

DOI: 10.5846/stxb202203070543

杨壹,邱开阳,李静尧,谢应忠,刘王锁,黄业芸,王思瑶,鲍平安.贺兰山东坡典型植物群落多样性垂直分布特征与土壤因子的关系.生态学报, 2023, 43(12): 4995-5004.

Yang Y, Qiu K Y, Li J Y, Xie Y Z, Liu W S, Huang Y Y, Wang S Y, Bao P A. Relationship between altitudinal distribution characteristics of typical plant community diversity and soil factors on the eastern slope of the Helan Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(12): 4995-5004.

贺兰山东坡典型植物群落多样性垂直分布特征与土壤因子的关系

杨 壹^{1, 2, 3, 4}, 邱开阳^{1, 2, 3, 4, *}, 李静尧⁵, 谢应忠^{1, 2, 3, 4}, 刘王锁^{1, 2, 3, 4}, 黄业芸^{1, 2, 3, 4}, 王思瑶^{1, 2, 3, 4}, 鲍平安^{1, 2, 3, 4}

1 宁夏大学农学院, 银川 750021

2 宁夏草牧业工程技术研究中心, 银川 750021

3 农业农村部饲草高效生产模式创新重点实验室, 银川 750021

4 宁夏大学西北土地退化与生态恢复国家重点实验室培育基地, 银川 750021

5 宁夏贺兰山国家级自然保护区管理局, 银川 750021

摘要:深入探究山地生态系统植物群落多样性与关键土壤因子的关系及土壤因子在植物群落构建与多样性维持中的重要作用是区域生物多样性保护和生态系统服务功能综合提升的基础。本文采用冗余分析(Redundancy analysis, RDA)和相关分析揭示了贺兰山东坡典型植物群落多样性垂直分布格局与土壤因子的关系。结果表明:(1)贺兰山东坡植物群落多样性具有明显的垂直分布格局,针阔叶混交林植物物种组成最为丰富,中域效应明显;不同层次植物多样性随海拔升高变化趋势不一致且各自在不同海拔间差异显著($P < 0.05$),植物多样性大体表现为草本层>灌木层>乔木层。(2)研究区土壤因子沿海拔梯度变化趋势不同,均存在显著差异($P < 0.05$),其中土壤含水量(SM)、有机碳(SOC)和全氮(TN)含量空间变异性较大;高山灌丛草甸土壤养分含量最高,高海拔区土壤P限制高。(3)9个土壤因子解释了研究区总体植物多样性89.68%的生态信息,与植物多样性具有较强的相关性,影响不同层次植物多样性垂直分异的关键土壤因子略有不同。综上,土壤有机碳、pH、碳磷比、含水量是影响贺兰山东坡植物多样性空间分布的主要驱动因子。

关键词:贺兰山;植物群落多样性;土壤因子;海拔梯度;植被—土壤关系

Relationship between altitudinal distribution characteristics of typical plant community diversity and soil factors on the eastern slope of the Helan Mountains

YANG Yi^{1, 2, 3, 4}, QIU Kaiyang^{1, 2, 3, 4, *}, LI Jingyao⁵, XIE Yingzhong^{1, 2, 3, 4}, LIU Wangsuo^{1, 2, 3, 4}, HUANG Yeyun^{1, 2, 3, 4}, WANG Siyao^{1, 2, 3, 4}, BAO Pingan^{1, 2, 3, 4}

1 School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

2 Ningxia Grassland and Animal Husbandry Engineering Technology Research Center, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

3 Key Laboratory for Model Innovation in Forage Production Efficiency, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, P.R.China, Ningxia University, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

4 Key Laboratory of Land Degradation and Ecosystem Restoration in Northwest China, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

5 Helan Mountains National Nature Reserve of Ningxia, Yinchuan 750021, China

Abstract: To deeply explore the relationship between altitudinal distribution characteristics of typical plant community

基金项目:国家自然科学基金(42001095);宁夏重点研发计划重点项目(2020BEG02001);宁夏自然科学基金优秀青年项目(2022AAC05007)

收稿日期:2022-03-07; **网络出版日期:**2023-02-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: kaiyangqiu@nxu.edu.cn

diversity and the key soil factors in mountain ecosystems, and to disclose the important role of soil factors in plant community construction and diversity maintenance are the basis of regional biodiversity protection and the comprehensive improvement of the ecosystem service function. In the present study, redundancy analysis (RDA) and correlation analysis were applied to reveal the relationship between the vertical distribution pattern of typical plant community diversity and soil factors on the eastern slope of the Helan Mountains. It was found that the plant community diversity had an obviously vertical distribution pattern. The plant species of mixed broadleaf-conifer forest were the most abundant, with an obvious mid-domain effect. The plant diversity at different layers showed different trends with the increase of altitude and each of them showed significant differences between different altitudes ($P < 0.05$), and the general expression was herb layer > shrub layer > arbor layer. Changes in soil factors along the altitudinal gradient were different, each of which showed significant difference ($P < 0.05$). Among them, soil moisture content (SM), soil organic carbon (SOC), and soil total nitrogen (TN) had the largely spatial variability. The soil nutrient content of alpine shrub meadow was the highest, and there was high soil P limit in high altitude areas. Nine soil factors were strongly correlated with the plant community diversity and explained 89.68% of its ecological information. The key soil factors that impact the vertical distribution of plant diversity for different plant layers were different. In conclusion, the SOC, pH, C/P ratio, and SM were the dominant factors affecting the spatial distribution of plant community diversity on the eastern slope of the Helan Mountains.

Key Words: Helan Mountains; plant community diversity; soil properties; altitudinal gradient; vegetation-soil relationship

山地是全球范围内生物多样性最高的地区之一^[1],复杂的地质构造、多样的气候空间配置等相互作用,加之较少的人为干扰为山地超高的生物多样性创造了有利条件,塑造了时间和空间的多样性格局^[2]。生物多样性是山地生态系统保护和管理的重要组成部分,对生态系统服务功能综合提升发挥着关键作用^[3]。近年来,随着全球气候变化和干扰加剧,生境退化或破碎化已经严重威胁山地植物多样性和动物的生存繁衍,生物多样性持续下降,致使人类面临严峻的生态问题。植物作为生产者,食物链的起始端,植物—环境关系研究一直是生态保护的主要方面^[4],其中土壤环境被广泛认为是制约植物多样性的主要因素,直接影响群落的组成和分布^[5],所以探究山地植被—土壤的空间演变规律及关系,不仅能够丰富山地生态系统物种多样性分布格局的理论,而且对表征整个生态系统的结构功能和稳定性具有重要意义。

