

网络出版时间:2014-02-28 13:13 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2014.03.001
网络出版地址:http://www.cnki.net/kcms/doi/10.13207/j.cnki.jnwafu.2014.03.001.html

长白山阔叶红松林不同群落类型的植物 功能性状与功能多样性

么旭阳,胡耀升,刘艳红

(北京林业大学 林学院,森林培育与保护省部共建教育部重点实验室,北京 100083)

【摘要】 **【目的】**对长白山阔叶红松林群落进行调查,并对植物功能性状进行分析,为森林群落功能多样性研究奠定理论基础。**【方法】**对长白山阔叶红松林 4 种主要植物群落(白桦林、杨桦林、臭冷杉红松林和紫椴红松林)进行群落学调查,选择比叶面积、叶厚度及叶枝中 N、P 含量 6 个功能性状及土壤、地形因子进行调查,分林层(乔木层、灌木层、草本层)和群落总体测算群落的物种多样性指数(香农威纳指数)、Walker 功能多样性指数、Petchry 和 Gaston 指数、Rao's 二次熵指数、功能丰富度指数、功能均匀度指数和功能分歧指数,对长白山阔叶红松林不同群落、不同林层的功能多样性及各指数间的相关性进行分析。**【结果】**在 100 个 10 m×10 m 的样方中,植物功能性状的差异比较明显,其中比叶面积变化幅度已高达 716.16%;植物功能性状与环境因子密切关联,其中叶片厚度与土壤含水量呈显著负相关,与坡向呈极显著正相关;比叶面积与坡度呈显著正相关;对于群落整体,Walker 功能多样性指数与香农威纳指数呈显著正相关,功能丰富度指数与香农威纳指数呈显著负相关。**【结论】**长白山阔叶红松林群落的功能多样性指数与物种多样性之间的相关性,与群落类型及其所处的演替阶段相互关联,功能丰富度指数随演替的进行而下降,而植物本身的遗传特性和环境因素对群落间功能多样性指数的差异也有必然影响。

【关键词】 阔叶红松林;演替阶段;功能性状;功能多样性指数
【中图分类号】 S791.247.02 **【文献标志码】** A **【文章编号】** 1671-9387(2014)03-0077-08

Plant functional traits and functional diversities of different communities in broad-leaved Korean pine forests in the Changbai Mountain

YAO Xu-yang, HU Yao-sheng, LIU Yan-hong

(College of Forestry of Beijing Forestry University, Key Laboratory for Silviculture and
Conservation of Ministry of Education, Beijing 100083, China)

Abstract: **【Objective】** Vegetation communities in the Changbai Mountain were investigated and plant functional traits were analyzed to improve the study on functional diversity of forest communities. **【Method】** Survey on four communities (*Betula platyphylla*, *Populus davidiana* + *Betula platyphylla*, *Abies nephrolepi* + *Pinus koraiensis*, *Tilia amurensis* + *Pinus koraiensis*) of Korean pine forests in the Changbai Mountain was conducted and six functional traits (specific leaf area, leaf thickness, leaf nitrogen, leaf phosphorus, stem nitrogen, and stem phosphorus), topography factor and soil factor were investigated. Species diversity index (Shannon Wiener index), Walker functional diversity index, Petchry and Gaston index, Rao's quadratic entropy index, functional richness index, functional evenness index and functional divergence index of each forest layer and each community were estimated to analyze plant functional diversities.

【收稿日期】 2013-03-25
【基金项目】 国家“十二五”林业科技支撑项目(2012BAC01B03-3)
【作者简介】 么旭阳(1989—),女,辽宁北票人,在读硕士,主要从事生物多样性保护研究。E-mail:yao_xuyang@126.com
【通信作者】 刘艳红(1965—),女,黑龙江齐齐哈尔人,教授,博士生导师,主要从事生物多样性保护和城市生态学研究。
E-mail:liuyh@bjfu.edu.cn

【Result】In 100 quadrats (10 m×10 m each), differences in plant functional traits were significant, especially the changes in specific leaf area were as high as 716.16%. Plant functional traits also showed significant relation with the environment, for example, leaf thickness and soil moisture were negatively correlated, leaf thickness was positively related to slope, and specific leaf area and slope had a significantly positive correlation. For the whole community, species diversity index and functional diversity index were closely related, and functional richness index and Shannon Wiener index showed a significantly negative correlation.

【Conclusion】Relationships between functional diversity index, species diversity and community types were tightly linked to successional stages. Functional richness decreased with the succession, and the genetic characteristics of plant and environmental factors also had significant effects on functional diversity index.

