北京山区栎林的群落结构与物种组成

吴晓蒲 王志恒 崔海亭 方精云

(北京大学环境学院生态学系, 北京大学生态学研究与教育中心, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

摘要: 在北京东灵山、喇叭沟门和大海陀山地区的辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 林以及白龙潭地区的槲树 (*Q. dentata*) - 麻栎 (*Q. acutissima*) 混交林中调查了 43 个样方, 利用这些样方资料, 对群落进行 TWINSpan 聚类和 CCA 排序, 以研究北京地区栎林的群落结构、物种组成以及各群落之间的关系。结果表明: 本地区栎林群落结构简单, 不同栎林群落的结构差异很大。利用 TWINSpan 对乔木层物种进行了分类, 按不同指示种划分为 7 类。CCA 排序结果显示第一轴与海拔关系显著, 主要反映了温度因子的作用; 第二轴与坡向关系显著, 反映了水分因子的作用。排序结果与分类结果吻合, 显示了不同生境条件对群落结构和物种分布的影响。结果还显示, 本地区物种丰富度低, 这可能与本地区植被受人干扰强烈有一定关系。

关键词: 物种多样性, TWINSpan 分类, CCA 排序, 环境因子

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1005 - 0094(2004)01 - 0155 - 09

Community structures and species composition of oak forests in mountainous area of Beijing

WU Xiao-Pu, WANG Zhi-Heng, CUI Hai-Ting and FANG Jing-Yun

Department of Ecology, College of Environmental Sciences, Center for Ecological Research & Education, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871

Abstract: Using TWINSpan and CCA, we analyzed species composition and community structure of *Quercus liaotungensis* and *Q. dentata*-*Q. acutissima* mixed forests based on 43 plots from Mt. Dongling, Mt. Dahaituo and Labagoumen regions, Beijing area. Community structures of all the oak forests were simple but varied greatly in different communities. The results of TWINSpan classification indicated that these 43 plots were clustered into 7 groups based on the flora composition of canopy layer. CCA ordination demonstrated a significant relationship between Axis 1 and altitude, indicating the importance of temperature in determining community composition. On the other hand, Axis 2 showed significant correlation with aspect, which suggested humidity may play a key role in community assembly. The consistent results of classification and ordination emphasized the importance of environmental factors in shaping community structure and species composition. The species richness of these communities was low, which likely resulted from the intensive human disturbance in this area.

Key words: CCA ordination, environmental factors, species diversity, TWINSpan classification

栎林是我国暖温带阔叶林地区地带性植被类型(陈灵芝等, 1985; 《中国植被》编辑委员会, 1980)。北京山区主要栎林类型有辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) * 林、栓皮栎 (*Q. variabilis*) 林和槲树 (*Q. dentata*) 林等, 分布于不同环境, 形成了各种群

落类型, 其中又以辽东栎林分布最为广泛。北京山区辽东栎林总面积约 7.25 万 hm^2 , 占整个山区森林面积的 44.4%, 占有栎林面积的 94.6% (孟德政, 胡东, 1991); 其他几种栎林只是一些地区有零星分布。

* 基金项目: 国家自然科学基金项目资助 (49971002 和 40228001)

收稿日期: 2003 - 06 - 12; 接受日期: 2003 - 09 - 10

作者简介: 吴晓蒲, 女, 1977 年生, 自然地理专业博士生, 主要研究方向为植被生态学。E-mail: wuxiaopu@pku.edu.cn

* 根据 Wu & Raven (1999), *Quercus liaotungensis*, *Q. wutanshanica* 等物种均归并为 *Q. mongolica*, 本文仍沿用以前习惯。

由于栎林属于本地区相对稳定的次生天然群落类型,对于北京山区的水源涵养、水土保持具有重要意义,因而在北京山地阔叶林的研究中占有重要地位。在以往对北京及其周围地区植被群落的研究中,对不同植被类型的分析较多(江洪等,1994;马克平等,1995;高贤明等,2001),而对栎林群落的研究较少(陈灵芝等,1985;高贤明,陈灵芝,1998)。本文通过调查北京部分山区辽东栎林等植被类型的群落结构和物种组成,采用群落分类和排序等方法,探讨环境因子对栎林的分布、群落结构以及物种多样性的影响。

1 研究区域概况

北京的山区位于我国华北大平原的北部,属冀北山地的一部分。山区西部为太行山余脉,坡陡谷深、土层较薄,多东北—西南走向,多石灰岩、流纹岩、安山岩和凝灰岩等;东部属燕山山脉,由于地壳运动,断裂变动发育广泛,山地走向不一,有大面积

