

黑石顶森林群落演替系列 α 多样性的尺度效应^{*}

王永繁, 余世孝, 黄 向, 刘蔚秋
(中山大学生命科学院, 广东 广州 510275)

摘 要: 以广东黑石顶自然保护区森林植被演替过程为研究对象, 采用样带调查法取样, 研究了针阔叶混交林样带及常绿阔叶林样带上取样尺度变化对群落 α 多样性测度的影响, 以及 α 多样性测度与取样尺度之间的分形关系。结果表明: ①物种丰富度指数及 Shannon 指数在取样尺度逐渐扩大时, 呈现出先急剧增加后缓慢增加的规律, 显示出一定范围内尺度对样带 α 多样性测度具有强烈影响。通过 α 多样性指数随尺度的变化曲线估计, 针阔叶混交林样带上比较适宜的取样尺度明显小于常绿阔叶林样带; ②混交林样带上 α 多样性与取样尺度之间的分形关系比阔叶林样带明显。表明阔叶林样带比混交林样带在群落组成结构上具更高的空间变异。同时, 对 α 多样性研究中的标准取样尺度问题进行了探讨, 提出了“相对最大表现尺度”的概念。

关键词: 针阔叶混交林; 常绿阔叶林; α 多样性; 尺度; 样带调查法; 分形分析; 相对最大表现尺度

中图分类号: Q948.15⁺ **文献标识码:** A **文章编号:** 0529-6579 (2002) 03-0068-05

植物群落的 α 多样性是刻画植物群落组成结构的重要指标^[1], 群落演替过程中的多样性特征是研究群落多样性时空动态规律的重要内容^[2]。由于空间异质性及随机因素的影响, 使得植物群落的多样性测度普遍存在着对取样尺度的敏感依赖性^[3,4], 因此探索植物群落 α 多样性测度与取样尺度之间的内在联系及其在演替过程中的变化规律, 对于认识群落结构的复杂性和群落演替的机理, 无疑具有重要意义。本文以广东黑石顶自然保护区森林群落演替过程为研究对象, 采用样带法取样, 通过不断扩大取样尺度, 探讨针阔叶混交林样带及常绿阔叶林样带上群落 α 多样性的尺度变化特征, 以及在空间演替系列中的变化规律。针对比较不同群落类型间 α 多样性特征差异时标准取样尺度如何确定的问题, 提出了“相对最大表现尺度”的概念, 以期引起讨论。

1 研究方法

有关广东黑石顶自然保护区的自然概况描述请参见余世孝等^[5]。在黑石顶自然保护区选择一条基本呈直线走向的山脊, 设置一条长 400 m, 宽 20 m 的样带。样带的一端 (起点) 开始是以马尾松 (*Pinus massoniana*) 为主的针阔叶混交林, 距起点 230 m 以后完全演变为常绿阔叶林。对环境要求显著不同的优势种的变化, 说明样带的不同地段在

发育年龄上有差异, 因此, 以空间演替系列代替时间演替序列^[6], 将整条样带从起点开始划分为两个演替阶段: ①以马尾松为主的针阔叶混交林样带 (长 230 m), ②常绿阔叶林样带 (长 170 m)。对样带内胸径 (DBH) 1 cm 以上的乔灌木树种进行每木调查, 包括种名、树高、胸径、距起点的坐标位置。

以个体数作为多样性指数的测度指标, 选择以下 2 个多样性指数进行测度:

① 物种丰富度指数

S = 出现在样地的物种数

② Shannon 指数^[7]

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i$$

式中 P_i 为物种 i 的相对多度。

在整个样带上, 分别以 0, 230 m 作为针阔叶混交林样带及常绿阔叶林样带的起点, 以 5 m 作为变换步长, 每次增加 5 m, 通过样方的不断合并, 扩大取样尺度, 绘制物种丰富度指数及 Shannon 指数随尺度的变化曲线, 研究 α 多样性的尺度变化行为及其在群落空间演替系列中表现出的差异。

对于某一多样性指数 DIV , 虽然群落在不同的取样尺度上具有不同的多样性指数值, 并且随着尺度的增加, 多样性值常呈不规则变化, 但如果 DIV 值与取样尺度 r (r 可以是样地的边长或样带

