

ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

# 生态学报

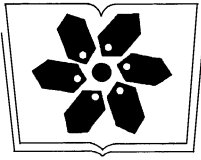
## Acta Ecologica Sinica



第32卷 第18期 Vol.32 No.18 **2012**

中国生态学学会  
中国科学院生态环境研究中心  
科学出版社

主办  
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

# 生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 32 卷 第 18 期      2012 年 9 月 (半月刊)

## 目 次

亚热带典型树种对模拟酸雨胁迫的高光谱响应.....	时启龙,江洪,陈健,等	(5621)
珠江三角洲地面风场的特征及其城市群风道的构建.....	孙武,王义明,王越雷,等	(5630)
粤北山地常绿阔叶林自然干扰后冠层结构与林下光照动态.....	区余端,苏志尧	(5637)
四种猎物对南方小花蝽生长发育和繁殖的影响.....	张昌容,鄧军锐,莫利锋	(5646)
普洱季风常绿阔叶林次生演替中木本植物幼苗更新特征.....	李帅锋,刘万德,苏建荣,等	(5653)
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.....	张忠华,胡刚,祝介东,等	(5663)
格氏栲天然林土壤养分空间异质性.....	苏松锦,刘金福,何中声,等	(5673)
种植香根草对铜尾矿废弃地基质化学和生物学性质的影响.....	徐德聪,詹婧,陈政,等	(5683)
灌溉对三种荒漠植物蒸腾耗水特性的影响.....	单立山,李毅,张希明,等	(5692)
真盐生植物盐角草对不同氮形态的响应.....	聂玲玲,冯娟娟,吕素莲,等	(5703)
鹿泉沟自然保护区寒温性针叶林演替优势种格局动态分析.....	张钦弟,毕润成,张金屯,等	(5713)
不同水肥条件下 AM 真菌对丹参幼苗生长和营养成分的影响.....	贺学礼,马丽,孟静静,等	(5721)
垄沟覆膜栽培冬小麦的土壤呼吸.....	上官宇先,师日鹏,韩坤,等	(5729)
不同方式处理牛粪对大豆生长和品质的影响.....	郭立月,刘雪梅,战丽杰,等	(5738)
基于大气沉降与径流的乌鲁木齐河源区氮素收支模拟.....	王圣杰,张明军,王飞腾,等	(5747)
基于能值理论的循环复合农业生态系统发展评价——以福建省福清星源循环农业产业示范基地为例.....	钟珍梅,翁伯琦,黄勤楼,等	(5755)
低温暴露和恢复对棘胸蛙雌性亚成体生存力及能量物质消耗的影响.....	凌云,邵晨,颜志刚,等	(5763)
暗期干扰对棉铃虫两个不同地理种群滞育抑制作用的比较.....	陈元生,涂小云,陈超,等	(5770)
水土流失治理措施对小流域土壤有机碳和全氮的影响.....	张彦军,郭胜利,南雅芳,等	(5777)
不同管理主体对泸沽湖流域生态系统影响的比较分析.....	董仁才,苟亚青,李思远,等	(5786)
连江鱼类群落多样性及其与环境因子的关系.....	李捷,李新辉,贾晓平,等	(5795)
溶氧水平对鲫鱼代谢模式的影响.....	张伟,曹振东,付世建	(5806)
象山港人工鱼礁区的网采浮游植物群落组成及其与环境因子的关系.....	江志兵,陈全震,寿鹿,等	(5813)
填海造地导致海湾生态系统服务损失的能值评估——以套子湾为例.....	李睿倩,孟范平	(5825)
城市滨水景观的视觉环境质量评价——以合肥市为例.....	姚玉敏,朱晓东,徐迎碧,等	(5836)
<b>专论与综述</b>		
生态基因组学研究进展.....	施永彬,李钧敏,金则新	(5846)
海洋酸化生态学研究进展.....	汪思茹,殷克东,蔡卫君,等	(5859)
纺锤水蚤摄食生态学研究进展.....	胡思敏,刘胜,李涛,等	(5870)
河口生态系统氨氧化菌生态学研究进展.....	张秋芳,徐继荣,苏建强,等	(5878)
嗜中性微好氧铁氧化菌研究进展.....	林超峰,龚骏	(5889)
典型低纬度海区(南海、孟加拉湾)初级生产力比较.....	刘华雪,宋星宇,黄洪辉,等	(5900)
植物叶片最大羧化速率及其对环境因子响应的研究进展.....	张彦敏,周广胜	(5907)
中国大陆鸟类栖息地选择研究十年.....	蒋爱伍,周放,覃玥,等	(5918)
<b>研究简报</b>		
孵化温度对赤链蛇胚胎代谢和幼体行为的影响.....	孙文佳,俞霄,曹梦洁,等	(5924)
不同培肥茶园土壤微生物量碳氮及相关参数的变化与敏感性分析.....	王利民,邱珊莲,林新坚,等	(5930)
施肥对两种苋菜吸收积累镉的影响.....	李凝玉,李志安,庄萍,等	(5937)



**封面图说:** 冬天低空飞翔的丹顶鹤——丹顶鹤是鹤类中的一种,因头顶有“红肉冠”而得名。是东亚地区特有的鸟种,因体态优雅、颜色分明,在这一地区的文化中具有吉祥、忠贞、长寿的象征,是传说中的仙鹤,国家一级保护动物。丹顶鹤具备鹤类的特征,即三长——嘴长、颈长、腿长。成鸟除颈部和飞羽后端为黑色外,全身洁白,头顶皮肤裸露,呈鲜红色。丹顶鹤每年要在繁殖地和越冬地之间进行迁徙,只有在日本北海道等地是留鸟,不进行迁徙,这可能与冬季当地人有组织地投喂食物,食物来源充足有关。

彩图提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201108141187

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.

Zhang Z H, Hu G, Zhu J D, Ni J. Scale-dependent spatial variation of species abundance and richness in two mixed evergreen-deciduous broad-leaved karst forests, Southwest China. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(18): 5663-5672.

## 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

张忠华<sup>1</sup>, 胡刚<sup>1</sup>, 祝介东<sup>2,3</sup>, 倪健<sup>4,5,\*</sup>

(1. 广西师范学院化学与生命科学学院, 南宁 530001; 2. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093;

3. 中国科学院研究生院, 北京 100049; 4. 中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550002;

5. 华东师范大学环境科学系, 上海 200062)

**摘要:**物种多样性的空间分布格局及其尺度效应是生态学研究的重点, 对于理解物种多样性的形成和维持机制以及生物多样性的管理和保护均具有重要意义。以贵州茂兰国家级自然保护区分布的亚热带原生性喀斯特常绿落叶阔叶混交林为研究对象, 分析了 2 个 1hm<sup>2</sup> (100m×100m) 样地中物种多度和丰富度的空间分布特征及其与取样尺度的关系, 采用方差和变异系数描述多度和丰富度在 5 个尺度 (5m×5m, 10m×10m, 20m×20m, 25m×25m, 50m×50m) 上的空间变异性。结果表明: (1) 两个样地的物种多度和丰富度具有尺度依赖性特征; (2) 由于多度具有叠加性, 物种多度的方差随着尺度的增加呈线性增加, 而变异系数呈线性下降; (3) 丰富度的方差随尺度的增加表现出单峰分布的特征, 在 25 m×25 m 尺度上达到最大值, 变异系数则随取样尺度的增加而呈线性下降。研究表明, 物种多度具有尺度推演规律, 而丰富度却没有, 因此, 应慎重进行物种丰富度的尺度推演。在分析喀斯特森林物种多样性时, 应注重尺度效应带来的影响。

