统极为脆弱的地区^[23]。桂林岩溶石山地区由于脆弱的生态环境和复杂的人地系统,加上不合理的社会经济活动,长期以来该区石漠化和贫困问题相互交织,生态保护与社会经济发展矛盾突出,严重制约了该地区社会经济的可持续发展^[24-26]。因此,进行石漠化退化生态系统的恢复与重建已刻不容缓。岩溶植被作为岩溶退化生态系统恢复的主体,在维护生态系统稳定和保护生物多样性等生态服务功能方面具有重要作用^[27-28]。因此,研究桂林岩溶石山典型植被群落,特别是其顶极群落的组成、结构与功能,及其与环境因素的相互关系,对岩溶地区退化生态系统植被恢复与重建具有重要意义。

青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)为壳斗科(Fagaceae)青冈属(*Cyclobalanopsis*)常绿乔木,具有较强的适应性,是岩溶生态系统顶极群落的建群种或共优种,可作为岩溶地区植被恢复与重建的先锋树种,对于维持岩溶生态系统的结构和功能具有重要的作用^[29]。目前,国内外学者在桂林岩溶石山青冈群落植被生态学方面已进行了不少研究,主要集中在数量分析^[30]、种内种间竞争^[29]、种群的结构特征^[31]、生理特性与环境因子关系^[32]、生物量^[33]、叶功能性状^[34]、生态位与种间联结^[35]等方面。然而,运用数量生态学方法对青冈群落进行数量分类与排序的研究尚鲜见报道。鉴于此,本文以桂林岩溶石山青冈群落为研究对象,综合采用 Ward 聚类、双向指示种分析(TWINSPAN)和多元回归树(MRT)3种分类方法对桂林岩溶石山青冈群落进行数量分类,选用冗余分析(RDA)进行排序,以期回答以下3个科学问题:(1)桂林岩溶石山青冈群落可以划分为哪些群丛类型?(2)3种群落分类方法所得结果是否一致?(3)影响该群落变化和分布的关键环境因子是什么?这些科学问题的合理解答,可以揭示桂林岩溶石山地区植物群落与环境之间的关系,从而为该地区的植被恢复与重建、森林经营与管理与生物多样性保护等提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于广西壮族自治区桂林市典型的岩溶石山区,地理坐标为 $110^\circ 09' \text{ E}$ — $110^\circ 42' \text{ E}$, $24^\circ 40' \text{ N}$ — $25^\circ 40' \text{ N}$,海拔 100—500 m。地貌类型主要是由碳酸盐岩溶蚀为主形成的峰林(孤峰)平原和峰丛洼地。该区域属中亚热带湿润季风气候区,境内气候温和,四季分明,雨量充沛,且雨热基本同期。年平均气温 17.8 — 19.1°C ,最冷 1 月平均气温约 8 — 9°C ,最热 8 月平均气温约 28°C ,年降雨量 1814—1941 mm,年内分配不均,主要集中在 4—7 月,年蒸发量 1377—1857 mm,年平均相对湿度为 73—79%,全年风向以偏北风为主,平均风速为 2.2 — 2.7 m/s ,无霜期长达 309 d,全年光照充足,年平均日照时数为 1670 h。土壤类型以第四纪石灰岩发育而成的黄棕色或黑色石灰岩土为主,土层浅薄,地形破碎,土被不连续,岩石裸露率高,保水保肥能力差;土质以粘质为主,剖面层次清晰,有明显的枯枝落叶层,pH 值介于 4—8 之间,富含钙镁,有效养分 N、K 含量低,其他矿物养分缺乏。植被类型为非地带性亚热带常绿阔叶硬叶林,原生植被已基本被破坏,现存植被以次生植被为主,其适生植物具有喜钙、耐旱、石生等特性。青冈群落垂直层次结构较简单,可明显划分为乔木

层、灌木层和草本层,其中乔木层以青冈为建群种,主要伴生种有齿叶黄皮(*Clausena dunniana*)、扁片海桐(*Pittosporum planilobum*)、紫弹树(*Celtis biondii*)、岩樟(*Cinnamomum saxatile*)、菜豆树(*Radermachera sinica*)等;灌木层主要物种有粗糠柴(*Mallotus philippensis*)、龙须藤(*Bauhinia championii*)、红背山麻杆(*Alchornea trewioides*)、千里香(*Murraya paniculata*)、干花豆(*Fordia cauliflora*)、欐木(*Loropetalum chinense*)、山麻杆(*Alchornea davidii*)等,同时存在一定数量的青冈等乔木的更新苗;草本层主要物种有三穗薹草(*Carex tristachya*)、宽叶沿阶草(*Ophiopogon platyphyllus*)、庐山香科科(*Teucrium pernyi*)、荩草(*Arthraxon hispidus*)、蔓生莠竹(*Microstegium fasciculatum*)、石油菜(*Pilea cavaleriei*)和槲蕨(*Drynaria roosii*)等。

1.2 群落学调查

于 2017 年 7—9 月,在充分踏查的基础上,根据青冈群落的物种组成与结构等特点,在桂林岩溶石山受人为干扰较轻且发育完好的青冈群落分布区,建立了 20 个 20 m × 20 m 的样方。其中,桂林市郊的芦笛岩、演坡山以及阳朔县白沙镇碑头村和富里湾村分别为 3、6、7、4 个,各样地的基本情况如表 1 所示。在每个样方四角及中心位置各设立 1 个 5 m × 5 m 灌木样方,由于林下草本较稀疏,在调查灌木的样方内同时进行草本调查。对样方进行常规的群落学调查,内容主要包括:调查乔木样方中 DBH ≥ 2.5 cm 乔木植株的种名、高度、胸径、冠幅等指标;记录灌木层植株(灌木以及 DBH < 2.5 cm 的乔木幼树)的种名、高度、基径、冠幅、盖度等指标;草本层记录种名、株数、高度、盖度等指标。同时,记录每个样方的土壤类型、经纬度、海拔、坡度、坡位、坡向、砾石裸露率和干扰程度等生境特征。

