

北京东灵山地区植物群落多样性的研究

XI. 山地草甸 β 多样性*

5812.3

高贤明 马克平[✓] 黄建辉 刘灿然 5181

*中国科学院植物研究所, 北京, 100093

摘要 根据所调查的13个样地的143个样方资料,应用二元属性数据和数量数据对东灵山草甸群落的 β 多样性进行了初步研究,发现不论是第1号样地与其它各样地之间的 β 多样性,还是相邻两样地之间的 β 多样性, Wilson-Schmida 指数(B_T)和首次根据群落相似系数的 Jaccard 指数(C_J)及 Sorenson 指数(C_S)而推导的两个 β 多样性指数(B_C 和 β_{CS}),在反映群落随海拔梯度变化而变化方面趋于一致,较好地反映了不同生境梯度上群落的差异,而根据 Cody 等 β 多样性测度方法所测度的结果则波动较大,表明相邻群落间物种替代速率变化悬殊,反映了东灵山草甸受人类活动的影响已引起了生境的破碎化,从而导致了群落的 β 多样性增加。

关键词: 东灵山, 草甸, β 多样性, 测度。

STUDIES ON PLANT COMMUNITY DIVERSITY IN
DONGLINGSHAN MOUNTAIN, BEIJING, CHINA:
XI. THE β DIVERSITY OF MOUNTAIN MEADOW

Gao Xianming Ma Keping Huang Jianhui Liu Canran

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

Abstract Based on the data collected from 143 plots of 13 quadrats, the β diversities of meadow communities distributed in Donglingshan Mountain, about 100 km west of Beijing, were measured by both binary and numerical data using several methods. The results show that Wilson-Schmida index (B_T), C_J which is derived from Jaccard's similarity index and Sorenson's index (C_S) are able to reflect the community changes as the altitude alters, no matter they were calculated by the first quadrat vs. any other one or by every two adjacent quadrats. The fluctuation of diversity indices measured using Cody's method indicates that the species turnover rate of the adjacent quadrats varied severely, meaning that, to a certain extent, the meadow habitat of Donglingshan Mountain was fragmented by frequent human activities such as grazing and tourism, and the fragmentation resulted in an increase of the β diversity.

Key words: Donglingshan Mountain, meadow, β diversity, measurement.

* 国家自然科学基金资助项目(39570125)和国家基础重大项目(85-PD-31-03)的部分内容。

收稿日期:1997-05-15,修改稿收到日期:1997-10-15。

β 多样性是群落多样性的重要内容,它可以定义为沿着某一环境梯度物种替代的程度或速率、物种周转率、生物变化速度等。 β 多样性还反映了不同群落间物种组成的差异,不同群落或某环境梯度上不同点之间的共有种越少, β 多样性越大。测度群落 β 多样性的重要意义在于:①它可以反映生境变化的程度或指示生境被物种分隔的程度;② β 多样性的高低可以用来比较不同地点的生境多样性;③ β 多样性与 α 多样性一起构成了群落或生态系统总体多样性或一定地段的生物异质性^[1-4]。

东灵山主峰海拔2303m,是北京地区的最高峰。东灵山植被类型在中国暖温带地区具有典型的代表意义。为了比较系统地研究这一地区群落多样性特征,首先选择了东灵山亚高山草甸进行 β 多样性的初步测度和研究。

1 研究方法

1.1 取样方法

东灵山自海拔1500m左右开始出现草甸或草地群落类型。为了研究草甸群落随海拔梯度发生变化的速度,本文选择了江水河村附近至东灵山顶峰一线,海拔每上升50~100m,设置1块由11个1·1m²样方组成的样地。其中1个为主样方,调查内容包括群落的种类组成、个体数、盖度、冠幅、高度、地上生物量(鲜重)、物候期等;2个为副样方,调查内容基本同主样方,但没有进行生物量调查。8个为辅助样方,仅记载所出现的物种种名,用以计算物种丰富度及频度。

1.2 测度方法

β 多样性的测度方法可以分成两类,即二元属性数据测度法,即物种的存在(present)和不存在(absent)的定性测度法和数量数据测度法,即每一物种有关信息的定量测度法。根据调查数据的特点,并借鉴 α 多样性测度的经验,采用物种个体数 N_i 和重要值 P_i 作为测度指标^[5]。

