

山西霍山植被分类及不同演替阶段 群落物种多样性的比较分析

闫明, 毕润成

(山西师范大学生命科学学院, 山西 临汾 041004)

摘要: 采用双向指示种分析法(TWINSPAN)对山西霍山植被群落(12个样地56个样方)进行分类,并利用物种丰富度指数、多样性指数和均匀度指数对不同演替阶段的群落物种多样性进行了比较分析。结果显示,用TWINSPAN法可将56个样方划分为10组,命名为10个群丛:山核桃+毛白杨-虎榛子-唐松草群丛(I)、山核桃-虎榛子-白莲蒿群丛(II)、车前+艾+乌头群丛(III)、山核桃+油松-土庄绣线菊-细秆羊胡子草群丛(IV)、油松-绣线菊-细秆羊胡子草群丛(V)、油松-沙棘-白茅群丛(VI)、辽东栎+山核桃-黄刺玫-细秆羊胡子草群丛(VII)、华北落叶松-鹅耳枥-蛇莓群丛(VIII)、山梅花-石防风群丛(IX)和绣线菊-白茅群丛(X)。10个群丛可划分为6个演替阶段:弃耕地先锋群落阶段(群丛III)、草本群落阶段(群丛X)、灌木群落阶段(群丛IX)、先锋乔木群落阶段(群丛I和II)、混交林过渡群落阶段(群丛IV、V、VI和VIII)和顶级群落阶段(群丛VII)。随着演替的进行,霍山植被的物种多样性指数、丰富度指数和均匀度指数都呈增加的趋势,并在演替的中后期(混交林过渡群落阶段)达到最大值;而在不同的演替阶段,乔木层、灌木层和草本层的物种多样性指数的变化趋势也不同。各物种多样性指数中, Margalef丰富度指数与Shannon-Wiener多样性指数间有极显著的相关性($P < 0.01$),其余的物种丰富度指数、多样性指数和均匀度指数间也有显著的相关性($P < 0.05$)。说明山西霍山植被演替序列完整,在植被演替过程中,物种的种类和个体数量以及群落结构的复杂程度明显增加。

关键词: 山西霍山; 演替阶段; 群丛; 双向指示种分析法; 物种多样性指数; 相关性分析

中图分类号: Q948.15 文献标志码: A 文章编号: 1004-0978(2009)03-0056-07

Vegetation classification and comparative analysis of species diversity of community at different succession stages in Huoshan Mountain of Shanxi Province YAN Ming, BI Run-cheng (School of Life Sciences, Shanxi Normal University, Linfen 041004, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2009, 18(3): 56-62

Abstract: The classification of community (fifty-six quadrats belonging to twelve plots) of Huoshan Mountain vegetation in Shanxi Province was carried out by TWINSPAN, and the species diversity at different succession stages was also comparatively analyzed by using species diversity index, richness index and evenness index. The results show that using TWINSPAN, the fifty-six quadrats can be divided into ten groups, those are named as ten associations: Assoc. *Carya cathayensis* + *Populus tomentosa* - *Ostryopsis davidiana* - *Thalictrum aquilegifolium* var. *sibiricum* (I), Assoc. *Carya cathayensis* - *Ostryopsis davidiana* - *Artemisia sacrorum* (II), Assoc. *Plantago asiatica* + *Artemisia argyi* + *Aconitum carmichaeli* (III), Assoc. *Carya cathayensis* + *Pinus tabulaeformis* - *Spiraea pubescens* - *Eriophorum gracile* (IV), Assoc. *Pinus tabulaeformis* - *Spiraea salicifolia* - *Eriophorum gracile* (V), Assoc. *Pinus tabulaeformis* - *Hippophae rhamnoides* - *Imperata cylindrica* (VI), Assoc. *Quercus wutaishanica* + *Carya cathayensis* - *Rosa xanthina* - *Eriophorum gracile* (VII), Assoc. *Larix principis-rupprechtii* - *Carpinus turczaninowii* - *Duchesnea indica* (VIII), Assoc. *Philadelphus incanus* - *Peucedanum terebinthaceum* (IX) and Assoc. *Spiraea salicifolia* - *Imperata cylindrica* (X). These ten associations can be classified into six succession stages, that is abandoned land pioneer community stage (Assoc. III), herb community stage

收稿日期: 2009-02-16

基金项目: 山西省留学基金项目(20081073); 山西师范大学校基金项目(YZ08009)

