

# 生物群落的种—面积关系

唐志尧\* 乔秀娟 方精云

(北京大学城市与环境学院生态学系, 北京大学生态学研究教育中心,  
北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

**摘要:** 种—面积关系主要探讨物种数量随面积扩大而变化的规律, 它联系不同尺度的生物多样性, 是生物多样性尺度转换的重要依据。利用种—面积关系可以估算群落或区域的物种数量、评价区域生物多样性的丧失。由于构建方式、尺度效应以及区域差异, 种—面积关系的具体形式及其普适性还存在争议。本文主要从构建、尺度效应、区域分异以及与种—多度分布的联系等方面综述种—面积关系的主要进展, 并探讨它在不同方面的适用性。最后给出了利用基于组合样方系列构建的种—面积关系来估算秦岭山地物种数的实例, 结果表明估算精度良好。

**关键词:** 尺度, 物种估算, 种—面积关系

## Species–area relationship in biological communities

Zhiyao Tang\*, Xiujuan Qiao, Jingyun Fang

Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Center for Ecological Research & Education, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871

**Abstract:** The manner in which species richness increases with increasing sampling area is among the important laws of ecology. However, forms and parameters of the species–area relationships vary depending on sampling methods, climate, and spatial scales. Because the species–area relationships connect biodiversity at different scales, they are used for estimating species richness at local or regional scales, and for assessing regional biodiversity losses. Here, we review recent developments in the forms, spatial variation in parameters, applications, and scale-dependence of species–area relationships. As a case study, we used species–area relationships to estimate number of plant species in different regions of the Qinling Mountains, and found that the well-consistent estimated and recorded numbers of species were achieved for different nature reserves in the Qinling Mountains.

**Key words:** scale, richness estimate, species–area relationship

种—面积关系(species–area relationship)(或种—面积曲线 species–area curve)描述的是物种数量随取样面积增加而变化的规律, 是群落生态学研究的一个基本问题, 被认为是“生态学中少有的几个真正的定理之一”(Lomolino, 2000)。种—面积关系隐含着复杂的生态过程, 与物种的形成、灭绝和迁移扩散等生态过程密切相关(Chave *et al.*, 2002; Zurlini *et al.*, 2002; Ricklefs & Bermingham, 2004)。取样面积的扩大使研究样地包含更多的生境类型及生境的异质性增加(Williams, 1964; Baldi, 2007;

Kallimanis *et al.*, 2008); 在相对均质的地段, 取样面积的增加意味着包含更多的个体(Durrett & Levin, 1996); 在更大的尺度还有可能包含一些只发生在大尺度的进化或生态过程(Losos & Schluter, 2000), 这些因素都有可能引起物种数量的增加。

种—面积关系是生物多样性尺度转换的重要依据(Arita & Rodriguez, 2002; Willig *et al.*, 2003; Sarr *et al.*, 2005), 常被用于估算群落或区域的物种多样性, 评价区域生物多样性的丧失状况

收稿日期: 2009-06-04; 接受日期: 2009-11-16

基金项目: 国家自然科学基金 (40871030, 40638039, 40501025)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zytang@urban.pku.edu.cn

(Ney-Nifle & Mangel, 2000; Malcolm *et al.*, 2006; Harte *et al.*, 2009)等, 因而是生物多样性区域保护设计以及生物多样性评价的重要基础(Storch *et al.*, 2005; Fridley *et al.*, 2005, 2006)。种—面积关系的构建方式、尺度效应以及区域分异等对于生物多样性的尺度转换、区域生物多样性的估算和生境丧失对生物多样性的影响评价等具有重要的影响(Fridley *et al.*, 2005; Drakare *et al.*, 2006)。本文主要介绍植物群落种—面积关系的构建方式、尺度效应、区域分异及其与种—多度分布的联系, 并利用组合样方系列构建的种—面积关系估算了秦岭山地不同地段种子植物的多样性。

## 1 种—面积关系的起源与发展

面积对物种多样性的影响是生态学中最早被关注的问题之一(Jaccard, 1912)。定量的种—面积关系首先由Arrhenius(1921, 1923)提出, 他针对不同群落的巢式样方系列, 发现物种数量( $S$ )与取样面积( $A$ )成幂函数关系, 提出了幂函数种—面积关系(power-law species–area relationship), 即:

$$S = c \times A^z \quad (1)$$

其中,  $c$ 和 $z$ 为常数, 后来常被用来分别表述 $\alpha$ 和 $\beta$ 多样性。

Gleason(1922, 1925)将同等面积的样地组合成不同大小的样方系列, 提出对数种—面积关系(logarithm species–area relationship), 即:

$$S = a + b \times \ln A \quad (2)$$

其中,  $a$ 和 $b$ 为常数。

由此引发了两者关于种—面积关系模型的第一次讨论。其后, 人们在不同区域, 针对不同的类群, 采用不同方法, 提出了一系列描述种—面积关系的方程, 详见Tjorve(2003)的综述。

早期的种—面积关系研究主要依据野外调查数据进行统计分析。到了20世纪40年代, 科学家们开始利用种—多度分布(即物种个体数量的频率分布)来推导种—面积关系(Fisher *et al.*, 1943; Williams, 1944; MacArthur, 1957; Preston, 1962a,b; He & Legendre, 1996, 2002), 赋予了种—面积关系统计学基础及与之相联系的生物学和生态学意义, 并引发了种—面积关系(及种—多度分布)的第二次讨论(Connor & McCoy, 1979)。

20世纪60年代, MacArthur和Wilson(1967)提出

了岛屿生物地理学平衡理论, 试图将岛屿上的进化过程与物种丰富度建立联系。该理论认为岛屿的物种数量主要取决于岛屿大小、隔离程度等非生物因素, 其中面积对物种数量的影响可以通过幂函数种—面积关系来描述, 其斜率( $z$ 值)主要体现了岛屿之间的隔离程度, 在具有相同种库的前提下, 斜率一般为0.25左右。