贺兰山脉是宁夏与内蒙古交界处的高海拔山地,西北干旱地区天然的生态屏障,具有典型的温带山地森林生态系统和宝贵的物种资源^[6],海拔引起的多重环境因素梯度效应,使植被分布呈明显的垂直带谱,是研究植被—土壤空间关系的理想区域。国内学者对贺兰山自然保护区在植物多样性和区系特征^[7],植被时空覆盖度^[8]和资源开发利用^[9],土壤特性、生态化学计量及稳定性^[10]等方面已开展了相关研究,但在植被—土壤关系方面知之甚少,对于影响群落构建与多样性维持的关键土壤因子缺乏报道。目前贺兰山上由于缺乏雪豹(*Panthera uncia*)、狼(*Canis lupus*)等大型食肉动物,充足的食物资源和低的捕食者压力导致岩羊(*Pseudois nayaur*)种群数量 20 年来增长了 4 倍^[11–12],植被因过渡啃食而退化,草蓄量持续下降,严重威胁贺兰山的植物多样性。因此,我们需要更加关注贺兰山植物群落多样性的空间分布特征及其与土壤环境的关系,确定各土壤因子的相对重要性,进而为厘清植被与土壤的平衡关系奠定基础。

为此,本文以贺兰山东坡不同海拔 5 种典型植被群落为研究对象,结合样地内的土壤因子指标,阐明以下 2 个科学问题:(1)不同海拔植物群落多样性与土壤特性的分异格局及其原因;(2)沿海拔梯度植物多样性与土壤因子的关系,以及能够有效解释植物多样性垂直分异的关键土壤因子有哪些?以期为脆弱山地生态系统生物多样性保护、植被退化修复提供理论基础,为黄河流域生态保护和高质量发展先行区建设国家战略的顺利实施发挥积极作用。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于贺兰山东麓中段(38°36'47"—38°52'04"N, 105°52'05"—106°3'49"E),贺兰山主体海拔 2000—

3000 m, 相对高度 1500—2000 m, 地形南缓北陡, 起伏大, 多悬崖沟谷, 全年干旱少雨, 寒暑变化大, 热量资源丰富, 年平均日照时数超过 3000 h。随海拔变化, 水热条件具有明显规律性差异, 从海拔 1110 m 至主峰敖包疙瘩 3556 m 年均气温为 9—2.8 ℃, 年均降水量由山基 200 mm 逐渐增加至主峰 500 mm, 全年降水集中在 6—8 月, 年蒸发量 2000 mm^[11]。贺兰山东坡植被垂直带分化明显, 带谱完整, 沿海拔梯度依次为荒漠草原、山地疏林灌丛草原、针阔叶混交林、山地针叶林和高山灌丛草甸。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与群落调查

通过查阅《贺兰山植物资源图志》等文献资料^[13], 结合对贺兰山植被垂直分布格局的多次实地勘察, 综合考虑植被群落的典型性、重要性和可达性, 于 2021 年 7—8 月, 植物生长达到稳定时, 沿海拔梯度 1457—2920 m, 跨度近 1500 m 的高度上, 选取 5 种典型植被共设置 14 个样地进行分层调查(表 1), 每个植被类型重复 9 次(S5 重复 6 次)。在每个样地内根据群落结构随机布设套样方, 即每个乔木样方(20 m×20 m)内分别设置灌木样方(5 m×5 m)和草本样方(1 m×1 m)进行植被调查。运用植物群落学调查技术, 详细记录样方内的物种数, 植物高度、密度、盖度、频度和地形因子海拔、经纬度及坡度等信息, 灌木和乔木补充测定冠幅、胸径等。研究区覆盖了贺兰山东坡最典型植被群落的全部类型。

表 1 研究区植物群落概况

Table 1 Overview of the plant community in the study areas

研究区 Study area	样地 Sample	海拔 Altitude/m	植被类型 Vegetation types	群落结构 Community structure	科、属、种数 Number of family, genus, and species	优势种 Dominant species	重要值 Importance value/%
S1	S1-1、S1-2、S1-3	1457	荒漠草原	灌-草	8 科 14 属 14 种	狭叶锦鸡儿 <i>Caragana stenophylla</i>	75.78
						长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	52.33
S2	S2-1、S2-2、S2-3	1785	浅山灌丛	灌-草	12 科 16 属 19 种	刺旋花 <i>Convolvulus tragacanthoides</i>	62.45
						尖齿糙苏 <i>Phlomis dentosa</i>	26.68
S3	S3-1、S3-2、S3-3	2090	针阔叶混交林	乔-灌-草	24 科 42 属 52 种	青海云杉 <i>Picea crassifolia</i>	45.89
						虎榛子 <i>Ostryopsis davidiana</i>	45.45
						祁连苔草 <i>Carex allivicens</i>	20.03
S4	S4-1、S4-2、S4-3	2440	青海云杉林	乔-灌-草	16 科 20 属 20 种	青海云杉 <i>Picea crassifolia</i>	72.49
						置疑小檗 <i>Berberis dubia</i>	36.41
						祁连苔草 <i>Carex allivicens</i>	54.46
S5	S5-1、S5-2	2920	高山灌丛草甸	灌-草	13 科 21 属 24 种	小叶金露梅 <i>Dasiphora parvifolia</i>	100.00
						垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	22.36
合计 Total					34 科 74 属 102 种		

1.2.2 土壤样品采集与测定

植物群落调查完毕, 在样方内用五点法采集 0—10 cm 且无动物粪便附着的表层土壤样品充分混匀后形成 1 个混合样, 过筛(筛孔 2.0 mm)去除枯枝落叶、大块石子等杂质后装入标记的自封袋内并带回实验室, 土壤样品共 42 份。自然风干研磨后参照《土壤农化分析(第三版)》测定土壤指标^[14], 采用重铬酸钾外加热氧化法测定有机碳(SOC)、凯氏定氮法测定全氮(TN)、氢氧化钠熔融—钼锑抗比色法测定全磷(TP)、烘干法测定含水量(SM)、电极法测定 pH 值(土水比为 1:2.5)和电导率(EC)。

1.3 数据统计与分析

1.3.1 重要值及植物多样性指数计算

利用重要值(importance value, IV)描述植物物种在群落结构中的生态重要性, 计算公式如下:

$$IV_{\text{乔木}} = (\text{相对高度} + \text{相对密度} + \text{相对显著度}) / 3$$

$$IV_{\text{灌木}} = (\text{相对高度} + \text{相对密度} + \text{相对盖度}) / 3$$

$$IV_{\text{草本}} = (\text{相对高度} + \text{相对密度} + \text{相对盖度} + \text{相对频度}) / 4$$

植物群落多样性指数采用物种丰富度指数 (R)、Simpson 优势度指数 (D)、Shannon-Wiener 多样性指数 (H') 和 Pielou 均匀度指数 (E), 计算公式如下:

