

DOI: 10.5846/stxb201801070045

王世雄,王孝安,郭华,张广奇,王姝,何跃军.稀有种和常见种对黄土高原辽东栎群落物种多样性贡献的多尺度分析.生态学报,2018,38(22):

Wang S X, Wang X A, Guo H, Zhang G Q, Wang S, He Y J. Relative contributions of rare and common species to the multiple-scale patterns of species diversity in *Quercus wutaishanica* communities on the Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(22):

稀有种和常见种对黄土高原辽东栎群落物种多样性贡献的多尺度分析

王世雄^{1,2,*}, 王孝安², 郭 华², 张广奇¹, 王 姝¹, 何跃军¹

1 贵州大学林学院, 贵阳 550025

2 陕西师范大学生命科学学院, 西安 710119

摘要:明确物种多样性的多尺度格局及其形成过程是进行物种多样性保护的重要前提。本研究通过加性分配的方法,在 $\alpha 1$ (小样方内)、 $\beta 1$ (小样方间)、 $\beta 2$ (样方间)、 $\beta 3$ (样地间)4个空间尺度上,研究了黄土高原子午岭辽东栎(*Quercus wutaishanica*)群落植物多样性的多尺度变化,确定了稀有种(频度 $<5\%$)和常见种(频度 $>25\%$)对物种多样性格局的相对贡献及其尺度依赖性,旨在阐明黄土高原辽东栎群落物种多样性的多尺度格局及其形成过程,为该区物种多样性的保护提供理论依据。结果表明:(1)乔、灌、草3层呈现了相似的物种多样性格局。物种丰富度基本上呈现了随尺度的增大而增加的变化趋势,小样方尺度上的 α 多样性($\alpha 1$)对群落物种丰富度的贡献最小,样地尺度上的 β 多样性($\beta 3$)对各层物种丰富度的贡献最大($\beta 3 > 50\%$)。(2)Shannon多样性呈现了与物种丰富度截然相反的格局,小样方尺度上的 α 多样性成分($\alpha 1$)是Shannon多样性的主要贡献者($\alpha 1 > 45\%$),尔后随尺度的增大,Shannon多样性逐渐减小。(3)去除常见种引起的物种丰富度减小效应表现为随尺度的增加,影响逐渐减小,其效应主要集中在小样方内($\alpha 1$ 尺度)以及小样方间($\beta 1$ 尺度)2个尺度上;而去除稀有种引起的物种丰富度减小效应表现为随尺度的增加,影响逐渐增大,其效应主要集中在样方间($\beta 2$)以及样地间($\beta 3$)2个尺度上。(4)去除稀有种对Shannon多样性的影响在每一尺度上均不明显,去除前后的曲线几乎重合,而去除常见种对Shannon多样性的影响在每一尺度上均十分明显。其中,去除常见种,草本层Shannon多样性在每一尺度都相应增大,而对于灌木层和乔木层,Shannon多样性则表现为在 $\alpha 1$ 尺度上减小,而在其他尺度上增大。本研究揭示了空间尺度在评价稀有种和常见种对植物群落物种多样性相对贡献中的重要性。稀有种主要在较大尺度($\beta 2$ 和 $\beta 3$)上影响物种丰富度格局,而常见种不仅在小尺度($\alpha 1$ 和 $\beta 1$)上影响物种丰富度,而且在较大尺度($\beta 2$ 和 $\beta 3$)上影响物种均匀度。同时,物种多样性的加性分配也是在多尺度上揭示物种多样性变化格局以及变异来源的有效且比较简单的方法。

关键词:空间尺度;加性分配; β 多样性;稀有种;常见种

Relative contributions of rare and common species to the multiple-scale patterns of species diversity in *Quercus wutaishanica* communities on the Loess Plateau

WANG Shixiong^{1,2,*}, WANG Xiaohan², GUO Hua², ZHANG Guangqi¹, WANG Shu¹, HE Yuejun¹

1 College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China

2 College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119, China

Abstract: Understanding the overall patterns of spatial variation in species diversity and how these patterns are affected by species distribution is a key issue in species diversity studies, which facilitates biodiversity conservation and management. Alpha (α), beta (β), and gamma (γ) species richness and the Shannon diversity index of *Quercus wutaishanica*

基金项目:贵州大学引进人才科研项目(贵大人基合字(2017)38号)

收稿日期:2018-01-07; 网络出版日期:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangshix812@163.com

communities were analyzed by additive partitioning across four different nested spatial scales, i. e., $\alpha 1$ scale (within subplots), $\beta 1$ scale (among subplots), $\beta 2$ scale (among plots), and $\beta 3$ scale (among sites), in the mid Loess Plateau, northwestern China. We also investigated the relative importance of rare (< 5% of total frequency) and common species (> 25% of total frequency) as contributors to overall plant species diversity by comparing the degree of species diversity variation before and after the removal of these species. The results showed that: (1) species diversity of all three layers (i. e., herb, shrub, and tree) displayed similar patterns at all spatial scales. Species richness increased with increasing spatial scales, and β richness at the site scale contributed the most ($\beta 3 > 50\%$); (2) although the Shannon diversity displayed an opposite trend to the species richness patterns and decreased with increasing spatial scales, the greatest contribution to γ diversity was from α diversity at the finest scale ($\alpha 1 > 45\%$); (3) the effects of common species on species richness decreased with the increasing spatial scales, and mainly acted at both $\alpha 1$ and $\beta 1$ scales. The decrease of species richness caused by the removal of rare species increased with increasing spatial scales, and the main effects acted at both the $\beta 2$ and $\beta 3$ scales; (4) Removal of rare species had no obvious effect upon Shannon diversity at all scales, and the curves before and after removal were almost identical. By contrast, removal of common species influenced Shannon diversity considerably at all scales. After the removal of the common species, the Shannon diversity of the herb layer increased at all spatial scales, whereas the shrub and tree layers decreased at the $\alpha 1$ scale, but increased at the other scales. Our results indicated significant scale-dependent contributions of rare and common species to species diversity in plant communities. Rare species had a higher contribution to the overall richness patterns at the broad scales ($\beta 2$ and $\beta 3$). Meanwhile, common species drive both species richness at finer scales ($\alpha 1$ and $\beta 1$) and species evenness patterns at broad scales ($\beta 2$ and $\beta 3$). Our study revealed an important role of spatial scales in biodiversity conservation and management. Furthermore, additive partitioning is a simple and effective tool to unravel changes and sources in diversity over spatial scales in plant communities.

