

# 长白山北坡植物群落 $\beta$ 多样性分析

郝占庆<sup>1</sup>, 于德永<sup>1</sup>, 吴 钢<sup>2</sup>, 邓红兵<sup>1</sup>, 姜 萍<sup>1</sup>, 王庆礼<sup>1</sup>

(1. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110015; 2. 中国科学院生态环境研究中心系统生态开放室, 北京 100085)

**摘要:**  $\beta$  多样性可用于分析不同生境间的梯度变化。应用 Cody 指数对长白山北坡不同海拔群落的  $\beta$  多样性的测度表明, Cody 指数可以较好地反映群落间的关系,  $\beta$  多样性较大的几个峰值恰好是不同植被类型间的分界。不同取样面积下对群落  $\beta$  多样性的测度表明, 群落间的  $\beta$  多样性随取样面积的扩大而下降, 但并不是简单的线性下降, 64 m<sup>2</sup> 是取样面积的一个临界尺度, 大于或小于这一取样面积, 其结果会有较大差异。群落间的  $\beta$  多样性随群落间海拔差的增加而增大。海拔差为 800m 和 1200m 是两个明显的尺度界限, 海拔差大于或小于这两个界限, 群落间会有质的不同。

**关键词:** 长白山;  $\beta$  多样性; Cody 指数; 植物群落

## Analysis on $\beta$ diversity of plant communities on northern slope of Changbai Mountain

HAO Zhan-Qing<sup>1</sup>, YU De-Yong<sup>1</sup>, WU Gang<sup>2</sup>, DENG Hong-Bing<sup>1</sup>, JIANG Ping<sup>1</sup>, WANG Qing-Li<sup>1</sup>

(1. Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110015, China; 2. Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100052, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21 (12): 2018~2022.

**Abstract:**  $\beta$  diversity means the diversity between two communities, which is often used to analyze the gradient variation on environment. It reflects species replacement along environmental gradient, and it is more useful while there exists obvious ecological gradient in the research region. Changbai Mountain is very famous for its obvious altitudinal vegetation type such as broadleaved Korean pine forest, dark coniferous forest, Ermam's birch forest, and tundra on the north slope. In this research, an altitudinal treasect was set up on the north slope of Changbai Mountain, and twenty quadrats were located and measured at a vertical interval of 100 m between 700m and 2600m above mean sea level. By using Cody index, the  $\beta$  diversity among plant communities on the northern slope of Changbai Mountain was measured. The results showed that Cody index could express the relationships among the communities preferably. The peak values of Cody index along altitude gradient (700m and 800m, 1000m and 1100m, 1700m and 1800m, and 1900 m and 2000m) just matched the ecotones between different vegetation types.  $\beta$  diversity between communities was influenced by sampling areas.  $\beta$  diversity between communities nonlinearly increased as the sampling size increased. Less or more than 64m<sup>2</sup> were two obvious sampling scales for  $\beta$  diversity measurement. Average  $\beta$  diversity between communities with the same altitude difference also increased with the increase of altitude difference, and the increase was almost in an "S" shape. The farther analysis showed that altitude difference of 800m and 1200m were two critical scales for the measurement of  $\beta$  diversity between communities. The variety of  $\beta$  diversity between communities with certain altitude difference with sampling area changing was also discussed in this paper, the results showed that, while sampling area increasing, the difference of  $\beta$  diversity between communities with certain altitude difference

**基金项目:** 中国科学院创新项目(KZCX2-406), 国家自然科学基金(No. 39970123, 39970591)和长白山开放站基金资助项目

**收稿日期:** 2000-07-02; **修订日期:** 2001-08-10

**作者简介:** 郝占庆(1964~), 男, 山西人, 博士, 研究员。主要从事森林生态学和生物多样性方面的研究。

increased, and  $64\text{m}^2$  was the inflexion of sampling area. It also indicated and confirmed that less or more than  $64\text{m}^2$  were two obvious sampling scales for  $\beta$  diversity measurement. Ulteriorly, based on the analysis and the results, the merit and the shortcoming of Cody index were also discussed in this paper.

