

松嫩平原草地群落物种多样性与生产力关系的研究

杨利民^{1,2} 周广胜² 李建东³

(1 吉林农业大学农业生态研究中心, 长春 130118)

(2 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)

(3 东北师范大学草地研究所, 长春 130024)

摘要 物种多样性对生态系统功能的作用是生物多样性研究的核心领域之一, 而生态系统生产力水平是其功能的重要表现形式。自然群落的物种多样性常与生产力密切相关, 其相关性格局主要表现为 3 种形式, 即单调上升、单调下降和单峰关系。本研究结果支持单峰格局, 即中等生产力水平物种多样性最高。并认为水的作用导致草地群落养分资源的空间异质性降低, 物种竞争增大, 从而物种多样性下降, 但生产力明显增加。物种的共存依赖于进化上稳固的物种之间利用资源能力的交换, 而物种在竞争能力和生产能力上的交换使具有更高生产力的物种是竞争的弱者。物种多样性与生产力的单峰格局可能受异质性生境中生态位特化的选择。

关键词 草地群落 物种多样性 生产力 水分作用 异质性

RELATIONSHIP BETWEEN PRODUCTIVITY AND PLANT SPECIES DIVERSITY OF GRASSLAND COMMUNITIES IN SONGNEN PLAIN OF NORTHEAST CHINA

YANG Li-Min^{1,2} ZHOU Guang-Sheng² and LI Jian-Dong³

(1 Agroecological Research Center, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China)

(2 Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

(3 Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China)

Abstract The interaction of species diversity with ecosystem function is one of the core problems of biodiversity research, while productivity is the important modality of ecosystem function. The species diversity of natural communities is often strongly related to their productivity. Three patterns of this relationship are present, that is, to increase monotonically with productivity, to decrease monotonically with productivity and to be unimodally related to productivity. Studying the ecological mechanism creating these relationship patterns under different ecological conditions has important significance to biodiversity conservation and ecosystem management.

The sampling regions are in Shuangliao, Changling and Qianguo counties, Jilin province, Northeast China. They are situated in the south of the Songnen Plain. This is a standard agro-pastoral transitional region. Natural vegetation is mainly composed of grassland communities. In August, 1999, the drying on-ground biomass, number of individual and plant species diversity of 16 grassland communities, including the meadow steppe dominated by *Stipa baicalensis* and *Aneurolepidium chinense*, the meadows dominated by *A. chinense* and herbage, the salinizational meadows dominated by *Suaeda* spp. on the over-salinization areas, as well as the elm (*Ulmus pumila*) sparse wood community on the hilled sand dune, were investigated respectively with 20 quadrates of 0.25 m². At the same time the nutrient content and water content of the soil were measured. All these communities had no effective grazing disturbance and were annually mowed in the autumn.

The research results support the unimodal pattern, that is, the maximum species diversity occurs at intermediate levels of productivity. In addition, relationships between individuals and species diversity and between individuals and productivities are also unimodal patterns, although different communities differ in different relative patterns. The results verified with χ^2 show that all these unimodal relationships are remarkable at 95% probability. In contrast, secondary swamped *Phragmites communis* community for floodwater in 1994 has the highest productivity (568 ± 20.5 g·m⁻²), lower individuals (975 ± 96.8 plants·m⁻²) and species diversity (5 ± 0.4 species per 0.25 m²); moist *Carex reptabunda* meadow community is the next to the most productive; the over-salinization types exhibit the lowest diversity (3 ± 0.7 species per 0.25 m²), productivity (255 ± 15.5 g·m⁻²) and individuals (499 ± 85.6 plants·m⁻²), but mid-salinization types, the *Chloris virgata* community and the *Puccinellia tenuiflora* community, have relatively higher individuals (4813 ± 260.7 and

收稿日期: 2001-11-21 接受日期: 2002-07-09

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(G1999043407)和中国科学院知识创新项目(KSCX2-1-07)

E-mail: ylmh777@sohu.com

5065 ± 152.6 plants \cdot m $^{-2}$), lower productivities (341 ± 19.8 and 316 ± 21.5 g \cdot m $^{-2}$) and lower species diversity (5 ± 1.7 and 4 ± 1.2 speceis per 0.25 m 2). Climax meadow communities and herbage meadow communities show the highest diversity (11-17 speceis per 0.25 m 2), and intermediate productivity (400-500 g \cdot m $^{-2}$) and individuals (1900-2800 plants \cdot m $^{-2}$).

We consider, as a function of water, that the spatial heterogeneity of nutrient resources is reduced and interspecific competition is expressed. Further, the plant species diversity decreases, but the productivity increases. Species coexistence depends on the existence of evolutionarily persistent interspecific trade-offs in the ability of species to deal with environmental resources, with the trade-offs between the competitive ability and the productive ability of species being that the species with higher productivity become poorer competitors. The unimodal relationship observed in 16 natural grassland communities can be caused by selection for niche specialization in some heterogeneous environments.