Key words: broad-leaved Korean pine; succession stage; functional traits; functional diversity index

植物功能性状(Functional trait)反映了植物对物理和生物环境变化的适应以及在不同功能之间的权衡。植物功能性状主要包括植物的生长速率、叶面积、氮含量、植株高度、种子扩散和萌发特征、营养繁殖或有性繁殖、物候等特征或相对丰富度等。功能多样性(Functional diversity)是指某一群落内物种间功能特征变化的范围,或指特定生态系统中所有物种功能特征的数值和范围,功能多样性的实质就是功能特征多样性,功能多样性通过资源互补利用,使物种与生态系统产生密切联系^[1]。植物功能多样性是联系生物多样性和生态系统功能的关键性因素^[2]。

我国长白山地区的阔叶红松林为北温带地区特有的森林类型,目前,世界范围内的生物多样性日益减少,森林资源的各种效益备受关注,天然红松林面积正逐渐缩小。长白山是阔叶红松林的核心分布区之一,植被类型的分布受海拔梯度的影响,表现出一定的规律性。因此,长白山植物的功能多样性与环境因子间的综合作用以及生物多样性呈现出的差异为本次研究提供了实证。本研究对长白山北坡沿不同海拔垂直梯度分布的阔叶红松林样地进行调查和测定,分析不同植物种在生理、生态、形态特征等方面存在的差别,旨在通过分析样地内环境因子与植物功能性状的关系及其在不同群落类型间的差异,揭示长白山阔叶红松林植物各功能多样性之间及其与物种多样性间的相互关系,以及植物多样性与功能多样性的本质联系。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

调查地点位于长白山自然保护区北坡的阔叶红松林内(N 42°24', E 128°06'),该地区属于受季风影响的温带大陆性气候,冬季寒冷、漫长,夏季温暖、

多雨且短暂。年平均气温 3.6℃,最冷月(1月)平均气温-15.6℃,最热月(7月)平均气温 19.7℃;年平均降水量 700 mm,多集中在夏季(480~500 mm)。土壤为山地暗棕色森林土。调查的森林群落类型为阔叶红松林,其优势树种有红松(*Pinus koraiensis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)和色木槭(*Acer pictum* subsp. *mono*)等,林分结构复杂,多形成复层混交。

1.2 调查方法

1.2.1 样地选择 为了研究长白山植物群落受环境因素制约而表现出的差异性,2012年7—8月份,于长白山北坡建立4块50 m×50 m的样地,海拔范围在700~1 100 m,绝对高差280.3 m。植物固定样地按10 m×10 m划分为100个样方。应用Excel 2007计算样地的平均海拔、凹凸度、坡度和坡向4个主要地形因素。其中,平均海拔是指50 m×50 m样地4个顶点海拔的平均值;坡度是指从该样地的4个顶点中每取3个顶点组成一个平面,共组成4个不同的平面,这4个平面与水平面夹角的平均值;坡向是这4个平面与正北方向角度的平均值;凹凸度是每个10 m×10 m样方的平均海拔减去与该样方相邻的8个样方平均海拔的平均值,处于样地边缘样方的凹凸度为样方中心的海拔减去4个顶点海拔的平均值。凹凸度为正值,说明目标样方比周围样方高,反之则比周围样方低^[3]。4块样地的基本特征如表1所示。

1.2.2 群落植物种类调查 森林群落包括乔木层、灌木层和草本层,本研究将森林植物分为乔木层(乔木)、灌木层(灌木)和草本层(草本植物)3个层次进行群落分类和多样性分析。群落分类依据乔木层优势种进行划分,分为白桦林、紫椴红松林、杨桦林和臭冷杉红松林4类。

表 1 长白山阔叶红松林样地概况

Table 1 Information of communities in broad-leaved Korean pine forests in the Changbai Mountain

群落类型 Community type	平均海拔/m Mean elevation	凹凸度/m Convexity	坡度/(°) Slope	坡向/(°) Aspect	乔木层优势种 Dominant species in tree layer
白桦林 <i>Betula platyphylla</i>	853.97	−1.23	0.26	208.8	蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i> , 白桦 <i>Betula platyphylla</i> , 紫椴 <i>Tilia amurensis</i> , 长白落叶松 <i>Larix olgensis</i> , 色木槭 <i>Acer pictum</i> subsp. mono, 黄波罗 <i>Phellodendron amurense</i>
紫椴红松林 <i>Tilia amurensis</i> + <i>Pinus koraiensis</i>	735.96	−1.83	0.30	210.3	红松 <i>Pinus koraiensis</i> , 水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i> , 紫椴 <i>Tilia amurensis</i> , 白桦 <i>Betula platyphylla</i> , 长白落叶松 <i>Larix olgensis</i> , 旱柳 <i>Salix matsudana</i>
杨桦林 <i>Populus davidiana</i> + <i>Betula platyphylla</i>	902.90	0.44	0.65	209.1	青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i> , 山杨 <i>Populus davidiana</i> , 白桦 <i>Betula platyphylla</i>
臭冷杉红松林 <i>Abies nephrolepi</i> + <i>Pinus koraiensis</i>	1 016.26	−1.05	0.65	211.4	臭冷杉 <i>Abies nephrolepi</i> , 红松 <i>Pinus koraiensis</i> , 鱼鳞云杉 <i>Picea jezoensis</i> var. <i>microsperma</i>