**Key words:** Changbai Mountain;  $\beta$  diversity; Cody index; plant community

文章编号: 1000-0933(2001)12-2018-05 中图分类号: Q143 文献标识码: A

$\beta$  多样性可用于分析不同生境间的梯度变化, 对于存在明显的生态梯度的地区更为有效; 它反映了沿环境梯度物种的替代程度, 或物种周转速率 (species turnover rate)、物种替代速率 (species replacement rate) 和生物变化速率 (rate of biotic change) 等, 可以直观地反映不同群落间物种组成的差异<sup>[1,2]</sup>。不同群落或环境梯度上不同点之间共有种越少,  $\beta$  多样性就越高。通过对群落  $\beta$  多样性的测度, 可以揭示生境被物种分割的程度或不同地段的生境多样性<sup>[2,3]</sup>。

Cody 指数把  $\beta$  多样性理解为“调查中物种在生态梯度的每个点上被替代的速率”<sup>[1]</sup>。由于 Cody 指数直接以沿梯度增加与减少的物种的数目来反映群落多样性沿环境梯度的变化格局, 因此所反映的客观实际更为直接明了, 但由于 Cody 指数仅用物种数目这一指标, 因此所反映的差异实际上是分化的总和, 而不是变化的速率<sup>[4]</sup>。

国内对于  $\beta$  多样性的研究主要有马克明等对北京东灵山群落样带的  $\beta$  多样性及其分形分析<sup>[3]</sup>, 该项研究把尺度纳入到  $\beta$  多样性的研究中, 表明尺度也是多样性研究中的一个重要问题和发展方向。长白山北坡存在明显的环境梯度, 随着海拔的上升, 物种间存在明显的替代关系, 过去在这一地区尚未有这方面的研究。通过对 20 个海拔梯度上植物群落的  $\beta$  多样性的研究, 有助于认识这一断面上物种多样性沿环境梯度的变化格局。

## 1 研究地区概况

研究区域集中于长白山北坡从海拔 700m 至 2600m、水平距离约为 45km 的坡面上。本地区气候属于受季风影响的温带大陆性气候。由于山体高, 所以气候随海拔高度的变化较大。山脚表现出典型的暖温带气候, 而山顶却表现出复杂、多变的近极地气候, 山下年均温约  $2.8\text{C}$ , 而山顶年均温只有  $-7.3\text{C}$  左右; 降水随海拔的上升表现出明显的增加趋势, 海拔 700m 和 2600m 年均降水量分别为 680mm 和 1340mm, 山顶最多年份曾达 1809mm<sup>[5,6]</sup>。随海拔高度的变化, 呈现出明显的山地植被垂直分布带谱。山下部的阔叶红松林 (海拔 1100m 以下), 是世界上已为数不多的大面积原生针阔混交林, 与同纬度的欧美地区相比, 以其结构复杂、组成独特、生物多样性丰富而著称; 以云杉和冷杉为主要建群种的暗针叶林 (海拔 1100~1800m), 具有典型的北方山地森林的特点, 构成了长白山北坡森林植被的主体<sup>[7]</sup>; 亚高山岳桦林 (海拔 1800~2000m), 是一种以单一乔木树种为主的林线植被, 构成了独特的亚高山地带森林景观; 长白山高山冻原 (海拔 2000~2600m) 是我国唯一具有典型北极冻原特征的植被<sup>[8-10]</sup>。

## 2 研究方法

### 2.1 样地设置

样地的设置采用梯度格局法, 自海拔 700m 至山顶 2600m, 每 100m 设置一样地, 共计 20 个海拔梯度, 即 20 块样地。海拔 1900m 及其以下的森林植被, 每个样地由 16 个  $8\text{m} \times 8\text{m}$  的样方构成, 总面积为  $32\text{m} \times 32\text{m} = 1024\text{m}^2$ 。其中 4 个  $8\text{m} \times 8\text{m}$  样方内含面积变化梯度, 小样方自  $0.5\text{m} \times 0.5\text{m}$  起至  $8\text{m} \times 8\text{m}$ , 即  $0.5\text{m} \times 0.5\text{m}$ 、 $1\text{m} \times 1\text{m}$ 、 $2\text{m} \times 2\text{m}$ 、 $4\text{m} \times 4\text{m}$ 、 $8\text{m} \times 8\text{m}$  共 5 个面积梯度。除上述小样方的面积梯度外, 整个样地还包括  $16\text{m} \times 16\text{m}$  及  $32\text{m} \times 32\text{m}$  等 2 个面积梯度, 构成 7 个面积梯度; 其中除最大的面积梯度  $32\text{m} \times 32\text{m}$  外, 其余面积梯度在大样地中均有重复。海拔 2000m 及其以上的高山冻原, 样地面积为  $16\text{m} \times 16\text{m}$  ( $256\text{m}^2$ ), 即森林群落调查样地的 1/4, 内含  $0.5\text{m} \times 0.5\text{m}$ 、 $1\text{m} \times 1\text{m}$ 、 $2\text{m} \times 2\text{m}$ 、 $4\text{m} \times 4\text{m}$ 、 $8\text{m} \times 8\text{m}$  及  $16\text{m} \times 16\text{m}$  共 6 个面积梯度。

