

鼎湖山森林群落 β 多样性

林国俊^{1,3}, 黄忠良^{1,2,*}, 竺琳^{1,3}, 欧阳学军²

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院鼎湖山树木园, 肇庆 526070; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: β 多样性反映了环境被物种分割的程度或生境多样性, 具有重要的意义。鼎湖山自然保护区地处南亚热带, 植被保存完好, 具有较高的生物多样性, 而当前对其 β 多样性的研究则相对缺乏。以鼎湖山一条 10m $\times$ 1160m 植被样带数据为基础, 从不同尺度单元研究了鼎湖山森林群落 β 多样性。发现: (1) β 多样性依赖于尺度, 对于南亚热带森林群落要得到比较稳定可靠的 β 多样性测度数据, 乔木层取样尺度应该在 10m $\times$ 20m 附近, 而灌木层应该在 2m $\times$ 20m 或相应面积以上。(2) 数量数据 β 多样性测度总体上优于二元属性数据测度, 对于数量属性数据测度应给予更多的关注, 而 Cody 指数则能指示群落交错区。(3) 鼎湖山样带 β 多样性随海拔呈现不规则变化的格局, 而沿纬度梯度, 鼎湖山森林群落 β_c 大于东灵山森林群落, 与 Rapoport 法则预测结果一致。

关键词: β 多样性; 样带; 空间尺度; 分层; 鼎湖山

Beta diversity of forest community on Dinghushan

LIN Guojun^{1,3}, HUANG Zhongliang^{1,2,*}, ZHU Lin^{1,3}, OUYANG Xuejun²

1 South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

2 Dinghushan Arboretum, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Zhaoqing 526070, China

3 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Abstract: Beta diversity effectively reflects the degree of species segmentation along environmental gradient. It is commonly used to analyze the habitat diversity. Dinghushan Natural Reserve is located in Zhaoqing, Guangdong Province, southern China. It belongs to the South subtropical wetness monsoon climate. Dinghushan has well-protected vegetation and high biodiversity, however, researches of beta diversity in this area is comparatively rare. Based on the data collected from the vegetation transect with 10m wide and 1160m long of Dinghushan, the beta diversities are measured by both binary and numerical data using 5 indexes. The results show that beta diversity is influenced by sampling sizes. In south subtropical forest community, nearly 400m² for tree layer and more than 40m² for shrub and herb layer is needed for steady beta diversity data. Numerical data measurement is better than binary data measurement as a whole. Numerical data measurement should be pay more attention, but Cody index is a useful index for indicating ecotones. Beta diversity of Dinghushan vegetation transect decrease less obviously along altitude compared with general pattern, and β_c of Dinghushan is larger than Donglingshan which lies in North China.

Key Words: beta diversity; transect; spatial scale; layered; Dinghushan

多样性的测度是生物多样性研究的重要基础, β 多样性的测度不但可以指示生境被物种分隔的程度、比较不同地段的生境多样性, 还是理解生态系统功能的关键^[1], 同时 β 多样性的研究有助于种-面积曲线累积速率的研究以及生态位理论和中性理论的验证^[2]。大尺度的 β 多样性研究还有助于揭示物种的分布类型^[3]以

基金项目: 国家自然科学基金重大资助项目(30590382/C011108); “十一五”国家科技支撑计划重点项目(2008BADB0B05); 广东省科技资助项目(2005B33301)

收稿日期: 2009-08-06; **修订日期:** 2009-10-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huangzl@scbg.ac.cn

及推算全球不同地区生物生产力差异^[4-5]。它和 α 多样性一起构成了一定地段的生境异质性^[6]。

鼎湖山自然保护区地处南亚热带,具有丰富的生物多样性。2003 年,在鼎湖山建立了一条跨越季风常绿阔叶林、针阔混交林、沟谷常绿阔叶林和针叶林的 10m × 1160m 的样带,样带地形起伏,是开展 β 多样性研究的理想之地。而当前对鼎湖山森林群落 β 多样性的研究则很缺乏。本文根据此样带最新数据,开展群落不同层次及不同尺度水平 β 多样性随尺度的变化研究,以期得出南亚热带森林群落 β 多样性的特征。