在 10 m×10 m 的固定样方内,对胸径>10 cm 的所有乔木树种进行每木检尺,记录树种名称,并测定胸径、枝下高、树高、冠幅和坐标;在 10 m×10 m 的样方对角上选取 2 个 5 m×5 m 的小样方,对所有的灌木植物进行测定;对于草本植物而言,在 10 m×10 m 的样方内,设 4 个 1 m×1 m 的草本层样方,对草本样方内所有的草本植物进行测定,灌、草的测定指标为植物名称、平均高度、株数、盖度。

1.2.3 土样采集与土壤参数测定 土壤采样与植被调查同时进行,在 10 m×10 m 的样方内随机采取 2 个土样,取样深度为 0~20 cm,土壤参数则选取土壤含水量和土壤 N、P、K 含量 4 个指标,土壤全氮含量测定采用凯氏定氮法,土壤全磷含量测定采用 HClO₄-H₂SO₄ 消煮-钼锑抗比色法,土壤全钾含量测定采用 HF-HClO₄ 消煮-火焰光度法,土壤含水量测定采用烘干称质量法^[4]。

1.2.4 Shannon-Wiener 多样性指数(*H*)的计算 对群落进行基本调查,计算物种丰富度和生物多样性指数。

物种丰富度(*S*)=出现在样地内的物种数;
Shannon-Wiener 多样性指数:

$$H=\sum_{i=1}^SP_i\ln P_i。$$

式中:*S* 为集合内的总物种数,*P_i* 为第 *i* 物种个体数与所有物种个体总数的比值。

1.3 与植物光能和养分利用相关的功能性状的测定 选择与植物光能和养分利用有关的比叶面积(SLA)、叶厚度(T)及叶、枝中 N、P 含量等几个功能性状进行测定^[5]。

叶面积测量采用扫描仪获取叶面积图像,输入到 Image J 软件中,计算获取叶面积;随后将测量的新鲜叶片放入 60 ℃ 的烘箱烘干 72 h,然后使用

1/1 000 电子天平称量干质量。比叶面积(SLA)即为叶面积与叶干质量之比。

叶厚度使用电子游标卡尺测量(精确到 0.01 mm),测量时选择发育良好的 20 片叶子同时测量,并避开叶脉,分 3 个部位测量,求平均值。

将植物样品用研磨仪粉碎,枝、叶中全氮含量采用凯氏定氮法测定,全磷含量采用钼锑抗比色法测定。

1.4 功能多样性指数的选择与计算

功能多样性反映群落中物种功能特征的变化,物种功能多样性评定方法不仅要计算功能多样性的大小,而且还要能够预测功能多样性的变化对群落组成、结构和生态系统生态功能过程的影响^[1,6]。目前已经有几种功能多样性的评定方法,主要是计算功能多样性指数,且都是以群落中各物种的功能特征为基础^[7]。

1.4.1 Walker 功能多样性指数(FAD) Walker 功能多样性指数^[8]即功能属性多样性(Functional Attribute Diversity,FAD)指数,属性是指群落中植物的功能特征,该指数计算的是物种对之间的距离之和。公式如下:

$$FAD=\sum_{i,j}d_{ij}。$$

式中:*d_{ij}* 为物种之间的功能特征距离系数,*d_{ij}* 变化于 0(两物种具有完全相同的特征)与 1(两物种具备完全不同的特征)之间。这里距离矩阵 *D*=*{d_{ij}}* 是用功能特征(*N*)与种类(*S*)组成的矩阵为基础而计算的,有多个距离系数可以选择。

1.4.2 Petchry 和 Gaston 指数(FD) 该指数是一种以群落中物种的功能特征信息为基础,构建功能系统树的分枝总长度,以树状图来计算功能多样性的度量方法^[9]。其计算过程包括 4 步:(1)获得功能

特征矩阵,矩阵中包含了所有的物种功能特征信息;(2)将物种特征矩阵转换为距离矩阵;(3)通过等级聚类方法,将距离矩阵聚类生成树状分类图;(4)计算树状分类图的分枝总长度,即植物的功能多样性。与物种多样性指数一样,功能多样性指数也可分解为功能丰富度指数和功能均匀度指数。

1.4.3 Rao's 二次熵指数(FD_Q) FD_Q 指数其实是 Simpson 多样性指数的一般形式^[10], FD_Q 功能多样性指数整合了物种丰富度和物种对之间的功能特征差异,其计算公式为:

$$FD_Q = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S d_{ij} p_i p_j, d_{ij} = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n (X_{ik} - X_{jk})^2.$$

式中: d_{ij} 为物种 i 和 j 的差异, d_{ij} 变化于 0 (两物种具有完全相同的特征)与 1 (两物种具备完全不同的特征)之间^[11]; p_i 和 p_j 分别为种 i 和种 j 的个体数占群落总物种个体数的比例; S 为集合内总的物种数; n 为性状数; X_{ik} 、 X_{jk} 为物种 i 和 j 的 k 性状值。