Key Words: spatial scales; additive partitioning; β diversity; rare species; common species

明确物种多样性格局及其形成过程是进行物种多样性保护的重要前提^[1-2]。近年来,物种多样性的很多研究都集中在探索决定物种多样性空间格局的生态过程,如扩散限制^[3]、环境筛选^[4]以及二者相对作用的分解等方面^[5-7]。事实上,群落中不同的物种类群组成也是决定物种多样性格局的重要因素,研究不同物种类群组成对物种多样性空间格局的相对贡献也是探索物种多样性格局形成过程的另外一个重要途径^[8-10]。

近年来,学者们已经开展了大量有关物种类群组成,如不同的功能群组成^[11]、不同的稀有种和常见种比例等^[12]对物种多样性空间格局影响的研究,诚然,稀有种(狭布种)和常见种(广布种)对物种多样性的相对贡献争议最大^[12-13]。大量研究表明,常见种多样性与群落总体物种多样性的相关性要明显高于稀有种^[10, 13-15]。将群落总体物种多样性进一步分解为 α 多样性和 β 多样两种成分,研究发现,常见种对 α 多样性和 β 多样性的贡献也均明显大于稀有种^[15]。因此,很多研究认为,常见种是决定物种多样性格局的主要成分,这与人们的长期认识完全不同,即物种多样性应该由大量的分布受限的稀有种决定,而不是由数量不多但是分布范围广且物种多度大的常见种决定^[16]。关于常见种为什么不对称地决定群落总体物种多样性格局仍没有很好的解释,一个直接的证据是常见种与群落环境的相关性明显高于稀有种,但也仅此而已^[7, 17-18]。也有研究表明,常见种对物种多样性较高的贡献率可能更多的是由于有偏差的取样效应引起的,而非真正的稀有种和常见种的生物学差异所致^[19]。但是,这些结论都是基于单一尺度上的研究,而物种多样性格局的形成过程是尺度依赖性的,即存在尺度效应。因此,在多尺度上研究稀有种和常见种对物种多样性的相对贡献可能是解决争议的重要途径。目前,有关物种多样性格局的多尺度研究^[20-24]以及稀有种和常见种对物种多样性相对贡献的研究相对较多^[10, 18],而关于稀有种和常见种对物种多样性相对贡献的多尺度分析鲜有报道。

辽东栎(*Quercus wutaishanica*)隶属于壳斗科(Fagaceae)栎属(*Quercus*),是我国暖温带极为重要的森林建

种群,也是我国暖温带落叶阔叶林的主要优势种和华北针阔混交林的主要成分^[25]。目前,关于辽东栎群落物种多样性的研究主要集中在物种多样性空间格局的研究方面^[25-28],而缺少对决定物种多样性格局的生态过程的研究,特别是缺少多尺度上的研究。 β 多样性是度量生态梯度上的物种周转(directional turnover along a gradient)和非梯度上的物种组成变异(nondirectional variation)的重要参数,其有效连结了局域尺度上的 α 多样性和区域尺度上的 γ 多样性。关于 β 多样性的测量指标有很多^[29],本研究通过物种多样性加性分配方法来构建 α 、 β 、 γ 三者之间的关系($\gamma = \alpha + \beta$)。在加性分配模型中, α 、 β 和 γ 多样性都具有相同的表达方式和量纲,可以进行直接比较,能在多个尺度上解释 α 和 β 多样性对区域总的 γ 多样性的相对贡献^[30]。

辽东栎是黄土高原子午岭林区气候顶极群落的建群种,以辽东栎为优势种的森林群落对区域内的物种多样性的恢复与保护具有重要作用。本研究以位于黄土高原中部子午岭的天然辽东栎群落为研究对象,通过物种多样性的加性分配方式在多尺度上确定:(1) α 和 β 多样性对区域上总体 γ 多样性的相对贡献及其尺度依赖性;(2)通过去除稀有种和常见种引起的物种多样性变化,确定稀有种和常见种对物种多样性格局的相对贡献及其尺度依赖性,旨在阐明辽东栎群落物种多样性的多尺度格局及其形成过程,为该区物种多样性的保护提供理论依据。

1 研究方法

1.1 样地设置

在对黄土高原中部子午岭全面考察的基础上,选择具有代表性的辽东栎林进行分层抽样调查,形成小样方-样方-样地的3级取样,共设置5个样地。其中,瞭望塔(35°16' N, 108°36' E)2个样地,朱家店(35°19' N, 108°41' E)1个样地以及玉华宫(35°19' N, 108°53' E)2个样地。为消除边缘效应,取样样方尽可能地设置在样地中心位置,在瞭望塔的2个样地分别设置3个和5个样方,在玉华宫的2个样地分别设置6个和5个样方,在朱家店样地设置5个样方,总共建立了24个20 m×20 m的样方。目前的研究中,群落中的物种多样性是按照生长型分层调查的,但这样的不足是,忽略了物种本身对环境等其他生态过程的响应,因此,基于植物的形态、生理、生活史或其他相关的生态系统过程以及与物种相联系的某些生物学特征,将群落中的物种划分为不同的功能群更加合理^[31]。本研究中,样方中的物种根据其生长型和分布的垂直结构,划分成乔木层(高度>3 m)、灌木层(高度介于1 m和3 m之间)和草本层(高度<1 m)3层作为功能群单元分别调查。每个样方分成4个10 m×10 m的小样方进行乔木层物种调查,在样方每个象限的中心分别设置1个4 m×4 m和1个1 m×1 m的小样方进行灌木层和草本层物种调查,每层共计96个小样方。在每个小样方记录物种种类、盖度、数量、高度等数量指标,同时记录样方的经纬度、海拔、坡度、坡向、坡位以及林冠郁闭度等环境特征(表1)。