作者简介: 闫明(1974—),男,山西临汾人,博士,副教授,主要从事植物生态学方面的教学与研究工作。

(Assoc. X), shrub community stage (Assoc. IX), pioneer arbor community stage (Assoc. I and II), mixed forest transitional community stage (Assoc. IV, V, VI and VIII) and climax community stage (Assoc. VII). Along with succession proceeding, all indexes of species diversity, richness and evenness appear rising trend, and reach to the maximum value at middle and late phases of succession (mixed forest transitional community stage). And the indexes of species diversity of tree layer, shrub layer and herb layer have a variant changing trend at different succession stages. There is an extremely significant correlation between Margalef's richness index and Shannon-Wiener's diversity index ($P < 0.01$), and the significant correlations also exist among other indexes of species diversity, richness and evenness ($P < 0.05$). It is suggested that there is a full succession series of vegetation in Huoshan Mountain, and during the process of vegetation succession, the number of species and individual and complexity of community structure are on the increase obviously.

Key words: Huoshan Mountain of Shanxi Province; succession stage; association; TWINSPLAN; species diversity index; correlation analysis

多样性研究的目的是深入了解物种的时空分布格局以及这些格局如何与特定的生态过程相联系并受其驱动^[1]。物种多样性是衡量群落结构与功能复杂性的一个重要指标,植被恢复过程中物种多样性的变化反映了植被的恢复程度,因此,通过群落的物种多样性可以全面认识植被恢复过程中群落的组成、发展和变化^[2]。植物群落的演替是植被生态学研究的一个重要方面,一直受到许多生态学家的关注,但由于大部分研究注重推断植被格局如何随时间发生变化,加之演替的原因非常复杂,从而阻碍了演替理论研究的进展^[3]。迄今为止,有关演替过程中群落物种多样性变化规律的研究多集中于热带和亚热带地区^[4-6],且多是根据历史资料和个人经验划分植物群落类型和演替阶段,对群落演替系列的发展趋势以及物种多样性在群落演替中的作用未能深入研究^[5-7]。

作者采用数量分类和物种多样性分析相结合的方法,对山西霍山暖温带地区植被群落进行分类并划分演替阶段,揭示不同演替阶段的物种多样性变化规律,以期为该区域植被物种多样性的保护与恢复提供理论依据。

1 研究区概况及研究方法

1.1 研究区概况

霍山地处太岳山脉南端,位于洪洞、霍州、古县及沁源交界处,地理位置为东经 $111^{\circ}40'$ ~ $112^{\circ}20'$ 、北纬 $36^{\circ}21'$ ~ $36^{\circ}45'$,主峰老爷顶海拔2 354 m。山脉大体呈东北—西南走向,土壤以褐土为主。整个山体基本上为南北走向,由于地质构造的原因,山体

为紧密皱褶的不对称背斜断块山体,西翼陡峭、东翼平缓,多为石灰岩覆盖。

霍山的气候属暖温带大陆性气候,位于东南季风气候区边缘,常受到东南沿海季风的影响,水热条件较好。年平均气温 9.3°C ~ 12.3°C ,7月份平均气温 25.1°C ~ 26.1°C ,1月份平均气温 -3.5°C ~ -4.5°C , $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 年平均活动积温为 $3\ 000^{\circ}\text{C}$ ~ $4\ 000^{\circ}\text{C}$,年平均无霜期160~180 d;年平均降水量500~700 mm,其中7月份至9月份的降水量占全年降水总量的65%^[8]。

霍山地区在中国植被区划中属暖温带夏绿林区,地带性植被为落叶阔叶林,由于长期的干扰和破坏,原生植被已不复存在;现存植被大都为人为次生植被和局部地区保存的天然次生类型。温性针叶林树种油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)和多种落叶阔叶乔木植物构成的混交类型是该区植被的一个显著特征^[9]。

1.2 野外调查方法

于2007年5月至6月对山西霍山七里峪国家森林公园海拔1 000~2 000 m的区域进行野外调查。采用系统取样法设置样地,海拔每升高100 m设置1~2个样地,共设置12个样地56个样方。其中,乔木群落样方面积为 $10\text{ m}\times 10\text{ m}$,在每一个乔木样方内的典型地段分别设置1个 $5\text{ m}\times 5\text{ m}$ 的灌木样方和1个 $1\text{ m}\times 1\text{ m}$ 的草本样方;灌木群落样方面积为 $5\text{ m}\times 5\text{ m}$,在每一个灌木样方内的典型地段设置1个 $1\text{ m}\times 1\text{ m}$ 的草本样方;草本群落样方面积为 $1\text{ m}\times 1\text{ m}$ 。

