

黄土高原马栏林区基于不同植被组织尺度的群落物种多样性

魏丽萍 王孝安* 王世雄 朱志红 郭 华 孙嘉男 郝江勃

陕西师范大学生命科学学院, 西安 710062

摘 要 物种多样性格局随着时空尺度的变化而变化, 同时也与植被组织尺度的变化密切相关, 基于多组织尺度的研究能更好地揭示一个地区的物种多样性规律。在应用数量分类(TWINSPAN)和主成分分析法(PCA)确定黄土高原马栏林区不同组织尺度的群落类型及其相互关系的基础上, 采用加性分配法分析该区域物种多样性与植被型、群系和群丛3种植被组织尺度之间的关系, 结果表明: (1) 区域物种多样性(γ)可加性分配分为群丛内(α_1)、群丛间(β_1)、群系间(β_2)和植被型间(β_3) 4个多样性成分, 无论用物种丰富度指数还是Shannon-Wiener多样性或Simpson多样性指数, 乔木、灌木和草本植物的最大物种多样性都存在于群丛内(草本层的物种丰富度除外), 说明群丛尺度是度量该区物种多样性的最佳尺度。(2)植被型、群系和群丛3种组织尺度的Shannon-Wiener多样性百分比均大于Simpson多样性百分比, 说明稀有种的分布对马栏林区各植被组织尺度的物种多样性格局起主要作用。(3)各尺度间的 β 多样性大小顺序在乔木、灌木、草本植物3层以不同多样性指数表示时各不相同, 这与乔木、灌木、草本植物3层的物种组成和分布, 以及主导不同植被组织尺度的物种多样性的因素差异有密切联系。

关键词 加性分配, 黄土高原, 主成分分析, 物种多样性, 植被组织尺度

Species diversity of communities based on different vegetation organizational scales in China's Malan forest region

WEI Li-Ping, WANG Xiao-An*, WANG Shi-Xiong, ZHU Zhi-Hong, GUO Hua, SUN Jia-Nan, and HAO Jiang-Bo
College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China

Abstract

Aims Patterns of species diversity are closely related to vegetation organizational scales. Our aims were to analyze the relationship between species diversity and vegetation organizational scales and discuss its internal mechanism, which may help us better understand the general law of species diversity.

Methods We investigated 208 10 m × 10 m representative quadrats in the Malan forest region on China's Loess Plateau. Each plot had five 2 m × 2 m subplots for shrubs and five 1 m × 1 m subplots for herbs. We recorded height and diameter at breast height (DBH) of trees and height and cover of shrubs and herbs. We determined communities and their relationships with Two Way Indicator Species Analysis (TWINSPAN) and Principal Components Analysis (PCA). Based on species richness, Shannon-Wiener and Simpson diversity indices, the relationship between species diversity and vegetation organizational scales was analyzed using the additive partition approach.

Important findings For the four components constituting regional diversity (α_1 , β_1 , β_2 and β_3) — no matter if diversity was measured as species richness, Shannon-Wiener or Simpson indices — within-association diversity always contributed the most to regional diversity in tree, shrub and herb layers (except species richness in the herb layer), indicating that it was the most appropriate scale for measuring species diversity. The proportion of Shannon-Wiener diversity at the vegetation type, formation or association scales was higher than the proportion measured by Simpson diversity, which resulted from the distribution pattern of rare species on each scale. Differences among the orders of β diversity components were observed in scales of between-vegetation type, between-formation and between-association, which were mainly correlated with tree, shrub and herb layers' species composition and distribution in the region, as well as environmental heterogeneity among different scales.

Key words additive partitioning, Loess Plateau, Principal Components Analysis (PCA), species diversity, vegetation organizational scale

尺度问题是生态学研究的核心问题之一(Levin, 1992)。近20年来,越来越多的生态学家意识到并强调尺度在获取和解释生态学数据时的重要性,随之涌现出大量结合尺度的研究(Hamer & Hill, 2000; Gering *et al.*, 2003; Wu, 2004; Turner, 2006)。同样的生态学过程在不同尺度上可能会呈现出不同的格局,且通过一个尺度的分析难以完全揭示相应的生态学特征(Bond & Chase, 2002; Chase & Leibold, 2002; Maurer & Taper, 2002; Wheatley & Johnson, 2009)。由于物种多样性容易度量,并占据了生态学研究中最主要和最突出的地位(Azovsky, 2009),因此有较多研究将不同空间尺度与物种多样性结合起来(Ricklefs, 1987; He *et al.*, 1994; Hamer & Hill, 2000; Peixoto *et al.*, 2000; Rahbek, 2005; 杜华强等, 2007),试图以此来揭示一个地区的植被状况,为制定保护措施提供依据。

然而,研究兴趣的增加并不意味着生态学家对物种多样性格局的理解就是全面的或是成熟的(McLaughlin & Roughgarden, 1993; Whittaker *et al.*, 2001; Wheatley & Johnson, 2009),即使是在已经研究得较好的温带森林生态系统,物种多样性随空间尺度的变化机制仍然不是很清楚,这已成为多样性保护和维持的一个主要障碍(Summerville *et al.*, 2003)。由于研究者选择理想观测尺度的理由各不相同,且对空间尺度大小的划分及各尺度范围的选择带有任意性和主观性(Wheatley & Johnson, 2009),以此得到的研究结果就会与实际情况产生偏差,或是根本不具有代表性,不能有效地预测物种多样性的格局和过程(Bunnell & Huggard, 1999; Wheatley & Johnson, 2009),因此,选择合适的研究尺度就成为研究物种多样性首先要考虑的问题。

除了空间尺度,较为常见的尺度概念还包括组织尺度,即在由生态学组织层次组成的等级系统中的位置(李博, 2000)。植被的组织尺度是以植被型、群系和群丛为主要分类单位的植被分类等级系统。

《中国植被》(吴征镒, 1983)以植物群落学为原则对植被进行分类,主要以植物群落本身特征作为分类的依据,但又十分注意群落的生态关系,力求利用所有能够利用的全部特征。这是符合自然分类原则的,该分类方法是基于研究对象本身特征的分类,

