广 西 植 物 Guihaia Jun. 2015, 35(3):309－316 http://journal.gxzw.gxib.cn

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201408001

向悟生,陆树华,文淑均,等. 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[J]. 广西植物,2015,35(3):309－316

Xiang WS, Lu SH, Wen SJ, *et al*. Sample effects on species-area relationships of typical forests in karst and non-karst mixing distribution areas[J]. Guihaia, 2015, 35(3):309－316

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

向悟生[1,2], 陆树华[1,2], 文淑均[1,2], 丁 涛[1,2], 王 斌[1,2], 周爱萍[1,2], 黄甫昭[1,2], 李先琨[1,2*]

(1. 广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室, 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西 桂林 541006; 2. 广西友谊关森林生态系统定位观测研究站, 广西 凭祥 532600)

摘 要: 种—面积关系是生态学研究中的基本格局之一,是生物多样性保护实践和生物地理学研究的重要工具之一。不同区域最优种—面积关系模型的选择和取样调查方式对种—面积关系的影响目前仍未十分明确。广西北热带是喀斯特和非喀斯特混合分布的区域,生物多样性丰富,其中保护较好的有喀斯特区的弄岗国家级自然保护区和非喀斯特区的十万大山国家级自然保护区。依据典型性和代表性的原则,分别在两个保护区中建立典型群落的调查样地,对所有胸径大于 2 cm 的木本植物进行取样调查。为了明确该区域典型森林的优选模型,探讨取样方式对种—面积关系的影响,采用组合样方法建立对数模型、逻辑斯蒂克模型和幂函数模型,用赤池信息准则(AIC)检验模型的拟合优度,并用秩相关分析检验最小取样单元和起测胸径对不同模型的影响。结果表明:逻辑斯蒂克模型在两种区域均为优选模型,最小取样单元和起测胸径对种--面积关系的模型均有影响,但不同模型对取样方式变化的敏感性不一致;逻辑斯蒂克模型是一种较为稳健的模型,可用于描述广西北热带喀斯特区和非喀斯特区森林树种种—面积关系;在种—面积关系研究和模型的应用时,需要特别注意取样方式的影响。

关键词: 种—面积关系; 起测胸径; 最小取样单元; 喀斯特季节性雨林; 非喀斯特森林

中图分类号: Q948 **文献标识码**: A **文章编号**: 1000-3142(2015)03-0309-08

Sample effects on species-area relationships of typical forests in karst and non-karst mixing distribution areas

XIANG Wu-Sheng[1,2], LU Shu-Hua[1,2], WEN Shu-Jun[1,2], DING Tao[1,2], WANG Bin[1,2], ZHOU Ai-Ping[1,2], HUANG Fu-Zhao[1,2], LI Xian-Kun[1,2*]

(1. *Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain, Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences*, Guilin 541006, China; 2. *Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem Research Station*, Pingxiang 532600, China)

Abstract: The species-area relationship (SARs) is a fundamental pattern in ecological research. It is also a common tool in predicting species extinction and assessing species diversity. The species-area relationships curves describe the increase of species number with increasing scales. Various factors affect the shape of species-area curves at different scales. However, it is still not clear in selecting the best SARs model for a certain area and insufficient attention has

收稿日期: 2014-08-01 **修回日期**: 2014-09-15

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2011BAC09B02); 广西自然科学基金(2010GXNSFE013003, 2013GXNSFBA019076); 广西植物研究所基本业务费项目(桂植业 11001)。

作者简介: 向悟生(1978-),男,广西桂林人,副研究员,主要从事植物生态学方面的研究,(E-mail) xwusheng@gmail.com。

* **通讯作者**: 李先琨,研究员,主要从事植物生态学和恢复生态学方面的研究,(E-mail)xiankunli@163.com。

been paid to the effects of sample methods and standards on SARs. The region in north tropics of Guangxi, where the karst area and non-karst area are mixing distributed, supports very high level of biodiversity. In this region, the Nonggang National Natural Reserve is located in the typical tropical karst terrain where forests are less disturbed and conserve hyper diverse endemic species. The forests in the Nonggang National Natural Reserve are typical karst forests which are shaped by the distinctive geological environments. In contrast, the terrain in the Shiwandashan National Natural Reserve is non-karst forests where are mainly shaped by climatic conditions. A contrastive study of species-area relationships between the karst forests and non-karst forests in the same climatic zone and elucidate the difference of species diversity may provide insight into the conservation of biodiversity in the karst area and non-karst area mixing distributed region. In this study, we established 14 plots of 400—600 m^2 in Nonggang and 15 plots in Shiwandashan. These plots contain representative forests communities in the study area, for example, including *Excentrodendron tonkinense*, *Cephalomappa sinensis*, *Deutzianthus* tonkinensis, *Litsea dilleniifolia* in Nonggang and *Eberhardtia aurata*, *Madhuca pasquieri*, *Lithocarpus pseudovestitus*, *Hopea chinensis* in Shiwandashan. All individuals of tree species with DBH (Diameter at breast height) greater than 2 cm were recorded and identified to species. Based on the sample data of 10 m×10 m subplots, species number was counted by a series continuous sample area. In order to determine the optimal SARs models and sample effects on SARs models, we constructed three SARs models(Logarithm model, Logistic model, and power model) from noncontiguous grid combinations design based on survey data of typical forest communities. To assess the effects of minimum measured DBH on SARs, species numbers of individuals with DBH≥2 cm, DBH≥4 cm, DBH≥6 cm, DBH≥8 cm, DBH≥10 cm were counted separately. We used least square method and Gauss-Newton method to estimate the parameters of SARs models. Akaike Information Criterion (AIC) was used to compare the goodness-of-fit of each model. Spearman rank correlation was used to assess the effect of base sample unit and minimum measured DBH on SARs. The results showed that logistic model was the best among the three SARs models both in karst area and non-karst area. Base sample unit and minimum measured DBH both had significant effects on SARs, but the effect varied among the SARs models. We argue that logistic model is a robust model to describe SARs of tree species in karst and non-karst forests in north tropics Guangxi. The results also suggest that special attention must be paid to the influence of sample methods as applying SARs models to protection practices.

