

DOI: 10.5846/stxb201405120968

徐武美, 宋彩云, 李巧明. 西双版纳热带季节雨林土壤养分空间异质性对乔木树种多样性的影响. 生态学报, 2015, 35(23): - .

Xu W M, Song C Y, Li Q M. Relationship between Soil Resource Heterogeneity and Tree Diversity in Xishuangbanna Tropical Seasonal Rainforest, Southwest China. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(23): - .

西双版纳热带季节雨林土壤养分空间异质性对乔木树种多样性的影响

徐武美^{1,2}, 宋彩云^{1,2}, 李巧明^{1,*}

1 中国科学院西双版纳热带植物园植物系统发育与保护生物学实验室, 昆明 650223

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要:生态位理论认为, 养分空间异质性分布会减少种间竞争排斥而有助于物种共存; 而中性理论则认为群落树种呈独立于环境特征的随机分布。为研究土壤养分异质性与乔木树种多样性的联系, 我们在西双版纳热带季节雨林随机设置了 16 个 1 ha 样方, 调查了各样方乔木树种多样性, 计算了各样方土壤有效氮 (AN)、有效磷 (EP)、有效钾 (EK)、有机质 (OM)、pH、总氮 (TN)、总磷 (TP)、总钾 (TK) 的变异系数以代表各样方土壤养分空间异质性分布的相对水平。Pearson 相关分析表明, TK 变异系数与乔木树种丰富度、Shannon-Wiener 指数呈显著正相关 ($P < 0.05$), 表明该区域不同植物可能在钾资源的利用上存在明显的生态位分化, 钾的异质性有助于树种共存; OM、AN 变异系数与 Pielou 均匀度指数呈明显正相关 ($P < 0.1$), 在一定程度上说明了这些养分的空间异质性缓解了种间竞争压力, 树种多度分布相对均匀, 有助于树种共存。除 TK 外, 其它土壤指标的变异系数与乔木树种多样性的正相关性均不显著 ($P > 0.05$), 表明这些养分的空间异质性分布对乔木树种多样性的影响相对较小, 中性或其它生态学过程可能掩盖了这些养分的空间异质性分布对乔木树种多样性的影响。这说明, 土壤养分空间异质性可能在一定程度上促进了树种共存, 但同时应当重视中性过程等在西双版纳热带雨林群落构建中的作用。

关键词: 土壤养分; 异质性; 中性理论; 树种多样性; 西双版纳

Relationship between Soil Resource Heterogeneity and Tree Diversity in Xishuangbanna Tropical Seasonal Rainforest, Southwest China

XU Wumei^{1,2}, SONG Caiyun^{1,2}, LI Qiaoming^{1,*}

1 Laboratory of Plant Phylogenetics and Conservation Biology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: The niche theory predicts that soil resource heterogeneity promotes species coexistence because of reduced competitive exclusion among species, while the neutral theory predicts that species coexistence is more strongly determined by stochastic processes. To study the relationship between soil resource heterogeneity and tree diversity, 16 plots of 1 ha area each were randomly set up in Xishuangbanna tropical seasonal rainforest, southwest China. This forest is characterized by abundant tree species and complex community structure. The laterite soil developed from siliceous rocks, and the average rainfall is 1493 mm. We investigated the tree diversity of each plot and analyzed the coefficient of variance (CV) of AN (Ammonium Nitrogen), EP (Extractable Phosphorus), EK (Exchangeable Potassium), OM (Organic matter), pH, TN (Total Nitrogen), TP (Total Phosphorus), and TK (Total Potassium) to show the relative heterogeneity of soil nutrients.

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (31370267); 中科院研究所 135 研究项目资助 (XTBG-T01)

收稿日期: 2014-05-12; **网络出版日期:** 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lqm@xtbg.ac.cn

