

【编者按】为了促进群落生态学和生态系统生态学领域相关理论、方法和技术的发展,促进青年人才培养,由中国科学院森林生态与管理重点实验室、华东师范大学生态与环境科学学院和中国科学院院长白山森林生态系统定位研究站共同主办的生态学学术交流论坛,于2017年8月1—4日在中国科学院院长白山森林生态系统定位研究站举行。57名学者和研究生在会议期间积极交流、踊跃研讨,充分展示了我国生态学学者的创新成果和创新能力。会议通过14个专家报告、17个研究生报告,以及野外考察等活动,增进了研究人员之间的学术交流,激发了研究生的学习兴趣,开阔了学术视野。报告内容丰富多彩,涉及大数据科学、景观生态学、群落生态学、生理生态学、环境生态学、水文气象学等多学科的研究内容,为加强生态学的多学科合作研究奠定了基础,激发了群落生态学及生态系统生态学的研究创新。为了及时总结会议成果,在更大范围内展示森林群落生态学和生态系统生态学学者的科研成果和创新活力,特精选论文8篇集结出版。

庙岛群岛典型植物群落物种、功能、结构多样性及其对环境因子的响应

郑丽婷^{1,2,3} 苏田^{1,2,3} 刘翔宇^{1,2,3} 尹芳^{1,2,3} 郭超^{1,2,3} 妥彬^{1,2,3} 阎恩荣^{1,2,3*}

(¹华东师范大学生态与环境科学学院,上海 200241; ²浙江普陀山森林生态系统定位观测研究站,浙江舟山 316100; ³浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站,浙江宁波 315114)

摘要 海岛植被在全球生物多样性研究中起重要作用,研究海岛植被多样性对于理解海陆相互作用下植物群落的多样性维持机制有重要意义。本研究以庙岛群岛的麻栎群落、刺槐群落、黑松群落、荆条群落4种典型植物群落为对象,采用物种多样性指数、功能多样性指数和结构多样性指数,在群落尺度上探讨了海岛典型植物群落物种、功能、结构多样性间的关系及其对环境因子的响应。结果表明:黑松群落的物种丰富度与 Rao 指数高于刺槐群落与麻栎群落,而结构多样性却较低;荆条灌丛的物种、结构多样性均低于森林群落,而功能多样性高于部分森林群落。物种丰富度与 Rao 指数以及树高多样性间呈显著正相关,与功能均匀度呈显著负相关。结构多样性主要由坡度决定且与坡度呈负相关;功能均匀度与坡度呈正相关,而功能异质性、功能离散度和物种多样性则更多地受土壤理化性质的影响,与土壤容重及土壤总碳呈正相关,与土壤含水率呈负相关。总体而言,庙岛群岛的植物群落多样性格局既有与大陆植被相似的特征,但也有其海岛特殊性。

关键词 庙岛群岛; 植物群落; 物种多样性; 功能多样性; 结构多样性; 环境因子

Species, functional, structural diversity of typical plant communities and their responses to environmental factors in Miao Archipelago, China. ZHENG Li-ting^{1,2,3}, SU Tian^{1,2,3}, LIU Xiang-yu^{1,2,3}, YIN Fang^{1,2,3}, GUO Chao^{1,2,3}, TUO Bin^{1,2,3}, YAN En-rong^{1,2,3*} (¹School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China; ²Putuo Forest Ecosystem Research and Observation Station, Zhoushan 316100, Zhejiang, China;

本文由国家自然科学基金项目(31670438, 31770467)和国家海洋局海洋公益性行业科研专项(201505009)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundations of China (31670438, 31770467) and the Special Found for National Oceanic Administration in the Public Interest (201505009).

2017-09-01 Received, 2017-12-07 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: eryan@des.ecnu.edu.cn

³Tiantong National Forest Ecosystem Observation and Research Station, Ningbo 315114, Zhejiang, China).

Abstract: Island vegetation plays an important role in biodiversity research across the world. The study of plant diversity in island is helpful for understanding the mechanism of plant diversity maintenance under land-sea interaction. Here, four typical plant communities (*Quercus acutissima* community, *Robinia pseudoacacia* community, *Pinus thunbergii* community and *Vitex negundo* community) in Miao Archipelago were selected to examine the species, functional and structural diversities and their responses to environmental factors at the community scale by using species diversity indices, functional diversity indices, as well as structural diversity indices. The results showed that the species richness and Rao index of *P. thunbergii* community was higher than that of *Q. acutissima* community and *R. pseudoacacia* community, but the structural diversity was lower. The species diversity and structural diversity of *V. Negundo* shrub were lower than that of forest community, but the functional diversity was higher than some forest communities. The relationship between the diversity of typical plant communities in island area illustrated a significant positive correlation between species richness with Rao index and tree height diversity, however the correlation with functional evenness was significantly negative. The structural diversity and functional evenness were determined by slope with negative and positive relationships, respectively. Functional heterogeneity, functional divergence and species diversity were affected largely by soil physical and chemical properties, displaying the positive relationship with soil bulk density and soil total carbon content, and a negative relationship with soil water content. In conclusion, diversity pattern of plant community in Miao Archipelago reflected not only the characteristics in mainland vegetation but also the special nature of the sea island.

Key words: Miao Archipelago; plant community; species diversity; functional diversity; structural diversity; environmental factor.

