

德夯地质公园岩溶河谷源头瀑布草本群落植物多样性

龙姿羽¹ 王志成¹ 赵蕊¹ 刘冰¹ 陈功锡^{1,2*}

(1. 吉首大学杜仲综合利用技术国家地方联合工程实验室, 吉首 416000; 2. 武陵山区乡村振兴与区域发展研究中心, 吉首 416000)

摘要 为探究德夯地质公园瀑布生境草本群落物种组成、区系地理成分及多样性特征与变化规律, 选取重要值、区系地理成分、物种 α 和 β 多样性、营养性状、繁殖性状以及谱系多样性对3个瀑布草本群落进行分析, 以期瀑布生境植物多样性研究提供基础资料。结果表明: 德夯地质公园瀑布生境草本植物共35科66属85种, 三脉紫菀(*Aster ageratoides*)、少花马蓝(*Strobilanthes oligantha*)、冷水花(*Pilea notata*)、粗齿冷水花(*Pilea sinofasciata*)为优势种。地理分布区类型符合东亚植物区系特征, 其中, 大龙洞瀑布生境草本群落热带物种成分相对较多, 仙女潭瀑布生境则较少。物种 α 多样性中大龙洞瀑布生境Shannon-Wiener和Simpson指数较高, 但Pielou指数最低; β 多样性指数变化一致, 在大龙洞瀑布与流纱瀑布生境之间最高, 流纱瀑布和仙女潭瀑布生境之间最低。生活习性以多年生草本为主, 叶多为中型、单叶、纸质、不裂、锯齿。叶序和叶毛被存在差别; 繁殖性状以两性花、顶生和腋生、干果、种子风力传播为主, 花期集中在5—8月, 果期集中在8—10月, 花序类型存在差异。草本群落呈现聚集状态, 环境过滤作用是影响群落构建的主要因素。德夯瀑布生境草本群落植物多样性特征与其他群落相比具有独特性。

关键词 瀑布; 草本植物; 植物多样性; 区系地理成分; 德夯; 湘西世界地质公园

中图分类号: Q948.1 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2025.05.006

Herbaceous Plant Diversity in the Karst River Valley Headwater Waterfalls of Dehang Geopark

LONG Ziyu¹ WANG Zhicheng¹ ZHAO Rui¹ LIU Bing¹ CHEN Gongxi^{1,2*}

(1. National and Local United Engineering Laboratory of Integrative Utilization of *Eucommia Ulmoides*, Jishou University, Jishou 416000; 2. Rural Revitalization and Regional Development Research Center of Wuling Mountain Area, Jishou 416000)

Abstract To explore the species composition, floristic geographical components, and diversity characteristics and patterns of change in the herbaceous communities of waterfalls in Dehang Geological Park, three herbaceous communities of waterfalls were used as materials, and the importance values, floristic geographical components, species α and β diversity, nutritional traits, reproductive traits, and phylogenetic diversity were analyzed respectively, and the basic data of plant diversity in waterfall habitats was provided. The results indicated that a total of 85 species from 66 genera and 35 families of herbaceous plants were identified, and *Aster ageratoides*, *Strobilanthes oligantha*, *Pilea notata* and *Pilea sinofasciata* were the dominant species. The geographical distribution types were consistent with the floristic characteristics of the East Asia, with more tropical components in Dalongdong and a less proportion in Xiannvtan. In terms of alpha diversity, Shannon-Wiener and Simpson indices of plants in Dalongdong were higher, but the Pielou index was the lowest; beta diversity indices were consistent, with the highest value occurred between Dalongdong and Liusha Waterfall, and the lowest value occurred between Liusha and Xiannvtan Waterfall. The life habits were predominated by perennial herbs, with medium-sized, simple, papery, unlobed, and serrated leaves. There were differences in leaf arrangement and pubescence; reproductive traits were mainly characterized by bisexual flowers, terminal and axillary, dry fruits, and wind-dispersed seeds, with flowering periods concentrated from May to August and fruiting periods from August to October, and differences in inflorescence type. The herbaceous communities exhibited a clumped distribution, with environmental filtration being as a primary factor influencing community

基金项目: 吉首市德夯风景区管理处科研项目(19DHK03)。

第一作者简介: 龙姿羽(1999—), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生态学研究。

* 通信作者: E-mail: chengongxi2011@163.com。

收稿日期: 2024年12月9日。

structure. The herbaceous community in the Dehang waterfalls exhibited unique diversity characteristics compared to the other communities.

Key words waterfalls; herbaceous plants; plant diversity; floristic geographic components; Dehang; Xiangxi Global Geopark

研究植物多样性不仅可以揭示群落中物种的均匀度与丰富度,还有助于阐明环境条件与群落之间的相互关系^[1]。目前,对草本植物的研究主要集中于河岸带^[2]、林下草本层^[3]和草地生态系统^[4]等典型生境。在瀑布特殊生境中,草本植物是群落的主体,并作为先锋植物能迅速适应生态环境变化,因此,在土壤保护、生物多样性维护和水资源管理等方面扮演着重要角色^[2]。相较而言,关于瀑布生境草本植物多样性的研究则较为匮乏,主要聚焦于苔藓植物多样性、生理生态特性^[5-7]以及相同物种在瀑布生境与其他生境间的差异^[8],对于瀑布生境中的动物行为^[9]也有所涉及。

德夯地质公园(以下简称“德夯”)位于我国有重要植物地理学意义的武陵山区腹地,处于我国地势第二阶梯至第三阶梯的过渡地带,是罕见的地质公园、森林公园、湿地公园“三园”结合部^[10],生态环境与地理位置独特,具有极高的保护与研究价值。园内溪流纵横,构成独特的河谷生境,为典型的喀斯特岩溶河谷景观。特殊的生境孕育并保存了丰富的植物,目前共记载有种子植物154科710属1627种^[11],其中还包括吉首蒲儿根(*Sinosenecio jishouensis*)、吉首紫菀(*Aster jishouensis*)、吉首鳞毛蕨(*Dryopteris jishouensis*)等特有种,体现出该区植物多样性的区域特色。关于德夯河谷生境植物多样性的研究已有诸多成果,如探讨河谷中林溪交错带草本植物群落特征以及优势种生态位和种间关联^[12-13]、景观与植物多样性^[14]以及物种特殊性^[15-16]等,但对该区河谷溪流源头瀑布生境的植物多样性尚未开展系统研究,而这种特殊生境很可能孕育着特殊的生态现象和规律^[10]。

本研究以德夯河谷3条溪流源头瀑布特殊生境的草本植物为对象,分析草本群落物种组成、区系地理成分及多样性特征,以期揭示德夯河谷植物多样性与环境的耦合关系提供科学依据,也为瀑布生境植物多样性研究积累基础资料。

1 研究方法

1.1 研究区概况

德夯位于28°15'~28°24' N,109°30'~109°39' E,

与凤凰、保靖、花垣三县接壤,总面积约108 km²,海拔189~966 m。德夯年均气温为16~17 °C,无霜期215~286 d,年均日照时间1400 h,年降水量1200~1600 mm,土壤多为由石灰岩发育形成的山地黄壤,植被类型主要为中亚热带常绿阔叶林、暖性针叶林和竹林^[17]。本研究选取峒河源头大龙洞瀑布、九龙溪源头流纱瀑布及夯峡溪源头仙女潭瀑布为研究区(图1)。这些瀑布各自构成了相对封闭的独特自然生态微环境,其中,大龙洞瀑布自214 m高的悬崖洞穴中喷涌而出,水流横截面宽度可达20 m,两侧夹角约为90°,展现了较为开阔的瀑布形态;流纱瀑布以216 m的壮观落差著称,位于峡谷之内,水流横截面宽度约为15 m,两侧夹角稍小,大约为80°,瀑布的开阔度相对大龙洞瀑布略显紧凑;仙女潭瀑布水位落差约为208 m,水流横截面宽度约为10 m,两侧夹角最小,仅为50°,瀑布的开阔度亦较小。

1.2 样地调查与数据收集

于2024年1—8月,植物种类全部出现且生长旺盛时期对3个瀑布水雾笼罩区域的草本植物分别进行调查。具体样方数以实际调查计算的种-样方数量曲线为基础,按最小样方数量的2倍设置调查样方。共设置1 m×1 m草本样方97个,其中,大龙洞瀑布36个、流纱瀑布31个、仙女潭瀑布30个,调查记录各样方内草本植物种类(包括草质藤本和蕨类)、盖度、多度、株高及个体数量等。植物名称及有关信息按《Flora of China》,即《中国植物志》英文修订版系统进行核对,区系地理成分参照吴征镒等^[18]对属分布类型中界定的标准划定(不含蕨类),参考刘冰等^[19]建立的德夯种子功能性状数据库,结合研究区植物生态特征实地观测结果,选择叶缘、叶质地、叶毛被、叶级(按叶面积大小划分的不同等级,小于20.25 cm²为小型叶,20.25~182.25 cm²为中型叶,大于182.25 cm²为大型叶)、叶型、叶序6个营养性状和性系统、花序类型、花序位置、种子传播方式、果实类型、花果期6个繁殖性状参数。

