

气候、景观和人为干扰对岛屿竹类植物物种丰富度分布格局的影响

谢艳秋¹, 黄晖², 陈丽佳¹, 郑郁善^{1*}

(1 福建农林大学风景园林与艺术学院, 福建 350002; 2 福建水利电力职业技术学院建筑工程学院, 福建 365000)

摘要:【目的】探讨岛屿竹类植物物种丰富度的分布格局及其影响机制, 不仅能够加深对岛屿生态系统动态的理解, 还为岛屿竹类植物资源的保护与管理提供了重要的科学依据。【方法】本研究通过分析福建 30 个岛屿竹类植物的种-面积关系, 进一步探讨了景观、人为干扰和气候三大类共 13 个环境因子对竹类植物总物种丰富度及不同繁殖类型(单轴型、合轴型和复轴型)物种丰富度的影响。【结果】福建岛屿竹类植物的种-面积关系总体上呈现物种丰富度随着面积增加而增加的趋势, 总物种丰富度的种-面积关系的斜率(z)为 1.69, 单轴型为 0.24, 合轴型为 1.43, 复轴型为 0.02。景观方面环境因子的面积是解释福建岛屿竹类植物及不同繁殖类型物种丰富度的重要决定因素, 总物种丰富度物种丰富度随着面积的增加而增加, 随着建筑与农田面积占比(BFA)的增加而减少。此外, 不同繁殖类型的物种丰富度对海岛环境因子的响应存在差异, 除面积外, 周长面积比也对合轴型贡献了较高的相对解释率。【结论】相比于其他海岛生态系统, 福建岛屿竹类植物及不同繁殖类型的物种丰富度对面积的依赖性较高, 具有更高的解释率, 而气候变化和人为干扰的相对影响较小。研究结果为今后岛屿竹类植物多样性保护和生态管理提供了科学依据, 有助于制定更加有效的生物多样性保护和岛屿植物资源科学合理利用策略。

关键词: 物种丰富度; 岛屿生物地理学; 繁殖类型; 种-面积关系; 生境异质性

The Influence of Climate, Landscape, and Human Disturbance on the Distribution Patterns of Bamboo Species Richness on Islands

XIE Yanqiu¹, HUANG Hui², CHEN Lijia¹, ZHENG Yushan¹

(1. School of Landscape Architecture and Art, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002; 2. School of Architecture and Civil Engineering, Fujian College of Water Conservancy and Electric Power, Sanming, Fujian 365000)

Abstract: 【Objective】 Investigating the distribution patterns and underlying mechanisms of bamboo species richness on islands not only enhances our understanding of island ecosystem dynamics but also provides essential scientific guidance for the conservation and management of bamboo resources. 【Method】 This study analyzed the species-area relationship of bamboo species on 30 islands in Fujian and examined the effects of 13 environmental factors across three major categories: landscape, human disturbance, and climate. 【Result】 The results showed that bamboo species on Fujian islands generally followed a species-area relationship where species richness increased with island size. The species-area relationship slope (z) for total species richness was 1.69, for monopodial species 0.24, for sympodial species 1.43, and for polycyclic species 0.02. Landscape factors, particularly island area, were the most important determinants of bamboo species richness across different reproductive types. Total species richness increased with island size but decreased as the proportion of buildings and farmland (BFA) increased. Additionally, different reproductive types showed varying responses to environmental factors. In particular, the perimeter-area ratio also played a significant role in explaining the richness of sympodial species. 【Conclusion】 Compared to other island ecosystems, bamboo species richness and its reproductive types on Fujian

islands were more dependent on island size, with landscape factors having a higher explanatory power, while the effects of climate change and human disturbance were relatively minor. These findings provide valuable scientific support for the future conservation of bamboo diversity and ecological management on islands, helping to develop more effective biodiversity conservation strategies and sustainable utilization plans for island plant resources.

Key words: species richness; island biogeography; reproductive strategies; species-area relationship; habitat heterogeneity

竹类植物是陆地森林生态系统的重要组成部分, 因其广泛分布、生长迅速、产量高、再生能力强、及多样的用途和经济价值, 具有显著的经济、生态和社会效益(Li 等, 2019; Cupertino-Eisenlohr 等, 2017; Bhandawat 等, 2015)。中国拥有全球最丰富的竹类资源, 在物种数量、分布面积和生物量方面均居全球之首。根据《中国植物志》记载(Wu Z Y 等, 2013), 中国共有 34 属 534 种竹类植物。竹类植物在维持生态平衡和推动经济发展中发挥着关键作用, 尤其在生态系统功能和资源管理方面具有重要意义。

虽然岛屿面积仅占地球陆地面积的 3%-5%, 但却拥有陆地上 15%-20%的物种, 因而成为生物多样性研究和生态保护的理想场所(Patiño 等, 2017)由于岛屿面积小且隔离, 竹类植物等特定物种的分布格局和多样性容易受到外部环境变化的影响(Chen L J 等, 2024)。与此同时, 海岛生态系统对气候变化和人类活动的干扰更为敏感, 因此, 研究竹类植物的分布格局对于理解其应对气候变化及人为干扰的响应机制具有重要意义。

海岛的种-面积关系(the island species-area relationship; ISAR)描述了物种数量随着采样面积增加而增加的现象(Whittaker 等, 2007; Kreft 等, 2008)。影响种-面积关系的斜率和截距的因素陆续被提出(Rosenzweig, 1995), 这其中主要包括迁移和灭绝之间的平衡、面积导致的扰动速率(MacArthur 等, 1967; Whittaker 等, 2008; Pinheiro 等, 2017)等。在岛屿生物地理学理论中, 物种丰富度除了遵循 ISAR 外, 隔离(Fahrig, 2013; Ricklefs, 1987)、海拔(Triantis 等, 2003; Rojas-Sandoval 等, 2020)、温度(Kalmar 等, 2006; Kubota 等, 2015; Yu J 等, 2019)、降水(Heatwole, 1991; Valli 等, 2019; Wang 等, 2019)、风速(Irl 等, 2021)以及与生境异质性相关的海岛形状指数和周长面积比(Honnay 等, 2003; Sfenthourakis 等, 2009)等因素也对物种丰富度产生影响(Borges 等, 2009; Cabral 等, 2014; Kubota 等, 2015; Liu 等, 2018)。但在许多情况下, 环境因子对海岛物种丰富度的预测能力在不同空间尺度、地理区位中存在明显差异。因此, 针对特定的海岛生态系统探明物种丰富度格局及机制仍有重要价值。

