

天童国家森林公园树种多样性的加性分配*

陈小勇^{1,2,*} 陆慧萍¹ 应向阳¹ 宋永昌^{1,2}

(¹ 华东师范大学, 上海 200062; ² 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200062)

【摘要】 根据物种丰富度、Shannon 指数和 Simpson 指数建立的物种多样性分配方法, 提出分异度系数, 对天童森林公园内不同森林类型的树种多样性进行了分析. 结果表明, 基于物种丰富度指数, 总体的多样性只有小部分归功于样方内多样性, 而多样性大多分配在样方间、亚群丛间或群丛间, 例如在木荷-栲树群丛中, 样方内只贡献了 20.3% 的物种丰富度. 而在 Shannon 指数和 Simpson 指数中, 多样性大多分配在样方内. 这种差异主要是由于后两种指数不仅考虑了物种的存在与否, 也考虑了其在样方内的多度. 同时比较分析了加性分配与传统方法的结果.

关键词 加性分配 天童森林公园 树种多样性 α 多样性 β 多样性 γ 多样性

文章编号 1001-9332(2006)04-0567-05 **中图分类号** Q16 **文献标识码** A

Additive partitioning of tree species diversity in Tiantong National Forest Park. CHEN Xiaoyong^{1,2}, LU Huiping¹, YING Xiangyang¹, SONG Yongchang^{1,2} (¹East China Normal University, Shanghai 200062, China; ²Shanghai Key Laboratory for Ecological Processes and Restoration in Urban Area, Shanghai 200062, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2006, 17(4): 567~571.

In recent decade, the additive partitioning of species diversity has been revived, and used to describe a variety of diversity patterns. This paper analyzed the additive partitioning of tree species diversity in Tiantong National Forest Park, based on species richness, Shannon index and Simpson index. For species richness, small part was partitioned within plots, and most diversity was partitioned among plots or (sub-) associations. For example, in *Schimeto-Castanopsietum fargesii* association, only 20.3% of the species richness was assigned within plots. However, for Shannon index and Simpson index, most diversity was partitioned within plots, because these indices gave consideration to both species number and its abundance in each plot. The results of additive partitioning were also compared to those of traditional method in this paper.

Key words Additive partitioning, Tiantong Forest Park, Tree species diversity, α diversity, β diversity, γ diversity.

1 引言

物种多样性已成为生态学研究的主要内容之一^[18], 也是衡量不同单元优先保护的关键依据^[1]. 物种多样性的测定一般考虑物种的存在与否和各物种的多度两部分的数据; 仅考虑前者多使用物种丰富度, 而综合考虑两部分则常用 Simpson 指数和 Shannon 信息度指数^[9]. 由于物种多样性涉及不同的空间层次, Whittaker^[19] 将其进一步定义为群落内 (即 α 多样性)、群落间多样性 (即 β 多样性) 以及所有群落的总体多样性 (即 γ 多样性).

尽管从定义上明确了 α 、 β 和 γ 多样性三者间的关系, 但在具体测定时如何测度存在不同的理解和策略, 这些方法可以归纳为两类. 一种是乘积方法, 如 Whittaker^[19] 最早给出的关系: $\beta = \gamma/\alpha$, 即 $\gamma = \alpha \times \beta$. 在此基础上发展了系列计算公式^[5]. 这类方法中, β 多样性反映了 α 多样性在单元间的变化

率^[8], 其中一个不足就是 α 、 β 不在一个可比的统一平台上, 不容易解释, 制约了 α 、 β 和 γ 多样性研究的发展^[16], 使得多数研究停留在简单的 α 、 β 多样性参数的计算上. 另一类方法是加性方式. 该方法最早可以追溯到 MacArthur 在 1966 年^[10] 的工作, 但未与多样性的分配联系起来. 近几年, 这种物种多样性的加性分配方法已引起学者们的重视^[6, 16], 先后提出了几种分配方法^[2, 6, 13], 并在物种多样性的景观格局、生境层次格局以及时间格局等方面得到广泛应用^[2, 3, 7, 17].