要比其他任何分类更自然,能实现从根本意义上达到认识植被的目的。然而,目前的研究多限于在单个组织尺度上(常见的如群系或群丛)(杨小波等, 2002; 王顺忠等, 2005; 茹文明等, 2006),不同组织尺度反映植被本身综合特征的一个方面,如高级单位的分类依据侧重于外貌、结构和生态地理特征,中级和中级以下的单位则侧重于种类组成。如果从多个植被组织尺度研究物种多样性,从高级分类单位到基本分类单位逐级揭示其内在规律,既避免了空间尺度研究存在的缺陷,又能反映不同组织尺度相对应的空间尺度特征,并可决定空间尺度的作用大小(Gonzalez-Megias *et al.*, 2007),能很好地从根本上达到客观认识物种多样性的目的。

Allan (1975)提出的加性分配($\gamma = \alpha + \beta$)法则,将总的多样性(γ)分解为下一级的样方内(α)和样方间物种多样性(β),避免了Whittaker (1960)提出的乘法法则中 α 和 β 量纲不一致的缺点,可以跨尺度对 α 和 β 多样性进行比较研究,因而使定量分析物种多样性与组织尺度之间的关系成为可能。已有大量学者(Crist *et al.*, 2003; Gering *et al.*, 2003; Summerville *et al.*, 2003; Stendera & Johnson, 2005; Chandy *et al.*, 2006; 陈小勇等, 2006; Rodriguez-Zaragoza & Arias-Gonzalez, 2008; 张育新等, 2009)通过使用加性分配法研究物种多样性沿不同空间尺度的变化规律,但对于物种多样性随植被不同组织尺度变化规律的研究尚未见报道。实际上,加性分配法还可以扩展到时间尺度、组织尺度上,任何分类因子(如生境、寄主和资源利用方式)间多样性分配关系都能够通过该法则来分析(张育新等, 2009)。

黄土高原生态系统处于极度退化的状态,对植物多样性的保护和恢复是退化生态系统恢复与重建的重要内容与标志(李裕元和邵明安, 2004)。但目前该区物种多样性的研究仅局限在某类群落(张婷等, 2007)或某个单一尺度上(岳明等, 2003),因此,本文拟采用加性分配法对物种多样性进行多组织尺度(植被型、群系和群丛)研究,探讨该区物种多样性随组织尺度的变化规律,并剖析这些规律对揭示物种多样性格局和过程的重要性,以期达到客观揭示黄土高原植物物种多样性的目的,为该区森林物种多样性的保护与管理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

研究地点位于黄土高原子午岭南端, 属于陕西省旬邑县东部马栏林区, 是黄土高原森林植被覆盖率最大的林区之一。地理坐标为 $108^{\circ}27'-108^{\circ}52' E$, $35^{\circ}9'-35^{\circ}33' N$, 南北长约43 km, 东西宽约40 km, 海拔1 200–1 700 m, 相对高差200–400 m, 其地势特点是东北高、西南低。该区气候属于暖温带半湿润气候, 年平均降雨量580 mm, 降雨主要集中在7–9月, 干旱季节为1月、2月和12月, 极端最高气温为 $36.7^{\circ}C$, 极端最低气温为 $-27.7^{\circ}C$, 年平均气温 $7.4-8.5^{\circ}C$, $\geq 10^{\circ}C$ 的年活动积温为 $2\ 700^{\circ}C$ 。光照充足, 且湿热同期, 有利于林木生长, 但降水季节分布不均, 旱涝相间, 易出现春旱和伏旱, 对森林更新有所影响。该区土壤特点是土层深50 cm左右, 成土母质为风积黄土, 富含钙质, pH值7–9, 结构疏松, 机械组成多为中壤; 林下土壤为棕壤, 土层较薄, 枯枝落叶多, 但腐化不好; 荒山灌丛地为石灰性褐土, 厚度不一(陕西省林业厅, 1964)。

由于该地区的地貌、地形、土壤环境等多变, 以及人类活动的影响, 植被类型较为复杂, 主要天然群落是辽东栎(*Quercus liaotungensis*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、白桦(*Betula platyphylla*)林等, 这些树种大多形成纯林或几个树种的混交林。林下灌木种类较丰富, 主要有胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)、虎榛子(*Ostryopsis davidiana*)等。草本植物主要是禾草类和蒿类植物等。

1.2 试验设计和样本采集

选择该区典型的天然林群落为调查对象, 样方面积 $10\ m \times 10\ m$ (岳明等, 2003; 李裕元和邵明安, 2004), 共调查208个样方。在每个 $10\ m \times 10\ m$ 的乔木样方内, 设置5个 $2\ m \times 2\ m$ 灌木样方(取4个角和中心), 再在每个灌木样方内设置5个 $1\ m \times 1\ m$ 的草本样方。

调查内容为: (1)环境因子: 包括样地的经度和纬度、海拔、坡向和坡度; (2)群落学特征: 乔木层记录样方内每株乔木的高度、胸径、冠幅; 灌木层和草本层记录样方内每个物种的株数、盖度和高度。

1.3 数据分析方法

1.3.1 植被分类和排序

将调查所得数据进行数量分类和排序, 综合二

者结果确定不同组织尺度的群落类型及其相互关系。数量分类采用双向指示种分析(Two Way Indicator Species Analysis, TWINSpan)与《中国植被》(吴征镒, 1983)分类原则相结合的方法, 排序用主成分分析法(Principal Components Analysis, PCA)。前者用软件TWINSpan计算, 后者用CANOCO 4.5分析软件完成。应用208个样方中乔木、灌木、草本植物3层物种的数量指标, 建立原始数据矩阵(分别为 47×208 、 141×208 和 154×208), 数量指标为重要值, 具体方法参照Leps和Smilauer (2003)文献。

1.3.2 重要值计算

Shannon-Wiener多样性和Simpson多样性由重要值计算得出, 重要值的计算公式为: 乔木重要值 = (相对密度+相对优势度+相对频度) $\times 100/3$; 灌木和草本重要值 = (相对密度+相对盖度+相对频度) $\times 100/3$ 。乔木重要值计算式中的相对优势度指的是每个乔木物种胸高断面积的相对值。

