

DOI: 10.20103/j.stxb.202407031547

周盈香, 廖梦娜, 李凯, 倪健. 浙中亚热带山地森林表土孢粉多样性与现代植物多样性和景观结构的关系. 生态学报, 2025, 45(7): 3431-3443.

Zhou Y X, Liao M N, Li K, Ni J. The relationships of pollen diversity with modern plant diversity and landscape structure in subtropical montane forest of central Zhejiang. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(7): 3431-3443.

浙中亚热带山地森林表土孢粉多样性与现代植物多样性和景观结构的关系

周盈香, 廖梦娜*, 李 凯, 倪 健

浙江师范大学生命科学学院, 金华 321004

摘要: 植物多样性对维持陆地生态系统稳定和服务功能具有重要作用。孢粉记录可为了解植物多样性变化和生态系统动态提供长期视角, 为生态保护管理提供科学依据。然而, 孢粉多样性对植物多样性的代表性及其与景观结构的关系尚未得到充分了解。鉴于此, 利用浙江中部亚热带森林 24 个现代样方植物调查和表土孢粉数据计算植物及孢粉丰富度和均匀度, 基于研究区植被分布图计算斑块多样性指标(丰富度、多样性和均匀度), 并采用数值方法研究表土孢粉多样性与现代植物多样性、海拔及景观结构间的关系。结果表明, 孢粉丰富度和均匀度对样方尺度植物丰富度和均匀度的代表性不强, 但对孢粉数据进行木本和草本类群划分可增强孢粉与植物丰富度的相关性; 在海拔梯度上, 孢粉丰富度和均匀度均随海拔升高而呈现下降趋势; 对于景观结构特征, 孢粉均匀度与 300m 范围内的斑块均匀度存在显著正相关关系。研究认为亚热带山地森林孢粉丰富度与均匀度无法作为小尺度植物多样性的可靠指标, 但可以在一定程度上反映区域景观结构特征和多样性的垂直分布格局。本研究还揭示了植被类型的变化可能会导致孢粉多样性对植物多样性的显著高估或低估, 因此在利用化石孢粉记录重建植物多样性动态变化时需特别注意地质历史时期植被类型的转变。

关键词: 表土孢粉; 丰富度; 均匀度; 斑块多样性; 垂直分布格局

The relationships of pollen diversity with modern plant diversity and landscape structure in subtropical montane forest of central Zhejiang

ZHOU Yingxiang, LIAO Mengna*, LI Kai, NI Jian

College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

Abstract: Plant diversity plays an important role in maintaining the stability and service functions of terrestrial ecosystems. In paleoecology, pollen records can not only provide a long-term perspective for understanding plant diversity changes and ecosystem dynamics, but also provide scientific basis for ecological conservation and management. However, the correlation between pollen diversity and plant diversity, as well as its relationship with landscape structure and altitude, remain incompletely understood. Given this, we calculated pollen and plant richness and evenness using the modern plant community survey data from 24 quadrats and the topsoil pollen records within the quadrats from the subtropical forest region of central Zhejiang Province. Besides, we computed patch diversity indices (patch richness, patch diversity and patch evenness) based on the vegetation distribution map of the study area. We subsequently analyzed numerically the relationships between modern pollen diversity and plant diversity, landscape structure, as well as elevation. To assess the impacts of pollen production, pollination strategy, and dispersal capacity of pollen on the relationships between pollen and plant diversity, we adjusted the pollen data for seven main pollen taxa using the pollen representation value (R-value), and

基金项目: 国家自然科学基金项目 (42271161)

收稿日期: 2024-07-03; 网络出版日期: 2025-01-02

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mnliao@zjnu.edu.cn

divided the data sets into different sub-data sets according to the life form (woody or herbaceous taxa) and the mode of pollination (anemophilous and non-anemophilous) to calculate the correlations between pollen and plant diversity in each pair of (sub-) data sets. The results showed that there were significant differences in plant richness and pollen richness in subtropical evergreen broad-leaved forest, but no such differences were observed in other three vegetation types (mixed forest, coniferous forest and mountain shrub). Neither pollen richness nor evenness accurately mirrors the quadrat-scale plant diversity, but the correlation between pollen richness and plant richness can be enhanced by classifying pollen data into woody and herbaceous taxa. Correction of pollen data with R-values could not improve the significance and correlation between pollen and plant diversity. This probably because the R-values, estimated as the average values of the R-values from China's subtropical forest area, may not be able to accurately reflect the representation of the selected pollen taxa to their parent plants in the study area. Our study found that pollen richness and evenness decrease with increasing altitude, and unraveled a significant positive correlation between pollen evenness and patch evenness within 300 m. We suggested that pollen richness and evenness in subtropical mountain forest could not be used as reliable indicators for quadrat-scale plant diversity, but could reflect, to a certain extent, characteristics of the landscape structure and vertical distribution pattern of plant diversity. However, dividing pollen data into woody and herbaceous taxa can enhance the robustness of reconstructing long-term changes in plant diversity over geological periods. Furthermore, this study has demonstrated that shifts in vegetation types can result in significant overestimation or underestimation of plant diversity when relying on pollen data. Therefore, it is crucial to carefully consider changes in vegetation types over geological history when using fossil pollen records to reconstruct variations in plant diversity.

Key Words: surface pollen; richness; evenness; patch index; vertical distribution pattern

生物多样性是生态系统重要特性之一^[1],对维持生态系统的稳定、功能和持续发展具有重要作用^[2]。人类对土地资源的过度利用及气候的快速波动加速了物种栖息地丧失和资源分布变化,全球生物多样性已经并正在发生显著变化^[3-4]。未来几十年,气候变暖预计将迫使物种向极地迁移,改变全球多样性梯度^[5]。研究过去生物多样性维持和随时空变化的机制,可为预测生物多样性响应未来气候和土地利用变化提供参考模式^[6]。化石孢粉是了解过去植物群落特征、重建历史时期植被动态和植物多样性的重要代用指标^[7]。然而,孢粉多样性是否能够真实地反映植物多样性?它能够反映什么空间尺度的多样性?这些问题至今仍未获得充分理解。

受孢粉分类精度、产量、传播能力和保存情况等因素的影响,孢粉多样性与植物多样性之间的关系十分复杂^[8-9],不同地区的研究结果存在差异。尽管不少地区的研究结果显示植物与孢粉多样性呈显著正相关^[6,10-12],但对非洲西部和南美洲中部^[13]以及北美太平洋西北地区^[14]的研究却发现植物多样性与孢粉多样性的相关性较差。近年来,中国学者开始关注植物与孢粉多样性关系的研究,相关工作已经在青藏高原及东北地区开展^[15-17]。这些研究同样显示了植物与孢粉多样性之间复杂的关系,例如,东北地区孢粉丰富度与植物丰富度的空间变化格局相似,但孢粉均匀度与植物均匀度的空间变化格局存在明显的差异^[15];青藏高原孢粉的丰富度和均匀度无法反映局地尺度的植物丰富度和均匀度的变化,但可以反映不同植被类型的植物丰富度和均匀度趋势^[17]。不少研究采用孢粉代表性 R 值或景观重建算法 (Landscape Reconstruction Algorithm, LRA) 来验证对孢粉数据进行产率和传播能力的校正是否能够提高孢粉与植物多样性的相关关系,但结果差异较大^[9-10,15,18-19]。

植物丰富度通常与研究区的环境异质性和景观多样性呈正相关^[20-22],这是由于多样化的景观包含更多可利用栖息地,因此可以容纳更多的物种^[23]。目前,围绕孢粉多样性是否能够反映区域景观多样性的研究较少。虽然已有一些研究显示孢粉多样性是景观多样性的可靠指标^[9,24],但仍需更多研究加以验证。海拔综合了温度、湿度、光照和土壤等多种环境因子,在植物多样性梯度格局研究中占有重要地位^[25]。植物多样性的

垂直分布通常遵循四种模式^[26]:随海拔升高的单调递减模式、随海拔升高的单调递增模式、随海拔升高先增后降的单峰型模式、中海拔地区物种数量较少的“U”字形分布。对于孢粉多样性能否反映植物多样性的垂直分布,我们目前知之甚少。尽管 Weng^[27]和 Chi 等人^[28]在哥伦比亚安第斯山脉(海拔<1000—4800m)和青藏高原南缘(海拔 740—3550m)的研究结果显示孢粉多样性能够反映不同海拔植物多样性的变化,但这一结论在高差较小或人类活动更为强烈的山区是否同样成立仍需进一步探讨。

浙江省属于中国亚热带常绿阔叶林带,人类文明发展历史悠久且受人类活动影响巨大^[29],该区植物与孢粉多样性关系的研究可为利用孢粉记录深入探索人地关系提供重要基础。本研究对浙江中部金华北山 24 个植物样方调查数据及表土孢粉记录进行分析,主要探讨以下科学问题:(1)孢粉多样性与样方尺度植物多样性是否具有显著相关性?(2)孢粉多样性是否能够反映景观多样性?(3)孢粉多样性是否具有海拔梯度分布规律?

