



北京松山自然保护区典型植物群落 物种多样性研究

赵 娜^{1,2}, 鲁绍伟^{1,2*}, 李少宁^{1,2}, 吴记贵³, 范雅倩³

(1 北京市林业果树科学研究院,北京 100093;2 北京燕山森林生态系统定位观测研究站,北京 100093;3 北京松山国家级自然保护区管理处,北京 102115)

摘要:基于 2017 年对北京松山自然保护区 6 种典型植物群落物种调查数据,选取 α 、 β 多样性指数描述植物群落乔、灌、草本层植被多样性特征,分析影响植物群落多样性的主导因素。结果表明:(1)研究区内共有 40 科 58 属 75 种植物种;主要乔木优势种为油松(*Pinus tabulaeformis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、毛白杨(*Populus tomentosa*)和山杨(*Populus davidiana*);灌木层优势种为土庄绣线菊(*Spiraea pubescens* Turcz.)和扁担杆(*Grewia biloba* G. Don);林下草本多以菊科植物(Compositae)为主。(2)不同植物生长型间 Shannon-Wiener 多样性与丰富度指数排序均为草本层>灌木层>乔木层;随着山体高度的增加,林下草本 α 多样性指数增大,草本物种丰富度、均匀度都对其 α 多样性影响较大。(3)分析从山底到山顶草本 β 多样性指数的变化趋势发现,草本共有种经历先减少后增加,物种替代率则呈先增大后降低的变化模式。研究认为,在今后生物多样性保护实施过程中,需按照自然演替规律,综合考虑冠层物种组成与结构、微地形的调控作用,制定合理可行的保护经验和技术,为森林群落多样性保护及其生态功能的发挥提供科学支撑。

关键词:植物物种多样性; 森林群落; α 多样性; β 多样性; 松山自然保护区

中图分类号:Q145⁺.1; S718.5 文献标志码:A

Study on Plant Diversity of Typical Plant Communities in Songshan Nature Reserve, Beijing

ZHAO Na^{1,2}, LU Shaowei^{1,2*}, LI Shaoning^{1,2}, WU Jigui³, FAN Yaqian³

(1 Beijing Academy of Forestry and Pomology Sciences, Beijing 100093, China; 2 Yanshan Forest Ecosystem Research Observation Station of Beijing, Beijing 100093, China; 3 Management of Songshan National Nature Reserve of Beijing, Beijing 102115, China)

Abstract: Based on the field survey of species composition and diversities in six typical plant communities of Songshan Nature Reserve, Beijing in 2017, we selected the diversity indices of α and β to describe the plant diversity characteristics of arborous, shrub and herbal layers and their main dominants. (1) The standard plots surveyed in Songshan Nature Reserve were composed of 75 species which belongs to 58 genera and 40 families. Major dominant species in arborous layer were *Pinus tabulaeformis* Carr., *Quercus mongolica*, *Populus tomentosa* Carr. and *Populus davidiana*. *Spiraea pubescens* Turcz. and *Grewia biloba* G. Don were dominant or sub-dominant species in the shrub layer. Compositae species were widely distributed in herbal layer. (2) Shannon-Wiener and richness indices were sized as herbal, shrub and arborous layer.

收稿日期:2018-07-24;修改稿收到日期:2018-10-19

基金项目:北京市农林科学院科技创新能力建设项目(KJCX20160301, KJCX 20170601);北京主要林木树种种质创新与生态功能评价、科技创新团队项目(TWKST 201609);科技创新服务能力建设-科研基地建设-林果业生态环境功能提升协同创新中心(2011 协同创新中心)(市级)

作者简介:赵 娜(1985—),女,博士,助理研究员,主要从事森林生态、水土保持等研究。E-mail: zhaona1019@126.com

* 通信作者:鲁绍伟,研究员,主要从事森林生态系统结构与功能、水土保持等研究。E-mail: hblsw8@163.com

The indices of α diversity in herbal layer increased with elevation, of which layer the richness and evenness influenced α diversity significantly. (3) Considering the variation of β diversity along the altitudinal gradient, herbaceous common species decreased at first and then increased, while turnover rates of species were gradually increased first and then decreased. Therefore, the synthetic regulation of stand structure and micro-topography should be considered on biodiversity conservation which followed the law of natural succession, formulating reasonable and feasible conservation experience and technology to provide scientific support for the protection of forest community diversity and its ecological function.

Key words: plant species diversity; forest community; α diversity; β diversity; Songshan Nature Reserve

植物群落的物种多样性既反映了环境与植物群落之间的相互关系^[1],也体现了各物种在群落中的优势度、均匀度和丰富度^[2],对其研究可深入了解群落物种的组成、群落变化及发展趋势,乃至预测生态系统的功能发挥^[3],因此植物群落的物种多样性及其与生态环境、群落和生态系统稳定性的相互关系已成为生态学的研究重点^[4]。 α 与 β 多样性共同构成了群落总体多样性或者一定地段的生物异质性。而 α 与 β 多样性指数并不一定发生协同变化^[5]。 β 多样性为沿环境梯度变化物种替代的程度^[6],同时也可反映群落物种组成的差异。不同 β 多样性指数具有不同的指示意义。二元属性测度的 β 多样性指数包括 Whittaker 指数(β_{ws})和 Cody 指数(β_C)。 β_{ws} 可直观反映 β 多样性与物种丰富度之间的关系。 β_C 则体现沿生境变化增加或失去物种数目。二元属性 β 多样性测度计算简单且易于使用,但未考虑群落中每个个体的相对多度,导致对稀有物种的作用过高评价。而数量数据 β 多样性测度,能够弥补二元属性 β 多样性测度的不足,以分析不同群落间的相似性系数。本研究采用 Jaccard 指数(C_J)、Sorenson 指数(C_S)和 Bray-Curtis 指数(C_N)3 种数量数据 β 多样性指数共同分析群落间的 β 多样性差异。