生物多样性作为测度生态系统内物种组成和复杂程度的客观指标,已成为生态学研究中的重要内容与热点之一^[1-2].目前大多数对于植物多样性的研究多着眼于3个方面:物种多样性、功能多样性与结构多样性.物种多样性指生物种类的丰富程度,是衡量一个地区生物资源丰富程度的客观指标^[3].功能多样性则指特定生态系统中所有物种或某一群落内物种功能性状的数值和分布范围,强调群落中物种功能性状的差异,反映了共存物种的互补与冗余^[4].结构多样性反映的是树木空间配置的多样性,包括垂直多样性和水平多样性.群落结构多样性不仅可以反映植物对光线的利用程度与水分运输、分配效能,还可以间接反映其在空间层次上的抗逆稳定性^[5-6].但很少有研究从这3方面共同着手,从生物种类的丰富程度、功能组成及多样性以及空间结构配置方面全面系统地说明植物群落的构建过程及机制.

海岛因其明显的海域隔离和独特性,在漫长的自然演化过程中形成了特殊的生物资源^[7].海岛受大陆性和海洋性气候的共同影响,兼具海陆双重特征,是一类特殊的生态系统^[8].海岛植被在群落类型与物种组成以及植物性状方面有别于大陆,且与大

陆生态系统相比,海岛植被更易受到洋流、季风等影响,对环境变化更为敏感.因此,海岛植被在全球植被和多样性研究中起重要作用.研究海岛植物群落的多样性,对于理解海陆相互作用下植物群落的构建过程以及物种共存机制有重要的理论价值和实践管理意义.

以往关于海岛植被的研究多关注于物种组成、群落结构或者物种多样性及其与环境之间的关系^[9-12],对于海岛植物功能多样性也有少量研究^[2,13].而基于群落的角度来分析群落的多样性对环境因子的响应研究并不多见,仅见于草地生态系统^[14].对岛屿植物群落的物种、功能与结构多样性进行系统研究,从而从群落的角度更全面地理解海岛植物群落的构建过程以及物种共存机制的研究更是未见报道.

本研究以庙岛群岛的4种典型植物群落为研究对象,通过研究典型植物群落物种多样性、功能多样性和结构多样性的特征、相互关系以及对环境的响应,尝试回答以下问题:1)不同植物群落类型的物种、功能以及结构多样性有何不同?2)不同多样性之间的关系是怎样的?3)环境因子是如何影响海岛植物群落多样性的?从而更全面地理解海岛植物

群落多样性沿环境梯度的变化趋势, 深化对海岛植物群落建构和生物多样性维持机制的理解。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

庙岛群岛位于渤海、黄海交汇处, 胶东半岛和辽东半岛之间, 是我国北方海岛的集中分布区, 也是我国北方海岛分布的典型区域, 主要由南北长山岛、南北隍城岛、大小黑山岛、大小钦岛和庙岛、高山岛、候矶岛、车由岛等 32 个岛屿组成(包括 10 个常住居民岛)。属于东亚季风气候区, 年均气温 12.0 °C; 年均降水量 537.1 mm, 降水多集中在 6—9 月; 日照充足, 年均日照时数 2612 h。最南部为南长山岛, 海岛面积 13.21 km², 土壤主要有棕壤、褐土两大类。北长山岛位于南长山岛北侧, 海岛面积 7.98 km², 棕壤是主要土类, 其南部以玉石街大坝与南长山岛相连, 为庙岛群岛的第二大岛。中央地带为庙岛, 海岛面积 1.43 km², 土壤主要有棕壤、褐土两大类, 土质较差。主要植被类型有常绿针叶林、落叶阔叶林、灌丛、滨海盐生、沙生植被、沼生水生植被等。

1.2 植被调查

在完成岛屿全岛主要植物群落类型踏查后, 设计调查路线, 先按照典型样地法选择样线上的典型

群落进行调查, 记录群落名称、群落垂直层次情况(层数、各层高度、盖度)、物种数量、物种多聚度等。在此基础上, 选择其中的典型森林和灌丛群落类型, 依据最小面积法则^[15], 森林样方按照 20 m×20 m, 灌丛样方按照 10 m×10 m, 采用统计样方法对每个样地的基本群落学特征进行调查与登记。调查内容为: 高度大于 0.5 m 的每株植物的物种名称、高度、基径、胸径、树冠深度、冠幅和空间坐标, 群落垂直各层次的高度、盖度。各样地基本情况如表 1 所示。

1.3 植物功能性状测定

参照《植物功能性状手册》^[16] 在所调查的样地内, 每个物种选取 3 个个体, 分别在有明显遮阴的林冠处, 选择 3~5 个不同方位的枝条, 摘取 20 片成熟叶片、当年生小枝条与较粗的枝条, 分别装入密封袋中带回实验室, 进行以下功能性状测定:

叶片干物质含量(%): 叶片装入自封袋, 加水浸湿, 保持 12 h 以上, 吸掉多余水分, 称鲜质量; 60 °C 烘干至少 72 h(或 80 °C 至少 48 h), 称干质量。干质量除以鲜质量得到叶片干物质含量。