1.3.3 加性分配法则

加性分配法建立在区域多样性等于样方内多样性(α)加样方间多样性(β) ($\gamma = \alpha + \beta$)的基础上。在多尺度的取样系统中, 每一尺度的样方嵌套在更大尺度的样方内, 即 j 尺度的样方嵌套在 $j+1$ 尺度样方内, 所以, $j+1$ 尺度的 α 多样性(α_{j+1})等于 j 尺度的 α 多样性(α_j)加上 j 尺度的 β 多样性(β_j), 而 α_j 等于 $j-1$ 尺度的 α 多样性(α_{j-1})加上 $j-1$ 尺度的 β 多样性(β_{j-1}); 以此类推, 得到的最终结果即为 γ 等于最低尺度的 α 多样性加上每一尺度的 β 多样性: $\gamma = \alpha_1 + \beta_1 + \beta_2 + \dots + \beta_n$ 。按照该原理, 本研究中的区域多样性(γ)应等于群丛内 α 多样性(α_1)、群丛间 β 多样性(β_1)、群系间 β 多样性(β_2)与植被型间 β 多样性(β_3)之和, 即 $\gamma = \alpha_1 + \beta_1 + \beta_2 + \beta_3$ (图1)。

依据加性分配原理, 使用PARTITION II软件 (Version 2.0, <http://www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm>), 对乔木、灌木、草本植物3层分别统计和计算物种丰富度、Shannon-Wiener多样性和Simpson多样性(其中Shannon-Wiener多样性和Simpson多样性指数用各层的物种重要值计算)。用PARTITION II软件通过bootstrapping随机选择10 000次计算得到每个尺度上各个 α 和 β 多样性的期望值, 将同一尺度的每一观测值与期望值进行比较, 通过期望值大于或小于观测值的比例来确定显著性(因此该显著性检验为双侧检验), 得到相应的 p

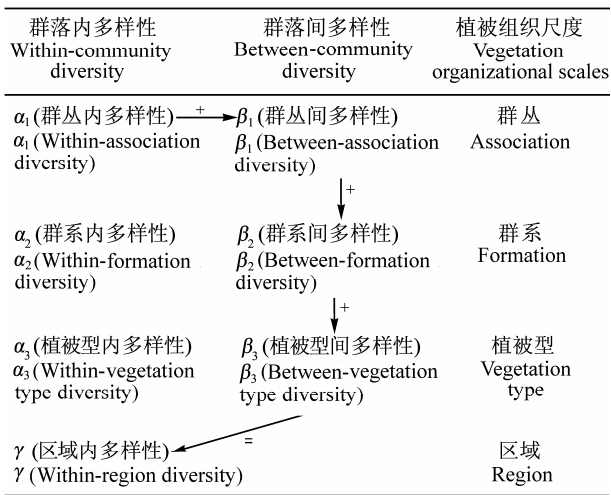


图1 以加性分配法为基础的马栏林区群落物种多样性与植被组织尺度的关系。

Fig. 1 Relationships between community species diversity and vegetation organizational scales in Malan forest region based on the additive partitioning approach.

值(期望值和p值由表1-3给出)。

2 结果和分析

2.1 黄土高原马栏林区的植被分类

依据《中国植被》(吴征镒, 1983)的分类原则, 结合TWINSPAN分类方法, 将黄土高原马栏林区的森林群落分为3个植被型、5个群系和15个群丛(图2)。

2.2 植被不同组织尺度的PCA排序

从图3I可以看出, 植被型之间和群系之间的乔木样方在PCA排序图上分异显著, 占据了明显不同的位置; 群系分布在它们所属的植被型周围; 群丛集中于它们所属的群系周围, 呈聚集分布, 5个虚线圈分别包含了5个群系, 以及从属于对应群系的群丛。沿第一排序轴从左至右依次为辽东栎群系、辽东栎+油松群系和油松群系, 沿第二排序轴从上至下依次为白桦群系、辽东栎+白桦群系和辽东栎群系。

从图3II可以看出, 植被型间和群系间的灌木样

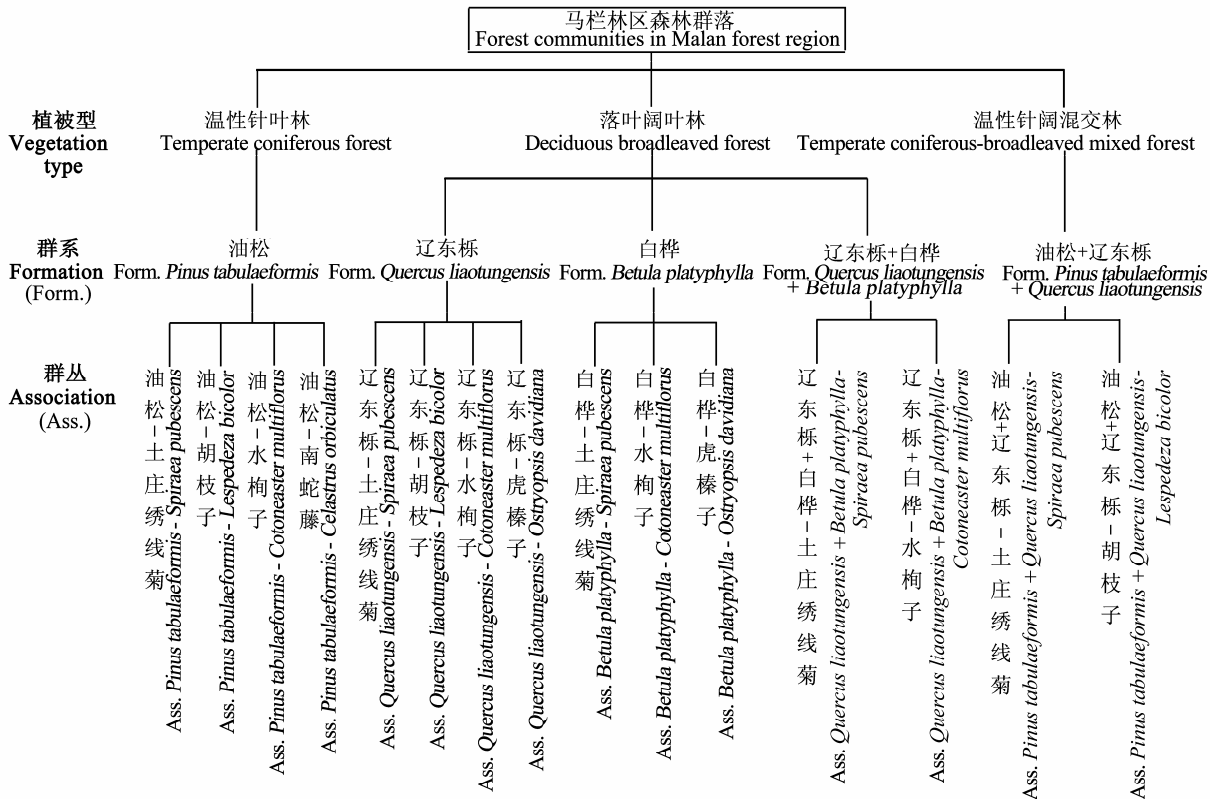


图2 马栏林区的植被分类。各群丛样方数从左到右依次为: 12, 14, 15, 9, 26, 28, 18, 13, 16, 10, 10, 9, 8, 11, 9。

