

文章编号: 1007-0435(2005)04-0320-04

不同类型高寒草地群落物种特征和均匀度的重要性

王长庭¹, 龙瑞军^{* 1, 2}, 王启基¹, 景增春¹, 丁路明¹

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008; 2. 甘肃农业大学草业学院, 兰州 730070)

摘要: 通过对不同类型草地生产力与物种特征(重要值)、均匀度之间的关系研究, 结果表明: 群落物种特征(重要值)与生产力之间呈极显著的线性关系; 物种均匀度与生产力之间呈负线性关系, 但差异不显著。在自然生态系统中, 由于物种间的相互作用(资源的竞争利用), 物种数目在不同类型草地群落的物种组成上的不均匀分布, 导致不同生境条件下均匀度的异同。

关键词: 多样性; 生态系统功能; 均匀度; 物种特征; 生产力

中图分类号: S812; Q948 **文献标识码:** A

Importance of Species Characteristics and Evenness in Different Type Grassland

WANG Chang-ting¹, LONG Rui-jun^{* 1, 2}, WANG Qi-ji¹, JING Zeng-chun¹, DING Lu-ming¹

(1. Institute of Biology of Northwest Plateau, Chinese Academy of Sciences, Xining, Qinghai Province 810008, China;

2. Grassland Science College of Gansu Agriculture University, Lanzhou, Gansu Province 730070, China)

Abstract: Productivity is an important modality of ecosystem functioning. The species diversity of natural communities is often strongly related to their productivity. In the present paper, the relationship between productivity and species characteristics (important value), as well as the species evenness of different types of alpine meadows, was analyzed. The results indicate that there existed a notable linear response species characteristics of communities and productivity, and a negative linear relationship between the species evenness and productivity of communities, though the difference was not significant in statistic. Discrepancy in species evenness under different ecological conditions results from interspecific competition for resources, and from the species unequal distribution in species composition of different grassland type communities.

Key words: Diversity; Ecosystem function; Evenness; Species characteristic; Productivity

随着人们对物种多样性及生态系统功能的认识和实验研究逐渐加深, 生态系统中物种多样性与生态系统功能的相互关系成为当前生态学领域内的重大问题。生态学家长期对多样性和生产力之间的关系怀有浓厚兴趣。最近几年, 在讨论生态系统功能与物种多样性之间的关系时, 生产力又被认为是受生物多样性影响的一个重要生态系统功能特征^[1]。对于物种多样性与生态系统功能之间关系的认识, Naem、Tilman 等认为物种多样性与生产力之间呈正相关, 特别是地上生物量^[2-5]。生态系统功能随着物种多样性增加而呈现出饱和型上升趋势^[6], 而 Kassen 等^[7]、杨利民等^[8]、

王长庭等^[9]认为群落生产力为中等水平时其多样性最大。Huston^[6]则认为多样性和生产力之间关系的解释是用物种特征而非多样性。也就是说, 生产力与多样性之间的关系有两种假说。一种假说认为, 生产力与多样性之间的关系是线性关系, 即在生产力增加时, 多样性也增加。对于这种正效应的解释, 主要有两种机制: 生态位互补 (niche complementarity) 和抽样效应 (sampling effect)。另一种假说认为, 生产力和多样性呈一种钟型曲线关系, 即多样性在低水平时随生产力的增加而增加, 但最终在达到足够高的生产力时反而降低^[1]。Wilsey 认为, 多样性由两部分内容组成: 物种

收稿日期: 2004-09-20; 修回日期: 2005-04-12

基金项目: 国家自然科学基金(30371021)和中国科学院“百人计划”项目

作者简介: 王长庭(1969-)男, 博士研究生, 畜牧师, 主要从事恢复生态和反刍动物营养方面的研究, 已发表论文 10 余篇; * 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: wcht6@hotmail.com

丰富度或假定区域内物种的数量; 均匀度或物种的分布或群落中物种间生物量的分布^[10]。

在生物多样性和生态系统功能的研究中, 自然状态下的草地生态系统越来越受到关注, 自然状态下的群落中物种组成是物种对环境适应的结果, 在漫长的演化过程中, 形成了特定的结构, 物种间及其环境之间相互依赖、相互作用, 已适应了当地的生态- 地理条件, 是一种对生物气候的综合反映。因此, 怎样利用自然植被来恢复退化的生态系统, 保护草地生物多样性, 提高草地生态系统生产力, 从不同的角度分析多样性和生产力之间的关系, 寻找出解释多样性对生态系统功能的作用机制, 更好地理解其结构和功能特征, 为生物多样性的生态系统功能的理论研究提供实验证据。为此在高寒地区调查了不同草地类型中草地群落物种特征和均匀度与生产力之间的关系, 得出一些初步的研究结果。