Key words: species-area relationship; minimum measured DBH; base sample unit; karst seasonal rain forest; non-karst forest

种—面积关系是生态学中被长期研究的基本格局之一(Lomolino,2000),被认为与物种的形成、迁移、扩散和灭绝等生态过程密切相关(Brooks *et al.*,2002;Ricklefs *et al.*,2004)。运用种—面积关系可评估一个区域物种的数量、估算随生境丧失而灭绝的物种数量、评估生物多样性热点地区及设定区域生物多样性保护的基线目标等(Desmet *et al.*,2004;Proença *et al.*,2013;唐志尧等,2009;Xu *et al.*,2012)。因此,种—面积关系是物种多样性、保护生物学和生物地理学研究中最重要的工具之一。用何种方程描述种—面积关系是生态学家们长期争论的问题(刘灿然等,1999;Scheiner,2003;Tjørve,2003,2009)。生态学家们提出了众多的拟合方程,其中使用最多的有对数方程、幂函数方程和逻辑斯蒂克方程(He *et al.*,1996;Tjørve,2003)。这些方程因简单适用且各参数的生物学意义明确而被广泛接受。现有的研究结果表明,种—面积关系的最优拟合模型和参数受不同区域、不同尺度、不同的取样方法的影响而出现明显的变化(Lomolino,2001;Allen *et al.*,2003;Fridley *et al.*,2006;Horník *et al.*,2012)。因此,在实际应用时,不同区域需要拟合不同的模型,以找到适合描述该区域的种—面积关系模型。

在不同的尺度上,影响物种生物多样性格局的因素不同,因此种—面积关系表现出尺度依赖的特征(Palmer *et al.*,1994)。指数方程适合于拟合小尺度种—面积关系,幂函数适于拟合中等尺度的种—面积关系,而逻辑斯蒂克方程用于拟合大尺度的种—面积关系较好(Allen *et al.*,2003)。Palmer *et al.*(1994)将种—面积关系研究中的尺度分解为多个不同的组分,其中较重要的是最小取样单元、取样的数量、取样的尺度范围。根据 Palmer 对尺度的

分解，目前关于种—面积关系的尺度依赖研究多集中在取样的尺度范围、取样数量等方面（Allen *et al.*，2003；Azovsky，2002；Condit *et al.*，1996），关于最小取样单元对种—面积关系的影响关注较少。

取样方法也是影响种—面积关系的重要因素（Azovsky，2011）。种—面积关系研究的取样方法涉及到两个方面，其一是面积的构建方式，其二是物种的抽样调查方式。前者对种—面积关系的影响已开展了较多研究，如巢式样方法、组合样方法和隔离生境法等面积构建方式的适用条件和对模型拟合的影响（Scheiner，2003）。但目前很少有研究关注物种的抽样调查方式对种—面积关系的影响。以木本植物调查为例，由于受到调查成本的限制，目前的研究一般都不对抽样单元中所有的木本植物进行完全调查，而只对指定径级（一般如 1、3、5 或 10 cm）以上的木本植物进行抽样调查，而这种物种抽样调查方式对种—面积关系的影响却很少为人所知（Condit *et al.*，1996）。

广西的北热带是喀斯特地区和非喀斯特地区混合分布的区域（李先琨等，2003），其中保护较好的有喀斯特区的弄岗国家级自然保护区和非喀斯特区的十万大山国家级自然保护区。弄岗保存着受地质环境制约形成的非地带性的典型喀斯特森林群落（李先琨等，2003），而十万大山则保存着一些受气候条件制约形成的典型的地带性森林群落（苏宗明，1998）。这些森林群落均孕育着丰富的物种多样性。因此，开展相同气候带下喀斯特区和非喀斯特区物种种—面积关系的对比研究，阐述两种地质背景下生物多样性格局的差异，无疑对我国西南喀斯特和非喀斯特混合分布区的生物多样性保护具有重要意义。本研究以生物多样性丰富的广西北热带喀斯特山地和非喀斯特山地森林为研究对象，用对数方程、幂函数方程和逻辑斯蒂克方程分析其树种的种—面积关系，明确何种模型适于描述局域尺度下两个区域树种的种—面积格局，并探讨最小取样单元和树木抽样调查方式（起测胸径）对种—面积关系的影响，以期为喀斯特和非喀斯特混合分布区域生物多样性的保护提供科学依据。

1　研究区域概况

十万大山国家级自然保护区位于桂西南，地理坐标为 107°29′59″～108°13′11″ E，21°04′18″ N，总面积 58 277 hm²。十万大山山脉呈北东—南西走向，地势陡峭、切割强烈、沟谷发育。土壤多为酸性岩发育而成的酸性土，主要有赤红壤、红壤、紫色土等土壤类型，其中海拔 600 m 以下广大低山丘陵以赤红壤为主，同时零星分布着由紫红色岩层风化而成的紫色土；600～8 00 m 为山地红壤；800 m 以上则分布有山地黄壤，山顶有少量矮林草甸土。十万大山处于中国东部北热带季风区，气候温暖，保护区年均气温 21.1～21.8 ℃，极端最高温 39.1 ℃，最低温-1.9 ℃，年均气温为 20.0～21.8 ℃，最冷月（1 月）平均气温为 12.5～13.1 ℃，最热月（7 月）平均气温为 28.0～28.2 ℃，≥0 ℃活动积温为 7 700～7 900 ℃，热量在东南坡稍高于西北坡。由于主山脉呈东西走向，东南坡而向海洋，迎临海上东南季风，雨量尤为丰富，是广西雨量最集中的区域，多年平均降水量为 2 000～2 700 mm。十万大山属于北热带半常绿季雨林、湿润雨林地带，季雨林是当地气候条件下的顶极森林植被，其主要成分有锈毛梭子果（*Eberhardtia aurata*）、紫荆木（*Madhuca pasquieri*）、毛果柯（*Lithocarpus pseudovestitus*）、壳菜果（*Mytilaria laosensis*）、竹叶木荷（*Schima bambusifolia*）等；沟谷雨林主要是以狭叶坡垒（*Hopea chinensis*）和海南风吹楠（*Horsfieldia hainanensis*）为建群种，尤以狭叶坡垒多见，是广西季雨林、沟谷雨林的主要分布区（温远光等，2004）。