表 1 样地基本概况

Table 1 Basic information of sample sites

样地 Site	样方编号 No. of sample	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔范围 Range of altitude/m	岩石裸露率 Bare rock ratio/%
阳朔县白沙镇碑头村(BTC)	P1—P7	110°25'19" E	24°44'42" N	173—208	36—56
桂林市郊芦笛岩(LDY)	P8—P10	110°15'49" E	25°18'19" N	179—193	56—72
桂林市郊演坡山(YPS)	P11—P16	110°15'19" E	25°19'10" N	234—268	51—76
阳朔县白沙镇富里湾村(FLW)	P17—P20	110°22'43" E	24°49'52" N	240—257	45—60

1.3 土壤采样与测定

土壤采样以 20 m × 20 m 样方为基本单位,采用“梅花五点法”,在每个样方的 4 个顶点和中心位置,去除表层凋落物和腐殖质后,用直径 5 cm 的土钻钻取土壤表层(0—20 cm)土样,运用四分法混合均匀。同时在样方的相同位置用环刀取样,用于测定土壤含水量。将采集的新鲜土样带回实验室,土壤含水量(soil water content, SWC, %)采用烘干法测定(105 ℃);土壤养分样品自然晾干,剔除其中的根系、石块、钙核及动植物残体等杂质后研细,过 0.15 mm 土壤筛,对预处理后的土样进行土壤 pH 值、有机质、全氮、速效氮、全磷、速效磷、全钾、速效钾等 8 个土壤化学性质指标的测定,测定方法参照《土壤农业化学常规分析方法》^[36]。其中,采用电位计法测定土壤 pH 值(水土比 2.5:1);有机质(soil organic matter, SOM, g/kg)采用重铬酸钾容量法(外加热法)测定;全氮(total nitrogen, TN, g/kg)采用凯氏定氮法测定;速效氮(available nitrogen, AN, g/kg)采用碱解扩散法测定;全磷(total phosphorus, TP, g/kg)采用钼锑抗比色法测定;速效磷(available phosphorus, AP, g/kg)采用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法测定;全钾(total potassium, TK, g/kg)含量采用氢氟酸-高氯酸消煮,火焰光度计法测定;速效钾(available potassium, AK, g/kg)含量采用乙酸铵-火焰分光光度法测定。每个土壤样品重复测定 3 次后取其平均值作为本研究分析的数据。

1.4 统计与分析

1.4.1 重要值计算

采用重要值(importance value, IV)作为评价各物种在群落中的优势程度指标,反映其在群落中的功能地位和作用,对每个样方分别计算乔木、灌木和草本的重要值,其计算公式如下^[9]:

乔木重要值 = (相对多度 + 相对频度 + 相对显著度) / 3

灌木(草本)重要值 = (相对盖度 + 相对高度) / 2

1.4.2 群落数量分类

根据所有物种在样方中的重要值,选用 R 语言 cluster 程序包^[37]中的 hclust 函数进行 Ward(即离差平方和法)聚类分析。根据所有物种在样方中的重要值,采用 R 语言 twinspanR 程序包中的 twinspan 函数进行双向指示种分析(TWINSpan)分类。采用 20 个样方的岩石裸露率(BRR)、土壤含水量(SWC)、pH 值(pH)、有机质(SOM)、全氮(TN)、全磷(TP)、全钾(TK)、速效氮(AN)、速效磷(AP)、速效钾(AK)10 个环境因子为自变量,128 个物种在 20 个样方内的重要值为因变量进行多元回归树(MRT)分类。多元回归树分类采用 R 语言 mvpart 程序包^[38]中的 mvpart 函数计算。参考吴征镒的《中国植被》^[39]的植物群落分类和命名原则,并结合样方内实际的生态现状,以优势种原则划分群丛和命名。

1.4.3 RDA 分析

在探讨植被与环境因子之间的关系时,首先对物种重要值-样方矩阵数据进行除趋势对应分析(Detrend Correspondence Analysis, DCA),根据 DCA 排序轴的最大值选择适宜的排序方法^[40]。预排序结果表明 DCA 排序前 4 个轴中最大值小于 3,故而选择基于线性模型的 RDA 排序方法。

利用前向选择法和蒙特卡罗置换检验(Monte Carlo permutest test,模拟 999 次)检测所有环境因子整体对物种分布的解释量是否具有显著性($P < 0.05$),在此基础上,通过 R 语言 vegan 程序包^[41]中的 envfit 函数检验每个环境因子与物种分布的显著性,以便剔除冗余变量(有机质、速效氮和速效磷),并选定一组代理环境变量进行分析。最终,从 10 个环境因子筛选出包括岩石裸露率(BRR)、土壤含水量(SWC)、pH 值(pH)、全氮(TN)、全磷(TP)、全钾(TK)、速效钾(AK)7 个对群落格局影响显著的环境代理变量进行 RDA 排序,分析过程中对数据进行了标准化处理,最终绘制样方-环境因子二维排序图。RDA 排序和蒙特卡罗置换检验分别在 R 语言 vegan 程序包的 rda 函数和 permutest 函数中完成。所有统计分析与制图均在 R 3.4.0 (<http://cran.r-project.org/>)中完成。

2 结果与分析

2.1 Ward 聚类分析

对青冈群落的 20 个样方进行 Ward 聚类分析,将桂林岩溶石山青冈群落 20 个样方划分为 3 个群丛(图 1),命名如下:

群丛 I: 青冈-龙须藤+红背山麻杆+干花豆-宽叶沿阶草+三穗薹草群丛(Ass. *Cyclobalanopsis glauca-Bauhinia championi* + *Alchornea trewioides* + *Fordia cauliflora*-*Ophiopogon platyphyllus* + *Carex tristachya*)。包括样方 P8—P16,共 9 个样方,位于桂林市郊演坡山和芦笛岩张家村。该群丛分布在土壤含水量大于或等于 18.99%且全钾含量大于或等于 2.463 的地区,岩石裸露率 51%—76%,群落总盖度 75%—90%。乔木层的优势种为青冈,主要伴生种为岩樟、樟叶槭(*Acer cinnamomifolium*)、菜豆树;灌木层的优势种为龙须藤、红背山麻杆和干花豆,主要伴生种为欏木、刺叶冬青(*Ilex bitorisensis*)、子凌蒲桃、山麻杆、石岩枫(*Mallotus repandus*)、一叶萩(*Flueggea suffruticosa*)等,还有青冈等乔木的幼树;草本层的优势种为庐山香科科、宽叶沿阶