1 材料与方法

1.1 实验区自然概况

实验于 2003 年 8 月在中国科学院海北高寒草甸生态系统开放实验站进行。实验站地处北纬 37°29′~37°45′, 东经 101°12′~101°33′, 海拔 3200~3250 m。年均气温 -1.7℃, 1 月平均气温 -14.8℃, 7 月平均气温 9.8℃。年均降水量 600 mm, 主要降水量集中在 5—9 月, 约占年降水量的 80%, 蒸发量 1160.3 mm。主要植被类型有高寒草甸 (Alpine meadow)、高寒灌丛 (Alpine shrub) 和沼泽化草甸 (Swamp meadow)。土壤为高山草甸土、高山灌丛草甸土和沼泽土。

1.2 研究方法

1.2.1 群落调查与取样方法

试验样地选择在植被较为均匀的小嵩草草甸 (*Kobresia pygmaea* meadow)、矮嵩草草甸 (*K. humilis* meadow)、藏嵩草沼泽化草甸 (*K. tibetica* of swamp meadow) 和金露梅灌丛 (*Potentilla fruticosa* shrub) 等草地内, 样地面积分别为 50 m × 50 m, 其中随机设置 5 个 1 m × 1 m 的观测样方, 草本植物齐地面刈割, 称取鲜重后在 65℃ 的烘箱内烘干至恒重并称重, 灌木只采新萌发生长的枝叶。在植物生物量高峰期 (8 月底) 测定植物群落的种类组成及其特征值 (盖度、高度、频度), 将 250 cm × 25 cm 的样条分成 25 cm × 25 cm 10 个子样方计数, 重复 2 次, 计 20 个子样方。试验数据采用 SPSS 软件进行的统计与分析。

1.2.2 植物多样性测定

均匀度指数的计算采用 Wilsey 等^[10]

1) Shannon 均匀度指数:

$$J = \left(- \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i \right) / \ln s$$

2) Simpson 均匀度指数:

$$E = 1 / \left(\sum_{i=1}^s P_i^2 / S \right)$$

式中 P_i 为种 i 的相对重要值 (相对频度 + 相对高度 + 相对盖度) / 3; S 为种 i 所在样方的物种总数。

2 结果与分析

2.1 生产力与不同草地类型群落物种均匀度的关系

群落的物种多样性包含两个组分, 即组成群落的物种数目、总个体数 (或盖度, 重要值等) 在物种之间的分配, 即均匀度^[11]。根据此定义, 当物种数最多, 且个体数在组成物种间均匀分布时, 群落物种多样性最高。但在生态系统中, 特别是自然生态系统中, 物种数目不可能在群落的物种组成上均匀分布, 因为物种间的相互作用 (资源的竞争利用) 引起均匀度的改变。不同的草地类型, 其均匀度 (多样性) 与生产力之间呈负线性关系 (图 1), 但差异不显著 ($P > 0.05$)。

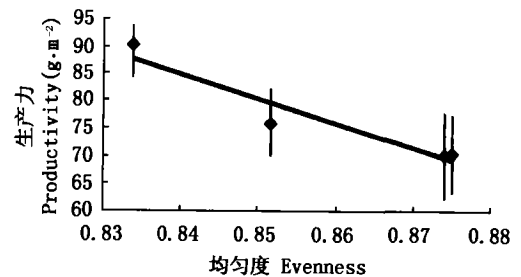


图 1 高寒草甸不同草地类型群落物种均匀度与生产力的关系

Fig 1 Relationship between species evenness and productivity in different alpine grassland communities

2.2 不同草地类型群落物种特征 (重要值) 对生产力的影响

生物有机体对生态系统有决定作用, 而各个物种性质各异, 它们在个体大小、营养利用等方面的差异都会影响生态系统功能^[12, 13]。生态系统功能更多地受到物种组成 (物种的生物学特征) 等因素的控制^[14-18]。物种组成被认为是生态系统稳定性、生产力、营养动态等功能的重要决定因子^[19]。不同类型草地中, 用 3 个主要优势种 (表 1) 在群落物种重要值中所占比例的大小 (图 2), 判断其对群落生产力的贡献和作用大小, 从而揭示不同类型草地群落物种特征——重要值与生产力的关系。研究结果表明, 群落物种特征 (重要值) 与生产力之间呈极显著的线性关系 ($F = 32.167, P = 0.001$;

图3)。

表1 不同草地类型群落主要优势种的重要值

Table 1 The important value of main dominant species in different types of grassland (M ± SD)