1.3 重要值测定

按照常规做法,根据草本物种重要值确定其

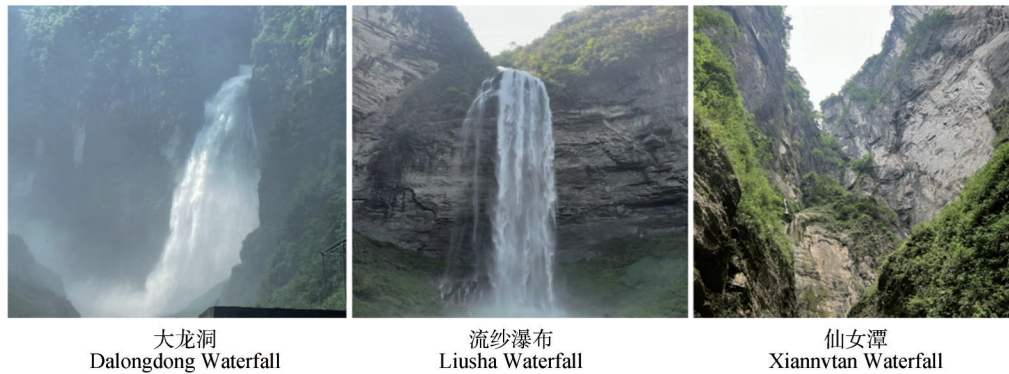


图1 瀑布生境

Fig.1 Waterfall habitat

优势程度,将重要值按照从高到低依次排序,排名前10的物种视为优势种。重要值(I_v)的计算公式^[20]为

$$I_v = \frac{f_r + c_r + h_r}{3} \quad (1)$$

$$f_r = \left(\frac{f}{\sum f} \right) \times 100 \quad (2)$$

$$c_r = \left(\frac{c}{\sum c} \right) \times 100 \quad (3)$$

$$h_r = \left(\frac{h}{\sum h} \right) \times 100 \quad (4)$$

式中: f 为频度; c 为盖度; h 为高度; f_r 为相对频度; c_r 为相对盖度; h_r 为相对高度。

1.4 物种多样性计算

选择 Shannon-Wiener 多样性指数(H)、Simpson 优势度指数(D)和 Pielou 均匀度指数(J_p)3个 α 多样性指标。计算公式^[21]为

$$H = -\sum I_{v,i} \ln I_{v,i} \quad (5)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s I_{v,i}^2 \quad (6)$$

$$J_p = H/\ln S \quad (7)$$

式中: $I_{v,i}$ 为第*i*个物种的重要值; S 为样方内物种数量。

β 多样性指数用于对比分析不同群落、环境类型之间的相似性,选取相异性系数(C_d)及Cody指数(β_r)。 C_d 越高说明物种组成差异越大, β_r 越高说明物种替换速率越快。计算公式^[22]为

$$C_d = 1 - 2d/(a + b) \quad (8)$$

$$\beta_r = (a + b - 2d)/2 \quad (9)$$

式中: a 和 b 是2个样方各自所单独拥有的物种数

量; d 是2个样方间共有的物种数量。

1.5 谱系多样性计算

采用 Faith^[23]提出的 PD 指数来表示群落谱系多样性(PD),并利用 picante 包中的 pd 函数计算各瀑布中草本物种在谱系树上进化枝长度总和。通过 mpd、mntd 函数计算平均成对谱系距离(MPD)和平均最近相邻谱系距离(MNTD),之后通过 ses.mpd 与 ses.mntd 在随机模型下(假设物种分布随机)得到净亲缘关系指数(NRI)和净最近种间亲缘关系指数(NTI),考虑到瀑布内物种丰富度,随机化次数均设置为 999,最后通过检验 NRI 与 NTI,来检测各瀑布内草本植物是否具有谱系结构。谱系结构一般有 3 种情况:NRI 和 NTI 的值大于 0,说明样方谱系结构聚集;NRI 和 NTI 的值小于 0,说明样方谱系结构发散;NRI 与 NTI 的值等于 0,说明样方谱系结构随机组成^[24]。NRI(I_1)与 NTI(I_2)的计算公式为

$$I_1 = -1 \times \frac{M_{1,obs} - \bar{x}(M_{1,null})}{\sigma(M_{1,null})} \quad (10)$$

$$I_2 = -1 \times \frac{M_{2,obs} - \bar{x}(M_{2,null})}{\sigma(M_{2,null})} \quad (11)$$

式中: $M_{1,obs}$ 、 $M_{2,obs}$ 分别表示每个瀑布 MPD、MNTD 的观测值; $\bar{x}(M_{1,null})$ 、 $\bar{x}(M_{2,null})$ 分别表示每个瀑布 999 个随机 MPD、MNTD 的平均值; $\sigma(M_{1,null})$ 、 $\sigma(M_{2,null})$ 分别表示每个瀑布 999 个随机 MPD、MNTD 的标准差。

1.6 数据处理

使用 Excel 2010 汇总调查数据并计算 α 多样性指标、 β 多样性指标,基于 R4.0.4 软件程序包中的 picante 包得出谱系多样性分析结果。使用 SPSS 26 进行 Kruskal-Wallis 检验分析,分析不同瀑

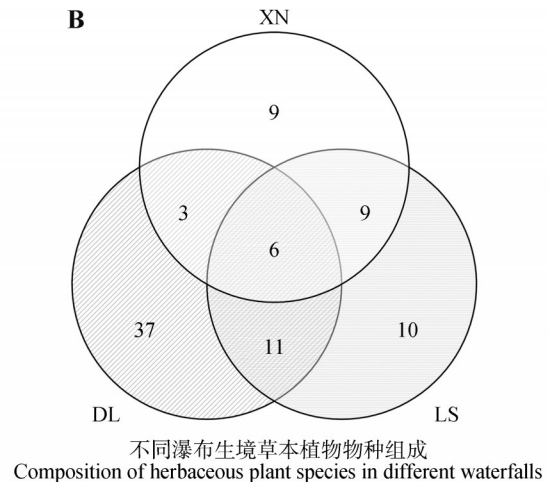
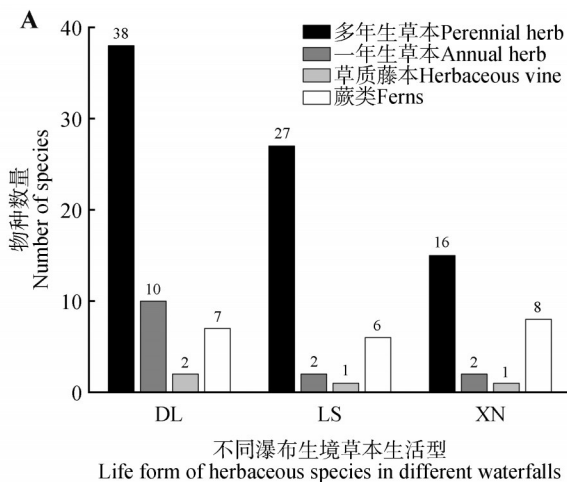
布草本群落的物种多样性与谱系多样性的显著性差异,采用Origin 2024b与R4.0.4绘图。

2 结果与分析

2.1 瀑布生境基本物种组成

3个瀑布生境共有草本植物35科66属85种(附表1,见本刊官网补充材料)。由图2可知,大龙洞瀑布生境草本植物最为丰富(29科/48属/57种,以下同),按物种数多少依次为多年生草本(21/32/38)、一年生草本(7/9/10)、草质藤本(2/2/2)、蕨类(4/6/7)。从科级来看,菊科(Asteraceae)和荨麻科(Urticaceae)是优势类群,分别占草本植物种总数的12.28%和10.53%。从属级来看,含3种的属有蒿属(*Artemisia*)和冷水花属(*Pilea*)2属,含2种的属有飞蓬属(*Erigeron*)、凤尾蕨属(*Pter-*

is)、筋骨草属(*Ajuga*)、马蓝属(*Strobilanthes*)、天胡荽属(*Hydrocotyle*)5属,其余41属均仅1种。其次是流纱瀑布生境(20/33/36),其种数多少依次为多年生草本(14/24/27)、一年生草本(2/2/2)、草质藤本(1/1/1)和蕨类(3/6/6),荨麻科占草本植物总种类的13.89%,继之是菊科、金星蕨科(*Thelypteridaceae*)、爵床科(*Acanthaceae*)、伞形科(*Apiaceae*),皆占总种类的8.33%。含2种的属有冷水花属、天胡荽属、珍珠菜属(*Lysimachia*)3属,其余30属均仅含1种。仙女潭瀑布生境草本植物种类相对较少(18/24/27),种数多少依次为多年生草本(10/13/16)、一年生草本(2/2/2)、草质藤本(1/1/1)、蕨类(6/8/8)。爵床科和荨麻科分别占草本植物种类的15.38%和11.54%,含2种的属为爵床属(*Justicia*)、冷水花属和马蓝属,其余21属均仅含1种。



DL. 大龙洞瀑布; LS. 流纱瀑布; XN. 仙女潭瀑布。

DL. Dalongdong Waterfall; LS. Liusha Waterfall; XN. Xiannytan Waterfall.