的花岗岩、片麻岩出露。

由于受地形影响,山区气候较冷。沿西山和北山山前为暖区,年均温 12℃,大于 0℃年积温为 4500 - 4600℃。在海拔 500 m 以下的低山丘陵,大于 0℃年积温为 3900 - 4500℃;海拔高于 500 m 的山地,年积温低于 3800℃。山区的高峰东灵山和大海陀山,年均温为 2℃,大于 0℃年积温低于 3000℃。山区平均降水量沿山势东北 - 西南向形成八道河和漫山河两个多雨中心。由这两个地点向西北和东南方向降雨量逐渐减少。图 2 显示的分别是喇叭沟门、大海陀山和东灵山取样地点附近气象站的温度-降水特征(陈灵芝等,1990)。土壤随海拔的变化,自下而上分布着山地褐土、棕壤和山地草甸土。

本文的研究地点为延庆县海陀山、密云县白龙潭林场、门头沟区东灵山小龙门林场和怀柔县喇叭沟门等四处(图 1)。对辽东栎林、槲树 - 麻栎混交林等不同类型的栎林进行样方调查,共设置 43 个样

图 1 研究区位置
Fig. 1 The location and topography of the study area

图 2 研究区内部分地点的生态气候图
Fig. 2 Climate diagrams of selected stations in the study area

方。由于不同地点小地形、土壤母质等环境因子的差异导致了气候、土壤和植被组成的不同,栎林群落组成和结构也存在着较大差异。

辽东栎林分布广泛,土壤多为山地褐土和棕壤。海拔 1000 m 以上多为树木高、郁闭度较高的次生林,1000 m 以下多为萌生的幼林。乔木层盖度从 30 % - 90 % 不等。群落中辽东栎为优势种,常见伴生树种有花曲柳 (*Fraxinus rhynchophylla*),五角枫 (*Acer mono*)和蒙椴 (*Tilia mongolica*)等,此外还混生有少量的黑桦 (*Betula dahurica*)、山杨 (*Populus davidiana*)和糠椴 (*Tilia mandshurica*)。灌木层平均盖度约 40 %,主要种类有二色胡枝子 (*Lespedeza bicolor*)、土庄绣线菊 (*Spiraea pubescens*)和三桠绣线菊 (*Spiraea trilobata*)等。林下草本层丰富,盖度一般在 30 % 以上,常见种有华北风毛菊 (*Saussurea mongolica*)、银背风毛菊 (*Saussurea nivea*)、矮苔草 (*Carex humilis* var. *nana*)、披针叶苔草 (*Carex lanceolata*)、地榆 (*Sanguisorba officinalis*)、东亚唐松草 (*Thalictrum minus* var. *hypoleucum*)、野青茅 (*Calamagrostis arundinacea*)、苍术 (*Atractylodes lancea*)和北柴胡 (*Bupleurum chinense*)等。

槲树 - 麻栎混交林在北京地区仅分布于密云县白龙潭林场海拔 400 m 以下的半阴坡和阴坡,土层较薄,土壤为粗骨性褐土。乔木层优势种为槲树、麻栎和栓皮栎,平均树高约为 6 - 7 m,郁闭度约为 0.4,其他伴生种有栎树 (*Koelreuteria paniculata*)等,偶见油松 (*Pinus tabulaeformis*)混生其中。灌木层平均盖度约 45 %,优势种有荆条 (*Vitex negundo* var. *heterophylla*)、孩儿拳头 (*Grewia biloba*)、山杏 (*Prunus sibirica*)和圆叶鼠李 (*Rhamnus globosa*)

等。草本层盖度约 30 %,常见种主要有北柴胡、苦荬菜 (*Ixeris sonchifolia*)、白莲蒿 (*Artemisia gmelinii*)、多花胡枝子 (*Lespedeza floribunda*)、狼尾花 (*Lysimachia barystachys*)、野古草 (*Arundinella hirta*)、丛生隐子草 (*Cleistogenes caespitosa*)和大油芒 (*Spodiopogon sibiricus*)等。

2 研究方法

2.1 样地调查

在不同地点一定海拔范围内,根据不同生境条件和群落结构设置样地。大多数乔木层样方面积为 20 m × 20 m,个别地点由于地势的影响在取样时对样方面积作相应调整。在乔木层样方内设置面积为 10 m × 10 m 的灌木层样方,同时每个乔木样方内随机设置 3 个 1 m × 1 m 的草本样方。记录内容包括样方所在位置的坡度、坡向、海拔、成土母质、土壤湿度状况和干扰情况;乔木层每个个体的种名、高度、胸径;灌木层和草本层出现的每一物种的多度、高度和盖度。