* 收稿日期: 2001-09-21

基金项目: 教育部骨干教师基金资助项目

作者简介: 王永繁 (1965-), 男, 博士研究生; 通讯联系人: 余世孝; E-mail: lssyx@zsu.edu.cn

的长度) 之间在统计意义上存在某种幂律关系, 即

$$DIV(r) = kr^D \tag{1}$$

成立, 其中 k 为常数, D 为分形维数 (fractal dimension), 则表明群落多样性具自相似性 (self-similarity) 规律, 这是一个独立于尺度的特征, 是群落不同尺度上多样性测度的一种共性。分形维数是自相似性规律的数量化表征, 是对分形体空间填充程度的反映^[8]。利用分形维数可以表征不同尺度上群落多样性之间的联系和规律性, 揭示群落组成结构复杂性的尺度变化程度。分形维数低表明随着取样尺度的增加, 群落多样性指数增加缓慢, 群落的物种组成简单; 分形维数高则表明随着取样尺度的增加, 多样性指数也迅速增加, 群落物种组成丰富。在分形关系存在的尺度范围内, 利用分形维数可以对任意尺度上的群落多样性进行较为准确的预测。

将上述尺度变换过程中的物种丰富度指数 S 及 Shannon 指数 H 值与对应的取样尺度 r 在双对数坐标上进行 (分段) 直线拟合, 所得拟合直线斜率的绝对值即为其分形维数。

2 结果与讨论

2.1 α 多样性的尺度变化

图 1 为物种丰富度指数 S 值随样带长度的变化曲线, S 值单调地随样带观察长度的增加而增加。随着取样尺度的增加, 针阔叶混交林样带在样带长度达到 30 m 以前, 增加速率较高; 达到 30 m 以后, S 增加的幅度明显降低, 处于缓慢增长阶段 (图 1a)。常绿阔叶林样带在样带观察长度不断增加的过程中, 样带长度达到 10 m 以前, 物种数目急剧增加, 然后出现一个增加速率相对缓慢的阶段, 于 60 m 以后新物种出现的速率再次增加, 于 115 m 表现为相对缓慢的增长阶段 (图 1b)。

图 2 所示为 Shannon 指数 H 值随样带长度的变化曲线。随着样带长度的逐渐增加, 混交林群落在样带达到 70 m 以前, Shannon 指数总体上是处于急剧增加阶段, 但在 25 m 及 70 m 处出现两个峰值。对照图 1a, 混交林样带在 25~30 m、70~75 m 这两个尺度域内物种数并无显著增加, 说明在这两个尺度域内是由于极少数常见种个体数的异常增加, 引起群落均匀度的明显下降, 由此导致了 Shannon 指数值的显著降低。75 m 后表现为相对稳定的缓慢增长阶段 (图 2a)。阔叶林样带在 20 m 处 Shannon 出现一个峰值, 显示该尺度上群落组成结构的显著变化; 30 m 后 Shannon 指数值不断增加, 于 105 m 左右增长处于相对平缓阶段 (图

2b)。

比较图 1、2 所示的 α 多样性指数随尺度的变化曲线, 可以发现, 要得到相对比较稳定的 α 多样性的测度结果, 混交林样带上合理的取样尺度 (样带长度) 明显小于阔叶林样带。但这种变化是否具有普遍性, 有待进一步的研究进行探讨。

混交林样带上的变化曲线较阔叶林样带上对应的多样性指数的变化曲线显得相对光滑一些, 可一定程度上反映出混交林群落空间异质性格局程度较低。这可能是由于混交林群落上层乔木以马尾松占优势, 其冠幅较大, 大多在 5 m 以上, 致使林下环境相对单一, 群落组成结构的变异不显著。阔叶林样带在不同地段上上层乔木的优势种常有变化, 林下环境的异质性程度相对于混交林来说要高一些, 群落组成结构的变异相对明显。

由于 α 多样性测度表现出尺度的敏感依赖性, 因此, 任何较小尺度下的 α 多样性测度值作为群落多样性特征的整体评价都有片面性。但在尺度增聚 (aggregation across scales) 过程中, 将 α 多样性的变化达到相对平稳时的尺度作为表现尺度 (expression scale), 以表现尺度下的多样性指数值来表征群落的 α 多样性水平^[4], 具有一定的合理性。然而, 在进行群落多样性研究时, 更多的情况是对具有某种联系的若干群落类型 α 多样性特征的相对差异进行比较, 以此阐述一定的生态学意义。不同的群落类型, 表现尺度往往不同, 凭借经验确定的所谓标准取样尺度主观性太强, 不易得到符合实际的结果。为增加标准取样尺度选择的客观性, 本文提出“相对最大表现尺度” (relatively maxima expression scale, RMES) 的概念, 即对于一组需要比较其 α 多样性特征差异的群落, 首先采用尺度增聚法确定每一群落的表现尺度, 最大的一个表现尺度即为相对最大表现尺度, 以此作为该群落组合统一的标准取样尺度, 在此尺度下对各群落的 α 多样性特征进行比较。RMES 的相对性一方面表现在不同的群落组合, RMES 的大小可能不同; 即使是同一群落组合, 采用不同的 α 多样性指数, RMES 的值也会有差异。当然, RMES 概念的合理性和有效性, 需要实践的检验。

