
密级：（涉密论文填写密级，公开论文不填写）



中国科学院大学
University of Chinese Academy of Sciences

博士学位论文

非随机生境片段化过程对树种多样性的影响：从物种到性状

作者姓名：刘佳佳

指导教师：Ferry Slik 文莱大学副教授

Richard Corlett 中科院西双版纳热带植物园研究员

学位类别：理学博士

学科专业：植物学

培养单位：中科院西双版纳热带植物园

2014年5月

**The non-random distribution pattern of forest fragmentation and its
effect on tree diversity: from species to traits**

Jiajia Liu

**A Dissertation Submitted to
University of Chinese Academy of Sciences
In partial fulfillment of the requirement
For the degree of
Doctor of Botany**

Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, CAS

May 2014

摘要

生境片段化被认为是导致全球生物多样性快速下降的主要原因之一，其中生境片段化导致的斑块大小、边缘效应和生境隔离是引起内部环境变化并导致群落结构发生变化的主要原因。然而，也有很多研究表明，生境片段化并不一定降低生物多样性。这可能与以往的研究大多是基于相同环境条件的生境有关，忽略了斑块间初始环境条件的差异。我们对已发表在生态学杂志上的 525 篇有关生境片段化的研究进行分析，发现大多数研究在地理区域、研究类群和生境类型上存在偏好性，如更多聚焦于欧洲、美洲生境同质性较高的地区。在实际森林生境丢失、片段化的过程中，残存的森林片段往往是处于环境条件较差的区域，由此造成的森林片段空间分布格局因而对生境片段化导致的结果有着强烈的影响作用，限制了生境片段化理论应用的广泛性。基于此，我们在生境异质性较高的西双版纳勐仑镇地区根据 GIS 技术建立了一个生境片段化研究网络，且对其中木质树种进行了植被调查和性状数据采集。通过结合森林片段内相关的环境因素，我们试图探索森林片段内物种多样性、物种组成、性状组成和功能多样性的分布规律。结果表明：

- 1、西双版纳勐仑镇地区呈现明显的生境片段化景观，低海拔、低坡度和向阳面的地区更容易被转化成橡胶种植地，即农业不可用性决定了大多数森林片段残留下来得原因，而这些地区正是具有高物种多样性的热点区域。
- 2、通过模型分析，我们发现残存森林片段内环境条件对解释森林内物种组成、多样性起到了至关重要的作用，而斑块大小、边缘效应则作用较微小，如沟谷地区含有显著较高的物种数，而石灰山地区物种数则明显低于其他地区，且不同生境内物种组成存在显著差异。
- 3、进一步对植物功能性状的研究表明，环境因素是驱动片段化生境内性状组成和功能多样性指数分布格局的主要因素，即片段化效应并未降低群落内性状组成和功能多样性。其中，森林土壤类型（石灰山与否）、地形、干扰是最为关键的因素。
- 4、具体而言，石灰山地区因其物种和功能多样性都较低，以耐干旱的性状如高木材密度、种子重量和低叶面积为主，且功能多样性指数随物种丰富度显著增加，突出了石灰山植被对物种灭绝的脆弱性。
- 5、地形，最近被认为是一个大尺度上影响物种分布的重要因子，对群落性状和功能多样性分布的影响如何呢？本研究基于补蚌原始森林大样地的数据，通过分

析不同地形相关的生境类型下的性状组成和多样性，发现群落内的地形条件决定了功能性状组成和多样性的非随机分布，如在沟谷低坡地区木材密度较小、叶面积较大等，而其功能均匀度、发散度偏高，表明这些生境内资源丰富，生态位利用较为充分，因而植物由于竞争排斥使得区域内性状更分化。

- 6、 这些结果表明，非随机性片段化过程导致残存森林片段间的环境条件是不一致的，因而形成了斑块间不同的群落结构和多样性分布格局，本研究强调了非随机森林片段分布的重要性，并建议生物多样性保护行动应当将在土地利用变化初期所有生境的环境梯度纳入首要考虑之列。

关键词：生境片段化，生物多样性，功能多样性，功能性状，非随机性，地形，石灰山林，物种组成，西双版纳

Abstract

Habitat fragmentation is considered to be a major driver of biodiversity loss due to the patch size/edge effect and isolation. However, many studies of fragmentation contradict this in that diversity and species composition do not change after fragmentation. This may be because they ignore the importance of the original environmental conditions among patches. We did a systematic review on 525 previous papers published in ecological journals and found that fragmentation studies were biased by geographical region, biological groups and habitats studied, e.g. more studies were conducted in Europe and America with homogeneous habitats. These biases will limit the generality of fragmentation theories considering the fact that most forest fragments are likely to be located in severe environmental conditions as reported by some studies, and have vital importance for the species distribution patterns. Based on this, we established a set of 50 plots in forest fragments around Menglun town, Yunnan with the help of GIS and conducted a vegetation survey with a collection of five functional traits for the tree species investigated. Hence, we considered species composition, traits composition and species/ functional diversity across the fragments and underlying resource gradients. We found that:

1. Forest at lower elevation, on flat and south-facing aspects was more likely to be converted into agricultural lands. Incidentally, it was also the forest with highest tree species richness and different species composition.
2. Environmental factors are more important in determining the species richness and species composition of trees in forest fragments than fragmentation properties such as fragment size and edge effects. For example, more species were found in the valley and non-limestone areas while limestone forest has a unique species composition.
3. Consistently, further analysis on functional traits showed that original environmental conditions are the main drivers of the spatial distribution patterns of traits composition and functional diversity indices, rather than fragmentation effect. Among the environmental variables, limestone or not, topography are the top predictors.
4. Specifically, limestone forest has a lower species richness and functional diversity compared to non-limestone forests, dominated by species with drought tolerant traits

such as high wood density/seed mass, its functional diversity indices are very sensitive to species loss, underscoring the need to protect these areas.

5. And what about topographic effects? With another dataset from a 20 ha permanent plot in primary tropical rainforest, we found that topography shapes patterns of the trait composition and functional diversity at the community level, e.g. habitats located in the valley always have bigger community weighted value of leaf area and height, higher functional evenness and divergence, indicating the efficiency of resources usage in these areas and higher similarity limitation in these areas. Therefore, this study provides new insights in the explanation of community assembly mechanisms in this forest.
6. Our study highlights the importance of the original environmental conditions in shaping the community structure and functional diversity in fragmented regions, and underscores the non-random distribution of forest fragments has substantial negative impact on tropical tree diversity. We conclude that the preservation of forest areas across the entire environmental gradient should be a central objective for conservation efforts during the initial stages of land use change.

Key words: Habitat fragmentation, biodiversity, functional diversity, functional traits, non-random, topography, limestone forest, species composition, Xishuangbanna

目录

第一章：生境片段化研究进展及趋势.....	1
1.1 生境片段化定义、成因和分布区域.....	1
1.2 生境片段化对生物多样性的影响.....	2
1.3 生境片段化导致物种多样性降低的机制.....	4
1.4 国内外研究进展.....	6
1.5 研究的不足.....	7
1.6 本文结构.....	7
1.7 本研究的意义.....	8
第二章：生境片段化研究中的偏好性研究.....	9
2.1 研究背景.....	9
2.2 研究方法.....	10
2.3 研究结果.....	10
2.4 讨论.....	12
2.5 启示.....	15
第三章：片段化生境的分布格局及其生物多样性格局.....	17
3.1 研究背景.....	17
3.2 研究方法.....	18
3.3 结果.....	22
3.4 讨论	25
3.5 小结.....	27
第四章：非随机片段化过程下的物种多样性分布.....	28
4.1 引言.....	28
4.2 实验方法.....	29
4.3 结果.....	33
4.4 讨论	38
4.5 小结.....	40
第五章：功能性状研究和功能多样性研究综述.....	41
5.1 功能性状研究的历史.....	41
5.2 多尺度的功能性状分布与环境因子间的关系.....	42
5.3 当前研究的热点和空白.....	44
5.4 功能多样性的研究.....	44
第六章：当生态位理论遭遇片段化理论：片段化生境中的性状组成分布和功能多样性研究.....	48
6.1 引言.....	48
6.2 研究方法.....	50
6.3 结果.....	53
6.4 讨论.....	58
6.5 小结.....	61
第七章：石灰山地区植被和非石灰山地区植被的功能性状组成及其多样性分析.....	62
7.1 引言.....	62
7.2 研究方法.....	64
7.3 结果.....	64
7.4 讨论	68

7.5 启示.....	70
第八章：生境类型与物种/性状组成及其分布的关系.....	71
8.1 引言.....	71
8.2 研究方法.....	71
8.3 结果.....	75
8.4 讨论.....	79
8.5 小结.....	82
第九章：结论.....	83
参考文献.....	85
致谢	116
发表文章情况.....	117

第一章：生境片段化研究进展及趋势

1.1 生境片段化定义、成因和分布区域

基于人类活动的影响，当今地球上的植被正经历着巨大的变化，从 1850 年开始约 28 亿公顷的森林被砍伐用作农业用地等，从而导致当前的森林面积减小、森林同龄林以及严重的生境片段化(Harris 1984)。因而，了解生境片段化的发生原因、分布及其导致的后果是至关重要的。**生境片段化**的定义是在景观过程中发生的包括生境丢失和破碎成更小的生境的过程。通常包括两部分，即生境面积的降低和更小斑块的重新分布格局(Jamoneau, Chabrierie et al. 2012)。造成生境片段化的原因是多样的，包括自然造成的片段化和人为造成的片段化。自然活动造成的片段化过程如地震活动、海洋活动、自然火灾等；而人为造成的片段化方式主要为：农业上的种植(Plantation)、开垦荒地(Pasture)、以及在过程中进行的尽伐(Clear-cut)、城市化建设(Urbanization)、木材、薪柴林地(Timber/firewood)。由于人为活动的进一步加剧，全世界范围内严重的生境片段化过程成为全球变化的重要研究课题之一(Sodhi, Koh et al. 2004, Gibbs, Ruesch et al. 2010)。

追溯片段化研究的历史，不难发现起于 MacArthur 和 Wilson 等的大陆岛屿理论(Island Biogeography Theory)(MacArthur and Wilson 1963, MacArthur 1967)。这一理论表明岛屿面积越大，维持的物种越多，因而为解决 SLOSS(Simple large or several small)问题提供了依据。然而，这一理论基于环境梯度是均质的，现实中片段化过程是一个非随机的过程。在区域水平上，澳大利亚东北部农民倾向于转化较平坦、较低海拔的地区(Winter, Bell et al. 1987)，而在亚马逊地区 90%的滥砍滥伐都发生在距离(高速)公路 50 千米左右的地区(Laurance, Cochrane et al. 2001)。在全球尺度上，以往的研究认为温带阔叶林和混交林是最受到人类活动影响的区域，约 50%的森林被片段化，而北方针叶林只有 4%，热带雨林约 25%(Wade, Riitters et al. 2003)，这也导致大量研究在温带地区进行。然而，一项综合文献数据的最新研究表明，生境片段化及生境丢失的强度与年最大温度密切相关，这表明热带地区更易遭受高强度的影响(Mantyka-Pringle, Martin et al. 2012)。而其中最为严重的地区之一是东南亚地区，模型预测其四分之三的原生林在 2100 年都将失去(Sodhi, Koh et al. 2004)。而在 1980 年到 2000 年，55%的新农业用地来自热带原始林，28%来自受过干扰的森林，表明热带原始森林已然成为主要农业用地的来源(Gibbs, Ruesch et al. 2010)。然而，关于这种研究区域偏好性的研究很少，同时也使得生境片段化理论并不能适用于许多地区(Laurance 2008)。

1.2 生境片段化对生物多样性的影响

1.2.1 生境片段化对物种多样性的影响

生境片段化是当前影响生物多样性、碳汇及生态服务功能极为重要的因素之一，其中，对于生物多样性的影响是极其严重而意义深远的(Fahrig 2003)。许多研究表明，不同的生物类群对生境片段化响应是不一样的。动物如两栖类(Funk, Greene et al. 2005)、鸟类(Sigel, Robinson et al. 2010, Newmark and Stanley 2011)、无脊椎动物(Hovel and Lipcius 2001, Andresen 2003)、哺乳动物的物种多样性都受到严重威胁(Struebig, Kingston et al. 2011, Gibson, Lynam et al. 2013)、尤其是顶级肉食类动物(Chiarello 1999)及爬行类等(Cunningham and Moritz 1998)。而各类植物也积极响应生境片段化带来的影响，尤其是木质树种组成发生改变和多样性下降(Laurance, Nascimento et al. 2006)，值得关注的是藤本类收益很大但菌类和苔藓类种类、附生植物却迅速下降(Benitez-Malvido, Garcia-Guzman et al. 1999, Laurance, Perez-Salicrup et al. 2001, Baldwin and Bradfield 2007, Hundera, Aerts et al. 2013)。

1.2.2 生境片段化对不同多样性指数的影响

生境片段化对生物多样性的影响是多个层面的，不仅仅体现在物种水平上。在基因水平上，生境片段化会导致基因流 (gene flow) 出现瓶颈效应，即便是对风媒传播的树种也是如此(Jump and Penuelas 2006)，虽然有的物种遗传多样性不会降低(Wei and Jiang 2012)，但是大多数物种遗传多样性都会下降(Vranckx, Jacquemyn et al. 2012, Aavik, Holderegger et al. 2013)。生境片段化也会导致功能上的同化，性状上更为相似(Abadie, Machon et al. 2011)。这同时使得群落间物种相似度发生变化，随着片段化和森林砍伐比率的增加，群落间物种相似度增加，进一步导致 β 多样性下降(Jamoneau, Chabrerie et al. 2012, Arroyo-Rodriguez, Ros et al. 2013)。在谱系发育 (Phylogenetic) 水平上，很多研究表明随着物种数量的降低，谱系发育多样性也随之降低(Santos, Arroyo-Rodriguez et al. 2010)。但是由于历史条件和当地环境条件的差异，也有研究表明即便在高度片段化的森林也能维持高谱系发育多样性(Arroyo-Rodriguez, Cavender-Bares et al. 2012)。越来越多的生态学家认识到生物多样性不仅仅是简单的物种多样性，性状等更是关键，与此类似，在功能多样性水平上，随着斑块面积的增加，哺乳动物、鸟类和植物的功能多样性也随着呈线性增加(Flynn, Gogol-Prokurat et al. 2009)。在大尺度上，生境片段化会影响生物地理学水平的物种空间分布，将生境片段化等级纳入模型能让我们对了解物种分布及其对土地利用变化 s 的响应起到很好的帮助(Reino, Beja et al. 2013)。

1.2.3 生境片段化对群落结构的影响

生境片段化过程也会导致群落结构和生态过程的改变。对植物而言，片段化会导致授粉昆虫数量减少(Aguirre and Dirzo 2008)，因而虫媒传粉植物传播受到局限，进而植物杂交频率下降和植物适应度下降(Knapp, Goedde et al. 2001, Rusterholz and Baur 2010)。种子雨和种子库也发生变化：大种子植物结实率下降，因而种子雨和种子库中趋向于包含更多小种子，促使先锋植物大量生长(de Melo, Dirzo et al. 2006, Costa, Melo et al. 2012)。片段化过程也会改变种子传播过程，如在墨西哥的一项研究表明，在连续森林中结果的树木 100%被松鼠访问过，但是在片段化森林中只有 34% (Herrerias-Diego, Quesada et al. 2008)。同时片段化过程会导致植物和动物之间关系的改变，如使得某些植物-传播者的关系中断(Rodriguez-Cabal, Aizen et al. 2007)。由于捕食者偏向于选择含有更多营养的大种子，生境片段化导致的大型捕食者灭绝会直接影响大种子植物的种群扩散和群落更新(Cramer, Mesquita et al. 2007)，而小种子植物则对片段化过程更具有抵抗性。与此同时，片段化导致捕食者灭绝因而会影响幼苗更新能力(Terborgh, Nunez-Iturri et al. 2008)，使得幼苗繁殖贫化，更趋向于小种子的先锋物种(Santo-Silva, Almeida et al. 2013)，而暴露在森林片段边缘的幼苗具有更高的死亡率(Benitez-Malvido and Martinez-Ramos 2003)。这些生态过程的改变会导致群落结构发生深远的变化，如先锋种大量增生，群落结构趋于不稳定，往演替初级阶段逆行发展(Laurance, Nascimento et al. 2006, Laurance, Nascimento et al. 2006)。更为严重的是，生境片段化过程也会直接影响大树，如片段化将极大改变地表径流和土壤中水分流动模式，从而导致的干旱会导致大树死亡率增加(Briant, Gond et al. 2010)，这一现象在热带雨林中更为常见(Laurance, Delamonica et al. 2000)。对动物而言，主要体现在营养级和动物组成的影响上。与大种子植物类似，大型哺乳动物对生境片段化更为敏感并面临在片段化生境中灭绝的危险(Chiarello 1999, Layman, Quattrochi et al. 2007)。由于顶级捕食者的消失导致啮齿类等种群爆发，数量 10 至 100 倍高于附近的连续森林(Terborgh, Lopez et al. 2001)。与此同时，生态系统之间的关系强度也趋于下降，如植物-昆虫咬食作用复杂度降低(Valladares, Cagnolo et al. 2012)，真菌类的食物链变短(Komonen, Penttila et al. 2000)，这些过程导致顶端食物链的生物食物减少，进一步促使他们灭绝，而如啮齿类等种群扩大，进而导致生态系统的崩塌(Terborgh, Lopez et al. 2001)。由此可见，生境片段化对生物的命运有着至关重要的影响。

1.2.4 生境片段化对群落影响的时间效应

最新的研究表明，10 公顷以下的小片段内的本地种小型哺乳动物 5 年之后就趋于全部消失，即便在 10 公顷到 50 公顷的森林片段内也在 25 年后就趋于灭绝，由此可见片段化对

森林片段的影响是快速的，其紧迫性是毋庸置疑的(Gibson, Lynam et al. 2013)。然而，对植物群落而言，生境片段化的后果往往是缓慢及滞后的，几十年、百年后才会显示出其严重的后果：一项在爱沙尼亚的研究表明草地上的物种多样性和 70 年前的斑块大小和连接度是相关的(Helm, Hanski et al. 2006)，这种比较普遍的“物种灭绝债务”将深远地影响物种组成，并进而影响生态系统正常的运行，导致群落功能下降。在美国南威斯康辛州的一项研究表明，草本物种组成和 55 年前的环境状况相关联(Rogers, Rooney et al. 2009)，而在亚马逊雨林的木本植物物种组成 22 年后转变成演替初期的状态(Laurance, Nascimento et al. 2006)，虽然物种多样性并未发生巨大变化。因此，关于片段化对森林影响的研究刻不容缓，当前的环境变化势必对未来的物种多样性分布格局造成巨大的影响(Lindborg and Eriksson 2004)。

1.3 生境片段化导致物种多样性降低的机制

生境片段化往往包含三方面的内容：单纯的生境丢失导致的斑块面积影响(Patch size effect)、递增的边缘效应(Increased edge effect)及孤立效应(Isolation effect)(Fahrig 2003)。

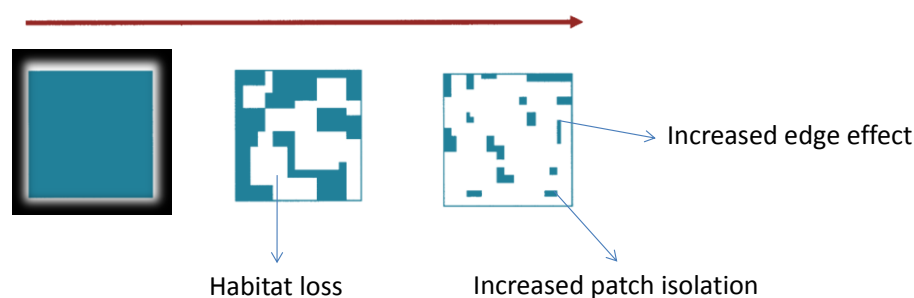


图 1. 生境片段化过程及其三个主要效应。

Fig1-1. The process of habitat fragmentation and its three major effect.

1.3.1 生境片段大小对物种多样性的影响

小生境所维持的基因库较小，而且周围环境对它的影响大。从内在原因看，植物可利用资源减少，互利关系被打破，造成死亡率上升。而且动物受影响较大：尤其是在种子传播(Seed dispersal)、授粉(Pollination)、虫食(Herbivore)等作用的影响越发明显。由于生境面积变小，从而导致可利用的资源减少，根据岛屿生态学理论，所能容纳的物种数减少，如需要较广阔生境的鸟类，尤其是大型鸟类和肉食性鸟类(Matthews, Dickman et al. 1999, Deng and Zheng 2004, Smith, Fahrig et al. 2011)。实验条件下的无脊椎动物，也随着生境斑块面积大小的减小物种多样性随之减小(Gibb and Hochuli 2002)。而对植物的研究结果主要来自玛瑙斯研究样地，人为设计了多个不同生境大小的森林片段，研究表明生境片段化大小对于物种(木

本、草本、藤本)多样性、物种组成、功能等都有负面的影响(Laurance, Perez-Salicrup et al. 2001, Laurance, Lovejoy et al. 2002, Laurance, Nascimento et al. 2006)。这些研究理论被广泛应用于各个地方。然而,基于当地环境异质性很低,海拔从 50 米到 150 米,是否适用于其他地方是值得争议的。如 Ockinger 的研究表明,生境片段大小对植物无影响,而对景观格局有影响(Ockinger, Lindborg et al. 2012),这表明在不同环境条件可能对调节生境片段化影响的格局有所影响。

1.3.2 生境片段边缘效应对物种多样性的影响

生境片段化导致的边缘效应是导致物种多样性下降的极其重要组成部分。生境片段化导致的边缘效应主要是指林窗增加,林缘凋落物增加,辐射加强,而导致森林边缘土壤干燥化,导致许多耐阴物种不适应而死亡,而喜阳耐干物种则快速扩展其生境(Saunders, Hobbs et al. 1991)。如森林片段化之后,林冠层的树木(往往是建群种)由于缺水而大量死亡(Briant, Gond et al. 2010),在亚马逊热带雨林,森林林下物种的叶厚度随着到边缘距离的增加而增加,而上层树种(10 米到 30 米)的叶厚度却在下降(Malcolm 1994)。由于边缘效应导致的物理化学条件急剧变化,暴露在林缘的植物因为光照、温度、水分等因素的影响大量死亡,而藤本类植物因为功能性状的差异(Asner and Martin 2012)而受益,可以扩大其生境。然而,以鸟类为例,虽然边缘效应对某些类群的作用是很明显的(Matthews, Dickman et al. 1999, Deng and Gao 2005, Reino, Beja et al. 2009, Banks-Leite, Ewers et al. 2010),对其他类群却不明显(Pasitschniak-Arts, Clark et al. 1998, Pasinelli, Mayer et al. 2008),这与食物资源的可获取度有关(Garcia, Zamora et al. 2010)。以植物为例,边缘效应往往对植物多样性有负作用(Malcolm 1994),可 Slik 等在婆罗洲的研究表明,大火过后,边缘效应对物种多样性和组成只有很有限的微弱影响(Slik, van Beek et al. 2011),这可能与当地植物集体大量结果事件(Mast fruiting)有关。在南非的森林中,片段大小对幼苗和无脊椎动物多度和多样性有影响,但是没有边缘效应,强调了来自亚马逊地区关于片段化的研究得到的关于边缘效应的理论需要慎重对待(Kotze and Samways 2001, Lawes, Lamb et al. 2005)。这也显示出片段化的边缘效应是与环境条件密切相关的。

1.3.3 生境片段孤立程度对物种多样性及物种组成的影响

生境片段化造成的孤立性研究也是极其重要的(Fahrig 2003)。一项综合全球保护区的研究表明,在保护区内的物种多样性并不比保护区外的好(Seiferling, Proulx et al. 2012)。孤立程度越久,导致的基因交流越少,迁入迁出减少,进而使得植物种数和遗传多样性都降低(Struebig, Kingston et al. 2011),而小型哺乳动物的物种组成主要决定因子也是隔离历史和片

段大小(Vieira, Olifiers et al. 2009)。隔离的越久,产生的效应也越久,因而隔离历史也是预测物种灭绝速率的一个重要因子(Gonzalez 2000),主要体现在基因多样性水平上。

综上所述可知,生境片段化的影响主要是由于片段化过程改变了原本生态系统的环境条件,进一步作用于群落结构和功能,这也从侧面证明环境异质性对构建群落结构和功能具有至关重要的作用,在设计片段化实验时应当关注不同大小斑块间的环境差异。

1.4 国内外研究进展

生境片段化研究起源于大陆岛屿理论(MacArthur and Wilson 1963, MacArthur 1967),当时主要通过岛屿生物地理学的途径探索片段化的“岛屿效应”。1979年,科学家在亚马逊流域建立了玛瑙斯热带森林研究,当时主要探索“生态学最小面积”,人工开辟了若干个1、10、100公顷的森林片段,后来改为“片段森林与生物多样性监测”,基于此发表了大量的优秀文章(到2010年共发表558篇)和产生了许多著名的理论,其中包括著名科学家如William Laruance等。由于生境片段化研究的巨大意义,许多国家也相继开展了类似的研究平台如由堤坝造成的生境片段区域巴拿马的Gatun湖、委内内拉的Guri湖(Terborgh 1974, Terborgh, Lopez et al. 2001),美国的Kansas大学草地实验区(Holt, Debinski et al. 1995),迈阿密大学的片段化项目(Debinski and Holt 2000),澳大利亚东北部的关于片段化效应对昆虫影响的Wog-Wog项目(Margules 1992),南非、瑞士、德国等基于不同区域、生物类群都展开了许多研究,并取得了较好的研究结果用于管理和解决土地利用变化带来的问题(Debinski and Holt 2000)。

中国关于片段化分布研究的较少,集中在局部地区,如浙江红树林片段的分布和西双版纳地区森林的分布(Hu, Liu et al. 2008, Li, Mao et al. 2013)。同时,生境片段化对生物多样性的影响研究资料相对较少,但是近年来有大规模增加的趋势。上世纪八十年代,许再富和朱华等对滇南龙山林的岛屿效应与热带动植物多样性保护进行了研究,并发现物种多样性和物种组成都发生了变化(Zhu, Xu et al. 2004),同时片段化生境对土壤动物也有负面效应(杨效东,余宇平 et al. 2001)。近年来,三峡大坝导致许多森林成为岛屿,成为研究片段化研究的理想环境(Wu, Huang et al. 2003),与此类似,浙江千岛湖开展关于片段化对于鸟类、植物、土壤动物等的影响并取得了较好的成果(Hu, Feeley et al. 2011, Yu, Hu et al. 2012, Ding, Feeley et al. 2013)。但是关于陆地生态系统的研究较少,目前西双版纳热带雨林地区展开过生境片段化鸟类影响的研究(Chang, Quan et al. 2013),据了解,目前中科院植物研究所工作人员2013年

在浙江古田山和四川都江堰地区分别设立了研究森林片段中 β 多样性的项目,结果尚需进一步分析。因而,我国近些年对生境片段化的研究不多但正在快速发展中。

1.5 研究的不足

综上所述,不难发现,生境片段化研究所得出来的理论具有局限性。这与以往研究的地点、生物类群等有着密切的关系。如片段化会导致很多物种灭绝,但是另外一些物种却可以获益,尤其是那些适应干扰生境、速生的物种(Laurance, Nascimento et al. 2006, Tabarelli, Peres et al. 2012),即所谓的“少数优胜者,多数淘汰者范式”。因而,选择的物种类群对这一理论是有着至关重要的影响的。此外,生境片段化通常是和生境丢失关联在一起的,生境丢失强调的是比例上的效应,而生境片段化更强调的是生境破碎化带来的效应。由于认识到这一点,基于物种-面积曲线推导生物灭绝的理论可能低估了物种灭绝的速率,因而需要进一步考虑生境片段的分布,并使用物种-片段化面积关系(Hanski, Zurita et al. 2013, Rybicki and Hanski 2013)。事实上,不仅仅如此。很多研究表明,片段化是一个非随机的过程,即残存的森林片段大多分布在海拔高、坡度较大、土壤养分低不利于农业种植的区域,这将会严重影响生物对片段化效应的响应(Laurance 2008)。物种多样性和海拔、地形、土壤、气候等都存在着相关性(Bhattarai and Vetaas 2003, Costa, Magnusson et al. 2005, Baldeck, Harms et al. 2013),如随着海拔升高物种多样性先增加后降低。因而,在判定片段化效应之时,区分片段化效应和环境因素驱动的效应,是当前增加生境片段化理论的适用性广度并用于实际森林管理和生物多样性保护的重要内容之一。

1.6 本文结构

基于当前对生境片段化研究的不足,并根据西双版纳地区的特殊情况,本研究提出以下假设:

1) 以往研究存在偏好性,表现在特殊生境、生物类群、地理区域上,而这种偏好性会影响生境片段化理论的适用广度,得出含糊不清乃至相反的结论。

数据来源: 525 篇生境片段化研究相关的文章。

研究内容: 研究所研究的类群、地点和环境条件分析。

2) 生境片段化是一个非随机的过程,以西双版纳勐仑镇为例,生境丢失的区域大多是低海

拔、平坦、向阳面地区，而这些地区所含有的物种多样性更高。环境条件差异能很大程度上解释物种多样性、物种组成乃至珍稀物种多样性变异，片段化效应可能作用很小。

数据来源：勐仑镇地区森林片段调查数据。

研究内容：森林片段的木质树种分布状况，环境因子和片段化效应对生物多样性及物种组成的影响。

- 3) 与物种多样性类似，由于功能性状和环境条件密切相关，因而判定环境条件可能对森林片段群落的性状组成和功能多样性比片段化效应作用更大。

数据来源：综合勐仑镇地区森林片段调查数据及物种性状数据。

研究内容：森林片段内植物功能性状分布状况及功能多样性分布状况，及其驱动因子。

- 4) 由于石灰山生境的特殊性，探讨石灰山群落树种组成、功能性状组成和多样性，及其保护意义。

数据来源：综合勐仑镇地区森林片段调查数据及物种性状数据。

研究内容：森林片段内植物功能性状分布状况及功能多样性分布状况，及其驱动因子，聚焦石灰山植被内对物种多样性与功能多样性的关系。

- 5) 探讨地形对性状组成和多样性在空间上分布的特点。

数据来源：补蚌 20 公顷大样地调查数据。

研究内容：补蚌 20 公顷大样地内每个 20×20 米样方内的性状组成、功能多样性分布状况及其与地形因子之间的关系。

1.7 本研究的意义

通过系统分析前人研究的内容并系统分析可能存在的问题，进一步提供生境片段化研究的框架和方向，如对特殊类群需要进一步研究。通过区分生境片段化和环境异质性对生物多样性（包括物种多样性、功能多样性）的影响，明确当前生境片段化研究设计过程中的不足，尤其是选择不同斑块森林时一定要考虑环境是否具有同质性再行比较。本研究的开展有利于在确立保护区的优先性上提供建设性意见，并为森林管理提供理论指导。

第二章：生境片段化研究中的偏好性研究

2.1 研究背景

生境片段化研究往往会有截然相反的和折中的结论(Debinski and Holt 2000)，这往往是和研究地的属性和所研究生物类群所决定的。如南非森林片段和玛瑙斯的研究结果不一致，即并未有典型的边缘效应(Lawes, Lamb et al. 2005)。因而在探讨其意义时，也会出现相反的结果。如片段化森林保护价值如何？一些研究指出原始林不可替代，其所含有的生物多样性价值远大于干扰和片段化森林(Gibson, Lee et al. 2011)，而另一些则指出片段化森林也可能含有高物种多样性和维持其大部分原有物种(Mo, Zhu et al. 2011)。这些争议的根源可能是基于环境的差异性，在人类干扰少或新开垦的森林中尚保存着较原始的环境条件，因而能维持较高生物多样性(Melo, Arroyo-Rodriguez et al. 2013)。另外，“少数优胜者，多数淘汰者范式”也广泛存在(Tabarelli, Peres et al. 2012)。因此，生境片段化研究的偏好性会极大的影响所得出的结论和应用性。

事实上，这种生态学研究的偏好性是极其常见的。生态学家获取的数据往往是最容易获取的数据（BAD: Best Available Data），因而并不能完整的描述所观察到的现象，如非随机性的历史性调查可能会影响物种生态位的确认精度(Hortal, Jimenez-Valverde et al. 2008)。许多生态学家、植物学家偏向于在温带、保护区、富裕的国家工作，然后将在这些地区获得的理论应用于其他地区(Martin, Blossey et al. 2012)，由于每个地区均有其特殊性，因而容易获得相悖的结论。在对人类改造过的景观环境中，75%的生物多样性研究集中在美洲、欧洲，而在非洲、亚洲相关报道则很少(Trimble and van Aarde 2012)。从生物类群上讲，科学家倾向于选择对片段化较为敏感的类群，如蜚螂之类，对于植物而言，则是来自同一类群生境的物种较多，尤其是来自草地系统的(Heinken and Weber 2013)，然而这些生物类群并不能代表具有不同生活史特点的其他类群(Ram and Umapathy 2013)，因而系统的评估此前的研究并进一步理清研究中存在的问题是很有必要的。

基于片段化效应的评估和总结文献很多，但是大多集中于特定类群，探讨类群内物种对生境片段化的反应。如灵长类(Arroyo-Rodríguez, Cuesta-del Moral et al. 2013)、蜚螂类(Nichols, Larsen et al. 2007)、鸟类和哺乳类(Stephens, Koons et al. 2004, Nichols, Larsen et al. 2007)、两栖类(Cushman 2006)、植物类群(Heinken and Weber 2013)等，但是综合多个类群并考虑生境条件差异进行分析的研究很少(Debinski and Holt 2000, Fahrig 2003)，这些研究主要基于以往

研究探讨生境片段化过程如何对生物多样性的影响，忽略了研究本身是否存在偏好性。因而本文考虑到这一点，对以往研究进行系统的评估，以试图进一步完善生境片段化研究对生物多样性的效应及其条件依赖性。

2.2 研究方法

为进一步确定当前研究出现的问题，我们对当前发表的一系列文章进行了调查，并进行归类总结，试图发现当前文章中可能存在的缺陷与不足，从而更科学的归纳生境片段化带来的后果。我们于 2012 年 7 月 31 日对 Web of Sciences 数据库进行了调查，在 8 个专业生态学杂志（这八个杂志分别是：*Biological Conservation*, *Biotropica*, *Ecography*, *Ecology*, *Ecology Letters*, *Journal of Ecology*, *Oecologia*, *Oikos*）里搜索标题中出现“片段化(fragmentation)”或“fragment”的文章以期将搜索局限在只和生境片段化相关的文章里，之后我们谨慎排除那些和生境片段化不相关的文章（如基因片段类文章）。最终我们得到 525 篇相关的文章并从文中获取研究所展开的区域位置和经纬度信息，如若文中只有区域名，我们根据地区名称用 Google earth 来决定研究地的位置。少量文章因为是大尺度研究，故而我们选取一个代表点作为数据，最终每篇文章只有一个经纬度信息。最终我们从 525 篇文章中获得了 429 个研究地。同时，我们对每篇文章标注其研究的对象，片段化的原因。由于植被类型分类标准较多，本文采取所选文章中描述植被类型分类的方法。

2.3 研究结果

从图 2-1 可以看出，以往的研究主要集中在欧洲，美洲，及澳大利亚等地区，而亚洲和非洲研究较少，其中大多数研究在欧洲地区展开。而其中研究最多的坐落于巴西亚马逊热带雨林靠近玛瑙斯地区的森林片段，隶属于森林片段化的生物动态监测项目（The Biological Dynamics of Forest Fragments Project, short for BDFFP）。本研究中发现有 41 篇文献来自此样地（坐落于南纬 2.5°，西经 60.0°），是人为在热带雨林中建立的一块起初用于研究 SLOSS（几个小保护区好还是一个大保护区好）的样地，被分割成若干个 1 公顷、10 公顷、100 公顷的森林片段。其关于片段化的研究理论得到广泛的认可。全球片段化研究地的研究表明，片段化的研究是有偏好性的（Biased）。大多数研究集中在欧美温带森林和美洲热带雨林，在欧洲地区许多研究往往在均质性较高的草地生态系统等（表 2-1）。但是热带雨林的研究在世界三大热带雨林区域中，亚洲和非洲报道较少。而在提及片段化的原因时，农业是导致

片段化的主要原因，其次包括畜牧业的开垦森林、人为设计实验、自然状态下的片段化（如海岛、地震等）、城市化与建筑（修路等），除此之外，许多研究是基于试验地基础上人为开辟的片段化生境（表 2-2）。

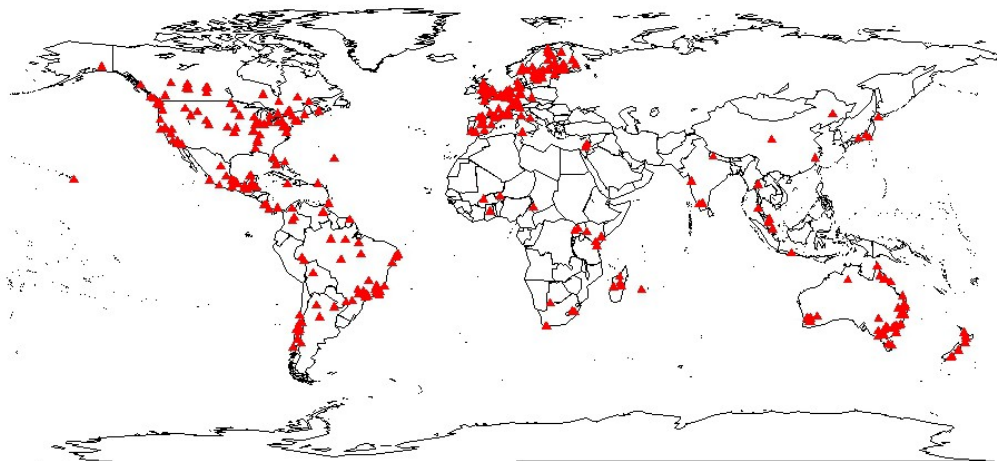


图 2-1. 生境片段化研究区域的分布。

Fig. 2-1 The distribution patterns of the studied areas.

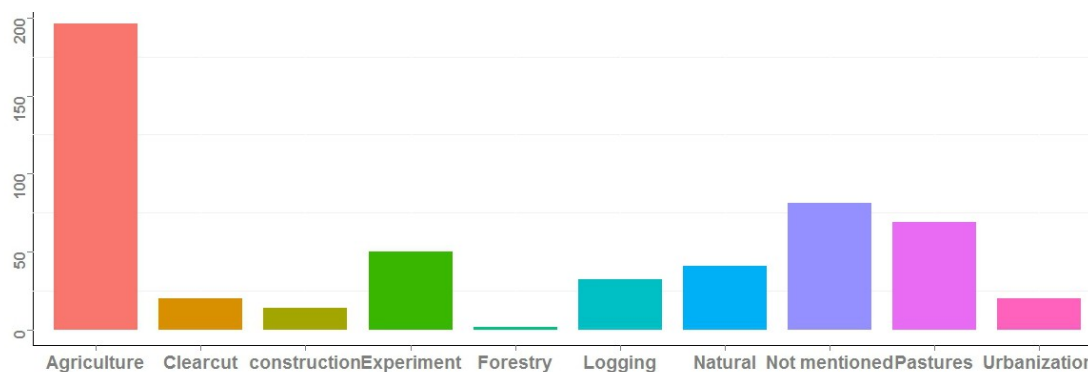


图 2-2. 造成生境片段化的原因。其中主要原因是农业（Agriculture）、放牧（Pasture）等。

Fig. 2-2 The reasons why fragmented, mainly caused by agricultural land use change and pasture.