2.2 数据处理

2.2.1 群落基本信息

统计信息包括样方面积 (Area)、纬度 (Lat.)、海拔 (Alt.)、坡度 (Slope)、坡向 (Aspect)、最大树高 (H_{max})、最大胸径 (D_{max})、总胸高断面积 (BA)、乔木层植株密度 (N) (表 1)、样方内出现的所有维管束植物的科、属、种的数目以及乔木层物种的 Shannon-Wiener 指数 (H) 和 Pielou 均匀度指数 (E) 等。指数的具体计算方法参见方精云等 (2004)。

2.2.2 群落的分类与排序

根据上述群落基本信息数据建立样方乔木物种

表1 北京山区栎林样地的群落概况
Table 1 General information on plots of oak forests in mountainous areas of Beijing

序号 Plot no.	Area (m ²)	North Lat. (°N)	Alt. (m)	Slope (°)	Aspect (°)	H _{max} (m)	D _{max} (cm)	BA (m ² /hm ²)	N (hm ²)	种数 No. of species	科数 No. of families	属数 No. of genera	乔木层 Canopy layer				灌木层 Shrub layer				出现的乔木种 Tree species
													S	H'	E	D	S	H'	E	D	
1	400	40.02	1238	29	290	14	37.3	6.06	1143	35	20	30	6	1.19	0.66	0.60					辽东栎, 五角枫, 蒙椴, 花曲柳, 大果榆, 山杏
2	400	40.02	1250	35	305	14.5	35.5	14.96	2106	25	19	24	6	0.71	0.40	0.32					辽东栎, 花曲柳, 蒙椴, 五角枫, 山杨, 黑桦
3	400	40.02	1257	30	277	12.3	25.5	15.94	1790	26	13	24	4	0.17	0.12	0.06					辽东栎, 花曲柳, 黑桦, 五角枫
4	400	40.02	1271	24	290	15.5	29.8	41.29	2381	20	15	19	4	0.21	0.15	0.09					辽东栎, 花曲柳, 山杨, 蒙椴
5	400	40.01	1107	30	195	7.5	15.8	2.13	751	20	9	17	5	1.12	0.70	0.58					辽东栎, 花曲柳, 山杏, 大果榆, 山桃
6	400	40.01	1109	29	165	7	17	3.05	743	24	15	23	5	0.46	0.29	0.20					辽东栎, 花曲柳, 山桃, 大果榆, 山杏
7	400	40.01	1120	30	203	7.5	17.6	2.74	1068	21	13	21	4	0.57	0.41	0.27					辽东栎, 山杏, 花曲柳, 大果榆
8	400	40.01	1113	32	176	9	23.7	5.86	973	17	10	16	4	0.29	0.21	0.12					辽东栎, 花曲柳, 山杏, 山桃
9	400	39.98	1270	43	30	8	16.6	5.21	2393	28	17	25	5	1.18	0.73	0.63					辽东栎, 黑桦, 花曲柳, 五角枫, 山杨
10	400	39.98	1274	40	34	12	20.5	3.59	1469	24	16	21	6	1.72	0.96	0.81					辽东栎, 白桦, 黑桦, 蒙椴, 五角枫, 花曲柳
11	400	39.98	1295	30	28	9	16.8	8.75	2021	21	16	20	5	0.80	0.50	0.39					辽东栎, 黑桦, 花曲柳, 五角枫, 华北落叶松
12	400	39.98	1302	34	31	11	19.8	4.31	1417	18	17	18	6	1.41	0.78	0.70					辽东栎, 核桃楸, 花曲柳, 五角枫, 白桦, 华北落叶松
13	400	40.93	1220	29	55	12	20.7	41.55	7746	34	20	30	4	0.53	0.38	0.25	7	0.89	1.74	0.80	辽东栎, 黑桦, 白桦, 山杨
14	400	40.93	1225	35	72	8.6	25.5	23.23	3998	23	16	22	1	0	0	0.60	4	0.79	1.09	0.60	辽东栎
15	600	40.97	1353	31	180	15	23.9	21.76	1750	19	11	18	3	0.79	0.72	0.50	5	0.95	1.53	0.77	辽东栎, 山杨, 黑桦
16	600	40.98	1231	22	307	14	25.8	30.99	2067	30	16	26	1	0	0	0.65	3	0.98	1.08	0.65	辽东栎
17	400	40.97	1232	16	270	14	44	31.17	1196	33	17	30	2	0.08	0.12	0.03	7	0.96	1.87	0.83	辽东栎, 白桦
18	400	40.97	1182	25	289	14	22	28.51	1931	27	15	24	3	0.36	0.32	0.16	7	0.96	1.86	0.84	辽东栎, 核桃楸, 黑桦
19	400	40.97	1108	30	25	15	23.9	18.58	1270	31	19	29	3	0.46	0.42	0.28	9	0.96	2.11	0.87	辽东栎, 山杨, 五角枫
20	400	40.93	995	24	270	13	19.1	11.89	1122	28	17	23	2	0.04	0.06	0.01	4	0.83	1.15	0.64	辽东栎, 山杨
21	400	40.93	942	35	60	10.9	15.3	11.14	1404	28	16	25	2	0.20	0.29	0.10	6	0.87	1.56	0.74	辽东栎, 白梨
22	400	40.94	902	24	65	10	16.6	10.19	2627	18	12	15	2	0.08	0.12	0.03	7	0.81	1.58	0.74	辽东栎, 山杨
23	400	40.94	942	30	100	9.1	23.9	12.91	2367	28	14	22	1	0	0	0.78	7	0.88	1.71	0.78	辽东栎