关于多样性在单元内和单元间的分配, 种群遗传学针对遗传多样性建立了成熟的体系. 这些体系有严密的数理基础并被广泛采用, 其中一些与生态学中的 α 、 β 多样性加性分配方法相类似, 如等

* 国家自然科学基金项目(30070143, 30130060)和“211”重点学科建设资助项目.

** 通讯联系人. E-mail: xychen@des.ecnu.edu.cn
2005-03-16 收稿, 2006-02-12 接受.

位基因数目对应于物种丰富度, Nei's 基因多样性指数^[12]与 Simpson 指数、Gini 指数同形, 只是分别采用等位基因频率与物种的个体数/重要值等的不同, 因而可将不同层次遗传多样性的分配方法用于物种多样性的分配中. 本文结合遗传多样性研究中的分配方法和原理, 建立基于物种丰富度、Shannon 指数和 Simpson 指数的物种多样性加性分配方法, 研究浙江天童国家森林公园内森林群落内树种多样性.

2 模型的建立

2.1 物种多样性的加性分配原理和方法

α 、 β 、 γ 多样性间的关系目前多采用 Whittaker^[19] 建立的乘积关系: $\beta = \gamma/\alpha$, 以使 α 和 β 多样性具有不同的性质, 不具可比性. 实际上, Whittaker 进一步做了修正, 表述为: $\beta = \gamma/\bar{\alpha} - 1$ ^[5,11]. 由此可以得到: $\gamma = \bar{\alpha} + \bar{\alpha}\beta$; 可简写成: $\gamma = \bar{\alpha} + \beta'$. β' 为 Whittaker 最初表述的、反映 α 多样性变化率的 α 多样性与 α 多样性均值的乘积, 与 α 多样性具有直接可比性^[7].

α 、 β 、 γ 多样性三者之间存在一种加性关系:

$$\gamma = \alpha + \beta$$

其中, α 为单元(如图 1 中的样方、样地、地点、生态区等)内多样性均值, β 为单元间的多样性, 即单元之间的差异程度. 当所有研究单元具有相同的物种时, 以物种丰富度测定的 $\gamma = \alpha$, $\beta = 0$.

由于存在不同层次, 某层次的物种多样性既是较低层次单元之和的 γ 多样性, 也是组成更高层次的 α 多样性. 因此有一般公式:

$$\alpha_{n+1} = \bar{\alpha}_n + \beta_n$$

其中, $\bar{\alpha}_n$ 和 β_n 分别是第 n 层次的 α 多样性的均值和 β 多样性, α_{n+1} 是更高一个层次的 α 多样性, 也是所有 n 层次的 γ 多样性.

在遗传多样性测定中, 采用 G_{ST} 测定遗传分化程度:

$$G_{ST} = (H_s - H_p)/H_p$$

其中, H_s 、 H_p 分别为物种和种群水平上的遗传多样性.

类似地, 也可以计算不同单元物种多样性的差异程度, 暂且称之为分异度系数(D_n). 其算式为:

$$D_n = \beta_n/\alpha_{n+1} = 1 - \bar{\alpha}_n/\alpha_{n+1}$$

对于物种丰富度来说, 以上指标分别用物种数(S)代入即可.

Shannon 指数:

$$H_{Shannon} = - \sum p_i \ln p_i$$

其中, p_i 为第 i 个物种重要值比率.

Simpson 指数:

$$H_{Simpson} = 1 - \sum p_i^2$$

较高层次的 Shannon 多样性指数、Simpson 指数根据较低层次数据合并后的总体平均 p_i 值计算.

为了解加性关系和乘积关系计算的 β 多样性的差异, 利用乘积关系($\beta = \gamma/\bar{\alpha}$)计算 β 多样性(或者称为物种替换速率).