1.4.4 功能丰富度指数(FR_{ic}) 功能丰富度 (Functional Richness, FR_{ic}) 是指物种在群落中所占据的功能空间的大小,一个群落的功能丰富度既取决于物种所占据的功能生态位,也取决于物种功能特征值的范围^[11]。其计算公式如下:

$$FR_{ic} = SF_{ic} / R_c.$$

式中: FR_{ic} 为群落 i 中特征 c 的功能丰富度, SF_{ic} 为群落内物种占据的生态位, R_c 为绝对特征值范围。

1.4.5 功能均匀度指数(FE_{ve}) 功能均匀度 (Functional evenness) 指物种功能特征在生态空间中分布的均匀程度^[12]。对于一个功能特征而言,其计算公式为:

表 2 长白山阔叶红松林 100 个样方的植物功能性状及其变幅

Table 2 Plant functional traits and their changes of 100 quadrats in broad-leaved Korean pine forests in the Changbai Mountain

项目 Item	比叶面积/ ($m^2 \cdot kg^{-1}$) Specific leaf area	叶片厚度/mm Leaf thickness	叶氮/ ($g \cdot kg^{-1}$) Leaf nitrogen	叶磷/ ($g \cdot kg^{-1}$) Leaf phosphorus	枝氮/ ($g \cdot kg^{-1}$) Stem nitrogen	枝磷/ ($g \cdot kg^{-1}$) Stem phosphorus
最小值 Min	1.12	0.04	2.7	0.4	2.2	0.2
最大值 Max	55.62	0.91	47.1	6.0	20.6	3.1
均值±标准误差 Mean±SE	7.61±0.51	0.17±0.01	21.2±0.05	1.6±0.06	6.8±0.01	0.8±0.04

由表 3 可知,100 个样方的地形异质性比较大,但坡向变化不大,海拔、坡度和凹凸度的变化幅度分别为 32%,84.78%和 1 630.7%;土壤中各元素含量差异较大,变化幅度在 92.24%~743.75%。

植物功能性状能够客观表达植物对外部环境的适应性,从表 4 可以看出,叶片厚度与土壤含水量呈显著负相关,与样地的坡向呈极显著正相关;比叶面

$$FE_{ve} = \sum \min(P_i, 1/S).$$

式中: S 为物种数, P_i 为种 i 的相对丰富度。

1.4.6 功能分歧指数(FD_{iv}) 按照 Mason 等提出的方法^[1,13],以丰富度权重的平方和为基础对功能分歧度 (Functional divergence) 进行计算,某一群落的功能分歧指数可用于体现每一物种的个体所占据的有效生态位的多维特征值及其丰富度,其计算方法如下:

$$FD_{iv} = 2/\pi \arctan \{ 5 \times \sum_{i=1}^N [(\ln C_i - \ln x)^2 \times A_i] \}.$$

式中: FD_{iv} 为包含多项功能特征的功能分歧指数, C_i 为第 i 项功能特征的数值, $\ln x$ 为物种特征值的自然对数, A_i 为第 i 项功能特征的丰度比例, N 为群落中的物种数。

本文选取 Walker 功能多样性指数、Petchry 和 Gaston 指数、Rao's 二次熵指数、功能丰富度指数、功能均匀度指数和功能分歧指数 6 个功能多样性指数,应用 FDiversity 软件与 R 软件结合,从不同角度计算分析各功能多样性指数。

2 结果与分析

2.1 长白山阔叶红松林群落的植物功能性状及其环境异质性

由表 2 可知,在 100 个 10 m×10 m 的样方中,植物功能性状的差异比较明显,比叶面积、叶片厚度和叶氮的变化幅度(变化幅度=(最大值-最小值)/平均值)^[14] 高达 716.16%,511.76%,209.43%,叶磷和枝氮、枝磷的变幅在 270.59%~362.5%。

积与坡度呈显著正相关。

2.2 不同群落类型及各林层的物种多样性指数与功能多样性指数

2.2.1 物种多样性指数和功能多样性指数分析 对 4 种群落类型的所有样地常见种的功能性状进行统计,计算 H 、 FAD 、 FD 、 FD_Q 、 FR_{ic} 、 FE_{ve} 、 FD_{iv} 7 个多样性指数,结果见表 5。

表 3 长白山阔叶红松林 100 个样方的地形和土壤理化指标及其变幅

Table 3 Topography and soil characteristics and their changes of 100 quadrats in broad-leaved Korean pine forests in the Changbai Mountain								
项目 Item	地形 Topograghy				土壤特性 Soil characteristics			
	平均海拔/m Mean elevation	凹凸度/m Convexity	坡度/(°) Slope	坡向/(°) Aspect	全氮/ (g · kg ⁻¹) Total nitrogen	全磷/ (g · kg ⁻¹) Total phosphorus	全钾/ (g · kg ⁻¹) Total potassium	含水量/% Moisture
最小值 Min	735.74	—0.04	0.26	208.8	0.74	0.33	13.8	8.19
最大值 Max	1 016.42	18.55	0.65	211.4	3.72	1.52	35.56	47.46
均值±标准误差 Mean±SE	877.16±10.11	1.14±0.74	0.46±0.12	210.01±0.35	2.12±0.055	0.16±0.06	23.59±1.03	18.68±1.53