本研究中发现主要研究对象是植物(179)、鸟类(126)、哺乳动物(89)、无脊椎类尤其是昆虫类(87)等(图 2-3)。这表明这四类是研究较为具体的一类，也是较容易受片段化影响的类群。研究动物的文章数量约是植物研究的 2 倍，表明动物短时期内可能对生境片段化研究更敏感，因而受到更多的关注。同时，这些研究的结果表明不同类群对生境片段化的反应是不一样的。当描述研究地区的时候，很多文章没有给出相关的环境信息，忽略了片段化森林的分布问题(表 2-4)。如地形问题，未提及环境信息的有 285 篇，描述当地环境较为平缓的有 138 篇如 BDFFP，这些地区地势较为平缓，环境异质性较低。这表明，很多基于片段化研究的结果忽略了环境异质性的重要性，其它研究则表明片段化生境分布在异质性较

高、陡坡等区域。



图 2-3. 生境片段化研究的主要类群
Fig. 2-3 The major studied biological groups.

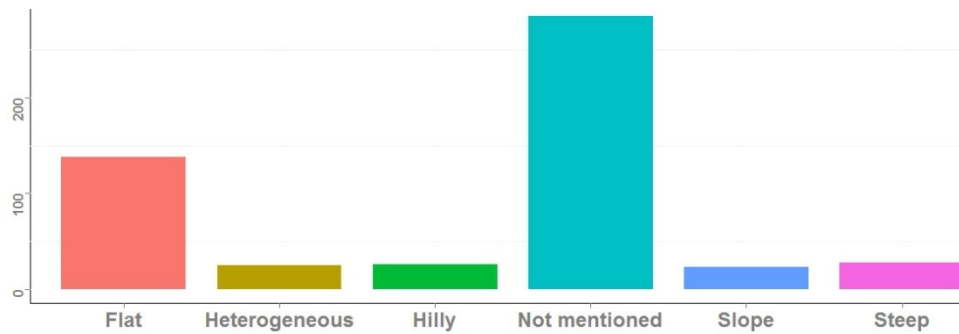


图 2-4. 生境片段化研究区域的地形特征
Fig. 2-4 The topographical conditions of the studied regions.

2.4 讨论

虽然目前而言，生境片段化对生态系统的影响得到了深入的研究，对于论证生境片段化的影响有了较为深刻的理解。然而我们依旧不难发现，基于大陆岛屿学说的理论具有局限性，不同生物类别对生境片段化也明显具有不一样的反应(Debinski and Holt 2000)。如鸟类会受到果实资源丰富程度的影响，而与斑块面积等无关(Garcia, Zamora et al. 2010)，很大程度上是因为生物的生活史性状与对生境片段化影响的不同层面相互作用的结果(Kolb and Diekmann 2005)。大陆岛屿学说为片段化研究提供了较好的基石，却忽略了一个明显的事实：片段之间的环境条件是不一样的，片段所处的基质（Matrix）也不是同质的，而这往往会影响生物分布的格局(Laurance 2008)。因而，结合当地环境差异的研究就显得尤为重要，扩展研究区域、生态系统类型，在不同片段化成因的背景下研究，是使生境片段化理论应用的广泛使用性得到普遍可的必要进程。目前而言，基于对以往研究的分析，可能存在的问题有：

表 2-1 研究区域的植被类型统计。

Table 2-1. The vegetation types among studied sites.

Vegetation type	Number of studies
Afromontane forest	2
Atlantic forest	15
Boreal forest	13
Cloud forest	9
Coniferous forest	30
Deciduous forest	75
Dry forest	5
Eucalyptus forest	27
Evergreen forest	6
Grassland	69
Heathland	7
Mixed forest	26
Others	43
Rainforest	115
Savanna	4
Semi deciduous forest	10
Shurb	13
Temperate forest	6
Tropical dry forest	7
Woodland	11

2.4.1 世界研究地的偏好性

本研究发现，关于片段化的研究局限在欧洲和美洲，而亚洲和非洲地区研究较为匮乏，表现出生态学研究的普遍偏好性(Martin, Blossey et al. 2012)，尤其是对于人类改造过的景观而言，这一现象突出的更为明显(Trimble and van Aarde 2012)。温带森林尤其是落叶林、常绿林和北方地区森林，针叶林等（表 2-1），是较为广泛研究的植被类型，尤其是在欧洲和北美地区，反映出生境片段化研究地区的偏好性。然而，一项基于 1319 篇文献的研究表明，生境丢失和片段化的程度是和当地最高温度相关联的(Mantyka-Pringle, Martin et al. 2013)，这表明生境片段化的最剧烈的地方并未得到充分研究，尤其是热带地区。以 525 篇研究文献研究的植被类型来看，关于热带雨林研究的文章是最多的（含有 115 篇），这表明热带雨林对于生境片段化的敏感性与研究的紧迫性，然而大多是在巴西地区（以 BDFFP 为代表），非洲和东南亚热带的报道较为少见。在 1980 年到 2000 年期间，55%的农业用地是以热带雨林砍伐为代价换来的(Gibbs, Ruesch et al. 2010)。东南亚地区已成为片段化最为严重的地区之一，年森林退化率在热带地区最高且近年来一直在增加(Sodhi, Posa et al. 2010)，由于种植业如橡胶（*Hevea brasiliensis*）和油棕（*Elaeis guineensis*）、咖啡等的大力推广，越来越多的东

南亚国家森林面积减少，片段化程度增加，但是相关研究却落后于其它地区。根据东南亚地区特殊的环境条件以及高生物多样性的特殊背景，相关研究是需要得到进一步研究的。而且一项基于多个国家片段化的研究表明，国家森林面积越小，片段化程度越高(Rudel and Roper 1997)，这一趋势会严重影响在全球水平片段化研究结果的普遍适用性。

造成这一研究偏好性的原因是显而易见的：生态学家喜欢遵循先例有基底数据，有就近的项目支持，以便更好地开展工作，而新建样地尤其是到偏远地区则成本消耗太大（如获取保护区许可证等）(Martin, Blossey et al. 2012)。为改变这一格局，仍然需要研究者、研究机构以及资助者等的共同努力，尤其是致力于那些需要填补研究空白的区域，如非洲和亚洲地区。这一结果和 Journal map (<http://www.journalmap.org/>) 网站的结果较为一致，虽然目前此网站文章较少（120 篇，关键词：habitat fragmentation，2013 年 12 月）。

2.4.2 生物反应的不一致性

许多研究发现即便对同一类群，片段化的影响也可能是不同的(Debinski and Holt 2000)，而这和生境片段所处的基质的质量以及生物类群的生活史策略有关，性状会影响物种对土地利用变化的反应(Fahey, Lorimer et al. 2012, Newbold, Scharlemann et al. 2013)，移动性相对较高的类群,如鸟类，其物种多样性和多度往往和果实摄取量有关而与森林大小无关(Garcia, Zamora et al. 2010)。由于动物依赖于当地的生境条件，动物如蜚螂类和食物链顶端的物种可能更容易受到片段化的影响(Layman, Quattrochi et al. 2007, Nichols, Larsen et al. 2007, Arroyo-Rodríguez, Cuesta-del Moral et al. 2013)，然而也就更容易得到恢复(Quintero and Roslin 2005)。在本研究中发现植物也是被广泛研究的类群，除木本、草本外其他类群如蕨类、藤本和苔藓类都得到了较好的研究，可是植物对生境片段化的响应也是多样化的，因而大多植物适应性下降乃至灭绝而另一部分却可以扩大生境（Few winners）(Tabarelli, Peres et al. 2012)。广泛意义上，片段化有一个滞后效应，可是对草地系统而言，却又不存在“灭绝债务”（Extinction debt）(Adriaens, Honnay et al. 2006)。这表明相对于动物，植物不能逃离片段化的生境，因而对于片段化的响应是受到研究尺度和时间影响会导致滞后效应的(Metzger, Martensen et al. 2009)。因而，植物受到生境片段化导致的环境改变后，物种组成和多样性发生变化并有深远的效应。然而，即便对植物而言，研究也存在较大的偏好性。单子叶植物、非生物性传粉、有克隆性的植物未被充分研究，而且所研究的物种被局限在某些特定的生境中(Heinken and Weber 2013)。加大研究生物类群的广泛性，将有助于提高我们对整个科学的了解。

2.4.3 研究地环境差异性的忽略性

生境片段化对生物多样性的影响往往是通过改变生物当地环境条件而造成的。当前很多研究是基于岛屿生态学理论来研究片段化过程,如通过堤坝形成的许多巴拿马 Gatun 湖的小岛和委内瑞拉 Guri 的小岛,或者人为创建的亚马逊 BDFFP 项目,都是假设片段所处的基质是相似的(Wu, Huang et al. 2003)。然而,生境片段本身的属性对解释观察到的生物反应是至关重要的(Vetter, Hansbauer et al. 2011),因而在设定生境片段化的实验时候,考虑不同片段大小、隔离时间、不同边缘效应的生境片段的时候,需要考虑不同片段本身的环境条件,否则会产生截然相反的结论。以片段化形式存在的次生林为例,一些研究指出片段化生境维持的物种数量和种类都较低,原始森林作用不可替代(Laurance, Nascimento et al. 2006, Gibson, Lee et al. 2011);而另一部分文章认为其具有很高的保护价值,其能维持高基因多样性(Arroyo-Rodriguez, Cavender-Bares et al. 2012),传统人为干扰方式对森林片段也没有太大影响(Mo, Zhu et al. 2011)。这种相反的结论往往是与生境片段的环境条件相关的,有较高保护价值的森林片段往往是新森林转型的地方,具备原始林的环境条件(Melo, Arroyo-Rodriguez et al. 2013)。因而,将环境条件考虑到生境片段化的研究是非常关键的。本研究发现,大多研究不注重描述不同生境片段的环境差异。以地形因子为例,大多没有提及所做研究的地形问题,除此之外,大多研究是在环境异质性较低的地方,如草地系统、BDFFP 项目等。这样排除了环境异质性的影响,人为控制下简化了实验,却可能导致在环境异质性高的地区,结果往往是相反的。以欧洲为例,低海拔地区往往被开发利用而很多山区地区因为人为较难利用得以保存下来(MacDonald, Crabtree et al. 2000)。假设以这些地区作为保存的森林片段,而比较低地地区的生物多样性,无疑会得出片段化地区物种多样性较低的结论。许多研究表明,片段化发生的地方,是和当地的环境属性相关的。从全球尺度来看,残存的森林越来越多被局限在较陡、高海拔的地区,而森林丢失较严重的往往是平地低海拔地区(Sandel and Svenning 2013);从区域水平来看,保护区往往局限在坡度较大而土壤养分较低的区域(Pressey, Whish et al. 2002)。因而,区分生境条件的差异对创造生境片段化“万能理论”具有重要的意义(Lindenmayer and Fischer 2007)。

2.5 启示

本章通过分析以往发表文章,发现在研究地的分布、研究的类群、环境条件等上都有严重的偏好性,这将会影响生境片段化理论的普遍适用性。以欧洲为例,试图建立生境网络来转移生境片段化的影响(Jongman, Kulvik et al. 2004),然而保护计划中却没有关注许多需要特

殊处理的生境(Heinken and Weber 2013), 比如湿地系统。因而, 进一步完善生境片段化的研究将要求更为全面、严谨的研究。很多文章指出, 他们研究样地中的片段化森林得以保存的原因归功于当地的环境条件, 如欧洲残存的橡树林大多分布在陡峭的、土壤贫瘠的地区(Vellend, Bjorkman et al. 2008)。综合研究地、研究类群、研究地环境条件、造成片段化原因等的分析, 我们发现当前研究存在需要弥补的缺陷, 而这缺陷将影响生境片段化理论的应用。因此, 我们提出以下几点建议试图为将来研究打下基础:

1. 扩大研究类群, 尤其是未能得到充分研究类群, 并进一步在不同空间尺度和时间尺度上验证它们对生境片段化的响应机制; 并进一步扩大研究地范围, 在全世界各个地区较为均匀的建立样地, 尤其是东南亚地区和非洲地区。目前, 已有生态学家认识到这一点并进行了初步的数据库整理工作(Pfeifer, Lefebvre et al. 2014), 但是需要进一步分析和总结。
2. 进一步考虑环境异质性, 尤其是比较大片段和小片段之间的差异。大多数无论是实验类还是比较评估类的生境片段化研究都存在一定设计上的缺陷(McGarigal and Cushman 2002), 我们建议将生境片段化发生的过程纳入实验设计中, 这样才能区分片段化效应和生境异质性本身带来的影响。

第三章：片段化生境的分布格局及其生物多样性格局

3.1 研究背景

3.1.1 森林转化的非随机性

造成生境片段化的原因是多样的（包括火山、地震等），然而最重要的还是人类活动。越来越多的研究显示，片段化生境的分布并不是随机分布的，而是很大程度上人为造成的(Sandel and Svenning 2013)。从全球尺度上来看，人为活动导致利用性较佳的土地类型被转化成农业、城市化用地等，而将那些利用性较差如土地肥力低，分布在陡峭地区的森林得以残存下来(Sandel and Svenning 2013)。从区域尺度上看，设立的保护区往往是基于残存的森林的基础上建立的，因而和农业用地等相比，往往肥力较低、坡度较高(Pressey, Whish et al. 2002)；许多研究表明，在地区水平上生境片段化也是受到人为选择性影响的，生境片段化过程是非随机的(Laurance 2008)。在巴西，90%的森林丢失都是发生在高速公路 50 千米辐射的范围内，这一地区往往是人类活动频繁而选择的较为平缓、土壤肥力较高的地区。大多数农民更愿意开垦那些较为平缓、产量高的低地森林（lowland forest），以达到高效的目的，省去了施肥与耕作的劳动。在欧洲，残存的壳斗科森林片段大多分布在那些陡峭的、岩石较多的地方，土壤质地很差(Vellend, Bjorkman et al. 2008)。一项在加拿大的研究指出，在森林-草地的生态系统中，低海拔的植被 90%被砍伐了，而在高海拔地区只有大约 30%，在山顶的植被往往是完整的(Simonson and Johnson 2005)。这些迹象表明，残存的森林片段很可能和原生的大片段森林存在于不同的基质之上。

许多研究指出，海拔、坡度、坡向都会对残留片段化森林的分布规律起到重要的作用。海拔是影响生物多样性、生物量等一个重要的因素(Bhattarai and Vetaas 2003, Garcia-Lopez, Mico et al. 2012)，坡度是一个显著会影响土壤养分等的因素(Comita and Engelbrecht 2009)，会影响生物多样性的分布并导致物种在空间格局上的聚集。坡向是一个显著影响光照条件的因素，在向阳面辐射能量高，而北坡则大多阴冷(Punchi-Manage, Getzin et al. 2013)。正是人为的选择作用，将土壤肥沃、适于耕作、分布在较低海拔、坡度的地区转化成农业、城市用地等，而将分布在高海拔、坡度大、土壤贫瘠难以开发的地区残留下来。这一趋势随着许多保护区的建立，得到了一定的遏制，然而关于此的研究却极少。

3.1.2 热带亚洲森林消失的非随机性

在东南亚地区,这一形势依旧严峻。热带亚洲一直是生物多样性的热点研究区域(Myers, Mittermeier et al. 2000), 由于板块间频繁运动, 导致形成了极为复杂的生物地理学过程, 而正因为此, 才成为多次物种灭绝时期的避难所(Cannon, Morley et al. 2009), 维持着世界上极高的生物多样性。然而, 热带亚洲却经历着最为严重的生境丢失和片段化过程(Sodhi, Posa et al. 2010)。橡胶种植和油棕、咖啡的推广, 导致当地发生极为厉害的生境片段化现象(Fitzherbert, Struebig et al. 2008, Aziz, Laurance et al. 2010)。橡胶的种植主要是以森林景观的丢失为代价的, 而油棕则主要取代了低地雨林和湿地地区(Abdullah and Nakagoshi 2007)。在热带东南亚, 一种突出的耕作方式是轮歇, 即砍伐森林在较为肥沃的土地基础上种植庄稼。然而这一现象也是人为选择性的, 即优先使用那些较为平缓, 处于谷底, 较为平缓的地区。近年来, 越来越多的轮歇地被发现于较高较陡峭的地区, 并呈现越来越严重的趋势。这种耕作方式正严重的威胁当地生物多样性, 使得原生森林越来越片段化和贫瘠化(van Vliet, Mertz et al. 2012)。由此可见, 人类有选择性地将不同环境条件的森林开发成不同的用途, 而且这一趋势是迅猛的, 体现在种植业发生的规模面积及造成的片段化现状。

本研究以东南亚地区较为典型的西双版纳地区作为研究对象, 试图发现森林片段化和环境因子间的关系, 试图探讨以下问题:

1. 生境片段化是否是一个随机化的分布格局?
2. 生境片段分布规律及其环境因子间的关系。

3.2 研究方法

3.2.1 研究区域介绍

西双版纳处于热带东南亚的北缘, 拥有中国最大面积的热带雨林, 处于印度-缅甸生物多样性热点区(Myers, Mittermeier et al. 2000)。西双版纳地区目前面积大约为 633,800 公顷, 属于典型的季风气候区。年均温在 15.1°C 到 21.7°C 之间, 降雨量维持在 1200-2700 毫米之间。一年分为干季, 从 11 月到次年 4 月, 期间常有浓雾; 雨季从 5 月到 10 月, 集中了一年内 80%的降雨量。土壤类型主要为红壤、砖红壤、石灰山土壤等(Cao, Zou et al. 2006), 因而形成了多样的植被, 包括季节性雨林、石灰山地雨林等多种热带植被成分。由于多变的地理环境和特殊的气候, 造就了当地极为丰富的物种多样性, 仅种子植物就有 3500 多种, 约占全国植物总数的 10%(Zhu 2012)和 16%的高等植物(Zhang and Cao 1995)。西双版纳地处横断山脉末端, 95%的区域为山区, 因而地形复杂多变(Liu, Liu et al. 2007)。然而, 由于橡胶地

为主的种植业的扩张，西双版纳地区遭受了极为严重的森林破坏和片段化过程。橡胶林地面积由 1976 年占全区面积的 1.3% 扩展到 2003 年的 11.3% (Li, Aide et al. 2007)，2008 年所占面积达到 11.8% (李增加, 马友鑫 et al. 2008)，目前已经超过 20% (Li and Fox 2012)，与之相对应的天然林面积从 1976 年的 70% 下降到 2003 年的不到 50% (Li, Aide et al. 2007)，2008 年仅为 44% (李增加, 马友鑫 et al. 2008)，目前该区域天然林面积依旧在下降 (Li, Aide et al. 2007)。因此，橡胶林的大面积种植正严重的威胁着当地生态环境的平衡，关于生境片段化影响的研究也刻不容缓。

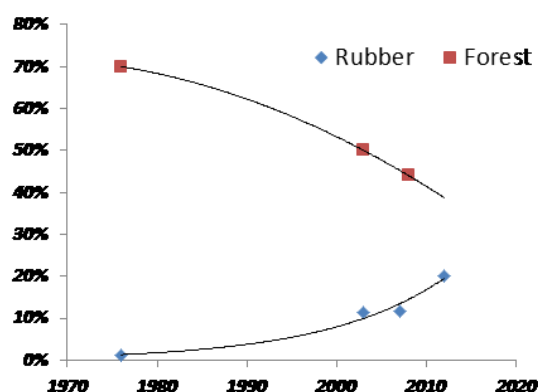


图 3-1，西双版纳地区橡胶种植面积及森林覆盖面积图。数据来源于李增加, 马友鑫 et al. 2008 等。

Fig.3-1 The proportion of forest cover and rubber plantations(Data from(李增加, 马友鑫 et al. 2008)).

勐仑镇 (101.15°E–101.43°E, 21.81°N–22.00°N) 是西双版纳开展橡胶种植特别适合的区域之一，气候适宜，澜沧江流过，是西双版纳地区的一个缩影。年均温约为 21.5℃，年降雨量约为 1563 毫米。此地区地形起伏较大，海拔从 400 米到 1460 米，土壤类型主要为砖红壤、红壤和石灰山土，不同的土壤类型往往代表不同的植被类型 (Cao, Zou et al. 2006)。石灰山植被以其特有的微环境拥有较为独特的物种组成 (Clements, Sodhi et al. 2006)，占据了勐仑镇较大比例的面积。此地区原有的原始森林大多被转化成橡胶林（达 60% 是橡胶林），该地区有三个小保护区，分别为 55 公里保护区、西双版纳热带植物园内热带雨林保护区和 115 保护区 (Hu, Liu et al. 2008)，但是部分保护区林下有残留的砂仁 (*Amomum villosum*) 种植的痕迹。由于橡胶是单一造成该地区生境丢失和片段化的原因，因而为本地区生境片段化研究提供了一个理想的研究环境。在此基础上，以西双版纳热带植物园的轮廓为中心，我们选取了一个直径为 20 公里的圆形区域为研究对象 (图 3-2)。

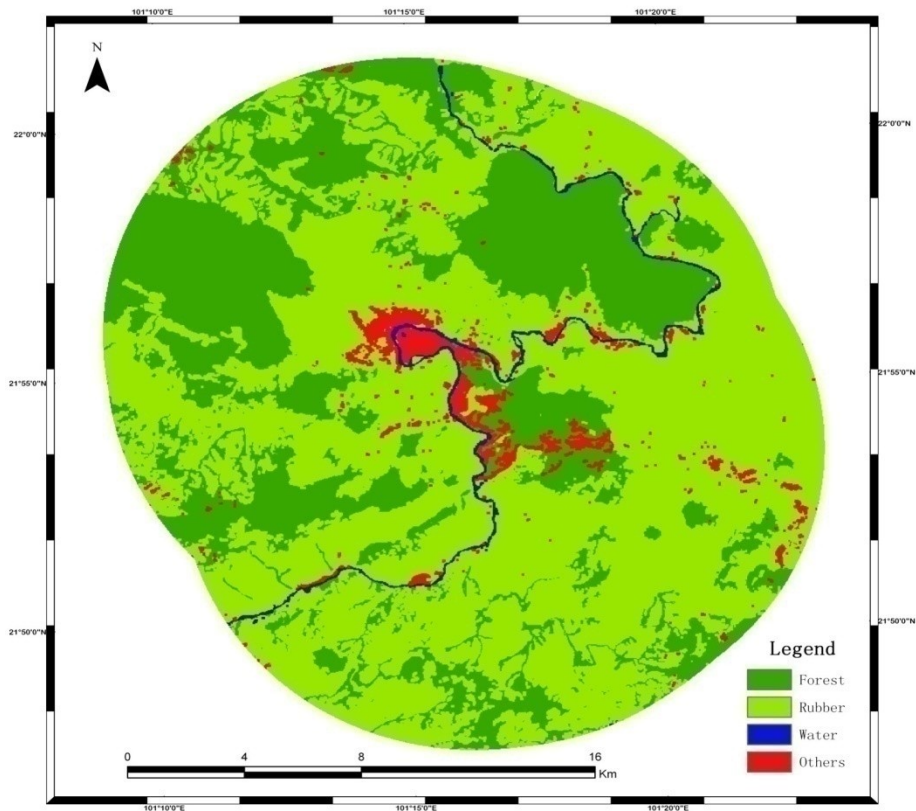


图 3-2 研究区域的布置图。

Fig.3-2 The layout of the study sites.

3.2.2 土地类型规划

我们使用从国际科学数据平台(<http://datamirror.csdb.cn/gls/glsLook.jsp>)下载的全球土地调查的数据(Global Land Survey: GLS)来做进一步的土地利用分类。首先我们基于已经矫正过的 GLS-2005 的影像数据利用 ERDAS IMAGINE AutoSync 来重新矫正 GLS-2010 的影像数据, 并使用从航天飞机雷达地形测绘使命(SRTM)的空缺填补法 (Gap-filled) 的数字高程模型(DEM)来解释地形起伏位移。影像配准的标准差少于 0.5 个像素 (亦即 15 米), 然后我们对 GLS-2010 的图像使用受监视的最大似然法运算 (Supervised maximum likelihood classification), 大块从 Google Earth 获取的同质区域被用作 GLS-2010 图像分类的训练区, 对每个分类类型我们至少选择了 10 个训练区以用来反映并消除地形和种植条件引起的误差。主题图像被划分成四个部分: 自然林、橡胶林、河流和其他。然后我们做了另一轮基于 Google Earth 的高清地图和胡华斌等制作的专题影像图(Hu, Liu et al. 2008)通过目视判读进行进一步的调试。分类图的分辨率为 30*30 米。

从中国科学院数据环境中心下载 DEM 30 米数据 (<http://datamirror.csdb.cn/list.dem?opType=list&type=gdem>), 由于其中有 30 米乘 30 米的栅格数据的海拔, 基于此数据, 在 ArcGIS 10.1 中计算每个栅格的坡度、坡向。以坡度为例, 执行命令 3D Analyst 工具—栅格表面—坡度, 具体方法可参见: <http://jingyan.baidu.com/article/64d05a02752b00de55f73b91.html>。由于提取的整个图像和土地利用分布图形状不一致, 可使用 *Mosaic to new raster* 功能拟合。提取到环境数据成图后查看 Table attribute, 即可获得每个栅格的环境数据。

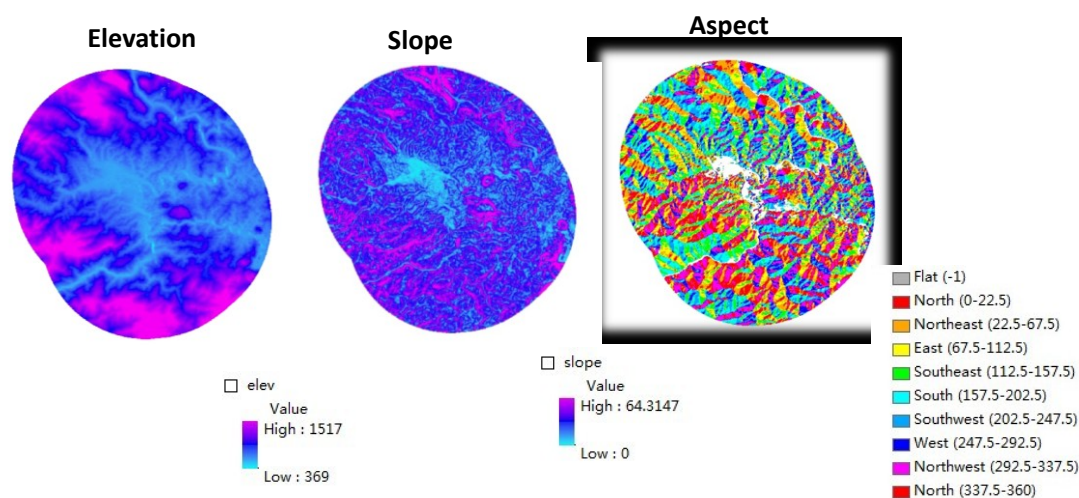


图 3-3 研究区域的环境属性描述 (分辨率是 30 乘 30 米的栅格)。

Fig.3-3 The geographical variables of the study areas. The resolution is 30 by 30 meters.

3.2.3 Fragstat 4.0 的使用

首先创建 Grid 文件, 通过在 Table of contents 点所需要分析的图层, 在 data/export data 选择 format 中选 Grid, 保存。打开 Fragstat 4.0, 选择 New, 在 add layer 中选择上述文件, 在 Class descriptors 那里选一个真值表, 增加分类类型。然后在 Analysis parameters 选择分析尺度, Patch/Class/Land 都选, 然后在右框中选择分析参数如 shape、周长、面积等各种指数。值得注意的是, 这与电脑配置有关, 如配置不好的每次建议少选几个参数。然后点运行, 看结果, save run as....., 可存为 xlxs 文件并用 Excel 打开看结果。本研究中, 我们使用斑块面积 (Area)、斑块分维系数、景观邻近指数和周长/面积比来探索生境片段化的程度。斑块分维系数 (Frac) 是反映斑块形状规则的指数, 越低表明斑块形状越规则。Contig 景观邻近指数是指斑块之间相互远近的一个指标。周长/面积比作为反映斑块形状的指标。

3.3 结果

在研究区域内，橡胶林的面积达 310.2 平方千米，是天然林面积（154 平方千米）的 2 倍。然而，橡胶林有 173 个斑块而天然林有 386 个斑块，这表明天然林生境片段化严重（图 3-4）。通过比较橡胶林和天然林的面积我们发现，天然林斑块面积大多数比较小而橡胶林则相对分布在较大面积区域。同理，天然林斑块维度系数（Frac 指数）较高，即斑块较为规则，而橡胶林则较为不规则，表明橡胶林地一直在扩张，边缘一直在不断侵蚀新森林。而斑块邻近系数（Contig 指数）表明，橡胶林分布较为集中，而天然林斑块分布较为分散，残存片段孤立效应较为强烈。通过比较天然林和橡胶林的周长面积比（P/A 比），可以看出天然林斑块周长面积比较大，表明天然林斑块狭长、边缘形状不规则的片段较多，因而残存生境片段容易受到边缘效应的影响。值得注意的是，在许多地区发现鱼骨型的许多片段，即狭长型密集分布的森林，大多分布在山脊和山沟。因此，森林片段具有更多较小的斑块，且片段间具有较高的孤立性、周长面积比较大，具有较高的边缘效应（图 3-5）。

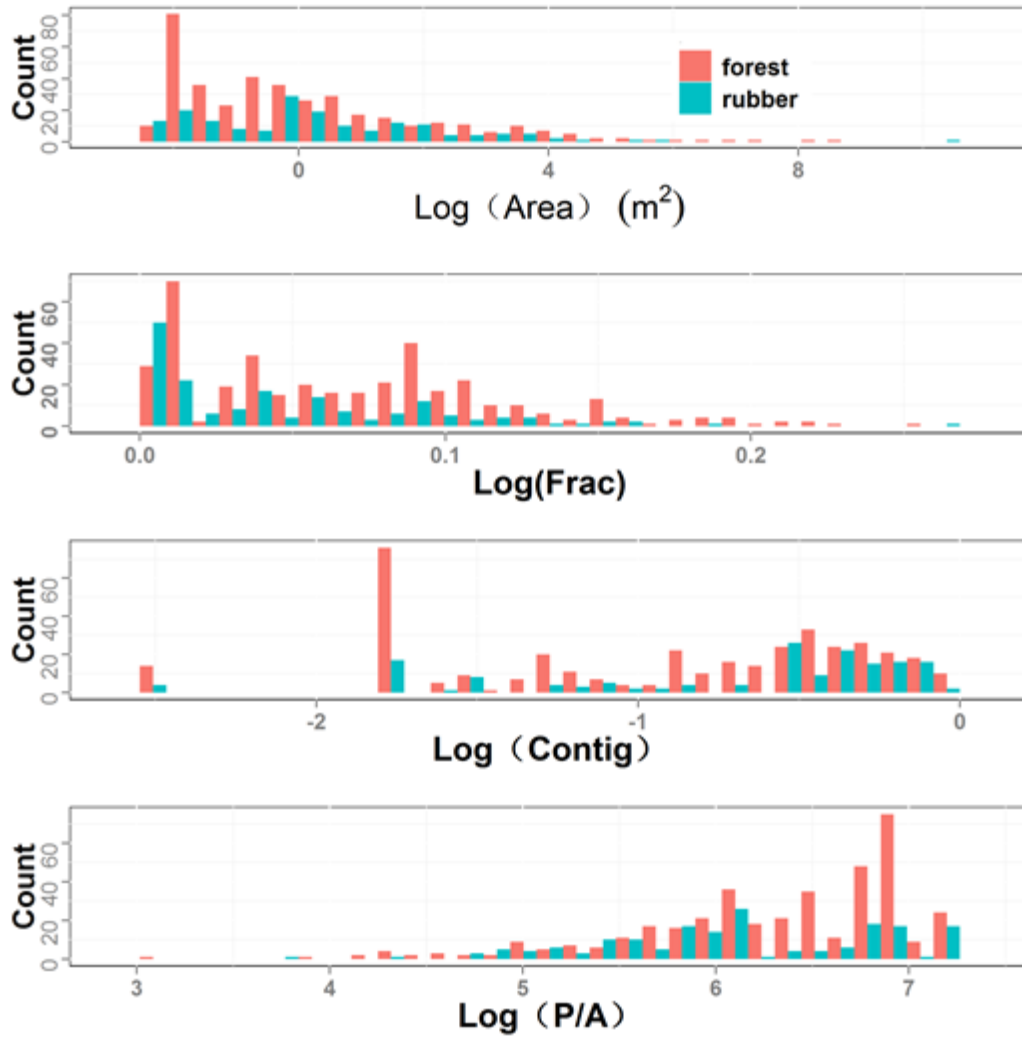


图 3-4 橡胶林和森林片段中各种景观片段指数的分布。Area: 斑块面积; Frac: 斑块维度指数; Contig 景观邻近指数; P/A: 周长/面积指数。

Fig.3-4 The distribution of landscape-fragmented parameters in rubber plantations and forest fragments.

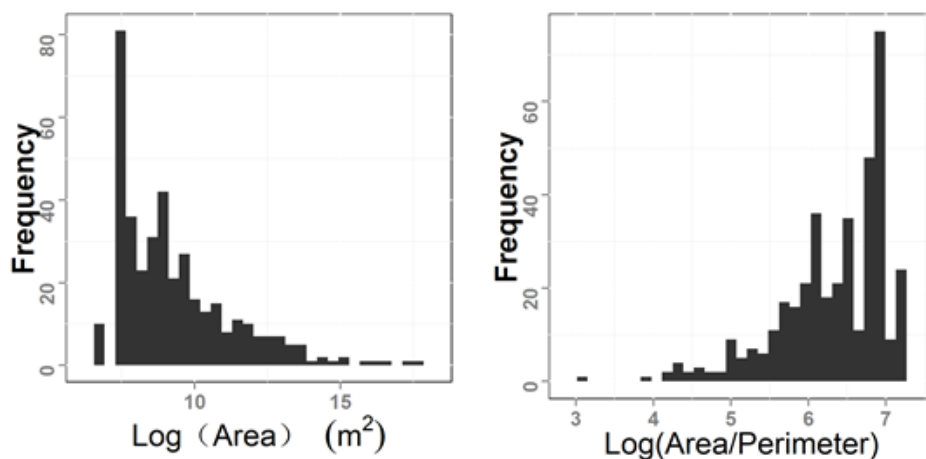


图 3-5 森林片段大小 (log 处理) 的频率分布图 (左图) 和周长/面积系数的频率分布图 (右图), 显示大多数森林片段较小且具有较大的周长/面积比。

Fig.3-5 Frequency distribution of log transformed forest fragment sizes (left panel) and their log transformed perimeter/area distribution (right panel) in the study area, showing that most forest fragments were small and had high perimeter to area ratios.

通过对所有栅格环境数据的研究表明, 橡胶林分布在平均海拔为 797 米地势较低的区域, 而天然林片段则分布在平均海拔为 894 米的较高区域, 且差异及其显著 (Wilcoxon 检验, $p < 0.001$), 表明当地居民倾向于在更低海拔种植橡胶 (表 3-1)。值得注意的是, 橡胶林地海拔为 700 米左右的栅格最多, 表明 700 米左右是较为理想的橡胶种植地, 而如图 3-6 所示, 高于此海拔种植的橡胶林依然占据了很重要的比例。而天然林呈现双峰型, 表明高海拔区域是橡胶林不适合种植的区域, 因而得以保存下来。同时坡度也呈现相同的规律: 橡胶林的平均坡度显著低于天然林平均坡度 (Wilcoxon 检验, $p < 0.001$) (表 3-1)。由于坡度较高区域往往是山坡、山崖两侧, 因而也容易观察到许多鱼骨型的条带状片段化森林。进一步研究坡向, 我们发现坡向是影响天然林是否转化成橡胶林的一个重要因素: 在南坡的天然林栅格数目显著少于橡胶林的栅格数目, 而北坡差别不大, 这表明南坡由于光照充足等原因更易被橡胶种植者转化。

表 3-1: 橡胶林和天然林片段的环境条件比较。

Table 3-1 The comparison of environment conditions in rubber plantations and forest fragments.

参数 Index	橡胶林 Rubber	森林片段 Forest fragments
海拔范围(米): Elevation range	416-1470	477-1517
平均海拔(米): Mean elevation	797±198	894 ±215
坡度范围 (°) : Slope range	0-64.3	0-62.3
平均坡度 (°) : Mean slope	16.5±8.2 °	18.5 ±8.6°
栅格数目 (个) : Raster numbers	344654	171126

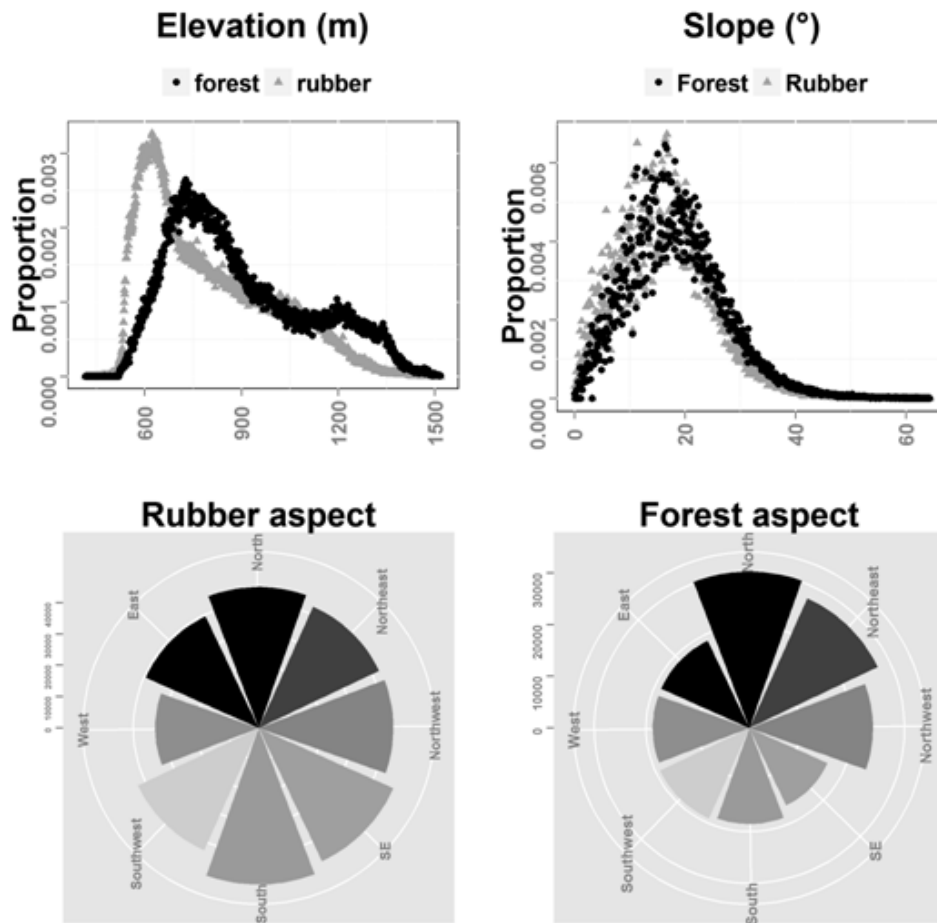


图 3-6 森林片段和橡胶林的景观参数显示橡胶林主要分布在较低海拔（左上图）、较高坡度（右上图），且较低光照条件的北坡和东坡都不同比例的被转化成橡胶林。

Fig. 3-6 The landscape parameters of forest fragments and rubber plantations showing that forest fragments were displaced by rubber plantations at lower elevations (upperleft panel); located at steeper slopes (upper right panel); and disproportionally located at low illumination northern and eastern aspects (lower two panels) compared withrubber plantations.