关于 β 多样性,有关学者曾作过比较系统地评述^[1-4]。与 α 多样性不同的是, β 多样性测度可分成二元属性数据测度方法和数量数据测度方法两种。

1.2.1 二元属性数据测度方法

1.2.1.1 Whittaker 提出的 β 多样性指数^[4]

$$\beta_w = S/\bar{\alpha} \quad (1)$$

式中, S 为所研究系统记载的所有物种数目; $\bar{\alpha}$ 为各样方或样本的平均物种数。

1.2.1.2 Cody β 多样性指数^[5]

$$\beta_c = [g(H) + l(H)]/2 \quad (2)$$

式中, $g(H)$ 是沿生境梯度 H 增加的物种数目; $l(H)$ 是沿生境梯度 H 失去的物种数目,即在上一个梯度中存在的而在下一个梯度中没有的物种数目。

1.2.1.3 Routledge 指数($\beta_R, \beta_I, \beta_E$)^[6]

$$\beta_R = [S^2/(2r - S)] - 1 \quad (3)$$

式中, S 为所研究系统中的物种总数; r 为分布重叠的物种对数(species pairs)。

$$\beta_I = \log(T) - [(1/T) \sum e_i \log(e_i)] \div [(1 - T) \sum a_i \log(a_i)] \quad (4)$$

式中, e_i 第 i 种出现的样地数; a_i 为样地 j 的物种数目; $T = \sum e_i = \sum a_j$ 。

$$\beta = \exp(\beta_I) - 1 \quad (5)$$

1.2.1.4 Wilson 和 Shmida 指数 β_T ^[7] $\beta_T = [g(H) + l(H)]/2\bar{\alpha}$ (6)

式中变量的含义与 β_w 和 β_c 相同。

1.2.1.5 群落相似性系数及其变形 运用相似性系数测度群落或生境间的相似程度是植物群落研究常用的手段,常见的相似性系数是早期提出的 Jaccard 指数和 Sorenson 指数^[7,8]。

$$C_J = j/(a + b - j) \quad (7)$$

$$C_S = 2j/(a + b) \quad (8)$$

式中, j 为两个群落或样地共有种数; a 和 b 分别为样地 A 和样地 B 的物种数。

$$\beta_{CS} = 1 - C_s \quad (9)$$

$$\beta_{CS} = 1 - C_s \quad (10)$$

1.2.2 数量数据测度方法

二元属性数据 β 多样性测度方法的优点在于计算简便易用。然而,若不考虑每一物种的个体数量或相对多度等信息,必然导致过度地夸大了稀疏种、伴生种在群落中的作用,从而导致不合理的结论。为此,生态学家试图利用数量数据测度 β 多样性,提出以下测度方法。

1.2.2.1 Bray-Curtis 指数^[1] $C_N = 2jN/(aN+bN)$ (11)

式中, aN 为样地 A 的物种数目, bN 为样地 B 的物种数目, jN 为样地 A(jNa)和样地 B(jNb)共有种中个体数目较小者之和,即: $jN = \sum \min(jNa + jNb)$ 。

1.2.2.2 Morisita-Horn 指数 $C_{MH} = 2 \sum (a_n \cdot b_n) / (da + db) aN \cdot bN$ (12)

式中, aN 、 bN 意义同式(11), a_n 和 b_n 为 A 和 B 样地中第 n 种的个体数目, $da = \sum a_n^2 / aN^2$, $db = \sum b_n^2 / bN^2$ 。

鉴于群落中物种的其它信息,如盖度、生物量、重要值等指标更能反映群落的本质特征,上述数量数据测度方法中的个体数可以由这些指标替代。在东灵山草甸群落多样性的研究中,本文采用了个体数、相对盖度和重要值对所调查的13个样地进行了 β 多样性测度。

2 结果与分析

2.1 样地基本情况

所设置调查的13个样地位于北京市门头沟区江河水村至东灵山主峰,1号样地(92001)位于海拔1505m,最后一个样地(92013)位于海拔2300m,生境梯度范围为海拔高差755m。样地基本情况如表1。

2.2 β 多样性的二元属性数据指标的测度

β 多样性的二元属性数据指标的测度是 β 多样性的一个非常重要的测度手段,其结果能够反映群落沿某一环境梯度其物种组成的差异。为了比较不同海拔地带样地间 β 多样性的变化速率,从13个样地的每一种测度方法所得到的78个 β 多样性指数(表2)中,挑选了第1号样地与其它12个样地之间,和每两个相邻样地的各2个 β 多样性指数,分别作图,得图1和图2。

