

10-14

第18卷第1期  
1998年1月生态学报  
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 18, No. 1  
Jan., 1998

## 北京东灵山地区植物群落多样性研究

IX. 尺度变化对 $\alpha$ 多样性的影响\*

579202

叶万辉<sup>1</sup> 马克平<sup>2#</sup> 马克明<sup>3</sup> 桑卫国<sup>2</sup> 高贤明<sup>2</sup>

(1)中国科学院华南植物研究所, 广州, 510650) (2)中国科学院植物研究所, 北京, 100093)

(3)中国科学院生态环境研究中心, 北京, 100085)

**摘要** 具有环境梯度或小尺度生境异质性的群落, $\alpha$ 多样性在不同尺度及不同空间位置上的测定结果将存在差异。本文以北京东灵山地区落叶阔叶林为对象,应用样带调查法取样,研究了空间尺度变化对群落 $\alpha$ 多样性测度的影响。结果表明,1)群落乔木层、灌木层和更新层的 Shannon 指数在尺度扩大时,呈现出先急剧增长后趋于平稳的规律,显示出一定范围内尺度对样带的 $\alpha$ 多样性具有强烈影响,通过 Shannon 指数尺度变化曲线的估计,该样带 $\alpha$ 多样性研究的比较适宜取样尺度分别为、乔木层60m,灌木层70m 和乔木更新层>80m,2)群落各层次 Shannon 指数空间变化曲线表明, $\alpha$ 多样性在样带上具有明显的空间变异,并且这种空间变异随取样尺度的增加而减弱,3)对样带采用群落分类(TWINSPAN)方法进行区段划分的结果,乔木层可分为3个区段,灌木层可分为4个区段,乔木更新层可分为2个区段。不同区段内的 $\alpha$ 多样性表现为,乔木层由山下到山上逐渐下降,灌木层山中部较高,山上和山下较低,乔木更新层山下高于山上的趋势。

**关键词:** 暖温带落叶阔叶林,  $\alpha$ 多样性, 样带调查法, 尺度, 空间变异, 区段划分。

STUDIES ON PLANT COMMUNITY DIVERSITY IN  
DONGLINGSHAN MOUNTAIN, BEIJING, CHINAIX. THE INFLUENCE OF SCALE ON  $\alpha$  DIVERSITYYe Wanhui<sup>1</sup> Ma Keping<sup>2#</sup> Ma Keming<sup>3</sup> Sang Weiguo<sup>2</sup> Gao Xianming<sup>2</sup>

(1)South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou, 510650, China)

(2)Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100093, China)

(3)Research Center for Eco-Environmental Science, the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100085)

**Abstract**  $\alpha$  diversity will vary at different scales and different places in a community with environmental gradients or small-scale habitat heterogeneity. The diversity on different spatial scales along elevation gradient in deciduous broadleaved forest in Donglingshan Mountain, Beijing, China was studied in this paper, using transect sampling and with Shannon index analysis. The results showed that, 1) Shannon index values of canopy layer, regeneration layer and shrub layer abruptly increased at the beginning and then kept steady while scale enlarged, indicating the strong influence of scale on  $\alpha$  diversity in some scale

\* 国家基础重大项目(85-PD-31-03)和国家自然科学基金资助项目(39070125)的部分内容。

# 通讯作者

收稿日期:1997-05-15, 修改稿收到日期:1997-10-15。

ranges on the transect. The sampling scales of  $\alpha$  diversity on the transect were 60m for canopy layer, 70m for shrub layer and  $>80$ m for tree regeneration layer respectively, based on the scale changing curve of Shannon index. 2) The spatial variation curves of Shannon index of different layers in the community showed that  $\alpha$  diversity had obvious spatial variation on the transect and it was weakened with the enlarging of sampling scale. 3) The results of segment dividing using community classification method of TWINSpan were that canopy layer can be divided into 3 segments, shrub layer can be divided into 4 segments, and tree regeneration layer can be divided into 2 segments. From the foot to the top of the mountain,  $\alpha$  diversity gradually decreased in canopy layer as well as in tree regeneration layer, it was highest in shrub layer in the middle of the mountain slope.

**Key words:** deciduous broadleaved forest in temperate zone,  $\alpha$  diversity, transect sampling, spatial scale, spatial variation, segment dividing.