表 4 长白山阔叶红松林植物功能性状与地形和土壤特性的相关系数

Table 4 Correlation coefficients between functional traits,soil characteristics,and topography in broad-leaved Korean pine forests in the Changbai Mountain								
功能性状 Functional traits	土壤特性 Soil characteristics				地形 Topograghy			
	含水量/% Moisture	全氮/ (g · kg ⁻¹) Total nitrogen	全磷/ (g · kg ⁻¹) Total phosphorus	全钾/ (g · kg ⁻¹) Total potassium	平均 海拔/ m Mean elevation	凹凸度/m Convexity	坡度/° Slop	坡向/° Aspect
比叶面积 Specific leaf area	—0.141	0.414	—0.082	0.272	0.651	0.789	0.978 *	0.197
叶片厚度 Leaf thickness	—0.984 *	—0.805	0.611	—0.675	0.349	—0.514	0.245	0.995 *
叶氮 Leaf nitrogen	—0.219	0.221	0.164	0.035	0.228	—0.305	0.412	0.924
叶磷 Leaf phosphorus	—0.219	0.221	0.164	0.035	0.341	0.717	0.851	0.124
枝氮 Stem nitrogen	—0.489	0.049	—0.518	0.380	—0.718	—0.335	—0.232	0.131
枝磷 Stem phosphorus	—0.573	0.190	—0.343	0.355	—0.311	0.195	0.325	0.138

注：*， $P<0.05$ ，* *， $P<0.01$ 。表 6,7,8 同。
Note: *， $P<0.05$ ，* *， $P<0.01$ 。The same for Table 6,7,and 8.

表 5 长白山阔叶红松林不同群落类型各个林层的物种多样性指数和功能多样性指数

Table 5 Species diversity index and functional diversity index of each forest layer of communities in broad-leaved Korean pine forests in the Changbai Mountain								
群落类型 Community type	林层 Forest layers	H	FAD	FD	FD _Q	FR _{ic}	FE _{ve}	FD _{iv}
白桦林 <i>Betula platyphylla</i>	乔木层 Tree layer	1.82	54.840 3	11.600 1	0.392 2	1.10	0.51	0.70
	灌木层 Shrub layer	1.15	11.898 4	4.889 9	0.334 9	2.00	0.65	0.79
	草本层 Herb layer	0.68	0.288 5	0.577 0	0.973 3	0.29	0.47	0.71
	群落整体 The whole community	1.98	180.55	16.38	0.13	0.54	0.35	0.59
紫椴红松林 <i>Tilia amurensis</i> + <i>Pinus koraiensis</i>	乔木层 Tree layer	1.16	9.467 6	5.910 2	0.628 7	0.29	0.62	0.57
	灌木层 Shrub layer	1.42	47.643 4	10.786 4	0.458 6	0.77	0.26	0.69
	草本层 Herb layer	1.23	34.914 3	22.405 3	0.569 6	0.16	0.63	0.77
	群落整体 The whole community	2.13	587.91	54.17	0.27	0.44	0.46	0.68
杨桦林 <i>Populus davidiana</i> + <i>Betula platyphylla</i>	乔木层 Tree layer	0.87	8.050 9	8.050 9	0.503 9	1.37	0.79	0.71
	灌木层 Shrub layer	1.61	30.929 1	8.833 9	0.748 8	0.89	0.54	0.66
	草本层 Herb layer	0.74	26.405 5	26.405 5	0.288 7	8.14	0.11	0.65
	群落整体 The whole community	2.11	340.06	45.94	0.12	3.00	0.45	0.46
臭冷杉红松林 <i>Abies nephrolepi</i> + <i>Pinus koraiensis</i>	乔木层 Tree layer	1.33	12.866 7	8.430 7	0.505 2	0.04	0.67	0.77
	灌木层 Shrub layer	1.12	8.461 5	5.537 1	0.350 0	0.01	0.11	0.83
	草本层 Herb layer	0.57	18.011 2	36.022 4	0.771 6	1.80	0.17	0.83
	群落整体 The whole community	1.34	232.19	47.07	0.46	1.10	0.53	0.63

注：H. 香农-威纳指数；FAD. Walker 功能多样性指数；FD. Petchry 和 Gaston 指数；FD_Q. Rao’s 二次熵指数(Botta-Dukat,2005)；FR_{ic}. 功能丰富度指数；FE_{ve}. 功能均匀度指数；FD_{iv}. 功能分歧指数。表 6,7,8 同。
Note:H. Shannon-Wiener index;FAD. Functional attribute diversity,resilience,and ecosystem function;FD. Functional diversity based on dendrograms;FD_Q. Rao’s quadratic entropy;FR_{ic}. Functional richness index;FE_{ve}. Functional evenness index;FD_{iv}. Functional divergence index. The same for Table 6,7,and 8.