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于金华市北部(119.48°—119.77°E,29.15°—29.32°N,图 1),气候温暖湿润,日照和无霜期长,年平均气温 17.7℃,1 月和 7 月平均气温分别为 5.2℃和 29.5℃,雨季 3—9 月,6 月梅雨时期降水量最大^[30]。区域植被属中亚热带北缘常绿阔叶林,主要分布 7 种植被类型,分别为常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林、针叶林、落叶阔叶灌丛、山地灌丛和竹林^[31]。现存常绿阔叶林大多分布在 200—300m 的低山地带,以苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、木荷(*Schima superba*)、樟(*Camphora officinaru*)、青冈(*Quercus glauca*)为主;常绿落叶阔叶混交林分布于海拔 200—800m 之间,常绿树种以木荷、桉木(*Eurya japonica*)、格药桉(*E. muricata*)、紫楠(*Phoebe sheareri*)等为主,落叶树种以茅栗(*Castanea seguinii*)、锥栗(*C. henryi*)、短柄枹栎(*Quercus serrata* var. *brevipetiolata*)、化香树(*Platycarya strobilacea*)、黄檀(*Dalbergia hupeana*)等为主;落叶阔叶林范围不大,分布于海拔 175—410m 之间,以枫香树(*Liquidambar formosana*)、锥栗、黄连木(*Pistacia chinensis*)和化香树为主;针叶林分布面积较大,主要有黄山松(*Pinus taiwanensis*)林、马尾松(*P. massoniana*)林,以及人工种植的杉木(*Cunninghamia lanceolata*)林;落叶阔叶灌丛是在马尾松林被砍伐后形成的次生灌丛,分布广泛,主要种类为短柄枹栎、杜鹃(*Rhododendron simsii*)、马银花(*R. ovatum*)、檫木(*Loropetalum chinense*)、木荷、大叶胡枝子(*Lespedeza davidii*)等;而山地灌丛总体分布的海拔较高,在 1000m 以上,主要有杜鹃、马银花、大叶胡枝子、黄杨(*Buxus sinica*)等;毛竹(*Phyllostachys edulis*)林小范围分布于海拔 50—250m 的不同地段^[32]。

1.2 植物与孢粉数据来源

本研究基于 24 个样方植物调查数据^[32](图 1,表 1)及表土孢粉数据^[33]对植物与孢粉多样性进行分析。样方植被分属四种植被类型:亚热带山地针叶林、亚热带混交林(包括常绿落叶针阔混交林、常绿针阔混交林和常绿落叶阔叶混交林)、亚热带常绿阔叶林、亚热带山地灌丛^[32]。24 个样方包括 21 个乔木林样方(水平面积 30m×30m),3 个灌丛样方(2 个面积 20m×10m、1 个 30m×10m)。对于乔木林样方,每个样方分为 9 个 10m×10m 的小样方;灌丛样方分为 2 个或 3 个 10m×10m 的小样方^[32]。在每个 10m×10m 的小样方中按梅花点状采集 5 个 0—1cm(除去枯枝落叶覆盖层)的表层土壤样品合并为一个样品^[33]。由于 6 号、18 号、19 号和 20 号样方内植物种类单一,因此设置小样方的数量较少,采集的孢粉样品数量也较少,分别为 8 份、2 份、2 份和 3 份,其它样方中均采集了 9 份表土花粉样品。孢粉样品共采集了 195 份,陆生孢粉平均鉴定颗粒数为 706 粒/样^[33]。

1.3 数值分析

1.3.1 植物与孢粉多样性

本研究采用丰富度和均匀度两个指标对植物与孢粉多样性进行研究。丰富度和均匀度是生物多样性的

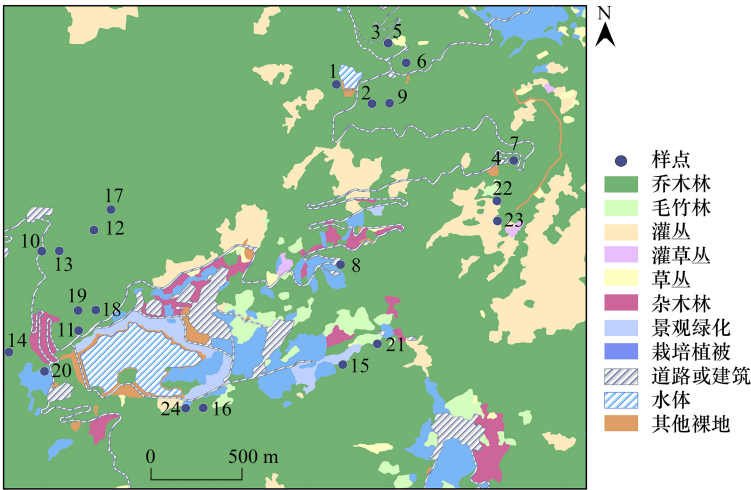


图 1 研究区及样方地理位置和植被类型

Fig.1 Geographic locations and vegetation types of the study area and the quadrats

表 1 样方地理坐标、海拔、植被类型及主要植物类群^[32]

Table 1 geographical coordinates, elevations, vegetation types of the quadrats and the main plant taxa in each quadrat

样方编号 Plot No.	经度(E) Longitude	纬度(N) Latitude	海拔 Elevation/m	植被类型 Vegetation type	主要植物类群 Main plant taxa
1	119.64°	29.21°	1078	针叶林	松属, 栗属, 樟科, 桧属, 杜鹃花科, 悬钩子属, 禾本科, 藁草属, 鳞毛蕨属
2	119.64°	29.21°	1081	针叶林	松属, 杜鹃花科, 樟科, 苋科, 堇菜属, 藁草属
3	119.64°	29.22°	1123	针叶林	松属, 豆科, 樟科, 栗属, 苋科, 金星蕨属
4	119.65°	29.21°	961	针叶林	柳杉属, 杉科, 木兰科, 苋科, 蓼科
5	119.64°	29.22°	1110	针叶林	柳杉属, 杉科, 桧属, 堇菜属, 藁草属, 鳞毛蕨属
6	119.64°	29.22°	1100	针叶林	杉科, 柳杉属, 桧属, 堇菜属, 爵床科, 金星蕨属
7	119.65°	29.21°	956	针叶林	杉科, 绣球属, 爵床科, 苋科
8	119.64°	29.21°	711	针叶林	杉科, 桧属, 马鞭草科, 双盖蕨属, 苋科, 鳞毛蕨属
9	119.64°	29.21°	1091	针叶林	杉科, 樟科, 杜鹃花科, 爵床科, 苋科
10	119.62°	29.21°	498	常绿落叶针阔混交林	松属, 枫香树属, 化香树属, 山茶属, 桧属, 桑科, 百合科, 蹄盖蕨属
11	119.63°	29.2°	567	常绿针阔混交林	木荷属, 松属, 落叶栎属, 桧属, 槲木属, 天门冬科
12	119.63°	29.21°	658	常绿落叶阔叶混交林	枫香树属, 木荷属, 栗属, 桧属, 槲木属
13	119.62°	29.21°	550	常绿落叶阔叶混交林	木荷属, 枫香树属, 栗属, 桧属, 山茶属, 藁草属, 狗脊属, 耳蕨属
14	119.62°	29.2°	484	常绿落叶阔叶混交林	木荷属, 落叶栎属, 枫香树属, 桧属, 槲木属, 鳞毛蕨属, 百合科, 狗脊属
15	119.64°	29.2°	598	常绿阔叶林	木荷属, 杉科, 杜鹃花科, 狗脊属
16	119.63°	29.2°	561	常绿阔叶林	木荷属, 杉科, 落叶栎属, 山矾属, 槲木属, 鳞毛蕨属, 狗脊属
17	119.63°	29.21°	644	常绿阔叶林	木荷属, 栗属, 豆科, 桧属, 槲木属, 杜鹃花科, 鳞毛蕨属, 狗脊属, 耳蕨属
18	119.63°	29.2°	597	常绿阔叶林	木荷属, 落叶栎属, 松属, 桧属, 槲木属, 双盖蕨属
19	119.63°	29.2°	608	常绿阔叶林	木荷属, 松属, 落叶栎属, 槲木属, 桧属, 天门冬科
20	119.62°	29.2°	520	常绿阔叶林	木荷属, 杉科, 栎属, 杜鹃花科, 桧属
21	119.64°	29.2°	541	常绿阔叶林	木荷属, 杉科, 栗属, 山矾属, 桧属, 鳞毛蕨属
22	119.65°	29.21°	970	山地灌丛	樟科, 桧属, 山茶属, 爵床科, 鳞毛蕨属, 禾本科
23	119.65°	29.21°	955	山地灌丛	杜鹃花科, 樟科
24	119.63°	29.2°	540	山地灌丛	桧属, 栎属, 里白属, 芒萁属, 狗脊属

