

黑龙江省东部山区 森林植物多样性

◎王庆贵 邢亚娟 孙 龙 /著

◎王贵强 /审

黑龙江大学博士文库

——植物生态研究

黑龙江省东部山区 森林植物多样性

王庆贵 邢亚娟 孙 龙 著

王贵强 审

黑龙江人民出版社

图书在版编目(CIP)数据

植物生态研究 / 王庆贵 邢亚娟 孙龙 著. — 哈尔滨: 黑龙江人民出版社, 2006. 10

ISBN 7-207-07150-7

I. 植... II. ①王... ②邢... ③孙... III. 冷杉—植物生态学—研究 IV. S791.140.2

中国版本图书管 CIP 数据核字(2006)第 121817 号

责任编辑: 刘恺汐

植物生态研究

黑龙江省东部山区森林植物多样性

Heilongjiang Sheng Dongbu Shanzu Senlin
Zhiwu Duoyangxing

王庆贵 邢亚娟 孙龙 著 王贵强 审

出版发行 黑龙江人民出版社

通讯地址 哈尔滨市南岗区宣庆小区 1 号楼(150008)

网 址 www.longpress.com E-mail hljrmcbs@yeah.net

印 刷 哈尔滨市工大节能印刷厂

开 本 850×1168 毫米 1/32

印 张 18

字 数 420 000

版 次 2005 年 10 月第 1 版 2006 年 10 月第 1 次印刷
书 号 ISBN 7-207-07150-7/S·100

定价: 32.00 元(全三册)

(如发现本书有印刷质量问题, 印刷厂负责调换)

前　　言

生物多样性是大自然赐予人类宝贵的物质财富，是人类赖以生存的物质基础。在人类诞生以前，就有数以万计的生物在地球上生存、繁衍，周而复始地完成它们的生命周期。但是自从人类产生以后，人类打破了这种亿万年以来形成的生物生命的固有周期。从茹毛饮血到刀耕火种，农业的出现到工业革命的开始，现代文明的产生到当代科技的大发展，每一步的前进，相应的都带来了生物资源的大流血。人类在不知不觉中一步一步走向深渊。

随着人类生存环境的不断恶化和人类不加节制地滥用生物资源，导致了生物多样性的锐减。对于许多生物人类刚刚认识到其潜在的价值，它们就已经在地球上灭绝了。有的生物甚至人类没有认识到它们的存在，就已经消失了。世界上的许多有识之士在大声疾呼：我们只有一个地球，我们地球人都应珍重我们共同的未来。特别是近几年，人类环境意识的不断加强和九二环发大会的召开，人类才真正意识到保护生物多样性刻不容缓。

保护生物多样性是保护自然或保护地球中的一个重要部分。保护生物多样性的最终目的是实现持续利用，使全球能够协调发展。全球变化与生物多样性相互影响，生物多样性的保护与持续利用能否实现，则与经济持续发展包括生态系统持续发展

相关联。保护生物多样性的目标是通过不减少基因和物种多样性,不毁坏重要的生境和生态系统的方式,来保护和利用生物资源,以保证生物多样性持续发展。达到这一目标有一个过程,这个过程可分为三个基本部分,挽救生物多样性,研究生物多样性,持续地、明智地利用生物多样性。

生物多样性虽然是人类生存的物质基础,但可悲的是,全球究竟有多少物种人们还不清楚,据估计大约为五千万种,但已定名的只有140~170万。摆在我们面前的任务十分艰巨,这就要求我们地球人携起手来,共同开创一个生物多样性时代。

我国是生物多样性特别丰富的国家这一,据统计,中国的生物多样性居世界第八位,北半球第一位(Braatz等,1992)。但是有人提出划分标准不统一,按照分类学标准中国应排到第五位(陈昌笃,1995)。我国物种如此丰富而且受到严重威胁,这就要求我们必须立即开始有关的应用基础研究,为有效的保护行为和持续利用措施提供可靠的依据。这将是不仅影响当代人,而且造福于子孙后代的重大举措,既有重要的理论意义,又可以产生巨大的社会效益。既是中国持续发展的需要,又是国际社会极为关注,并为之努力工作的重点。

