

# 俄罗斯平原针-阔林过渡带森林群落 组成结构与物种多样性的研究\*

李新荣

(中国科学院兰州沙漠研究所, 兰州 730000)

Павлов В Н

(Московский государственный университет, Москва 119899)

**摘要** 俄罗斯平原针-阔林过渡带森林群落的物种多样性的研究表明,该地区的物种多样性类同于许多类型的过渡带,即群落的过渡带(针阔混交林)比相邻群落(针叶林和阔叶林)具有更高的多样性。针阔混交林群落的组成结构较好地反映了其特殊的过渡性。在该过渡带较高的物种多样性并不证明群落稳定性的增加。因此,在探讨多样性与群落稳定性关系时,综合包括均匀度在内的多个指数才可能作出较为客观的结论。

**关键词** 针阔林过渡区,群落的组成结构,物种多样性

**A study on composition structure and species diversity in ecotone of coniferous and broad-leaved forest in Russia plain/LI Xin-Rong<sup>1)</sup>, Pabnov B H<sup>2)</sup>**

**Abstract** This paper studied on species diversity in ecotone of coniferous and broad-leaved forest community in Russia plain. The results show that species diversity in this region is similar to those in most other ecotones. The species diversity in the ecotone (mixed coniferous and broad-leaved forest) is higher than those in contiguous communities (coniferous and broad-leaved forest). The composition structure of mixed coniferous and broad-leaved forest communities represents its special transition feature. In this ecotone, the higher diversity can't demonstrate the increasing of the community stability. Therefore, the correct results rely on the integrated consideration of more indexes when the relationship between species diversity and community stability is discussed.

**Key words** ecotone of coniferous and broad-leaved forest, composition structure, species diversity

**Author's address** 1) Institute of Desert Research, The Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000

2) Biology Department of Moscow State University, Moscow 119899

早在本世纪初,Elements就在生态学研究引入了“Ecotone”一词<sup>[1]</sup>。起初它在生态学中专指不同群落间的交错带<sup>[2-5]</sup>,随之发展成“相邻生态系统之间的过渡带”<sup>[1,6]</sup>。群落交错带并非两个相邻群落成分的简单混合或迭加,它是两个相对均匀的相邻群落相互过渡的转换区域,不仅具有相邻群落的一些特性,而且具有独特性<sup>[4,7-9]</sup>。由于其生境异质性程度相对较高,导致了生物多样性的特殊性和丰富度的增加<sup>[2]</sup>,加之此类过渡带(生态过渡带)对全球气候变化反映的敏感性<sup>[10]</sup>,使生态过渡带生物多样性的研究在全球生物多样性保育研究中占有非常重要的地位,引起了生态学家的极大关注。俄罗斯平原针叶林与阔叶林群落的过渡带是东欧平原森林群落一个特殊的过渡带类型<sup>[11,12]</sup>,对其物种多样性的研究将对进一步了解生态过渡带生物多样性的组成和分布特点以及实施全球物种多样性的保育具有重要的意义。