对各样地进行植物群落学的常规调查。记录乔木样方中乔木的种名、株数、高度、胸径、冠幅和枝下

高度,记录灌木样方中植物的种名、株(丛)数、高度和盖度,记录草本样方中植物的种名、株(丛)数和盖度;同时,记录每个样方的海拔、坡度、坡向、枯枝落叶层厚度、腐殖质厚度及土层厚度等环境特征。野外调查共记录104种植物。将野外调查所得数据进行数量分类,综合二者的分析结果确定霍山植被所处的不同演替阶段并分析物种多样性指数间的相关性。

1.3 数据处理与分析

数量分类采用PC-ORD 4.0软件中的双向指示种分析法(two-way indicator species analysis, TWINSpan)完成。以样方为实体,物种的重要值(IV)为属性,应用56个样方中104种植物的数量指标(即重要值),建立 104×56 维原始数据矩阵。乔木重要值(IV)和灌草重要值(IV')计算公式分别为: $IV = (\text{相对密度} + \text{相对胸高断面面积} + \text{相对频度})/3$; $IV' = (\text{相对密度} + \text{相对盖度} + \text{相对频度})/3$ 。

群落的物种多样性采用物种丰富度指数[Menhinick指数(D')与Margalef指数(R)]、多样性指数[Shannon-Wiener指数(H)和Simpson指数(D)]和均匀度指数[Pielou指数(J)]3类指标进行评价,各指标的计算方法参照文献[10]。使用SPSS 13.0软件对多样性指数的相关性进行分析。

2 结果和分析

2.1 山西霍山植被群落的TWINSpan分类结果及不同群丛的特征分析

通过野外调查,从山西霍山56个样方中共记录了104种植物,剔除频度小于5%的偶见种后,采用TWINSpan分析法可将56个样方划分为13组,结合实际的生态学意义,最终归并为10组(图1),依据中国植被的分类原则和系统^[11],这10个组分别被命名为10个群丛。

I. 山核桃+毛白杨-虎榛子-唐松草群丛(Assoc. *Carya cathayensis* + *Populus tomentosa* - *Ostryopsis davidiana* - *Thalictrum aquilegifolium* var. *sibiricum*)。该群丛包含样方25、26、27、28、29和31,为TWINSpan分类的第10组,是山核桃(*Carya cathayensis* Sarg.)和毛白杨(*Populus tomentosa* Carr.)的混交林,群丛总盖度约85%。其中,山核桃盖度为45%,平均高度12 m;毛白杨盖度为20%,平均

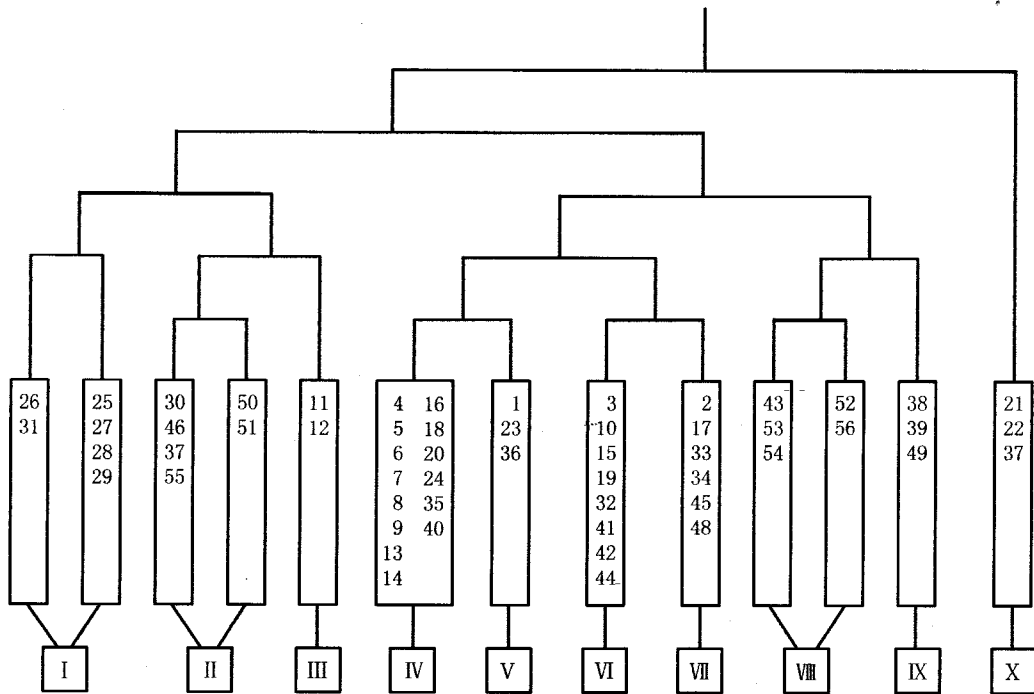
高度15 m;虎榛子(*Ostryopsis davidiana* Decaisne)盖度为30%,平均高度1.5 m;唐松草(*Thalictrum aquilegifolium* L. var. *sibiricum* Regel et Tiling)盖度30%,平均高度15 cm。该群丛中的伴生种类有紫丁香(*Syringa oblata* Lindl.)、红瑞木(*Swida alba* Opiz)、芍药(*Paeonia lactiflora* Pall.)及细秆羊胡子草(*Eriophorum gracile* Koch)等。