**关键词:**喀斯特森林; 尺度依赖性; 多度; 丰富度; 物种多样性

### Scale-dependent spatial variation of species abundance and richness in two mixed evergreen-deciduous broad-leaved karst forests, Southwest China

ZHANG Zhonghua<sup>1</sup>, HU Gang<sup>1</sup>, ZHU Jiedong<sup>2,3</sup>, NI Jian<sup>4,5,\*</sup>

1 School of Chemistry and Life Science, Guangxi Teachers Education University, Nanning 530001, China

2 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

3 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

4 State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang, 550002, China

5 Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China

**Abstract:** Understanding patterns of species diversity and its scale effects is a central goal of ecology and a fundamental to the management and reservation of biodiversity. The relationship between patterns of species diversity and scale is also significant for understanding formation and maintenance mechanisms of species diversity. Species abundance and richness are the two most basic diversity variables, which represent two categories of variables that have a different spatial property. The former is additive when aggregated across spatial scale while the latter is non-additive. In other words, their usefulness in measuring biodiversity depends in large part on their response to scale effects. Therefore, it is essential to investigate the spatial variation of species abundance and richness and their differences across spatial scales in different forest types. The

**基金项目:**国家重点基础研究发展计划(973 计划)资助项目(2006CB403207); 广西教育厅科研基金项目(201106LX296)

**收稿日期:**2011-08-14; **修订日期:**2011-11-15

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: nijian@vip.skleg.cn

karst forest in Maolan National Natural Reserve of Guizhou Province, southwestern China is a rare, original forest remnant in the mid-subtropics of the world. In order to investigate the changes in the spatial patterns of abundance and richness of species across multiple scales in karst forest, two 1hm<sup>2</sup> forest plots in the core zone of Maolan Reserve were established. All woody species with the diameter at breast height (DBH)  $\geq 1$ cm were mapped, identified to species and measured. Two 1hm<sup>2</sup> plots were divided into a grid system using five quadrat sizes: 5 m $\times$ 5 m (400 quadrats), 10 m $\times$ 10 m (100 quadrats), 20 m $\times$ 20 m (25 quadrats), 25 m $\times$ 25 m (16 quadrats) and 50 m $\times$ 50 m (4 quadrats), and then the species abundance and richness in each quadrat were counted for each grain size. Spearman rank correlation coefficients were calculated to assess the relationship between abundance and richness at different grain sizes. In the meantime, spatial variance and coefficient of variation (the standard deviation divided by the mean, CV) of abundance and richness were also calculated. And then, the variance and CV were plotted against the grain size in order to examine the effect of spatial scale on the spatial variability in abundance and richness. The results showed that: 1) species abundance and richness were dependent on spatial scales in mixed evergreen-deciduous broad-leaved karst forests. 2) Species abundance showed a linear relationship with scale due to the additive nature, variance of the species abundance linearly increased with scales, whereas the coefficient of variation decreased. 3) Variance of the species richness was unimodal with increasing scale, and was maximum at the 25 m $\times$ 25 m scale, the coefficient of variation of species richness decreased with increasing scale. In all, with respect to additive variables, it is relatively easy to extrapolate them from one spatial scale to another spatial scale, as they and the spatial scale usually form a linear relationship. In contrast, non-additive variables are difficult to extrapolate across spatial scales, because they often respond nonlinearly to spatial scale changes. All these indicated that large-scale species abundance can be estimated though extrapolation from smaller scales, whereas richness can not be estimated. That meant high species richness observed at a particular spatial scale may become low at another spatial scale in mixed evergreen-deciduous broad-leaved karst forests. This was because the fine-scale species richness could not be simply added when scaling up. This inconsistency made it quite difficult to extrapolate species richness from one spatial scale to another spatial scale. Our results suggested that it is necessary to take spatial scale into account when making plans for the diversity management and conservation.

**Key Words:** karst forest; scale-dependence; abundance; richness; species diversity

物种多样性与空间尺度的关系一直是生物多样性研究中备受关注的重要问题<sup>[1-5]</sup>。生态学家一直试图解释为什么在不同空间尺度上丰富的植物物种可以共存,这种共存机制如何促进并维系了较高的物种多度和丰富度<sup>[6-7]</sup>。研究者提出许多生态学理论和假说,如生态位和中性理论<sup>[8-9]</sup>、Janzen-Connell 假说<sup>[10-11]</sup>、种库假说<sup>[12]</sup>和中度干扰假说<sup>[13]</sup>等,并尝试运用于解释不同植被类型中物种多样性的驱动机制。但这些理论或假说对物种共存或物种多样性维持内在机制的解释往往是有限的或者存在一定的片面性,一个重要原因是在不同研究区域起作用的生态过程可能不尽相同,即便同一区域,不同时空尺度内起作用的机制也可能不同<sup>[14-15]</sup>。因此,生态格局和过程均与尺度密切相关,不同的尺度下可能会得出不同的定性或定量结果<sup>[16]</sup>。研究尺度与物种多样性之间的关系,探索物种多样性空间分布的内在机制,有助于理解群落的结构格局和构建过程,对探究物种共存或物种多样性的形成和维持机制具有重要意义,同时也可作为生物多样性的有效管理和保护提供科学依据<sup>[1-5]</sup>。

关于物种多样性空间分布的尺度效应,国内外学者已有过一定探索。He 等<sup>[17]</sup>研究了马来西亚 Pasoh 热带雨林中物种多度和丰富度在不同尺度上的变化,结果表明多度随取样尺度的增加呈线性变化,而丰富度随取样尺度的变化较为复杂,呈非线性变化。Kallimanis 等<sup>[18]</sup>通过分析希腊 Holomontas 山橡木林物种多样性在不同尺度上的空间格局,发现物种多样性的空间格局随着尺度的改变而改变。Wang 等<sup>[19]</sup>以我国长白山温带阔叶红松林为例,分析了空间尺度和取样区域对物种多度和丰富度的影响,结果表明多度和丰富度不仅具有

尺度依赖性,而且与取样区域有关。王志高等<sup>[20]</sup>研究了鼎湖山南亚热带季风常绿阔叶林中物种多样性指数的空间分布特征,发现 Simpson 指数、Shannon-Weiner 指数和 Pielou 均匀度指数均表现出较强的区域性分布特征,且这种区域性特征与取样尺度有关。不同植被类型中物种多样性空间分布的尺度依赖效应可能存在差异,这种差异是对区域性的植物区系组成、生境异质性、人为干扰和植物生物学特性等因素的综合响应<sup>[17,21]</sup>,其研究对于了解区域尺度上的物种多样性形成和维持机制具有重要意义。但现有的研究仅检验了热带雨林<sup>[1,17]</sup>、温带针阔混交林<sup>[19]</sup>以及南亚热带常绿阔叶林<sup>[20]</sup>等少数森林类型中物种多样性的空间分布及其尺度依赖效应,而在其他气候区域或植被类型中却少有报道。