表 1 (续) Table 1 (continued)

序号 Plot no.	Area (m ²)	North Lat. (°N)	Alt. (m)	Slope (°)	Aspect (°)	H _{max} (m)	D _{max} (cm)	BA (m ² / hm ²)	N (hm ²)	种数 No. of species	科数 No. of families	属数 No. of genera	乔木层 Canopy layer				灌木层 Shrub layer				出现的乔木种 Tree species
													乔木层 Canopy layer				灌木层 Shrub layer				
													S	H'	E	D	S	H'	E	D	
24	400	40.94	916	45	295	10.2	18.2	9.2	1308	27	16	24	3	0.20	0.18	0.08	10	0.97	2.24	0.89	辽东栎, 山杨, 黑桦
25	400	40.95	910	20	95	9.5	19.1	29.69	5188	26	15	24	3	0.01	0.01	0.00	9	0.92	2.03	0.85	辽东栎, 白梨, 黑桦
26	400	40.95	884	34.5	320	9	20.7	12.2	1668	35	19	32	3	0.51	0.46	0.27	8	0.90	1.88	0.82	辽东栎, 山杏, 核桃楸
27	400	40.95	950	17	90	7.1	20.7	10.38	915	29	16	26	3	0.20	0.18	0.08	6	0.73	1.31	0.60	辽东栎, 核桃楸, 黑榆
28	400	40.95	876	15	105	9.2	14.3	19.76	4892	20	10	17	2	0.01	0.02	0.00	6	0.92	1.64	0.78	辽东栎, 白梨
29	100	40.52	1243	45	310	8.5	25.5	12.74	1838	38	17	34	2	0.54	0.78	0.35	9	0.87	1.92	0.81	辽东栎, 花曲柳
30	200	40.50	961	40	300	8.5	30.25	18.45	2611	35	19	29	6	1.01	0.56	0.53	11	0.87	2.09	0.84	辽东栎, 毛叶丁香, 山杏, 黑榆, 五角枫, 花曲柳
31	200	40.50	884	40	340	8	19.1	16.15	3002	29	18	29	6	1.09	0.61	0.55	7	0.89	1.73	0.79	辽东栎, 山杏, 油松, 毛叶丁香, 黑榆, 花曲柳
32	225	40.58	832	35	0	10	22.3	27.12	3255	20	11	15	5	0.87	0.54	0.45	8	0.91	1.89	0.83	辽东栎, 蒙椴, 秋子梨, 花曲柳, 毛叶丁香
33	600	40.50	743	30	310	15.2	23.9	21.21	2560	20	11	15	4	0.31	0.22	0.13	8	0.87	1.80	0.79	辽东栎, 鹅耳枥, 花曲柳, 山杏
34	250	40.53	1468	2	4	16.5	31.8	28.4	1481	43	21	35	2	0.69	1.00	0.50	10	0.92	2.11	0.86	辽东栎, 黑桦
35	200	40.53	1377	20	130	17.8	35	37.94	3246	30	17	28	4	1.01	0.73	0.60	5	0.83	1.33	0.68	辽东栎, 油松, 山杏, 花曲柳
36	400	40.49	311	27	305	15.0	43.3	34.15	954	25	21	25	3	0.91	0.83	0.54	9	0.90	1.99	0.83	麻栎, 榿树, 栓皮栎
37	400	40.49	305	28	334	13.5	33.4	23.01	906	23	23	23	3	0.44	0.41	0.23	7	0.76	1.47	0.66	麻栎, 油松, 杜梨
38	400	40.50	306	35	235	10.6	26.1	26.29	1221	14	12	14	4	0.66	0.48	0.36	6	0.88	1.57	0.74	栓皮栎, 榿树, 麻栎, 栎树
39	400	40.49	282	21	157	10.2	26.8	22.09	937	16	14	16	4	0.18	0.13	0.06	6	0.90	1.60	0.76	麻栎, 油松, 刺槐, 榿树
40	400	40.50	284	20	190	10.0	29.9	20.02	692	13	11	13	3	0.25	0.23	0.11	6	0.84	1.50	0.73	麻栎, 刺槐, 榿树
41	400	40.48	302	20	85	10.2	17.8	18.90	1836	16	14	16	3	0.77	0.70	0.50	8	0.84	1.74	0.77	麻栎, 榿树, 油松
42	400	40.48	312	41	325	13.5	17.2	12.18	1723	22	21	22	3	0.81	0.73	0.53	7	0.90	1.75	0.80	榿树, 麻栎, 油松
43	400	40.49	318	37	95	13.5	25.5	20.10	1283	13	12	13	2	0.46	0.67	0.29	7	0.83	1.62	0.75	麻栎, 榿树