物种丰富度:
$$R = S$$

Simpson 优势度:
$$D = 1 - \sum P_i^2$$

Shannon-Wiener 多样性:
$$H' = - \sum P_i \times \ln P_i$$

Pielou 均匀度:
$$E = (- \sum P_i \times \ln P_i) / \ln S$$

式中, S 为植物群落物种数, P_i 为植物种 i 的重要值, $i = 1, 2, \dots, N$ 。

1.3.2 数据整理及分析

本研究利用《贺兰山植物资源图志》等书籍并邀请植物学专家进行植物鉴定。使用 Excel 2019 和 SPSS 25.0 对数据进行整理和分析, 通过单因素方差分析 (One-way ANOVA) 比较不同海拔植物群落多样性 (总体 TD、灌木层 SI、草本层 HI)、土壤特性的差异, 方差齐性时运用 Duncan 新复极差法, 非齐性时通过 Welch 判断差异显著性, Tamhane's T2 法进行多重比较; 采用独立样本 t 检验比较研究区 S3、S4 乔木层 (AI) 植物多样性的差异。通过 CANOCO 5.0 进行去趋势对应分析 (Detrended correspondence analysis, DCA) 得到四个排序轴最大梯度为 0.2, 故进行冗余分析 (RDA) 研究植物多样性与土壤因子的关系并绘图, 通过 Pearson 相关分析进一步检验土壤因子与植物群落多样性的相关性。其余图用 Origin 2021 绘制。

2 结果

2.1 植物群落多样性垂直分布特征

贺兰山不同海拔研究区总体植物多样性存在显著差异 ($P < 0.05$) (表 2)。随海拔升高, 植物群落总体植物多样性指数 R 、 D 、 H' 呈增减交替式变化, E 呈明显的单峰变化 (图 1)。 R 、 E 在 2090 m 的针阔叶混交林达到峰值, 在 1457 m 的荒漠草原最低; D 和 H' 在 2920 m 的高山灌丛草甸达到峰值, 在 2440 m 的青海云杉林出现谷值。

表 2 贺兰山不同海拔植物群落多样性
Table 2 Plant community diversity at different altitudes in Helan Mountains

研究区 Study area	海拔 Altitude/m	层次 Synusia	物种丰富度 Species richness R	Simpson 指数 Simpson index D	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index H'	Pielou 指数 Pielou index E
S1	1457	总体	10.67±1.20C	0.62±0.04C	1.24±0.12C	0.61±0.02C
		草本层	9.67±0.33b	0.66±0.02bc	1.35±0.06b	0.59±0.02b
		灌木层	1.67±0.67c	0.40±0.00	0.72±0.00	0.66±0.00
S2	1785	总体	12.33±0.88C	0.64±0.02C	1.23±0.04C	0.72±0.04B
		草本层	8.00±1.00b	0.75±0.01b	1.55±0.03b	0.76±0.05a
		灌木层	4.00±0.58b	0.53±0.04b	0.90±0.06c	0.69±0.12a
S3	2090	总体	34.67±2.96A	0.77±0.01B	1.83±0.07B	0.86±0.02A
		草本层	24.00±3.51a	0.90±0.02a	2.59±0.16a	0.82±0.03a
		灌木层	8.50±0.50a	0.74±0.01a	1.73±0.02a	0.81±0.01a
		乔木层	3.33±0.33a	0.65±0.02a	1.12±0.07a	0.94±0.02a
S4	2440	总体	13.67±1.86C	0.58±0.04C	1.10±0.08C	0.79±0.03AB
		草本层	6.67±1.45b	0.60±0.05c	1.21±0.18b	0.65±0.01b
		灌木层	4.67±0.33b	0.76±0.04a	1.42±0.04b	0.93±0.04a
		乔木层	2.33±0.33a	0.41±0.07b	0.66±0.14b	0.78±0.06a
S5	2920	总体	20.50±0.5B	0.87±0.01A	2.29±0.06A	0.77±0.03AB
		草本层	19.50±0.50a	0.87±0.01a	2.29±0.06a	0.77±0.03a
		灌木层	1.00±0.00c	—	—	—

数据显示为: 均值±标准误 (下同); 同列不同大写字母表示总体植物群落多样性指数在不同海拔间差异显著 ($P < 0.05$); 同列不同小写字母表示乔、灌、草层各自同一层植物群落多样性指数在不同海拔间差异显著 ($P < 0.05$)

如图 1 所示,各个层次植物多样性指数变幅较大且变化不一致。草本层(1457—2920 m)植物多样性指数 R 、 H' 和 E 与总体变化趋势不一致,但 R 、 E 指数值同样在针阔叶混交林达到最大,各多样性指数在不同海拔梯度上均表现出显著差异($P<0.05$)。灌木层(1457—2920 m)植物多样性指数均与总体变化不一致, D 、 E 指数值在青海云杉林达到最高,荒漠草原最低, R 、 H' 指数值在针阔叶混交林出现峰值,灌木层仅有多多样性指数 E 在海拔梯度上没有显著差异($P>0.05$)。乔木层(2090—2440 m)植物多样性指数均随海拔升高而降低,在相同海拔段与总体变化一致, D 、 H' 指数存在显著差异($P<0.05$)。