表1 辽东栎群落样地特征

Table 1 Profiles for the study sites in Mt. Ziwuling

环境变量 Environmental variable	瞭望塔 Liaowangta		玉华宫 Yuhuangong		朱家店 Zhujiadian
	样地 1 Site 1 (3) ^a	样地 2 Site 2 (5)	样地 3 Site 3 (5)	样地 4 Site 4 (6)	样地 5 Site 5 (5)
海拔 Altitude/m	1537±21	1471±19	1488±16	1498±40	1474±16
坡向 Slope aspect/(°) ^b	45.0±13.7	303.0±11.8	154.7±170.5	222.0±60.5	216.2±53.4
坡度 Slope/(°)	21.0±4.5	31.6±9.2	24.3±2.3	20.2±2.8	26.5±10.6
坡位 Slope position/(1—3) ^c	2 & 3	2 & 3	2 & 3	1 & 2	1 & 3
林冠郁闭度 Canopy density/%	40±10	37±6	36±10	31±4	21±2

表中数据为平均值±标准差;^a括号中数字为每一样地中的样方数;^b坡向的定义为:以北为零度起点,顺时针方向转360度;^c1—3分别表示下、中和上坡位

1.2 物种多样性的多尺度分析

根据物种多样性加性分配框架^[20,32],区域上物种多样性在小样方、样方和样地3个尺度上的分配关系为(表2): γ (区域尺度上总物种多样性, total species diversity) = α 1(小样方内物种多样性, within subplot) +

β_1 (小样方间物种多样性, between subplots) + β_2 (样方间物种多样性, between plots) + β_3 (样地间物种多样性, between sites)。

由于物种丰富度与生态系统的功能密切相关,常常被认为是度量物种多样性的代表性指数^[33]。同样的,物种均匀度也可以影响群落的构建过程以及生态系统功能^[34]。因此,本研究选取物种丰富度和 Shannon 多样性 2 种多样性指数进行研究,其中,物种丰富度以物种种类为测量特征,而 Shannon 多样性指数是反映群落物种丰富度和均匀度的综合指标。

表 2 物种多样性加性分配框架下的不同尺度与物种多样性组分间的关系

Table 2 Relationship between hierarchical levels in additive partitioning model

取样尺度 Sampling scale	α 多样性 Within diversity	β 多样性 Among diversity	γ 多样性 Gamma diversity
小样方 Subplot ($n=96$)	α_1 (小样方内 Within subplots)	β_1 (小样方间 Among subplots)	$\alpha_1 + \beta_1 = \alpha_2$ (样方内 Within plots)
样方 Plot ($n=24$)	α_2 (样方内 Within plots)	β_2 (样方间 Among plots)	$\alpha_2 + \beta_2 = \alpha_3$ (样地内 Within sites)
样地 Site ($n=5$)	α_3 (样地内 Within sites)	β_3 (样地间 Among sites)	$\alpha_3 + \beta_3 = \gamma$ (总物种多样性 Total diversity)

n 为每一尺度上的取样单元数

1.3 稀有种和常见种对物种多样性的相对贡献

为了研究稀有种和常见种对物种多样性的相对贡献,参照相关文献^[35]和子午岭辽东栎群落物种分布的实际情况,本研究采用频度定义物种的稀有性和常见性,其中,96 个小样方中频度<5%的物种为稀有种,频度>25%的为常见种。在 α_1 (小样方内)、 β_1 (小样方间)、 β_2 (样方间)、 β_3 (样地间) 4 个尺度上,通过比较物种去除前后所引起的多样性变化程度来确定该类物种(即稀有种和常见种)对物种多样性格局的相对贡献。

2 结果

在 96 个小样方中,记录到草本层植物 80 种,灌木层植物 102 种和乔木层植物 34 种,共计 216 个物种。其中,稀有种(频度<5%) 131 种,占到各层物种比例的 53%—71%;常见种(频度>25%) 32 种,占到各层物种比例的 4%—26%。小样方中草本层的平均物种数为 4.68,灌木层为 12.26,乔木层为 4.59(表 3)。

表 3 辽东栎群落小样方中的物种组成

Table 3 Species composition at the 96 subplots

功能群 Functional group	α 多样性 α diversity	总物种数 Total species	稀有种数 Rare species	常见种数 Common species
草本层 Herb layer	4.68 \pm 2.38	80	57	3
灌木层 Shrub layer	12.26 \pm 3.14	102	54	20
乔木层 Tree layer	4.59 \pm 1.51	34	20	9
合计 Total	21.53 \pm 4.74	216	131	32

表中数据为平均值 \pm 标准差;稀有种为 96 个小样方中出现频度<5%的物种,常见种为频度>25%的物种

2.1 辽东栎群落物种多样性的多尺度格局

乔、灌、草 3 层物种丰富度的加性分配均呈现了相似的多性格局。物种丰富度基本上呈现了随尺度的增大而增加的变化趋势,其中,小样方尺度上的 α 多样性(α_1)对群落物种丰富度的贡献最小,样地尺度上的 β 多样性贡献最大($\beta_3>50\%$)(图 1)。

Shannon 多样性的加性分配呈现了与物种丰富度截然相反的多性格局。总体上,乔、灌、草 3 层都呈现了较为相似的变化趋势,即随尺度的增大,Shannon 多样性逐渐减小(图 2)。在物种丰富度格局中,小样方尺度上的 α 多样性(α_1)对总体物种多样性的贡献<15%,而其对 Shannon 多样性的贡献则>45%,小样方尺度上的 α 多样性成分(α_1)是 Shannon 多样性的最大贡献者(图 2)。需要注意的是,Shannon 多样性在不同层次间