由图1的3条曲线的变化趋势可以看出,随梯度(海拔高度)的增加,Wilson-Schmid 指数(β_W)及基于群落相似系数 C_J 和 C_S 而导出的 β 多样性指数 β_{LJ} 和 β_{LS} 均呈上升趋势,并且其变化的趋势也十分相近。由图2同样可以看出, β_W 、 β_{LJ} 和 β_{LS} 等3条曲线与图1中的3条曲线有非常相似的变化趋势,反映了这3种 β 多样性指数具有较好的可加性。而图2的Cody 多样性指数(β_C)则波动的幅度很大,表明相邻群落间物种替代速率快慢变化悬殊,反映了东灵山草甸由于受人类活动的影响已引起了生境的破碎化,从而导致了群落的 β 多样性增加。

表1显示,人类的放牧和旅游等活动已经对这一地区的植被产生了较大的影响;同时,生境梯度的变化也并非都是均匀的,加之抽样调查的误差等都会在一定程度上对 β 多样性的测度结果产生一定的影响。

2.3 β 多样性的数量指标的测度

数量数据是群落多样性测度的重要指标,最初人们用物种-个体数对群落的多样性进行测度。但对于植物来说,由于种类不同,或同一植物不同发育阶段或不同生长环境等方面的因素,其个体体型大小相差悬殊,以个体数作为测度指标无疑会夸大体型小但个体数特别大的物种在群落中的作用。借鉴群落的 α 多样性测度方法,除采用个体数外,还采用了相对盖度和重要值作为测度指标。按照二元属性数据测度同样的思路,根据数量数据测度的结果(表3),选择有关数据作图,得图3和图4。

由图3、图4可以看出,不同数量指标对 β 多样性的测度结果有很大的影响,表现在以个体数为测度指标的结果,不论是第1号样地与其它各样地之间的 β 多样性指数,还是每一对相邻样地间的 β 多样性指数,都呈不规则地跳跃式变化,且各测度方法间缺乏相同的变化趋势。显然,这一结果并不是对环境梯度变化的反映,因为每一物种在某一群落中个体数多少不能反映群落结构和功能的真实信息,而用相对盖度或重

表1 北京东灵山草甸样地信息

Table 1 Some information from the meadow quadrats in Donglingshan Mountain area of Beijing

样地号 Quadrat no.	海拔(m) Altitude	坡向(°) Aspect	坡度(°) Slope	人类活动情况 Human activities	植物种数 Species number
92001	1505	270	28	放牧、整地 Grazing, digging	45
92002	1570	13	10	放牧 Grazing	38
92003	1580	255	29	放牧 Grazing	38
92004	1680	225	38	放牧 Grazing	37
92005	1690	70	10	放牧 Grazing	34
92006	1750	45	12	放牧 Grazing	33
92007	1820	80	13	旅游、放牧 Tourism, grazing	44
92008	1930	75	15	放牧、旅游 Grazing, tourism	36
92009	2030	290	20	放牧、旅游 Grazing, tourism	22
92010	2040	85	15	放牧 Grazing	29
92011	2080	0	0	放牧、旅游 Grazing, tourism	24
92012	2210	155	15	旅游、放牧 Tourism, grazing	34
92013	2300	0	0	旅游、放牧 Tourism, grazing	22

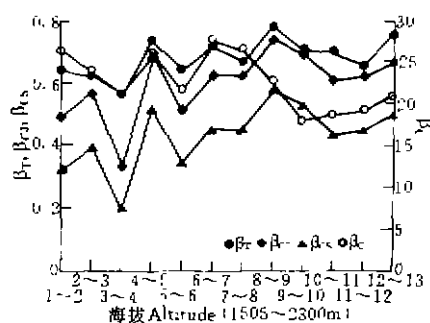
图1 第1号样地与其它各样地间 β 多样性指数的二元属性数据测度结果与海拔梯度变化的关系

Fig. 1 The relationship between the first quadrat's β diversity index vs. that of each of the other quadrats' measured by the binary data and gradient of altitude

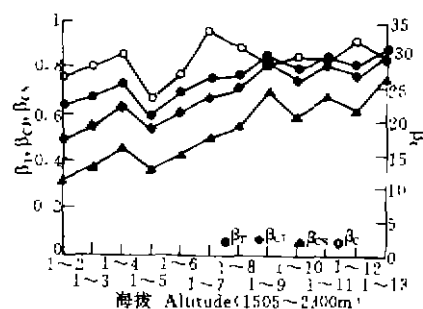
图2 相邻样地 β 多样性指数的二元属性数据测度结果与海拔梯度变化的关系

Fig. 2 The relationship between β diversity index of each two adjacent quadrats measured by binary data and the gradient of altitude