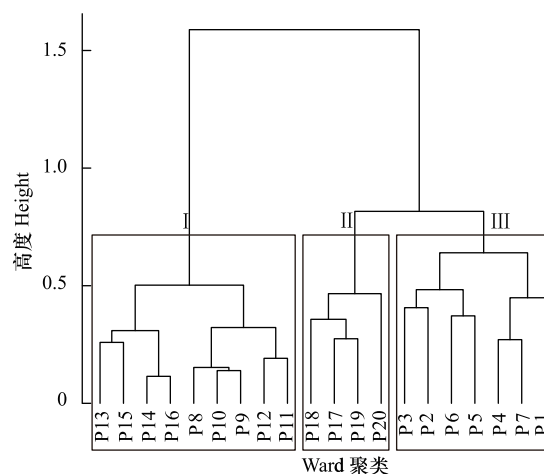


图 1 桂林岩溶石山青冈群落 20 个样方的 Ward 聚类结果

Fig.1 The result of Ward clustering for the 20 plots of *Cyclobalanopsis glauca* communities in karst hills of Guilin, Southwest China

草、三穗藎草,主要伴生种有荇草、槲蕨、蔓生绣竹和石油菜等。

群丛 II: 青冈-粗糠柴+干花豆-三穗藎草群丛 (Ass. *Cyclobalanopsis glauca*-*Mallotus philippensis* + *Fordia cauliflora*-*Carex tristachya*)。包括样方 P17—P20, 共 4 个样方, 位于阳朔县白沙镇富里湾村。该群丛分布在土壤含水量大于或等于 18.99% 且全钾含量小于 2.463 的地区, 岩石裸露率 45%—60%, 群落总盖度 80%—90%。乔木层优势种为青冈, 主要伴生种为紫弹树、桤木 (*Dysoxylum excelsum*)、扁片海桐、白皮乌口树、齿叶黄皮; 灌木层的优势种为粗糠柴、干花豆, 主要伴生种为龙须藤、千里香、斜叶榕 (*Ficus tinctoria*)、胡颓子 (*Elaeagnus pungens*)、白萼素馨 (*Jasminum albicalyx*)、黄梨木 (*Boniodendron minus*) 等, 还有青冈等乔木的幼树; 草本层的优势种为三穗藎草, 主要伴生种为荇草、宽叶沿阶草、槲蕨和石油菜等。

群丛 III: 青冈-粗糠柴+龙须藤+红背山麻杆-三穗藎草群丛 (Ass. *Cyclobalanopsis glauca*-*Mallotus philippensis* + *Bauhinia championi* + *Alchornea trewioides*-*Carex tristachya*)。包括样方 P1—P7, 共 7 个样方, 均位于阳朔县白沙镇碑头村。该群丛分布在土壤含水量小于 18.99% 的地区, 岩石裸露率 36%—56%, 群落总盖度 81%—92%。乔木层优势种为青冈, 主要伴生种为齿叶黄皮、扁片海桐等; 灌木层的优势种为粗糠柴、龙须藤、红背山麻杆, 主要伴生种为千里香、山麻杆、山槐 (*Albizia kalkora*)、子凌蒲桃 (*Syzygium championii*) 等; 草本层的优势种为三穗藎草, 主要伴生种有庐山香科科、宽叶沿阶草、荇草等。

2.2 TWINSpan 分类及命名

对桂林岩溶石山青冈群落的 20 个样方进行 TWINSpan 数量分类, 划分为 3 个群丛 (图 2), 命名如下:

群丛 I: 青冈-龙须藤+红背山麻杆+干花豆-宽叶沿阶草+三穗藎草群丛 (Ass. *Cyclobalanopsis glauca*-*Bauhinia championi* + *Alchornea trewioides* + *Fordia cauliflora*-*Ophiopogon platyphyllus* + *Carex tristachya*)。包括样方 P8—P16, 共 9 个样方, 位于桂林市郊演坡山和芦笛岩张家村, 分类结果与 Ward 聚类分析的群丛 I 完全相同。

群丛 II: 青冈-粗糠柴+龙须藤+红背山麻杆-三穗藎草群丛 (Ass. *Cyclobalanopsis glauca*-*Mallotus philippensis* + *Bauhinia championi* + *Alchornea trewioides*-*Carex tristachya*)。包括样方 P1—P7, 共 7 个样方, 均位于阳朔县白沙镇碑头村, 分类结果与 Ward 聚类分析的群丛 III 完全相同。

群丛 III: 青冈-粗糠柴+干花豆-三穗藎草群丛 (Ass. *Cyclobalanopsis glauca*-*Mallotus philippensis* + *Fordia cauliflora*-*Carex tristachya*)。包括样方 P17—P20, 共 4 个样方, 位于阳朔县白沙镇富里湾村, 分类结果与 Ward 聚类分析的群丛 II 完全相同。

2.3 多元回归树分类及命名

如图 3 所示, 根据 1-SE (1 标准差) 准则: 在保证通过交叉验证误差 (CVRE, 通过交叉验证获得) 尽量小的范围内, 选取规模最小的回归树, 最终把“A”点作为回归树规模^[16]。以土壤含水量和全钾含量为划分节点, 将桂林岩溶石山青冈群落 20 个样方划分为 3 个群丛 (图 4), 命名如下:

群丛 I: 青冈-粗糠柴+龙须藤+红背山麻杆-三穗藎草群丛 (Ass. *Cyclobalanopsis glauca*-*Mallotus philippensis* + *Bauhinia championi* + *Alchornea trewioides*-*Carex tristachya*)。包括样方 P1—P7, 共 7 个样方, 均位于阳朔县白沙镇碑头村。该群丛分布在土壤含水量小于 18.99% 的地区, 分类结果与 Ward 聚类分析的群丛 III 和