广西弄岗国家级自然保护区地处广西龙州县中北部与宁明县西北部，呈东南—西北长条状分布，地理位置为 106°42′28″～107°04′54″ E，22°13′56″～22°33′09″ N，总面积 10 080 hm²。区内群峰嵯峨、山弄密集，属典型的喀斯特地貌，喀斯特地貌类型主要为峰丛谷地型和峰丛洼地型。该区为热带季风气候，每年有 7 个月平均气温 22 ℃，最冷月平均气温 13 ℃，年最高气温 37～39 ℃，≥10 ℃的积温为 7 344～7 930 ℃，无霜期可达 351 d。年均降水量为 1 150～1 550 mm。土壤主要有黑色石灰土、棕色石灰土。保护区植物区系主要由热带性质、北部湾植物区系和海南植物区系的优势科组成，如大戟科、无患子科、楝科、桑科、豆科等。弄岗保护区的顶极植被为季节性雨林，代表性的优势种包括节花蚬木（*Excentrodendron tonkinense*）、肥牛树（*Cephalomappa sinensis*）、东京桐（*Deutzianthus tonkinensis*）、五桠果叶木姜子（*Litsea dilleniifolia*）、金丝李（*Garcinia paucinervis*）、中国无忧花（*Saraca di-*

ves)、闭花木(*Cleistanthus sumatranus*)、海南风吹楠(*Horsfieldia hainanensis*)(苏宗明等,1988)。

2 研究方法

2.1 野外调查方法

在研究区内,选择代表性地段设置400～600 m^2样地,并分成10 m×10 m小样方进行调查,样地设置基本情况见表1。在设置的样地内,详细记录胸径(DBH)≥2 cm的乔木种类、高度、枝下高、冠幅、胸径,对乔木植物的幼树幼苗进行详细统计,并记录其高度、数量。在十万大山自然保护区共设置了15块样地,包括以锈毛梭子果、狭叶坡垒、紫荆木、壳菜果、毛果柯、米槠(*Castanopsis carlesii*)、大叶栎(*Quercus griffithii*)等为代表性优势种的季雨林、沟谷雨林和山地常绿阔叶林。在弄岗自然保护区设置了14块样地,包括了蚬木、肥牛树、闭花木、东京桐、五桠果叶木姜子、金丝李、海南风吹楠、中国无忧花等典型的喀斯特季节性雨林群落类型。

表1 广西北热带喀斯特区和非喀斯特区样地设置概况

Table 1 Summary of the sample plots in the northern tropical karst and non-karst areas in Guangxi

研究区 Area	样地数量 No. of plots	样地总面积 Total area of plot (m^2)	总物种数 Total species	总个体数 Sum of individuals	平均胸径 Mean DBH (cm)	最大胸径 Maximum of DBH (cm)
弄岗(喀斯特区) Nonggang (karst area)	14	8 400	180	2 711	7.67	104
十万山(非喀斯特区) Shiwanshan Mountain (non-karst area)	15	7 800	203	2 423	7.76	114

2.2 种—面积关系的构建

种—面积关系的构建方式主要有3种,即巢式样方、随机样方和隔离生境(Scheiner,2003)。本文主要参考Scheiner(2003)修正的非连续随机组合样方法来构建种—面积关系。以10 m×10 m的样方为基础,按取样面积100、200、300……8 400 m^2(弄岗)或7 800 m^2(十万大山)取样,依次统计不同取样面积时的物种数量,为了降低随机抽样造成的物种数缺失,每种取样面积均计算30次随机抽样的物种数量平均值来进行模型拟合。本研究采用对数模型$S=Z\ln(A)+C$、幂函数模型$S=CA^Z$、逻辑斯蒂克模型$S=B/(C+A^{-Z})$研究种—面积关系(He *et al.*,1996)。式中,S为物种数,A为取样面积,C、B和Z均为模型参数。

为了检验树木起测胸径对种—面积关系的影响,分别以DBH≥2 cm、DBH≥4 cm、DBH≥6 cm、DBH≥8 cm、DBH≥10 cm的个体作为对象,建立种—面积关系。采用Spearman秩相关检验分析起测胸径与模型参数C、Z、B之间的相关关系。

另外,为了检验起始最小取样单元对种—面积关系的影响,分别采用1个、2个、3个和4个10 m×10 m的样方作为起始最小取样单元进行抽样(1个样方作为起始基础取样单位即每次抽样单元为1个10 m×10 m的样方,因此取样面积为100、200、300 m^2……最大取样面积;2个样方即每次抽样单元为2个10 m×10 m的样方,因此取样面积为200、400、600 m^2……最大取样面积;其它的依次类推),统计不同抽样面积下的物种数,建立种—面积关系。采用Spearman秩相关检验分析起始最小取样单元与模型参数C、Z、B之间的相关关系。

2.3 模型拟合效果的检验

用最小二乘法求解对数模型的参数,用Gauss-Newton法求解幂函数模型、逻辑斯蒂克模型的参数(He *et al.*,1996)。为了检验模型的拟合效果和选择较优模型,采用AIC准则(Akaike Information Criterion)来评价模型的拟合优度(Burnham *et al.*,2002),AIC越小表明模型的拟合效果越好。

以上数据分析、模型参数求解、作图均采用R 3.0.1统计软件完成。

3 结果与分析

3.1 喀斯特区典型群落的种—面积曲线

喀斯特典型植被树木的种—面积曲线如图1和表2所示。图1为最小取样单元100 m^2且起测胸径为2 cm时3种模型拟合曲线与观测值的分布情况。研究结果显示,3种模型的参数均具有统计学意义。逻辑斯蒂克模型和实际观测值吻合程度较高,模型的拟合效果最好;幂函数模型拟合效果比逻辑斯蒂克模型差,在抽样面积较小时会高估物种数;对数模型整体拟合效果较差,在不同抽样面积下均偏离了实际观测值。模型的AIC评价结果也与图1的研究结果一致,逻辑斯蒂克模型的AIC值明显小于其它2种模型,而对数模型的AIC值最大。