We divided the 1 ha plot into 25 quadrats, each with an area of 400 square meters ($20\text{ m} \times 20\text{ m}$). All four corners of each quadrat were set as sampling points. After the litterfall was cleared from the soil surface, we collected 500 g soil at 1–10 cm depth under the soil surface for soil nutrient analysis. The soil nutrient content in each $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ was calculated as the mean of the samples taken from the four corners. We calculated the CV of the soil nutrient in 25 quadrats to show the relative heterogeneity within a 1 ha plot. We randomly selected five $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ small quadrats in a 1 ha plot for tree evaluation and all the trees with a DBH (diameter at breast height) above 1 cm have been investigated. The trees within five quadrats were summarized to show the relative levels of tree diversity within a 1 ha plot; besides, voucher specimens were made for all trees which surveyed in all of the 16 plots with each area of one hectare and conserved in Laboratory of Plant Phylogenetics & Conservation Group, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences. We used Pearson correlation analysis to explore the correlations between soil nutrient heterogeneity (indicated by the CV of each soil factor within a 1 ha plot) and tree diversity (indicated by tree richness, the Shannon-Wiener index, and the Pielou evenness index within a 1 ha plot) in the Xishuangbanna tropical seasonal rainforest. Before the analysis, the K-S (Kolmogorov - Smirnov) test was implemented to inspect the normal distribution of all variables. The results showed that all variables (CV of soil factors and tree diversity) followed a normal distribution ($P > 0.05$), which was suitable for Pearson correlation analysis. A significant positive correlation was found between the CV of TK and tree diversity (tree richness, Shannon-Wiener index) ($P < 0.05$), indicating that potassium heterogeneity promotes tree coexistence and niche differentiation among trees based on potassium utilization. OM and AN were positively correlated with the Pielou evenness index ($P < 0.1$), indicating that the heterogeneity of these nutrients moderates competitive exclusion among species and promotes species coexistence. Except for TK, no significant positive correlation was found between nutrient heterogeneity and tree diversity. The heterogeneity of these nutrients may have relatively small effects, and the neutral or other ecological process may weaken the effects of the nutrient spatial heterogeneity on tree diversity. Our study showed that soil nutrient heterogeneity may promote the coexistence of trees to a certain extent, and that the neutral process should be considered when studying community assembly in Xishuangbanna tropical seasonal rainforest.

Key Words: soil nutrient; heterogeneity; neutral theory; tree diversity; Xishuangbanna

环境异质性与群落物种多样性的关系是生态学研究中的基本问题。一般认为,一个或多个限制性资源的异质性分布会有效减少种间竞争排斥,促进物种共存^[1-4]。Ricklefs 等^[2]在比较温带与热带森林物种多样性时,认为热带森林物种多样性高是由于其更容易形成异质性环境;Tilman^[4]提出的资源比率理论明确指出,限制性资源的异质性分布会促进物种共存。Gundale 等^[5]通过研究美国 Montana 西部黄松林氮空间异质性分布对地表维管植物物种多样性的影响,发现土壤有效氮的空间异质性分布显著促进了物种共存。张忠华等^[6]研究了我国贵州喀斯特森林土壤养分的空间异质性对树种分布的影响,发现土壤养分的空间异质性分布显著影响到群落中树种的组成与空间分布。然而,有越来越多的证据表明,物种多样性与环境异质性的正相关性并不普遍,甚至一些研究还揭示出物种多样性与环境异质性的负相关性^[7-8]。

对于环境异质性与物种多样性之间不相关的重要理论依据是中性理论^[9],该理论认为,群落物种多样性及分布主要受随机过程控制,生态位分化及生境异质性对物种空间分布的影响较小。中性理论虽然是经典生态学理论的重大突破,然而,由于中性理论认为个体间的生态等价性及关于中性理论的检验主要集中在热带雨林而受到质疑^[10]。Chase 等^[11]认为,如果能够把中性理论和生态位理论的关键要素结合起来解释群落多样性模式,那么这将是一次真正的生态学突破。

西双版纳热带雨林树种丰富,研究树种共存机制对于认识和合理保护该地区的生物资源具有重要意义,但从环境异质性的角度探讨该地区树种共存机制的工作还较少^[12]。本研究主要探讨的问题是:西双版纳热带季节雨林土壤养分的空间异质性分布对乔木树种多样性的影响如何?