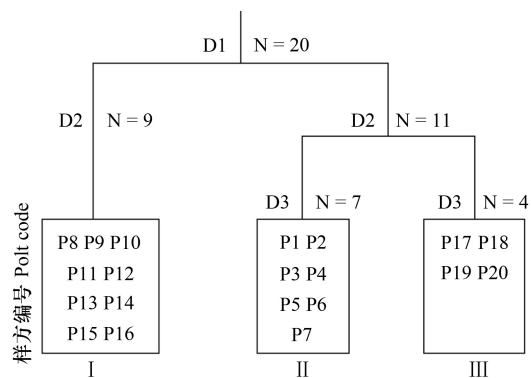


图 2 桂林岩溶石山青冈群落 20 个样方的 TWINSpan 树状分类图

Fig. 2 Dendrogram of the two-way indicators species analysis (TWINSpan) classification of 20 plots of *Cyclobalanopsis glauca* communities in karst hills of Guilin, Southwest China

D, 样方分组; N, 样方数; P, 样方号

TWINSPAN 分类的群丛 II 完全相同。

群丛 II: 青冈-粗糠柴+干花豆-三穗薹草群丛 (Ass. *Cyclobalanopsis glauca*-*Mallotus philippensis* + *Fordia cauliflora*-*Carex tristachya*)。包括样方 P17—P20, 共 4 个样方, 位于阳朔县白沙镇富里湾村。该群丛分布在土壤含水量大于或等于 18.99% 且全钾含量小于 2.463 的地区, 分类结果与 Ward 聚类分析的群丛 II 和 TWINSPAN 分类的群丛 III 完全相同。

群丛 III: 青冈-龙须藤+红背山麻杆+干花豆-宽叶沿阶草+三穗薹草群丛 (Ass. *Cyclobalanopsis glauca*-*Bauhinia championi* + *Alchornea trewioides* + *Fordia cauliflora*-*Ophiopogon platyphyllus* + *Carex tristachya*)。包括样方 P8—P16, 共 9 个样方, 位于桂林市郊演坡山和芦笛岩张家村。该群丛分布在土壤含水量大于或等于 18.99% 且全钾含量大于或等于 2.463 的地区, 分类结果与 Ward 聚类的群丛 I 和 TWINSPAN 分类的群丛 I 完全相同。

2.4 群落分布与环境因子的关系

通过对桂林岩溶石山青冈群落的样方-物种矩阵和样方-环境因子矩阵进行冗余分析得到二维排序图如图 5 所示, 箭头代表环境因子, 箭头的长短表示群落分布与某个环境因子的相关程度的大小, 连线越长, 说明相关性越大, 反之越小。箭头连线和排序轴的夹角代表某个环境因子与排序轴的相关性大小, 夹角越小, 相关性越高; 反之越低。7 个环境因子的解释量为 62.28%, 前 4 个排序轴的特征根分别为 0.11131、0.04279、0.01797、0.01498, 前四轴物种-环境关系方差累计贡献率为 89.37%, 其中前两轴就达到 73.63%, 包含了绝大部分信息, 故采用 RDA 分析前两轴的数据分析植物群落的分布格局与环境因子之间的关系。

结合图 5 和表 2 可以看出, 与第一排序轴正相关最高的是岩石裸露率, 呈显著相关, 相关系数分别为 0.99519, 其次是土壤含水量, 呈显著相关, 相关系数为 0.69799, 其次是全氮、速效钾、全钾, 也呈显著相关, 相关系数分别为 0.55999、0.54423、0.51533; 与第一排序轴显著负相关的是全磷、pH 值, 相关系数分别为 -0.59924、-0.48238, 说明第一排序轴主要反映了植物群落分布格局在岩石裸露率、土壤含水量等环境因子梯度上的变化, 即沿排序轴第一轴从左到右岩石裸露率、土壤含水量、全氮、全钾和速效钾含量增加, 土壤 pH 值、全磷含量降低的趋势。与第二排序轴呈正相关的是

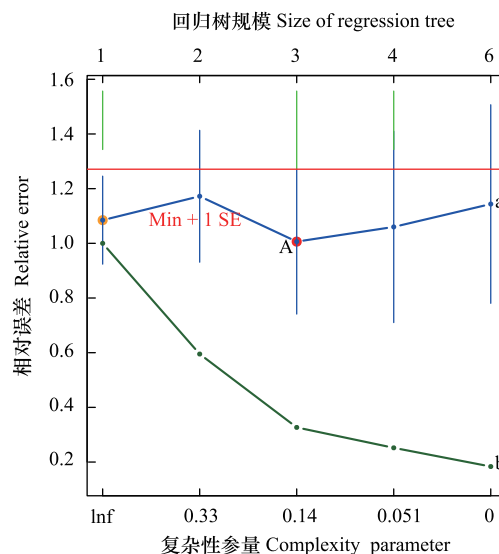


图 3 桂林岩溶石山青冈群落分类相对误差和交叉验证相对误差变化图

Fig.3 Resubstitution and cross-validation relative error for the multivariate regression tree of *Cyclobalanopsis glauca* communities in karst hills of Guilin, Southwest China

a, 交叉验证相对误差变化趋势; b, 相对误差变化趋势; l, 标准误差; A, 根据“1-SE”规则确定的分类树规模点; Min + 1SE, 交叉验证相对误差最小值加上一个标准误差线

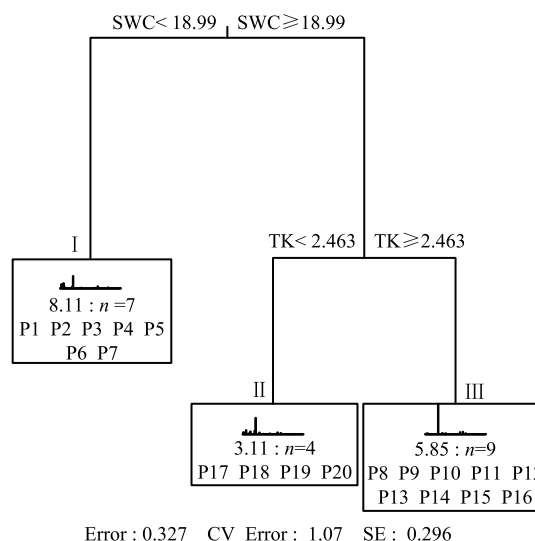


图 4 桂林岩溶石山青冈群落 20 个样方多元回归树分类树状图

Fig. 4 Dendrogram of the multivariate regression trees classification of *Cyclobalanopsis glauca* communities in karst hills of Guilin, Southwest China