1 研究方法

1.1 样带设立

研究地区概况和样带设立方法参见文献^[7-8]。在 2008 年对样带进行复查,调查方法、指标和 2003 年相同。在计算 β 多样性时分为乔木层和灌草层 2 层分别计算。

1.2 β 多样性测度的方法

使用基于二元属性数据的 Whittaker 指数(β_{ws})、Cody 指数(β_c)、利用相似性系数 Jaccard 和 Sorensen 指数的 β 多样性指数 C_j 和 C_s ,以及基于数量数据的 Bray-Curtis 指数(C_N)来计算 β 多样性指数^[9]。

Whittaker 指数
$$\beta_{ws} = S/ma - 1$$

式中, S 为研究系统中记录的物种总数, ma 为各样方的平均物种数。

Cody 指数
$$\beta_c = (b + c)/2$$

Jaccard 指数
$$C_j = a/(a + b + c)$$

Sorensen 指数
$$C_s = 2a/(2a + b + c)$$

式中, a 是两个样地内共有的物种数目; b 是沿生境梯度失去的物种数目,即在上一个梯度中存在而在下一个梯度中没有的物种数目; c 是沿生境梯度增加的物种数目,即在上一个梯度不存在而在下一个梯度中存在的物种数目。

Bray-Curtis 指数
$$C_N = 2jN/(Na + Nb)$$

式中, Na 为样地 A 的各物种所有个体数目和, Nb 为样地 B 的物种所有个体数目和, jN 为样地 A 和 B 共有种中个体数目较小者之和,即 $jN = \sum \min(jNa, jNb)$ 。

在实际计算数量数据测度多样性中,使用重要值来代替个体数计算,重要值 = 相对多度 + 相对显著度 + 相对频度,相对显著度计算乔木层用胸高断面积,灌木、草本、藤本层用盖度。

1.3 数据处理

基于样带 2008 年调查数据,以 30m 海拔差将样带的 232 小样方分为 14 组,在每组内随机抽取小样方,分别组成乔木层 10m × 10m、10m × 20m、10m × 40m,灌草层 2m × 10m、2m × 20m、2m × 40m 各 3 个尺度水平,使用 Sigmaplot10.0 作图。研究 β 多样性随尺度的变化,以及乔木层与灌草层 β 多样性变化关系、不同属性数据 β 多样性测度结果的比较等。

2 结果与分析

2.1 不同尺度各 β 多样性指标测度比较

按海拔从低到高将 14 个样地分别编号 1 到 14,选取其它样地和起始海拔处样地(1 号样地)的 β 多样性指数作图,并将乔木层和灌草层分开。

从图 1 可以看出,总体上乔木层 10m × 10m 和 10m × 40m 水平上各个测度变化趋势差异较大,尤其是二元属性数据在山脚和山顶地段以及数量数据在山脚地段的测度中甚至出现了相反的变化趋势。10m × 20m 尺度上各测度变化趋势与 10m × 40m 尺度上一致,只在山顶地段与 10m × 10m 尺度一致。类似的情况也出现在灌草层。这说明各 β 多样性的测度均依赖于尺度,鼎湖山地区的 β 多样性测度取样面积乔木层在 10m × 20m 附近出现拐点,而灌草层取样应该在 2m × 20m 或以上。