植物群落的  $\alpha$  多样性是刻画植物群落组成结构的重要指标, 一直受到生态学家的关注<sup>[1-4]</sup>。由于自然环境中植物群落普遍存在着空间异质性格局<sup>[5]</sup>, 这种小尺度的空间分化, 必然对群落的物种多样性的空间分布和动态产生影响<sup>[4]</sup>, 从而影响到物种多样性测度指标的稳定性。因此测度  $\alpha$  多样性时, 如果忽略群落空间异质性的影响, 其数值必然会出现一定偏差。针对这一问题, 本文以北京东灵山落叶阔叶林为对象, 采用样带法取样, 通过扩大面积和变换取样尺度, 探讨群落样带上  $\alpha$  多样性的尺度变化特征, 并在此基础上对样带进行区段划分, 比较区段间  $\alpha$  多样性的差异。

## 1 研究方法

在北京东灵山地区选择有代表性的暖温带落叶阔叶林山体, 沿其海拔高度自山底至山顶设置一条长 420m 的样带。乔木层宽度 1m, 对乔木树种进行每木记录, 测量和记录的内容包括树种名称、位点(据起点距离)、树高、胸径(或基径)。并以树高 2m 为界, 将乔木树种分为乔木层和更新层。灌木层宽度 0.3m, 分别记录物种名称、位点和多度等指标。

在群落样带上以 10m 为取样尺度, 以样带一端为起点, 通过样方的不断合并(每次增加 10m), 扩大尺度, 绘制 Shannon 指数随尺度增大的变化曲线, 研究  $\alpha$  多样性的尺度变化行为。

按不同取样尺度(5m, 10m, 20m, 40m, 80m)将整个群落样带分割为数个连续样方, 分别计算每个样方内各个乔木层树种的多度、重要值<sup>[5]</sup>和 Shannon 指数值( $H$ )。灌木层按相同取样尺度对样带进行分割, 计算各样方内物种多度、相对多度和 Shannon 指数值。绘制不同取样尺度时的 Shannon 指数在样带上的变化曲线, 研究  $\alpha$  多样性的空间变异。

通过群落分类(TWINSpan), 将样带进行区段划分, 并计算各个区段内的  $\alpha$  多样性(Shannon 指数)用于比较研究。

## 2 结果分析

### 2.1 $\alpha$ 多样性的尺度变化

植物群落的  $\alpha$  多样性受到测度尺度的影响<sup>[6]</sup>。尤其是存在环境梯度的区域, 这种影响表现得更为明显。为了探讨梯度环境条件下, 群落  $\alpha$  多样性随尺度的变化特征, 并寻求合理、有效的测度尺度, 本文通过在调查样带上不断扩大观察尺度(从样带一端开始, 每次增加 10m), 对测度群落  $\alpha$  多样性的 Shannon 指数变化行为进行分析。

图1为群落各层次 Shannon 指数值随样带长度的变化曲线。由图可见, 随着对样带观察长度的增加, 乔木层、灌木层和更新层的 Shannon 指数均呈现不断增加, 尔后在某个数值上趋于平稳的总体趋势。但是三者之间有所差别。乔木层在样带长度达到 60m 时, Shannon 指数就达到最大值, 尔后出现幅度较小的波动

下降,灌木层在30m处出现一个Shannon指数的突出值,显示出那个尺度上 $\alpha$ 多样性的显著变化;70m左右开始缓慢增长,最后达到平稳。更新层较为特殊,在样带的前40m范围内一直处于单个物种状态,Shannon指数值为0;尔后急剧增长,于70m以后表现为相对稳定的缓慢增长阶段,并于240m开始达到平稳。

由此可见, $\alpha$ 多样性(Shannon指数)对尺度具有敏感的依赖性。尤其在具有梯度的生境中,难以采用较小的固定面积的单个或多个样方对其作出整体评价。同时,由于不同群落的物种组成及环境异质性程度不同,也难以给定一个通用的群落 $\alpha$ 多样性研究的取样尺度。但是通过上述研究,笔者建议,对于具有环境梯度或明显小尺度生境异质性的群落,测度其 $\alpha$ 多样性,应该在其异质性区域或沿梯度设置样带。通过在样带上不断扩大考察的尺度范围,将 $\alpha$ 多样性指数值达到平稳时的尺度确定为取样尺度,并采用达到平稳时的多样性指数值来表征群落的 $\alpha$ 多样性水平。

由图1可见,对于本项研究的群落样带,乔木层采用60m,灌木层采用70m,乔木更新层采用>80m的尺度进行取样时, $\alpha$ 多样性的测度结果才相对比较稳定(见图1),因此这些尺度是合理的取样尺度。