位于我国贵州南部茂兰地区的中亚热带喀斯特森林,是同纬度上仅存的保存最为完好的非地带性喀斯特植被。由于其独特的石灰岩地质地貌背景和多样的生境类型,所形成的植物区系组成特殊,植物种类极为丰富,结构复杂,对维持喀斯特生态系统结构和功能的稳定极为重要<sup>[22-23]</sup>。但迄今为止,对非地带性的喀斯特森林中植物多样性方面研究却远不如非喀斯特森林类型(如地带性的热带、亚热带和温带森林)深入<sup>[6,7,23-25]</sup>,并且针对喀斯特森林物种多样性的空间分布及其与尺度间关系的研究未见有报道。本文以茂兰国家级自然保护区残存的亚热带喀斯特常绿落叶阔叶混交林为研究对象,以建立的 2 块 1hm<sup>2</sup>(100m×100m)永久样地为数据来源,采用方差和变异系数等方法来揭示物种多度和丰富度的空间分布特征及其尺度效应。其主要研究目的是:(1)探讨在不同尺度下物种多度和丰富度的空间分布特征;(2)分析物种多样性空间变异形成的原因。本研究可进一步揭示喀斯特森林的物种多样性形成和维持机制,同时为制定物种多样性的管理和保护措施提供科学依据。

## 1 研究区域与方法

### 1.1 研究地概况

茂兰国家级喀斯特森林自然保护区位于贵州省南部黔、桂交界处(25°09'—25°21'N, 107°52'—108°05'E),总面积约 20000hm<sup>2</sup>,最高海拔 1078.6m,最低 430m,平均 800m 以上。全区除局部地点覆盖有少量砂页岩外,主要是由纯质石灰岩及白云岩构成的典型的裸露型喀斯特地貌。该区气候属于中亚热带季风湿润气候,气候温和,雨量充沛。年平均气温为 15.3℃,7 月平均气温 26.4℃,1 月平均气温 8.3℃,≥10℃ 积温 5727.9℃,平均年降水量 1320.5mm,平均年蒸发量 1343.6mm,全年平均相对湿度 83%,年日照时数 1272.8h,日照百分率 29%。土壤以黑色石灰土为主,土层浅薄,地面岩石裸露,土被不连续,pH 7.5—8.0,土壤有机质和全氮、磷含量丰富。区内喀斯特常绿落叶阔叶混交林集中连片,原生性强,是一种稳定的土壤地形顶极群落<sup>[22]</sup>。

### 1.2 样地设置与调查

位于茂兰国家级自然保护区核心地带的董歌(25°18'25"N, 107°57'48"E)和更正(25°18'07"N, 107°57'21"E)2 个地点保存有完好的原生性中亚热带喀斯特常绿落叶阔叶混交林。于 2008 年 7—10 月期间使用森林罗盘仪(DQL-1 型,哈尔滨市光学仪器厂)在上述 2 个地点各建立 1 个 1hm<sup>2</sup>(100m×100m)样地(分别编号为 P1 和 P2),并将每个样地划分为 400 个 5m×5m 的样方调查单元,调查每个样方内所有胸径 DBH≥1cm 的木本植物个体,记录其种名、个体相对坐标、DBH、树高以及海拔、坡度、坡向和岩石裸露率等指标。两块样地地形复杂,其中 P1 样地位于一个山峰的坡面上,平均海拔 876m,坡度较大,岩石裸露率极高,样地的最低点位于山脚,最高点接近山顶;P2 样地主要位于另一山峰的顶部,海拔约 915m,部分地段较为平坦,土面相对较多,自然干扰略多于 P1 样地。初步调查表明,两样地的物种组成丰富,种类差异明显,其中 P1 样地共有木本植物 199 种,4281 株活个体,分属于 63 科 140 属。依据优势种划分群落类型,该样地为圆果化香+天峨槭+齿叶黄皮群落(Comm. *Platycarya longipes*+*Acer wangchii*+*Clausena dunniana*)。P2 样地共有 191 种,3857 株活个体,分属于 58 科 121 属,该样地形成西南米槠+细叶青冈+杨梅叶蚊母树群落(Comm. *Castanopsis carlesii* var. *spinulosa*+*Cyclobalanopsis myrsinaefolia*+*Distylium myricoides*)。两个样地详细的物种组成与群落结构特征可参见文献<sup>[26]</sup>。由群落优势种可看出,P1 和 P2 两个样地分别代表了中亚热带喀斯特森林中两种典型的顶极常绿落叶阔叶混交林群落类型<sup>[27]</sup>。

### 1.3 数据处理与分析

物种多样性常用的测度指标包括物种多度、丰富度、Simpson 指数和 Shannon-Weiner 指数等,这些指标会随着空间尺度的变化表现出不同的变化趋势<sup>[18-19]</sup>。其中,多度和丰富度是表征物种多样性的基础变量,具有尺度依赖性,且与取样区域有关<sup>[17,28]</sup>。因此,本研究选取物种多度和丰富度作为反映物种多样性空间分布及其尺度效应的指标。将 P1 和 P2 两个样地分别按照以下尺度进行划分:5m×5m(400 个样方),10m×10m(100 个样方),20m×20m(25 个样方),25m×25m(16 个样方),50m×50m(4 个样方),并分别计算每个尺度下各样方内的植物物种多度和丰富度。此外,采用 Spearman 秩相关系数检验上述 5 个尺度中物种多度和丰富度间的相关性。

采用方差和变异系数来度量物种多度和丰富度的空间变异,其计算方法如下:

$$\text{方差} \quad \delta^2 = \frac{\sum (x_i - \mu)^2}{n - 1}$$

$$\text{变异系数} \quad CV = \frac{sd}{\mu} \times 100\%$$

式中, $x_i$  为某一尺度上第  $i$  个变量的数值, $\mu$  为平均值, $sd$  为标准差。

根据每个尺度每个样方下的个体数和物种数,及其空间变异系数和方差,以取样尺度为横坐标,每个尺度下的物种多度和丰富度为纵坐标作图,分析物种多度和丰富度在整个样地中的分布特点和不同尺度下的空间变化。同时,利用空间变异系数和方差对尺度(面积)作图,探讨尺度变化对物种多度和丰富度的影响。

上述数据分析采用 R 2.11.1 软件<sup>[29]</sup>编程完成。

## 2 结果

### 2.1 物种多度和丰富度的空间分布特征

P1 和 P2 两个样地物种多度和丰富度在 5m×5m 至 20m×20m 尺度上均表现出了较高的空间异质性,但在不同空间尺度上的具体分布表现出不同的变化趋势(图 1—图 4)。其中,P1 样地在 50m×50 m 尺度上,样