Fig. 2 Vegetation classification in Malan forest region. The quantity of quadrat in different association is 12, 14, 15, 9, 26, 28, 18, 13, 16, 10, 10, 9, 8, 11 and 9, from left to right.

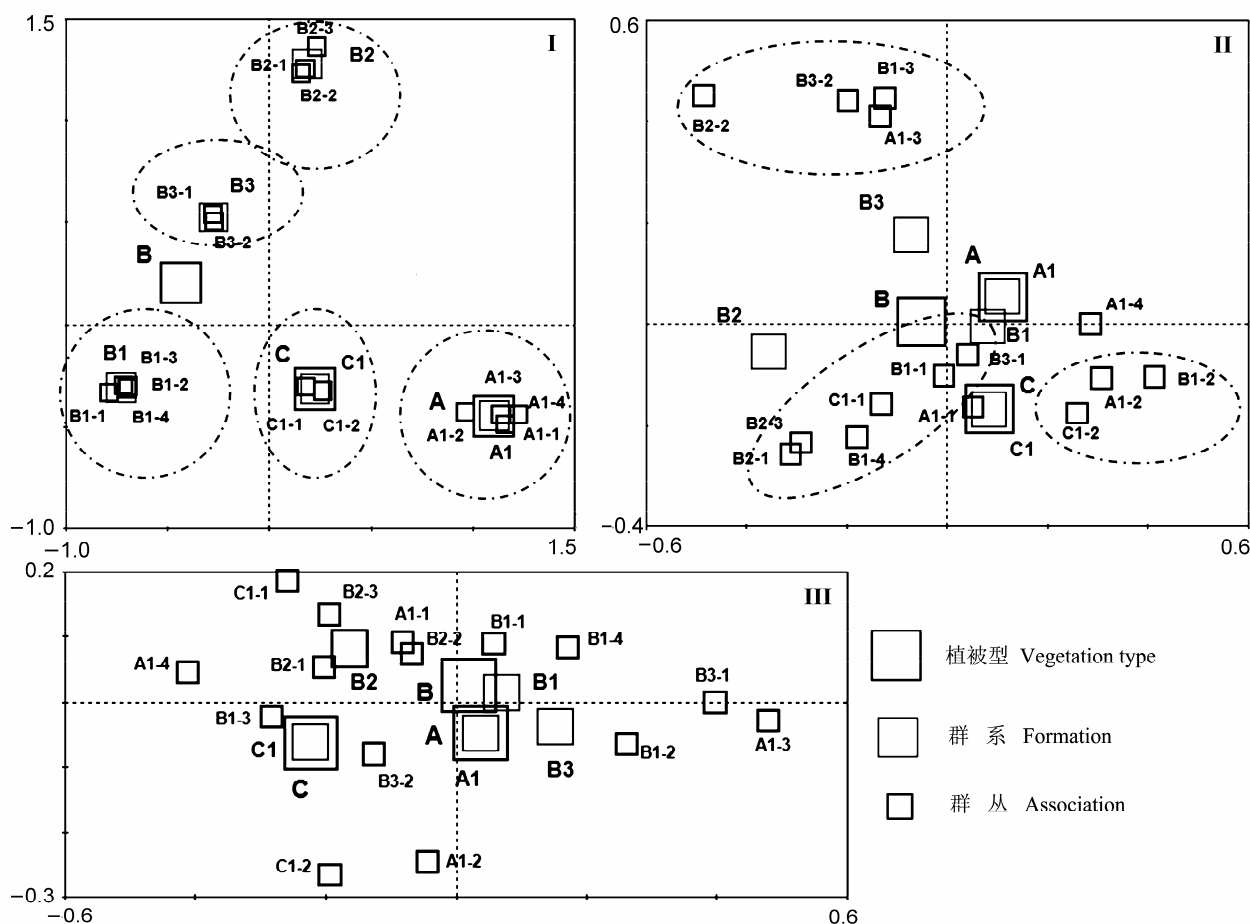


图3 不同组织尺度群落样地主成分分析(PCA)排序。I, 乔木层。II, 灌木层。III, 草本植物层。A, 温性针叶林; B, 落叶阔叶林; C, 温性针阔混交林; A1, 油松群系; B1, 辽东栎群系; B2, 白桦群系; B3, 辽东栎+白桦群系; C1, 油松+辽东栎群系; A1-1, 油松-土庄绣线菊群丛; A1-2, 油松-胡枝子群丛; A1-3, 油松-水栒子群丛; A1-4, 油松-南蛇藤群丛; B1-1, 辽东栎-土庄绣线菊群丛; B1-2, 辽东栎-胡枝子群丛; B1-3, 辽东栎-水栒子群丛; B1-4, 辽东栎-虎榛子群丛; B2-1, 白桦-土庄绣线菊群丛; B2-2, 白桦-水栒子群丛; B2-3, 白桦-虎榛子群丛; B3-1, 辽东栎+白桦-土庄绣线菊群丛; B3-2, 辽东栎+白桦-水栒子; C1-1, 油松+辽东栎-土庄绣线菊群丛; C1-2, 油松+辽东栎-胡枝子群丛。