从长白山各个群落不同林层的物种多样性 Shannon-Wiener 指数(H) (表 5) 来看,物种多样性在乔木层表现为白桦林>臭冷杉红松林>紫椴红松林>杨桦林;灌木层为杨桦林>紫椴红松林>白桦林>臭冷杉红松林;草本层为紫椴红松林>杨桦林>白桦林>臭冷杉红松林。对于群落整体而言,物种多样性指数表现为紫椴红松林>杨桦林>白桦林>臭冷杉红松林。紫椴红松林群落生长发育最完善,最能代表该地区植被的功能,对该地区植物群落功能的影响也是最大的。对于功能多样性指数 FAD、FD 和 FD_{iv} ,均以紫椴红松林的值最高,白桦林较低;且 FAD 值与物种多样性变化趋势较为一致。处于演替中期的白桦林和臭冷杉红松林的 FR_{ic} 、 FE_{ve} 、 FD_Q 指数值排序较为一致,处于中等。杨桦林的功能丰富度(FR_{ic}) 较高,功能均匀度(FE_{ve}) 和功能分歧度(FD_{iv}) 中等偏低。

表 6 长白山 4 种森林群落内功能多样性指数间的相关性

指数 Index	FAD	FD	FD_Q	FR_{ic}	FE_{ve}	FD_{iv}
FAD	1	0.306	-0.302	0.277	-0.228	-0.170
FD	0.306	1	-0.032	0.848**	-0.326	0.231
FD_Q	-0.302	-0.032	1	0.125	0.498	-0.100
FR_{ic}	0.277	0.848**	0.125	1	-0.542	0.267
FE_{ve}	-0.228	-0.326	0.498	-0.542	1	-0.042
FD_{iv}	-0.170	0.231	-0.100	0.267	-0.042	1

表 7 长白山 4 种森林群落的 Shannon-Wiener 指数(H) 与功能多样性指数的相关性

Table 7 Correlation coefficients between Shannon-Wiener index (H) and functional diversity indexes in 4 forest communities in the Changbai Mountain						
群落类型 Community type	FAD	FD	FD_Q	FR_{ic}	FE_{ve}	FD_{iv}
白桦林 <i>Betula platyphylla</i>	0.821	0.983*	-0.852	-0.027	0.440	0.627
紫椴红松林 <i>Tilia amurensis</i> + <i>Pinus koraiensis</i>	0.980*	0.921	-0.977*	-0.453	0.357	0.111
杨桦林 <i>Populus davidiana</i> + <i>Betula platyphylla</i>	0.823	0.543	-0.196	-0.448	0.127	0.813
臭冷杉红松林 <i>Abies nephrolepi</i> + <i>Pinus koraiensis</i>	0.438	0.215	-0.797	-0.960*	0.704	0.630

表 8 长白山 4 种森林群落不同林层的 Shannon-Wiener 指数(H) 与功能多样性指数的相关性

Table 8 Correlation coefficients between Shannon-Wiener index (H) and functional diversity indexes of each forest layer in 4 forest communities in the Changbai Mountain						
林层 Forest layer	FAD	FD	FD_Q	FR_{ic}	FE_{ve}	FD_{iv}
乔木层 Tree layer	0.969*	0.946	-0.342	-0.805	0.859	0.224
灌木层 Shrub layer	0.749	0.797	-0.964*	-0.595	0.243	0.994**
草本层 Herb layer	0.684	0.056	-0.311	-0.640	0.988*	0.018
群落整体 The whole community	0.665*	0.347	-0.284	-0.620*	0.147	0.211

从 4 种森林群落不同林层来看(表 8),乔木层 FAD 指数与 H 指数呈显著正相关;灌木层的 FD_Q 指数与 H 指数呈显著负相关, FD_{iv} 指数与 H 指数呈

2.2.2 物种多样性指数与功能多样性指数的相关性 对 4 种群落类型所有样地的物种多样性和功能多样性指数进行相关性检验,选取香农-威纳指数(H) 与 FAD、FD、 FD_Q 、 FR_{ic} 、 FE_{ve} 、 FD_{iv} 6 个功能多样性指数进行分析,其结果见表 6、表 7 和表 8。对于 4 种群落内不同层次功能多样性指数之间进行相关性分析,结果见表 6。由表 6 可知, FR_{ic} 指数与 FD 指数呈极显著正相关,说明群落植物功能丰富度与功能多样性指数有明显的相关性。依不同群落类型而言(表 7),紫椴红松林的 FAD 指数与 H 指数呈显著正相关, FD_Q 与 H 指数呈显著负相关;白桦林的 FD 指数与 H 指数呈显著正相关;臭冷杉红松林的 FR_{ic} 指数与 H 指数呈显著负相关。不同群落的植物生物多样性与功能多样性相关程度不同,反映了植物在生态系统中的功能地位,这与每个群落所处的演替阶段及其物种组成有一定的关联性。

极显著正相关;草本层的 FE_{ve} 指数与 H 指数呈显著正相关;对于 4 种群落类型整体而言,群落 FAD 指数与 H 指数呈显著正相关, FR_{ic} 指数与 H 指数呈显