3.2 非喀斯特区典型群落种—面积曲线

非喀斯特区(十万大山)的研究结果如图2和表

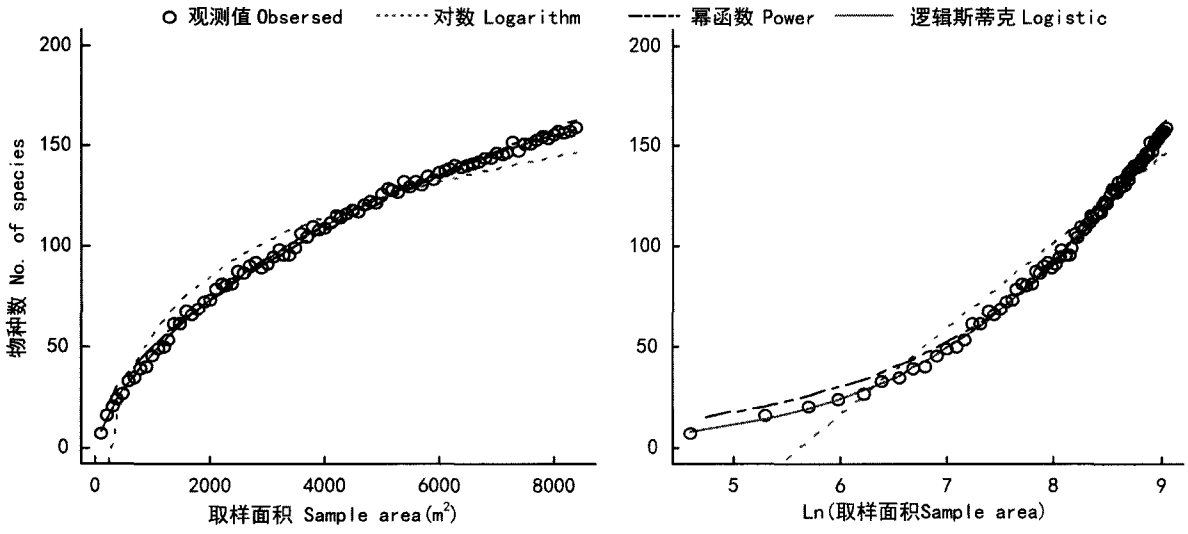

图 1　广西北热带喀斯特区(弄岗)3 种模型的种—面积曲线　右图横坐标为取样面积的自然对数。下同。

Fig. 1　Species-area relationship curves of three models in the northern tropical karst area (Nonggang) in Guangxi　X-axis of right part is the logarithm of sample area. The same below.

表 2　广西北热带喀斯特区(弄岗)不同最小取样单元下 3 种模型的拟合参数和拟合效果

Table 2　Parameters and goodness-of-fit of the three models by using variousbase sample units in northern tropical karst area (Nonggang)

模型 Model	最小取样单元 Base sample unit (m^2)	模型参数 Parameters of model C	Z	B	AIC
对数模型	100	-241.7278 *	42.9905 *		628.89
Logarithm	200	-262.3553 *	45.4524 *		306.32
model	300	-271.3393 *	46.5984 *		199.08
	400	-286.9126 *	48.4522 *		146.49
逻辑斯蒂克	100	0.0006 *	0.8125 *	0.1973 *	336.16
模型	200	0.0005 *	0.8492 *	0.1498 *	158.58
Logistic	300	0.0007 *	0.7801 *	0.2469 *	125.18
model	400	0.0006 *	0.8229 *	0.1808 *	89.70
幂函数模型	100	1.0676 *	0.5565 *		442.97
Power model	200	1.0050 *	0.5633 *		227.31
	300	1.1001 *	0.5531 *		149.50
	400	1.0463 *	0.5589 *		115.12

注：* 表示差异显著($P<0.001$)。下同。

Note: * indicates significant difference ($P<0.001$). The same below.

表 3　广西北热带非喀斯特区(十万大山)不同最小取样单元下 3 种模型的拟合参数和拟合效果

Table 3　Parameters and Goodness-of-fit of the three models by using variousbase sample units in northern tropical non-karst area (Shiwanshan)

模型 Model	最小取样单元 Base sample unit (m^2)	模型参数 Parameters of model C	Z	B	AIC
对数模型	100	-267.4895 *	51.0643 *		522.46
Logarithm	200	-268.7322 *	51.2632 *		243.37
model	300	-291.5326 *	54.0215 *		147.74
	400	-301.3672 *	55.1861 *		110.03
逻辑斯蒂克	100	0.0006 *	0.9424 *	0.1567 *	296.53
模型	200	0.0013 *	0.8233 *	0.3663 *	147.88
Logistic	300	0.0007 *	0.9151 *	0.1917 *	110.77
model	400	0.0008 *	0.8892 *	0.2244 *	77.46
幂函数模型	100	3.4838 *	0.4545 *		514.46
Power model	200	4.0690 *	0.4363 *		243.22
	300	3.7455 *	0.4462 *		169.93
	400	3.7704 *	0.4451 *		127.20

3，最小取样单元 100 m^2 且起测胸径为 2 cm 时 3 种模型的参数均具有统计学意义。与喀斯特区的研究结果非常相似，逻辑斯蒂克模型 AIC 值最小，拟合效果明显好于幂函数模型和对数模型，对数模型在 3 者中拟合效果最差。

3.3 不同基础面积取样对种—面积曲线的影响

表 2 和表 3 给出了不同最小取样单元下 3 种模型的拟合参数和 AIC 检验结果。研究结果显示，不管是喀斯特区还是非喀斯特区，不同最小取样单元下各模型的参数均具有统计学意义。在相同最小取样单元下，逻辑斯蒂克模型拟合效果最好，幂函数模型次之，对数模型最差。相同模型在最小取样单元增加时，AIC 值均出现明显的减小。表 4 结果显示，非喀斯特区种—面积关系对数模型的 2 个参数均和最小取样单元显著相关，而喀斯特区对数模型只有一个参数和最小取样单元显著相关。逻辑斯蒂克模

