

DOI: 10.20103/j.stxb.202309262083

李玉玲, 梁素, 周丽珠, 梁士楚, 宁钧莹, 莫君容, 李东蓉. 基于功能性状的中亚热带岩溶常绿落叶阔叶混交林物种多样性维持研究. 生态学报, 2024, 44(10): 4400-4411.

Li Y L, Liang S, Zhou L Z, Liang S C, Ning J Y, Mo J R, Li D R. Maintenance of species diversity in evergreen deciduous broad-leaved mixed forest of karst hills in central subtropical region based on functional traits. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(10): 4400-4411.

# 基于功能性状的中亚热带岩溶常绿落叶阔叶混交林物种多样性维持研究

李玉玲, 梁素, 周丽珠, 梁士楚\*, 宁钧莹, 莫君容, 李东蓉

广西师范大学生命科学学院, 桂林 541006

**摘要:** 理解植物功能性状和功能实体在森林群落的分布, 有助于探讨物种丧失对森林生态系统功能、冗余和恢复力的影响。为了解脆弱的岩溶石山森林在应对生物多样性丧失的生态系统反馈, 对桂林岩溶石山两块 1hm<sup>2</sup> 的常绿落叶阔叶混交林的木本植物数据进行了分析。包括基于功能性状计算功能多样性、构建功能实体计算功能冗余以及采用 Pearson 相关分析和 Mantel 检验评估物种多样性指标在生态系统的维持机制。结果显示: (1) 青冈+大叶榉树群落的功能多样性指标均低于鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落, 且两个群落间功能均匀度不相关 ( $P>0.05$ ), 功能丰富度、功能离散度和 Rao's 二次熵呈现极显著相关性 ( $P<0.001$ ), 功能分散度呈现显著相关性 ( $P<0.05$ )。 (2) 两个群落的物种丰富度与功能冗余指标表现出相似的线性关系, 即物种丰富度与功能实体等级、功能冗余、功能超冗余呈正相关, 与功能脆弱性呈负相关关系。 (3) 不同植物功能性状间、不同功能多样性指标间和不同功能冗余指标间的相关性较强, 功能多样性指标和功能冗余指标间无显著相关性, 但功能性状与功能多样性指标、功能性状与功能冗余指标均存在不同程度的相关性。而在功能实体与物种多样性指标的相关性方面, 呈现出同物种丰富度与物种多样性指标相似的显著度。另外, 物种多度与物种丰富度、功能分散度、功能离散度、Rao's 二次熵及功能脆弱性均显著相关。总之, 在岩溶石山常绿落叶阔叶混交林中, 高功能多样性的群落存在高功能冗余的现象, 但功能多样性和功能冗余是相互独立的因素; 物种丰富度高的群落所提供的保险效应无法抵消其生态系统的脆弱性。因此, 不能仅通过保护物种丰富度来维持生态系统的特有功能, 还应充分考虑多度对生态系统功能的贡献, 以更有效地实现对岩溶石山森林生态系统的保护。

**关键词:** 功能多样性; 功能冗余; 岩溶石山; 常绿落叶阔叶混交林; 物种多样性

## Maintenance of species diversity in evergreen deciduous broad-leaved mixed forest of karst hills in central subtropical region based on functional traits

LI Yuling, LIANG Su, ZHOU Lizhu, LIANG Shichu\*, NING Junying, MO Junrong, LI Dongrong

College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China

**Abstract:** Understanding the distribution of plant functional traits and functional entities in forest communities can contribute to exploring how species loss impact on forest ecosystem function, redundancy, and resilience. To figure out the ecosystem performance of fragile karst hills forests in response to biodiversity loss, this study analyzed woody plant data from two 1hm<sup>2</sup> deciduous broad-leaved mixed forests which is located in the karst hills of Guilin. The analysis included calculating functional diversity based on functional traits, constructing functional entities for computing functional redundancy, and applying Pearson analysis and Mantel test to examine the maintenance mechanism of species diversity indicators in the ecosystems. The results showed that: (1) All the functional diversity indicator of *Quercus glauca*+*Zelkova*

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (32260283); 广西自然科学基金项目 (2022GXNSFAA035600); 2023 年广西高校大学生创新创业计划项目 (S202310602181)

**收稿日期:** 2023-09-26; **网络出版日期:** 2024-02-28

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gxlsc@sina.com

*schneideriana* community were lower than those of *Psyrax dicocca*+*Quercus glauca*+*Triadica rotundifolia* community, and the functional evenness was not correlation between two communities ( $P>0.05$ ). Additionally, the functional richness, functional dispersion and Rao's quadratic entropy of the two communities showed highly significantly correlated ( $P<0.001$ ), and the functional divergence indicates showed significant correlation ( $P<0.05$ ). (2) The species richness and functional redundancy indices of the two communities exhibited similar linear relationship. Specifically, species richness was positively correlated with functional entities rank, functional redundancy, and functional over-redundancy, while species richness was negatively correlated with functional vulnerability. (3) There were strong correlations among different plant functional traits, different functional diversity indicators and different functional redundancy indicators, and no significant correlations between functional diversity indicators and functional redundancy indicators, but there were different degree of correlations between functional traits and functional diversity indicators, and between functional traits and functional redundancy indicators. It should not be ignored that the correlations between functional entities and species diversity indicators showed similar significance to species richness and species diversity indicators. In addition, species abundance was significantly correlated with species richness, functional divergence, functional dispersion, Rao's quadratic entropy and functional vulnerability. In conclusion, in evergreen deciduous broad-leaved mixed forest of karst hills, communities with high functional diversity demonstrated highly functional redundancy, while functional diversity and functional redundancy were independent factors. Furthermore, it is noteworthy that the insurance effect provided by communities with high species richness could not fully offset the vulnerability of the ecosystem. To realize the conservation of forest ecosystems in karst hills more effectively, not only maintain the unique function of the ecosystem only by protecting the species richness, but also should fully consider the contribution of species abundance to the ecosystem function.

**Key Words:** functional diversity; functional redundancy; karst hills; evergreen deciduous broad-leaved mixed forest; species diversity

地球正在进入由人类干扰引发的第六个灭绝期<sup>[1]</sup>。全球物种丧失引起生物多样性降低的过程中,不仅存在个体层面的物种损失,物种所对应的特定功能性状遗失也是威胁生态系统功能的主要方面<sup>[2-3]</sup>。尽管有大量证据表明物种多样性(SD)与生态系统功能存在积极关系<sup>[4-6]</sup>,但小比例的物种能否执行生态系统大多数的关键功能,仍是生态科学争论的核心问题之一<sup>[4,7]</sup>。与之相关的,物种损失能否缓冲生态系统功能和服务的影响也成为学者们持续探索的主题<sup>[8]</sup>。