著负相关。不同物种在生态系统中的功能地位不同,因而在群落整体中反映出的相关性指数也有所不同,生物多样性与功能多样性间的相关性反映了物种在生态系统功能中的地位差异^[15-16]。

长白山阔叶红松林按建群种不同划分为4种群落类型,反映了森林群落演替变化过程中树种的更替规律。不同群落类型和不同林层间物种多样性大小存在较大的差异,这可能与其群落内环境、群落结构和群落稳定性有关^[17-19]。在演替的前期,白桦、山杨、黄波罗和蒙古栎与演替时间存在负相关关系,占据着较高的地位;而红松、紫椴、水曲柳和色木槭与演替时间存在正相关关系,在演替的后期占据着较高的地位。说明森林群落不同演替阶段的优势树种数目和组成不同^[20]。随着演替的发展,优势树种的种数不断减少。演替前2个阶段以喜光树种为优势种。如杨桦林的白桦(*Betula platyphylla*)和山杨(*Populus davidiana*)在演替早期占据重要地位,随后由于存活年龄较短(<100 a)、耐阴性差等原因而逐渐退出演替。之后,红松和紫椴等树种凭借自身耐阴能力强、寿命长等优势,其优势地位不断提高,成为演替后期的优势树种。白桦林处于演替中期,阳性树种和耐阴树种都能够生长,组成群落乔木层的植物种类丰富,故其乔木层物种多样性指数较高;紫椴红松林中由于红松占绝对优势,抑制了乔木层其他植物种的繁殖与生长,因此乔木层的植物种类与数量都比较少,群落结构简单,林下光线较好,因而灌木层和草本层植物物种多样性相对较高。

不同生长阶段的植物对环境的适应性不同,不同群落的功能多样性不仅与群落类型有关,还决定于群落所处的演替阶段,环境因子主要作用于群里的中幼树和小树^[20]。本研究结果显示,不同演替阶段物种群落的功能多样性指数与生物多样性指数间的相关性有所不同,长白山阔叶红松林演替的发展就是白桦、山杨等阳性树种不断减少,紫椴、水曲柳、红松、色木槭等耐阴树种不断增加的过程^[21]。由于椴木红松林中幼树较少,因此处于顶级群落的椴木红松林中树木功能特征受过去的环境和树种本身的生物学特性影响较大一些。研究表明,功能多样性指数与物种多样性之间的关系与群落类型及其所处的演替阶段存在着必然的联系。

3 结论与讨论

目前,功能多样性指数的计算只涉及物种的功能特征和群落中植物种丰富度2个方面,但是由于

计算方法的多样化,不同指数有不同的属性特征和不足,对于其选择和计算分析存在较大难度,每一种指数在生态系统过程中,反映的侧重点都不同,但不同的多样性指数间都存在一定的互补作用^[5]。今后在对长白山阔叶红松林群落功能多样性的研究过程中,选择更合适的功能多样性指数尤为重要,既要体现群落中物种功能特征间的差异程度,同时还应考虑到不同物种本身在群落中的优势度^[3]。

功能多样性对生态系统功能的影响比物种多样性更强烈这一观点已达成共识^[3],但事实上,还没有明确的机制反映功能多样性与环境与生物多样性的关系,并解释环境条件如何影响功能多样性。群落功能多样性指数由植物功能性状决定,而植物性状对环境变化的响应是建立在系统发育史基础上的,较多研究都反映出遗传因素对植物性状的影响^[22]。功能多样性与生物多样性间的相关性分析,能够更好地解释群落中物种分布与生态系统功能间的关系,为生态系统平衡提供理论基础。在大尺度上,人们多考虑相似环境对性状的趋同作用;然而,从小尺度和种间竞争的角度看,不同物种处于不同的群落演替阶段,环境变化对植物功能性状多样性有一定的促进作用。

群落的功能丰富度既取决于物种所占据的功能生态位,也与功能特征值的范围有关。对于功能丰富度指数,演替早期群落(杨桦林)最高,演替中期群落(白桦林、臭冷松红松林)居中,紫椴红松林最低,说明功能丰富度可能与群落演替阶段有关。可以初步推测,长白山阔叶红松林群落的功能丰富度指数随演替的进行而下降。在本研究中,未发现功能均匀度及功能分歧度随演替阶段出现规律性变化。

植物本身的遗传特性和环境因素对功能多样性指数差异各有不同贡献,而对于某些植物性状,遗传因素对性状变异的影响可能高于环境变化的影响。若通过排除遗传因素的影响来分析环境对植物特性改变的作用,筛选出主要影响因子,才能更加有效地揭示植物与环境间的关系。

[参考文献]

- [1] Díaz S, Cabido M. Vivala difference: Plant functional diversity matters to ecosystem processes [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2001, 16(11): 646-655.
- [2] Mason N W H, Mouillot D, Lee W G, et al. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity [J]. Oikos, 2005, 111(1): 112-118.