8.11, 3.11, 5.85 为各群丛物种重要值的平均值; n, 每个群丛包含的样方数; P, 每个群丛包含的样方号; CV Error, 交叉验证相对误差; Error, 相对误差; SE, 标准误差

全钾和速效钾含量, 相关系数分别为 0.85699 和 0.83894; 与第二排序轴呈负相关的是 pH 值、全氮、全磷、土壤含水量、岩石裸露率, 相关系数分别为 -0.87596、-0.82850、-0.80057、-0.71611、-0.09800, 说明第二排序轴主要反映的是全钾等环境因子梯度上的变化, 具体情况为沿第二排序轴从下往上, 土壤全钾和速效钾含量增加, 土壤含水量、pH 值、全氮、全磷含量降低的趋势, 岩石裸露率基本保持不变。综合前两轴, 岩石裸露率, 土壤含水量、pH 值、全氮、全磷、全钾和速效钾含量对该群落的分布有显著影响。从箭头长短来看, 箭头最长的是土壤含水量和全钾含量, 说明土壤含水量和全钾含量可能是影响桂林岩溶石山青冈群落分布最重要的因素。

结合群落分类(图 2、3 和 4)和排序结果(图 5)可以看出 3 个群丛在排序图上呈现出明显的分布规律。青冈-粗糠柴+龙须藤+红背山麻杆-三穗薹草群丛(群丛 I)分布在土壤含水量相对较低的区域, 位于排序图的左上部; 青冈-龙须藤+红背山麻杆+干花豆-宽叶沿阶草+三穗薹草群丛(群丛 II)分布在土壤含水量和全钾含量相对较高的区域, 位于排序图的右方偏中; 青冈-粗糠柴+干花豆-三穗薹草群丛(群丛 III)分布在土壤含水量相对较高, 土壤全钾含量相对较低的区域, 位于排序图的左下方。此外, RDA 排序所得各群丛类型与 3 种分类所得各群丛类型基本吻合, 进一步说明 3 种分类方法客观地对桂林岩溶石山青冈群落进行了划分, 验证了 3 种分类所得结果的合理性, RDA 排序图较好地反映了植物群丛之间以及群落与环境之间的相互关系。

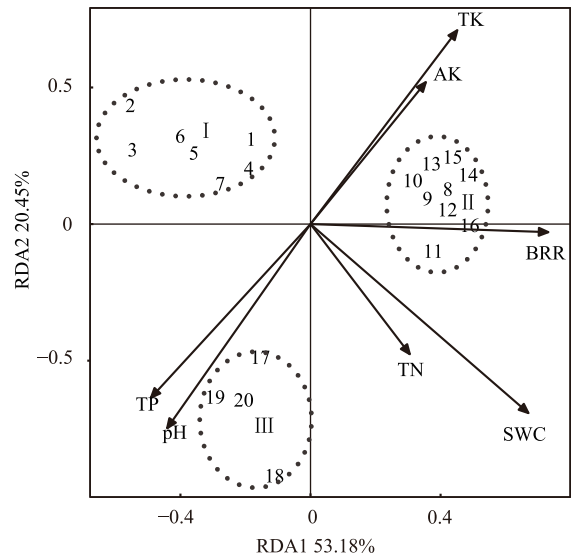


图 5 桂林岩溶石山青冈群落 20 个样方的 RDA 二维排序图

Fig.5 Two-dimensional RDA ordination diagram of 20 plots of *Cyclobalanopsis glauca* communities in karst hills of Guilin, Southwest China

BRR: 岩石裸露率, Bare rock ratio; SWC: 土壤含水量, Soil water content; pH: pH 值, pH value; TN: 全氮, Total nitrogen; TP: 全磷, Total phosphorus; TK: 全钾, Total potassium; AK: 速效钾, Available potassium; 1—20 代表样方编号

表 2 环境因子的显著性检验

Table 2 The result of significance test of environmental factors

环境因子 Environmental factors	环境因子与排序轴的相关系数 Correlation coefficient between environmental factors and sorting axis		决定系数 (R^2) Coefficient of determination	显著性检验 ($Pr(>r)$) Significance test
	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2		
岩石裸露率 Bare rock ratio(BRR)	0.99519	-0.09800	0.4845	0.004 **
土壤含水量 Soil water content (SWC)	0.69799	-0.71611	0.8812	0.001 ***
pH 值 pH value (pH)	-0.48238	-0.87596	0.6423	0.001 ***
全氮 Total nitrogen (TN)	0.55999	-0.82850	0.3029	0.048 *
全磷 Total phosphorus (TP)	-0.59924	-0.80057	0.5466	0.002 **
全钾 Total potassium (TK)	0.51533	0.85699	0.6019	0.001 ***
速效钾 Available potassium (AK)	0.54423	0.83894	0.3370	0.025 *

R^2 越小, 表示该环境因子对物种分布影响越小; * * * 表示在 0.001 水平上显著, * * 表示在 0.01 水平上显著, * 表示在 0.05 水平上显著

3 讨论

3.1 3 种分类结果对比

Ward 聚类分析、TWINSpan 分类、MRT 所得各群丛类型基本一致, 均可将桂林岩溶石山青冈群落的 20 个样方较明显地划分为 3 个群丛, 每个群丛类型都有各自的物种组成和群落特征, 并占据着不同的生境, 表明