项目 Items	重要值 Important value		
矮蒿草甸 <i>Kobresia humilis</i> meadow	矮蒿草 (<i>K. humilis</i>) 7.13 ± 0.72	垂穗披碱草 (<i>Elymus nutans</i>) 6.08 ± 0.80	异针茅 (<i>Stipa aliena</i>) 5.99 ± 0.39
小蒿草甸 <i>K. pygmaea</i> meadow	小蒿草 (<i>K. pygmaea</i>) 11.28 ± 4.02	垂穗披碱草 (<i>E. nutans</i>) 6.50 ± 0.52	草地早熟禾 (<i>Poa pratensis</i>) 5.66 ± 0.47
藏蒿草甸 <i>K. tibetica</i> meadow	藏蒿草 (<i>K. tibetica</i>) 8.41 ± 2.82	黑褐苔草 (<i>Carex atrofusca</i>) 16.02 ± 1.36	细柄茅 (<i>Ptilagrostis concinna</i>) 4.92 ± 0.92
金露梅灌丛 <i>Potentilla fruticosa</i> shrub	金露梅 (<i>P. fruticosa</i>) 12.00 ± 1.54	异针茅 (<i>S. aliena</i>) 9.51 ± 0.26	珠芽廖 (<i>Polygonum viviparum</i>) 7.18 ± 1.14

SD = standard deviation

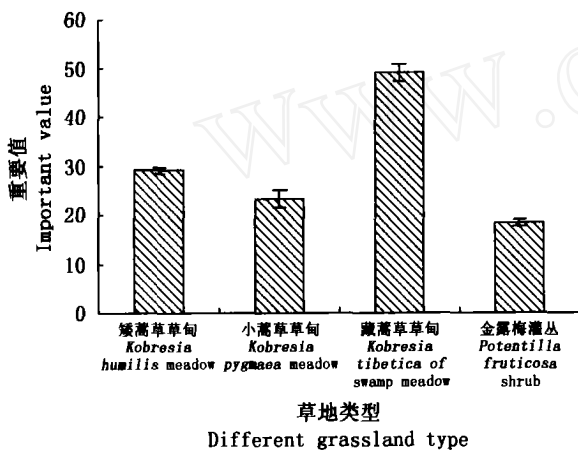


图2 不同草地类型3个主要优势种在群落物种重要值的比例

Fig. 2 The proportion of important value of three main dominant species in different grassland communities

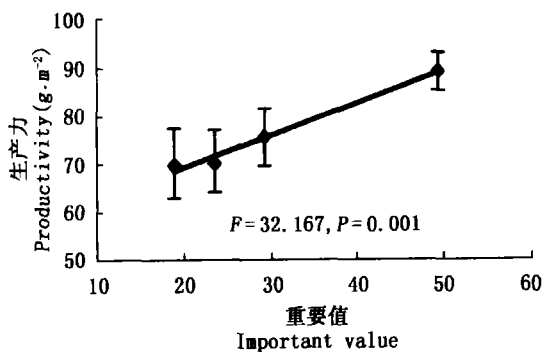


图3 不同草地类型群落物种特征与生产力的关系

Fig. 3 The relationship between species characteristics and productivity in different grassland communities

4 讨论与结论

4.1 相对于植物多样性对生产力影响的试验,我们利用群落物种特征和均匀度而不是物种丰富度探讨其对群落生产力的影响。有学者认为,多样性对植物生产力有着直接的影响^[2,3]。Naem 等还发现:总的生产力和均匀度的关系相对于生产力和物种丰富度的关系更趋

向于线性相关^[2]。Wilsey 等发现群落总生物量随着物种高度的升高而增加^[10]。特别是植物群落中物种间结构的不同^[19]。不同草地类型群落物种均匀度和地上生物量之间不存在明显的线性关系 ($F = 0.081, P = 0.779$),但至少均匀度对生产力有一定的影响,而物种特征对地上生物量有显著的影响 ($P < 0.01$)。本实验中藏蒿草沼泽化草甸群落物种均匀度最低,但其生产力反而最高说明多样性——生产力的关系除受物种多样性的影响外,也受物种本身特征和环境资源的影响,即物种特征——重要值的大小对生态系统功能有较大的影响,也就是对群落生产力的贡献大小;群落中某一优势种的重要值高,意味着其在空间和时间上均有较大的互补利用资源的可能性,群落内部物种间具有强的竞争力,因而群落具有较高的生产力。另外,藏蒿草沼泽化草甸土壤水分含量较高,在某种程度上形成了水分胁迫,使养分资源的空间异质性降低,资源比率的空间复杂性减小,物种竞争增大,从而物种多样性下降,生产力增加;同时藏蒿草沼泽化草甸虽然具有较高的生产力水平,但温度低、水热条件不一致,这种由于极端环境的制约,限制了其他种的存活和侵入,物种丰富度和均匀度较低,因而使群落多样性较低。