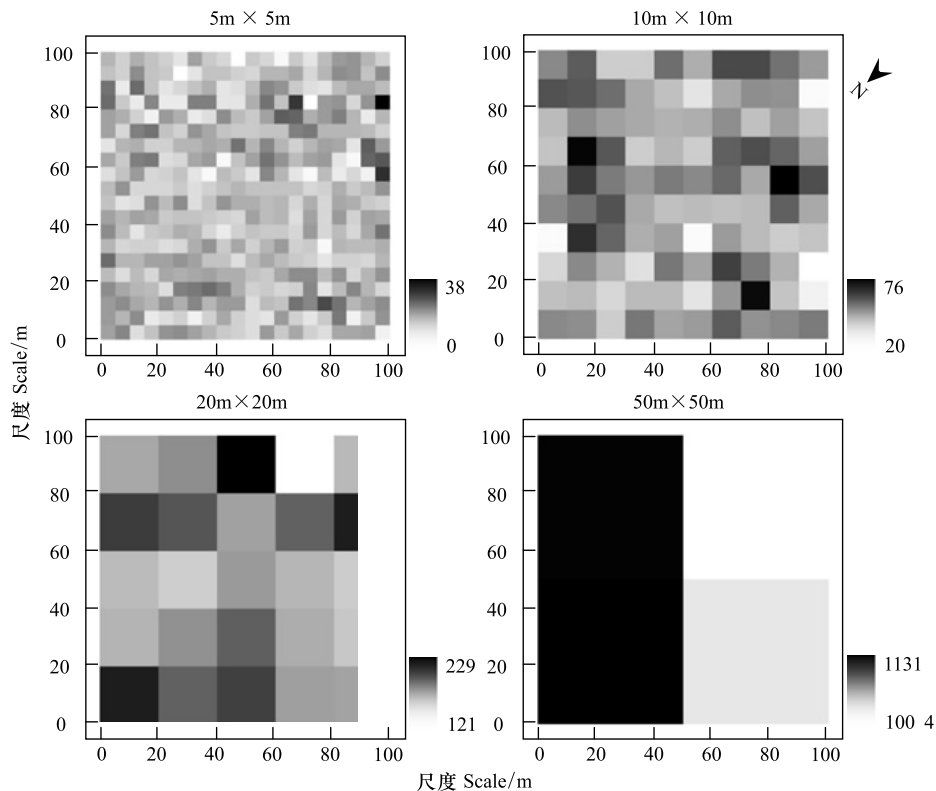


图1 P1 样地在 4 个尺度上的物种多度图

Fig. 1 Maps of species abundance in plot P1 at four quadrat sizes

地北部的物种多度最高,东南部最低;而物种丰富度是样地西北部最高,东北部最低。小尺度上( $\leq 10\text{m}\times 10\text{m}$ ),样地南部区域的多度高于北部,而丰富度是北部区域高于南部区域(图 1,图 2)。P2 样地在大尺度上( $50\text{m}\times 50\text{m}$ ),西南部的物种多度最高,西北部最低;而物种丰富度是样地东北部最高,东南部最低。小尺度上( $\leq 10\text{m}\times 10\text{m}$ ),样地的物种多度和丰富度均表现为西南部最高(图 3,图 4)。随着尺度的增大,两个样地小尺度上物种多度和丰富度的差异则由于平均化作用而被掩盖。

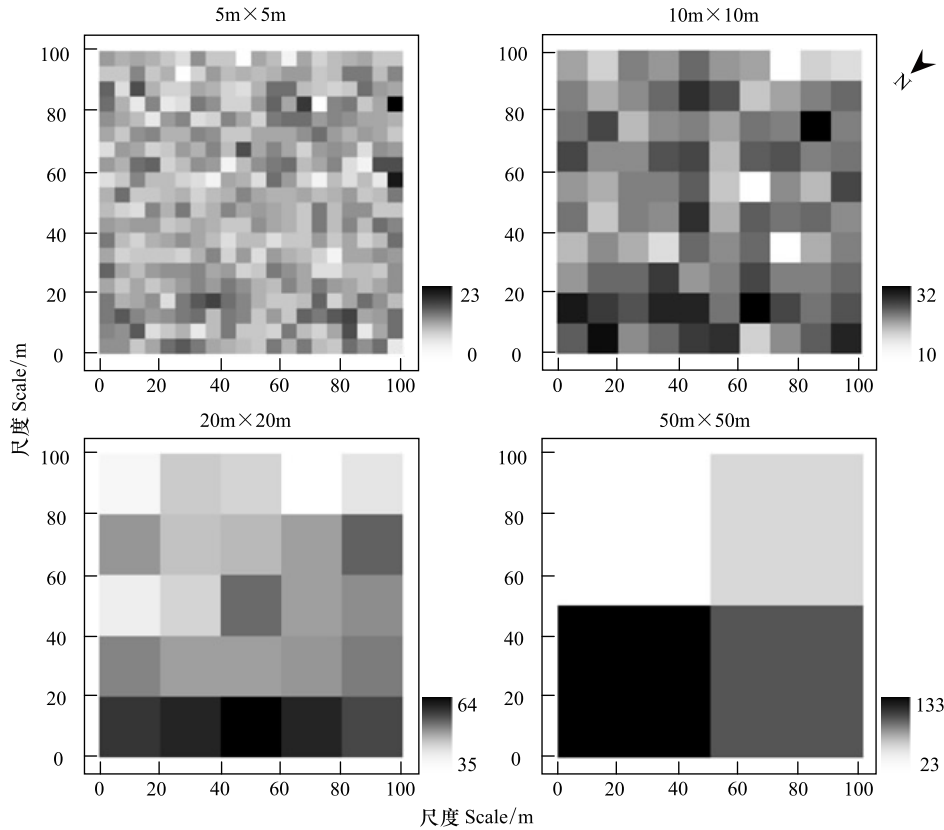


图 2 P1 样地在 4 个尺度上的物种丰富度图

Fig. 2 Maps of species richness in plot P1 at four quadrat sizes

### 2.2 尺度变化对物种多度和丰富度的影响

从物种多度和丰富度的方差变化来看,P1 和 P2 两个样地小尺度上的物种多度和丰富度的方差均较小,然而,在空间尺度上两个变量有着显著的不同,多度随着尺度的增大而逐渐增大,而丰富度表现出单峰型的变化特征,在  $25\text{m}\times 25\text{m}$  尺度上达到最大值(图 5,图 6)。相反,两个样地物种多度和丰富度的变异系数在小尺度上最大,随着取样尺度的增加而单调下降。两个样地的多度和丰富度之间的相关性检验均表明,在小尺度下( $\leq 10\text{m}\times 10\text{m}$ ),多度和丰富度的相关程度达到极显著水平( $P<0.0001$ ),随着取样尺度的增加,多度和丰富度之间的相关性显著下降(表 1)。

表 1 物种多度和丰富度间的 Spearman 秩相关系数检测结果

Table 1 Spearman rank correlation coefficients between abundance and richness at five quadrat sizes

样地 Plots	尺度 Scale	5 m×5m	10 m×10m	20 m×20m	25 m×25m	50 m×50m
P1	相关系数 Correlation coefficients	0.912	0.701	0.461	0.457	0.400
	样方数 Number of quadrats	400	100	25	16	4
	显著性 Significance level	<0.0001	<0.0001	0.017	0.075	0.600
P2	相关系数 Correlation coefficients	0.897	0.802	0.490	0.315	0.280
	样方数 Number of quadrats	400	100	25	16	4
	显著性 Significance level	<0.0001	<0.0001	0.013	0.234	0.400