II. 山核桃-虎榛子-白莲蒿群丛(Assoc. *Carya cathayensis* - *Ostryopsis davidiana* - *Artemisia sacrorum*)。该群丛包含样方30、46、47、50、51和55,为TWINSpan分类的第9组,是山核桃林,群丛总盖度约80%。其中,山核桃盖度约75%,平均高度10 m;虎榛子盖度25%,平均高度2.5 m;白莲蒿(*Artemisia sacrorum* Ledeb.)盖度20%,平均高度为50 cm。该群丛中的伴生种类有大果榆(*Ulmus macrocarpa* Hance)、红瑞木、乌头(*Aconitum carmichaeli* Debx.)及白茅[*Imperata cylindrica* (L.) Raeuschel.]等。

III. 车前+艾+乌头群丛(Assoc. *Plantago asiatica* + *Artemisia argyi* + *Aconitum carmichaeli*)。该群丛仅包含样方11和12,为TWINSpan分类的第8组。该群丛中无乔木和灌木,主要为草本植物,群丛总盖度约70%。除优势种外,还有一些伴生种,如野豌豆(*Vicia sepium* L.)、林荫千里光(*Senecio nemorensis* L.)及问荆(*Equisetum arvense* L.)等。

IV. 山核桃+油松-土庄绣线菊-细秆羊胡子草群丛(Assoc. *Carya cathayensis* + *Pinus tabulaeformis* - *Spiraea pubescens* - *Eriophorum gracile*)。该群丛包含样方4、5、6、7、8、9、13、14、16、18、20、24、35和40,为TWINSpan分类的第7组,群丛总盖度80%。其中,山核桃盖度75%,平均高度10.5 m;土庄绣线菊(*Spiraea pubescens* Turcz.)盖度40%,平均高度1.2 m;细秆羊胡子草盖度60%,平均高度8 cm。该群丛中的伴生种有杜梨(*Pyrus betulifolia* Bunge)、白茅、菝葜草[*Arthraxon hispidus* (Trin.) Makino]和紫花地丁(*Viola philippica* Carr.)等。

V. 油松-绣线菊-细秆羊胡子草群丛(Assoc. *Pinus tabulaeformis* - *Spiraea salicifolia* - *Eriophorum gracile*)。该群丛包含的样方较少,只有样方1、23和36,为TWINSpan分类的第5组,群丛平均海拔1740 m,总盖度约90%。其中,油松盖度80%,平均高度12 m;绣线菊(*Spiraea salicifolia* L.)



I: 山核桃 + 毛白杨 - 虎榛子 - 唐松草群丛 Assoc. *Carya cathayensis* + *Populus tomentosa* - *Ostryopsis davidiana* - *Thalictrum aquilegifolium* var. *sibiricum*; II: 山核桃 - 虎榛子 - 白莲蒿群丛 Assoc. *Carya cathayensis* - *Ostryopsis davidiana* - *Artemisia sacrorum*; III: 车前 + 艾 + 乌头群丛 Assoc. *Plantago asiatica* + *Artemisia argyi* + *Aconitum carmichaeli*; IV: 山核桃 + 油松 - 土庄绣线菊 - 细秆羊胡子草群丛 Assoc. *Carya cathayensis* + *Pinus tabulaeformis* - *Spiraea pubescens* - *Eriophorum gracile*; V: 油松 - 绣线菊 - 细秆羊胡子草群丛 Assoc. *Pinus tabulaeformis* - *Spiraea salicifolia* - *Eriophorum gracile*; VI: 油松 - 沙棘 - 白茅群丛 Assoc. *Pinus tabulaeformis* - *Hippophae rhamnoides* - *Imperata cylindrica*; VII: 辽东栎 + 山核桃 - 黄刺玫 - 细秆羊胡子草群丛 Assoc. *Quercus wutaishanica* + *Carya cathayensis* - *Rosa xanthina* - *Eriophorum gracile*; VIII: 华北落叶松 - 鹅耳枥 - 蛇莓群丛 Assoc. *Larix principis-rupprechtii* - *Carpinus turczaninowii* - *Duchesnea indica*; IX: 山梅花 - 石防风群丛 Assoc. *Philadelphus incanus* - *Peucedanum terebinthaceum*; X: 绣线菊 - 白茅群丛 Assoc. *Spiraea salicifolia* - *Imperata cylindrica*. 方框中的阿拉伯数字表示样方号 Arabic numerals in panes represent the quadrat codes.