## 1 研究区概况

根据阿略兴的植被地理区划系统<sup>[13]</sup>,俄罗斯平原中部(约55°30'~53°50'N),其植被类型

由北部针叶林向南部的阔叶林过渡,属于针叶林与阔叶林的过渡区。其气候属于温带大陆性气候,年均温 $3.7^{\circ}\text{C}$ ,年均降水量 $550\sim 600\text{ mm}$ 。最冷月(1月)均温为 $-10^{\circ}\text{C}$ ,最热月(6月)为 $+18^{\circ}\text{C}$ ,大部分降水集中在温暖季节(6~8月)<sup>[14]</sup>。地形以平原为主,间或丘陵和山岗<sup>[15]</sup>,河流以莫斯科—伏尔加河和奥卡河等为主。林分组成中乔木树种主要有欧洲云杉(*Picea abies*)、欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)、心叶槲(*Tilia cordata*)、欧洲山杨(*Populus tremula*)、瘤桦(*Betula verrucosa*)、尖叶槭(*Acer platanoides*)、欧洲白榆(*Ulmus laevis*)、欧洲白蜡(*Fraxinus excelsior*)和英国栎(*Quercus robur*)等树种,林下灌木层明显。土壤以壤土和有机质含量较低沙壤土为主<sup>[6,13]</sup>。按群落的外貌特征,这一地区森林群落可分为以下12个不同的类型,简称为:云杉—松林(*Picea abies*—*Pinus sylvestris* comm.)、桦—松林(*Betula verrucosa*—*Pinus sylvestris* comm.)、槲—云杉林(*Tilia cordata*—*Picea abies* comm.)、桦—云杉—山杨林(*Betula verrucosa*—*Picea abies*—*Populus tremula* comm.)、云杉—松—桦林(*Picea abies*—*Pinus sylvestris*—*Betula verrucosa* comm.)、桦—山杨林(*Betula verrucosa*—*Populus tremula* comm.)、栎—槲树林(*Quercus robur*—*Tilia cordata* comm.)、桦—榆林(*Betula verrucosa*—*Ulmus laevis* comm.)、桦—槲树林(*Betula verrucosa*—*Tilia cordata* comm.)、槲—山杨林(*Tilia cordata*—*Populus tremula* comm.)、槲—榆—白蜡林(*Tilia cordata*—*Ulmus laevis*—*Fraxinus excelsior* comm.)、桦—栎林(*Betula verrucosa*—*Quercus robur* comm.)。在这些不同类型的群落中,针叶林的郁闭度较大,而阔叶林林冠层较为稀疏,针阔混交林中灌木种类丰富(表1)。

表1 3种不同林型森林群落的灌木层植物组成对比

Table 1 The comparison of plant composition of shrub layer in three different forest communities

林型 Forest type	群落类型 Community type	郁闭度 Canopy density	灌木种数 Shrub species	灌木盖度(%) Shrub coverage(%)
针叶林 Coniferous forest	云杉—松林 <i>Picea abies</i> — <i>Pinus sylvestris</i>	0.87	3	5
针阔混交林 Mixed coniferous-broad-leaved forest	槲—云杉 <i>Tilia cordata</i> — <i>Picea abies</i>	0.82	8	79.6
阔叶林 Deciduous broad-leaved forest	栎—槲树林 <i>Quercus robur</i> — <i>Tilia cordata</i>	0.80	6	19.5

## 2 研究方法

样地调查在莫斯科以西的兹维尼格勒(Звенигорода)和以南的普希拉地区(Пущина)进行。在不同群落中共设置样地( $10\text{ m}\times 50\text{ m}$ )50个,每个样地由相连的5个小样方组成( $10\text{ m}\times 10\text{ m}$ )。样地均设置在地势平坦的林地。对乔木层测量了每木树高、胸径、年龄、株数、郁闭度,确定了灌木层的盖度、株数及在群落中的分布状况。对草本及苔藓层采用 $1\text{ m}\times 1\text{ m}$ 的样方进行调查并计算了群落中每个种的重要值。林地土壤肥力及水分状况用Раменский等人的方法进行评估<sup>[16-18]</sup>。该方法基于植物对环境的指示作用,根据样方中出现的植物种的生态习性及其频度,从旱生到水生植物,林地土壤水分状况的得分取值范围为 $1\sim 120$ ,同样从贫瘠到肥沃将土壤肥力状况取值范围在 $1\sim 16$ 之间。本文的具体运算应用普希拉大学(ПГУ)系统生态学教研室的计算软件完成。物种多样性的测度应用Shannon-Wiener物种多样性指数 $SW = 3.3219 (\lg N - 1/N \sum n_i \lg n_i)^{-1}$ <sup>[19]</sup>及群落的均匀度指数 $PW = (\lg N - 1/N \sum n_i \lg n_i) / \{ \lg N - 1/N [ \alpha(s - \beta) \lg \alpha + \beta(\alpha + 1) \lg(\alpha + 1) ] \}$ ,以上各式中 $n_i$ 是第 $i$ 种的个体数,具体运算中以第 $i$