2.2 不同属性数据 β 多样性比较

为了更好的反映不同属性数据和不同类型 β 多样性测度的变化趋势,选取相邻样地 β 多样性各指标测

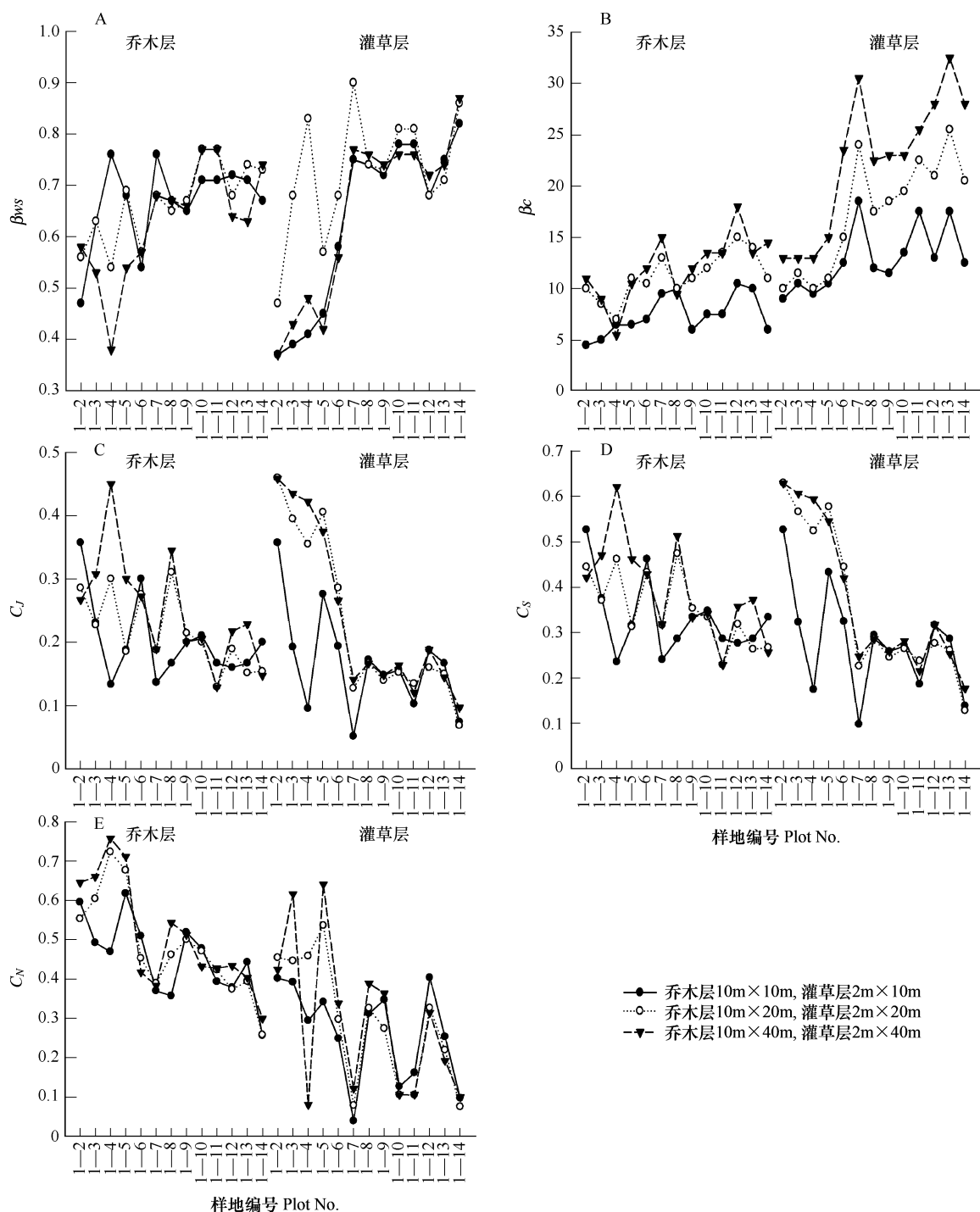


图1 1号样地与其它样地不同尺度乔木层和灌草层 β 多样性各指标测度

Fig. 1 The first quadrat's beta diversity of tree layer and shrub and herb layer vs that of each of the other quadrats' in different scales

度值在乔木层 10m × 20m, 灌草层 2m × 20m 尺度上作图 2。

在所选取的 β 多样性的测度中, 包括相异性测度和相似性测度。 β_{ws} 、 β_c 属于相异性测度, 不同地段共有种越少, 其 β 多样性越高, 不同海拔差的曲线(图 1)呈上升趋势。 C_j 和 C_s 、 C_N 属于相似性测度, 不同地段共有种越少, 其 β 多样性越低, 不同海拔差的曲线(图 1)呈下降趋势。从图 1 和图 2 中可以看出, 同类型的测度其曲线变化趋势是一致的, 基于群落相似性的 C_j 和 C_s 测度的曲线各段几乎是平行的, 说明其相似性极好, 在实际使用中完全可以随意挑选其一即可。而不同类型的测度其曲线变化是相反的。