2.2 数据来源

本文数据来自天童国家森林公园调查的森林群落^[15]. 天童国家森林公园内森林群落可以划分为常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林、针叶林和竹林 5 种类型 7 个群丛、群落. 地带性植被为常绿阔叶林, 有木荷-栲树(*Schimeto-Castanopsietum fargesii*) 群丛、绵栎-云山青冈(*Lithocarpeto-Cyclobalanopsietum nubii*) 群丛 2 种类型. 其中木荷-栲树群丛又可划分为 3 个亚群丛: 典型亚群丛、含苦槠(*Castanopsis sclerophyllae*) 的亚群丛和含杨梅叶蚊母树(*Distylium myricoides*) 的亚群丛^[15]. 常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林和落叶阔叶林采用每木调查法进行, 计算相对重要值. 针叶林和竹林采用法瑞学派的调查方法, 得到综合多盖度值. Shannon 指数和 Simpson 指数计算时分别将重要值代入进行计算, 以避免因个体数不能很好地反映不同种类在群落中相对重要性的不足.

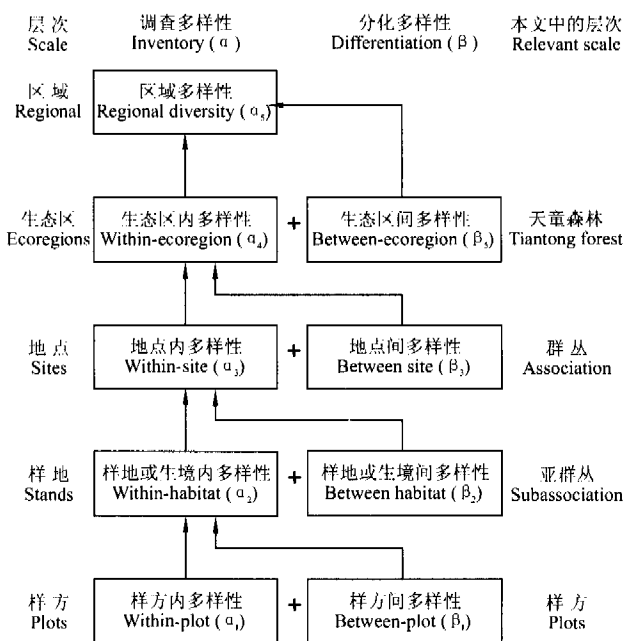


图 1 不同层次 α 、 β 多样性的加性分配关系(改自 Gering 等, 2003) 及本文中的层次

Fig.1 Additive partitioning of biodiversity at different scales (modified from Gering *et al.*, 2003).

α_1 、 α_2 、 α_3 和 α_4 分别为 Whittaker(1960)的点多样性、 α 多样性、 γ 多样性和 ϵ 多样性, β_1 、 β_2 和 β_3 分别为 Whittaker(1960)的格局多样性、 β 多样性和 δ 多样性 α_1 , α_2 , α_3 and α_4 are corresponding to point diversity, α diversity, γ diversity and ϵ diversity; β_1 , β_2 and β_3 are pattern diversity, β diversity and δ diversity (Whittaker 1960).

3 结果与分析

由图 2 可以看出, 调查的样方中有 64 个为森林群落, 各样方内树种种类有 1~26 个, 平均为 12.31 ± 6.73 个, 共有 105 个树种. 其中竹林中最少, 只有

1 个树种,常绿阔叶林中最高,互补性最大的前 10 个样方含有 80% 以上的树种,前 26 个样方中已涵盖了所有种类。

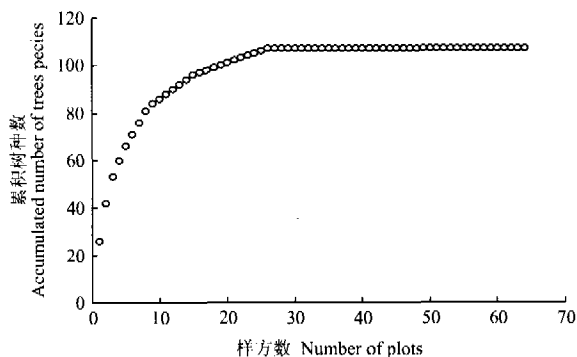


图 2 研究样地中累计树种数目

Fig.2 Accumulated number of tree species in surveyed plots.