为应对生物多样性加速丧失的担忧,目前,学者们已从理论和经验两方面加强了对物种丰富度(RICH)、植物功能性状(PFT)、生态过程和生态系统稳定性之间的关注和理解<sup>[1,9-11]</sup>。首先,不同性状组合的物种可能发挥不同的功能,导致生物物种多样性丧失直接影响生态系统功能<sup>[12]</sup>。因此,人们将能够反映个体在生境中生长、存活和繁殖适合度的植物功能性状纳入了生物多样性的衡量指标<sup>[13]</sup>。其次,基于功能性状的功能多样性(FD)成为反映生态系统资源动态性、稳定性、抗干扰能力的重要指标,用于描述功能空间中性状的不同方面<sup>[14-16]</sup>。另外,功能冗余(FR)也是理解生物多样性生态价值的关键指标<sup>[9]</sup>,是将生态系统功能变化与物种损失联系起来的理论核心,用以评估群落物种所具备的相似性状在抵抗外界干扰时的复原力<sup>[12,17]</sup>。

研究功能性状、功能多样性和功能冗余是理解生态系统的运行方式以及如何维持其功能和稳定性的有效手段<sup>[9]</sup>。有意义的性状及其数量和类型的选择,对了解植物性状在生态系统的运作至关重要。因此,本文选择优于分类性状的连续性状作为研究基准<sup>[18]</sup>。功能多样性将植物个体与生态系统连接起来,已广泛应用于评估生态系统稳定和生态系统多功能等方面,是发展较为成熟的计算模型<sup>[19-20]</sup>。但是,代表物种在功能相似方面的功能冗余的定量化研究还相对缺乏<sup>[21]</sup>,主要集中于两个方面,一是 Ricotta 等提出用“唯一值”的补充来总结单个物种对生物群落总体冗余度的贡献<sup>[2]</sup>;二是 Mouillot 等基于 6 种功能性状的独特组合确定不同的“功能实体”以计算物种丰富度与功能实体数量间的比率<sup>[4]</sup>。另外,也有学者认为 FR 和 FD 之间可能存在一

定的关系并进行探究,比如用 Pearson 相关检验或多元回归评估所有功能指数间的相关性<sup>[5,9]</sup>。同时,考虑到生物量比率假说,有学者认为物种性状对生态系统性状和功能的影响取决于群落多度(Abundance)<sup>[4,12,22]</sup>,但涉及物种多度的研究还较少。

目前,关于喀斯特植物群落的研究主要集中在物种多样性和功能多样性的单一方面<sup>[21,23]</sup>,对功能多样性与功能冗余之间的关系探究尚不充分,同时,物种多度是否与生态系统管理和保护相关的问题也亟需解决。因此,本文以岩溶石山生态系统主体之一的常绿落叶阔叶混交林为研究对象,基于物种多度和功能性状计算功能多样性指标;依据性状相似性构建功能实体,并根据功能实体的物种分布评估功能冗余指标;最后,以 Pearson 分析和 Mantel 检验探讨各指标间的相互关系,以期能对脆弱的岩溶石山在应对物种损失过程中所表现出的生态系统敏感性、冗余性和复原力有所了解。具体探究以下三个问题:(1)桂林岩溶石山常绿落叶阔叶混交林群落在生态功能上的差异性;(2)能否通过功能冗余来解释物种丰富度与生态系统功能间的关系?(3)功能性状、功能多样性和功能冗余能否为维持生态系统的平衡与稳定提供可行的策略支持?

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于桂林市永福县和阳朔县 24°47'—24°56'N, 110°05'—110°29'E, 该地为中亚热带季风性气候, 四季分明, 雨热同期。研究区两块样地的生境岩石均为纯质石灰岩, 具有岩石裸露率较高、土层较薄且分布不连续、成土速度慢、保水保肥能力差等特点。同时, 该生境下的植物通常表现为耐旱性、石生性和嗜钙性等特征。于永福县建立的样地为青冈+大叶榉树群落, 常绿落叶阔叶树种比例为 54.5%:45.5%; 于阳朔县建立的样地为鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落, 常绿落叶阔叶树种比例为 66.2%:33.8%, 两个群落均属于常绿落叶阔叶混交林。青冈+大叶榉树群落的主要优势物种有常绿植物青冈(*Quercus glauca*)和落叶植物大叶榉树(*Zelkova schneideriana*), 伴生种以黑壳楠(*Lindera megaphylla*)、粗糠柴(*Mallotus philippensis*)和翅荚香槐(*Platyspron platycarpum*)为主; 鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落乔木层以鱼骨木(*Psyrdrax dicocca*)、青冈和圆叶乌桕(*Triadica rotundifolia*)为建群种, 其他种类主要有粗糠柴、黄梨木(*Boniodendron minus*)、干花豆(*Fordia cauliflora*)和红背山麻秆(*Alchornea trewioides*), 两个群落木质藤本都以龙须藤(*Phanera championii*)和老虎刺(*Pterolobium punctatum*)为主。

### 1.2 群落学调查

在对桂林岩溶石山的植被类型、石山分布情况做系统查阅和实地踏查的基础上, 于 2022 年 7 月—9 月在永福县永福镇和阳朔县阳朔镇选取了 2 个属于岩溶石山的、具有较高原生性的、且生态系统发育相对完整的森林群落作为采样点(图 1), 建立样地。每个样地采用相邻格子法划分为 25 个 20m×20m 的大样方, 并在大样方内进一步划分为 10m×10m 的小样方, 作为群落学调查的基本单位。对胸径≥1cm 的所有木本植物(即乔木、灌木和藤本植物)进行记录、测量和物种鉴定, 具体包括物种名称、基径、胸径、冠幅和树高等。其中, 青冈+大叶榉树群落共记录到 82 个物种的 1858 株植物, 鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落共记录到 79 个物种的 3433 株植物。利用可触式智能双星导航仪(Touch35)记录样方海拔、经纬度、坡度等, 同时记录样方岩石裸露率和凋落物厚度等环境特征。调查结果发现, 两个群落的岩石裸露率差异最大, 将群落不同样方的岩石裸露率进行可视化(图 1)。

### 1.3 植物功能性状测定

获取植物功能性状信息的方法对理解生态系统功能如何被植物群落填充和维持的至关重要<sup>[24]</sup>。功能性状实地采集方法同何雁一文<sup>[25]</sup>。具体测量方法为: 使用叶绿素含量测定仪(SPAD-502)测量叶绿素含量(Chl); 采用叶面积仪(Yaxin-1241, Yaxin, China)测得新鲜叶片表面积, 烘干后测得叶片的干重, 根据叶片表面积与叶干重获得比叶面积(SLA); 叶片干物质含量(LDMC)通过使用精度为 0.0001g 的电子天秤(BSM-220.4, Zhuojing, China)称取新鲜叶片鲜重和烘至恒重的干重之比值获取; 木材密度(WD)参考 Senson 提出的枝条

密度代替木材密度的方法<sup>[26]</sup>,根据枝条干重与体积的比值获取;叶片磷含量(LPC)和叶片氮含量(LNC)通过钼钼黄比色法和奈氏比色法测得<sup>[27]</sup>。