比叶面积(cm²·g⁻¹): 由叶片面积和叶片干质量相除得到比叶面积。

平均单叶面积(cm²): 用叶面积仪(Li-Cor) 或扫描仪测定。

表 1 庙岛群岛典型群落样地基本特征

Table 1 Basic characteristics of the sampling stands in Miao Archipelago

岛屿 Island	样方编号 Plot No.	群落 Community	样地面积 Plot area (m ²)	平均高度 Mean height (m)	总盖度 Coverage (%)	优势种 Dominant species
北长山岛 North Changshan Island	1	麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	400	8.5	85	麻栎、扁担木、榆树 <i>Quercus acutissima</i> , <i>Grewia biloba</i> , <i>Ulmus pumila</i>
北长山岛 North Changshan Island	2	刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	400	8.0	90	刺槐、扁担木、东北蛇葡萄 <i>Robinia pseudoacacia</i> , <i>Grewia biloba</i> , <i>Ampelopsis brevipedunculata</i>
北长山岛 North Changshan Island	3	黑松 <i>Pinus thunbergii</i>	400	8.5	85	黑松、刺槐、荆条 <i>Pinus thunbergii</i> , <i>Robinia pseudoacacia</i> , <i>Vitex negundo</i>
北长山岛 North Changshan Island	4	荆条 <i>Vitex negundo</i>	100	3.0	60	扁担木、荆条、东北蛇葡萄 <i>Grewia biloba</i> , <i>Vitex negundo</i> , <i>Ampelopsis brevipedunculata</i>
南长山岛 South Changshan Island	5	麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	400	7.0	70	麻栎、黑松、酸枣 <i>Quercus acutissima</i> , <i>Pinus thunbergii</i> , <i>Ziziphus jujuba</i>
南长山岛 South Changshan Island	6	刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	400	8.5	90	刺槐、野桃、荆条 <i>Robinia pseudoacacia</i> , <i>Amygdalus persica</i> , <i>Vitex negundo</i>
南长山岛 South Changshan Island	7	黑松 <i>Pinus thunbergii</i>	400	8.0	90	黑松、蒙古栎、刺槐 <i>Pinus thunbergii</i> , <i>Quercus mongolica</i> , <i>Robinia pseudoacacia</i>
南长山岛 South Changshan Island	8	荆条 <i>Vitex negundo</i>	100	2.0	60	荆条、紫穗槐、酸枣 <i>Vitex negundo</i> , <i>Amorpha fruticosa</i> , <i>Ziziphus jujuba</i>
庙岛 Miao Island	9	麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	400	10.0	40	麻栎、黑松、蒙古栎 <i>Quercus acutissima</i> , <i>Pinus thunbergii</i> , <i>Quercus mongolica</i>
庙岛 Miao Island	10	刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	400	5.5	95	刺槐、黑松、荆条 <i>Robinia pseudoacacia</i> , <i>Pinus thunbergii</i> , <i>Vitex negundo</i>
庙岛 Miao Island	11	黑松 <i>Pinus thunbergii</i>	400	10.0	40	黑松、蒙古栎、麻栎 <i>Pinus thunbergii</i> , <i>Quercus mongolica</i> , <i>Quercus acutissima</i>
庙岛 Miao Island	12	荆条 <i>Vitex negundo</i>	100	0.7	90	荆条、酸枣、刺槐 <i>Vitex negundo</i> , <i>Ziziphus jujuba</i> , <i>Robinia pseudoacacia</i>

小枝密度 ($g \cdot cm^{-3}$): 取当年生小枝条, 由小枝干质量除以小枝体积得到小枝密度.

胡泊尔值 (Hupper value, HV): 取当年生小枝条, 用小枝条上的叶片总面积除以小枝横截面积得到胡泊尔值.

叶稠密度 (g^{-1}): 取当年生小枝条, 用小枝条上的叶片数除以小枝干质量得到叶稠密度.

1.4 多样性指数计算

1.4.1 物种多样性指数 物种多样性的测度指数包括丰富度指数、Pielou 均匀度指数、Shannon 指数和 Simpson 指数. 其计算方法如下:

丰富度指数 (S_A):

$$S_A = S$$

式中: S 为物种数目.

Shannon 指数 (H):

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \times \ln P_i$$

式中: P_i 为物种 i 的个体数目占总个体数的百分比; S 为物种总数.

物种均匀度指数 (J):

$$J = H / \ln S$$

式中: H 为 Shannon 指数; S 为物种总数.

Simpson 指数 (D):

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$$

式中: P_i 为物种 i 的个体数目占总个体数的百分比; S 为物种总数.

1.4.2 功能多样性指数 功能多样性的测度指数包括功能丰富度、功能均匀度、功能离散度、Rao 指数、各植物性状的加权平均值 (CWM) [17-18].

功能丰富度 (FR_{ic}) 是用凸包体积计算性状空间体积, 描绘包含所有性状的最小凸包. 多维凸包是一个复杂的计算, 因此不列出公式.

功能离散度 (FD_{var}) 计算公式为:

$$FD_{var} = \frac{2}{\pi} \arctan \left[5 \times \sum_{i=1}^N \left[(\ln C_i - \ln \bar{x}) \right] \times A_i \right]$$

式中: C_i 为第 i 项功能性状的数值; A_i 为第 i 项功能性状的相对丰富度; $\ln \bar{x}$ 为物种性状值自然对数的加权平均 (即以物种的多度为权重); N 为群落中的物种数.

功能均匀度 (FE_{ve}) 计算公式为:

$$FE_{ve} = \sum_{i=1}^S \min \left(P_i, \frac{1}{S} \right)$$

式中: P_i 为种 i 的相对性状值; S 为物种数.

Rao 指数 (Rao index) 计算公式为:

$$Rao = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} P_i P_j$$

式中: P_i 和 P_j 分别为群落中物种 i 和物种 j 的个体数目占总个体数的百分比; d_{ij} 为物种 i 和物种 j 的功能性状距离; S 为群落的总物种数. d_{ij} 变化于 0 (两物种具有完全相同的性状) 与 1 (两物种具备完全不同的性状) 之间.

群落内植物性状的群落加权平均值 (community weighted mean, CWM) 计算公式为:

$$CWM = \sum_{i=1}^S P_i \times trait_i$$

式中: P_i 为种 i 的相对贡献率 (相对丰富度或相对生物量); $trait_i$ 为种 i 的性状值; S 为群落中的物种数.