除环境因素外, 物种功能特征的差异也可能是影响物种丰富度的重要因素(Ewers 等, 2005)。由于竹类植物不同繁殖类型的生境偏好、物种扩散能力不同(Chisholm 等, 2016), 不同繁殖类型的竹类植物对生境片段化的敏感性可能存在差异。对岛屿竹类植物不同繁殖类型竹类植物物种丰富度的比较研究可以提供其对特定环境因子反应的信息、利用空间的信息以及在群落中可能存在竞争关系的信息(Schrader 等, 2020)。因此, 研究环境因子对岛屿竹类植物不同繁殖类型物种丰富度的影响, 可为了解面积、景观、气候以及人类行为干扰如何影响其分布格局提供重要的依据。

福建海岛众多, 面积和隔离距离跨度广, 岛屿形状、海岸线长度、海拔等景观特征多样, 是开展岛屿植物分布和环境驱动因子研究的理想区域。福建地处亚热带海洋性季风气候, 能够反映我国亚热带海岛的植物多样性特征。然而, 频繁的人为活动和海岛经济开发对福建海岛的植物多样性和生态系统产生威胁。因此, 探明岛屿上竹类植物物种丰富度与环境因子之间的关系, 将为相关部门开展海岛竹类植物资源的保

护和开发利用提供建议。本研究中,以福建 30 个海岛为对象,首先描述了福建岛屿上竹类植物的组成;其次讨论了竹类植物及不同繁殖类型的种-面积关系;最后着重于分析表征景观、气候以及人为干扰 3 个方面 13 个环境因子在驱动竹类植物及不同繁殖的物种丰富度中的作用,以解释岛屿竹类植物及其不同繁殖类型的分布格局。

1 研究对象与方法

1.1 研究区概况

福建省地处中国东南沿海地区,临近台湾海峡。福建海岛均为大陆岛,地貌以丘陵、台地、平原、风成沙地为主。土壤主要为赤红壤、红壤、风沙土和滨海盐土。气候为亚热带海洋性季风气候,闽江口及其以南为南亚热带海洋性季风气候,闽江口以北为中亚热带海洋性季风气候(福建省海岛资源综合调查委员会, 1996)。年均温为 15.2-21.0 °C,年均降水量为 1000-1600 mm。海岛植被类型主要由常绿针叶林、常绿阔叶林和灌草丛群落等组成。福建海岛数量超过 1500 个,但许多海岛为面积小且又植被覆盖的出水岛礁,且福建海岛分布零散,多数无人岛登岛困难。因此本研究结合实际情况选取具有登岛条件和植被覆盖的海岛,研究为覆盖福建全省海域,为反映景观、气候、人为干扰差异,选取不同面积、海拔、隔离程度、不同程度人为活动以及不同气候条件等具有环境梯度的海岛。研究对象为福建省海域(117°31'61"-120°68'66" E, 23°60'90"-26°93'08" N)内的 30 个海岛(图 1),如海坛岛、对面屿、黄干岛、大坠岛、黄湾屿、惠屿、南日岛等。海岛平均面积为 32.06 km²,最小的海岛(小嵩岛)面积为 0.017 km²,最大的海岛(海坛岛)面积为 267.13 km²。

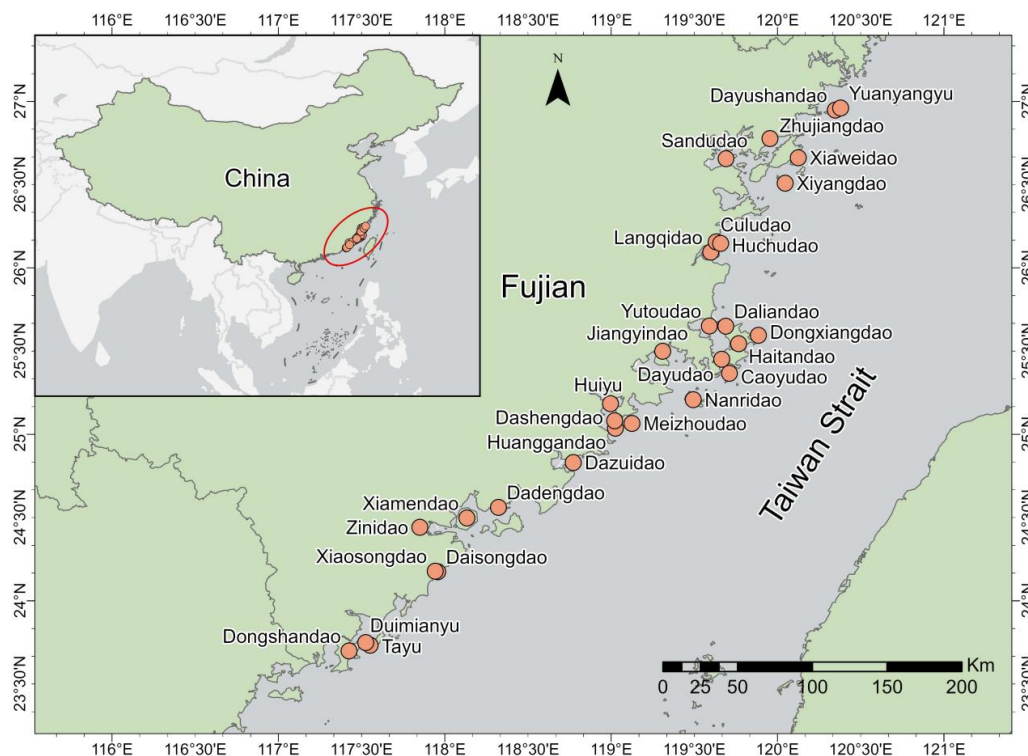


图 1 福建 30 个海岛分布图

Fig.1 Distribution of 30 islands in Fujian, China

1.2 物种数据获取

在 2018 年和 2022 年生长季节(5 月至 7 月、9 月至 11 月)对 30 个海岛上的所有植物物种进行了调

查。调查方式以样线调查为主,以样方调查为辅,同时在海岛的边缘以及悬崖等无法进入的地带,采用无人机航拍辅助调查。对面积不超过 1 km² 的小型海岛进行全岛踏查(王金旺等, 2017)。每个海岛布设 3-10 条样线,每条样线至少步行 2 次(Yu M J 等, 2012)。在面积 1-10 km² 的海岛上,每个海岛建立 6-20 条样线,每个海岛样线总长度均大于 12 公里。在面积大于 10 km² 的海岛上,也进行了如上所述的调查,但同时以每个海岛上突出的山体为中心再进行样线的布设(Hu 等, 2011),每个大岛的样线总长度均大于 25 公里,详细记录样线内的物种信息。

为保证物种记录详尽,进行样线调查后,确定每个海岛典型竹类植物群落类型,以标准样方法进行样方设置,设置 20 m×20 m 样方。详细记录样方内出现的全部植物,对 DBH≥3 cm 或树高≥3 m 的植株测量胸径和高度,记录种名、数量、地径、冠幅和生长状况等数据,记录灌木层(DBH<3 cm 或树高≤3 m)的种名、数量、地径、盖度、高度和生长状况,记录草本层的种名、多度、平均高度和盖度。同时详细记录每个样方的经纬度、海拔、坡度、地形、郁闭度、生境类型等信息(方精云等, 2009),现场拍摄照片并采集标本,凭证标本存放于福建农林大学风景园林与艺术学院标本室。