对物种丰富度分析表明,落叶阔叶林、常绿落叶阔叶林和常绿阔叶林中单位面积上树种数,均明显高于针叶林、竹林。其中又以含杨梅叶蚊母树的木荷-栲树亚群丛最高,其次为绵槠-云山青冈群丛。木荷-栲树群丛中,样方间 α 多样性为 $13.2 \pm 2.7 \sim 18.5 \pm 2.4$ (平均为 15.3 ± 4.3),亚群丛内样方间的多样性为 $16.5 \sim 37.8$,亚群丛间的多样性为 31.7 (表 1)。因此,木荷-栲树群丛中物种丰富度反映的 γ 多样性为 75 ,其中样方间占 20.4% 、亚群丛内样方间占 37.3% 、亚群丛间占 42.3% ,表明在群丛水平上,物种丰富度反映的多样性主要存在于亚群丛间。

由于栲树群丛可进一步划分为 3 个亚群丛,而其他群丛没有分出,因此考虑天童森林公园内树种丰富度的分配时,忽略栲树群丛中的亚群丛一级。样方内的物种丰富多样性仅占总体丰富度的 9.8% ,群丛内样方间占 7.9% ,而分布于群丛间的丰富度达到 82.3% ,反映了群丛之间物种丰富度存在很大的差异。事实上,竹林这一类型所有样方具有相同的

树种,样方间的差异为 0,杉木林也有类似情况,除 1 个样方有 2 个树种外,其余都只有 1 个树种,与竹林的物种相似度为 0。

采用基于物种丰富度的乘积关系计算的 β 多样性为:典型亚群丛 3.18、含苦槠的亚群丛 3.49、含杨梅叶蚊母树亚群丛 1.89,大小趋势与加性关系得到的结果一致。不同群丛间物种丰富度的变化速率 (β 多样性) 为 1.73。

木荷-栲树群丛的 3 个亚群丛的 Shannon 指数、Simpson 指数高低与物种丰富度一致,含杨梅叶蚊母树亚群丛最高,典型亚群丛最低(表 1)。样方、亚群丛和群丛水平上的 Shannon 指数分别为 2.257、2.857 和 3.183,因此,分配在样方内、亚群丛内样方间、群丛内亚群丛间的分别占总体的 70.9% 、 18.9% 和 10.2% 。Simpson 指数则分别为 91.8% 、 6.1% 和 2.2% 。

由于杉木林、竹林采用的是法瑞学派调查方法,难以获得重要值信息,因此 Shannon 指数、Simpson 指数计算的多样性分配中未包括这两种类型(图 3)。从群丛水平来看,多样性大多分布于群丛内。天童森林公园森林群落的 Shannon 指数较高,达到 3.622,其中样方内、群丛内样方间、群丛间的比例分别为 60.3% 、 15.3% 和 24.5% 。绵槠-云山青冈群丛、南酸枣 (*Choerospondiaetum axillarii*) 群丛、鹅耳枥 (*Carpinus fargesiana*) 群落和马尾松 (*Pinus massoniana*) 群落的分异度系数分别为 18.7% 、 16.8% 、 20.6% 和 22.3% 。总体的 Simpson 指数为 0.955,其中样方内、群丛内样方间、群丛间的比例分别为 86.5% 、 3.7% 和 9.7% 。绵槠-云山青冈群丛、南酸枣群丛、鹅耳枥群落和马尾松群落的分异度系数分别为 4.3% 、 4.6% 、 4.0% 和 7.2% 。

表 1 木荷-栲树群丛 3 个物种多样性指标的加性分解

Table 1 Additive partitioning of species diversity, based on species richness, Shannon index and Simpson index, in *Schimeto-Castanopsietum fargesii* association