种的重要值来代替,  $s$  为种数,  $\beta$  是  $n$  被  $s$  整除的余数,  $\alpha = (n - \beta) / s, 0 < \beta < N$ 。

### 3 结果与分析

#### 3.1 群落多样性的组成特点

由于群落的组成结构是群落中植物与植物之间、植物与生境之间相互关系的显著标志,也是群落的重要标志。从群落组成结构的角度来探讨生物群落的多样性具有重要的意义,它是进一步深入研究生物多样性功能及确定功能群的基础。

##### 3.1.1 生活型组成特点

俄罗斯平原针阔林过渡区不同类型的森林群落中植物种类组成相异,在  $500 \text{ m}^2$  的样地内,约有高等植物 27 ~ 65 种,其中地面芽植物最多,占总数的 35.5% ~ 60.0%,如匍匐筋骨草 (*Ajuga reptans*)、欧洲细辛 (*Asarum europaeum*)、类叶升麻 (*Actaea spicata*)、丘生野青茅 (*Calamagrostis arundinacea*)、宽叶风铃草 (*Campanula trachelium*)、微梗毛苔 (*Carex pilosa*)、柳兰 (*Chamaenerion angustifolium*)、欧洲菊 (*Cirsium vulgare*)、粗糙还阳参 (*Crepis biennis*)、鸭茅 (*Dactylis glomerata*)、鳞毛蕨属的 *Dryopteris carthusiana*、绿毛山柳菊 (*Hieracium pilosella*)、滨菊 (*Leucanthemum vulgare*)、扭曲毛茛 (*Ranunculus cassubicus*)、酸模属的 *Rumex aquaticus* 和 *R. acetosa*、*R. confertus*、蝇子草属的 *Silene nutans* 等。其次是高位芽植物,占总数的 13.8 ~ 40.0%,包括欧洲越桔 (*Vaccinium myrtillus*) 在内的乔灌木种;地下芽植物占 7.4 ~ 19.4%,其中主要有玲兰 (*Convallaria majalis*)、酸酢浆草 (*Oxalis acetosella*)、节竹菜 (*Aegopodium podagraria*)、紫堇属的 *Corydalis marschalliana*、*C. solida* 和苔草属的 *Carex acuta*、*C. ericetorum* 等;地上芽植物为 0 ~ 18.9%,主要有:帚石南 (*Calluna vulgaris*)、伞形梅笠草 (*Chimaphila umbellata*)、林奈花 (*Linnaea borealis*)、石生悬钩子 (*Rubus saxatilis*) 等,它们在桦-云杉-山杨林和栎-椴林群落中未出现。一年生植物最少,占总数的 0 ~ 6.7%,主要有繁缕 (*Stellaria media*) 及 *Polygonatum dumetorum*、*Melampyrum cristatum*、*Lithospermum officinale* 等,在桦-山杨、栎-椴树和椴-榆-白蜡群落中均无出现。由表 2 和表 3 可见,针阔混交林群落中植物多样性的构成中地面芽和高位芽植物所占的比例均大于针叶林和阔叶(混交)林,其种数也大于针叶林和阔叶林。

