DOI: 10.20103/j.stxb.202503210657
陈凤,胡刚,倪健,吴洋洋,胡聪,徐超昊,郄亚栋,张忠华.喀斯特原生林和次生林中稀有种与常见种对植物多样性的贡献及其尺度效应.生态学报,2026,46(8): - .
Chen F, Hu G, Ni J, Wu Y Y, Hu C, Xu C H, Qie Y D, Zhang Z H.Spatial scaling effects on differential contributions of rare and common species to plant diversity between primary and secondary forests in subtropical karst areas, southwest China.Acta Ecologica Sinica,2026,46(8): - .

喀斯特原生林和次生林中稀有种与常见种对植物多样性的贡献及其尺度效应

陈　凤[1,2],胡　刚[1,2],倪　健[3],吴洋洋[4],胡　聪[1,2],徐超昊[1,2],郄亚栋[1,2],张忠华[1,2,*]
1 南宁师范大学北部湾环境演变与资源利用教育部重点实验室,南宁　530100
2 南宁师范大学广西地表过程与智能模拟重点实验室,南宁　530100
3 浙江师范大学生命科学学院, 金华　321004
4 贵州师范学院地理与资源学院,贵阳　550018

摘要:理解森林群落中稀有种和常见种对植物多样性的贡献有助于明晰物种共存机制并为制定森林保护和管理措施提供依据。本研究对比分析了亚热带喀斯特原生林与次生林中木本植物稀有种和常见种在 3 个空间尺度上(10 m×10 m、20 m×20 m、50 m×50 m)对群落物种和谱系多样性格局的贡献。结果表明:(1)原生林木本植物丰富度(278 种)和稀有种数量(182 种)远高于次生林(66 种和 32 种),且两类森林间物种组成差异明显。(2)种-面积关系分析表明,原生林去除稀有种和去除常见种的物种增加趋势与包含所有物种时观察到的趋势相似,物种数量最初急剧增加,随后趋于稳定;次生林中,去除稀有种时物种随取样面积的增加也呈先剧增后平缓的趋势,但去除常见种时物种数随取样面积的增加无明显剧增。(3)去除常见种对原生林和次生林物种和谱系多样性的影响在 3 个尺度上均表现明显;去除稀有种对原生林物种和谱系多样性的影响主要集中在 50 m×50 m 尺度上,但对次生林物种和谱系多样性的影响在 3 个尺度上均不显著。本研究表明,稀有种主要在较大尺度上对高物种丰富度森林的物种和谱系多样性格局存在较大影响,而无论群落的物种丰富度高低,常见种在不同尺度上均对群落的物种和谱系多样性格局具有重要贡献。

关键词:喀斯特森林;稀有种;常见种;种-面积关系;物种多样性;谱系多样性

Spatial scaling effects on differential contributions of rare and common species to plant diversity between primary and secondary forests in subtropical karst areas, southwest China

CHEN Feng[1,2], HU Gang[1,2], NI Jian[3], WU Yangyang[4], HU Cong[1,2], XU Chaohao, QIE Yadong[1,2], ZHANG Zhonghua[1,2,*]
1 *Key Laboratory of Beibu Gulf Environment Change and Resources Utilization of Ministry of Education, Nanning Normal University, Nanning* 530100, *China*
2 *Guangxi Key Laboratory of Earth Surface Processes and Intelligent Simulation, Nanning Normal University, Nanning* 530100, *China*
3 *College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua* 321004, *China*
4 *School of Geography and Resources, Guizhou Education University, Guiyang* 550018, *China*

Abstract: Understanding the contributions of rare and common species to plant diversity in forest communities helps clarify

基金项目:广西自然科学基金项目(2021GXNSFFA196005, 2021GXNSFAA196024);广西八桂青年拔尖人才项目和国家自然科学基金项目(31960275)
收稿日期:2025-03-21;　　**网络出版日期**:2026-00-00
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: gxtczzh@126.com

species coexistence mechanisms and provides a foundation for forest conservation and management. However, the contributions of rare and common species to species and phylogenetic diversity in forest communities are still not well understood. The purpose of this study is to analyze the impact of rare and common species on taxonomic diversity and species-area relationships in a karst primary forest and a secondary forest, and to investigate the relative contributions of rare and common species to species and phylogenetic diversity, as well as their relationship with the spatial scale of the plots. We established forest plots of 2-ha each in both primary and secondary evergreen-deciduous broad-leaved mixed forests in Guizhou Province. We analyzed the contributions of rare and common woody plants to the species and phylogenetic diversity patterns at three spatial scales (10 m×10 m, 20 m×20 m, and 50 m×50 m) within these plots. Conclusions are as follows: (1) The woody plant richness (278 species) and the number of rare species (182 species) in primary forests were significantly higher than those in secondary forests (66 species and 32 species), and the species composition differed markedly between the two forests. (2) Species-area relationship analysis showed that, in primary forests, the trend of species increase was similar whether rare species or common species were removed, with an initial sharp increase followed by stabilization. In secondary forests, the removal of rare species also led to an initial rapid increase in species number, which then leveled off, but the removal of common species did not result in a significant increase in species number with increasing sampling area. (3) The removal of common species had a significant impact on species and phylogenetic diversity in both primary and secondary forests across all three spatial scales. However, the removal of rare species primarily affected species and phylogenetic diversity in primary forests at the 50 m×50 m scale, while it had no significant impact on species and phylogenetic diversity in secondary forests at any of the three scales. Our findings demonstrate that rare species make significant contributions to species and phylogenetic diversity in high-species-richness forests primarily at larger spatial scales. In contrast, common species play important roles in shaping species and phylogenetic diversity across different spatial scales, regardless of the community's species richness. Moreover, these findings enhance our ability to conserve biodiversity and manage karst forests sustainably.

Key Words: karst forest; rare species; common species; species-area relationship; species diversity; phylogenetic diversity

生物多样性是生态系统功能形成和维持的重要物质基础,而明确物种和谱系多样性格局及其形成过程是进行生物多样性保护的重要前提[1—2]。群落物种和谱系多样性格局的形成不仅取决于环境过滤和扩散限制等生态过程,还与群落中不同的物种类群组成密切相关,如不同系统发育阶段的物种组成、不同功能群类型及稀有种与常见种组成等[3—4]。因此,研究不同物种类群组成对植物多样性格局的相对贡献是探索物种分布和共存格局的重要途径之一[5]。

作为生态学和生物地理学研究的核心议题之一,稀有种与常见种在维持生物多样性和调控生态系统功能方面的相对贡献一直受到众多学者的广泛关注。这一科学问题的探讨不仅关乎生物多样性保护的理论基础,也对生态系统管理和服务功能的维持具有重要指导意义[6]。迄今为止,国内外众多学者针对无脊椎动物、植物和微生物群落中稀有种和(或)常见种对不同生物类群多样性的影响开展了较多研究[7—9]。就植物多样性而言,有学者从植物群落物种多度格局、丰富度、功能多样性以及谱系多样性等不同维度探讨了稀有种和常见种的相对贡献[10—12]。但目前关于稀有种和常见种对群落多样性格局的相对贡献仍存在较大争议[13—14]。传统观点认为,群落的多样性格局主要是由大量分布有限且丰度低的物种驱动,而不是由丰度高且分布广泛的少数物种驱动[15],如刘旻霞等[16]发现甘南亚高寒草甸中稀有种对物种多样性的相对贡献高于常见种。尽管稀有种的重要性在保护生物多样性中不容忽视,但多数研究认为,常见种可能在决定物种多样性格局中发挥更加主导的作用[17—18],然而作用原因仍然不清[19]。一种观点认为,常见种对生物多样性格局的贡献大于稀有种是取样问题,而不是生物学问题[20]。但是,以往关于稀有种和常见种对植物多样性相对贡献的研究多是