Fig. 3 Principal Components Analysis (PCA) ordination graph of the community at different organizational scales. I, Tree layer. II, Shrub layer. III, Herb layer. A, temperate coniferous forest; B, deciduous broadleaved forest; C, temperate coniferous-broadleaved mixed forest; A1, Form. *Pinus tabulaeformis*; B1, Form. *Quercus liaotungensis*; B2, Form. *Betula platyphylla*; B3, Form. *Quercus liaotungensis* + *Betula platyphylla*; C1, Form. *Pinus tabulaeformis* + *Quercus liaotungensis*; A1-1, Ass. *Pinus tabulaeformis*-*Spiraea pubescens*; A1-2, Ass. *Pinus tabulaeformis*-*Lеспедеза bicolor*; A1-3, Ass. *Pinus tabulaeformis*-*Cotoneaster multiflorus*; A1-4, Ass. *Pinus tabulaeformis*-*Celastrus orbiculatus*; B1-1, Ass. *Quercus liaotungensis*-*Spiraea pubescens*; B1-2, Ass. *Quercus liaotungensis*-*Lеспедеза bicolor*; B1-3, Ass. *Quercus liaotungensis*-*Cotoneaster multiflorus*; B1-4, Ass. *Quercus liaotungensis*-*Ostryopsis davidiana*; B2-1, Ass. *Betula platyphylla*-*Spiraea pubescens*; B2-2, Ass. *Betula platyphylla*-*Cotoneaster multiflorus*; B2-3, Ass. *Betula platyphylla*-*Ostryopsis davidiana*; B3-1, Ass. *Quercus liaotungensis* + *Betula platyphylla*-*Spiraea pubescens*; B3-2, Ass. *Quercus liaotungensis* + *Betula platyphylla*-*Cotoneaster multiflorus*; C1-1, Ass. *Pinus tabulaeformis* + *Quercus liaotungensis*-*Spiraea pubescens*; C1-2, Ass. *Pinus tabulaeformis* + *Quercus liaotungensis*-*Lеспедеза bicolor*.

方位置较靠近, 群系聚集在它所属的植被型周围; 群丛分布较分散, 但依然呈现出一定的规律: 排序图右下角区域分布的都是灌木层优势种胡枝子的群丛, 左下角分布的是灌木层优势种虎榛子和土庄绣线菊的群丛, 左上角分布的都是灌木层优势种水栒子(*Cotoneaster multiflorus*)的群丛。

从图3III也可以看出, 植被型间和群系间的草

本样方位置较靠近, 群丛分布分散, 由于草本层优势种不明显, 因此在排序图上的规律性不甚明显。不同组织尺度乔木、灌木、草本植物3层所表现的样方分布规律与植被分类相吻合。

2.3 物种多样性的加性分配

2.3.1 物种丰富度

从表1和图4I可以看出乔木、灌木、草本植物的

表1 以物种丰富度为指标时, α 、 β 和 γ 多样性在群丛、群系和植被型3种组织尺度上的观测值和期望值

Table 1 Observed and expected value of α , β and γ diversity on three organizational scales: association scale, formation scale and vegetation type scale, using species richness as indicators

多样性 Diversity	乔木 Tree		灌木 Shrub		草本植物 Herb	
	OBS	EXP	OBS	EXP	OBS	EXP
α_1	14.4	27.2	52.3	100.2	40.5	110.5
β_1	10.5	10.6	30.9	23.5	32.1	26.5
β_2	8.9	4.4	21.3	7.8	34.5	8.2
β_3	13.2	4.8	36.5	9.4	46.9	8.9
γ	47.0	47.0	141.0	140.9	154.0	154.1

表内所有值都通过了显著性检验($p < 0.001$); OBS, 观测值; EXP, 期望值。

All values reach statistical significance ($p < 0.001$); OBS, observed value; EXP, expected value.