##### 3.1.2 种类组成结构

该地区森林群落结构可分为乔木层、灌木层、草本层和苔藓层(桦-云杉-山杨和栎-椴林群落中无苔藓层),尤其是灌木层比较明显,是俄罗斯平原针-阔林过渡区森林群落的重要特征<sup>[11,12]</sup>。乔木层主要由建群种欧洲云杉、欧洲赤松、瘤桦、欧洲山杨、心叶椴、柞栎、欧洲白榆和欧洲白蜡组成,林冠第二亚层中还有尖叶槭等。由于树种组成的不同,不同群落的乔木层郁闭度差异也较大(表 1),灌木层的平均高度在 2 ~ 3 m,灌木种丰富,多达 16 种,是俄罗斯平原灌木种最为丰富的森林地带。根据样方调查,其频度大小依次为:欧洲花楸 (*Sorbus aucuparia* 86.2%)、稠李 (*Padus racemosa* 75.9%)、疣枝卫矛 (*Euonymus verucosa* 72.4%)、黄忍冬 (*Lonicera xylosteum* 70.7%)、欧榛子 (*Corylus avellana* 60.3%)、泄鼠李 (*Frangula alnus* 58.6%)、佛头花 (*Viburnum opulus* 53.5%)、欧接骨木 (*Sambucus racemosa* 44.8%)、欧瑞香 (*Daphne mezereum* 17.2%)、西洋苹果 (*Malus silvestris* 17.2%)、洋梨 (*Pyrus communis* 13.8%)、黑茶藨子 (*Ribes nigrum* 13.6%)、俄罗斯金雀花 (*Chamaecytisus ruthenicus* 6.9%)、野蔷薇 (*Rosa canina* 6.4%)、璎珞柏 (*Juniperus communis* 5.2%) 和扶移 (*Amelanchier spicata* ,

表2 针阔混交林带不同森林群落中植物生活型的组成特点

Table 2 The characteristics of life form composition in different forest communities

群落名称 Communities	高位芽植物 Phanerophyte (%)	地上芽植物 Chamaephytes (%)	地面芽植物 Hemicryptophytes (%)	地下芽植物 Cryptophytes (%)	一年生植物 Therophytes (%)
云杉 - 松 <i>Picea abies - Pinus sylvestris</i>	29.7	18.9	37.8	8.2	5.4
桦 - 松 <i>Betula verrucosa - Pinus sylvestris</i>	35.5	6.5	38.7	12.9	6.4
椴 - 云杉 <i>Tilia cordata - Picea abies</i>	29.6	3.7	55.6	7.4	3.7
桦 - 云杉 - 山杨 <i>Betula verrucosa - Picea abies - Populus tremula</i>	40.0	0	46.7	10.0	3.3
云杉 - 松 - 桦 <i>Picea abies - Pinus sylvestris - Betula verrucosa</i>	23.2	11.7	46.7	11.7	6.7
桦 - 山杨 <i>Betula verrucosa - Populus tremula</i>	31.6	5.3	52.6	10.5	0
栎 - 椴 <i>Quercus robur - Tilia cordata</i>	37.8	0	46.0	16.2	0
桦 - 椴 <i>Betula verrucosa - Tilia cordata</i>	35.5	6.5	35.5	19.4	3.1
桦 - 榆 <i>Betula verrucosa - Ulmus lavezis</i>	13.8	6.2	60.0	16.9	3.1
椴 - 山杨 <i>Tilia cordata - Populus tremula</i>	31.3	9.4	43.8	12.5	3.0
椴 - 榆 - 白蜡 <i>Tilia cordata - Ulmus lavezis - Fraxinus excelsior</i>	34.2	2.6	42.1	21.1	0
桦 - 栎 <i>Betula verrucosa - Quercus robur</i>	32.0	4.0	48.0	12.0	4.0

表3 不同森林群落的物种多样性和群落的均匀度

Table 3 The species diversity and community evenness of different forest communities

群落名称 Communities	种数 No. of species	多样性指数 Species diversity index	均匀度 Community evenness index
云杉 - 松 <i>Picea abies - Pinus sylvestris</i>	27	3.9280	0.8459
桦 - 松 <i>Betula verrucosa - Pinus sylvestris</i>	37	4.3581	0.3866
椴 - 云杉 <i>Tilia cordata - Picea abies</i>	31	5.1887	0.7671
桦 - 云杉 - 山杨 <i>Betula verrucosa - Picea abies - Populus tremula</i>	30	3.9726	0.8096
云杉 - 松 - 桦 <i>Picea abies - Pinus sylvestris - Betula verrucosa</i>	60	5.0212	0.8501
桦 - 山杨 <i>Betula verrucosa - Populus tremula</i>	38	4.2971	0.8188
桦 - 椴 <i>Betula verrucosa - Tilia cordata</i>	31	4.1152	0.8307
桦 - 榆 <i>Betula verrucosa - Ulmus lavezis</i>	65	3.6414	0.8616
椴 - 山杨 <i>Tilia cordata - Populus tremula</i>	32	4.3037	0.7927
栎 - 椴 <i>Quercus robur - Tilia cordata</i>	37	3.1401	0.6028
椴 - 榆 - 白蜡 <i>Tilia cordata - Ulmus lavezis - Fraxinus excelsior</i>	38	4.4172	0.8417
桦 - 栎 <i>Betula verrucosa - Quercus robur</i>	50	4.6857	0.8302