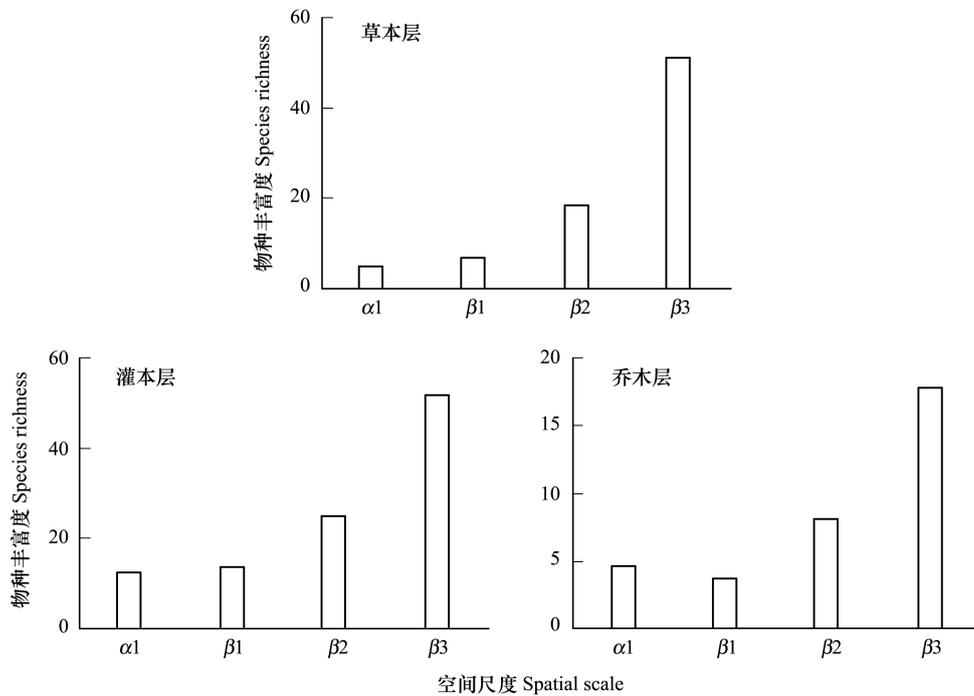


图 1 辽东栎群落物种丰富度的多尺度格局

Fig.1 Multiple-scale patterns in species richness of *Quercus wutaishanica* community

的变化也不尽相同,三层中灌木层在各尺度上均具有较草本层和乔木层较大的 Shannon 多样性,同时,草本层的 β_3 尺度上也具有较大的贡献值(图 2)。

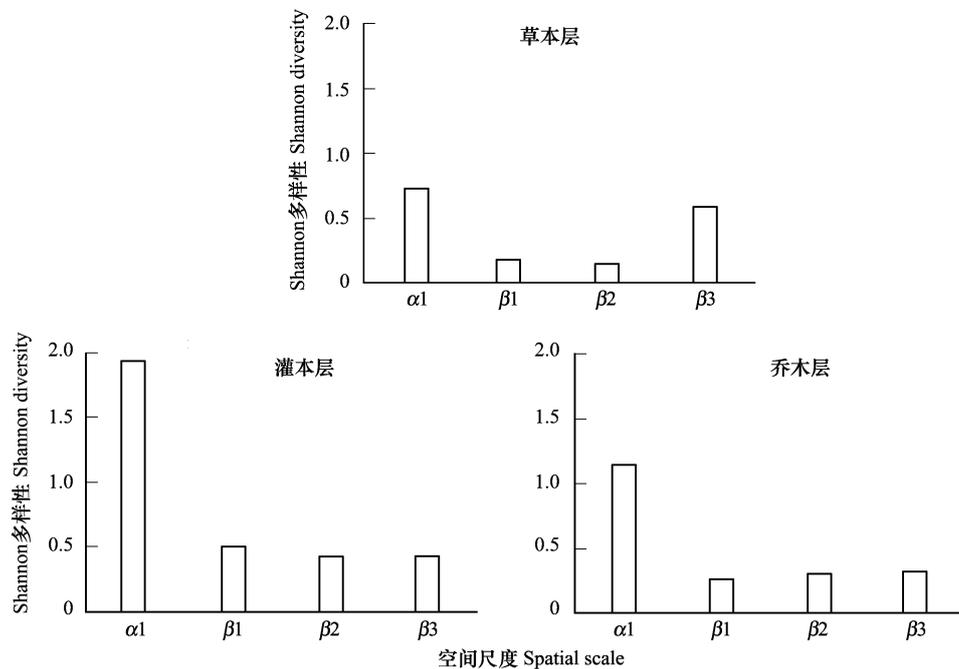


图 2 辽东栎群落 Shannon 多样性的多尺度格局

Fig.2 Multiple-scale patterns in Shannon diversity of *Quercus wutaishanica* community

2.2 稀有种和常见种对物种多样性的相对贡献

稀有种和常见种对物种丰富度的影响呈现了明显不同的变化趋势。去除常见种引起的物种丰富度减小效应表现为随尺度的增加,影响逐渐减小,其效应主要集中在小样方内($\alpha 1$)以及小样方间($\beta 1$)2个尺度上。而稀有种则刚好相反,去除稀有种引起的物种丰富度减小效应表现为随尺度的增加,影响逐渐增大,其效应主要集中在样方($\beta 2$)以及样地($\beta 3$)2个尺度(图3)。