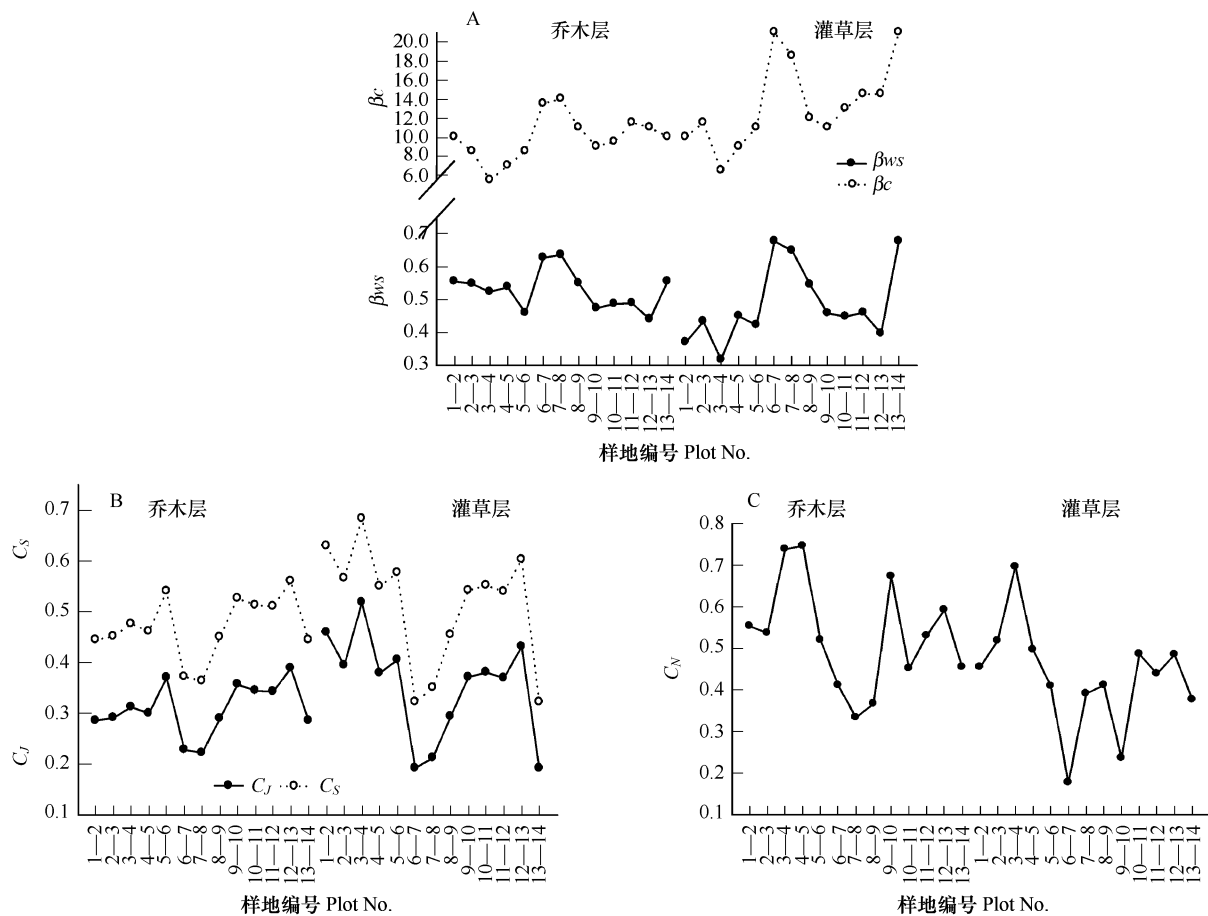
图2 相邻样地乔木层和灌草层 β 多样性各指标测度

Fig. 2 Tree layer and shrub and herb layer' beta diversity of each two adjacent quadrats

