

DOI: 10.20103/j.stxb.202212173613

周景钢, 李林, 魏识广. 南亚热带森林常见种和偶见种的功能多样性特征. 生态学报, 2024, 44(2): 699-711.

Zhou J G, Li L, Wei S G. Influencing factors of functional redundancy and functional vulnerability of common and occasional species in south Asian tropical forests. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(2): 699-711.

南亚热带森林常见种和偶见种的功能多样性特征

周景钢^{1,3}, 李 林⁴, 魏识广^{1,2,*}

1 广西师范大学珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室, 桂林 541006

2 广西漓江流域景观资源保育与可持续利用重点实验室, 桂林 541006

3 中国科学院华南植物园, 广州 510650

4 桂林电子科技大学, 桂林 541004

摘要:群落特征可能取决于物种在功能实体功能特征的独特组合(FE)中的分布。了解这些分布是保护生物多样性和维持生态系统功能的基础。鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落物种丰富,根据物种的多度来区分常见种(每 hm² 超过一个个体)和偶见种(每 hm² 少于一个个体)。基于功能实体,分别计算功能实体数量、功能冗余度、功能脆弱度和功能过度冗余度来描述每个样方中常见种和偶见种的功能多样性。采用 Wilcoxon 检验检测常见种和偶见种功能性状的差异,通过线性回归分析常见种和偶见种的功能多样性与物种数量的关系,采用冗余分析(RDA)影响常见种和偶见种的功能多样性的环境因子。研究结果表明:(1)鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落中功能性状在常见种和偶见种间差异显著。(2)群落中数量较低的偶见种保持着较高比例的功能实体数量。功能实体数量、功能冗余度与常见种和偶见种数量显著正相关,功能过度冗余度与偶见种数量显著正相关,功能脆弱度与常见种和偶见种的物种数量呈显著负相关。(3)海拔是影响常见种功能多样性最关键的地形因子,凹凸度是影响偶见种功能多样性最关键的地形因子。土壤含水量是影响常见种功能多样性最关键的土壤因子,速效钾是影响偶见种功能多样性最关键的土壤因子。研究结果表明,尽管物种丰富的热带森林具有较高的功能冗余,但其提供的保险效应不能抵消生态系统的功能脆弱性。减少具有独特功能实体和偶见种的损失是避免热带森林生态系统功能损失的有效和必要的方法。

关键词:功能性状;功能实体;功能冗余度;偶见种

Influencing factors of functional redundancy and functional vulnerability of common and occasional species in south Asian tropical forests

ZHOU Jinggang^{1,3}, LI Lin⁴, WEI Shiguang^{1,2,*}

1 Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection (Guangxi Normal University), Ministry of Education, Guilin 541006, China

2 Guangxi Key Laboratory of Landscape Resources Conservation and Sustainable Utilization in Lijiang River Basin, Guilin 541006, China

3 South China Botanical Garden, Chinese Academy of Science, Guangzhou 510650, China

4 Guilin University of Electronic Technology, Guilin 541004, China

Abstract: Many community characteristics depend upon the distribution of species among functional entities (unique combinations of functional traits). Understanding these distributions is fundamental to conserve biodiversity and maintain ecosystem functions. We distinguish between common species (more than one individual per hectare) and rare species (less than one individual per hectare) based on species richness in the southern subtropical evergreen broad-leaved forest community of Dinghushan, Guangdong Province. In this study, based on functional entities, the number of functional

基金项目:广西自然科学基金面上项目(2022GXNSFAA035583, 2020GXNSFAA159108);国家自然科学基金(32060305);广西师范大学珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室研究基金项目(ERESEP2021Z06)

收稿日期:2022-12-17; **网络出版日期:**2023-10-20

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

entities, functional redundancy, functional vulnerability, and functional over-redundancy were calculated separately to describe the functional diversity of common and rare species. Wilcoxon test method was used to detect the differences in functional traits among common and rare species. Linear regression was used to analyze the relationship between the functional diversity of common and rare species and the number of species. RDA (Redundancy Analysis) was used to analyze the environmental factors affecting the functional diversity of common and rare species. The results showed that: (1) There were significant differences in functional traits among common and rare species of the subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan. (2) The lower number of rare species in the community maintained a higher proportion of the number of functional entities. The number of functional entities was significantly and positively correlated with the number of common and rare species, and the number of functional entities increased much more rapidly with the number of rare species than with the number of common species, suggesting that communities with high abundance are less sensitive to species loss. The functional redundancy was significantly and positively correlated with the number of species of common and rare species, suggesting that southern subtropical forests with high species numbers are more resistant to disturbance. The functional over-redundancy was significantly and positively correlated with the number of rare species, indicating that rare species have a higher density of species in their functional entities. The functional vulnerability was significantly negatively correlated with the number of species of common and rare species, indicating that species-rich communities moderately reduced potentially functional vulnerability, but the degree of vulnerability remained higher in species-rich communities. (3) Elevation was a significant topographic factor affecting functional diversity of common species, and relief was a significant topographic factor affecting functional diversity of rare species. Soil water content was a significant soil factor affecting the functional diversity of common species, and fast-acting potassium was a significant environmental factor affecting the functional diversity of rare species. Our results highlighted that although species-rich tropical forests had high probability of functional redundancy, the insurance effect provided by that could not offset functional vulnerability in the ecosystems. Reducing loss of species with unique trait combinations and occasional species is an effective and necessary way to avoid the loss of functions in tropical forest ecosystems.

Key Words: functional traits; functional entities; functional redundancy; rare species

地球正在进入人类干扰引发的第六次灭绝期^[1-2], 偶见种被视为最脆弱的物种, 受到了保护生物学家的极大关注^[3]。偶见种通常被定义为一定范围内多度较小、地理范围受限或栖息地容忍度较窄的物种^[3]。在局部尺度上, 物种的多度通常被用来区分常见种和偶见种^[4]。通常认为低多度物种的消失对生态系统过程和功能产生的影响并不显著。然而, 理论和实证研究表明情况可能并非总是如此^[5-8]。通过评估常见种和偶见种的功能特征和功能实体功能特征的独特组合 (FE), 确定偶见种对生态系统功能是否具有不成比例的贡献具有重要的生态意义^[4-5]。

人类社会的发展伴随着物种及其自然栖息地的丧失^[9], 生物多样性的丧失将对生态系统功能产生直接影响。因此, 量化和理解生物多样性与生态系统功能之间的关系有助于森林生态系统的保护^[10]。了解生态系统功能不仅要考虑物种的数量, 还要考虑每个物种的功能性状。功能性状被定义为形态-生理-物候性状, 反映了物种对环境变化的响应^[11]。功能多样性是指群落内物种间功能的总体差异及其多样性^[12]。功能多样性是影响生态系统维持和功能的重要因素, 可以反映生态系统的资源动态、稳定性、抗干扰能力和恢复能力^[13-14]。功能多样性结合了物种和功能性状的特性, 因此可以通过不同的性状组合来分析各种生态系统功能, 这对于揭示生物多样性与生态系统功能之间的相互作用机制具有重要作用^[15]。