表3 东灵山草甸13个样地 β 多样性数量数据测度结果矩阵

Table 3 Matrix of β diversity indices measured by numerical data from 13 meadow quadrats

方法	坐标号	92002	92003	92004	92005	92006	92007	92008	92009	92010	92011	92012	92013
Method	Quadrat												
C ₂₀	92001	5.5904	6.0000	5.9756	57.8228	13.7692	16.1348	2.9633	17.2090	28.7247	50.4748	6.7342	1.2737
	92002		6.3158	5.5733	6.9167	9.0986	7.0603	5.4324	4.5333	4.1495	4.1615	1.3311	1.3667
	92003			5.5533	3.8889	5.6986	3.4390	2.5675	3.2333	3.2239	3.0547	1.4167	0.9533
	92004				4.4507	6.5837	3.5339	4.2466	2.6102	2.1212	1.7705	2.3380	1.2542
	92005					18.3851	20.6923	26.9714	12.9285	37.8365	59.8956	7.7941	21.6786
	92006						23.9740	20.0293	13.9455	15.5323	16.6667	8.6767	1.7618
	92007							12.2503	12.4515	19.3873	20.5588	8.2051	1.6667
	92008								2.305	3.9077	22.0000	4.6857	22.5517
	92009									16.4314	16.8896	12.4643	5.3182
	92010										58.3396	13.6508	13.0584
C ₂₀₁₁	92011											13.1374	32.6691
	92012												9.1786
C ₂₀₁₂	92001	1.0247	0.3330	0.6044	2.6676	3.0246	2.1017	2.9306	2.1435	2.1163	2.1802	1.5068	3.5336
	92002		0.1889	0.1872	10.4184	10.0012	0.5862	0.8577	0.6138	1.0985	10.5363	0.4329	10.1236
	92003			8.2543	0.6566	1.5977	1.9430	1.1719	2.2255	0.5748	0.4585	4.4737	1.2986
	92004				0.6108	1.5344	2.0413	1.1513	2.9520	0.5558	0.4900	4.8821	1.2713
	92005					2.2933	1.4923	1.8035	1.5872	2.1510	1.5622	3.9983	2.3125
	92006						2.0789	3.6114	2.5515	2.2260	2.3409	1.9955	4.4148
	92007							2.7167	1.1718	1.3983	1.4078	2.5954	1.6813
	92008								3.2141	1.9864	1.3365	1.6121	2.6590
	92009									1.4504	1.3544	2.3789	3.3051
	92010										1.8691	0.5001	2.5890
C ₂₀₂	92011											0.5843	1.2533
	92012												2.6134
C ₂₀₂₁	92001	0.2562	0.3473	0.2171	0.2436	0.2395	0.202	0.1075	0.2395	0.2324	0.2354	0.2114	0.5912
	92002		0.2699	0.1301	0.2503	0.2535	0.2220	0.1126	0.2667	0.2481	0.2538	0.2309	0.0985
	92003			0.2695	0.2457	0.2501	0.2283	0.1171	0.2782	0.2561	0.2588	0.2357	0.0953
	92004				0.1258	0.1343	0.1128	0.1196	0.1273	0.1205	0.1190	0.1099	1.0949
	92005					0.2803	0.2245	0.1911	0.2841	0.2667	0.3835	0.2451	0.2020
	92006						0.2378	0.1338	0.2905	0.2710	0.2850	0.2517	0.1160
	92007							0.1261	0.2680	0.2466	0.2601	0.2501	