20世纪70年代, 局域尺度上的种—面积关系主要关注种—面积关系与群落中性理论的联系。岛屿生物地理学的平衡理论被认为是中性理论的早期雏形(Leigh, 2007)。70年代中期, Caswell(1976)提出了森林群落的中性模型, 并从群落的种—多度分布推导出幂函数种—面积关系。Hubbell(2001)将物种形成、灭绝、迁移、生态漂变等过程与种—面积关系联系起来, 极大地推动了中性理论的发展, 并推导出从局地群落(local community)到集合群落(meta-community)的三段式种—面积关系。随后不少研究在种—多度分布的基础上增加了物种的空间分布特征(如He & Legendre, 2002; Hovestadt & Poethke, 2005)、物种形成速率(Pigolotti & Cencini, 2009)以及扩散距离(Hovestadt & Poethke, 2005; Allouche & Kadmon, 2009)等参数, 支持了中性理论对物种时空变化的预测。但也有部分研究不支持中性理论对种—面积关系的预测, 如Chave等(2002)比较了中性模型和非中性模型所预测的种—多度分布和种—面积关系, 发现两种模型可产生相似的种—多度分布和种—面积关系。相对于种—多度分布而言, 种—面积关系并不能完全支持群落中性理论, 因而并没有像种—多度分布一样被广泛地用于检验中性理论(Leigh, 2007)。

进入20世纪80年代, 人们开始更多地从区域尺度关注种—面积关系与时间(Adler & Lauenroth, 2003; Fridley *et al.*, 2006)、生境异质性(Triantis *et al.*, 2003)以及能量(Wright, 1983; Pastor *et al.*, 1996)之间的联系。

**种—时间—面积关系:** 物种在有限的地点并非长期固定存在, 因此每次即时的取样(snapshot)不能完全获取该样地所有的物种多样性信息, 同时从进化的角度来看, 时间延长有可能有更多的物种形成, 因此物种多样性随着调查时间(或进化时间)的累积不断增加, 这种时间累积对物种多样性的影响称之为种—时间关系(species–time relation-

ship; Preston, 1960; Rosenzweig, 1995; Adler, 2004)。时间对多样性的影响在动物群落(特别是鸟类)中表现明显(Preston, 1960)。在季节动态或年际变化明显的生态系统中也有所体现, 如Adler和Lauenroth (2003)、Adler(2004)分析了Kansas草地多年的种—面积关系调查数据, 认为种—时间关系和种—面积关系对等, 均符合幂函数关系, 由此将时间和空间整合, 提出种—时间—面积关系(Species—time—area relationship, Adler *et al.*, 2005)。Fridley等(2006)比较了不同区域森林群落的调查时间对种—面积关系的影响, 认为调查时间和强度对种—面积关系在小尺度上的差异( $z$ 值的差异)具有显著影响。

**种—面积—生境关系:** 在大多数情况下, 生境异质性随着面积的增加而增加, Triantis等(2003)认为面积与生境异质性对物种多样性的影响并不矛盾, 从而提出了种—面积—生境关系,

$$S = c(A \times H)^z \quad (3)$$

式中,  $S$ 为物种数,  $A$ 为岛屿面积,  $H$ 为岛屿上的生境类型数量。

**种—面积—能量关系:** 种—面积关系在不同的区域差异显著, 其中一个重要的原因在于种—面积关系与研究区域的能量状况具有密切联系。Wright(1983)认为能量和面积对多样性具有共同的作用, 从而将种—面积关系扩展为种—面积—能量关系, 认为岛屿上的物种数与该岛屿以及岛屿的能量总量(由平均能量与岛屿面积的乘积表示)成幂函数关系, 即:

$$S = c(A \times E)^z \quad (4)$$

式中,  $S$ 为物种数,  $A$ 为岛屿面积,  $E$ 为岛屿的平均能量。

然而, 种—面积—能量关系在不同的尺度不如种—时间—面积关系那样具有一致性, 如Weiher(1999)在小尺度(0.25–150  $\text{m}^2$ ), Qian等(2007)在中尺度隔离生境中的种—面积关系研究中, 发现幂函数种—面积关系的斜率( $z$ 值)与能量成正比; 而Pastor等(1996)在对小尺度(0.25–9  $\text{m}^2$ )的种—面积关系的调查中, 却得出斜率随着能量的增加而减小的结论。Storch等(2005)与Lyons和Willig(2002)在大尺度(1,000–25,000  $\text{km}^2$ ; 676–43,000  $\text{km}^2$ )的巢式样方研究中, 发现斜率与能量成反比。

## 2 种—面积关系的构建方式与常见的种—面积关系

### 2.1 种—面积关系的构建方式

种—面积关系主要通过以下方式构建: 巢式样方、组合样方以及隔离生境(Scheiner, 2003)。

(1)巢式样方: 按一定规则不断扩大取样面积, 其中大面积样方一定包含了小面积样方, 从而构建巢式样方种—面积关系(图1A)。巢式样方是构建种—面积关系的最主要方式, 其尺度可从群落(如Arrhenius, 1921; Pastor *et al.*, 1996; Weiher, 1999)到区域乃至大洲(如Lyons & Willig, 2002; Storch *et al.*, 2005; Fridley *et al.*, 2005)。

(2)组合样方: 对面积相同的样方进行随机组合, 形成不同面积的样方组合系列, 与不同样方组合中出现的物种数一起构建种—面积关系, 面积主要由所包含的样地数目决定(图1B)。具体操作为: 设样方序号分别为1, 2, ...,  $n$  ( $n$ 为样方总数), 将这 $n$ 个样方逐个合并, 如合并后的第I号样地只包含原1号样方(面积为1), 合并后的第II号样地包含1、2号2个样方(面积为2), 依此类推, 合并后的第N号样方包含了1, 2, ...,  $n$ 号共 $n$ 个样方(面积为 $n$ ); 以合并后样地(I, II, ... N)所包含的样方数目(1, 2, 3, ...  $n$ )为面积, 与其中包含的物种数构建种—面积关系(McCune & Grace, 2002)。

组合样方系列是最早构建种—面积关系的方式(如Gleason, 1922), 尤其在20世纪90年代种库理论提出后应用更为普遍, 其研究尺度也从群落扩展到区域, 以估算区域物种多样性(Ugland *et al.*, 2003)。根据原始样方分布的连续性以及样方组合时的邻域性, 组合样方系列的种—面积关系可以细分为4种亚类: 连续样方的完全随机组合、连续样方的邻域随机组合、非连续样方的完全随机组合与非连续样方的邻域随机组合, 详见Scheiner(2003)的综述。

(3)隔离生境: 对不同面积的斑块及其所包含的物种数构建的种—面积关系, 又称岛屿型种—面积关系(island species—area relationship) (图1C)。在这种情形下, 面积系列并非经过调查设计, 而取决于斑块(岛屿)大小本身, 岛屿型种—面积关系的最经典的例子是岛屿生物地理学的平衡理论(MacArthur & Wilson, 1967)。