热带森林在维持生物多样性和调节气候方面发挥着重要作用^[16]。近几十年来, 许多热带森林的面积有所缩小和退化, 导致人们对这些变化对栖息地、物种和相关价值的影响产生了重大担忧^[17-19]。长期以来, 人们一直认为, 当物种丰富的热带森林失去其物种时, 其后果可能会因发挥相似作用的物种之间的冗余而有所缓冲^[20]。但是, 需要注意的是, 如果一个群落中的大多数物种都贡献了群落众多功能中的几个或少数特定功能, 那么这些特定功能就会过度冗余 (即功能冗余度), 从而导致许多其它功能将仅由少数物种维持 (即功能

脆弱度)。因此,如果丧失的物种具有与某些特定群落功能相关的独特且不可替代的特征,那么生物多样性丧失可能会影响生态系统功能^[21-23]。提供特定功能的物种的丧失可能比其他物种的丧失对维持生态系统过程 and 价值的威胁更大^[24]。相关研究表明,偶见种的丧失可能会影响当地的生态系统过程,包括有机质退化、生物扰动、生物侵蚀和生态系统生产力^[25-27],并且偶见种可以显著促进生态系统功能多样化^[28]。以上研究多集中于热带森林,对于亚热带森林的相关研究还有待加强。因此,了解常见种和偶见种对亚热带森林功能多样性和功能冗余的贡献,对于在不断变化环境中的森林生态系统的保护和恢复具有重要意义。

基于鼎湖山南亚热带常绿阔叶林大型固定样地大尺度的物种和功能性状监测数据,采用功能实体来评价森林群落中具有不同多度的物种的功能变异。根据功能实体在常见种和偶见种的分布,评估了常见种和偶见种的功能实体数量、功能冗余度、功能过度冗余度和功能脆弱度。本研究的目的是描述和推断在这些物种丰富的森林中具有独特功能性状组合的物种的重要性。假设具有不同功能性状组合的物种在森林生态系统的功能中发挥不同的作用。拟解决以下问题:(1)常见种和偶见种的功能实体是否存在差异?(2)常见种和偶见种的功能实体数量、功能冗余度、功能过度冗余度和功能脆弱度随着物种数量如何变化?(3)环境因子对常见种和偶见种功能多样性有哪些影响?

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况

本研究选取位于广东省肇庆市鼎湖山国家级自然保护区的 20 hm² 南亚热带常绿阔叶林群落,即 DHS (DinHuShan) 大型固定样地(23°09'21"—23°11'30"N, 112°30'39"—112°33'41"E)。整个鼎湖山自然保护区面积为 1155 hm²,地处我国亚热带,属亚热带湿润季风型气候,水热资源丰富,干湿季分明,年平均气温 20.9 °C,年降雨量 1860 mm,年均蒸发量 1115 mm,年均相对湿度 82%^[29]。保护区内生物多样性丰富,森林覆盖率高达 78.8%,拥有地球上同纬度地区极其罕见的大面积原始森林,多种森林类型保存完好^[20]。

1.2 常见种和偶见种

物种多样性数据源自于 2015 年对鼎湖山大样地内胸径(DBH)大于 1 cm 的植株个体的每木检尺调查结果,样地调查按照美国史密森热带森林研究中心(CTFS)在热带森林生物多样性长期监测研究的方法实施^[20]。获取 DHS 大样地中胸径大于等于 1 cm 的物种有 177 种,总个体数为 80937 株。

为了区分常见种和偶见种对群落功能多样性的作用,利用物种的多度来区分每个 100 m×100 m 的样方的常见种和偶见种(表 1)。每 hm² 超过一个个体的物种认定为常见种(>1 个体/hm²),而每 hm² 少于一个个体的物种认定为偶见种(≤1 个体/hm²)^[30]。

1.3 功能性状测定方法

选取该样地乔木的常见种和偶见种测定 5 种功能性状(表 2)。每个物种选取 3—5 株成熟的个体,每株个体抽取 10 片完全展开并暴露在阳光下的叶片。使用扫描仪(CanoScan LiDE 700F)测定叶片面积。用千分尺在每片叶子最宽的地方(避开主脉)测量主脉两侧的叶子薄层厚度。叶子在 70 °C 下干燥 72 h,称量确定叶子的干重。比叶面积为叶面积除以叶干重,而叶片干物质含量为叶干重除以叶鲜重。最大高度通过群落调查以及查询中国植物志获得。对叶片性状的测量工作在植物生长旺盛期进行,每次每个指标测定 3 组数据,最后结果取平均值。因为物种之间的功能性状差异大于物种内部的差异,同时为了避免物种种内存在差异,使用每个物种 3—5 个成熟个体的性状的平均值来代表该物种的功能性状^[31]。

1.4 环境因子测定方法

地形因子选取海拔高度、凹凸度、坡向和坡度(表 3)。使用全站仪测量每个 20 m×20 m 样方四个角的海拔,每个样方的海拔计算为其四个角的平均海拔。目标样方的海拔减去与之相邻的 8 个样方的海拔平均值为该样方的凹凸度,其中,山脊为正值,洼地为负值^[32];分别连接每个样方的 3 个顶点形成 4 个三角形平面,每个平面与该样方投影夹角的平均值为目标样方的坡度;4 个平面与正北方向的角度平均值为目标样方的坡向^[33]。

表 1 DHS 大样地各个 100 m×100 m 样方的常见种和偶见种的数量及其功能实体的数量

Table 1 Number of common and rare species and functional entities in 100 m×100 m in the DHS largescale plot

样方序号 No	常见种数量 Number of common	常见种功能实体数量 Number of FE	偶见种数量 Number of rare	偶见种功能实体数量 Number of FE
1	70	21	3	3
2	63	20	2	2
3	60	22	2	2
4	58	21	3	3
5	72	23	5	5
6	72	22	5	4
7	75	21	2	2
8	60	20	2	2
9	58	19	3	2
10	71	24	4	4
11	73	22	8	6
12	78	22	4	4
13	72	22	10	7
14	59	20	5	4
15	55	20	6	4
16	61	20	9	7
17	67	22	6	4
18	65	24	7	6
19	56	23	3	3
20	60	21	5	4

DHS(DinHuShan); 鼎湖山; FE: 功能实体 Functional entities

表 2 功能性状及其表征的生态功能

Table 2 Functional traits and the ecological functions

功能性状 Functional traits	缩写 Abbreviation	单位 Units	生态功能 Ecological functions	分类标准 Classification criteria
比叶面积	SLA	cm ² /g	表征叶片遮蔽度	1.<160 cm ² /g; 2.>160 cm ² /g
叶干物质含量	LDMC	g/g	表征植物获取光的策略	1.<0.5 g/g; 2.>0.5 g/g
叶面积	LA	cm ²	表征光捕获策略	1.<81 cm ² ; 2. 81—265 cm ² ; 3.>265 cm ²
叶片厚度	Thk	mm	表征叶片寿命、养分循环	1.<0.21 mm; 2.> 0.21 mm
最大高度	H _{max}	m	表征生长和竞争策略	1.<6 m; 2. 6—15 m; 3.>15 m