基于单一尺度的[11,21],而生态学过程和现象往往具有尺度效应,与任何特定尺度有关的格局都有其特定的潜在机制和生物学意义[22]。因此,在不同尺度上深入研究稀有种和常见种对植物多样性格局的相对贡献,不仅有助于我们理解生态系统的复杂性和多样性,还能为区域生物多样性保护和森林生态系统管理提供更有效的措施。

以贵州为中心的中国西南地区是全球喀斯特地貌集中分布区面积最大、岩溶发育最强烈的区域之一[23—24]。分布在该区域的喀斯特森林群落结构复杂,物种组成丰富且拥有大量的特有物种,是全球生物多样性保护的重点区域之一[25]。喀斯特森林对维持该脆弱生态系统的结构和功能稳定性极为重要,同时也是石漠化地区植被恢复的重要参考样本[26]。近年来,关于西南喀斯特森林群落植物多样性的研究主要集中在植物多样性时空格局及其潜在形成机制方面[27—28]。例如,兰斯安等[29]对广西木论喀斯特森林木本植物多样性垂直格局进行了研究,结果显示物种多样性随海拔升高呈先增大后降低的“单峰格局”;Fu 等[30]对广西弄岗北热带喀斯特植被的研究发现,物种多样性和谱系多样性随演替的发展呈先增加后降低的变化趋势,系统发育结构由聚集转为分散,功能多样性在灌丛和幼林阶段最高。然而,目前针对喀斯特森林群落中稀有种和常见种的物种多度格局及其对群落物种和谱系多样性的贡献尚不清楚。此外,对于喀斯特森林群落植物多样性格局的生态过程的研究,特别是多尺度上的研究仍缺乏报道。

贵州省荔波县茂兰国家级自然保护区和普定县天龙山都分布有典型的喀斯特森林,其前者为物种高度丰富的原生林,后者为丰富度较低的次生林,两类森林群落均为亚热带喀斯特地区典型的常绿落叶阔叶混交林[31—32]。以往对这两类森林群落进行了较为丰富的研究,内容涉及物种组成、群落结构、种群空间格局、物种多度与丰富度空间分布的尺度效应等方面[32—33],然而,有关稀有种和常见种对两类森林群落植物多样性的贡献仍不清楚。为此,本研究以上述两类喀斯特森林为研究对象,以建立的 2 块 2 hm^2样地为数据来源,比较了稀有种和常见种对两类森林木本植物物种和谱系多样性的相对贡献及其尺度效应。本研究的目的是:(1)比较分析两类喀斯特森林群落中稀有种和常见种对分类多样性和种面积关系的影响;(2)探讨两类喀斯特森林中稀有种和常见种对物种多样性和谱系多样性的相对贡献及其与空间尺度的关系。研究结果可对理解喀斯特森林植物多样性维持机制以及森林管理和保护提供依据。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

本研究的地点位于贵州省荔波县的茂兰国家级自然保护区(225°09′20′′—25°20′50″N,107°52′10″—108°05′40″E)和普定县的天龙山(26°14′40″N,105°45′45″E)(图 1)。两地都为处于亚热带湿润气候区的典型喀斯特石灰岩峰丛洼地地貌,岩石裸露率高,土壤类型主要为黑色或棕色石灰土。其中,茂兰国家级自然保护区总面积约 212.85 km^2,拥有地球同纬度地区残存下来的连片面积最大、保存完整且原生性强的喀斯特森林生态系统。该区气候温和,雨量充沛,年平均气温约 15.3 ℃,平均年降水量约 1320.5 mm,平均年蒸发量约 1343.6 mm,年日照时数约 1272.8 h。天龙山位于普定县马官镇下坝村,该山分布有干扰后形成的喀斯特次生常绿落叶阔叶混交林。该区域气候条件与茂兰国家级自然保护区相似,气候温和,雨量充沛,年平均降水量 1341 mm,全年日照时数仅 1189 h,年平均气温 15.1 ℃。

1.2　样地调查

使用全站仪(Topcon GTS-336)或罗盘仪(DQL-16Z)分别在茂兰的原生常绿落叶阔叶混交林和普定的次生常绿落叶阔叶混交林内各建立面积为 2 hm^2的固定动态监测样地。其中,在茂兰国家级自然保护区内建立 2 个 1 hm^2样地(100 m×100 m),在普定县天龙山建立 1 个 2 hm^2样地(100 m×200 m)。将样地划分为 200 个 10 m×10 m 的样方调查单元,并对样方内所有胸径(Diameter at Breast Height,DBH)≥ 1 cm 的木本植物进行挂牌和鉴定,记录植物的种名、胸径、树高、冠幅、个体相对坐标以及每个样方的经纬度、海拔、坡度、坡向、坡位等信息。两地森林样地的基本信息可见文献 Zhang 等[34]和张忠华等[32]。

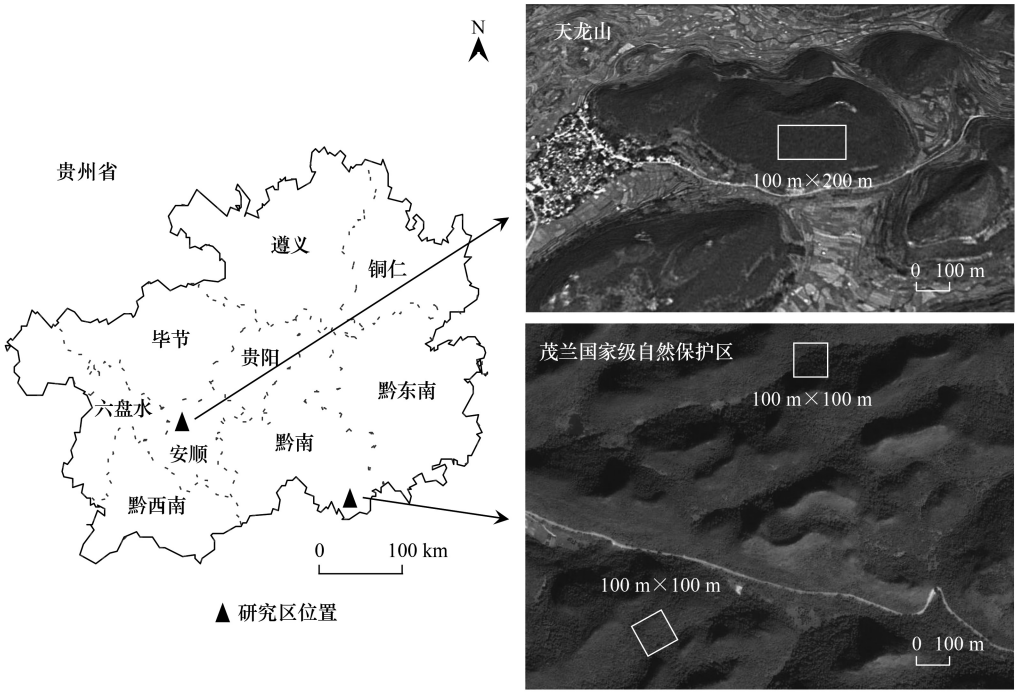

图 1 贵州省天龙山和茂兰国家级自然保护区及其森林样地的位置

Fig.1 The location of the Tianlong Mountain and Maolan National Nature Reserve in Guizhou Province and their forest plots