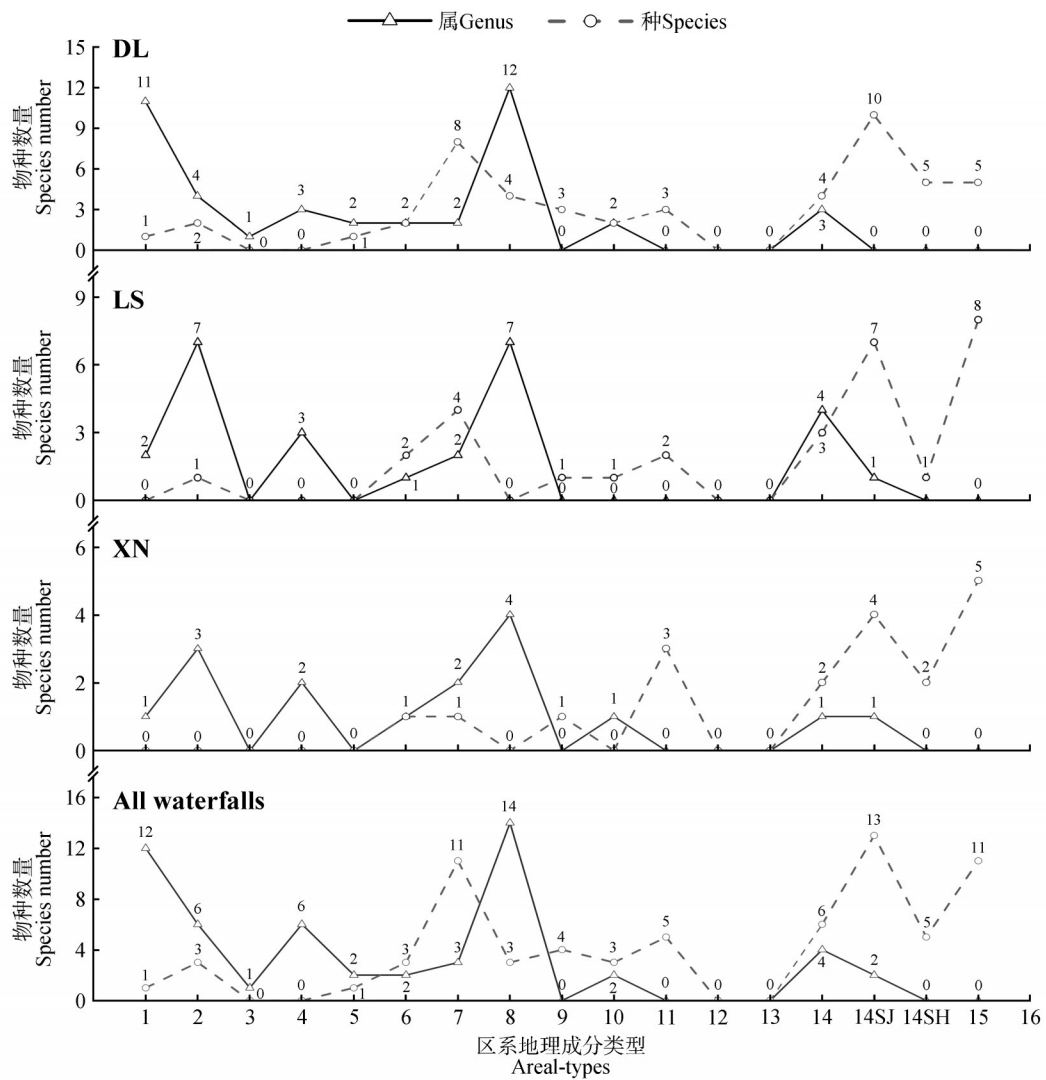
图2 不同瀑布生境草本植物物种生活型(A)和组成差异(B)

Fig.2 Differences in life forms(A) and composition(B) of herbaceous plant species under different waterfalls

不同瀑布生境草本植物物种数量差异主要体现在独有和共有种上。大龙洞瀑布生境以37个独有种占据显著地位,占其种总数的64.91%,流纱瀑布和仙女潭瀑布生境则分别有10个和9个独有种,占各自种总数的27.78%和34.62%。在共有种方面,大龙洞瀑布与流纱瀑布生境共有11个物种,大龙洞瀑布与仙女潭瀑布生境共有3种,而流纱瀑布与仙女潭瀑布生境共有9种,这些共有种的存在揭示了不同瀑布间的生态联系。仅有6个物种在3个瀑布生境均有分布且在各个瀑布生境中的分布比例不一致,分别为10.53%、16.67%和23.08%。其原因可能是大龙洞瀑布的环境条件更为独特,流纱瀑布和仙女潭瀑布的环境条件则具有更多的相似性。

2.2 区系地理成分结构

属级层面上,3个瀑布生境草本植物可划分为10个分布型1变型(图3),以北温带分布为主(14种,占该区非世界分布属的33.33%,下同),其次是世界分布。大龙洞瀑布生境亦有10个分布区类型,并且以北温带分布为主(12种,占38.71%),世界分布次之(11种,占35.48%);流纱瀑布生境有8个分布区类型1变型,以泛热带和北温带分布属为主,皆为7种(占28.00%);仙女潭瀑布生境有8个分布区类型1变型,北温带分布属最多(4种,占26.67%),其次是泛热带(3种,20.00%)。综上,大龙洞瀑布生境草本植物以北温带和世界分布为主,流纱瀑布和仙女潭瀑布生境以北温带和泛热



1. 世界分布; 2. 泛热带分布; 3. 热带亚洲和热带美洲间断分布; 4. 旧世界热带分布; 5. 热带亚洲至热带大洋洲分布; 6. 热带亚洲至热带非洲分布; 7. 热带亚洲分布; 8. 北温带分布; 9. 东亚和北美间断分布; 10. 旧世界温带分布; 11. 温带亚洲分布; 12. 地中海、西亚至东亚分布; 13. 中亚分布; 14. 东亚分布; 14SJ. 中国—日本分布; 14SH. 中国—喜马拉雅分布; 15. 中国特有分布。

1. World distribution; 2. Pantropical distribution; 3. Tropical Asia and tropical America disjunct distribution; 4. Old World tropical distribution; 5. Tropical Asia to tropical Oceania distribution; 6. Tropical Asia to tropical Africa distribution; 7. Tropical Asia distribution; 8. North temperate distribution; 9. East Asia and North America disjunct distribution; 10. Old World temperate distribution; 11. Temperate Asia distribution; 12. Mediterranean, west Asia to east Asia distribution; 13. Central Asia distribution; 14. East Asia distribution; 14SJ. China - Japan distribution; 14SH. China-Himalaya distribution; 15. China endemic distribution.

图3 不同瀑布生境草本植物属、种的区系地理成分

Fig.3 Floristic geographical composition of herbaceous plants genera and species in different waterfalls

带分布为主,体现了德夯植物区系成分在不同瀑布生境中的差异性,印证了植物区系成分在不同的小生境之间存在差异性这一结论^[11]。

种级层面上,大龙洞瀑布生境草本植物有13个分布区类型2个变型,以东亚分布之中国—日本分布最为显著(10种,占20.00%),其次是热带亚洲分布(8种,占16.00%)。流纱瀑布生境有10个分布区类型2个变型,以中国特有分布为主(8种,占26.67%),其次是东亚分布之中国—日本

分布(7种,占23.33%),再次是热带亚洲分布(4种,占13.33%)。仙女潭瀑布生境有8个分布区类型2个变型,以中国特有种分布为主(5种,占26.31%),中国—日本分布次之(4种,占21.05%),东亚分布再次之(3种,占15.79%)。3个瀑布生境总体草本植物有13个分布区类型2个变型,以东亚分布的中国—日本分布为主(共13种,占比19.12%),热带亚洲与中国特有种有11种,各占16.18%。大龙洞瀑布和流纱瀑布生境以东亚分布

变型中国—日本分布为主,仙女潭瀑布生境以中国特有种分布为主,表明3个瀑布生境草本植物区系地理成分符合东亚植物区系这一特征,同时与热带亚洲有较为密切的联系^[11]。

2.3 重要值

基于97个样方的调查数据,计算并列出了每个瀑布生境重要值排前10位物种(表1)。大龙洞瀑布生境的三脉紫菀(*Aster ageratoides*)以11.30%的重要值位居首位,表明其在该区草本植物群落中占据优势。此外,白苞蒿(*Artemisia lactiflora*)和小赤麻(*Boehmeria spicata*)也具有一定优势,但重要

值相对较低,分别为9.58%和8.23%。流纱瀑布生境中少花马蓝(*Strobilanthes oligantha*)和冷水花(*Pilea notata*)分别以17.74%和16.30%的重要值显著领先于其他物种,表明它们在该区的草本植物群落中占据主导地位。仙女潭瀑布生境的粗齿冷水花(*Pilea sinofasciata*)以24.67%的重要值占绝对优势,表明该物种在该地区具有极高的生态重要性。此外,五柱绞股蓝(*Gynostemma pentagynum*)的重要值也较高,为12.03%。由此可见,瀑布生境优势草本主要是三脉紫菀、少花马蓝、冷水花、粗齿冷水花、五柱绞股蓝。

表1 不同瀑布生境草本植物的重要值(前10位)