SLA: 比叶面积 Specific leaf area; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content; LA: 叶面积 Leaf area; Thk: 叶片厚度 Thickness; H_{max} 最大高度 Maximum height

表 3 鼎湖山 DHS 样地中每个 20 m×20 m 大样方中的土壤因子与地形因子

Table 3 Soil factors and topographic factors in each 20 m × 20 m quadrats in the DHS plot

类型 Types	环境因子 Environmental factors	缩写 Abbreviations	类型 Types	环境因子 Environmental factors	缩写 Abbreviations
土壤因子 Soil factors	速效钾	AK	地形因子 Topographic factors	容重	VW
	速效氮	AN		土壤含水量	RSW
	速效磷	AP		土壤 pH	pH
	有机质	TO		坡向	Aspect
	全磷	TP		海拔	Meanelev
	全钾	TK		凹凸度	Convex
	全氮	TN		坡度	Slope

AK: 速效钾 Available potassium; AN: 速效氮 Available nitrogen; AP: 速效磷 Available phosphorus; TO: 有机质 Organic matter; TP: 全磷 Total phosphorus; TK: 全钾 Total potassium; TN: 全氮 Total nitrogen; VW: 容重 Volume weight of soil; RSW: 土壤含水量 Soil moisture mater; pH: 土壤 pH Soil pH; Aspect: 坡向; Meanelve: 海拔; Convex: 凹凸度; Slope: 坡度

土壤因子选取土壤含水量、容重、pH、土壤有机质以及土壤中钾、磷、氮的含量(表 2)。土壤因子测定时在 20 hm²样地内每隔 30 m 随机布设土壤采样点,在每个采样点中,随机选择 8 个方向中的一个方向,在 2 m、5 m 或 15 m 三个距离中随机取 2 个采样点。在鼎湖山共布设了 714 个采样点^[34]。取表层 0—10 cm 的表土

用于测定土壤指标。所有土壤特性均按照先前研究中的描述进行测定^[34]。使用普通克里金插值法计算每 20 m×20 m 样方的土壤性质^[34]。

由于地形和土壤性状的数据为 20 m×20 m 尺度, 将 25 个 20 m×20 m 样方环境因子的均值作为 100 m×100 m 样方的数据。

1.5 常见种和偶见种的功能性状差异

为了评估常见物种和偶见种功能性状的差异, 计算植物群落加权均值(CWM)。CWM 值用于表征群落层面的功能特征(公式 1)^[35]。CWM 值的计算公式如下:

$$CWM = \sum_{i=1}^S W_i \times X_i \quad (1)$$

式中, W_i 为物种 i 在群落中的相对多度, X_i 为物种 i 的性状值, 其中相对多度是衡量单位空间内植物性状的相对指标, 可以预测群落的动态。

1.6 功能实体以及功能多样性指数

根据特征相似度构建了功能实体来替换功能组。根据 Mouillot 等的方法^[4], 使用 K 均值聚类算法将物种的 5 个功能性状分为不同的级别(表 2)。不同级别代表相应功能性状的相似性程度, 以便于后续功能实体的计算。例如, 将功能性状比叶面积(SLA)分为 $< 160 \text{ cm}^2/\text{g}$ 和 $> 160 \text{ cm}^2/\text{g}$ 两类, 分别代表叶片遮蔽度能力的强弱。对不同级别的功能性状进行排列组合, 将每个独特的功能性状级别组合视为功能实体(FE)^[4]。理论上, 所研究的 5 个功能性状可以组成 72 个独特的性状组合, 每个组合都是一个功能实体(表 2)。例如 $SLA < 160 \text{ cm}^2/\text{kg}$ 、叶干物质质量(LDMC) $< 0.5 \text{ g/g}$ 、叶面积(LA) $< 81 \text{ cm}^2$ 、叶片厚度(Thk) $< 0.21 \text{ mm}$ 、最大高度($H_{\max}$) $< 6 \text{ m}$ 的性状组合为一个功能实体。

使用三个指标功能冗余度、功能脆弱度和功能过度冗余度来描述每个样方中常见种或偶见种的功能多样性。功能冗余是指会有一些物种执行相似的功能以维持生态系统, 因此某种物种丧失对生态系统功能的影响会很小^[36]。同时, 功能实体中物种并不是均匀分布的, 物种倾向于不成比例地分布在几个特定的功能实体中导致功能过度冗余, 某些功能实体中可能只有一个物种导致功能脆弱。功能冗余度(FR)使用每个功能实体种常见种或偶见种的平均数量表示(公式 2)。功能脆弱度(FV)使用仅具有一种常见种或偶见种的功能实体占功能实体总数的百分比表示(公式 3); 功能过度冗余度(FOR)使用超过功能实体中物种的平均数量(即功能冗余度, FR)的功能实体占功能实体总数的百分比来表示(公式 4)。

$$FR = \frac{\sum_i^{FE} n_i}{FE} \quad (2)$$

$$FV = \frac{FE - \sum_i^{FE} \min(n_i - 1, 1)}{FE} \times 100 \quad (3)$$

$$FOR = \frac{\sum_i^{FE} [\max(n_i, FR) - FR]}{S} \times 100 \quad (4)$$

式中, S 是每个样地中常见种或偶见种的总数, FE 是功能实体的总数, n_i 是功能实体 i 中的常见种或偶见种的数量。

由于常见种和偶见种根据 1 hm^2 内的多度区分, 因此以鼎湖山 20 hm^2 大样地 20 个 $100 \text{ m} \times 100 \text{ m}$ 的样方为研究对象。使用“mFD”R 包计算每个样方功能实体数量、功能冗余度、功能过度冗余度以及功能脆弱度^[37]。使用 Wilcoxon 检验检测常见种和偶见种功能性状间是否存在显著性差异。使用“vegan”包运用冗余分析(RDA)分析常见种和偶见种功能多样性与环境因子的关系^[38]。上述所有数据均使用 R 4.1 软件进行计算和统计检验^[39]。

2 结果与分析

2.1 常见种和偶见种的功能性状差异

研究结果表明常见种和偶见种之间 5 个功能性状存在显著差异(图 1)。偶见种的 CWM_SLA 极极显著高于常见种。常见种的 CWM_LDMC、CWM_LA、CWM_Thk、CWM_H_{max} 极极显著高于偶见种。