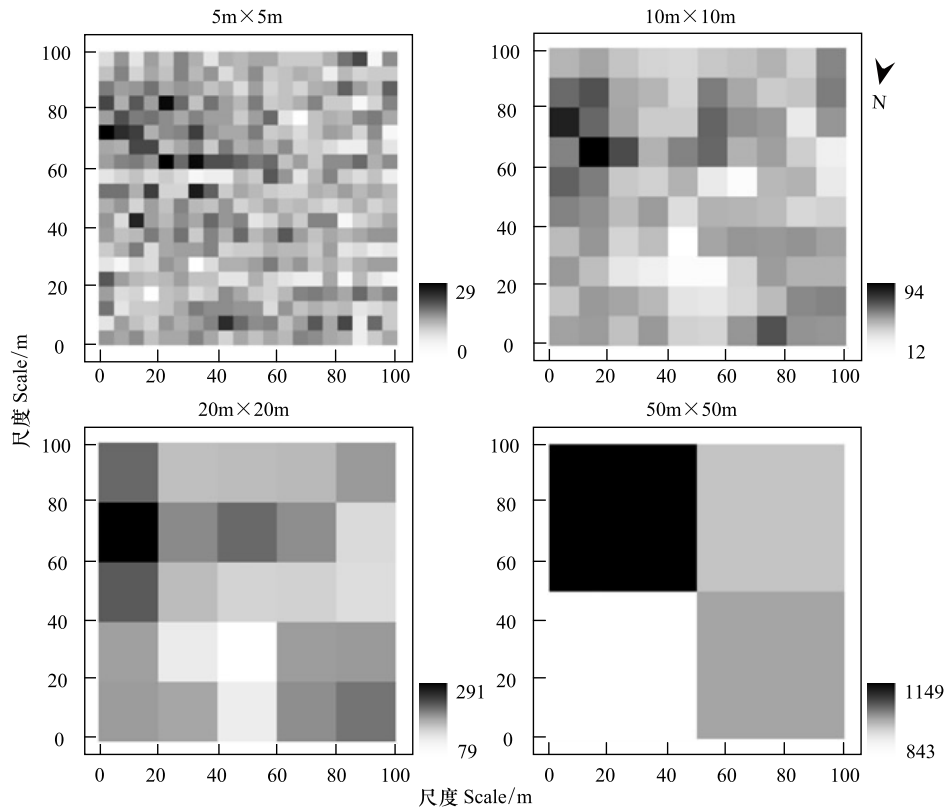


图3 P2 样地在 4 个尺度上的物种多度图  
Fig. 3 Maps of species abundance in plot P2 at four quadrat sizes

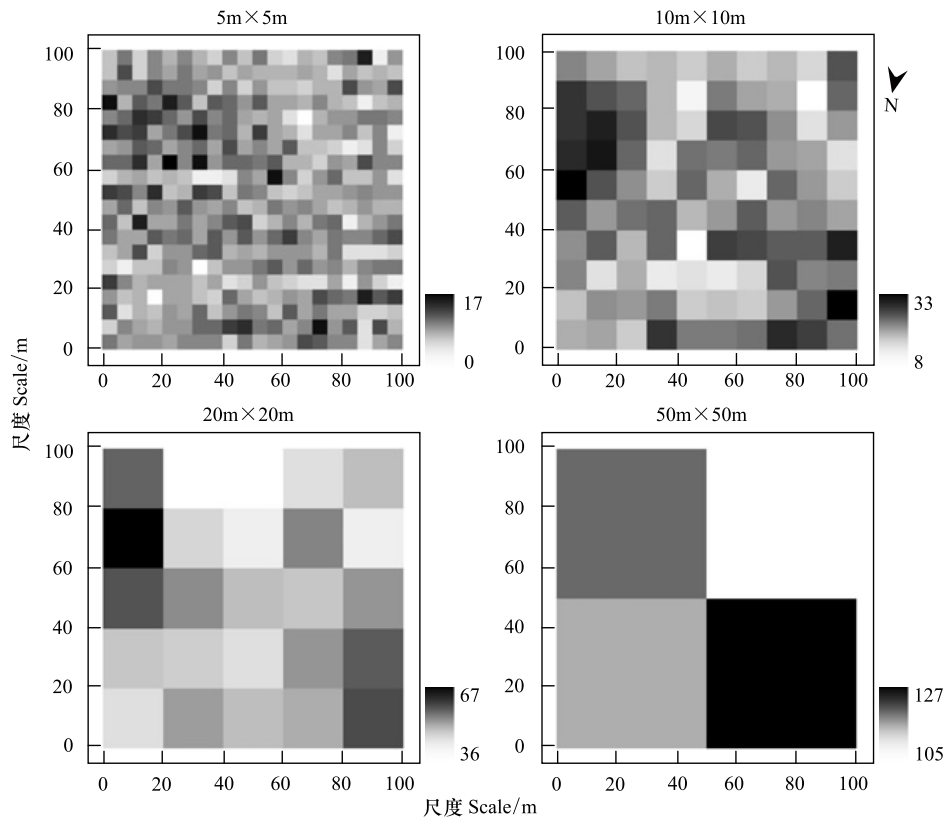


图4 P2 样地在 4 个尺度上的物种丰富度图  
Fig. 4 Maps of species abundance in plot P2 at four quadrat sizes



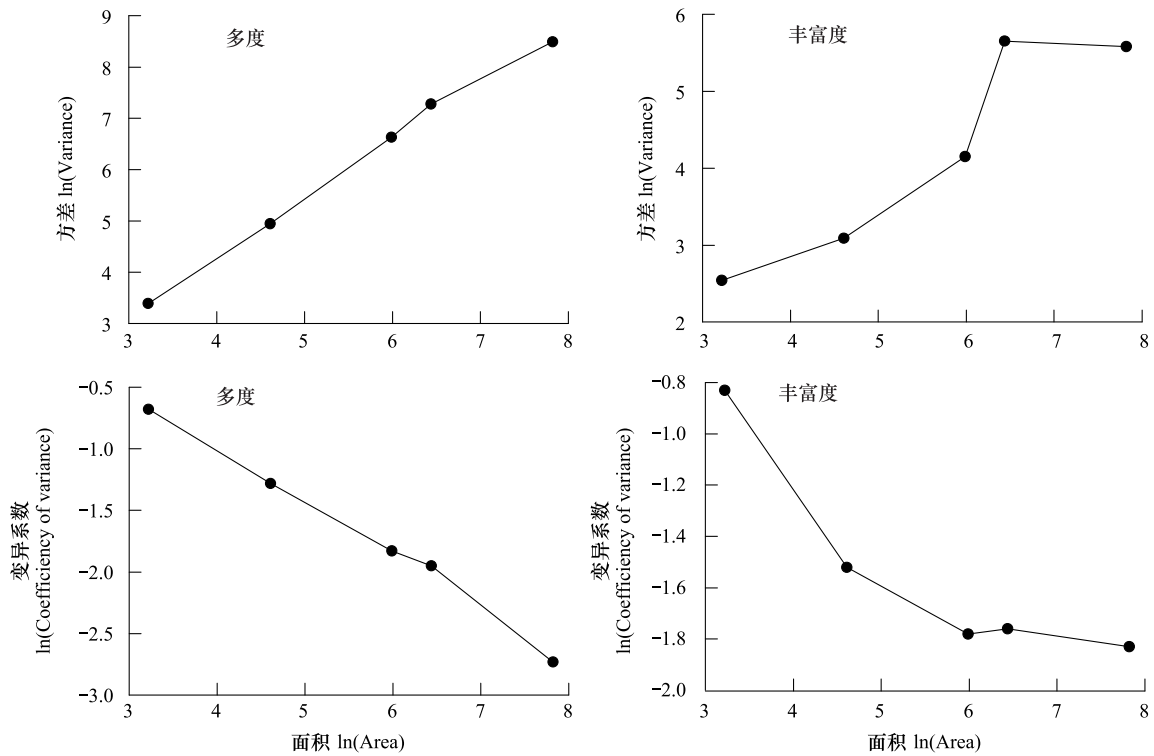


图 5 P1 样地中物种多度和丰富度的空间变异

Fig. 5 Spatial variances and coefficients of variation of species abundance and richness in plot P1 across five quadrat sizes (5m×5m, 10m×10m, 20m×20m, 25m×25m, 50m×50m)