参考《福建植物志》(福建植物志编辑委员会, 1982)与《中国植物志》(中国科学院中国植物志编辑委员会, 2004)对竹类植物的分类进行筛选,获得福建 30 个岛屿的竹类植物数据,并依据繁殖类型将竹类植物划分为合轴型,单轴型,复轴型 3 类。

1.3 海岛环境因子

为分析海岛环境因子对竹类植物及不同繁殖类型物种丰富度的影响,共选取景观、气候、人为干扰 3 类方面共 13 个变量,其中面积(Area)、最高点海拔(Elevation)、周长面积比(Perimeter Area Ratio, PAR)、形状指数(Shape Index, SI) 4 个变量为景观方面因子,

年均风速(Annual Mean Wind, AMW)、最暖月的最高气温(Max Temperature of Warmest Month, TWM)、最冷月的最低气温(Min Temperature of Coldest Month, TCM)、最湿月的降水量(Precipitation of Wettest Month, PWM)、最干月的降水量(Precipitation of Driest Month, PDM) 5 个变量为气候方面因子。

距最近大陆距离(Distance from the nearest continent, DNC)、距最近大岛距离(Distance to the nearest big island, DNI)、建筑与农田面积占比(Proportion of Buildings and Farmland Area, BFA)、码头数量(Number of Docks, ND) 4 个变量为人为干扰方面因子。

海岛面积和周长、距最近大陆距离、距最近大岛距离、建筑与农田面积占比数据来源于中国科学院空天信息创新研究院发布的 2020 年全球 30 m 精度地表覆盖矢量地图(<https://data.casearth.cn>),采用“按掩膜提取”提取海岛的面积、周长,同时通过掩膜提取每个海岛土地利用类型面积,并统计建筑、农田面积覆盖面积。海拔数据来源于地理空间数据云(<http://www.gscloud.cn>)的 30 m 精度的 DEM 高程地图,使用“按掩膜提取”工具,得到每个海岛的 DEM 栅格范围,提取出每个海岛的最高点海拔,以上均使用 Arc GIS 10.8 进行数据提取分析。

气候数据来源于 WorldClim(<http://www.worldclim.org>)的全球生物气候变量。基于福建海岛的经纬度,采用“克里金插值”提取得到 30 个海岛的气候数据。

通过以上参数计算如下参数:建筑与农田面积占比为海岛建筑、农田面积之和与海岛面积比值。海岛的面积、周长用于生成周长面积比和形状指数。周长面积比是海岛的边缘占面积的比值,表示海岛边缘生

境相对于海岛内部生境的相对数量, 表征海岛的边缘效应(Wu J G, 2004)。形状指数表征海岛形状的复杂程度, 当海岛形状为圆形时, 其 SI 为 1, 随着形状越来越复杂和不规则, SI 也会随之升高。其公式为 $SI = P/[2 \times (\pi \times A)^{0.5}]$ (Hoffmeister 等, 2005), 其中 P 为海岛的周长, A 为海岛的面积。距最近大陆距离 (DNC)、距最近大岛距离 (DNI) 用以表征海岛的隔离程度(Yu M J 等, 2012)。

1.4 数据分析

在构建模型前使用方差膨胀因子 (VIF) (`car::vif`) (Fox 等, 2019) 检测环境因子之间的共线性, 13 个环境因子的 VIF 均小于 6, 低于最大阈值 10 (Neter 等, 1996), 共线性较弱。采用物种累计曲线 (`vegan::specaccum`) (Oksanen 等, 2020) 判断对福建岛屿的竹类植物调查是否充分。

基于 R 的 `sars` 包 (`sars::sar_linear`) (Matthews 等, 2019), 使用对数转换的幂函数模型 $\log S = \log c + z \times \log A$ 来表征岛屿竹类植物以及不同繁殖类型物种丰富度与海岛面积之间的种-面积关系。其中 S 是物种丰富度, A 是面积, c 和 z 是常数。 z 表示物种丰富度随面积变化的速率, 通常用作衡量物种、群落对片段化生境的敏感性(Yu M J 等, 2012)。

使用 Pearson 相关系数 (`LinkEt::correlate`) 检测海岛环境因子之间的相关性, 通过 Bonferroni 校正调整显著性水平。采用 Global Moran's I (`Spdep::Moran.test`) (Bivand 等, 2018) 检测环境因子的空间自相关, 并采用 Mantel 检验 (`LinkET::Mantel_test`) (Huang, 2021) 基于欧式距离分析海岛环境因子矩阵与岛屿竹类植物及不同繁殖类型的物种有无矩阵之间的相关性。

为探讨海岛环境因子对岛屿竹类植物以及不同繁殖类型物种丰富度的影响, 对自变量和因变量进行标准化处理, 使用全子集回归 (`MuMIn::dredge`) (Bartoń, 2022), 根据小样本校正后的赤池信息量准则 (AIC) 即 AICc 等对子集排序从中获取最优子集的方法作为最佳模型选择的标准。在此基础上, 使用层次分割 (`rdacca.hp::rdacca.hp`) (Lai, 2022) 对最佳拟合模型三个方面的因素进行评估, 实现定量分析不同方面环境变量的解释率。

以上数据均在 R 4.2.2 中进行分析。

2 结果与分析

2.1 岛屿竹类植物组成

福建 30 个岛屿共有竹类植物 5 属 21 种, 其中合轴型 12 种, 占总物种数的 57.14%; 单轴型 8 种, 总物种数的 38.10%; 复轴型仅 1 种, 占物种数的 4.76%。

分布频率最多的竹类植物为麻竹 (*Dendrocalamus latiflorus*, $n=23$, 76.67%), 其次是黄金间碧竹 (*Bambusa vulgaris* f. *vittata*, $n=12$, 46.67%), 分布频率最低的是紫竹 (*Phyllostachys nigra*)、红后竹 (*Phyllostachys rubicunda*)、台湾桂竹 (*Phyllostachys makinoi*) 以及红哺鸡竹 (*Phyllostachys iridescens*) ($n=1$, 3.33%)。此外, 福建 30 个海岛上分布有中国特有植物刚竹 (*Phyllostachys sulphurea*)、箬竹 (*Indocalamus tessellatus*) 水竹 (*Phyllostachys heteroclada*)。

物种累计曲线 (图 2) 表明, 随着岛屿数量的增加, 总物种数以及单轴型、合轴型、复轴型物种数的曲线均呈先上升后增速放缓的趋势。虽然由于复轴型在海岛上分布数量较少导致其曲线表现较为平缓, 但总体数据合理, 表明 30 个岛屿竹类植物调查充分。