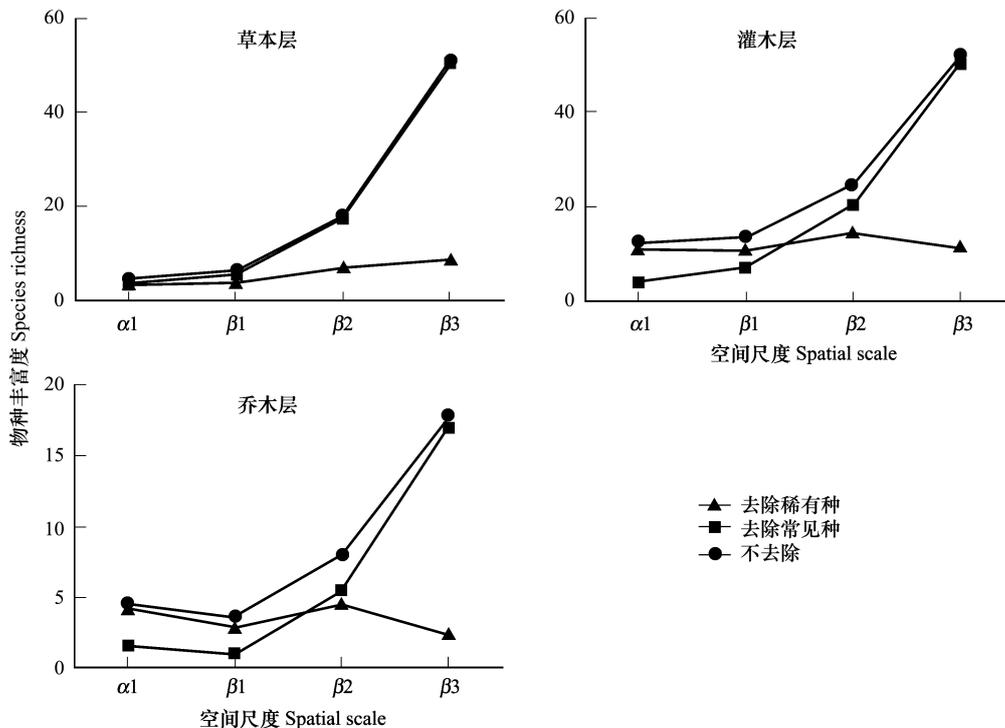


图3 稀有种和常见种对物种丰富度格局的相对贡献

Fig.3 Contributions of rare and common species to species richness patterns

稀有种和常见种对群落物种多样性的影响不仅表现在去除二者成分引起的物种多样性变化的尺度依赖性,还表现在二者对不同物种多样性指数的依赖性。与物种丰富度不同,去除稀有种对 Shannon 多样性的影响在每一尺度上均不明显,去除前后的曲线几乎重合,而去除常见种对 Shannon 多样性的影响在每一尺度上均十分明显(图4)。其中,去除常见种,草本层 Shannon 多样性在每一尺度都相应增大,而对于灌木层和乔木层,Shannon 多样性则表现为在 $\alpha 1$ 尺度上减小,而在其他尺度上增大。

3 讨论

无论局域还是区域上都常常拥有大量的稀有种,却仅有较少的常见种,但是,越来越多的研究已经表明,常见种才是决定群落物种多样性格局的重要类群,这是一个违背直觉的事实^[36]。对黄土高原辽东栎群落物种多样性的单一取样尺度上的研究表明,常见种不仅主导群落的总体物种丰富度格局,同时也是 α 多样性和 β 多样性格局的重要贡献者。因此,常见种被认为是群落物种丰富度格局的指示者,也应该是优先保护的物种^[28]。然而,本研究在 $\alpha 1$ (小样方内)、 $\beta 1$ (小样方间)、 $\beta 2$ (样方间)、 $\beta 3$ (样地间)4个尺度上进行了物种多样性分析,结果表明,常见种的确是物种多样性的重要贡献者,但决不能忽略稀有种在大尺度上对物种丰富度的重要贡献,因为稀有种和常见种对物种多样性的贡献是尺度依赖的。在物种多样性保护中应注意空间尺度的重要性,物种多样性的加性分配方法是有效洞察物种多样性多尺度格局的有效途径^[20, 32, 37-38]。

物种丰富度加性分配的结果表明,乔、灌、草3层均呈现了相似的物种多样性格局。物种丰富度随尺度的增加而增加,样地尺度上的 β 多样性($\beta 3$)对区域上总体物种多样性的贡献最大(图1)。这与很多群落物种