图1 山西霍山植被群落56个样方的TWINSpan分类树状图
 Fig. 1 Dendrogram of TWINSpan classification of fifty-six quadrats in Huoshan Mountain of Shanxi Province

盖度40%，平均高度1.3 m；细秆羊胡子草盖度50%，平均高度10 cm。该群丛中的伴生种有白皮松 (*Pinus bungeana* Zucc. et Endl)、山核桃、北京丁香 (*Syringa peginensis* Rupr.)、白茅和地榆 (*Sanguisorba officinalis* L.)等。

VI. 油松 - 沙棘 - 白茅群丛 (Assoc. *Pinus tabulaeformis* - *Hippophae rhamnoides* - *Imperata cylindrica*)。该群丛包含样方3、10、15、19、32、41、42和44，为TWINSpan分类的第6组，群丛总盖度95%。其中，油松盖度为90%，平均高度为10 m；沙棘 (*Hippophae rhamnoides* L.)盖度为50%，平均高度为1.2 m；白茅盖度25%，平均高度30 cm。该群丛中的伴生种有辽东栎 (*Quercus wutaishanica* Mayr.)、白桦 (*Betula platyphylla* Suk.)、胡颓子 (*Elaeagnus pungens* Thunb.)、绣线菊及细秆羊胡子草等。

VII. 辽东栎 + 山核桃 - 黄刺玫 - 细秆羊胡子草群丛 (Assoc. *Quercus wutaishanica* + *Carya cathayensis* - *Rosa xanthina* - *Eriophorum gracile*)。该群丛包含样方2、17、33、34、45和48，为TWINSpan分类的第4组，群丛海拔1 640 ~ 1 740 m，总盖度70%。其中，辽东栎盖度50%，平均高度10.5 m；山核桃盖度40%，平均高度8 m。该群丛中的伴生种有毛白杨、红瑞木、筋骨草 (*Ajuga ciliata* Bunge)及长柱金丝桃 (*Hypericum longistylum* Oliv.)等。

VIII. 华北落叶松 - 鹅耳枥 - 蛇莓群丛 (Assoc. *Larix principis-rupprechtii* - *Carpinus turczaninowii* - *Duchesnea indica*)。该群丛包含样方43、52、53、54及56，为TWINSpan分类的第3组，群丛海拔1 840 m，总盖度80% ~ 90%。其中，华北落叶松 (*Larix principis-rupprechtii* Mayr.)盖度75%，平均高度10 m；

鹅耳枥 (*Carpinus turczaninowii* Hance) 盖度 25%, 平均高度 1.8 m; 蛇莓 [*Duchesnea indica* (Andrews) Focke] 盖度 20%, 平均高度 10 cm。该群丛中的伴生种有辽东栎、白桦、细秆羊胡子草、茜草 (*Rubia cordifolia* L.) 等。

IX. 山梅花 - 石防风群丛 (Assoc. *Philadelphus incanus* - *Peucedanum terebinthaceum*)。该群丛包含样方 38、39 和 49, 为 TWINSpan 分类的第 2 组, 群丛总盖度 60% ~ 70%。其中, 山梅花 (*Philadelphus incanus* Koehne) 盖度 30%, 平均高度 2.0 m; 石防风 [*Peucedanum terebinthaceum* (Fisch.) Fisch. ex Turcz.] 盖度 50% ~ 60%, 平均高度 12 cm。该群丛中的伴生种有毛榛 (*Corylus mandshurica* Maxim.)、黄刺玫 (*Rosa xanthina* Lindl.)、乌头、蛇莓及金银忍冬 [*Lonicera maackii* (Rupr.) Maxim.] 等。

X. 绣线菊 - 白茅群丛 (Assoc. *Spiraea salicifolia* - *Imperata cylindrica*)。该群丛包含样方 21、22 和 37, 为 TWINSpan 分类的第 1 组, 分布于海拔 1 650 m 处, 群丛总盖度 80% ~ 90%。其中, 绣线