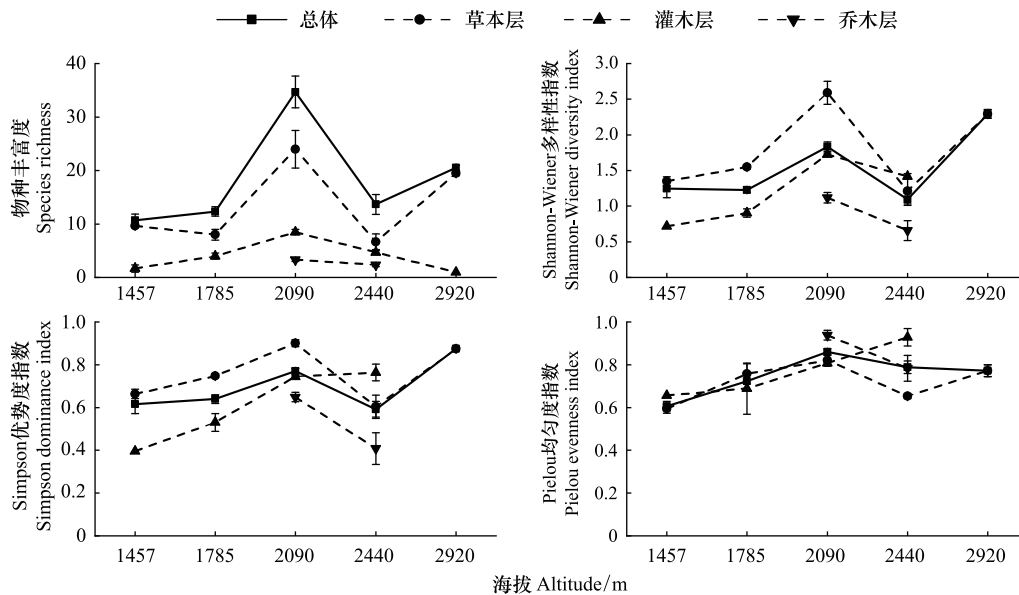


图 1 贺兰山植物群落多样性随海拔的变化

Fig.1 Changes of plant community diversity with altitude in Helan Mountains

2.2 不同植被类型土壤因子垂直分布特征

对沿海拔梯度上 5 种典型植被群落的土壤特征分析发现(表 3),随海拔升高,SOC、TN、C/P 及 SM 表现为协同变化特征,均呈先升后降再升高的变化趋势,具体表现为高山灌丛草甸>针阔叶混交林>青海云杉林>浅山灌丛>荒漠草原;pH 表现为与之相反的变化趋势,即先降后升再降低,EC 呈先降低后升高的变化特征,土壤 C/N 在 1457—2090 m 呈增加趋势,林带转变为针叶林后降低,土壤 N/P 则随着海拔增加不断升高。不同海拔研究区土壤性质、养分含量及其计量比存在显著差异($P<0.05$),土壤 SM、SOC、TN 在海拔梯度上存在较大的空间异质性,其中 SOC 与 TN 变异系数相近,对海拔变化的响应具有一致性。可见,随海拔梯度增加,不同植被类型对土壤 C、N、P 养分含量分布及生态化学计量特征具有重要影响。

表 3 贺兰山不同海拔土壤性质

Table 3 Soil properties at different altitudes in Helan Mountains

海拔 Altitude/m	有机碳 SOC/(g/kg)	全氮 TN/(g/kg)	全磷 TP/(g/kg)	pH	土壤电导率 EC/(μ S/cm)	土壤含水量 SM/%	C/N	C/P	N/P
1457	12.55 $\pm$ 1.41d	1.50 $\pm$ 0.12c	0.45 $\pm$ 0.02c	7.83 $\pm$ 0.04b	231.83 $\pm$ 12.62b	0.22 $\pm$ 0.03d	8.42 $\pm$ 0.62c	28.23 $\pm$ 2.79d	3.41 $\pm$ 0.30c
1785	19.21 $\pm$ 1.11c	1.90 $\pm$ 0.10c	0.44 $\pm$ 0.02c	7.81 $\pm$ 0.01b	190.39 $\pm$ 3.56c	2.39 $\pm$ 0.11c	10.21 $\pm$ 0.56b	43.25 $\pm$ 2.35c	4.27 $\pm$ 0.20c
2090	79.57 $\pm$ 2.17a	5.97 $\pm$ 0.35b	0.87 $\pm$ 0.04b	7.72 $\pm$ 0.01c	180.12 $\pm$ 13.96c	13.32 $\pm$ 0.84b	13.70 $\pm$ 0.90a	93.22 $\pm$ 5.69a	6.87 $\pm$ 0.256b
2440	56.83 $\pm$ 3.04b	5.75 $\pm$ 0.18b	0.80 $\pm$ 0.02b	7.99 $\pm$ 0.02a	197.21 $\pm$ 12.92bc	10.72 $\pm$ 0.52b	9.92 $\pm$ 0.51bc	71.66 $\pm$ 3.89b	7.22 $\pm$ 0.15b
2920	82.84 $\pm$ 2.71a	9.99 $\pm$ 0.25a	0.97 $\pm$ 0.05a	7.70 $\pm$ 0.03c	412.00 $\pm$ 25.05a	21.23 $\pm$ 1.74a	8.30 $\pm$ 0.25bc	85.98 $\pm$ 3.70a	10.39 $\pm$ 0.48a
平均值 Mean	47.87 $\pm$ 2.51	4.67 $\pm$ 0.297	0.69 $\pm$ 0.04	7.82 $\pm$ 0.03	230.19 $\pm$ 19.40	8.74 $\pm$ 0.87	10.24 $\pm$ 0.94	62.93 $\pm$ 5.24	6.15 $\pm$ 0.40
变异系数/% Coefficient variations	62.89	64.24	33.33	1.53	37.30	86.38	25.88	43.86	39.67

不同小写字母表示同一土壤因子在不同海拔间差异显著($P<0.05$)

2.3 植物群落多样性与土壤因子的 RDA 排序

冗余分析较好地解释了贺兰山总体和草本层植物群落多样性垂直分布特征与不同土壤因子之间的关系(表4),Monte-Carlo 检验显示排序结果可信,而灌木层和乔木层由于样本量较少未通过检验,故仅对总体和草本层 RDA 排序结果进行说明。总体和草本层植物多样性—土壤因子在前 2 排序轴的相关系数分别为 0.983、0.976 和 0.974、0.845,植物多样性—土壤因子关系累积百分比分别达 95.4%和 95.7%,因此,前 2 排序轴能较好的反应植物群落多样性与土壤因子的关系。

表 4 贺兰山植物群落多样性和土壤因子的 RDA 分析结果

Table 4 Results of redundancy analysis (RDA) between plant community diversity and soil factors in Helan Mountains

土壤因子 Soil factors	总体植物群落 Total plant community				草本层 Herb layer			
	RDA1	RDA2	F	P	RDA1	RDA2	F	P
有机碳 SOC	0.8437	-0.2093	13.7	0.002 **	0.6675	-0.2582	0.8	0.502
全氮 TN	0.7392	0.0642	0.8	0.518	0.5019	-0.0589	0.4	0.672
全磷 TP	0.7444	-0.1126	0.4	0.784	0.5320	-0.2554	1.8	0.19
碳氮比 C/N	0.4998	-0.6292	1.1	0.368	0.5883	-0.3564	1.2	0.332
碳磷比 C/P	0.8258	-0.3659	1.6	0.218	0.6951	-0.2572	9.2	0.008 **
氮磷比 N/P	0.6956	0.0127	0.2	0.888	0.4716	0.0043	0.4	0.676
pH	-0.6691	-0.3228	7.1	0.004 **	-0.7274	-0.2663	10.5	0.002 **
电导率 EC	0.3581	0.7427	8.1	0.002 **	0.1397	0.3625	1.8	0.192
含水量 SM	0.8059	0.0190	3.5	0.034 *	0.5961	-0.0642	2.9	0.084
特征参数 Characteristic parameter								
特征值 Eigenvalues	0.709	0.188			0.822	0.052		
多样性—环境相关系数 Correlation	0.983	0.976			0.974	0.845		
累计解释变异 Explained variation/%	75.40	95.40			89.90	95.70		
总典范特征值 Canonical eigenvalues	0.9300				0.9134			
蒙特卡洛置换检验 Monte-Carlo test		F=10.5 P=0.02				F=18.5 P=0.026		

