

高寒草甸不同草地群落物种多样性与生产力关系研究*

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 生态系统的结构和功能、生物多样性与生产力的关系问题是近年来群落生态学中研究的中心问题, 其中, 生态系统生产力水平是其功能的重要表现形式, 用 4 种不同草地类型探讨自然群落的物种多样性与生产力关系。结果表明, 矮嵩草草甸、小嵩草草甸和金露梅灌丛群落中物种多样性与生产力的关系呈线性增加关系, 藏嵩草沼泽化草甸群落中线性增加关系不显著, 这表明群落生产力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。不同的环境资源和环境异质性是形成群落结构特征、物种多样性分布格局差异的主要原因之一。

关键词 高寒草甸群落, 物种多样性, 生产力, 物种丰富度

中图分类号 Q948.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000 - 4890(2005)05 - 0483 - 05

Relationship between species diversity and productivity in four types of alpine meadow plant communities. WANG Changting¹, LONG Ruijun^{1,2**}, WANG Qiji¹, JING Zengchun¹, DING Luming¹ (¹ Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; ² Grassland Science College, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(5): 483 ~ 487.

The relationship between species diversity and ecosystem function is one of the core problems on biodiversity research. Productivity is an important modality of ecosystem function. The species diversity of natural communities is often strongly related to their productivity. The grassland is an important component of the terrestrial ecosystems and plays a significant role in the biodiversity and ecosystem function's study. The relationship between species diversity and productivity of natural communities were studied on four alpine meadow types. The results showed that the species diversity-productivity pattern was linearly increase in *Kobresia pygmaea* meadow, *K. humilis* meadow, *Potentilla fruticosa* shrub, while there was no significant linear relationship in *K. tibetica* of swamp meadow, which indicated that the species diversity of natural community could influence the productivity. At the same time, different environmental resource and environmental heterogeneity contributes to the productivity as well, which form discrepant structural characteristics of community and distribution of species diversity.

Key words alpine meadow community, species diversity, productivity, species richness.

1 引言

物种多样性对生态系统功能作用的研究是生物多样性研究的核心领域之一^[10]。特别是群落或生态系统的结构和功能、生物多样性与生产力的关系问题是近年来群落生态学中研究的中心问题。其中群落的结构指标是群落的物种组成, 功能则指物质和养分循环、生物量和生产力等代表性指标。所以生态系统生产力水平是其功能的重要表现形式, 而植物群落的生产力, 即生态系统的初级生产力, 是生态系统生产力的基础。生物多样性是所有生命系统的固有特征, 是人类赖以生存的基础。然而, 人类不合理的经济活动所带来的土地利用的改变、生境的

破碎化、生物资源的过度利用, 草地生态系统的结构和功能过程发生变化甚至破坏, 初级生产力逐年下降。因此, 了解和认识群落植物多样性对生态系统功能的作用, 群落植物多样性和初级生产力之间关系的研究显得尤为重要。对于物种多样性与生态系统功能之间关系的认识, Tilman 等^[20~22]和 Naeem 等^[18]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^[18, 20~22]。但有人认为 Tilman 等的结果是由于从“种库”中随机选取的物种数增加时, 生产力高的物种被选择的概率也随之增加, 从而

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

**通讯作者

收稿日期: 2003 - 12 - 23 改回日期: 2004 - 03 - 21

导致的一种统计上的虚假 (Statistical artifact) 或“抽样效应”(Sampling effect)^[15,16], 群落或生态系统功能是与优势物种的功能特征有关, 不仅仅与物种的数量相联系^[14]。

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, 自然状态下群落中物种的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。Waide 等^[29]认为, 物种丰富度与生产力之间的关系是依赖于尺度的大小, 在一些尺度上, 生产力影响多样性, 而在另一些尺度上, 物种多样性(或功能多样性)则影响生产力。最近, Bond 等^[11]综合了前人的研究结果, 在理论上作出了预测: 局域尺度上生态系统功能与物种多样性呈现单峰曲线关系, 区域尺度上则为单调上升关系。自然群落中, 物种间、生物与物理环境间有着紧密的相互作用关系, 而且这种关系也将随着时间和空间尺度的变化而发生变化, 它表现出的多样性与生产力的关系应该更能真实地反映物种多样性在长期的进化过程中对生产力的长期稳定的效应, 因而在研究生物多样性与生态系统功能的关系问题时, 更应重视自然群落^[6]。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, 需要进行大量的研究工作, 为生物多样性的生态系统功能的理论研究提供实验证据。有关高寒草甸植物群落结构特征及物种多样性研究的报道较多^[2~5], 而从物种多样性和生产力关系方面探讨高寒草甸生态系统功能的研究报道较少。基于上述原因, 本文对高寒草甸不同草地类型植物多样性和初级生产力的关系进行了初步的探讨, 为进一步了解生物多样性和生态系统功能之间的作用模式。