两个基本组分,分别反映了群落、景观或区域内的物种(或生物类群)总数以及不同物种(或生物类群)在数量上的平等程度^[34]。由于孢粉形态分类很难达到种的水平,须将植物物种转化为可区分的孢粉类型,即进行孢粉等价物(Pollen equivalents)转换^[7,14]。此外,为了探讨孢粉产量、传播策略、传播能力等差异对植物与孢粉多样性关系的影响,本研究对数据进行三种方式的划分:(1)根据生活型将植物与孢粉类群划分为木本和草本类型;(2)根据主要传粉方式将植物与孢粉类群划分为风媒和非风媒类型;(3)原始孢粉数据和 R 值校正后的孢粉数据。

由于 10—12、15—21 以及 23 号样方林下草本植物非常稀少,因此在进行草本类型植物与孢粉多样性分析时将这些样点排除。木本与草本的划分主要通过 iPlant 植物物种信息系统(<https://www.iplant.cn/>)以及金华北山植物实地调查记录确定。风媒与非风媒类型的划分主要参照 Ackerman (2000)^[35]、邹霖湘等 (2017)^[36]、Saunders (2017)^[37]、袁丽洁等 (2007)^[38] 及 Zhang 等 (2023)^[39] 的研究结果。一些孢粉类型如大戟科 (Euphorbiaceae)、蔷薇科 (Rosaceae)、禾本科 (Poaceae)、茄科 (Solanaceae)、锦葵科 (Malvaceae) 等无法划归为单一生活型,则将其划分至两种生活型的子数据集中。同理,对于主要传粉方式既有风媒又有非风媒的类群,如椴属 (*Tilia*)、木犀科 (Oleaceae)、柳属 (*Salix*)、芸香科 (Rutaceae)、蔷薇科、禾本科、毛茛科 (Ranunculaceae) 等,在进行传粉方式划分时将它们归为两种类型。不同孢粉类群的 R 值参考中国孢粉 R 值数据集^[40]。考虑到孢粉类群的 R 值在空间上或不同植被类型中的差异较大,本研究首先选取来自亚热带森林地区的 R 值,然后对同一孢粉类群的多个 R 值计算其平均值。由于无法获得所有孢粉类型 R 值的估算,本研究对研究区 7 种主要孢粉类群进行 R 值校正,包括:锥属+柯属 (*Castanopsis*+*Lithocarpus*)、松属 (*Pinus*)、杉科 (Taxodiaceae)、木荷属 (*Schima*)、栗属 (*Castanea*)、栎属 (*Quercus*)、化香树属 (*Platycarya*) 和蒿属 (*Artemisia*),其平均 R 值分别为 0.804、2.710、0.595、0.210、1.124、0.828、0.685 和 4.475。

丰富度和均匀度采用 Hill 指数 (N0、N1、N2) 进行估算。其中, N0 不考虑分类群的相对丰度,表示样本中分类群的数量,即丰富度指标; N1 和 N2 考虑分类群的相对丰度并以相对丰度作为权重进行加权,分别表示类群组合中丰富和极丰富类群的数量^[7,41]。均匀度以丰富与极丰富类群的比值 (N2/N1) 表示^[10,41]。Hill 指数的计算使用 R 语言程序包“iNEXT”^[42] 完成。为了消除由于孢粉鉴定颗粒数不同造成的估算误差,在进行孢粉 Hill 指数计算时对数据进行稀疏化处理,样本大小统一设置为所有样品中鉴定颗粒的最小值。对于植物数据集,样本大小设置为各样方中观察到的植株总数。由于各样方中包含多个孢粉样品,样方总体的孢粉丰富度和均匀度以样方中多个孢粉样品的丰富度和均匀度的算术平均值表示。

1.3.2 景观结构特征

景观结构特征采用斑块丰富度、斑块多样性和斑块均匀度三个指标表征^[24]。斑块丰富度表示所选空间范围斑块的数量,斑块多样性和斑块均匀度分别基于 Simpson 多样性和均匀度计算方法获得^[43—44]。为了确定孢粉多样性能够反映的景观多样性的空间范围,本研究以各采样点为中心设置 6 个不同半径 (50m、150m、300m、500m、750m、1000m) 的圆形缓冲区提取斑块类型和面积数据并计算各景观结构指标。研究区植被分布图来源于樊海东 (2020)^[32],植被数据提取采用 ArcGIS 软件完成。

1.3.3 孢粉多样性与植被多样性、景观结构及海拔的关系

本研究采用皮尔逊相关分析检验孢粉多样性与植被多样性和景观结构指标之间的相关性,分析过程在 SPSS 软件中完成。此外,采用广义加性模型 (Generalized Additive Models, GAMs) 分析植物和孢粉多样性在海拔梯度上的分布规律,分析过程采用 R 语言程序包“mgcv”^[45] 完成。

2 结果

2.1 孢粉多样性与植物多样性的关系

研究结果显示,不同植被类型中植物、孢粉以及校正后孢粉的丰富度和均匀度存在差异,其中亚热带常绿阔叶林的植物和孢粉丰富度差异达到显著水平;总体上,孢粉丰富度较植物丰富度偏高,且校正与未校正孢粉

丰富度的差异不大(表 2,图 2)。以中位数比较,针叶林、常绿阔叶林和山地灌丛的孢粉均匀度较植物均匀度偏低,而在混交林中偏高;经过校正后,针叶林和混交林的孢粉均匀度略微下降,而常绿阔叶林和山地灌丛的孢粉均匀度上升且更接近植物均匀度的数值;四种植被类型下校正和原始孢粉的均匀度与植物均匀度之间的差异均未达到显著性水平(表 2,图 2)。

表 2 不同植被类型的植物多样性、孢粉多样性及校正后孢粉多样性的数值变化范围与中位数

植被类型 Vegetation type	植物丰富度 Plant richness		孢粉丰富度 Pollen richness		校正后孢粉丰富度 Adjusted pollen richness	
	变化范围	中位数	变化范围	中位数	变化范围	中位数
针叶林 Coniferous forest	14.11—26.55	20.84	18.29—29.83	21.91	18.02—32.59	23.65
混交林 Mixed forest	17.50—29.13	23.32	23.92—26.59	24.74	22.10—26.53	23.39
阔叶林 Broad-leaved forest	13.00—23.70	16.13	22.04—29.62	25.02	23.01—30.82	24.50
灌丛 Scrub	17.55—25.00	19.89	21.75—28.20	23.41	22.30—29.46	24.13
总计 Total	13.00—29.13	20.16	18.29—29.83	24.17	18.02—32.59	23.88