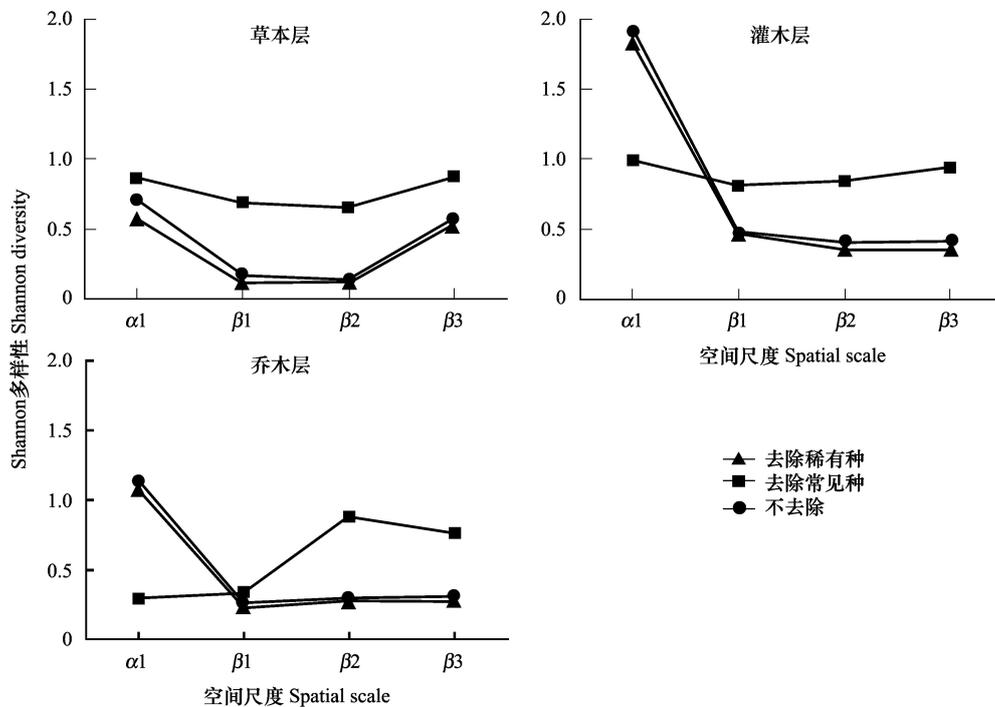


图 4 稀有种和常见种对 Shannon 多样性格局的相对贡献

Fig.4 Contributions of rare and common species to Shannon diversity patterns

多样性的多尺度格局相似,即物种丰富度的较大贡献者常常来源于大尺度上较大的 β 多样性^[20, 32, 39]。例如,Chandy 等^[39]的研究表明,对乔木层和林下木本层的物种多样性来说,较大的物种多样性贡献也来自于较大尺度(样方尺度和研究自然区域尺度)的 β 多样性。同样的,对北京东灵山辽东栎群落物种多样性的多尺度研究也得到了相似的结果^[21]。这些结果均暗示 β 多样性在区域物种多样性保护中的重要性。 β 多样性是指取样单元间物种多样性的差异或者转换,因此,保持不同取样单元间的异质性将会极大地保护区域上的物种多样性。在本研究中,辽东栎群落的物种丰富度随取样尺度(α_1 、 β_1 、 β_2 、 β_3)的增加而增加(图 1),这主要是因为黄土高原子午岭辽东栎林中的多数物种是局域分布的,少数物种是区域分布的,在多数样方内都是少数相同的常见种组成,而绝大多数偶见种都仅仅在少数样方中出现,这就导致了取样单元间较高异质性(即物种组成的不相似性),并且这种异质性随尺度的增加而增加。因此,物种丰富度主要由稀有种的差异引起,且主要在较大尺度上(如 β_2 、 β_3)起作用(图 3;图 5)。在黄土高原,由于战争等历史原因,加之近年来人类活动不断促进了新斑块的产生^[40],天然辽东栎群落呈斑块状分布^[41]。就植物种类本身而言,生境破碎化对群落中稀有种的影响更大,由于该区较严重的生境破碎化^[42],这直接限制了斑块间的物种扩散,增加了这些群落中稀有种和特有种的数量^[43],从而决定了区域尺度上较大的 β 多样性。很多研究已经表明, β 多样性是大多数生态系统物种多样性维持的重要成分^[44],同时, β 多样性在物种多样性格局中的重要性与其生境破碎化程度有关^[43],应该引起物种多样性保护工作者的足够重视。

与物种丰富度相反,Shannon 多样性的加性分配呈现了与物种丰富度格局截然相反的多性格局,随尺度的增大,Shannon 多样性逐渐减小,小样方尺度上的 α 多样性(α_1)对总体 Shannon 多样性的贡献最大(图 2)。Crist 等^[20]的研究表明物种丰富度和 Shannon 多样性呈现不同的格局反映了稀有种和常见种在群落中的分布格局的差异性。这个可以从去除稀有种和常见种对物种多样性格局的影响中进一步得以证实(图 3 和图 4)。

与物种丰富度指数相比,由于 Shannon 多样性指数以物种多度为权重而对常见种赋予了比稀有种更高的权重,因此,小样方内 α 多样性(α_1)对 Shannon 多样性的最大贡献性反映了常见种在小尺度上的主导性。去

除常见种对物种丰富度格局的明显变化主要集中在小尺度上(图 3),而对 Shannon 多样性的影响在每一尺度上都比较大(图 4)。Shannon 多样性指数是反映群落物种丰富度和均匀度的综合指标。由于去除常见种主要在小尺度上影响群落物种丰富度,所以去除常见种引起的 Shannon 多样性在小尺度上的变化可能是常见种的丰富度变化所致;而大尺度上常见种对物种丰富度的贡献较小(图 3 和图 5),因此,去除常见种引起的 Shannon 多样性在大尺度上的变化,可能是由于去除常见种而导致的物种均匀度变化而引起的。可以看出,常见种在物种多样性的形成过程中扮演了两个方面的角色:一是小尺度上决定物种丰富度的变化,二是大尺度上主导物种均匀度的变化。去除稀有种,主要表现在对大尺度上物种丰富度的影响,而对 Shannon 多样性在各个尺度上的影响均较小,这说明稀有种主要在大尺度影响物种丰富度格局。尽管稀有种分布范围窄但其种类多,其种类随尺度的增大而增加,从而明显地影响了大尺度上的物种丰富度格局(图 5)。因此,与以前的很多研究相似,当引入多尺度后,常见种仍然是群落总体物种多样性的重要贡献者^[14, 15],但也不能忽视大尺度上稀有种的保护。

需要强调的是,稀有种和常见种对物种多样性指数贡献的明显不同,实质为稀有种和常见种对物种多样性贡献的空间尺度差异性,并且这种差异不依赖于稀有种和常见种的相对比例,即并不是稀有种的物种数多于常见种,就表现为稀有种对物种多样性的影响就大于常见种。稀有种和常见种起主要作用的尺度明显不同,体现在图中即为去除稀有种(或常见种)引起的物种多样性的开口方向不同(图 3;图 4),但是,在稀有种(或常见种)起作用的特定尺度上,该类物种越多,其效应或贡献就越大。尽管乔、灌、草 3 层呈现了基本相似的多性格局,但是,不同层次也有自己的特异性。这可能由于不同层次的物种具有不同的功能性状,如不同的扩散能力或者不同的环境耐受力,导致了不同层次的稀有种和常见种的比例差异(表 3;图 5)。这也提示我们,对于物种多样性格局的研究不能忽略物种本身性状的差异,不同性状的物种类群对物种多样性的贡献在不同尺度是不一致的,这使得要形成普遍的生物多样性格局是十分困难的^[45]。