S: 物种丰富度; H': Shannon-Wiener 指数; E: 均匀度指数; D: Simpson 指数; 1-12 为东灵山样地, 13-28 为喇叭沟门样地, 29-35 为大海坨山样地, 36-43 为白龙潭样地。
S: Species richness; H': Shannon-Wiener Index; E: Evenness Index; D: Simpson Index. Plot 1-12 are samples on Mt. Dongling, 13-28 on Labagoumen, 29-35 on Mt. Dahaituoshan, and 36-43 at Bailongtan.
辽东栎: *Quercus liaotungensis*; 麻栎: *Q. dentata*; 榿树: *Q. acutissima*; 核桃楸: *Juglans mandshurica*; 栎树: *Quercus variabilis*; 五角枫: *Acer mono*; 山桃: *Prunus davidiana*; 山杏: *Prunus sibirica*; 黑桦: *Betula dahurica*; 白桦: *B. platyphylla*; 鹅耳枥: *Carpinus turczanowii*; 花曲柳: *Fraxinus rhynchophylla*; 核桃楸: *Juglans mandshurica*; 栎树: *Quercus variabilis*; 华北落叶松: *Larix principis-rupprechtii*; 油松: *Pinus tabulaeformis*; 山杨: *Populus davidiana*; 杜梨: *Pyrus betulifolia*; 白梨: *P. bretschneideri*; 秋子梨: *P. ussuriensis*; 刺槐: *Robinia pseudoacacia*; 毛叶丁香: *Syringa pubescens*; 蒙椴: *Tilia mongolica*; 黑榆: *Ulmus macrocarpa*

以及乔、灌、草层重要值和环境变量数据库。

采用二元指示种划分方法 (TWINSPAN) 对群落进行划分 (Hill, 1979)。根据所有群落乔木层 24 个植物物种的重要值, 按 1、1 - 0.5、0.5 - 0.2、0.2 - 0.01 和 < 0.01 将物种对整个群落的指示潜力划分为 5 个等级。等级 3 的被认为是群落划分有指示作用的物种。

利用群落 - 物种重要值矩阵对所有样方进行典范对应分析 (CCA) (Ter Braak, 1986)。将海拔、坡度、坡向作为环境因子分别对群落类型和乔木层物种进行排序。

TWINSPAN 的计算由 PC-ORD 软件实现, CCA 的计算则由 CANOCO 软件实现。

2.2.3 群落物种多样性的计算

对所有群落乔木层和灌木层的物种, 计算重要值并排列成矩阵, 在 PC-ORD 软件中计算各个样方的物种丰富度 (S), Pielou 均匀度指数 (E), Shannon-Wiener 指数 (H) 和 Simpson 指数 (D)。

乔木层物种的重要值以该物种的相对胸高断面面积来表示, 计算式如下:

$IV_i = \text{某乔木种的胸高断面积之和} / \text{某样方所有乔木种胸高断面积总和}$

灌木和草本的重要值计算方法如下式:

$IV_s = (\text{相对多度} + \text{相对盖度} + \text{相对高度}) / 3$ (Alatalo, 1981)。

3 结果与讨论

3.1 群落的一般特征与物种构成

表 1 列出了所有样方的群落基本信息。可以看出, 不同群落间植株密度的差异是相当大的, 最多可以达到 7746 株/hm², 最少的仅 692 株/hm², 明显小于其他相关报道 (王巍等, 1999)。植株密度超过 3000 株/hm² 的样方仅有 7 个, 并且一般总胸高断面积 (BA) 也相对较大; 大部分群落乔木植株的密度集中在 1000 - 2000 株/hm² 之间, 且与其总胸高断面积无显著相关关系 ($r = 0.168$, $P > 0.05$)。在所有样方中, 很多植株密度高的样方乔木层物种组成比较单一, 大部分为辽东栎萌生林, 如样地 13、14、25、28 等。根据实地考察结果, 这些萌生林是由早期受到砍伐后经过数十年的封山育林而形成的。大多数植株都从基部萌发出若干枝干, 林下灌木草本层一般不发达, 群落结构较为简单。

所有样方的最大树高平均为 11.4 m, 最大不超过 20 m, 最大胸径平均为 24.1 cm, 这与我国其他类型的阔叶林群落相比偏小。造成这种现象的原因可能不仅是受北京地区降水少、蒸散大等水分条件的限制, 与本地区植被受人类强烈干扰作用、基本为次生林、群落恢复时间较短也有一定关系。

在本研究所有样方出现的维管束植物共计 48 科 108 属 191 种。其中, 种类最多的是菊科, 共有 27 个种; 其次依次是蔷薇科 (17 种)、豆科 (16 种)、毛茛科 (11 种)、禾本科 (10 种)、百合科 (8 种)。在这些优势科中, 除蔷薇科和豆科的少数种为木本植物外, 其余均为草本植物, 它们在本研究区域群落中的优势作用不明显; 而含有较少种数的壳斗科、桦木科、松科等在群落中占有优势地位。

3.2 群落分类与环境因子分析

3.2.1 群落分类

利用 TWINSPAN 对所有样地分类的结果如图 3 所示, 共获得 7 种群落类型, 即: 辽东栎林 (伴生有少量山杨、黑桦), 辽东栎 + 花曲柳林 (乔木层常伴生有花曲柳、蒙椴、黑桦等), 辽东栎 + 山杏 + 花曲柳林, 辽东栎 + 山杏 + 油松林, 麻栎 + 槲树林, 麻栎 + 槲树 + 栓皮栎林以及其他麻栎林。

3.2.2 CCA 排序

群落的 CCA 排序反映了环境对群落类型和物种组成的影响, 将其表现在排序图上, 可以直观地表达植被与环境因子之间的关系, 并可得到排序轴与

图 3 TWINSPAN 对所有样地分类的结果

Fig. 3 TWINSPAN diagram of the plots
The numbers in the figure are plot numbers, as in Table 1.

表 2 环境因子与 CCA 排序轴之间的相关系数
Table 2 The correlation coefficients between CCA ordination axes and environmental factors

	AX1	AX2	AX3	总惯量 Total inertia	累积率 Cumulative ratio (%)
海拔 Altitude	- 0.912 **	- 0.032	0.048		20.5
坡度 Slope	- 0.043	- 0.170	- 0.476 **		23.2
坡向 Aspect	0.188	- 0.539 **	0.226		25.0
特征值 Eigenvalues	0.807	0.106	0.069	3.931	

** $P < 0.01$

图 4 群落主要类型以及乔木层物种的 CCA 排序(图 a 中数字为样地代号,同表 1)
Fig. 4 CCA ordinations of main community types and canopy layer species (The numbers in Fig. 4a are plot numbers, as in Table 1)

QueLia, *Quercus liaotungensis*; QueAcu, *Q. acutissima*; QueDen, *Q. dentata*; QueVar, *Q. variabilis*; AceMon, *Acer mono*; AmyDav, *Prunus davidiana*; ArmSib, *Prunus sibirica*; BetDah, *Betula dahurica*; BetPla, *B. platyphylla*; CarTur, *Carpinus turczaninowii*; FraRhy, *Fraxinus rhynchophylla*; JugMan, *Juglans mandshurica*; KoePan, *Koelreuteria paniculata*; LarPri, *Larix principis-rupprechtii*; PinTab, *Pinus tabulaeformis*; PopDav, *Populus davidiana*; PryBet, *Pryus betulaefolia*; PryBre, *P. bretschnederi*; PryUss, *P. ussuriensis*; RobPse, *Robinia pseudoacacia*; SyrPub, *Syringa pubescens*; TilMon, *Tilia mongolica*; UlmDav, *Ulmus davidiana*; UlmMac, *U. macrocarpa*