设立自然保护区仍然是保护生物多样性的核心举措^[7],是实现生物多样性及其生态系统服务的重要途径。北京松山国家级自然保护区,属华北地区保存比较完好的代表性暖温带山地森林生态系统,为北京地区防沙治沙起着至关重要的作用。松山自然保护区物种丰富、群落结构复杂^[8]。1986 年建区初期,由于缺乏重视与管理落后,资源过度开发,生物多样性受到严重威胁。目前已有针对松山自然保护区的人为干扰、生态旅游、环境教育与保护、森林资源及其服务价值评估等方面开展相关研究^[9-11]。地形、海拔等所引发环境综合作用共同控制物种组成与多样性的空间分布特征^[12-14]。因此,不仅要注重群落物种组成和多样性保护,同时探讨变化环境造成群落间多样性差异也至关重要。

因此,本研究在北京松山自然保护区、海拔高度 700~1 000 m 处,根据典型植被类型设置 6 块标准样地,调查植物群落乔木、灌木和草本层物种组成与 α 、 β 多样性特征,为进一步分析森林生态系统功能发挥以及自然保护区后续建设与保护措施的制定提供一定的数据支撑。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究固定样地设置于北京市延庆区西北部的松山国家级自然保护区界内,距市区 90 km(E115°43'44"~115°50'22", N40°29'9"~40°33'35")。该自然保护区西、北部分别与河北省赤城县大海坨国家级自然保护区相接,其西南部与河北省怀来县接壤,东部与北京市玉渡山自然保护区毗邻,南部与延庆区张山营镇相邻。松山国家级自然保护区总面积 4 671 hm²,森林覆盖率 87.65%。属暖温带大陆性季风气候区。年均温 6~8.5 ℃,年均日照时数 2 500 h,≥10 ℃积温为 2 500 ℃左右,无霜期 140 d,年降水量 470 mm,年蒸发量约 1 600 mm。

1.2 样地设置

2017 年 7 月,遵循样方布设与周围环境条件一致、避开林缘地带的原则,采用典型样方法,于北京松山自然保护区海拔 700~1 000 m 段,在其 6 个典型林分类型区内分别设置 1 块标准样地(60 m×60 m),在每个标准样地内分别设 3 块 20 m×20 m 乔木样方;在每个乔木样方内,随机设置 2 块 5 m×5 m 的灌木样方、3 块 1 m×1 m 的草本样方。所选样地区域内包含该自然保护区内典型地带性乔木油松(*Pinus tabulaeformis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、山杨(*Populus davidiana*)和毛白杨(*Populus tomentosa*)等(表 1)。

1.3 调查方法

对乔木样方内所有乔木层植被予以编号,并记录乔木层植被种名、株数、胸径(1.3 m 胸径)、株高、冠幅(四向冠幅均值)及枝下高等。每个灌木、草本

表 1 北京松山自然保护区标准样地基本概况

Table 1 Basic situation in standard sample-plots of six vegetation communities of Songshan Nature Reserve, Beijing

样地编号 Plot number	主要乔木树种 Major tree species	海拔 Elevation /m	叶面积指数 Leaf area index	坡度 Gradient /°	坡向 Slope direction	坡位 Slope location
1	蒙古栎 <i>Q. mongolica</i>	717	3.38	40	东北 Northeastward	坡中 Middle
2	油松 <i>P. tabulaeformis</i>	790	2.81	50	西南 Southwestward	坡中 Middle
3	毛白杨、胡桃楸、油松、山杏、榆树、大叶白蜡 <i>P. tomentosa</i> , <i>Juglans mandshurica</i> , <i>P. tabulaeformis</i> , <i>Armeniaca sibirica</i> , <i>Ulmus pumila</i> , <i>Fraxinus rhynchophylla</i>	810	3.51	60	西南 Southwestward	坡下 Lower
4	山杨 <i>P. davidiana</i>	880	2.94	59	西北 Northwestward	坡上 Upper
5	油松 <i>P. tabulaeformis</i>	940	2.91	49	西北 Northwestward	坡中 Middle
6	油松 <i>P. tabulaeformis</i>	950	2.57	54	西北 Northwestward	坡中 Middle

样方内,测定并记录灌木层、草本层物种种类名、数量、高度、冠幅、盖度和频度^[15]。

1.4 数据分析

1.4.1 重要值测度 计算固定样地内乔、灌、草物种的重要值:

$$\text{重要值} = (\text{相对频度} + \text{相对盖度} + \text{相对密度})/3 \quad (1)$$

1.4.2 多样性测度 本研究分别采用 α 和 β 多样性测度分析松山植物物种多样性的空间分布特征^[5]。

① α 多样性指数

本研究选取的 α 多样性指数包括 Simpson 指数 (H')、Shannon-Wiener 指数 (H)、Margalef 丰富度指数 (R)、Pielou 均匀度指数 (J_s 和 J_{sw}) 和 Alatalo 均匀度指数 (E_u), 计算公式如下:

$$\text{Simpson 多样性指数: } H' = 1 - \sum P_i^2 \quad (2)$$

Shannon-Wiener 多样性指数:

$$H = -\sum P_i^2 \ln P_i \quad (3)$$

Margalef 丰富度指数:

$$R = (S-1)/\ln P_i \quad (4)$$

Pielou 均匀度指数(包含 J_s 和 J_{sw}):

$$J_s = (1 - \sum P_i^2)/(1 - 1/s) \quad (5)$$

$$J_{sw} = H/\ln S \quad (6)$$

Alatalo 均匀度指数:

$$E_u = \left[\frac{1}{\sum P_i^2} - 1 \right] / [\exp(-\sum P_i \ln P_i) - 1] \quad (7)$$