3.4 讨论

3.4.1 勐仑镇地区生境片段化的规律

生境片段的形状、大小、分布格局、分维度等属性是决定片段化效应的关键因素，与孤立效应、边缘效应等有密切有关联。本研究发现，由于大面积橡胶林的种植造成当地天然林严重生境破碎化，并造成片段化生境呈现斑块面积小、相互孤立性程度高、而斑块边缘效应强烈的现状，反映了生境片段化发生的过程。而斑块形状的改变，也会造成一系列生物学过程的改变进而改变生态系统服务功能(Evans, Turley et al. 2012)。李红梅等报道发现，西双版纳地区片森林斑块在 1976 到 2003 年间从 6,096 个增加到 8,324 个,但是平均斑块面积从 217

公顷下降到 115 公顷，且呈现斑块边缘宽度下降的趋势(Li, Ma et al. 2009)。这将会严重影响当地生物多样性的保护，不仅降低物种多样性且改变其物种组成（参考本论文第一章）。在西双版纳地区，一项对于鸟类调查的研究表明，小片段不足以支持足够多的物种尤其是特殊生境的物种(Chang, Quan et al. 2013)；而生境片段质量的降低，也严重的制约了当地植物类群的多样性和改变了物种组成(Zhu, Xu et al. 2004)。在片段化的龙山区域，蚂蚁和其他时昆虫类群的生物多样性也显著下降(李朝达, 肖宁年 et al. 1997, 杨效东, 余宇平 et al. 2001)。由此可见，西双版纳地区受到强烈的生境片段化影响，需要更多广泛的研究。从图 3-2 和 3-4 可以看出，森林片段同时趋向于在形状上更为孤立和破碎化，如长条鱼骨型片段（Fish-bone like areas）。而鱼骨型的片段化生境不利于保存生物多样性，而大片段则容易保存食物链顶级的物种(Prist, Michalski et al. 2012)。

残留的大片段主要分布在保护区内，一方面，保护区外的森林被蚕食更加呈现破碎化；另一方面，保护区内许多生境也在恶化，如在严格的保护区条例之前，该地区许多林下广泛种植砂仁。事实上，保护区的设立并不一定能最大效率的保护生物多样性。如在危地马拉，保护区设立前森林砍伐的速率是 0.27%，设立保护区后其速率反而增加到 1.23%，因为保护区内有更富含养分的土壤(Hayes, Sader et al. 2002)，而残留的保护区大多在特定生境地区，如在澳大利亚新南威尔士地区的保护区往往是在陡峭、土壤贫瘠的地区(Pressey, Whish et al. 2002)，而在中国卧龙岗大熊猫保护区，由于保护区内生境质量更高，因而其森林砍伐率也显著大于保护区外的森林(Liu, Linderman et al. 2001)。这些证据表明，保护区内外也存在显著的生境条件差异，需要区分片段化对他们的影响程度。

3.4.2 生境片段化的非随机性

橡胶林的种植更倾向于首先转化处于低海拔、坡度较低、南坡向的天然林。橡胶树的生长受到环境制约，其产量会受到坡度、坡向、海拔等的影响(Nguyen 2013, Yi, Cannon et al. 2013)。橡胶树原产南美，需要充足的光照和水分。在勐仑镇地区，随着海拔的升高，气温和水分含量降低，不利于橡胶树生长；坡度太大不利于土壤积攒养分和水分，因而橡胶树难以快速生长；而南坡由于辐射量大，热量高，更易于被当地农民所偏好。与欧洲阿尔卑斯山的群落类似，我们也发现南坡的森林由于丢失严重更需要保护(Monteiro, Fava et al. 2013)。因此，平地、低地和南坡的森林往往被先砍伐了，本研究结果证明产量好、易于获取的土地更易于被转化成农业用地——即农业潜在价值决定片段化分布的规律，验证了那些难以使用的林地被残存下来作为保护区的事实(Mayaux, Holmgren et al. 2005)。事实上，土地使用类型和地形的相互作用以及对当地植被的影响在全世界范围内是显而易见的(Kemper, Cowling et

al. 1999, Pan, Domon et al. 2001), 有高农业使用潜力的土地往往是首先被开发的, 而低使用价值的土地则往往被无意的保留下来(Scott, Davis et al. 2001)。

这一趋势对于生物多样性保护有着深远的意义, 在不同环境条件下生长的植被类型及其所含有的生物多样性都不同, 导致非随机片段化和生境丢失必然造成严重的后果。报道表明, 在牙买加山区有高物种特有性和 β 多样性的低地正日益增加地被转化成农业用地, 我们也正失去质量最好的土地和森林(Chai and Tanner 2010)。这一趋势是普遍的, 在哥斯达黎加生物多样性达到最高点的海拔也正是当今人类影响引起人类与生物多样性保护起冲突的地方(Garcia-Lopez, Mico et al. 2012)。人类对于更适合农业土地的偏好利用, 必然会使得生物多样性状况越发严峻(Seabloom, Dobson et al. 2002)。随着橡胶价格的抬升, 许多环境稍差的区域也会被转化。这一趋势是不容忽视的, 越来越多的高海拔区域森林被砍伐使用, 但是效益不佳, 因而造成较大的浪费。而在坡度较大区域种植, 容易造成滑坡、泥石流等危险, 进一步恶化森林环境。

3.5 小结

由此可知, 当前生境片段化造成的影响主要是使得森林片段的布局 and 配置发生了变化, 尤其是反映在斑块大小效应、边缘效应、孤立效应上。与此同时, 片段化过程是非随机性的, 大多数残存的森林片段分布在环境条件不适宜农作物种植的区域, 这一过程会深刻的影响生物多样性的分布和保护问题。另外值得关注的是, 随着优良生境的丢失, 当地居民易于逐渐转化那些可获得的环境条件稍差的区域, 这一现象需要获得关注并及早解决。

第四章：非随机片段化过程下的物种多样性分布

4.1 引言

片段化是造成物种多样性下降的主要驱动因子之一(Foley, DeFries et al. 2005),尤其是对大型哺乳动物、鸟类和演替后期树种而言,易导致生态系统服务功能的快速崩溃(Terborgh, Lopez et al. 2001, Newbold, Scharlemann et al. 2013)。然而,一系列文章也表明,片段化区域依然能够维持高生物多样性和谱系发育多样性(Arroyo-Rodriguez, Cavender-Bares et al. 2012),也能保存很大一部分原生物种,对某些类群没有影响(Andreazzi, Pimenta et al. 2012),一些类群甚至增加其多度和密度(Crooks and Soule 1999)。这种相互矛盾的结论是和片段化效应的不同层面有关的,比如片段生境的初始环境条件。在牙买加,平坦低地森林的砍伐率是山区森林的7倍(Chai and Tanner 2010),因而假如山区的片段化森林中观察到的物种多样性低于平坦的大面积森林,并不能表明是纯粹由斑块大小、边缘效应、孤立历史等原因造成的,而更可能是由于本身山区的物种多样性低于平坦地区。同理,不论森林片段大小,只要其中含有高果实获取量,鸟类的丰富性和多度就高(Garcia, Zamora et al. 2010)。

如本论文第一章所阐述,基于大陆-岛屿学说建立的生境片段化研究忽略了环境本身的作用。过去三十年中,大多研究专注于比较不同片段大小、边缘效应和孤立度带来的影响,尤其是在环境同质性较高的地区比较残存的森林片段和完整森林的差别,如玛瑙斯 BDFFP。然而,现实生活中,如本论文第二章所阐述,片段化森林往往处于海拔较高、坡度较大、光照条件等较差的区域,这一非随机化的森林片段分布规律本身会影响片段化效应的评估及其相关政策的制定,尤其是在热带东南亚地区(Laurance 2008)。因而,分离由非随机片段化引起的环境条件造成的影响和由片段大小、边缘效应和孤立度带来的片段化效应影响,就特别显得意义深远,尤其是在环境异质性较高的地区。本研究通过调查不同生境片段内的木本植物多样性及其物种组成,并同时考虑环境条件和传统片段化效应的因素,探索主导影响片段化森林物种多样性分布及其组成的规律。核心问题是究竟物种多样性和组成规律是更由片段所处的位置(环境条件)影响还是森林片段退化的片段化效应来决定?

木本植物是群落的主要构成部分,决定了整个群落的生物量、结构、功能和发展方向,也直接影响着草本、藤本类植物的组成和多样性。研究表明,树木幼苗的多样性在片段化森林中比其他生活型下降更快(Benitez-Malvido and Martinez-Ramos 2003),大树则更容易受到干旱影响导致死亡率增加(Laurance, Delamonica et al. 2000, Briant, Gond et al. 2010),然而,

树木的寿命一般很长，可以记录片段化对它们的影响，因而可作为一个较好的观测对片段化响应的研究对象。基于此，本研究以木本植物作为研究对象。

4.2 实验方法

4.2.1 样地选择及调查

基于考虑环境因素（海拔、坡度、坡向等）以及片段森林的属性（斑块大小、分布等），我们在土地利用类型图的基础上选取了 50 个样地，具体分布见图 4-1，其中 16 个样地分布在保护区之内。

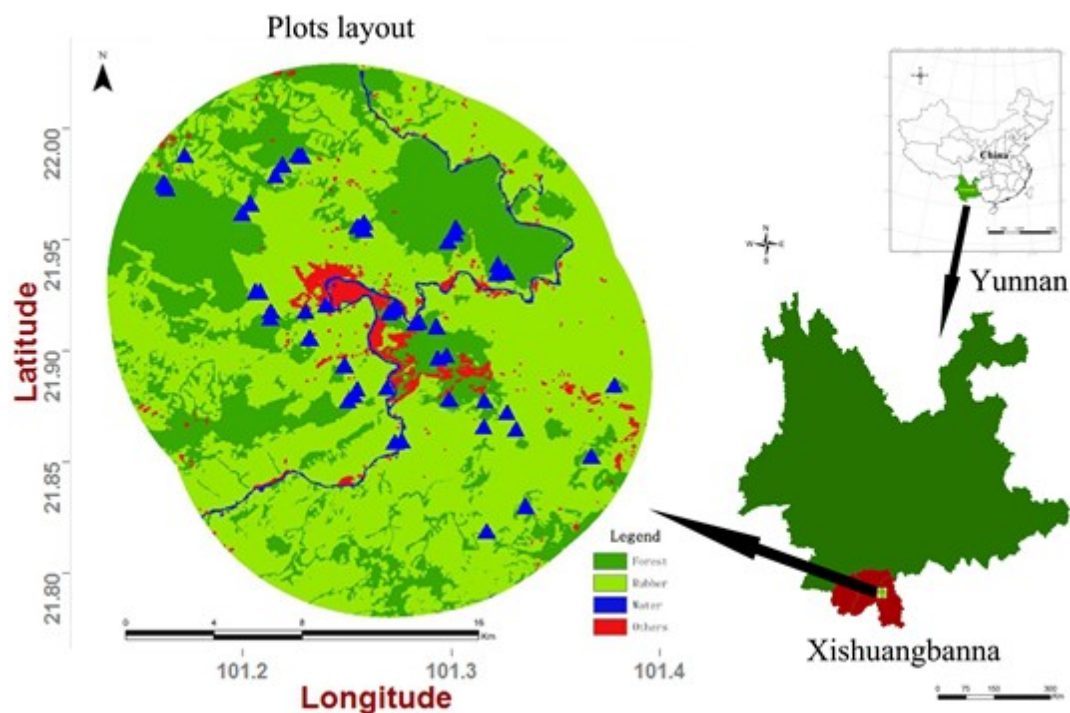


图 4-1：样地设计图，三角形表示样地分布。

Fig.4-1 Plot design in Menglun town, China. Triangles represent the plots.

每个样地我们布置一条样带，每个样带由若干个小样地组成，每个小样地为 2.5 米为半径的圆形样方。根据当地环境条件，确定第一个小样地之后，我们调查小样方内所有胸径（DBH）大于 1cm 的木本植物，大多数木本植物 DBH 在 10cm 以下（图 4-2）。在完成第一个小样方后，在距离第一个样方中心 10 米处设置第二个小样方，依次方向类推下去，直做到当个体数满足 100 个个体时候的样方为止（图 4-3）。基于相同个体而不是相同面积的方法有助于提高分析的可比较性(Slik, Bernard et al. 2008)。样方内的每个植物个体我们都鉴定到种，测量胸径，并估测树高和第一枝的高度。采集标本并收藏于西双版纳热带植物园标本

馆(HITBC)。同时我们收集5片健康成熟的叶片作为功能性状的研究。基于样地复查的需要，我们对每棵树喷漆标示并用铝标签，调查规范参考大样地调查规范(Condit, Hubbell et al. 1998)。样地植被调查从2012年6月开始，到2013年3月结束，并于2013年6月-8月复查。

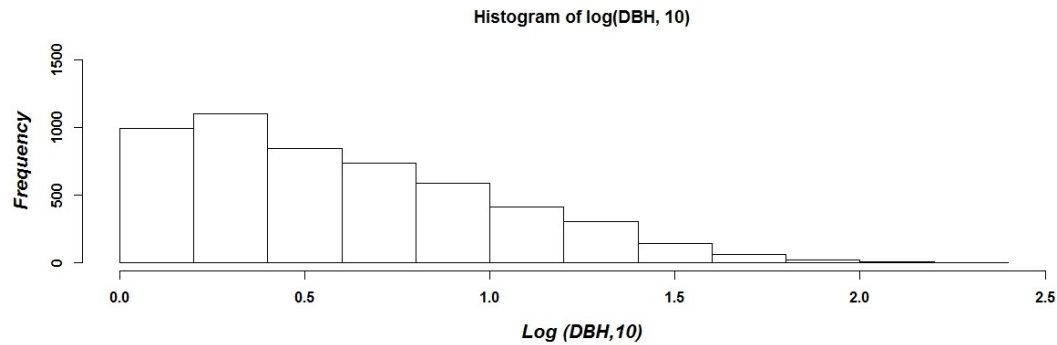


图 4-2 调查树种的 DBH 分布图，大多分布在 10cm 以下。

Fig.4-2 The frequency distribution of the DBH of the woody plants surveyed.

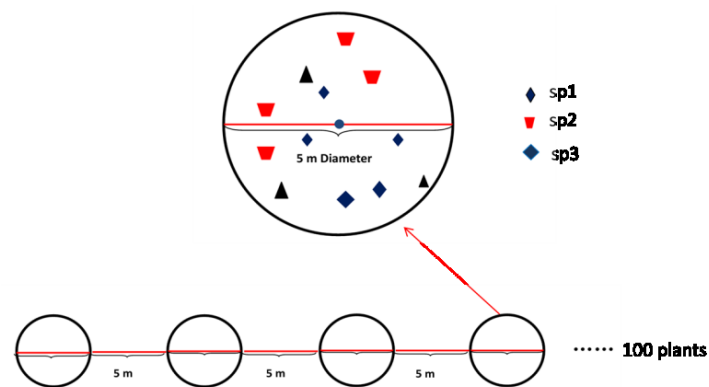


图 4-3 样地调查设计图。每个样方由若干个 5 米直径的小样方组成，到收集到 100 个植物的小样方为止。

Fig.4-3 The plot was designed with several subplots 5m in diameter until we get 100 woody plants.

4.2.2 样地的环境数据

根据 GPS 记录经纬度数据。同时记录每个小样方内的海拔、坡度数据，通过计算平均值算作此样地的海拔、坡度数据。通过观察样地里是否有砍伐、砂仁等现象，若有我们标记 1 是被干扰生境，而 0 是无干扰生境；通过观察是否有石灰石裸露，若较为明显则标记为 1=石灰山森林，0=非石灰山森林；通过判定样地所处的地形位置，我们标记山谷为 0，山坡为 1，山脊为 2。同时记录是否样地处于保护区内（若是=1，否=0）。因为我们样地取样面积不一致，因而也将小样地面积之和作为一个影响因子考虑。

通过使用 ArcGIS 10 我们获取每个样地所属斑块的面积、周长/面积比, 将 91-359°坡向的样地设置为 0 (非北坡), 0-90°的样地设为 1 (北坡)。同时测量样地到森林边缘的最短直线距离。因为大多数橡胶林都在同一时期种植, 年龄差异不大, 故而没有考虑到模型之中。由于我们使用的是基于个数的调查方法, 因而小样方数也被纳入模型中。因此, 纳入模型的因子有: 1. 是否石灰山; 2. 地形位置; 3. 是否被干扰; 4. 是否在保护区内; 5. 坡度; 6. 坡向; 7. 海拔; 8. 斑块大小; 9. 到森林边缘最近距离; 10. 周长/面积比; 11. 小样方数。

4.2.3 Rarefaction 处理

由于本研究是基于相同个体数 (100 个) 的调查, 然而在实际取样中是以小样地为基础的, 故而取样量存在不一致 (会多于 100 个)。而取样量不一致会严重影响多个样地间统计生物多样性的指标 (Colwell, Chao et al. 2012)。为避免这一问题, 我们使用 R (R Core Development Team 2008) 统计包中 *vegan* 包中 *rarefy* 函数来进行处理进一步得到物种丰富度指数。具体代码如下:

`Srare <- rarefy(S, 100)`, S 是样地-物种的多度矩阵。

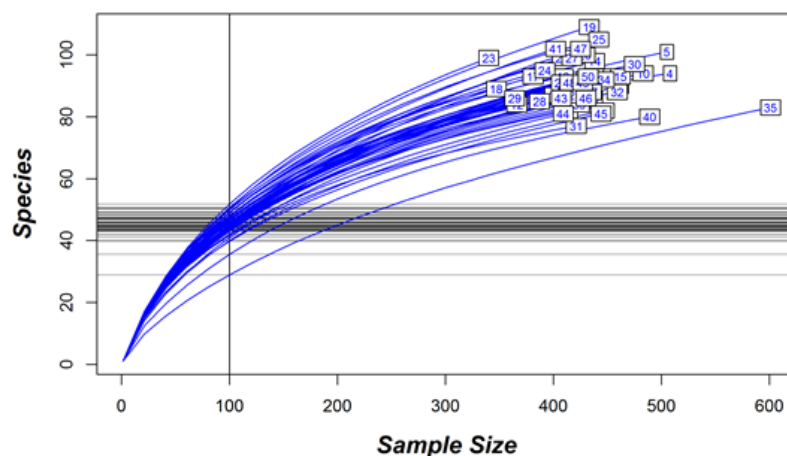


图 4-4 稀释性曲线图 (以 100 个个体为标准)。

Fig.4-4 Rarefaction curve.

由于本研究取样量较为一致, 经过 Rarefaction 矫正后的物种多样性指数和观测到的多样性指数无明显差异, 呈显著的正线性相关 (皮尔森检验, $R^2=0.9975, p<0.001$)。

4.2.4 物种珍稀指数

通过定义个体数小于 5 的物种为珍稀物种, 本研究计算每个样地内珍稀物种的种类数, 以此为物种珍稀指数。

4.2.5 物种组成分析

完成物种鉴定后，使用 R 软件中 `vegan` 包中 `metaMDS` 函数来对物种组成相似度进行比较。NMDS1、2 轴的值被用作物种组成的指标。

其函数代码为：

```
plot.mds<-metaMDS(ss, distance = "bray", k = 2, trymax = 20, autotransform =TRUE, noshare = 0.1, expand = TRUE, trace = 1), 其中, ss 是样地×物种多度的矩阵。模型压力值 (stress value) 为 0.19<0.2, 表明结果可信。另一种方法是使用 DCA, 利用 decorana 函数。
```

4.2.6 空间自相关

空间自相关是指一些变量在同一个分布区内的观测数据之间潜在的相互依赖性, 所研究的变量在空间上的不独立性, 空间距离近的点往往某一值更为接近(Legendre 1993)。空间自相关能够增加统计学上第一类错误的概率。在生态学研究中, 如没有考虑空间自相关的影响往往会高估某些因子的影响, 导致将误以为没有显著作用的因子误以为是显著相关的(Dale and Fortin 2002), 而事实仅仅是因为空间距离上的点的值的影响。因而, 在探讨生物多样性的空间分布格局时, 消除空间自相关的影响是十分有必要的(Koenig 1999, Slik, Paoli et al. 2013)。本研究使用 SAM 软件(Rangel, Diniz et al. 2010)通过计算 Moran's I 指数来检验空间自相关是否存在, 若存在则将空间自相关影响的因子纳入模型中来模拟生物多样性的分布格局。

4.2.7 模型选择

由于物种丰富度和珍稀度是计数变量, 首先我们检查其正态性, 结果发现物种丰富度是正态分布而珍稀度不是, 因而将物种珍稀度通过开根号的方法使其正态纳入模型中。然后我们检查每个自变量因子的方差膨胀因子(Variance Inflation Factor,VIF), 所有自变量因子都的 VIF 值都低于 4, 表明共线性并未影响我们的结果。在 SAM 软件中, 首先通过 Moran's I 值检验每个因变量(物种丰富度、物种组成和珍稀物种丰富度)是否存在空间自相关, 通过分析我们发现这三个变量都受到空间自相关的影响。为解决空间自相关问题, 我们使用 SAM 软件中计算空间过滤因子(Spatial filters)特征向量。这种方法是基于选择相关的主轴邻矩法(PCNM)的方法(Borcard and Legendre 2002)。之后, 将空间过滤因子(Spatial filters)作为固定的模型因子纳入模型中, 而根据 AIC 信息准则利用最小二乘法运行多因子线性模型选择出最优模型。基于我们的目的不只是选择出最优模型, 而且需要探讨每个自变量对因变量影响的强度和方向, 因而我们根据 AIC 值权重来求平均所选模型的方法。AIC 权重值是一个模型和其他模型间的相似度, 因而值在 0~1 之间变动(Wagenmakers and Farrell 2004), 具有最低 AICc 值的模型具有最高的 AIC 权重值。另外, 我们计算每个自变量的重要值, 重

要值的计算方法很简单，即自变量在所有模型中出现的频率，如自变量出现在所有模型中，重要值为 1，反之为 0。为了确定环境因子、片段化效应和空间变量各自对反应量的贡献，偏相关分析（Partial correlation test）被用于分割其各自和相交部分的解释度。对于所有 $\Delta AICc < 2$ 的模型我们都对因变量进行检验，并取每个自变量所解释度的平均值。具体图解方法见个人科学网 blog:<http://blog.sciencenet.cn/blog-434209-726398.html>.

4.3 结果

4.3.1 样地中物种调查结果

调查中发现，本地区有较高的生物多样性。仅仅 7751.875 平方米的区域内，含有 455 种，鉴定到种水平的达 312 种，而含有 224 属，71 科。随着取样面积的增加，物种数显著增加（图 4-5），且通过 Rarefaction 其物种面积曲线更为精确。物种 Shannon-Winner 和 Simpson 多样性指数都和物种丰富度（Species richness）呈较好的线性相关（图 4-6），且物种丰富度是最被广泛应用的指数，因而本研究以物种丰富度作为物种多样性的指标。样地含有平均 27.9 ± 12.1 个物种，物种数最少的样地为位于山顶区域的一个石灰山林，只有 3 个物种；而另一个非石灰山地区物种数达 51 种，表明物种的特异性。

其中，闭花木、窄序崖豆树和小果栲是多度最高的物种，分别代表了不同生境中的优势种（Table 4-1）。属内种类数最多的为榕属 *Ficus*（14）、栲属 *Castanopsis*（11）、石栎属 *Lithocarpus*（10）、木姜子属 *Litsea*（9）等。而主要的科为樟科（Lauraceae）、茜草科（Rubiaceae）、豆科（Fabaceae）、大戟科（Euphorbiaceae）等（Table 4-2）。同时我们发现，样地内的物种分化较大，同一科属内的物种相对较少即每个物种很可能来自特定的属或科（图 4-7）。这些研究表明，西双版纳地区即便在片段化森林中亦含有较高的物种特异性和多样性。

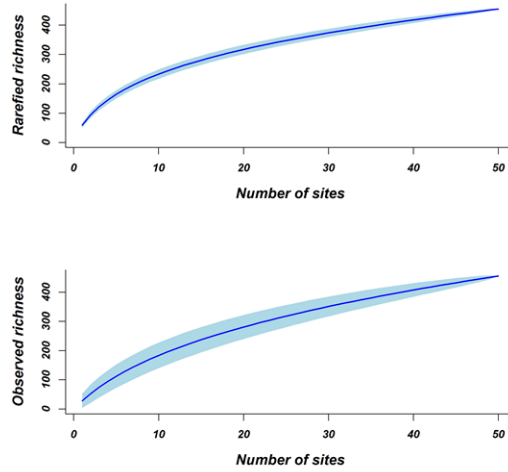


图 4-5 物种丰富度-个体数图。

Fig.4-5 The species-individuals curve.

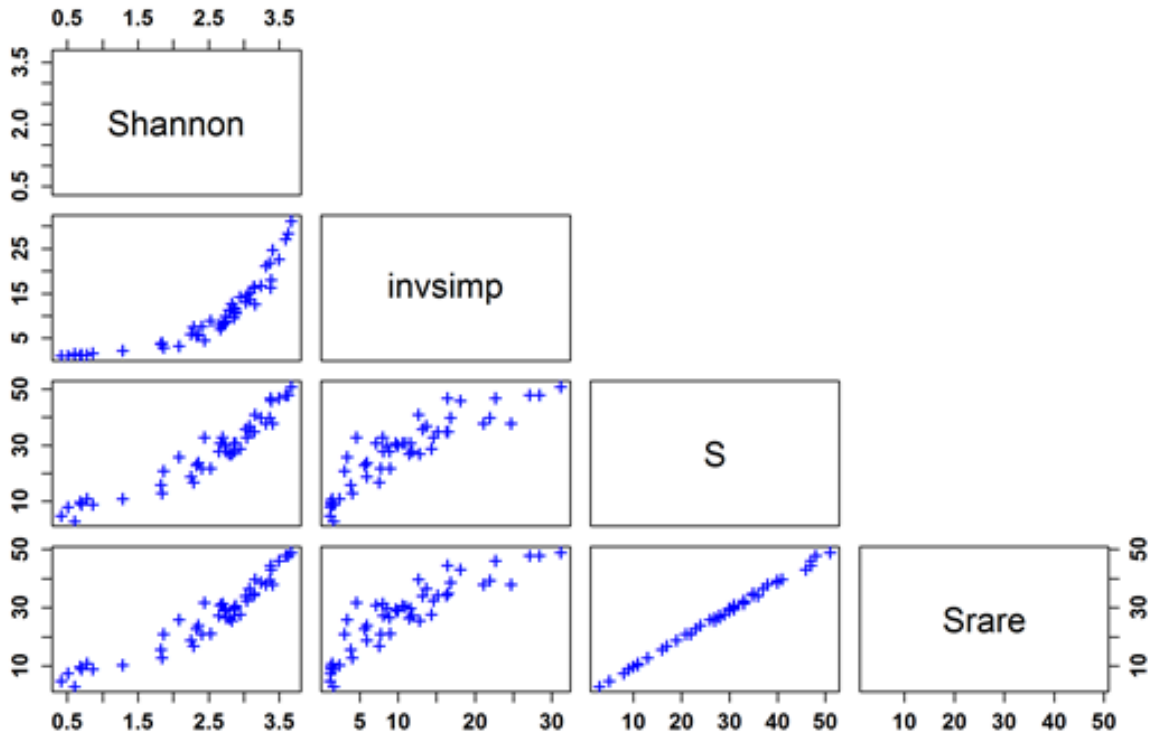


图 4-6 各种物种多样性指数间的关系图。Shannon:香浓指数; invsimp:转化的辛普森指数

(1-Simpson 指数); S:物种数; Srare: Rarefaction 后的物种数。

Fig.4-6 Relationship between species diversity indices.

表 4-1 样地中排名前十的物种名录及其多度。

Table 4-1 Top 10 species in the plots surveyed.

物种 Species	科 Family	中文名 Chinese names	多度 Abundance
<i>Cleistanthus sumatranus</i>	Euphorbiaceae	闭花木	718
<i>Millettia leptobotrya</i>	Fabaceae	窄序崖豆树	322
<i>Castanopsis fleuryi</i>	Fagaceae	小果栲	227
<i>Lasiococca comberi</i>	Euphorbiaceae	轮叶戟	179
<i>Aporosa yunnanensis</i>	Euphorbiaceae	滇银柴	175
<i>Castanopsis echinocarpa</i>	Fagaceae	短刺栲	129
<i>Phoebe lanceolata</i>	Lauraceae	披针叶楠木	110
<i>Pittosporopsis kerrii</i>	Alseuosmiaceae	假海桐	96
<i>Celtis philippensis</i>	Ulmaceae	油朴	92
<i>Castanopsis mekongensis</i>	Fagaceae	湄公栲	86

表 4-2 样地中排名前十的属、科。

Table 4-2 Top 10 genus and family in the fragmented forests.

Genus	Number	Family	Number
<i>Ficus</i>	14	Lauraceae	39
<i>Castanopsis</i>	11	Rubiaceae	34
<i>Lithocarpus</i>	10	Fagaceae	22
<i>Litsea</i>	9	Leguminosae	22
<i>Leea</i>	7	Euphorbiaceae	20
<i>Diospyros</i>	6	Moraceae	18
<i>Syzygium</i>	6	Meliaceae	17
<i>Actinodaphne</i>	5	Sapindaceae	16
<i>Aglaia</i>	5	Annonaceae	15
<i>Ardisia</i>	5	Malvaceae	15

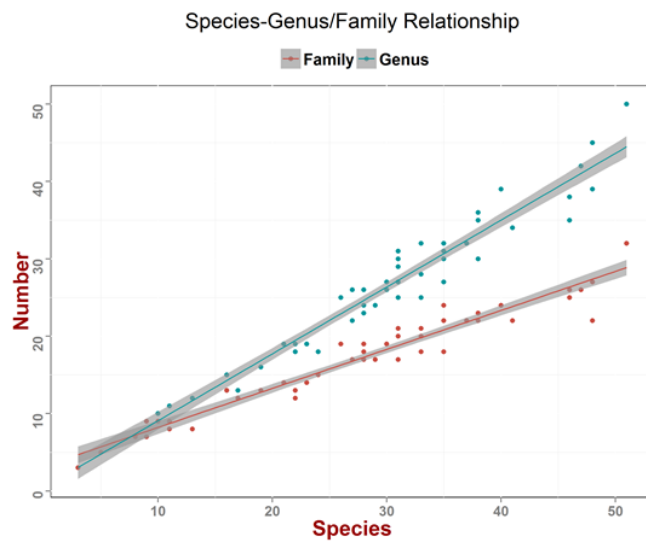


图 4-7 种—属/科关系。

Fig.4-7 The species-genus relationship and species-family relationship in the plots.

4.3.2 生物多样性的基本规律

研究发现，石灰山森林所含有物种数显著低于非石灰山的森林，而处于沟谷地区的森林则远远高于处于山坡和山脊的物种数，而物种组成在不同生境内也显著不一致，如在石灰山地区和非石灰山地区物种显著不一致（图 4-8）。石灰山地区主要以闭花木、轮叶戟、油朴等为优势种，而在非石灰山地区则以壳斗科物种、樟科、豆科物种等为主，存在着较为显著的物种差异。

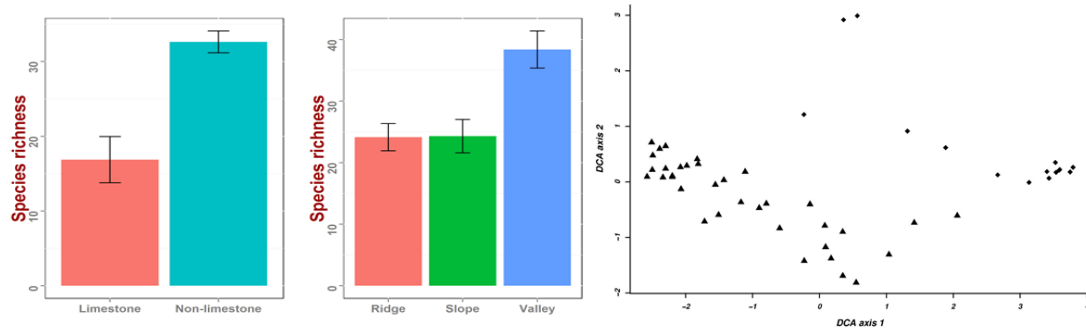


图 4-8 物种丰富度在不同生境和地形位置的差异（左图），显示在非石灰山地区和沟谷区域物种丰富度指数为高。石灰山地区与非石灰山区域具有显著不同的物种组成（右图），三角形代表非石灰山地区，点代表石灰山地区。

Fig.4-8 The distribution patterns of species richness in different habitat types and topographical positions (lef panel), with a higher species richness in non-limestone forest and valleies. And limestone forest has a significant different species composition from non-limestone forests.

通过模型分析，我们发现回归模型解释了大部分物种多样性（0.743）、珍稀物种多样性（0.551）和物种组成（0.873）的变异规律（表 4-3 和图 4-9）。然而，大多数变量都是由环境因子而非片段化效应或物种组成的变异导致的（表 4-3 和图 4-9）。其中，物种丰富度在非石灰山地区、沟谷地区、干扰生境、保护区内等地区较高。类似地，物种组成和珍稀物种多样性也和地形、石灰山地区与否有着较强的相关性（Table 4-3）。

表 4-3 影响森林片段中物种丰富度、组成和珍稀度的因子。标准化回归系数（SRC）采用的模型平均值，其中* 表示 $0.01 < p < 0.05$; **表示 $0.001 < p < 0.01$; ***表示 $p < 0.001$ 。重要值（IV）即因变量在所有模型中出现的频率，如因变量出现在所有模型中，重要值为 1，反之为 0。石灰山生境:是否有石灰岩突出地表；地形: 山顶（0），山坡（1），山顶（2）；干扰: 是（1），否（0）；在保护区内，是（1），否（0）；坡向: $91-359^\circ$ （0）， $0-90^\circ$ （1）；斑块大

小：森林片段面积的 log10 值；周长面积比：log10 后的森林片段周长和 log10 后的森林片段面积之比；边缘距离：样地距离森林片段最近边缘的距离；取样量：样地中每个样地中小样方的个数。R2：解释度的大小；N：样本量。

Table 4-3 Variables explaining changes in observed tree species richness, composition and rarity in forest fragments. Standardized regression coefficients(SRC) represent AIC-wi weighted averages, with significance levels (*0.05 <p> 0.01; **0.01 <p> 0.001; ***p< 0.001) indicating whether the mean SRC deviated significant from zero. The importance value (IV) represents the sum of the AIC-weights of the models in which a variable was selected, ranging from 0 to 1 (0 is low support, 1 is maximum support). Limestone = presence of limestone outcrops; Topography = valley (0), mid slope (1) or ridge (2); Disturbance = absent (0), present (1); Forest reserve = outside (0), inside (1); Aspect = 91–359 degrees (0), 0–90 degrees (1); Fragment size = log₁₀ transformed fragment surface area of fragment; P/A-ratio = log₁₀ transformed fragment perimeter length divided by log₁₀ transformed fragment surface area; Edge distance = horizontal distance to the nearest forest edge; Sample = number of subplots per plot used for the tree species inventory (added to control for beta-diversity effects on the analyses); R²= proportion explained data variance; N= sample size.