菊盖度 20%, 平均高度 2.5 m; 白茅盖度 60% ~ 70%, 平均高度 45 cm。群丛中的伴生种有紫丁香、胡颓子、长柱金丝桃、细秆羊胡子草及茜草等。

2.2 山西霍山植被不同演替阶段的划分及物种多样性指数的比较

2.2.1 不同演替阶段的划分 野外调查分析结果显示, 山西霍山植被具有完整的植被演替序列, 从弃耕地先锋群落开始, 经草本群落、灌木群落到早期森林群落, 进而到顶级森林群落。为了便于分析比较不同演替阶段群落多样性指数的变化, 将所调查的 10 个群丛划分为 6 个演替阶段, 分别为: 弃耕地先锋群落阶段 (群丛 III)、草本群落阶段 (群丛 X)、灌木群落阶段 (群丛 IX)、先锋乔木群落阶段 (群丛 I 和 II)、混交林过渡群落阶段 (群丛 IV、V、VI 和 VIII) 和顶级群落阶段 (群丛 VII)。

2.2.2 不同演替阶段物种多样性指数的综合比较 山西霍山植被不同演替阶段物种多样性指数的统计结果见表 1。

从表 1 可以看出, 随着演替的进行, 从弃耕地先

表 1 山西霍山植被不同演替阶段各层次的物种多样性指数

Table 1 Species diversity indexes of different layers of vegetation at different succession stages in Huoshan Mountain of Shanxi Province

层次 Layer	演替阶段 Succession stage	物种多样性指数 ¹⁾ Species diversity index ¹⁾				
		R	D'	H	D	J
草本层 Herb layer	弃耕地先锋群落阶段 Abandoned land pioneer community stage	2.616	1.262	2.163	0.379	0.841
	草本群落阶段 Herb community stage	1.380	0.797	1.413	0.290	0.741
	灌木群落阶段 Shrub community stage	1.502	1.188	1.310	0.272	0.687
	先锋乔木群落阶段 Pioneer arbor community stage	1.384	1.038	1.353	0.301	0.772
	混交林过渡群落阶段 Mixed forest transitional community stage	1.454	1.034	1.443	0.207	0.817
	顶级群落阶段 Climax community stage	1.527	0.874	1.580	0.231	0.789
灌木层 Shrub layer	草本群落阶段 Herb community stage	1.435	1.472	1.066	0.133	0.964
	灌木群落阶段 Shrub community stage	1.406	1.401	1.007	0.144	0.933
	先锋乔木群落阶段 Pioneer arbor community stage	1.388	1.393	1.119	0.271	0.842
	混交林过渡群落阶段 Mixed forest transitional community stage	1.895	1.207	1.430	0.191	0.899
	顶级群落阶段 Climax community stage	2.061	1.847	1.503	0.286	0.962
乔木层 Arbor layer	先锋乔木群落阶段 Pioneer arbor community stage	0.511	0.744	0.761	0.447	0.739
	混交林过渡群落阶段 Mixed forest transitional community stage	0.920	0.951	0.888	0.556	0.661
	顶级群落阶段 Climax community stage	0.826	0.962	0.806	0.446	0.784
综合 General	弃耕地先锋群落阶段 Abandoned land pioneer community stage	2.324	1.143	1.735	0.287	0.795
	草本群落阶段 Herb community stage	2.502	1.933	2.150	0.608	0.775
	灌木群落阶段 Shrub community stage	2.151	1.825	1.594	0.281	0.628
	先锋乔木群落阶段 Pioneer arbor community stage	2.684	2.579	2.601	0.613	1.122
	混交林过渡群落阶段 Mixed forest transitional community stage	3.571	2.813	3.237	0.834	0.902
	顶级群落阶段 Climax community stage	3.292	2.646	2.704	0.648	1.082

¹⁾ R: Margalef 丰富度指数 Margalef's richness index; D': Menhinick 丰富度指数 Menhinick's richness index; H: Shannon - Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener's diversity index; D: Simpson 多样性指数 Simpson's diversity index; J: Pielou 均匀度指数 Pielou's evenness index.