环境因子的回归系数,从而能够进行群落的环境解释。表 2 列出了海拔、坡度、坡向与第一、二、三排序轴之间的关系。

CCA 排序结果显示:第一排序轴与海拔因子存在极为显著的相关关系,第二排序轴与坡向存在显著相关关系,第三排序轴与坡度关系显著;前三轴特征值占总特征值的 25.0 %。

图 4a 显示了将全部 43 个样方表达在第一、二排序轴平面上的排序结果。环境因子对排序轴的贡献反映为箭头的长度,这些因子之间的关系反映为箭头的方向与夹角。可以看出,海拔和坡向对群落排序的贡献较大。第一排序轴的方向与海拔几乎一致,反映了由海拔梯度变化引起的温度条件的改变;沿第二轴方向,代表坡向因子的箭头长度明显大于坡度,说明此轴主要反映了由坡向引起的水分条件

和土层厚度的差异。

按各样方在图中彼此间的距离,可以大致将所有群落归纳为 3 组。首先根据第一轴方向可以将槲树-麻栎混交林和辽东栎林群落分开,槲树-麻栎混交林一般分布在低海拔、温度较高的环境条件下。沿第二轴方向又可以将辽东栎林分为两组:样方 5、6、7、8 代表了阴坡、坡度较大的群落类型,环境湿润、水分条件好;其余大部分样方可以归并为另一类群,它们对所选环境因子的差异表现不敏感。由以上排序可以看出,其结果基本与利用物种指示作用进行 TWINSpan 划分的结果一致。

同理,可对所有样方中出现的乔木树种进行排序(图 4b)。沿第一轴方向可以将槲树、麻栎、栓皮栎、栎树、刺槐和白梨与其他物种分开;沿第二轴方向与其他物种距离较大的有两组:山桃、大果榆和

山杨为一组,基本分布于阳坡,水分条件较差;黑桦、杜梨、秋子梨为一组,基本分布于阴坡;其余大部分树种对本排序所选环境因子不敏感。对乔木层物种的排序结果与前面 TWINSpan 分类结果基本一致,辽东栎、黑桦、山杨、山桃、大果榆等树种对环境的指示作用较明显。

3.2 群落的物种多样性

表 1 中给出了全部样方乔木层和灌木层的多样性指数;草本层由于样方数量众多且在群落中不占有优势地位,因而不列出,仅就计算结果作简要说明。样方 1 - 12 由于未就灌木层和草本层作专门的群落调查而仅记录了样方内出现的物种,故未列出计算结果。

表 1 显示,所有样方内乔木层的物种丰富度都较低,最多不超过 6 个物种。相应地,在乔木层物种丰富度较大的样方, H 、 D 、 E 也较大;物种丰富度相同、优势物种不显著的样方,其 H 、 D 、 E 指数比单优树种群落大。这说明物种丰富度大、群落结构复杂的样方,其物种多样性较高。有些样方乔木层的物种多样性指数甚至为 0,代表该样方乔木层为仅含某一物种的纯林,如样方 14、16 和 23。这类群落有的具有明显的次生林的特点(如样方 13、14),有的属于经人工保护起来的过熟林(样地 15 - 17),由于受人为干扰作用和群落自身的演替作用,群落结构简单,林下灌木、草本层单一。

灌木层物种丰富度明显大于乔木层。一般地,乔木层物种丰富度大的样方其灌木层物种丰富度也相对较大,如样方 19、30、31、32、38 等。这类群落的结构相对复杂,受人为干扰小。

综上所述,一方面,由于气候等环境条件的限制,我国落叶阔叶林群落结构本来就相对比较简单,多样性程度明显低于亚热带、热带森林群落;另一方面,受本地区强烈人为活动的干扰,原生植被类型遭到破坏,一些偶见种消失,这从某种程度上也降低了群落的物种丰富度。

4 结论

根据以上结果,本研究得出的主要结论有:

(1) 不同栎林群落结构差异很大,大部分群落乔木层植株密度集中在 1000 - 2000 株/hm²,与总胸高断面面积关系不显著。植株密度高的群落,乔木层结构简单,以辽东栎萌生林为主。所有样方最大

树高与最大胸径都不高,表明本地区群落演替时间短、群落结构简单、次生成分明显。

(2) 利用乔木层物种进行 TWINSpan 分类的结果反映了以辽东栎、麻栎等为优势种的 7 种群落类型以及主要指示种的生态习性。辽东栎林主要分布在海拔 700 m 以上,麻栎 - 槲树混交林主要分布在海拔 300 m。主要伴生种为五角枫、蒙椴、黑桦的辽东栎林一般分布于阴坡,水分条件好;主要伴生种为山杏的辽东栎林一般分布在阳坡,水分条件差。以花曲柳、五角枫为主要伴生种的辽东栎林群落结构相对复杂,林下土壤层较厚;伴生有油松的辽东栎林土壤较贫瘠,生境条件差。