3 种分类方法均具有较为可信的分类效果,能较好地代表桂林岩溶石山青冈群落的群落组成及分布规律。胡刚等^[30]利用 TWINSpan 分类方法将桂林岩溶石山青冈群落 60 个样方划分为 8 个群丛类型,与本文的结果存在较大差异,这可能是由于调查地点存在差异,且其使用的样方大小为 10 m×10 m,明显小于本研究所使用的,也是宋永昌^[42]认为在进行亚热带森林群落学研究的最小合理的样方大小为 20 m×20 m。因此,在今后的研究中应使用统一大小的样方尺寸,尽量调查更多的分布地点和样方数量,以期更好地反映群落的物种组成及分布规律。

本文选用 Ward 聚类分析、双向指示种分析(TWINSpan)和多元回归树(MRT)3 种数量分类方法对桂林岩溶石山青冈群落进行群丛划分,所得各群丛类型基本一致,且各群丛样方组成完全吻合。然而,张文静等^[43]利用多元回归树与双向指示种 2 种数量分类方法对吕梁山南段森林群落进行比较发现,尽管 2 种分类方法划分出相同的 4 个群系,但在部分群系之间存在样方组成的差异,并提出当划分大样地连续样方或具有过渡性质样方时,多元回归树更有优势。于梦凡^[44]对比利用 TWINSpan 聚类与 Ward 聚类方法划分青龙河自然保护区植物群落的结果,也发现 2 种分类方法所得出的群丛类型基本一致,但每种群丛所包含的样地会有差异。上述两项研究与本研究的结果基本一致,但也存在一定差异,这可能是由于研究对象不同所致。

从分类原理上讲,上述 3 种方法数学原理严密,分类结果符合植被实际,生态意义明确,完全适合植物群落数量分类研究要求。在聚类策略上,Ward 聚类主要基于方差分析思想,理想情况下,同类对象之间的离差平方和尽可能小,不同类对象之间的离差平方和应尽可能大;TWINSpan 以指示物种为依据,一般只采用能包含大部分生态信息的 5 个优势种为重要指示种;而 MRT 同时以物种和环境信息为分类依据,所含信息量更全面,将环境因子梯度作为分类节点,利用递归划分法,将样方尽可能划分为同质的类型^[9]。在结果判别上,Ward 聚类和 TWINSpan 需要人为设定分类等级,并不完全符合自然分类的原则,而 MRT 利用交叉验证对分类结果进行剪枝而无需人为判定,更加符合植被分类中自然分类原则。总的来说,Ward 聚类、MRT 和 TWINSpan 虽然都可以用于植被分类,但侧重点不同:单从植被分类的角度来看,Ward 聚类和 TWINSpan 的分类结果更客观;但当 TWINSpan 分类遇到困难时,如在划分大样地连续样方或具有过渡性质样方时,MRT 可以清楚地看出样方分布与环境变量间的关系,其结果更加直观,因此 MRT 更具有优势^[43]。

3.2 群落空间分布特征的环境解释

3 个群丛在排序图上呈现出明显的分布规律,RDA 排序较好地揭示了桂林岩溶石山青冈群落物种组成差异以及其分布与环境因子之间的相互关系。3 种分类方法划分出的 3 个群丛与样方在 RDA 排序图上分布格局吻合较好,说明 RDA 排序同分类方法结合使用效果较好,RDA 排序准确地反映了植物群落之间以及植物群落与环境因子之间的相互关系。RDA 排序轴表现出较显著的生态意义,第一轴排序主要反映了植物群落分布格局在岩石裸露率、土壤含水量等环境因子梯度上的变化;第二轴排序主要反映的是全钾等环境因子梯度上的变化。综合前两轴,岩石裸露率、土壤含水量、pH 值、全氮、全磷、全钾和速效钾含量等生态因子对群落生境存在显著影响,导致群丛分布呈现出一定的梯度变化。从箭头长短来看,箭头最长的是土壤含水量和全钾含量,说明土壤含水量和全钾含量可能是影响桂林岩溶石山青冈群落分布最重要的因素。这与胡刚等^[30]的研究结果存在差异,他们发现坡度是影响桂林岩溶石山青冈群落类型分布的主导因素。这可能是由于胡刚等^[30]的研究只测定了岩石裸露率、土壤类型、坡度和坡向 4 个生境因子,而本文则采用岩石裸露率、土壤含水量、pH 值以及土壤养分等 10 个环境因子进行分类和排序。事实上,坡度所反映的也是水分和养分等生境条件的综合梯度,坡度在垂直方向上影响着土壤水分和养分流向,坡度的缓急又会对土层厚度产生显著影响,随着坡度的增加,土层厚度、营养元素逐渐降低,进而使得植物与其生境特点相适应,出现分布上的差异^[45]。桂林岩溶石山作为一种脆弱的生态系统,在特殊的地质构造和强烈的岩溶作用下,形成了独特的地表、地下二元结构,致使其地表水大量渗漏,加之可溶性石灰岩造壤能力低,成土缓慢,导致地表土被薄且不连续,岩石裸露率高^[46]。另外,恶劣的自然条件以及人类不合理的开发利用,极易引发水土流失,土壤中的全钾等植物生长必需的营养元素大量流失,土壤保水保肥能力差,导致土壤水分和全钾等养分资源相对匮乏,土壤水分和全钾

等养分资源的亏缺成为影响桂林岩溶石山地区青冈群落物种组成和分布格局的主要生态因子。此外,本研究只考虑了岩石裸露率以及土壤理化性质等环境因子,而海拔、坡度、坡向、土层厚度等环境因子以及人为干扰等对群落分布的影响还有待进一步研究,从而更深入全面地揭示群落分布与环境因子的关系。