高贤明等^[10]在东灵山高山草甸地区得到的结论指出数量数据测度对于人为干扰比二元属性数据测度更加敏感,而在鼎湖山样带区域也发现此现象,图1中二元属性数据乔木层的测度在山顶地段与数量数据测度在小和中尺度下(乔木层 $10\text{m} \times 10\text{m}$ 、 $10\text{m} \times 20\text{m}$,灌草层 $2\text{m} \times 10\text{m}$ 、 $2\text{m} \times 20\text{m}$)不一致,而在山顶地段,由于地形突出、风大,数量数据更能真实的反映群落结构变化情况。图2中将B和C对照,两种属性数据测度也出现了一些不一致的地方,尤其是乔木层2—3、5—6区域,灌草层2—3、9—10区域,因为乔木层两个区域荷木(*Schima superba*)、马尾松(*Pinus massoniana*)等共有种的个体数量和重要值是其它低密度种的10—100倍,灌草层两个区域芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)、淡竹叶(*Lophatherum gracile*)等高密度种个体数量和重要值是其它低密度种的10—150倍。二元属性数据的测度赋予了这些高密度种和低密度种一样的权重使得两种测度结果出现了差异。

2.3 β 多样性与群落交错区

β 多样性测度的目的在于研究生境被物种分割的程度和不同地段的生境多样性^[11]。所以相邻样地 β 多样性测度曲线中出现物种数目突然增加的情况常常暗示群落交错区的出现。在图2中, β_{ws} 、 β_{bc} 曲线在6—7和11—12上出现明显的波峰,相应的在 C_j 和 C_s 曲线上则出现明显的波谷。说明这两个区域可能是群落交错区。这与史军辉^[12]对本样带群落数量分类的结果基本吻合。

3 讨论与结论

3.1 生态学研究,尺度一直是一个不可忽视的问题。对于 β 多样性测度,若取样面积过小,则相邻样地植物物种数据很大程度上可能来自同质性生境;若取样面积过大,容易跨越多个异质生境。这两者都不能反映

出生境被物种隔离的真实情况。郝占庆等^[13]在长白山北坡对生物群落 β 多样性研究时发现取样面积在 64m^2 时有一个拐点,大于或小于这一面积其结果会有较大的差异,马克明等^[14]对北京东灵山森林样带的 β 多样性研究也表明 20m 取样尺度是一个合理的尺度。而对鼎湖山森林群落研究表明乔木层取样面积在 $10\text{m} \times 20\text{m}$ 附近 β 多样性测度会出现拐点,灌草层取样面积应在 $2\text{m} \times 20\text{m}$ 或以上。这种尺度依赖性使得我们在测度不同地区 β 多样性的时候,要非常重视选取合适的取样面积,最好能有一个面积梯度,再从中找到合适的取样面积。

3.2 二元属性数据的 β 多样性测度只强调物种的出现与否,所以对于指示群落交错区的灵敏度很高。而在二元属性数据的测度中,Cody 指数由于参数只包含了两个区域不同的物种数目,对群落交错区的反映尤其灵敏。而 C_N 是基于数量数据的测度,在群落交错区物种数目往往是高于两侧区域的,但这些新出现物种个体数量和重要值则并不一定高,所以在 C_N 中难以得到灵敏的反应。当前对 β 多样性的研究常常只基于二元数据而对物种丰富度重视度不够^[15]。数量数据包含了更多的信息,应该予以重视,尤其是在物种丰富度很高的时候^[16]。在鼎湖山森林群落样带,荷木,芒萁等物种具有较高的丰富度,在 β 多样性测度中,数量属性数据测度相对更具有价值。

3.3 根据 Rapoport 法则^[17-18],寒冷气候区的动植物能适应变化较大的环境,因此其分布面积较大,从而推知高纬度地区的物种更替速率要低于低纬度地区,并且也有证据支持此推论,例如学者研究发现北美维管植物^[3, 19] β 多样性就随着纬度的升高而降低。东灵山与鼎湖山样带跨度相似,数据可比性较高,所以理论上 β 多样性从小到大应该是东灵山、鼎湖山。据实测数据对乔木层 β_c 做 t 检验显示:东灵山森林群落^[14] (1 ± 0.58) 显著小于鼎湖山森林群落 (10.0 ± 2.63) ($p = 1.4 \times 10^{-7}$),也即实测结果符合理论预测。