植被类型 Vegetation type	植物均匀度 Plant evenness		孢粉均匀度 Pollen evenness		校正后孢粉均匀度 Adjusted pollen evenness	
	变化范围	中位数	变化范围	中位数	变化范围	中位数
针叶林 Coniferous forest	0.43—0.70	0.64	0.34—0.62	0.52	0.42—0.61	0.49
混交林 Mixed forest	0.40—0.75	0.53	0.46—0.62	0.57	0.53—0.64	0.56
阔叶林 Broad-leaved forest	0.52—0.74	0.63	0.55—0.68	0.62	0.60—0.66	0.64
灌丛 Scrub	0.54—0.64	0.60	0.57—0.71	0.57	0.59—0.71	0.62
总计 Total	0.40—0.75	0.62	0.34—0.71	0.57	0.42—0.71	0.59

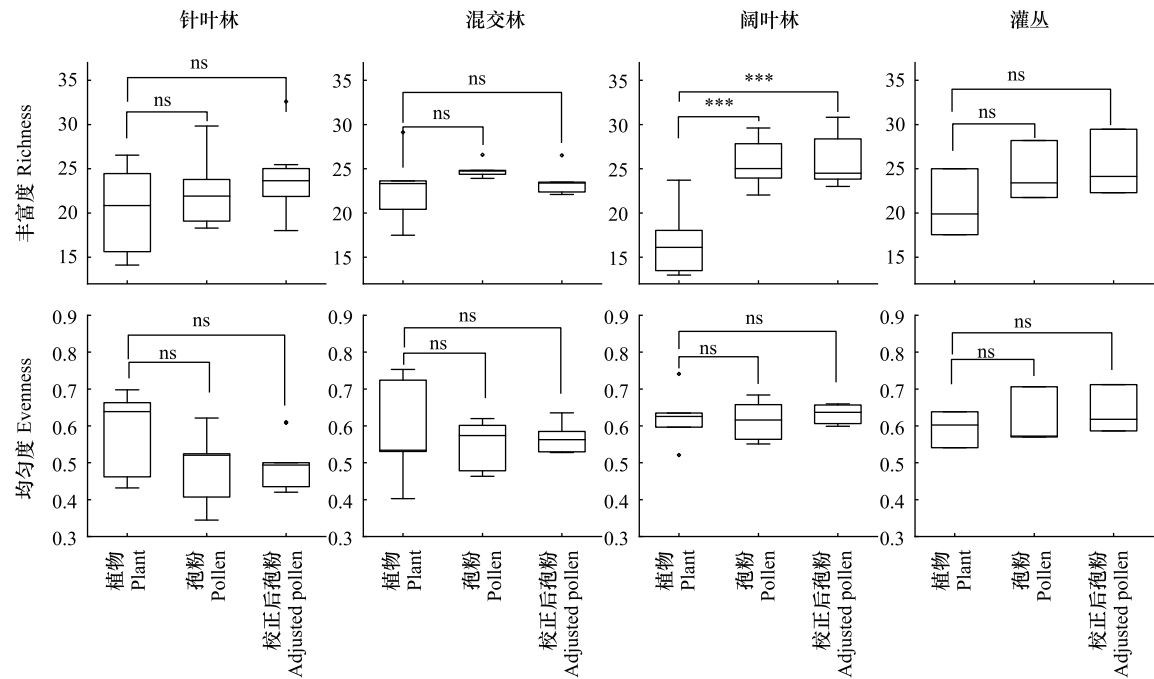


图 2 不同植被类型的植物多样性、孢粉多样性与校正后孢粉多样性箱型图

Fig.2 Boxplots for plant diversity, pollen diversity and adjusted pollen diversity in different vegetation types
“ns”表示无显著性差异,“***”表现具有极显著性差异

Pearson 相关分析结果显示,植物与孢粉丰富度和均匀度相关性均很低,校正后孢粉丰富度与植物丰富度相关性下降,而校正后孢粉均匀度与植物均匀度相关性稍有增加(表 3)。将孢粉类群按照生活型进行划分

后,木本和草本孢粉丰富度与植物丰富度之间以及未校正木本孢粉均匀度与植物均匀度之间的相关性明显增加,但校正后的木本孢粉均匀度以及校正与未校正草本孢粉均匀与植物均匀性之间的相关性变差(表3)。将孢粉类群按照风媒和非风媒划分后,校正和未校正风媒孢粉丰富度与植物丰富度的相关性变差,但校正与未校正非风媒孢粉丰富度与植物丰富度相关性均增加(表3)。总体结果显示,对孢粉数据进行R值校正以及按照生活型和传粉方式进行划分均无法使孢粉多样性与植物多样性之间的相关性达到显著性水平(表3)。

表3 植物、孢粉丰富度和均匀度的 Pearson 相关性系数
Table 3 Pearson correlation coefficients of plant and pollen richness and evenness

多样性指标 Diversity index	总类群 All taxa	木本分类群 Woody taxa	草本分类群 Herbaceous taxa	风媒分类群 Anemophilous taxa	非风媒分类群 Non-anemophilous taxa
丰富度 Richness	0.03	0.34	0.33	-0.27	0.27
校正后孢粉丰富度 Adjusted pollen richness	-0.04	0.35	0.33	-0.12	0.14
均匀度 Evenness	0.10	0.42	-0.24	0.08	0.07
校正后孢粉均匀度 Adjusted pollen evenness	0.14	0.03	-0.09	0.15	-0.04

2.2 孢粉多样性与景观结构的关系

景观结构指标中,斑块丰富度随着所选范围的增大而增加,并且在半径 500—1000m 的范围增加速率更快;斑块多样性在≤ 200—300m 半径范围内迅速上升,而后随范围增大基本保持不变;斑块均匀度随范围增加呈现下降趋势,并且在≤ 300m 半径范围内下降更为迅速,在 300—1000m 半径范围内随范围的增加逐渐趋于平稳(图3)。景观结构指标与孢粉多样性的相关性分析结果显示,孢粉丰富度和均匀度与斑块均匀度、斑块多样性总体呈现正相关关系,而与斑块丰富度呈现负相关关系(图4)。孢粉丰富度与斑块均匀度和斑块多样性的相关性均在采样点周围半径 300m 范围内最大,孢粉丰富度与斑块丰富度在半径 300—1000m 范围内的负相关性较强(图4)。孢粉均匀度与斑块均匀度、斑块多样性间的相关性在 300m 及 700m 半径范围内较强,而与斑块丰富度的相关性则在 150—300m 以及 1000m 范围内较强(图4)。在任何半径范围内,孢粉丰富度与景观结构三个指标均无显著相关性。但总体上看,相较于斑块丰富度,孢粉丰富度和均匀度与斑块均匀度相关系数更大。孢粉均匀度与 300m 半径范围内的斑块均匀度呈显著正相关性($r=0.494, P<0.05$)。

2.3 孢粉多样性与海拔的关系

广义加性模型结果显示,植物丰富度和均匀度在海拔梯度上没有显著的变化趋势,但孢粉丰富度与海拔呈现显著相关性,表现为随海拔上升孢粉丰富度减小(图5)。孢粉均匀度在海拔 500—700m 无明显变化,800m 以上随海拔上升而下降(图5)。从植被类型上看,阔叶林样点主要分布在海拔 600m 左右,孢粉丰富度和均匀度总体较高;针叶林样点主要分布在海拔较高处,孢粉丰富度和均匀度变化较大;混交林和灌丛的海拔分布范围较广,混交林的孢粉丰富度和均匀度以及灌丛的孢粉丰富度均显示在低海拔较高而高海拔较低的模式(图5)。