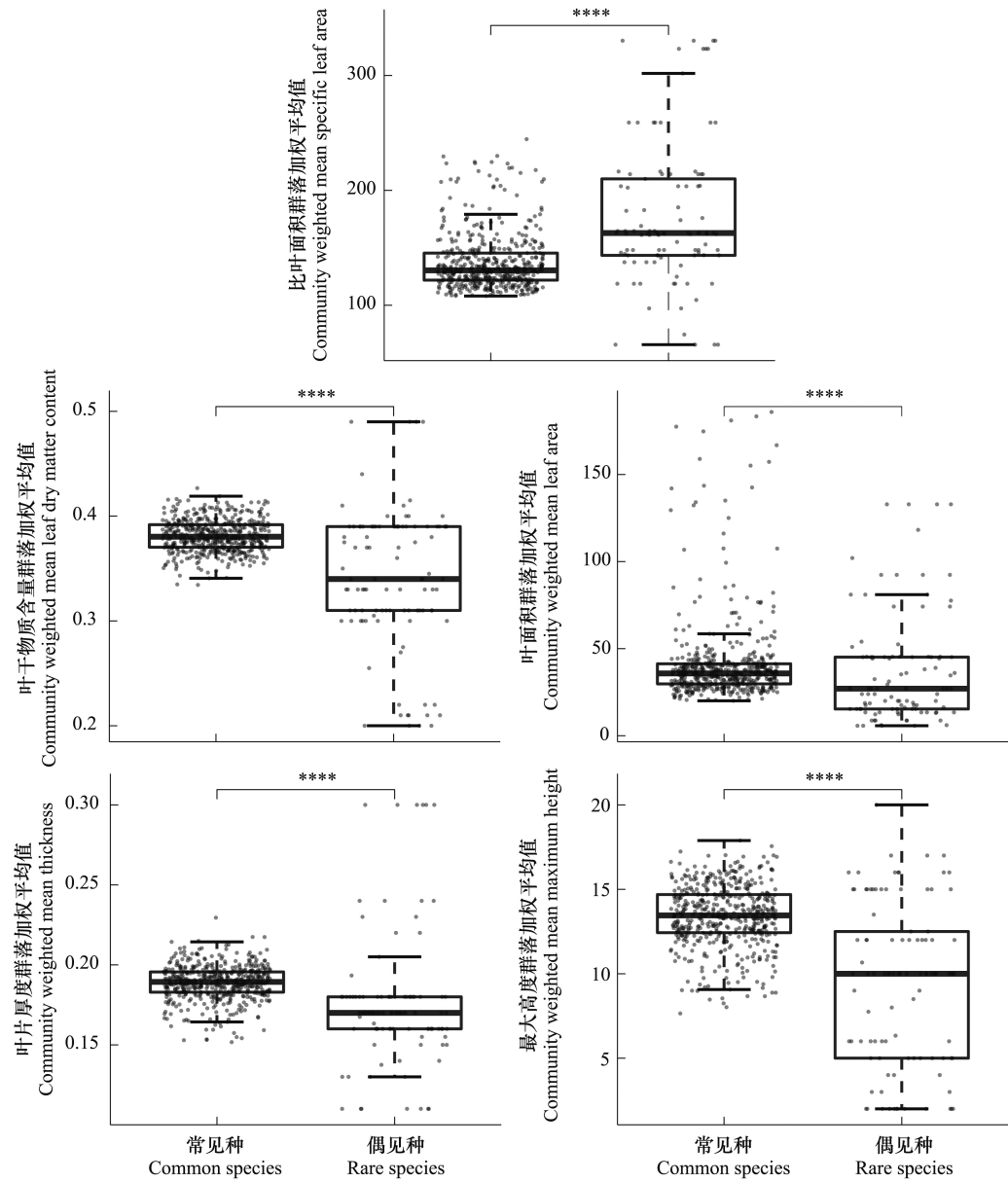


图 1 常见种和偶见种功能性状的变化
Fig.1 Differences in functional traits between common species and rare species
**** 表示两者差异达到极极显著

2.2 物种数量对常见种和偶见种的功能多样性的影响

常见种和偶见种的功能多样性与物种数量的线性关系如图所示(图 2), 功能实体数量分别与常见种和偶见种的物种数量呈显著正相关, 常见种的功能实体数量为 19—24, 偶见种的功能实体数量为 2—7。功能冗余度分别与常见种和偶见种的物种数量呈显著正相关, 常见种的功能冗余度为 2.4—3.6, 偶见种的功能冗余度为 1—1.5。功能过度冗余度与常见种的物种数量没有显著相关性, 常见种的功能过度冗余度为 27.4%—

34.6%:功能过度冗余度与偶见种的物种数量呈显著正相关,偶见种的功能过度冗余度为 0%—25%。功能脆弱度分别与常见种和偶见种的物种数量呈显著正相关,常见种的功能脆弱为 25.0%—52.2%,偶见种的功能脆弱度为 50%—100%。

2.3 环境因子对功能多样性的影响

环境因子与常见种的功能多样性指数的 RDA 分析表明,环境因子对常见种的功能多样性指数的影响不同(图 3)。在地形因子方面,海拔(Meanelev)是影响常见种功能多样性最关键的地形因子,其次是凹凸度(Convex)>坡向(Aspect)>坡度(Slope)。在土壤因子方面,土壤含水量(RSW)是影响常见种功能多样性最关键的土壤因子,其次是全氮(TN)>速效钾(AK)>速效氮(AN)>全磷(TP)>土壤 pH(pH)>有机质(TO)>全钾(TK)>速效磷(AP)>容重(VW)。TO 与 FE 的夹角最小,FE 与 TK、TN、TO、AN、TP、AK 呈正相关,与 AP、pH、VW、RSW、ASPECT 呈负相关。TN、TK 与 FR 的夹角最小,FR 与 AN、TO、TK、TN 呈正相关,与 AP、pH、VW、RSW 呈负相关。海拔与 FOR 的夹角最小,FOR 与海拔呈正相关,且受海拔影响较大。AP 与 FV 的夹角最小,FE 与 pH、AP 呈正相关。

环境因子与偶见种的功能多样性指数的 RDA 分析表明,环境因子对偶见种的功能多样性指数的影响不同(图 4)。在地形因子方面,Convex 是影响偶见种功能多样性最关键的地形因子,其次是 Slope>Aspect>Meanelev 在土壤因子方面,AK 是影响偶见种功能多样性最关键的土壤因子,其次是 TP>AN>TK>TN>TO>VW>RSW>pH>AP。AN、TP 与 FE 的夹角最小,FE 与 AK、AN、TP、TN、TO 呈正相关,与 AP、pH、VW、Meanelev 呈负相关。TK 与 FR 的夹角最小,FR 与 AN、TO、TK、TN 呈正相关,与 AP、pH、VW、RSW 呈负相关。TK 与 FOR 的夹角最小,FOR 与 TK 呈正相关,且受 TK 影响较大。Slope 与 FV 的夹角最小,FV 与 Slope 呈正相关,且受 Slope 影响较大。