2 研究地区与方法

2.1 自然概况

本研究于 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。地处 37°29' ~ 37°45' N, 101°12' ~ 101°33' E, 海拔 3 200 ~ 3 250 m。年平均气温 - 1.7 °C, 1 月平均气温 - 14.8 °C, 7 月平均气温 9.8 °C。年平均降水量 600 mm, 主要降水量集中在半年, 约占年降水量的 80%, 蒸发量 1 160.3 mm。主要植被类型有高寒草甸、高寒灌丛

和沼泽化草甸。土壤为高山草甸土、高山灌丛草甸土和沼泽土。

2.2 研究方法

2.2.1 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 (*Kobresia humilis* meadow)、藏嵩草沼泽化草甸 (*Kobresia tibetica* of swamp meadow) 和金露梅灌丛 (*Potentilla fruticosus* shrub), 面积分别为 50 m × 50 m。随机设置 5 个 1 m × 1 m 的观测样方, 草本植物齐地面刈割, 烘干称取生物量, 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, 2 次重复, 计 20 个子样方。在测定植物生物量的同时, 用点温计测定 0 ~ 10 cm 和 0 ~ 20 cm 的土壤温度。近地表层 0 ~ 10 cm 和 0 ~ 20 cm 的含水量用土钻法取土并称鲜重, 然后在 105 °C 的烘箱内烘干至恒重, 并称重, 计算出土壤含水量, 本文中土壤含水量是指土壤水重量与干土重量的百分数。试验数据采用 SPSS 软件进行的统计与分析。

2.2.2 植物多样性的测定 多样性指数、均匀度指数的计算^[1]。

丰富度指数 $R = S$

群落多样性指数的计算采用 Shannon-Wiener 指数:

$$H = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i$$

Simpson 指数:

$$D = 1 / \sum_{i=1}^s p_i^2$$

均匀度指数的计算采用 Pielou 指数:

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

式中, P_i 为种 i 的相对重要值 (相对高度 + 相对盖度) / 2, S 为种 i 所在样方的物种总数。

3 结果与分析

3.1 4 个不同草地类型群落物种多样性的变化

表 1 物种多样性测度结果表明, 矮嵩草草甸植物的丰富度最大, 小嵩草草甸次之, 金露梅灌丛第三, 藏嵩草沼泽化草甸最小, 分别由 43、41、36 和 20 种植物组成。若以物种多样性指数 (H) 和 (D) 为

表 1 不同草地类型植物群落物种丰富度、多样性、初级生产力和环境因子

Tab.1 Richness, diversity, primary productivity and environmental factors of plant community in different grasslands

| 类型 | 物种数 | Simpson 指数 | Shannon-Wiener 指数 | Pielou 指数 | 地上生物量 (g 0.25 m ⁻²) | 0~20 cm 土壤含水量 (%) | 0~20 cm 土壤温度() |
|----------|-----|------------|-------------------|-----------|---------------------------------|-------------------|-----------------|
| 小嵩草草甸 | 41 | 0.9598 | 3.4727 | 0.9351 | 70.22 | 26.40 | 13.96 |
| 矮嵩草草甸 | 43 | 0.9772 | 3.5472 | 0.9431 | 75.77 | 31.00 | 14.32 |
| 藏嵩草沼泽化草甸 | 20 | 0.8762 | 2.5305 | 0.8447 | 89.37 | 70.20 | 10.44 |
| 金露梅灌丛 | 36 | 0.9519 | 3.3001 | 0.9209 | 61.89 | 34.40 | 12.98 |