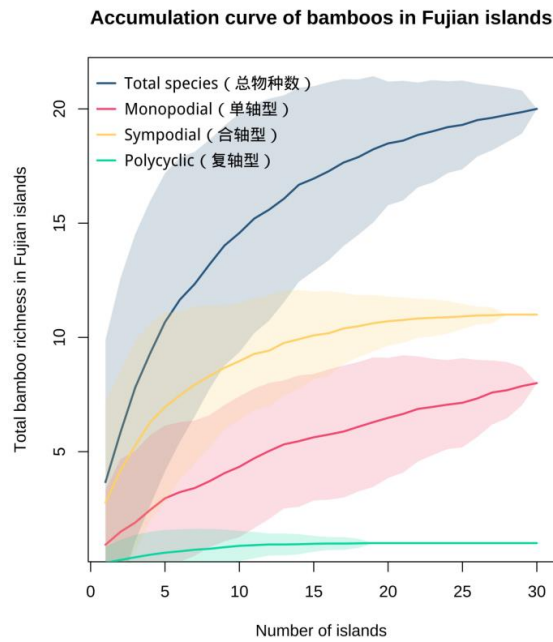


图 2 物种累计曲线
Fig. 2 Species accumulation curve

2.2 种-面积关系

竹类植物总物种丰富度和单轴型物种丰富度表现出随着面积增加而增加的趋势。面积对丰富度解释率分别为：总物种丰富度（ $R^2=45\%$ ）、单轴型物种丰富度（ $R^2=4\%$ ）、合轴型物种丰富度（ $R^2=60\%$ ）、复轴型物种丰富度（ $R^2=32\%$ ）。种-面积关系的斜率（ z 值）依次为总物种丰富度（1.69）、单轴型物种丰富度（0.24）、合轴型物种丰富度（1.43）、复轴型物种丰富度（0.02）。

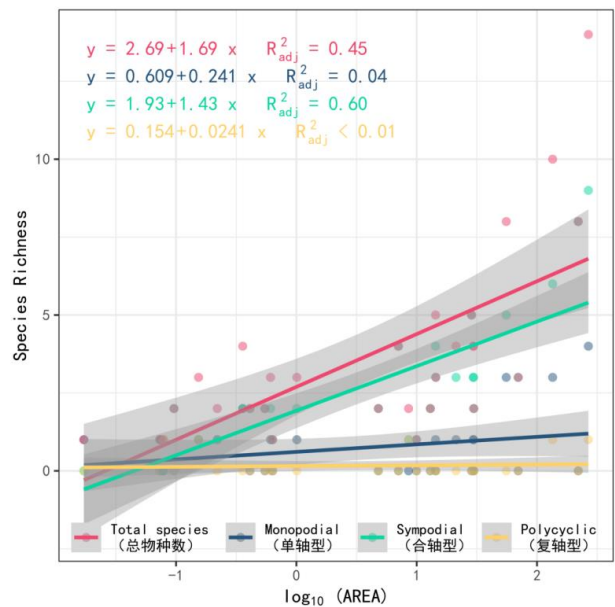


图 3 竹类植物总物种丰富度和不同繁殖类型物种丰富度的种-面积关系

Fig 3. Species-area relationship of total species richness and species richness of different reproductive types in bamboo plants

注：竹类植物总物种丰富度与不同繁殖类型物种丰富度和面积之间的线性回归分析，描述竹类植物总物种丰富度与不同繁殖类型竹类物种丰富度随区域面积变化的趋势。黑色线为竹类植物总物种丰富度与面积的线性关系、蓝色线为单轴型竹类植物物种丰富度与面积的线性关系、绿色线为合轴型竹类植物物种丰富度与面积的线性关系、橘黄色线为复轴型竹类植物物种丰富度与面积的线性关系。

Note: The linear regression analysis between total species richness of bamboo plants and species richness of different reproductive types with area, describing the trend of total species richness and different reproductive types of bamboo species richness with changes in area. The black line represents the linear relationship between total species richness and area, the blue line represents the linear relationship between monoclamous bamboo species richness and area, the green line represents the linear relationship between sympodial bamboo species richness and area, and the orange line represents the linear relationship between amphipodial bamboo species richness and area.

2.3 竹类植物与海岛环境因子

根据海岛环境因子之间的 Pearson 相关性和 Mantel 检验可知（图 4），面积与海拔之间存在显著的正相关关系（ $r=0.82$, $p<0.001$ ），面积与形状指数之间呈现出弱正相关性（ $r=0.30$, $p<0.05$ ）。而面积和周长面积比（ $r=-0.40$, $p<0.01$ ）呈负相关关系。周长面积比和海拔呈显著负相关（ $r=-0.63$, $P<0.001$ ）。距最近大陆距离与其他环境因子之间的相关性最弱。Global Moran's I 分析表明，距最近大陆距离（Moran's I=0.90, $P<0.001$ ）具有显著的空间自相关。然而，Mantel 检验表明，距最近大陆距离对总物种丰富度及不同生活型物种丰富度未产生影响（ $P>0.05$ ）。

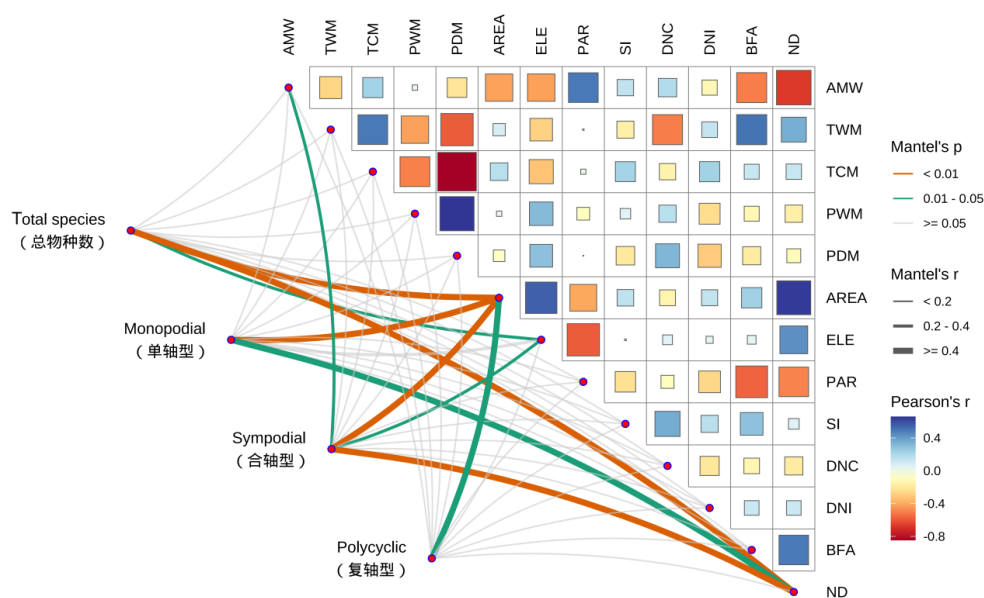


图 4 环境因子之间的 Pearson 相关性分析和 Mantel 检验

Fig 4. Pearson correlation analysis and Mantel test between environmental factors