4.2 由于生态环境的异质性和气候的严酷,造成高寒草甸植物群落结构简单,植株矮小密集,种间个体发育差异明显,其生物量和密度相差很大,如生长在藏蒿草沼泽化草甸生境条件下的星状风毛菊 (*Saussurea stellata*) 的个体生物量是藏蒿草的 12 倍,兰石草 (*Lancea tibetica*) 的 33 倍,而藏蒿草的密度是星状风毛菊的 174 倍,兰石草的 931 倍^[20]。生物有机体对生态系统有决定作用,而各个物种性质各异,它们在个体大小、营养利用等方面的差异都会影响生态系统功能^[12]。植物多样性的维持是整个生态系统行使正常功能及保持稳定性结构的基础^[21]。生态系统功能更多地受到物种组成(物种的生物学特征)等因素的控制^[4,14-18]。物种组成被认为是生态系统稳定性、生产力、营养动态等功能的

重要决定因子^[19]。

4.3 生物多样性本身不是一个独立变量, 其维持受到多种因素的影响^[22]。植物群落的物种数目(多样性特征)和它的生境条件尤其是土壤水分和土壤营养有密切的联系。Morse 等^[23]指出, 物种多样性是随着土壤资源的分布类型的不同而变化, 而资源的分布类型取决于系统中生物有机体大小和资源或栖息地大小。因此, 在今后的研究工作中, 生态系统功能除受物种多样性、物种组成及种本身的生物学特征等外, 应考虑资源供给水平和干扰强度等非生物因素对物种多样性-生态系统功能关系的影响。Wilsey 等在解释植物群落对物种均匀度的反应时认为, 对光的获取可能比营养物质的获取重要的多^[16]。尽管人为控制的群落所得到的光的比例没有直接测量, 而且今后的工作中需要证明除此之外, 还有其它的机制影响着生产力与均匀度之间的关系。

参考文献

- [1] 黄建辉, 白永飞, 韩兴国. 物种多样性与生态系统功能: 影响机制及有关假说[J]. 生物多样性, 2001, 9(1): 1-7
- [2] Naem S, Tompson L J, Lawler S P, *et al*. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystem [J]. *Nature*, 1994, 368: 734-737
- [3] Tilman D, Wedin D, Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystem [J]. *Nature*, 1996, 379: 718-720
- [4] Tilman D, Knops J, Wedin D, *et al*. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes [J]. *Science*, 1997, 277: 1300-1302
- [5] Tilman D, Reich P B, Wedin D, *et al*. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment [J]. *Science*, 2001, 294: 843-845
- [6] Downing A L. The role of biological diversity for the functioning and stability of pond ecosystem [D]. Ph. D. Thesis, Department of Ecology and Evolution, University of Chicago, Chicago. 2001
- [7] Kassen R, Angus B, Graham B, *et al*. Diversity peaks at intermediate productivity in a laboratory microcosm [J]. *Nature*, 2000, 406: 508-511
- [8] 杨利民, 周广胜, 李建东. 松嫩平原草地群落物种多样性与生产力关系的研究[J]. 植物生态学报, 2002, 26(5): 589-593
- [9] 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
- [10] Wilsey B, Potvin C. Biodiversity and ecosystem functioning: importance of species evenness in an old field [J]. *Ecology*, 2000, 81: 887-892
- [11] Purvis A, Hector A. Getting the measure of biodiversity [J]. *Nature*, 2000, 405: 212-219
- [12] 张全国, 张大勇. 生物多样性与生态系统功能: 进展与争论[J]. 生物多样性, 2002, 10(1): 49-60
- [13] 张全国, 张大勇. 生物多样性与生态系统功能: 最新的进展与动向[J]. 生物多样性, 2003, 11(5): 351-363
- [14] Grime J P. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens [J]. *Science*, 1997, 277: 1260-1261
- [15] Huston M A. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity [J]. *Oecologia*, 1997, 110: 449-460
- [16] Huston M A, Aarssen L W, Austin M P, *et al*. No consistent effect of plant diversity on productivity [J]. *Science*, 2000, 289: 1255a
- [17] Tilman D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles [J]. *Ecology*, 1999, 80: 1455-1474
- [18] Wardle D A. A more reliable design for biodiversity study [J]. *Nature*, 1998, 394: 30
- [19] Bengtsson J. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function [J]. *Applied Soil Ecology*, 1998, 10: 191-199
- [20] 王启基, 周兴民, 王文颖. 高寒草甸主要植物群落物种多样性[J]. 高原生物学集刊, 1999, 14: 77-87
- [21] 张大勇主编. 理论生态学研究[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000. 151-160
- [22] 李连方, 王培, 王警龙. 红松洼自然保护区植物多样性的研究[J]. 草地学报, 2000, 8(2): 88-96
- [23] Morse D R, Lawton J H, Dodson M M, *et al*. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths [J]. *Nature*, 1985, 314: 731-732