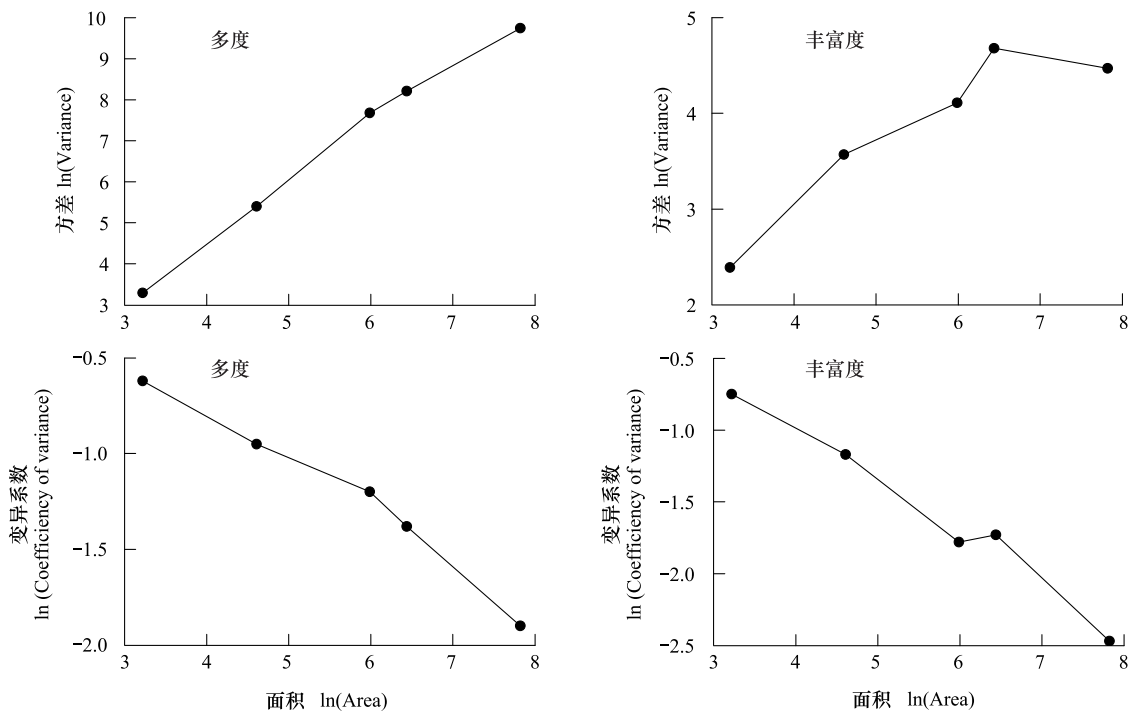


图 6 P2 样地中物种多度和丰富度的空间变异

Fig. 6 Spatial variances and coefficients of variation of species abundance and richness in plot P2 across five quadrat sizes(5m×5m, 10m×10m, 20m×20m, 25m×25m, 50m×50m)

### 3 讨论

时空尺度是生态学中重要的研究问题之一,因为生态格局和过程往往与尺度密切相关<sup>[3,16-17]</sup>。在小尺度上物种多度和丰富度的空间分布差异不大,这主要由于取样面积较小时,空间容纳的样本量有限,但随着取样面积的增大,空间异质性也随之增大,导致群落的多样性增大,从而使得空间分布的差异也逐渐增加。当取样面积到达一定的阈值后,物种多度和丰富度的空间差异反而变小<sup>[20]</sup>。本研究表明,喀斯特常绿落叶阔叶混交林中,物种多度与丰富度的方差和变异系数随空间尺度的变化而不同,物种多度的方差从小尺度到大尺度呈现线性增加,意味物种多度随着尺度的增加精确度下降,主要是由于在大尺度上多度是累积和平均化的,从而导致了信息的丢失。相反,物种多度的变异系数从小尺度到大尺度是呈线性下降的,表明小尺度比大尺度有着更高的可变性<sup>[17]</sup>。方差和变异系数的差异也体现在物种丰富度上,物种丰富度在小尺度的变异系数较大,然而,物种丰富度的方差并不总是随着空间尺度的增加而呈线性增加,相反,丰富度的方差在 25m×25m 尺度呈现峰型曲线,类似的峰型曲线在热带雨林和温带森林中也存在,但是最大值发生在 250m×250m 尺度<sup>[17,19]</sup>。因此,一些学者建议变异系数比方差更可靠,它虽然不如方差更常用,但更能反应出变量的变异程度<sup>[30]</sup>。由于变异系数是方差和均值的比值,故而随尺度的增加而逐渐减小,但方差也可以体现生态学变量的尺度变化特征,这两种描述方法的选取应取决于研究目的<sup>[17]</sup>。本文中用方差和变异系数来描述物种多样性(多度和丰富度)的空间变异,尽管表现形式有所不同,但均较好地描述了喀斯特常绿落叶阔叶混交林物种多样性的空间分布特征及其尺度效应。

物种多样性的空间变异随着尺度急剧变化,这主要是物种多样性空间格局变化的结果。物种多样性的空间分布格局与取样区域、取样面积、生境异质性、干扰以及生物区系等有关<sup>[20]</sup>。假设各植物种群在某一取样面积内均呈现随机或规则分布,那么物种多样性的空间变异就不会随尺度改变而变化<sup>[19]</sup>。茂兰的喀斯特地形地貌复杂,生境的异质程度极高,地形的变化导致环境因子的空间变异,如光照、温度、水分和土壤养分等生态因子均随着地形或海拔的变化而存在差异<sup>[26]</sup>。P1 和 P2 两个样地的地形起伏明显,微地形复杂多变,石槽、石沟和石面等小生境类型多样且分布不均匀,岩石裸露呈现一定的斑块状,这导致光照、微气候、岩石裸露率、土壤水分和养分等生境因子在空间上具有不均匀性、不连续性和复杂多样性,致使植物组成和种群密度在空间分布上会产生明显差异。种群在空间分布上的随机或规则格局主要由于植物对资源(光、水分或者营养等)需求而形成种内或者种间竞争引起的<sup>[31-33]</sup>,而集群格局主要是因为生境异质性的差异<sup>[34-35]</sup>或者种子扩散限制引起的<sup>[36-37]</sup>。研究发现喀斯特生境的异质性如海拔的变化、岩石裸露率的差异等是导致样地中大多数物种呈现集群分布的主要原因<sup>[23]</sup>。因此,生境异质性在喀斯特森林群落的结构和构建过程中起重要作用,物种多度和丰富度的空间分布同样与生境异质性密切相关。其他因素如扩散限制<sup>[38]</sup>、Janzen-Connell 空间过程<sup>[10-11]</sup>等在茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林物种多样性的空间分布中是否起作用还需要进一步的研究证实。