	物种丰富度 Species richness			Shannon 指数 Shannon index			Simpson 指数 Simpson index		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C
α_1	13.2 ± 2.7	15.2 ± 5.1	18.5 ± 2.4	2.095 ± 0.330	2.254 ± 0.320	2.507 ± 0.179	0.816 ± 0.091	0.851 ± 0.046	0.891 ± 0.020
β_1	28.8	37.8	16.5	0.630	0.710	0.377	0.068	0.056	0.030
γ_1	42.0	53.0	35.0	2.724	2.964	2.884	0.884	0.908	0.921
$D_1(\%)$	68.6	71.3	47.1	23.1	26.1	13.7	7.7	6.2	3.3
α_2		43.3 ± 9.1			2.857 ± 0.208			0.904 ± 0.037	
β_2		31.7			0.325			0.020	
γ_2		75.0			3.183			0.924	
$D_2(\%)$		42.3			10.2			2.2	

A: 典型亚群丛 Typical subassociation; B: 含苦槠亚群丛 *Castanopsietosum sclerophyllae* subassociation; C: 含杨梅叶蚊母树亚群丛 *Distylietosum myricoides* subassociation. α_1, α_2 分别为样方和亚群丛水平的 α 多样性 α_1, α_2 are α diversity at plot and subassociation levels, respectively; β_1, β_2 分别为样方和亚群丛水平的 β 多样性 β_1, β_2 are diversity at plot and subassociation levels, respectively; D_1, D_2 分别为样方和亚群丛水平的分异度系数 D_1 and D_2 are difference coefficients at plot and subassociation levels, respectively.

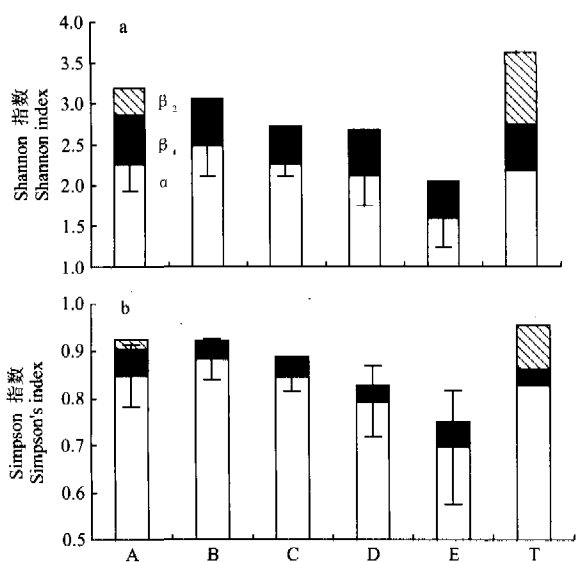


图3 天童国家森林公园不同森林类型多样性分配

Fig. 3 Additive partitioning of tree species diversity in Tiantong National Forest Park.

A: 木荷-栲树群丛 *Schimeto-Castanopsietum fargesii* association; B: 绵楮-云山青冈群丛 *Lithocarpeto-Cyclobalanopsietum nubii* association; C: 南酸枣群丛 *Choerospondiaetum axillarii* association; D: 鹅耳枥群落 *C. fargesii* community; E: 马尾松群落 *P. massoniana* community; T: 所有森林类型 Total forest types.

4 讨 论

4.1 天童国家森林公园树种多样性

天童国家森林公园面积不大,但树种多样性较丰富,在64个样方中存在105个树种.从树种性质来看,既有典型的大陆性气候种类,也有反映海洋性气候特征的树种.这与天童所处的地理位置有关^[15].