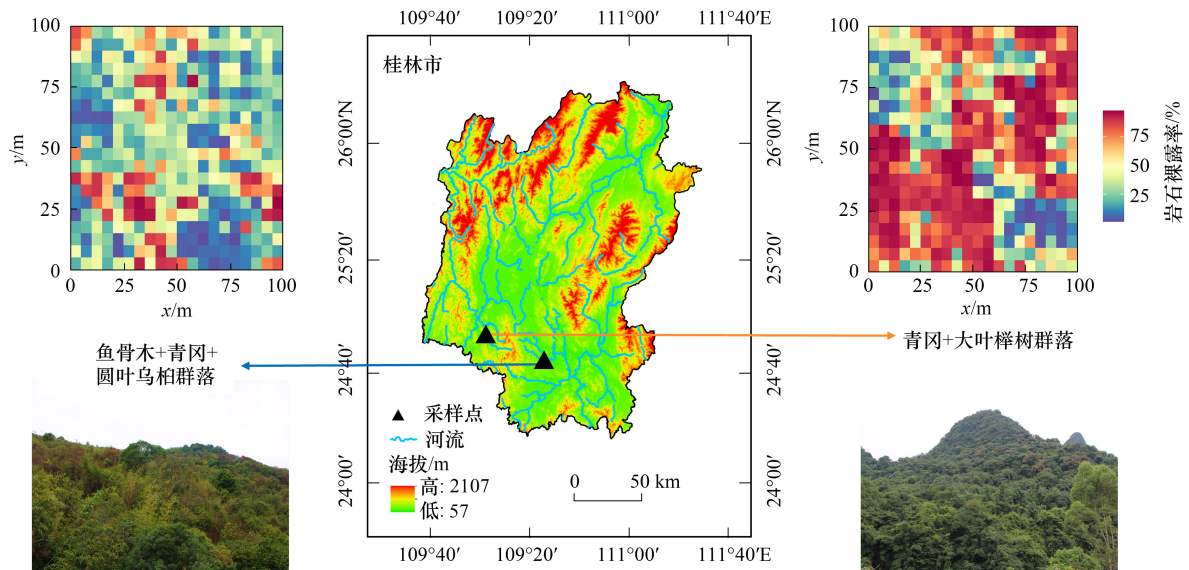


图1 样地信息图

Fig.1 Information map of sample plots

$x$ : 为样地样方横轴;  $y$ : 样地样方纵轴

## 1.4 数据处理

### 1.4.1 功能多样性指标

主要包括功能丰富度指数(FRic)、功能均匀度指数(FEve)、功能分散度指数(FDiv)、功能离散度指数(FDis)和 Rao's 二次熵指数(RaoQ)。以上指数运用较为广泛且同张树梓一文<sup>[28]</sup>,故暂不赘述。

### 1.4.2 构建功能实体

选取了6个与生态系统养分循环、生产力、碳储量、土壤肥力和自然灾害预防有强关联性的植物功能性状(表1),并根据性状特征对功能性状指标进行分级<sup>[12,36]</sup>。基于分级标准对六个功能性状进行等级组合,以构建功能实体(FE)的方法评估功能冗余指标<sup>[4]</sup>。理论上,六种功能性状的分级标准共产生324种独特的特征值组合(即FE)。研究区的111个物种共填充了62个功能实体,占全部功能实体数的19.14%。

### 1.4.3 功能冗余指标

为检验不同物种的不同功能性状如何从功能冗余层面对森林生态系统功能贡献造成影响,拟从以下指标进行测定<sup>[4]</sup>:(1)功能冗余(FR)是每个功能实体的平均物种数量;(2)功能脆弱性(FV)指只有一个物种的功能实体所占的百分比;(3)功能超冗余(FOR)是功能实体中,由于功能冗余而产生的物种数量超出预期的物种百分比。本研究将FR、FV和FOR统称为功能冗余指标。

$$FR = \frac{\sum_i^{FE} n_i}{FE} \quad (1)$$

$$FV = \frac{FE - \sum_i^{FE} \min(n_i - 1, 1)}{FE} \quad (2)$$

$$FOR = \frac{\sum_i^{FE} [\max(n_i, FR) - FR]}{S} \quad (3)$$

式中, $FE$ 表示功能实体总数, $n_i$ 指第*i*个功能实体的物种数, $S$ 为群落物种总数。



表 1 功能性状指标的表述及划分  
Table 1 Expression and division of functional traits indicators

| 功能性状<br>Functional trait                  | 单位<br>Unit         | 指示<br>Description                                      | 分级标准<br>Classification criteria |
|-------------------------------------------|--------------------|--------------------------------------------------------|---------------------------------|
| 叶绿素含量<br>Chlorophyll content (Chl)        | %                  | 反映了植物的光合作用能力、环境胁迫、营养状态 <sup>[29]</sup>                 | <50; ≥50                        |
| 比叶面积<br>Specific leaf area (SLA)          | cm <sup>2</sup> /g | 决定植物对光、水分和二氧化碳的获取和利用能力 <sup>[30]</sup>                 | ≤200; 200—300; ≥300             |
| 叶片干物质含量<br>Leaf dry matter content (LDMC) | g/g                | 植物获取资源的能力 <sup>[31]</sup> , 改变凋落物的分解速率 <sup>[32]</sup> | ≤0.4; 0.4—0.5; ≥0.5             |
| 木材密度<br>Wood density (WD)                 | g/cm <sup>3</sup>  | 与植物稳定性、生长速率以及耐旱和耐荫策略相关 <sup>[33]</sup>                 | ≤0.05; 0.05—0.06; ≥0.06         |
| 叶片磷含量<br>Leaf phosphorus content (LPC)    | mg/g               | 植物对磷资源的利用策略和适应性 <sup>[34]</sup>                        | <2; ≥2                          |
| 叶片氮含量<br>Leaf nitrogen content (LNC)      | mg/g               | 能够促进凋落物分解、增加土壤肥力 <sup>[35]</sup>                       | ≤20; 20—30; ≥30                 |

1.5 统计与分析

首先,利用 bdFD 函数实现对群落功能多样性指标的计算,运用单因素方差分析(ANOVA)进行差异显著性检测,获得基于植物功能性状的功能多样性量化。其次,对不同群落样方物种丰富度与功能冗余指标进行线性拟合,检验群落功能结构的构建模式。最后,采用 Pearson 相关性分析和 Mantel 检验判断多度、功能性状、功能多样性和功能冗余指标的内在关系,并将这一过程涉及到的所有指标统称为本研究的“物种多样性指标”。以上统计与作图均在 MySQL(MySQL Workbench 8.0 CE,瑞典)与 R 4.2.3 软件中完成。

2 结果与分析

2.1 不同群落功能多样性的差异及相关性

对不同群落功能多样性对比(图 2)可知,青冈+大叶榉树群落的功能多样性指标均低于鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落。具体为:青冈+大叶榉树群落的 FRic、FEve、FDiv、FDis 和 RaoQ 的均值为 3.77、0.64、0.76、1.78 和 3.38,小于鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落对应的功能多样性值(10.39、0.65、0.82、1.87 和 4)。同时,鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落整体上更具正态分布特征,即除 FRic 外,青冈+大叶榉树群落的四分位间距(IQR)均大于鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落,数值上为青冈+大叶榉树群落 FEve、FDiv、FDis 和 RaoQ 的 IQR 分别为 0.07、0.12、0.21 和 0.77,大于鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落相应的 0.05、0.07、0.07 和 0.29,代表鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落的离散程度和分散程度更小。另外,鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落的 FRic、FDis 和 RaoQ 与青冈+大叶榉树群落的相关指数表现出极显著( $P<0.001$ )的关系,而两个群落的 FEve 无显著差异( $P>0.05$ )。