1.4.3 结构多样性指数 在每个样地内对所有植物个体以 2 m 为树高级进行划分, 以 4 cm 为胸径 (diameter at breast height, DBH) 等级进行划分, 计算该划分等级下的各群落的 Shannon 结构多样性指数 (H_H). 计算方法如下:

$$H_H = - \sum_{i=1}^h P_i \times \ln P_i$$

$$H_{DBH} = - \sum_{j=1}^d P_j \times \ln P_j$$

式中: H_H 为树高 Shannon 多样性指数; H_{DBH} 为树胸径 Shannon 多样性指数; P_i 为第 i 个树高分级变量的个体数占林分中总个体数的比; P_j 为第 j 个树胸径分级变量的个体数占林分中总个体数的比.

1.5 数据处理

所有植物群落的物种多样性指数、功能多样性指数与结构多样性指数的计算均在 R 3.4.0 中的 vegan、FD 包中完成; 每一典型群落的多样性用 3 个样地的平均值表示, 用 SPSS 19.0 软件先对数据进行方差齐性检验, 数据通过方差齐性检验后, 进行不同群落类型多样性的差异显著性分析 (LSD 法, $\alpha = 0.05$) 并用 Origin 9.0 软件作图.

此外, 采用 RDA 约束性分析方法 (R 3.4.0 的 vegan 包中完成) 对各群落物种、功能、结构多样性与环境因子进行多元统计分析, 探究环境因子在群落构建过程中对这 3 种多样性的影响. 首先对各个多样性指数进行去趋势对应分析 (DCA), 在 DCA 中, 各个排序轴最大的梯度长度均小于 3, 说明数据倾向于线性分布, 此时应采用冗余分析 (RDA) 排序.

2 结果与分析

2.1 不同植物群落类型的物种多样性

在 4 个典型植物群落中,仅物种丰富度之间有显著性差异,Shannon 指数、Pielou 指数和 Simpson 指数均未达到显著差异水平(图 1)。黑松(*Pinus thunbergii*)群落的物种丰富度最高,其次为麻栎(*Quercus acutissima*)群落,而刺槐(*Robinia pseudoacacia*)群落与荆条群落的物种丰富度较低。其中,黑松群落的物种丰富度是荆条(*Vitex negundo*)群落的 1.8 倍,差异达到显著水平。黑松群落的 Shannon 指数、Pielou 指数和 Simpson 指数也略高于其他 3 个群落,但差异不显著。

2.2 不同植物群落类型的功能性状及功能多样性比较

由表 2 可以看出,麻栎群落的叶干物质含量的群落加权平均值最大,且与刺槐群落、荆条群落有显著差异,刺槐群落的叶干物质含量的群落加权平均值最小;而对于比叶面积的群落加权平均值,则是刺槐群落最大,麻栎群落最小,且差异显著。刺槐群落的单叶面积的群落加权平均值最大,且与其他 3 种群落有显著差异。说明刺槐与麻栎群落中以生长快、资源获取能力强的物种占优势。4 种群落的小枝密度、胡泊尔值以及叶稠密度的加权平均值均没有显著差异。

4 种典型群落的功能丰富度与功能离散度之间无显著差异,功能均匀度与 Rao 二次熵在不同群落中有差异。黑松的 Rao 指数最高且与刺槐群落有显著差异。荆条群落的功能丰富度虽然较低,但是其功能均匀度最高,且与麻栎、刺槐、黑松群落有显著差异。

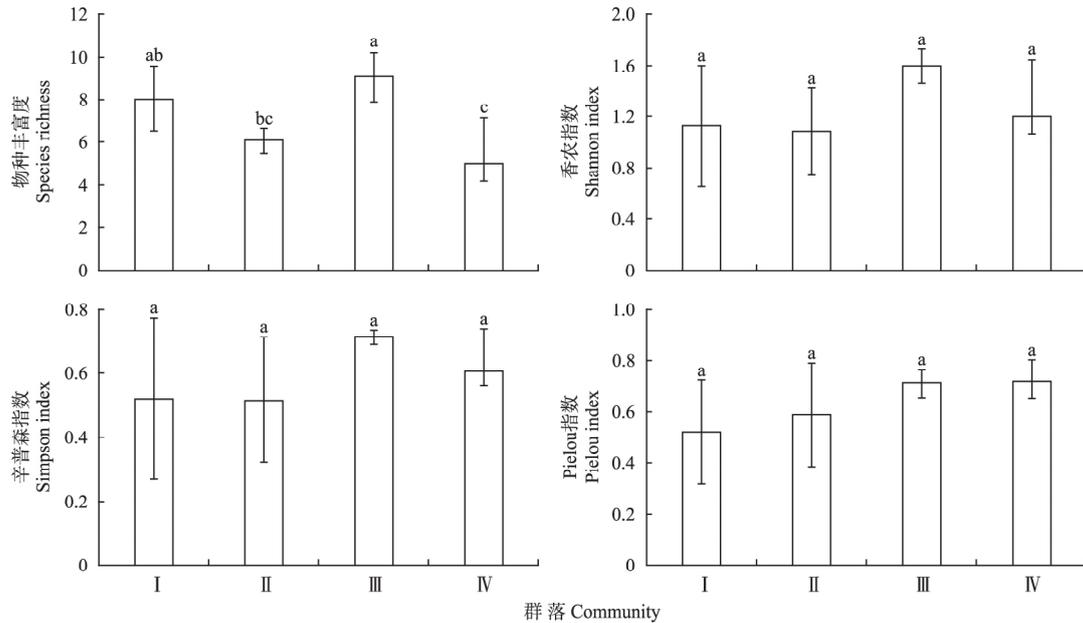


图 1 不同植物群落物种多样性

Fig.1 Species diversity of different plant communities.