* 在 0.05 的水平(双侧)上显著相关, ** 在 0.01 的水平(双侧)上显著相关

选择前 2 轴绘制植物多样性和土壤因子的二维空间 RDA 排序图。总体植物多样性与土壤因子排序结果显示(图 2),排序轴 I 解释了总变量的 70.90%,与 SOC、C/P、SM、TP 和 TN 的相关性较大,排序轴 II 解释了总变量的 18.78%,主要反映土壤 EC、C/N 的影响。根据夹角和箭头的大小显示,总体植物多样性指数 D 、 H' 、 R 与 pH 呈负相关关系,与其他土壤因子呈正相关, E 与 pH 和 EC 呈负相关,与其他土壤因子呈正相关;从 P 值来看,SOC、EC、pH 和 SM 对贺兰山植物物种多样性沿海拔梯度分布差异有高度的相关性,其次是 C/P、C/N。草本层植物多样性与土壤因子排序结果显示(图 3),排序轴 I 主要反映土壤 pH、C/P、SOC 和 SM 的影响,排序轴 II 反映土壤 EC、C/N 的影响;pH、C/P 是显著影响草本层植物多样性垂直分布的土壤因子($P<0.05$),其次为 SM 和 TP;草本层植物多样性指数 R 、 D 、 H' 、 E 均与 pH 呈负相关关系。综上,贺兰山不同海拔土壤因子对植物群落多样性的作用较大,还需进一步具体分析其相关强度。

2.4 植物群落多样性指数与土壤因子的相关性

基于 RDA 排序结果,利用总体和乔、灌、草层植物多样性指数与土壤因子进行相关分析结果显示(表 5),植物群落多样性与土壤因子间表现出较强的相关性。SOC、TN、TP、C/P、N/P、SM 与总体植物多样性指数 R 、 D 、 H' 、 E 呈显著正相关($P<0.05$),C/N 与 R 、 E 、EC 与 D 、 H' 呈显著正相关($P<0.05$),而 pH 与 R 、 D 、 H' 呈显著负相关($P<0.05$)。与不同层次和总体植物多样性显著相关的土壤因子不同,其中 SOC、pH、C/P、SM 与草本层植物多样性相关性较强,SOC、pH 与乔木层植物多样性相关性较强,除了 pH、EC、C/N 外,其他土壤因子均与灌木层植物多样性显著相关($P<0.05$)。综上,可以看出植物多样性受到土壤特性、养分及其生态化学计量比的共同影响。

3 讨论

3.1 植物群落多样性垂直分布特征

山地生态系统植物多样性的垂直分异格局,反映了植物的生态学特性、分布状况和环境适应性,地理差异、进化因素、生态过程和环境因子等影响使其沿海拔梯度呈现下降、上升、“U 型”模式、“单峰”模式或无明显变化规律等分布格局^[15],加之不同的资源利用状况使得海拔梯度上不同层次植物多样性变化趋势存在差异。本研究共调查到植物 34 科 74 属 102 种,占贺兰山植物总物种数的 12.39%^[13],植被垂直分布格局支持了“中域效应 (mid-domain effect)”假说^[16-17],即在中海拔 2090 m 的针阔叶混交林物种多样性最大,此处水热耦合作用虽不是最佳但较适宜^[18],与 Xu 等^[19]在管涔山、关帝山、五鹿山、梁红柱等^[20]在太行山的研究结果一致。随海拔升高,不同层次植物多样性变化趋势与朱源等^[21]和苏闯^[22]等在贺兰山 1500—3100 m、西坡 1283—3472 m 开展的研究结果相似。青海云杉林植物多样性指数 D 、 H' 、 E 相对较低而灌木层则表现较高水平,一方面是受到中高海拔冷湿气候因素的限制;另一方面是林下植物明显受到林冠层较高的遮蔽作用,种间竞争致使草本植物多样性降低;此外,也可能是马鹿、岩羊等大型草食动物长期采食和践踏等干扰降低了物种多样性,而根据协同进化原则促进了木本植物生长,因此灌木层表现出较高的多样性特征。高山灌丛草甸植物多样性表现较高水平,是因为夏季雨水充沛、光照充足,较高的土壤养分使得植物多样性随之增加。荒漠草原和浅山灌丛,土壤相对贫瘠,持水力差,加之低海拔区易受干扰,故仅有少数抗旱性强的灌木和草本植物生长。

3.2 土壤因子垂直分布特征

土壤是山地植物生长发育的重要基础。本研究除荒漠草原和浅山灌丛外,其他植被类型土壤 SOC、TN 蓄积量较为丰富,具有较好的养分归还和地力维持效果。高海拔高山灌丛草甸和中海拔针阔叶混交林土壤养分含量高于其他研究区,一方面是二者植物物种多样性较高,土壤 C、N、P 通过植物-凋落物-土壤-微生物系统进行大量积累^[23];另一方面是高海拔区气温低,土壤含水量较高,土壤微生物活性弱使得矿化速率低。研究发现海拔梯度下不同植被类型表层土壤沿海拔梯度空间异质性较大,呈现一定的梯度特征^[24]。本研究区土壤养分含量随海拔升高大体呈先升再降后升高的变化特征,与马进鹏等对贺兰山不同海拔植被下土壤微生

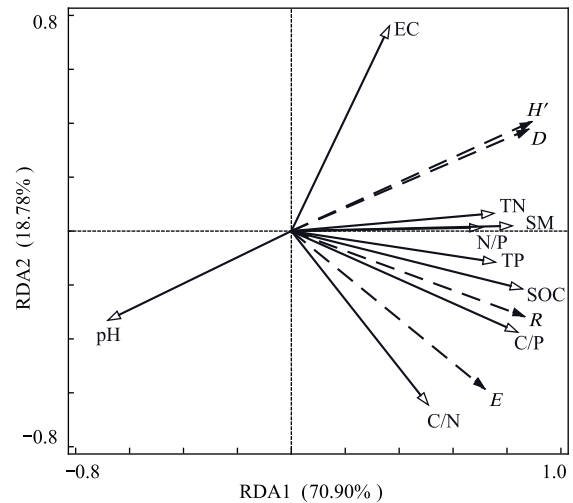


图2 总体植物群落多样性与土壤因子的 RDA 排序

Fig.2 RDA ordination between total plant community diversity and soil factors

实心虚线箭头表示植物多样性指数,空心实线箭头表示土壤因子; R :物种丰富度 Species richness; D :Simpson 优势度指数 Simpson dominance index; H' :Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index; E :Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index;SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon;TN:土壤全氮 Soil total nitrogen;TP:土壤全磷 Soil total phosphorus;C/N:碳氮比 C:N ratio;C/P:碳磷比 C:P ratio;N/P:氮磷比 N:P ratio;pH:酸碱度 pH value;EC:电导率 Electrical conductivity;SM:土壤含水量 Soil moisture content