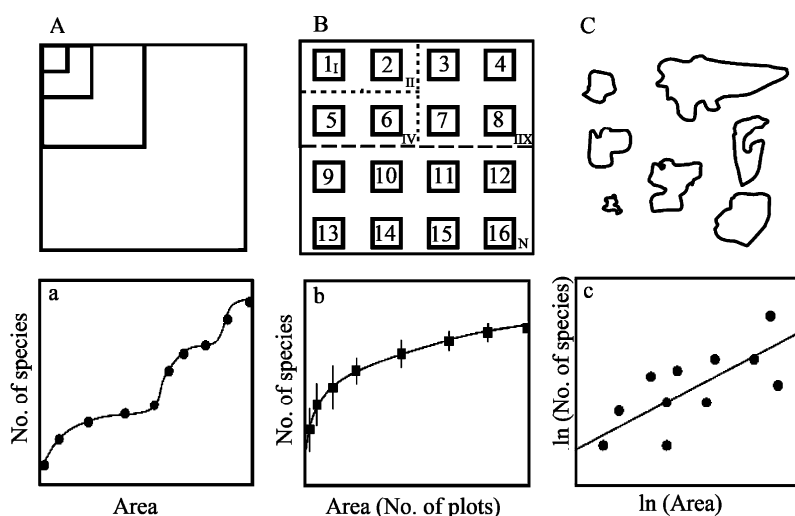


图1 构建种—面积关系的3种主要方式。A和a分别为巢式样方及其对应的种—面积关系；B和b分别为组合样方及其对应的种—面积关系；C和c分别为隔离生境及其对应的种—面积关系(c)。根据Scheiner(2003)修改。

Fig. 1 Three types of species—area relationships. A, B, C, represent nested plots, quadrates combination, and isolated patches, respectively; and a, b, c, represent the corresponding species—area curves (revised from Scheiner, 2003).

综上, 巢式样方系列和组合样方系列中, 大面积样方(或样方组合)包含了小面积样方(或样方组合), 因而大面积样方的物种也一定包含了小面积样方的物种, 种—面积关系是单调增加的(图1a,b), 故又被称为物种累计曲线(species accumulation curve; Gray *et al.*, 2004); 而隔离生境系列种—面积关系中, 大斑块不包含小斑块, 大斑块所包含的物种也不一定包含了小斑块内的物种, 其种—面积关系不一定是单调上升的(图1c)。

## 2.2 常见的种—面积关系模型

受种—面积关系的构建方式、研究类群属性以及区域气候等影响, 生态学家们提出了多达上百种种—面积关系的拟合方程。在这些方程中, 幂函数方程、对数方程和逻辑斯蒂曲线由于简单适用, 同时各参数都具有明确的生物学意义, 因而被广泛接受(Connor & McCoy, 1979; Tjorve, 2003)。式(1)和式(2)分别描述了幂函数和对数种—面积关系; 与幂函数和对数种—面积关系不同, 逻辑斯蒂种—面积关系认为随取样面积的增加, 物种数量具有极限值。物种数先迅速增加, 随后缓慢增加并最终稳定不变, 物种数与面积之间符合逻辑斯蒂曲线(式5, Archibald, 1949)

$$S = a / [1 + e^{(b \times A + c)}] \quad (5)$$

式中,  $S$ 为物种数,  $A$ 为面积,  $a, b, c$ 为常数。

在这3种模型中, 幂函数被广泛应用到不同尺度( $0.1 \text{ m}^2$ 至 $10^5 \text{ km}^2$ )的巢式样方系列(Arrhenius, 1921; Kilburn, 1963; Fridley *et al.*, 2005, 2006)和岛屿型的种—面积关系(MacArthur & Wilson, 1967)中。虽然样地所处的气候条件差异很大, 植被类型也不同, 但幂函数种—面积关系具有相对稳定的幂指数( $0.2$ – $0.5$ 之间), 如Fridley等(2005)对北美1,400多个巢式样方的种—面积关系进行拟合, 发现95%的幂指数值( $z$ )在 $0.22$ – $0.54$ 之间(图2)。幂函数种—面积关系的截距( $c$ )一般被认为是单位面积(即面积为1时)的物种数, 表达了 $\alpha$ 多样性, 其斜率 $z$ 为随面积增加而引起的物种增加速率, 是 $\beta$ 多样性的一种表达方式。

对数函数主要应用于中尺度的组合样方系列(Gleason, 1922; Bartha & Ittzes, 2001; Ugland *et al.*, 2003); 而逻辑斯蒂曲线则常应用于中小尺度的巢式样方系列(Archibald, 1949; He & Legendre, 1996), 同时也适用于源于同一种库的岛屿型种—面积关系(Natuhara & Imai, 1999)。

## 3 种—多度分布与种—面积关系

理论上, 生物群落的种—面积关系可以完全只由种—多度分布和物种的空间分布导出, 非生物环境(如气候)、生物属性(如物种的扩散距离)、生态或

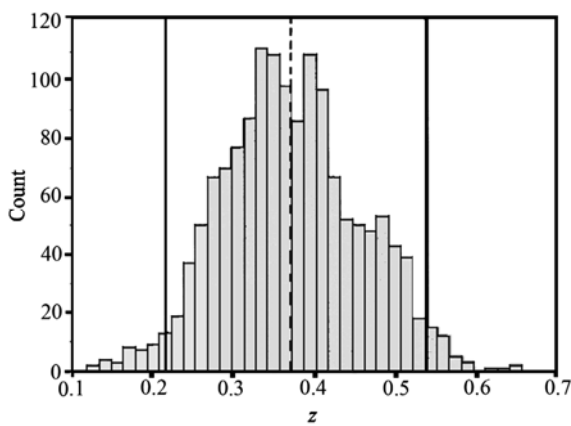


图2 北美东南部1,472个巢式样方(0.01–1,000 m<sup>2</sup>)幂函数种—面积关系斜率( $z$ 值)的频率分布, 分段间隔为0.015, 垂直虚线为斜率的均值(0.372), 实线(0.217, 0.538)为95%置信区间(Fridley *et al.*, 2005)。

Fig. 2 The frequency distribution of slopes of species–area relationship for 1,472 nested plots in southwest North America. The dashed line represents the mean slope (0.372), the solid lines (0.217, 0.538) are the threshold with 95% confidence (Fridley *et al.*, 2005).