2.2 α 多样性的分形分析

上述研究表明, 在一定的尺度范围内取样尺度对群落 α 多样性测度具有很大的影响, 因此, 在统计意义上寻找多样性测度与取样尺度间的内在联系, 对于全面认识群落的多样性特征, 显得更有意义。

2.2.1 物种丰富度的分形分析 图 3 为森林群落

演替过程中物种丰富度指数 S 与取样尺度 r (样带长度) 在双对数坐标上的拟合直线。针阔叶混交林被拟合为两条直线, 得到两个分形维数 (图 3a), 表明在混交林中随着取样尺度的逐渐增加, 物种数目在两个尺度域内增加的速率不同。图中拐点所对应的尺度是 30 m, 取样尺度小于 30 m 时拟合直线的分形维数为 0.463 77, 相关系数 0.996 48, $P < 0.01$; 取样尺度在 30~230 m 内拟合直线的分形维数 0.230 59, 相关系数 0.995 59, $P < 0.01$, 线性相关程度都达到极显著水平。由于拐点尺度前的分形维数高于拐点尺度后的分形维数, 说明取样尺度小于拐点尺度时, 随着样带长度的增加, 物种数目增长速度较高; 取样尺度达到拐点尺度以后, 新物种出现的速率较低。

常绿阔叶林样带被拟合为三条直线, 出现了两个拐点, 拐点对应的尺度分别是 55 m 和 115 m (图 3b), 直线拟合的相关系数均在 0.97 以上, $P < 0.01$, 幂律关系均极显著。第一个拐点前后的分形维数分别为 0.231 81 及 0.645 75, 分形维数的剧烈变化, 反映出群落样带在这两个尺度域内物种数增加速率的显著差异。当取样尺度增加到 115 m (第二个拐点) 后, 分形维数降至 0.190 86, 表明此时随着取样尺度的继续增加, 很少再出现新的物种。

230 m 长的混交林样带上只出现一个拐点, 而 170 m 长的常绿阔叶林样带却出现了两个拐点, 且拐点前后分形维数值变化都较大, 揭示出常绿阔叶林群落比混交林群落具有更高的空间异质性格局。

2.2.2 Shannon 指数的分形分析 混交林样带上的 Shannon 指数 H 和取样尺度 r 在双对数坐标上被拟合为三条直线, 直线拟合的相关系数均在 0.98 以上, $P < 0.01$, 呈极显著的线性相关 (图 4a)。Shannon 指数的变化在三个尺度域内遵从着不同的规律, 在拐点处群落组成结构有较大变化, 但从总体上看, 三个尺度域内的分形维数 (分别为 0.133 82, 0.103 46, 0.051 49) 依次呈递减趋势, 表明随着取样尺度的增加, Shannon 指数的增长速度趋于减小。

常绿阔叶林样带上 Shannon 指数与取样尺度间未表现出明显的幂律关系 (图 4b), 由此进一步说明阔叶林群落组成结构的变异程度较混交林显著。

3 结 论

针阔叶混交林及常绿阔叶林样带上, 物种丰富度指数和 Shannon 指数均表现出对取样尺度的依赖关系, 随着样带长度的逐渐增加, α 多样性指数值都呈现出开始时迅速增加, 达到某一尺度后缓慢增长的规律。混交林样带上物种丰富度指数和 Shannon 指数开始表现为缓慢增加时所对应的尺度, 明显低于阔叶林样带上相应的多样性指数达到缓慢增长阶段时的尺度。

分形分析的结果显示, 230 m 长的混交林样带上, 物种丰富度指数与尺度之间在 0~30 m, 35~230 m 两个尺度范围内存在显著的幂律关系; Shannon 指数与尺度之间的分形关系在混交林样带上被划分为三个线性区域, 在不同的尺度域内, 自相似性规律非常明显。170 m 长的阔叶林样带上, 物种丰富度指数与取样尺度在双对数坐标上被拟合为三条直线, 出现两个拐点, 各尺度域内的幂律关系显著; Shannon 指数与尺度间无明显的幂律关系。