1.3 稀有种和常见种的确定

参照王世雄等[35]和 Xiao 等[36]对稀有种和常见种的定义,并结合喀斯特原生林和次生林样地的实际情况,本研究根据物种的频度定义其稀有性和常见性:将原生林和次生林 200 个 10 m×10 m 样方调查单元中,频度≤10 的物种定义为稀有种,频度 > 40 的物种定义为常见种。在 10 m×10 m(200 个样方),20 m×20 m(50 个样方)和 50 m×50 m(8 个样方) 3 个尺度上,通过比较去除稀有种或常见种前后所引起的多样性变化程度,确定该类物种对植物多样性的相对贡献及其尺度效应。

1.4 数据分析

1.4.1 种-面积关系分析

本研究以 10 m×10 m 的样方为基础,采用巢式样方法分别对原生林和次生林的两个 2 hm^2样地进行组合,依次统计不同取样面积时的物种数量,并比较两类森林样地中不同物种类群组成(全部物种、去除稀有种、去除常见种)所拟合出的种-面积关系[37]。采用 R 4.3.3 软件的 vegan 包进行种-面积关系分析[38]。

1.4.2 物种多样性的多尺度分析

将两种森林的样地按照 10 m×10 m,20 m×20 m,50 m×50 m 三个尺度进行划分,并计算每个尺度下各样方内的物种多样性指数,包括 Margalef 指数(R)、Shannon-Wiener 指数 (H')、Simpson 指数(D)和 Pielou 均匀度指数(E),进而度量每个尺度下群落物种丰富度和均匀度的变化[39]。

(1)Margalef 指数(R)通过量化单位个体数下的物种数量,反映群落的物种丰富程度,是对物种丰富度的一种标准化度量[40],其计测公式为:

$$R=(S-1)/\ln N \tag{1}$$

(2)Shannon-Wiener 指数(H')可利用信息论原理度量群落的物种多样性。通过综合考虑物种丰富度和均匀度反映群落的物种多样性,强调稀有种对物种多样性的贡献[41],该指数的计测公式为:

$$H' = 1 - \sum_{i=1}^{s} (P_i \ln P_i) \tag{2}$$

(3)Simpson 指数(D)基于物种在群落中的相对多度,评估随机抽取两个个体属于不同物种的概率,以此反映群落的物种多样性。该指数同样综合了物种丰富度和均匀度,但更侧重优势种对物种多样性的贡献[42],其计测公式为:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^{s} (P_i)^2 \tag{3}$$

(4)Pielou 均匀度指数(E)表示实测的群落物种多样性与在相同物种数下达到最大可能多样性的比值,反映了物种个体数在群落中分配的均匀程度[43],其计测公式为:

$$E = H'/\ln S \tag{4}$$

式中,N 为总个体数,S 为总物种数,$P_i = N_i/N$,N_i为第 i 个物种的个体数目,P_i为第 i 个物种的多度占所有物种多度之和的比例。上述 4 种物种多样性指数在 R 4.3.3 软件中运行 vegan 包进行分析。

1.4.3　谱系多样性的多尺度分析

分析 3 个尺度中(10 m×10 m,20 m×20 m,50 m×50 m)两类森林的谱系多样性特征。使用 R 4.3.3 软件中的 V.PhyloMaker 包生成以“GBOTB.extended.tre”为骨架的具有进化枝长的巨型维管植物谱系树[44]。选择 Faith 多样性(PD)作为系统发育多样性指数,系统发育结构指数则采用净亲缘关系指数(NRI)来表征[45]。系统发育结构指数的具体计算方法为:通过群落物种库合成的超级系统发育树,再将实际的每个群落与标准化的零模型作比较,统计实际观测值与零假设期望值间的差异。零模型的构建采用群落中所有物种于系统进化树末端分支随机置换 999 次的方法,保持每次零模型和生成的系统进化树具有相同的物种数目。NRI 指数侧重于从系统发育树整体上来衡量群落谱系结构[46]。PD 和 NRI 的具体计算公式如下:

$$PD = \sum L_b \tag{5}$$

$$\mathrm{NRI} = -1 \times \frac{\mathrm{MPD}_{\mathrm{observed}} - \mathrm{MPD}_{\mathrm{randomized}}}{\mathrm{sdMPD}_{\mathrm{randomized}}} \tag{6}$$

式中,L_b表示连接物种树上物种的分支长度,$\mathrm{MPD}_{\mathrm{observed}}$为各样地平均成对谱系距离观测值,$\mathrm{MPD}_{\mathrm{randomized}}$为群落随机构建零模型得到的平均成对谱系距离平均值,$\mathrm{sdMPD}_{\mathrm{randomized}}$为群落随机构建零模型得到的平均成对谱系距离标准差。

当 NRI > 0 时,群落谱系结构表现为聚集,即亲缘关系较近的物种聚集在一起;当 NRI< 0 时,群落谱系结构表现为发散,即群落中存在较多亲缘关系远的物种;当 NRI=0 时,群落中的物种组成是随机的[47]。上述谱系多样性指数计测在 R 4.3.3 软件中利用 picante 包和 ape 包进行分析[48]。

1.4.4　统计分析

采用单因素方差分析(One-way ANOVA)或非参数 Kruskal-Wallis 检验方法分析物种和谱系多样性的差异显著性,如服从正态分布的数据采用单因素方差分析比较数据间的差异,不服从正态分布的数据采用非参数检验比较数据间的差异,在 $P< 0.05$ 时确定显著性差异。上述统计分析在 R 4.3.3 软件中完成。

2　结果

2.1　稀有种和常见种对分类多样性的影响

喀斯特原生林样地内共记录到 DBH ≥ 1 cm 的木本植物 278 种,隶属于 69 科 167 属(图 2),个体总数为 8 138 株。其中,稀有种 182 种,隶属于 60 科 122 属,稀有种独立个体数仅占样地个体总数的 7.95%,主要来自樟科、豆科、冬青科和茜草科植物。常见种 35 种,隶属于 23 科 30 属,常见种个体数占原生林样地独立个体总数的 66.20%,主要来自壳斗科、樟科和无患子科等。喀斯特次生林样地内 DBH ≥1 cm 的木本植物仅 66 种,隶属于 34 科 55 属,个体总数为 14 025 株。其中,稀有种 32 种,隶属于 22 科 28 属,个体数仅占总个体数的 3.84%,主要来自于豆科、蔷薇科和菝葜科。常见种 14 种,隶属于 12 科 14 属,个体数占总个体数的 79.12%(图 2)。