Table1 Important values of the top 10 herbaceous plants in different waterfalls

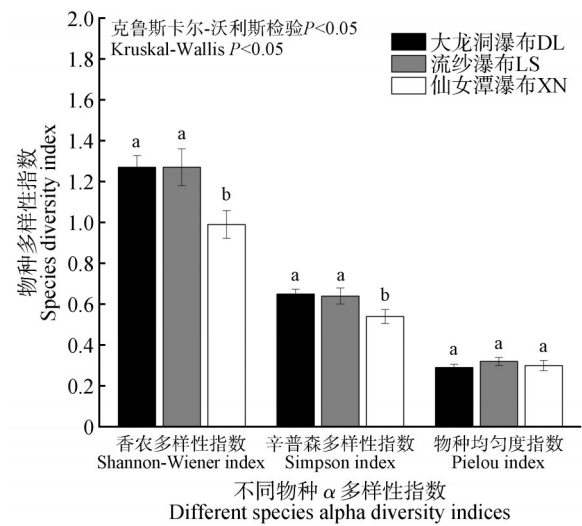
样地类型 Sample plot type	编号 Number	种名 Species name	相对频度 Relative frequency/%	相对盖度 Relative cover/%	相对高度 Relative height/%	重要值 Importance value/%
大龙洞瀑布生境 DL	1	三脉紫菀 <i>Aster ageratoides</i>	12.31	13.74	7.85	11.30
	2	白苞蒿 <i>Artemisia lactiflora</i>	5.96	12.30	10.47	9.58
	3	小赤麻 <i>Boehmeria spicata</i>	5.72	9.51	9.44	8.23
	4	粗齿冷水花 <i>Pilea sinofasciata</i>	5.02	7.96	10.07	7.69
	5	鸭儿芹 <i>Cryptotaenia japonica</i>	7.22	4.55	6.89	6.22
	6	五月艾 <i>Artemisia indica</i>	4.43	4.23	5.78	4.81
	7	多花筋骨草 <i>Ajuga multiflora</i>	2.06	4.09	6.07	4.07
	8	凹叶景天 <i>Sedum emarginatum</i>	8.89	2.08	0.81	3.92
	9	翠云草 <i>Selaginella uncinata</i>	5.02	4.79	0.66	3.49
	10	细风轮菜 <i>Clinopodium gracile</i>	5.92	1.62	0.61	2.72
流纱瀑布生境 LS	1	少花马蓝 <i>Strobilanthes oliganthus</i>	15.53	27.29	10.39	17.74
	2	冷水花 <i>Pilea notata</i>	17.03	20.18	10.89	16.03
	3	红马蹄草 <i>Hydrocotyle nepalensis</i>	9.44	5.07	3.15	5.89
	4	透茎冷水花 <i>Pilea pumila</i>	5.91	7.16	3.47	5.51
	5	水芹 <i>Oenanthe javanica</i>	3.77	2.04	10.38	5.39
	6	金疮小草 <i>Ajuga decumbens</i>	4.81	3.14	6.10	4.68
	7	吉首蒲儿根 <i>Sinosenecio jishouensis</i>	4.58	4.44	3.51	4.18
	8	疏头过路黄 <i>Lysimachia pseudohenryi</i>	4.92	3.82	3.24	3.99
	9	小赤麻 <i>Boehmeria spicata</i>	2.43	3.50	5.84	3.92
	10	披针新月蕨 <i>Pronephrium penangianum</i>	3.01	3.50	4.66	3.73
仙女潭瀑布生境 XN	1	粗齿冷水花 <i>Pilea sinofasciata</i>	31.34	25.59	17.09	24.67
	2	五柱绞股蓝 <i>Gynostemma pentagynum</i>	3.15	7.05	25.87	12.03
	3	凹叶景天 <i>Sedum emarginatum</i>	21.48	5.81	1.87	9.72
	4	球花马蓝 <i>Strobilanthes dimorphotricha</i>	2.82	15.54	8.77	9.04
	5	少花马蓝 <i>Strobilanthes oliganthus</i>	11.44	11.36	3.44	8.75
	6	小赤麻 <i>Boehmeria spicata</i>	4.39	7.18	13.11	8.23
	7	假粗毛鳞盖蕨 <i>Microlepia pseudostrigosa</i>	6.14	8.36	5.74	6.75
	8	金钱蒲 <i>Acorus gramineus</i>	6.63	5.74	4.70	5.69
	9	紫苞爵床 <i>Justicia latiflora</i>	0.91	4.74	2.79	2.82
	10	铁角蕨 <i>Asplenium aitchisonii</i>	2.07	0.75	1.51	1.45

2.4 草本植物多样性

2.4.1 物种多样性

由图 4 可知, Shannon-Wiener 指数为 0.99~1.27, 大龙洞瀑布和流纱瀑布生境较为接近, 均为 1.27, 而仙女潭瀑布生境最低, 为 0.99。Kruskal-Wallis 检验结果显示, 大龙洞瀑布和流纱瀑布生境皆与仙女潭瀑布生境有显著性差异 ($P < 0.05$)。Simpson 指数为 0.54~0.65, 大龙洞瀑布生境表现最佳 (0.65), 其次是流纱瀑布生境 (0.64), 仙女潭瀑布生境最低 (0.54), 仙女潭瀑布生境同样与大龙洞瀑布、流纱瀑布生境存在着显著性差异 ($P < 0.05$)。Simpson 指数与 Shannon-Wiener 指数的趋势一致, 均显示大龙洞瀑布生境草本植物群落具有较高的物种丰富度和多样性。然而, Pielou 指数的表现不同, 流纱瀑布生境以 0.32 为最高, 仙女潭瀑布生境为 0.30, 大龙洞瀑布生境以 0.29 最低, 这表明大龙洞瀑布生境虽物种丰富, 但群落均匀度不如其他 2 个瀑布, 可能是因为大龙洞瀑布生境的三脉紫菀、白苞蒿等物种占据了主导地位, 导致群落的均匀度低。但 3 个瀑布生境之间 Pielou 指数不存在显著差异, 说明瀑布生境草本物种的分布均匀程度都很低, 优势种占据主导地位, 也反映了它们所处的生态条件 (如土壤类型、水分、光照等) 具有一定的相似性。

β 多样性选用相异性系数与 Cody 指数 2 个指标来表达, 其中, 相异性系数是一种衡量样本之间相似性的指标, 范围从 0 到 1, 越接近 1, 表示 2 个样



不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicated significant differences ($P < 0.05$).

图 4 不同瀑布草本群落物种 α 多样性

Fig.4 Alpha diversity of herbaceous plant communities across different waterfalls

本之间的物种组成差异越大, 共享的物种越少; 而 Cody 指数则用于衡量 2 个群落或样本之间物种更替的速率, 即从一个群落到另一个群落物种组成的变化程度, 值越大, 表示 2 个群落之间的物种更替越剧烈, 物种组成差异越大。由表 2 可以看出, Cody 指数与相异性系数的变化一致, 皆在大龙洞瀑布与流纱瀑布生境之间达到最大值 (0.79 与 33.00), 表明大龙洞瀑布与流纱瀑布生境的草本群落物种更替速率较快且物种组成的差异较大, 相似程度最低。

表 2 不同瀑布生境草本群落的 β 多样性

Table2 Beta diversity of herbaceous communities in different waterfalls

样地类型 Sample plot type	相异性系数 Dissimilarity index	Cody 指数 Cody index
大龙洞瀑布生境-流纱瀑布生境 DL-LS	0.79	33.00
大龙洞瀑布生境-仙女潭瀑布生境 DL-XN	0.66	30.50
流纱瀑布生境-仙女潭瀑布生境 LS-XN	0.56	17.50

2.4.2 功能性状多样性

由图 5 可知, 3 个瀑布生境草本植物表现出一些特定的营养性状: 叶缘均以不裂、锯齿为主; 叶质地均以纸质为主; 大龙洞瀑布生境的植物叶毛被以无毛为主, 流纱瀑布生境以无毛和双面有毛为主, 仙女潭瀑布生境则以双面有毛为主, 反映出大龙洞环境更湿润; 叶级均以中型叶为主, 表明瀑

布半封闭生境造成的温热潮湿环境促进了草本植物叶片生长; 叶型皆以单叶为主, 表明该区气候潮湿, 水分充足; 大龙洞、流纱瀑布生境的植物叶序以互生为主, 仙女潭瀑布生境的植物叶以对生为主, 这种差异可能是由于不同瀑布生境条件下草本植物对光照、空间和营养竞争采取了不同的适应策略。