对于本项研究, 常绿阔叶林样带较针阔叶混交林样带在 α 多样性上存在更高的局部空间变异。

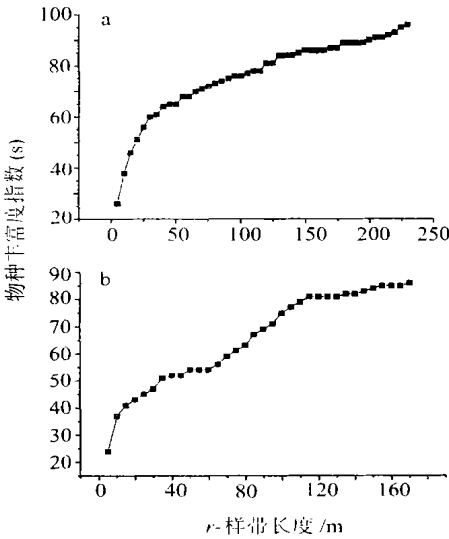


图 1 物种丰富度指数 S 随样带长度 r 的变化
Fig 1 The variation of species richness index (S) values with the increase of transect length r
a 针阔叶混交林样带; b 常绿阔叶林样带

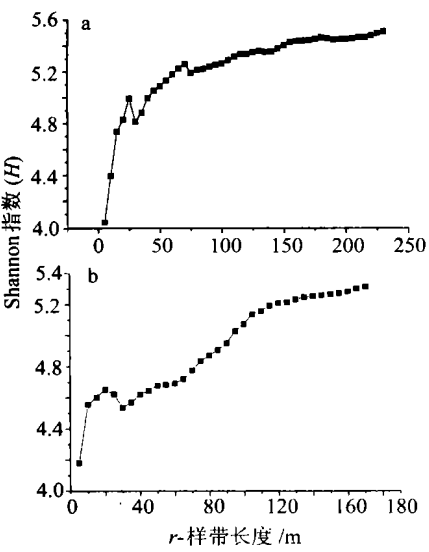


图 2 Shannon 指数 H 随样带长度 r 的变化
Fig 2 The variation of Shannon index (H) values with the increase of transect length r
a 针阔叶混交林样带; b 常绿阔叶林样带

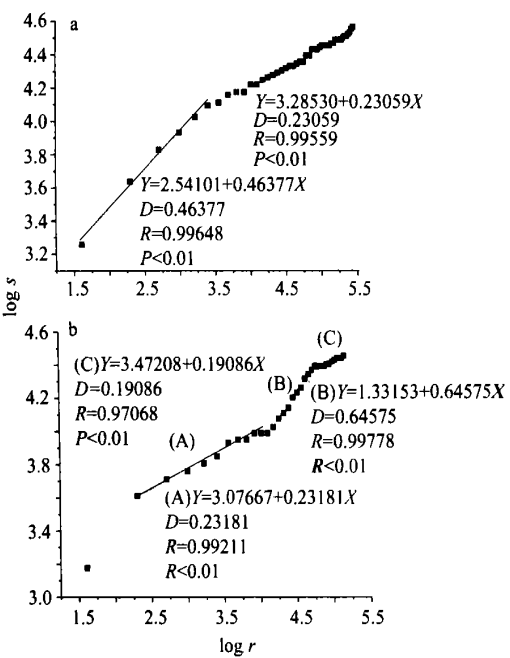


图 3 物种丰富度指数 (S)
与样带观察长度 r 之间的分形关系

Fig 3 The fractal power-law relationship between species richness index (S) and transect length r
a 针阔叶混交林样带; b 常绿阔叶林样带

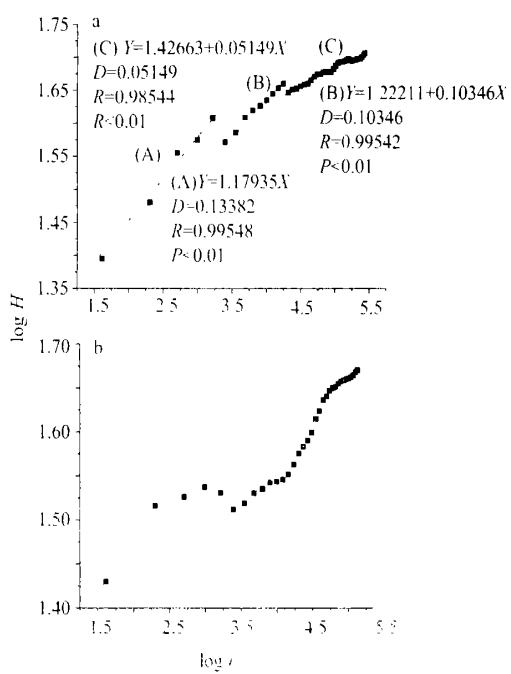


图 4 Shannon 指数 (H)
与样带观察长度 r 之间的分形关系

ig 4 The fractal power-law relationship between Shannon index (H) and transect length r
a 针阔叶混交林样带; b 常绿阔叶林样带