5.0%)。在云杉-松、桦-松林群落中欧洲花楸为优势种,在椴-云林群落中疣枝卫矛为优势种,而欧榛子在桦-云杉-山杨、桦-山杨和栎-椴林群落中是灌木层的主要组成种。灌木层的这些配置特点是整个群落组成结构的重要特征。与针叶林和阔叶林群落相比,针阔林在种类组成上具有明显的过渡性特点,除了其灌木层植物最为丰富外,在针阔混交林群落中草本层植物组成既有阔叶林成分的节竹菜、黑肺草(*Pulmonaria obscura*)、细辛、野黄芝麻(*Galeobdolon luteum*)、微梗毛茛、多年生山靛(*Mercurialis perennis*)、扭曲毛茛、宽叶风铃草等,也有针叶林成分的植物如:舞鹤草(*Mainantheum bifolium*)、酸酢浆草、铃兰、欧洲越桔等;苔藓植物在大多数群落中均有分布,其盖度<15%,最常见的种类有:*Rhytidiadelphus triquetrus*、*Atrichum undulatum*等。作为一种特殊类型的生态过渡带,该地区群落组成结构的这些特点反映了其多样性具有显著的过渡性特点。

### 3.2 不同类型群落的物种多样性

物种多样性是群落结构和功能复杂性的度量。通过对群落多样性的研究反过来可以很好地认识群落的组成、变化和发展。表3是俄罗斯平原针-阔林过渡带不同森林群落的物种多样性和均匀度的测定结果。由表3可见,该地区不同类型森林群落多样性指数在3.1401~5.1887之间,群落均匀度在0.3866~0.8616之间。其中针阔混交林群落具有较高的多样性指数(3.6414~5.0212,平均值为4.6352)和相对较低的均匀度指数(0.3866~0.8501,平均值为0.7034),针叶林具有较低的多样性(3.9280)和较高的均匀度指数(0.8459)。群落的多样性与群落的稳定性及演替趋势密切相关。许多研究表明,高的多样性会导致群落的稳定性<sup>[20 21]</sup>,然而对俄罗斯平原针-阔林过渡带不同类型的群落而言,并不能证明多样性导致稳定性的增加。除多样性指数外,群落的均匀度是反映群落结构特征的一个重要指标,在一定程度上也能较好地反映群落稳定性,较为稳定的群落一般具有较高的均匀度。因此,在探讨多样性与群落稳定性关系时,综合多个指数包括均匀度才能作出较为客观的结论。

### 3.3 生境条件对物种多样性的影响

森林群落的组成结构水平也反映了生境的一般水平。相同类型的群落不同的生境条件下,其组成结构水平不同。表4说明同一类型群落在土壤水分和肥力较好的情况下,其物种多样性指数和均匀度指数均高。这说明在一定的条件下优越的生境有益于维持较高的多样性。

表4 桦-松林群落在不同立地条件下的多样性和均匀度指数

Table 4 The species diversity and evenness index of *Betula verrucosa* - *Pinus sylvestris* community in different habitats