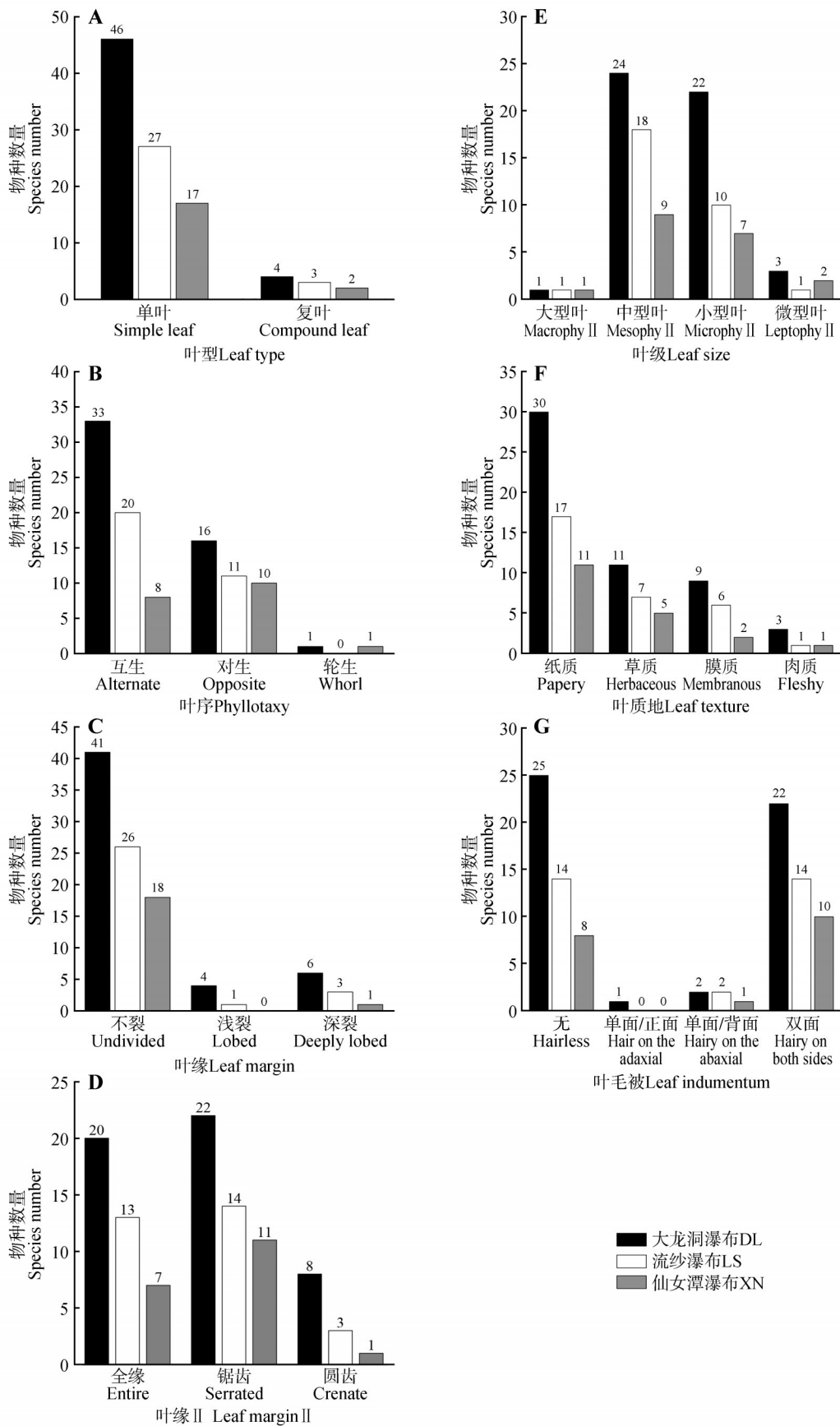


图5 不同瀑布生境草本植物营养性状

Fig.5 Nutritional traits of herbaceous plants in different waterfalls

繁殖性状方面(图6),大龙洞瀑布和仙女潭瀑布生境草本植物的花序位置以顶生花序为主,而流纱瀑布生境的植物以顶生、腋生花序为主;性系统皆以两性花为主,使草本植物能够更有效地利用资源,提高传粉效率以支持生殖生长;种子传播方式以风力传播为主,可以避免种子受到瀑布水流的直接冲击,从而提高种子存活率,同时可将种子带到瀑布附近或其他更适宜生长的环境中,增

加种子的着床机会;大龙洞瀑布生境草本植物的花序类型以有限花序中的聚伞花序为主,流纱瀑布生境以穗状花序、伞形花序为主,仙女潭瀑布生境以穗状花序为主,皆为无限花序;大龙洞瀑布生境草本植物果实类型以瘦果为主,流纱瀑布生境以蒴果为主,仙女潭瀑布生境以瘦果为主;花期主要集中在6—8月,果期集中在8—10月。

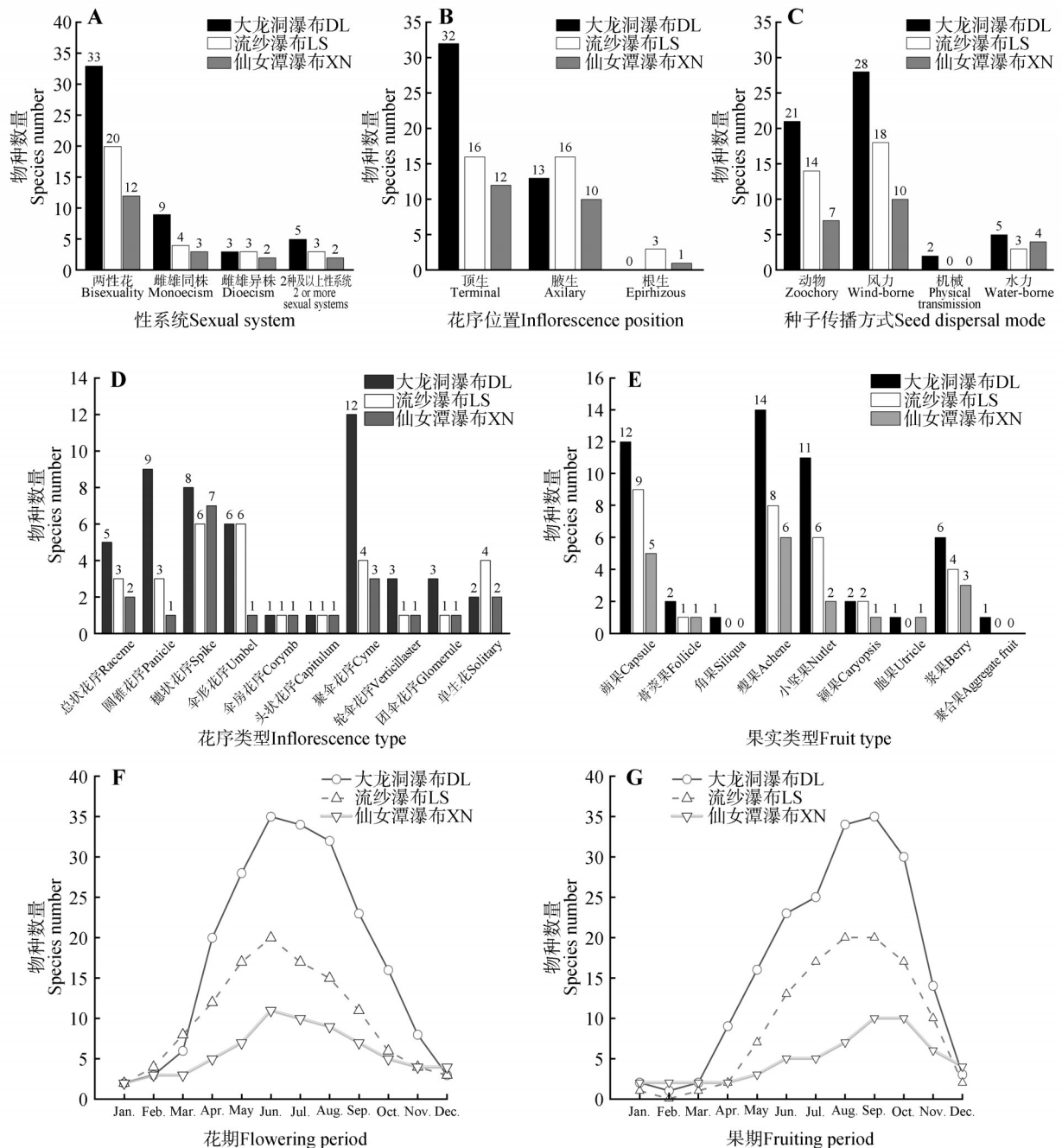


图6 不同瀑布生境草本植物繁殖性状

Fig.6 Reproductive characters of herbaceous plants in different waterfalls

2.4.3 谱系多样性

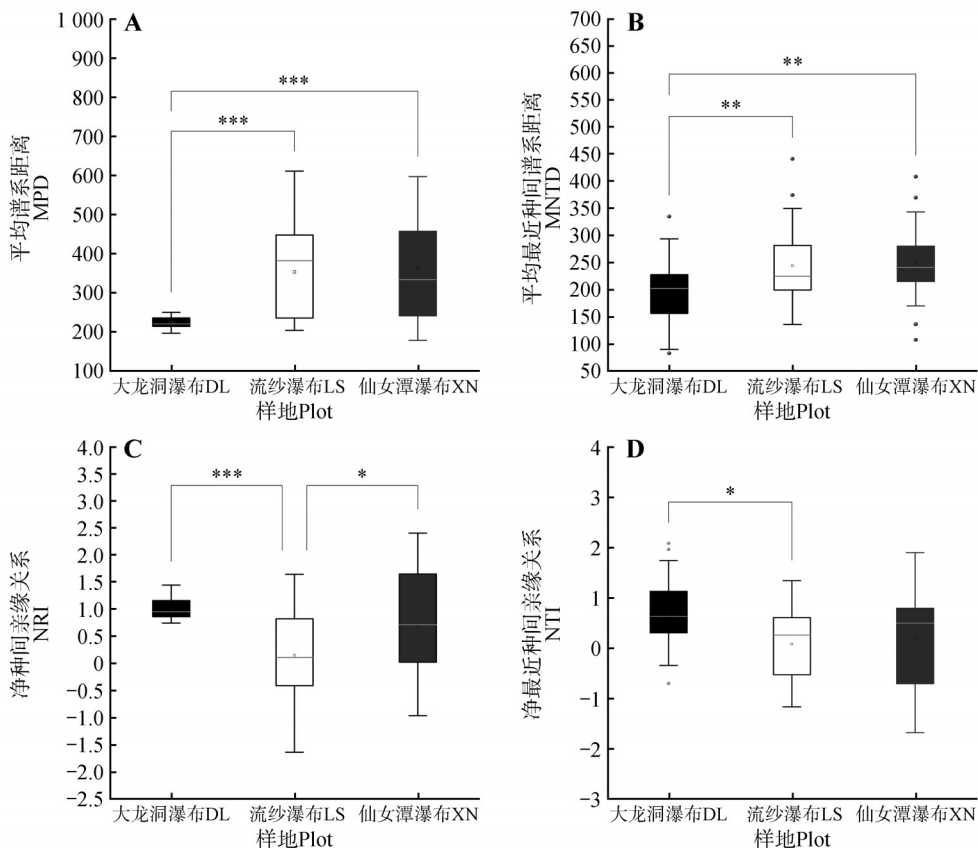
由表3可知,大龙洞瀑布生境PD指数最高(4 766.21),流纱瀑布生境(3 243.39)次之,仙女潭瀑布生境最低(2 722.39),即大龙洞瀑布生境植物群落谱系多样性最高,仙女潭瀑布生境最低,与各瀑布生境内物种数量分布规律也基本一致。从谱系距离来看,MPD与MNTD指数表现规律一致,大龙洞瀑布生境MPD与MNTD最低,表明大龙洞瀑布生境的草本植物群落可能受到了较强的环境过滤影响。此外,MPD差异性分析表明(图7),大龙洞瀑布与流纱瀑布、仙女潭瀑布生境均存在极显著差异($P<0.001$)。MNTD差异性分析表明,大龙洞瀑布生境同样与流纱瀑布、仙女潭瀑布生境差