锋群落阶段到顶级群落阶段,群落的物种多样性指数基本上呈增高趋势。在弃耕地先锋群落阶段,群落的 Shannon - Wiener 指数(H)为 1.735, Margalef 丰富度指数(R)仅为 2.324;在顶级群落阶段,群落的 Shannon - Wiener 指数为 2.704, Margalef 丰富度指数为 3.292, 分别比弃耕地先锋群落阶段高 55.85% 和 41.65%, 而且, 顶级群落阶段的 Simpson 多样性指数(D)较弃耕地先锋群落阶段的增幅高达 125.78%。然而, 山西霍山植被各演替阶段群落物种多样性指数的增加呈现出一定的波动性变化, 具体表现为: 在演替过程中, 除 Pielou 均匀度指数(J)外, 混交林过渡群落阶段的其他物种多样性指数均高于顶级群落阶段。

由表 1 还可以看出, 在演替过程中, 灌木群落阶段物种多样性指数、丰富度指数和均匀度指数都低于草本群落阶段, 而先锋乔木群落阶段的物种多样性指数、丰富度指数和均匀度指数都高于灌木群落阶段和草本群落阶段。

2.2.3 不同层次植被物种多样性指数的比较 山西霍山植被不同层次在不同演替阶段的物种多样性指数的变化趋势不同(表 1)。由表 1 可见, 在乔木层的演替过程中, 除了 Pielou 均匀度指数以外, 在混交林过渡群落阶段乔木层的物种多样性指数最大; 而在顶级群落阶段, 乔木层的物种多样性指数反而降低。在灌木层的演替过程中, 灌木层的物种多样性指数都呈现出随演替进程而不断升高的趋势。在草本层的演替过程中, 除了 Pielou 均匀度指数以外, 其他的物种多样性指数都呈现出随演替进程而不断降低的趋势。

2.3 山西霍山植被不同演替阶段物种多样性指数的相关性分析

为了验证多样性指数的有效性, 对山西霍山植被不同演替阶段的物种多样性指数进行了相关性分析, 结果见表 2。由表 2 可看出, 山西霍山植被不同演替阶段各物种多样性指数间的相关性差异较大, 部分物种多样性指数间的相关性极强, 达到显著或极显著水平。其中, Margalef 丰富度指数(R)与 Shannon - Wiener 多样性指数(H)间的相关性最大, 相关系数为 0.967, 达到极显著水平($P < 0.01$); 其他物种多样性指数间的相关性也达到显著水平($P < 0.05$), 说明这些物种多样性指数均能较好地反映山西霍山植被不同演替阶段的物种多样性特征。

表 2 山西霍山植被不同演替阶段物种多样性指数间的相关系数矩阵¹⁾
Table 2 Matrix of correlation coefficient among different species diversity indexes of vegetation at different succession stages in Huoshan Mountain of Shanxi Province¹⁾

指数 Index	相关系数 Correlation coefficient				
	R	D'	H	D	J
R	1.000				
D'	0.796 *	1.000			
H	0.967 **	0.842 *	1.000		
D	0.632 *	0.866 *	0.767 *	1.000	
J	0.582 *	0.600 *	0.527 *	0.424 *	1.000

¹⁾ R : Margalef 丰富度指数 Margalef's richness index; D' : Menhinick 丰富度指数 Menhinick's richness index; H : Shannon - Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener's diversity index; D : Simpson 多样性指数 Simpson's diversity index; J : Pielou 均匀度指数 Pielou's evenness index. **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$.

3 讨 论

通过对不同演替阶段内不同群落类型中物种多样性的研究, 可以全面地认识植被演替过程中群落的组成、发展和变化^[2]。就演替过程中植物群落物种多样性的变化而言, 已有的研究表明: 在植物群落演替的早期, 群落内物种种类较少, 物种间的生态位重叠较少, 物种的资源利用率较低, 另外一些物种迁入该群落的机会较多; 随着演替的进行, 群落中的植物种类逐渐增多, 使得群落物种多样性增加; 在演替后期, 当群落较为稳定时, 优势种的地位增强, 由于竞争等因素, 群落的物种多样性反而降低, 所以, 群落中物种多样性的最大值可能出现在演替的中后期^[12-17]。本研究结果也证实, 随演替的推进, 山西霍山的植被群落物种多样性指数呈增加的趋势, 并在演替的中后期(混交林过渡群落阶段)基本达到最大值, 说明在植被演替过程中, 群落的物种数量逐渐增加, 并在混交林过渡阶段达到最多; 但顶级群落阶段物种多样性指数却低于混交林过渡群落阶段, 这可能是因为在顶级群落阶段, 许多乔木树种由于种间竞争而消失, 导致物种多样性降低。

山西霍山植被灌木群落阶段的物种多样性低于草本群落阶段, 主要是因为灌木群落阶段, 尽管在群落的垂直结构上出现了灌木层, 可是灌木种类较少, 且灌木层阻挡了部分光照, 使下层阳生草本植物的生长受到限制, 导致物种的种类、数量和分布均不同程度降低; 与灌木群落阶段相比较, 在草本群落阶段, 草本植物的物种数虽然不多, 但由于光照充足、