真诚地希望各位读者和有关专家对本书提出宝贵意见和建议,期望本书能够为我国特别是黑龙江省生物多样性保育提供一点帮助,共同推动生物多样性研究向前发展。

摘要

本书对帽儿山林场和凉水自然保护区的 32 个群落按不同干扰、演替动态、环境梯度进行了生物多样性和生产力的调查研究。结果表明：

1. 各群落的丰富度、多样性、均匀度以草本层为最大，草本层的变化决定了整个群落的变化。
2. 格局多样性和盖度加权叶层多样性指数随构成指数的增大而增大。
3. 从演替早期到中期多样性指数增大，中期达到最高，演替后期开始下降。
4. 多样性随环境梯度的增加而增大； β 多样性随环境梯度的增加而增大，在构成指数居中时表现出最大值。
5. 植物群落与环境的典型相关分析得出：环境因子中坡向和坡位两因子起决定性作用。
6. 生产力的高低与群落演替动态关系较密切，而多样性的高低只是群落处于某一特定阶段的表现，群落多样性对于生长率影响不明显。
7. 在中等强度的干扰条件下可获得最大的多样性。
8. 人工林多样性的绝对值并不低于天然林，并且人工林能够支持当地物种的生存，所以，天然林包围下的小面积人工林并不导致生物多样性的下降。

关键词：生物多样性 森林生产力 群落组成与结构
群落动态 环境梯度

目 录

摘要	(1)
1 生物多样性概述	(1)
1.1 生物多样性的概念	(1)
1.1.1 遗传多样性(Genetic Diversity)	(2)
1.1.2 物种多样性(Species Diversity)	(2)
1.1.3 生态系统多样性(Ecosystem Diversity)	(3)
1.1.4 景观多样性(Landscape Diversity)	(3)
1.1.5 生物多样性各层次间的关系	(4)
1.2 生物多样性的发展历史	(4)
1.2.1 多样性随时间的变化	(5)
1.2.2 多样性在空间上的变化	(6)
1.2.3 多样性与稳定性	(7)
1.3 生物多样性的测度方法	(8)
1.3.1 物种多样性(Species Diversity)的测度方法	(10)
1.3.2 γ 多样性的测度方法	(19)
1.3.3 α , β , γ 多样性的相互关系	(20)
1.3.4 群落结构多样性(Structure Diversity)	(21)
1.4 生物多样性的生态系统功能	(23)
1.4.1 利用概念模型管理生态系统	(25)
1.4.2 生态系统功能群的划分	(27)

1.5 生物多样性研究展望	(31)
2 试验地自然概况	(34)
3 调查及数据分析方法	(37)
3.1 标准地设置	(37)
3.2 标准地调查	(37)
3.2.1 群落组成的调查	(37)
3.2.2 群落结构的调查	(37)
3.3 数据分析方法	(38)
4 植物群落组成、结构与动态的分析	(40)
4.1 各树种顶极适应系数的确定	(40)
4.2 各植物群落组成的差异	(43)
4.2.1 春末夏初植物群落组成的差异	(44)
4.2.2 夏末秋初植物群落组成的差异	(54)
4.2.3 植物群落全年组成的差异	(65)
4.3 各植物群落结构的差异	(73)
4.3.1 各植物群落格局多样性的分异	(75)
4.3.2 各植物群落垂直结构多样性的分异	(76)
4.4 各植物群落组成、结构与动态的分析	(81)
4.4.1 群落演替动态的定量确定	(81)
4.4.2 各群落组成、结构与动态的联合分析	(81)
5 生物多样性与环境梯度 (Environment Gradient)	(92)
5.1 环境梯度的量化	(93)
5.2 植物群落多样性与环境梯度	(95)
5.3 多样性、构成指数、环境梯度的联合分析	(97)

5.4 β 多样性的分析	(97)
5.5 各植物群落与环境因子的典范相关分析	(102)
6 生物多样性与生产力 (Productivity)	(106)
6.1 各群落的生长率	(108)
6.2 群落中植物多样性与生长率的分析	(108)
6.3 生长率与构成指数、环境梯度、多样性之间 的相关分析	(111)
7 生物多样性与干扰 (Disturbance)	(115)
7.1 干扰的定量化	(116)
7.2 对于干扰的评价	(120)
8 人工林 (Plantation) 的生物多样性	(121)
8.1 各人工林群落之间的差异	(123)
8.1.1 物种水平上的各人工林群落之间的差异	(123)
8.1.2 分科水平上的各人工林群落的差异	(124)
8.2 各人工林群落与天然林群落的比较	(124)
8.2.1 人工林群落与天然林群落的总体比较	(127)
8.2.2 相毗邻的人工林与天然林的比较分析	(127)
9 结论	(131)
参考文献	(134)