## 2.2 $\alpha$ 多样性的空间变异

上述研究发现,伴随尺度变化, $\alpha$ 多样性在一定范围内存在着强烈变化,表明样带上的 $\alpha$ 多样性具有空间变异。下面采用不同取样尺度分别对样带进行连续样方划分,进一步探讨 $\alpha$ 多样性在样带上的空间变异情况,以期发现哪些地段上的哪些群落的物种组成具有差异,并导致了整个样带上 $\alpha$ 多样性尺度变异的发生。

图2、图3、图4分别为不同取样尺度上,群落样带乔木层、灌木层和更新层Shannon指数的空间变化曲线。从乔木层Shannon指数值在样带上的变化情况看,在样取尺度为80m时(样方大小为80m),各Shannon指数曲线均较为平滑,伴随取样尺度减小(样方缩小),曲线波折程度逐步增加。当取样尺度小于10m时,便出现大量0值点(单种样方)(图2)。灌木层Shannon指数的情况与乔木层相似,但取样尺度稍小,即在40m时曲线比较平滑,在5m时才出现较多0值点(图3)。乔木更新层虽在高度上与灌木层接近,但其Shannon指数的变化曲线与乔木层相似,0值点出现的尺度也大体相同(图4)。

将群落各层次在同一取样尺度下所有样方内的Shannon指数统计平均后(表1),样带上群落各个层次的Shannon指数值均呈现随取样尺度增加而增加的趋势,但其均值变异系数逐步下降。表明伴随取样尺度增加,样方间 $\alpha$ 多样性指数值的差异逐步缩小。揭示出尺度较小时,物种和个体的空间分布极不均匀。各样方间,甚至相邻样方间在物种组成上也存在较大差异。这一特点在不同取样尺度下,样方间多样性指数值的变化曲线上也清楚表现出来(见图2、图3、图4)。

伴随取样尺度的逐渐增加,相邻样方不断合并,各样方内的物种数目和个体数量都出现不同程度的增加。各样方间Shannon指数的相对差别不断缩小,但是绝对差异仍然较大。这一结果表明,即使较大的取样尺度,各样方在群落的物种丰富度和均匀度方面也都存在一定差异。比如,在物种丰富度空间分布最均匀的灌木层,在较大取样尺度(40m和80m),各样方多样性指数值的变异系数也都在10%以上(表1)。因此样带上群落 $\alpha$ 多样性,无论在何种尺度观察,空间变异均比较显著。

## 2.3 样带的区段划分及区段间 $\alpha$ 多样性的比较

为了进一步对植物群落的物种组成随生境梯度的变化进行研究,下面将样带划分成若干相对同质的区段(群落),在各区段(群落类型)内给出 $\alpha$ 多样性的刻画,并将区段之间进行比较。

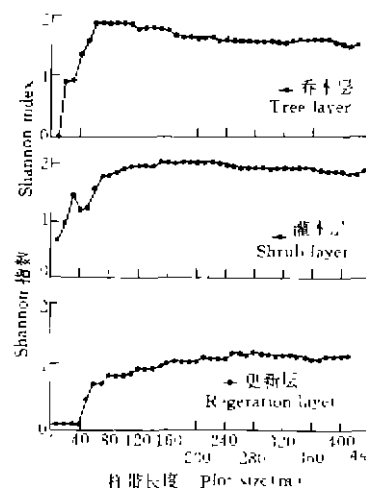


图1 Shannon指数随样带长度的变化

Fig. 1 The variation of Shannon index value with the increase of transect length

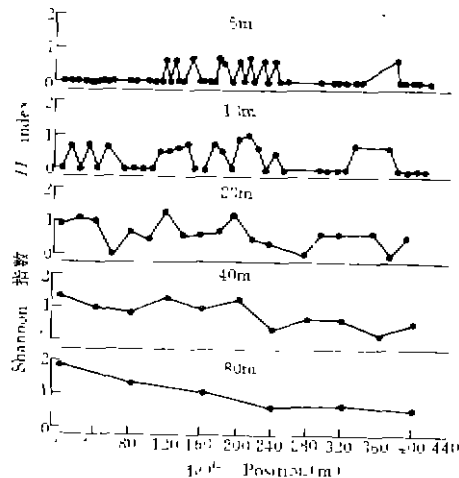


图2 不同取样尺度下样带上乔木层 Shannon 指数值的变化

Fig. 2 The variation of Shannon index value of canopy layer on the transect on different sampling scales