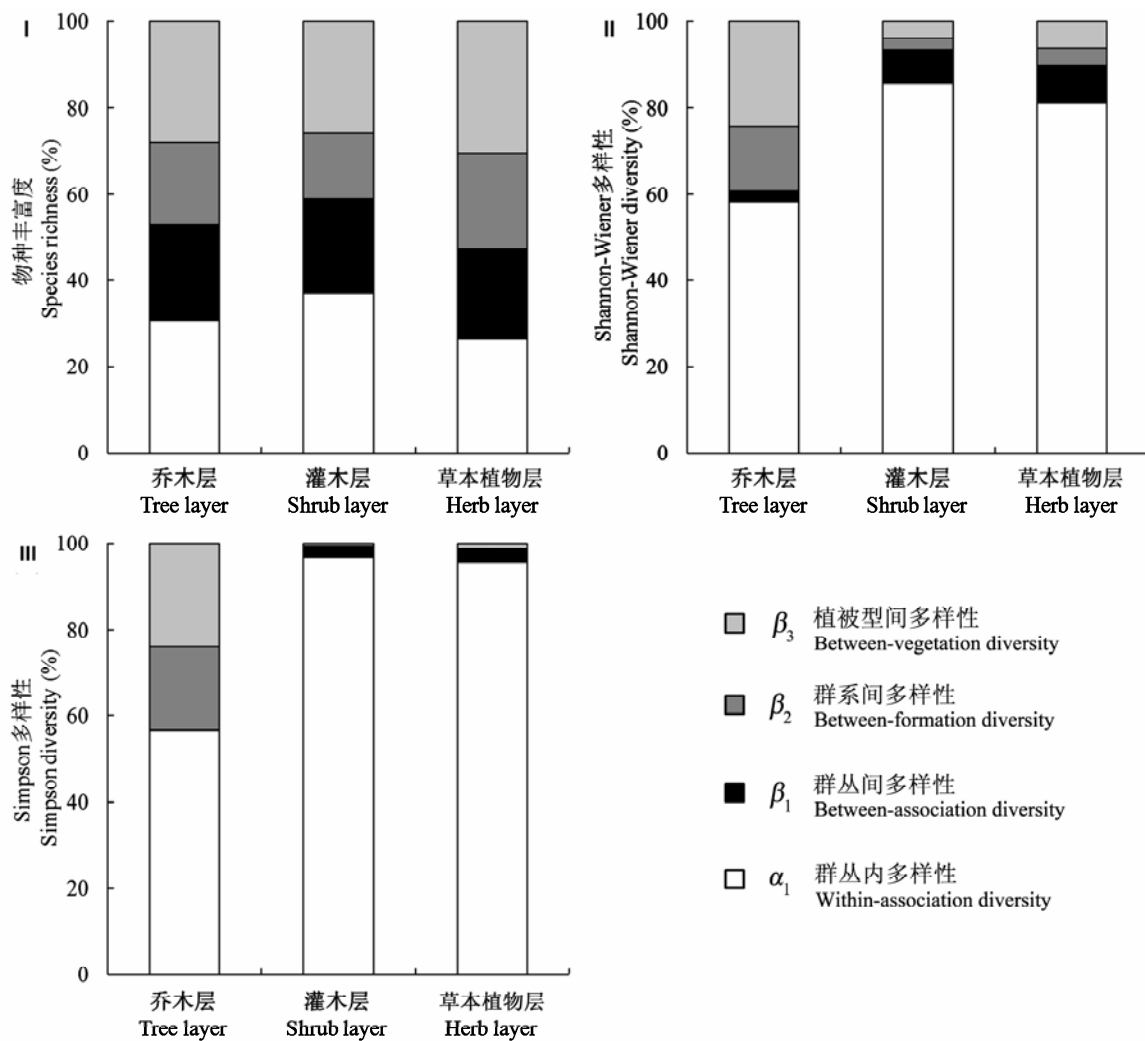


图4 以物种丰富度(I)、Shannon-Wiener多样性(II)和Simpson多样性(III)为指标的群丛、群系和植被型3种组织尺度上乔木、灌木、草本植物3层的 α 、 β 和 γ 多样性组分的百分比。

Fig. 4 Proportion of tree, shrub and herb layer's α , β and γ diversity components on three organizational scales: association, formation and vegetation type scale, using species richness (I), Shannon-Wiener diversity (II), and Simpson diversity (III) as indicators.

表2 以Shannon-Wiener多样性为指标时 α 、 β 和 γ 多样性在群丛、群系和植被型3种组织尺度上的观测值和期望值**Table 2** Observed and expected values of α , β and γ diversity on three organizational scales: association scale, formation scale and vegetation type scale, using Shannon-Wiener diversity as indicators

多样性 Diversity	乔木 Tree		灌木 Shrub		草本植物 Herb	
	OBS	EXP	OBS	EXP	OBS	EXP
α_1	0.964	1.639	3.164	3.641	2.560	3.104
β_1	0.041	0.010	0.280	0.034	0.281	0.037
β_2	0.248	0.002	0.107	0.007	0.119	0.008
β_3	0.400	0.002	0.138	0.007	0.197	0.008
γ	1.653	1.653	3.689	3.689	3.157	3.157

表注同表1。

Notes see Table 1.

表3 以Simpson多样性为指标时 α 、 β 和 γ 多样性在群丛、群系和植被型3种组织尺度上的观测值和期望值**Table 3** Observed and expected values of α , β and γ diversity components on three organizational scales: association scale, formation scale and vegetation type scale, using Simpson diversity as indicators

多样性 Diversity	乔木 Tree		灌木 Shrub		草本植物 Herb	
	OBS	EXP	OBS	EXP	OBS	EXP
α_1	0.403 1	0.714 9	0.922 7	0.953 1	0.838 7	0.876 0
β_1	0.001 3	0.000 1	0.022 3	0.000 4	0.023 0	0.000 3
β_2	0.138 6	0.000 0	0.004 0	0.000 1	0.004 1	0.000 1
β_3	0.172 0	0.000 0	0.004 8	0.000 1	0.010 6	0.000 1
γ	0.715 0	0.715 0	0.953 8	0.953 7	0.876 4	0.876 5

表注同表1。

Notes see Table 1.

物种丰富度在群丛、群系和植被型各组织尺度之内和之间的分配关系。乔木和灌木的最大物种丰富度都来自群丛内(α_1), 分别占30.64%和37.09%, 草本则来自于植被型间(β_3), 占30.45%。群丛间(β_1)、群系间(β_2)和植被型间(β_3)对乔木和灌木物种丰富度的贡献大小顺序都为: $\beta_3 > \beta_1 > \beta_2$, 对草本物种丰富度贡献大小顺序为: $\beta_3 > \beta_2 > \beta_1$ 。

2.3.2 Shannon-Wiener多样性

乔木、灌木、草本植物的Shannon-Wiener多样性在群丛、群系和植被型各组织尺度之内和之间的分配关系见表2和图4II。最大Shannon-Wiener多样性都来自群丛内(α_1), 且所占比例较高, 分别为: 58.32%、85.77%和81.09%。群丛间(β_1)、群系间(β_2)和植被型间(β_3)对乔木层Shannon-Wiener多样性的贡献大小顺序为: $\beta_3 > \beta_2 > \beta_1$, 对灌木和草本层Shannon-Wiener多样性的贡献大小都为: $\beta_1 > \beta_3 > \beta_2$ 。

2.3.3 Simpson多样性

与Shannon-Wiener多样性的变化规律一致, 乔木、灌木、草本植物的最大Simpson多样性都来自

群丛内(α_1) (表3; 图4III), 且所占比例更大, 分别为: 56.38%、96.74%和95.70%。群丛间(β_1)、群系间(β_2)和植被型间(β_3)对乔木层Shannon-Wiener多样性的贡献大小顺序也为: $\beta_3 > \beta_2 > \beta_1$, 对灌木层和草本层的Shannon-Wiener多样性贡献大小顺序都为: $\beta_1 > \beta_3 > \beta_2$ 。

3 讨论

基于加性分配法的物种多样性多组织尺度研究, 从一个新的角度展现了整个区域的物种多样性格局, 多样性规律在不同尺度既有一致之处, 又各有特点, 呈现出了更多较为有意义的信息。

构成马栏林区区域多样性的成分(α_1 、 β_1 、 β_2 和 β_3)中, 无论用物种丰富度、Shannon-Wiener多样性或Simpson多样性指数, 乔木、灌木、草本植物(草本植物层的物种丰富度除外)均表现为群丛内物种多样性贡献最大, 说明群丛是度量物种多样性的最佳尺度, 它包括了物种多样性的大部分信息。这也从另一角度体现了将群丛作为植被基本分类单位的重要意义。草本植物层物种分布规律不明显(图