1 生物多样性概述

1.1 生物多样性的概念

生物多样性(Biodiversity)包括所有植物、动物、微生物种以及所有的生态系统和它们形成的生态过程。它是一个描述自然界多样化程度的内容广泛的概念,它包括生态系统、物种以及某一特定群体的基因的数量和频率(Mcneel, 1990)。通常认为它划分为三个不同层次:遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性。但从其内涵和外延分化的基础上来看,又增加了景观多样性和生物圈多样性。

生物多样性一词至少有三方面的含义:即生物学的、生态学的和生物地理学的。狭义的生物学意义上的多样性侧重于不同等级的生命实体群(主要指物种及其以下的实体)在代谢生理、形态、行为等方面表现出的差异性。如生命的多样性(diversity of life)(Handler, 1970; Wilson, 1922),有机体多样性(diversity of organisms)(Barnes, 1989),分类学多样性(taxonomic diversity)(WRI 等, 1992)和生物的多样性(biotic diversity)(Gleck, 1975);生态学意义上的多样性主要指群落、生态系统甚至景观在组成、结构、功能及动态等方面的差异。研究较多、历史较长是生态多样性(ecological diversity),或物种多样性(species diversity)(Magurran, 1988),此外,还有生境多样性(habitat diversity)(Noss, 1983)等;而生物地理学涵

义主要指不高的分类群或其组合的分布特征或差异，如植物区系多样性(floristic diversity)(Ingrouilie, 1992)等。

1.1.1 遗传多样性(Genetic Diversity)

遗传多样性是指种内基因的变化。这包括了同种的显著不同种群(如印度几千个传统的水稻品种)或同一种群内的遗传变异(WRI 等, 1992)。遗传多样性是种群表现在分子、细胞和个体水平上的变异度, 变异越丰富, 物种进化的潜力就越大, 其中环境是影响物种变异度的主要因子。遗传变异、生活史的特点、种群动态及其遗传结构等决定或影响着一个物种与其他物种及其环境相互作用的方式。而且, 种内的多样性是一个物种对人为干扰进行成功反应的决定因素。种内的遗传变异程度也决定其进化的潜势(Solbrig, 1991)。

所有的遗传多样性都发生在分子水平, 并且都与核酸的理化性质紧密相关。新的变异是突变的结果。遗传的多样性最终起源于分子水平的基因突变(广义的, 包括点突变, 染色体突变及其相关的过程, 如转导)。遗传重组也影响个体和种群多样性。

1.1.2 物种多样性(Species Diversity)

物种多样性是应用最广泛的最通常意义上的一个概念, 是指在种的水平上的多样性, 是一个地区内物种的变化(GBS, 1992)。它是以物种多样性的现状, 物种多样性的形成、演化、维持机制及有效地保护、持续利用为主要研究内容(马克平, 1993)。是近半个世纪以来生物多样性研究的核心内容。

但至目前为止, 物种多样性的编目工作仍需亟待加强, 因为目前我们甚至不能将地球上的物种估计到一个确定的数量级

(WRE 等, 1992; Wilson, 1988), 而且绝大多数对物种的灭绝是建立在推断之上的, 因此对物种总数的不精确性导致了对物种灭绝速度估计的不准确性。May (1988) 提出, 在对食物网, 相对丰富度以及生物个体数量与体型间关系的研究, 可以找出一些方法, 依据适当的规则推断出植物、动物、微生物多样性的总量。

1.1.3 生态系统多样性(Ecosystem Diversity)

生态系统多样性是指生物圈内生境、生物群落和生态过程的多样化以及生态系统内生境差异、生态过程变化的惊人的多样性(Mcneely, 1990)。此处的生境主要指无机环境, 如地貌、气候、土壤、水文等。但直至目前, 生态系统的边界问题一直是一个有争议的问题, 这就给生态系统多样性的研究带来了很大的困难; 而且生态系统包括众多的生物, 特别是昆虫和微生物名目繁多, 这也给生态系统多样性的研究带来诸多不便。但是多学科合作、交叉、融合、集团军作战是科学发展的需要, 只要多学科互相合作, 生态系统多样性的研究工作会开展得很好, 而且会有大的突破。

1.1.4 景观多样性(Landscape Diversity)