1 研究方法

1.1 样方的设置

本研究以中国科学院西双版纳热带季节雨林 20 ha 动态监测样地(大样地)为中心,半径约为 3 km 范围内随机设置了 16 个 1 ha 的样方,其中 8 个设置在大样地(1—8 号样方),其余 8 个设置在西双版纳望天树景区(9—10 号样方)及大样地与景区间的原始森林(11-16 号样方)。样地的气候为热带季风气候,旱季和雨季交替明显,年平均降水量为 1493 mm;样地土壤类型为砖红壤,呈酸性^[13]。所有样方均位于西双版纳国家自然保护区内,人为干扰小,植被保存较好。

1.2 各样方土壤养分空间异质性分析

根据大样地的建设方法^[14],将每个 1 ha 的大样方均分成 25 个 20 m×20 m 的小样方,以每个小样方的 4 个边角作为取样点。在每个取样点清理地表凋落物后,在表层 0—10 cm 范围内用环刀取 500 g 左右表层土,交中国科学院西双版纳热带植物园公共技术服务中心经标准化制样(LY/T 1210—1999)后测定土样的有效氮(AN, LY/T 1229—1999)、有效磷(AP, LY/T 1233—1999)、有效钾(AK, LY/T 1236—1999)、有机质(OM, 碳氮分析仪测定)、pH(LY/T 1239—1999)、总氮(TN, 碳氮分析仪测定)、总磷(TP, LY/T 1253—1999)、总钾(TK, LY/T 1254—1999)。各小样方土壤养分含量的计算方法是该小样方 4 个边角土样所测值的平均值表示,其中大样地 8 个 1 ha 样方土壤养分数据由中国科学院西双版纳热带雨林生态系统研究站直接提供。

在得到每个 1 ha 大样方中 25 个小样方土壤养分含量数据后,计算各样方各土壤指标的变异系数,计算方法是: $CV = \frac{S}{\bar{X}} \times 100\%$, CV 为变异系数, S 为该列数据的标准差, $\bar{x}$ 为该列数据的平均值。本研究以变异系数表示各样方各土壤指标的空间变异水平^[15-16]。

1.3 各样方乔木树种多样性调查

在 1 ha 的样方中,随机选 5 个 20 m × 20 m 的小样方,对其所有胸径大于 1 cm 的植株进行鉴定、汇总以代表该 1 ha 样方乔木树种多样性的相对水平。在树种调查的同时,采集了凭证标本,存放于中国科学院西双版纳热带植物园植物系统发育与保护生物学实验室。

本文计算各样方树种丰富度指数、Shannon - Wiener 多样性指数、Pielou 均匀度指数以度量各样方乔木树种多样性水平,各指数的计算公式如下:

1) 树种丰富度指数:

$$R = S$$

式中: R 为群落树种丰富度指数, S 为群落中的总树种数。

2) Shannon-Wiener 指数^[17]:

$$H' = - \sum_{i=1}^S (P_i \ln P_i)$$

式中: H' 为 Shannon-Wiener 指数, P_i 为第 i 树种的个体数与群落中全部树种的总个体数的比值。

3) Pielou 均匀度指数^[17]:

$$E = H' / \ln S$$

式中: E 为 Pielou 均匀度指数。

2 研究结果

2.1 各样方各土壤指标的变异系数

各样方各土壤指标的变异系数见表 1。由表 1 可知, AP 的平均变异系数最高, 达 48%; 其它各指标的变异系数相对较低(8%—19%)。单因素方差分析表明, 各土壤指标在样方间均存在显著差异($P < 0.01$) (方差

分析时,所有数据均进行以 e 为底的对数转换以满足正态性及方差齐性),见表 2。

表 1 各样方各土壤指标的变异系数
Table 1 CV of soil nutrients in each plot

样方/Plot	AN	EP	EK	OM	pH	TN	TP	TK
1	0.07	0.27	0.18	0.09	0.09	0.07	0.08	0.15
2	0.22	0.77	0.22	0.30	0.07	0.21	0.14	0.18
3	0.09	0.29	0.16	0.11	0.09	0.10	0.09	0.14
4	0.08	0.64	0.25	0.13	0.12	0.09	0.15	0.15
5	0.08	0.63	0.22	0.11	0.08	0.07	0.12	0.32
6	0.08	0.46	0.22	0.11	0.09	0.10	0.18	0.18
7	0.11	0.53	0.18	0.14	0.09	0.09	0.14	0.21
8	0.15	0.51	0.16	0.18	0.05	0.15	0.22	0.17
9	0.09	0.30	0.17	0.11	0.06	0.08	0.09	0.10
10	0.05	0.37	0.22	0.11	0.08	0.07	0.09	0.10
11	0.14	0.22	0.21	0.16	0.09	0.14	0.14	0.17
12	0.08	0.62	0.16	0.12	0.10	0.08	0.15	0.14
13	0.15	0.89	0.22	0.20	0.10	0.15	0.22	0.16
14	0.12	0.45	0.14	0.18	0.10	0.12	0.12	0.11
15	0.09	0.37	0.16	0.11	0.07	0.10	0.11	0.06
16	0.08	0.38	0.21	0.09	0.08	0.06	0.08	0.13
平均/Average	0.10	0.48	0.19	0.14	0.08	0.10	0.13	0.15