注：图中英文缩写 AMW 为年均风速、TWM 为最暖月的最高气温、TCM 为最冷月的最低气温、PWM 为最湿月的降水量、PDM 为最干月的降水量、Area 为面积、ELE 为最高点海拔、PAR 为周长面积比、SI 为形状指数、DNC 为距最近大陆距离、DNI 为距最近大岛距离、BFA 为建筑与农田面积占比、ND 为码头数量。图中的热力图显示了各环境因子之间的 Pearson 相关系数。通过 Mantel 检验，对不同环境因子的空间相关性进行了显著性分析，显著性水平用不同颜色标注，颜色越深相关性越强。* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$

Note: The English abbreviations in the figure are as follows: AMW represents the annual mean wind speed, TWM represents the maximum temperature of the warmest month, TCM represents the minimum temperature of the coldest month, PWM represents the precipitation of the wettest month, PDM represents the precipitation of the driest month, Area represents the area, ELE represents the elevation of the highest point, PAR represents the perimeter-area ratio, SI represents the shape index, DNC represents the distance to the nearest continent, DNI represents the distance to the nearest large island, BFA represents the proportion of built-up and farmland area, and ND represents the number of docks. The heatmap in the figure shows the Pearson correlation coefficients between the environmental factors. The spatial correlations between different environmental factors were analyzed using the Mantel test, with significance levels indicated by different colors. The darker the color, the stronger the correlation. * $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$

基于全子集回归筛选出的最佳模型（图 5）表明，景观方面的面积（AREA）、周长面积比（PAR）以及人为干扰中的建筑农田面积占比（BFA）对竹类植物总物种丰富度及不同繁殖类型的物种丰富度产生重要影响，而气候因子未能解释总物种丰富度及不同繁殖类型物种丰富度的变化。具体而言，面积起到了主

导性的作用，推动了物种丰富度的增加，而 BFA 则表现出负向影响。特别是对总物种丰富度而言，面积的增加显著促进了总物种丰富度的提升，而 BFA 则削弱了物种丰富度的增长。

面积是单轴型物种丰富度的主要影响因素，尽管其影响较总物种丰富度弱，但依然显著。相较于其他形态，单轴型物种对景观的响应较为单一，主要受面积的影响，未表现出对人工干扰和气候的明显敏感性。合轴型的情况则更为复杂，除了面积外，PAR（周长面积比）对物种丰富度也具有负向影响。具体而言，虽然面积的扩展对合轴型物种丰富度有显著的正面作用，但过高的周长面积比却抑制了物种多样性的进一步发展。

层次分割分析进一步揭示了各环境因素对物种丰富度的相对贡献。景观方面对比气候和人为干扰方面，贡献了更多的解释率。景观因素（面积）和人工干扰因素（BFA）对总物种丰富度贡献 81.60%的解释率。环境因子对单轴型，达到 25.30%。环境因子对合轴型物种丰富度的解释率达 83.50%，面积仍是主要因素。

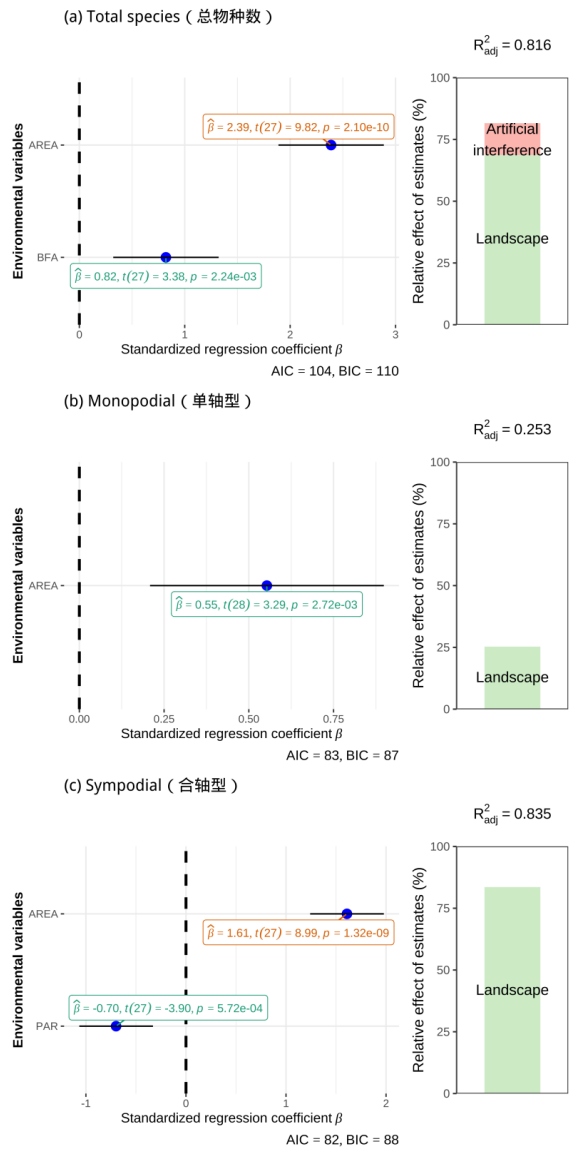


图 5 竹类植物总物种丰富度和不同繁殖类型物种丰富度的最佳模型选择和层次分割分析

Fig 5. Best model selection and hierarchical partitioning analysis of total species richness and species richness of different reproductive types in bamboo plants

注：图中左侧为使用全子集回归，并根据最小 AICc 值筛选得出的最优模型，虚线左侧为负相关，右侧为正相关。右侧为基于最优模型的层次分割分析。图中英文缩写 Area 为面积、BFA 为建筑与农田面积占比。由于复轴型由于物种样本数量的局限性，为避免因物种数量不足而导致的分析偏差，因此未纳入最终的回归模型分析。

Note: On the left side of the figure is the optimal model selected using full subset regression based on the lowest AICc value. Variables to the left of the dashed line indicate negative correlations, while those on the right indicate positive correlations. On the right side is the hierarchical partitioning analysis based on the optimal model. The English abbreviations in the figure are as follows: Area represents the area, and BFA represents the proportion of built-up and farmland area. Due to the limited sample size of amphipodial species, they were excluded from the final regression model analysis to avoid bias caused by insufficient species data.