- [3] 赵谷凤. 中国东部常绿阔叶林群落 Beta 多样性和功能多样性研究 [D]. 杭州:浙江大学,2010.
Zhao G F. Beta diversity and functional diversity in an evergreen broad-leaved forest community in East China [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2010. (in Chinese)
- [4] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 北京:中国农业出版社,2000.
Bao S D. Analysis of agricultural chemistry in soil [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000. (in Chinese)
- [5] 江小雷, 张卫国. 功能多样性及其研究方法 [J]. 生态学报, 2010, 30(10): 2766-2773.
Jiang X L, Zhang W G. Functional diversity and its research method [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(10): 2766-2773. (in Chinese)
- [6] Tilman D, Knops J, Wedin D, et al. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes [J]. Science, 1997, 277(5330): 1300.
- [7] 张金屯, 范丽宏. 物种功能多样性及其研究方法 [J]. 山地学报, 2011, 29(5): 513-519.
Zhang J T, Fan L H. Functional diversity and its research method [J]. Journal of Mountain Science, 2011, 29(5): 513-519. (in Chinese)
- [8] Walker B H, Kinzig A, Langridge J L. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species [J]. Ecosystems, 1999(2): 95-113.
- [9] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity (FD), species richness, and community composition [J]. Ecology Letters, 2002, 5(3): 402-411.
- [10] Ricotta C. A note on functional diversity measures [J]. Basic and Applied Ecology, 2005, 6(5): 479-486.
- [11] Lepi J, de Bello F, Lavorel S, et al. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: Practical considerations matter [J]. Preslia, 2006, 78(4): 481-501.
- [12] Mason N W H, Mouillot D, Lee W G, et al. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity [J]. Oikos, 2005, 111(1): 112-118.
- [13] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity: Back to basics and looking forward [J]. Ecology Letters, 2006, 9(6): 741-758.
- [14] 丁佳, 吴茜, 闫慧, 等. 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 [J]. 生物多样性, 2011, 19(2): 158-167.
Ding J, Wu Q, Yan H, et al. Effects of topographic variations and soil characteristics on plant functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. Biodiversity Science, 2011, 19(2): 158-167. (in Chinese)
- [15] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能 [J]. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
Meng T T, Ni J, Wang G H. Plant functional traits, environment and ecosystem functioning [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2007, 31(1): 150-165. (in Chinese)
- [16] Petchey O L. Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning [J]. Oikos, 2003, 101(22): 323-330.
- [17] 吴晓菁, 朱彪, 赵淑清, 等. 东北地区阔叶红松林的群落结构及其物种多样性比较 [J]. 生物多样性, 2004, 12(1): 174-181.
Wu X P, Zhu B, Zhao S Q, et al. Comparison of community structure and species diversity of mixed forests of deciduous broad-leaved tree and Korean pine in Northeast China [J]. Biodiversity Science, 2004, 12(1): 174-181. (in Chinese)
- [18] 曹伟, 李岩, 王树良, 等. 东北阔叶红松林群落类型划分及物种多样性 [J]. 应用生态学报, 2007, 18(11): 2406-2411.
Cao W, Li Y, Wang S L, et al. Community structure in different successional stages in north temperate forests of Changbai mountains, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(11): 2406-2411. (in Chinese)
- [19] 赵淑清, 方精云, 宗占江, 等. 长白山北坡植物群落组成、结构及物种多样性的垂直分布 [J]. 生物多样性, 2004, 12(1): 164-173.
Zhao S Q, Fang J Y, Zong Z J, et al. Structure and species diversity of plant communities along an altitudinal gradient on the northern slope of Mt. Changbai, Northeast China [J]. Biodiversity Science, 2004, 12(1): 164-173. (in Chinese)
- [20] 张春雨, 赵秀海, 赵亚洲, 等. 长白山温带森林不同演替阶段群落结构特征 [J]. 植物生态学报, 2009, 33(6): 1090-1100.
Zhang C Y, Zhao X H, Zhao Y Z, et al. Community structure in different successional stages in north temperate forests of Changbai Mountains, China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2009, 33(6): 1090-1100. (in Chinese)
- [21] 郭利平, 姬兰柱, 王珍, 等. 长白山红松阔叶林不同演替阶段优势种的变化 [J]. 应用生态学报, 2011, 22(4): 866-872.
Guo L P, Ji L Z, Wang Z, et al. Dynamic changes of dominant tree species in broad-leaved Korean pine forest at different succession stages in Changbai Mountains [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2011, 22(4): 866-872. (in Chinese)
- [22] 尧婷婷, 孟婷婷, 倪健, 等. 新疆准噶尔荒漠植物叶片功能性状的进化和环境驱动机制初探 [J]. 生物多样性, 2010, 18(2): 201-211.
Yao T T, Meng T T, Ni J, et al. Leaf functional trait variation and its relationship with plant phylogenetic background and the climate in Xinjiang Junggar Basin, NW China [J]. Biodiversity Science, 2010, 18(2): 201-211. (in Chinese)