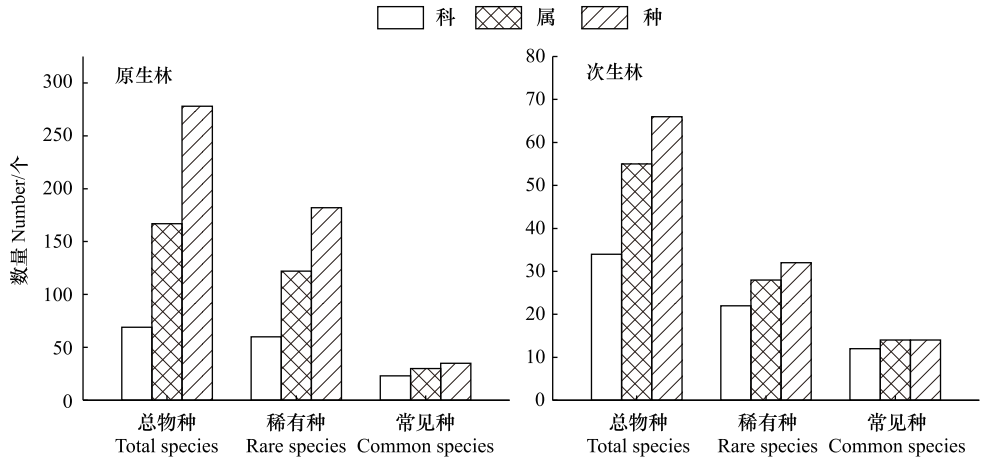

图 2 喀斯特原生林和次生林中稀有种和常见种的科属种数量

Fig.2 The number of families, genera, and species of rare and common species in primary forests and secondary forests in karst regions

2.2 稀有种和常见种对种-面积关系的影响

原生林去除稀有种和去除常见种的物种增加趋势与包含所有物种时的物种增加趋势相似,在取样面积达到 0.2 hm^2时,曲线由陡峭上升逐渐趋于平缓(图 3)。在次生林中,去除稀有种的物种增加趋势也与包含所有物种时相似,呈现先剧增后平缓的趋势,但去除常见种时物种数随取样面积的增加无明显剧增(图 3)。

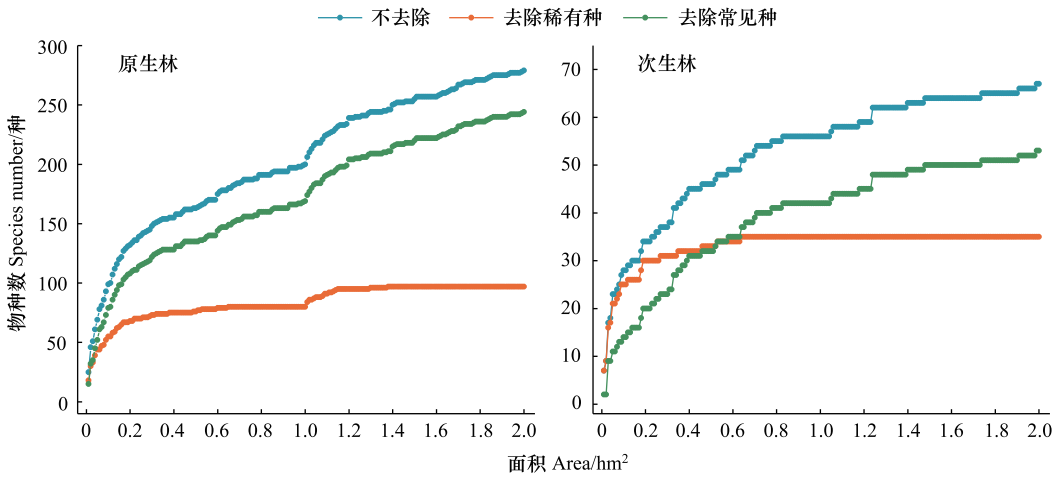

图 3 喀斯特原生林和次生林稀有种和常见种对种-面积关系的影响

Fig.3 Effects of rare and common species on species-area relationships in primary forests and secondary forests in karst regions

2.3 稀有种和常见种对物种多样性的影响及其尺度效应

稀有种和常见种对物种多样性的影响呈现了明显不同的变化趋势。在原生林中,去除稀有种对 Margalef、Shannon-Wiener、Simpson 和 Pielou 指数的影响在 10 m×10 m 和 20 m×20 m 尺度上均不明显,去除前后无显著差异($P > 0.05$),但在 50 m×50 m 尺度上表现明显,与去除前相比具有显著降低($P < 0.05$)(图 4)。去除常见种对 Margalef 和 Pielou 指数的影响在 3 个尺度上均较为明显,与去除前差异显著($P < 0.05$)。其中,Margalef 指数在 3 个尺度上均显著减小;Pielou 指数在 20 m×20 m 尺度上显著减小,在其他尺度上显著增大。去除常见种对 Shannon-Wiener 和 Simpson 指数的影响在 10 m×10 m 和 20 m×20 m 尺度上表现明显,与去除前相比具有显著降低($P < 0.05$),但在 50 m×50 m 尺度上表现不明显,去除前后差异不显著($P > 0.05$)(图 4)。

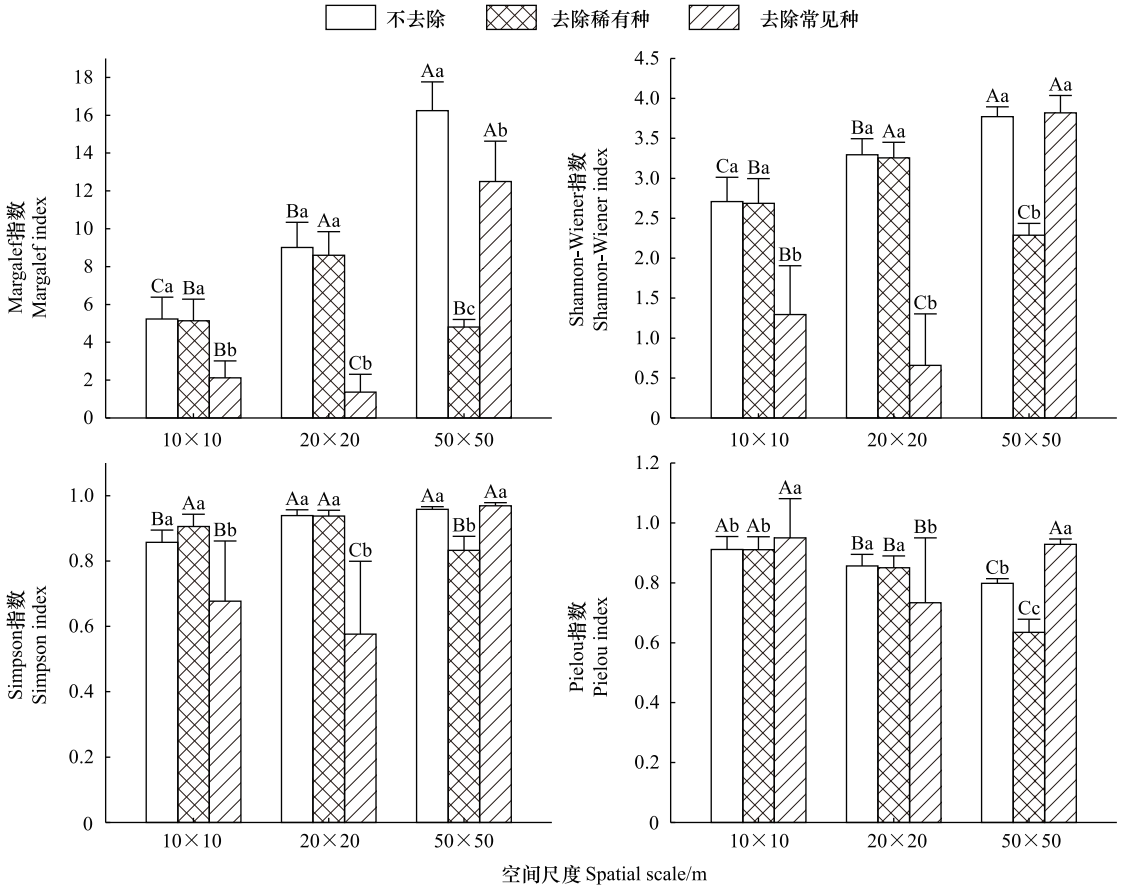

图 4　喀斯特原生林不同空间尺度稀有种和常见种对物种多样性的影响

Fig.4　Effects of rare and common species on species diversity at different spatial scales in the karst primary forests