Grouping	Variables	Species richness		Species composition		Species rarity	
		IV	SRC	IV	SRC	IV	SRC
Environment	Limestone	0.924	-0.313**	1.000	0.712***	0.297	-0.131***
	Topography	0.998	-0.427***	0.817	-0.204**	0.999	-0.534***
	Disturbance	0.578	0.226***	0.624	-0.162***	0.245	0.080*
	Forest reserve	0.670	0.300**	0.218	-0.058**	0.707	0.294**
	Aspect	0.601	0.173***	0.255	0.073***	0.479	0.179***
	Elevation (m)	0.380	0.153***	0.966	-0.249***	0.451	0.193***
	Slope (degrees)	0.518	-0.167***	0.652	0.156***	0.426	-0.176***
	Fragmentation	Fragment size	0.866	-0.335***	0.178	0.038*	0.736
Fragmentation	Edge distance	0.493	0.206***	0.325	-0.104***	0.222	0.069*
	P/A-ratio	0.433	-0.227***	0.192	0.055***	0.431	-0.257**
	Sample	0.313	0.127***	0.361	0.115***	0.280	0.124***
	Space	Spatial filter 1	1.000	-0.315**	1.000	0.059	1.000
Space	Spatial filter 2	1.000	0.253	1.000	-0.066		
	Spatial filter 3			1.000	-0.111		
	R ²		0.743		0.837		0.551
	N		50		50		50

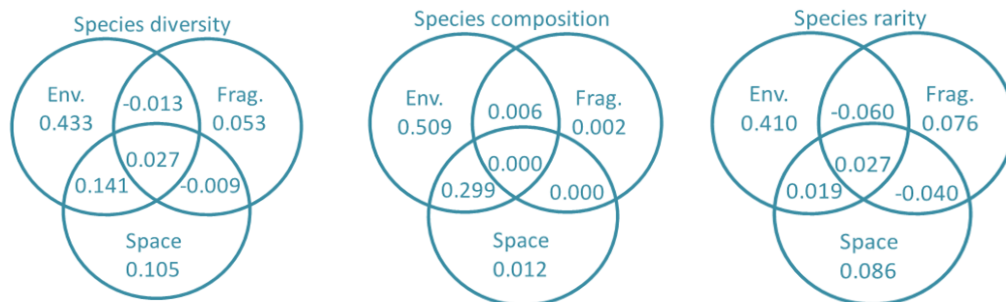


图 4-9 对解释物种丰富度、物种组成和珍稀度方差分解的描述，包括环境差异、片段化效

应和空间变量的影响。其中每个值是 $\Delta AICc < 2$ 所有模型平均值（对物种丰富度、物种组成和珍稀度模型的样本量分别是 14,8,15）。

Fig. 4-9. Variance partitioning showing the individual and shared contributions of environmental, fragmentation and spatial variables on species diversity, composition and rarity. Values represent the average of models with a delta-AICc < 2 (n= 14,8 and 15, for species diversity, composition and rarity respectively)

4.4 讨论

4.4.1 片段化空间分布格局对树种保护的重要性

如图 4-9 所示，尽管西双版纳地区的片段化过程发生近 20 年，空间分布格局依然是解释西双版纳地区片段化生境内的物种多样性、组成及珍稀度的关键因子，而不是主要由片段化效应影响（斑块大小、边缘效应）。一个可能的原因是森林片段分布在森林的基底之上从而避免了边缘效应(Laurance, Camargo et al. 2011)。事实上，在婆罗洲被火烧过的成熟林也未发现边缘效应的影响(Slik, van Beek et al. 2011)。边缘效应被广泛认为是森林退化最重要的驱动因素，尤其是针对小片段而言(Laurance, Lovejoy et al. 2002, Laurance, Camargo et al. 2011)。任何边缘效应的削弱都会极大地降低森林退化的速率，但是我们的结果表明这里的森林片段比那些暴露的森林片段更能长久地维持原有的物种多样性和物种组成。另一个导致片段化效应不足的原因是树木的生活周期很长，可达百年而不仅仅是几十年，因而即便在小森林片段里也需要花很长时间树木才会消失(Helm, Hanski et al. 2006, Vellend, Verheyen et al. 2006)。这表明在小森林片段里能内在地维持比大陆岛屿理论推算的物种数更高的物种数。同时，东南亚以前被刀耕火种几千年，当今的生物多样格局可能正是这一活动的结果，因而，对生境片段化的影响有耐受力(Fairhead and Leach 1998, Chazdon 2003, Mo, Zhu et al. 2011)。尤其是在生境片段化发生的初期，物种多样性及其组成都未受到生境片段化的负面影响，表明起决定性作用的是片段化发生的位置。为了保护物种多样性，包括某些物种的多度，森林片段应该均匀的分布在渐变的环境条件上。然而，我们发现极为偏好性的森林片段分布规律，森林面积不成比例地被降低：在低海拔、平地、阳光充足的区域森林被砍伐的速率更快。而这些因子却正是影响物种多样性、组成及其珍稀度的因素，这支持我们的原有假说：对于产量更易到达的土地的偏好使得森林片段非随机分布因而导致木本植物相对多度产生变化(Nguyen 2013)。这一结果是和世界其他多山地区内的研究结果保持一致的：低地地区产量高，逐步被开发利用；而较难到达地区的产量低，因而植被依旧保存完整(Mayaux, Holmgren et al. 2005, Vellend, Bjorkman et al. 2008, Chai and Tanner 2010, Garcia-Lopez, Mico et al. 2012)。保

保护区的位置也是遵循这一规律的,大部分保护区分布在偏远的、难以到达的地方,这也许会导致保护区所保护的物种并不能反映当地的物种多样性及其组成(Margules and Pressey 2000, Scott, Davis et al. 2001)。

本研究的结果对生物多样性保护有极其重要的启示,除去森林片段的斑块大小和边缘效应,森林片段的代表性分布规律应该受到首要的考虑。必须考虑各类生境的特殊状况,才能最大程度的使得生物多样性保护的工作有效进行,而大多数物种在土地利用类型转变初期被保存下来。大多数森林片段能在几十年内维持其最初的物种组成,而如若保护得好其时间更长(Vellend, Verheyen et al. 2006)。因此在生态规划初期对于森林片段的空间分布规律进行规划会使得大多数物种在未来也得到保护。目前,虽然简单而有效的运算法则已经被应用到空间规划上以求找到土地利用发展与生物多样性保护之间的平衡点(Margules and Pressey 2000, Possingham 2000, Wilson, McBride et al. 2006, Ardron, Possingham et al. 2008),然而其中值得警惕的是,在许多热带国家规划的最优方案往往缺少空间明确的物种有无及其多度数据。幸运的是,本研究指出物种多样性、组成和珍稀度与少数环境因子(如土壤类型、海拔、海拔、坡向、地形、是否在保护区等)有高度一致性。这表明,基于环境条件的空间保护设计得到的结果和实际调查结果会较为相似。

4.4.2 生物多样性分布格局的驱动因子

本研究中回归模型分别解释了 55%、75%和 84%的物种珍稀度、物种多样性和物种组成的变异度,但是以环境因素为主。这表明在这个地区环境条件对于形成木本植物物种分布和多度影响的重要性。对于这较高的解释度归功于本研究中区域内较高的环境渐变性,体现在地形、土壤类型等,而这是影响物种生境聚集的重要因素(Punchi-Manage, Getzin et al. 2013)。影响物种组成周转的主要因子是从石灰山到非石灰山林的转换。在石灰山土壤上,只有少数的物种能存活。部分石灰山样地 80%以上的个体都属于两个物种,闭花木(叶下珠科) *Cleistanthus sumatranus* (Miq.) Muell. Arg. 和轮叶戟(大戟科) *Lasiococca comberi* Haines。这一现象是和 100 个个体内可含有 51 个物种的非石灰山森林片差别巨大。而这差别可能和石灰山的贫瘠条件相关联,在干季,石灰山地区可储蓄的水量较低,因而更容易受到干旱的威胁(Tang, Lu et al. 2011)。因而,环境过滤使得只有像闭花木和轮叶戟这样树型较小、木材密度较高(闭花木: 0.67 g/cm^3 ; 轮叶戟: 0.69 g/cm^3) 干旱耐受型的物种才能较好的生存:慢速生长避免由于干燥导致的导管空洞化的一个重要的原因(Hacke, Sperry et al. 2001)。

物种多样性和珍稀度显示出其解释因子的重复性,都在保护区内、沟谷内并奇怪地在小斑块内其值达到最高。保护区的积极效果体现在保存了许多珍稀物种,勾画出中国严格的保

护区制度，同时表明小种群种正取代内部森林中优势种。而在沟谷发现有较高的物种多样性和珍稀度，这一现象是和其他研究一致的(Harms, Condit et al. 2001, Laurance, Laurance et al. 2010, Baldeck, Harms et al. 2013)，表明在低洼的地形位置含有更高的水分和营养，这种即便在干季也有持续的养分和水分资源因而更稳定的微环境会促使森林具有较高的产量和动态，进而促进物种共存(Gibbons and Newbery 2003, Balvanera, Quijas et al. 2011)。而生境斑块越大，物种多样性和珍稀度越低则可能与小片段分布在产量较高的地区有关，是以前高多样性森林的残存片段。而大片段则分布在高海拔、高坡度、背阴面尤其是在石灰山地区，而这些地区不适合橡胶种植也含有较低物种多样性。因而，观察到的森林斑块大小和物种多样性呈现负相关，表明片段的位置比片段化引起的斑块大小、边缘效应更重要。

4.5 小结

本研究表明，在土地利用变化的初始阶段，所有环境梯度下的森林生境都需要关注并首要纳入生物多样性保护的范畴，因为这是大多数物种都能得以被保护的阶段。一旦这类保护措施被实施，长生命周期的树木会保证森林片段能作为许多物种的生命载体，周期可长达几十年，可以为其他保护行动如减轻边缘效应、连接剩余的森林片段作为一个大的生境网络和利用本地种修复生态系统争取时间。我们强调我们的结果显示即便小的森林片段对树种的保护也是至关重要的，尤其是那些通常处于具有最高森林砍伐率的区域。

第五章：功能性状研究和功能多样性研究综述

5.1 功能性状研究的历史

如何理解群落结构和动态并利用这些知识来预测生物多样性应对全球变化的影响依旧是生态学研究的核心内容之一(Walther, Post et al. 2002), 然而大多数的研究中, 生物多样性往往被认为等同于物种多样性(物种数), 而忽视了其他部分。随着电脑技术的发展和统计方法的提高, 最近兴起的功能生态学重新引入了功能性状的概念, 并提供了更为精确的评估物种生活策略的方法, 因而能为生物多样性研究提供更多的信息。基于功能性状可将资源获得和利用、环境耐受和生态位分割的策略进行独立研究(Kraft, Valencia et al. 2008)。例如, 生物地理学中功能性状型可作为取代物种分类的方法。这些功能群, 能够在全球植被动态模型研究中较好地简化计算生物多样性的方法(Purves and Pacala 2008), 便于为群落和生物系统过程做出预测。同时, 功能性状也被运用于解释群落聚集机制并将物种按照环境-性状梯度进行时间上的排列(Southwood 1977, Connell 1978, Clark, Palmer et al. 1999)。由于物种包含的性状数据的挖掘, 大量的信息被释放出来, 因而对于以往物种分布数据的重新分析, 将可能解决一些长期困扰生态学家的问题(McGill, Enquist et al. 2006, Green, Bohannan et al. 2008, Webb, Hoeting et al. 2010)。近年来, 量化的植物功能性状被广泛应用于解释凋落物分解(Santiago 2007)、群落聚集机制(Cavender-Bares, Kitajima et al. 2004)、高物种多样性共存机制(Kraft, Valencia et al. 2008)、死亡率研究(Poorter, Wright et al. 2008)、生态入侵(Funk, Cleland et al. 2008)、生产力研究(Vile, Shipley et al. 2006)等。不难想象, 生态学家已经用功能性状来重建群落生态学并发现新的理念(Kearney and Porter 2006, McGill, Enquist et al. 2006)。

功能性状是指能严重影响生物存活的形态性状, 一般是定义清晰、在个体水平上可测量的生物属性, 以用来比较生物间的差异(McGill, Enquist et al. 2006)。植物的功能性状体现了生态适应策略的不同维度, 因而对物种聚集机制提供了新的研究思路(Kooyman, Cornwell et al. 2010)。功能性状提供了定义物种资源利用和生活策略类型的基础, 并捕捉到了决定物种生态角色的关键信息。例如, 种子大小和树木之间的权衡是随着环境梯度而发生改变的(Aniszewski, Kupari et al. 2001, Westoby, Falster et al. 2002)。Cornelissen(2008)建议将 28 个性状纳入到功能性状的研究中, 且不断有新的性状被提出来且应用到科学研究中, 较多的性状使得实际操作较为复杂。一般而言, 功能性状间会存在一定的相关性。如比叶面积和叶氮含量存在显著正相关性, 而叶氮含量与叶磷、叶钾含量有相关性(Wright, Reich et al. 2001), 而

叶片寿命与最大光合速率成负相关(Witkowski and Lamont 1991)。而木材密度和生长速率、植物死亡率也存在显著的负相关(Chave, Coomes et al. 2009), 叶性状和根的性状存在共变性(Craime and Lee 2003)等等。这表明功能性状之间是存在权衡的, 如 Westoby 等指出植物存在叶子-树高-种子的三种不同的策略模式(Westoby 1998), 因而在实际应用的时候应当尽量选取较为独立的性状以排除自相关的影响。

因而, 较为主流的性状也逐渐被广泛认可(Westoby, Falster et al. 2002), 如叶性状(比叶面积 Specific leaf area、叶面积 Leaf area 等)、植物最大高度(Maximum plant height)、生活型(Life form)、木材密度(Wood density)和种子重量(Seed mass)等。叶子大小是植物光合作用和蒸腾作用的指示因子, 因而对理解群落功能有重要的作用, 在热带地区也是决定植物表现的关键因素(Poorter and Bongers 2006)。不同物种间的叶面积指数和其他生活史策略的显著相关性也证明其重要性(Wright, Reich et al. 2004)。木材密度指木材的气干密度, 通常是指木材烘干后测量重量比其沉水体积的比值。通常是和植物生长速率、死亡率和群落策略相关的重要性状(Chave, Coomes et al. 2009), 群落生产力密切相关, 因而也被广泛应用于生物量的计算(Baker, Phillips et al. 2004)。木材密度也可用于确定群落干扰的等级, 为生物保护策略制定提供重要的信息(Slik, Bernard et al. 2008)。种子大小是影响植物扩散、繁殖能力的重要指标(Satterthwaite 2007), 决定一个物种的定居、迁移、分布范围, 和动物关系密切。因而, 种子大小的研究至关重要(Andreazzi, Pimenta et al. 2012)。最大树高在群落物种非随机分布的过程中扮演着重要的角色(Schamp and Aarssen 2009), 是生活史策略中核心的因素之一, 和物种的寿命、繁殖成熟的时间等都有密切关系, 决定了物种获得光照资源的能力(Moles, Warton et al. 2009)。

5.2 多尺度的功能性状分布与环境因子间的关系

越来越多的研究关注大尺度功能性状的分布格局及其驱动因子, 试图进一步解释和预测全球物种分布的规律和预测对全球变化的响应。如种子重量随着纬度的增加而降低, 从赤道到两极, 群落内种子重量的几何平均值降低了 320 倍, 尤其是在热带地区(Moles, Ackerly et al. 2007)。而全球植物最大树高也遵循同样的规律(Moles, Warton et al. 2009), 叶片性状往往和年均降雨量和年均温有着密切的关系, 比如叶面积随着年均温和年均降雨量增加而增加。木材密度也(Chave, Coomes et al. 2009, Swenson and Weiser 2010)展现出相同的规律, 同时也受到进化、生物化学方面的影响。其他一些类群的性状如植物防御性状(Moles, Peco et al. 2013)

也得到了进一步探讨。

在群落水平上, 功能性状是和环境梯度密切关联的。以木材密度为例, 在土壤水分含量高的地方, 木材密度越高则物种多度越低; 而在水分含量较低的地区, 木材密度则随着物种多度的增加而增加(Cornwell and Ackerly 2010)。这是由于木材密度是反映物种生长速率的因子, 生长越慢的物种其耐受性也越好, 使其在演替后期成为优势种。在条件较差(如土壤贫瘠)的区域, 生长缓慢的物种往往较为优势。Slik 等指出, 群落平均木材密度和干扰梯度呈现显著的负相关, 可用做定量确定干扰等级的工具, 为生态保护做出贡献(Slik, Bernard et al. 2008), 进而指导生态恢复工作(Sandel, Corbin et al. 2011)。而木材密度和生物量是密切相关的, 通常可用作计算生态系统内生物量的主要参数, 因而也可为生态系统功能服务提供信息(Chave, Andalo et al. 2005)。

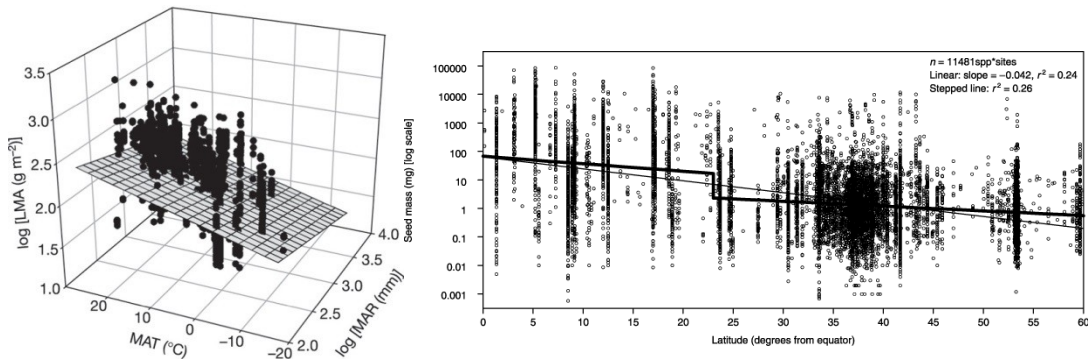


图 5-1 三维点图显示的是比叶重随着年均温和年均降雨量呈现下降的趋势(Wright, Reich et al. 2004)。而右图显示的是群落内平均高度和纬度之间的关系, 呈现显著的下降趋势, 尤其是在热带地区(Moles, Ackerly et al. 2007)。

Fig. 5-1 A plot of how traits vary within and between communities as a function of environmental variables (2370 species from 163 sites), showing that LMA (leaf mass per area) decrease with both MAT (mean annual temperature) and MAR (mean annual rainfall) as determinate factors of a plants' role(Wright, Reich et al. 2004). Scatterplots showing the relationship between seed mass of each species× site combination and latitude(Moles, Ackerly et al. 2007), there is a 320-fold decline in geometric mean seed mass between the equator and 60°, and a sudden 7 fold decrease at the edge of tropics.

5.3 当前研究的热点和空白

解释功能性状的分布格局主要围绕物种聚集机制及其与环境因子之间的关联。在环境因子研究中,土壤、水分是研究最为广泛的部分。如 Katabuchi 等指出,土壤资源可利用率是决定群落性状的关键因子:环境过滤假说可解释群落平均种子重量 35%的变异及树木相对生长速率 70%的变异(Katabuchi, Kurokawa et al. 2012),而土壤肥力和功能性状间也存在共变性(Liu, Swenson et al. 2012)。事实上,结合水分和土壤等多个因子的分析也表明,环境因子能解释大多数功能性状分布及其组成规律的变异(Fortunel, Paine et al. 2014),因而结合功能性状,环境过滤作用比中性理论更能解释亚马逊一个森林的物种分布及其组成规律(Kraft, Valencia et al. 2008)。

5.4 功能多样性的研究

由于传统的生物多样性的指标是基于物种数和多度而言的,忽略了每个物种具有不同生活史策略的事实,因而在评价一个地区的生物多样性时候会出现误差。如在群落演替中后期,物种数并不会发生变化,但是功能多样性却显著提高,表明具有冗余性状的物种被其他更相异的物种所取代,增加了群落的稳定性(Purschke, Schmid et al. 2013)。为了弥补这一不足,功能多样性作为生物多样性的一个重要组成部分被许多生态学家提出来并得到不断完善(Petchey and Gaston 2006),如 Swenson 等提出生物多样性应当包含物种多样性、功能多样性和谱系发育多样性(Swenson, Anglada-Cordero et al. 2011),试图囊括生物多样性的各个方面,使得许多研究从而结合物种多样性、功能多样性和谱系发育多样性来探讨群落结构和功能及其动态(Cadotte, Cavender-Bares et al. 2009)。

随着这一概念的提出,许多生态学家提出不同的计算方法(Mouchet, Vileger et al. 2010)。如计算物种对在性状空间内距离总和的功能属性多样性 Functional Attribute Diversity (Walker, Kinzig et al. 1999)及其基于计算成对性状间距离总和的改进方法,避免了功能属性多样性随着物种多样性增加而增加的缺点(Schmera, Eros et al. 2009),以及进一步提出的基于功能分类的距离总枝长的计算方法得到功能多样性(Petchey and Gaston 2002, Mouchet, Guilhaumon et al. 2008)。然而,较为单一多样性指数并不能反映功能多样性的各个方面,且需要收集特定性状,必须考虑物种多度,因而不能广泛使用。因而 Mason 等(Mason, Mouillot et al. 2005)提出功能多样性应包含功能丰富度、功能均匀度及功能发散度指数,并应对这三部分独立计算。基于此, Vileger 等(Vileger, Mason et al. 2008)建立了多个反映功能

多样性多个维度的计算方法，为广大生态学家使用。

功能丰富度，是指基于最小凸多边形模型计算获得的反映功能空间被特定群落所占据的数量。就单个性状而言，是指功能性状最大值和最小值之间的差异，而多个性状则是基于多维空间的性状之间差异构成的体积(Villegger, Mason et al. 2008)。因而，低的功能多样性意味着空间资源未得到充分利用，而高的功能多样性则表示群落结构相对稳定具有较强的缓冲能力。由于物种数越多，物种包含的性状数据也越多，因而物种丰富度和功能丰富度有显著的相关性。然而研究表明，物种间的相异度是决定群落稳定的关键因素，而不仅仅是物种数本身(Schweiger, Musche et al. 2007)。

$$FR_{fm} = \int \max_i [f_i(x)] dx$$

$$\text{其中 } f_i(x) = \exp\left[-\frac{1}{2}(x - \mu_i)^T \Sigma_i^{-1}(x - \mu_i)\right] \quad (1)$$

式中, x 为性状值, i 为物种, μ_i 为物种 i 的平均性状值, Σ_i 为每个物种性状的方差/协方差矩阵, $f_i(x)$ 为群落中所有物种性状空间的从属函数。

功能均匀度代表了功能性状空间多度分布的均匀性(Mason, Mouillot et al. 2005)。其算法是根据所有物种对间的距离和多度权重(Schleuter, Daufresne et al. 2010), 生成枝长最小的树, 从而将所有的物种在多维空间内联系起来。若性状空间中任意最近两个物种的距离相等, 多度相似, 则表明该群落功能均匀度高, 其群落性状分布也较为规律均匀; 相反, 则表明群落功能均匀度低, 其性状也较为分散聚集。具有高功能均匀度的群落各资源利用较为均匀, 而低功能均匀度的群落则偏好某些资源, 其余资源则相对利用程度很低。其算法如下:

$$EW_l = \frac{\text{dist}(i,j)}{w_i + w_j} \quad (2)$$

$$PEW_l = \frac{EW_l}{\sum_{l=1}^{S-1} EW_l} \quad (3)$$

$$FEve = \frac{\sum_{l=1}^{S-1} \min\left(PEW_l, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}} \quad (4)$$

其中 EW 为均匀度, $\text{dis}(i, j)$ 是物种 i 与物种 j 间的欧式距离, w_i 为物种 i 的相对多度, S 是总物种数。

功能发散度代表了群落内功能性状的发散程度。以一个性状为例，功能发散度代表了在性状值的范围内物种性状多度的分布状况。其算法是基于凸多边形确定重心后，计算每个物种性状与重心的距离，根据多度计算离散度。高发散度表明大多数物种分布在值域的极限值，而低发散度则表明大多物种的性状分布在值域的中心(Villeger, Mason et al. 2008)。因而，高功能发散度则表明生态位分化度高，而资源竞争较低，因而生态系统功能将会增加(Mason, Mouillot et al. 2005)。

$$g_k = \frac{1}{V} \sum_{i=1}^V x_{ik} \quad (5)$$

$$dG_i = \sqrt{\sum_{k=1}^T (x_{ik} - g_k)^2} \quad (6)$$

$$\bar{dG} = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^S dG_i \quad (7)$$

$$\Delta d = \sum_{i=1}^S w_i \times (dG_i - \bar{dG}) \quad (8)$$

$$\Delta|d| = \sum_{i=1}^S w_i \times |dG_i - \bar{dG}| \quad (9)$$

$$FDiv = \frac{\Delta d + \bar{dG}}{\Delta|d| + \bar{dG}} \quad (10)$$

x_{ik} 为物种 i 性状 k 的值， g_k 为性状 k 的重心， S 为物种数， T 为性状数，为物种 i 与重心的平均距离， d 为以多度为权重的离散度， w_i 是物种 i 的多度。

因此，这三个指数代表了功能多样性的三个独立的方面。功能多样性的研究正逐渐纳入到生物多样性的研究中，广泛应用于生态学的各个领域，尤其是描述物种聚集机制和作为系统功能的指标(Pakeman 2011)。一方面，功能多样性能作为主导种群聚集过程的指标(Cornwell, Schwilck et al. 2006)，可用于确定生态因子的渐变度(Mouillot, Dumay et al. 2007)和确认干扰的强度(Villeger, Mason et al. 2008)，并进一步探讨外来种对功能多样性和群落稳定性的影响(Hejda and de Bello 2013)，甚至作为评估管理强度的指标(Maeshiro, Kusumoto et al. 2013); 而另一方面，功能多样性是决定植物产量、摄取的氮含量等的决定因素(Tilman, Knops et al. 1997, Cadotte, Cavender-Bares et al. 2009)。同时，高功能类群多样性（蜂类）也能使得当地作物产量更高(Hoehn, Tschardt et al. 2008)，而植物的功能多样性是维持土壤生物群生存的关键因素(Milcu, Allan et al. 2013)。

生境条件发生改变是使得功能多样性变化的一个重要因素，如土地利用类型发生改变、干扰等。在自然生态系统及农业开发强度较低的区域，其功能多样性往往高于其他地区

(Tschardtke, Sekercioglu et al. 2008)。功能多样性指数也能作为反映土地利用强度的影响，如一项基于多个不同生态群落的研究表明功能均匀度随着干扰强度的增加而增加，而功能丰富度则随着干扰的程度增加而降低(Pakeman 2011)。在草地系统洪水干扰达到最高水平时，步行虫物种数最大，而功能多样性最低，表明物种在性状上趋于同化(Gerisch, Agostinelli et al. 2012)。因而，生境条件的改变势必会对功能多样性有极大的影响，其包含的信息会对传统物种多样性提供更多额外的信息。因而，功能多样性指数和性状组成可用于评估森林管理程度的影响，在次生林中植物功能丰富度和均匀度都显著低于完整的森林(Maeshiro, Kusumoto et al. 2013)。在东南亚地区，尽管次生林依然保存着和原生林一样多的功能多样性，但是随着森林被转化成油棕种植地，鸟类的功能多样性却急速降低(Edwards, Edwards et al. 2013)。另一个使功能多样性降低的因素是全球变化的影响，随着全球变暖，许多物种灭绝或者物种多度急速下降，生物分布范围发生改变，导致物种组成发生改变，进而使得功能多样性也发生变化，如鱼类(Buisson, Grenouillet et al. 2013)。同样地，温度增加也会降低寄生蜂资源利用策略的发散度(Le Lann, Visser et al. 2013)。因此，全球变化对功能多样性的影响将是一个新的热点研究区域。

对于功能性状的研究能为解释物种聚集机制作出较好的预测，然而不同的生境条件也会造成功能性状组成乃至多样性分布的不同。人类对不同生境之间的转化是不一样的，因而确定不同生境的性状组成和功能多样性分布对生物多样性保护有较好的指导意义，尤其是在热带地区。同本论文第二章所述，大多数研究未将片段化分布的规律和片段化效应结合起来分析，因此，本研究试图填补这一空白。本研究的目的是：探索热带雨林森林片段功能性状和功能多样性的分布规律，并探讨在不同生境下群落性状组成和功能多样性组成。

第六章：当生态位理论遭遇片段化理论：片段化生境中的性状组成分布和功能多样性研究

6.1 引言

生境片段化是广泛被认为是降低生物多样性和系统功能下降的主要因素(Fahrig 2003), 如体现在谱系发育多样性上(Santos, Arroyo-Rodriguez et al. 2010), 但更严重的是促使残存森林中性状组成和功能多样性发生变化(Barragan, Moreno et al. 2011, Magnago, Edwards et al. 2014)。每个物种反应不一致, 表明其对生境片段化的响应是和其生活史性状有关联的(Kolb and Diekmann 2005, Ockinger, Schweiger et al. 2010)。大量先锋种的增生和演替后期树种的死亡会导致群落往演替初期发展并导致群落功能和稳定性的下降(Oliveira, Santos et al. 2008, Tabarelli, Lopes et al. 2008, Putz, Groeneveld et al. 2011)。而性状组成发生的变化是和片段化内生境条件发生变化所相关的(表 6-1)。如大种子植物由于散布者(主要是哺乳动物)的消失而散布率低(Cramer, Mesquita et al. 2007), 导致种子雨和种子库都发生变化, 因而种群结构发生变化(Costa, Melo et al. 2012, Santo-Silva, Almeida et al. 2013)。而大树死亡率更大则是由于片段化导致辐射增强、环境变干, 尤其对顶层树种水分输送造成困难(Briant, Gond et al. 2010)。因此, 在群落水平上, 物种组成转变成具有更多寿命短、小种子、低木材密度的物种(Laurance, Nascimento et al. 2006, Ockinger, Lindborg et al. 2012)。

性状组成的改变会导致功能多样性的改变。目前关于功能多样性的研究主要集中在物种聚集过程、群落结构和功能研究上, 应用于生境片段化的研究较少, 但是近年来部分生态学家进行了一些探索。如植物繁殖系统的变化导致小片段内植物的功能多样性下降(Girao, Lopes et al. 2007), 因而小森林片段只能维持特定生境的性状多样性(Lopes, Girao et al. 2009), 而 Kooyman 等(Kooyman, Zanne et al. 2013)发现木本和藤本植物的物种多样性都与森林斑块的面积呈正相关, 但是小斑块内物种生态位较宽, 因而拥有较高的功能多样性。而另一项在浙江千岛湖的研究表明功能丰富度随着岛屿面积增加而增加, 但是功能均匀度却随着岛屿面积的增加而降低, 表明大岛屿可能资源利用不够充分, 其功能稳定性更低(Ding, Feeley et al. 2013)。在森林边缘的鸟类的功能均匀度高于森林内部, 而鸟类食虫活动也随着功能均匀度的增加而增加, 表明在森林边缘的资源得到较为合理的利用(Barbaro, Giffard et al. 2013)。在巴西南部森林片段中, 植物功能性状组成发生了变化, 但是功能丰富度并未发生改变, 且在

内部的功能均匀度大于外部，表明内部结构更稳定，可随着斑块面积的增大，功能均匀度和发散度都降低(Magnago, Edwards et al. 2014)。这些相互矛盾的结果可能与生境的特殊性和非随机片段化过程有关，如本论文第三四章所述。即环境本身的属性决定了功能多样性的分布，而与生境片段化效应关系不大。

表 6-1 植物性状对生境片段化的响应。

Table 6-1. Traits reaction to fragmentation effect.

Plant traits 植物性状	片段化后 After fragmentation	原因 Reason
Leaf	leaf size/number increase (Bruna and de Andrade 2011)	More sunlight at the edge
Wood density	Decrease (Laurance, Nascimento et al. 2006, Michalski, Nishi et al. 2007)	Hyper-abundance of pioneer species (Tabarelli, Aguiar et al. 2010), increased edge effect.
Leaf thickness	Canopy trees decrease(Malcolm 1994)	Impoverishment of big trees
Height	Large trees die more(Laurance, Delamonica et al. 2000)	(Oliveira, Santos et al. 2008) Drought in the canopy (Briant, Gond et al. 2010)
Seed	Small seeded plants increase with Big seeded plants decrease (Cramer, Mesquita et al. 2007, Costa, Melo et al. 2012, Santo-Silva, Almeida et al. 2013) Some big seeded plants benefit (Andreazzi, Pimenta et al. 2012) Dispersal model changes	Disappear of large seed dispersers(Wotton and Kelly 2011)
life form	Short lived benefit but long lived species declined(Lindborg, Helm et al. 2012, Santos, Santos et al. 2012)	Invasion of pioneer species
Reproductive traits	Shifts to smaller flower (Girao, Lopes et al. 2007)	Disappear of pollinators Blocked gene flow
Colonization capacity	Reduced (Soons and Heil 2002)	

环境过滤机制被广泛认为对性状分布有影响(Shipley, Vile et al. 2006, Moles, Ackerly et al. 2007, Swenson and Weiser 2010)。植物功能性状对环境变化尤其敏感，如沿着干扰梯度的增加，群落平均木材密度呈线性递减(Slik, Bernard et al. 2008)，而木材密度-物种多度关系也随

着土壤含水量的增加而发生改变(Cornwell and Ackerly 2010)。因而，功能性状会随着生境片段化导致的环境变化出现定向性的变化，但是同时会受到群落本身环境的影响。那么当片段化的基质不一样，而生境片段化又导致群落性状发生改变，哪一种作用更强？目前鲜有研究关注此类问题，尤其是在环境异质性较高的区域，如西双版纳地区。森林片段大多分布在土壤条件较差（石灰山地区）、低海拔、陡峭的区域，物种具有特定适应此类生境的性状，而生境片段化过程如何影响这些物种的性状？本研究聚焦在森林片段的性状组成和功能多样性格局，并结合环境条件和片段化效应，试图区分这两者的影响并为深层次地理解当地的生物多样性保护、保护区规划等提供理论上的支持。

6.2 研究方法

6.2.1 性状数据收集

由于性状的选择对功能多样性指数的计算很关键，应尽量选择那些能代表植物生活史性状但又没有相关性的性状，许多研究表明叶面积、最大树高、种子大小、木材密度、生活型是植物适应能力的几大主要性状(Westoby, Falster et al. 2002)。因而本研究选择这些性状，其重要性和数据收集过程见表 6-2。做野外调查时期，对调查的每个个体采集带有至少 5 片成熟叶子的小枝条，于实验室及时采摘下来编号，并摊开于惠普扫描仪下，进行扫描，并用 Image J 软件(<http://rsb.info.nih.gov/ij/>)来进行叶面积计算处理，取平均值得出叶面积的值。由于许多植物落叶或太高不能取实际叶片，故而我们通过模型拟合的方法来计算叶面积值：测量每份标本中最大叶的最大叶长和叶宽数据，每种植物测量 10 个标本以上，去平均最大叶长、叶宽数据，并根据 $\log(\text{叶面积})=0.623 \times \log(\text{长} \times \text{宽})$ 来计算其他物种叶面积。由于时间限制，故而种子数据主要来自数据库收集。其中 38 种来自西双版纳热带植物园种子库，23 种来自中国木本植物种子，1 种来自昆明植物所种质库，68 种来自 Kew seed bank，其余没有可获得数据的物种我们采取使用 Kew 园种子库的物种属内平均值的方法来替代，共有 131 种，39 种使用 Kew 园种子库科内所有物种的平均值。其余物种（尤其是未鉴定到物种水平的物种）根据其种子描述大小以种子近似的可疑种代替。木材密度的数据亦主要来自于网上资源收集。2009 年于野外实际测量的物种 9 个，来自同地区同行的数据 32 个，网上收集 1 个，来自于木材密度数据库的 104 个。由于一些研究表明，当数据缺失时，可使用采取属内均值的方法来替代(Stewart and Possingham 2005, Slik 2006)。对于其他未鉴定到种水平的物种我们采取属内均值（132）或科内均值（34）的方法来替代。根据中国植物志的描述来提

取记录中的最大树高值和生活型，我们将所有树种分为灌木和乔木。很多研究表明，种内变异是一个影响研究准确性的问题(Andrews, Kinkel et al. 1987)。基于人力物力的局限性，本研究没有将之纳入考虑范围，需要进一步研究。

表 6-2 植物功能性状的主要性和收集方法及其依据。

Table 6-2 The methods on the collection of plant functional traits and their importance.

性状 Traits	数据收集 Data compile	参考依据 Reference	重要性 Importance
最大树高 Maximum height	Herbarium records and Books	Flora of China: http://www.tropicos.org/Project/FC	Adult light niche, colonizing ability(Moles, Warton et al. 2009, Thomson, Moles et al. 2011)
叶面积 Leaf area	From formula(216 species) Real scanned (95) Xishuangbanna Tropical Botanical Garden Kunming Institute of Botany Institute of Botany, China Specimen missing species: Literatures (16 species)	Flora of China: http://www.tropicos.org/Project/FC Local flora:(Zhu 2008)	Photosynthesis and respiration rates, varying in a predictable way in response to environmental gradients(Wright, Reich et al. 2004, Malhado, Malhi et al. 2009)
木材密度 Wood density (oven-dry)	Literatures and databases(146 species) Genus (132) Family (34)	Global wood density database(Zanne, Lopez-Gonzalez et al. 2009) Seeds of woody plants in China(Chen 2000) Literatures (Zhang, Slik et al. 2011) <u>TRY database:</u> http://www.try-db.org/	Wood economics spectrum(Swenson and Enquist 2007, Chave, Coomes et al. 2009)
种子重量 Seed mass	Seed Bank(107) Genus mean value (131) Family mean value (39)	Seeds of Woody Plants in China(Chen 2000), XTBG seed bank, <u>Kew</u> <u>database:</u> http://data.kew.org/sid/	Representation of the trade-off between more seeds and high quality seeds(Andreazzi, Pimenta et al. 2012)
生活型 Life form	Field identification and Flora of China as references		

6.2.2 土壤数据

土壤获得后,经前期处理准备后,送交西双版纳热带植物园中心实验室协助测量。测量方法如表 6-3: 由于后期获得土壤调查数据,我们将土壤数据纳入分析功能性状组成和功能多样性模型分析中。由于土壤参数较多,且存在相关性,因此我们通过 PCA 方法提取主要影响因子(表 6-4)。PCA 第一轴是土壤养分如全效元素和 pH 等,第二轴代表的是土壤颗粒组成,第三轴代表的是钾元素的影响,以上三轴解释了土壤 78.6%的变异,因而被纳入模型中。

表 6-3 测定土壤参数的方法及其标准(国家林业局, 1999)。

Table 6-3 Methods on the measurements of soil parameters.

参数	方法	依据标准
pH	电位法测定(土:水=1:2.5)	LY/T 1239-1999;
有机质、全氮	碳氮分析仪测定	碳氮分析仪/Vario MAX CN
全磷、全钾、全钙	HClO ₄ -HF 消解, ICP-AES 测定	LY/T 1254-1999
水解氮	碱解扩散法测定	LY/T 1229-1999
有效磷	0.03 mol/LNH ₄ F-0.025mol/L HCl 浸提, 钼锑抗比色法测定	LY/T 1233-1999
速效钾	1 mol/L 中性 CH ₃ COONH ₄ (pH=7.0) 浸提, ICP-AES 测定	LY/T 1236-1999
交换性钙	1 mol/L 中性 CH ₃ COONH ₄ 交换浸提, ICP-AES 测定	LY/T 1245-1999

表 6-4 土壤数据的主成分分析。

Table 6-4 PCA analysis of soil parameters.

Parameters 土壤参数	PC1	PC2	PC3	PC4
pH	0.342639	-0.0068	-0.07193	-0.37104
全氮 (T.N)	0.367208	-0.14151	0.102145	0.101166
有机质(O.M)	0.306971	-0.26872	0.219982	0.19399
全磷 (T.P)	0.362676	-0.02324	-0.17175	0.088049
全钾 (T.K)	-0.10887	0.311751	-0.64215	-0.00031
全钙 (T.Ca)	0.373459	-0.05901	0.000867	-0.15835
砂粒 (>0.2mm)	-0.26514	-0.41918	0.02252	-0.22395
粉粒 (0.02>大小>0.002mm)	0.280821	0.220797	-0.08604	0.206942
粘粒 (<0.002mm)	0.150192	0.474327	0.053339	0.158988
水解氮 (Hy.N)	0.334911	-0.18785	0.067893	0.239423
有效磷 (A.P)	-0.03571	-0.50137	-0.29518	-0.06086
速效钾 (A.K)	0.199516	-0.18971	-0.61614	-0.00098
交换性钙 (Ex12Ca)	0.213789	0.185514	0.109641	-0.77611

6.2.3 多样性指数

基于物种数常常被作为一个衡量物种多样性的指数,我们采用计算物种数目的方法作为衡量物种多样性的指标。我们使用 R package 中的 FD 函数包来进行性状多样性的计算,调用函数 $FD=dbFD(abun, traits)$ 来计算(Laliberté, Shipley et al. 2010), 其中两个数据集 *abun* 是样地调查数据, *traits* 是每个物种的性状数据。计算可获得 FRic, Fever, FDiv, Fdis, RaoQ 和群落权重性状值 (CWM: Community weighted value), 群落权重性状值是一个衡量群落性状组成的优良指标(Lavorel, Grigulis et al. 2008)。

$$CWM = \sum_{i=1}^n p_i \times trait_i \quad (11)$$

其中 p_i 是物种 i 的相对多度, $trait_i$ 是物种 i 的性状值。

6.2.4 数据分析

环境因子间的相互关系分析, 分析方法类同第四章。

6.3 结果

6.3.1 物种性状的分布规律

西双版纳地区物种多样性高, 因而其性状分化也较大。从 1 米高的树木到 62 米高, 叶面积从 0.96 到 3687 平方厘米, 而木材密度跨度也较大, 从 *Kydiacalycina* 的 0.26 克每立方厘米到 *Lithocarpustruncatus* 的 1.018 克每立方厘米 (表 6-3)。这些物种性状多样化分布受到环境的影响, 因而呈现不同的规律。

表 4 所有物种性状的分布状况。

Table 6-4 The trait values of all the species in the forest fragments.

Index	Maximum height	Leaf area(cm ²)	Wood density(g/cm ³)	Seed mass(g)
Median Value	14.102	54.816	0.569	157.838
Maximum value	62	3687.424	1.018	65000
Minimum value	1	0.968	0.206	0.017

性状的分布受到地形、干扰、石灰山地区与否等因素的影响。如在沟谷生境中, 叶面积指数显著大于山坡和山脊生境 (图 6-1)。而在干扰生境中, 群落权重叶面积值显著大于非干扰区域, 而种子重量和木材密度则显著较小 (图 6-2)。在石灰山地区则有更高的木材密度和种子重量, 更小的叶面积; 同时我们发现石灰山地区有更大的群落权重最大树高 (图 6-3), 这可能与石灰山地区物种数较少但会有如四数木和榕属等大树所致。然而, 我们并未发现性状分布和生境片段化效应相关的因子如斑块大小具有显著联系 (图 6-4)。

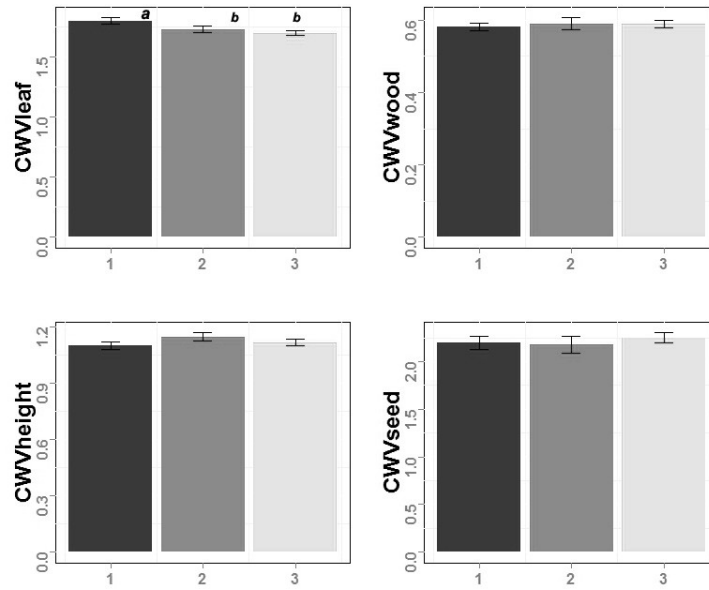


图 6-1 群落权重功能性状值在不同地形位置的差异。1.沟谷；2.山坡；3.山顶。

Fig.6-1 The difference of community weighted trait values in different topographical positions. 1. Valley; 2. Slope; 3. Ridge.