3 讨论

3.1 植物与孢粉多样性关系

针叶林、混交林和灌丛中的孢粉丰富度与植物丰富度,以及四种植被类型的孢粉均匀度与植物均匀度之间的差异均未达到显著性水平,说明孢粉丰富度和均匀度在一定程度上能够反映较低分类学水平下不同植被类型的植物丰富度和均匀度。但是,亚热带常绿阔叶林的孢粉丰富度与植物丰富度呈现显著差异(图2),说明该植被类型的孢粉丰富度对植物丰富度的代表性差。15—21 号样方的植被类型为常绿阔叶林,植物种类较少,主要优势种为木荷和落叶栎^[32]。孢粉鉴定结果显示,常绿阔叶林样方中鉴定的孢粉类型数是植物孢粉等价物类型数的 1.5—2.0 倍,而针叶林、混交林、灌丛分别为 1.0—1.6, 0.9—1.4, 0.9—1.3 倍。由此可知,在受到相同程度外来花粉影响下,植物种类较少的植被中表土孢粉丰富度与植物丰富度的偏差更大。因此,在利

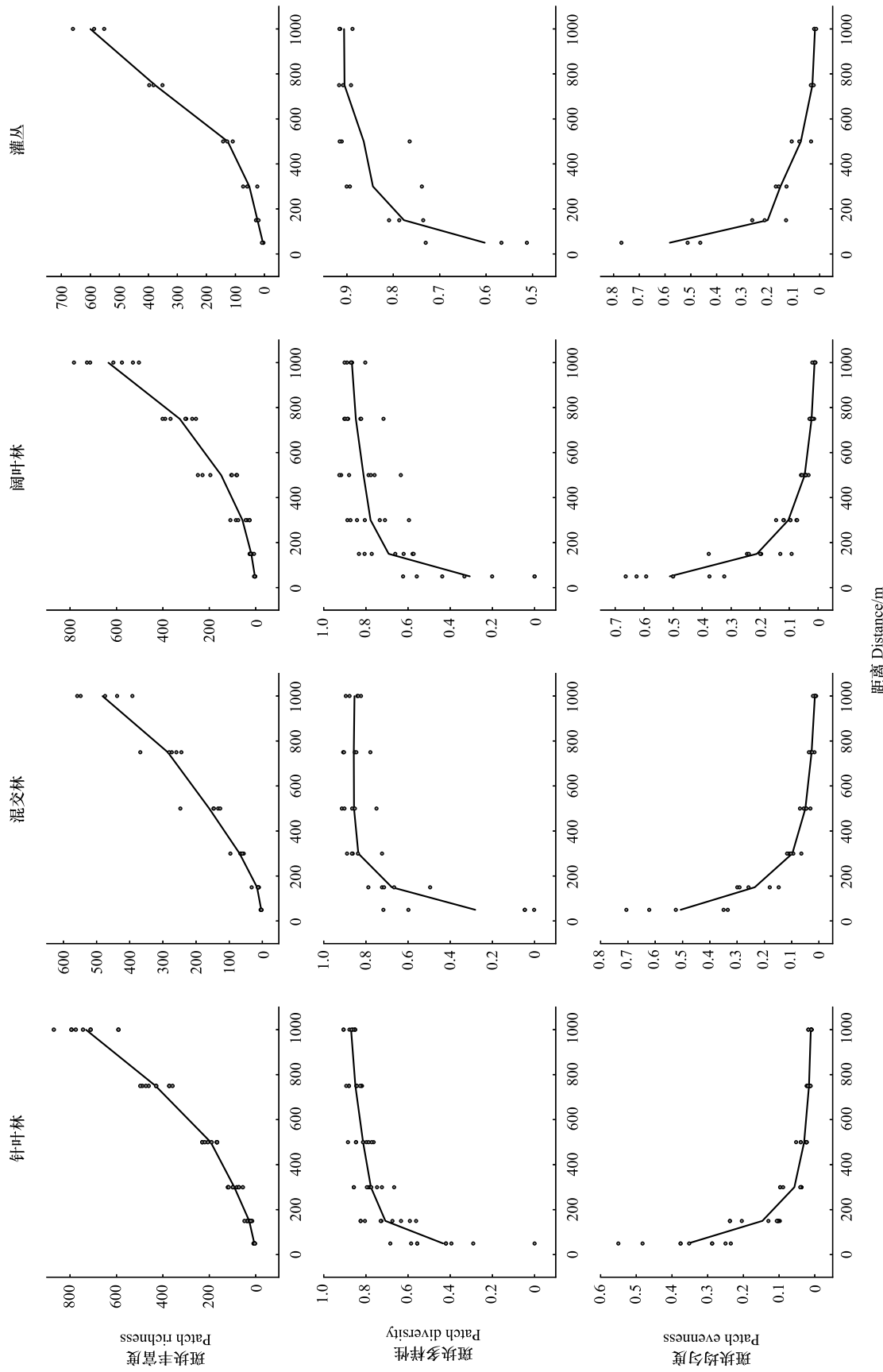


图 3 不同植被类型下景观结构指标(斑块丰富度、斑块多样性、斑块均匀度)随离采样点距离变化关系
Fig.3 Variation of measures of landscape structure (patch richness, patch diversity, patch evenness) at different distances from the sites

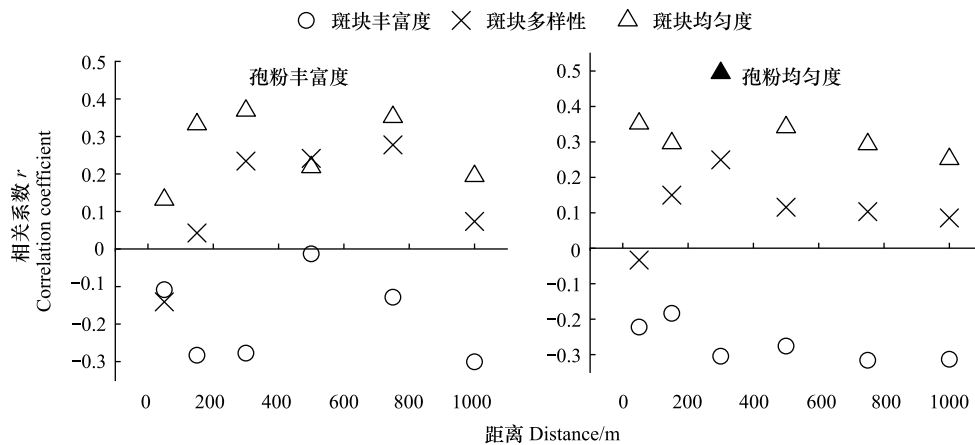


图 4 50—1000 m 半径范围内景观结构指标(斑块丰富度、多样性、均匀度)与孢粉丰富度和均匀度的 Pearson 相关系数

Fig.4 Pearson correlation coefficients (r) for relationships between measures of landscape structure (patch richness, patch diversity, patch evenness) and pollen richness and evenness within the radii of 50—1000 m from the sites

黑色实心三角形表示相关性达到显著性水平($P < 0.05$)