景观是由相互作用的嵌块体(Patch)以类似形式重复出现的, 具有高度空间异质性(spatial heterogeneity)的区域。景观空间格局多样性指的是景观中嵌块体的复杂性, 嵌块体类型的齐全程度或多样化状况, 包括嵌块体的丰富度、均匀度、镶嵌度和连接度。景观的结构、功能和动态是景观三个最主要特征。而景观异质性是作为一个景观结构属性, 而且结构对功能和过程将产生重要影响(伍业刚等, 1992)。地球表面的景观多样性是人类

与自然相互作用的结果。

景观多样性的研究越来越受到人们的重视，特别是在景观格局与生物多样性保护 (Noss, 1983; Hudson, 1991)，生境特别是森林的片断化对生物多样性的影响 (Harris 等, 1984; Soule, 1989)，景观的异质性与景观多样性的测度 (Romme, 1982; Forman 等, 1986; 李哈滨等, 1988, 1992; 伍业刚等, 1992)，以及人类活动对景观多样性的影响与景观规划与管理 (Naveh, 1984; Hudson 等, 1991) 等方面都引起了广泛的关注。

1.1.5 生物多样性各层次间的关系

从研究生物多样性的角度出发，各层次间物种多样性是基础，基因多样性的研究工作是以物种多样性为研究对象，是研究种内的基因变化；生态系统多样性是以物种多样性为基础，只有搞清楚系统内物种的组成、结构，才能很好地研究生态系统多样性；景观多样性的基础是嵌块体 (Patch)，而嵌块体差异主要表现在物种的差异上，因此物种多样性是基础。

从保护生物多样性的角度出发，生态系统多样性是基础，保护的途径是：丰富的遗传资源←较高的物种多样性←较复杂的生境←丰富的生态系统多样性。所以，要想获取丰富的遗传资源，必须有较高的生态系统多样性。

各层次间是紧密相联的，不应把它们人为地断开，应该统一规划，整体考虑。

1.2 生物多样性的发展历史

生态学上的物种多样性最早由 Fisher、Corbet 和 Williams (1943) 提出。它能表征生物群落和生态系统的结构复杂性，指群

落中物种的数目和每一个物种的个体数目(Fisher 等, 1943)。但后来不同学者赋予它不同的特定含义: 有指不同种群内的个体数目(Williams, 1964), 指群落或生境中种的数目多少(MacArthur, 1965), 或称种的数目及其个体分配均匀度两者的综合(Simpson, 1949), 有人认为多样性本身并不存在, 而称为种间相遇机率(Hurlburt, 1971)。Odum(1971)把物种多样性指数看成是种类数及个体的重要价值(数目、生物量、生产力等)之间的比例。Whittaker(1972)提出三种多样性概念: α 多样性, 某些群落或样地中种的数目; β 多样性, 在一个梯度上, 各群落种属组成的变化程度; γ 多样性, 在一个地理区域内, 一系列群落内的数目。目前生态学家们趋向于把多样性理解为“群落内种数和均匀度综合起来的一个统计量(Pielou, 1969)”。一个群落由很多物种组成, 且各组成物种的个体数目比较均匀, 此群落的多样性指数高, 反之低。

生物多样性从 1943 年由 Fisher 等人提出至今, 历经 60 年而不衰, 因为人们越来越认识到生物多样性与人类切身利益是紧密相关的。就生物多样性发展简史而言主要讨论了三个主题。

1. 2. 1 多样性随时间的变化

处于演替过程中的群落, 一般可以认为物种多样性趋向增加, 但在很多情况下, 从顶极之前的时期进入顶极时期, 多样性有可能下降(Whittaker, 1996)。Margelef(1963)也认为在演替早期和中期, 多样性指数最高, 在顶极时期则下降。Whittaker 和 Woodwell(1968)研究了纽约州长岛山火灾造成的不毛之地到成熟的橡树林的植物演替时, 发现在演替早期和中期多样性最

高。Borman 等(1981)对北方阔叶林的研究指出替代后的更新物种多样性(指物种数目)最高,快速生长的集累期最低,林分达到稳定态时中等。祝宁(1982)指出东北东部山地原始林的地类生境多样性指数(0.307)较天然次生林的地类生境多样性指数(0.547)低,原始林的森林类型(优势树种)多样性指数(0.558)也低于天然次生林森林类型多样性指数(0.775)。多样性能够使一个稳定的群落产生稳定的自然因子,但假如自然因子变化时,多样性并不可能减少一个群落的波动性(Price)。