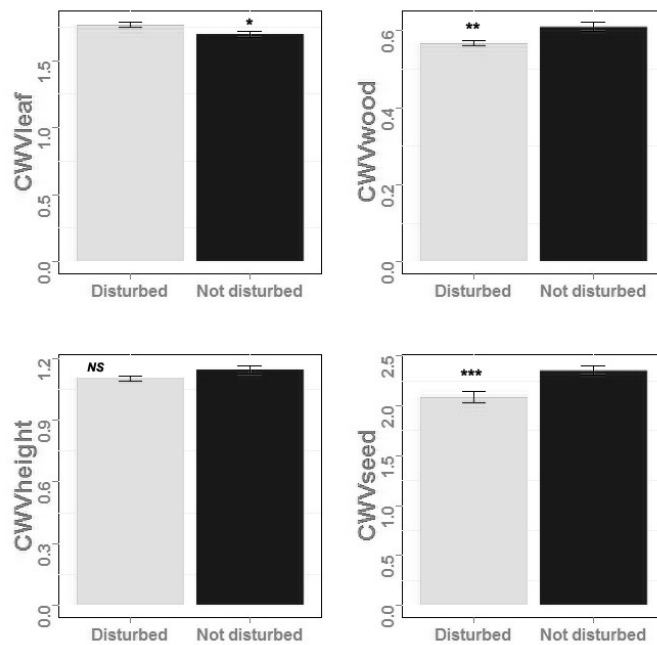


图 6-2 群落权重功能性状值在干扰与非干扰生境的差异。

Fig. 6-2 The difference of community weighted trait values in disturbed fragments and non-disturbed forests.

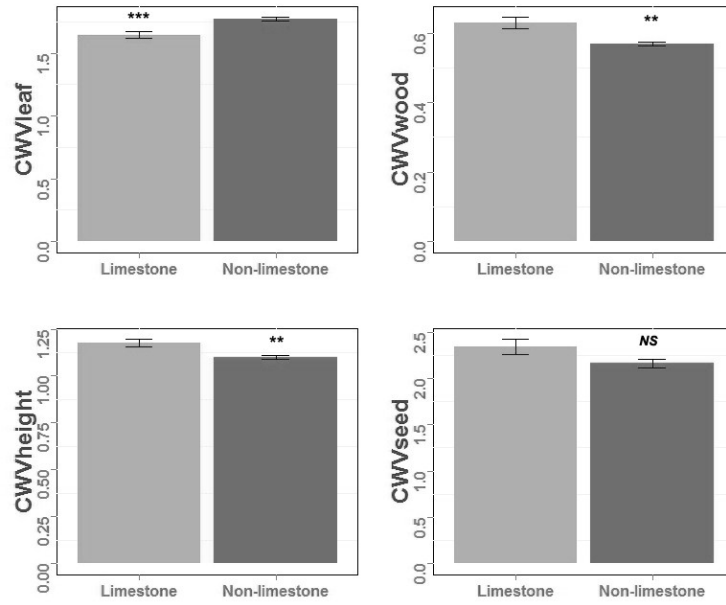


图 6-3 群落权重功能性状值在石灰山地区与非石灰山地区的差异。Limestone: 石灰山；Non-limestone: 非石灰山地区。

Fig. 6-3 The difference of community weighted trait values in limestone forests and non-limestone forests.

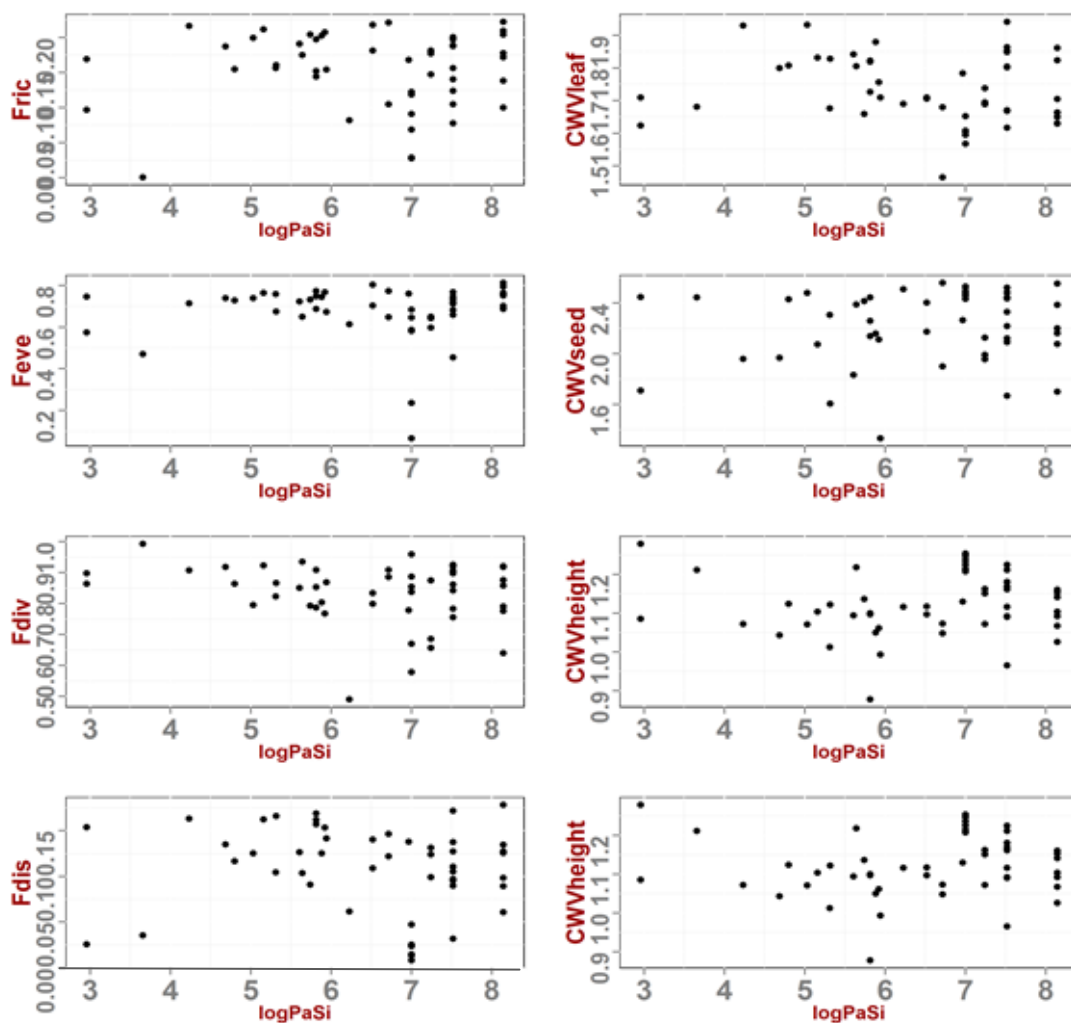


图 6-4 散点图显示森林片段大小与性状组成和功能多样性间不存在显著关系。Feve: 功能均匀度; Fdiv:功能发散度。Fdis: 功能驱散度。logPaSi: Log (斑块面积大小)

Fig. 6-4 Scatterplot shows that no significant relationship between patch size and traits composition and functional diversity indices. Fric: Functional richness; Feve: Functional evenness; Fdiv: Functional divergence; Fdis: Functional dispersion. logPaSi: Log(patch size)

6.3.2 功能多样性的分布规律

与功能性状组成类似，斑块大小对功能多样性指数也无显著效应（图 6-4）。我们发现，功能多样性指数和物种多样性指数间存在显著相关性，因而呈现较为类似的结果（图 6-5）。且在不同地形和土壤条件下也呈现不同的规律，如在非石山地区功能丰富度和均匀度显著高于石灰山地区，而在沟谷地区也显著高于其他两种地形位置中生境。但是功能发散度并未发现任何差异（图 6-6）。通过模型选择和偏相关分析，可以看出环境因素比片段化效应的贡献更大（表 6-5），如环境因素能解释功能丰富度 55.7%的变异，但片段化效应只有 5.8%，

而功能多样性指数可能由其他物种聚集机制决定因而只能解释其 16.7%的变量。

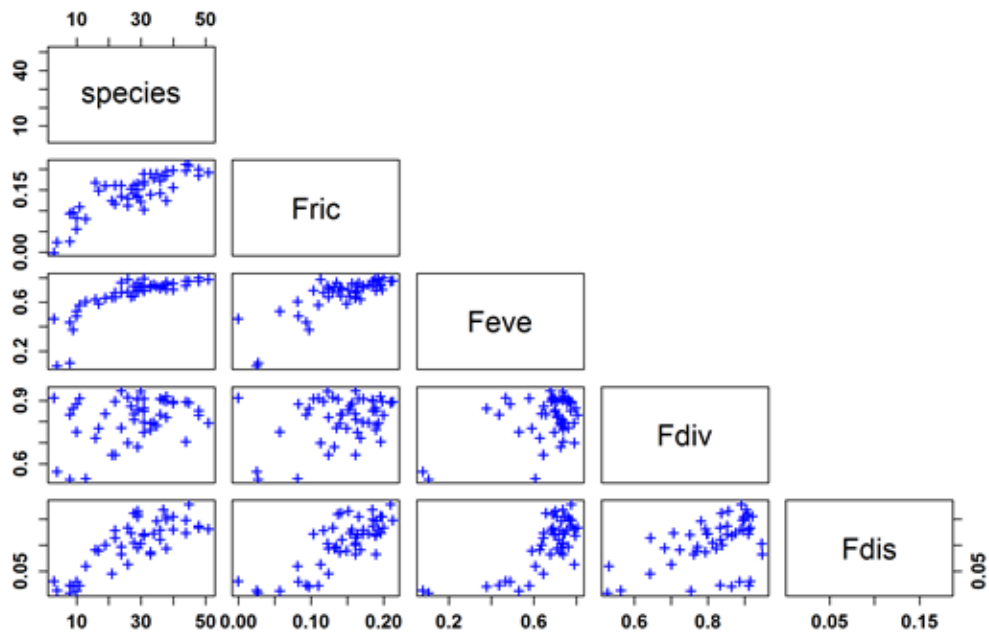


图 6-5 功能多样性之间和物种丰富度的关系图。Fric: 功能丰富度; Feve: 功能均匀度; Fdiv: 功能发散度。Fdis: 功能驱散度。

Fig.6-5 The relationship between species richness and functional diversity indices.

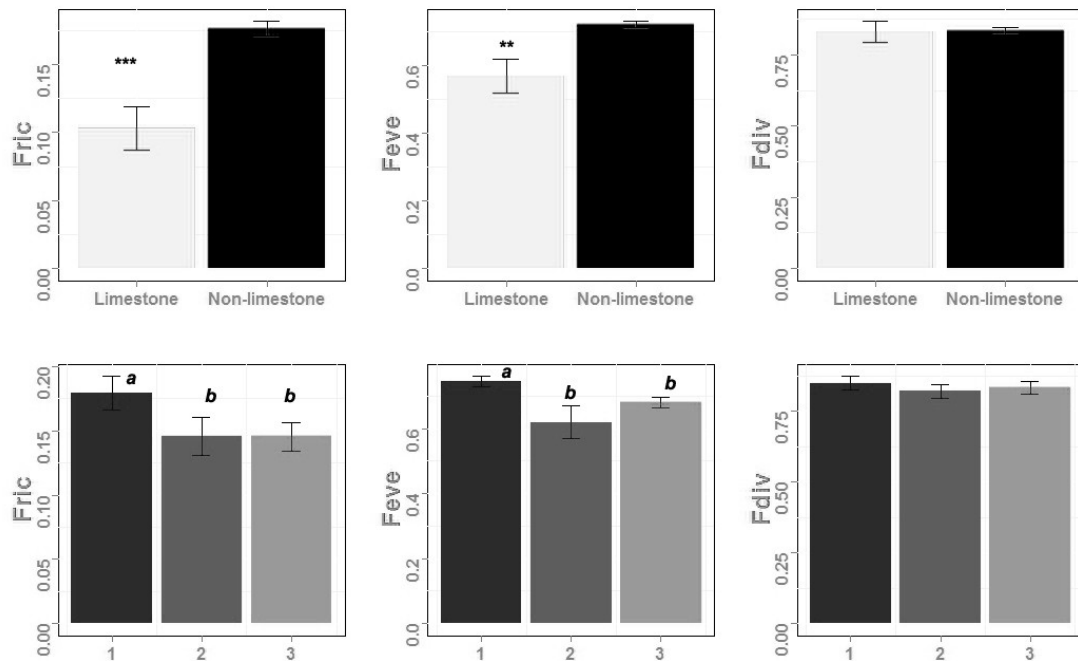


图 6-6 群落权重功能性状值在不同生境下的差异。Limestone: 石灰山; Non-limestone: 非石灰山地区。1.沟谷; 2.山坡; 3.山顶。Fric: 功能丰富度; Feve: 功能均匀度; Fdiv:功能发散度。

Fig. 6-6 The difference of community weighted trait values in different forest types. 1. Valley; 2. Slope; 3. Ridge.

表 6-5 基于 AIC 值以解释功能性状组成和功能多样性分布的最优模型。偏相关分析被用于区分环境条件差异和片段化效应的不同解释度。其中 Leaf, seed, wood, height 分别代表群落权重的性状值：叶面积、种子重量、木材密度和最大树高。Fric: 功能丰富度; Feve: 功能均匀度; Fdiv: 功能发散度。变量包含 1) 是否是石灰山; 2) 坡度; 3) 地形位置; 4) \log_{10} 后的森林片段面积; 5) 海拔; 6) 是否干扰过; 7) 边缘距离; 8) 是否在保护区内; 9) 土壤 PCA 轴 1; 10) 土壤 PCA 轴 2; 11) 土壤 PCA 轴 3; 12) 空间因子。其中大多数模型表明, 环境差异性比片段化效应解释的量要高。

Table 6-5 Best models for the traits composition/functional diversity based on AIC values. And partial regressions were used for disentangling the effect of environmental variables and fragmentation. Leaf, seed, wood, height indicates the community weighted value of leaf area, seed mass, wood density and Maximum height. Fric: functional richness; Feve: functional evenness; Fdiv: functional divergence. Variables included 1) limestone, 2) slope, 3) topographical type, 4) \log_{10} forest fragment area, 5) elevation, 6) disturbed, 7) distance to edge, 8) reserved, 9) PC1, 10) PC2, 11) PC3, 12) spatial filters, respectively. For most of the indices, environment variables show higher explanation power than fragmentation effect.

Index	Best models	Environment	Fragmentation	Spatial	Total explanation power
Leaf	1, 3, 4, 10	0.478	0.026		0.567
Seed	4, 5, 6, 8	0.287	0.012		0.337
Wood	1, 4, 5, 6, 8, 12	0.409	0.024	0.094	0.412
Height	1, 4, 5, 6, 8	0.423			0.423
Fric	1, 2, 3, 4, 6, 7	0.557	0.058		0.635
Feve	1, 4, 6, 8, 9, 10, 1, 2	0.459	<.001	0.131	0.557
Fdiv	2, 4, 8	0.059	0.046		0.167

6.4 讨论

6.4.1 森林片段中性状组成和环境、片段化效应的关系

本研究中未发现片段化效应(斑块大小、边缘效应)对性状组成有显著影响。这一结论和许多研究结果不一致,我们同时并未观察到许多研究所报道的结果:大片段生境中植物更趋向于有大种子、高木材密度、大叶面积、和高最大树高值(Laurance, Nascimento et al. 2006, Cramer, Mesquita et al. 2007, Bruna and de Andrade 2011, Laurance, Camargo et al. 2011)。这可能与两方面的因素有关:第一,树木由于生活周期长,橡胶种植年龄在 20-30 年之间,因而生境片段化对树木的影响有一个滞后反应,需要长时间作用才能体现出来,如一些研究表明这种“灭绝债务”可能要过 100 年才能体现出来(Helm, Hanski et al. 2006, Rogers, Rooney et al. 2009),但是对周转率极大的草本而言这种“灭绝债务”则不存在(Adriaens, Honnay et al. 2006)。亚马逊热带雨林的研究表明,对树木而言,22 年后物种组成和性状组成即已发生显著改变,32 年后则功能下降,热带雨林片段前途堪忧(Laurance, Lovejoy et al. 2002, Laurance, Camargo et al. 2011)。这说明在西双版纳地区也许另一方面的因素作用更大,即森林原有的环境条件还在,即环境尚未发生巨大的变化。环境条件尚未发生巨大变化因而导致原有物种尚能维持(Melo, Arroyo-Rodriguez et al. 2013),且保存了原始性状。然而我们的研究和最新的研究一致,即环境条件比片段化效应对群落性状组成有更大的贡献(Kimberley, Alan Blackburn et al. 2014)。Kimberley 等强调环境条件对成熟林的影响更大,表明幼龄林更容易受到片段化的影响,而成熟林有更加稳定的环境条件则片段化影响不大。

因而,逻辑上讲,生境片段化会导致森林片段内的环境条件发生变化,如辐射和土壤失水率增加,群落内环境变得干燥,导致耐阴树种受到严重威胁,而使得整体上群落结构和功能发生改变,趋向于演替初级阶段发展(Tabarelli, Lopes et al. 2008, Putz, Groeneveld et al. 2011)。这一现象在环境较为均质的巴拿马热带雨林更为明显。这表明,片段化效应是通过环境条件发生改变和生境隔离来作用于群落结构和功能的。与干扰机制一样,干扰强度的增加会导致系统内部环境干燥并使得群落平均木材密度的显著负相关(Slik, Bernard et al. 2008)。然而,根据本文前几章的研究,森林片段本身就分布在不同的环境基质上,因而群落本身即带着不同的性状组成和功能多样性,如研究中发现片段森林更倾向于分布在坡度大、海拔高的区域(Sandel and Svenning 2013),这些水分短缺的区域更倾向于含有木材密度大、种子大的物种(Cornwell and Ackerly 2010),如壳斗科植物(Vellend, Bjorkman et al. 2008)。对动物而言,如森林片段的生境质量决定了鬃毛吼猴的物种组成和多样性,而不是片段大小(Arroyo-Rodríguez and Mandujano 2006)。在本研究中,是否在石灰山土壤基质之上,是决定群落功能性状组成的重要因素。如石灰山地区植物普遍含有较高的木材密度以适应石灰山土层薄、储水能力低的地貌特点,如油朴、闭花木等(Fu, Jiang et al. 2012),且物种单一。因而

不难推断，随着石灰山面积的降低，并不一定会使其性状组成发生变化。

6.4.2 功能多样性和生境条件、片段化效应的关系

本研究发现随着片段化效应（如斑块大小、边缘效应）的增加，功能多样性指数并不呈现相关性。同理，这和上述理论一致，即环境的影响大于片段化效应改变环境造成的影响。许多研究表明，在小森林斑块内，随着携带着特定性状的物种的消失，其功能多样性会呈现下降趋势(Lopes, Girao et al. 2009, Bregman, Sekercioglu et al. 2014)。片段化导致物种水平和性状水平的同化(Lobo, Leao et al. 2011, Abadie, Machon et al. 2013)，导致大量具有快速生长，喜干扰的物种的增生。然而，很多研究指出，大森林斑块也不稳定，甚至有很低的功能多样性，表明其系统不稳定性(Ding, Feeley et al. 2013)。甚至在巴西热带雨林中，功能均匀度和发散度都随着斑块面积的增加而下降，表明大斑块内性状的多度和主导度都发生了变化，其冗余性状和系统稳定性都降低了(Magnago, Edwards et al. 2014)。在这项研究中发现森林边缘的功能均匀度较森林内部为低，表明边缘效应降低了功能多样性，然而另一项研究却表明在边缘功能多样性更高因为新的临窗开辟了生态位，使得资源暂时得到了更充分的利用(Barbaro, Giffard et al. 2013)。许多研究发现，边缘地区的环境条件的改变导致其生态过程比森林内部更不稳定，导致暂时的基因、性状和行为上的变化只是个短时期内的反应，需要更长时间的观测(Ewers and Didham 2006)。这些研究表明，复杂的关系存在于功能多样性指数和斑块大小之间，这很可能是由于研究地的环境差异性决定的。如一项在浙江省片段森林中的研究表明，次生林由于其环境条件尚未发生巨大变化因而仍能维持较高的功能多样性，但是这可能只是暂时的现象(Böhnke, Kröber et al. 2013)。本研究指出，功能多样性指数的分布主要是受到环境条件影响，当环境条件导致的影响大于片段化效应产生的环境影响时，会表现出大斑块生境反而拥有更低功能多样性。可以预测的是，片段化效应会随着时间的推移逐渐增加，甚至达到比原始生境条件差异性作用更大的地位，尤其是在同质性较高的基质环境中，那样即便环境条件较好，片段化效应也会成为阻碍物种发展的因素(Soomers, Karssenberget al. 2013)。

本研究强调了森林片段内的环境条件对群落性状组成和功能多样性的重要性，这一结论与许多理论一致。如随着演替过程时间上的变化，群落内内部逐渐郁闭度增加，阳光减少等促使物种性状往大种子、高木材密度、小叶子方向发展(Shiple, Vile et al. 2006, Purschke, Schmid et al. 2013)，而功能多样性则呈现上升趋势(Lohbeck, Poorter et al. 2012)，其他过程如干扰导致的环境变化也会促使性状和功能多样性发生变化(Slik, Bernard et al. 2008, Biswas and Mallik 2010)。因而，在实际的森林保护行动中，优先保护那些具有较好生境条件，如处

于较低海拔、优良土壤上的小森林，而不是仅仅专注于保护面积是很有必要的，因为这些小片段可能含有丰富的物种并作为许多生物最后的避难所(Turner and Corlett 1996)。

6.5 小结

本研究区分了片段森林自身环境条件和片段化效应对群落性状组成和功能多样性的影响，由于时间上的影响，片段化效应并没有表现出关键的效应。许多研究并没有注意到片段化过程的非随机性，没有注意到生境丢失过程和片段化过程的独立性和相互影响性(Trzcinski, Fahrig et al. 1999)，生境丢失如植被覆盖率对当地植物多样性的影响远大于片段化效应。因而我们提出以下几点建议：

1. 生境片段化研究应当考虑片段化生境本身条件差异；
2. 进一步的研究应当考虑时间效应，应就环境和片段化效应的影响做时间上的比较。
3. 生物多样性保护应当更关注生境丢失的过程，尽量避免那些优质生境的森林被破坏。

在本研究中发现，森林片段是否为石灰山地区和地形是决定生物多样性和物种组成的重要因素，因而基于片段化研究的数据和补蚌大样地的数据，我们将进一步阐述这两部分内容对生物多样性分布，尤其是植物性状组成和功能多样性分布的影响。

第七章: 石灰山地区植被和非石灰山地区植被的功能性状组成及其多样性分析

7.1 引言

东南亚地区正经受着世界上最严重的威胁,其四分之三原始林都被转化成农业用地且有研究预测到 2100 年其 42%的生物多样性也将丧失(Sodhi, Koh et al. 2004, Sodhi and Brook 2006)。在 1980 年到 1990 年间,原始林是农业用地的主要来源,如在东南亚地区,约 60%的农业用地来自原始林,30%来自干扰林,因而对于残存森林的研究刻不容缓(Gibbs, Ruesch et al. 2010)。在东南亚地区,随着种植业的扩张,橡胶种植占据了低地林区,而油棕则取代了湿地和泥炭地(Abdullah and Nakagoshi 2007),这一趋势随着橡胶和油棕价格的增长而越发严峻,使得只有部分不可使用或较难利用的森林被残留下来。最近的研究表明,人类对森林利用有显著的非随机利用规律,即更倾向于转化那些更低海拔、地势平坦、土壤较好的区域(Simonson and Johnson 2005, Sandel and Svenning 2013),如在东南亚非石灰山地区的森林由于农业利用价值低而未遭到破坏(Zhang and Cao 1995, Liu and Slik 2014)。因此,系统评估残存森林片段尤其是石灰山地区植被对于维持当地高物种多样性和系统功能稳定性是至关重要的。

石灰山地区占据东南亚 400,000 平方千米的面积,并占中国约七分之一的面积,且主要分布在华南地区(Yuan, Zhu et al. 1991, Day and Urich 2000)。通常,石灰山地区被认为具有高碱性、薄土层和由于岩石穿孔导致的干旱,然而其土壤却较为肥沃(Clements, Sodhi et al. 2006),且通常地形条件复杂(Corlett 2009)。研究表明,石灰山森林含丰富的物种和特有性,尤其针对蝙蝠、蜗牛等偏好此类生境的类群而言(Clements, Ng et al. 2008, Furey, Mackie et al. 2010)。石灰山地区同时也是高植物多样性和特有性的维持地区(Zhu, Wang et al. 2003, Clements, Sodhi et al. 2006)。如在马来西亚,11%的树种只能在石灰山地区才能发现(Chin 1977)。同时,也有研究表明石灰山地区相较其他森林含有较少的物种多样性(Felfili, Nascimento et al. 2007, Tang, Lu et al. 2011),但是拥有较为独特的物种组成,如优势树种具有慢速生长、干旱耐受的特性,表明其功能特异性(Fu, Jiang et al. 2012)。因而,石灰山地区拥有着较为独特的植被类型,具有较高的保护价值,如在西双版纳地区是四大植被类型之一(Cao and Zhang 1997),且是生物保护多样性的保护的“方舟”(Clements, Sodhi et al. 2006)。

不幸的是,近年来在东南亚地区许多石灰山植被也得到较大的开发利用,包括矿石开采、交通、农业种植等极大地威胁着石灰山地区生物多样性及其功能(McMillan and Larson 2002, Clements, Sodhi et al. 2006, Clements, Ng et al. 2008)。很多研究表明,一旦石灰山植被被破坏容易导致石漠化,其恢复过程会很漫长艰难(Tuyet 2001, Wang, Liu et al. 2004)。基于石灰山植被潜在的高保护价值,对于其群落结构和功能的评估是很迫切的,尤其是对干扰的抵抗能力等。然而,由于在石灰山地区工作的艰巨性,很少有研究在热带雨林进行(Brewer, Rejmánek et al. 2003)。虽然少数研究突出了评估石灰山植被价值的意义,却没有从群落结构、功能过程的角度来解释和评估石灰山植被的脆弱性。

最近,功能多样性指数被证明是反映群落聚集过程和系统功能很好的评估指标(Diaz, Lavorel et al. 2007, Pakeman 2011)。相较于物种多样性,功能性状组成和多样性提供了环境条件与物种作用的信息,可用作评估干扰对群落的影响(Mouillot, Graham et al. 2013),如用来评估亚热带地区管理强度的影响(Maeshiro, Kusumoto et al. 2013)。经典研究表明,高物种多样性往往伴随着高功能多样性(Tilman, Knops et al. 1997),但是这种关系常常随着干扰强度和生境类型变化而变化(Mayfield, Boni et al. 2005),如在中度干扰时这种关系的强度则不是很高(Biswas and Mallik 2011)。然而,这一关系却很少被用到实际的森林类型中。基于此,我们使用植物功能性状试图对石灰山地区功能性状及其多样性做一个评估。基于石灰山地区物种数相较于其他同地区为少,因而我们推测石灰山植被功能性状多样性也较低。

在西双版纳地区,由于橡胶偏好低海拔、坡度和土层厚、水分充足的地区,石灰山植被因其处于陡峭的地形和大量的石灰石裸露不利于种植因而得以保存下来(Zhang and Cao 1995, Liu and Slik 2014)。在1976年尚有76%的地区被森林覆盖,到2007年西双版纳地区只有44%的地区被森林覆盖,且这一趋势还在继续(Li, Aide et al. 2007)。事实上,正是因为这一原因导致许多生物得以在石灰山地区重新发现而非其他地区(Fisher 2011)。乐观地讲,这一现象为比较西双版纳(在一个更大的尺度上,整个东南亚地区)片段化的石灰山及非石灰山林功能性状组成及多样性的差异提供了理想的环境。这篇文章里,通过比较在西双版纳同一地区的石灰山和非石灰山林片段的性状组成和多样性,我们试图回答以下问题:1.石灰山地区植物是否有不同于其他森林的策略?2.功能多样性能否为评估残存森林片段提供生物多样性保护方面的信息?

7.2 研究方法

7.2.1 研究数据

数据来源于第六章。然而，基于森林类型的不同，我们将 50 个样地中分成三种类型：石灰山林(Limestone forest)，以闭花木、轮叶戟、油朴等为优势种的群落；壳斗科林(Fagaceae forest)，以壳斗科物种如短刺栲、石栎属等为优势种的群落和无典型优势种的混合林(Mixed forest)。

7.2.2 数据分析

为了检验森林类型对性状组成和功能多样性指数的影响，我们基于各个指数是正态分布的并使用广义线性模型。为了排除空间因子和环境条件差异性的影响，我们将海拔、坡度、干扰、保护区内外和土壤等因素纳入模型中。

7.3 结果

7.3.1 物种多样性和组成

结果发现，在石灰山和非石灰山森林其群落结构存在一定差异（表 7-1），胸高断面积在混合林内显著高于石灰山森林，树分布密度也显著在非石灰山地区为高。以物种多样性为例，虽然调查的样地不一样，但是石灰山样地的物种数显著少于非石灰山样地（图 7-1）。但是，仍有几个样地含有较高的多样性，表明其具有较高的变异性。

表 7-1 三种森林类型的群落结构。

Table 7-1 The community structure of three forest types.

Forest types 森林类型	多度	前 5 种树种所 占个体比例	样地数	物种丰富度	胸高断面 积(cm ² /m ²)
Mixed forest		21.90%	17	38.2±6.9	92.2±56.1
<i>Millettia leptobotrya</i>	133				
<i>Pittosporopsis kerrii</i>	93				
<i>Phoebe lanceolata</i>	66				
<i>Baccaurea ramiflora</i>	49				
<i>Polyalthia simiarum</i>	46				
Fagaceae forest		40.50%	18	26.7±6.4	74.8±33.6
<i>Castanopsis fleuryi</i>	217				
<i>Millettia leptobotrya</i>	189				
<i>Aporosa yunnanensis</i>	152				

<i>Castanopsis echinocarpa</i>	128			
<i>Castanopsis mekongensis</i>	67			
Limestone forest		62.30%	15	17.5±11.6
<i>Cleistanthus sumatranus</i>	717			
<i>Lasiococca comberi</i>	104			
<i>Celtis philippensis</i>	90			
<i>Sumbaviopsis albicans</i>	33			
<i>Kydia calycina</i>	33			

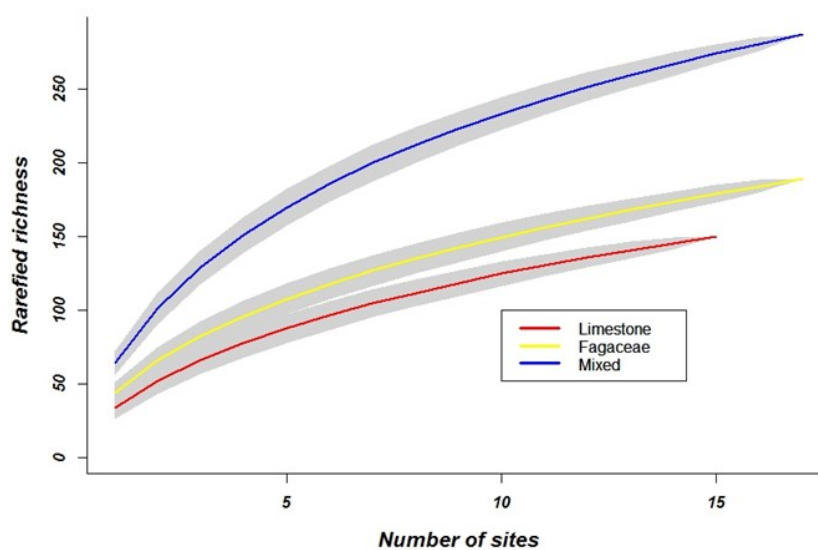


图 7-1 在不同生境类型中的物种-面积（样地数）曲线。Limestone: 石灰山森林；Fagaceae: 壳斗科林；Mixed: 混合林。

Fig.7-1 The species-area (number of plots) curve among habitat types.

通过比较物种组成，我们发现三种森林类型间存在显著的差异性（表 7-1）。其中，石灰山地区以闭花木、油朴、轮叶戟等为主要树种，而在其他地区以壳斗科、蝶形花科等的主，如小果栎（图 7-2）。

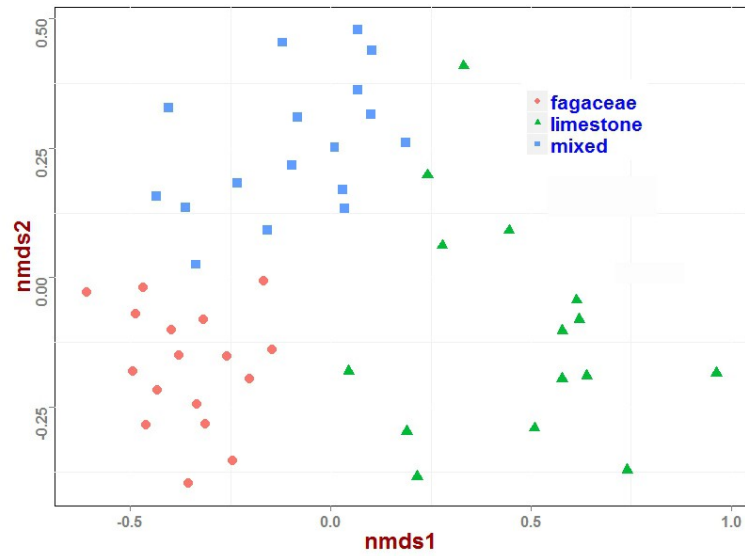


图 7-2 不同森林生境下的物种组成。

Fig. 7-2 Species composition in different forest types.

7.3.2 性状组成

功能性状也反映出在两种森林类型中存在显著的差异性（表 7-3），如木材密度和种子重量在石灰山地区显著高于非石灰山地区，而壳斗科林和混合林并无较大差异；而叶片大小则显著较低，尤其以混合林较高。最大树高石灰山高于非石灰山地区，但是差异不明显。

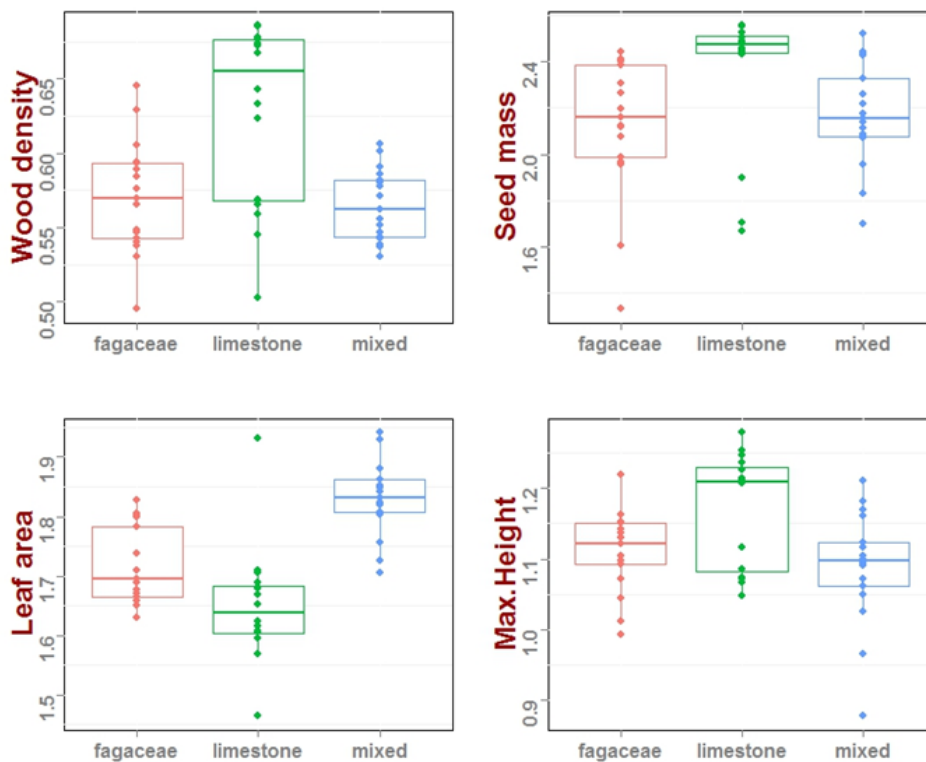


图 7-3 在不同生境类型中的性状组成分析。所有性状都是群落权重均值。

Fig.7-3 The community weighted traits value in different habitat types.

7.3.3 物种多样性和功能多样性指数关系

通过比较两者功能多样性指数,我们发现在石灰山地区其功能丰富度和均匀度显著低于非石灰山地区,而功能发散度则无显著差异(图 7-4)。虽然如此,但是我们发现依旧有部分石灰山地区功能多样性指数很高,如样地 7、35、30 等。通过实地调查,我们发现当地土层较厚、且有较多非石灰山成分物种。

通过比较发现,石灰山地区随着物种数的增加,功能丰富度增加明显,而相对于非石灰山地区则功能丰富度随物种数的增加其增益较小(表 7-2 和图 7-5);但是两者都随着物种数的增加,其功能均匀度都得到了加强。功能发散度不受物种数的影响(表 7-2 和图 7-5)。总体上而言,物种丰富度决定了功能多样性指数,但是其解释度是不一样的。

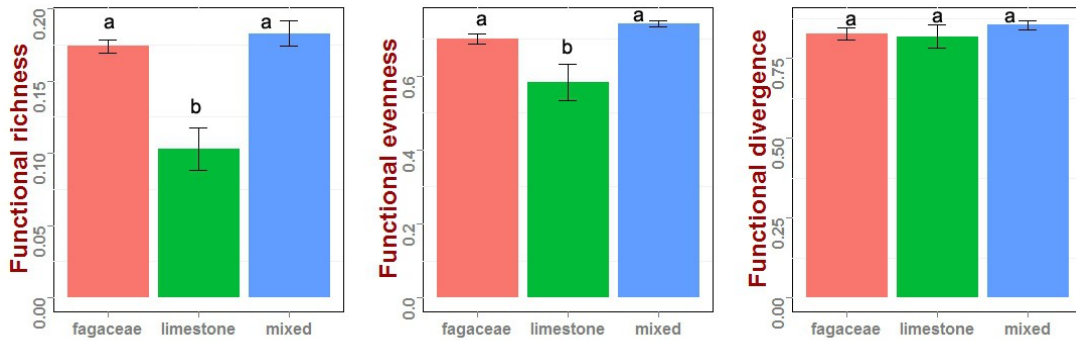


图 7-4 在不同生境类型中的功能多样性组成分析。

Fig.7-4 The patterns of functional diversity indices in different habitat types.