进化过程(如物种形成速率)等主要通过影响群落内的种—多度分布或者物种的空间分布间接影响种—面积关系(He & Legendre, 1996, 2002; Plotkin *et al.*, 2000a; Allouche & Kadmon, 2009; Pigolotti & Cencini, 2009)。

在均质生境中, 样方所包含的个体数目与取样面积成正比, 因此该面积包含的物种数主要取决于所有个体在不同物种之间的分配, 即种—多度分布(He & Legendre, 1996, 2002)。

迄今为止, 已经发展了数十种种—多度分布模型, 这些模型依照其推导过程可划分为统计模型、种群动态模型、生态位分化模型、空间分布模型等。理论上讲, 这些模型与群落内物种之间的竞争、扩散模式以及资源分配等生态过程具有密切的关系, 不同的种—多度分布模型可能体现了群落中不同生态过程对群落内物种分布的影响(详细综述见McGill *et al.*, 2007), 因此成为检验群落中性理论的重要依据(Hubbell, 2001)。然而, 由于这些模型之间的差异过于细微, 经验数据本身的误差就有可能超出这些模型的预测区别。如Chave等(2002)比较了中性模型和非中性模型所预测的种—多度分布, 发现这两种模型可产生相

似的种—多度分布。因此不同的模型往往难以直接与某一特定的生态过程相对应(McGill *et al.*, 2007)。

以下介绍群落中最为常见, 也是早期争议最大的两种种—多度分布模型(对数级数分布和对数正态分布)及其所对应的种—面积关系。

(1) 对数级数分布: 它是群落中种—多度分布最为普遍的方式之一(Fisher *et al.*, 1943; Williams, 1944), 群落中多度为 $n$ 的物种数可表述为 $\alpha \times x^n/n$  (其中 $\alpha$ 为Fisher多样性指数;  $x$ 为小于1且与取样面积相关的常数)。一般调查尺度较小的、破坏严重的、或者先锋群落具有对数系列的种—多度分布(Hughes, 1986)。这类群落一般具有较多的稀有种(rare species), 而丰富种(abundant species)较少, 可能产生对数型种—面积关系, 但其截距和斜率取决于物种的扩散能力(Fisher *et al.*, 1943; He & Legendre, 1996, 2002)。

(2) 对数正态分布: 它是群落内种—多度分布的另一种常见方式, 群落内具有中等数量个体(密度)的种类最多(Preston, 1962a; McGill & Collins, 2003)。Preston (1948)认为群落内种—多度分布应该符合经典的对数正态分布, Fisher所提出的对数级数种—多度分布只是群落内的局部取样。对数正态的种—多度分布一般出现于较大尺度内的、稳定的、达到平衡状态的群落, 特别是物种极其丰富的群落, 如热带雨林(Hughes, 1986; He & Legendre, 2002)。具有对数正态种—多度分布的群落可以推导出幂函数种—面积关系(Preston, 1962a; May, 1975), 但其参数与物种分布的聚集程度密切相关(He & Legendre, 1996, 2002)。

Hubbell(2001)在其群落中性理论中提出了集合群落(meta-community)的概念, 认为Fisher的对数级数分布是集合群落的抽样分布, 而Preston的对数正态分布描述的是局域群落(local community)的分布。

除了种—多度分布对种—面积关系的影响外, He和Legendre(2002)还发现, 物种在空间分布上聚集程度越高, 小面积中可观察的物种会越少, 物种数随面积增加的速率会下降, 即具有较小的斜率。Tjorve等(2008)发现, 物种聚集程度主要影响种—面积曲线的中间部分, 而对两端影响不大; 稀有种对种—面积关系形状的影响比丰富种大; 丰富种的聚集程度只会在很小的尺度上影响曲线的斜率, 稀

有种的聚集程度在较大尺度上改变种—面积曲线斜率。

## 4 种—面积关系的尺度效应与区域分异

### 4.1 种—面积关系的尺度效应

在不同尺度, 影响生物多样性分布格局的因素不同(Schmid & Wilson, 1985; Turner & Tjorve, 2005; Londono-Cruz & Tokeshi, 2007), 因此种—面积关系表现出明显的尺度效应, 主要体现在幂函数种—面积关系的斜率(即幂指数 $z$ 值)在不同尺度上的差异(Palmer & White, 1994; Rosenzweig, 1995; Lomolino, 2001; Allen & White, 2003; Fridley *et al.*, 2005)。幂函数种—面积关系的这一变化规律最早由Preston(1960)提出, 他在系统论述群落内种—多度分布规律后, 认为幂函数的种—面积关系在不同的尺度具有不同的斜率, 在双对数坐标轴上为“S”形, 并据此提出了“三段式种—面积关系(triphasic species-area relationship)”(图3)。三段式种—面积关系认为群落到局域尺度的种—面积关系受取样效应以及随机过程等因素的影响, 斜率较大(图3 Phase 1); 景观到区域尺度的种—面积关系主要受

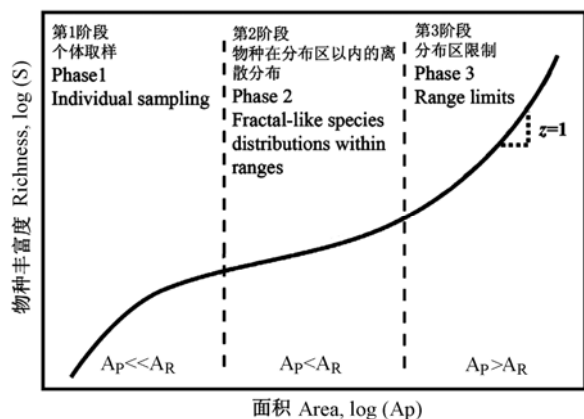


图3 不同尺度的种—面积关系及主要影响因素。在双对数坐标轴上, 随着取样面积的增加, 幂函数种—面积关系表现出3个阶段: 在小尺度(调查面积 $A_P$ 远小于物种平均分布范围 $A_R$ ), 斜率( $z$ 值)较大; 在中尺度( $A_P$ 小于 $A_R$ ), 斜率较小; 而在大尺度( $A_P$ 大于 $A_R$ ), 斜率又开始增加(修订自Allen & White, 2003)。

Fig. 3 Species-area relationship and main factors influencing the slopes at different scales. The power-law species area relationship showed three phases: large  $z$ -values at micro-scale (with plot area,  $A_P$ , much smaller than the mean range size,  $A_R$ ); small  $z$ -values at the meso-scale ( $A_P$  smaller than  $A_R$ ), and large  $z$ -values at the macro-scale ( $A_P$  larger than  $A_R$ ) (revised from Allen & White, 2003).