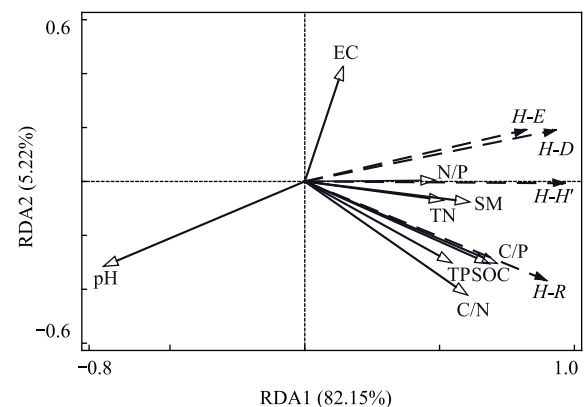


图3 草本层植物群落多样性与土壤因子的 RDA 排序

Fig.3 RDA ordination between plant community diversity and soil factors in the herbaceous plant layer

$H-R$:草本层物种丰富度 Species richness of the herbaceous plant layer; $H-D$:草本层 Simpson 优势度指数 Simpson dominance index of the herbaceous plant layer; $H-H'$:草本层 Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index of the herbaceous plant layer; $H-E$:草本层 Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index of the herbaceous plant layer

物群落结构特征研究中的土壤养分空间变化部分的结果相似^[25],但土壤 SOC、TN、TP 略高于其结果,如同处在苏峪口青海云杉林,本研究 2440 m SOC 含量为 56.8 g/kg,这是因为青海云杉林是马鹿种群夏季活动的最主要区域,调研过程中发现马鹿实体、粪便等,不排除大型草食动物活动能够增加北方山地森林脆弱生态系统土壤 C 积累这一因素^[26]。土壤养分生态化学计量特征可以作为评价土壤养分供给能力、限制状况和多功能性的重要指标。本研究与吴梦瑶等^[27]对贺兰山不同海拔土壤生态化学计量比的研究结果相似,本研究中针阔叶混交林 C/N 显著高于其他研究区,充足的 C 含量降低了土壤有机质的矿化作用;不同植被类型 C/P 随海拔升高呈先升后降再升高变化,说明土壤 P 有效性呈波动变化,但大体呈降低趋势,在微生物分解有机质过程中逐渐受到 P 限制;研究区土壤 N/P 沿海拔梯度显著升高,表明高海拔区 N 含量较富余,但在低海拔区表现较为缺乏,再次说明贺兰山东坡土壤 P 素逐渐缺乏。

表 5 植物群落多样性与土壤因子的相关性

Table 5 Correlation between plant community diversity and soil factors

植物群落 Plant community	指标 Index	有机碳 SOC	全氮 TN	全磷 TP	pH	土壤 电导率 EC	土壤 含水量 SM	C/N	C/P	N/P
总体 Total	<i>R</i>	0.786 **	0.592 *	0.676 **	-0.554 *	0.036	0.678 **	0.622 *	0.798 **	0.549 *
	<i>D</i>	0.679 **	0.698 **	0.629 *	-0.712 **	0.614 *	0.739 **	0.21	0.604 *	0.639 *
	<i>H'</i>	0.697 **	0.731 **	0.650 *	-0.730 **	0.668 **	0.768 **	0.163	0.616 *	0.679 **
	<i>E</i>	0.796 **	0.602 *	0.674 **	-0.244	-0.094	0.664 **	0.690 **	0.879 **	0.622 *
草本层 Herb layer	<i>H-R</i>	0.725 **	0.474	0.593 *	-0.535 *	-0.077	0.566 *	0.728 **	0.762 **	0.425
	<i>H-D</i>	0.538 *	0.449	0.434	-0.813 **	0.269	0.535 *	0.393	0.527	0.409
	<i>H-H'</i>	0.675 **	0.536 *	0.553 *	-0.760 **	0.25	0.621 *	0.521	0.677 **	0.492
	<i>H-E</i>	0.544 *	0.402	0.393	-0.584 *	0.059	0.491	0.561 *	0.626 *	0.429
灌木层 Shrub layer	<i>S-R</i>	0.725 *	0.908 **	0.802 **	0.4	-0.42	0.866 **	0.097	0.677 *	0.959 **
	<i>S-D</i>	0.856 **	0.917 **	0.850 **	0.087	-0.501	0.922 **	0.395	0.822 **	0.925 **
	<i>S-H'</i>	0.975 **	0.922 **	0.919 **	-0.173	-0.481	0.971 **	0.654	0.939 **	0.875 **
	<i>S-E</i>	0.553	0.657	0.613	0.28	-0.163	0.601	0.165	0.512	0.649
乔木层 Arbor layer	<i>A-R</i>	-0.936 **	-0.252	-0.585	0.981 **	0.511	-0.78	-0.854 *	-0.766	0.568
	<i>A-D</i>	0.934 **	0.394	0.465	-0.872 *	-0.436	0.761	0.796	0.808	-0.135
	<i>A-H'</i>	0.888 *	0.52	0.551	-0.830 *	-0.496	0.846 *	0.702	0.713	-0.089
	<i>A-E</i>	0.941 **	0.068	0.191	-0.871 *	-0.193	0.473	0.924 **	0.949 **	-0.177