表 7-2 不同生境类型下功能多样性指数和物种丰富度的相关性分析。*表示 $0.01 < p < 0.05$; **表示 $0.001 < p < 0.01$; ***表示 $p < 0.001$ 。

Table 7-2 The relationship between functional diversity indices and species richness among different forest types, with a emphasize on significance. * $0.01 < p < 0.05$; ** $0.001 < p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

	Limestone forest	Fagaceae forest	Mixed forest
Functional richness	$R^2=0.7978^{***}$	NS	0.4363^{**}
Functional evenness	$R^2=0.4702^{**}$	0.4634^{**}	0.3862^{**}
Functional divergence	NS	NS	NS

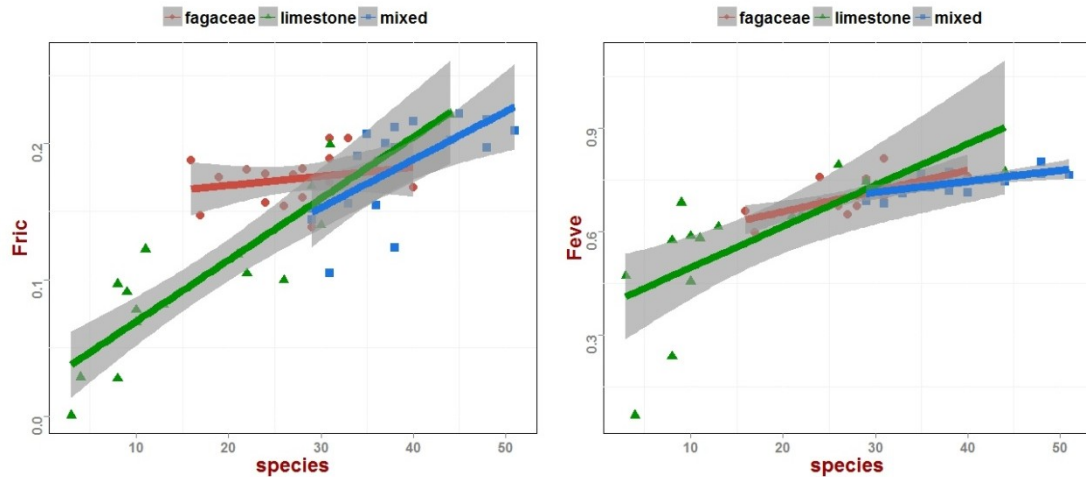


图 7-5 不同生境下功能多样性和物种多样性关系的差异。

Fig.7-5 The relationship between functional diversity indices and species richness among different forest types

7.4 讨论

7.4.1 性状组成和功能多样性在不同森林类型间的差异

我们观察到石灰山森林和其他森林类型在许多测量指标上具有显著性差异,包括物种多样性、组成和性状组成、功能多样性。和以往研究一样,我们发现石灰山具有较少的物种数(Felfili, Nascimento et al. 2007, Tang, Lu et al. 2011)。这可能是由于其土层薄、易渗水的土壤基质有关(Clements, Sodhi et al. 2006)。有报道指出,干旱能使喜干旱生境专性偏好的物种和落叶树种增加(Fauset, Baker et al. 2012)。为了适应艰难的石灰岩环境,植物同化出更为干旱耐受性的性状,如具有高木材密度的慢速生长策略,而不能耐受干旱的物种则局限于其他生境(Ouedraogo, Mortier et al. 2013)。喜石灰山生境的物种如闭花木、轮叶戟的木材密度都较这个地区报道的平均物种木材密度 0.60 g/cm^3 为高(闭花木: 0.67 g/cm^3 ; 轮叶戟: 0.69 g/cm^3) (Fu, Jiang et al. 2012, Slik, Paoli et al. 2013)。而叶片大小则相对较小,体现出这个地区的植物耐受策略(Malhado, Malhi et al. 2009)。较大的种子保证幼苗有足够多的营养能维持其生长(Moles and Westoby 2006)。而较大叶面积、较低木材密度的植物则多数分布在混合林内。因此,我们的研究表明,在石灰山地区的物种具有和其他森林类型不同的生存策略,因而形成了较为独特的物种组成。在物种组成上,石灰山地区显著和其他地区不一致。这增加了整个地区的 beta 多样性,也使得这个地区成为生物多样性热点地区(Clements, Sodhi et al. 2006)。

7.4.2 石灰山森林的功能多样性

石灰山地区相较其他森林有显著低的功能丰富度和均匀度,但是功能发散度并无明显差异。在非石灰山地区的高功能丰富度是因为更多的物种能将性状空间值增加(Villeger, Mason

et al. 2008), 这也表明石灰山地区的恶劣环境限制了带有特定性状的新物种的进入。低功能均匀度折射出环境过滤作用在石灰山地区的普遍性(Mouchet, Vileger et al. 2010), 优势种具有干旱环境适应的性状策略。非石灰山地区的高功能均匀度表明较高程度的相似性排斥机制的存在(Mouchet, Vileger et al. 2010), 即这些地区高资源可利用性使物种在性状上更为发散, 因而生态位使用更为充分。功能发散度反映的是优势种的值和性状空间中心点的值(Vileger, Mason et al. 2008), 有研究表明其会随着环境恶劣度增加而降低(Vileger, Miranda et al. 2010), 而我们在研究中并未发现不同生境间功能发散度的差异。功能多样性和系统功能服务密切相关(Tilman, Knops et al. 1997, Bu, Zang et al. 2014), 唐建维等报道石灰山地区的生物量(150 t C ha⁻¹)相较于非石灰山地区(198 t C ha⁻¹)较小(Tang, Yin et al. 2012), 这一结果也体现在功能多样性指数上。因而, 石灰山地区植物可能系统功能较为薄弱, 对外界压力如干扰等抵抗能力较差。

我们的结果很大程度上和 Pakeman 等一致, 即群落功能性状组成和功能多样性在不同种子库和生境内是不同的(Pakeman and Eastwood 2013)。不同的是, 我们发现物种丰富度和功能多样性指数的关系也随着生境的不同而呈现不同的变化。一些研究表明, 这种关系常常和干扰、管理强度和演替等级有关(Mayfield, Boni et al. 2005, Biswas and Mallik 2011, Lohbeck, Poorter et al. 2012), 我们的结果指出物种丰富度在石灰山地区比非石灰山地区和功能丰富度指数有更高的相关性, 表明石灰山地区功能多样性对物种灭绝的敏感性, 即每个石灰山的物种都给群落增加了一些性状值, 且物种间功能冗余度低(Petchey, Evans et al. 2007)。换言之, 功能丰富度和群落功能服务也会随着物种灭绝也迅速下降。在壳斗科林, 它们有更高的功能冗余度(即物种间性状重复较大)因而其功能丰富度不随着物种树木的增加而增加(Gerisch, Agostinelli et al. 2012)。高功能冗余度保证了物种的灭绝并不会太改变群落性状结构, 即便有择伐活动, 其群落依旧能维持高功能丰富度(Edwards, Edwards et al. 2013, Schuldt, Bruelheide et al. 2014)。尽管如此, 随着冗余性状的进一步丢失, 生物多样性丢失会随着时间显现出来并导致不可挽救的损失(Reich, Tilman et al. 2012), 这说明多样性导致冗余度提供的是一个缓冲的作用。在通常分布于较好水分、土壤条件的混合林内, 因为环境资源较好, 为更有效的利用不同的生态位, 相似性排斥理论导致生态位分化且具有冗余性状的物种被其他性状更不相似的物种所取代(Purschke, Schmid et al. 2013)。因而, 功能丰富度为解释群落聚集机制提供了新的理解途径。功能均匀度也呈现类似的结果, 随着物种数的增加而增加, 然而斜率在石灰山地区显著高于其他两类生境, 强调了物种丰富度在维持功能多样性维持机制的重要性。均匀度作为一个资源利用效率的指数, 表明石灰山地区资源较少, 且生态位利

用不充分(Mason, Mouillot et al. 2005)。有报道指出,低功能均匀度的生态系统往往是功能不稳定的,对环境波动影响敏感(Ding, Feeley et al. 2013)。这也指出石灰山地区的系统功能是相对较为脆弱的,对于环境干扰(如采石、旅游、农业种植)的抵抗力是较差的。据我们所知,这是第一个研究比较石灰山生境和其他生境内植物群落的性状组成和功能多样性的项目,从群落聚集机制上解释了石灰山地区植被的结构和功能。

7.5 启示

越来越多研究指出热带雨林片段生境的高保护价值,是因为它们可以作为许多处于灭绝边缘物种的最后避难所(Turner and Corlett 1996),且森林生境片段的结构和功能是决定许多其他生物类群的重要因素,如在次生林中植物群落功能多样性的丧失导致蚂蚁功能多样性也随之下降(Bihn, Gebauer et al. 2010),而在热带雨林内,森林片段能提高相近油棕种植林中的生物多样性(Lucey, Tawatao et al. 2014)。传统保护方面的行动都关注那些具有高物种多样性的区域(Myers, Mittermeier et al. 2000),但是这样显然忽略了那些功能脆弱但是又有高保护意义的区域,如应当受到关注的石灰山地区。随着越来越多好的土地被转化成种植地(Abdullah and Nakagoshi 2007),残存的石灰山森林的意义就越发显著了(Clements, Sodhi et al. 2006, Fisher 2011)。事实上,在野外调查期间,我们唯一看到的野生猴子即是在勐醒镇附近的石灰山森林内。相较于其他植被类型,其环境条件的恶劣会阻止具备新的性状的物种的进入,且石灰山地区物种少,且大多是具有如高木材密度等慢速生长的性状(Ouedraogo, Mortier et al. 2013),一旦环境破坏则需要长时间的恢复。因而,保护石灰山植被是紧急而迫切的,系统的保护框架的设立是很有必要的。

第八章：生境类型与物种/性状组成及其分布的关系

8.1 引言

物种聚集机制是和生境密切相关的，有较强的生境物种聚集模式(Harms, Condit et al. 2001)，而这是与不同生境所包含的不同环境因子所决定的。如在低谷地区含有较优良的水分和养分条件，因而喜阴和快速生长物种易于聚集；而在干旱的山脊，则往往水土条件较差，而耐受性物种则多聚集于此。因而，不同的物种有不同的生境分布区域(Potts, Ashton et al. 2002)。其中，在地区尺度上，地形（topography）和土壤条件是划分生境类型并决定物种分布最重要的因素(Gibbons and Newbery 2003, Costa, Magnusson et al. 2005, Bohlman, Laurance et al. 2008)。地形因子和生境条件密切相关，一般而言，较平坦的地区比坡地含有更高的养分（更高的土壤颗粒含量、碳、磷等元素），而较陡区域的水分由于重力作用流向沟谷而养分也随之流失，造成地形因子引起的养分条件不随机分布(Gibbons and Newbery 2003, Segura, Balvanera et al. 2003, Laurance, Laurance et al. 2010)，从而导致物种分布模式的非随机性。例如，在斯里兰卡的望天树森林中，物种分布 25%的变异是由地形因子决定的(Punchi-Manage, Getzin et al. 2013)。在更大尺度内，地形也是决定植被分布的重要因素(Eisenlohr, Alves et al. 2013)，但是随着尺度的增加，地形的影响逐渐变弱。Allouche 等指出，生境异质性是对物种面积曲线有着重要的影响(Allouche, Kalyuzhny et al. 2012)，而在多山地区，地形因子比边缘效应和海拔更能决定一个地区的植被分布范式，充分说明了地形因子导致热带地区高生物多样性的的重要性(Lippok, Beck et al. 2013)。因而，探讨地形因子导致的生境不同及其和物种分布之间的规律对于生物多样性保护有着深远的意义。事实上，生境丢失是和地形因子密切相关的，如本论文第二章所述(Sandel and Svenning 2013)。因而，确定地形因子对群落功能性状组成及多样性分布的影响是意义重大的。

8.2 研究方法

8.2.1 研究地区

本实验在西双版纳植物园属 20 公顷补蚌大样地实施。该样地坐落于云南省西双版纳州勐腊县，东经 101°34'26"~47"，北纬 21°36'42"~58"，属于中国森林生物多样性动态监测网络的一部分。该样地长 500 米，宽 400 米，气候属于典型的季风气候，分为干季和雨季，年

均温 21.5℃，年均降雨量约为 1400 毫米。该样地顶层树种主要为龙脑香科、茶茱萸科和樟科的植物。该样地于 2007 年样地调查期间，根据 Condit 等制定的大样地设计、调查的标准 (Condit, Hubbell et al. 1998)，对所有胸径大于 1 厘米的乔木和灌木都被标记、定点并做分类鉴定。由于鉴定上具有较多的不确定性，经重新鉴定，并删去部分无植物名称记录 (1.02%) 和地理坐标有问题的记录，我们共得到 334 个物种和 94856 个记录。

8.2.2 地形数据

样地被划分成 500 个 20 米乘 20 米的小样地，根据 Harms 等 (Harms, Condit et al. 2001) 提出的方法计算每个小样地的坡度、凹凸度、海拔和坡向，通过平均每个小样方内四个角的海拔获得样地海拔值。坡度是根据样方四个角其中任意三个角形成的平面与水平面之间夹角的平均值，通过计算当前小样地的平均海拔和周围 8 个小样地的平均海拔之间的差来获得凹凸度，相对地势较低的地区凹凸度为负值，如洼地；而地势较高的地区其值为正值，如山顶。坡向是指坡所对应的方向。

8.2.3 基于地形数据的生境分类

根据胡跃华等生境分类的原则 (Lan, Hu et al. 2011)，本研究将所有小样地分为 6 大类生境，分别为：山谷 Valley (坡度 < Sm, 海拔 < Em)；低坡 Low-slope (坡度 ≥ Sm, 海拔 < Em)；高坡 High-slope (坡度 ≥ Sm, 海拔 ≥ Em, 凹凸值 > 0)；高谷 High-gully (坡度 ≥ Sm, 海拔 ≥ Em, 凹凸值 < 0)；山原 High-plateau (坡度 ≤ Sm, 海拔 ≥ Em, 凹凸值 > 0)；林窗 Gap (上述 5 种生境中 20 m × 20 m 样方内林窗开阔地面积累加 ≥ 200 m² 被替换为林窗生境样方)。其中，Em 是指平均海拔，Sm 指平均坡度。

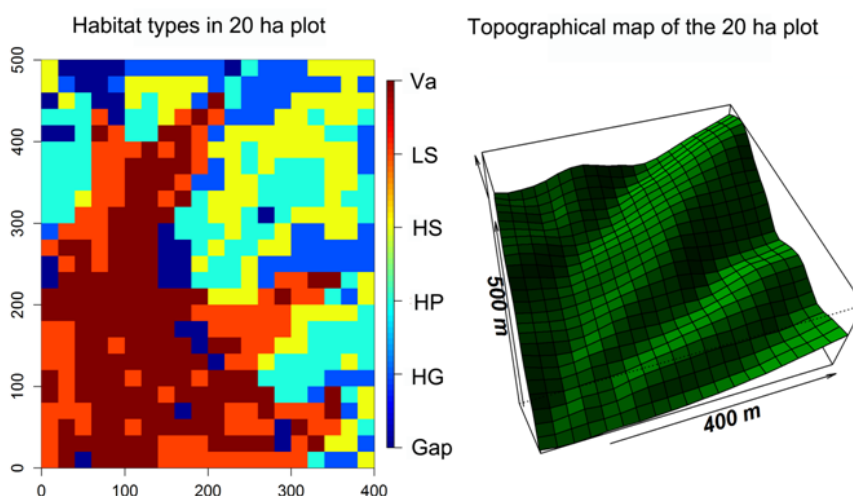


图 8-1 补蚌 20 公顷大样地的地形状况 (右图) 及生境类型划分 (左图)。

Fig. 8-1 Topographical map of the 20 ha plot (Right) with a classification of habitat types.

8.2.4 性状数据收集

本研究的部分性状数据从文献和可获得的性状库收集获得（如 TRY 数据库：<http://www.try-db.org/>），大多数据通过测量获得。如叶面积数据通过测量标本馆的标本最大叶长和叶宽数据获得，标本馆包括西双版纳热带植物园标本馆、昆明植物所标本馆和北京植物所标本馆。一般测量至少 10 个标本，最好是 20 个以上。由于标本主要是热带地区植物，而标本采集地主要是云南省，因而和样地采集的个体相比变异较小。我们共测量了 5778 个标本个体和 318 个物种，通过测量 20 公顷大样地采集的标本为形态种提供测量依据。对于没有标本的物种，我们通过搜索中国植物志网站(<http://www.tropicos.org/Project/FC>)的方法，来获取最大叶长叶宽数据，并根据 Kraft 等(Kraft, Valencia et al. 2008)通过叶面积=最大叶长×最大叶宽×0.7 的方法来计算。

基于标本馆记录信息，我们通过模型拟合的方法来预测树种的最大高度。然而，部分物种缺少足够记录信息和缺乏标本数据，我们通过搜索中国植物志的方法来搜索其最大树高。种子大小数据主要来源于西双版纳热带植物园种质库，种质库致力于收集中国热带雨林物种的种子，因而有较多质量较高的数据。同时我们通过查找 Kew 园种子数据库(<http://data.kew.org/sid/>)和昆明植物所种质库和种子相关文献（表 8-1）。木材密度数据通过查找全球木材密度数据库(<http://datadryad.org/repo/handle/10255/dryad.235>)并参考文献中数据(Stewart and Possingham 2005, Zhang, Slik et al. 2011)和实际测量的部分物种的值（AFEC 课程）。对于那些没有具体值的物种，我们采用属内平均值的方法代替：以往的研究表明属内平均值和同属内的物种性状是有密切相关性的(Moles, Ackerly et al. 2005, Slik 2006, Swenson and Enquist 2007)。

基于此，我们根据多度权重以计算每个 20 米乘 20 米小样方的性状平均值，叶面积、最大书高和种子重量数据在使用前被 \log_{10} 处理，以保证数据是连续而正态分布的。我们使用趋降序分析法（DCA）来分析物种组成。物种丰富度我们采取计算物种数的方法，同时我们也使用香农指数和辛普森指数来增加信息。辛普森指数计算方法为： $Simpson = \sum 1/(p_i)^2$ ，shannon= $-\sum (p_i \times \log(b) \times p_i)$ ，这里 p_i 为物种 i 多度的比例，而 b 是开根的底数。这些计算是在 R 语言(R Core Development Team 2008)里的 vegan 包下进行。

性状多样性指数，包括功能丰富度、功能均匀度和功能发散度则是通过 R 语言的 FD 包计算得出。

表 8-1 收集的性状、依据及其方法。

Table 8-1 The traits measured in our study. We also include the reasons that why we use them.

Traits	Data compile	Reference	Importance
Maximum height	Herbarium records and Books	Flora of China: http://www.tropicos.org/Project/FC	Adult light niche , colonizing ability(Moles et al. 2009; Thomson et al. 2011)
	Specimens in the herbaria(318 species) Xishuangbanna Tropical Botanical Garden Kunming Institute of Botany Institute of Botany, China Specimen missing species: Literatures (16 species)	Flora of China http://www.tropicos.org/Project/FC Local flora:(Zhu 2008)	Photosynthesis and respiration rates, varying in a predictable way in response to environmental gradients(Malhado et al. 2009; Wright et al. 2004)
Leaf area			
Wood density (oven-dry)	Literatures and databases (218 species)	Global wood density database(Zanne et al. 2009) Seeds of woody plants in China(Chen 2000)	Wood economics spectrum(Chave et al. 2009; Swenson & Enquist 2007)
	Field work (40 species)	Literatures(Zhang et al. 2011) TRY database: http://www.try-db.org/	
Seed mass	XTBG seed bank(Mostly)	Seeds of woody plants in China(Chen 2000) Kew database: http://data.kew.org/sid/	Representation of the trade-off between more seeds and high quality seeds(Moles & Westoby 2006)
	Literatures and databases Personal communication		

8.2.5 数据分析

通过使用皮尔森相关分析, 可以确定群落平均性状值、DCA 轴、物种多样性、性状多样性指数和地形因子间的关系, 由于多个地形因子间可能存在相互影响, 因而我们使用 AIC 模型选择的方法获得最优模型, 由于有空间自相关的可能影响, 因而我们对最优模型进行 SAR 模型处理, 以排除空间自相关的影响, 此类统计分析在宏生态学空间分析 SAM 软件 (Rangel, Diniz et al. 2010)中进行。

8.3 结果

8.3.1 群落性状间的关系

研究发现性状间具有较高的相关性（图 8-2 和图 8-2）。如群落权重木材密度和种子大小间具有显著正相关，表明木材密度大的地区往往具有较高的种子重量，但叶面积较小。

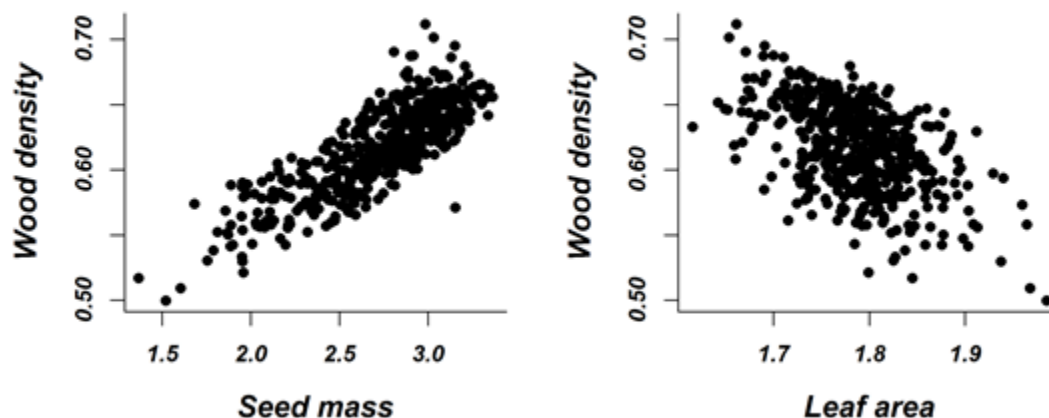


图 8-2 散点图示群落权重的性状间的关系。

Fig.8-2 The relationship between community weighted traits values.

表 8-2 各群落权重的性状间的皮尔森相关系数分析。

Table 8-2 The Pearson's correlations between community weighted traits values

性状 (Traits)	Leaf area	Wood density	Seed mass
Maximum height	-0.206 ^{***}	0.13 ^{**}	NS
Leaf area		-0.512 ^{***}	-0.312 ^{***}
Wood density			0.823 ^{***}

8.3.2 性状和环境因子间的关系

物种多样性受地形因子影响较小，如辛普森指数和香农指数都只和小样地凹凸度有关，即在低洼地区，物种丰富度和均匀度都较高。而物种数作为物种多样性的指标和海拔、坡度、凹凸度和坡向都有关，但是地形因子解释的变异很小（8%），且主要相关因素是坡度相关（5%），这是由于坡度相对越大，小样地的实际面积越大（皮尔森检验： $R^2=0.6226$, $p<0.001$, $n=500$ ）。而地形因子却解释了大部分物种组成的变异（66.2%），其中海拔和凹凸度是主要

因子（表 8-3 和表 8-4）。

功能性状也和环境因子间有密切的联系(表 8-3 和图 8-3),当考虑空间解释变量的部分,则地形因子解释的性状变量超过了 20% (表 8-4)。其中,凹凸度和海拔是影响较大的因子,以叶子和最大树高为例,低洼地区物种叶子普遍偏大而树高也较大,而随着海拔的增加而降低。而与之相反,在较高海拔和凹凸度较大区域,木材密度和种子重量则很大。坡度和坡向也解释了部分变异,但是相对较低,如随着坡度的增加,最大树高变小,而坡向对叶面积和最大树高有一定影响。

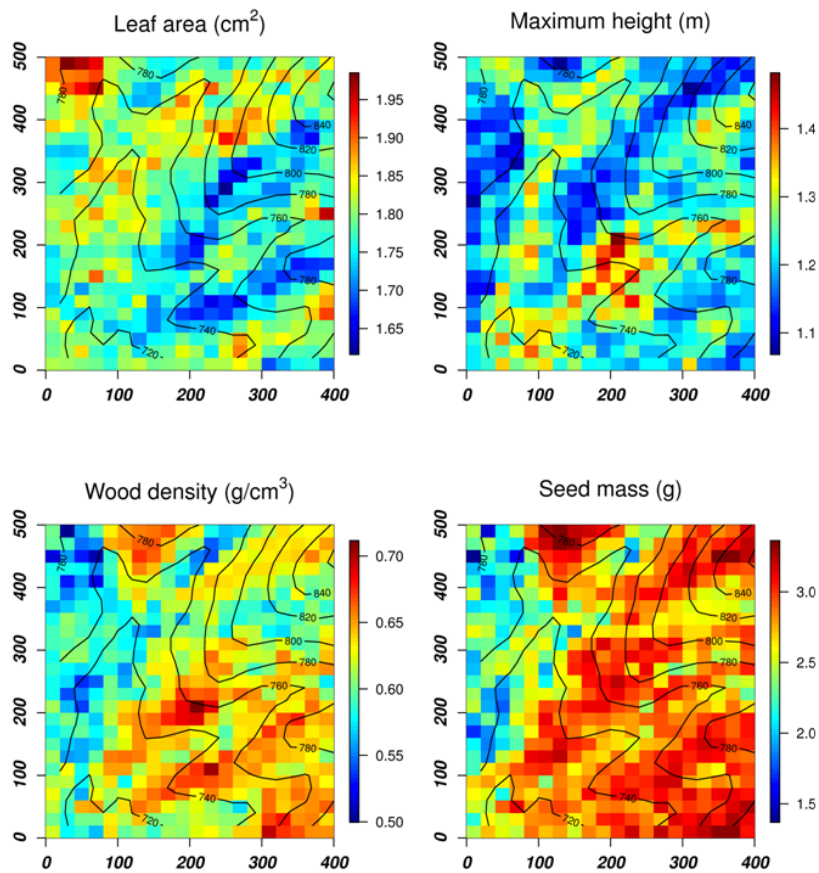


图 8-3 功能性状值在 20 公顷大样地的分布状况。每个方格代表 20×20 米小样地群落权重性状值。除木材密度外,其他三个性状值都 \log_{10} 后再行计算后获得。海拔等高线以黑线标出。

Fig. 8-3 Maps of the mean abundance weighted trait values in the 20-ha plot. Each grid represents a community weighted trait value of a 20m by 20m subplot. All traits except wood density were \log_{10} -transformed before analysis. Elevational contours are indicated by black lines.

表 8-3 功能性状组成、多样性指数和地形因子间的皮尔森相关系数。粗体表示显著相关 (P<0.05)

Table 8-3 Pearson's correlation coefficients (r) between traits/functional diversity indices and topographical variables.

Index	Elevation	Convexity	Slope	Aspect
Maximum height	-0.219	-0.256	-0.21	-0.119
Leaf area	-0.095	-0.413	0.182	0.126
Seed mass	0.225	0.387	0.082	0.009
Wood density	0.104	0.31	0.086	0.038
Fric	0.017	0.23	0.079	0.146
Feve	-0.194	-0.197	0.01	-0.004
Fdiv	-0.294	-0.016	-0.03	0.04

表 8-4 基于最小二乘法和空间自相关计算地形因子和功能性状、多样性间相关性的最优模型。其中 $R^2(\text{Pred})$ 是地形因子解释的变量，而 $R^2(\text{Pred+Space})$ 则是考虑地形因子变量和空间变量部分解释部分之和。

Table 8-4 Best AICc models from the regression analysis based on the ordinary least squares regression and spatial autoregression models. $R^2(\text{Pred})$ is the squared correlation explained by predictors; $R^2(\text{Pred+Space})$ is squared correlation explained by predictor variables and space.

Factors	Minimum AIC model	$R^2(\text{Pred})$	$R^2(\text{Pred+Space})$
Max.height	elev-convex-slope-aspect	0.134	0.207
Leaf area	slope-convex+aspect	0.201	0.244
Seed mass	convex+elev	0.112	0.504
Wood density	convex+elev+slope	0.169	0.376
Simpson	-convex	0.153	0.246
Shannon	-convex	0.136	0.223
NMDS1	elev+convex-slope	0.662	0.672
SRic	aspect+convex+slope-elev	0.08	0.121
FRic	aspect+convex+slope-elev	0.079	0.109
FEve	elev-convex	0.053	0.116
FDiv	-convex	0.096	0.124

$R^2(\text{Pred})$ is the squared correlation explained by predictors; $R^2(\text{Pred+Space})$ is squared correlation explained by predictor variables and space.

相对于功能性状和物种多样性指数，我们发现在 20 公顷大样地内，功能多样性指数随地形因子变化的变异较小，大多不超过 10%，而其中海拔和凹凸度依然是主导因子(表 8-4)。功能丰富度和物种丰富度之间有显著正相关 ($R^2=0.4394$, $p<0.001$)，因而并不能提供更多

的信息。然而，功能均匀度和海拔、凹凸度都呈显著负相关，表明在低洼和低地地区，功能均匀度更高，即资源利用较为合理，而在较高海拔和凹凸度地区则部分生态位未得到充分利用；功能发散度只和凹凸度有关，在低洼地区性状发散度较高。

8.3.3 生境分类与功能多样性

对于不同生境类型间的功能多样性指数分别进行方差分析，结果如表 8-5 和图 8-4。结果表明，功能多样性与生境有显著的聚集关系：功能丰富度在 0.01 水平显著，其中在高坡、高谷达到最高值；而功能均匀度和发散度则呈现较为一致的结果，在林窗生境、沟谷、低坡地区值较高，而在高谷、高坡、高原等生境内则相对较低。

表 8-5 单向方差分析检验功能多样性指数在不同生境内是否存在显著差异。

Table 8-5 One-way ANOVAs testing whether functional diversity indices differ among habitat types. **p<0.01, ***p<0.001

Index	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
FRic	5	1947	389.4	3.979	0.0015**
FEve	5	0.0406	0.00812	6.005	<0.001***
FDiv	5	0.1056	0.021124	10.68	<0.001***
WD	5	0.0295	0.005898	5.347	<0.001***
SM	5	5.07	1.0141	8.599	<0.001***
MH	5	0.2234	0.04467	10.65	<0.001***
LA	5	0.099	0.019802	6.811	<0.001***

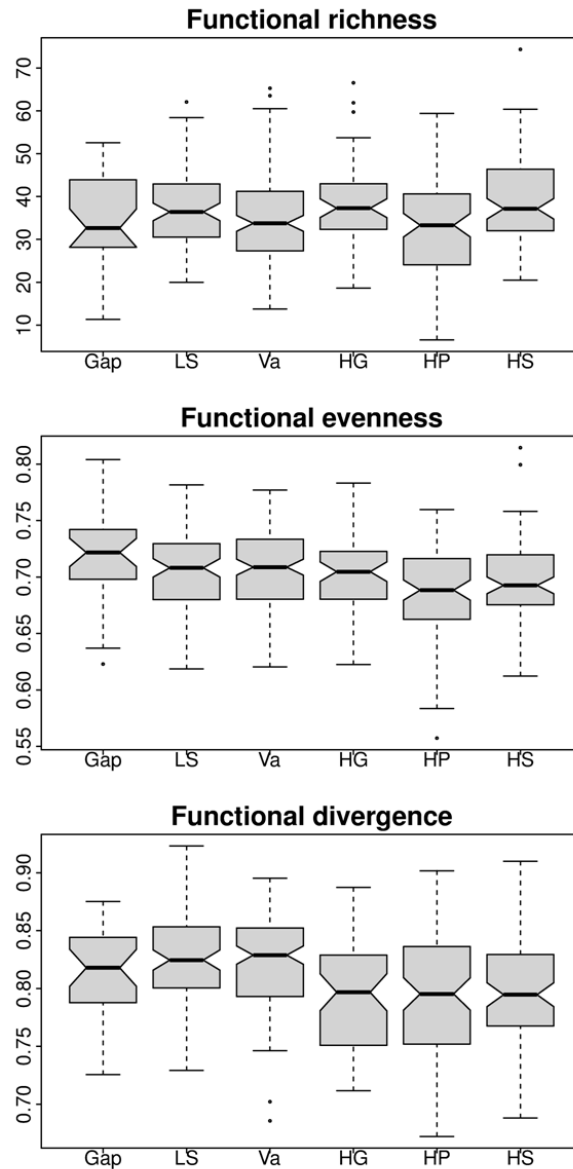


图 8-4 箱线图表示功能性状指数在不同生境中的变异情况。LS: 低坡; Va: 沟谷; HS:高坡; HG: 高谷; HP:高原; Gap: 林窗。

Fig. 8-4. Boxplot showing the functional diversity indices of each quadrat in different habitat types. LS: Low slope; Va: Valley; HS: High slope; HG: High gully; HP: High plateau.

8.4 讨论

8.4.1 功能性状和地形因子的关系

本研究的结果表明, 功能性状和地形因子显著相关, 表明非随机分布的功能性状分布至少部分地受到环境过滤作用的影响, 这支持了环境过滤作用是群落聚集机制的核心内容的假

说(Cornwell and Ackerly 2009, Lebrija-Trejos, Pérez-García et al. 2010)。在 20 公顷大样地内, 从沟谷生境到山顶, 水分和养分含量都相应降低, 尤其在干季(Yan and Cao 2008)。这与观测到的群落权重木材密度、种子重量在高坡和山顶较大是一致的, 而叶面积和最大树高却很小。大种子和高木材密度被认为是慢速生长、低扩散能力、耐阴耐旱物种的特征, 常投入更多能量于物理和化学防御上用于生存(Davies 2001, Slik, Bernard et al. 2008, Iida, Poorter et al. 2012), 而这类物种常生长在低干扰同时也低资源获取度(如土壤水分、养分、光照等)的地方(Russo, Brown et al. 2008)。而大叶片、树形高伴随着低木材密度、种子重量的物种生长在沟谷和低坡地区, 表明在这些地区以防御机制为代价物种更偏向于快速生长。这是生长在高资源获取度、较高干扰区域物种生存的策略(Poorter 2009)。通常在较高较陡区域水分和养分含量较低(Segura, Balvanera et al. 2003, Balvanera, Quijas et al. 2011), 因而地形可作为一个反映资源利用、干扰梯度的因子。我们研究的结果表明, 物种随地形的分布部分原因是由于和环境过滤作用相关的与资源利用和生长策略的性状选择(Lebrija-Trejos, Pérez-García et al. 2010)。

其中凹凸度和海拔是主要的决定因子, 尽管两项解释量的总和只有 10%到 20%左右, 这表明在 local scales (<1 平方千米) 其他影响性状分布的因素如种子散布、土壤条件差异性也在起作用(如: (Liu, Swenson et al. 2012))。事实上, 关于地形因素对物种组成影响的研究也表明地形因子虽然显著, 但是解释度往往不高。在 Sinharaja 对物种组成影响最强烈的海拔也不过 14.7%(Baldeck, Harms et al. 2013), 而在斯里兰卡所有地形因子对物种组成的影响也大约只有 25%(Punchi-Manage, Getzin et al. 2013)。因而, 其他因素如种子散布限制、土壤资源等一系列聚集过程也会起作用(Chase 2010, Baldeck, Harms et al. 2013), 只有综合考虑其他因素如气候、土壤和森林结构等才能预测植物功能性状的组成及分布(Fortunel, Paine et al. 2014)。

然而, 地形作为一个易于测量且可以度量环境异质性的指标, 对于植物性状组成、分布依旧有不可忽视的作用, 尤其对于生物多样性保护有深远的指导作用。当前, 人类对于森林的改造也是非随机性的, 往往倾向于将高坡度、低海拔、向阳面的森林转化成农业用地等(Simonson and Johnson 2005, Sandel and Svenning 2013), 如在牙买加, 低地森林被砍伐的速率是高海拔森林的 7 倍, 而这些被转化的森林蕴含的生物多样性是更高的(Chai and Tanner 2010)。而本研究指出, 随着生境片段化和破碎化, 伴随着植被非随机转化过程的发生, 功能性状也非随机丢失, 如叶片较大、树形较高的物种也许更容易受到威胁, 而湿润生境的丢失也会使得在山顶的树种向叶子更小、木材密度越高的方向发展(Possingham, Ball et al.

2000)。

8.4.2 功能多样性与物种多样性的关系

物种多样性和环境条件正相关、负相关和单峰相关(Pausas and Austin 2001), 然而却不能提供任何功能相关的信息。在很多极端案例里, 整个群落组成和功能可能会沿着环境梯度而变化, 但是物种多样性却保持不变, 基于功能性状提供了和环境与物种间的联系(Diaz, Cabido et al. 1998), 因而功能多样性可能更能反映环境状况, 如地形条件和功能多样性的关系也许能提供更多的信息。然而, 本研究显示物种多样性和功能多样性和环境间的关联性都较弱, 不超过 20% (Table 8-5)。

以往的研究发现物种多样性和功能多样性的关系变化巨大(Diaz and Cabido 2001, Naeem and Wright 2003, Mayfield, Boni et al. 2005), 常常随着干扰等级而变化(Biswas and Mallik 2011)。物种多样性和功能多样性相互关系的差异性可能归功于性状冗余度, 即不同物种扮演着相同的角色(Petchey, Evans et al. 2007)。高冗余度的群落内, 物种性状间重叠的部分很大, 如很多物种的扮演着同一角色, 物种数增加, 而冗余性状并不增加功能多样性(Flynn, Gogol-Prokurat et al. 2009)。本研究功能多样性指数和物种多样性指数和环境的关系较为一致, 表明相对冗余性状的物种较少。

8.4.3 生境和性状组成、多样性的关系

功能丰富度较高的区域是高谷和高坡等区域, 而沟谷和林窗生境内则较低, 和物种数保持一样的规律。功能均匀度在林窗生境中最高, 林窗的产生往往是主导群落过程的大树倒塌, 使得许多不同性状策略的物种占领生态位, 从而使得资源利用较为充分, 进而降低物种冗余度, 使得性状多度分布较为均匀。这与 Pakeman 等(2011)的结果一致, 即功能均匀度和和干扰等级正相关, 甚至与在千岛湖的结果一致: 随着片段化过程的增加, 功能均匀度增加(Ding, Feeley et al. 2013)。而在高原、高坡地区, 由于环境过滤作用强烈, 导致物种性状多度的分布不均匀, 因而功能均匀度较低, 这表明这些地区被一个或几个物种所主导, 对环境波动抵抗力较弱。因而更需要保护。在本研究中, 高坡、高原地区被壳斗科等物种所占据, 主要以适应干旱生境的物种为主; 相反, 沟谷、低坡、高谷等水分养分相对较高区域, 资源利用度较为均匀, 从而使得功能度较高。

功能发散度也遵循同样的规律, 以沟谷、低坡和林窗生境内的功能发散度最高, 表明物种性状更为发散。这可能表明在沟谷地区相似性限制作用更强, 即资源竞争更为强烈, 因而性状更为发散。而在山顶地区, 由于较为恶劣的环境条件(干旱、贫瘠土壤)使得环境过滤作用更为强烈, 因而性状趋同更明显。这一结果与 Villeger 等(2010)一致, 也发现鱼类功能

发散度也随着环境恶劣度增加而降低。功能离散度的研究为研究物种聚集机制提供了机制上的额外的信息，即环境过滤作用和相似度限制理论并不是相互排斥的，而是可以共存以解释群落结构的(Laliberté, Norton et al. 2013)。

8.5 小结

本研究表明，群落内性状和功能多样性分布并不是随机的，而是受到地形因子调控的，沿着地形因子（如海拔、坡度等）功能性状和功能多样性的分布也呈现规律性的变化，这一利用功能性状途径的研究深化了近来用地形来解释物种分布的研究，对于生物多样性保护具有深远的指导意义：如沟谷地区含有更发散的性状组成和更高的功能多样性，应予以重视。

第九章：结论

生境片段化是导致物种多样性丧失的重大原因之一，森林一旦环境破坏，内部环境势必受到斑块大小、边缘效应和隔离效应的影响，如辐射增强、土壤变干等环境变化导致物种生态过程发生变化、物种组成和多样性也发生巨大的变化。然而，生境丢失是一个非随机的过程伴随着人类选择性的偏好，即大多数生境丢失的区域是环境条件较好的区域，而残存森林片段则更多可能是环境条件较恶劣的地区。忽略这一点容易导致生境片段化理论应用不具有普遍性，尤其是在环境异质性较高的地区。因而，本研究结合文献研究和基于西双版纳勐仑镇地区生境片段化的研究发现：

1. 生境片段化的研究具有偏好型，体现在大多数研究在欧美地区，忽略了亚洲和非洲地区，尤其是东南亚热带，且更偏好于选择特定的生物类群。尤为重要的是，大多数研究在异质性较低的地区，忽视了完整大森林和森林片段间初始环境间的差异。系统的研究生境片段化研究的偏好型对于全面了解其影响和生物多样性保护具有重要的意义。

2. 生境片段化是一个非随机的过程，在西双版纳勐仑镇地区，橡胶种植导致森林迅速片段化，许多小森林斑块具有很高的周长/面积比，且沿山脊山沟分布。森林片段较橡胶林而言，分布在更高的海拔、坡度，且更多在辐射较低的背阴面。但随着橡胶种植的扩张，橡胶林在逐渐往更高坡度和海拔分布。

3. 经过模型分析，我们发现森林片段内物种丰富度、珍稀物种丰富度和物种组成更多由环境因子（是否是石灰山地区、地形、海拔、坡度、是否在保护区内等）而非片段化效应因子（斑块大小、到森林边缘距离）来解释，如石灰山地区物种数显著低于非石灰山地区，而沟谷地区也含有更高物种。

4. 同理，我们发现性状组成和多样性分布也更受到环境因子而非片段化效应的影响，如在石灰山地区显著含有更高的木材密度、种子重量和更小的叶面积，体现这个地区植物耐受的生活史策略。这表明，环境因素的作用在现阶段是显著大于片段化效应带来的影响的。

5. 由于潜在农业价值低，石灰山地区被残留下来未被转化成橡胶林。由于环境条件较差，物种更多具有耐受干旱的机制如叶面积小、高木材密度，物种组成也具有较高特异性。因而含有的物种多样性和功能多样性显著低于同地区的其他森林类型，但是其物种数随着功能多样性指数增加速率明显，表明其系统功能对于物种灭绝尤其敏感。

6. 地形是和非随机性生境片段化过程密切相关的因子。然而，本研究利用补蚌大样地

(原始林)的数据表明,地形相关的生境内其性状组成和多样性指数是不一样的,如在沟谷地区以高大、叶面积大的树种为主,而在山顶则以高木材密度、种子高重量的物种为优势。在沟谷和低坡区域,其功能均匀度和发散度较高,表明这些生境内资源较为丰富,生态位利用较为充分,因而植物由于竞争排斥使得区域内性状更分化;而在山顶高坡地区则相对水分、影响较低,因而性状更趋同以适应环境过滤机制。因而性状组成和多样性指数能为群落聚集机制提供新的研究途径。

参考文献

- Aavik, T., R. Holderegger, P. J. Edwards and R. Billeter (2013). "Patterns of contemporary gene flow suggest low functional connectivity of grasslands in a fragmented agricultural landscape." Journal of Applied Ecology **50**(2): 395-403.
- Abadie, J. C., N. Machon, A. Muratet and E. Porcher (2011). "Landscape disturbance causes small-scale functional homogenization, but limited taxonomic homogenization, in plant communities." Journal of Ecology **99**(5): 1134-1142.
- Abadie, J. C., N. Machon, A. Muratet and E. Porcher (2013). "Landscape disturbance causes small-scale functional homogenization, but limited taxonomic homogenization, in plant communities. (vol 99, pg 1134, 2011)." Journal of Ecology **101**(3): 838-838.
- Abdullah, S. A. and N. Nakagoshi (2007). "Forest fragmentation and its correlation to human land use change in the state of Selangor, peninsular Malaysia." Forest Ecology and Management **241**(1-3): 39-48.
- Adriaens, D., O. Honnay and M. Hermy (2006). "No evidence of a plant extinction debt in highly fragmented calcareous grasslands in Belgium." Biological Conservation **133**(2): 212-224.
- Aguirre, A. and R. Dirzo (2008). "Effects of fragmentation on pollinator abundance and fruit set of an abundant understory palm in a Mexican tropical forest." Biological Conservation **141**(2): 375-384.
- Allouche, O., M. Kalyuzhny, G. Moreno-Rueda, M. Pizarro and R. Kadmon (2012). "Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities." Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **109**(43): 17495-17500.
- Andreazzi, C. S., C. S. Pimenta, A. S. Pires, F. A. Fernandez, L. G. Oliveira-Santos and J. F. Menezes (2012). "Increased Productivity and Reduced Seed Predation Favor a Large-seeded Palm in Small Atlantic Forest Fragments." Biotropica **44**(2): 237-245.
- Andreazzi, C. S., C. S. Pimenta, A. S. Pires, F. A. S. Fernandez, L. G. Oliveira-Santos and J. F. S. Menezes (2012). "Increased Productivity and Reduced Seed Predation Favor a Large-seeded Palm in Small Atlantic Forest Fragments." Biotropica **44**(2): 237-245.
- Andresen, E. (2003). "Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration." Ecography **26**(1): 87-97.