不同大写字母表示相同物种去除方式不同空间尺度的差异显著(P< 0.05),不同小写字母表示相同空间尺度不同物种去除方式的差异显著(P< 0.05)

在次生林中,去除稀有种对 Margalef、Shannon-Wiener、Simpson 和 Pielou 指数的影响在 3 个尺度上均不明显,去除前后无显著差异(P > 0.05)。去除常见种对 Shannon-Wiener、Simpson 和 Pielou 指数的影响在 3 个尺度上均表现明显。其中,Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数在 10 m×10 m 和 20 m×20 m 尺度上显著减小,而在 50 m×50 m 尺度上显著增大;Pielou 指数则在 3 个尺度上均表现为显著增大。去除常见种对 Margalef 指数的影响在 10 m×10 m 和 20 m×20 m 尺度上表现明显,与去除前相比显著减小(P < 0.05)(图 5)。

2.4　稀有种和常见种对谱系多样性的影响及其尺度效应

原生林和次生林中不去除、去除稀有种和去除常见种的 *PD* 指数均随空间尺度的增加呈逐渐升高的变化趋势,且不同尺度间差异显著(P < 0.05)。两种森林去除常见种对 *PD* 指数的影响在 3 个尺度上均表现明显,去除常见种的 *PD* 指数显著低于不去除和去除稀有种(P < 0.05)。原生林去除稀有种对 *PD* 指数的影响在 10 m×10 m 和 20 m×20 m 尺度上不显著,但在 50 m×50 m 尺度上表现明显,与去除前相比显著减小(P < 0.05);次生林去除稀有种对 *PD* 指数的影响在 3 个尺度上均不明显,与去除前相比无显著差异,但在 50 m×50 m 尺度上去除稀有种的 *PD* 指数与去除前相比相对较低(图 6)。

原生林不去除和去除稀有种的 NRI 指数在 3 个尺度上均表现为聚集结构,其中,不去除的 NRI 指数随尺度的增加而增大,而去除稀有种的 NRI 指数随尺度的增加呈先增大后降低的趋势;去除常见种的 NRI 指数在 10 m×10 m 尺度上趋于随机,但随尺度的增加有逐渐趋于聚集的趋势(图 7)。次生林不去除的 NRI 指数在 3 个尺度上均呈聚集结构,且聚集程度随尺度的增加而增加;去除稀有种的 NRI 指数在 10 m×10 m 和 20 m×

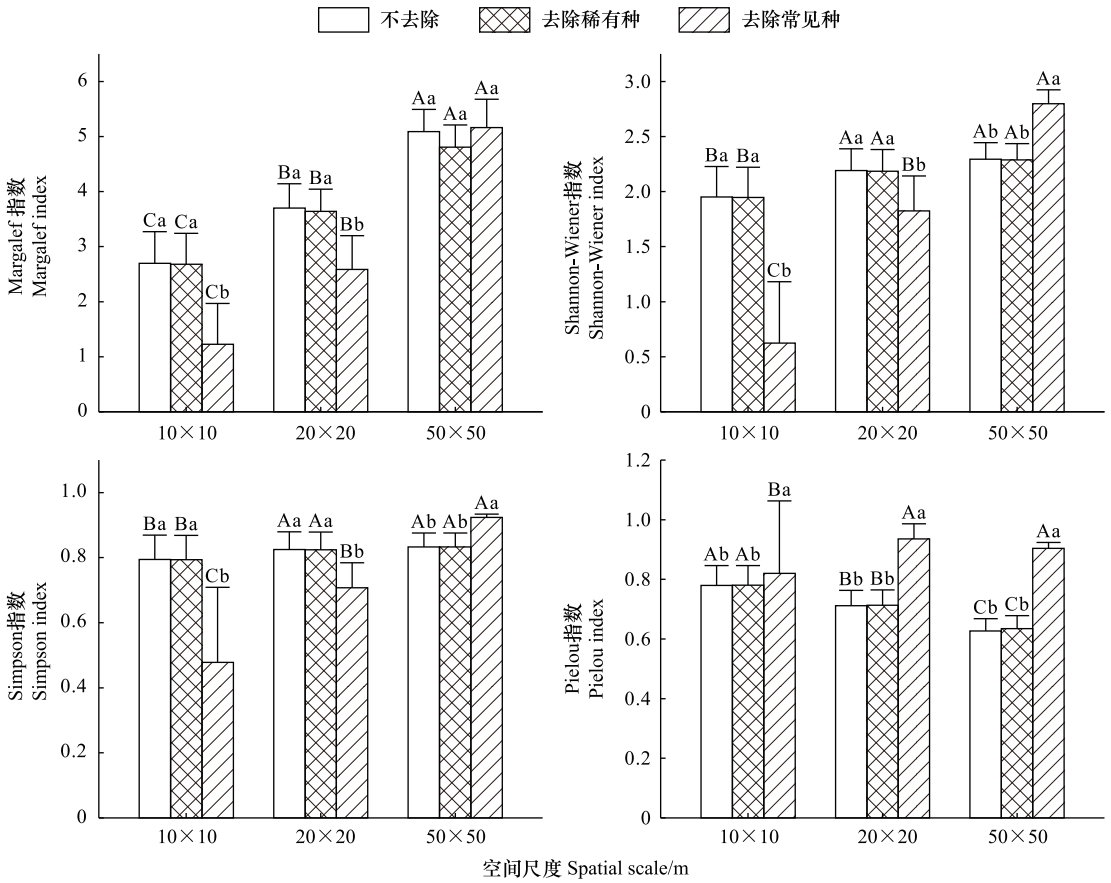

图 5 喀斯特次生林不同空间尺度稀有种和常见种对物种多样性的影响

Fig.5 Effects of rare and common species on species diversity at different spatial scales in karst secondary forests

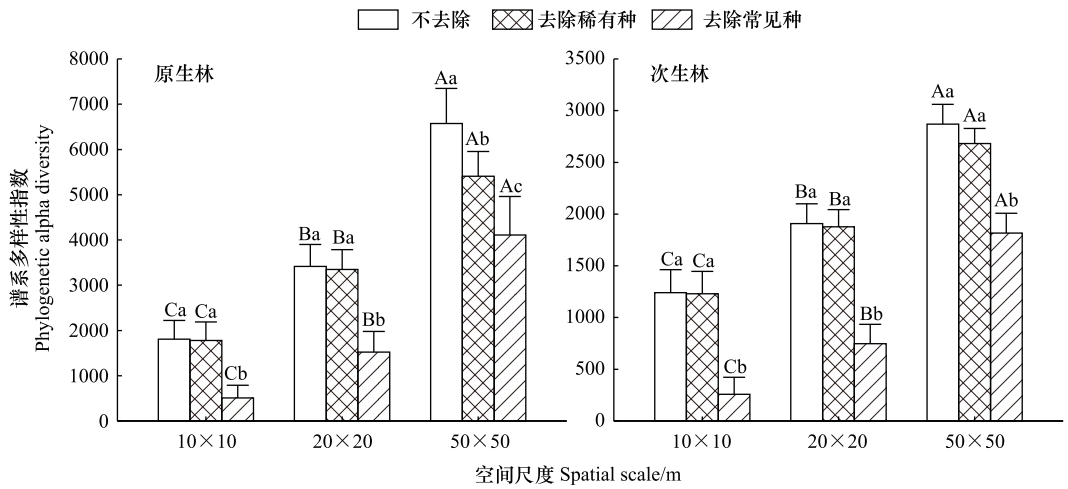

图 6 喀斯特原生林和次生林不同空间尺度稀有种和常见种对谱系多样性的影响

Fig.6 Effects of rare and common species on phylogenetic diversity at different spatial scales in primary forests and secondary forests in karst regions