3.4 生态位理论认为环境异质性的增加导致了群落相似性的降低,中性理论则认为扩散限制产生了 β 多样性^[20-25]。现实中距离的增加和异质性的增加常常是一致的^[26]。所以森林群落 β 多样性随海拔升高而减小是一种常见格局^[18, 27-28]。而鼎湖山森林群落所表现的是一种不规则格局, β 多样性的高峰出现在群落交错区域。这一方面是因为鼎湖山森林群落样带生境异质性较高^[8],但异质性的增加并不与距离的增加完全一致,这也是小区域研究中经常存在的问题;另一方面,广布种(乔木层中荷木,灌草层中芒萁等)的存在也降低了扩散限制的作用。而具体环境因素和空间距离分别能在多大程度上解释 β 多样性则是可以继续深入探讨的问题,这也是当前生物多样性维持机制研究的重要方向之一。

References:

- [1] Legendre P. Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 1(1): 3-8.
- [2] Legendre P, Mi X C, Ren H B, Ma K P, Yu M J, Sun I-F, He F L. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 2009, 90(3): 663-674.
- [3] Qian H, Ricklefs R E. A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters*, 2007, 10: 737-744.
- [4] He K, Zhang J T. Testing the correlation between beta diversity and differences in productivity among global ecoregions, biomes, and biogeographical realms. *Ecological Informatics*, 2009, 4: 93-98.
- [5] He K S, Zhang J T, Zhang Q F. Linking variability in species composition and MODIS NDVI based on beta diversity measurements. *Acta Oecologica*, 2009, 35: 14-21.
- [6] Ma K P, Liu C R, Liu Y M. Measurement of biotic community diversity II: β diversity. *Chinese Biodiversity*, 1995, 3(1): 38-43.
- [7] Ye W H, Cao H L, Huang Z L, Lian J Y, Wang Z G, Li L, Wei S G, Wang Z M. Community structure of a 20hm^2 lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(2): 274-286.
- [8] Li L, Zhou X Y, Huang Z L, Wei S G, Shi J H. Study on the relationship between α diversity of plant community and environment on Dinghushan. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(7): 2031-2037.
- [9] Magurran A E. Diversity in space (and time) // Magurran A E ed. *Measuring Biological Diversity*. Oxford: Blackwell, 2004: 167-176.
- [10] Gao X M, Ma K P, Huang J H, Liu C R. Studies on plant community diversity in Donglingshan mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, 18(1): 24-32.