-
- Andrews, J. H., L. L. Kinkel, F. M. Berbee and E. V. Nordheim (1987). "Fungi, Leaves, and the Theory of Island Biogeography." Microbial Ecology **14**(3): 277-290.
- Aniszewski, T., M. H. Kupari and A. J. Leinonen (2001). "Seed number, seed size and seed diversity in Washington lupin (*Lupinus polyphyllus* Lindl.)." Annals of Botany **87**(1): 77-82.
- Ardron, J. A., H. P. Possingham and C. J. Klein (2008). "Marxan good practices handbook." Possingham, CJ Klein–Brisbane: The University of Queensland.–2008.–200 p.
- Arroyo-Rodríguez, V., E. Cuesta-del Moral, S. Mandujano, C. A. Chapman, R. Reyna-Hurtado and L. Fahrig (2013). Assessing habitat fragmentation effects on primates: The importance of evaluating questions at the correct scale. Primates in Fragments, Springer: 13-28.
- Arroyo-Rodríguez, V. and S. Mandujano (2006). "Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*." International Journal of Primatology **27**(4): 1079-1096.
- Arroyo-Rodríguez, V., J. Cavender-Bares, F. Escobar, F. P. L. Melo, M. Tabarelli and B. A. Santos (2012). "Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest." Journal of Ecology **100**(3): 702-711.
- Arroyo-Rodríguez, V., M. Ros, F. Escobar, F. P. L. Melo, B. A. Santos, M. Tabarelli and R. Chazdon (2013). "Plant beta-diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses." Journal of Ecology **101**(6): 1449-1458.
- Asner, G. P. and R. E. Martin (2012). "Contrasting leaf chemical traits in tropical lianas and trees: implications for future forest composition." Ecology Letters **15**(9): 1001-1007.
- Aziz, S. A., W. F. Laurance and R. Clements (2010). "Forests reserved for rubber?" Frontiers in Ecology and the Environment **8**(4): 178-178.
- Böhnke, M., W. Kröber, E. Welk, C. Wirth and H. Bruelheide (2013). "Maintenance of constant functional diversity during secondary succession of a subtropical forest in China." Journal of Vegetation Science.
- Baker, T. R., O. L. Phillips, Y. Malhi, S. Almeida, L. Arroyo, A. Di Fiore, T. Erwin, T. J. Killeen, S. G. Laurance, W. F. Laurance, S. L. Lewis, J. Lloyd, A. Monteagudo, D. A. Neill, S. Patino, N. C. A. Pitman, J. N. M. Silva and R. V. Martinez (2004). "Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass." Global Change Biology **10**(5): 545-562.
- Baldeck, C. A., K. E. Harms, J. B. Yavitt, R. John, B. L. Turner, R. Valencia, H. Navarrete, S. J. Davies, G. B. Chuyong, D. Kenfack, D. W. Thomas, S. Madawala, N. Gunatilleke, S. Bunyavejchewin, S.

-
- Kiratiprayoon, A. Yaacob, M. N. N. Supardi and J. W. Dalling (2013). "Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests." Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences **280**(1753).
- Baldwin, L. K. and G. E. Bradfield (2007). "Bryophyte responses to fragmentation in temperate coastal rainforests: A functional group approach." Biological Conservation **136**(3): 408-422.
- Balvanera, P., S. Quijas and A. Perez-Jimenez (2011). "Distribution Patterns of Tropical Dry Forest Trees Along a Mesoscale Water Availability Gradient." Biotropica **43**(4): 414-422.
- Banks-Leite, C., R. M. Ewers and J. P. Metzger (2010). "Edge effects as the principal cause of area effects on birds in fragmented secondary forest." Oikos **119**(6): 918-926.
- Barbaro, L., B. Giffard, Y. Charbonnier, I. Halder and E. G. Brockerhoff (2013). "Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges: a transcontinental experiment." Diversity and Distributions.
- Barragan, F., C. E. Moreno, F. Escobar, G. Halffter and D. Navarrete (2011). "Negative Impacts of Human Land Use on Dung Beetle Functional Diversity." Plos One **6**(3).
- Benitez-Malvido, J., G. Garcia-Guzman and I. D. Kossmann-Ferraz (1999). "Leaf-fungal incidence and herbivory on tree seedlings in tropical rainforest fragments: an experimental study." Biological Conservation **91**(2-3): 143-150.
- Benitez-Malvido, J. and M. Martinez-Ramos (2003). "Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia." Conservation Biology **17**(2): 389-400.
- Benitez-Malvido, J. and M. Martinez-Ramos (2003). "Influence of edge exposure on tree seedling species recruitment in tropical rain forest fragments." Biotropica **35**(4): 530-541.
- Bhattarai, K. R. and O. R. Vetaas (2003). "Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal." Global Ecology and Biogeography **12**(4): 327-340.
- Bihn, J. H., G. Gebauer and R. Brandl (2010). "Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests." Ecology **91**(3): 782-792.
- Biswas, S. R. and A. U. Mallik (2010). "Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities." Ecology **91**(1): 28-35.
- Biswas, S. R. and A. U. Mallik (2011). "Species diversity and functional diversity relationship varies with disturbance intensity." Ecosphere **2**(4).

-
- Bohlman, S. A., W. F. Laurance, S. G. Laurance, H. E. Nascimento, P. M. Fearnside and A. Andrade (2008). "Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities." Journal of Vegetation Science **19**(6): 863-874.
- Borcard, D. and P. Legendre (2002). "All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices." Ecological Modelling **153**(1): 51-68.
- Bregman, T. P., C. H. Sekercioglu and J. A. Tobias (2014). "Global patterns and predictors of bird species responses to forest fragmentation: Implications for ecosystem function and conservation." Biological Conservation **169**: 372-383.
- Brewer, S. W., M. Rejmánek, M. A. Webb and P. V. Fine (2003). "Relationships of phytogeography and diversity of tropical tree species with limestone topography in southern Belize." Journal of Biogeography **30**(11): 1669-1688.
- Briant, G., V. Gond and S. G. W. Laurance (2010). "Habitat fragmentation and the desiccation of forest canopies: A case study from eastern Amazonia." Biological Conservation **143**(11): 2763-2769.
- Bruna, E. M. and A. S. de Andrade (2011). "Edge Effects on Growth and Biomass Partitioning of an Amazonian Understory Herb (*Heliconia Acuminata*; Heliconiaceae)." American Journal of Botany **98**(10): 1727-1734.
- Bu, W. S., R. G. Zang and Y. Ding (2014). "Field observed relationships between biodiversity and ecosystem functioning during secondary succession in a tropical lowland rainforest." Acta Oecologica-International Journal of Ecology **55**: 1-7.
- Buisson, L., G. Grenouillet, S. Villeger, J. Canal and P. Laffaille (2013). "Toward a loss of functional diversity in stream fish assemblages under climate change." Global Change Biology **19**(2): 387-400.
- Cadotte, M. W., J. Cavender-Bares, D. Tilman and T. H. Oakley (2009). "Using Phylogenetic, Functional and Trait Diversity to Understand Patterns of Plant Community Productivity." Plos One **4**(5).
- Cannon, C. H., R. J. Morley and A. B. G. Bush (2009). "The current refugial rainforests of Sundaland are unrepresentative of their biogeographic past and highly vulnerable to disturbance." Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **106**(27): 11188-11193.
- Cao, M. and J. H. Zhang (1997). "Tree species diversity of tropical forest vegetation in Xishuangbanna, SW China." Biodiversity and Conservation **6**(7): 995-1006.
- Cao, M., X. M. Zou, M. Warren and H. Zhu (2006). "Tropical forests of Xishuangbanna, China."

Biotropica **38**(3): 306-309.

Cavender-Bares, J., K. Kitajima and F. A. Bazzaz (2004). "Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species." Ecological Monographs **74**(4): 635-662.

Chai, S. L. and E. Tanner (2010). "Are We Losing the Best Parts of Our Protected Areas in Tropical Mountains?" Biotropica **42**(6): 739-747.

Chang, X., R. C. Quan and L. Wang (2013). "Bird conservation in extremely small tropical rainforest patches in southwest China." Biological Conservation **158**: 188-195.

Chase, J. M. (2010). "Stochastic Community Assembly Causes Higher Biodiversity in More Productive Environments." Science **328**(5984): 1388-1391.

Chave, J., C. Andalo, S. Brown, M. A. Cairns, J. Q. Chambers, D. Eamus, H. Folster, F. Fromard, N. Higuchi, T. Kira, J. P. Lescure, B. W. Nelson, H. Ogawa, H. Puig, B. Riera and T. Yamakura (2005). "Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests." Oecologia **145**(1): 87-99.

Chave, J., D. Coomes, S. Jansen, S. L. Lewis, N. G. Swenson and A. E. Zanne (2009). "Towards a worldwide wood economics spectrum." Ecology Letters **12**(4): 351-366.

Chazdon, R. L. (2003). "Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances." Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics **6**(1-2): 51-71.

Chen, Y. (2000). Seeds of woody plants in China. Beijing, China Forestry Publishing House.

Chiarello, A. G. (1999). "Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil." Biological Conservation **89**(1): 71-82.

Chin, S. C. (1977). "Limestone Hill flora of Malaya. I." Gardens' bulletin, Singapore.

Clark, D. B., M. W. Palmer and D. A. Clark (1999). "Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees." Ecology **80**(8): 2662-2675.

Clements, R., P. K. L. Ng, X. X. Lu, S. Ambu, M. Schilthuizen and C. J. A. Bradshaw (2008). "Using biogeographical patterns of endemic land snails to improve conservation planning for limestone karsts." Biological Conservation **141**(11): 2751-2764.

Clements, R., N. S. Sodhi, M. Schilthuizen and P. K. Ng (2006). "Limestone karsts of Southeast Asia: imperiled arks of biodiversity." Bioscience **56**(9): 733-742.

Colwell, R. K., A. Chao, N. J. Gotelli, S.-Y. Lin, C. X. Mao, R. L. Chazdon and J. T. Longino (2012). "Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and

comparison of assemblages." Journal of Plant Ecology **5**(1): 3-21.

Comita, L. S. and B. M. Engelbrecht (2009). "Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest." Ecology **90**(10): 2755-2765.

Condit, R., S. Hubbell and R. Condit (1998). Tropical forest census plots, Springer.

Connell, J. H. (1978). "Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs - High Diversity of Trees and Corals Is Maintained Only in a Non-Equilibrium State." Science **199**(4335): 1302-1310.

Corlett, R. (2009). "ecology of tropical East Asia."

Cornwell, W. K. and D. D. Ackerly (2009). "Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California." Ecological Monographs **79**(1): 109-126.

Cornwell, W. K. and D. D. Ackerly (2010). "A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants." Journal of Ecology **98**(4): 814-821.

Cornwell, W. K., D. W. Schwilk and D. D. Ackerly (2006). "A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume." Ecology **87**(6): 1465-1471.

Costa, F. R., W. E. Magnusson and R. C. Luizao (2005). "Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds." Journal of Ecology **93**(5): 863-878.

Costa, J. B. P., F. P. L. Melo, B. A. Santos and M. Tabarelli (2012). "Reduced availability of large seeds constrains Atlantic forest regeneration." Acta Oecologica-International Journal of Ecology **39**: 61-66.

Craine, J. M. and W. G. Lee (2003). "Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand." Oecologia **134**(4): 471-478.

Cramer, J. M., R. C. G. Mesquita and G. B. Williamson (2007). "Forest fragmentation differentially affects seed dispersal of large and small-seeded tropical trees." Biological Conservation **137**(3): 415-423.

Crooks, K. R. and M. E. Soule (1999). "Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system." Nature **400**(6744): 563-566.

Cunningham, M. and C. Moritz (1998). "Genetic effects of forest fragmentation on a rainforest restricted lizard (Scincidae: *Gnypetoscincus queenslandiae*)." Biological Conservation **83**(1): 19-30.

Cushman, S. A. (2006). "Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus." Biological Conservation **128**(2): 231-240.

Dale, M. R. T. and M. J. Fortin (2002). "Spatial autocorrelation and statistical tests in ecology." Ecoscience **9**(2): 162-167.

-
- Davies, S. J. (2001). "Tree mortality and growth in 11 sympatric *Macaranga* species in Borneo." *Ecology* **82**(4): 920-932.
- Day, M. and P. Urich (2000). "An assessment of protected karst landscapes in Southeast Asia." *Cave and Karst Science* **27**(2): 61-70.
- de Melo, F. P. L., R. Dirzo and M. Tabarelli (2006). "Biased seed rain in forest edges: Evidence from the Brazilian Atlantic forest." *Biological Conservation* **132**(1): 50-60.
- Debinski, D. M. and R. D. Holt (2000). "A survey and overview of habitat fragmentation experiments." *Conservation Biology* **14**(2): 342-355.
- Deng, W. H. and W. Gao (2005). "Edge effects on nesting success of cavity-nesting birds in fragmented forests." *Biological Conservation* **126**(3): 363-370.
- Deng, W. H. and G. M. Zheng (2004). "Landscape and habitat factors affecting cabot's tragopan *Tragopan caboti* occurrence in habitat fragments." *Biological Conservation* **117**(1): 25-32.
- Diaz, S. and M. Cabido (2001). "Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes." *Trends in Ecology & Evolution* **16**(11): 646-655.
- Diaz, S., M. Cabido and F. Casanoves (1998). "Plant functional traits and environmental filters at a regional scale." *Journal of Vegetation Science* **9**(1): 113-122.
- Diaz, S., S. Lavorel, F. de Bello, F. Quetier, K. Grigulis and M. Robson (2007). "Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**(52): 20684-20689.
- Ding, Z. F., K. J. Feeley, Y. P. Wang, R. J. Pakeman and P. Ding (2013). "Patterns of bird functional diversity on land-bridge island fragments." *Journal of Animal Ecology* **82**(4): 781-790.
- Edwards, F. A., D. P. Edwards, K. C. Hamer and R. G. Davies (2013). "Impacts of logging and conversion of rainforest to oil palm on the functional diversity of birds in Sundaland." *Ibis* **155**(2): 313-326.
- Eisenlohr, P. V., L. F. Alves, L. C. Bernacci, M. C. G. Padgurschi, R. B. Torres, E. M. B. Prata, F. dos Santos, M. A. Assis, E. Ramos, A. L. C. Rochelle, F. R. Martins, M. C. R. Campos, F. Pedroni, M. Sanchez, L. S. Pereira, S. A. Vieira, J. A. M. A. Gomes, J. Y. Tamashiro, M. A. S. Scaranello, C. J. Caron and C. A. Joly (2013). "Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot." *Biodiversity and Conservation* **22**(12): 2767-2783.

-
- Evans, D. M., N. E. Turley, D. J. Levey and J. J. Tewksbury (2012). "Habitat patch shape, not corridors, determines herbivory and fruit production of an annual plant." Ecology **93**(5): 1016-1025.
- Ewers, R. M. and R. K. Didham (2006). "Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation." Biological Reviews **81**(1): 117-142.
- Fahey, R. T., C. G. Lorimer and D. J. Mladenoff (2012). "Habitat heterogeneity and life-history traits influence presettlement distributions of early-successional tree species in a late-successional, hemlock-hardwood landscape." Landscape Ecology **27**(7): 999-1013.
- Fahrig, L. (2003). "Effects of habitat fragmentation on biodiversity." Annual Review of Ecology and Systematics **34**: 487-515.
- Fairhead, J. and M. Leach (1998). Reframing deforestation: global analyses and local realities: studies in West Africa, Psychology Press.
- Fauset, S., T. R. Baker, S. L. Lewis, T. R. Feldpausch, K. Affum-Baffoe, E. G. Foli, K. C. Hamer and M. D. Swaine (2012). "Drought-induced shifts in the floristic and functional composition of tropical forests in Ghana." Ecology Letters **15**(10): 1120-1129.
- Felfili, J. M., A. R. T. Nascimento, C. W. Fagg and E. M. Meirelles (2007). "Floristic composition and community structure of a seasonally deciduous forest on limestone outcrops in Central Brazil." Brazilian Journal of Botany **30**(4): 611-621.
- Fisher, D. O. (2011). "Trajectories from extinction: where are missing mammals rediscovered?" Global Ecology and Biogeography **20**(3): 415-425.
- Fitzherbert, E. B., M. J. Struebig, A. Morel, F. Danielsen, C. A. Bruhl, P. F. Donald and B. Phalan (2008). "How will oil palm expansion affect biodiversity?" Trends in Ecology & Evolution **23**(10): 538-545.
- Flynn, D. F. B., M. Gogol-Prokurat, T. Nogeire, N. Molinari, B. T. Richers, B. B. Lin, N. Simpson, M. M. Mayfield and F. DeClerck (2009). "Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa." Ecology Letters **12**(1): 22-33.
- Foley, J. A., R. DeFries, G. P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S. R. Carpenter, F. S. Chapin, M. T. Coe, G. C. Daily, H. K. Gibbs, J. H. Helkowski, T. Holloway, E. A. Howard, C. J. Kucharik, C. Monfreda, J. A. Patz, I. C. Prentice, N. Ramankutty and P. K. Snyder (2005). "Global consequences of land use." Science **309**(5734): 570-574.
- Fortunel, C., C. Paine, P. V. Fine, N. J. Kraft and C. Baraloto (2014). "Environmental factors predict

community functional composition in Amazonian forests." Journal of Ecology **102**(1): 145-155.

Fu, P. L., Y. J. Jiang, A. Y. Wang, T. J. Brodribb, J. L. Zhang, S. D. Zhu and K. F. Cao (2012). "Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest." Annals of Botany **110**(1): 189-199.

Funk, J. L., E. E. Cleland, K. N. Suding and E. S. Zavaleta (2008). "Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance." Trends in Ecology & Evolution **23**(12): 695-703.

Funk, W. C., A. E. Greene, P. S. Corn and F. W. Allendorf (2005). "High dispersal in a frog species suggests that it is vulnerable to habitat fragmentation." Biology Letters **1**(1): 13-16.

Furey, N. M., I. J. Mackie and P. A. Racey (2010). "Bat diversity in Vietnamese limestone karst areas and the implications of forest degradation." Biodiversity and Conservation **19**(7): 1821-1838.

Garcia-Lopez, A., E. Mico and E. Galante (2012). "From lowlands to highlands: searching for elevational patterns of species richness and distribution of scarab beetles in Costa Rica." Diversity and Distributions **18**(6): 543-553.

Garcia, D., R. Zamora and G. C. Amico (2010). "Birds as Suppliers of Seed Dispersal in Temperate Ecosystems: Conservation Guidelines from Real-World Landscapes." Conservation Biology **24**(4): 1070-1079.

Gerisch, M., V. Agostinelli, K. Henle and F. Dziock (2012). "More species, but all do the same: contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity." Oikos **121**(4): 508-515.

Gibb, H. and D. F. Hochuli (2002). "Habitat fragmentation in an urban environment: large and small fragments support different arthropod assemblages." Biological Conservation **106**(1): 91-100.

Gibbons, J. M. and D. M. Newbery (2003). "Drought avoidance and the effect of local topography on trees in the understorey of Bornean lowland rain forest." Plant Ecology **164**(1): 1-18.

Gibbs, H. K., A. S. Ruesch, F. Achard, M. K. Clayton, P. Holmgren, N. Ramankutty and J. A. Foley (2010). "Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s." Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **107**(38): 16732-16737.

Gibson, L., T. M. Lee, L. P. Koh, B. W. Brook, T. A. Gardner, J. Barlow, C. A. Peres, C. J. A. Bradshaw, W. F. Laurance, T. E. Lovejoy and N. S. Sodhi (2011). "Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity." Nature **478**(7369): 378-+.

-
- Gibson, L., A. J. Lynam, C. J. A. Bradshaw, F. L. He, D. P. Bickford, D. S. Woodruff, S. Bumrungsri and W. F. Laurance (2013). "Near-Complete Extinction of Native Small Mammal Fauna 25 Years After Forest Fragmentation." Science **341**(6153): 1508-1510.
- Girao, L. C., A. V. Lopes, M. Tabarelli and E. M. Bruna (2007). "Changes in Tree Reproductive Traits Reduce Functional Diversity in a Fragmented Atlantic Forest Landscape." Plos One **2**(9).
- Gonzalez, A. (2000). "Community relaxation in fragmented landscapes: the relation between species richness, area and age." Ecology Letters **3**(5): 441-448.
- Green, J. L., B. J. M. Bohannan and R. J. Whitaker (2008). "Microbial biogeography: From taxonomy to traits." Science **320**(5879): 1039-1043.
- Hacke, U. G., J. S. Sperry, W. T. Pockman, S. D. Davis and K. A. McCulloch (2001). "Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure." Oecologia **126**(4): 457-461.
- Hanski, I., G. A. Zurita, M. I. Bellocq and J. Rybicki (2013). "Species–fragmented area relationship." Proceedings of the National Academy of Sciences **110**(31): 12715-12720.
- Harms, K. E., R. Condit, S. P. Hubbell and R. B. Foster (2001). "Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot." Journal of Ecology **89**(6): 947-959.
- Harris, L. D. (1984). The fragmented forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity, University of Chicago Press.
- Hayes, D. J., S. A. Sader and N. B. Schwartz (2002). "Analyzing a forest conversion history database to explore the spatial and temporal characteristics of land cover change in Guatemala's Maya Biosphere Reserve." Landscape Ecology **17**(4): 299-314.
- Heinken, T. and E. Weber (2013). "Consequences of habitat fragmentation for plant species: Do we know enough?" Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics **15**(4): 205-216.
- Hejda, M. and F. de Bello (2013). "Impact of plant invasions on functional diversity in the vegetation of Central Europe." Journal of Vegetation Science **24**(5): 890-897.
- Helm, A., I. Hanski and M. Partel (2006). "Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation." Ecology Letters **9**(1): 72-77.
- Herrerias-Diego, Y., M. Quesada, K. E. Stoner, J. A. Lobo, Y. Hernandez-Flores and G. S. Montoya (2008). "Effect of forest fragmentation on fruit and seed predation of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*." Biological Conservation **141**(1): 241-248.

-
- Hoehn, P., T. Tschardt, J. M. Tylianakis and I. Steffan-Dewenter (2008). "Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield." Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences **275**(1648): 2283-2291.
- Holt, R., D. DeBinski, J. DEFFENDORFER and G. WARD (1995). 10 Perspectives from an Experimental Study of Habitat Fragmentation in an Agroecosystem. Ecology and integrated farming systems: proceedings of the 13th Long Ashton International Symposium, John Wiley & Son Ltd.
- Hortal, J., A. Jimenez-Valverde, J. F. Gomez, J. M. Lobo and A. Baselga (2008). "Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species." Oikos **117**(6): 847-858.
- Hovel, K. A. and R. N. Lipcius (2001). "Habitat fragmentation in a seagrass landscape: Patch size and complexity control blue crab survival." Ecology **82**(7): 1814-1829.
- Hu, G., K. J. Feeley, J. G. Wu, G. F. Xu and M. J. Yu (2011). "Determinants of plant species richness and patterns of nestedness in fragmented landscapes: evidence from land-bridge islands." Landscape Ecology **26**(10): 1405-1417.
- Hu, H., W. Liu and M. Cao (2008). "Impact of land use and land cover changes on ecosystem services in Menglun, Xishuangbanna, Southwest China." Environmental Monitoring and Assessment **146**(1-3): 147-156.
- Hu, H. B., W. J. Liu and M. Cao (2008). "Impact of land use and land cover changes on ecosystem services in Menglun, Xishuangbanna, Southwest China." Environmental Monitoring and Assessment **146**(1-3): 147-156.
- Zhu, H. (2012). "Biogeographical Divergence of the Flora of Yunnan, Southwestern China Initiated by the Uplift of Himalaya and Extrusion of Indochina Block." Plos One **7**(9).
- Hundera, K., R. Aerts, M. De Beenhouwer, K. Van Overtveld, K. Helsen, B. Muys and O. Honnay (2013). "Both forest fragmentation and coffee cultivation negatively affect epiphytic orchid diversity in Ethiopian moist evergreen Afrotropical forests." Biological Conservation **159**: 285-291.
- Iida, Y., L. Poorter, F. J. Sterck, A. R. Kassim, T. Kubo, M. D. Potts and T. S. Kohyama (2012). "Wood density explains architectural differentiation across 145 co-occurring tropical tree species." Functional Ecology **26**(1): 274-282.
- Jamoneau, A., O. Chabrerie, D. Closset-Kopp and G. Decocq (2012). "Fragmentation alters beta-diversity patterns of habitat specialists within forest metacommunities." Ecography **35**(2):

124-133.

Jongman, R. H. G., M. Kulvik and I. Kristiansen (2004). "European ecological networks and greenways." Landscape and Urban Planning **68**(2-3): 305-319.

Jump, A. S. and J. Penuelas (2006). "Genetic effects of chronic habitat fragmentation in a wind-pollinated tree." Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **103**(21): 8096-8100.

Katabuchi, M., H. Kurokawa, S. J. Davies, S. Tan and T. Nakashizuka (2012). "Soil resource availability shapes community trait structure in a species-rich dipterocarp forest." Journal of Ecology **100**(3): 643-651.

Kearney, M. and W. P. Porter (2006). "Ecologists have already started rebuilding community ecology from functional traits." Trends in Ecology & Evolution **21**(9): 481-482.

Kemper, J., R. M. Cowling and D. M. Richardson (1999). "Fragmentation of South African renosterveld shrublands: effects on plant community structure and conservation implications." Biological Conservation **90**(2): 103-111.

Kimberley, A., G. Alan Blackburn, J. Duncan Whyatt and S. M. Smart (2014). "Traits of plant communities in fragmented forests: the relative influence of habitat spatial configuration and local abiotic conditions." Journal of Ecology.

Knapp, E. E., M. A. Goedde and K. J. Rice (2001). "Pollen-limited reproduction in blue oak: implications for wind pollination in fragmented populations." Oecologia **128**(1): 48-55.

Koenig, W. D. (1999). "Spatial autocorrelation of ecological phenomena." Trends in Ecology & Evolution **14**(1): 22-26.

Kolb, A. and M. Diekmann (2005). "Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation." Conservation Biology **19**(3): 929-938.

Komonen, A., R. Penttila, M. Lindgren and I. Hanski (2000). "Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus." Oikos **90**(1): 119-126.

Kooyman, R., W. K. Cornwell and M. Westoby (2010). "Plant functional traits in Australian subtropical rain forest: partitioning within-community from cross-landscape variation." Journal of Ecology **98**(3): 517-525.

Kooyman, R., A. Zanne, R. Gallagher, W. Cornwell, M. Rossetto, P. O'CONNOR, E. Parkes, C. Catterall, S. Laffan and C. Lusk (2013). "Effects of Growth Form and Functional Traits on Response of

-
- Woody Plants to Clearing and Fragmentation of Subtropical Rainforest." Conservation Biology.
- Kotze, D. J. and M. J. Samways (2001). "No general edge effects for invertebrates at Afromontane forest/grassland ecotones." Biodiversity and Conservation **10**(3): 443-466.
- Kraft, N. J., R. Valencia and D. D. Ackerly (2008). "Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest." Science **322**(5901): 580-582.
- Kraft, N. J. B., R. Valencia and D. D. Ackerly (2008). "Functional traits and niche-based tree community assembly in an amazonian forest." Science **322**(5901): 580-582.
- Laliberté, E., D. A. Norton and D. Scott (2013). "Contrasting effects of productivity and disturbance on plant functional diversity at local and metacommunity scales." Journal of Vegetation Science.
- Laliberté, E., B. Shipley and M. E. Laliberté (2010). "Package 'FD'." Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology.
- Lan, G. Y., Y. H. Hu, M. Cao and H. Zhu (2011). "Topography related spatial distribution of dominant tree species in a tropical seasonal rain forest in China." Forest Ecology and Management **262**(8): 1507-1513.
- Laurance, S. G. W., W. F. Laurance, A. Andrade, P. M. Fearnside, K. E. Harms, A. Vicentini and R. C. C. Luizao (2010). "Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: a landscape-scale study." Journal of Vegetation Science **21**(1): 96-106.
- Laurance, W. F. (2008). "Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory." Biological Conservation **141**(7): 1731-1744.
- Laurance, W. F., J. L. Camargo, R. C. Luizão, S. G. Laurance, S. L. Pimm, E. M. Bruna, P. C. Stouffer, G. Bruce Williamson, J. Benítez-Malvido and H. L. Vasconcelos (2011). "The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation." Biological Conservation **144**(1): 56-67.
- Laurance, W. F., J. L. C. Camargo, R. C. C. Luizao, S. G. Laurance, S. L. Pimm, E. M. Bruna, P. C. Stouffer, G. B. Williamson, J. Benitez-Malvido, H. L. Vasconcelos, K. S. Van Houtan, C. E. Zartman, S. A. Boyle, R. K. Didham, A. Andrade and T. E. Lovejoy (2011). "The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation." Biological Conservation **144**(1): 56-67.
- Laurance, W. F., M. A. Cochrane, S. Bergen, P. M. Fearnside, P. Delamonica, C. Barber, S. D'Angelo and T. Fernandes (2001). "Environment - The future of the Brazilian Amazon." Science **291**(5503): 438-439.
- Laurance, W. F., P. Delamonica, S. G. Laurance, H. L. Vasconcelos and T. E. Lovejoy (2000).

-
- "Conservation - Rainforest fragmentation kills big trees." Nature **404**(6780): 836-836.
- Laurance, W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Didham, P. C. Stouffer, C. Gascon, R. O. Bierregaard, S. G. Laurance and E. Sampaio (2002). "Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation." Conservation Biology **16**(3): 605-618.
- Laurance, W. F., H. E. M. Nascimento, S. G. Laurance, A. Andrade, J. E. L. S. Ribeiro, J. P. Giraldo, T. E. Lovejoy, R. Condit, J. Chave, K. E. Harms and S. D'Angelo (2006). "Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments." Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **103**(50): 19010-19014.
- Laurance, W. F., H. E. M. Nascimento, S. G. Laurance, A. C. Andrade, P. M. Fearnside, J. E. L. Ribeiro and R. L. Capretz (2006). "Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees." Ecology **87**(2): 469-482.
- Laurance, W. F., D. Perez-Salicrup, P. Delamonica, P. M. Fearnside, S. D'Angelo, A. Jerozolinski, L. Pohl and T. E. Lovejoy (2001). "Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities." Ecology **82**(1): 105-116.
- Lavorel, S., K. Grigulis, S. McIntyre, N. S. G. Williams, D. Garden, J. Dorrough, S. Berman, F. Quetier, A. Thebault and A. Bonis (2008). "Assessing functional diversity in the field - methodology matters!" Functional Ecology **22**(1): 134-147.
- Lawes, M. J., B. C. C. Lamb and S. Boudreau (2005). "Area- but no edge-effect on woody seedling abundance and species richness in old Afromontane forest fragments." Journal of Vegetation Science **16**(4): 363-372.
- Layman, C. A., J. P. Quattrochi, C. M. Peyer and J. E. Allgeier (2007). "Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation." Ecology Letters **10**(10): 937-944.
- Le Lann, C., B. Visser, M. Mériaux, J. Moiroux, J. Van Baaren, J. J. Van Alphen and J. Ellers (2013). "Rising temperature reduces divergence in resource use strategies in coexisting parasitoid species." Oecologia: 1-11.
- Lebrija-Trejos, E., E. A. Pérez-García, J. A. Meave, F. Bongers and L. Poorter (2010). "Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system." Ecology **91**(2): 386-398.
- Legendre, P. (1993). "Spatial Autocorrelation - Trouble or New Paradigm." Ecology **74**(6): 1659-1673.
- Li, H., T. M. Aide, Y. Ma, W. Liu and M. Cao (2007). "Demand for rubber is causing the loss of high

-
- diversity rain forest in SW China." Biodiversity and Conservation **16**(6): 1731-1745.
- Li, H. M., T. M. Aide, Y. X. Ma, W. J. Liu and M. Cao (2007). "Demand for rubber is causing the loss of high diversity rain forest in SW China." Biodiversity and Conservation **16**(6): 1731-1745.
- Li, H. M., Y. X. Ma, W. J. Liu and W. J. Liu (2009). "Clearance and fragmentation of tropical rain forest in Xishuangbanna, SW, China." Biodiversity and Conservation **18**(13): 3421-3440.
- Li, M. S., L. J. Mao, W. J. Shen, S. Q. Liu and A. S. Wei (2013). "Change and fragmentation trends of Zhanjiang mangrove forests in southern China using multi-temporal Landsat imagery (1977-2010)." Estuarine Coastal and Shelf Science **130**: 111-120.
- Li, Z. and J. M. Fox (2012). "Mapping rubber tree growth in mainland Southeast Asia using time-series MODIS 250 m NDVI and statistical data." Applied Geography **32**(2): 420-432.
- Lindborg, R. and O. Eriksson (2004). "Historical landscape connectivity affects present plant species diversity." Ecology **85**(7): 1840-1845.
- Lindborg, R., A. Helm, R. Bommarco, R. K. Heikkinen, I. Kuhn, J. Pykala and M. Partel (2012). "Effect of habitat area and isolation on plant trait distribution in European forests and grasslands." Ecography **35**(4): 356-363.
- Lindenmayer, D. B. and J. Fischer (2007). "Tackling the habitat fragmentation panchreston." Trends in Ecology & Evolution **22**(3): 127-132.
- Lippok, D., S. G. Beck, D. Renison, I. Hensen, A. E. Apaza and M. Schleuning (2013). "Topography and edge effects are more important than elevation as drivers of vegetation patterns in a neotropical montane forest." Journal of Vegetation Science.
- Liu, J.-J. and J. Slik (2014). "Forest fragment spatial distribution matters for tropical tree conservation." Biological Conservation **171**: 99-106.
- Liu, J. G., M. Linderman, Z. Y. Ouyang, L. An, J. Yang and H. M. Zhang (2001). "Ecological degradation in protected areas: The case of Wolong Nature Reserve for giant pandas." Science **292**(5514): 98-101.
- Liu, W. J., W. Y. Liu, P. J. Li, L. Gao, Y. X. Shen, P. Y. Wang, Y. P. Zhang and H. M. Li (2007). "Using stable isotopes to determine sources of fog drip in a tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna, SW China." Agricultural and Forest Meteorology **143**(1-2): 80-91.
- Liu, X. J., N. G. Swenson, S. J. Wright, L. W. Zhang, K. Song, Y. J. Du, J. L. Zhang, X. C. Mi, H. B. Ren and K. P. Ma (2012). "Covariation in Plant Functional Traits and Soil Fertility within Two

Species-Rich Forests." *Plos One* **7**(4).

Lobo, D., T. Leao, F. P. L. Melo, A. M. M. Santos and M. Tabarelli (2011). "Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization." *Diversity and Distributions* **17**(2): 287-296.

Lohbeck, M., L. Poorter, H. Paz, L. Pla, M. van Breugel, M. Martinez-Ramos and F. Bongers (2012). "Functional diversity changes during tropical forest succession." *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **14**(2): 89-96.

Lopes, A. V., L. C. Girao, B. A. Santos, C. A. Peres and M. Tabarelli (2009). "Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments." *Biological Conservation* **142**(6): 1154-1165.

Lucey, J. M., N. Tawatao, M. J. Senior, V. K. Chey, S. Benedick, K. C. Hamer, P. Woodcock, R. J. Newton, S. H. Bottrell and J. K. Hill (2014). "Tropical forest fragments contribute to species richness in adjacent oil palm plantations." *Biological Conservation* **169**: 268-276.

MacArthur, R. H. (1967). *The theory of island biogeography*, Princeton University Press.

MacArthur, R. H. and E. O. Wilson (1963). "An equilibrium theory of insular zoogeography." *Evolution* **17**(4): 373-387.

MacDonald, D., J. R. Crabtree, G. Wiesinger, T. Dax, N. Stamou, P. Fleury, J. G. Lazpita and A. Gibon (2000). "Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response." *Journal of Environmental Management* **59**(1): 47-69.

Maeshiro, R., B. Kusumoto, S. Fujii, T. Shiono and Y. Kubota (2013). "Using tree functional diversity to evaluate management impacts in a subtropical forest." *Ecosphere* **4**(6).

Magnago, L. F. S., D. P. Edwards, F. A. Edwards, A. Magrach, S. V. Martins and W. F. Laurance (2014). "Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests." *Journal of Ecology* **102**(2): 475-485.