2.2 不同群落物种丰富度与功能冗余拟合

由图 3 可知,两个森林群落的物种丰富度与功能冗余指标表现出相似的线性关系,即在整体上,物种丰富度与功能实体等级、功能冗余、功能超冗余呈正相关,与功能脆弱性呈负相关。鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落不同样方的 RICH 为 15—31,青冈+大叶榉树群落样方的 RICH 为 22—41。在此基础上,RICH 较高的鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落样方具有更多的功能实体等级,但 RICH 较低群落样方依然占据了不少等级的功能实体(当样方 RICH 为 15 时仍有 12 个 FE),以维持群落植物生长和其在生态系统持续发展的能力。同时,两个森林群落中 FE 的增加速度都比 RICH 增长更慢(线性回归斜率为 0.5),意味着平均每额外增加 2 个物种才能产生另一个功能实体。因此,在 RICH 高的群落样方通常具有更高的 FR,即鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落的 FR(1.2—1.6)略高于青冈+大叶榉树群落 FR(1.1—1.5),但其冗余程度随物种丰富度变化更为平缓。而沿物种丰富度梯度增加的 FR 并未导致较丰富的群落样方具有更低的脆弱性,即鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落样方中只有一个物种的所占据的最低功能实体比例 FV(0.7—0.8)并不低于青冈+大叶榉树群落 FV(0.6—0.9)。另

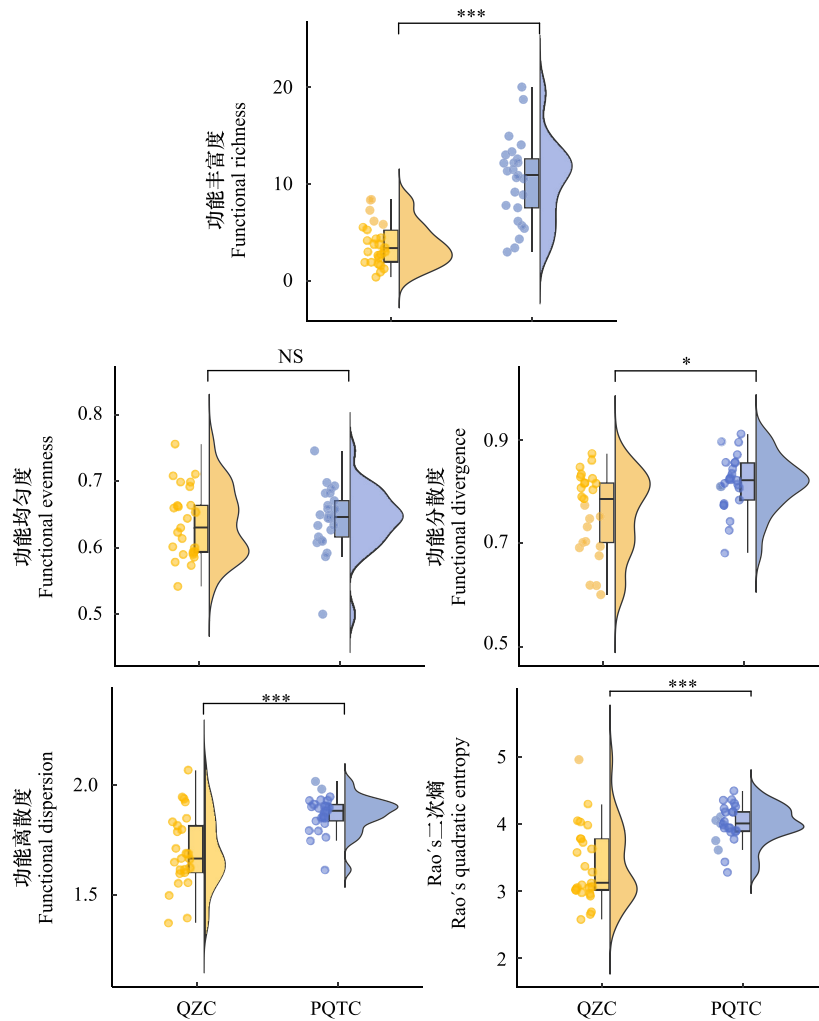


图2 不同群落功能多样性比较

Fig.2 Comparison of functional diversity of different communities

QZC:青冈+大叶榉树群落 *Quercus glauca*+*Zelkova schneideriana* community; PQTC:鱼骨木+青冈+圆叶乌柏群落 *Psyrdrax dicocca*+*Quercus glauca*+*Triadica rotundifolia* community; \*\*\*:  $P < 0.001$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*:  $P < 0.05$ ; NS:  $P > 0.05$

外,采用 FOR 来描述物种在功能实体中的分布,研究结果显示,两个群落的 FOR 水平都保持在一个极狭窄的范围(41—46%),即无论 RICH 如何,有近一半的物种对 FOR 有贡献。

### 2.3 物种多样性指标的内在联系及多度响应

由图 4 可知,不同植物功能性状间、不同功能多样性指标间和不同功能冗余指标间的相关性较强,功能多样性指标和功能冗余指标间无显著相关性,但功能性状与功能多样性指标、功能性状与功能冗余指标均存在一定相关性。主要表现为,Chl 影响 FDiv;WD 主要影响 FR、FRic 和 FDiv;SLA 影响 FR,且为负相关;LDMC 主要影响 FR、FRic、FDis 和 RaoQ;LPC 影响 FV、FEve 和 RaoQ;LNC 主要影响 FR、FRic、FDiv 和 RaoQ,且为负相关。另外,FE 是划分群落各物种不同功能性状范围所得,相关性的结果显示,FE 与物种多样性指标的相关性方面,同 RICH 与物种多样性指标呈现出相似的显著度,说明 FE 的划分结果在一定程度上保留了物种对生态系统所提供的不同功能,能够从区分物种分类的角度验证植物功能对生态系统的作用。同时,Mantel 检验结果指示,多度与功能冗余指标中的 FR 和 FOR 不相关性,与功能多样性指标中 FRic、FDiv、FDis 和 RaoQ 均呈现显著相关。