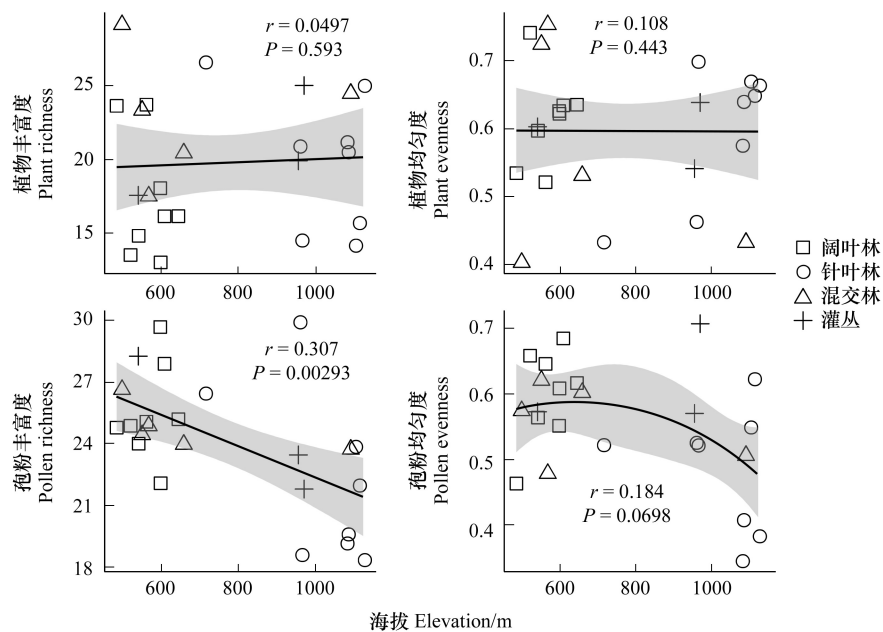


图 5 孢粉丰富度和均匀度与海拔的关系

Fig.5 Relationships of pollen richness and pollen evenness with altitude

灰色阴影表示回归分析 95%置信区间

用化石孢粉重建区域植物多样性动态变化时需同时考虑植被类型的变化,植被类型的变化可能会导致孢粉多样性对植物多样性的显著高估或低估。

总孢粉类群的丰富度和均匀度,不论是否进行 R 值校正,均显示与样方尺度植物丰富度和均匀度之间较差的相关性(表 3)。但是,在对孢粉类群进行分类后,木本、草本和非风媒孢粉类群与植物丰富度的相关性变强(表 1)。最强的相关性出现在木本分类群中,这与 Reitalu 等(2019)^[11]在欧洲北部的研究结果类似。因此,尽管对孢粉进行 R 值校正或进行分类均未使孢粉与植物丰富度或均匀度间的相关性达到显著性水平,但将孢粉类型进行木本和草本或风媒和非风媒的区分,可以在一定程度上提高森林地区孢粉记录重建植物多样

性的精确度。

3.2 影响孢粉多样性代表性的因素

孢粉多样性对植物多样性的代表性受到诸多因素的影响,包括孢粉分类学精度、孢粉产量、传播能力和保存情况等^[7,14,46–48]。不同植物类群的孢粉产量可能存在很大差异,例如松属和桦属植物通常具有较高的花粉产量,而椴属和落叶松属的花粉产量则相对较低^[49–50]。此外,风传粉类群的孢粉产量通常比昆虫传粉类群的孢粉产量高得多^[47]。孢粉的传播策略会影响孢粉源区的大小,有些风媒孢粉类型如松属、云杉属、冷杉属等具有气囊,可以散布得很远,甚至传播到离植物母体数千公里的地方^[8]。因此,产量高、传播能力强的孢粉类型通常在孢粉组合中占据一定比例,并降低某些低产量、传播能力差的孢粉类型在样品中的检出率。本研究的 24 个样方中,松属植物仅在 3 个样地中占优势,但松属孢粉却在所有样方孢粉组合中占优势。同样的,在植被样方调查中并未见到蒿属植物的生长,但是蒿属花粉却是草本孢粉中含量最高的类群,且在所有样点的孢粉组合中均有发现^[32–33]。由此说明,研究区的孢粉多样性对植物多样性的代表性受孢粉产量及传播能力的影响较大。

将植物和孢粉数据划分不同分类群后,非风媒分类群和草本分类群植物与孢粉均匀度之间以及风媒分类群植物与孢粉丰富度之间呈弱的负相关性或无相关性(表 3)。这与 Meltsov 等^[6]和 Papadopoulou 等^[51]的研究结果相似,推测主要受孢粉产量和传播能力的影响。在森林植被区,草本植物的花粉类群较少,在将孢粉数据进行木本和草本分类后,草本植物孢粉中的优势类群的优势度会提高,从而放大孢粉与植物均匀度之间的差异。对于非风媒类群,花粉产量的差异可能是导致孢粉与植物均匀度无相关性的主要原因。风媒植物类群具有强的花粉传播能力,因此大部分甚至所有孢粉样品中均能鉴定到其母体植物的孢粉。随着样方中风媒植物类群的减少,其孢粉丰富度对植物丰富度的高估程度会增大,即表现为孢粉丰富度与植物丰富度的负相关关系。

已有研究表明,根据代表性 R 值对孢粉数据进行校正能够提高孢粉多样性对植物多样性的代表性,特别是对于考虑相对丰度的多样性指数^[10]。然而,本研究结果显示经过 R 值校正后,除风媒类群孢粉均匀度外,总类群和其它分类群孢粉丰富度和均匀度并不能更好地反映植物丰富度和均匀度(表 3)。尽管本研究为了减小不同植被类型和气候区孢粉代表性 R 值的差异而仅选取了中国亚热带森林地区的 R 值对孢粉数据进行校正,但由于 R 值还可能受不同地区大气环流、气候和土壤条件、植被调查方法、土地利用情况等诸多因素的影响而出现较大差异^[8],因此所采用的 R 值与研究区实际的 R 值相差甚远,造成 R 值校正后的孢粉多样性仍然无法很好地反映植物多样性。

3.3 孢粉多样性与景观结构的关系

斑块性意味着斑块内和斑块之间物质循环和能量流动的异质性^[52]。根据栖息地多样性假说,景观多样化可以提供更多可利用的栖息地并容纳更多的物种^[23],这一假说能够解释植物丰富度与景观多样性之间的关系。研究表明,植物丰富度通常与研究区域内的环境异质性和景观多样性呈正相关^[20,53–56]。孢粉来源于植物,与植物关系密切,因此理论上孢粉多样性也同样能够反映环境异质性和景观多样性。正如对德国东北部和爱沙尼亚的研究结果显示,在距离孢粉采样点 1000m 范围内,植被斑块性和景观多样性与孢粉多样性显著相关,这一范围与孢粉源区相近^[9,24]。

本研究显示,距离样点 300m 半径范围的斑块多样性和均匀度就能够反映研究区总体的斑块化特征(图 3)。孢粉均匀度和斑块均匀度在该范围内呈显著正相关性($r=0.494, P<0.05$)(图 4),说明孢粉均匀度可以作为反映斑块均匀度的良好指标。然而, Meltsov 等(2013)^[24]发现孢粉丰富度与景观结构指标的显著相关性出现在距离湖泊 1km 以上的范围,这可能是由于他们使用了一个植被分类较粗糙的土地覆盖图,因此无法捕获较小范围的景观结构变化特征。同时,随着距离增加,其研究区非森林面积增大,环境开放度增大意味着花粉传播距离增加,使其斑块多样性与孢粉丰富度相关性随距离增加而增强^[9]。理论上,斑块丰富度的增加可以提高低产量孢粉分类群或稀有物种孢粉类型的检出概率,从而提高孢粉多样性^[9]。然而,本研究显示各样

点的孢粉丰富度和均匀度与不同空间范围的斑块丰富度总体呈现负相关关系(图4),这可能是由于斑块数量的增加主要来源于水体、裸地、建筑用地以及栽培植物植被类型,这些斑块类型的增加无法带来更多样的植物类群。

3.4 孢粉多样性的垂直分布规律

海拔高度通过影响温度、湿度、光照和土壤等多种环境因子影响植物多样性分布格局^[26,57]。海拔的增加导致热量和水分等资源的重新分配,由于不同植物对环境的适应性不同,植被沿着海拔梯度呈现不同的植物组成和结构特征^[58]。在湿润地区,水分并非植物生长的限制性资源,植物分布主要受热量的控制,从而可能表现为植物多样性与海拔的负相关关系^[59]。但是,若低海拔地区植被冠层十分郁闭,使草本层物种数目变少,则可能出现中海拔地区多样性高,而高、低海拔地区多样性低的单峰模式^[60]。尽管已有研究揭示海拔是影响金华北山植物组成的主导因素^[33],并且根据样方植物调查发现金华北山典型常绿阔叶林和混交林普遍存在林下草本层植物稀少甚至缺失的情况,但植物丰富度和均匀度没有表现出一定的垂直分布规律(图5)。这种情况的出现可能与该地区强烈的人类活动有关。金华北山是当地著名的旅游景区,居民区密布且旅游产业开发广泛。强烈的人为干扰造成了高度斑块化的景观特征(图1),并因此改变自然状态下植物多样性的垂直分布格局。由于本研究仅对四种植被类型进行调查,各植被类型仅设置了3个样点,样方调查面积为300—900m²,对于人为干扰下高度斑块化的景观而言,所调查的植被类型、样方数量和面积无法准确反映某一海拔的植物多样性。