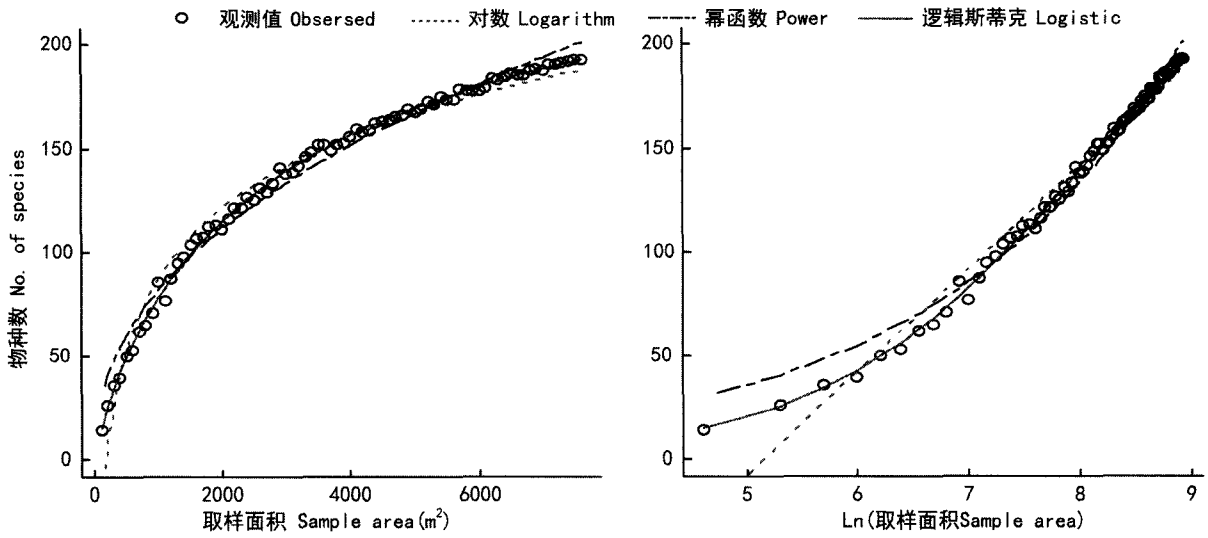

图 2 广西北热带非喀斯特区(十万大山)3 种模型的种—面积曲线

Fig. 2 Species-area relationship curves of three models in the north tropical non-karst area (Shiwanshan) in Guangxi

表 4 不同最小取样单元与模型参数的秩相关分析

Table 4 Results of Spearman rank correlation analysis between base sample unit and parameters of the three models

参数 Parameter	相关系数 Coefficient of correlation	
	弄岗(喀斯特区) Nonggang(karst)	十万山(非喀斯特区) Shiwanshan Mountain (non-karst)
对数模型 Logarithm model-Z	1.00 *	1.00 *
对数模型 Logarithm model-C	-0.94	-1.00 *
逻辑斯蒂克 Logistic-Z	-0.09	0.77
逻辑斯蒂克 Logistic-C	0.09	-0.88
逻辑斯蒂克 Logistic-B	0.09	-0.77
幂函数模型 Power model-Z	-0.37	-0.25
幂函数模型 Power model-C	0.31	0.26

型和幂函数模型的参数与最小取样单元相关性不显著。

3.4 不同起测胸径对种—面积曲线的影响

表 5 和表 6 给出了不同起测胸径下 3 种模型的拟合参数和 AIC 检验结果。不管是喀斯特区还是非喀斯特区,不同起测胸径下 3 种模型的参数均具有统计学意义。在相同起测胸径下,逻辑斯蒂克模型拟合效果最好,幂函数模型次之,对数模型最差。表 7 结果显示,非喀斯特区种—面积关系的模型参数除逻辑斯蒂克模型的 Z 参数与起测胸径相关不显著外,其它模型参数均与起测胸径存在显著的相

表 5 广西北热带喀斯特区(弄岗)不同起测胸径下 3 种模型的拟合参数变化

Table 5 Parameters and Goodness-of-fit of the three models by using different minimum measured DBH data in northern tropical karst area(Nonggang)

模型 Model	起测胸径 Minimum measured DBH (cm)	模型参数 Parameter of model			AIC
		C	Z	B	
对数模型 Logarithm model	2	-241.7768 *	42.9908 *		634.04
	4	-192.4316 *	33.9246 *		607.47
	6	-161.4253 *	28.3529 *		583.29
	8	-143.9505 *	25.2344 *		562.64
	10	-129.5870 *	22.8047 *		542.69
逻辑斯蒂克 模型 Logistic model	2	0.0006 *	0.7981 *	0.2157 *	351.66
	4	0.0006 *	0.7409 *	0.2329 *	303.42
	6	0.0006 *	0.7580 *	0.1687 *	318.38
	8	0.0006 *	0.7240 *	0.1863 *	283.85
	10	0.0006 *	0.7591 *	0.1369 *	265.83
幂函数模型 Power model	2	1.0383 *	0.5597 *		439.61
	4	0.6552 *	0.5839 *		356.15
	6	0.5045 *	0.5925 *		354.49
	8	0.4306 *	0.5970 *		310.98
	10	0.4274 *	0.5869 *		311.38

注:* 表示差异显著($P<0.001$)。下同。

Note: * indicates significant difference ($P<0.001$). The same below.