式中, $P_i = N_i/N$ 表明第 i 种的相对重要值; N_i 是第 i 种的重要值; N 为全部物种的个数之和; S 表示样方中的物种总数。

② β 多样性指数

本文选用的 β 多样性指数,包括基于二元属性数据的 Cody 指数 (β_c)、基于数量数据的相似性系数 Jaccard 和 Sorenson 指数 (C_j 和 C_s 指数)、Whittaker

er 指数 (β_{ws}) 以及 Bray-Curtis 指数 (C_N), 计算公式如下:

$$\text{Cody 指数: } \beta_c = (b+c)/2 \quad (8)$$

$$\text{Jaccard 指数: } C_j = a/(a+b+c) \quad (9)$$

$$\text{Sorenson 指数: } C_s = 2a/(2a+b+c) \quad (10)$$

式中, a 为 2 个研究样地中的共有物种数目; b 是沿生境梯度所失去的物种数目, 即上一个梯度内存在但在下一个梯度没有的物种数目; c 指沿生境梯度所增加的物种数目, 即上一个梯度不存在而在下一个梯度内存在的物种数目。

$$\text{Whittaker 指数: } \beta_{ws} = S/m_a - 1 \quad (11)$$

式中, S 为研究样地内所记录的物种总数; m_a 是各样方中平均物种数。

$$\text{Bray-Curtis 指数: } C_N = 2jN/(N_a + N_b) \quad (12)$$

式中, N_a 为样地 A 内各物种所有个体数目和; N_b 是样地 B 中物种所有个体数目和; jN 指样地 A 和 B 中共有种个体数目较小者之和:

$$jN = \sum \min(jN_a, jN_b) \quad (13)$$

1.4.3 统计分析 利用 SPSS18.0 进行单因子方差分析。对各因子进行 Pearson 相关性分析。采用 Excel 2010 对试验数据进行整理、作图分析。

2 结果与分析

2.1 物种组成及数量特征

据调查统计, 6 个植被类型样地内共有 75 种植物物种, 隶属 40 科 58 属。其中, 菊科 (Compositae) 最多, 蔷薇科 (Rosaceae) 和堇菜科 (Violaceae) 其次, 榆科 (Ulmaceae)、茄科 (Solanaceae)、壳斗科 (Fagaceae) 和茜草科 (Rubiaceae) 物种数目较少 (仅 1 种), 但其多度较大 (>20) (表 2)。乔木树种隶属 10 科 11 属 11 种, 除 3 号样地外, 其他样地乔木优势种显著。3 号样地为杂木林, 其中乔木优势种为毛白杨

(占样地乔木种总数的 30%), 次优种为胡桃楸(25%)。灌木物种较少, 共 11 科 12 属 13 种(表 2 和 3), 重要值较大的物种有土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)、扁担杆(*Grewia biloba*)、荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)和大花溲疏(*Deutzia grandiflora*)。由本研究区重要值前 5 名草本物种名录(表 4)可知, 草本物种 24 科 40 属 51 种, 多中生或阳生植物, 以菊科草本分布最广, 种类最多。除 3 号样地阴生植物居多外, 各样地草本均以阳生和中性植物为主。主要草本物种有三脉紫菀(*Aster ageratoides*)、大头橐吾(*Ligularia japonica*)、野海茄(*Solanum japonense*)、透骨草(*Phryma leptostachya* subsp. *asiatica*)、黄瓜假还阳参(*Crepidiastrum denticulatum*)、异鳞苔草(*Carex heterolepis*)、大丁草(*Gerbera anandria*)和叉岐繁缕(*Stellaria dichotoma*)等(重要值大于 15%)。

2.2 物种多样性和植物生长型的关系

不同植物生长型 H' 、 H 和 R 变化趋势为草本 > 灌木 > 乔木, 其中 3 号杂木林样地乔木、灌木的 H' 、 H 和 R 均显著高于其他样地, 但其草本 R 却低于其他样地(图 1); 且 1、2 和 3 号样地灌木 H' 、 H 和 R 均高于 4、5 和 6 号样地。由图 1 可知, 1、2 和 4

表 3 北京松山自然保护区 6 种植被类型样地
主要灌木物种重要值

Table 3 Important values of major shrub species in six vegetation communities of Songshan Nature Reserve, Beijing

样地编号 Plot number	种名 Species	重要值 Important value
1	扁担杆 <i>G. biloba</i>	0.448 5
	土庄绣线菊 <i>S. pubescens</i>	0.418 2
	葎叶蛇葡萄 <i>Ampelopsis humulifolia</i>	0.096 3
2	荆条 <i>V. negundo</i> var. <i>heterophylla</i>	0.369 7
	大叶白蜡 <i>Fraxinus rhynchophylla</i>	0.196 7
	扁担杆 <i>G. biloba</i>	0.193 6
3	土庄绣线菊 <i>S. pubescens</i>	0.184 6
	雀儿舌头 <i>Leptopus chinensis</i>	0.133 9
	柘 <i>Cudrania tricuspidata</i>	0.094 7
4	大花溲疏 <i>D. grandiflora</i>	0.721 8
	土庄绣线菊 <i>S. pubescens</i>	0.193 7
	扁担杆 <i>G. biloba</i>	0.084 4
5	土庄绣线菊 <i>S. pubescens</i>	0.750 0
	小檗 <i>Berberis amurensis</i>	0.250 0
6	土庄绣线菊 <i>S. pubescens</i>	0.508 2
	金花忍冬 <i>Lonicera chrysanthra</i>	0.435 4
	扁担杆 <i>G. biloba</i>	0.115 8