尽管如此,样方中的孢粉丰富度却与海拔呈现显著负相关关系,孢粉均匀度在>700m的垂直范围内随海拔上升而出现明显下降(图5)。表土孢粉类群不仅受到周围植物群落组成的影响,还受到孢粉传播能力的影响。孢粉的传播特性使得某一样点的孢粉类群能够反映更大空间范围的植被特征。因此,表土孢粉丰富度和均匀度较样方尺度的植物丰富度和均匀度更能反映研究区植物多样性的垂直分布规律。由于研究区的植被类型具有一定的垂直分布规律,因此孢粉丰富度和均匀度随海拔高度的变化也可能是植被类型变化的结果。但是,海拔分布较广的针叶林、混交林和灌丛的孢粉多样性结果却显示了低海拔丰富度高而高海拔丰富度低的规律(图5)。由此说明,除植被类型外,海拔高度对孢粉多样性同样存在一定的影响。

4 结论

(1)在四种植被类型(亚热带常绿阔叶林、混交林、针叶林和山地灌丛)中,亚热带常绿阔叶林的植物丰富度和孢粉丰富度具有显著差异,说明在利用化石孢粉重建植物多样性动态变化时需考虑植被类型的变化;

(2)对孢粉类群根据生活型(木本和草本)和传粉方式(风媒和非风媒)分类无法提高植物与孢粉丰富度和均匀度之间的显著性,但根据生活型进行划分后木本分类群与草本分类群的孢粉与植物丰富度及均匀度之间的相关性均明显变强。因此,对于森林地区,利用孢粉记录重建植物多样性历史动态时,将孢粉数据划为木本和草本分类群是有必要的;

(3)对孢粉数据基于R值进行校正无法提高孢粉与植物多样性之间的显著性和相关性,这可能是由于所采用的R值无法真实反映研究区主要孢粉类群对母体植物类群的代表性;

(4)孢粉均匀度与样点周围半径300m范围内的斑块均匀度具有显著相关性,说明孢粉均匀度可以作为反映斑块均匀度的良好指标;

(5)孢粉多样性与海拔之间呈显著或明显的负相关关系,说明孢粉多样性能够较好地反映研究区植物多样性的垂直分布格局。

参考文献(References):

- [1] Dirzo R, Young H S, Galetti M, Ceballos G, Isaac N J B, Collen B. Defaunation in the anthropocene. *Science*, 2014, 345(6195): 401-406.
- [2] Cardinale B J, Duffy J E, Gonzalez A, Hooper D U, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace G M, Tilman D, Wardle D A, Kinzig A P, Daily G C, Loreau M, Grace J B, Larigauderie A, Srivastava D S, Naeem S. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 2012, 486(7401): 59-

67.

- [3] Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2006, 37: 637-669.
- [4] Rabosky D L, Hurlbert A H. Species richness at continental scales is dominated by ecological limits. *The American Naturalist*, 2015, 185(5): 572-583.
- [5] Parmesan C, Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 2003, 421(6918): 37-42.
- [6] Meltsov V, Poska A, Odgaard B V, Sammul M, Kull T. Palynological richness and pollen sample evenness in relation to local floristic diversity in southern Estonia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2011, 166(3/4): 344-351.
- [7] Birks H J B, Felde V A, Bjune A E, Grytnes J A, Seppä H, Giesecke T. Does pollen-assemblage richness reflect floristic richness? A review of recent developments and future challenges. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2016, 228: 1-25.
- [8] 许清海, 李曼玥, 张生瑞, 张娅红, 张攀攀, 卢静瑶. 中国第四纪花粉现代过程: 进展与问题. *中国科学: 地球科学*, 2015, 45(11): 1661-1682.
- [9] Matthias I, Semmler M S S, Giesecke T. Pollen diversity captures landscape structure and diversity. *Journal of Ecology*, 2015, 103(4): 880-890.
- [10] Felde V A, Peglar S M, Bjune A E, Grytnes J A, Birks H J B. Modern pollen-plant richness and diversity relationships exist along a vegetational gradient in southern Norway. *The Holocene*, 2016, 26(2): 163-175.
- [11] Reitalu T, Bjune A E, Blasius A, Giesecke T, Helm A, Matthias I, Peglar S M, Salonen J S, Seppä H, Väli V, Birks H J B. Patterns of modern pollen and plant richness across northern Europe. *Journal of Ecology*, 2019, 107(4): 1662-1677.
- [12] Connor S E, van Leeuwen J F N, van der Knaap W O, Akindola R B, Adeleye M A, Mariani M. Pollen and plant diversity relationships in a Mediterranean montane area. *Vegetation History and Archaeobotany*, 2021, 30(5): 583-594.
- [13] Gosling W D, Julier A C M, Adu-Bredu S, Djagbletye G D, Fraser W T, Jardine P E, Lomax B H, Malhi Y, Manu E A, Mayle F E, Moore S. Pollen-vegetation richness and diversity relationships in the tropics. *Vegetation History and Archaeobotany*, 2018, 27(2): 411-418.
- [14] Goring S, Lacourse T, Pellatt M G, Mathewes R W. Pollen assemblage richness does not reflect regional plant species richness: a cautionary tale. *Journal of Ecology*, 2013, 101(5): 1137-1145.
- [15] 崔亦凡, 秦锋, 赵艳, 崔巧玉, 耿榕蔚, 李泉. 孢粉多样性能否反映植被多样性——以中国东北地区为例. *中国科学: 地球科学*, 2023, 53(9): 2127-2138.
- [16] Li Q. Spatial variability and long-term change in pollen diversity in Nam Co catchment (central Tibetan Plateau): implications for alpine vegetation restoration from a paleoecological perspective. *Science China Earth Sciences*, 2018, 61(3): 270-284.
- [17] Liao M N, Jin Y L, Li K, Liu L N, Wang N N, Ni J, Cao X Y. Modern pollen-plant diversity relationship in open landscapes of Tibetan Plateau. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2024, 641: 112131.
- [18] Gaillard M J, Sugita S, Mazier F, Trondman A K, Broström A, Hickler T, Kaplan J O, Kjellström E, Kokfelt U, Kuneš P, Lemmen C, Miller P, Olofsson J, Poska A, Rundgren M, Smith B, Strandberg G, Fyfe R, Nielsen A B, Alenius T, Balakauskas L, Barnekow L, Birks H J B, Bjune A, Björkman L, Giesecke T, Hjelle K, Kalnina L, Kangur M, van der Knaap W O, Koff T, Lagerås P, Latalowa M, Leydet M, Lechterbeck J, Lindbladh M, Odgaard B, Peglar S, Segerström U, von Stedingk H, Seppä H. Holocene land-cover reconstructions for studies on land cover-climate feedbacks. *Climate of the Past*, 2010, 6(4): 483-499.
- [19] Li F, Gaillard M J, Cao X, Herzschuh U, Sugita S, Tarasov P E, Wagner M, Xu Q, Ni J, Wang W, Zhao Y, An C, Beusen A H W, Chen F, Feng Z, Goldewijk C G M K, Huang X, Li Y, Li Y, Liu H, Sun A, Yao Y, Zheng Z, Jia X. Towards quantification of Holocene anthropogenic land-cover change in temperate China: a review in the light of pollen-based REVEALS reconstructions of regional plant cover. *Earth-Science Reviews*, 2020, 203: 103119.
- [20] Statzner B, Moss B. Linking ecological function, biodiversity and habitat: a mini-review focusing on older ecological literature. *Basic and Applied Ecology*, 2004, 5(2): 97-106.
- [21] Billeter R, Liira J, Bailey D, Bugter R, Arens P, Augenstein I, Aviron S, Baudry J, Bukacek R, Burel F, Cerny M, De Blust G, De Cock R, Diekter T, Dietz H, Dirksen J, Dormann C, Durka W, Frenzel M, Hamersky R, Hendrickx F, Herzog F, Klotz S, Koolstra B, Lausch A, Le Coeur D, Maelfait J P, Opdam P, Roubalova M, Schermann A, Schermann N, Schmidt T, Schweiger O, Smulders M J M, Speelmans M, Simova P, Verboom J, Van Wingerden W K R E, Zobel M, Edwards P J. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology*, 2008, 45(1): 141-150.
- [22] Reitalu T, Purschke O, Johansson L J, Hall K, Sykes M T, Prentice H C. Responses of grassland species richness to local and landscape factors depend on spatial scale and habitat specialization. *Journal of Vegetation Science*, 2012, 23(1): 41-51.
- [23] Shmida A, Wilson M V. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 1985, 12(1): 1-20.
- [24] Meltsov V, Poska A, Reitalu T, Sammul M, Kull T. The role of landscape structure in determining palynological and floristic richness. *Vegetation History and Archaeobotany*, 2013, 22(1): 39-49.
- [25] Gaston K J. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 2000, 405(6783): 220-227.
- [26] 唐志尧, 方精云. 植物物种多样性的垂直分布格局. *生物多样性*, 2004, 12(1): 20-28.
- [27] Weng C, Hooghiemstra H, Duivenvoorden J F. Response of pollen diversity to the climate-driven altitudinal shift of vegetation in the Colombian Andes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2007, 362(1478): 253-262.
- [28] Chi C, Xiao X, Wang J, Ke R, Jia B. The vertical distribution of modern pollen in the southeastern edge of the Tibetan Plateau, China. *Palynology*, 2024, 48(1): 1-15.