生境异质性影响, 斜率较小(图3 Phase 2); 而在区域到洲际以至到全球尺度, 由于包含了不同的生物地理区以及不同的种库, 斜率较大(图3 Phase 3)。Rosenzweig(1995)将种—面积关系按照其空间尺度归纳为三类: 生物地理区之间(between biogeographical provinces)、生物地理区内(within biogeographical provinces)以及岛屿(或隔离生境斑块)种—面积关系, 其斜率( $z$ 值)分别在0.5–1, 0.1–0.2和0.2–0.5之间。

### 4.2 种—面积关系的区域分异

除了研究尺度以外, 区域气候、生境异质性、植被以及地质历史过程等因素对种—面积关系也有显著影响(Lyons & Willig, 2002; Ricklefs & Bermingham, 2004; Drakare *et al.*, 2006; Kalmar & Currie, 2006; Qian *et al.*, 2007; Kreft *et al.*, 2008)。

幂函数种—面积关系的斜率( $z$ 值)是物种多样性面积效应的直接体现, 它虽然稳定在一定的范围内(Rosenzweig, 1995; Fridley *et al.*, 2005), 但在不同的区域体现出显著的差异。一般而言, 物种在低纬度气候适宜的区域周转快(Koleff *et al.*, 2003), 物种多样性更依赖于生境的异质性(Kerr & Paker, 1997), 面积或生境多样性对物种多样性的影响要比气候严酷地区更为显著, 因此其斜率( $z$ )大于气候严酷的地区(Wright, 1983; Weiher, 1999; Drakare *et al.*, 2006; Kalmar & Currie, 2006; Qian *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2009); 相对于大陆而言, 岛屿生物的迁移能力一般较弱, 分布幅度较小, 因此受面积的影响更为强烈, 其种—面积关系的斜率( $z$ )高于大陆(Preston, 1962a; Drakare *et al.*, 2006; Kreft *et al.*, 2008)。

种—面积关系的区域分异特征在不同的类群和尺度具有显著的差异, 如Qian等(2007)发现, 北美大陆植物种—面积关系的斜率( $z$ )随纬度增加而减小, 而Lyons和Willig(2002)、Storch等(2005)的研究均表明, 动物群落种—面积关系的斜率随纬度的增加而增加。Soininen等(2007)认为尺度是造成这种差异的主要原因, 尺度大时( $>1 \text{ km}^2$ ), 斜率随着纬度增加而增加, 尺度小时( $<1 \text{ km}^2$ )则随纬度增加而减小。但即使同为小尺度( $0.1\text{--}100 \text{ m}^2$ )的巢式样方, Weiher(1999)与Pastor等(1996)也得出截然相反的结论。这些研究结果均表明: 虽然种—面积关系沿气候梯度可能具有某种显著的格局, 但其具体的变化

方式还有待进一步的研究。

种—面积关系的尺度效应和区域分异表明: 简单地利用区域尺度的种—面积关系来估算更大区域的多样性将会导致严重的低估 (Rosenzweig, 2001; Collins *et al.*, 2002)。

## 5 种—面积关系的应用

早期的种—面积关系主要用于比较不同区域的生物多样性以及确定群落的最小表现面积和适宜的取样调查强度 (Cain, 1938)。随后, 外推估算较大区域的物种多样性成为长期以来种—面积关系的主要应用方向 (Hopkins, 1957; Connor & McCoy, 1979; Usher, 1979; Plotkin *et al.*, 2000b)。但由于种—面积关系的尺度效应, 巢式样方系列的种—面积关系不适合于外推估算大面积的物种数量 (Collins *et al.*, 2002)。

20世纪90年代群落生态学的种库假说 (Zobel, 1997) 提出以后, 估算区域的种库一直成为一个难题 (Peet *et al.*, 2003)。受区域气候、局域种库等的影响, 区域内 (intra-provincial) 种—面积关系不适宜外推区域多样性; 而区域之间 (inter-provincial) 种—面积关系由于包含了各种可能出现的生境及其局域种库, 因此可以有效估算更大区域的多样性 (Rosenzweig, 2001)。研究表明, 利用组合样方系列构建包含多个区域的种—面积关系, 可有效估算较大区域的生物多样性, 从而为估算群落种库和区域种库提供新的思路和途径 (Inouye, 1998; Bartha & Ittzes, 2001; Quigley & Platt, 2003; Ugland *et al.*, 2003; Mao *et al.*, 2005)。

种—面积关系的另一个主要应用方向在于比较不同区域的生物多样性以及选择生物多样性的保护优先区 (Rahbek & Graves, 2000; Willig *et al.*, 2003)。在比较不同区域的生物多样性时, 由于面积不同, 比较时需要利用种—面积关系对记录的生物多样性进行校正, 种—面积关系是对不同面积条件的多样性进行比较的基础。例如, Rahbek和Graves (2000) 利用种—面积关系将多样性调整为等面积情况下, 比较了不同尺度南美洲鸟类多样性的分布格局。Fattorini (2006) 利用爱琴群岛 (Aegean Islands) 不同岛屿的面积与甲虫多样性之间的关系, 依据种—面积关系的残差大小确定了该群岛生物多样性保护的热点地区。

在全球变化的背景下, 种—面积关系常被用于估算由于生境丧失或者碎裂化所引起的全球或区域生物多样性的丧失 (Pimm *et al.*, 1995; Pimm & Raven, 2000; Lewis, 2006; Pereira & Daily, 2006)。例如 Thomas 等 (2004) 和 Malcolm 等 (2006) 利用幂函数种—面积关系分别推算了气候变化引起的生境丧失或生境质量变化所造成的全球生物多样性与特有种的丧失。全球变化的另一种表现是生物入侵。利用区域间以及区域内的种—面积关系, 可以有效评价生物跨区域交流 (或生物入侵) 对全球或区域生物多样性的影响 (Collins *et al.*, 2002)。如 McKinney (1998) 评价了生物入侵对全球生物多样性的影响, 认为最终全球生物入侵可能会引起近 60% 的物种丧失, 而 Rosenzweig (2001) 则认为生物入侵在增加区域生物多样性的同时, 从长远看并不会引起全球生物多样性的丧失。