关关系。喀斯特区种—面积关系的模型参数中,对数模型的参数与起测胸径均表现出显著的向关系,逻辑斯蒂克模型的参数 Z 与幂函数模型的参数 C 也与起测胸径存在显著的相关关系。从区域来看,非喀斯特区的模型参数与起测胸径的关联更大;从模型来看,对数模型和幂函数模型参数与起测胸径

相关性大。

表 6　广西北热带非喀斯特区（十万大山）不同起测胸径下 3 种模型的拟合参数变化

Table 6　Parameters and Goodness-of-fit of the three models by using different minimum measured DBH data in northern tropical non-karst area (Shiwanshan)

模型 Model	起测胸径 Minimum measured diameter (cm)	模型参数 Parameters of model C	Z	B	AIC
对数模型	2	-263.3311 *	50.6075 *		523.19
Logarithm	4	-254.9739 *	46.9151 *		549.99
model	6	-233.2592 *	42.2603 *		548.14
	8	-208.1654 *	37.5717 *		535.36
	10	-193.3190 *	34.5765 *		538.31
逻辑斯蒂克	2	0.0007 *	0.9284 *	0.1763 *	324.89
模型	4	0.0005 *	0.9349 *	0.1189 *	317.79
Logistic	6	0.0005 *	0.8984 *	0.1227 *	312.26
model	8	0.0004 *	0.9152 *	0.0946 *	300.42
	10	0.0005 *	0.8565 *	0.1198 *	309.08
幂函数模型	2	3.6883 *	0.4481 *		514.14
Power mdoel	4	1.8719 *	0.5104 *		477.15
	6	1.2756 *	0.5400 *		439.38
	8	1.0588 *	0.5472 *		423.97
	10	0.7746 *	0.5723 *		387.22

表 7　不同起测胸径与模型参数的秩相关分析

Table 7　Results of Spearman rank correlation analysis between minimum measured DBH and parameters of the three models

参数 Parameter	相关系数 Coefficients of correlation 弄岗（喀斯特区）Nonggang (karst)	十万山（非喀斯特区）Shiwanshan Mountain (non-karst)
对数模型 Logarithm model-Z	-1.00 * *	-1.00 * *
对数模型 Logarithm model-C	1.00 * *	1.00 * *
逻辑斯蒂克 Logistic-Z	-0.88 *	0.17
逻辑斯蒂克 Logistic-C	0.33	-0.88 *
逻辑斯蒂克 Logistic-B	-0.43	-0.88 *
幂函数模型 Power model-Z	0.50	0.98 * *
幂函数模型 Power model-C	-0.98 * *	-0.98 * *

注：* 表示差异显著（$P<0.01$）；* * 表示差异显著（$P<0.001$）。

Note: * indicates significant difference ($P<0.01$); * * indicates significant difference ($P<0.001$)

4　讨论与结论

三种种—面积关系模型的拟合结果显示，无论是喀斯特地区还是非喀斯特地区，逻辑斯蒂克模型是拟合局域尺度下种—面积关系的优选模型。He *et al.*(1996)对 Pasoh 的热带森林的研究表明，在小尺度（面积约 30 m^2）时，树木种—面积关系可以很好的被指数函数拟合，中等尺度时（面积约 1 000 m^2）幂函数模型的拟合效果要优于指数函数，而在尺度较大时逻辑斯蒂克模型优于其它两种模型。姜俊等(2012)对北温带针阔混交林的研究也得到相似的结果。

本研究在喀斯特和非喀斯特两种不同的地质背景下得到的结果与 He *et al.*(1996)和姜俊等(2012)的研究结果均一致，表明在尺度较大时，不同地质背景的区域拟合种—面积关系均可以优先考虑逻辑斯蒂克模型。

从提高最小取样单元对模型参数影响的结果来看，提高最小取样单元对部分模型如对数模型的参数表现出显著影响，而对逻辑斯蒂克模型和幂函数模型的参数影响不显著，在喀斯特区和非喀斯特区均得到相同的结果。这一研究结果表明，在最小取样单元大于 100 m^2 后，部分模型的参数对最小取样单元大小非常敏感，而部分模型参数对最小取样单元的变化不敏感。因此，在选用种—面积关系的模型时，应尽量选择对最小取样单元变化不敏感的模型，如逻辑斯蒂克模型或幂函数模型，以保证模型拟合结果的可靠性和稳健性。

起测胸径对 3 种种—面积关系模型的参数大多表现出显著的影响。起测胸径对不同地质背景的森林群落种—面积关系的影响并不完全相同，相比喀斯特地区而言，非喀斯特区的模型参数更易受到起测胸径变化的影响。三种模型的对比结果表明，逻辑斯蒂克拟合模型参数受起测胸径变化的影响较小，是三种模型中表现最稳健的一种模型。

种—面积关系是估算区域种库、评估生物多样性丧失速率、设定生物多样性热点地区等的重要工具（唐志尧等，2009）。在种—面积关系的研究和应用时，野外取样的标准和模型构建方式的差异往往被忽视（Azovsky，2011）。我们的研究结果表明，野外调查时树木的起测胸径以及最小取样单元的变化均对种—面积关系的模型参数有明显影响，在不同地质背景的森林中均显示了相似的结果。基于以上研究结果，我们认为，在种—面积关系模型的构建和应用时，需要特别注意取样方法（如树木的起测胸径、最小取样单元大小等）的影响，尤其是在比较不同区域的生物多样性时，需要保证取样方法和构建

方式的一致。同时我们也发现，不同种—面积关系模型的参数对起测胸径变化和最小取样单元变化的敏感程度并不完全一致，部分模型（如逻辑斯蒂克模型）表现比较稳健，这一结果也提示我们，在种—面积关系模型的研究和应用时可尽量选择比较稳健的模型，以使结果更具稳定性和可靠性。

从我们的结果来看，起测胸径与种—面积参数是显著相关的，因此根据研究结果无法对起测胸径的选择提出合理的标准，但如果基于对比的目的，则取样调查时的起测胸径需要保持一致。起测胸径的选择应根据具体的研究或使用目的而定，Fang *et al*.（2012）对中国山地生物多样性研究时采用的起测胸径标准是 3 cm，但从美国史密森研究院国际热带森林监测网络（CTFS）和国内的中国森林生物多样性监测网络（CForBio）的标准来看（Condit，1995；马克平，2008），起测胸径已降为 1 cm，因此如果条件允许，我们建议野外调查的起测胸径最好和 CTFS 和 CForBio 网络的标准统一，定为 1 cm，这样可以方便研究结果的对比。由于我们的取样包含了多种群落类型，而且种—面积曲线的构建方法是组合样方法，因此研究结果无法用于确定某种群落调查时的合理取样面积，只能用于估算区域的物种数量或物种的累积速率（唐志尧等，2009）。