3III), 几乎很少有物种能够在所有生境类型中出现 (Cramer & Willig, 2002)。因此, 随着尺度的增大, 区域内随着生境类型的增加, 生境之间草本植物层物种差异也逐渐增大, 导致其最大物种丰富度出现在植被型间(β_3)。由于群丛尺度贡献最大, 其微小的变化就可能影响或改变整个区域物种多样性的原有格局, 因此是揭示物种多样性规律的关键尺度。分析引起群丛间物种多样性差异较大的原因(如相对应空间尺度上的环境因素、竞争作用大小、物种扩散程度等), 并对群丛尺度的物种构成进行动态监测, 再结合植被型尺度和群系尺度进行研究, 能促进对物种多样性规律的全面认识。

不同组织尺度物种多样性变化规律的一致性, 能够揭示该区物种多样性特点, 比应用单个尺度更具有说服力。马栏林区的Shannon-Wiener多样性在各个尺度上的百分比都大于Simpson多样性百分比。Shannon-Wiener和Simpson多样性指数对稀有种和常见种所赋的权重不同, Shannon-Wiener多样性指数对稀有种贡献较大, Simpson多样性指数则对常见种的多度变化比较敏感(Chandy *et al.*, 2006), 反映优势种在群落中的地位和作用。由此推断, 稀有种的分布决定了各组织尺度上群落间的物种多样性差异(Chandy *et al.*, 2006)。马栏林区无论乔木、灌木还是草本植物, 少数物种分布范围较广, 大多数物种分布相对局限。如在乔木层, 皂柳(*Salix wallichiana*)、冻绿(*Rhamnus utilis*)、毛山荆子(*Malus mandshurica*)等仅出现在1个群丛内; 白蜡(*Fraxinus chinensis*)仅局限于辽东栎群系和辽东栎+白桦群系中, 侧柏(*Platycladus orientalis*)只出现在辽东栎群系; 在灌木层, 白刺花(*Sophora davidii*)、杭子梢(*Campylotropis macrocarpa*)等仅在1个群丛内出现; 旱榆(*Ulmus glaucescens*)、黄蔷薇(*Rosa hugonis*)、毛叶欧李(*Cerasus dictyoneura*)仅存在于落叶阔叶林中。在草本植物层, 穿龙薯蓣(*Dioscorea nipponica*)、党参(*Codonopsis pilosula*)等在1个群丛内出现; 虎耳草(*Saxifraga stolonifera*)、夏枯草(*Prunella vulgaris*)、野苜蓿(*Medicago falcata*)等仅分布在2个群丛内; 费菜(*Sedum aizoon*)只出现在白桦和辽东栎+白桦群系, 蛇莓委陵菜(*Potentilla centigrana*)只局限于辽东栎和辽东栎+白桦群系, 猪殃殃(*Galium aparine* var. *tenerum*)只在白桦群系出现; 甘肃黄芩(*Scutellaria rehderiana*)、鹿蹄草(*Pyrola calliantha*)

只存在于落叶阔叶林等。

同时, 不同组织尺度呈现其特有的 β 多样性, 3种组织尺度上的 β 多样性大小顺序能够反映出相应尺度上各种因素组合影响的大小, 分析这些变化能够加深对物种多样性随组织尺度变化的认识。如以物种丰富度的变化为例, 在乔木层和灌木层, 群丛间(β_1)、群系间(β_2)和植被型间(β_3)对物种丰富度的贡献大小顺序均为: $\beta_3 > \beta_1 > \beta_2$, 说明该组织尺度上各种因素的组合影响较显著, 且差异最大, 从排序图(图3I和II)也可以看出, 植被型之间的位置分异显著。而从植被型到群系, 影响物种组成因素的异质性倾向于以相对均匀地分配到不同群系内的方式呈现出来(Hillebrand & Blenckner, 2002), 群系与群系之间物种丰富度差异相对较小; 而从群系到群丛, 随着尺度的减小, 在大组合尺度上未呈现的物种多样性信息逐渐凸显出来, 且环境的异质性又是以非均衡状态分别分配到了不同群丛之间, 因而导致了相对较大的物种丰富度差异。以Shannon-Wiener和Simpson多样性表示时, 不同尺度的 β 多样性大小顺序亦呈现出不同于物种丰富度的特点。Shannon-Wiener和Simpson多样性的大小受物种数和多度分布的共同影响, 一个生境中资源的数量和质量对物种多样性有一个组合的相互影响。资源的质量影响着维持的物种数量, 而资源的数量影响每个种的种群大小(戈峰, 2008)。因此, 各个组织尺度上 β 多样性不但在乔木、灌木和草本植物层有差异, 而且当其以不同的多样性指数表示时, 所得结果也各不相同。此外, 结合各组织尺度上的稀有种构成可以看出, 虽然物种多样性都主要由稀有种的分布决定, 但不同尺度上稀有种的分布情况是不一样的, 不但物种有差异, 而且每个种的多度也有差异。有的植物在群丛尺度上不是稀有种, 随着尺度的增大, 在群系或植被型尺度上却成为稀有种, 有的正好相反, 有的则无论在哪个尺度上都是稀有种。因此, 结合 β 多样性沿组织尺度的变化规律, 以及常见种和稀有种在不同组织尺度的变化情况进行分析, 更有利于理解区域物种多样性的格局和过程。

本研究首次立足于不同的植被组织尺度(植被型、群系和群丛), 运用加性分配和多尺度PCA排序法, 从一个新角度对马栏林区的物种多样性进行了研究, 研究结果可对揭示物种多样性格局和过程起

到重要作用。由于黄土高原环境条件相对较差, 植被类型相对较少, 物种组成较简单, 构成了该区特有的物种多样性变化规律, 如果将该方法运用到其他植被类型较为复杂的地区, 可能会得到更好的结果, 或揭示出更多本研究所没有发现的规律。这样的研究对于不同地区物种多样性规律的比较, 以及科学地实施区域物种多样性保护都具有重要意义。