### 2.2 调查内容及方法

首先记载描述样地的基本状况, 如海拔、坡度、坡向、林分郁闭度、灌木总盖度、草本总盖度等, 并绘制

样地地理位置草图。植被调查以小样方为单位,对高度 $<1.3\text{m}$ 的乔木分株记载其树种、高度及生长状况,对高度 $\geq 1.3\text{m}$ 的乔木进行每木检尺,记载其树种、胸径、生长状况(枯立或正常)、树高;对灌木及草本植物,分别记载其种类、多度、盖度、平均高度、株数、小生境状况(如生长于倒木上或林窗内等)。本项工作于1999年夏季完成。

### 2.3 $\beta$ 多样性的测度

$\beta$ 多样性的测度有许多方法及指数可供选用,本文选用较常用的Cody指数对群落的 $\beta$ 多样性进行测度。Cody指数通过对新增加和失去的物种数目进行比较,从而获得十分直观的物种更替概念,并清楚地表明 $\beta$ 多样性的含义。Cody指数<sup>[11,12]</sup>定义为:

$$\beta = (g(H) + l(H))/2 \quad (1)$$

其中, $g(H)$ 和 $l(H)$ 分别是沿生境梯度 $H$ 增加和丢失的物种数目。

## 3 结果与分析

### 3.1 不同取样面积下Cody指数随海拔的变化

取面积梯度 $0.25\text{m}^2$ 、 $1\text{m}^2$ 、 $4\text{m}^2$ 、 $6\text{m}^2$ 、 $16\text{m}^2$ 、 $64\text{m}^2$ 、 $256\text{m}^2$ 及 $1024\text{m}^2$ (高山冻原带最大面积为 $16 \times 16\text{m}^2$ 即 $256\text{m}^2$ ),计算同一面积下各海拔群落间的Cody指数。图1是不同取样面积时,Cody指数随海拔差的变化。

图1表明,Cody指数值不仅随取样面积的增大而增加,同时也随着海拔差的增加而增加。取样面积为 $0.25\text{m}^2$ 时,不同海拔差群落间的物种替代均较小,约在5种左右;取样面积为 $1\text{m}^2$ 时,海拔差小于 $800\text{m}$ 时群落间的物种替代在10种以下,大于 $800\text{m}$ 时约在10种左右;取样面积为 $4\text{m}^2$ 和 $16\text{m}^2$ 时,海拔差小于 $800\text{m}$ 时群落间的物种替代分别在15种和20种以下,大于 $800\text{m}$ 时分别在15种和20种左右;当取样面积扩大至为 $64\text{m}^2$ 以上时,群落间的物种替代大多在15种以上。

各取样面积下Cody指数与海拔差之间的关系,可用以下关系式表达:式中 $\beta_j$ 为取样面积为 $j$ 时每个海拔差Cody指数的平均值, $X$ 为海拔差:

$$\beta_{0.25} = \frac{8.227}{1 + e^{-\left(\frac{X-117.463}{350.979}\right)}} \quad (R^2 = 0.923, P < 0.001) \quad (2)$$

$$\beta_1 = \frac{11.220}{1 + e^{-\left(\frac{X-36.322}{258.737}\right)}} \quad (R^2 = 0.933, P < 0.001) \quad (3)$$

$$\beta_4 = \frac{17.294}{1 + e^{-\left(\frac{X-39.305}{123.657}\right)}} \quad (R^2 = 0.894, P < 0.001) \quad (4)$$

$$\beta_{16} = \frac{20.899}{1 + e^{-\left(\frac{X-128.529}{105.486}\right)}} \quad (R^2 = 0.942, P < 0.001) \quad (5)$$

$$\beta_{64} = \frac{30.466}{1 + e^{-\left(\frac{X-292.651}{598.581}\right)}} \quad (R^2 = 0.968, P < 0.001) \quad (6)$$

$$\beta_{256} = \frac{43.10}{1 + e^{-\left(\frac{X-292.115}{451.642}\right)}} \quad (R^2 = 0.977, P < 0.001) \quad (7)$$