	92031	0.0113	0.0134	0.0089	0.0112	0.0098	0.0064	0.0053	0.0081	0.0082	0.0082	0.0079	0.0066
	92032		0.0131	0.0082	0.0109	0.0125	0.0101	0.0073	0.0115	0.0109	0.0108	0.0105	0.0045
	92033			0.0178	0.0095	0.0113	0.0121	0.0076	0.0120	0.0109	0.0098	0.0102	0.0032
	92034				0.0064	0.0109	0.0061	0.0087	0.0092	0.0080	0.0063	0.0063	0.0052
	92035					0.0138	0.0036	0.0090	0.0109	0.0104	0.0167	0.0100	0.0083
C_{N2}	92036						0.0113	0.0124	0.0170	0.0155	0.0157	0.0123	0.0040
	92037							0.0072	0.0124	0.0109	0.0117	0.0121	0.0052
	92038								0.0102	0.0130	0.0155	0.0038	0.0152
	92039									0.0211	0.0199	0.0186	0.0150
	92010										0.0195	0.0190	0.0186
	92011											0.0171	0.0183
	92012												0.0121
	92031	12.7403	11.4658	13.3020	10.1983	11.0191	12.7201	13.9949	9.1777	11.2651	8.9471	11.9184	9.7279
	92032		11.8282	14.0229	10.6355	11.1262	11.5230	13.8821	8.5275	11.3257	9.5345	11.4448	10.6073
	92033			12.0091	10.9342	11.6278	11.6434	13.7679	8.5507	11.5249	9.7080	11.7397	10.8881
	92034				11.4782	11.9663	13.3270	13.7034	9.5284	12.6840	10.7835	13.1082	10.7890
	92035					9.2974	9.3446	10.7059	8.5036	10.1568	7.8472	9.9516	9.3630
C_{MH2}	92036						8.4071	11.4486	8.0296	9.2572	8.7500	8.4071	10.4371
	92037							13.5198	7.5920	10.4914	8.5174	10.8678	9.8228
	92038								9.5324	11.4139	8.5745	11.8386	8.4620
	92039									8.3977	8.6126	7.3389	10.2974
	92010										9.1363	8.7138	9.8833
	92011											8.4185	9.3911
	92012												10.1852

C_{N1} 和 C_{MH1} 为个体数测度结果; C_{N2} 和 C_{MH2} 为相对盖度测度结果; C_{N3} 和 C_{MH3} 为重要值测度结果。

C_{N1} and C_{MH1} were measured with individuals; C_{N2} and C_{MH2} with relative coverage; C_{N3} and C_{MH3} with W .

要值作为测度指标, β 多样性变化趋于平缓,并且用各测度方法所得到的结果有较好的相似性,同时还可以看出,以相对盖度和重要值作为测度指标进行 β 多样性测度时,其结果非常接近(图3和图4),说明相对盖度在东灵山草甸的群落 β 多样性研究中和重要值一样,是一很好的测度指标,它反映了 β 多样性随海拔高度的增加人类活动对群落影响的减弱而逐步下降的总体趋势。

然而,不同的数量数据测度方法之间,测度的结果仍然缺乏相似的变化趋势。比较图3和图4,可以发现,Bray-Curtis指数(C_N)和Morisita-Horn指数(C_{MH})之间存在着显著的差异,甚至是截然相反的变化趋势。

2.4 不同属性数据的 β 多样性测度结果比较

β 多样性指数仅是一个相对的值,因此,直接比较由不同属性数据所测度的结果没有什么意义,重要的是通过对 β 多样性随环境梯度变化而变化的速率和趋势进行比较,才能得到能够符合客观规律的结论。对比图1与图2和图3与图4,可以发现,由于二元属性数据仅对物种的存在与否进行测度,显然其测度结果对反映群落的变化,尤其是人类活动干扰所引起的变化是不敏感的,因此,其结果与海拔梯度的变化比较一致。而数量属性数据不仅对物种的存在与否,而且还对物种水平的有关数量特征进行测度,所以对环境,特别是由于人类活动所引起的群落变化相当敏感,测度的结果与二元属性数据测度的结果比较可以说明,两种属性数据所测度的 β 多样性变化趋势的差异,是对生境破碎化的一种反映。结合表1来分析,凡是两种属性数据测度的 β 多样性指数变化动态不一致的地方,都是旅游、放牧等人类活动频繁的地带。

3 结论

3.1 调查取样应按某一连续变化的环境梯度进行,取样应尽量具有代表性,除设主样方、辅助样方外,还应设数个记名样方,尽可能地记录到这一梯度分布的所有物种,以提高 β 多样性测度结果的可信度和真实性。

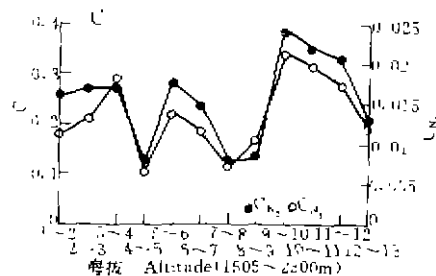
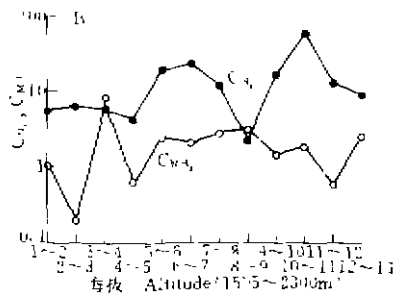
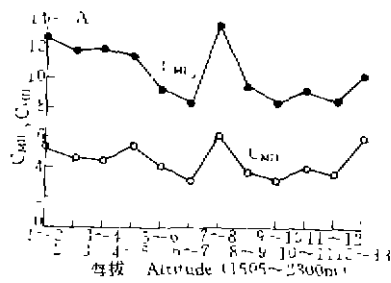