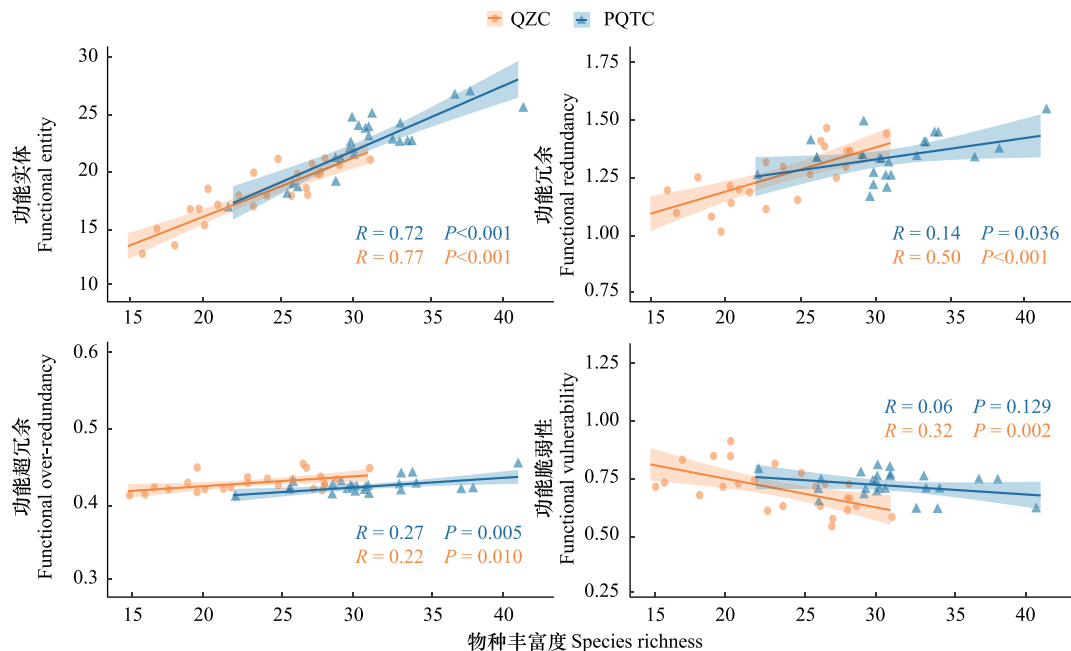


图3 不同群落物种丰富度与功能冗余指标的拟合

Fig.3 Fitting of species richness and functional redundancy indicators in different communities

QZC:青冈+大叶榉树群落 *Quercus glauca*+*Zelkova schneideriana* community; PQTC:鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落 *Psyrdrax dicocca*+*Quercus glauca*+*Triadica rotundifolia* community;线性拟合中的阴影部分表示 95%置信区间

### 3 讨论

#### 3.1 功能多样性指标的差异性及其多元化成因

功能多样性指标反馈了功能性状空间中物种分布信息的不同方面<sup>[37]</sup>。一方面,青冈+大叶榉树群落功能丰富度和功能均匀度较低,意味着群落内物种多度分布不均匀,物种对资源的利用效率更低以及不同物种的生态功能差异性较大<sup>[28]</sup>。另一方面,鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落的功能分散度和功能离散度较高,说明群落内的物种拥有更多种不同性状或其功能性状有更大的差异性,能够为生态系统多样性提供更多的可能<sup>[38]</sup>。同时,较高的 Rao's 二次熵表明鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落内的物种组成在功能上更为多样化,尽管其物种丰富度较小,但该群落物种所能提供的生态系统功能更多<sup>[39]</sup>。

造成上述结果的因素是多元化的,包括物种组成、地质条件和植物适应性等。首先, Bonilla-Valencia 等<sup>[32]</sup>指出功能多样性指标所代表的生态系统功能解释与物种组成高度相关。因为一个物种可能具有一种或多种功能,而多个物种也可能会呈现类似或相同的功能,故不同物种组成会影响群落和生态系统的多样性<sup>[9]</sup>。本研究的 Rao's 二次熵结果也支持了这一观点。尽管青冈+大叶榉树群落具有更高的物种丰富度,但并未表现出更高的功能多样性,这与 Mouillot 等<sup>[4]</sup>的研究结果一致,认为群落物种组成的高度可变性,导致功能多样性的相对稳定性并不仅由物种之间的分类相似性所决定。其次,地质条件是制约岩溶生态的主要因素,而岩石裸露率则是一个重要的地质参数<sup>[40]</sup>。岩溶生境通常以高大尖锐的岩石和稀薄的土壤覆盖为特征,使植物容易面临栖息地稳定性、水分和土壤养分等挑战。调查发现青冈+大叶榉树群落的岩石裸露率明显高于鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落(图1),说明这种地质条件更大程度地限制了青冈+大叶榉树群落内的植物及其功能性状在空间上的分布范围,表现出植物群落分布均匀度不一,形成功能丰富度和功能均匀度较低的结果。另外,功能多样性指标能够反映植物在生态系统中的适应性,从而支持生物多样性<sup>[28]</sup>。在森林群落中,植物个体为适应不同的生态环境和生态位,通常采取不同的生活策略和生存机制,以确保其在生态系统中的