I: 麻栎 *Quercus acutissima*; II: 刺槐 *Robinia pseudoacacia*; III: 黑松 *Pinus thunbergii*; IV: 荆条 *Vitex negundo*. 不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters meant significant difference at 0.05 level. 下同 The same below.

表 2 不同植物群落功能性状加权平均值

Table 2 Community weighted mean values of species functional traits across different plant communities

群落 Community	叶干物质含量 Leaf dry matter content (%)	比叶面积 Specific leaf area ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)	平均单叶面积 Mean leaf area (cm^2)	小枝密度 Twig density ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)	胡泊尔值 Hupper value	单位质量叶稠密度 Leaf intensity per mass (g^{-1})
麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	$0.46 \pm 0.01a$	$121.30 \pm 20.45a$	$41.95 \pm 9.92a$	$143.40 \pm 49.01a$	$0.06 \pm 0.02ab$	$54.1 \pm 17.3a$
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	$0.36 \pm 0.01b$	$222.52 \pm 19.46b$	$104.73 \pm 6.65b$	$216.72 \pm 37.94a$	$0.01 \pm 0.01a$	$28.1 \pm 1.3a$
黑松 <i>Pinus thunbergii</i>	$0.42 \pm 0.03ab$	$129.50 \pm 47.37ab$	$48.27 \pm 17.61a$	$140.78 \pm 54.26a$	$0.14 \pm 0.06ab$	$73.8 \pm 14.7a$
荆条 <i>Vitex negundo</i>	$0.39 \pm 0.02b$	$192.17 \pm 8.86ab$	$42.60 \pm 8.18a$	$223.01 \pm 13.80a$	$0.02 \pm 0.01a$	$62.8 \pm 17.9a$

同列不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different letters in the same column indicated significant difference at 0.05 level. 下同 The same below.

表 3 不同植物群落功能多样性指数

Table 3 Functional diversity index of different plant communities

群落 Community	功能丰富度指数 Functional richness index	功能均匀度指数 Functional evenness index	功能离散指数 Functional divergence	Rao 指数 Rao index
麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	2.02±1.70a	0.30±0.10a	0.65±0.09a	3.58±1.71ab
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	4.89±4.89a	0.26±0.11a	0.68±0.17a	0.45±0.21a
黑松 <i>Pinus thunbergii</i>	3.71±2.27a	0.30±0.12a	0.86±0.03a	6.31±1.10b
荆条 <i>Vitex negundo</i>	0.26±0.25a	0.70±0.05b	0.70±0.13a	3.08±0.80ab

表 4 庙岛群岛典型植物群落各多样性指数的相关系数

Table 4 Correlation coefficients between the diversity indices of typical plant communities in Miao Archipelago

	<i>S</i>	<i>H</i>	<i>J</i>	<i>D</i>	<i>F_{ric}</i>	<i>FE_{ve}</i>	<i>FD_{iv}</i>	Rao	<i>H_H</i>
<i>H</i>	0.59*								
<i>J</i>	0.04	0.83**							
<i>D</i>	0.40	0.95**	0.92**						
<i>F_{ric}</i>	0.21	0.05	-0.06	0.06					
<i>FE_{ve}</i>	-0.59*	-0.12	0.28	-0.03	-0.59*				
<i>FD_{iv}</i>	0.36	0.85**	0.77**	0.82**	-0.09	0.05			
Rao	0.82**	0.77**	0.44	0.69**	0.13	-0.26	0.48		
<i>H_H</i>	0.63*	0.03	-0.39	-0.12	0.32	-0.66*	-0.12	0.40	
<i>H_{DBH}</i>	0.40	-0.12	-0.41	-0.23	0.43	-0.61*	-0.01	0.14	0.77**

S: 物种丰富度 Species richness; *H*: Shannon 指数 Shannon index; *J*: 物种均匀度 Species evenness; *D*: Simpson 指数 Simpson index; *F_{ric}*: 功能丰富度 Functional richness; *FD_{iv}*: 功能离散度 Functional divergence index; *FE_{ve}*: 功能均匀度 Functional evenness; Rao: Rao 指数 Rao index; *H_H*: 树高多样性 Shannon index of height; *H_{DBH}*: 树胸径多样性指数 Shannon index of DBH. * *P*<0.05; ** *P*<0.01.

2.3 不同植物群落类型的结构多样性

不同群落的结构多样性也有差异(图 2) 麻栎群落的树高多样性与胸径多样性最高 且与荆条灌丛群落之间有显著差异 荆条灌丛群落的树高多样性与胸径多样性均小于其他 3 个群落 但是 3 个森林群落之间的树高多样性与结构多样性差异并不显著.

2.4 物种、功能、结构多样性之间的关系

由表 4 可以看出 物种丰富度、均匀度、Shannon 指数与 Simpson 指数有正相关关系且相关性较强, 而 4 种功能多样性之间的指数相关性较弱, 仅功能丰富度与功能丰富度之间呈显著负相关关系; 对于结构多样性 树高多样性与胸径多样性之间呈显著正相关关系.

功能均匀度与物种丰富度有显著的负相关关系, 而 Rao 指数与物种丰富度、Shannon 指数、Simpson 指数均显著正相关. 树高多样性与物种丰富度呈显著正相关, 却与功能均匀度有显著负相关关系. 胸径多样性仅与植物群落的功能均匀度呈显著负相关.

2.5 物种、功能、结构多样性与环境的关系

排序结果显示(图 3) 前 2 个主成分的累计特征值占特征值的比率为 81.8% RDA 排序的调整方差为 0.37(*P*<0.05) 其中, 第一轴的主要环境因子为土壤含水率、土壤容重和土壤总碳含量 环境第二

轴的主要影响因子为坡度、坡向和土壤总氮含量.