由图1及上述方程还可看出,各取样面积下,相同海拔差Cody指数的平均值随海拔差的增加呈现出近S形的增加趋势,即海拔差为 $100 \sim 800\text{m}$ 间时,Cody指数随海拔差的增加而增加较快;海拔差为 $800 \sim 1200\text{m}$ 时,Cody指数保持某一水平甚至略有减小,1200m后又开始新的增加。表明在长白山北坡,海拔差为 $800\text{m}$ 及 $1200\text{m}$ 是两个明显尺度界限,海拔差大于或小于这两个尺度界限,群落间有较大质的不同。

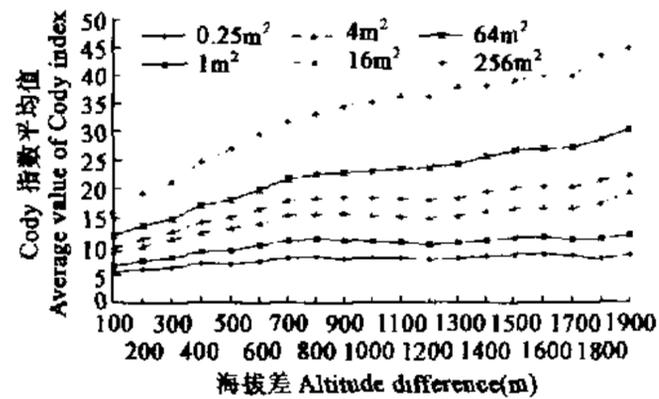


图1 不同取样面积Cody指数平均值随海拔差的变化  
Fig. 1 Variation of average value of Cody index along with altitude difference