## 6 研究实例: 利用组合样方系列构建的种—面积关系估算秦岭山地的物种数

为了检验利用组合系列种—面积关系估算区域生物多样性的可行性, 我们利用秦岭山脉东、中、西段大量的群落调查资料, 估算秦岭山地不同地段和整个区域的物种数, 并与实际记录的物种数进行对比。作者曾在秦岭东 (牛背梁自然保护区: 108.9°E, 33.8°N, 2,802 m)、中 (太白山自然保护区: 107.6°E, 33.9°N, 3,767 m)、西段 (甘肃小陇山头二三滩自然保护区: 106.3°E, 33.5°N, 2,446 m) 的南北坡沿海拔梯度每隔 50 m 设置 1 个 20 m × 30 m 的样方, 共调查样方 248 个 (其中牛背梁自然保护区 51 个, 太白山自然保护区 156 个, 头二三滩自然保护区 41 个)。

对处于同一山体的样方进行随机组合, 获取组合样方系列, 构建该山地的种—面积关系 (图4)。具体组合方法依照图 1B, 为了减小组合的随机性, 可穷尽所有随机组合方式; 数据分析在群落分析软件 PC-ORD (McCune & Grace, 2002) 中实现。得出不同山区的种—面积关系可用对数方程拟合:

太白山自然保护区:

$$S = 117.3 \times \ln(\text{area}/600) - 30 \quad (6)$$

牛背梁自然保护区:

$$S = 71.4 \times \ln(\text{area}/600) + 12.1 \quad (7)$$

头二三滩自然保护区:

$$S = 95.3 \times \ln(\text{area}/600) - 63.0 \quad (8)$$

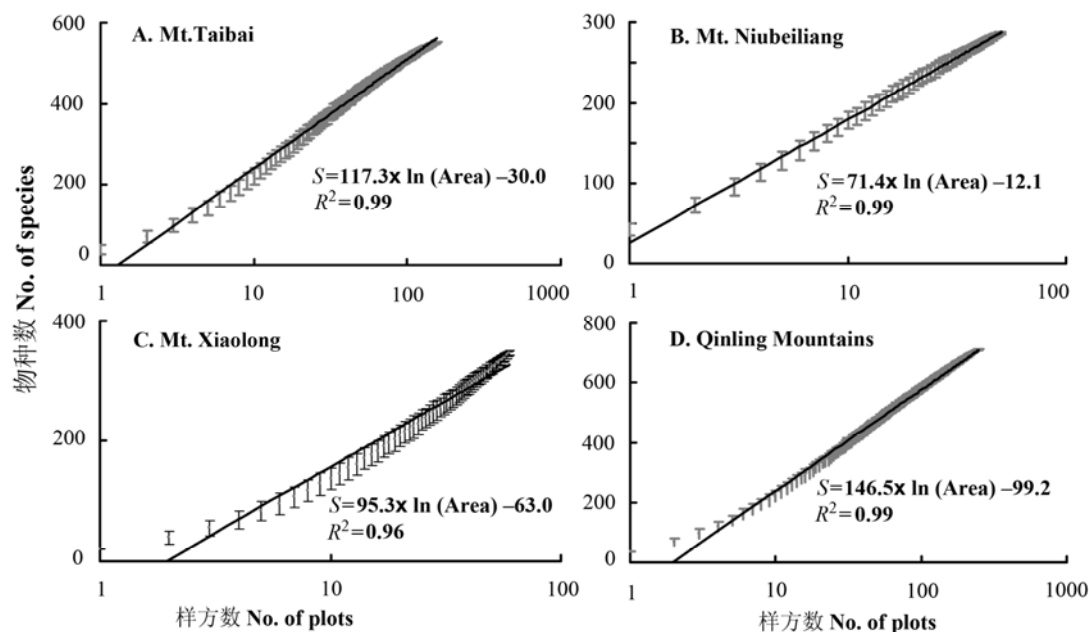


图4 秦岭山脉不同山体种—面积关系。A:太白山; B:牛背梁; C:小陇山头二三滩自然保护区; D: 秦岭山脉。横坐标为以样方数表示的面积(样方面积600 m<sup>2</sup>)。

Fig. 4 Species–area relationships of different mountains in the Qinling Mountains. The x axis shows area indicated as no. of plots (each with an area of 600 m<sup>2</sup>).

秦岭山脉:

$$S = 146.5 \times \ln(\text{area}/600) - 99.2 \quad (9)$$

这些样方在设置上包含了秦岭山脉各种主要的植被类型,样方的空间布局具有系统性,因此可以依据这些方程进行外推。根据以上公式,估算出太白山自然保护区(500 km<sup>2</sup>)、牛背梁自然保护区(164 km<sup>2</sup>)、甘肃小陇山头二三滩自然保护区(319.4 km<sup>2</sup>)以及秦岭山脉(狭义,面积71,120 km<sup>2</sup>)的种子植物数量分别为1,570, 906, 1,193和2,624种,而上述区域实际记录种子植物种数分别为1,782种(应俊生等, 1990), 950种(李景侠等, 1999), 1,258种(李莉, 2006)和2,742种(应俊生, 1994, 秦岭山脉共有种子植物3,124种,其中382种不出现在狭义秦岭范围以内),估算值与实际记录值接近。

上述结果表明,利用组合样方的种—面积关系,可以有效地估算某一地区的物种丰富度(Ugland *et al.*, 2003)。但野外调查以及外推计算过程中,应注意以下几点: (1) 实地调查应尽量覆盖区域内所有的植被类型; (2) 调查样方的面积要一致; (3) 各区域种—面积关系的参数具有针对性,不能

将某一区域的种—面积关系方程直接套用到区域内的亚区域或区域中的某一群落类型。

## 参考文献

- Adler PB (2004) Neutral models fail to reproduce observed species–area and species–time relationships in Kansas grassland. *Ecology*, **85**, 1265–1272.
- Adler PB, Lauenroth WK (2003) The power of time, spatio-temporal scaling of species diversity. *Ecology Letters*, **6**, 749–756.
- Adler PB, White EP, Lauenroth WK (2005) Evidence for a general species–time–area relationship. *Ecology*, **86**, 2032–2039.
- Allen AP, White WP (2003) Effects of range size on species–area relationships. *Evolutionary Ecology Research*, **5**, 493–499.
- Allouche O, Kadmon R (2009) Demographic analysis of Hubbell's neutral theory of biodiversity. *Journal of Theoretical Biology*, **258**, 274–280.
- Archibald EEA (1949) The specific character of plant communities. II. A quantitative approach. *Journal of Ecology*, **37**, 274–288.
- Arita HT, Rodriguez P (2002) Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography*, **25**, 541–550.
- Arrhenius O (1921) Species and area. *Journal of Ecology*, **9**,