- [11] Ma K P. The measurement of community diversity // Qian Y Q ed. Principle and methods of biodiversity studies. Beijing: Chinese Science and Technology Press, 1994: 141-165.
- [12] Shi J H. Study on species composition traits and dynamic pattern of regeneration processes in subtropical forest, South China. Guangzhou: South China Botical Garden, Chinese Academy of Sciences, 2007: 25.
- [13] Hao Z Q, Yu D Y, Wu G, Deng H B, Jiang P, Wang Q L. Analysis on β diversity of plant communities on northern slope of Changbai Mountain. Acta Oecologica Sinica, 2001, 21(12): 2018-2012.
- [14] Ma K M, Ye W H, Sang W G, Ma K P, Guan W B. Study on plant community diversity in Donglingshan mountain, Beijing, China. X. β diversity and fractal analysis on transect on different scales. Acta Ecologica Sinica, 1997, 17(6): 626-634.
- [15] Koleff P, Gaston K J, Lennon J J. Measuring beta diversity for presence-absence data. Journal of Animal Ecology, 2003, 72: 367-382.
- [16] Jankowski J E, Ciecka A L, Meyer N Y, Rabenold K N. Beta diversity along environmental gradients: implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. Journal of Animal Ecology, 2009, 78: 315-327.
- [17] Stevens G C. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. American Naturalist, 1989, 133: 240-256.
- [18] Tang Z Y, Fang J Y. A review on the elevational patterns of plant species diversity. Biodiversity Science, 2004, 12(1): 20-28.
- [19] Qian H. A latitudinal gradient of beta diversity for exotic vascular plant species in North America. Diversity and Distributions (Diversity Distrib), 2008, 14: 556-560.
- [20] Hubbell S P. Reconciling dispersal-assembly and niche-assembly theories // Hubbell S P ed. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton: Princeton University Press, 2001: 319-325.
- [21] Condit R, Pitman N, Leigh E G, Chave J, Tethorh J, Foster R B, Núñez V P, Aguilar S, Valencia R, Villa G, Muller-Landau H C, Losos E, Hubbell S P. Beta-diversity in tropical forest trees. Science, 2002, 295: 666-669.
- [22] Lindo Z, Winchester N N. Spatial and environmental factors contributing to patterns in arboreal and terrestrial oribatid mite diversity across spatial scales. Oecologia, 2009, 160: 817-825.
- [23] Zillio T, Condit R. The impact of neutrality, niche differentiation and species input on diversity and abundance distribution. Oikos, 2007, 116: 931-940.
- [24] Qian H. Beta diversity in relation to dispersal ability for vascular plants in North America. Global Ecology and Biogeography (Global Ecol Biogeogr), 2009, 18: 327-332.
- [25] Chen P, Shen J H, Hu G, Shen G C, Zhang F G, Li M H, Yu M J. Spatial distribution and beta diversity of forest communities in mountainous areas of West Lake in Hangzhou, East China. Acta Oecologica Sinica, 2009, 29(6): 2929-2937.
- [26] Bai Y. Niche or neutrality, which mechanism determined the alpha diversity and beta diversity of plant community in the alpine meadow? Lanzhou: Lanzhou University, 2009: 62.
- [27] Vazquez J A, Givnish T J. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlan. Journal of Ecology, 1998, 86: 999-1020.
- [28] Sang W G. Plant diversity patterns and their relationships with soil and climatic factors along an altitudinal gradient in the middle Tianshan Mountain area, Xinjiang, China. Ecological Research, 2009, 24: 303-314.

参考文献:

- [6] 马克平, 刘灿然, 刘玉明. 生物多样性的测度方法 II. β 多样性的测度方法. 生物多样性, 1995, 3(1): 38-43.
- [7] 叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 练璐瑜, 王志高, 李林, 魏识广, 王章明. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林 20 公顷样地群落特征研究. 植物生态学报, 2008, 32(2): 274-285.
- [8] 李林, 周小勇, 黄忠良, 魏识广, 史军辉. 鼎湖山植物群落 α 多样性与环境的关系. 生态学报, 2006, 26(7): 2031-2037.
- [10] 高贤明, 马克平, 黄建辉, 刘灿然. 北京东灵山地区植物群落多样性研究 XI. 山地草甸 β 多样性研究. 生态学报, 1998, 18(1): 24-32.
- [11] 马克平. 生物群落多样性的测度方法 // 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.
- [12] 史军辉. 亚热带森林群落更新阶段物种组成特征及动态格局研究. 广州: 中国科学院华南植物园, 2007: 25.
- [13] 郝占庆, 于德永, 吴钢, 邓红兵, 姜萍, 王庆礼. 长白山北坡植物群落 β 多样性分析. 生态学报, 2001, 21(12): 2018-2012.
- [14] 马克明, 叶万辉, 桑卫国, 马克平, 关文彬. 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 β 多样性及分形分析. 生态学报, 1997, 17(6): 626-634.
- [18] 唐志尧, 方精云. 植物物种多样性的垂直分布格局. 生物多样性, 2004, 12(1): 20-28.
- [25] 陈攀, 慎佳泓, 胡广, 沈国春, 张方钢, 李铭红, 于明坚. 西湖风景名胜区内不同类型森林群落的空间分布及 β 多样性. 生态学报, 2009, 29(6): 2929-2937.
- [26] 白琰. 高寒草甸 α 和 β 多样性形成机制: 生态位理论还是中性理论?. 兰州: 兰州大学, 2009: 62.