样地号 Sample no.	土壤水分得分 Soil moisture	土壤肥力得分 Soil fertility	物种多样性指数 Species diversity index	均匀度指数 Community evenness index
93_11	72.00	8.50	4.8702	0.8975
93_12	63.00	7.12	3.5401	0.7364
93_13	70.38	7.50	3.9119	0.8648
93_20	71.50	8.00	4.5268	0.8626
93_21	69.50	6.06	3.4471	0.7729

## 4 小结与讨论

4.1 俄罗斯平原针-阔林过渡带森林群落的物种多样性的研究表明,该地区的物种多样性类同于其它类型的过渡带,即过渡带比相邻群落(生态系统,如针叶林和阔叶林)具有更高的多

样性。该地区针阔混交林群落的组成结构较好地反映了其特殊的过渡性,其物种多样性的研究对其它过渡带与全球生物多样性的保育具有重要的意义。

4.2 在俄罗斯平原针-阔林过渡带并不能证明高的物种多样性会导致群落稳定性的增加。因此,在探讨多样性与群落稳定性关系时,综合多个指数包括均匀度才可能作出较为客观的结论。对同一类型的群落来讲,环境因子的改善有可能使该群落维持较高的多样性。

4.3 物种多样性的基本特点取决于群落种的组成结构,群落组成结构的分析是深入研究多样性的功能的基础。

致谢 本项研究得到了莫斯科大学生物系地植物教研室、兹维尼格勒生物站和莫大普希拉地区生物分部的资助,特此致谢。

## 参 考 文 献

- 1 高洪文.生态交错带(Ecotone)理论研究进展.生态学杂志,1994,13(1):32~38
- 2 Gates J E, Gysel L W. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology*, 1978, (5) 871~881
- 3 Kendeigh S C. Measurement of birds population. *Ecol. Monogr.*, 1944, 14 67~106
- 4 Odum E P. Basic Ecology. Saunders College Publishing, 1983, 429~437
- 5 Wales B A. Vegetation analysis of northern and southern edges in a mature Oak-hickory forest. *Ecol. Monogr.*, 1972, 42 451~471
- 6 James R, Gosz. Ecotone Hierarchies. *Ecological Applications*, 1993, 3(3):369~376
- 7 孙儒泳编著.动物生态学原理(第二版).北京:北京师范大学出版社,1992,329~330
- 8 Spurr S H (eds). Forest Ecology. John Wiley and Sons Inc, 1980, 144~472
- 9 Harris L D. Edge effects and conservation of biotic diversity. *Conserv. Biol.*, 1988, 2(4):330~332
- 10 Lubchenco J et al. The sustainable biosphere initiative: an ecological research agenda—a report from the Ecological Society of American. *Ecology*, 1992, 72(2):371~412
- 11 李新荣.莫斯科州针阔混交林带森林群落的灌木层结构分析.植物学通报,1997,14(增刊):40~48
- 12 Ли синьжун(李新荣). Характер структуры кустарникового яруса в разных лесных фитоценозах в еловошироколистой геоботанической зоне. Вестник московского Университета биология. 1996, 16(3) 49~56
- 13 Алехин В. В. Растительность и геоботанические районы Московской и сопредельных областей. М.: Изд. МОИП. 1947.
- 14 Алексеев Ю. Е. Карпухина Е. А. и др. Растительность покровов окрестностей Пущина. Пущино. 1992.
- 15 Тимофеев В. П. Леса Московской области. Леса СССР. М.: Наука. 1966. Т. 2: подзона южной тайги и смешанных лесов. с. 277~313
- 16 Московская область: Атлас. 2-е изд. перераб. М.: ГУГК. 1979. с. 40.
- 17 Раменский Л. Г. Цаценкин И. А. и др. Экологическая оценка кормоных угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз. 1956. с. 472.
- 18 Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука. 1980.
- 19 彭少麟,方韦.广州白云山次生常绿阔叶林的群落组成结构动态.植物学通报(生态学专辑),1995,12:49~54
- 20 MacArthur R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 1955, 36:533~536
- 21 Elton C S. The Ecological of Invasions by Animals and Plants, London: Chapman and Hall, 1958, 143~153