- [29] 王皓言, 杨暘, 周伯睿, 李凯, 廖梦娜, 倪健. 长期人类活动对浙江全新世植被的影响. 地理学报, 2023, 78(5): 1153-1175.
- [30] 樊海东, 陈海燕, 吴雁南, 刘建峰, 徐德宇, 曹嘉瑜, 袁泉, 谭斌, 刘晓彤, 徐佳, 王国敏, 韩文娟, 刘立斌, 倪健. 金华北山南坡主要植被类型的群落特征. 植物生态学报, 2019, 43(10): 921-928.
- [31] 郭水良, 刘鹏. 浙江金华北山植物区系地理的研究. 武汉植物学研究, 1993, 11(4): 307-314.
- [32] 樊海东. 金华北山南坡植被制图及优势植物群落定量分析[D]. 金华: 浙江师范大学, 2020.
- [33] 谭斌. 样方尺度上表土花粉与现代植被的关系: 以东北样带和金华北山为例[D]. 金华: 浙江师范大学, 2020.
- [34] Colwell R K. III.1 biodiversity: concepts, patterns, and measurement//Levin S A, Carpenter S R, Godfray H C J, Kinzig A P, Loreau M, Losos J B, Walker B, Wilcove D S, Morris C G, eds. The Princeton Guide to Ecology. Princeton: Princeton University Press, 2009: 257-263.
- [35] Ackerman J D. Abiotic pollen and pollination: Ecological, functional, and evolutionary perspectives. Plant Systematics and Evolution, 2000, 222(1): 167-185.
- [36] 邹霖湘, 何中声, 江蓝, 刘金福, 郑世群, 李文周. 戴云山自然保护区种子植物传粉模式研究. 中国农学通报, 2017, 33(4): 38-42.
- [37] Saunders M E. Insect pollinators collect pollen from wind-pollinated plants: implications for pollination ecology and sustainable agriculture. Insect Conservation and Diversity, 2018, 11(1): 13-31.
- [38] 袁丽洁, 方向民, 崔波, 程喜梅, 李红运, 叶永忠. 濒危植物连香树的传粉生物学研究. 河南农业大学学报, 2007, 41(6): 647-650, 654.
- [39] Zhang Z, Cheng D, Xie D, Liu Z, Ni J, Sun A, Cui Y, Duan Z, Li Q. Spatial distribution of anemophilous pollen and its correlation with the Asian summer monsoon on the southeastern Tibetan Plateau. Palynology, 2023, 47(2): 2163517.
- [40] 夏洁, 倪健. 中国花粉 R 值特征. 中国科学: 地球科学, 2024, 54(1): 309-322.
- [41] Hill M O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. Ecology, 1973, 54(2): 427-432.
- [42] Hsieh T C, Ma K H, Chao A. iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for Species Diversity. R Package Version 3.0.0., 2020. http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/
- [43] Smith B, Wilson J B. A consumer's guide to evenness indices. Oikos, 1996, 76(1): 70-82.
- [44] Latham R E. Journal of Vegetation Science, 2004, 15(6): 854-856.
- [45] Wood S N. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. Journal of the Royal Statistical Society: Series B: Statistical Methodology, 2011, 73(1): 3-36.
- [46] Weng C, Hooghiemstra H, Duivenvoorden J F. Challenges in estimating past plant diversity from fossil pollen data: statistical assessment, problems, and possible solutions. Diversity and Distributions, 2006, 12(3): 310-318.
- [47] Väli V, Odgaard B V, Väli Ü, Poska A. Pollen richness: a reflection of vegetation diversity or pollen-specific parameters? Vegetation History and Archaeobotany, 2022, 31(6): 611-622.
- [48] Odgaard B. Reconstructing past biodiversity development//Encyclopedia of Quaternary Science. Amsterdam: Elsevier, 2007: 2508-2514.
- [49] Herzschuh U, Kürschner H, Ma Y. The surface pollen and relative pollen production of the desert vegetation of the Alashan Plateau, western Inner Mongolia. Chinese Science Bulletin, 2003, 48(14): 1488-1493.
- [50] Li F, Gaillard M J, Xu Q, Bunting M J, Li Y, Li J, Mu H, Lu J, Zhang P, Zhang S, Cui Q, Zhang Y, Shen W. A review of relative pollen productivity estimates from temperate China for pollen-based quantitative reconstruction of past plant cover. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1214.
- [51] Papadopoulou M, Tsiropidis I, Panajiotidis S, Fotiadis G, Veres D, Magyari E, Bormann M, Fontana S, Shumilovskikh L, Panagiotopoulos K, Schäbitz F, Giesecke T. Testing the potential of pollen assemblages to capture composition, diversity and ecological gradients of surrounding vegetation in two biogeographical regions of southeastern Europe. Vegetation History and Archaeobotany, 2022, 31(1): 1-15.
- [52] Pickett S T A, Rogers K H. Patch dynamics: the transformation of landscape structure and function//Bissonette J A, ed. Wildlife and Landscape Ecology. New York, NY: Springer New York, 1997: 101-127.
- [53] Burnett M R, August P V, Brown J H, Killingbeck K T. The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity ? I. A patch-scale perspective. Conservation Biology, 1998, 12(2): 363-370.
- [54] Nichols W F, Killingbeck K T, August P V. The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity II. A landscape perspective. Conservation Biology, 1998, 12(2): 371-379.
- [55] Weibull A C, Östman Ö. Species composition in agroecosystems: The effect of landscape, habitat, and farm management. Basic and Applied Ecology, 2003, 4(4): 349-361.
- [56] Lundholm J T. Plant species diversity and environmental heterogeneity: spatial scale and competing hypotheses. Journal of Vegetation Science, 2009, 20(3): 377-391.
- [57] Ledru M P, Montade V, Blanchard G, Hély C. Long-term spatial changes in the distribution of the Brazilian Atlantic forest. Biotropica, 2016, 48(2): 159-169.
- [58] Ohlemüller R, Wilson J B. Vascular plant species richness along latitudinal and altitudinal gradients: a contribution from New Zealand temperate rainforests. Ecology Letters, 2000, 3(4): 262-266.
- [59] 郝占庆, 邓红兵, 姜萍, 王战, 黄乃伟. 长白山北坡植物群落间物种共有度的海拔梯度变化. 生态学报, 2001, 21(9): 1421-1426.
- [60] Whittaker R H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecological Monographs, 1960, 30(4): 279-338, 407.