AN, Ammonium Nitrogen, 有效氮; EP, Extractable Phosphorus, ; EK, Exchangeable Potassium; OM, Organic matter, 有机质; TN, Total Nitrogen, 总氮; TP, Total Phosphorus, 总磷; TK, Total Potassium, 总钾

表 2 各土壤指标样方间单因素方差分析
Table 2 One-way ANOVA for soil factors among plots

土壤因子 /Soil factors	变异来源 /Source	df	SS	s ²	F	Pr>F
AN	样方间	15	3.270	0.218	17.491	<0.001
	样方内	384	4.786	0.012		
EP	样方间	15	96.194	6.413	25.672	<0.001
	样方内	384	95.925	0.250		
EK	样方间	15	6.780	0.452	11.717	<0.001
	样方内	384	14.813	0.039		
OM	样方间	15	46.498	3.100	143.762	<0.001
	样方内	384	8.280	0.022		
pH	样方间	15	1.192	0.079	10.734	<0.001
	样方内	384	2.843	0.007		
TN	样方间	15	3.357	0.224	18.249	<0.001
	样方内	384	4.709	0.012		
TP	样方间	15	6.002	0.400	21.498	<0.001
	样方内	384	7.147	0.019		
TK	样方间	15	6.212	0.414	14.817	<0.001
	样方内	384	10.733	0.028		

2.2 各样方乔木树种多样性

各样方乔木树种多样性见表 3。由表 3 可以看出,大样地各样方的乔木树种多样性较高。一般地,资源质量^[18]、限制性元素比率^[4]、环境异质性^[5]等都是影响树种共存的重要因素。

表 3 各样方群落乔木树种多样性																
Table 3 Tree diversity within each plot																
样方/Plot	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
树种丰富度 Tree richness	116	103	126	115	130	122	104	124	70	95	100	78	87	78	71	87
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	3.14	3.57	3.28	3.86	3.65	3.04	3.52	3.96	3.07	3.25	3.26	2.74	3.18	3.13	2.78	2.78
Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index	0.66	0.77	0.68	0.81	0.75	0.63	0.76	0.82	0.72	0.71	0.71	0.63	0.71	0.72	0.65	0.62

2.3 各样方土壤指标的变异系数与乔木树种多样性的相关性分析

Kolmogorov-Smirnov 正态分布检验表明,所有变量均服从正态分布($p>0.05$),故不需要进行数据转换,直接用 SPSS16.0 进行 Pearson 相关分析^[19-20],分析结果见表 4、图 1。

表 4 土壤因子与乔木树种多样性指数的相关性									
Table 4 Correlations between CV of soil factors and tree diversity indexes									
树种多样性 Tree diversity	土壤养分 Soil nutrient								
	pH	OM	TN	TP	TK	AN	EP	EK	
乔木树种丰富度 Tree richness	0.047	-0.037	0.015	0.182	0.669 ***	-0.017	0.048	0.308	
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	-0.088	0.369	0.333	0.389	0.524 **	0.346	0.325	0.295	
Pielou 指数 Pielou evenness index	-0.146	0.477 *	0.409	0.389	0.330	0.439 *	0.376	0.207	

***. Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed); **. Correlation is significant at the 0.05 level (2-tailed); *. Correlation is significant at the 0.1 level (2-tailed)

可以看出,TK 的变异系数与群落树种丰富度及 Shannon-Wiener 指数呈显著正相关($p < 0.05$),OM、AN 也与 Pielou 均匀度指数有一定的正相关性($p < 0.1$)。