3.3 植被恢复与保护策略

桂林岩溶石山生境条件严酷,植物分布于地形破碎、岩石裸露、土层浅薄、土壤养分贫瘠、地表水缺乏的恶劣生境,其适生植物依靠穿插力较强的根系顽强地扎根于石沟、石缝中,植物种群的生长和繁殖极其困难,加之人为干扰与破坏严重,使得青冈群落在桂林岩溶石山地区分布范围狭窄,仅片断分布于人为干扰较少的村庄后山的“风水山”或部分自然保护区,亟需对其进行有效保护与恢复重建。由于岩溶石山生态系统的脆弱性,抗外界干扰能力弱,植被一旦遭到破坏,则难以自行恢复。因此,封山育林,减少人为干扰,实行植被自然恢复、人工恢复和适当抚育相结合的措施是保护与恢复岩溶石山地区植被的必要措施。本研究发现青冈群落物种组成与分布受岩石裸露率、土壤含水量、pH 值、全氮、全磷、全钾、速效钾这 7 个环境因子的影响显著,其中土壤含水量和全钾含量可能是影响该植物群落物种组成与分布的重要生态因子。因此,在选择适宜树种进行人工植被恢复与重建时,需借鉴该地区植被的分类与排序研究结果,根据生境特征的差异和植被现状确定合理的物种搭配(更多地选择喜光、耐旱的灌木和小乔木)、种群密度以及空间结构配置,做到合理配置植被,比如在土壤含水量和全钾含量相对较高的区域可以按照青冈-龙须藤+红背山麻杆+干花豆-宽叶沿阶草+三穗薹草群丛的群落结构进行规划,在土壤含水量相对较低的地方布局青冈-粗糠柴+龙须藤+红背山麻杆-三穗薹草群丛,以提高植物对水、热和养分资源的利用效率,从而推动岩溶石山植被的恢复与重建,提高生物多样性,改善该区生态系统结构与功能。

4 结论

本研究采用多元回归树(MRT)、双向指示种分析(TWINSPAN)和 Ward 聚类对桂林岩溶石山青冈群落进行数量分类,选用冗余分析进行排序。主要结论如下:

(1)3 种分类方法所得结果基本一致,可将桂林岩溶石山青冈群落划分为 3 个群丛类型:青冈-粗糠柴 + 龙须藤 + 红背山麻杆-三穗薹草群丛(Ass. *Cyclobalanopsis glauca*-*Mallotus philippensis* + *Bauhinia championi* + *Alchornea trewioides*-*Carex tristachya*)、青冈-龙须藤 + 红背山麻杆 + 干花豆-宽叶沿阶草 + 三穗薹草群丛(Ass. *Cyclobalanopsis glauca*-*Bauhinia championi* + *Alchornea trewioides* + *Fordia cauliflora*-*Ophiopogon platyphyllus* + *Carex tristachya*)、青冈-粗糠柴 + 干花豆-三穗薹草群丛(Ass. *Cyclobalanopsis glauca*-*Mallotus philippensis* + *Fordia cauliflora*-*Carex tristachya*)。

(2)冗余分析与 3 种分类结果较一致,冗余分析结果较好地反映出各群丛类型与环境因子的相互关系。在 10 个环境因子中,岩石裸露率、土壤含水量、pH 值、全氮、全磷、全钾、速效钾这 7 个环境因子对群落的分布影响显著。土壤含水量和全钾含量可能是影响该植物群落物种组成与分布的重要生态因子。

参考文献(References):

- [1] 郭道宇, 张金屯, 宫辉力, 张桂莲. 安太堡矿区复垦地植被种间关系及土壤因子分析. 生物多样性, 2007, 15(1): 46-52.
- [2] 陶冶, 张元明. 准噶尔沙蒿群落主要物种间的关联性分析. 中国沙漠, 2012, 32(5): 1308-1314.
- [3] 刘润红, 姜勇, 常斌, 李娇凤, 荣春艳, 梁士楚, 杨瑞岸, 刘星童, 曾惠帆, 苏秀丽, 袁海莹, 傅桂焕, 吴燕慧. 漓江河岸带枫杨群落主要木本植物种间联结与相关分析. 生态学报, 2018, 38(19): 6881-6893.
- [4] Burke A. Classification and ordination of plant communities of the Naukluft mountains, Namibia. Journal of Vegetation Science, 2001, 12(1): 53-60.
- [5] 苏日古嘎, 张金屯, 张斌, 程佳佳, 田世广, 张钦弟, 刘素军. 松山自然保护区森林群落的数量分类和排序. 生态学报, 2010, 30(10): 2621-2629.
- [6] 朱军涛, 于静洁, 王平, 王志勇. 额济纳荒漠绿洲植物群落的数量分类及其与地下水环境的关系分析. 植物生态学报, 2011, 35(5): 480-489.
- [7] 白晓航, 张金屯, 曹科, 王云泉, Sadia S, 曹格. 河北小五台山国家级自然保护区森林群落与环境的关系. 生态学报, 2017, 37(11): 3683-3696.