依据,依次为矮嵩草草甸 > 小嵩草草甸 > 金露梅灌丛 > 藏嵩草沼泽化草甸。植物种群的这种分布格局与观察测定各植物群落的种类组成和结构特征相一致,即在矮嵩草草甸植物群落当中,种的分布比较均匀,优势种较多,从而形成多优势种植物群落。小嵩草草甸、金露梅灌丛和藏嵩草沼泽化草甸其群落中仅有 1~2 种优势种,而且在群落中占有非常明显的优势地位。它们的均匀度指数(J)依次为矮嵩草草甸 > 小嵩草草甸 > 金露梅灌丛 > 藏嵩草沼泽化草甸(表 1)。小嵩草草甸土壤含水量(0~20 cm)较低,为 26.40%、土壤温度较高为 13.96 ;藏嵩草沼泽化草甸土壤含水量(0~20 cm)较高,为 70.20%、土壤温度较低,为 10.44 ;而矮嵩草草甸、金露梅灌丛土壤含水量介于二者之间(表 1)。不同的环境资源和环境异质性是形成群落结构特征、物种多样性分布格局差异的主要原因之一。处在不同生态环境条件下的矮嵩草草甸、小嵩草草甸、金露梅灌丛和藏嵩草沼泽化草甸的物种多样性与其物种丰富度和均匀度的变化趋于一致。

3.2 4 个不同草地类型中群落物种丰富度、多样性与群落生产力的关系

通过对 4 个不同草地类型中群落地上生物量与物种多样性、丰富度和均匀度之间的趋势模拟均呈线性关系(图 1),其中矮嵩草草甸群落地上生物量与物种多样性、丰富度和均匀度之间相关系数分别为 0.9293、0.9564、0.8922,差异显著 ($P < 0.05$)。小嵩草草甸群落地上生物量与物种多样性和丰富度之间相关系数分别为 0.9115、0.9366,差异显著 ($P < 0.05$),但与均匀度之间没有显著相关关系, $r = 0.8542$ 。藏嵩草沼泽化草甸群落地上生物量与物种多样性、丰富度和均匀度之间相关系数分别为 0.8724、0.7830、0.7553,差异均不显著 ($P < 0.05$)。金露梅灌丛群落地上生物量与物种多样性和丰富度之间相关系数分别为 0.9235、0.9801,差异显著 ($P < 0.05$),而与均匀度之间没有显著相关关系,其相关系数 $r = 0.7451$ 。研究结果表明,矮嵩草草甸、小