异显著($P<0.01$),充分体现了大龙洞瀑布生境草本植物群落的特殊性。3个瀑布生境草本植物群落的NRI与NTI的平均值皆大于0,表现出聚集的谱系结构。Kruskal-Wallis检验揭示了大龙洞瀑布与流纱瀑布生境在NRI上存在极显著差异($P<0.001$),流纱瀑布与仙女潭瀑布生境在NRI存在显著差异($P<0.05$),其他瀑布生境NRI之间均无显著差异($P>0.05$)。NTI方面,大龙洞瀑布与流纱瀑布生境之间也存在显著差异($P<0.05$),其余瀑布生境无显著差异($P>0.05$)。这些结果表明,不同瀑布生境草本群落在谱系结构上存在差异,究其原因可能是受到各自微环境条件影响。

表3 不同瀑布生境草本群落谱系多样性和谱系结构指数

Fig.3 The phylogenetic diversity and phylogenetic structure indices of herbaceous plants in different waterfalls

样地类型 Sample plot type	谱系多样性 PD	平均谱系距离 MPD	平均最近种间谱系距离 MNTD	净种间亲缘关系 NRI	净最近种间亲缘关系 NTI
大龙洞瀑布生境DL	4 766.21	263.85	196.45	0.70	0.62
流纱瀑布生境LS	3 243.39	354.01	244.47	0.15	0.09
仙女潭瀑布生境XN	2 722.39	362.98	248.68	0.69	0.21



*. $P\leq 0.05$; **. $P\leq 0.01$; ***. $P\leq 0.001$; *. $P\leq 0.05$, significant; **. $P\leq 0.01$, very significant; ***. $P\leq 0.001$, highly significant.

图7 不同瀑布生境草本群落谱系多样性差异性分析

Fig.7 Analysis of phylogenetic diversity differences in herbaceous communities in different waterfalls

3 讨论

3.1 德夯瀑布草本群落物种组成特征

3个瀑布生境共调查到草本植物35科66属85种,菊科、荨麻科与爵床科的物种在群落中占据优势。菊科植物因强大的生态适应性和多样化的繁殖策略更能适应德夯复杂的生境条件和自然环境^[25]。荨麻科植物同样在德夯河谷地带数量较多^[11]。爵床科植物成为草本群落优势科,与刘冰^[14]对该区瀑布周围景观维管植物物种组成的研究结果不同,可能是该科中某些特定属种,如马蓝属中的少花马蓝、四子马蓝(*Strobilanthes tetrasperma*)和球花马蓝、爵床属的爵床(*Justicia procumbens*)和紫苞爵床、十万错属(*Asystasia*)的白接骨(*Asystasia neesiana*)等植物具有较强的耐阴性及对该区土壤的适应性,使得爵床科植物能够在瀑布特殊生境中稳定生长并迅速扩散,最终形成优势群落。优势属有冷水花属、马蓝属、蒿属、珍珠菜属、凤尾蕨属,占属总数的7.60%。仅含1种的属有53属,占属总数的80.30%,如车前属(*Plantago*)、赤车属(*Pellionia*)等。科内、属内种数极低(平均每科1.8属,每属1.3种),表明草本植物的组成具有较高的分散特性,科属种的分化较为保守。物种以三脉紫菀、少花马蓝、冷水花、粗齿冷水花为优势种,表明这些草本植物对高湿度且光照较少的环境有良好的适应性。

3.2 区系地理成分构成特征

3个瀑布生境草本植物属的区系地理成分具有10个分布型1个变型,以北温带分布、世界分布为主,这与德夯处于亚热带季风区相符合,也与课题组此前得出的结论^[26]基本吻合。与流纱瀑布和仙女潭瀑布生境不同,大龙洞瀑布生境草本植物属的世界分布比例较高,可能与该区较早的旅游开发、水电站建设等人为干扰活动有密切关系。人为干扰改变了当地原有生态环境,导致一些适应性强、分布广泛的草本植物属(如蒿属、飞蓬属等)在此成为优势属种,说明人为干扰增加往往伴随着科属世界分布成分的增加^[17]。

3个瀑布生境草本植物种的区系地理成分具有13个分布型2变型,以东亚分布之中国—日本分布为主,其次为中国特有种与热带亚洲。与该区整体的区系地理成分^[11]相比,瀑布的分布区类型略少,尤其是缺乏热带亚洲和热带美洲间断分布、旧世界热带、中亚分布及地中海、西亚至中亚

分布类型,这可能是因为瀑布生境的特殊性(湿度高、光照少、风力强等),限制了部分植物种类的存活与繁衍,从而导致这些植物在瀑布区域分布较少。前期研究^[27]表明,随着河谷张开度加大,热带成分比例逐步降低,本研究结果正好相反,即随着瀑布开阔度越大,热带成分反而增加,这可能是因为瀑布开阔度的增加导致阳光直射区域更广,从而促进了热带成分种的增加。同时,由于瀑布落差较大,从而产生较大的风力,加速了水汽蒸发,使得瀑布区域温差较大,加之瀑布夹角越小,光照也越少,温度也越低,不会出现因为河谷夹角小而导致“暖窝子”气流的现象。

与另外2个瀑布相比,大龙洞瀑布生境热带成分种所占比例最高,可能是大龙洞瀑布的夹角与开阔度较大,光照直射范围较广,导致热带成分种增多。同时,瀑布水流在跌落过程中会分散成更细小的水雾,增加了水与空气的接触面积,有助于形成水雾笼罩区域的微气候,能够维持热带成分种所需的温度和湿度。仙女潭瀑布生境以中国特有种为主,可能是因为位于河谷深处,丰水期水位上升,形成一种自然的隔离屏障,限制了植物的迁移扩散,能够容纳的物种数量较少。一般而言,水生生境下的植物广布种较多,窄域种数量较少,但在德夯河谷溪流源头瀑布却呈现出不同的生态现象,即广布种相对较少,窄域种数量较多,甚至在流纱瀑布区域还出现了极度狭域的吉首蒲儿根这一特有物种^[11],进一步凸显了该区植物多样性的复杂性。

3.3 草本群落植物多样性特征

与该区的典型群落草本层^[17]及林溪交错带的草本群落^[12]相比,3个瀑布生境草本群落的 α 多样性整体较低,可能是由于瀑布区域极端环境条件造成的,如湿度较高、水流冲击较强和光照不足等。此外,瀑布区域土壤可能存在有机质含量低的情况^[28],不利于植物根系生长,从而降低了物种多样性。3个瀑布比较,大龙洞瀑布生境展现出较高的物种丰富度和多样性,但均匀度相对较低,可能是由于该瀑布高度和水流宽度导致强烈水流冲击力,这种冲击力引起的溅水、水雾和强风对草本植物生长构成威胁,只有适应性强的优势物种才能够生存,从而导致物种分布不均。流纱瀑布部分区域直接受到水流冲刷,生存环境极为恶劣,物种存活率低,导致物种丰富度和均匀度降低,影响

群落的稳定性。此外,周边偶尔的滑坡现象也进一步降低了生物多样性及群落稳定性水平。同时,大龙洞瀑布与流纱瀑布皆为旅游景区,受到干扰较多也会降低物种均匀度。相比之下,仙女潭瀑布的环境更为特殊,瀑布两侧的夹角较小,限制了草本植物接收阳光,影响了植物生长和物种多样性。 β 多样性(即不同生境或群落间物种组成的差异性)通过相异性系数和Cody指数等指标来衡量,反映物种沿环境梯度的更替速率^[1]。在本研究中,相异性系数和Cody指数的变化趋势一致,在大龙洞瀑布与流纱瀑布之间达到最大值,流纱瀑布与仙女潭瀑布之间达到最小值。这一现象可能与地理位置的远近有关,随着地理距离的增加,物种组成的差异性也会增加^[29],大龙洞地理位置相对较远,因此,大龙洞瀑布与流纱瀑布、仙女潭瀑布生境的相异性系数与Cody指数都较大。此外,微气候变化和土壤条件等环境因素的差异也会对 β 多样性产生影响。