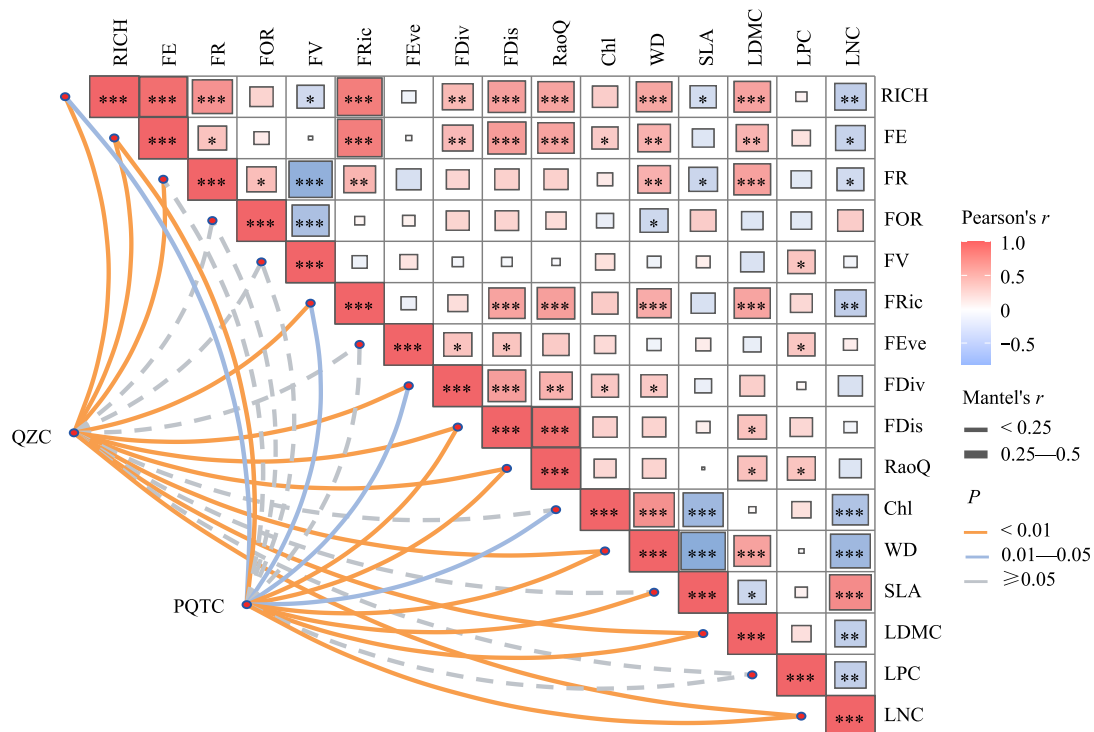


图4 物种多样性指标间的相关分析

Fig.4 Correlation analysis of species diversity indicators

QZC:青冈+大叶榉树群落 *Quercus glauca*+*Zelkova schneideriana* community; PQTC:鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落 *Psyrdrax dicocca*+*Quercus glauca*+*Triadica rotundifolia* community; RICH:物种丰富度 Species richness; FE:功能实体 Functional entity; FR:功能冗余 Functional redundancy; FOR:功能超冗余 Functional over-redundancy; FV:功能脆弱性 Functional vulnerability; FRic:功能丰富度 Functional richness; FEve:功能均匀度 Functional evenness; FDiv:功能分散度 Functional divergence; FDis:功能离散度 Functional dispersion; RaoQ:Rao's 二次熵 Rao's quadratic entropy; Chl:叶绿素含量 Chlorophyll content; WD:木材密度 Wood density; SLA:比叶面积 Specific leaf area; LDMC:叶片干物质含量 Leaf dry matter content; LPC:叶片磷含量 Leaf phosphorus content; LNC:叶片氮含量 Leaf nitrogen content; \*\*\*:  $P < 0.001$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*:  $P < 0.05$

生存繁衍<sup>[41]</sup>。比如,青冈+大叶榉树群落以青冈、大叶榉树和黑壳楠等高大的乔木为主,占领森林高层开放的生态位空间、获取更多的阳光,以提高生产力和竞争力,适应对岩溶生境中有限资源的利用;而鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落以乔灌木为主,群落样方内的物种丰富度和多度较高,意味着物种间受到的竞争或群落内相互作用相似性较高,对资源的利用越充分<sup>[37]</sup>,因为不同物种在相似的环境条件下共存,能够最大程度地减少资源竞争。

### 3.2 物种丰富度与功能冗余的生态平衡问题

功能冗余指标作为一种有效评估植物多样性与群落稳定性联系的因果模型<sup>[9]</sup>,可以确保物种损失导致的生态系统功能损失得到补偿,即能够调节当地物种损失对群落稳定性和平衡性的影响<sup>[4,12]</sup>。本文的研究结果显示,不同的功能冗余指标受到物种丰富度的影响程度不一。首先,物种丰富度通过影响功能实体的组合,导致功能冗余指标的变化。不同物种为功能实体的等级组合提供了更多的潜在形式,根据功能实体组合模式的不同,群落展现出不同的抵御未来干扰的能力<sup>[28]</sup>。其次,物种丰富度与功能冗余呈正相关关系,说明物种丰富度越高的群落样方内,存在更多执行类似功能的物种,在应对潜在物种丧失的敏感性更低,有利于维持生态系统的稳定性<sup>[12]</sup>。然而,两个群落的功能超冗余都处于一个极小的范围内,表明这两个群落中功能实体在物种丰富度层面上的过度表现情况是相似的<sup>[4]</sup>,但要达到同一超冗余程度,鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落需要更多物种丰富度的支持。另外,功能脆弱性随物种丰富度的增加而减少,表明物种丰富度大的群落样方更具缓冲群落部分功能下降、维持生态系统平衡的能力,这也是物种适应非生物和生物胁迫的不同生态策略



表现<sup>[35]</sup>。

拟从多方面探讨功能冗余与生态系统功能的平衡问题。已有证据表明,群落一小部分物种会对生态系统产生大部分的功能贡献,因为这小部分的物种所具有的特定功能性状以最佳的状态执行生态系统功能<sup>[28,35,42-43]</sup>。本研究中有近一半的功能实体处于超冗余中,即超过一半的物种不成比例地聚集在少数功能实体中,使得其他功能只能靠仅有一个物种的功能实体所执行,这与 Bunker 等<sup>[42]</sup>的观点相同。不仅如此, Giordani 也认为生态功能的过度冗余(即大多数物种倾向于聚集在几个代表性过强的功能实体中),可能会使许多功能的代表性不足<sup>[44]</sup>。同时, Mouillota 基于系统发育性状保守假说也提出了相关观点,认为具有多个物种组成的功能实体可能是由一些特定物种的科或属所构成的,而单一物种的功能实体是仅由一个物种的属所组成的<sup>[4]</sup>。即本研究应该有 34 个功能实体(即有 54.8%的功能实体中至少有 2 个物种)中的物种至少属于 2 个科/属,以表现群落间的系统发育保守性和科属之间的趋同功能,但是这一观点并未在本研究结果中得到体现。而在功能脆弱性方面,虽然两个混交林的功能脆弱性和物种丰富度间存在一定程度的负相关,但仍不可忽视功能脆弱性的程度<sup>[28]</sup>。比如,物种丰富度最低的样方(物种丰富度为 15)功能脆弱性为 75%,物种丰富度最高的样方(物种丰富度为 41)功能脆弱性为 65.4%,表明尽管物种丰富的群落存在功能脆弱性的适度降低,但物种丰富度的增加不足以抵消功能的脆弱性下降。因此,即使少数物种的丧失也会减少功能空间的宽度/广度,影响生态系统的功能平衡<sup>[4,28]</sup>。同时,森林的演替进化过程本身会有选择地导致生态位的填补和功能的恢复,从长时间尺度上降低群落功能脆弱性,这需要进一步研究。不可忽视的是,人类活动也会直接或间接地影响生态系统。比如,鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落出现多株被砍伐的粗糠柴等植株以用于人类的生产建设,青冈+大叶榉树群落有一定数量的山羊长期放养于森林群落。当类似的人类活动干扰引起群落内功能稀有的物种丧失时,群落很难对这些不可替代的物种及其功能性状实现增补,意味着物种损失可能会对其相应的生态系统功能产生较为强烈的影响<sup>[45-46]</sup>。总之,即使物种丰富度发生了两倍的变化,仍有超过 50%的物种处于过度代表的功能实体中,即能填补功能区和提供功能保障的物种较少。因此,当人们在呼吁通过保护高物种丰富度来保护生态系统平衡时,应注意物种丰富度所提供的保险效应并没有预估的那么强,这与 Mouillot 和张树梓等<sup>[4,12]</sup>的研究结果一致。

### 3.3 物种多样性指标对生态系统的综合影响

功能性状、功能多样性和功能冗余对生态系统功能、物种共存、资源利用和生态系统过程等多方面具有综合影响。首先,研究中植物功能性状相互间表现出了一定相关性,考虑是物种经自然筛选后形成的一种“生态策略”的权衡关系<sup>[47-48]</sup>,表现了物种共存和生态位分化的内在机理,体现了同一地点物种共存其实是多种生活策略稳定组合的表现<sup>[48]</sup>。其次,植物功能性状仅与功能多样性中的功能丰富度有显著相关性,这与张自浩等<sup>[49]</sup>认为功能多样性指标中仅有功能丰富度是可预测的结论相关,故其建议谨慎使用功能多样性的其他指数。另外,功能冗余指标中仅有功能冗余与功能性状具有相关性,同 Bello 等<sup>[50]</sup>研究认为,功能冗余展示的是物种多样性与功能多样性的差异,本文拟将这样的相关性视为功能多样性和功能冗余间联系地一种探讨。