表 2 北京松山自然保护区 6 种植被类型样地各植物种组成分析

Table 2 Plant species composition in six vegetation communities of Songshan Nature Reserve, Beijing

科名 Family	物种数 Species number	多度 Abundance	科名 Family	物种数 Species number	多度 Abundance
菊科 Compositae	8	256	薯蓣科 Dioscoreaceae	1	1
蔷薇科 Rosaceae	7	28	鼠李科 Rhamnaceae	1	1
堇菜科 Violaceae	5	60	石竹科 Caryophyllaceae	1	17
毛茛科 Ranunculaceae	4	72	伞形科 Umbelliferae	1	2
莎草科 Cyperaceae	3	86	忍冬科 Caprifoliaceae	1	3
桑科 Moraceae	3	13	茄科 Solanaceae	1	38
桔梗科 Campanulaceae	3	38	茜草科 Rubiaceae	1	20
豆科 Leguminosae	3	28	槭树科 Aceraceae	1	6
杨柳科 Salicaceae	2	55	葡萄科 Vitaceae	1	1
天南星科 Araceae	2	5	马鞭草科 Verbenaceae	1	7
木犀科 Oleaceae	2	29	萝藦科 Asclepiadaceae	1	4
虎耳草科 Saxifragaceae	2	29	龙胆科 Gentianaceae	1	1
大戟科 Euphorbiaceae	2	4	藜科 Chenopodiaceae	1	11
唇形科 Labiateae	2	13	壳斗科 Fagaceae	1	24
榆科 Ulmaceae	1	47	胡桃科 Juglandaceae	1	10
小檗科 Berberidaceae	1	1	禾本科 Gramineae	1	4
卫矛科 Celastraceae	1	4	防己科 Menispermaceae	1	1
透骨草科 Phrymaceae	1	69	椴树科 Tiliaceae	1	15
松科 Pinaceae	1	140	百合科 Liliaceae	1	30

表4 北京松山自然保护区6种植被类型样地重要值前5位草本物种

Table 4 Directory of herbaceous species ranked in top fifth of important values in six vegetation communities of Songshan Nature Reserve, Beijing

样地编号 Plot number	种名 Species	重要值 Important value	样地编号 Plot number	种名 Species	重要值 Important value
1	三脉紫菀 <i>A. ageratoides</i>	0.239 4	4	银背风毛菊 <i>Saussurea nivea</i>	0.142 5
	大叶白蜡 <i>F. rhynchophylla</i>	0.104 5		黄瓜假还阳参 <i>C. denticulatum</i>	0.140 9
	心叶沙参 <i>Adenophora cordifolia</i>	0.101 1		大叶白蜡 <i>F. rhynchophylla</i>	0.114 3
	毛茛铁线莲 <i>Clematis ranunculoides</i>	0.076 7		花木蓝 <i>Indigofera kirilowii</i>	0.098 7
	披针薹草 <i>Carex lancifolia</i>	0.065 9		三脉紫菀 <i>A. ageratoides</i>	0.093 9
2	野海茄 <i>S. japonense</i>	0.261 2	5	黄瓜假还阳参 <i>C. denticulatum</i>	0.187 6
	大丁草 <i>G. anandria</i>	0.164 2		异鳞薹草 <i>C. heterolepis</i>	0.171 3
	叉歧繁缕 <i>S. dichotoma</i>	0.158 7		透骨草 <i>P. leptostachya</i>	0.124 3
	三脉紫菀 <i>A. ageratoides</i>	0.141 2		野海茄 <i>S. japonense</i>	0.106 4
	香茶菜 <i>Rabdosia amethystoides</i>	0.076 2		三脉紫菀 <i>A. ageratoides</i>	0.091 8
3	大头橐吾 <i>L. japonica</i>	0.320 3	6	透骨草 <i>P. leptostachya</i> subsp. <i>asiatica</i>	0.181 6
	猪殃殃 <i>Galium aparine</i> var. <i>tenerum</i>	0.136 9		榆树 <i>U. pumila</i>	0.102 6
	南蛇藤 <i>Celastrus orbiculatus</i>	0.092 9		异鳞薹草 <i>C. heterolepis</i>	0.087 5
	桑 <i>Morus alba</i>	0.076 5		野海茄 <i>S. japonense</i>	0.086 0
	玉竹 <i>Polygonatum odoratum</i>	0.068 5		蛇莓 <i>Duchesnea indica</i>	0.082 7

注: 大叶白蜡、桑和榆处于幼苗期时, 将其归于草本样方统计, 其幼树统计于灌木样方内, 其成年乔木归于乔木样方统计。幼年南蛇藤和花木蓝属草本样方调查范围, 其成年个体统计于灌木样方内。

Note: *F. rhynchophylla*, *Morus alba* and *U. pumila* at seedling stage were surveyed in the plots of herb layer, whose young trees were calculated for shrub layer and their adult trees belonging to tree layer. *Celastrus orbiculatus* and *Indigofera kirilowii* at young period were observed for herb layer, which at mature period were counted for shrub layer.