- 95–99.
- Arrhenius O (1923) Statistical investigations in the constitution of plant associations. *Ecology*, **4**, 68–73.
- Baldi A (2007) Habitat heterogeneity overrides the species–area relationship. *Journal of Biogeography*, **34**, 1–8.
- Bartha S, Ittzes P (2001) Local richness–species pool ratio: a consequence of the species–area relationship. *Folia Geobotanica*, **36**, 9–23.
- Cain SA (1938) The species–area curve. *The American Midland Naturalist*, **19**, 573–581.
- Caswell H (1976) Community structure, a neutral model analysis. *Ecological Monographs*, **46**, 327–354.
- Chave J, Muller-Landau HC, Levin SA (2002) Comparing classical community models, theoretical consequences for patterns of diversity. *The American Naturalist*, **159**, 1–23.
- Collins MD, Vázquez DP, Sanders NJ (2002) Species–area curves, homogenization and the loss of global diversity. *Evolutionary Ecology Research*, **4**, 457–464.
- Connor EF, McCoy ED (1979) The statistics and biology of the species–area relationship. *The American Naturalist*, **113**, 791–833.
- Drakare S, Lennon JJ, Hillebrand H (2006) The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species–area relationships. *Ecology Letters*, **9**, 215–227.
- Durrett R, Levin S (1996) Spatial models for species–area curves. *Journal of Theoretical Biology*, **179**, 119–127.
- Fattorini S (2006) Detecting biodiversity hotspots by species–area relationships: a case study of Mediterranean beetles. *Conservation Biology*, **20**, 1169–1180.
- Fisher RA, Corbet AS, Williams CB (1943) The relationship between the number of species and the number of individual in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, **12**, 42–58.
- Fridley JD, Peet RK, van der Maarel E (2006) Integration of local and regional species–area relationships from space–time species accumulation. *The American Naturalist*, **168**, 133–143.
- Fridley JD, Peet RK, Wentworth TR, White PS (2005) Connecting fine- and broad- scale species–area relationships of southeastern U.S. flora. *Ecology*, **86**, 1172–1177.
- Gleason HA (1922) On the relation between species and area. *Ecology*, **3**, 158–162.
- Gleason HA (1925) Species and area. *Ecology*, **6**, 66–74.
- Gray JS, Ugland KI, Lambshead J (2004) On species accumulation and species–area curves. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 567–568.
- Harte J, Smith AB, Storch D (2009) Biodiversity scales from plots to biomes with a universal species–area curve. *Ecology Letters*, **12**, 789–797.
- He F, Legendre P (1996) On species–area relations. *The American Naturalist*, **148**, 719–737.
- He F, Legendre P (2002) Species diversity patterns derived from species–area models. *Ecology*, **83**, 1185–1198.
- Hopkins B (1957) The concept of minimal area. *Journal of Ecology*, **45**, 441–449.
- Hovestadt T, Poethke HJ (2005) Dispersal and establishment, spatial patterns and species–area relationships. *Diversity and Distributions*, **11**, 333–340.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hughes RG (1986) Theories and models of species abundance. *The American Naturalist*, **128**, 879–899.
- Inouye RS (1998) Species–area curves and estimates of total species richness in an old field chronosequence. *Plant Ecology*, **137**, 31–40.
- Jaccard P (1912) The distribution of the flora in the alpine zone. *New Phytologist*, **11**, 37–50.
- Kallimanis AS, Mazaris AD, Tzanopoulos J, Halley JM, Pantis JD, Sgardelis SP (2008) How does habitat diversity affect the species–area relationship? *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 532–538.
- Kalmar A, Currie DJ (2006) A global model of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 72–81.
- Kerr JT, Parker L (1997) Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high energy regions. *Nature*, **385**, 252–254.
- Kilburn PD (1963) Exponential values for the species–area relation. *Science*, **141**, 1276.
- Koleff P, Lennon JJ, Gaston KJ (2003) Are there latitudinal gradients in species turnover? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 483–498.
- Kreft H, Jetz W, Mutke J, Kier G, Barthlott W (2008) Global diversity of island floras from a macroecological perspective. *Ecology Letters*, **11**, 116–127.
- Leigh EG Jr (2007) Neutral theory, a historical perspective. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 2075–2091.
- Lewis OT (2006) Climate change, species–area curves and the extinction crisis. *Philosophical Transactions of the Royal Society (B)*, **361**, 163–171.
- Li JX (李景侠), Cai J (蔡靖), Zhang WH (张文辉), Zhou JY (周建赟) (1999) Study on diversity of seed plants from Niubeiliang Nature Reserve. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica* (西北植物学报), **19**, 37–43. (in Chinese with English abstract)
- Li L (李莉) (2006) Research on diversity of vascular plants in Tianshan Nature Reserve. *Journal of Gansu Forestry Science and Technology* (甘肃林业科技), **31** (4), 14–17. (in Chinese with English abstract)
- Lomolino MV (2000) Ecology's most general, yet protean pattern: the species–area relationship. *Journal of Biogeography*, **27**, 17–26.
- Lomolino MV (2001) The species–area relationship: new challenges for an old pattern. *Progress in Physical Geography*, **25**, 1–21.
- Londono-Cruz E, Tokeshi M (2007) Testing scale variance in species–area and abundance–area relationships in a local assemblage, an example from a subtropical boulder shore. *Population Ecology*, **49**, 275–285.
- Losos JB, Schluter D (2000) Analysis of an evolutionary species–area relationship. *Nature*, **408**, 847–850.
- Lyons SK, Willig MR (2002) Species richness, latitude, and