在群落功能多样性和功能冗余中,一般认为,高功能多样性群落中的物种共存更易受生物相互作用(如竞争)的支配,以促进生态位分配机制(即限制相似性),阻止具有相似性状的物种出现,即阻止低功能冗余物种的组合<sup>[36]</sup>。但本研究发现,在岩溶石山的两个常绿落叶阔叶混交林中,高功能多样性的鱼骨木+青冈+圆叶乌桕群落也同时具有高功能冗余(图 2 和图 3),这种高功能多样性与高功能冗余同时存在的情况,说明该群落物种在多个不同的生态功能上表现出差异性,且在某些功能上表现出重叠或冗余。即群落在某些生态功能上有备用的物种,使生态功能会比消失的物种更持久,为群落提供更大的稳定性和适应性<sup>[51]</sup>。但这并不代表功能冗余和功能多样性是密切相关的,因为 Pearson 相关性显示,除功能丰富度和功能冗余存在显著关系外,其他功能多样性指数(功能均匀度、功能分散度、功能离散度和 Rao's 二次熵)与功能冗余指标中的功能超冗余和功能脆弱性未显示相关关系。事实上, Majid 等<sup>[9]</sup>已经证明功能多样性和功能冗余确实是相互独立的因素。

物种灭绝是一个非随机的过程,密切依赖于多度和地理范围的大小<sup>[4]</sup>。因此,为更好地提出对生态系统关键功能具有指导性的保护策略,本文尝试探讨多度与物种多样性的关系。将 Mantel 检验和 Pearson 相关性结合分析发现,在功能多样性指标中,功能丰富度仅与物种丰富度相关,与多度无关,而其它与物种丰富度无关的功能均匀度、功能分散度、功能离散度和 RaoQ 二次熵均与两个群落的多度存在相关性,意味着多度对于衡量植物功能性状如何决定生态系统过程、特性和功能有着举足轻重的地位<sup>[52]</sup>。功能冗余指标中,物种多度仅与功能脆弱性有显著相关关系,说明群落物种多度越大,生态系统更不易丢失其所具有的功能,因为生物多样性的丧失远远超过物种丰富度的降低<sup>[35,45]</sup>。另外,尽管多度中的常见种和稀有种可能会对群落造成保险效益的差别,但在物种丰富度相差较小的群落,物种多度越高的群落具有更强的生态系统稳定性<sup>[5,35]</sup>。

### 3.4 中亚热带岩溶石山物种多样性保护策略

我国是岩溶大国,岩溶面积占国土面积的近 1/3,掌握岩溶生态系统的运行规律对岩溶地区的生物多样性保护、应对全球气候气象变化等具有重要意义<sup>[40]</sup>。本研究的结果表明,桂林岩溶石山常绿落叶阔叶混交林的不同群落,表现出不同的功能多样性和功能冗余。同时,岩溶石山物种丰富度的功能保险效益无法抵消群落功能的脆弱性,即功能指数极易受物种损失的影响。所以,本研究认为在抗干扰能力弱、恢复难度高和脆弱性大的岩溶石山物种多样性保护中,不能仅通过保护物种丰富度来维持生态系统的特有功能,还应充分考虑多度对生态系统功能的贡献,实行严格的封山育林,减弱人为干扰。

### 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 ] Ricotta C, Bello F D, Moretti M, Caccianiga M, Cerabolini B E L, Pavoine S. Measuring the functional redundancy of biological communities: a quantitative guide. *Methods in Ecology & Evolution*, 2016, 7(11): 1386-1395.
- [ 3 ] Garland G, Banerjee S, Edlinger A, Oliveira E M, Herzog C, Wittwer R, Philippot L, Maestre F, Heijden M V D. A closer look at the functions behind ecosystem multifunctionality: a review. *Journal of Ecology*, 2020, 109: 600-613.
- [ 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 ] Tang R, Li S F, Lang X D, Huang X B, Su J R. Rare species contribute greater to ecosystem multifunctionality in a subtropical forest than common species due to their functional diversity. *Forest Ecology and Management*, 2023, 538: 120981.
- [ 6 ] Kemp M E. Defaunation and species introductions alter long-term functional trait diversity in insular reptiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2023, 120(7): e2201944119.
- [ 7 ] Naeem S, Duffy J E, Zavaleta E. The functions of biological diversity in an age of extinction. *Science*, 2012, 336(6087): 1401-1406.
- [ 8 ] Brindis-Badillo D A, Arroyo-Rodríguez V, Mendoza E, Wies G, Martínez-Ramos M. Conserving dominant trees in human-modified landscapes at the Lacandon tropical rainforest. *Biological Conservation*, 2022, 270: 109548.
- [ 9 ] Sadeghinia M, Kargar M, Jafarian Z. The relationship between the functional diversity, functional redundancy and community stability in mountain rangelands. *Community Ecology*, 2023, 24(1): 1-8.
- [ 10 ] Crawford M S, Barry K E, Clark A T, Farrior C E, Hines J, Ladouceur E, Lichstein J W, Maréchaux I, May F, Mori A S, Reineking B, Turnbull L A, Wirth C, Rüger N. The function-dominance correlation drives the direction and strength of biodiversity-ecosystem functioning relationships. *Ecology Letters*, 2021, 24(9): 1762-1775.
- [ 11 ] He X E, Hanusch M, Saueressig L, Schriever A, Seifert T, Villhauer H, Zieschank V, Junker R R. Tracking succession by means of 3D scans of plant communities in a glacier forefield to infer assembly processes. *Oikos*, 2023, 2023(12): e10095.
- [ 12 ] Zhang S Z, Zang R G. Tropical forests are vulnerable in terms of functional redundancy. *Biological Conservation*, 2021, 262: 109326.
- [ 13 ] Schmitt S, Hérault B, Ducouret E, Baranger A, Tyskland N, Heuertz M, Marcon É, Cazal S, Derroire G. Topography consistently drives intra-and inter-specific leaf trait variation within tree species complexes in a Neotropical forest. *Oikos*, 2020, 129: 1521-1530.
- [ 14 ] Schmitt S, Maréchaux I, Chave J, Fischer F, Piponiot C, Traissac S, Hérault B. Functional diversity improves tropical forest resilience: insights from a long-term virtual experiment. *Journal of Ecology*, 2020, 108(3): 831-843.
- [ 15 ] Chao A, Chiu C, Villéger S, Sun I, Thorn S, Lin Y C, Chiang J M, Sherwin W. An attribute-diversity approach to functional diversity, functional