调查的物种多样性以常绿阔叶林最多,其中木荷-栲树群丛为顶级类型,按干扰程度、分布海拔划分出3个亚群丛.从空间分布来看,典型亚群丛位于含苦槠亚群丛和含杨梅叶蚊母树亚群丛之间^[15],其多样性略低于存在一定干扰的含苦槠亚群丛,也低于分布略偏高、近山脊线防火道的含杨梅叶蚊母树亚群丛.这种格局符合中度干扰假说.含苦槠亚群丛和含杨梅叶蚊母树亚群丛分别位于顶级植被类型与其他群落类型的接壤处,边缘效应也会导致物种多样性增加.

以物种丰富度指标测定树种多样性的分配,大多数多样性分配在不同的群落类型之间,反映了不同群落类型在主要组成种类方面存在较大的差异.从某种角度来讲,这种差异实际上已经在群落类型/群丛的命名中得到反映.天童国家森林公园不同群落类型、群丛的划分采用的是法瑞学派的方法.该方法进

行群落分类时特别重视对物种的区系组成分析,从中提出特征种、区分种,从而在此基础上划分出群落类型^[14].以物种丰富度为基础进行物种多样性分配研究时,基本上都存在较大的 α 多样性,而 β 多样性往往较小,说明以该指标为基础存在共同的特点.

4.2 物种多样性加性分配的优点

β 多样性的关系测定是物种多样性研究的热点之一,并已建立了不同的测定方法^[5].而这些方法基本上都是根据乘积关系建立起来的,反映的是物种替代速率.在这种关系中, α 多样性与 β 多样性是不同性质的结果,无法衡量差异性(β 多样性)和单元内的多样性(α 多样性)在总体物种多样性中的相对贡献,特别是无法阐释更多的生态学意义,使得对 β 多样性的研究停留在指数的计算上.

加性分配关系也将 γ 划分为两个可加的部分:样本内的物种多样性(α)和样本间多样性(β).它具有明显的优点^[16]:1)由于 α 多样性为样本内多样性的均值, β 多样性为样本 α 多样性补集的平均值,因而不仅适合于物种丰富度指数,也适合Shannon指数和Simpson指数.2)由于 α 多样性、 β 多样性都是平均值,因而可以简便地对两者进行比较.而传统的乘积关系中, α 多样性、 β 多样性的单位不同,例如以丰富度来说,物种是 α 多样性的单位,而 β 多样性无量纲.另外, β 多样性是根据样本间两两相比较计算的结果,即物种周转率.3)乘积关系中的 β 多样性取决于对变化梯度的界定.对于同一组数据,不同的环境梯度得到的 β 多样性不同,而采用加性关系,不论如何界定环境梯度,结果是一样的.4)加性分配中的 β 多样性的测定具有很强的可塑性,不用考虑是沿着空间尺度,还是时间尺度,甚至还可以根据几乎所有界定的类型(例如功能群、食性等)进行计算物种多样性的分配.

4.3 不同多样性指数加性分配结果比较

3个测定物种多样性的指标(物种丰富度、Shannon指数和Simpson指数)中,物种丰富度不考虑各物种的多度,具有简单可加性,不同样方之间的数据可以简单合并,不同层片的数据也可以简单合并,结果可比性强,但是其结果容易受样本数的影响.一般来讲,同一类型的样方数目越多,该类型可能包含的物种数越多,存在于样方间的物种数也越多,即 β 多样性较大;例如,本文中涉及的木荷-栲树群丛中的典型亚群丛有9个样方,含杨梅叶蚊母树的亚群丛只有6个样方,尽管含杨梅叶蚊母树的亚

群丛平均每个样方含有 18.5 ± 2.4 个树种,显著多于典型亚群丛的 13.2 ± 2.7 种(表 1),但含杨梅叶蚊母树的亚群丛总树种数为 35 种,少于典型亚群丛的 42 种.另外,具体样方的面积大小也明显影响着样方内的物种数,从而影响到 α 多样性.样方面积较大时,存在于各样方内的物种数将较多,样方间的差异较小,这样计算的 β 多样性将较低.样方面积大小带来的影响可以采用稀化技术(rarefaction)处理^[4].