3 讨论

已有较多的研究从理论预测及实验研究两方面探讨了环境异质性与群落物种多样性的关系,但到目前为止,并没有一致性的结论^[7]。生态位理论从环境及不同物种生态位分化的角度出发,认为环境异质性有助于物种共存^[21]。有许多研究确实发现,限制性资源的空间异质性分布,促进了物种共存^{[5-6][22]}。然而随着研究的深入,特别是中性理论的创立与发展,对传统异质性—多样性关系形成了较大的挑战^[9]。不可否认,对于众多的热带雨林林下植物而言,由于受到强烈的光资源限制,它们的分布可能更加呈现出独立于环境土壤特征的随机分布。Reynolds 等^[23]开展的草地养分异质性添加实验表明,养分的空间异质性并没有影响到群落物种多样性,反而促进了一些克隆植物的生长,由于竞争排斥而导致群落物种多样性降低。Stevens 等^[18]通过遮阴的方法研究了异质性与多样性的关系,发现是光资源供应率而非光资源的异质性影响了群落物种多样性。Holl 等^[16]通过种植树岛(trees islands)的形式研究了哥斯达黎加热带森林恢复过程中异质性与多样性的关系,研究发现,种植树岛确实使群落光资源异质性增加,但异质性的增加却没有使群落物种相应的增加。

本研究发现,OM、AN 的变异系数与 Pielou 均匀度指数呈明显正相关($p < 0.1$),表明这些养分的空间异质性分布可能在一定程度上缓解了种间竞争,使树种多度分布相对均匀;但土壤氮、磷等的空间异质性与群落

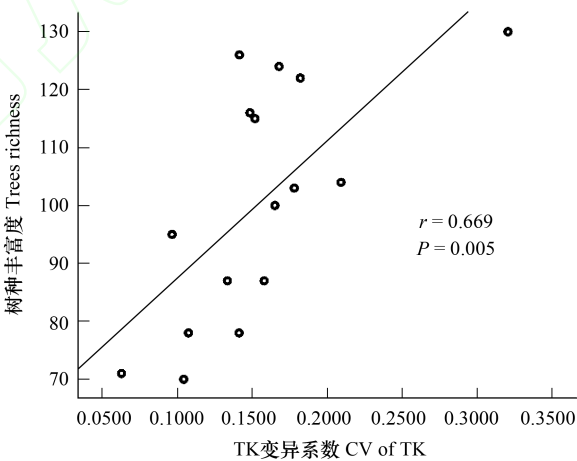


图 1 各样方土壤 TK 变异系数与乔木树种丰富度的线性相关图
Fig. 1 Linear correlation between CV of TK and tree richness of each plot

树种多样性的正相关性并不显著,可能的原因是:本研究调查的是群落中胸径大于 1 cm 的全部乔木树种,其中很多树种位于林下层,已有研究表明,中性过程在该地区林下层植物群落构建中占主导地位^[12];如果中性过程对群落构建的影响较大,那么中性过程很可能掩盖土壤养分的空间异质性分布对群落树种多样性的影响。土壤 pH 值的空间异质性与群落树种多样性的相关性极低,可能的原因是 pH 的空间异质性很低,还不足以对群落构建产生影响。

一个有趣的发现是,土壤 TK 的空间异质性与群落树种丰富度及 Shannon-Wiener 指数呈显著正相关。Homli-Nielsen 等^[24]在 *Tropical Forest* 一书中指出,在土壤肥力较高的群落中,与其它养分元素相比,钾含量与群落物种多样性的负相关性最为显著,而西双版纳由于其特殊的地理与气候环境,形成了一片土壤肥力相对较高的高原雨林^[25]。据此可以推测,土壤钾含量在西双版纳热带雨林群落构建中的作用应该是比较大的,如果所起的作用超过了中性过程,那么就可能出现土壤钾的空间异质性与群落树种多样性呈显著正相关。Chase 等^[11]认为,中性理论和生态位理论的有机结合将是一次真正的生态学突破;本地区的相关研究表明,对于具有较长生活史的乔木树种而言,中性过程在小径级的幼树阶段占优势;随着径级增大,生态位过程在成年大树阶段起主导作用^[12]。由于本研究既调查了小径级的幼树,也调查了径级较大的成树,因此,生态位及中性过程都可能对这些树种的组成与分布起到一定作用。本研究支持 Chase 等^[11]提出的结合生态位理论与中性理论来综合探讨群落构建这一观点。本研究认为,在探讨热带雨林环境异质性与群落树种多样性关系时,既要注意生态位理论在研究群落构建中的重要意义,又要重视中性过程对群落构建的影响;此外,还应当关注光资源异质性在热带森林群落构建中的作用。