- beta diversity, and related (dis)similarity measures. *Ecological Monographs*, 2019, 89(2): e01343.
- [16] Mouillot D, Graham N A J, Villéger S, Mason N W H, Bellwood D R. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 2013, 28(3): 167-177.
- [17] Dias H Q, Sukumaran S, Neetu S, Mulik J, Janakiram P, Kumar D S. Deciphering benthic ecosystem functioning and resilience in a major port and marine protected area via the multi-trait approach. *Environmental Research*, 2023, 237: 116988.
- [18] Laureto L M O, Cianciaruso M V, Samia D S M. Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza & Conservao*, 2015, 13(2): 112-116.
- [19] Qian L S, Shi H H, Ou X K, Sun H. Elevational patterns of functional diversity and trait of *Delphinium* (Ranunculaceae) in Hengduan Mountains, China. *Plant Diversity*, 2022, 44(1): 20-29.
- [20] Zambrano J, Garzon-Lopez C X, Yeager L, Fortunel C, Cordeiro N J, Beckman N G. The effects of habitat loss and fragmentation on plant functional traits and functional diversity: what do we know so far? *Oecologia*, 2019, 191(3): 505-518.
- [21] 王阳. 喀斯特植被不同恢复阶段群落功能冗余与稳定性机制[D]. 贵阳: 贵州大学, 2022.
- [22] Chatanga P, Sieben E J J. Variation in plant functional composition of the afro-montane palustrine wetlands along an altitudinal gradient in Lesotho. *Wetlands*, 2020, 40(6): 2539-2552.
- [23] 林海丽. 桂林岩溶石山森林植被植物功能性状与功能多样性的研究[D]. 桂林: 广西师范大学, 2023.
- [24] Fu Q S, Huang X H, Shen S K, Deng T, Sun H. Bibliometric analysis of the status quo of plant functional traits research based on databases across the Web of Science. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2021, 27: 228-240.
- [25] 何雁, 姚玉萍, 姚义鹏, 姜勇, 梁士楚, 李月娟, 梁欢欢, 赵庆年, 黄勇焯, 林才健. 桂林岩溶石山青冈群落植物功能性状的种间和种内变异研究. *生态学报*, 2021, 41(20): 8237-8245.
- [26] Swenson N G, Enquist B J. The relationship between stem and branch wood specific gravity and the ability of each measure to predict leaf area. *American Journal of Botany*, 2008, 95(4): 516-519.
- [27] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [28] 张树梓. 海南岛热带天然老龄林物种多样性维持机制研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017.
- [29] Huang J, Ouyang Z L, Zhao Z H, Wang H Y, Jiang Y B, Zhu S D, Tan Z Q, Shen W H, Teng W C. Evaluation of the effects of late-season fertilization on the growth, physiology, and nutritional status of *Alnus formosana* (Burkill) Makino. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2022, 44(3): 35.
- [30] Zhong G W, Tian Y, Liu P, Jia X, Zha T S. Leaf traits and resource use efficiencies of 19 woody plant species in a plantation in Fangshan, Beijing, China. *Forests*, 2022, 14(1): 63.
- [31] Akram M A, Wang X T, Shrestha N, Zhang Y H, Sun Y, Yao S R, Li J H, Hou Q Q, Hu W G, Ran J Z, Deng J M. Variations and driving factors of leaf functional traits in the dominant desert plant species along an environmental gradient in the drylands of China. *Science of the Total Environment*, 2023, 897: 165394.
- [32] Bonilla V L, Castillo A S, Zavala H J A, García F J E, Lindig C R, Martínez O Y. Linking functional diversity to ecological indicators: a tool to predict anthropogenic effects on ecosystem functioning. *Environmental Reviews*, 2022, 30(2): 175-183.
- [33] Ferdous J, Islam M, Rahman M. The role of tree size, wood anatomical and leaf stomatal traits in shaping tree hydraulic efficiency and safety in a South Asian tropical moist forest. *Global Ecology and Conservation*, 2023, 43: e02453.
- [34] Huang X B, Chen J Y, Li S F, Su J R. Selective logging effects on plant functional traits depend on soil enzyme activity and nutrient cycling in a *Pinus yunnanensis* forest. *Forest Ecology and Management*, 2023, 545: 121284.
- [35] Zhang S Z, Zang R G, Sheil D. Rare and common species contribute disproportionately to the functional variation within tropical forests. *Journal of Environmental Management*, 2022, 304: 114332.
- [36] Bricea A, Carranza M L, Varricchio M, Cutini M, Stanisci A. Exploring plant functional diversity and redundancy of Mediterranean high-mountain habitats in the Apennines. *Diversity*, 2021, 13(10): 466.
- [37] Mason N W H, Richardson S J, Peltzer D A, de Bello F, Wardle D A, Allen R B. Changes in coexistence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity. *Journal of Ecology*, 2012, 100(3): 678-689.
- [38] Stefano M, Carmona Carlos P, Thomas G, Pedro C. Concepts and applications in functional diversity. *Functional Ecology*, 2021, 35(9): 1869-1885.
- [39] Li L, Wen Z F, Wei S G, Lian J Y, Ye W H. Functional diversity and its influencing factors in a subtropical forest community in China. *Forests*, 2022, 13(7): 966.
- [40] 中国地质科学院岩溶地质研究所国土资源部岩溶动力学重点实验室. 受地质条件制约的中国西南岩溶生态系统. 北京: 地质出版社, 2005.

- [41] Felton Andrew J, Snyder Robin E, Shriver Robert K, Suding Katharine N, Adler Peter B. The influence of life-history strategy on ecosystem sensitivity to resource fluctuations. *Journal of Ecology*, 2021, 109(12): 4081-4091.
- [42] Bunker D E, DeClerck F, Bradford J C, Colwell R K, Perfecto I, Phillips O L, Sankaran M, Naeem S. Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science*, 2005, 310(5750): 1029-1031.
- [43] 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.
- [44] Giordani P, Malaspina P, Benesperi R, Incerti G, Nascimbene J. Functional over-redundancy and vulnerability of lichen communities decouple across spatial scales and environmental severity. *Science of the Total Environment*, 2019, 666: 22-30.
- [45] Leticia M M, Nathaly G, Thorsten K, Holger K, Dylan C. Functional diversity and redundancy of tropical forests shift with elevation and forest-use intensity. *Journal of Applied Ecology*, 2021, 58(9): 1827-1837.
- [46] 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.
- [47] Wright I J, Ackerly D D, Bongers F, Harms K E, Ibarra-Manriquez G, Martinez-Ramos M, Mazer S J, Muller-Landau H C, Paz H, Pitman N C A, Poorter L, Silman M R, Vriesendorp C F, Webb C O, Westoby M, Wright S J. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany*, 2007, 99(5): 1003-1015.
- [48] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325-339.
- [49] 张自浩, 侯继华, 何念鹏. 功能多样性的预测准确度受所选择的植物性状数量制约. *资源与生态学报: 英文版*, 2021, 12(3): 332-345.
- [50] de Bello F, Lepš J, Lavorel S, Moretti M. Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities. *Community Ecology*, 2007, 8(2): 163-170.
- [51] da Silva Camilo G, de Freitas Terra B, Araújo F G. Using the relationship between taxonomic and functional diversity to assess functional redundancy in streams of an altered tropical watershed. *Environmental Biology of Fishes*, 2018, 101(9): 1395-1405.
- [52] Zhang Z H, Hou J H, He N P. Predictability of functional diversity depends on the number of traits. *Journal of Resources and Ecology*, 2021, 12(3): 332-345.