上述我们可以看出并不是最稳定的顶级群落多样性最高,这就给我们留下了一个值得思考的命题:多样性指数是否越高越好,如何用多样性指数评价森林群落类型。

1.2.2 多样性在空间上的变化

物种多样性在空间上的变化趋势极为明显,由高纬度和高海拔的植物群落向低海拔温暖湿润的热带雨林和珊瑚礁而增加(Whittaker, 1970)。Cox 等(1980)研究指出,生物多样性有与 Whittaker 指出的变化趋势有相同的规律。Connell 和 Orias (1964)、Pianka (1966) 总结了某些理论用以解释这个多样性趋势。Sanders (1919) 和 Wilson 亦提出某些理论。

到目前为止,已有许多假说解释多样性在空间上的变化。

1.2.2.1 时间假说

认为所有的群落随时间而趋多样化,老的群落比新的群落多一些。Southwood (1961) 的林木昆虫资料支持了这个假说。认为老的群落在空间分布上较为复杂,可以容纳更多的昆虫。Wilson (1969) 赞成相似的观点。

1. 2. 2. 2 空间异质性假说

这个假说的支持者们认为：在环境复杂性中心定有一个总的增加过程。对于热带地区而言，物理环境变得越异质和越复杂，植物和动物群落在这样的环境中就越复杂和越多样。空间异质性通常被划分为宏观和微观两类。宏观的空间异质性由 Simpson (1964) 提出，称之为地势的起伏变化，地形的地势起伏变化对于物种的形成研究有特殊的意义。Blair (1961) 和 Mayr (1942, 1957, 1963) 也作出了类似的论述。微观异质性是在当地规模上，随着环境因子多少的变化基本上符合居于该地区的有机物的多少 (MacArthur and MacArthur, 1961; MacArthur, 1964)。

1. 2. 2. 3 竞争假说

Dobzhansky (1950) 与 Williams (1964) 提出温带的自然选择主要受物理环境所控制，物种的死亡率经常是灾变性的，无区别的，与密度无关。而在热带区，生物竞争在进化中更为重要，因为在热带区，食物类型与生境要求受到更大的限制，具有更狭的生态位利用方式，使某一生境中有更多的物种能共存在一起。

其他的假说还是很多，气候稳定性假说，生产力假说等等，书中不作详细论述。

1. 2. 3 多样性与稳定性

任何一个生态系统，最重要的特征之一是它的固有稳定性。生态系统的稳定性与人们经营和利用生态系统的方式有密切关系，因而也是人们所关心的问题。1969 年布鲁克黑文讨论会上专门讨论了生态系统中多样性和稳定性问题，1975 年国际生态学会会议上又进行了讨论。目前，主要存在三种不同的看法。

1.2.3.1 以 MacArthur (1955) 为首等人认为: 多样性可以导致稳定性。

1.2.3.2 以 Patrick(1963, 1975) 和 May(1973) 等人为首的认为: 多样性并不导致稳定性, 相反稳定性带来了多样性。

1.2.3.3 Price (1984) 认为多样性与稳定性没有必然联系。

1.3 生物多样性的测度方法

生物多样性是描述生物群体特征的可测性指标之一。为找到合适的测度方法, 许多生态学家都做出了不懈的努力。然而由于生物多样性的等级性(hierarchy)和尺度问题(scale), 使得其测度变得十分复杂。没有任何一种生物多样性测度公式能够全面地描述其各个层次的特征, 在各层次间研究历史最长而且较为深入的是群落水平上的生物物种多样性的测度, 文中着重介绍生物群落多样性的测度。

生物群落是在一定的地理区域内, 生活在同一环境下的不同种群的集合体, 其内部存在着极为复杂的相互联系。群落多样性是生物多样性各个层次中研究最早的层次, 不论从概念上还是测度方法上都相对比较成熟。

生物群落多样性的测度始于 20 世纪初。当时的工作主要集中于群落中物种——面积关系的探讨 (Arrhenius, 1921; Gleason, 1922, 1925; Fisher 等, 1934) 和种——多度关系的研究 (Motomura, 1932)。1943 年, Williams 在研究 Rothamsted (英国) 鳞翅目昆虫物种——多度关系时, 首次提出了“多样性指数 (Index of diversity)”的概念 (Fisher 等, 1943)。1949 年 Simpson 提出了多样性的