3 讨论和结论

3.1 常见种和偶见种的功能性状差异

群落水平植物功能性状是将植物个体水平功能性状与物种相对多度相结合,用于描述群落对环境变化的响应规律^[40]。群落加权平均性状能够对环境过滤作用作出响应,可以与环境变化、生态系统服务相联系,从而影响生态系统功能^[41—42]。在本研究中,发现在群落水平上,植物功能性状在常见种和偶见种之间存在显著差异(图 1)。偶见种的 CWM_SLA 显著高于常见种,这是由于 SLA 与叶经济谱和叶寿命相关,较高的 SLA 通常具有较高的代谢和生长速率,有助于数量稀少的偶见种在群落中生存^[43]。常见种的 CWM_LDMC、CWM_LA、CWM_Thk、CWM_H_{max} 显著高于偶见种,这是由于这些性状与植物的繁殖力和光的竞争关系密切。常见种的数量在群落中处于优势地位,物种竞争能力大于偶见种。

3.2 物种丰富度对常见种和偶见种的功能多样性的影响

就物种数量而言,样地中常见种数量是偶见种数量的 10 倍左右,但就功能实体数量而言,常见种功能实体数量仅为偶见种的 5 倍左右。因此,群落中数量较低的偶见种保持着较高比例的功能实体数量。本研究结果表明,尽管常见种和偶见种都对功能实体做出了贡献,但数量较低的偶见种的贡献较大。功能实体数量与常见种和偶见种数量显著正相关,而且功能实体丰富度随着偶见种数量的增长速度远大于常见种。因此,物种丰富度更高的群落(含有偶见种比例更高)森林具有更多的功能实体,这表明高丰富度的群落对物种丧失的敏感性更低。

功能冗余度是衡量群落恢复力的关键属性^[20],功能性状组成功能实体的冗余可以作为一种防护,防止因群落物种丰富度下降而导致功能多样性丧失,同时增加群落面对不断变化的环境条件的稳定性和可靠性^[36]。由于功能冗余的物种占据了相似的功能空间部分,在群落中失去一个功能冗余的物种不会显著降低群落的功能多样性^[44]。相关研究表明,物种丰富的热带森林类型往往比物种贫乏的热带森林类型具有更多的功能冗余,这表明物种丰富度对群落的功能和稳定性有积极影响^[45]。本研究结果表明,功能冗余度与常见种和偶见种数量呈显著正相关(图 2),表明物种数量高的森林具有更强的抵抗干扰的能力。此外,功能实体数量和物