结构多样性(树高多样性与胸径多样性) 和功能多样性主要与第二轴的环境因子有明显的负相关关系 其中 坡度对群落的结构多样性的影响最为强烈 表明群落结构多样性受地形因子的影响较大. 而功能丰富度与功能均匀度受地形因子的影响 其中

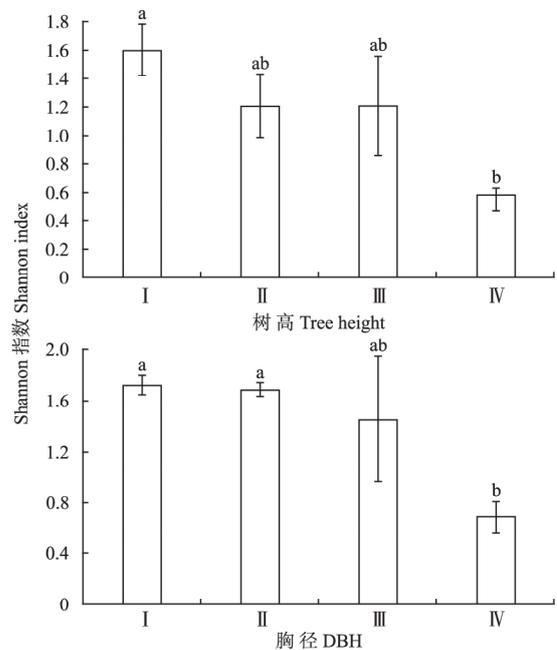


图 2 不同植物群落的结构多样性
Fig.2 Structural diversity index of different plant communities.

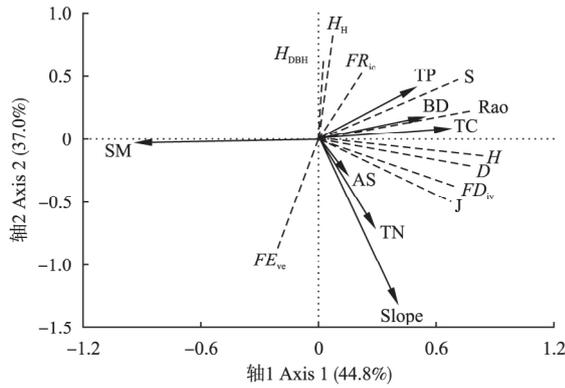


图3 物种、结构、功能多样性与环境因子的 RDA 约束排序分析的双序图

Fig.3 Biplots of RDA analysis between species, functional, structural diversity and environmental factors.

实线向量表示环境因子,虚线向量表示各多样性指数 Environmental factors were displayed in solid arrows and diversity in dashed arrows. TN: 土壤总氮 Soil total nitrogen; TP: 土壤总磷 Soil total phosphorous; TC: 土壤总碳 Soil total carbon; BD: 土壤容重 Soil bulk density; SM: 土壤含水率 Soil water content; Slope: 坡度 Slope; AS: 坡向 Aspect; S: 物种丰富度 Species richness; H: Shannon 指数 Shannon index; J: 物种均匀度 Species evenness; D: Simpson 指数 Simpson index; FR_{ic} : 功能丰富度 Functional richness; FD_{iv} : 功能离散度 Functional divergence index; FE_{ve} : 功能均匀度 Functional evenness; Rao: Rao 指数 Rao index; H_H : 树高多样性 Shannon index of height; H_{DBH} : 树胸径多样性指数 Shannon index of DBH.

功能均匀度与坡度呈正相关,而功能丰富度与坡度呈负相关关系;Rao 指数和功能离散度则受环境第一轴的影响较多,物种多样性主要受环境第一轴因子的影响,其中物种多样性的物种丰富度、Shannon 指数、Simpson 指数与土壤容重和土壤总碳含量呈正相关,却与土壤含水率呈负相关关系。

3 讨 论

3.1 庙岛群岛不同植物群落的多样性

庙岛群岛 3 个岛屿的不同群落的物种多样性的差异主要表现于物种丰富度,在功能多样性上的差异则主要表现在功能均匀度与 Rao 指数(该功能多样性指数反映群落内物种功能性状的趋异性^[19])。而在结构多样性方面,森林群落的树高多样性与胸径多样性与灌丛有显著差异,但 3 种森林群落的结构多样性间无显著差异。3 个岛屿黑松群落的乔木层盖度较小,因此林下有充足的光照,黑松林的灌木层常有较多的麻栎、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、扁担木(*Grewia biloba*)等物种,因此其物种组成较其他 3 种群落而言更为丰富,以致黑松群落内各物种性状叠加后整体群落的功能性状更加丰富,这意味着群落中的各部分资源被有效利用(生态位被充分占据^[20])但其结构多样性却比其他两种森林群落

低,这主要与黑松林所处的立地环境有关,本研究所调查的黑松林大多处于背风坡上,受到海风胁迫较少,乔木层树种胸径大都在 20 cm 左右;灌木层的麻栎等物种胸径约为 3 cm,长势较为整齐。

3.2 庙岛群岛植物群落的物种、功能、结构多样性之间的关系

对于是否可以用植物物种丰富度来代替功能丰富度,一直都存在着争议^[21-22]。本研究以海岛植物群落为研究对象,对各个多样性指数的相关性分析结果表明,物种丰富度与功能丰富度之间存在着显著的正相关关系。而许格希等^[23]通过对海南热带山地林冠层树种的研究发现,功能丰富度与物种丰富度之间很有可能呈现指数相关关系,并且认为群落中的物种丰富度会显著调节或影响功能丰富度。这是因为每个物种的功能特性具有唯一性,物种多样性增加时,功能特性的范围也会因此扩大,因此,二者是正相关的^[24]。