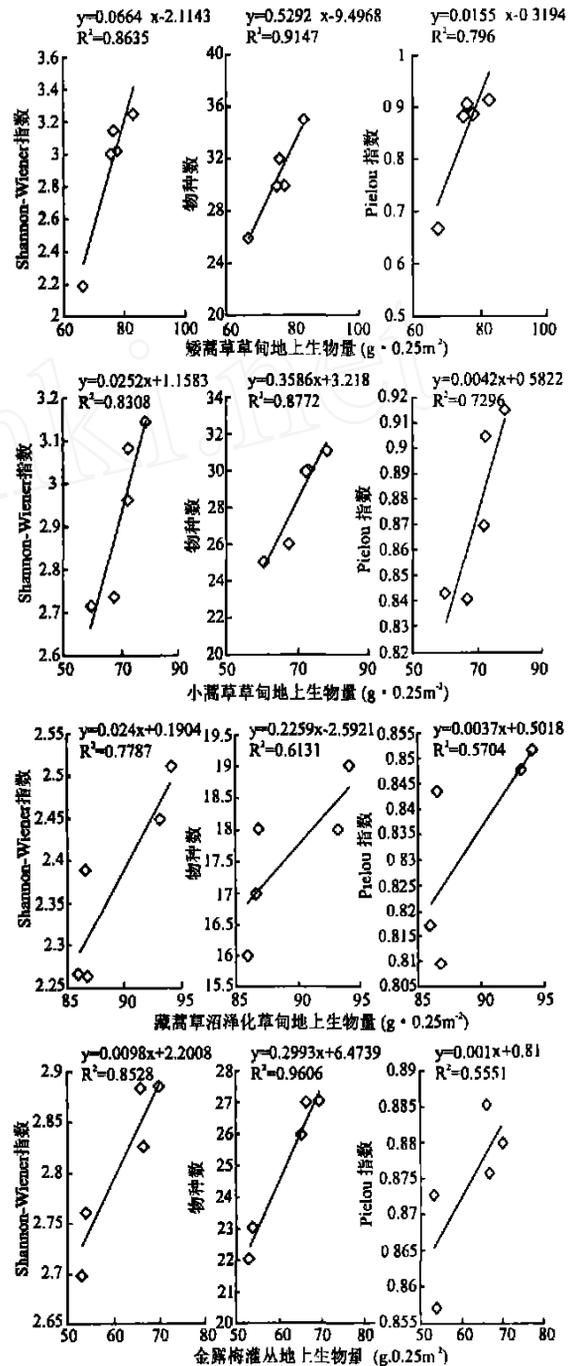


图 1 群落物种数、多样性、均匀度与地上生物量的关系

Fig. 1 Relationship between above-ground biomass and diversity, evenness, and number of species

高草草甸和金露梅灌丛群落地上生物量均随着多样性的上升而增加,而藏嵩草沼泽化草甸群落地上生物量与物种多样性之间没有表现出显著的相关性。多数实验结果^[15,18,21,27]表明,物种多样性会导致更高的群落生产力、更高的生态系统稳定性(抵抗力稳定性和恢复力稳定性)。同一群落中,物种间存在着生态位的差异,因而物种数多的群落中生物所占据的“功能空间”范围更大^[24]。因此物种丰富度越大的生态系统就更能有效地利用各种资源,从而系统就有更高的生产力。

4 讨论

Tilman 等^[24]认为,在均一的生境中,不同的物种竞争能力各异,竞争能力较强的物种可以更有效地利用资源从而创造出更高的生产力,他还利用资源竞争模型预测到:群落生物量随物种丰富度上升而呈现饱和性上升;多样性对系统功能作用的强度取决于构成系统的物种之间的差异性,即种间差异越大,则多样性对系统功能的影响越大。

生态位互补(niche complementarity)不同物种之间在资源利用上存在差异^[24],物种多样性可能会导致生态系统功能优化^[9]。抽样效应是物种丰富的群落有更大的可能性包含高产物种^[16],而这些高产物种往往成为生态系统的主要贡献者。Tilman 等^[26]实验发现:生产力随着物种多样性的上升而上升,而且多样性的这种正效应逐年增强;并且混合群落发生超产的比例及超产的强度逐年提高,这表明生态位互补的作用随时间推移而强化。Pacala 等^[19]认为,物种多样性对生态系统功能的长期作用机制是生态位互补,其前提是生态系统中的物种通过资源利用上的分化而实现共存。同时他们预测:随着时间的推移,混合群落的超产行为越来越普遍,即混合群落的生产力会越来越高。张全国等^[9]认为,如果这一预测反映到自然生态系统中,则意味着演替系列的顶级群落生产力最高。高寒嵩草草甸和金露梅灌丛都是自然生态系统中演替系列的顶级群落,因为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。除了藏嵩草沼泽化草甸外,其它3种草地类型群落的生产力与物种多样性成正相关,藏嵩草沼泽化草甸群落生产力虽然与物种多样性之间相

关不明显,但其生产力反而最高(表1)。这表明群落生产力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。藏嵩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。藏嵩草沼泽化草甸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。

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,说明植物的生长发育状况及其分布受到很多地形因子(坡向、坡度、海拔等)、气候因子(温度、降雨等)的影响,如生长在藏嵩草沼泽化草甸生境条件下的星状风毛菊(*Saussurea stella*)的个体生物量是藏嵩草的12倍,兰石草(*Lancea tibetica*)的33倍,而藏嵩草的密度是星状风毛菊的174倍,兰石草的931倍^[4]。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^[8]。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^[14,16,17,23,25,28]。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^[12]。近年来,环境扰动(放牧干扰)、资源(土壤养分)环境因子等非生物因素对物种多样性和生态系统初级生产力的相互影响受到许多生态学家的关注和重视,并且已开展实验研究。草本植物种的丰富度根据放牧强度和生物量的大小会增加或减少,即草本植物的丰富度在群落生产力中等时最为合适,而且种的丰富度将随着围栏年限的增加而减小^[13]。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^[7]。因此,在今后的研究中,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。