数量增多、分配也比较均匀,所以草本群落阶段物种多样性较大;在先锋乔木群落阶段,群落的结构更加丰富,垂直配置上出现了乔木层,使得群落内的物种种类和数量进一步增加,群落内的空间、光照和营养等资源进行重新分配,以满足不同物种对多维资源的不同需求,使先锋乔木群落的物种多样性增加。此外,不同演替阶段的群落物种多样性指数的变化还与群落结构特征有一定的关联。由于混交林过渡阶段群落内部光照、温度等环境因子变化较大,使群落内资源分布更加不均匀,造成物种分布的不均匀,致使 Pielou 均匀度指数降低。

群落的物种多样性和植被演替之间具有相互促进、相互依赖的关系。群落的演替增加了群落内的物种多样性,群落内的物种除了适应群落的环境外,还可以改善群落的环境。从生态系统的观点出发,物种多样性的增加改善了生态系统的功能,使生态系统内的能量流动和物质循环有利于群落的发展演替,但植物群落内的环境因子与物种多样性之间的关系比较复杂,在不同尺度上的表现有所不同^[18]。尽管如此,环境因子还是在群落演替的过程中对物种多样性水平起着决定性作用。在植被恢复的演替过程中,除了物种多样性等生物因素外,非生物因素例如气候、土壤、地形以及人为干扰都会对环境因子产生明显的影响。本研究中没有对霍山植被群落的环境因子进行调查和分析,因此,有关山西霍山暖温带植被群落环境因子与群落演替及群落物种多样性的关系还有待进一步的研究和分析。

参考文献:

- [1] Ricotta C, Avena G, Chiarucci A. An index of divergence from species to life-form diversity based on the notion of intrinsic diversity ordering[J]. *Plant Ecology*, 2002, 165(2): 217-222.
- [2] Sagar R, Raghubanshi A S, Singh J S. Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India[J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, 186: 61-71.
- [3] Pickett S T A, Collins S L, Armesto J J. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession [J]. *Vegetatio*, 1987, 69: 109-114.
- [4] 王凯博, 陈美玲, 秦娟, 等. 子午岭植被自然演替中植物多样性变化及其与土壤理化性质的关系[J]. *西北植物学报*, 2007, 27(10): 2089-2096.
- [5] 杨小波, 张桃林, 吴庆书. 海南琼北地区不同植被类型物种多样性与土壤肥力的关系[J]. *生态学报*, 2002, 22(2): 190-196.
- [6] 杨万勤, 钟章成, 陶建平, 等. 缙云山森林土壤速效 K 的分布特征及其与物种多样性的关系[J]. *生态学杂志*, 2001, 20(6): 1-3.
- [7] 范玮熠, 王孝安, 郭华. 黄土高原子午岭植物群落演替系列分析[J]. *生态学报*, 2006, 26(3): 706-714.
- [8] 茹文明, 张金屯, 毕润成, 等. 山西霍山森林群落林下物种多样性研究[J]. *生态学杂志*, 2005, 24(10): 1139-1142.
- [9] 毕润成. 山西霍山植被生态定量研究[J]. *山西师范大学学报: 自然科学版*, 1992, 12(2): 56-59.
- [10] 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 II. 丰富度、均匀度和物种多样性指数[J]. *生态学报*, 1995, 15(3): 268-277.
- [11] 中国植被编辑委员会. 中国植被[M]. 北京: 科学出版社, 1983: 143-156.
- [12] Auclair A N, Goff F G. Diversity relations of upland forests in the western Great Lakes area[J]. *American Naturalist*, 1971, 105: 499-528.
- [13] Bazzaz F A. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois[J]. *Ecology*, 1975, 56(2): 485-488.
- [14] Loucks O L. Evolution of diversity, efficiency and community stability[J]. *American Zoologist*, 1970, 10(1): 17-25.
- [15] Odum E P. Organic production and turnover in old field succession[J]. *Ecology*, 1960, 41(1): 34-49.
- [16] Westman W E. Diversity relations and succession in Californian coastal sage scrub[J]. *Ecology*, 1981, 62(1): 170-184.
- [17] 喻泓, 杨晓晖. 地表火对呼伦贝尔沙地樟子松林林下植物多样性的影响[J]. *植物资源与环境学报*, 2009, 18(1): 6-11.
- [18] Rosenzweig M L. *Species Diversity in Space and Time* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.