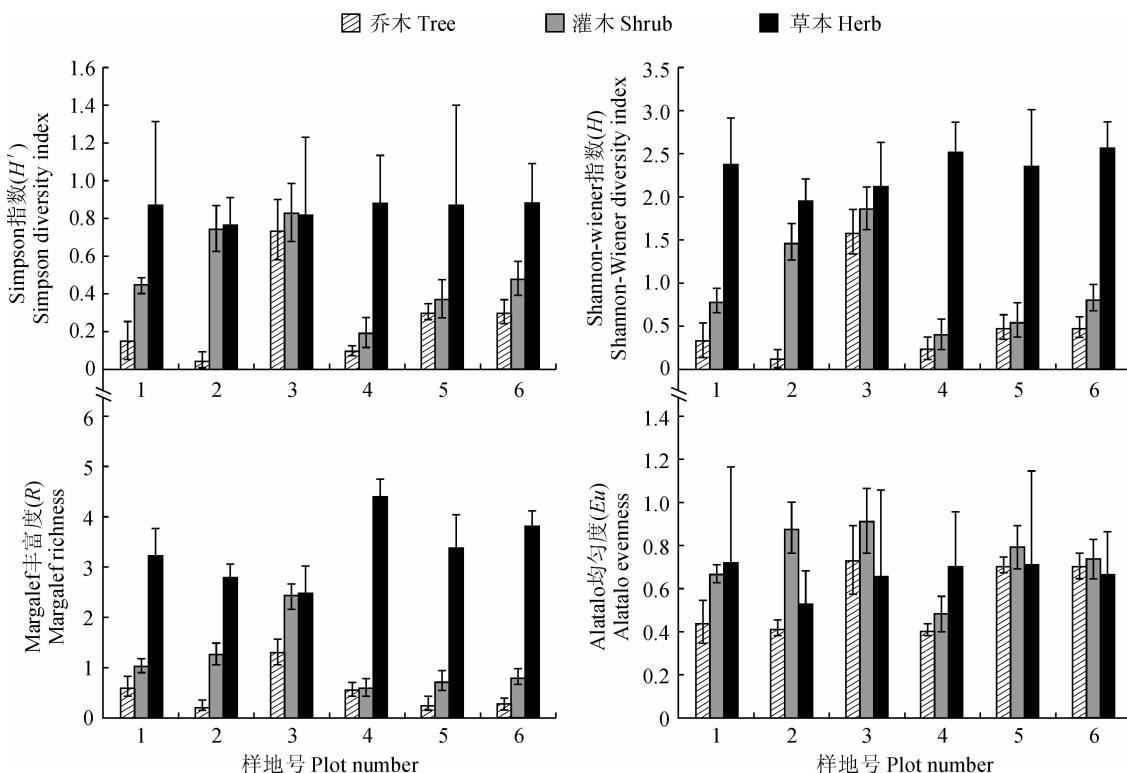


图1 北京松山自然保护区不同生长型植物多样性

Fig. 1 Plant diversity between different growth types in Songshan Nature Reserve, Beijing

号样地内乔木 E_u 相对较低(0.44、0.41 和 0.40),且 4 号样地灌木各均匀度指数(0.48)远低于其他样地。各个样地草本均匀度间差异较小。综上,除 3 号样地乔木组成丰富外,本研究区域其他样地乔木物种组成单一。随着海拔高度增加,灌木多样性与丰富度指数减小,草本丰富度指数略增,乔、灌和草均匀度随山体高度增加无显著变化。

2.3 林下草本物种多样性

2.3.1 草本物种 α 多样性 比较保护区林下草本 α 多样性发现,随着山体高度的增加,除 2 号样地油松林外,其他样地林下草本 Shannon-Wienner 多样性指数(H)逐渐递增,而 Simpson 多样性指数(H')无显著差异(图 2);4 号山杨林样地草本物种丰富度指数最高(4.41),3 号样地杂木林最低(2.50)。随着山体高度增加,各 E_u 、 J_s 与 J_{sw} 指数均增大。1 号蒙古栎林下草本均匀度指数最高,而 2 号样地则最低,这可能与油松林下草本物种种类稀少相关。

2.3.2 草本物种 β 多样性

从草本群落相异性角

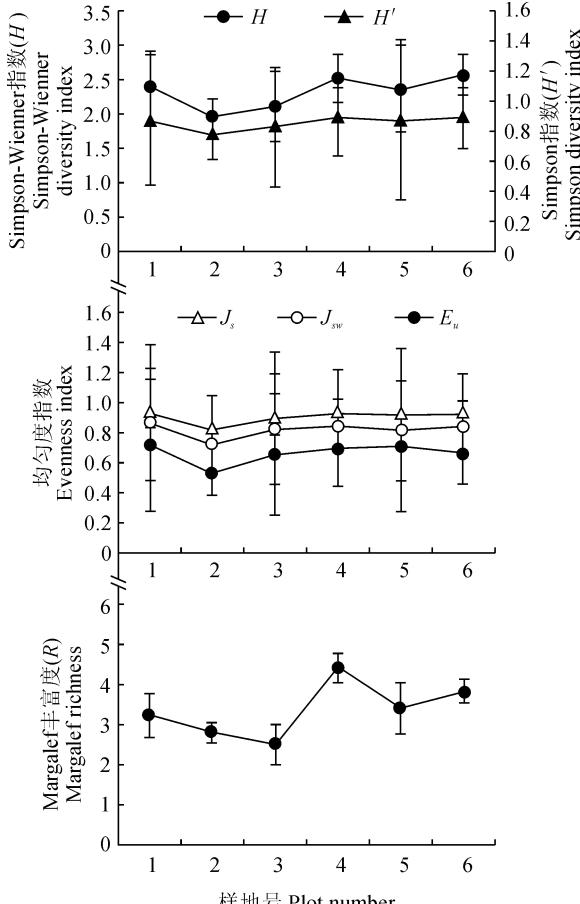


图 2 北京松山自然保护区林下草本物种 α 多样性比较

Fig. 2 Alpha diversity of understory herbaceous species in Songshan Nature Reserve, Beijing