3个瀑布生境草本植物营养性状以多年生草本、单叶、纸质、不裂的中型叶为主,反映出草本植物对瀑布特殊生境的适应,与该区峡谷种子植物功能性状多样性表现出的规律^[19]大体一致,但在叶序、叶毛被和叶缘-叶齿方面存在差异。大龙洞瀑布和流纱瀑布生境的草本植物倾向于互生叶序,这可能有助于植物在光照和空间竞争中更占优势^[30],表明这些区域竞争可能较为激烈。而仙女潭瀑布生境的草本植物以对生叶序为主,这意味着该瀑布夹角较小、光照较少,只有特定物种能够适应。在叶毛被方面,大龙洞瀑布生境草本植物通常无毛,表明该区域湿度较高,植物不需要额外的毛被来保持水分。流纱瀑布生境植物以无毛和双面有毛为主,反映了该瀑布生境植物功能性状的多样性。仙女潭瀑布生境植物以双面有毛为主,这可能与喀斯特地貌引起的土壤湿度波动和局部干旱有关^[19]。在光照较少的瀑布生境中,植物的叶片形态对生存至关重要。锯齿状边缘使叶片在空间延伸上具有更强的可塑性,从而更有效地捕捉和利用光照资源^[31],使得植物在竞争光照的环境中获得优势。同时,叶齿还可以通过吐水作用缓解过高的正根压,减轻水淹胁迫对植物生理活动的影响^[31-32]。有研究^[33-34]证明,在水分充沛、地下水位浅的地方,具齿物种占有较高的比例,即淡水叶缘效应。而且叶齿和叶裂(或缺刻)

可以作为较薄叶片的保护结构,降低风力下叶片被撕裂的危险^[32]。因此,锯齿状叶片能够很好地抵御瀑布水流跌落带来的强风,增强叶片的物理支撑,避免在强风中撕裂。

3个瀑布生境草本植物繁殖性状以两性花、顶生和腋生、干果(瘦果、蒴果)、种子风力传播为主,花期集中在6—8月,果期集中在8—10月。研究^[35]发现,植物可以依据环境条件调整性别特征,以适应不同的生长条件,从而确保能够有效繁殖。在高湿度的瀑布环境中,两性花有助于提高繁殖效率,减少外界因素的干扰。邓涛^[36]的研究表明,德夯峡谷内木本植物主要以肉果为主,而草本植物则更倾向于干果,这一规律在本研究中也得到了印证。草本植物种子轻,易被风吹散,瀑布区域风力大,有利于种子传播,且符合短生命周期快速繁殖的需求,因此,瀑布生境草本植物种子传播方式以风力传播为主。在花序类型上,大龙洞瀑布生境草本植物以有限花序为主,而流纱瀑布和仙女潭瀑布生境草本植物则以无限花序为主。有限花序的植物通常在资源有限的环境中具有优势,因为它们能够在较短的时间内集中开花,快速吸引传粉者,完成繁殖^[37]。大龙洞特殊环境条件可能对植物的繁殖策略产生了影响,在资源相对有限的环境中,促使植物发展出有限花序以提高繁殖效率。相比之下,无限花序植物通过延长开花时间增加繁殖机会^[38],可能更适合流纱瀑布和仙女潭瀑布的环境。

PD指数与瀑布草本物种数量分布规律大体一致,表明谱系多样性与物种丰富度之间存在密切联系,印证了PD指数与物种数量之间存在显著正相关的理论^[39]。3个瀑布生境草本植物的NRI和NTI均大于0,反映群落呈现聚集状态,说明环境过滤在该区瀑布的草本群落构建中起到了主要作用。有研究^[39-40]表明,剧烈的环境变化会导致聚集的谱系结构,瀑布环境变化剧烈,特别是水位落差大和丰水期的强烈水流冲击,以及相对封闭的生境条件,导致了水热条件与其他区域有显著差异。因此,在有限环境资源的供给下,必将有物种因没有充足的资源可利用而被过滤掉。而亲缘关系相近的物种具有相似的生活史策略,使它们更有可能在苛刻的环境中共同生存,从而形成聚集的谱系结构^[41]。例如,对瀑布生境适应性较强的楼梯草属、冷水花属等植物在瀑布分布较广,常常

出现在同一群落。较之木本植物,草本植物具有较短的生活史和更高的繁殖速率,在环境变化中更容易发生物种更替,导致系统发育上的过度分散,即亲缘关系相近的物种在群落中的分布更为离散^[42]。然而,在该区瀑布生境中,草本植物表现出聚集的系统发育结构,凸显了瀑布生境的特殊性。这种聚集现象可能是草本植物为适应瀑布特殊环境条件而表现出的一种适应策略,表明环境过滤作用在德夯瀑布生境草本群落的构建过程中确实占据了主导地位。

本研究分析了德夯河谷3条溪流源头瀑布特殊生境草本植物群落的物种组成、区系地理成分及多样性特征,不仅加深了对该地区植物多样性的认识,而且还为揭示该区岩溶河谷植物多样性与环境的关系提供了科学依据。未来可以进一步探究瀑布生境中植物群落的动态变化及物种间的相互作用等,以期更好地理解并保护这一特殊生态系统的生物多样性。

参 考 文 献

- [1] 曹晓栋,杨波,黄梅,等.贵州省宽阔水国家级自然保护区草本植物区系及物种多样性研究[J].西北植物学报,2021,41(9):1559-1569.
CAO X D, YANG B, HUANG M, *et al.* Flora and species diversity of herbaceous plants in Kuankuoshui National Nature Reserve of Guizhou[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, 49(9): 1559-1569.
- [2] 张文丽,夏会娟,张远,等.东辽河河岸带草本植物物种多样性及群落数量分析[J].生态学杂志,2014,33(5):1142-1149.
ZHANG W L, XIA H J, ZHANG Y, *et al.* Herbaceous species diversity and community quantitative analysis in the riparian zone of East Liaohe River[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(5): 1142-1149.
- [3] 于涛,朱丽,魏岩,等.北京东灵山暖温带落叶阔叶林下草本物种多样性及其动态[J].生态学杂志,2024,43(4):1036-1046.
YU T, ZHU L, WEI Y, *et al.* Herbaceous plant diversity and its dynamic changes under a warm temperate deciduous broad-leaved forest in Donglingshan, Beijing[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, 43(4): 1036-1046.
- [4] 蔡艳,吕光辉,何学敏,等.不同利用方式下草地生态系统的多功能性与物种多样性[J].干旱地区农业研究,2019,37(5):200-210.
CAI Y, LÜ G H, HE X M, *et al.* Study on the multifunctionality and species diversity of grassland ecosystem under different land-uses[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2019, 37(5): 200-210.
- [5] PATIÑO J, HYLANDER K, GONZÁLEZ-MANCEBO J M. Effect of forest clear-cutting on subtropical bryophyte communities in waterfalls, on dripping walls, and along streams[J]. *Ecological Applications*, 2010, 20(6): 1648-1663.
- [6] PRINTARAKUL N, MEEINKUIRT W. The bryophyte community as bioindicator of heavy metals in a waterfall outflow[J]. *Scientific Reports*, 2022, 12(1): 6942.
- [7] 王智慧,张朝晖,李建华.琵琶潭瀑布岩溶沉积物生物多样性研究[J].中国岩溶,2007,26(2):178-182.
WANG Z H, ZHANG Z H, LI J H. Biodiversity on karst deposits at Pipatan waterfall[J]. *Carsologica Sinica*, 2007, 26(2): 178-182.
- [8] MAGOTA K, SAKAGUCHI S, HIROTA S K, *et al.* Comparative analysis of spatial genetic structures in sympatric populations of two riparian plants, *Saxifraga acerifolia* and *Saxifraga fortunei* [J]. *American Journal of Botany*, 2021, 108(4): 680-693.
- [9] PALECEK A M, SCHOENFUSS H L, BLOB R W. Sticking to it: testing passive pull-off forces in waterfall-climbing fishes across challenging substrates[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2021, 224(2): jeb228718.
- [10] 向晓媚,谭璐,刘冰,等.湖南德夯风景名胜区植物多样性研究与展望[J].吉首大学学报(自然科学版),2020,41(5):45-51.
XIANG X M, TAN L, LIU B, *et al.* Researches and prospect on plant diversity of Dehang Scenic Spot in Hunan Province, China[J]. *Journal of Jishou University (Natural Sciences Edition)*, 2020, 41(5): 45-51.
- [11] 向晓媚,刘冰,谭璐,等.湖南省德夯风景名胜区种子植物区系研究[J].西北植物学报,2022,42(6):1051-1063.
XIANG X M, LIU B, TAN L, *et al.* Study on the flora of seed plants in Dehang Scenic Spot, Hunan province[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42(6): 1051-1063.
- [12] 龙姿羽,王志成,赵蕊,等.湖南德夯地质公园林溪交错带草本群落物种多样性[J].生命科学研究,2024,28(5):409-418.
LONG Z Y, WANG Z C, ZHAO R, *et al.* Species diversity of herbaceous communities in the forest-creek ecotone in Hunan Dehang Geopark [J]. *Life Science Research*, 2024, 28(5): 409-418.
- [13] 龙姿羽,王志成,赵蕊,等.德夯地质公园林溪交错带草本群落优势种生态位及种间联结[J].西北植物学报,2024,44(12):1954-1964.