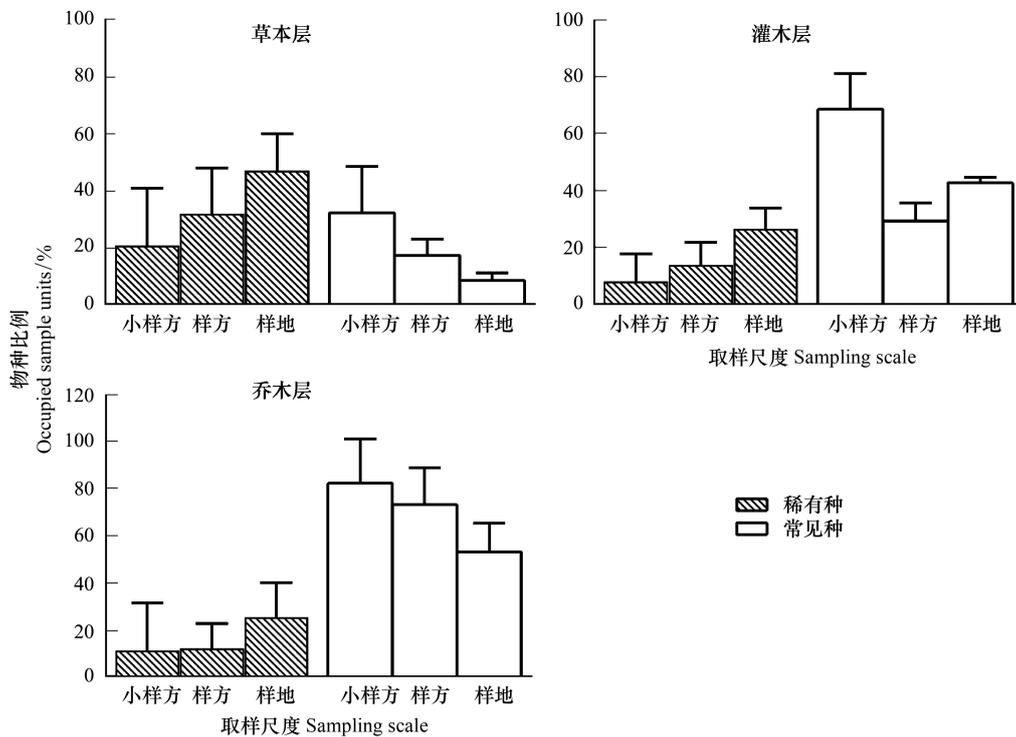


图 5 不同取样尺度上稀有种和常见种的比例

Fig.5 Proportions of rare and common species within sampling units

研究群落物种多样性的多尺度格局及其形成过程可以指导物种多样性的保护和管理。本研究的结果表

明,大尺度上的 β 多样性是辽东栎群落物种多样性的重要成分,在森林管理和生物多样性保护中应该引起足够重视。稀有种和常见种对物种多样性格局的贡献具有明显差异性,并且这种差异不依赖于稀有种和常见种的相对比例。稀有种主要在较大尺度上影响物种丰富度格局;常见种不仅在小尺度上影响物种丰富度,而且在较大尺度上影响物种均匀度。本研究揭示了空间尺度在物种多样性保护和管理中的重要性,物种多样性的加性分配是在多尺度上揭示物种多样性变化格局以及变异来源的有效且比较简单的方法。

致谢:郭江超、任萍、魏丽萍等同志参加了野外工作,李国庆博士提出宝贵意见和建议,钱增强博士润色英文摘要,在此一并致谢。

参考文献 (References):

- [1] Whittaker R J, Willis K J, Field R. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 2001, 28(4): 453-470.
- [2] Reilly M J, Wimberly M C, Newell C L. Wildfire effects on plant species richness at multiple spatial scales in forest communities of the southern Appalachians. *Journal of Ecology*, 2006, 94(1): 118-130.
- [3] Myers J A, Chase J M, Jiménez I, Jørgensen P M, Araujo-Murakami A, Paniagua-Zambrana N, Seidel R. Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology Letters*, 2013, 16(2): 151-157.
- [4] Alahuhta J, Kosten S, Akasaka M, Auderset D, Azzella M M, Bolpagni R, Bove C P, Chambers P A, Chappuis E, Clayton J, de Winton M, Ecke F, Gacia E, Gecheva G, Grillas P, Hauxwell J, Hellsten S, Hjort J, Hoyer M V, Ilg C, Kolada A, Kuoppala M, Lauridsen T, Li E H, B A, Mjelde M, Mikulyuk A, Mormul R P, Nishihiro J, Oertli B, Rhazi L, Rhazi M, Sass L, Schranz C, Søndergaard M, Yamanouchi T, Yu Q, Wang H J, Willby N, Zhang X K, Heino J. Global variation in the beta diversity of lake macrophytes is driven by environmental heterogeneity rather than latitude. *Journal of Biogeography*, 2017, 44(8): 1758-1769.
- [5] Freestone A L, Inouye B D. Dispersal limitation and environmental heterogeneity shape scale-dependent diversity patterns in plant communities. *Ecology*, 2006, 87(10): 2425-2432.
- [6] 饶米德, 冯刚, 张金龙, 米湘成, 陈建华. 生境过滤和扩散限制作用对古田山森林物种和系统发育 β 多样性的影响. *科学通报*, 2013, 58(13): 1204-1212.
- [7] Tsang T P N, Bonebrake T C. Contrasting roles of environmental and spatial processes for common and rare urban butterfly species compositions. *Landscape Ecology*, 2017, 32(1): 47-57.
- [8] Lennon J J, Koleff P, Greenwood J J D, Gaston K J. Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness. *Ecology Letters*, 2004, 7(2): 81-87.
- [9] Marquet P A, Fernández M, Navarrete S A, Valdivinos C. Diversity emerging: toward a deconstruction of biodiversity patterns//Lomolino M V, Heaney L R, eds. *Frontiers of Biogeography: New Directions in the Geography of Nature*. SunderlandMA: , 2004: 191-209.
- [10] Pool T K, Grenouillet G, Villéger S. Species contribute differently to the taxonomic, functional, and phylogenetic alpha and beta diversity of freshwater fish communities. *Diversity and Distributions*, 2014, 20(11): 1235-1244.
- [11] Keil P, Dziock F, Storch D. Geographical patterns of hoverfly (Diptera, Syrphidae) functional groups in Europe: inconsistency in environmental correlates and latitudinal trends. *Ecological Entomology*, 2008, 33(6): 748-757.
- [12] Šizling A L, Šizlingová E, Storch D, Reif J, Gaston K J. Rarity, commonness, and the contribution of individual species to species richness patterns. *The American Naturalist*, 2009, 174(1): 82-93.
- [13] Gaston K J. Biodiversity and extinction: The importance of being common. *Progress in Physical Geography*, 2008, 32(1): 73-79.
- [14] Heegaard E, Gjerde I, Sætersdal M. Contribution of rare and common species to richness patterns at local scales. *Ecography*, 2013, 36(8): 937-946.
- [15] 王世雄, 赵亮, 李娜, 郭华, 王孝安, 段仁燕. 稀有种和常见种对植物群落物种丰富度格局的相对贡献. *生物多样性*, 2016, 24(6): 658-664.
- [16] Berg Å, Tjernberg M. Common and rare Swedish vertebrates—distribution and habitat preferences. *Biodiversity and Conservation*, 1996, 5(1): 101-128.
- [17] Jetz W, Rahbek C. Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science*, 2002, 297(5586): 1548-1551.
- [18] Tetetla-Rangel E, Dupuy J M, Hernández-Stefanoni J L, Hoekstra P H. Patterns and correlates of plant diversity differ between common and rare species in a neotropical dry forest. *Biodiversity and Conservation*, 2017, 26(7): 1705-1721.