3 讨论

种-面积关系是生态学中广泛研究的一个基本规律，描述了物种数量与栖息地面积之间的正相关关系，即随着栖息地面积的增加，物种数量也会增加(Lomolino M V, 2001)。本研究中发现岛屿竹类植物总物种丰富度和单轴型的物种丰富度呈现随着面积的扩大而增加的现象，这两类符合种-面积关系假说(Kreft 等, 2008)。在种-面积关系的研究中， z 值表示物种丰富度随面积扩展的增长速率， z 值范围通常在 0.20 和 0.35 之间(Panitsa 等, 2006; Santos 等, 2010)。本研究中岛屿竹类植物及不同繁殖类型种-面积关系的 z 值依次为 0.02-1.69 之间，与典型的种-面积关系研究中 z 值范围有明显的差异，尤其是总物种和合轴型物种的 z 值显著高于典型值，而单轴型和复轴型的 z 值较低。这可能是由于不同繁殖类型的竹类植物在岛屿环境中的表现与其生态适应性和繁殖策略密切相关(王等, 2006)。在岛屿环境中，尤其是面积较大且资源丰富的岛屿，单轴型竹类植物具有明显的优势。由于岛屿通常具有较高的环境异质性（如不同的土壤类型、坡度和湿度条件）(Xie, Xie, 等, 2024)，这些变化丰富的微生境为合轴型竹类植物提供了适合扩展的空间。因此合轴型竹类植物由于其强大的扩展能力和适应性，能够迅速占据新生境，表现出较高的物种丰富度和对面积扩展的敏感性。而单轴型竹类植物则依赖稳定的小生境，其扩展能力相对较弱，因此对面积扩展的响应较为有限；复轴型竹类植物由于物种稀有性和扩展能力弱，在岛屿环境中的适应性最差，对面积扩展的反应最不显著。

在岛屿生物地理学的研究中，许多研究结果都强调了生物因素和非生物因素对海岛物种丰富度的影响(Trigas 等, 2008; Steinbauer 等, 2017; Rojas-Sandoval 等, 2020)。通过层次分割分析所有海岛环境因子的解释量，3 个方面中以景观对竹类植物总物种丰富度和不同繁殖类型物种丰富度具有更大的贡献。其中，景观方面的面积是决定岛屿竹类植物总物种丰富度及繁殖类型物种丰富度的主导因素，这一结果支持了岛屿生物地理学研究中面积是决定物种丰富度的主要因素的假设(Kalmar 等, 2006)。生境多样性假说认为，面积较大的海岛比小型海岛具有更多的内部生境和更多的生境类型，能提供更多的生态位(Chen C 等, 2020)，支撑更多的植物和更大的种群(Kohn 等, 1994)，有助于岛屿竹类植物的增加。与此同时，海洋环境（盐雾、风暴潮、大风）作为环境过滤器(Mologni 等, 2021)也同样会影响到海岛上物种的分布，随着海岛面积的增加，海洋与海岛内部的距离增加，植物受海洋环境的影响可能减少，从而也将会促进较大面积的海岛上物种数的增加(Neufeld 等, 2017)。

同时，表征海岛边缘生境相对于内部生境数量的周长面积比（PAR）也是与合轴型竹类植物密切相关的因素。在海岛环境因子间的相关性分析（图 4）中海岛面积和 SI 之间的正相关关系，表明面积较大的海岛具有更复杂的形状。同时，海岛面积和 PAR 的负相关关系，表明海岛面积越大，形状越复杂，海岛的相对内部生境则更多。因此当综合考虑面积因素后，具有更复杂形状（高 SI）和更多的内部生境（低 PAR）

的海岛可以支持更多的物种分布,这也侧面反映了面积、形状指数和周长面积比与生境异质性的正相关关系(Yu M J 等, 2012)。这与人研究得出的结论相一致,即随着生境异质性的增加,物种多样性会随着面积的增加而增加(MacArthur 等, 1963; Lomolino M, 2000)。在对全球 700 个海岛进行研究中(Schrader 等, 2020)也发现代表生境异质性的环境因子才是影响物种丰富度的决定因素。

在岛屿生物地理学研究中,隔离被广泛认为是影响物种丰富度的一个主要因素(Cabral 等, 2014; Chiarucci 等, 2011)。然而本研究发现岛屿竹类植物与隔离度并没有像理论预测的那样密切相关。本研究发现隔离度对竹类植物总物种丰富度和不同繁殖类型不产生作用,这可能是由于研究海岛与距最近大陆、大岛之间的距离相对较短(距离最近大陆的最远距离为 26.50 km,距离最近大岛的最远距离为 40.97 km),这种较小的隔离度不足以限制大多数竹类植物的扩散,因此隔离度并不是限制竹类植物分布的主要障碍。对千岛湖生境岛屿的研究中(Hu 等, 2011)也发现,隔离不影响千岛湖植物的物种丰富度。

在人为干扰因素中,建筑物和农田面积(BFA)的比例对福建岛屿竹类植物总物种丰富度有显著的影响。它们的物种丰富度随着建筑和农田面积的增加而明显减少。建筑和农田的扩展通常伴随着原有自然栖息地的破坏(Xie, Huang, 等, 2024),栖息地的破碎化不仅减少了竹类植物赖以生存的空间,还打破了生态系统的连续性(Arianoutsou 等, 2010),使得竹类植物的繁殖和扩展受到阻碍。同时,破碎的栖息地也限制了物种的迁移和扩散(Kevin 等, 2001),导致局部种群孤立(Tiina 等, 2012),进而增加灭绝风险(Brown 等, 1977)。因此人为活动干扰不仅有可能破坏竹类植物的生境,还通过改变生态系统的结构和资源分配,进一步限制了竹类植物的生长。

气候和人为干扰方面因子相比于景观因子,前两者对竹类植物总物种丰富度及不同繁殖类型物种丰富度的解释度低。一方面可能与本研究使用的气候因子和人为干扰因子,它们只描述了影响竹类植物分布的气候、干扰的某些方面,可能忽视了环境因子季节性或者年际变化(Parepa 等, 2013)。同时,对于具有复杂地形和生境异质性丰富的海岛而言,这些环境因子可能在小范围内发生剧烈变化,这是本研究环境因子数据不足之处。因此后续研究中可引入更加具体细化的气候、人为干扰、土壤理化性质等因素,或将有助于更全面深入的理解福建海岛乃至亚热带岛屿竹类植物物种丰富度的分布格局。

4 结论

本研究探讨了景观、气候、人为干扰 3 个方面环境因子在岛屿竹类植物植物的驱动作用,促进了对岛屿竹类植物及不同繁殖类型物种丰富度分布格局的理解。研究表明,福建岛屿竹类植物和单轴型的物种丰富度存在种-面积关系,符合岛屿生物地理学理论。岛屿竹类植物及不同繁殖类型的物种丰富度受景观、气候和人为干扰方面的环境因子影响程度不同,景观方面是影响竹类植物物种丰富度主要方面。具体而言,面积是岛屿竹类植物物种丰富度最重要的决定因素。此外,不同繁殖类型的竹类植物对环境因子的响应存在差异,除面积外,周长面积比对合轴型也产生了一定影响。探明海岛环境因子对竹类植物及不同繁殖型物种丰富度的影响对于后续开展海岛植物多样性保护及合理科学利用岛屿竹类植物资源具有重要意义。