- [8] Virtanen R, Luoto M, Rämä T, Mikkola K, Hjort J, Grytnes J A, Birks H J B. Recent vegetation changes at the high-latitude tree line ecotone are controlled by geomorphological disturbance, productivity and diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(6): 810-821.
- [9] 张金屯. 数量生态学(第二版). 北京: 科学出版社, 2011.
- [10] 李博. 生态学. 北京: 高等教育出版社, 2000: 168-172.
- [11] 李婷婷, 姬兰柱, 于大炮, 周莉, 周旺明, 毛沂新, 代力民. 东北阔叶红松林群落分类、排序及物种多样性比较. *生态学报*, 2019, 39(2): 620-628.
- [12] 李晋鹏, 上官铁梁, 孟东平, 郭东罡, 马晓勇, 徐建红. 山西吕梁山南段植物群落数量分类和排序研究. *应用与环境生物学报*, 2007, 13(5): 615-619.
- [13] Zhao H, Wang Q R, Fan W, Song G H. The relationship between secondary forest and environmental factors in the Southern Taihang mountains. *Scientific Reports*, 2017, 7: 16431.
- [14] 钟娇娇, 陈杰, 陈倩, 姬柳婷, 康冰. 秦岭山地天然次生林群落 MRT 数量分类、CCA 排序及多样性垂直格局. *生态学报*, 2019, 39(1): 277-285.
- [15] 兰国玉, 雷瑞德, 安锋, 陈伟, 赵永华. 秦岭华山松群落数量分类研究. *生态学杂志*, 2006, 25(2): 119-124.
- [16] Borcard D, Gillet F, Legendre P. *Numerical Ecology with R*. New York: Springer, 2011.
- [17] 杨志恒. 基于 Ward 法的区域空间聚类分析. *中国人口·资源与环境*, 2010, 20(S1): 382-386.
- [18] 袁秀, 马克明, 王德. 草地植物群落最优分类数的确定——以黄河三角洲为例. *生态学报*, 2013, 33(8): 2514-2521.
- [19] 张先平, 李志琴, 王孟本, 王小岗. 山西高原草地景观的数量分类与排序. *生态学报*, 2014, 34(12): 3386-3395.
- [20] 赖江山, 米湘成, 任海保, 马克平. 基于多元回归树的常绿阔叶林群落数量分类-以古田山 24 公顷森林样地为例. *植物生态学报*, 2010, 34(7): 761-769.
- [21] 赖江山, 米湘成. 基于 Vegan 软件包的生态学数据排序分析//第九届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集. 厦门: 国际生物多样性计划中国委员会, 中国科学院生命科学与生物技术局, 2010.
- [22] 王波, 黄勇, 李家堂, 戴强, 王跃招, 杨道德. 西南喀斯特地貌区两栖动物丰富度分布格局与环境因子的关系. *生物多样性*, 2018, 26(9): 941-950.
- [23] 王克林, 陈洪松, 曾馥平, 岳跃民, 张伟, 付智勇. 生态学研究支撑喀斯特区域生态环境治理与科技扶贫. *中国科学院院刊*, 2018, 33(2): 213-222.
- [24] Li Y B, Shao J A, Yang H, Bai X Y. The relations between land use and karst rocky desertification in a typical karst area, China. *Environmental Geology*, 2009, 57(3): 621-627.
- [25] Xu E Q, Zhang H Q, Li M X. Mining spatial information to investigate the evolution of karst rocky desertification and its human driving forces in Changshun, China. *Science of the Total Environment*, 2013, 458-460: 419-426.
- [26] 王霖娇, 汪攀, 盛茂银. 西南喀斯特典型石漠化生态系统土壤养分生态化学计量特征及其影响因素. *生态学报*, 2018, 38(18): 6580-6593.
- [27] Qi X K, Wang K L, Zhang C H. Effectiveness of ecological restoration projects in a karst region of southwest China assessed using vegetation succession mapping. *Ecological Engineering*, 2013, 54: 245-253.
- [28] 温远光, 雷丽群, 朱宏光, 刘虹, 覃林, 马祖陆, 王克林, 庄嘉, 蓝嘉川, 龙涛, 陆晓明, 邓艳, 谢益君, 王家妍. 广西马山岩溶植被年龄序列的群落特征. *生态学报*, 2013, 33(18): 5723-5730.
- [29] 胡刚, 梁士楚, 张忠华, 许为斌. 桂林岩溶石山青冈栎种内与种间竞争的数量关系. *西北林学院学报*, 2007, 22(5): 32-36.
- [30] 胡刚, 梁士楚, 张忠华, 谢强. 桂林岩溶石山青冈栎群落数量分析. *生态学杂志*, 2007, 26(8): 1177-1181.
- [31] 姚贻强, 张忠华, 梁士楚, 毕秀莲, 李桂荣, 胡刚. 桂林岩溶石山青冈栎种群的结构特征. *浙江林业科技*, 2008, 28(4): 8-11.
- [32] 张中峰, 黄玉清, 莫凌, 覃家科, 王晓英, 袁维圆. 桂林岩溶区青冈栎光合速率与环境因子关系初步研究. *广西植物*, 2008, 28(4): 478-482.
- [33] 潘复静, 张中峰, 黄玉清, 莫凌. 基于年轮分析的桂林岩溶区青冈栎地上生物量研究. *广西植物*, 2012, 32(4): 464-467, 482-482.
- [34] 潘复静, 孙英杰, 张德楠, 曾丹娟, 徐广平, 黄玉清. 桂北岩溶区青冈栎-青檀群落植物叶片比叶面积研究. *广西植物*, 2013, 33(3): 295-299.
- [35] 涂洪润, 李娇凤, 杨丽婷, 白金莲, 卢国琼, 利恒春, 梁士楚, 姜勇. 桂林岩溶石山青冈群落主要乔木树种的种间关联. *应用生态学报*, 2019, 30(1): 67-76.
- [36] 中国土壤学会农业化学专业委员会. 土壤农业化学常规分析方法. 北京: 科学出版社, 1983: 3-193.
- [37] Maechler M, Rousseeuw P, Struyf A, Hubert M, Hornik K. Cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions. R package version. 2.0-5. 2016. https://cran.r-project.org/src/contrib/Archive/cluster_2.0-5.tar.gz.
- [38] De'ath G. Mvpart: Multivariate Partitioning. R package version 1.2-4. 2006. https://cran.r-project.org/src/contrib/Archive/mvpart_1.2-4.tar.gz.
- [39] 吴征镒. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980: 144-145.
- [40] Leps J, Smilauer P. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2014.
- [41] Oksanen J, Blanchet F G, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin P R, O' Hara R B, Simpson G L, Solymos P, Stevens M H H. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-0. 2016. https://cran.r-project.org/src/contrib/Archive/vegan_2.4-0.tar.gz.
- [42] 宋永昌. 植被生态学. 上海: 华东师范大学出版社, 2001.
- [43] 张文静, 张钦弟, 王晶, 冯飞, 毕润成. 多元回归树与双向指示种分析在群落分类中的应用比较. *植物生态学报*, 2015, 39(6): 586-592.
- [44] 于梦凡. 植物群丛的数量分类方法及对比研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2014.
- [45] 袁铁象, 张合平, 欧芷阳, 谭一波. 地形对桂西南喀斯特山地森林地表植物多样性及分布格局的影响. *应用生态学报*, 2014, 25(10): 2803-2810.
- [46] 侯文娟, 高江波, 彭韬, 吴绍洪, 戴尔阜. 结构—功能—生境框架下的西南喀斯特生态系统脆弱性研究进展. *地理科学进展*, 2016, 35(3): 320-330.