参考文献

- Allan JD (1975). Components of diversity. *Oecologia*, 18, 359–367.
- Azovsky AI (2009). Structural complexity of species assemblages and spatial scale of community organization: a case study of marine benthos. *Ecological Complexity*, 6, 308–315.
- Bond EM, Chase JM (2002). Biodiversity and ecosystem functioning at local and regional spatial scales. *Ecology Letters*, 5, 467–470.
- Bunnell FL, Huggard DJ (1999). Biodiversity across spatial and temporal scales: problems and opportunities. *Forest Ecology and Management*, 115, 113–126.
- Chase JM, Leibold MA (2002). Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature*, 416, 427–430.
- Chandy S, Gibson DJ, Robertson PA (2006). Additive partitioning of diversity across hierarchical spatial scales in a forested landscape. *Journal of Applied Ecology*, 43, 792–801.
- Chen XY (陈小勇), Lu HP (陆慧萍), Ying XY (应向阳), Song YC (宋永昌) (2006). Additive partitioning of tree species diversity in Tiantong National Forest Park. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 17, 567–571. (in Chinese with English abstract)
- Cramer MJ, Willig MR (2002). Habitat heterogeneity, habitat associations, and rodent species diversity in a sandshinnery-oak landscape. *Journal of Mammalogy*, 83, 743–753.
- Crist TO, Veech JA, Gering JC, Summerville KS (2003). Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β and γ diversity. *The American Naturalist*, 162, 734–743.
- Department of Forestry of Shaanxi Province (陕西省林业厅) (1964). *Manual of Shaanxi Forestry (陕西林业手册)*. China Forestry Publishing House, Beijing. 22–53. (in Chinese).
- Du HQ (杜华强), Tang MP (汤孟平), Zhou GM (周国模), Xu WB (徐文兵), Liu EB (刘恩斌), Shi YJ (施拥军) (2007). Linking species diversity with spatial scale dependence to spatial patterns using multifractal analysis. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 27, 5038–5049. (in Chinese with English abstract)
- Ge F (戈峰) (2008). *Modern Ecology (现代生态学)*. Science Press, Beijing. 316–317. (in Chinese)
- Gering JC, Crist TO, Veech JA (2003). Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology*, 17, 488–499.
- Gonzalez-Megias A, Gomez JM, Sanchez-Pinero F (2007). Diversity-habitat heterogeneity relationship at different spatial and temporal scales. *Ecography*, 30, 31–41.
- Hamer KC, Hill JK (2000). Scale-dependence effects of habitat disturbance on species richness in tropical forest. *Conservation Biology*, 14, 1435–1440.
- He F, Legendre P, Bellehumeur C, LaFrankie JV (1994). Diversity pattern and spatial scale: a study of a tropical rain forest of Malaysia. *Environmental and Ecological Statistics*, 1, 265–286.
- Hillebrand H, Blenckner T (2002). Regional and local impact on species diversity—from pattern to processes. *Oecologia*, 132, 479–491.
- Leps J, Smilauer P (2003). *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO*. Cambridge University Press, New York. 136–152.
- Levin SA (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73, 1943–1967.
- Li B (李博) (2000). *Ecology (生态学)*. Higher Education Press, Beijing. 311. (in Chinese)
- Li YY (李裕元), Shao MA (邵明安) (2004). The change of plant diversity during natural recovery process of vegetation in Ziwuling area. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 24, 252–260. (in Chinese with English abstract)
- Maurer BA, Taper ML (2002). Connecting geographical distributions with population processes. *Ecology Letters*, 5, 223–231.
- McLaughlin JF, Roughgarden J (1993). Species interactions in space. In: Ricklefs R, Schluter D eds. *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago. 89–98.
- Peixoto JC, Souza MC, Diniz-Filho JAF, Bini LM (2000). Local and regional species diversity in South American Falconiformes: a geostatistical approach. *Acta Scientiarum*, 22, 409–413.
- Rahbek C (2005). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8, 224–239.
- Ricklefs RE (1987). Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, 167–171.
- Rodriguez-Zaragoza FA, Arias-Gonzalez JE (2008). Additive diversity partitioning of reef fishes across multiple spatial scales. *Caribbean Journal of Science*, 44, 90–101.
- Ru WM (茹文明), Zhang JT (张金屯), Zhang F (张峰), Zhang

- GP (张桂萍), Liu RX (刘瑞祥) (2006). Species diversity and community structure of forest communities in Lishan Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 17, 561–566. (in Chinese with English abstract)
- Stendera SES, Johnson RK (2005). Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple spatial scales. *Freshwater Biology*, 50, 1360–1375.
- Summerville KS, Boulware MJ, Veech JA, Crist TO (2003). Spatial variation in species diversity and composition of forest lepidoptera in eastern deciduous forests of North America. *Conservation Biology*, 17, 1045–1057.
- Turner WR (2006). Interactions among spatial scales constrain species distributions in fragmented urban landscapes. *Ecology and Society*, 11, 6.
- Wang SZ (王顺忠), Chen GC (陈桂琛), Bai YP (柏玉平), Zhou GY (周国英), Sun J (孙菁) (2005). Interrelation between plant species diversity and soil environmental factors in bird island of Qinghai Lake. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 16, 186–188. (in Chinese with English abstract)
- Wheatley M, Johnson C (2009). Factors limiting our understanding of ecological scale. *Ecological Complexity*, 6, 150–159.
- Whittaker RH (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279–338.
- Whittaker RJ, Willis KJ, Field R (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28, 453–470.
- Wu JG (2004). Effects of changing scale on landscape pattern analysis: scaling relations. *Landscape Ecology*, 19, 125–138.
- Wu ZY (吴征镒) (1983). *Vegetation of China* (中国植被). Science Press, Beijing. 143–145. (in Chinese)
- Yang XB (杨小波), Zhang T (张桃), Wu QS (吴庆书) (2002). The relationship between biodiversity and soil fertility characteristics on abandoned fields in the tropical region of southern China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 22, 190–196. (in Chinese with English abstract)
- Yue M (岳明), Cui YT (崔延棠), Wang SF (王双峰) (2003). Analysis of species diversity on forest community in the Loess Plateau of North Shaanxi Province. *Bulletin of Soil and Water Conservation* (水土保持通报), 3, 39–45. (in Chinese with English abstract)
- Zhang T (张婷), Zhang WH (张文辉), Guo LJ (郭连金), Liu GB (刘国彬) (2007). Species diversity and community stability of *Populus simonii* plantations in different habitats in hilly area of the Loess Plateau. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 27, 340–347. (in Chinese with English abstract)
- Zhang YX (张育新), Ma KM (马克明), Qi J (祁建), Feng Y (冯云), Zhang JY (张洁瑜) (2009). Multi-scale analysis of plant species diversity of Oak (*Quercus liaotungensis*) forest at Dongling Mountain, Beijing. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 29, 2179–2185. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 马克平 责任编辑: 王 葳