Malcolm, J. R. (1994). "Edge Effects in Central Amazonian Forest Fragments." *Ecology* **75**(8): 2438-2445.

Malhado, A. C. M., Y. Malhi, R. J. Whittaker, R. J. Ladle, H. ter Steege, O. L. Phillips, N. Butt, L. E. O. C. Aragao, C. A. Quesada, A. Araujo-Murakami, L. Arroyo, J. Peacock, G. Lopez-Gonzalez, T. R. Baker, L. O. Anderson, S. Almeida, N. Higuchi, T. J. Killeen, A. Monteagudo, D. Neill, N. Pitman, A. Prieto, R. P. Salomao, R. Vasquez-Martinez and W. F. Laurance (2009). "Spatial trends in leaf size of

-
- Amazonian rainforest trees." Biogeosciences **6**(8): 1563-1576.
- Mantyka-Pringle, C. S., T. G. Martin and J. R. Rhodes (2012). "Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis." Global Change Biology **18**(4): 1239-1252.
- Mantyka-Pringle, C. S., T. G. Martin and J. R. Rhodes (2013). "Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis (vol 18, pg 1239, 2012)." Global Change Biology **19**(5): 1642-1644.
- Margules, C. R. (1992). "The Wog Wog habitat fragmentation experiment." Environmental Conservation **19**(04): 316-325.
- Margules, C. R. and R. L. Pressey (2000). "Systematic conservation planning." Nature **405**(6783): 243-253.
- Martin, L. J., B. Blossey and E. Ellis (2012). "Mapping where ecologists work: biases in the global distribution of terrestrial ecological observations." Frontiers in Ecology and the Environment **10**(4): 195-201.
- Mason, N. W. H., D. Mouillot, W. G. Lee and J. B. Wilson (2005). "Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity." Oikos **111**(1): 112-118.
- Matthews, A., C. R. Dickman and R. E. Major (1999). "The influence of fragment size and edge on nest predation in urban bushland." Ecography **22**(4): 349-356.
- Mayaux, P., P. Holmgren, F. Achard, H. Eva, H. Stibig and A. Branthomme (2005). "Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring." Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences **360**(1454): 373-384.
- Mayfield, M. M., M. E. Boni, G. C. Daily and D. Ackerly (2005). "Species and functional diversity of native and human-dominated plant communities." Ecology **86**(9): 2365-2372.
- McGarigal, K. and S. A. Cushman (2002). "Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects." Ecological Applications **12**(2): 335-345.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher and M. Westoby (2006). "Rebuilding community ecology from functional traits." Trends in Ecology & Evolution **21**(4): 178-185.
- McMillan, M. A. and D. W. Larson (2002). "Effects of rock climbing on the vegetation of the Niagara Escarpment in southern Ontario, Canada." Conservation Biology **16**(2): 389-398.

-
- Melo, F. P. L., V. Arroyo-Rodriguez, L. Fahrig, M. Martinez-Ramos and M. Tabarelli (2013). "On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes." Trends in Ecology & Evolution **28**(8): 462-468.
- Metzger, J. P., A. C. Martensen, M. Dixo, L. C. Bernacci, M. C. Ribeiro, A. M. G. Teixeira and R. Pardini (2009). "Time-lag in biological responses to landscape changes in a highly dynamic Atlantic forest region." Biological Conservation **142**(6): 1166-1177.
- Michalski, F., I. Nishi and C. A. Peres (2007). "Disturbance-mediated drift in tree functional groups in Amazonian forest fragments." Biotropica **39**(6): 691-701.
- Milcu, A., E. Allan, C. Roscher, T. Jenkins, S. T. Meyer, D. Flynn, H. Bessler, F. Buscot, C. Engels, M. Gubsch, S. Konig, A. Lipowsky, J. Loranger, C. Renker, C. Scherber, B. Schmid, E. Thebault, T. Wubet, W. W. Weisser, S. Scheu and N. Eisenhauer (2013). "Functionally and phylogenetically diverse plant communities key to soil biota." Ecology **94**(8): 1878-1885.
- Mo, X. X., H. Zhu, Y. J. Zhang, J. W. F. Slik and J. X. Liu (2011). "Traditional forest management has limited impact on plant diversity and composition in a tropical seasonal rainforest in SW China." Biological Conservation **144**(6): 1832-1840.
- Moles, A. T., D. D. Ackerly, J. C. Tweddle, J. B. Dickie, R. Smith, M. R. Leishman, M. M. Mayfield, A. Pitman, J. T. Wood and M. Westoby (2007). "Global patterns in seed size." Global Ecology and Biogeography **16**(1): 109-116.
- Moles, A. T., D. D. Ackerly, C. O. Webb, J. C. Tweddle, J. B. Dickie and M. Westoby (2005). "A brief history of seed size." Science **307**(5709): 576-580.
- Moles, A. T., B. Peco, I. R. Wallis, W. J. Foley, A. G. B. Poore, E. W. Seabloom, P. A. Vesk, A. J. Bisigato, L. Cella-Pizarro, C. J. Clark, P. S. Cohen, W. K. Cornwell, W. Edwards, R. Ejrnaes, T. Gonzales-Ojeda, B. J. Graae, G. Hay, F. C. Lumbwe, B. Magana-Rodriguez, B. D. Moore, P. L. Peri, J. R. Poulsen, J. C. Stegen, R. Veldtman, H. Zeipel, N. R. Andrew, S. L. Boulter, E. T. Borer, J. H. C. Cornelissen, A. G. Farji-Brener, J. L. DeGabriel, E. Jurado, L. A. Kyhn, B. Low, C. P. H. Mulder, K. Reardon-Smith, J. Rodriguez-Velazquez, A. De Fortier, Z. Zheng, P. G. Blendinger, B. J. Enquist, J. M. Facelli, T. Knight, J. D. Majer, M. Martinez-Ramos, P. McQuillan and F. K. C. Hui (2013). "Correlations between physical and chemical defences in plants: tradeoffs, syndromes, or just many different ways to skin a herbivorous cat?" New Phytologist **198**(1): 252-263.
- Moles, A. T., D. I. Warton, L. Warman, N. G. Swenson, S. W. Laffan, A. E. Zanne, A. Pitman, F. A. Hemmings and M. R. Leishman (2009). "Global patterns in plant height." Journal of Ecology **97**(5):

923-932.

Moles, A. T. and M. Westoby (2006). "Seed size and plant strategy across the whole life cycle." Oikos **113**(1): 91-105.

Monteiro, A. T., F. Fava, J. Gonçalves, A. Huete, F. Gusmeroli, G. Parolo, D. Spano and S. Bocchi (2013). "Landscape context determinants to plant diversity in the permanent meadows of Southern European Alps." Biodiversity and Conservation **22**(4): 937-958.

Mouchet, M., F. Guilhaumon, S. Villegger, N. W. H. Mason, J. A. Tomasini and D. Mouillot (2008). "Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices." Oikos **117**(5): 794-800.

Mouchet, M. A., S. Villegger, N. W. H. Mason and D. Mouillot (2010). "Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules." Functional Ecology **24**(4): 867-876.

Mouillot, D., O. Dumay and J. A. Tomasini (2007). "Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities." Estuarine Coastal and Shelf Science **71**(3-4): 443-456.

Mouillot, D., N. A. J. Graham, S. Villegger, N. W. H. Mason and D. R. Bellwood (2013). "A functional approach reveals community responses to disturbances." Trends in Ecology & Evolution **28**(3): 167-177.

Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca and J. Kent (2000). "Biodiversity hotspots for conservation priorities." Nature **403**(6772): 853-858.

Naeem, S. and J. P. Wright (2003). "Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem." Ecology Letters **6**(6): 567-579.

Newbold, T., J. P. Scharlemann, S. H. Butchart, C. H. Sekercioglu, R. Alkemade, H. Booth and D. W. Purves (2013). "Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity." Proc Biol Sci **280**(1750): 20122131.

Newbold, T., J. P. W. Scharlemann, S. H. M. Butchart, C. H. Sekercioglu, R. Alkemade, H. Booth and D. W. Purves (2013). "Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity." Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences **280**(1750).

Newmark, W. D. and T. R. Stanley (2011). "Habitat fragmentation reduces nest survival in an Afrotropical bird community in a biodiversity hotspot." Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **108**(28): 11488-11493.

-
- Nguyen, B. T. (2013). "Large-scale altitudinal gradient of natural rubber production in Vietnam." Industrial Crops and Products **41**: 31-40.
- Nichols, E., T. Larsen, S. Spector, A. L. Davis, F. Escobar, M. Favila and K. Vuline (2007). "Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis." Biological Conservation **137**(1): 1-19.
- Ockinger, E., R. Lindborg, N. E. Sjodin and R. Bommarco (2012). "Landscape matrix modifies richness of plants and insects in grassland fragments." Ecography **35**(3): 259-267.
- Ockinger, E., O. Schweiger, T. O. Crist, D. M. Debinski, J. Krauss, M. Kuussaari, J. D. Petersen, J. Poyry, J. Settele, K. S. Summerville and R. Bommarco (2010). "Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: a cross-continental synthesis." Ecology Letters **13**(8): 969-979.
- Oliveira, M. A., A. M. M. Santos and M. Tabarelli (2008). "Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic forest." Forest Ecology and Management **256**(11): 1910-1917.
- Ouedraogo, D. Y., F. Mortier, S. Gourlet-Fleury, V. Freycon and N. Picard (2013). "Slow-growing species cope best with drought: evidence from long-term measurements in a tropical semi-deciduous moist forest of Central Africa." Journal of Ecology **101**(6): 1459-1470.
- Pakeman, R. J. (2011). "Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly." Journal of Ecology **99**(5): 1143-1151.
- Pakeman, R. J. and A. Eastwood (2013). "Shifts in functional traits and functional diversity between vegetation and seed bank." Journal of Vegetation Science **24**(5): 865-876.
- Pan, D., G. Domon, D. Marceau and A. Bouchard (2001). "Spatial pattern of coniferous and deciduous forest patches in an Eastern North America agricultural landscape: the influence of land use and physical attributes." Landscape Ecology **16**(2): 99-110.
- Pasinelli, G., C. Mayer, A. Gousskov and K. Schiegg (2008). "Small and large wetland fragments are equally suited breeding sites for a ground-nesting passerine." Oecologia **156**(3): 703-714.
- Pasitschniak-Arts, M., R. G. Clark and F. Messier (1998). "Duck nesting success in a fragmented prairie landscape: is edge effect important?" Biological Conservation **85**(1-2): 55-62.
- Pausas, J. G. and M. P. Austin (2001). "Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal." Journal of Vegetation Science **12**(2): 153-166.
- Petchey, O. L., K. L. Evans, I. S. Fishburn and K. J. Gaston (2007). "Low functional diversity and no

redundancy in British avian assemblages." Journal of Animal Ecology **76**(5): 977-985.

Petchey, O. L. and K. J. Gaston (2002). "Functional diversity (FD), species richness and community composition." Ecology Letters **5**(3): 402-411.

Petchey, O. L. and K. J. Gaston (2006). "Functional diversity: back to basics and looking forward." Ecology Letters **9**(6): 741-758.

Pfeifer, M., V. Lefebvre, T. A. Gardner, V. Arroyo-Rodriguez, L. Baeten, C. Banks-Leite, J. Barlow, M. G. Betts, J. Brunet and A. Cerezo (2014). "BIOFRAG—a new database for analyzing BIODiversity responses to forest FRAGmentation." Ecology and Evolution.

Poorter, L. (2009). "Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests." New Phytologist **181**(4): 890-900.

Poorter, L. and F. Bongers (2006). "Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species." Ecology **87**(7): 1733-1743.

Poorter, L., S. J. Wright, H. Paz, D. D. Ackerly, R. Condit, G. Ibarra-Manriquez, K. E. Harms, J. C. Licona, M. Martinez-Ramos, S. J. Mazer, H. C. Muller-Landau, M. Pena-Claros, C. O. Webb and I. J. Wright (2008). "Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests." Ecology **89**(7): 1908-1920.

Possingham, H. (2000). "Conserving earth's biodiversity, with E.O. Wilson." Science **288**(5468): 983-983.

Possingham, H., I. Ball and S. Andelman (2000). "Mathematical methods for identifying representative reserve networks." Quantitative methods for conservation biology. Springer-Verlag, New York: 291-305.

Potts, M. D., P. S. Ashton, L. S. Kaufman and J. B. Plotkin (2002). "Habitat patterns in tropical rain forests: A comparison of 105 plots in Northwest Borneo." Ecology **83**(10): 2782-2797.

Pressey, R. L., G. L. Whish, T. W. Barrett and M. E. Watts (2002). "Effectiveness of protected areas in north-eastern New South Wales: recent trends in six measures." Biological Conservation **106**(1): 57-69.

Prist, P. R., F. Michalski and J. P. Metzger (2012). "How deforestation pattern in the Amazon influences vertebrate richness and community composition." Landscape Ecology **27**(6): 799-812.

Punchi-Manage, R., S. Getzin, T. Wiegand, R. Kanagaraj, C. V. S. Gunatilleke, I. A. U. N. Gunatilleke, K. Wiegand and A. Huth (2013). "Effects of topography on structuring local species assemblages in a Sri Lankan mixed dipterocarp forest." Journal of Ecology **101**(1): 149-160.

Purschke, O., B. C. Schmid, M. T. Sykes, P. Poschod, S. G. Michalski, W. Durka, I. Kuhn, M. Winter and H. C. Prentice (2013). "Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes." Journal of Ecology **101**(4): 857-866.

Purves, D. and S. Pacala (2008). "Predictive models of forest dynamics." Science **320**(5882): 1452-1453.

Putz, S., J. Groeneveld, L. F. Alves, J. P. Metzger and A. Huth (2011). "Fragmentation drives tropical forest fragments to early successional states: A modelling study for Brazilian Atlantic forests." Ecological Modelling **222**(12): 1986-1997.

Quintero, I. and T. Roslin (2005). "Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in Central Amazonia." Ecology **86**(12): 3303-3311.

Ram, M. and G. Umapathy (2013). "Research in Habitat Fragmentation: Are We Moving in the Right Direction? J Primatol 2: e119. doi: 10.4172/2167-6801.1000 e119 Page 2 of 2 Volume 2• Issue 2• 1000e119 J Primatol ISSN: 2167-6801 JPMT, an open access journal 14. Nunn CL, Altizer S (2006) Infectious diseases in primates." Oxford University Press, New York, USA **15**: 68-72.

Rangel, T. F., J. A. F. Diniz and L. M. Bini (2010). "SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology." Ecography **33**(1): 46-50.

Reich, P. B., D. Tilman, F. Isbell, K. Mueller, S. E. Hobbie, D. F. B. Flynn and N. Eisenhauer (2012). "Impacts of Biodiversity Loss Escalate Through Time as Redundancy Fades." Science **336**(6081): 589-592.

Reino, L., P. Beja, M. B. Araújo, S. Dray and P. Segurado (2013). "Does local habitat fragmentation affect large-scale distributions? The case of a specialist grassland bird." Diversity and Distributions **19**(4): 423-432.

Reino, L., P. Beja, P. E. Osborne, R. Morgado, A. Fabiao and J. T. Rotenberry (2009). "Distance to edges, edge contrast and landscape fragmentation: Interactions affecting farmland birds around forest plantations." Biological Conservation **142**(4): 824-838.

Rodriguez-Cabal, M. A., M. A. Aizen and A. J. Novaro (2007). "Habitat fragmentation disrupts a plant-disperser mutualism in the temperate forest of South America." Biological Conservation **139**(1-2): 195-202.

Rogers, D. A., T. P. Rooney, T. J. Hawbaker, V. C. Radeloff and D. M. Waller (2009). "Paying the Extinction Debt in Southern Wisconsin Forest Understories." Conservation Biology **23**(6): 1497-1506.

-
- Rudel, T. and J. Roper (1997). "Forest Fragmentation in the Humid Tropics: A Cross-National Analysis." Singapore Journal of Tropical Geography **18**(1): 99-109.
- Russo, S. E., P. Brown, S. Tan and S. J. Davies (2008). "Interspecific demographic trade-offs and soil-related habitat associations of tree species along resource gradients." Journal of Ecology **96**(1): 192-203.
- Rusterholz, H. P. and B. Baur (2010). "Delayed response in a plant-pollinator system to experimental grassland fragmentation." Oecologia **163**(1): 141-152.
- Rybicki, J. and I. Hanski (2013). "Species-area relationships and extinctions caused by habitat loss and fragmentation." Ecology Letters: n/a-n/a.
- Sandel, B., J. D. Corbin and M. Krupa (2011). "Using plant functional traits to guide restoration: A case study in California coastal grassland." Ecosphere **2**(2): art23.
- Sandel, B. and J. C. Svenning (2013). "Human impacts drive a global topographic signature in tree cover." Nature Communications **4**.
- Santiago, L. S. (2007). "Extending the leaf economics spectrum to decomposition: Evidence from a tropical forest." Ecology **88**(5): 1126-1131.
- Santo-Silva, E. E., W. R. Almeida, F. P. L. Melo, C. S. Zickel and M. Tabarelli (2013). "The Nature of Seedling Assemblages in a Fragmented Tropical Landscape: Implications for Forest Regeneration." Biotropica **45**(3): 386-394.
- Santos, B. A., V. Arroyo-Rodriguez, C. E. Moreno and M. Tabarelli (2010). "Edge-Related Loss of Tree Phylogenetic Diversity in the Severely Fragmented Brazilian Atlantic Forest." Plos One **5**(9).
- Santos, G. G. A., B. A. Santos, H. E. M. Nascimento and M. Tabarelli (2012). "Contrasting Demographic Structure of Short- and Long-lived Pioneer Tree Species on Amazonian Forest Edges." Biotropica **44**(6): 771-778.
- Satterthwaite, W. H. (2007). "The importance of dispersal in determining seed versus safe site limitation of plant populations." Plant Ecology **193**(1): 113-130.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs and C. R. Margules (1991). "Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation - a Review." Conservation Biology **5**(1): 18-32.
- Schamp, B. S. and L. W. Aarssen (2009). "The assembly of forest communities according to maximum species height along resource and disturbance gradients." Oikos **118**(4): 564-572.
- Schleuter, D., M. Daufresne, F. Massol and C. Argillier (2010). "A user's guide to functional diversity

indices." Ecological Monographs **80**(3): 469-484.

Schmera, D., T. Eros and J. Podani (2009). "A measure for assessing functional diversity in ecological communities." Aquatic Ecology **43**(1): 157-167.

Schuldt, A., H. Bruelheide, W. Durka, S. G. Michalski, O. Purschke and T. Assmann (2014). "Tree diversity promotes functional dissimilarity and maintains functional richness despite species loss in predator assemblages." Oecologia **174**(2): 533-543.

Schweiger, O., M. Musche, D. Bailey, R. Billeter, T. Diekötter, F. Hendrickx, F. Herzog, J. Liira, J. P. Maelfait, M. Speelmans and F. Dziock (2007). "Functional richness of local hoverfly communities (Diptera, Syrphidae) in response to land use across temperate Europe." Oikos **116**(3): 461-472.

Scott, J. M., F. W. Davis, R. G. McGhie, R. G. Wright, C. Groves and J. Estes (2001). "Nature reserves: Do they capture the full range of America's biological diversity?" Ecological Applications **11**(4): 999-1007.

Seabloom, E. W., A. P. Dobson and D. M. Stoms (2002). "Extinction rates under nonrandom patterns of habitat loss." Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **99**(17): 11229-11234.

Segura, G., P. Balvanera, E. Duran and A. Perez (2003). "Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest." Plant Ecology **169**(2): 259-271.

Seiferling, I. S., R. Proulx, P. R. Peres-Neto, L. Fahrig and C. Messier (2012). "Measuring Protected-Area Isolation and Correlations of Isolation with Land-Use Intensity and Protection Status." Conservation Biology **26**(4): 610-618.

Shipley, B., D. Vile and E. Garnier (2006). "From plant traits to plant communities: A statistical mechanistic approach to biodiversity." Science **314**(5800): 812-814.

Sigel, B. J., W. D. Robinson and T. W. Sherry (2010). "Comparing bird community responses to forest fragmentation in two lowland Central American reserves." Biological Conservation **143**(2): 340-350.

Simonson, J. T. and E. A. Johnson (2005). "Development of the cultural landscape in the forest-grassland transition in southern Alberta controlled by topographic variables." Journal of Vegetation Science **16**(5): 523-532.

Slik, J., C. Bernard, M. Beek, F. Breman and K. Eichhorn (2008). "Tree diversity, composition, forest structure and aboveground biomass dynamics after single and repeated fire in a Bornean rain forest." Oecologia **158**(3): 579-588.

Slik, J., M. van Beek, C. Bernard, F. Bongers, F. C. Breman, C. H. Cannon and K. Sidiyasa (2011). "Limited Edge Effects Along a Burned-Unburned Bornean Forest Boundary Seven Years after Disturbance." *Biotropica* **43**(3): 288-298.

Slik, J. W. F. (2006). "Estimating species-specific wood density from the genus average in Indonesian trees." *Journal of Tropical Ecology* **22**: 481-482.

Slik, J. W. F., C. S. Bernard, F. C. Breman, M. Van Beek, A. Salim and D. Sheil (2008). "Wood Density as a Conservation Tool: Quantification of Disturbance and Identification of Conservation-Priority Areas in Tropical Forests." *Conservation Biology* **22**(5): 1299-1308.

Slik, J. W. F., G. Paoli, K. McGuire, I. Amaral, J. Barroso, M. Bastian, L. Blanc, F. Bongers, P. Boundja, C. Clark, M. Collins, G. Dauby, Y. Ding, J. L. Doucet, E. Eler, L. Ferreira, O. Forshed, G. Fredriksson, J. F. Gillet, D. Harris, M. Leal, Y. Laumonier, Y. Malhi, A. Mansor, E. Martin, K. Miyamoto, A. Araujo-Murakami, H. Nagamasu, R. Nilus, E. Nurtjahya, A. Oliveira, O. Onrizal, A. Parada-Gutierrez, A. Permana, L. Poorter, J. Poulsen, H. Ramirez-Angulo, J. Reitsma, F. Rovero, A. Rozak, D. Sheil, J. Silva-Espejo, M. Silveira, W. Spironelo, H. ter Steege, T. Stevart, G. E. Navarro-Aguilar, T. Sunderland, E. Suzuki, J. W. Tang, I. Theilade, G. van der Heijden, J. van Valkenburg, T. Van Do, E. Vilanova, V. Vos, S. Wich, H. Woll, T. Yoneda, R. G. Zang, M. G. Zhang and N. Zweifel (2013). "Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forests across the tropics." *Global Ecology and Biogeography* **22**(12): 1261-1271.

Slik, J. W. F., M. van Beek, C. Bernard, F. Bongers, F. C. Breman, C. H. Cannon and K. Sidiyasa (2011). "Limited Edge Effects Along a Burned-Unburned Bornean Forest Boundary Seven Years after Disturbance." *Biotropica* **43**(3): 288-298.

Smith, A. C., L. Fahrig and C. M. Francis (2011). "Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds." *Ecography* **34**(1): 103-113.

Sodhi, N. S. and B. W. Brook (2006). *Southeast Asian biodiversity in crisis*, Cambridge University Press.

Sodhi, N. S., L. P. Koh, B. W. Brook and P. K. L. Ng (2004). "Southeast Asian biodiversity: an impending disaster." *Trends in Ecology & Evolution* **19**(12): 654-660.

Sodhi, N. S., M. R. C. Posa, T. M. Lee, D. Bickford, L. P. Koh and B. W. Brook (2010). "The state and conservation of Southeast Asian biodiversity." *Biodiversity and Conservation* **19**(2): 317-328.

Soomers, H., D. Karssenbergh, J. T. A. Verhoeven, P. A. Verweij and M. J. Wassen (2013). "The effect of

habitat fragmentation and abiotic factors on fen plant occurrence." Biodiversity and Conservation **22**(2): 405-424.

Soons, M. B. and G. W. Heil (2002). "Reduced colonization capacity in fragmented populations of wind-dispersed grassland forbs." Journal of Ecology **90**(6): 1033-1043.

Southwood, T. R. E. (1977). "Habitat, Templet for Ecological Strategies - Presidential-Address to British-Ecological-Society, 5 January 1977." Journal of Animal Ecology **46**(2): 337-365.

Stephens, S. E., D. N. Koons, J. J. Rotella and D. W. Willey (2004). "Effects of habitat fragmentation on avian nesting success: a review of the evidence at multiple spatial scales." Biological Conservation **115**(1): 101-110.

Stewart, R. R. and H. P. Possingham (2005). "Efficiency, costs and trade-offs in marine reserve system design." Environmental Modeling & Assessment **10**(3): 203-213.

Struebig, M. J., T. Kingston, E. J. Petit, S. C. Le Comber, A. Zubaid, A. Mohd-Adnan and S. J. Rossiter (2011). "Parallel declines in species and genetic diversity in tropical forest fragments." Ecology Letters **14**(6): 582-590.

Swenson, N. G., P. Anglada-Cordero and J. A. Barone (2011). "Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient." Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences **278**(1707): 877-884.

Swenson, N. G. and B. J. Enquist (2007). "Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: Wood density and its community-wide variation across latitude and elevation." American Journal of Botany **94**(3): 451-459.

Swenson, N. G. and M. D. Weiser (2010). "Plant geography upon the basis of functional traits: an example from eastern North American trees." Ecology **91**(8): 2234-2241.

Tabarelli, M., A. V. Aguiar, L. C. Girao, C. A. Peres and A. V. Lopes (2010). "Effects of Pioneer Tree Species Hyperabundance on Forest Fragments in Northeastern Brazil." Conservation Biology **24**(6): 1654-1663.

Tabarelli, M., A. V. Lopes and C. A. Peres (2008). "Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System." Biotropica **40**(6): 657-661.

Tabarelli, M., C. A. Peres and F. P. Melo (2012). "The 'few winners and many losers' paradigm revisited: emerging prospects for tropical forest biodiversity." Biological Conservation **155**: 136-140.

Tang, J. W., X. T. Lu, J. X. Yin and J. F. Qi (2011). "Diversity, Composition and Physical Structure of

Tropical Forest over Limestone in Xishuangbanna, South-West China." Journal of Tropical Forest Science **23**(4): 425-433.

Tang, J. W., J. X. Yin, J. F. Qi, M. R. Jepsen and X. T. Lu (2012). "Ecosystem Carbon Storage of Tropical Forests over Limestone in Xishuangbanna, Sw China." Journal of Tropical Forest Science **24**(3): 399-407.

Terborgh, J. (1974). "Preservation of natural diversity: the problem of extinction prone species." Bioscience **24**(12): 715-722.

Terborgh, J., L. Lopez, P. Nunez, M. Rao, G. Shahabuddin, G. Orihuela, M. Riveros, R. Ascanio, G. H. Adler, T. D. Lambert and L. Balbas (2001). "Ecological meltdown in predator-free forest fragments." Science **294**(5548): 1923-1926.

Terborgh, J., G. Nunez-Iturri, N. C. A. Pitman, F. H. C. Valverde, P. Alvarez, V. Swamy, E. G. Pringle and C. E. T. Paine (2008). "Tree recruitment in an empty forest." Ecology **89**(6): 1757-1768.

Thomson, F. J., A. T. Moles, T. D. Auld and R. T. Kingsford (2011). "Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass." Journal of Ecology **99**(6): 1299-1307.

Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie and E. Siemann (1997). "The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes." Science **277**(5330): 1300-1302.

Trimble, M. J. and R. J. van Aarde (2012). "Geographical and taxonomic biases in research on biodiversity in human-modified landscapes." Ecosphere **3**(12).

Trzcinski, M. K., L. Fahrig and G. Merriam (1999). "Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds." Ecological Applications **9**(2): 586-593.

Tscharntke, T., C. H. Sekercioglu, T. V. Dietsch, N. S. Sodhi, P. Hoehn and J. M. Tylianakis (2008). "Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems." Ecology **89**(4): 944-951.

Turner, I. M. and R. T. Corlett (1996). "The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest." Trends in Ecology & Evolution **11**(8): 330-333.

Tuyet, D. (2001). "Characteristics of karst ecosystems of Vietnam and their vulnerability to human impact." Acta Geologica Sinica-English Edition **75**(3): 325-329.

Valladares, G., L. Cagnolo and A. Salvo (2012). "Forest fragmentation leads to food web contraction." Oikos **121**(2): 299-305.

van Vliet, N., O. Mertz, A. Heinemann, T. Langanke, U. Pascual, B. Schmook, C. Adams, D.

-
- Schmidt-Vogt, P. Messerli, S. Leisz, J. C. Castella, L. Jorgensen, T. Birch-Thomsen, C. Hett, T. B. Bruun, A. Ickowitz, K. C. Vu, K. Yasuyuki, J. Fox, C. Padoch, W. Dressler and A. D. Ziegler (2012). "Trends, drivers and impacts of changes in swidden cultivation in tropical forest-agriculture frontiers: A global assessment." Global Environmental Change-Human and Policy Dimensions **22**(2): 418-429.
- Vellend, M., A. D. Bjorkman and A. McConchie (2008). "Environmentally biased fragmentation of oak savanna habitat on southeastern Vancouver Island, Canada." Biological Conservation **141**(10): 2576-2584.
- Vellend, M., K. Verheyen, H. Jacquemyn, A. Kolb, H. Van Calster, G. Peterken and M. Hermy (2006). "Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation." Ecology **87**(3): 542-548.
- Vetter, D., M. M. Hansbauer, Z. Vegvari and I. Storch (2011). "Predictors of forest fragmentation sensitivity in Neotropical vertebrates: a quantitative review." Ecography **34**(1): 1-8.
- Vieira, M. V., N. Olifiers, A. C. Delciellos, V. Z. Antunes, L. R. Bernardo, C. E. V. Grelle and R. Cerqueira (2009). "Land use vs. fragment size and isolation as determinants of small mammal composition and richness in Atlantic Forest remnants." Biological Conservation **142**(6): 1191-1200.
- Vile, D., B. Shipley and E. Garnier (2006). "Ecosystem productivity can be predicted from potential relative growth rate and species abundance." Ecology Letters **9**(9): 1061-1067.
- Villegger, S., N. W. H. Mason and D. Mouillot (2008). "New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology." Ecology **89**(8): 2290-2301.
- Villegger, S., J. R. Miranda, D. F. Hernandez and D. Mouillot (2010). "Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation." Ecological Applications **20**(6): 1512-1522.
- Vranckx, G., H. Jacquemyn, B. Muys and O. Honnay (2012). "Meta-Analysis of Susceptibility of Woody Plants to Loss of Genetic Diversity through Habitat Fragmentation." Conservation Biology **26**(2): 228-237.
- Wade, T. G., K. H. Riitters, J. D. Wickham and K. B. Jones (2003). "Distribution and causes of global forest fragmentation." Conservation Ecology **7**(2).
- Wagenmakers, E.-J. and S. Farrell (2004). "AIC model selection using Akaike weights." Psychonomic bulletin & review **11**(1): 192-196.
- Walker, B., A. Kinzig and J. Langridge (1999). "Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem

-
- function: The nature and significance of dominant and minor species." Ecosystems **2**(2): 95-113.
- Walther, G. R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. Beebee, J. M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg and F. Bairlein (2002). "Ecological responses to recent climate change." Nature **416**(6879): 389-395.
- Wang, S. J., Q. M. Liu and D. F. Zhang (2004). "Karst rocky desertification in southwestern China: Geomorphology, landuse, impact and rehabilitation." Land Degradation & Development **15**(2): 115-121.
- Webb, C. T., J. A. Hoeting, G. M. Ames, M. I. Pyne and N. L. Poff (2010). "A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology." Ecology Letters **13**(3): 267-283.
- Wei, X. Z. and M. X. Jiang (2012). "Contrasting relationships between species diversity and genetic diversity in natural and disturbed forest tree communities." New Phytologist **193**(3): 779-786.
- Westoby, M. (1998). "A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme." Plant and soil **199**(2): 213-227.
- Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. Vesik and I. J. Wright (2002). "Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species." Annual Review of Ecology and Systematics **33**: 125-159.
- Wilson, K. A., M. F. McBride, M. Bode and H. P. Possingham (2006). "Prioritizing global conservation efforts." Nature **440**(7082): 337-340.
- Winter, J., F. Bell, L. Pahl and R. Atherton (1987). Rainforest clearfelling in northeastern Australia. Proceedings of the Royal Society of Queensland.
- Witkowski, E. T. F. and B. B. Lamont (1991). "Leaf Specific Mass Confounds Leaf Density and Thickness." Oecologia **88**(4): 486-493.
- Wotton, D. M. and D. Kelly (2011). "Frugivore loss limits recruitment of large-seeded trees." Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences **278**(1723): 3345-3354.
- Wright, I. J., P. B. Reich and M. Westoby (2001). "Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats." Functional Ecology **15**(4): 423-434.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M. L. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H.

-
- Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas and R. Villar (2004). "The worldwide leaf economics spectrum." Nature **428**(6985): 821-827.
- Wu, J. G., J. H. Huang, X. G. Han, Z. Q. Xie and X. M. Gao (2003). "Three-Gorges Dam - Experiment in habitat fragmentation?" Science **300**(5623): 1239-1240.
- Y, XF. Cao M (曹敏) (2008). Seedling growth and survival of the endangered tree species *Shorea wanianshuea* after a mast-fruited event." Acta Phytoecol Sin (植物生态学报) **32**(1): 55-64.
- Yi, Z.-F., C. H. Cannon, J. Chen, C.-X. Ye and R. D. Swetnam (2013). "Developing indicators of economic value and biodiversity loss for rubber plantations in Xishuangbanna, southwest China: A case study from Menglun township." Ecological Indicators.
- Yu, M. J., G. Hu, K. J. Feeley, J. G. Wu and P. Ding (2012). "Richness and composition of plants and birds on land-bridge islands: effects of island attributes and differential responses of species groups." Journal of Biogeography **39**(6): 1124-1133.
- Yuan, D., D. Zhu, J. Weng, X. Zhu, X. Han, X. Wang, G. Cai, Y. Zhu, G. Cui and Z. Deng (1991). Karst of China, Geological Publishing House Beijing.
- Zanne, A., G. Lopez-Gonzalez, D. Coomes, J. Ilic, S. Jansen, S. Lewis, R. Miller, N. Swenson, M. Wiemann and J. Chave (2009). "Global wood density database." Dryad. Identifier: <http://hdl.handle.net/10255/dryad> **235**.
- Zhang, J. H. and M. Cao (1995). "Tropical Forest Vegetation of Xishuangbanna, Sw China and Its Secondary Changes, with Special Reference to Some Problems in Local Nature Conservation." Biological Conservation **73**(3): 229-238.
- Zhang, S. B., J. W. F. Slik, J. L. Zhang and K. F. Cao (2011). "Spatial patterns of wood traits in China are controlled by phylogeny and the environment." Global Ecology and Biogeography **20**(2): 241-250.
- Zhu, H. (2008). "The Tropical Flora of Southern Yunnan, China, and Its Biogeographic Affinities." Annals of the Missouri Botanical Garden **95**(4): 661-680.
- Zhu, H., H. Wang, B. Li and P. Sirirugsa (2003). "Biogeography and floristic affinities of the limestone flora in Southern Yunnan, China." Annals of the Missouri Botanical Garden **90**(3): 444-465.
- Zhu, H., Z. F. Xu, H. Wang and B. G. Li (2004). "Tropical rain forest fragmentation and its ecological and species diversity changes in southern Yunnan." Biodiversity and Conservation **13**(7): 1355-1372.
- 国家林业局. 森林土壤分析方法(中华人民共和国林业行业标准). LY-T 1237-1999
- 李朝达, 肖宁年, 杨大荣 and 匡溥人 (1997). "西双版纳片断热带雨林土壤动物组成的比较." 动

物学研究 **18**(1): 45-49.

李增加, 马友鑫, 李红梅, 彭明春 and 刘文俊 (2008). "西双版纳土地利用/覆盖变化与地形的关系." 植物生态学报 **32**(5): 1091-1103.

杨效东, 余宇平, 张智英, 曹敏 and 邓小保 (2001). "西双版纳傣族“龙山”片断热带雨林蚂蚁类群结构与多样性研究." 生态学报 **21**(8): 1321-1328.

致谢

遥想己丑之年，吾与（陈）思翀相伴游学于楞梭江畔。良辰美景鸕鸕天，又恰同学少年，挥斥方遒。常记酒协相聚，沉醉不知归路，看飞萤自照，听水鸟相呼，又听取蛙声一片，再看星月满天。人生猖狂得志而不知自敛，盖此时也。后庭有橡树，思翀走之年亲手所植，如今亭亭如盖矣。聚散离合，固本常理，唯其记忆，长存心中，相伴一生。

欲明明德于天下者，必先致其知，致知在格物。是故，求学西园。不求闻达于诸侯，进则兼济天下明理传道、退则独善其身躬耕学问，盖志所在也。得遇明师，Ferry 不以我驽钝，诲人不倦，纵吾心猿意马、指天画地亦循循教导，不以为弃。常备鸡蜀，邀我至田家，把酒话桑麻，每必曰：汝瘦，多食之！此去经年，Ferry 迁文莱，或曰：汝师不在，其难乎？对曰：已得渔（详见 Appendix）。

短褐穿结，箪瓢屡空，晏如也，幸喜多不以为怪，未有颜回之丧。或夜里挑灯看（溶）洞，银场秋点虫，八百里奔袭样地，得鲁云大侠相助，终取西天真经。乃有缘世之奇伟、瑰怪、非常之观。苏子曰：江水风月本无常主，闲者便是主人。当此之时，谈笑有鸿儒，往来有白丁，何须吾谁与归之恨！或对酒当歌，内有 Kyle、Richard、Mareika、Sumi、于飞、Beng、唐鸽、Mika、华玲、Carla、Bonnie 等照应，外有唐霆、胜杰、夏尚文、德利、武传胜、陈亚军、张卫哲、巫渭欢、罗亚皇等关怀，兼有好友石磊铭、亚吉东、李杨、杨秋林、郑祥霖、刘一、张金龙等，一一不能详尽，后当作文以记之。

然过春风十里，尽橡胶青青，山河植被破碎，此诚危急存亡之秋也，长谢西园，予我磨剑五年时光，执酒仗剑能尽绵薄之力。尤谢 XTBG seminar，及各部门领导、教授关怀传道解惑之恩。一一不表，后当述之。谢我父母，生我养我，

Ade，西园；ade，朋友们。

发表文章情况

已发表文章

1. **Liu, Jia-Jia**, and J. W. Slik. "Forest fragment spatial distribution matters for tropical tree conservation." ***Biological Conservation*** 171 (2014): 99-106.
2. Si.-Chong, Chen, C. Cannon, C.-S. Kua, **Jia-Jia. Liu** and D. Galbraith. "Genome size variation in the Fagaceae and its implications for trees." ***Tree Genetics & Genomes*** (2014): 1-12.

在准备文章

1. **Liu, Jia-Jia** J.W. Ferry Slik, Tan, Yun-Hong, *Topography related habitat associations of functional traits composition and diversity in a Chinese tropical forest.* **Submitted to Forest Ecology and Management.**
2. **Liu, Jia-Jia**, J.W. Ferry Slik, et al., *Functional vulnerability of the remnant limestone forest fragments in tropical Asia.* **Manuscript finished.**
3. **Liu, Jia-Jia**, J.W. Ferry Slik et al., *When biogeography theory meet niche theory: which drives the patterns of traits and functional diversity in tropical forest fragments?.* **In preparation (Analysis finished)**
4. **Liu, Jia-Jia**, J.W. Ferry Slik, et al., *On the importance and management of Urban plants: a meta-analysis of Chinese campus plants.* **In preparation (Analysis finished).**
5. **Liu, Jia-Jia**, J.W. Ferry Slik, *The bias of the fragmentation studies: A meta-analysis approach.* **In preparation (Data compiled).**