- scale-sensitivity. *Ecology*, **83**, 47–58.
- MacArthur RH (1957) On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **43**, 293–295.
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Malcolm JR, Liu CR, Neilson RP, Hansen L, Hannah L (2006) Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conservation Biology*, **20**, 538–548.
- Mao CX, Colwell RK, Chang J (2005) Estimating the species accumulation curve using mixtures. *Biometrics*, **61**, 433–441.
- May RM (1975) Patterns of species abundance and diversity. In: *Ecology and Evolution of Communities* (eds Cody ML, Diamond JM), pp. 81–120. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- McCune B, Grace JB (2002) *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design, Oregon, USA.
- McGill BJ, Collins C (2003) A unified theory for macroecology based on spatial patterns of abundance. *Evolutionary Ecology Research*, **5**, 469–492.
- McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, Alonso D, Anderson MJ, Benecha HK, Dornelas M, Enquist BJ, Green JL, He FL, Hurlbert AH, Magurran AE, Marquet PA, Maurer BA, Ostling A, Soykan CU, Ugland KI, White EP (2007) Species abundance distributions, moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, **10**, 995–1015.
- McKinney ML (1998) On predicting biotic homogenization: species–area patterns in marine biota. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **7**, 297–301.
- Natuhara Y, Imai C (1999) Prediction of species richness of breeding birds by landscape-level factors of urban wood in Osaka Prefecture, Japan. *Biodiversity and Conservation*, **8**, 239–253.
- Ney-Nifle M, Mangel M (2000) Habitat loss and changes in the species–area relationship. *Conservation Biology*, **14**, 893–898.
- Palmer MW, White PS (1994) Scale dependence and the species–area relationship. *The American Naturalist*, **144**, 717–740.
- Pastor J, Downing A, Erickson HE (1996) Species–area curves and diversity–productivity relationships in beaver meadows of Voyageurs National Park, Minnesota, USA. *Oikos*, **77**, 399–406.
- Peet RK, Fridley JD, Gramling JM (2003) Variation in species richness and species pool size across a pH gradient in forests of the southern Blue Ridge Mountains. *Folia Geobotanica*, **38**, 391–401.
- Pereira HM, Daily GC (2006) Modeling biodiversity dynamics in countryside landscapes. *Ecology*, **87**, 1877–1885.
- Pigolotti S, Cencini M (2009) Speciation-rate dependence in species–area relationships. *Journal of Theoretical Biology*, **260**, 83–89.
- Pimm SL, Raven P (2000) Extinction in number. *Nature*, **403**, 843–845.
- Pimm SL, Russell GJ, Gettleman JL (1995) The future of biodiversity. *Science*, **269**, 347–350.
- Plotkin JB, Potts MD, Lesliea N, Manokaran N, LaFrankie J, Ashton PS (2000a) Species–area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests. *Journal of Theoretical Biology*, **207**, 81–99.
- Plotkin JB, Potts MD, Yu DW, Bunyavejchewin S, Condit R, Foster R, Hubbell H, LaFrankie J, Manokaran N, Seng LH, Sukumar R, Nowak MA, Ashton PS (2000b) Predicting species diversity in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **97**, 10850–10854.
- Preston FW (1948) The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, **29**, 254–283.
- Preston FW (1960) Time and space and the variation of species. *Ecology*, **41**, 785–790.
- Preston FW (1962a) The canonical distribution of commonness and rarity. Part I. *Ecology*, **43**, 185–215.
- Preston FW (1962b) The canonical distribution of commonness and rarity. Part II. *Ecology*, **43**, 410–432.
- Qian H, Fridley JD, Palmer MW (2007) The latitudinal gradient of species–area relationships for vascular plants of North America. *The American Naturalist*, **170**, 690–701.
- Quigley MF, Platt W (2003) Composition and structure of seasonally deciduous forests in the Americas. *Ecological Monographs*, **73**, 87–106.
- Rahbek C, Graves CR (2000) Detection of macro-ecological patterns in South American hummingbirds is affected by spatial scale. *Proceedings of Royal Society (B)*, **267**, 2259–2265.
- Ricklefs RE, Bermingham E (2004) History and the species–area relationship in Lesser Antillean birds. *The American Naturalist*, **163**, 227–239.
- Rosenzweig ML (1995) *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rosenzweig ML (2001) The four questions, what does the introduction of exotic species do to diversity? *Evolutionary Ecology Research*, **3**, 361–367.
- Sarr DA, Hibbs DE, Houston MA (2005) A hierarchical perspective of plant diversity. *Quarterly Review of Biology*, **80**, 187–212.
- Scheiner SM (2003) Six types of species–area curves. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 441–447.
- Schmida A, Wilson MV (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, **12**, 1–20.
- Soininen J, McDonald R, Hillebrand H (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, **30**, 3–12.
- Storch D, Evans KL, Gaston K (2005) The species–area–energy relationship. *Ecology Letters*, **8**, 487–492.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumon LJ, Collingham YC, Erasmus BFN, de Siqueira MF, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld AS, Midgley GD, Miles L, Ortega-Huerta MA, Peterson T, Phillips OL, Williams SE (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145–148.
- Tjorve E (2003) Shapes and functions of species–area curves: a

- review of possible models. *Journal of Biogeography*, **30**, 827–835.
- Tjorve E, Kunin WE, Polce C, Tjorve KMC (2008) Species–area relationship: separating the effects of species abundance and spatial distribution. *Journal of Ecology*, **96**, 1141–1151.
- Triantis KA, Mylonas M, Lika K, Vardinoyannis K (2003) A model for the species–area–habitat relationship. *Journal of Biogeography*, **30**, 19–27.
- Turner WR, Tjorve E (2005) Scale-dependence in species–area relationships. *Ecography*, **28**, 721–730.
- Ugland KI, Gray JS, Ellingsen KE (2003) The species–accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 888–897.
- Usher MB (1979) Changes in the species–area relations of higher plant of nature reserves. *Journal of Applied Ecology*, **16**, 213–215.
- Wang ZH, Brown JH, Tang ZY, Fang JY (2009) Temperature dependence, spatial scale, and tree species diversity in eastern Asia and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **106**, 13388–13392.
- Weiher E (1999) The combined effects of scale and productivity on species richness. *Journal of Ecology*, **87**, 1005–1011.
- Williams CB (1944) Some applications of the logarithmic series and the index of diversity to ecological problems. *Journal of Ecology*, **32**, 1–44.
- Williams CB (1964) *Patterns in the Balance of Nature and Related Problems in Quantitative Biology*. Academic Press, New York.
- Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecological and Evolutionary Systematics*, **34**, 273–309.
- Wright DH (1983) Species–energy theory: an extension of species–area theory. *Oikos*, **41**, 496–506.
- Ying TS (应俊生) (1994) An analysis of the flora of Qinling Mountain Range: its nature, characteristics, and origin. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **32**, 389–410. (in Chinese with English abstract)
- Ying TS (应俊生), Li YF (李云峰), Guo QF (郭勤峰), Cui H (崔禾) (1990) Observations on the flora and vegetation of Taibaishan, Qinling Mountain Range, southern Shaanxi, China. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **28**, 261–293. (in Chinese with English abstract)
- Zobel M (1997) The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 266–269.
- Zurlini G, Grossi L, Rossi O (2002) Spatial–accumulation pattern and extinction rates of Mediterranean flora as related to species confinement to habitats in preserves and larger areas. *Conservation Biology*, **16**, 948–963.

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 闫文杰)