度分析 6 块样地林下草本 β 多样性可知,1~6 样地间 β_C 指数最大(15.50),且随着山体高度的增加,相邻样地间草本 β_C 指数呈先增加后减小趋势(表 5)。3 号样地与其他样地间的草本 β_{ws} 较大,即草本共有种较少,且相邻样地间草本 β_{ws} 与 β_C 指数随海拔变化趋势相似;其中 2~3 样地间 β_{ws} 指数最大(3.14),4~6 样地间最小(1.83)。

由表 5 可知, C_J 和 C_S 反映各样地草本 β 多样性变化趋势基本一致。3 号杂木林草本物种与其他样地间的相似度较低,物种间隔度大,表现为 2~3 样地间 C_J 、 C_S 和 C_N 最低。相邻两样地间 C_J 、 C_S 和 C_N 均表现为随着海拔高度递增。2 号、5 号和 6 号油松林下草本 C_J 、 C_S 和 C_N 较大,共有种较多,可见草本相似性 β 多样性受上层乔木组成的影响。

3 讨 论

3.1 物种组成及数量特征

除 3 号杂木林样地外,其他样地乔木组成相对单一;灌木多以土庄绣线菊和扁担杆为优势种;本地区林下草本植物丰富度与多样性均较高。调查表明随着山体高度的增加,三脉紫菀的重要值逐渐减小,这说明海拔作为一个复合环境因子,会影响上层乔木叶面积指数,二者协同影响林下草本组成结构,这与朱源等^[16]研究贺兰山林下草本物种组成随海拔的变化趋势一致。

杂木林的多乔木特征与草本物种多样性往往呈负相关,即为抑制作用^[17]。3 号样地杂木林中的乔木层和灌木层物种种类最丰富,但草本层物种种类较其他样地少,且多以阴生植物为主,这正与林冠较大的叶面积指数相对应(3.51),即林冠郁闭可导致喜阴草本植物占优势地位。而其他各样地林下均分布有菊科草本,且重要值较高,这与赵勃^[18]所研究的北京山区植被分布的结果一致。由此进一步证实菊科草本生态位广,资源利用能力强,在北京山区分布广泛,能够较好地适应松山海拔 700~1 000 m 环境条件;同时也说明物种重要值与生态位具有正相关性^[19-20]。

3.2 物种多样性和植物生长型的关系

林下环境复杂,则林下草本物种多样性特征表现有所不同^[21],由此造成本研究区草本层物种丰富度和多样性均大于乔、灌木层,这与张建宇等^[17]的研究结果一致。对比各样地不同植物生长型灌木多样性、丰富度指数发现,1、2 和 3 号样地的灌木物种多样性、丰富度与均匀度指数均大于其他样地,但其

表5 北京松山自然保护区林下草本物种 β 多样性指数

Table 5 Diversity indices of Jaccard, Sorenson, Bray-Curtis, Cody and Whittaker for understory herbaceous species in Songshan Nature Reserve, Beijing

β 多样性指数 Beta diversity index	样地编号 Plot number				
	1	2	3	4	5
2	C_J	0.11			
	C_S	0.19			
	C_N	0.14			
	β_C	12.50			
3	β_{WS}	2.74			
	C_J	0.04	0.04		
	C_S	0.07	0.07		
	C_N	0.09	0.01		
	β_C	13.50	13.00		
4	β_{WS}	3.00	3.14		
	C_J	0.20	0.13	0.10	
	C_S	0.33	0.23	0.18	
	C_N	0.22	0.13	0.05	
	β_C	12.00	13.50	13.50	
5	β_{WS}	2.22	2.31	2.52	
	C_J	0.10	0.27	0.03	0.27
	C_S	0.18	0.42	0.06	0.42
	C_N	0.13	0.55	0.04	0.33
	β_C	14.00	9.50	14.50	11.00
6	β_{WS}	2.41	2.52	2.74	2.05
	C_J	0.09	0.20	0.13	0.32
	C_S	0.16	0.33	0.24	0.49
	C_N	0.18	0.32	0.19	0.31
	β_C	15.50	12.00	13.00	10.50
	β_{WS}	2.14	2.22	2.41	1.83
					1.97

草本层植被多样性却不及后3个样地,可能与空间异质及演替过程对生境的影响作用相关^[22],也存在灌木多样性大于草本的现象^[19]。与此同时,还需要综合考虑不同林型所带来林下植被差异^[17]。

3.3 林下草本物种多样性特征

陈煜等^[23]研究发现,温带森林林下草本物种占群落全部维管植物的90%以上。这就说明林下草本物种不仅可指示立地环境,同时其还具有强大的生态功能予以发挥^[24]。在分析林下草本物种多样特征时,要综合考虑冠层物种组成与结构、微地形以及土壤因子的调控作用^[25]。综合分析本研究区林下草本多样性、丰富度与均匀度指数发现,随着山体高度的缓慢上升,林下草本多样性与均匀度指数呈增大趋势,这是由于本研究区位于海拔717~950 m范围内,正处于丰富度与多样性指数递增区间内^[26~27],这与“中间膨胀”规律并不矛盾^[28]。而2号

和3号样地较大的灌木多样性会对阳生草本产生遮蔽,不利于其生长^[29],使草本多样性指数略小。

3.4 林下草本层 β 多样性变化特征

探讨相邻样地间的各草本 β 多样性指数发现,相邻两样地间草本物种 C_J 、 C_S 和 C_N 在2~3号样地间达到最低,后随着海拔逐渐增加(表5)。松山早期砍伐原有植被,次生林随山体自然演替,造成中海拔高度立地条件逐渐复杂化,形成杂木林(3号样地),共有种减小,物种替代率增大,因此该样地林下草本物种与其他样地间的相似度较低,数量数据 β 多样性指数较低;而二元属性 β 多样性 β_{WS} 与 β_C 均在2~3、3~4样地最大,从山底到山顶 β_{WS} 与 β_C 经历先增加后减小,这与徐广平等研究的从阴坡-滩地-阳坡草本 β 多样性的变化趋势相一致^[30]。尽管2号与3号样地毗邻,但由于乔木组分不同,导致林下环境因子存在差异,共有种缺乏,草本丰富度较