参考文献

- [1] 马克平,刘玉明. 1994. 生物群落多样性的测度方法. Ia 多样性的测度方法(下)[J]. 生物多样性, 2(4): 231~239.
- [2] 王启基,周兴民,张堰青,等. 1995. 高寒小嵩草草原化草甸植物群落结构特征及其生物量[J]. 植物生态学报, 19(3): 225~235.
- [3] 王启基,王文颖,邓自发. 1998. 青海海北地区高山嵩草草甸

- 植物群落生物量动态及能量分配[J]. 植物生态学报, 22(3): 222~230.
- [4] 王启基,周兴民,王文颖. 1999. 高寒草甸主要植物群落物种多样性的初步研究[J]. 高原生物学集刊, 14:77~87.
- [5] 朱志红,王刚. 1996. 群落结构特征的分析方法探讨:以高寒草甸和高寒灌丛为例[J]. 植物生态学报, 20(2):184~192.
- [6] 杜国桢,覃光莲,李子珍,等. 2003. 高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力的关系研究[J]. 植物生态学报, 27(1):125~132.
- [7] 张大勇. 2000. 理论生态学研究[M]. 北京:高等教育出版社, 151~200.
- [8] 张全国,张大勇. 2002. 生物多样性与生态系统功能:进展与争论[J]. 生物多样性, 10(1):49~60.
- [9] 张全国,张大勇. 2003. 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, 11(5):351~363.
- [10] 陈灵芝,钱迎倩. 1997. 生物多样性科学前沿[J]. 生态学报, 17(6):565~572.
- [11] Bond EM, Chase JM. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning at local and spatial scales[J]. *Ecol. Lett.*, 5:467~470.
- [12] Bengtsson J. 1998. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function[J]. *Appl. Soil Ecol.*, 10:191~199.
- [13] Gufu O, Oler V, Nils C. 2001. Relationships between biomass and plant species richness in arid zone grazing lands[J]. *J. Appl. Ecol.*, 38:836~845.
- [14] Grime JP. 1997. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens[J]. *Science*, 277:1260~1261.
- [15] Hector A. 1998. The effects of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity[J]. *Oikos*, 82:597~599.
- [16] Huston MA. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity[J]. *Oecologia*, 110:449~460.
- [17] Huston MA, Aarssen LW, Austin MP, et al. 2000. No consistent effect of plant diversity on productivity[J]. *Science*, 289:1255a.
- [18] Naeem S, Tompson LJ, Lawler SP, et al. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystem[J]. *Nature*, 368:734~737.
- [19] Pacala S, Tilman D. 2002. The transition from sampling to complementary[A]. In: Kinzig A, eds. *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions* [C]. Princeton: Princeton University Press, 151~166.
- [20] Tilman D, Knops J, Wedin D, et al. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes[J]. *Science*, 277:1300~1302.
- [21] Tilman D, Wedin D, Knops J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystem[J]. *Nature*, 379:718~720.
- [22] Tilman D, Reich PB, Knops J, et al. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment[J]. *Science*, 294:843~845.
- [23] Tilman D, Knops J, Wedin D, et al. 1997a. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes[J]. *Science*, 277:1300~302.
- [24] Tilman D, Lehman CL, Bristow CE. 1997b. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations[J]. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 94:1857~1861.
- [25] Tilman D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles[J]. *Ecology*, 80:1455~1474.
- [26] Tilman D, Reich PB, Knops J, et al. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment[J]. *Science*, 294:843~845.
- [27] Tilman D, Downing JA. 1994. Biodiversity and stability in grassland[J]. *Nature*, 367:363~367.
- [28] Wardle DA. 1998. A more reliable design for biodiversity study[J]. *Nature*, 394:30.
- [29] Waide RB, Willing MR, Steiner CF, et al. 1999. The relationship between productivity and species richness[J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 30:257~300.

作者简介 王长庭,男,1969年生,博士研究生,畜牧师。主要从事恢复生态和动物营养学研究。发表论文10余篇。
E-mail: wcht6@hotmail.com
责任编辑 王伟