有研究表明,物种多样性会促进结构多样性^[25-26],结构多样性也会促进物种的共存^[27],另外,由于物种多样性高的群落中出现物种功能差异性的概率也大,因此功能多样性会随着物种多样性的增加而增加,物种多样性与功能多样性存在着紧密的联系^[28-29]。

此外,在本研究中,物种多样性与功能均匀度呈显著负相关,与 Rao 指数呈显著正相关,同时物种丰富度、功能均匀度与树高多样性之间也有显著的相关性。这表明在庙岛群岛上,物种越丰富,功能性状的异质性越大,群落内物种生态位的互补程度越高;物种越丰富,其树高多样性越高,植物群落在空间上的垂直分化程度越高;而功能均匀度越高,对资源利用的程度越均匀,群落的垂直分化程度越低。

3.3 庙岛群岛植物群落的物种、功能、结构多样性与环境的的关系

多样性随环境因子的变化实际上体现的是植物群落在物种分布格局、资源利用等方面的协调与权衡,尤其在小尺度的研究区域,这些非生物因子对植物群落的影响尤为明显^[30]。在本研究中,庙岛群岛典型植物群落的物种、功能、结构多样性都对环境梯度产生了不同程度的响应。

由于海岛的特殊性,加之受季风的影响,因此,海岛地区的植被受环境影响较大,尤其是坡度坡向在改变风向和风速中起到了关键作用^[31]。本研究中,RDA 排序的结果显示,环境因子的第一轴上,土

壤容重与土壤含水率是影响庙岛群岛典型植物群落多样性的最重要的两个因子;而第二轴上 坡度则比较重要.在相同气候带下的大陆地区的研究发现,影响多样性的最显著特征为海拔和坡度^[32],海拔导致水热条件及组合的空间分布,进而影响着大陆植物群落的分布及结构,坡度引起的土壤水分条件的变化,也是导致多样性波动的因素^[33].

本研究认为,在海岛上,土壤含水率、坡度等影响水热条件的环境因子依然是影响植物群落的最重要因素,这与在大陆上的研究结果一致,且海岛生境特殊,存在季节性缺水,海岛植物也面临着干旱胁迫.本研究还发现,土壤容重等环境因子也对植物群落多样性有很大影响.坡度与群落的结构多样性呈负相关,与山顶相比,海岛的斜坡上的植被受到风的胁迫较小,群落长势较为整齐,因此结构多样性和功能多样性会较低,而物种多样性则更多地受土壤理化性质的影响.土壤容重是土壤紧实度和孔隙度的指标,而且对于土壤养分库的评估至关重要^[34].在土壤养分含量较高的环境中,植物生长状况良好,物种多样性、功能异质性都会较高;在土壤养分贫瘠,生境条件较差的环境中,植物的水分与养分的运输会受限制,从而限制植物生长,同时植物受环境过滤的影响程度较大,使性状发生趋同,从而导致群落内的功能异质性较低.

综上所述,庙岛群岛不同群落类型的多样性差异表现在物种丰富度、功能性状的异质性以及结构多样性上.黑松群落的物种丰富度与功能异质性高于刺槐群落与麻栎群落,而结构多样性较低;荆条灌丛的物种、结构多样性均低于森林群落,而功能多样性高于部分森林群落.海岛地区典型植物群落的多样性之间的关系表现为:物种丰富度与功能异质性与树高多样性之间存在显著的正相关关系,而与功能均匀度呈显著负相关.群落多样性对环境因子的响应则表现为:结构多样性主要由坡度决定且与坡度呈负相关,功能均匀度则与坡度呈正相关;而物种多样性更多地受土壤理化性质的影响,功能多样性则受二者共同影响.物种丰富度、功能异质性与土壤容重和土壤总碳呈正相关,与土壤含水率呈负相关,而功能均匀度则相反.总体来看,庙岛群岛的植物群落多样性维持特征基本与大陆地区接近,但也具有海岛的特殊性.