3.3 植物群落多样性与土壤因子的关系

山地植物多样性的垂直分布模式是其对生物和非生物影响因素适应的结果,土壤、气候条件被普遍认为是局域尺度上制约植物多样性的主要因素^[28],土壤对植物多样性的塑造具有“模具效应”^[29],本研究植物群落 *R*、*D*、*H'* 与土壤 SOC、TN、C/P、SM 随海拔升高表现为协同变化特征。随海拔变化,各土壤因子的交互作用直接或间接影响区域内植物多样性^[30],姚俊宇等^[31]表示速效钾、有机质、有效磷对碧峰峡山次生林植物多样性影响显著,王媚臻等^[32]发现有机质、全氮、钾是影响柏木人工林下植物多样性的主要因子,李梦佳等^[33]发现全磷、含水量是影响戴云山植物多样性的主要驱动因子,李婷婷等^[34]发现 pH、有机质、全磷、速效磷是影响云顶山林下植物多样性的主要土壤因子,本研究进一步强调了土壤 SOC、pH、SM 及 C/P 对山地植物多样性的驱动作用。RDA 排序结果显示,9 个土壤因子共解释了总体植物多样性总变异的 89.68%,土壤 SOC、EC、pH 和 SM 对植物多样性的总效应呈现显著水平,这是由于碳是植物的构架元素,土壤碳含量的变化必将对植物多样性产生重要影响,这与余轩等^[35]和向雪梅等^[36]的研究结果一致。Flores-Galicia 等^[37]在墨西哥沿巴帕洛阿潘河岸发现山地植物多样性空间变化与海拔、水流量以及 pH 和 EC 有关,其中土壤 SM 是元素循环的重要载体,土壤 SM 往往与物种多样性呈显著正相关,本研究荒漠草原 SM 最低仅为 0.22%,极度缺水条件下 *H'*、*E* 指数同样最低;土壤 pH 作为影响营养元素有效性和表征植物生存适宜度的关键指标,Dingaen 等在干

旱半干旱区研究发现土壤 pH 对植物多样性影响较大^[38],本研究显示 pH 与总体和草本植物多样性指数呈显著负相关,闫成才等^[39]和李婷婷等^[34]也表明在天山南坡草甸草原、云顶山人工林下草本层 pH 与植物多样性呈负相关关系,与本研究结果一致;土壤 EC 对贺兰山植物多样性垂直分布格局同样具有显著相关性,郭佳佳等^[40]也表明 EC 是影响太行山南段连翘群落植物多样性垂直分布的主要因子。土壤 C/P 反映有机质对 P 的释放和固持能力,土壤 P 属沉积性元素,主要来源于岩石的风化且迁移率低,本研究区土壤 C 含量高,较高的 C/P 致使有机质矿化时分解释放 P 的能力有限,加之高海拔区较高的 P 限制,一定程度上影响山地植物多样性。相关性分析与冗余分析结果一致,即土壤 SOC、C/P、SM、pH 是影响贺兰山东坡植物多样性的主导因子,但由于乔、灌、草层植物所处的空间层次不同,不同的资源利用策略及遗传特性使得不同层次植物多样性受不同的土壤因子驱动。

4 结论

本文以贺兰山东坡 5 种典型植被类型为研究对象,探讨了植物多样性垂直分布格局与土壤因子之间的关系,得出如下结论:

(1) 贺兰山东坡不同海拔典型植物群落多样性、土壤特性具有明显的垂直分布格局。植物多样性“中域效应”明显,不同层次植物多样性大体表现为草本层>灌木层>乔木层,草本植物一定程度上决定了总体植物多样性的海拔分布格局。研究区高山灌丛草甸土壤养分含量最高,不同海拔植被群落土壤有机质普遍分解较为缓慢,青海云杉林以上高海拔区 P 限制高。

(2) 土壤因子能够显著影响贺兰山东坡植物群落多样性的垂直变异,土壤有机碳、碳磷比、pH、含水量是影响植物多样性沿海拔梯度变化的主导因子,其中土壤有机碳、碳磷比和含水量是植物多样性的促进因子,pH 则为制约性因子,草本和灌木植物相较于乔木对土壤环境变化更为敏感。

建议:从目前来看,应适当控制贺兰山岩羊种群的数量与人为活动干扰的频数和强度;从长期来看,将来对退化植被群落的修复应对不同海拔、不同植物组分分别采取不同措施。另外,本研究仅探究了土壤因子对贺兰山东坡植物物种多样性垂直分异的影响,从不同维度的植物多样性分布格局及其与气候、土壤、地形等环境因子的关系以及微生物的驱动机制等还需进一步研究、量化,持续深入的研究将为区域内贺兰山生物多样性保护、退化生态系统修复以及政府的科学决策、管理提供理论基础。

致谢: 本文在植被调查与植物鉴定中,得到了宁夏贺兰山国家级自然保护区管理局和宁夏大学农学院李小伟教授的支持和帮助,特此致谢。

参考文献(References):

- [1] Rahbek C, Borregaard M K, Colwell R K, Dalgaard B, Holt B G, Morueta-Holme N, Nogues-Bravo D, Whittaker R J, Fjeldsø J. Humboldt's enigma: what causes global patterns of mountain biodiversity? *Science*, 2019, 365(6458): 1108-1113.
- [2] Rahbek C, Borregaard M K, Antonelli A, Colwell R K, Holt B G, Nogues-Bravo D, Rasmussen C M Ø, Richardson K, Rosing M T, Whittaker R J, Fjeldsø J. Building mountain biodiversity: geological and evolutionary processes. *Science*, 2019, 365(6458): 1114-1119.
- [3] de Bello F, Lavorel S, Hallett L M, Valencia E, Garnier E, Roscher C, Conti L, Galland T, Goberna M, Májeková M, Montesinos A, Pausas J G, Verdú M, E-Vojtkó A, Götzenberger L, Lepš J. Functional trait effects on ecosystem stability: assembling the jigsaw puzzle. *Trends in Ecology & Evolution*, 2021, 36(9): 822-836.
- [4] Rawlik M, Kasprowicz M, Jagodziński A M. Differentiation of herb layer vascular flora in reclaimed areas depends on the species composition of forest stands. *Forest Ecology and Management*, 2018, 409: 541-551.
- [5] 王邵军. “植物-土壤”相互反馈的关键生态学问题: 格局、过程与机制. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2020, 44(2): 1-9.
- [6] Jiang Y, Kang M Y, Zhu Y, Xu G C. Plant biodiversity patterns on Helan Mountain, China. *Acta Oecologica*, 2007, 32(2): 125-133.
- [7] 张东杰, 徐翔, 曾小强, 张化永. 宁夏贺兰山种子植物区系垂直分布格局及其气候解释. *安徽农业科学*, 2016, 44(32): 53-56.
- [8] 林妍敏, 南雄雄, 胡志瑞, 李新庆, 王芳. 西北典型生态脆弱区植被覆盖度时空变化及其生态安全评价: 以宁夏贺兰山为例. *生态与农村环境学报*, 2022, 38(5): 599-608.
- [9] 刘星, 李国旗. 海拔对贺兰山蒙古扁桃不同花柱型花比例和表型性状的影响. *植物资源与环境学报*, 2022, 31(2): 91-93.