(3) CCA 排序结果与 TWINSpan 基本一致。对排序贡献由大到小依次为海拔、坡向和坡度。第一排序轴基本反映了由海拔梯度变化引起的温度条件差异,第二排序轴反映了坡向、坡度决定的水分、土壤等条件的差异。对群落排序的结果将分布于不同坡向的辽东栎林、麻栎-槲树混交林分开,对乔木层物种的排序结果较好地反映了划分辽东栎林、麻栎-槲树混交林的指示种的生境特点。

(4) 所有样方乔木层出现的物种数较少,导致物种多样性程度不高。这与本地区气候等条件密切相关,同时也可能是人类活动强烈干扰的结果。

参考文献

- Alatalo, R. V. 1981. Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos*, **37**: 199 - 204.
- Chen, L. Z. (陈灵芝), Bao, X. C. (鲍显诚) and Chen, Q. L. (陈清朗). 1985. Oak forest in Beijing mountainous area. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学丛刊), **9**(2): 102 - 111. (in Chinese)
- Chen, L. Z. (陈灵芝), Bao, X. C. (鲍显诚), Chen, Q. L. (陈清朗), Hu, Y. H. (胡肄慧), Kong, F. Z. (孔繁志) and Miu, Y. G. (缪有贵). 1990. Study on vegetation ecology in Tianjin and Beijing region. In: Institute of Botany and Institute of Zoology, CAS (eds.), *Study on the Biology and Ecology in Tianjin and Beijing Region* (京津地区的植被生态学研究). Marine Press, Beijing, 1 - 14. (in Chinese)
- Editorial Committee of Vegetation of China (《中国植被》编辑委员会), 1980. *Vegetation of China* (中国植被). Science Press, Beijing.
- Fang, J. Y. (方精云), Shen, Z. H. (沈泽昊), Tang, Z. Y. (唐志尧) and Wang, Z. H. (王志恒). 2004. The

- Protocol for the Survey Plan for Plant Species Diversity of China's Mountains. *Biodiversity Science* (生物多样性), **12**: 5 - 9.
- Gao, X. M. (高贤明), Ma, K. P. (马克平) and Chen, L. Z. (陈灵芝). 2001. Species diversity of some deciduous broad-leaved forests in the warm temperate zone and its relations to community stability. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **25**(3): 283 - 290. (in Chinese)
- Gao, X. M. (高贤明) and Chen, L. Z. (陈灵芝). 1998. Studies on the species diversity of *Quercus liaotungensis* communities in Beijing mountains. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **22**: 23 - 32. (in Chinese)
- Hill, M. O. 1979. *TWINSPAN-A FORTRAN Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two-way Table by Classification of the Individuals and Attributes*. Cornell University, Ithaca, N. Y.
- Jiang, H. (江洪), Huang, J. H. (黄建辉), Chen, L. Z. (陈灵芝), Yang, C. Y. (杨朝阳) and Yang, X. Q. (杨小秋). 1994. DCA ordination, quantitative classification and environmental interpretation of plant communities in Dongling Mountain. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **36**(7): 539 - 551. (in Chinese)
- Ma, K. P. (马克平), Huang, J. H. (黄建辉), Yu, S. L. (于顺利) and Chen, L. Z. (陈灵芝). 1995. Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China, II, Species richness, evenness and species diversities. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **15**(3): 268 - 277. (in Chinese)
- Meng, D. Z. (孟德政) and Hu, D. (胡东). 1991. *Vegetation Types and Regional Programming of Mountainous Area in Beijing* (北京山区的植被类型与区划). Agriculture Regional Programming Office of Beijing, Department of Geography of Beijing Normal College, Beijing. (in Chinese)
- Pielou, E. C. 1975. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, New Jersey.
- Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, **67**(5): 1167 - 1179.
- Wang, W. (王巍), Liu, C. R. (刘灿然), Ma, K. P. (马克平) and Yu, S. L. (于顺利). 1999. Population structure and dynamics of *Quercus liaotungensis* in two broad-leaved deciduous forests in Dongling Mountain, Northern China. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **42**(2): 195 - 202. (in Chinese)
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**: 213 - 251.
- Wu, Z. Y. (吴征镒) and Raven, P. H. 1999. *Flora of China* (Vol. 4). Science Press, Beijing.

(责任编辑: 时意专)