图3 第1号样地与其它各样地间 β 多样性的数量指标测度结果及其与海拔梯度的关系

Fig. 3 The relationship between the first quadrat's β diversity index vs. that of each of the other quadrats' measured with the numerical figures and gradient of altitude

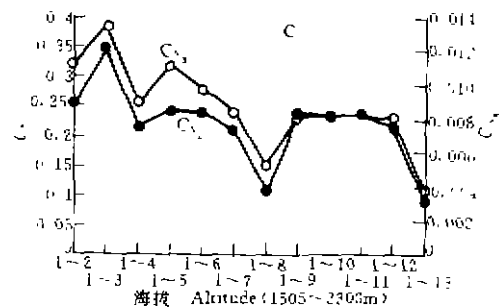
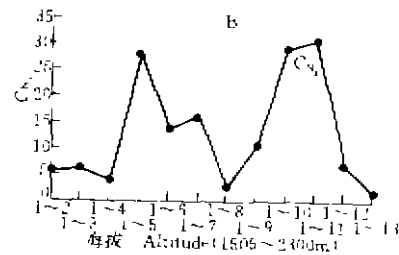
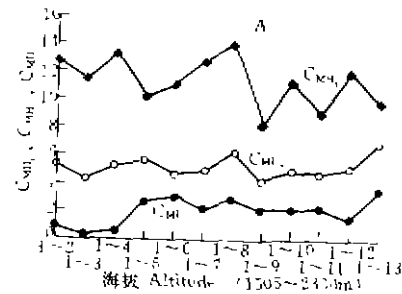


图4 相邻样地间 β 多样性的数量数据测度及其与海拔高度的关系

Fig. 4 The relationship between β diversity index of each two adjacent quadrats measured with numerical figures and the gradient of altitude

3.2 对比一个样地(即第1号样地)对应其它各样地的 β 多样性与相邻两样地间的 β 多样性这两类曲线,可以发现 Wilson-Schmid 指数和根据群落相似系数的补数而得到的两种指数 β_{CL} 、 β_{CS} ,这3条曲线不仅具有一致性的变化趋势,而且两类曲线也有很大的相似性,其变化趋势与梯度变化趋势一致,说明这3种 β 多样性测度方法生态学意义明显,有较高的实用价值。但如果从实际操作方便、计算简捷等方面考虑,应当首选 β_{CS} 指数进行群落 β 多样性的测度。

3.3 β 多样性测度的指标可分为两类,在数量数据中,同 α 多样性测度一样,以物种的个体数作为测度指标将导致较大的误差,而以相对盖度、重要值作为测度指标时则得到较合理的结果。

3.4 测度结果显示,群落组成成分在个体数、盖度、重要值等方面特征的变化较物种是否在群落中消失这一特征的变化更敏感。

参 考 文 献

- 1 Wilson M V, Schmid A. Measuring beta diversity with presence-absence data. *J. Ecol.* 1984, 72: 1055~1064

- 2 马克平,刘灿然,刘玉明.生物群落多样性的测度方法, I. β 多样性的测度方法.生物多样性,1995,3(1):33~43
- 3 马克平,黄建辉,于顺利等.北京东灵山地区植物群落多样性的研究. I. 丰富度、均匀度和物种多样性指数.生态学报,1997,15(3):268~277
- 4 Whittaker R H. Vegetation of the Siskiyou Mountains. *Ecol. Monogr.*, 1960, **30**:279~338
- 5 Cody M L. Towards a theory of continental species diversity: bird distributions over Mediterranean habitat gradients. In: Cody M L and Diamond J M eds. *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge: Harvard University Press, 21: ~257
- 6 Routledge R D. On Whittaker's components of diversity. *Ecology*, 1977, **58**:1120~1127
- 7 Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 1972, **21**:213~251
- 8 Southwood T R. 罗清河等译,生态学研究方法:适用于昆虫种群的研究.北京:科学出版社,1978
- 9 Bray J R, Curtis J D. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, 1957, **27**: 325~349
- 10 Wolda H. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia*, 1981, **50**:296~302