参考文献:

[1] MAGURRAN A E. Ecological Diversity and Its Measurement[M] . Princeton University Press, 1988.

[2] 高贤明, 黄建辉, 万师强, 等. 秦岭太白山弃耕地植物群落演替的生态学研究Ⅱ. 演替系列的群落 α 多样性特征[J] . 生态学报, 1997, 17(6) : 619—625.

[3] LEGENDRE P, FORTIN M J. Spatial pattern and ecological analysis[J] . Vegetatio, 1989, 80: 107—138.

[4] 叶万辉, 马克平, 马克明, 等. 北京东灵山地区植物群落多样性研究 IX. 尺度变化对 α 多样性的影响[J] . 生态学报, 1998, 18(1) : 10—14.

[5] 余世孝, 李勇, 王永繁, 等. 黑石顶自然保护区植被分类系统与数字植被图 I . 植被型与群系的分布[J] . 中山大学学报(自然科学版), 2000, 39(2) : 61—66.

[6] 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学[M] . 北京: 科学出版社, 1996: 17—30.

[7] SHANNON C E, WEAVER W. The mathematical theory of communication[M] . Urbana: University of Illinois Press, 1949.

[8] FALCONER K J. 分形几何—数学基础及其应用[M] . 曾文曲, 刘世耀译. 沈阳: 东北大学出版社, 1991: 8—12.

(下转第 76 页)

Construction of Recombinant Plasmid of GST-hBLYS Fusion Protein Gene and Expression of GST-hBLYS Fusion Protein in *E. coli* BL21

ZHANG Zhi fang¹, ZHANG Chun yan¹,
FU Yong shui², LIN Xue yan¹, PAN Jing yun¹

(1. Zhongshan Medical School, Sun Yat sen (Zhongshan) University, Guangzhou 510089, China;
2. Guangzhou Blood Center, Guangzhou 510095, China)

Abstract: The human B lymphocyte stimulator (hBLYS) gene, a 858 bp DNA fragment, was amplified by RT-PCR using a pair of primers which were designed and synthesized according to the hBLYS gene sequence in GenBank. The hBLYS gene was cloned into pGEX-4T-1 plasmid, a GST expression Vector. The recombinant expression plasmid of pGEX-4T-1/hBLYS was transformed into *E. coli* BL21. The recombinant GST-hBLYS fusion protein was expressed after induced by IPTG in *E. coli* BL21.

Key words: hBLYS; gene expression; fusion protein

(上接第 71 页)

The Scale Effect of α Diversity Measurement in Forest Community Succession Series at Heishiding Nature Reserve, Guangdong

WANG Yong fan, YU Shi xiao, HUANG Xiang, LIU Wei qiu
(School of Life Sciences, Sun Yat sen (Zhongshan) University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: The α diversity on different spatial scales and the fractal power law relationship between α diversity and sample size in coniferous broad leaved mixed forest and evergreen broad leaved forest at Heishiding nature reserve in Guangdong Province, were studied, using transect sampling, with species richness index and Shannon index analysis. The results showed that, α diversity indices values abruptly increased at the beginning and then kept steady while scale enlarged, indicating the strong influence of scale on α diversity in some scale ranges on the two transects. The sampling scale of α diversity on evergreen broad leaved forest transect is obviously greater than that with coniferous broad leaved mixed forest transect, based on the scale changing curves of α diversity indices. The fractal power law relationship of α diversity indices versus sample scales on coniferous broad leaved mixed forest transect is significant than that with evergreen broad leaved forest transect. It shows that the evergreen broad leaved forest transect had greater spatial variation on community structure than that with the coniferous broad leaved mixed forest transect. The problem of standard sampling scale in α diversity research is discussed as well, the concept of relatively maxima expression scale (RMES) is proposed.

Key words: coniferous broad leaved mixed forest; evergreen broad leaved forest; α diversity; scale; transect sampling; fractal analysis; relatively maxima expression scale