本研究表明,喀斯特常绿落叶阔叶混交林中物种多度和丰富度的空间分布具有尺度依赖性特征。P1 和 P2 两个样地中物种多度与尺度的线性关系,说明了作为叠加变量的多度虽然存在着空间变异,但具有强烈的尺度推演规律。然而,尽管物种丰富度也随着空间尺度增加,但在特定的空间尺度上观察到较高的物种丰富度可能会在另一个空间尺度上表现为较低,这是因为当尺度增大时,小尺度的物种丰富度不能简单的叠加。这一结果表明不能简单地从一个取样尺度的物种丰富度来估测另一个取样尺度的物种丰富度,某一尺度上生物多样性高的区域并不意味着随着尺度的增加,多样性会保持较高的水平。因此,在生物多样性的保护和管理中,进行生物多样性“热点”地区的评估需要谨慎,在多个尺度上估测是非常必要的<sup>[17,39]</sup>。

**致谢:**感谢茂兰国家级自然保护区管理局冉景丞局长、魏鲁明副局长和余登利主任等的支持和帮助,感谢吉首大学张代贵老师对植物标本的鉴定以及罗东辉和李晓腾等同学参加野外调查工作。

#### References:

- [1] He F L, Legendre P, Bellehumeur C, LaFrankie J V. Diversity pattern and spatial scale: a study of a tropical rain forest of Malaysia.

- Environmental and Ecological Statistics, 1994, 1(4): 265-286.
- [ 2 ] Willis K J, Whittaker R J. Species diversity—scale matters. *Science*, 2002, 295(5558): 1245-1248.
- [ 3 ] Rahbek C. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 2005, 8(2): 224-239.
- [ 4 ] Storch D, Marquet P A, Brown J H. Scaling biodiversity. Cambridge: Cambridge University Press, 2007: 347-375.
- [ 5 ] Giladi I, Ziv Y, May F, Jeltsch F. Scale-dependent determinants of plant species richness in a semi-arid fragmented agro-ecosystem. *Journal of Vegetation Science*, 2011, DOI: 10.1111/j.1654-1103.2011.01309.x.
- [ 6 ] Nakashizuka T. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, 16(4): 205-210.
- [ 7 ] Wright S J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 2002, 130(1): 1-14.
- [ 8 ] Vandermeer J H. Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1972, 3: 107-132.
- [ 9 ] Hubbell S P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princeton and Oxford, 2001.
- [ 10 ] Janzen D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 1970, 104(940): 501-528.
- [ 11 ] Connell J H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees // den Bore P J, Gradwell G R ed. *Dynamics of Population*. Chicago: The University of Chicago Press, 1971: 298-310.
- [ 12 ] Zobel M. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution*, 1997, 12(7): 266-269.
- [ 13 ] Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 1978, 199(4335): 1302-1310.
- [ 14 ] Siepielski A M, McPeck M A. On the evidence for species coexistence: a critique of the coexistence program. *Ecology*, 2010, 91(11): 3153-3164.
- [ 15 ] Gravel D, Guichard F, Hochberg M E. Species coexistence in a variable world. *Ecology Letters*, 2011, 14(8): 828-839.
- [ 16 ] Crawley M J, Harral J E. Scale dependence in plant biodiversity. *Science*, 2001, 291(5505): 864-868.
- [ 17 ] He F L, LaFrankie J V, Song B. Scale dependence of tree abundance and richness in a tropical rain forest, Malaysia. *Landscape Ecology*, 2002, 17(6): 559-568.
- [ 18 ] Kallimanis A S, Halley J M, Vokou D, Sgardelis S P. The scale of analysis determines the spatial pattern of woody species diversity in the mediterranean environment. *Plant Ecology*, 2008, 196(1): 143-151.
- [ 19 ] Wang X G, Hao Z Q, Ye J, Zhang J, Li B H, Yao X L. Spatial variation of species diversity across scales in an old-growth temperate forest of China. *Ecological Research*, 2008, 23(4): 709-717.
- [ 20 ] Wang Z G, Ye W H, Cao H L, Lian J Y. Spatial distribution of species diversity indices in a monsoon evergreen broadleaved forest at Dinghushan Mountain. *Biodiversity science*, 2008, 16(5): 454-461.
- [ 21 ] Cushman S A, McGarigal K. Patterns in the species - environment relationship depend on both scale and choice of response variables. *Oikos*, 2004, 105(1): 117-124.
- [ 22 ] Long C L, Yu S X. Spatial variation of seed rain and seed banks in gaps of karst forest in the Maolan Nature reserve, Guizhou Province. *Frontiers of Forestry in China*, 2008, 3(3): 315-320.
- [ 23 ] Zhang Z H, Hu G, Zhu J D, Luo D H, Ni J. Spatial patterns and interspecific associations of dominant tree species in two old-growth karst forests, SW China. *Ecological Research*, 2010, 25(9): 1151-1160.
- [ 24 ] Wiegand T, Gunatilleke C V S, Gunatilleke I A U N, Huth A. How individual species structure diversity in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(48): 19029-19033.
- [ 25 ] 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.
- [ 26 ] Zhang Z H, Hu G, Ni J. Interspecific segregation of old-growth karst forests in Maolan, SW China. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(9): 2235-2245.
- [ 27 ] Zhou Z X. Scientific investigation of Maolan karst forest. Guiyang: Guizhou People Press, 1987.
- [ 28 ] He F L, Legendre P. On species - area relations. *American Naturalist*, 1996, 148(4): 719-737.
- [ 29 ] R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.r-project.org/>. 2010.
- [ 30 ] Taylor P J. Quantitative methods in geography: An introduction to spatial analysis; Houghton Mifflin, 1977.
- [ 31 ] He F L, Duncan R P. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, 2000, 88(4): 676-688.
- [ 32 ] Boyden S, Binkley D, Shepperd W. Spatial and temporal patterns in structure, regeneration, and mortality of an old-growth ponderosa pine forest in the Colorado Front Range. *Forest Ecology and Management*, 2005, 219(1): 43-55.
- [ 33 ] Druckenbrod D L, Shugart H H, Davies I. Spatial pattern and process in forest stands within the Virginia piedmont. *Journal of Vegetation Science*,

- 2005, 16(1): 37-48.
- [34] Harms K E, Condit R, Hubbell S P, Foster R B. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 2001, 89(6): 947-959.
- [35] Palmiotto P A, Davies S J, Vogt K A, Ashton M S, Vogt D J, Ashton P S. Soil-related habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in Borneo. *Journal of Ecology*, 2004, 92(4): 609-623.
- [36] Houle G. Spatiotemporal patterns in the components of regeneration of four sympatric tree species-*Acer rubrum*, *A. saccharum*, *Relula alleghaniensis* and *Fagus grandifolia*. *Journal of Ecology*, 1994, 82(1): 39-53.
- [37] Camarero J J, Gutierrez E, Fortin M J. Spatial pattern of subalpine forest-alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *Forest Ecology and Management*, 2000, 134(1/3): 1-16.
- [38] Condit R, Ashton P S, Baker P, Bunyavejehewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell S P, Foster R B, Itoh A, Lafrankie J V, Lee H S, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 2000, 288(5470): 1414-1418.
- [39] Shriner S A, Wilson K R, Flather C H. Reserve networks based on richness hotspots and representation vary with scale. *Ecological Applications*, 2006, 16(5): 1660-1673.