- [19] Mazaris A D, Tsianou M A, Sigkounas A, Dimopoulos P, Pantis J D, Sgardelis S P, Kallimanis A S. Accounting for the capacity of common and rare species to contribute to diversity spatial patterns: is it a sampling issue or a biological effect? *Ecological Indicators*, 2013, 32: 9-13.
- [20] Crist T O, Veech J A, Gering J C, Summerville K S. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. *The American Naturalist*, 2003, 162(6): 734-743.
- [21] 张育新, 马克明, 祁建, 冯云, 张洁瑜. 北京东灵山辽东栎林植物物种多样性的多尺度分析. *生态学报*, 2009, 29(5): 2179-2185.
- [22] Kraft N J B, Comita L S, Chase J M, Sanders N J, Swenson N G, Crist T O, Stegen J C, Vellend M, Boyle B, Anderson M J, Cornell H V, Davies K F, Freestone A L, Inouye B D, Harrison S P, Myers J A. Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science*, 2011, 333(6050): 1755-1758.
- [23] 王世雄, 王孝安, 郭华, 范玮熠. 黄土高原油松林林下物种多样性的多尺度格局. *干旱区研究*, 2014, 31(2): 294-301.
- [24] 高虹, 陈圣宾, 欧阳志云. 村落文化林与非文化林多尺度物种多样性加性分配. *生态学报*, 2012, 32(21): 6767-6775.
- [25] 伊力塔, 韩海荣, 豪树奇, 康峰峰. 灵空山辽东栎群落特征及其物种多样性. *林业科学*, 2010, 46(9): 164-171.
- [26] 袁士云, 张宋智, 刘文桢, 马建伟. 小陇山辽东栎次生林的结构特征和物种多样性. *林业科学*, 2010, 46(5): 27-34.
- [27] 高贤明, 陈灵芝. 北京山区辽东栎(*Quercus liaotungensis*)群落物种多样性的研究. *植物生态学报*, 1998, 22(1): 23-32.
- [28] 赵则海, 杨逢建, 丛沛桐, 祖元刚. 东灵山辽东栎林木本植物多样性的研究. *植物研究*, 2002, 22(4): 439-443.
- [29] Anderson M J, Crist T O, Chase J M, Vellend M, Inouye B D, Freestone A L, Sanders N J, Cornell H V, Comita L S, Davies K F, Harrison S P, Kraft N J B, Stegen J C, Swenson N G. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 2011, 14(1): 19-28.
- [30] Lande R. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 1996, 76(1): 5-13.
- [31] 孙国钧, 张荣, 周立. 植物功能多样性与功能群研究进展. *生态学报*, 2003, 23(7): 1430-1435.
- [32] Gering J C, Crist T O, Veech J A. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology*, 2003, 17(2): 488-499.
- [33] Cardinale B J, Srivastava D S, Duffy J E, Wright J P, Downing A L, Sankaran M, Jouseau C. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 2006, 443(7114): 989-992.
- [34] Wittebolle L, Marzorati M, Clement L, Balloi A, Daffonchio D, Heylen K, De Vos P, Verstraete W, Boon N. Initial community evenness favours functionality under selective stress. *Nature*, 2009, 458(7238): 623-626.
- [35] 张丽霞, 张峰, 上官铁梁. 山西芦芽山植物群落的数量分类. *植物学通报*, 2001, 18(2): 231-239, 176-176.
- [36] Pérez-Quesada A, Brazeiro A. Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness in biogeographic transitions regions: woody plants of Uruguay. *Austral Ecology*, 2013, 38(6): 639-645.
- [37] Beirão M V, Neves F S, Penz C M, DeVries P J, Fernandes G W. High butterfly beta diversity between Brazilian cerrado and cerrado - caatinga transition zones. *Journal of Insect Conservation*, 2017, 21(5/6): 849-860.
- [38] Tordoni E, Napolitano R, Nimis P, Castello M, Altobelli A, Da Re D, Zago S, Chines A, Martellos S, Maccherini S, Bacaro G. Diversity patterns of alien and native plant species in Trieste port area: exploring the role of urban habitats in biodiversity conservation. *Urban Ecosystems*, 2017, 20(5): 1151-1160.
- [39] Chandy S, Gibson D J, Robertson P A. Additive partitioning of diversity across hierarchical spatial scales in a forested landscape. *Journal of Applied Ecology*, 2006, 43(4): 792-801.
- [40] 索安宁, 熊友才, 王天明, 寇晓军, 葛剑平. 黄土高原子午岭森林破碎化对流域水文过程的影响. *林业科学*, 2007, 43(6): 13-19.
- [41] 刘立品. 子午岭木本植物志. 兰州: 兰州大学出版社, 1998.
- [42] 张金屯, 李斌. 黄土高原森林植被景观的特征分析. *山地学报*, 2006, 24(1): 1-6.
- [43] 韩大勇, 杨永兴, 杨允菲, 李建东, 杨杨. 松嫩平原破碎化羊草草甸退化演替系列植物多样性的空间格局. *应用生态学报*, 2012, 23(3): 666-672.
- [44] Beck J, Holloway J D, Khen C V, Kitching I J. Diversity partitioning confirms the importance of beta components in tropical rainforest Lepidoptera. *The American Naturalist*, 2012, 180(3): E64-E74.
- [45] Heaney L R. Is a new paradigm emerging for oceanic island biogeography? *Journal of Biogeography*, 2007, 34(5): 753-757.