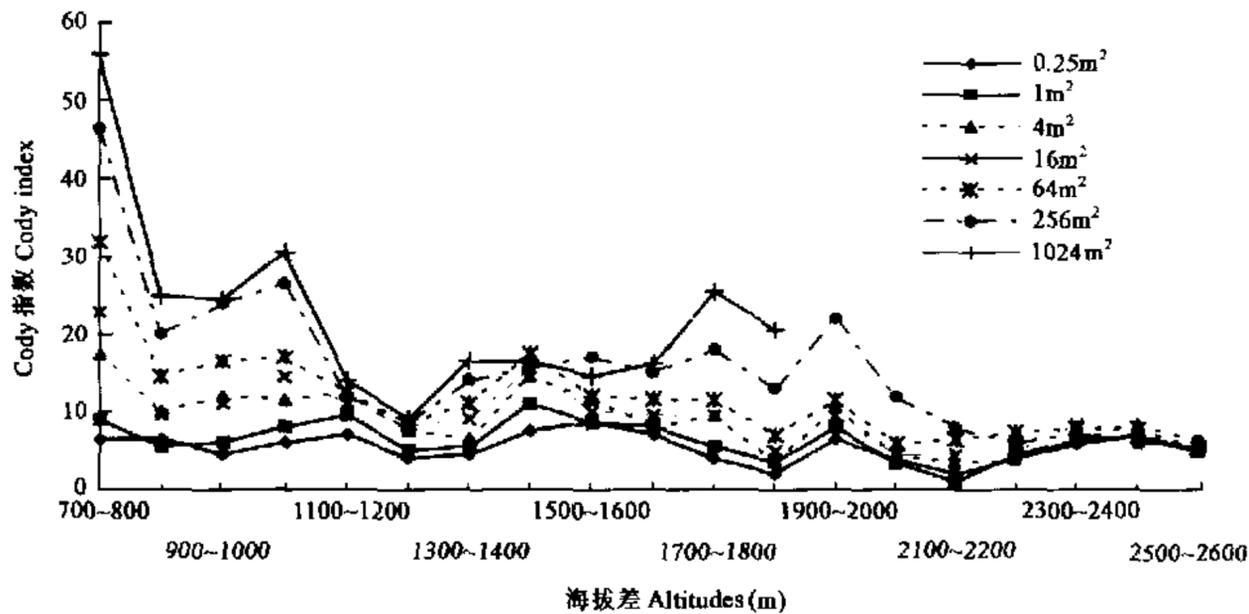


图2 不同取样面积下相邻海拔群落间的Cody指数

Fig. 2 Cody index between adjacent communities under different sampling area

图2是相邻海拔群落间Cody指数的变化。不难看出,Cody指数在各面积梯度上表现出非常一致的趋势,Cody指数的峰值分别出现于700m与800m、1000m与1100m、1700m与1800m、1900m与2000m间,这四个峰值正是各个植被带的分界。另外,在暗针叶林带1400~1500m间也有一较小的峰值,反映了暗针叶林间的分化。

### 3.2 相同海拔差下Cody指数随取样面积的变化

同一海拔差下Cody指数随取样面积的变化(图3)表明,当取样面积为 $0.25\text{m}^2$ 时,各海拔差之间的Cody指数差异不大,均在7左右,即物种替代在7种左右。海拔差在1100m与100m间,Cody指数的差异仅为2。随着取样面积的增加,各海拔差之间的Cody指数的差异也逐渐增大,当取样面积为 $64\text{m}^2$ 时,海拔差在1100m与100m间的Cody指数的差已达11.7,平均Cody指数值也达22,即群落间的物种替代达22种之多。取样面积为 $256\text{m}^2$ 与 $1024\text{m}^2$ 时,平均Cody指数值分别为33和38,群落间的物种替代已很高。同时不同海拔差之间Cody指数的差异也大幅度增大。取样面积为 $1024\text{m}^2$ 时,海拔差1100m与100m间Cody指数的差异达31。

从图3还可以看出,不管海拔差多大,取样面积为 $64\text{m}^2$ 时是Cody指数随面积变化的拐点。各面积梯度下19个海拔差Cody指数的平均值随取样面积变化的趋势,也表现出同样的规律(图4),说明面积为 $64\text{m}^2$ 是一个取样面积的尺度界限,大于或小于这一取样面积,其结果会有较大差异,这一结果与前面的讨论是完全一致的。

## 4 讨论

用Cody指数可较好地表达群落的 $\beta$ 多样性。群落间的Cody指数值反映了群落间的相似关系,群落间Cody指数沿海拔梯度的几个峰值,正是不同植被类型间的分界。

群落 $\beta$ 多样性受测度尺度的影响。不同取样面积下对群落 $\beta$ 多样性的测度结果表明,在同一海拔差下,群落间的Cody指数随着取样面积的增加而增加,并均在 $64\text{m}^2$ 时有一拐点。表明 $64\text{m}^2$ 是取样面积的一个尺度界限,大于或小于这一取样面积,其结果会有较大差异。

群落间的相异性随着群落间的海拔差的增加而增大。海拔差为800m和1200m是两个明显的界限,海拔差大于或小于这两个界限,群落间会有质的不同。

研究发现,虽然Cody指数从物种沿梯度增减的角度较好地反映了物种多样性的梯度变化格局,但因其直接表达的是增加或减少的物种在数量上的概念,没有考虑沿梯度群落间物种丰富度的差异,因此Cody指数本身实际也掩盖了许多梯度变化的信息。例如,2个组成物种完全不同的群落a和b,a群落的物种数为A,b群落的物种数为B,它们间的Cody指数为 $(A+B)/2$ ;同样两个具有共有种的群落c和d,假如