#### 参考文献:

- [20] 王志高, 叶万辉, 曹洪麟, 练据愉. 鼎湖山季风常绿阔叶林物种多样性指数空间分布特征. *生物多样性*, 2008, 16(5): 454-461.
- [26] 张忠华, 胡刚, 倪健. 茂兰喀斯特森林群落的种间分离特征. *生态学报*, 2010, 30(9): 2235-2245.
- [27] 周政贤. 茂兰喀斯特森林科学考察集. 贵阳: 贵州人民出版社, 1987.

# ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 32, No. 18 September, 2012 (Semimonthly)

## CONTENTS

Hyperspectral characteristics of typical subtropical trees at different levels of simulated acid rain .....	SHI Qilong, JIANG Hong, CHEN Jian, et al (5621)
Wind fields and the development of wind corridors in the urban metropolis of the Pearl River Delta .....	SUN Wu, WANG Yiming, WANG Yuelei, et al (5630)
Dynamics of canopy structure and understory light in montane evergreen broadleaved forest following a natural disturbance in North Guangdong .....	OU Yudian, SU Zhiyao (5637)
The influence of 4 species of preys on the development and fecundity of <i>Orius similis</i> Zheng .....	ZHANG Changrong, ZHI Junrui, MO Lifeng (5646)
Woody seedling regeneration in secondary succession of monsoon broad-leaved evergreen forest in Puer, Yunnan, Southwest China .....	LI Shuaifeng, LIU Wande, SU Jianrong, et al (5653)
Scale-dependent spatial variation of species abundance and richness in two mixed evergreen-deciduous broad-leaved karst forests, Southwest China .....	ZHANG Zhonghua, HU Gang, ZHU Jiedong, et al (5663)
The spatial heterogeneity of soil nutrients in a mid-subtropical <i>Castanopsis kawakamii</i> natural forest .....	SU Songjin, LIU Jinfu, HE Zhongsheng, et al (5673)
Effects of <i>Vetiveria zizanioides</i> L. growth on chemical and biological properties of copper mine tailing wastelands .....	XU Decong, ZHAN Jing, CHEN Zheng, et al (5683)
Effects of different irrigation regimes on characteristics of transpiring water-consumption of three desert species .....	SHAN Lishan, LI Yi, ZHANG Ximing, et al (5692)
The response of euhalophyte <i>Salicornia europaea</i> L. to different nitrogen forms .....	NIE Lingling, FENG Juanjuan, LÜ Sulian, et al (5703)
Dynamic analysis on spatial pattern of dominant tree species of cold-temperate coniferous forest in the succession process in the Pangqiangou Nature Reserve .....	ZHANG Qindi, BI Runcheng, ZHANG Jintun, et al (5713)
Effects of AM fungi on the growth and nutrients of <i>Salvia miltiorrhiza</i> Bge. under different soil water and fertilizer conditions .....	HE Xueli, MA Li, MENG Jingjing, et al (5721)
The dynamics of soil respiration in a winter wheat field with plastic mulched-ridges and unmulched furrows .....	SHANGGUAN Yuxian, SHI Ripeng, HAN Kun, et al (5729)
Cattle dung composted by different methods had different effects on the growth and quality of soybean .....	GUO Liyue, LIU XueMei, ZHAN Lijie, et al (5738)
Nitrogen budget modelling at the headwaters of Urumqi River Based on the atmospheric deposition and runoff .....	WANG Shengjie, ZHANG Mingjun, WANG Feiteng, et al (5747)
Evaluating the ecosystem sustainability of circular agriculture based on the energy theory: a case study of the Xingyuan circular agriculture demonstration site in Fuqing City, Fujian .....	ZHONG Zhenmei, WENG Boqi, HUANG Qinlou, et al (5755)
Effects of cold exposure and recovery on viability and energy consumption in the sub-adult female giant spiny frogs ( <i>Paa spinosa</i> ) .....	LING Yun, SHAO Chen, XIE Zhigang, et al (5763)
A comparison of night-interruption on diapause-averting among two populations of the cotton bollworm, <i>Helicoverpa armigera</i> .....	CHEN Yuansheng, TU Xiaoyun, CHEN Chao, et al (5770)
Effects of soil erosion control measures on soil organic carbon and total nitrogen in a small watershed .....	ZHANG Yanjun, GUO Shengli, NAN Yafang, et al (5777)
Comparative analysis of Lugu Lake watershed ecosystem function under different management authorities .....	DONG Rencai, GOU Yaqing, LI Siyuan, et al (5786)
Relationship between fish community diversity and environmental factors in the Lianjiang River, Guangdong, China .....	LI Jie, LI Xinhui, JIA Xiaoping, et al (5795)
Effect of dissolved oxygen level on metabolic mode in juvenile crucian carp .....	ZHANG Wei, CAO Zhendong, FU Shijian (5806)
Community composition of net-phytoplankton and its relationship with the environmental factors at artificial reef area in Xiangshan Bay .....	JIANG Zhibing, CHEN Quanzhen, SHOU Lu, et al (5813)
Emergency appraisal on the loss of ecosystem service caused by marine reclamation: a case study in the Taozi Bay .....	LI Ruiqian, MENG Fanping (5825)
Assessing the visual quality of urban waterfront landscapes; the case of Hefei, China .....	YAO Yumin, ZHU Xiaodong, XU Yingbi, et al (5836)
<b>Review and Monograph</b>	
Advances in ecological genomics .....	SHI Yongbin, LI Junmin, JIN Zexin (5846)
Advances in studies of ecological effects of ocean acidification .....	WANG Siru, YIN Kedong, CAI Weijun, et al (5859)
Advances in feeding ecology of <i>Acartia</i> .....	HU Simin, LIU Sheng, LI Tao, et al (5870)
Research progress on ammonia-oxidizing microorganisms in estuarine ecosystem .....	ZHANG Qiufang, XU Jirong, SU Jianqiang, et al (5878)
Recent progress in research on neutrophilic, microaerophilic iron (II)-oxidizing bacteria .....	LIN Chaofeng, GONG Jun (5889)
A comparison study on primary production in typical low-latitude seas (South China Sea and Bay of Bengal) .....	LIU Huaxue, SONG Xingyu, HUANG Honghui, et al (5900)
Advances in leaf maximum carboxylation rate and its response to environmental factors .....	ZHANG Yanmin, ZHOU Guangsheng (5907)
10-years of bird habitat selection studies in mainland China: a review .....	JIANG Aiwu, ZHOU Fang, QIN Yue, et al (5918)
<b>Scientific Note</b>	
The effects of incubation temperature on embryonic metabolism and hatchling behavior in the Red-banded Snake, <i>Dinodon rufonotatum</i> .....	SUN Wenjia, YU Xiao, CAO Mengjie, et al (5924)
Sensitivity analysis and dynamics of soil microbial biomass carbon, nitrogen and related parameters in red-yellow soil of tea garden with different fertilization practices .....	WANG Limin, QIU Shanlian, LIN Xinjian, et al (5930)
Effect of fertilizers on Cd uptake of two edible amaranthus herbs .....	LI Ningyu, LI Zhian, ZHUANG Ping, et al (5937)

# 《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的生态学专业性高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 32 卷 第 18 期 (2012 年 9 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 32 No. 18 (September, 2012)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel: (010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100071	Published by	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100071 电话:(010)64034563 E-mail: journal@espg.net	Distributed by	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel: (010)64034563 E-mail: journal@espg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add: P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元