参考文献 (References):

- [1] Hardin G. The competitive exclusion principle. *Science*, 1960, 131(3409): 1292-1297.
- [2] Ricklefs R E. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist*, 1977, 111(978): 376-381.
- [3] MacArthur R H. Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical population Biology*, 1970, 1(1): 1-11.
- [4] Tilman D. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton: Princeton University Press, 1982.
- [5] Gundale M J, Metlen K L, Fiedler C E, DeLuca T H. Nitrogen spatial heterogeneity influences diversity following restoration in a ponderosa pine forest, Montana. *Ecology*, 2006, 16(2): 479-487.
- [6] 张忠华, 胡刚, 祝介东, 倪健. 喀斯特森林土壤养分的空间异质性及其对树种分布的影响. *植物生态学报*, 2011, 35(10): 1038-1049.
- [7] Lundholm J T. Plant species diversity and environmental heterogeneity: spatial scale and competing hypotheses. *Journal of Vegetation Science*, 2009, 20(3): 377-391.
- [8] Huber B A, Sinclair B J, Lampe K H. *African Biodiversity*. New York: Springer, 2005: 405-414.
- [9] Hubbell S P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. New York: Princeton University Press, 2001.
- [10] 周淑荣, 张大勇. 群落生态学的中性理论. *植物生态学报*, 2006, 30(5): 868-877.
- [11] Chase J M. Towards a really unified theory for metacommunities. *Functional Ecology*, 2005, 19: 182-186.
- [12] Hu Y H, Sha L Q, Blanchet F G, Zhang J L, Tang Y, Lan G Y, Cao M. Dominant species and dispersal limitation regulate tree species distributions in a 20-ha plot in Xishuangbanna, southwest China. *Oikos*, 2012, 121(6): 952-960.
- [13] Cao M, Zou X M, Warren M, Zhu H. Tropical forests of Xishuangbanna China. *Biotropica*, 2006, 38(3): 306-309.
- [14] 兰国玉, 胡跃华, 曹敏, 朱华, 王洪, 周仕顺, 邓晓保, 崔景云, 黄建国, 刘林云, 许海龙, 宋军平, 何有才. 西双版纳热带森林动态监测样地—树种组成与空间分布格局. *植物生态学报*, 2008, 32(2): 287-298.
- [15] Baers S G, Collins S L, Blair J M, Knapp A K, Fiedler A K. Soil heterogeneity effects on tallgrass prairie community heterogeneity: an application of ecological theory to restoration ecology. *Restoration Ecology*, 2005, 13(2): 413-424.
- [16] Holl K D, Stout V M, Reid J L, Zahawi R A. Testing heterogeneity—diversity relationships in tropical forest restoration. *Oecologia*, 2013, 173(2): 569-578.
- [17] Magurran A E. *Ecological Diversity and its Measurement*. New Jersey: Princeton University Press, 1988.
- [18] Stevens M H H, Carson W P. Resource quantity, not resource heterogeneity, maintains plant diversity. *Ecology Letters*, 2002, 5(3): 420-426.
- [19] 李春喜. *生物统计学 (第四版)*. 北京: 科学出版社, 2008.
- [20] 卢纹岱. *SPSS 统计分析 (第四版)*. 北京: 电子工业出版社, 2010.

- [21] Valen V L. Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist*, 1965, 99(908): 377-390.
- [22] Douda J, Doudova-kochankova J, Boublik K, Drasnarova A. Plant species coexistence at local scale in temperate swamp forest: test of habitat heterogeneity hypothesis. *Oecologia*, 2012, 169(2): 523-534.
- [23] Reynolds H L, Mittelbach G G, Darcy-Hall T L, Houseman G R, Gross K L. No effect of varying soil resource heterogeneity on plant species richness in a low fertility grassland. *Journal of Ecology*, 2007, 95(4): 723-733.
- [24] Homl-Nielsen L B. *Tropical Forest*. San Diego: Academic Press, 1989: 244-251.
- [25] 高粱. 西双版纳热带雨林土壤的生成发育及其利用. *土壤*, 1962, (3): 50-52.