致谢 感谢广西植物研究所黄仕训研究员和苏宗明研究员提供部分样地调查资料。广西植物研究所吕仕洪副研究员、广西师范大学生命科学学院学生志愿者等其他工作人员参加了部分野外调查工作，弄岗国家级自然保护区管理局和十万大山国家级自然保护区管理局对野外调查工作给予大量帮助和支持，在此一并致谢。

参考文献：

Allen A, White E. 2003. Effects of range size on species-area relationships[J]. *Evol Ecol*: 493－499

Azovsky AI. 2002. Size-dependent species-area relationships in benthos: Is the world more diverse for microbes[J]. *Ecography*, **25**(3): 273

Azovsky AI. 2011. Species-area and species-sampling effort relationships: disentangling the effects[J]. *Ecography*, **34**(1): 18－30

Brooks TM, Mittermeier RA, Mittermeier CG, *et al*. 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity[J]. *Conserv Biol*, **16**(4): 909－923

Burnham KP, Anderson DR. 2002. Model Selection and Inference: a Practical Information-theoretic Approach [M]. New York: Springer

Condit R. 1995. Research in large, long-term tropical forest plots [J]. *Trends Ecol Evol*, **10**(1): 18－22

Condit R, Hubbell SP, Lafrankie JV, *et al*. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots[J]. *J Ecol*, **84**(4): 549－562

Desmet P, Cowling R. 2004. Using the species-area relationship to set baseline targets for conservation[J]. *Ecol Soc*, **9**(2): 11

Fang JY, Shen ZH, Tang ZY, *et al*. 2012. Forest community survey and the structural characteristics of forests in China[J]. *Ecography*, **35**(12): 1 059－1 071

Fridley JD, Peet RK, Maarel EVD, *et al*. 2006. Integration of local and regional species-area relationships from space-time species accumulation[J]. *Am Nat*, **168**(2): 133－143

He F, Legendre P. 1996. On species-area relations[J]. *Am Nat*, **148**(4): 719－737

Horník J, Janeček Š, Klimešová J, *et al*. 2012. Species-area curves revisited: the effects of model choice on parameter sensitivity to environmental, community, and individual plant characteristics [J]. *Plant Ecol*, **213**(10): 1 675－1 686

Jiang J（姜俊）, Zhang CY（张春雨）, Zhao XH（赵秀海）. 2012. Plant species-area relationship in a 42 hm^2 research plot of coniferous and board-leaved mixed forest in Jiaohe, Jilin Province, China（吉林蛟河 42 hm^2 针阔混交林样地植物种—面积关系）[J]. *Chin J Plant Ecol*（植物生态学报）, **36**(1): 30－38

Li XK（李先琨）, Su ZM（苏宗明）, Lü SH（吕仕洪）, *et al*. 2003. The spatial pattern of natural vegetation in the karst regions of Guangxi and the ecological signality for ecosystem rehabilitation and reconstruction（广西岩溶植被自然分布规律及对岩溶生态恢复重建的意义）[J]. *J Mount Res*（山地学报）, **21**(02): 129－139

Liu CR（刘灿然）, Ma KP（马克平）, Yu SL（于顺利）, *et al*. 1999. Plant community diversity in Donglingmountain, Beijing, China-the fitting and assessment of species-area curves（北京东灵山地区植物群落多样性研究——种—面积曲线的拟合与评价）[J]. *Acta Pytoecol Sin*（植物生态学报）, **23**(06): 490－500

Lomolino MV. 2000. Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship[J]. *J Biogeogr*, **27**(1): 17－26

Lomolino MV. 2001. The species-area relationship: new challenges for an old pattern[J]. *Progr Phys Geogr*, **25**(1): 1－21

Ma KP（马克平）. 2008. Large scale permanent plots: important platform for long term research on biodiversity in forest ecosystem（大型固定样地：森林生物多样性定位研究的平台）[J]. *Chin J Plant Ecol*（植物生态学报）, **32**(2): 237

Palmer MW, White PS. 1994. Scale dependence and the species-area relationship[J]. *Am Nat*, **144**(5): 717－740

Proença V, Pereira HM. 2013. Species-area models to assess biodiversity change in multi-habitat landscapes: the importance of species habitat affinity[J]. *Basic Appl Ecol*, **14**(2): 102－114

Ricklefs RE, Bermingham E. 2004. History and the species-area relationship in Lesser Antillean birds[J]. *Am Nat*, **163**(2): 227－239

Scheiner SM. 2003. Six types of species-area curves[J]. *Glob Ecol Biogeogr*, **12**(6): 441－447

Su ZM（苏宗明）. 1998. The classified system of natural vegetation in Guangxi（广西天然植被类型分类系统）[J]. *Guihaia*（广西植物）, **18**(3): 237－246

Su ZM（苏宗明）, Zhao TL（赵天林）, Huang QC（黄庆昌）. 1988. An investigation report of vegetation in Nonggang Natural Reserve, Guangxi（弄岗自然保护区植被调查报告）[J]. *Guihaia*（广西植物）, (Suppl. 1): 185－214

（下转第 383 页 Continue on page 383）

425－521

Lu BR(卢宝荣), Bothmer R. 1989. Cytological studies of a diploid and hybrid from intergeneric cross *Elymus shandongensis* × *Triticum aestivum*(一个二倍体和属间杂种 *Elymus shandongensis* × *Triticum aestivum* 的细胞学研究)[J]. *Hereditas*(遗传), **111**:231－238

Lu BR(卢宝荣), Bothmer R. 1990. Genomic constitution of *Elymus parviglumis* and *E. pseudonutans*: *Triticeae* (*Poaceae*)(禾本科小麦族物种 *Elymus parviglumis* 和 *E. pseudonutans* 的染色体组组成)[J]. *Hereditas*(遗传), **113**:109－119

Lu BR(卢宝荣), Yan J(颜济), Yang JL(杨俊良). 1990. Biosystematic studies among *Roegneria pendulina*, *R. ciliaris* and *R. kamoji* of the tribe Triticeae, Gramineae(小麦族鹅观草属三种植物的生物系统学分析)[J]. *Plant Divers Res*(云南植物研究), **12**:161－171