依据群落不同层次的 TWINSpan 分析结果<sup>[7]</sup>, 乔木层可按40m的取样尺度将整个样带划分为下、中、上3个区段, 灌木层可按20m的取样尺度分为4个区段, 更新层可按80m的取样尺度分为2个区段(参见表2)。

通过对群落不同层次 Shannon 指数值的计算发现, 各区段的  $\alpha$  多样性指数值均存在较大差异(表2)。乔木层所划分出的3个区段的  $\alpha$  多样性指数, 具有区段1 > 区段2 > 区段3的趋势, 表明随着海拔高度的增加, 乔木层的  $\alpha$  多样性逐步下降。灌木层可以划分为4个区段, 这4个区段具有区段2 > 区段3 > 区段1 > 区段4的趋势, 表明灌木层  $\alpha$  多样性具有山中部高, 两端低的特点。乔木更新层可以划分出2个区段, 这两个区段表现出山下(区段1) > 山上(区段2)的趋势。由此可见, 在该群落样带上乔木树种(包括乔木层和更新层)的  $\alpha$  多样性从山下到山上逐步下降, 而灌木在山中部较两端高的规律。

从各区段 Shannon 指数值的变异系数看, 群落各层次在不同区段内,  $\alpha$  多样性指数值虽然存在差别, 但明显低于相同取样尺度下整个样带的情况(参见表1),

反映出各区段内部的相对同质性, 揭示出整个样带是由若干相互异质, 但本身相对同质的区段(群落)构成。关于该样带的群落类型空间分布规律及其成因, 请参见文献[7]。

### 3 结论

3.1 具有生境梯度或小尺度生境异质性的群落, 其  $\alpha$  多样性测度会出现尺度变化。在本文沿海拔梯度设置的样带上, 随着样带长度的增加, 群落各层次的 Shannon 指数值都呈现出急剧增长后趋于平稳的规律。依据  $\alpha$  多样性指数的尺度变化曲线, 可以将  $\alpha$  多样性指数值达到平稳时的尺度确定为取样尺度, 并采用达

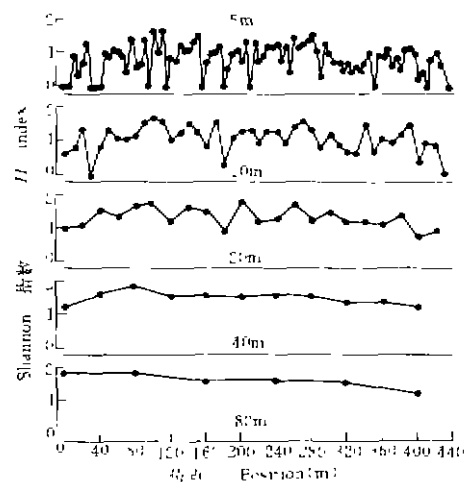


图3 不同测度尺度下样带上灌木层 Shannon 指数值的变化

Fig. 3 The variation of Shannon index value of shrub layer on the transect on different sampling scales

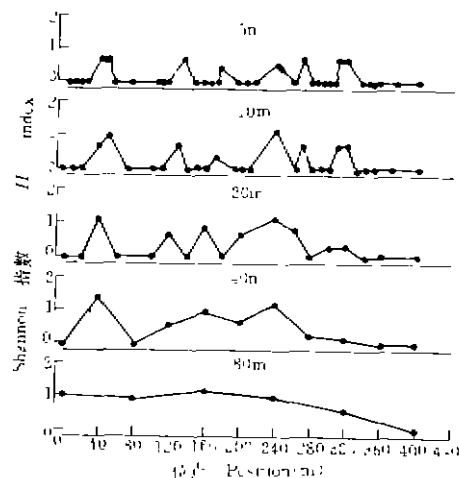


图4 不同测度尺度下样带上更新层 Shannon 指数值的变化

Fig. 4 The variation of Shannon index value of tree regeneration layer on the transect on different sampling scales