低,因此2~3号样地间草本 β_{ws} 指数中最高。以上现象说明在土壤、光照等立地条件适中条件下,具有较大的环境异质性,因此会出现沿着山体高度增加,林下草本 β 多样性表现为先减小后增大的变化趋势,这与Gracia等^[31]的研究结果相似。

4 结 论

由于其特殊的地理位置,北京松山国家级自然保护区在首都生态环境保护中发挥重要作用,但由

于前期缺乏重视与管理落后,造成大量乔木砍伐,资源过度开发,生物多样性受到严重威胁。经过近年来保护力度的加强,砍伐迹地萌生的次生林逐渐成林。结合本研究植物物种多样性特征分析,在今后生物多样性保护实施过程中,需按照自然演替规律,综合考虑冠层物种组成与结构、微地形的调控作用,寻找适合林分类型的森林群落多样性,制定合理可行的保护经验和技术,为森林群落生态功能的发挥提供科学支撑。

参考文献:

- [1] 孙儒泳. 普通生态学[M]. 北京:高等教育出版社, 1993, 135-137.
- [2] 班卫强, 严 成, 尹林克, 等. 古尔班通古特沙漠南缘不同立地条件植物多样性和优势种群生态位特征研究[J]. 中国沙漠, 2012, 32(6): 1 632-1 638.
- BAN W Q, YAN C, YIN L K, et al. Plant species diversity and dominance population niche characteristics at different sites in southern Gurbantunggut Desert [J]. *Journal of Desert Research*, 2012, 32(6): 1 632-1 638.
- [3] FLYNN D F B, MIROTCHNICK N, JAIN M, et al. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships [J]. *Ecology*, 2011, 92(8): 1 573-1 581.
- [4] TILMAN D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a research for general principles [J]. *Ecology*, 1999, 80(5): 1 455-1 474.
- [5] 马克平, 刘灿然, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法Ⅱ β 多样性的测度方法[J]. 生物多样性, 1995, 3(1): 38-43.
- MA K P, LIU C R, LIU Y M. A method for measuring communities biodiversity Ⅱ measures of beta diversity [J]. *Biodiversity*, 1995, 3(1): 38-43.
- [6] WHITTAKER R H. Evolution and measurement of species diversity [J]. *Taxon*, 1972, 21(2/3): 213-251.
- [7] CUMMING G S, ALLEN C R, BAN N C, et al. Understanding protected area resilience: a multi-scale, social-ecological approach [J]. *Ecological Applications*, 2015, 25 (2): 299-319.
- [8] 苏日古嘎, 张金屯, 王永霞. 北京松山自然保护区森林群落物种多样性及其神经网络预测[J]. 生态学报, 2013, 33(11): 3 394-3 403.
- SURIGUGA, ZHANG J T, WANG Y X. Species diversity of forest communities and its forecasting by neural network in the Songshan National Nature Reserve, Beijing [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(11): 3 394-3 403.
- [9] 于澎涛, 刘鸿雁, 陈 杉. 人为干扰对松山自然保护区植被的影响[J]. 林业科学, 2002, 38(4): 162-166.
- YU P T, LIU H Y, CHEN S. Influences of human disturbances on vegetation of Songshan National level Nature Reserve [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2002, 38(4): 162-166.
- [10] 张玉钧, 曹 韶, 张英云. 自然保护区生态旅游利益主体研究-以北京松山自然保护区为例[J]. 中南林业科技大学学报(社会科学版), 2012, 6(3): 6-11.
- ZHANG Y J, CAO R, ZHANG Y Y. The application of Stakeholder Theory in managing nature reserves-A case study of Songshan Nature Reserve [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology (Social Sciences)*, 2012, 6(3): 6-11.
- [11] 于 航, 詹水芬, 董德明, 等. 基于补偿价值理论的松山自然保护区森林资源价值评估研究[J]. 中国人口·资源与环境, 2010, 20(S1): 139-141.
- YU H, ZHAN S F, DONG D M, et al. Forest value research of Songshan Natural Protection Area based on compensated value theory [J]. *China Population Resources and Environment*, 2010, 20(S1): 139-141.
- [12] 牛丽丽, 余新晓, 岳永杰. 北京松山自然保护区天然油松林不同龄级立木的空间点格局[J]. 应用生态学报, 2008, 19(7): 1 414-1 418.
- NIU L L, YU X X, YUE Y J. Spatial patterns of different age-class individuals in *Pinus tabulaeformis* forest in Songshan Nature Reserve of Beijing, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(7): 1 414-1 418.
- [13] 张 赞, 赵亚洲, 张春雨, 等. 北京松山油松种群结构及空间分布格局[J]. 应用与环境生物学报, 2009, 15 (2): 175-179.
- ZHANG Y, ZHAO Y Z, ZHANG C Y, et al. Structure and spatial distribution of *Pinus tabulaeformis* population in the Songshan Nature Reserve, Beijing, China [J]. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2009, 15 (2): 175-179.
- [14] GRYTNES J A, HEEGAARD E, IHLEN P G. Species richness of vascular plants, bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in western Norway [J]. *Acta Oecologica*, 2006, 29(3): 241-246.
- [15] 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.
- MA K P, HUANG J H, YU S L, et al. Plant community di-