- LONG Z Y, WANG Z C, ZHAO R, *et al.* Niches and community stability of dominant herbaceous species of the forest and creek ecotone in Dehang Geopark[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2024, 44(12): 1954-1964.
- [14] 刘冰. 湖南省德夯地质公园峡谷景观与植物多样性[D]. 吉首: 吉首大学, 2023: 87-88.
- LIU B. Valley landscape and plant diversity in Dehang Geopark of Hunan Province[D]. *Jishou: Jishou University*, 2023: 87-88.
- [15] 徐亮, 陈功锡, 张洁, 等. 河谷内外特殊生境对接骨草形态与细胞的影响[J]. *吉首大学学报(自然科学版)*, 2013, 34(2): 77-83.
- XU L, CHEN G X, ZHANG J, *et al.* Influence of habitat inside and outside valley on morphology and cytology of *Sambucus Chinensis* [J]. *Journal of Jishou University (Natural Sciences Edition)*, 2013, 34(2): 77-83.
- [16] 张洁, 陈功锡, 徐亮, 等. 吉首蒲儿根的繁育系统及克隆构型[J]. *西北植物学报*, 2015, 35(5): 948-956.
- ZHANG J, CHEN G X, XU L, *et al.* Breeding system and clonal architecture of *Sinosenecio jishouensis* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015, 35(5): 948-956.
- [17] 徐亮, 陈功锡, 张代贵. 湖南德夯河谷特殊生境典型植物群落特征研究[J]. *生命科学研究*, 2011, 15(4): 303-310.
- XU L, CHEN G X, ZHANG D G. Study on characteristics of the representative plant communities in Dehang valley habitat, Hunan Province [J]. *Life Science Research*, 2011, 15(4): 303-310.
- [18] 吴征镒, 孙航, 周浙昆, 等. 中国种子植物区系地理[M]. 北京: 科学出版社, 2010: 52-108.
- WU Z Y, SUN H, ZHOU Z K, *et al.* Floristics of seed plants from China [M]. Beijing: Science Press, 2010: 52-108.
- [19] 刘冰, 向晓媚, 谭璐, 等. 湖南省德夯峡谷生境种子植物功能性状多样性[J]. *西北植物学报*, 2022, 42(9): 1591-1599.
- LIU B, XIANG X M, TAN L, *et al.* Diversity of functional traits of seed plants in Dehang canyon, Hunan Province [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42(9): 1591-1599.
- [20] 王育松, 上官铁梁. 关于重要值计算方法的若干问题[J]. *山西大学学报(自然科学版)*, 2010, 33(2): 312-316.
- WANG Y S, SHANGGUAN T L. Discussion on calculating method of important values [J]. *Journal of Shanxi University (Natural Science Edition)*, 2010, 33(2): 312-316.
- [21] 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法 I: α 多样性的测度方法(下)[J]. *生物多样性*, 1994, 2(4): 231-239.
- MA K P, LIU Y M. Measurement of biotic community diversity I: α diversity (Part 2) [J]. *Chinese Biodiversity*, 1994, 2(4): 231-239.
- [22] 马克平, 刘灿然, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法 II: β 多样性的测度方法[J]. *生物多样性*, 1995, 3(1): 38-43.
- MA K P, LIU C R, LIU Y M. Measurement of biotic community diversity II: β diversity [J]. *Chinese Biodiversity*, 1995, 3(1): 38-43.
- [23] FAITH D P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity [J]. *Biological Conservation*, 1992, 61(1): 1-10.
- [24] WEBB C O, ACKERLY D D, MCPEEK M A, *et al.* Phylogenies and community ecology [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2002, 33: 475-505.
- [25] 赵蕊, 陈君, 王志成, 等. 湖南德夯地质公园菊科植物多样性特征[J]. *湖南生态科学学报*, 2024, 11(1): 1-10.
- ZHAO R, CHEN J, WANG Z C, *et al.* Diversity characteristics of Asteraceae plants in Dehang Geopark, Hunan Province [J]. *Journal of Hunan Ecological Science*, 2024, 11(1): 1-10.
- [26] 陈功锡, 邓涛, 张代贵, 等. 湖南德夯风景区峡谷特殊生境植物区系与生态适应性初探[J]. *西北植物学报*, 2009, 29(7): 1470-1478.
- CHEN G X, DENG T, ZHANG D G, *et al.* Preliminary study on floristic characteristics and ecological adaptability of vascular plants in the special eco-environment of canyon in Dehang, Hu'nan [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009, 29(7): 1470-1478.
- [27] 徐亮, 陈功锡, 张洁, 等. 河谷梯度对湘西北主要河谷特殊生境种子植物区系的影响[J]. *西北植物学报*, 2013, 33(4): 800-807.
- XU L, CHEN G X, ZHANG J, *et al.* Effects of valley gradients on the flora of seed plants in the valley of northwestern Hu'nan [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, 33(4): 800-807.
- [28] 刘冰, 向亮, 谭璐, 等. 湖南省德夯峡谷自然景观类型及其土壤理化性质[J]. *应用与环境生物学报*, 2024, 30(3): 439-448.
- LIU B, XIANG L, TAN L, *et al.* Natural landscape types and soil physicochemical properties of Dehang valley in Hunan Province, China [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2024, 30(3): 439-448.
- [29] 卢品, 金毅, 陈建华, 等. 地理距离和地形差异对两个

- 大型森林动态样地 β 多样性的影响[J]. 生物多样性, 2013, 21(5): 554-563.
- LU P, JIN Y, CHEN J H, *et al.* Influence of geographical distance and topographic difference on β diversity in two large-scale forest dynamics plots [J]. Biodiversity Science, 2013, 21(5): 554-563.
- [30] 申芳芳, 张万里, 李德志. 植物叶序研究的源流与发展[J]. 东北林业大学学报, 2006, 34(5): 83-86.
- SHEN F F, ZHANG W L, LI D Z. Origins and development of researches on phyllotaxis [J]. Journal of North-east Forestry University, 2006, 34(5): 83-86.
- [31] SEMCHENKO M, ZOBEL K. The role of leaf lobation in elongation responses to shade in the rosette-forming forb *Serratula tinctoria* (Asteraceae) [J]. Annals of Botany, 2007, 100(1): 83-90.
- [32] 李耀琪, 王志恒. 植物叶片形态的生态功能、地理分布与成因[J]. 植物生态学报, 2021, 45(10): 1154-1172.
- LI Y Q, WANG Z H. Leaf morphological traits: ecological function, geographic distribution and drivers [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(10): 1154-1172.
- [33] GREENWOOD D R. Leaf margin analysis: taphonomic constraints [J]. Palaios, 2005, 20(5): 498-505.
- [34] ROYER D L, KOOYMAN R M, LITTLE S A, *et al.* Ecology of leaf teeth: a multi-site analysis from an Australian subtropical rainforest [J]. American Journal of Botany, 2009, 96(4): 738-750.
- [35] RENNER S S. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database [J]. American Journal of Botany, 2014, 101(10): 1588-1596.
- [36] 邓涛. 河谷特殊生境植物多样性特征与生态适应性: 以湘西北主要河谷为例[D]. 吉首: 吉首大学, 2010: 69-72.
- DENG T. Plant diversity characteristics and ecological adaptation to canyon special microhabitat in north western Hunan, China [D]. Jishou: Jishou University, 2010: 69-72.
- [37] 李开祥, 陈翠萍, 贾永鹏, 等. 甘蓝型油菜有限花序对农艺性状的影响初探[J]. 西北农业学报, 2021, 30(5): 689-697.
- LI K X, CHEN C P, JIA Y P, *et al.* Effect of determinate inflorescence on agronomic traits of *Brassica napus* [J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2021, 30(5): 689-697.
- [38] STEBBINS G L, 张凤英. 被子植物花序的演化趋势(下)[J]. 生物学杂志, 1988(3): 4-11.
- STEBBINS G L, ZHANG F Y. The evolutionary trends of angiosperm inflorescences (Part II) [J]. Journal of Biology, 1988(3): 4-11.
- [39] 李敏菲, 马煜成, 刘耘华, 等. 新疆草地群落谱系多样性变化特征及影响因素[J]. 生态学报, 2020, 40(7): 2285-2299.
- LI M F, MA Y C, LIU G H, *et al.* Pattern and drivers of phylogenetic diversity in Xinjiang grassland [J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(7): 2285-2299.
- [40] CARDILLO M. Phylogenetic structure of mammal assemblages at large geographical scales: linking phylogenetic community ecology with macroecology [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 2011, 366(1577): 2545-2553.
- [41] 肖曼. 河南黄河湿地植物多样性及其影响因素[D]. 郑州: 河南农业大学, 2023: 39-40.
- XIAO M. Plant diversity and its influencing factors in wetlands along the Yellow River in Henan Province [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2023: 39-40.
- [42] QIAN H, HAO Z Q, ZHANG J. Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China [J]. Journal of Plant Ecology, 2014, 7(2): 154-165.