表1 群落各层次在不同尺度下的 Shannon 指数

Table 1 Shannon index values on different scales of each layer in community

| 群落层次         | 指标        | 测度尺度 Sampling scales |          |          |          |         |
|--------------|-----------|----------------------|----------|----------|----------|---------|
| Layer        | Index     | 5m                   | 10m      | 20m      | 40m      | 80m     |
| 乔木层          | $\bar{x}$ | 0.1276               | 0.2837   | 0.6215   | 0.8308   | 1.0236  |
| canopy       | $v$       | 0.0640               | 0.1149   | 0.1312   | 0.1206   | 0.2183  |
| layer        | $c_v$     | 198.2619             | 119.4815 | 58.2808  | 41.8001  | 45.6454 |
| 灌木层          | $\bar{x}$ | 0.7733               | 1.0489   | 1.2635   | 1.4624   | 1.5925  |
| shrub        | $v$       | 0.1961               | 0.1525   | 0.0865   | 0.0298   | 0.0406  |
| layer        | $c_v$     | 57.2652              | 37.2307  | 22.9146  | 11.8043  | 12.6527 |
| 更新层          | $\bar{x}$ | 0.1554               | 0.1999   | 0.3161   | 0.4547   | 0.7797  |
| regeneration | $v$       | 0.0728               | 0.1174   | 0.1626   | 0.2340   | 0.1507  |
| layer        | $c_v$     | 173.6260             | 171.4041 | 127.5662 | 106.3856 | 49.7757 |

$\bar{x}$ 表示样本平均数, $v$ 表示样本的方差, $c_v$ 表示变异系数

表2 样带不同区段间 Shannon 指数比较

Table 2 The comparisons of Shannon index values among different segments on transect

| 群落层次             | 乔木层          |        |        | 灌木层         |        |        |        | 更新层                |        |
|------------------|--------------|--------|--------|-------------|--------|--------|--------|--------------------|--------|
| Layer            | Canopy layer |        |        | Shrub layer |        |        |        | Regeneration layer |        |
| 区段               | 区段1          | 区段2    | 区段3    | 区段1         | 区段2    | 区段3    | 区段4    | 区段1                | 区段2    |
| Segment          | Seg. 1       | Seg. 2 | Seg. 3 | Seg. 1      | Seg. 2 | Seg. 3 | Seg. 4 | Seg. 1             | Seg. 2 |
| 指数均值 Index       | 1.3425       | 0.9083 | 0.4793 | 1.0250      | 1.5022 | 1.2853 | 0.7666 | 1.0219             | 0.2952 |
| 方差 Variance      | 0            | 0.0805 | 0.0295 | 0.0018      | 0.0315 | 0.0595 | 0.0111 | 0.1826             | 0.0148 |
| 变异系数 Coeff. var. | 0            | 31.24  | 35.83  | 4.14        | 11.81  | 18.98  | 10.31  | 41.82              | 41.21  |

到平稳时的多样性指数值来表征群落  $\alpha$  多样性的水平。对于本文的群落样带,乔木层采用 60m,灌木层采用 70m,乔木更新层采用 >80m 的尺度进行取样时, $\alpha$  多样性的测度结果才相对比较稳定。

3.2 具有环境梯度或小尺度生境异质性的群落,其物种组成存在局部空间差异。尺度较小时,物种和个体的空间分布极不均匀。取样尺度增大,不同地段 Shannon 指数的相对差别在不断缩小,但是绝对差异仍然较大,难以消除。

3.3 通过群落分类(TWINSPAN),将样带乔木层划分为3个区段,灌木层划分为4个区段,更新层划分为2个区段。对各层次各区段的 Shannon 指数进行比较发现,乔木层和灌木层在山体上不同部位具有较大差异,乔木层(乔木主林层和更新层)表现出由山下到山上逐步下降的趋势;灌木层则表现为山中部较高,山上和山下较低的规律。

## 参 考 文 献

- Magurran A E. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, 1988
- 马克平.生物群落多样性的测度方法,见:钱迎倩、马克平主编.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
- Legendre P & Fortin M J. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 1989, **80**:107~138
- Tilman D. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 1994, **75**(1):2~16
- 马克平,黄建辉等.北京东灵山地区植物群落多样性研究:Ⅰ.丰富度,均匀度和物种多样性指数.生态学报,1995,15(3):225~234
- 叶万辉,关文彬.关于群落物种多样性测度的时空尺度问题.见:钱迎倩 甄仁德主编.生物多样性研究进展.北京:中国科学技术出版社,1995.471~475
- 马克平,叶万辉,于顺利等.北京东灵山地区植物群落多样性研究:Ⅱ.群落组成随海拔梯度的变化.生态学报,1997,17(6):69~76