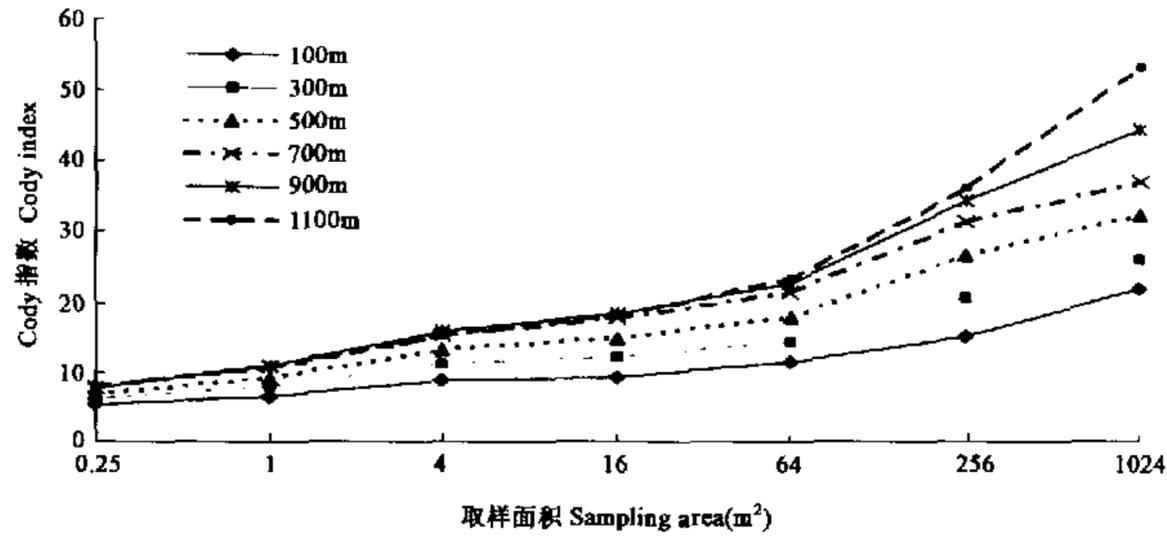


图3 不同海拔差下Cody指数随取样面积的变化

Fig. 3 Variation of Cody Index along with sampling areas under different altitude difference

由群落c到群落d增加的物种数正好为A,减少的物种数也正好为B,那么群落c和群落d间的Cody指数也为 $(A+B)/2$ ,虽然二者在数值上相等,但群落间的实际差异是很不相同的。由此可见Cody指数在表达群落间的关系时有其不足的一面,这一问题将在今后的研究中继续深入探讨。

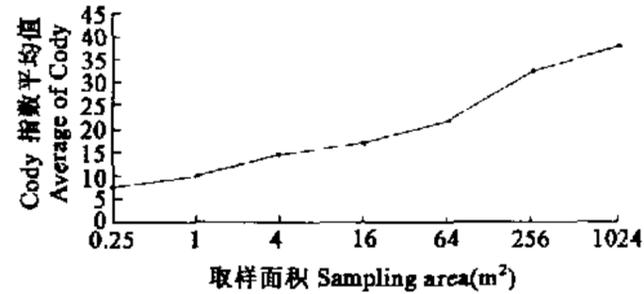


图4 Cody指数的平均值随取样面积的变化

Fig. 4 Variation of average Cody index with sampling area changing

#### 参考文献

- [1] Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*. 1972, 21: 213~251.
- [2] 马克平. 生物群落多样性的测度方法. 见: 钱迎倩主编. 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1994. 141~165.
- [3] 马克明, 叶万辉, 等. 北京东灵山地区植物群落多样性研究Ⅹ. 不同尺度下群落样带的 $\beta$ 多样性及分形分析. *生态学报*, 1997, 17(6): 626~634.
- [4] Wilson B J. Plant community structure and its relation to the vertical complexity of communities, dominance/diversity and spatial rank consistency. *OIKOS*. 1994, 70(1): 91~98.
- [5] 迟振文, 张凤山, 等. 长白山北坡森林生态系统水热状况初探. *森林生态系统研究*, 1981, (2): 179~186.
- [6] 张凤山, 李晓晏. 长白山北坡主要森林类型生长季温湿特征. *森林生态系统研究*, 1984, (4): 243~254.
- [7] 郝占庆, 吴钢, 邓红兵, 等. 长白山北坡暗针叶林群落特征. *生态学报*, 2000, 20(6): 916~921.
- [8] 王战, 徐振邦, 等. 长白山北坡主要森林类型及其群落结构特点(之一). *森林生态系统研究*, 1980, (1): 25~42.
- [9] 赵大昌. 长白山的植被垂直分布带. *森林生态系统研究*, 1980, (1): 65~70.
- [10] 钱宏. 长白山高山冻原植被. *森林生态系统研究*, 1992, (6): 72~96.
- [11] Cody M L. Towards a theory of continental species diversity bird distribution over Mediterranean habitat gradients. In: Cody M. L. and Diamond M. J. Eds. *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge: Harvard University Press. 1975.
- [12] Magurran A E. *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey: Princeton University Press. 1988.