- [10] Wu M Y, Pang D B, Chen L, Li X B, Liu L Z, Liu B, Li J Y, Wang J F, Ma L L. Chemical composition of soil organic carbon and aggregate stability along an elevation gradient in Helan Mountains, Northwest China. *Ecological Indicators*, 2021, 131: 108228.
- [11] Zhang M C, Wang X M, Ding Y. Flight responses of blue sheep in Ningxia Helan mountain national nature reserve. *Folia Zoologica*, 2013, 62(3): 185-192.
- [12] 谢建冲, 孟德怀, 李宗智, 张致荣, 刘振生, 滕丽微. 宁夏贺兰山国家级自然保护区岩羊 (*Pseudois nayaur*) 种群数量及结构. *生态学报*, 2022, 42(10): 4189-4196.
- [13] 黄璐琦, 李小伟. 贺兰山植物资源图志. 福州: 福建科学技术出版社, 2017.
- [14] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [15] 梁红柱, 刘丽丽, 付同刚, 高会, 李敏, 刘金铜. 山地植被垂直分布变化格局研究进展与述评. *中国生态农业学报(中英文)*, 2022, 30(7): 1077-1090.
- [16] Colwell R K, Lees D C. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, 15(2): 70-76.
- [17] Gao J, Zhang X, Luo Z F, Lan J J, Liu Y H. Elevational diversity gradients across seed plant taxonomic levels in the Lancang River Nature Reserve: role of temperature, water and the mid-domain effect. *Journal of Forestry Research*, 2018, 29(4): 1121-1127.
- [18] Gao D, Fu L Q, Sun J X, Li Y, Cao Z, Liu Y Y, Xu P, Zhao J C. The mid - domain effect and habitat complexity applied to elevational gradients: Moss species richness in a temperate semihumid monsoon climate mountain of China. *Ecology and Evolution*, 2021, 11(12): 7448-7460.
- [19] Xu M H, Du R, Li X L, Yang X H, Zhang B G, Yu X L. The mid-domain effect of mountainous plants is determined by community life form and family flora on the Loess Plateau of China. *Scientific Reports*, 2021, 11(1): 10974.
- [20] 梁红柱, 刘丽丽, 高会, 付同刚, 朱建佳, 苏杨, 刘金铜. 太行山东坡中段植物多样性垂直分布格局及其驱动因素. *中国生态农业学报(中英文)*, 2022, 30(7): 1091-1100.
- [21] 朱源, 康慕谊, 江源, 刘全儒. 贺兰山木本植物群落物种多样性的海拔格局. *植物生态学报*, 2008, 32(3): 574-581.
- [22] 苏闯, 张芯毓, 马文红, 赵利清, 梁存柱. 贺兰山灌丛群落物种多样性海拔格局及环境解释. *山地学报*, 2018, 36(5): 699-708.
- [23] Prommer J, Walker T W N, Wanek W, Braun J, Zezula D, Hu Y T, Hofhansl F, Richter A. Increased microbial growth, biomass, and turnover drive soil organic carbon accumulation at higher plant diversity. *Global Change Biology*, 2020, 26(2): 669-681.
- [24] 邱思慧, 林少颖, 王维奇. 中国东部地区不同海拔梯度土壤有机碳库特征及其影响因素综述. *中国水土保持科学(中英文)*, 2022, 20(03): 142-150.
- [25] 马进鹏, 庞丹波, 陈林, 万红云, 陈高路, 李学斌. 贺兰山不同海拔植被下土壤微生物群落结构特征. *生态学报*, 2022, 42(2): 667-676.
- [26] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, Setälä H, van der Putten W H, Wall D H. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 2004, 304(5677): 1629-1633.
- [27] 吴梦瑶, 陈林, 庞丹波, 刘波, 刘丽贞, 邱开阳, 李学斌. 贺兰山不同海拔土壤团聚体碳氮磷含量及其化学计量特征变化. *应用生态学报*, 2021, 32(4): 1241-1249.
- [28] Huang E H, Chen Y X, Fang M, Zheng Y, Yu S X. Environmental drivers of plant distributions at global and regional scales. *Global Ecology and Biogeography*, 2021, 30(3): 697-709.
- [29] 蔡祖聪. 土壤在植物多样性形成中的作用及其研究意义. *土壤学报*, 2022, 59(1): 1-9.
- [30] 马紫荆, 张云玲, 刘彬. 天山中段南坡巴伦台地区不同海拔植物群落物种多样性与土壤因子的关系. *广西植物*, 2022, 42(07): 1116-1125.
- [31] 姚俊宇, 齐锦秋, 张柳桦, 王媚臻, 李婷婷, 张潇月, 郝建锋. 人为干扰对碧峰峡山矾次生林群落物种多样性和土壤理化性质的影响. *生态学杂志*, 2018, 37(10): 2942-2950.
- [32] 王媚臻, 毕浩杰, 金锁, 刘佳, 刘宇航, 王宇, 齐锦秋, 郝建锋. 林分密度对云顶山柏木人工林林下物种多样性和土壤理化性质的影响. *生态学报*, 2019, 39(3): 981-988.
- [33] 李梦佳, 何中声, 江蓝, 谷新光, 晋梦然, 陈博, 刘金福. 戴云山物种多样性与系统发育多样性海拔梯度分布格局及驱动因子. *生态学报*, 2021, 41(3): 1148-1157.
- [34] 李婷婷, 唐永彬, 周润惠, 余飞燕, 董洪君, 王敏, 郝建锋. 云顶山不同人工林林下植物多样性及其与土壤理化性质的关系. *生态学报*, 2021, 41(3): 1168-1177.
- [35] 余轩, 王兴, 吴婷, 王启学, 马昀, 谢莉, 宋乃平. 荒漠草原植物多样性恢复与土壤生境的关系. *生态学报*, 2021, 41(21): 8516-8524.
- [36] 向雪梅, 德科加, 林伟山, 冯廷旭, 魏希杰, 王伟, 徐成体, 钱诗祎. 氮素添加对高寒草甸植物群落多样性和土壤生态化学计量特征的影响. *草地学报*, 2021, 29(12): 2769-2777.
- [37] Flores - Galicia N, Trejo I, Ramírez - Marcial N. Environment - driven changes in diversity of riparian plant communities along a mountain river. *Ecology and Evolution*, 2021, 11(10): 5690-5701.
- [38] Dinga M N V, Tsubo M, Walker S, Newby T. Soil chemical properties and plant species diversity along a rainfall gradient in semi-arid grassland of South Africa. *Plant Ecology and Evolution*, 2017, 150(1): 35-44.
- [39] 闫成才, 王域, 杨志峰, 刘浦江, 王国庆, 郝海婷, 席琳乔. 围栏封育对天山南坡中段草甸草原植物多样性和土壤理化性质的影响. *黑龙江畜牧兽医*, 2021, (13): 91-96.
- [40] 郭佳佳, 张雷廷, 车建芳, 焦海华, 茹文明, 白志辉. 太行山南段连翘群落结构及其影响因子研究. *生态学报*, 2021, 41(21): 8589-8601.