参 考 文 献

- 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 等. 2009. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范[J]. 生物多样性, 17(6): 533-548.
(Fang Jinyun, Wang Xiangping, Shen Zehao, et al. 2009. Main content, methods, and technical specifications for vege

- tation community surveys [J]. *Biodiversity*, 17(6): 533-548.)
- 福建省海岛资源综合调查委员会. 1996. 福建省海岛资源综合调查研究报告[M]. 北京: 海洋出版社.
- (Fujian Provincial Island Resources Comprehensive Survey Committee. 1996. *Comprehensive Survey and Research Report on Island Resources of Fujian Province* [M]. Beijing: Ocean Press.)
- 福建植物志编辑委员会. 1982. 福建植物志[M]. 福州: 科学技术出版社.
- (Flora of Fujian Editorial Committee. 1982. *Flora of Fujian* [M]. Fuzhou: Science and Technology Press.)
- 王金旺, 魏馨, 陈秋夏, 等. 2017. 温州沿海小型海岛植物丰富度和 β 多样性及其影响因子[J/OL]. *生态学报*, 37(2)[2023-03-09].
- (Wang Jinwang, Wei Xin, Chen Qiuxia, et al. 2017. Plant richness and β -diversity of small coastal islands in Wenzhou and their influencing factors [J/OL]. *Acta Ecologica Sinica*, 37(2) [2023-03-09].)
- 王微, 陶建平, 宋利霞, 等. 2006. 竹类植物种群生态学研究进展与展望[J]. *广西植物*(4): 412-417.
- (Wang Wei, Tao Jianping, Song Lixia, et al. 2006. Research progress and prospects in the population ecology of bamboo plants [J]. *Guihaia*, (4): 412-417.)
- 中国科学院中国植物志编辑委员会. 2004. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社.
- (Editorial Committee of Flora of China, Chinese Academy of Sciences. 2004. *Flora of China* [M]. Beijing: Science Press)
- ARIANOUTSOU M, DELIPETROU P, CELESTI-GRAPOW L, et al. 2010. Comparing naturalized alien plants and recipient habitats across an east-west gradient in the mediterranean basin[J]. *Journal of Biogeography*, 37(9): 1811-1823.
- BARTOŃ K. 2022. MuMIn: Multi-model inference[R/OL]. (2022). <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- BHANDAWAT A, SHARMA V, SHARMA H, et al. 2015. Development and cross-transferability of functionally relevant microsatellite markers in *dendrocalamus latiflorus* and related bamboo species[J]. *Journal of Genetics*, 94(S1): 48-55.
- BIVAND R S, WONG D W S. 2018. Comparing implementations of global and local indicators of spatial association[J]. *TEST*, 27(3): 716-748.
- BORGES P A V, HORTAL J. 2009. Time, area and isolation: factors driving the diversification of Azorean arthropods[J]. *Journal of Biogeography*, 36(1): 178-191.
- BROWN J H, KODRIC-BROWN A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction[J]. *Ecology*, 58(2): 445-449.
- CABRAL J S, WEIGELT P, KISSLING W D, et al. 2014. Biogeographic, climatic and spatial drivers differentially affect alpha-, beta- and gamma-diversities on oceanic archipelagos[J]. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 281(1784): 20133246.
- CHEN C, YANG X, TAN X, et al. 2020. The role of habitat diversity in generating the small-island effect[J]. *Ecography*, 43(8): 1241-1249.
- CHEN L J, XIE Y Q, HE T Y, et al. 2024. Projecting the impacts of climate change, soil, and landscape on the geographic distribution of *ma bamboo* (*dendrocalamus latiflorus munro*) in China[J]. *Forests*, 15(8): 1321.
- CHIARUCCI A, BACARO G, TRIANTIS K A, et al. 2011. Biogeographical determinants of pteridophytes and spermatophytes on oceanic archipelagos[J]. *Systematics and Biodiversity*, 9(3): 191-201.
- CHISHOLM R A, FUNG T, CHIMALAKONDA D, et al. 2016. Maintenance of biodiversity on islands[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1829): 20160102.
- CUPERTINO-EISENLOHR M A, VINICIUS-SILVA R, MEIRELES L D, et al. 2017. Stability or breakdown under climate change? A key group of woody bamboos will find suitable areas in its richness center[J]. *BIODIVERSITY AND CONSERVATION*, 26(8): 1845-1861.
- EWERS R M, DIDHAM R K. 2005. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation[J].

Biological

Reviews, 81(01): 117.

FAHRIG L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis[J]. *Journal of Biogeography*, 40(9): 1649-1663.

FOX J, WEISBERG S. 2019. An R companion to applied regression[M/OL]. 3 版. Thousand Oaks CA: Sage.

<https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>.

HEATWOLE H. 1991. Factors Affecting the Number of Species of Plants on Islands of the Great Barrier Reef, Australia[J]. *Journal of Biogeography*, 18(2): 213.

HOFFMEISTER T S, VET L EM, BIERE A, et al. 2005. Ecological and Evolutionary Consequences of Biological Invasion and Habitat

Fragmentation[J]. *Ecosystems*, 8(6): 657-667.

HONNAY O, PIESENS K, VAN LANDUYT W, et al. 2003. Satellite based land use and landscape complexity indices as predictors for

regional plant species diversity[J]. *Landscape and Urban Planning*, 63(4): 241-250.

HU G, FEELEY K J, WU J G, et al. 2011. Determinants of plant species richness and patterns of nestedness in fragmented landscapes:

evidence from land-bridge islands[J]. *Landscape Ecology*, 26(10): 1405-1417.

HUANG H Y. 2021. linkET: Everything is linkable[R/OL]. (2021). <https://github.com/Hy4m/linkET>.

IRL S D H, SCHWEIGER A H, STEINBAUER M J, et al. 2021. Human impact, climate and dispersal strategies determine plant invasion

on islands[J]. *Journal of Biogeography*.

KALMAR A, CURRIE D J. 2006. A global model of island biogeography[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 15(1): 72-81.

KEVIN H, ROMUALD L. 2001. Habitat fragmentation in a seagrass landscape: Patch size and complexity control blue crab survival[J].

Ecology, 82: 1814-1829.

KOHN D D, WALSH D M. 1994. Plant Species Richness--The Effect of Island Size and Habitat Diversity[J]. *Journal of Ecology*, 82(2):

367-377.

KREFT H, JETZ W, MUTKE J, et al. 2008. Global diversity of island floras from a macroecological perspective[J]. *Ecology Letters*,

11(2): 116-127.

KUBOTA Y, SHIONO T, KUSUMOTO B. 2015. Role of climate and geohistorical factors in driving plant richness patterns and endemism on the east Asian continental islands[J]. *Ecography*, 38(6): 639-648.