- versity in Dongling Mountain, Beijing, China: II. species richness, evenness and species diversities [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1995b, **15**(3): 268-277.
- [16] 朱源, 康慕谊, 江源. 贺兰山针叶林结构与多样性的海拔格局[J]. 东北林业大学学报, 2010, **38**(9): 44-46.
- ZHU Y, KANG M Y, JIANG Y. Elevational patterns of structures and diversities of coniferous forests in Helan Mountain [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2010, **38**(9): 44-46.
- [17] 张建宇, 王文杰, 杜红居, 等. 大兴安岭呼中地区种林分的群落特征、物种多样性差异及其耦合关系[J]. 生态学报, 2018, **38**(13): 1-10.
- ZHANG J Y, WANG W J, DU H J, et al. Differences in community characteristics, species diversity, and their coupling associations among three forest types in the Huzhong area, Daxing'anling Mountains [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(13): 1-10.
- [18] 赵勃. 北京山区植物多样性研究[D]. 北京:北京林业大学, 2005.
- [19] 陈丝露, 赵敏, 李贤伟, 等. 柏木低效林不同改造模式优势草本植物多样性及其生态位[J]. 生态学报, 2018, **38**(1): 1-13.
- CHEN S L, ZHAO M, LI X W, et al. Study on plant diversity and niche characteristics of dominant herbaceous populations under different reconstruction patterns in low efficiency stands of *Cupressus funebris* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(1): 1-13.
- [20] 胡正华, 钱海源, 于明坚. 古田山国家级自然保护区甜槠林优势种群生态位[J]. 生态学报, 2009, **29**(7): 3 670-3 677.
- HU Z H, QIAN H Y, YU M J. The niche of dominant species populations in *Castanopsis eyrei* forest in Gutian Mountain National Nature Reserve [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, **29**(7): 3 670-3 677.
- [21] SIEBERT S. From shade- to sun-grown perennial crops in Sulawesi, Indonesia: implications for biodiversity and conservation and soil fertility [J]. *Biodiversity and Conservation*, 2002, **11**(11): 1 889-1 902.
- [22] 鱼腾飞, 冯起, 司建华, 等. 黑河下游额济纳绿洲植物群落物种多样性的空间异质性[J]. 应用生态学报, 2011, **22**(8): 1 961-1 996.
- YU T F, FENG Q, SI J H, et al. Spatial heterogeneity of plant community species diversity in Ejina Oasis at the lower reaches of Heihe River [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, **22**(8): 1 961-1 996.
- [23] 陈煜, 许金石, 张丽霞, 等. 太白山森林群落和林下草本物种变化的环境解释[J]. 西北植物学报, 2016, **36**(4): 784-795.
- CHEN Y, XU J S, ZHANG L X, et al. Environmental interpretation of variations on forest community and understory herbaceous in Taibai Mountain, Shaanxi, China [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2016, **36**(4): 784-795.
- [24] GILLIAM F S. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystem [J]. *Bioscience*, 2007, **57**(10): 845-858.
- [25] 余敏, 周志勇, 康峰峰, 等. 山西灵空山小蛇沟林下草本层植物群落梯度分析及环境解释[J]. 植物生态学报, 2013, **37**(5): 373-383.
- YU M, ZHOU Z Y, KANG F F, et al. Gradient analysis and environmental interpretation of understory herb-layer communities in Xiaoshegou of Lingkong Mountain, Shanxi, China [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2013, **37**(5): 373-383.
- [26] 张建华, 杨新兵, 鲁绍伟, 等. 河北雾灵山不同林分灌草多样性及影响因素研究[J]. 河北农业大学学报, 2014, **37**(1): 27-32.
- ZHANG J H, YANG X B, LU S W, et al. Study on shrub-grass diversity and influence factors of different forests in Wuling Mountain of Hebei Province [J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2014, **37**(1): 27-32.
- [27] 宋爱云, 刘世荣, 史作民, 等. 卧龙自然保护区亚高山草甸植物群落物种多样性研究[J]. 林业科学研究, 2006, **19**(6): 767-772.
- SONG A Y, LIU S R, SHI Z M, et al. Study on species diversity of subalpine meadow communities in Wolong Nature Reserve [J]. *Forest Research*, 2006, **19**(6): 767-772.
- [28] 王长庭, 王启基, 龙瑞军, 等. 高寒草甸群落植物多样性和初级生产力沿海拔梯度变化的研究[J]. 植物生态学报, 2004, **28**(2): 240-245.
- WANG C T, WANG Q J, LONG R J, et al. Changes in plant species diversity and productivity along an elevation gradient in an alpine meadow [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, **28**(2): 240-245.
- [29] 张佳, 李生宇, 靳正忠, 等. 防护林下草本植物层片物种多样性与环境因子的关系[J]. 干旱区研究, 2011, **28**(1): 118-125.
- ZHANG J, LI S Y, JIN Z Z, et al. Relationship between species diversity of herbaceous plants in the shelterbelt and environment factors [J]. *Arid Zone Research*, 2011, **28**(1): 118-125.
- [30] 徐广平, 张德罡, 徐长林, 等. 东祁连山高寒草地不同生境类型植物群落 α 及 β 多样性的初步研究[J]. 草业科学, 2006, **23**(5): 1-5.
- XU G P, ZHANG D G, XU C L, et al. Primary study on α and β diversity of different habitats of alpine grassland plant community in Eastern Qilian Mountains [J]. *Pratacultural Science*, 2006, **23**(5): 1-5.
- [31] GRACIA M, MONTANÉ F, PIQUÉ F, et al. Overstory structure and topographic gradients determining diversity and abundance of understory shrub species in temperate forests in central Pyrenees (NE Spain) [J]. *Forest Ecology and Management*, 2007, **242**(2): 391-397.