Shannon 指数和 Simpson 指数综合考虑了物种数目和各物种的多度,受样方面积大小、样本数的影响较小,但是不同样方的结果不能简单相加,需要对具有可比性的原始数据进行合并汇总再行计算,但是不同类型之间的数据能否简单合并值得斟酌.另外,乔木层、灌木层、草本层、层间植物的多样性指数也不能合并简单计算,再加上不同层片的数据往往采用不同大小的样方以及多度数据的测度方法不同,因此,即使通过一定的手段(如赋予权重)加以综合,但是可比性也存在较大的问题.

参考文献

- 1 Chen X-Y(陈小勇), Li Y-Y(李媛媛), Lu H-P(陆慧萍). 2002. Identification of geographic priority for biodiversity conservation. In: Chen Y-Y(陈宜瑜) ed. Biodiversity Conservation and Regional Sustainable Development. Beijing: China Forestry Press. 28~36 (in Chinese)
- 2 Gering JC, Crist TO. 2002. The alpha-beta-regional relationship: Providing new insights into local-regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. *Ecol Lett*, **5**: 433~444
- 3 Gering JC, Crist TO, Veech JA. 2003. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: Implications for regional conservation of biodiversity. *Conserv Biol*, **17**: 488~499
- 4 Hurlbert SH. 1971. The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology*, **52**: 577~586
- 5 Koleff P, Gaston KJ, Lennon JJ. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *J Anim Ecol*, **72**: 367~382
- 6 Lande R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, **76**: 5~13
- 7 Lu H-P(陆慧萍), Shen L(沈浪), Zhang X(张欣), et al. 2004. Identifying populations for priority conservation II. Models based on haplotype richness and their applications in *Ginkgo biloba*. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **24**(10): 2312~2316 (in Chinese)
- 8 Ma K-P(马克平), Liu C-R(刘灿然), Liu Y-M(刘玉明). 1995. Methods measuring biodiversity III. Methods for β diversity. *Chin Biodiver* (生物多样性), **3**(1): 38~43 (in Chinese)
- 9 Ma K-P(马克平), Liu Y-M(刘玉明). 1994. Methods measuring biodiversity I. Methods for α diversity. *Chin Biodiver* (生物多样性), **2**(4): 231~239 (in Chinese)
- 10 MacArthur R, Recher H, Cody M. 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. *Am Nat*, **100**: 319~332
- 11 Magurran AE. 1988. Ecological Diversity and Its Measurement. New Jersey: Princeton University Press.
- 12 Nei M. 1987. Molecular Evolutionary Genetics. New York: Columbia University Press.
- 13 Ricotta C. 2003. Additive partition of parametric information and its associated beta-diversity measure. *Acta Biotheor*, **51**: 91~100
- 14 Song Y-C(宋永昌). 2001. Vegetation Ecology. Shanghai: East China Normal University Press. (in Chinese)
- 15 Song Y-C(宋永昌), Wang X-R(王祥荣). 1995. Vegetation and flora of Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province. Shanghai: Shanghai Science & Technology Literature Press. (in Chinese)
- 16 Veech JA, Summerville KS, Crist TO, et al. 2002. The additive partitioning of species diversity: Recent revival of an old idea. *Oikos*, **99**: 3~9
- 17 Wagner HH, Wildi O, Ewald KC. 2000. Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landsc Ecol*, **15**: 219~227
- 18 Wang S-Z(王顺忠), Chen G-C(陈桂琛), Bai Y-P(柏玉平), et al. 2005. Interrelation between plant species diversity and soil environmental factors in bird island of Qinghai Lake. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **16**(1): 186~188 (in Chinese)
- 19 Whittaker RH. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol Monogr*, **30**: 279~338

作者简介 陈小勇,男,1967 年出生,博士,教授.主要从事植物生态、分子生态和恢复生态方面的研究,发表论文 70 余篇. Tel: 021-62232697; E-mail: xychen@des.ecnu.edu.cn

责任编辑 李凤琴