20 m尺度上发散,但在 50 m×50 m 尺度上表现为聚集结构;去除常见种的 NRI 指数在 10 m×10 m 尺度上趋于随机,但在 20 m×20 m 和 50 m×50 m 尺度上表现为聚集结构,且聚集程度随尺度的增加而增加(图 7)。

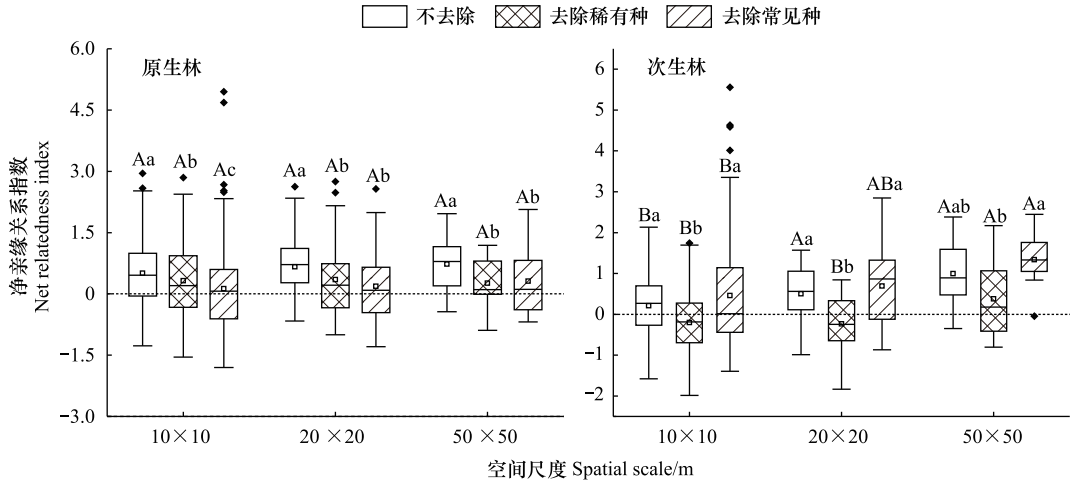

图 7　喀斯特原生林和次生林样地中不同空间尺度下稀有种和常见种对净亲缘关系指数的影响

Fig.7　Effects of rare and common species on net relatedness index at different spatial scales in primary forests and secondary forests in karst regions

3　讨论

稀有种和常见种对植物多样性的相对贡献是近年来生态学者关注的热点问题[5,10]。本研究表明,在亚热带喀斯特地区典型的常绿落叶阔叶混交林中,无论其物种丰富度高低,常见种在不同空间尺度上都是物种和谱系多样性的重要贡献者,但仍不能忽略高物种丰富度森林中稀有种在较大尺度上对物种和谱系多样性的重要贡献。这一结果与王世雄等人对黄土高原蒙古栎(*Quercus mongolica*)群落稀有种和常见种对物种多样性贡献的多尺度分析结果较为相似[35]。

本研究中,去除常见种对原生林和次生林群落物种多样性和谱系多样性的影响在 3 个尺度上均表现明显,原因可能在于,常见种在群落中通常占据广泛的生态位和空间区域,能够在多样生境中占据主导地位[36]。常见种可以通过长期生态过程,如竞争、种间互作、资源分配等适应多样的生境条件,促进物种共存,进而提高群落的物种多样性水平[19,22]。此外,常见种往往处于较老的谱系分支上,这意味着它们代表了较早期的进化分支,维持了大量进化历史[3]。其广泛分布使这些进化分支在不同空间尺度的群落中得以保留,从而在不同的空间尺度上贡献于谱系多样性[49]。因此无论在高物种丰富度还是低物种丰富度的森林中,常见种不仅维持了物种的数量多样性,还通过谱系关系承载了群落的进化历史,显著影响了不同空间尺度上的多样性格局[1,50]。

与常见种不同,去除稀有种对原生林物种和谱系多样性的影响主要集中在大尺度上(50 m×50 m),但在次生林中去除稀有种对物种和谱系多样性的影响在各尺度均不明显。在具有较高物种丰富度的稳定群落中,稀有种由于其特定的生态位和独特的谱系背景,往往能够在较大空间尺度上通过增加遗传多样性和填补生态功能空缺,丰富群落的生态结构和进化潜力,因此在较大尺度上对物种和谱系多样性格局具有重要贡献[8,51]。在物种丰富度较低的群落中,稀有种丰度也相对较低,稀有种的局部生态作用可能被更具优势的物种所掩盖。因此,在不同尺度上,稀有种对次生林群落的物种和谱系多样性格局的影响都相对较小[3,52]。

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差异化响应上[22]。就常见种而言,在原生林中,去除常见种对综合反映物种丰富度与均匀度的 Shannon-Wiener 和 Simpson 指数的影响主要局限于较小尺度上(10 m×10 m 和 20 m×20 m)。这可能是由于去除常见种引起的小尺度上物种丰富度的急剧下降主导了这些指数的变化[35]。然而,在更大尺度上(50 m×50 m),去除常见种对 Shannon-Wiener 和 Simpson 指数无显著影响。这是因为大尺度上

去除常见种虽然降低了物种丰富度,却也显著提升了物种的均匀度,而 Shannon-Wiener 和 Simpson 作为综合指数,其在较大尺度上去除常见种导致的物种均匀度显著提升很大程度上有效补偿了物种丰富度下降对这两个综合性指数的影响[53]。相反,原生林去除常见种对仅依赖物种丰富度的 Margalef 指数和仅反映均匀度的 Pielou 指数的影响在所有尺度上都较为显著,这清晰体现了单一维度指数对其目标属性变化的直接响应[54]。在次生林中,去除常见种同样显著降低了小尺度上(10 m×10 m 和 20 m×20 m)的物种丰富度,但对 Shannon-Wiener、Simpson 和 Pielou 指数的影响则在 3 个尺度上都表现明显。由于次生林的群落结构相对简单、稳定性较差,去除常见种对其 Shannon-Wiener、Simpson 和 Pielou 指数的影响在不同尺度上都难以得到有效缓冲,所以表现得更为显著和广泛[17]。次生林的 Margalef 指数仅在小尺度显著下降,这可能与次生林大尺度上物种库较小且均质化有关[55]。总体而言,在原生林和次生林群落中,去除常见种对物种多样性和谱系多样性格局的影响在不同尺度上都较为显著,这与以往的很多研究相似[11,18],但仍不能忽视去除稀有种在大尺度上对原生林物种多样性和谱系多样性格局的重要影响。