种丰富度之间的线性回归斜率表明,功能实体数量的增长速度慢于物种丰富度的增长速度。

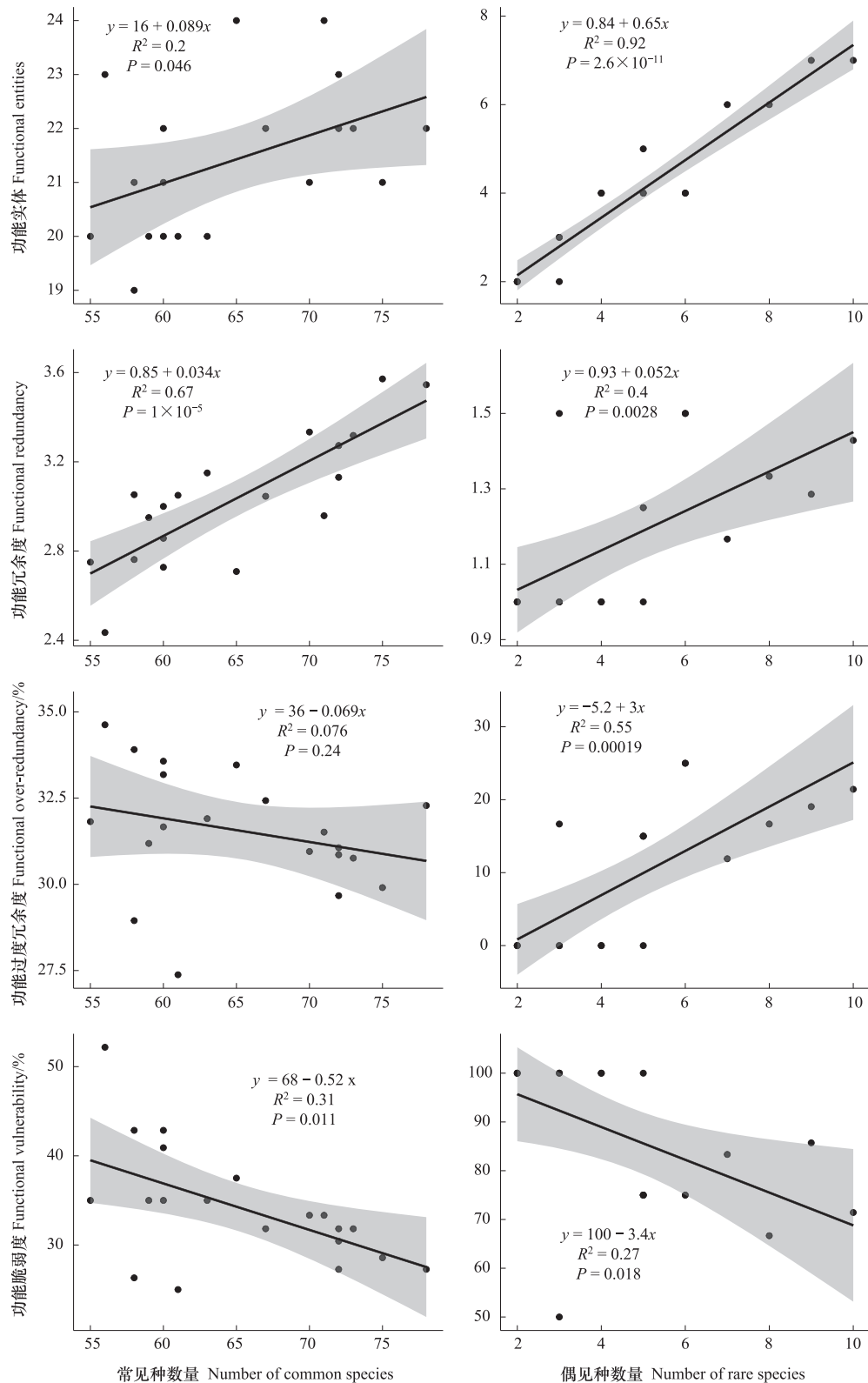


Fig.2 Species numbers effect functional diversity

阴影区域代表 95% 的置信区间

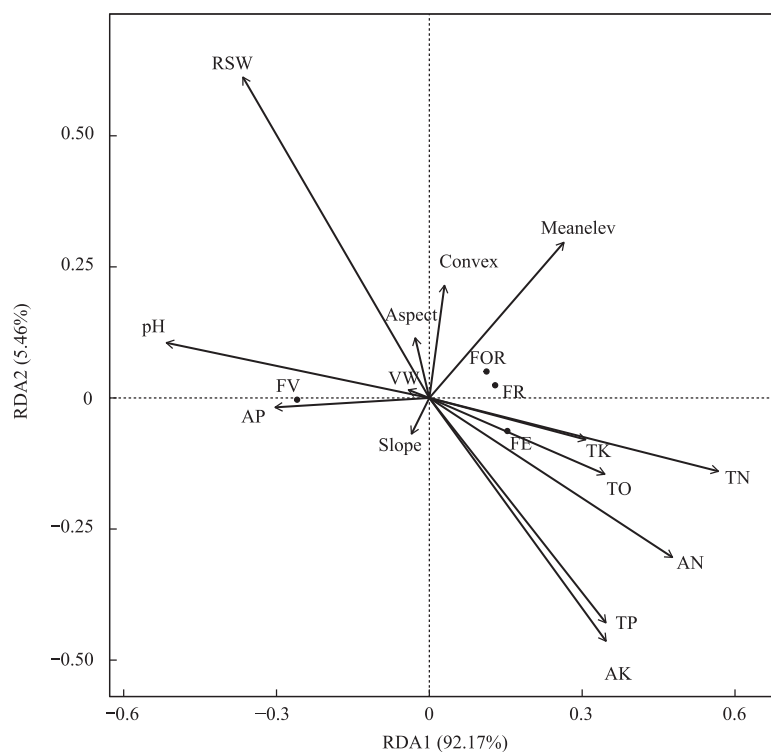


图3 环境因子与常见种功能多样性指数之间 RDA 分析

Fig.3 RDA analysis on the relationship between environmental factors and common species functional diversity indices

RDA: 冗余分析 Redundancy Analysis; AK: 速效钾 Available potassium; AN: 速效氮 Available nitrogen; AP: 速效磷 Available phosphorus; TO: 有机质 Organic matter; TP: 全磷 Total phosphorus; TK: 全钾 Total potassium; TN: 全氮 Total nitrogen; VW: 容重 Volume weight of soil; RSW: 土壤含水量 Soil moisture mater; pH: 土壤 pH Soil pH; Aspect: 坡向; Meanelev: 海拔; Convex: 凹凸度; Slope: 坡度

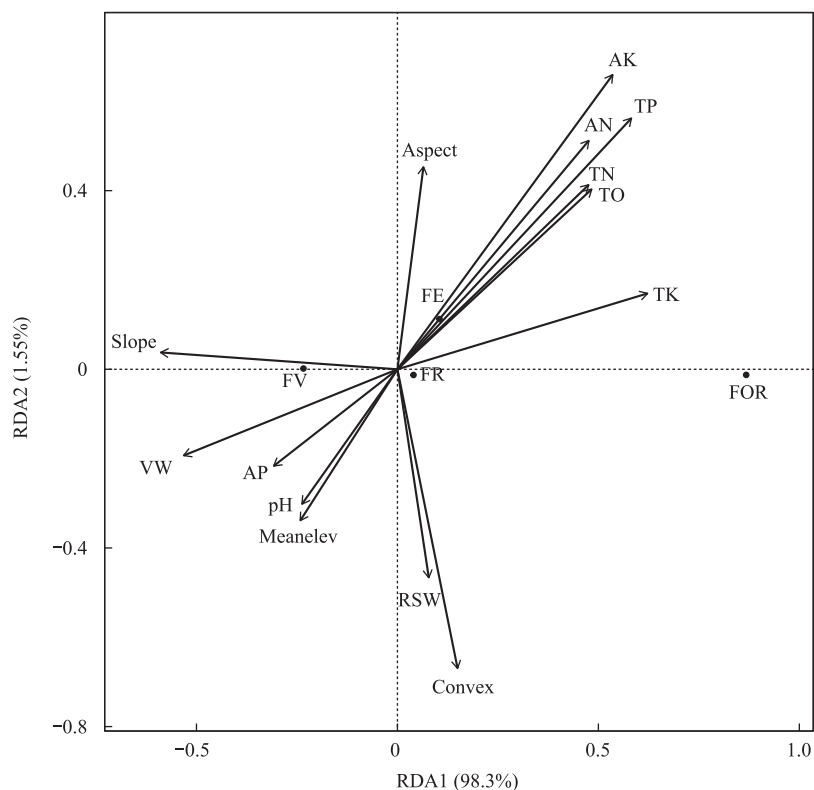


图4 环境因子与偶见种功能多样性指数之间 RDA 分析

Fig.4 RDA analysis on the relationship between environmental factors and rare species functional diversity indices

群落的稳定性和可靠性取决于物种在功能实体中的分布方式^[46]。在功能冗余度的基础上,使用功能过度冗余度来进一步描述功能实体的物种分布模式^[4]。本研究结果表明,常见种的功能过度冗余度为 27.4%—34.6%,偶见种的功能过度冗余度为 0%—25%(图 2),这意味着常见种和偶见种都有部分物种更密集地堆积在更少的功能实体中,所有物种都高度相似,即使其它物种丧失,某些物种仍能保持某些特定功能^[47]。功能过度冗余度与偶见种数量呈显著正相关,表明偶见种的功能实体中的物种更加密集。

即使在物种丰富的森林生态系统中,也不能再假设物种丧失的影响可以被功能冗余所抵消,因为物种倾向于不成比例地分布在几个特定的功能实体中,导致某些功能实体中只有一个物种。使用功能脆弱度表示仅具有一个物种的功能实体的百分比。相关研究表明,小部分物种对大多数特定生态系统功能都具有特定的贡献^[48],并且该部分物种通常具有特定的功能性状值以最佳地实现这些功能^[11,4]。六种原始热带森林类型的研究表明,高功能冗余(或功能过度冗余)仅局限于少数功能实体,功能脆弱性的总体水平很高^[49]。本研究结果表明,功能脆弱度与物种数量呈显著负相关(图 2),表明物种丰富的群落适度降低了潜在的功能脆弱性,但是物种丰富的群落脆弱性程度仍然较高。

生物多样性与生态系统功能之间的关系与生态系统中物种的功能多样性有关^[50]。前人研究表明,与物种数量丰富且分布广泛的群落相比,物种丰富度较低的群落(例如偶见种比例较低)对自然和人为干扰(例如全球环境变化、栖息地丧失)的敏感性更高^[51]。一些关键物种对生态系统功能具有不成比例的影响^[52]。本研究结果表明,具有独特性状组合的物种的消失可能会对群落功能多样性产生强烈影响,物种丧失对生态系统功能的影响可能取决于物种功能的稀有性。研究表明,自然或人为干扰(例如气候变化、栖息地退化和人类的直接影响)可能导致群落重组或物种丧失^[53]。当偶见种消失时,意味着不可替代的性状组合将丢失,相应的独特生态系统功能可能会受到强烈影响^[2,52]。本研究表明,数量较少的偶见种具有更多的功能实体,这些物种可能对南亚热带森林生态系统的潜在多样化功能做出不成比例的贡献(图 2)。因此,支持特定生态系统功能的物种(尤其是功能稀有且多度较低的物种)应该是优先保护的物种,减少因人为干扰造成的具有独特性状组合和偶见种损失是维持南亚热带森林生态系统功能的有效途径。