Lu BR. 1993. Biosystematic investigation of Asiatic wheatgrasses-*Elymus* L.(Triticeae, Poaceae)[D]. Svalov: Dissertation of the Swedish University of Agricultural Sciences

Lu BR. 1994. Meiotic analysis of the intergeneric hybrids between*Psedoroegneria* and tetraploid *Elymus*[J]. *Cathaya*, **6**:1－14

Sun GL, Komatsuda T. 2010. Origin of the Y genome in *Elymus* and its relationship to other genomes in Triticeae based on evidence from elongation factor G(EF-G) gene sequences[J]. *Mol Phylogenet Evol*, **56**(2):727－733

Sun GL, Yan N, Daley T. 2008. Molecular phylogeny of RPB2 gene reveals multiple origin, geographic differentiation of H genome, and the relationship of the Y genome to other genomes in *Elymus* species[J]. *Mol Phylogenet Evol*, **46**:897－907

Wang XL, Fan X, Zeng J, *et al*. 2012. Phylogeny and molecular evolution of the DMC1 gene within the StH genome species in (Triticeae, Poaceae)[J]. *Genes & Genomics*, **34**:237－244

Yang JL(杨俊良), Baum BR, Yen C(颜济). 2008. A Revision of the Genus *Roegneria* K. Koch(Triticeae, Poaceae)(鹅观草属 禾本科:小麦族)的订正)[J]. *J Sichuan Agric Univ*(四川农业大学学报), **26**(4):311－381

Yen C(颜济), Yang JL(杨俊良), Baum BR. 2006. Triticeae Biosystematics Vol. 3(小麦族生物系统学,第 3 卷)[M]. Beijing(北京): China Agriculture Press(中国农业出版社)

Yen C(颜济), Yang JL(杨俊良). 2011. Triticeae Biosystematics, Vol. 4(小麦族生物系统学,第 4 卷)[M]. Beijing(北京): China Agriculture Press(中国农业出版社)

Yen C(颜济), Yang JL(杨俊良). 2013. Triticeae Biosystematics, Vol. 5(小麦族生物系统学,第 5 卷)[M]. Beijing(北京): China Agriculture Press(中国农业出版社)

Yen C(颜济), Yang JL(杨俊良), Yan Y(颜昤). 2003. Histoshi Kihara, Askell Love and the modern genetic concept of the genera in the tribe *Triticeae* (*Poaceae*)(Histoshi Kihara, Askell Love 和现代遗传学对于小麦族中属的概念)[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), **43**(1):82－93

Yen C, Yang JL. 1990. *Kengyilia gobicola*, a new taxon from west China[J]. *Can J Bot*, **68**:1 894－1 897

Yu HQ, Zhang C, Ding CB, *et al*. 2010. Genome constitutions of *Roegneria alashanica*, *R. elytrigioides*, *R. magnicaespes* and *R. grandis*(Poaceae: Triticeae) via genomic in-situ hybridization [J]. *Nordic J Bot*, **28**:1－6

Zhang HQ, Yang RW, Dou QW, *et al*. 2006. Genome constitutions of *Hystrix patula*, *H. duthiei* ssp. *duthiei* and *H. duthiei* ssp. *longearistata* (Poaceae: Triticeae) revealed by meiotic pairing behavior and genomic in-situ hybridization[J]. *Chrom Res*, **14**:595－604

Zhang XQ, Yang JL, Yen C. 1998. The genome constitution of *Roegneria grandis* (Triticeae, Poaceae)[J]. *Plant Syst Evol*, **209**:67－73

Zhang HQ(张海琴), Fan X(凡星), Fu M(付敏), *et al*. 2010. Meiotic analysis of two intergeneric hybrids between *Roegneria* and *Elymus*(Triticeae, Poaceae)(两个鹅观草与披碱草属间杂种的染色体配对分析)[J]. *J Sichuan Agric Univ*(四川农业大学学报), **28**(1):5－9

Zhang XQ(张新全), Wu BH(伍碧华), Yen J(颜济), *et al*. 1999. Cytogenetic studies of F_1 hybrids of *R. magnicaespes*, *R. grandis* and *R. alashanica*(Tritieeae, Poaceae)阿拉善鹅观草、大鹅观草及大丛鹅观草杂种的细胞学研究[J]. *Acta Pratac Sin*(草业学报), **8**(4):23－28

Zhou YH(周永红), Zheng YL(郑有良), Yang JL(杨俊良), *et al*. 2001. Phylogenetic relationships among species of *Roegneria*, *Elymus*, *Hystrix* and *Kengyilia* based on random amplified polymorphic DNA(鹅观草属、披碱草属、猬草属和仲彬草属植物的 RAPD 分析及其系统学意义)[J]. *J Sichuan Agric Univ*(四川农业大学学报), **19**(1):14－20

Zhou YH, Yen C, Yang JL, *et al*. 1999. Biosystematic study of *Roegneria tenuispica*, *R. ciliaris* and *R. pendulina* (Triticeae, Poaceae)[J]. *Plant Syst Evol*, **217**:215－220

(上接第 316 页 Continue from page 316)

Tang ZY(唐志尧), Qiao XJ(乔秀娟), Fang JY(方精云). 2009. Species-area relationship in biological communities(生物群落的种—面积关系)[J]. *Biodivers Sci*(生物多样性), **17**(6):549－559

Tjørve E. 2009. Shapes and functions of species-area curves (II): A review of new models and parameterizations[J]. *J Biogeogr*, **36**(8):1 435－1 445

Tjørve E. 2003. Shapes and functions of species-area curves: A review of possible models[J]. *J Biogeogr*, **30**(6):827－835

Wen YG(温远光), He TP(和太平), Tan XF(谭伟福). 2004. Biodiversity and Communities of Fopical and Subtropical Mountain in Guangxi(广西热带和亚热带山地的植物多样性及群落特征)[M]. Beijing(北京): Meteorological Press(气象出版社)

Xu H, Liu S, Li Y, *et al*. 2012. Assessing non-parametric and area-based methods for estimating regional species richness[J]. *J Veget Sci*, **23**(6):1 006－1 012