在谱系结构方面,原生林和次生林的整体群落谱系结构在不同尺度上均表现为聚集,且聚集程度随尺度的增加而增加。有研究表明,在不同空间尺度(10 m×10 m、20 m×20 m 和 50 m×50 m)上,台湾水青冈(*Fagus hayatae*)群落表现为显著的谱系聚集,且随着空间尺度的增加愈加聚集[52],这与本研究结果相似。需要强调的是,不同森林群落中稀有种和常见种对群落谱系结构的影响在不同空间尺度上存在较大变化。去除常见种后,原生林和次生林的谱系结构在小尺度上均趋于随机,但随尺度的增加逐渐趋于聚集,且次生林表现出更强烈的聚集趋势。在去除常见种后,小尺度上谱系结构趋于随机,这可能是由于常见种的移除降低了生态位主导效应,使剩余物种的分布受随机扩散影响较大[56]。随着空间尺度的增加,谱系聚集性逐渐增强,这可能源于较大尺度下生境异质性(如土壤、地形等)对物种功能性状的选择作用增强,而稀有种在资源利用和竞争方面有特定的适应性,更容易聚集在特定的微环境中,随着空间尺度的增加,使其形成较高的密度,聚集程度也相应有所增强[3]。此外,次生林在较大尺度上表现出比原生林更强烈的谱系聚集趋势,这可能与其干扰历史和演替阶段特性相关,次生林的干扰历史导致群落的生境异质性更显著,促使适应斑块化生境的物种聚集[55]。去除稀有种时,原生林的谱系结构在不同尺度上呈聚集结构,但聚集程度随尺度的增加呈先增加后下降的格局。这可能与茂兰喀斯特原生林高度的生境异质性有关,由于地形复杂、微生境多样,在去除稀有种所形成的群落中,较小尺度上主要分布着通过共同的环境适应性而逐渐聚集的常见物种。然而,随着研究尺度的增大,环境异质性增加,群落中大量亲缘关系较远的物种得以共存,导致聚集程度下降[57]。而次生林去除稀有种的谱系结构则表现为小尺度上(10 m×10 m 和 20 m×20 m)发散,大尺度上(50 m×50 m)聚集,即随着群落空间尺度的增大,谱系结构从发散逐渐转为聚集。这可能是次生林较大的干扰和生境异质性较强所致。小尺度上微生境的严重破坏使得生物多样性减少,常见种组成趋于同质化,物种之间的资源利用重叠较高,导致种间竞争加剧,优势种通过资源占有排斥劣势种,从而影响其局部分布[58]。而在较大尺度上,生境过滤则发挥更大作用,人为干扰导致生态系统的连通性被打破,同时由于栖息地破碎化,导致不同种群根据其适应性选择适合的生境,从而形成大尺度上的物种分布格局[59]。

4 结论

本研究基于植物分类多样性、种-面积关系、物种多样性指数和谱系多样性指数,比较分析了稀有种和常见种对喀斯特原生林和次生林中植物多样性的影响,结果证实了稀有种和常见种对不同喀斯特森林类型中物种多度及群落物种和谱系多样性格局的贡献均具有显著差异。稀有种和常见种对植物多样性的贡献具有明显的尺度效应,其中稀有种主要在较大尺度上对高物种丰富度森林的物种和谱系多样性具有显著影响,然而无论是高物种丰富度森林还是低物种丰富度森林,常见种在不同尺度上对群落物种和谱系多样性的影响都较为明显。稀有种对原生林植物多样性的贡献度更高,因此原生林需更加注重对稀有种组成与分布的动态监测并制定针对性的保育措施。此外,稀有种与常见种的比例可能在评价次生林恢复成效中发挥重要的指示作

用。在未来的研究中,需要对喀斯特森林中不同营养级的稀有种和常见种对单一或整体生物类群多样性格局的贡献及驱动机制进行综合分析,以充分描述稀有种和常见种对维持生物多样性的重要意义。

参考文献(References):

[1] Chao A, Chiu C H, Jost L. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through hill numbers. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2014, 45: 297-324.

[2] 张健, 孔宏智, 黄晓磊, 傅声雷, 郭良栋, 郭庆华, 雷富民, 吕植, 周玉荣, 马克平. 中国生物多样性研究的30个核心问题. 生物多样性, 2022, 30(10): 19-24.

[3] Mi X C, Swenson N G, Valencia R, Kress W J, Erickson D L, Pérez Á J, Ren H B, Su S H, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Hao Z Q, Ye W H, Cao M, Suresh H S, Dattaraja H S, Sukumar R, Ma K P. The contribution of rare species to community phylogenetic diversity across a global network of forest plots. The American Naturalist, 2012, 180(1): E17-E30.

[4] Bregović P, Fišer C, Zagmajster M. Contribution of rare and common species to subterranean species richness patterns. Ecology and Evolution, 2019, 9(20): 11606-11618.

[5] White H J, McKeon C M, Pakeman R J, Buckley Y M. The contribution of geographically common and rare species to the spatial distribution of biodiversity. Global Ecology and Biogeography, 2023, 32(10): 1730-1747.

[6] 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.

[7] Chapman A S A, Tunnicliffe V, Bates A E. Both rare and common species make unique contributions to functional diversity in an ecosystem unaffected by human activities. Diversity and Distributions, 2018, 24(5): 568-578.

[8] Zhang Z Q, Lu Y H, Wei G H, Jiao S. Rare species-driven diversity-ecosystem multifunctionality relationships are promoted by stochastic community assembly. mBio, 2022, 13(3): e00449-22.

[9] He X G, Xiao X, Wei W W, Li L Z, Zhao Y, Zhang N, Wang M Y. Soil rare microorganisms mediated the plant cadmium uptake: The central role of protists. Science of the Total Environment, 2024, 908: 168505.

[10] Liu M X, Ma Y B, Liu C, Yang C L. The contribution of common and rare species to species abundance patterns in alpine meadows: The effect of elevation gradients. Ecological Informatics, 2023, 75: 102114.

[11] 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.

[12] Basile M. Rare species disproportionally contribute to functional diversity in managed forests. Scientific Reports, 2022, 12(1): 5897.

[13] Gaston K J. Biodiversity and extinction: the importance of being common. Progress in Physical Geography: Earth and Environment, 2008, 32(1): 73-79.

[14] Sizling A L, Sizlingová 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.

[15] Berg Å, Tjernberg M. Common and rare Swedish vertebrates—distribution and habitat preferences. Biodiversity & Conservation, 1996, 5(1): 101-128.

[16] 刘旻霞, 李全弟, 蒋晓轩, 夏素娟, 南笑宁, 张娅娅, 李博文. 甘南亚高寒草甸稀有种对物种多样性和物种多度分布格局的贡献. 生物多样性, 2020, 28(2): 107-116.

[17] Arnoldi J F, Loreau M, Haegeman B. The inherent multidimensionality of temporal variability: how common and rare species shape stability patterns. Ecology Letters, 2019, 22(10): 1557-1567.

[18] van Schalkwyk J, Pryke J S, Samways M J. Contribution of common vs. rare species to species diversity patterns in conservation corridors. Ecological Indicators, 2019, 104: 279-288.

[19] 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.

[20] 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.

[21] 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.

[22] Heegaard E, Gjerde I, Sætersdal M. Contribution of rare and common species to richness patterns at local scales. Ecography, 2013, 36(8): 937-946.

[23] He X Y, Wang K L, Zhang W, Chen Z H, Zhu Y G, Chen H S. Positive correlation between soil bacterial metabolic and plant species diversity and bacterial and fungal diversity in a vegetation succession on Karst. Plant and Soil, 2008, 307(1): 123-134.

[24] Ni J, Luo D H, Xia J, Zhang Z H, Hu G. Vegetation in karst terrain of southwestern China allocates more biomass to roots. Solid Earth, 2015, 6(3): 799-810.