参考文献

[1] Harrison S. Local and regional diversity in a patchy

- landscape: Native, alien, and endemic herbs on serpentine. *Ecology*, 1999, **80**: 70-80
- [2] Katovai E, Burley AL, Mayfield MM. Understory plant species and functional diversity in the degraded wet tropical forests of Kolombangara Island, Solomon Islands. *Biological Conservation*, 2012, **145**: 214-224
- [3] Ma K-P (马克平), Qian Y-Q (钱迎倩). Biodiversity conservation and its research progress. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology* (应用与环境生态学报), 1998, **4**(1): 95-99 (in Chinese)
- [4] Diaz S, Cabido M. Vive la difference: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, **16**: 646-655
- [5] O'Hara KL, Latham PA, Hessburg P, et al. A structural classification for Inland Northwest forest vegetation. *Western Journal of Applied Forestry*, 1996, **11**: 97-102
- [6] Chen X-D (陈晓德), Li X-G (李旭光), Wang J-X (王金锡). The plant community highness class construction of Yangtze River shelter forest in Guansi River valley, Mianyang City. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 1997, **21**(4): 376-385 (in Chinese)
- [7] Chi Y (池源), Shi H-H (石洪华), Guo Z (郭振), et al. Contation, features and causes of island ecological vulnerability. *Acta Oceanologica Sinica* (海洋学报), 2015, **37**(12): 93-105 (in Chinese)
- [8] Nogué S, Willis KJ. The ancient forests of La Gomera, Canary Islands, and their sensitivity to environmental change. *Journal of Ecology*, 2013, **101**: 368-377
- [9] Wang J-W (王金旺), Wei X (魏馨), Chen Q-X (陈秋夏), et al. Factors affecting species richness and beta diversity of vascular plants on small islands in the Wenzhou region of eastern China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2017, **37**(2): 523-540 (in Chinese)
- [10] Tong Y (童毅), Jian S-G (简曙光), Chen Q (陈权), et al. Vascular plant diversity of the Paracel Islands, China. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2013, **21**(3): 364-374 (in Chinese)
- [11] Wang G-M (王国明), Ye B (叶波). Floristic composition and diversity of typical plant community in Zhoushan Archipelago. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2017, **36**(2): 349-358 (in Chinese)
- [12] Chen Y-K (陈玉凯). The Influence of 'Island Effect' on the Distribution Patterns of Plant Diversity. PhD Thesis. Haikou: Hainan University, 2014 (in Chinese)
- [13] Olbermann P, Josenhans C, Moodley Y, et al. A global overview of the genetic and functional diversity in the *Helicobacter pylori* cag pathogenicity island. *PLoS Genetics*, 2010, **6**(8): e1001069
- [14] Mueller-Dombois D, Ellenberg H. Aims and Methods of Vegetation Ecology. New York: John Wiley and Sons, 1974
- [15] Fan G-H (范高华), Shen X-J (神祥金), Li Q (李强), et al. Herbaceous plant biodiversity in Songnen grassland: Species diversity and functional group diversity. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2016, **35**(12): 3205-3214 (in Chinese)

- [16] Pérez-Harguindeguy, Natalia, *et al.* New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, **61**: 167–234
- [17] Song Y-T (宋彦涛), Wang P (王平), Zhou D-W (周道玮). Methods of measuring plant community functional diversity. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2011, **30**(9): 2053–2059 (in Chinese)
- [18] Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, *et al.* Assessing functional diversity in the field: Methodology matters! *Functional Ecology*, 2008, **22**: 134–147
- [19] Jiang X-L (江小雷), Zhang W-G (张卫国). Functional diversity and its research method. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2010, **30**(10): 2766–2773 (in Chinese)
- [20] Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, *et al.* Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 2005, **111**: 112–118
- [21] Lawton JH, Naeem S, Thompson LJ, *et al.* Biodiversity and ecosystem function: Getting the ecotron experiment in its correct context. *Functional Ecology*, 1998, **12**: 848–852
- [22] Tilman D. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology*, 1999, **80**: 1455–1474
- [23] Xu G-X (许格希), Shi Z-M (史作民), Tang J-C (唐敬超), *et al.* Functional diversity characteristics of canopy tree species of Jianfengling tropical montane rainforest on Hainan Island, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27**(11): 3444–3454 (in Chinese)
- [24] Li R-X (李瑞新), Ding Y (丁勇), Ma W-J (马文静), *et al.* Research advances in plant functional diversity and its relationship with ecosystem functions. *Ecology and Environmental Sciences* (生态环境学报), 2016, **25**(6): 1069–1075 (in Chinese)
- [25] Chen HYH, Chang SX. Stand structural diversity rather than species diversity enhances aboveground carbon storage in secondary subtropical forests in Eastern China. *Biogeosciences*, 2016, **13**: 4627–4635
- [26] Brassard BWW, Han YHC, Wang J, *et al.* Effects of time since stand-replacing fire and overstory composition on live-tree structural diversity in the boreal forest of central Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 2008, **38**: 52–62
- [27] Clark JS. Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees. *Science*, 2010, **327**: 1129–1132
- [28] Jiang XL, Zhang WG, Wang G. Effects of different components of diversity on productivity in artificial plant communities. *Ecological Research*, 2007, **22**: 629–634
- [29] Naeem S. Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments. *Ecology*, 2002, **83**: 2925–2935
- [30] Me X-Y (么旭阳), Hu Y-S (胡耀升), Liu Y-H (刘艳红). Functional diversity of typical broad-leaved Korean pine forest communities in Changbai Mountains and its relationship with topographical factors. *Journal of Northwest A&F University* (西北农林科技大学学报), 2014, **42**(10): 95–102 (in Chinese)
- [31] Wang X-L (王晓丽), Wang Y (王媛), Shi H-H (石洪华), *et al.* Carbon storage of *Pinus thunbergii* and *Robinia pseudoacacia* plantations on Nanchangshan Island, Changdao County of Shandong Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24**(5): 1263–1268 (in Chinese)
- [32] Gao Y (高远), Yao L (姚亮), Qiu Z-L (邱振鲁), *et al.* Community structure and species diversity in Wulian Mountain of Shandong. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究杂志), 2008, **35**(16): 4841–4843 (in Chinese)
- [33] Yue M (岳明), Zhou H-X (周红霞). Diversity of higher plants in deciduous broad leaved forests on the northern slopes of Taibaishan Mountain. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 1997, **19**(2): 171–176 (in Chinese)
- [34] Suuster E, Ritz C, Roostalu H, *et al.* Soil bulk density pedotransfer functions of the humus horizon in arable soils. *Geoderma*, 2011, **163**: 74–82

作者简介 郑丽婷,女,1993年生,博士研究生。主要从事植物功能生物地理学研究。E-mail: ltzheng12@163.com

责任编辑 肖红

郑丽婷,苏田,刘翔宇,等. 庙岛群岛典型植物群落物种、功能、结构多样性及其对环境因子的响应. 应用生态学报, 2018, **29**(2): 343–351

Zheng L-T, Su T, Liu X-Y, *et al.* Species, functional, structural diversity of typical plant communities and their responses to environmental factors in Miao Archipelago, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(2): 343–351 (in Chinese)