LAI J S. 2022. Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analysis using the rdacca.hp R

package.[J/OL]. *Methods in Ecology and Evolution*, 13(4):782-788.

LI X, MAO F, DU H, et al. 2019. Spatiotemporal evolution and impacts of climate change on bamboo distribution in China[J]. *Journal of*

Environmental Management, 248: 109265.

LIU J L, VELLEND M, WANG Z, et al. 2018. High beta diversity among small islands is due to environmental heterogeneity rather than

ecological drift[J]. *Journal of Biogeography*, 45(10): 2252-2261.

LOMOLINO M. 2000. A species-based theory of insular zoogeography[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 9: 39-58.

LOMOLINO M V. 2001. The species-area relationship: New challenges for an old pattern[J]. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 25(1): 1-21.

MACARTHUR R H, WILSON E O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography[J]. *Evolution*, 17(4): 373-387.

MACARTHUR R H, WILSON E O. 1967. The theory of island biogeography[M]. Princeton University Press.

MATTHEWS T J, TRIANTIS K, WHITTAKER R J, et al. 2019. sars: an R package for fitting, evaluating and comparing species-area

relationship models[J]. *Ecography*, 42: 1446-1455.

MOLOGNI F, BELLINGHAM P J, TJØRVE E, et al. 2021. Similar yet distinct distributional patterns characterize native and

exotic

plant species richness across northern New Zealand islands[J]. *Journal of Biogeography*, 48(7): 1731-1745.

NETER J, KUTNER M, WASSERMAN W, et al. 1996. *Applied Linear Statistical Models*[M]. Chicago: Irwin Professional Publishing.

NEUFELD C, STARKO S, BURNS K. 2017. Disturbance and diversity in a continental archipelago: A mechanistic framework linking

area, height, and exposure[J]. *Ecosphere*, 8.

OKSANEN J, BLANCHET F G, FRIENDLY M, et al. 2020. vegan: Community Ecology Package[CP/OL]. (2020-11-28)[2021-11-16].

<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

PANITSA M, TZANOUDAKIS D, TRIANTIS K A, et al. 2006. Patterns of species richness on very small islands: the plants of the

Aegean archipelago[J]. *Journal of Biogeography*, 33(7): 1223-1234.

PAREPA M, FISCHER M, BOSSDORF O. 2013. Environmental variability promotes plant invasion[J]. *Nature Communications*, 4(1):

1604.

PATÍÑO J, WHITTAKER R J, BORGES P A V, et al. 2017. A roadmap for island biology: 50 fundamental questions after 50 years of

the theory of island biogeography[J]. *Journal of Biogeography*, 44(5): 963-983.

PINHEIRO H T, BERNARDI G, SIMON T, et al. 2017. Island biogeography of marine organisms[J]. *Nature*, 549(7670): 82-85.

RICKLEFS R E. 1987. Community diversity: Relative roles of local and regional processes[J]. *Science*, 235(4785): 167-171.

ROJAS-SANDOVAL J, ACKERMAN J D, TREMBLAY. 2020. Island biogeography of native and alien plant species: Contrasting drivers of diversity across the lesser antilles[J]. *Diversity and Distributions*, 26(11): 1539-1550.

ROSENZWEIG M L. 1995. *Species diversity in space and time*[M/OL]. Cambridge: Cambridge University Press[2022-02-16].

SANTOS A M C, WHITTAKER R J, TRIANTIS K A, et al. 2010. Are species–area relationships from entire archipelagos congruent

with those of their constituent islands?[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 19(4): 527-540.

SCHRADER J, KÖNIG C, TRIANTIS K A, et al. 2020. Species–area relationships on small islands differ among plant growth forms[J].

Global Ecology and Biogeography, 29(5): 814-829.

SFENTHOURAKIS S, TRIANTIS K A. 2009. Habitat diversity, ecological requirements of species and the small island effect[J]. *Diversity and Distributions*, 15(1): 131-140.

STEINBAUER M J, IRL S D H, GONZÁLEZ-MANCEBO J M, et al. 2017. Plant invasion and speciation along elevational gradients on

the oceanic island La Palma, Canary Islands[J]. *Ecology and Evolution*, 7(2): 771-779.

TIINA S, TOBY P R, MATT L, et al. 2012. Evolutionary islands in the andes: Persistence and isolation explain high endemism in andean

dry tropical forests: evolutionary islands in the andes[J]. *Journal of Biogeography*, 39(5): 884-900.

TRIANITIS K A, MYLONAS M, LIKA K, et al. 2003. A model for the species–area–habitat relationship[J]. *Journal of Biogeography*,

30(1): 19-27.

TRIGAS P, GREGORIS I, PANITSA M. 2008. Vascular plant species diversity, biogeography and vulnerability in the Aegean islands as

exemplified by Evvia island (W Aegean, Greece)[J]. *Fresenius Environmental Bulletin*, 17.

VALLI A T, KOUGIOUMOUTZIS K, ILIADOU E, et al. 2019. Determinants of alpha and beta vascular plant diversity in mediterranean

island systems: The ionian islands, greece[J]. *Nordic Journal of Botany*, 37(1): e02156.

WANG Z M, YE W, XING F W. 2019. Bryophyte diversity on a tropical continental island (Hainan, China): potential vulnerable species

and environmental indicators[J]. *Journal of Bryology*, 41(4): 350-360.

WHITTAKER R J, FERNÁNDEZ-PALACIOS J M. 2007. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*[M]. New York:

- Oxford University Press.
- WHITTAKER R J, TRIANTIS K A, LADLE R J. 2008. A general dynamic theory of oceanic island biogeography[J]. *Journal of Biogeography*, 35(6): 977-994.
- WU J G. 2004. Effects of changing scale on landscape pattern analysis: Scaling relations[J]. *Landscape Ecology*, 19(2): 125-138.
- WU Z Y, RAVEN P, HONG D Y. 2013. *Flora of China*[M]. St. Louis: Botanical Garden Press.
- XIE Y, HUANG H, XIE X, et al. 2024. Landscape, Human Disturbance, and Climate Factors Drive the Species Richness of Alien Invasive Plants on Subtropical Islands[J]. *Plants*, 13(17): 2437.
- XIE Y, XIE X, WENG F, et al. 2024. Distribution patterns and environmental determinants of invasive alien plants on subtropical islands (fujian, China)[J]. *Forests*, 15(7): 1273.
- YU J, SHEN L, LI D D, et al. 2019. Determinants of bryophyte species richness on the zhoushan archipelago, China[J]. *Basic and Applied Ecology*, 37: 38-50.
- YU M J, HU G, FEELEY K J, et al. 2012. Richness and composition of plants and birds on land-bridge islands: effects of island attributes and differential responses of species groups[J]. *Journal of Biogeography*, 39(6): 1124-1133.