[25] Qi Y J, Zhang T, Yu L, Li Y Q, Zhang G Q. Spatial patterns of community-level sprouting in a karst old-growth forest of southwest China. Forest Ecology and Management, 2022, 523: 120516.

[26] Hu G, Pang Q L, Hu C, Xu C H, Zhang Z H, Zhong C F. Beta diversity patterns and determinants among vertical layers of tropical seasonal rainforest in karst peak-cluster depressions. Forests, 2024, 15(2): 365.

[27] Guo Y L, Wang B, Li D X, Mallik A U, Xiang W S, Ding T, Wen S J, Lu S H, Huang F Z, He Y L, Li X K. Effects of topography and spatial processes on structuring tree species composition in a diverse heterogeneous tropical karst seasonal rainforest. Flora, 2017, 231: 21-28.

[28] 喻阳华, 钟欣平, 郑维, 陈志霞, 王俊贤. 喀斯特森林不同演替阶段植物群落物种多样性、功能性状、化学计量及其关联. 生态学报, 2021, 41(6): 2408-2417.
[29] 兰斯安, 宋敏, 曾馥平, 宋同清, 彭晚霞, 杜虎, 韩畅, 陈莉, 覃文更. 木论喀斯特森林木本植物多样性垂直格局. 生态学报, 2016, 36(22): 7374-7383.
[30] Fu R Y, Dai L C, Zhang Z H, Hu G. Community assembly along a successional chronosequence in the northern tropical karst mountains, South China. Plant and Soil, 2023, 491(1): 317-331.
[31] Zhang Z H, Hu G, Ni J. Effects of topographical and edaphic factors on the distribution of plant communities in two subtropical karst forests, southwestern China. Journal of Mountain Science, 2013, 10(1): 95-104.
[32] 张忠华, 胡刚, 刘立斌, 程安云, 胡聪, 吴洋洋, 倪健. 黔中北亚热带喀斯特次生林动态监测样地: 物种组成与群落结构. 生态学报, 2022, 42(2): 742-754.
[33] 张忠华, 胡刚, 祝介东, 倪健. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林物种多度与丰富度空间分布的尺度效应. 生态学报, 2012, 32(18): 5663-5672.
[34] Zhang Z H, Hu G, Zhu J D, Ni J. Stand structure, woody species richness and composition of subtropical karst forests in Maolan, south-west China. Journal of Tropical Forest Science, 2012, 24(4): 498-506.
[35] 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): 8060-8069.
[36] Xiao J H, Zhong Z F, Wang C X, Li M, Wen Q Y, Lin X T, Luo Z, Qian Z J, Li M H, Deng C Y. Rare species are significant in harsh environments and unstable communities: based on the changes of species richness and community stability in different sub-assemblages. Sustainability, 2023, 15(18): 13994.
[37] 向悟生, 陆树华, 文淑均, 丁涛, 王斌, 周爱萍, 黄甫昭, 李先琨. 取样方式对喀斯特和非喀斯特混合分布区森林种—面积关系的影响. 广西植物, 2015, 35(3): 309-316, 383.
[38] 王斌, 黄俞淞, 李先琨, 向悟生, 丁涛, 黄甫昭, 陆树华, 韩文衡, 文淑均, 何兰军. 弄岗北热带喀斯特季节性雨林 15ha 监测样地的树种组成与空间分布. 生物多样性, 2014, 22(2): 141-156.
[39] Spellerberg I F, Fedor P J. A tribute to Claude Shannon (1916-2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the 'Shannon-Wiener' Index. Global Ecology and Biogeography, 2003, 12(3): 177-179.
[40] 刘灿然, 马克平. 生物群落多样性的测度方法 V.生物群落物种数目的估计方法. 生态学报, 1997, 17(6): 601-610.
[41] Hurlbert S H. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. Ecology, 1971, 52(4): 577-586.
[42] Peet R K. The measurement of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics, 1974, 5: 285-307.
[43] Pielou E C. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. Journal of Theoretical Biology, 1966, 10(2): 370-383.
[44] Jin Y, Qian H. V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. Ecography, 2019, 42(8): 1353-1359.
[45] Dehling D M, Barreto E, Graham C H. The contribution of mutualistic interactions to functional and phylogenetic diversity. Trends in Ecology & Evolution, 2022, 37(9): 768-776.
[46] Kembel S W, Cowan P D, Helmus M R, Cornwell W K, Morlon H, Ackerly D D, Blomberg S P, Webb C O. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. Bioinformatics, 2010, 26(11): 1463-1464.
[47] Webb C O, Ackerly D D, Kembel S W. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. Bioinformatics, 2008, 24(18): 2098-2100.
[48] Paradis E, Schliep K. Ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. Bioinformatics, 2019, 35(3): 526-528.
[49] Uchida K, Hiraiwa M K, Cadotte M W. Non-random loss of phylogenetically distinct rare species degrades phylogenetic diversity in semi-natural grasslands. Journal of Applied Ecology, 2019, 56(6): 1419-1428.
[50] Mazaris A D, Tzanopoulos J, Kallimanis A S, Matsinos Y G, Sgardelis S P, Pantis J D. The contribution of common and rare species to plant species richness patterns: the effect of habitat type and size of sampling unit. Biodiversity and Conservation, 2008, 17(14): 3567-3577.
[51] Pavoine S, Ricotta C. On the relationships between rarity, uniqueness, distinctiveness, originality and functional/phylogenetic diversity. Biological Conservation, 2021, 263: 109356.
[52] 吴倩倩, 梁宗锁, 刘金亮, 翁东明, 张宏伟, 于明坚, 胡广. 不同时间和空间尺度上台湾水青冈群落谱系结构动态变化. 生态学报, 2018, 38(4): 1320-1327.
[53] Barros-Cordeiro K B, Pujol-Luz J R, Báo S N. A study of the pupal development of five forensically important flies (Diptera: Brachycera). Journal of Medical Entomology, 2021, 58(4): 1643-1653.
[54] 董世魁, 汤琳, 张相锋, 刘世梁, 刘全儒, 苏旭坤, 张勇, 武晓宇, 赵珍珍, 李钰, 沙威. 高寒草地植物物种多样性与功能多样性的关系. 生态学报, 2017, 37(5): 1472-1483.
[55] 贾贞妮, 张意岑, 杜彦君, 任海保. 干扰对中亚热带森林群落物种多样性演替动态的影响. 生物多样性, 2025, 33(2): 14-26.
[56] 江蓝, 杨晶晶, 韦鑫, 朱静, 刘金福, 郑晨成, 徐道炜, 郭相亿, 张朝鹏, 何中声. 南亚热带牛姆林群落常见种和稀有种的物种组成差异. 应用与环境生物学报, 2025: 1-17.
[57] 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.
[58] Shi W, Wang Y Q, Xiang W S, Li X K, Cao K F. Environmental filtering and dispersal limitation jointly shaped the taxonomic and phylogenetic beta diversity of natural forests in Southern China. Ecology and Evolution, 2021, 11(13): 8783-8794.
[59] Wang X, Wang Z C, Liu W C, Liu H Y, Zhang Q, Zeng J, Ren C J, Yang G H, Zhong Z K, Han X H. Abundant and rare fungal taxa exhibit different patterns of phylogenetic niche conservatism and community assembly across a geographical and environmental gradient. Soil Biology and Biochemistry, 2023, 186: 109167.