3.3 环境因子对功能多样性的影响

地形或土壤等环境因素通过影响植物功能性状的空间分布,进而影响植物功能多样性^[54—55]。在小尺度上,海拔和凹凸度是影响南亚热带常绿阔叶林植物功能性状最重要的两个地形因子,而土壤含水量和全氮含量是影响植物功能性状最重要的土壤因子^[55]。本研究中,海拔是影响常见种功能多样性的最关键的地形因子,凹凸度是影响偶见种功能多样性的最关键的地形因子。此外,除地形因子之外的其它土壤因子也影响了 DHS 南亚热带常绿阔叶林群落的功能多样性。在土壤因子方面,土壤含水量是影响常见种功能多样性最关键的土壤因子,其次是 $TN > AK > AN > TP > Ph > TO > TK > AP > VW$ 。N、P、K 是植物生长必需的营养元素,土壤中营养元素的含量和形态也显著影响植物的功能性状^[56]。磷是世界上许多森林地区的主要限制因素,因为土壤中严重缺磷会影响某些光合作用过程^[54—55]。中国热带和亚热带地区土壤总磷(TP)含量低于其他地区。在我们对偶见种功能多样性的研究中,AK 和 TP 是影响偶见种功能多样性的最关键的环境因子,其次是 $AN > TK > TN > TO > VW > RSW > Ph > AP$ 。

综上所述,鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落中功能性状在常见种和偶见种间差异显著。群落中数量较少的偶见种保持着较高比例的功能实体数量。功能实体数量与常见种和偶见种数量显著正相关,而且功能实体丰富度随着偶见种数量的增长速度远大于常见种,这表明高丰富度的群落对物种丧失的敏感性更低。功能冗余度与常见种和偶见种的物种数量显著正相关,表明物种数量高的南亚热带森林具有更强的抵抗干扰的能力。功能过度冗余度与偶见种数量显著正相关,表明偶见种的功能实体中的物种更加密集。功能脆弱度与常见种和偶见种数量呈显著负相关,表明物种丰富的群落降低了潜在的功能脆弱性,但是物种丰富群落的脆弱程度仍然较高。在地形因子方面,海拔是影响常见种功能多样性的最关键地形因子,凹凸度是影响偶见种功能多样性的最关键地形因子。在土壤因子方面,RSW 是影响常见种功能多样性的最关键土壤因子,AK 是影

响偶见种功能多样性的最关键环境因子。研究表明,尽管物种丰富的热带森林具有较高的功能冗余,但其提供的保险效应不能抵消生态系统的功能脆弱性。减少具有独特功能实体和偶见种的损失是避免热带森林生态系统功能损失的有效和必要的方法。

参考文献 (References):

- [1] Barnosky A D, Matzke N, Tomiya S, Wogan G O U, Swartz B, Quental T B, Marshall C, McGuire J L, Lindsey E L, Maguire K C, Mersey B, Ferrer E A. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 2011, 471(7336): 51-57.
- [2] Carmona C P, Tamme R, Pärtel M, de Bello F, Brosse S, Capdevila P, González-M R, González-Suárez M, Salguero-Gómez R, Vázquez-Valderrama M, Toussaint A. Erosion of global functional diversity across the tree of life. *Science Advances*, 2021, 7(13): eabf2675.
- [3] Leitão R P, Zuanon J, Villéger S, Williams S E, Baraloto C, Fortunel C, Mendonça F P, Mouillot D. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proceedings Biological Sciences*, 2016, 283(1828): 20160084.
- [4] Mouillot D, Villéger S, Parravicini V, Kulbicki M, Arias-González J E, Bender M, Chabanet P, Floeter S R, Friedlander A, Vigliola L, Bellwood D R. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(38): 13757-13762.
- [5] Dee L E, Cowles J, Isbell F, Pau S, Gaines S D, Reich P B. When do ecosystem services depend on rare species? *Trends in Ecology & Evolution*, 2019, 34(8): 746-758.
- [6] Jousset A, Bienhold C, Chatzinotas A, Gallien L, Gobet A, Kurm V, Küsel K, Rillig M C, Rivett D W, Salles J F, van der Heijden M G A, Youssef N H, Zhang X W, Wei Z, Gera Hol W H. Where less may be more: how the rare biosphere pulls ecosystems strings. *The ISME Journal*, 2017, 11(4): 853-862.
- [7] Soliveres S, Manning P, Prati D, Gossner M M, Alt F, Arndt H, Baumgartner V, Binkenstein J, Birkhofer K, Blaser S, Blüthgen N, Boch S, Böhm S, Börschig C, Buscot F, Diekötter T, Heinze J, Hölzel N, Jung K, Klaus V H, Klein A M, Kleinebecker T, Klemmer S, Krauss J, Lange M, Morris E K, Müller J, Oelmann Y, Overmann J, Pašalić E, Renner S C, Rillig M C, Schaefer H M, Schlöter M, Schmitt B, Schöning I, Schrupp M, Sikorski J, Socher S A, Solly E F, Sonnemann I, Sorkau E, Steckel J, Steffan-Dewenter I, Stempfhuber B, Tschapka M, Türke M, Venter P, Weiner C N, Weisser W W, Werner M, Westphal C, Wilcke W, Wolters V, Wubet T, Wurst S, Fischer M, Allan E. Locally rare species influence grassland ecosystem multifunctionality. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2016, 371(1694): 20150269.
- [8] Zavaleta E S, Hulvey K B. Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders. *Science*, 2004, 306(5699): 1175-1177.
- [9] Cardinale B J, Duffy J E, Gonzalez A, Hooper D U, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace G M, Tilman D, Wardle D A, Kinzig A P, Daily G C, Loreau M, Grace J B, Larigauderie A, Srivastava D S, Naeem S. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 2012, 486(7401): 59-67.
- [10] Slade E M, Mann D J, Lewis O T. Biodiversity and ecosystem function of tropical forest dung beetles under contrasting logging regimes. *Biological Conservation*, 2011, 144(1): 166-174.
- [11] Lohbeck M, Bongers F, Martinez-Ramos M, Poorter L. The importance of biodiversity and dominance for multiple ecosystem functions in a human-modified tropical landscape. *Ecology*, 2016, 97(10): 2772-2779.
- [12] Carmona C P, de Bello F, Mason N W H, Lepš J. Traits without borders: integrating functional diversity across scales. *Trends in Ecology & Evolution*, 2016, 31(5): 382-394.
- [13] Schmitt S, Maréchaux I, Chave J, Fischer F, Piponirot C, Traissac S, Hérault B. Functional diversity improves tropical forest resilience: insights from a long-term virtual experiment. *Journal of Ecology*, 2020, 108: 831-843.
- [14] Sanaphre-Villanueva L, Dupuy J, Andrade J, Reyes-García C, Paz H, Jackson P. Functional diversity of small and large trees along secondary succession in a tropical dry forest. *Forests*, 2016, 7(12): 163.
- [15] Mason N, Bello F, Mouillot D, Pavoine S, Dray S. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, 2013, 24(5): 794-806.
- [16] Bonan G B. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 2008, 320(5882): 1444-1449.
- [17] Ceballos G, Ehrlich P R, Barnosky A D, García A, Pringle R M, Palmer T M. Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 2015, 1(5): e1400253.
- [18] Hooper D U, Adair E C, Cardinale B J, Byrnes J E K, Hungate B A, Matulich K L, Gonzalez A, Duffy J E, Gamfeldt L, O'Connor M I. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 2012, 486(7401): 105-108.

- [19] Johnson C N, Balmford A, Brook B W, Buettel J C, Galetti M, Lei G C, Wilmschurst J M. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science*, 2017, 356(6335): 270-275.
- [20] Pillar V D, Blanco C C, Müller S C, Sosinski E E, Joner F, Duarte L D S. Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 2013, 24(5): 963-974.
- [21] Emmett Duffy J. Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2009, 7(8): 437-444.
- [22] Jain M, Flynn D F B, Prager C M, Hart G M, DeVan C M, Ahrestani F S, Palmer M I, Bunker D E, Knops J M H, Jouseau C F, Naeem S. The importance of rare species: a trait-based assessment of rare species contributions to functional diversity and possible ecosystem function in tall-grass prairies. *Ecology and Evolution*, 2014, 4(1): 104-112.
- [23] Lewis O T. Biodiversity change and ecosystem function in tropical forests. *Basic and Applied Ecology*, 2009, 10(2): 97-102.
- [24] Naeem S, Duffy J E, Zavaleta E. The functions of biological diversity in an age of extinction. *Science*, 2012, 336(6087): 1401-1406.
- [25] Martin P H, Fahey T J, Sherman R E. Vegetation zonation in a neotropical montane forest: environment, disturbance and ecotones. *Biotropica*, 2011, 43(5): 533-543.
- [26] Hector A, Bagchi R. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, 2007, 448(7150): 188-190.
- [27] Bellwood D R, Hoey A S, Hughes T P. Human activity selectively impacts the ecosystem roles of parrotfishes on coral reefs. *Proceedings Biological Sciences*, 2012, 279(1733): 1621-1629.
- [28] Lyons K G, Brigham C A, Traut B H, Schwartz M W. Rare species and ecosystem functioning. *Conservation Biology*, 2005, 19(4): 1019-1024.
- [29] 叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 练琚愉, 王志高, 李林, 魏识广, 王章明. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林 20 公顷样地群落特征研究. *植物生态学报*, 2008, 32(2): 274-286.
- [30] Hamilton L S, Juvik J O, Scatena F N. The Puerto Rico tropical cloud forest symposium: introduction and workshop synthesis. *Ecological Studies*. New York, NY: Springer US, 1995: 1-18.
- [31] Shipley B. Comparative plant ecology as a tool for integrating across scales. *Ann Bot*, 2007, 99(5): 965-6.
- [32] Legendre P, Mi X C, Ren H B, Ma K P, Yu M J, Sun I F, He F L. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 2009, 90(3): 663-674.
- [33] Wang Z G, Ye W H, Cao H L, Huang Z L, Lian J Y, Li L, Wei S G, Sun I F. Species-topography association in a species-rich subtropical forest of China. *Basic and Applied Ecology*, 2009, 10(7): 648-655.
- [34] Shen Y, Santiago L S, Shen H, Ma L, Lian J Y, Cao H L, Lu H P, Ye W H. Determinants of change in subtropical tree diameter growth with ontogenetic stage. *Oecologia*, 2014, 175(4): 1315-1324.
- [35] Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, Williams N S G, Garden D, Dorrough J, Berman S, Quétier F, Thébaud A, Bonis A. Assessing functional diversity in the field-methodology matters!. *Functional Ecology*, 2008, 22(1): 134-147.
- [36] Gallagher R V, Hughes L, Leishman M R. Species loss and gain in communities under future climate change: consequences for functional diversity. *Ecography*, 2013, 36(5): 531-540.
- [37] Magneville C, Loiseau N, Albouy C, Casajus N, Claverie T, Escalas A, Leprieur F, Maire E, Mouillot D, Villéger S. mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. *Ecography*, 2022(1): 87-98.
- [38] Dixon P. VEGAN, a package of R functions for community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14(6): 927-930.
- [39] R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2021.
- [40] Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas M L, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint J P. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 2004, 85(9): 2630-2637.
- [41] 李江文, 何邦印, 李彩, 回虹燕, 刘博, 张晓曦, 樊慧, 苏文钰. 不同恢复年限草地群落水平植物功能性状及功能多样性分析. *草业学报*, 2023, 32(1): 16-25.
- [42] Nunes A, Köbel M, Pinho P, Matos P, de Bello F, Correia O, Branquinho C. Which plant traits respond to aridity? A critical step to assess functional diversity in Mediterranean drylands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 239: 176-184.
- [43] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [44] Carmona C P, de Bello F, Mason N W H, Lepš J. Trait probability density (TPD): measuring functional diversity across scales based on TPD with R. *Ecology*, 2019, 100(12): e02876.
- [45] Tilman D, Isbell F, Cowles J M. Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2014, 45(1):

471-493.

- [46] Fonseca C R, Ganade G. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, 2001, 89(1): 118-125.
- [47] Yachi S, Loreau M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1999, 96(4): 1463-1468.
- [48] Winfree R, Fox J W, Williams N M, Reilly J R, Cariveau D P. Abundance of common species, not species richness, drives delivery of a real-world ecosystem service. *Ecology Letters*, 2015, 18(7): 626-635.
- [49] Zhang S Z, Zang R G. Tropical forests are vulnerable in terms of functional redundancy. *Biological Conservation*, 2021, 262: 109326.
- [50] Cadotte M W, Carscadden K, Mirotchnick N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 2011, 48(5): 1079-1087.
- [51] Leitão R P, Zuanon J, Villéger S, Williams S E, Baraloto C, Fortunel C, Mendonça F P, Mouillot D. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proceedings Biological Sciences*, 2016, 283(1828): 20160084.
- [52] Violle C, Thuiller W, Mouquet N, Munoz F, Kraft N J B, Cadotte M W, Livingstone S W, Mouillot D. Functional rarity: the ecology of outliers. *Trends in Ecology & Evolution*, 2017, 32(5): 356-367.
- [53] Van der Sande M T, Arets E J M M, Pea-Claros M, De Avila A L, Roopsind A, Mazzei L, Ascarrunz N, Finegan B, Alarcón A, Cáceres-Siani Y, Licona J C, Ruschel A, Toledo M, Poorter L. Old-growth Neotropical forests are shifting in species and trait composition. *Ecological Monographs*, 2016, 86(2): 228-243.
- [54] Wu C C, Tsui C C, Hsieh C F, Asio V B, Chen Z S. Mineral nutrient status of tree species in relation to environmental factors in the subtropical rain forest of Taiwan. *Forest Ecology and Management*, 2007, 239(1/2/3): 81-91.
- [55] 丁佳, 吴茜, 闫慧, 张守仁. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响. *生物多样性*, 2011, 19(2): 158-167.
- [56] Li L, Wen Z F, Wei S G, Lian J, Ye W. Functional diversity and its influencing factors in a subtropical forest community in China. *Forests*, 2022, 13(7): 966.