Key words Grassland community, Species diversity, Productivity, Function of water, Heterogeneity

物种多样性对生态系统功能的作用的研究是生物多样性研究的核心领域之一(陈灵芝, 1997)。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。因此, 研究植物群落物种多样性与初级生产力的关系, 对于阐明植物多样性对生态系统功能的作用具有重要意义。在自然群落中, 物种多样性常与生产力密切相关, 其相关性格局主要表现为 3 种形式, 一种是随群落生产力的增加物种多样性单调上升; 另一种是随群落生产力的增加物种多样性单调下降; 第三种是随群落生产力的不断增加, 物种多样性与生产力呈单峰函数关系, 即在中等生产力水平多样性最大(Kassen *et al.*, 2000)。但至今对 3 种关系格局的看法和解释仍存在着很大的争议(Abrams, 1995), 尚需在更广泛的领域开展研究, 以解释 3 种关系格局形成的自然背景和机制。为此, 我们在东北松嫩平原的区域尺度上, 研究了主要草地群落的植物多样性与生态系统初级生产力的关系, 旨在探讨植物多样性对草地生态系统功能的作用, 并为草地资源的合理利用与保护管理, 以及退化草地生态系统的恢复与重建提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 样地与取样

研究样地设在吉林省长岭县、双辽市和松原市境内。该区属温带半干旱季风气候, 年均气温 4.9 $^{\circ}$ C, 年均降水量 470 mm, 主要集中于 6~8 月, 年均蒸发量 1668 mm, 为降水量的 3.5 倍。研究的群落类型包括以贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)和羊草(*Leymus chinensis*)为建群种的草甸草原、以羊草和杂类草为建群种的羊草和羊草+杂类草草甸、以走茎苔草(*Carex reptabunda*)为建群种的苔草草甸、以星星草(*Puccinellia tenuiflora*)、虎尾草(*Chloris virgata*)

和角碱蓬(*Suaeda corniculata*)等耐盐碱植物为建群种的盐碱化草甸、以芦苇(*Phragmites communis*)为建群种的沼泽化草甸和以大针茅(*Stipa grandis*)和蒿(*Artemisia*)类植物为建群种的沙地榆树(*Ulmus pumila*)疏林林下草本植物群落。按生境条件划分, 共计 6 大类 16 个群落。

1999 年 8 月, 在每个群落中采用随机取样法设 20 个 50 cm \times 50 cm 正方形样方(杨利民等, 1997a), 分别测定样方中出现的植物种类、个体数和烘干生物量。根茎型和丛生型植物个体数均以无性分株构件单位计算。研究的所有群落类型均设在无放牧影响的割草场或保护区内, 并且取样时间在生物量积累近高峰期, 因此, 其现存地上生物量水平基本可以反映群落的地上生产力水平。

1.2 群落物种多样性的测度方法

根据 Alatalo (1981)、Kempton 和 Taylor (1976; 1978)、马克平等(1995)和杨利民等(1997b)对多个多样性测度指数的分析结果, 选取下列 3 个指数作为本研究的基本依据。各多样性指数均采用折刀(Jack-Knifing)统计处理的方法给出置信区间(Zahl, 1977)。

丰富度指数(Q 统计指数): $Q = (0.5n_{R_1} + \sum n_r + 0.5n_{R_2}) / \ln(R_2/R_1)$

均匀度指数(Alatalo 指数): $E = (D - 1) / (e^H - 1)$

多样性指数(Shannon 指数): $H' = -\sum (n_i/N) \ln(n_i/N)$; (Simpson 指数): $D = 1 / \sum \{ [n_i(n_i - 1)] / [N(N - 1)] \}$

式中 N : 物种总个体数; n_i : 第 i 种个体数; R_1 和 R_2 : 四分位低点(25%)和高点(75%)时个体数; n_{R_1} 和 n_{R_2} : 四分位低点和高点时种数; n_r : 四分位点间总种数(Magurran, 1988)。

2 结果与分析

2.1 群落物种多样性的变化格局

表 1 物种多样性测度结果表明,研究的 16 个群落物种多样性格局表现为 3 个层次。第一个层次是以贝加尔针茅为建群种的草甸草原群落(SB、SL)和羊草 + 杂类草草甸群落(LZ),它们具有较高的物种丰富度、均匀度和多样性,羊草 + 杂类草群落由于没有明显的优势种而均匀度最大,导致多样性最高;第二个层次是杂类草草甸(CE、AH、HJ)、苔草草甸

(CR)、轻度盐碱化类型(LC、LP)和沙地榆树疏林林下大针茅群落(SG),它们具有中等的物种丰富度、均匀度和多样性,但轻度盐碱化类型由于物种优势度相对较高,均匀度较低;第三个层次是中重度盐碱化类型(CV、PT、PU、AL、SC)和沼泽化芦苇群落(PC),它们具有较低的物种丰富度、均匀度和多样性,而重度盐碱化类型(SC)的物种丰富度、均匀度和多样性最低。群落物种多样性的变化格局反映了由中生和中旱生境向干旱化、泽湿化和盐碱化生境递减的趋势。

表 1 16 个草地群落的物种数、个体数、生物量和物种多样性指数
Table 1 Number of species and individuals, biomass and species diversity indices of 16 communities studied

群落 Community	物种数 Number of species		个体数 Individual number (per m ²)	生物量 Biomass (g·m ⁻²)	Q 统计指数 Q statistic index	Alatalo 指数 Alatalo index	Shannon 指数 Shannon index
	0.25 m ²	× 20					
SG	11 ± 1.6	22	1448 ± 179.6	355 ± 47.9	4.92 ± 1.11	0.42 ± 0.092	2.12 ± 0.384
SB	12 ± 1.2	30	2689 ± 253.6	342 ± 41.2	8.83 ± 1.66	0.61 ± 0.109	2.64 ± 0.219
SL	17 ± 1.3	33	2812 ± 260.1	480 ± 36.0	10.0 ± 1.66	0.53 ± 0.121	2.85 ± 0.346
LZ	12 ± 0.7	31	2025 ± 142.0	448 ± 40.5	9.20 ± 1.19	0.78 ± 0.061	2.89 ± 0.174
CE	10 ± 0.4	22	1970 ± 104.8	438 ± 42.2	6.64 ± 0.99	0.41 ± 0.057	1.53 ± 0.051
AG	12 ± 1.7	21	1950 ± 164.4	417 ± 35.3	5.41 ± 1.04	0.58 ± 0.099	1.91 ± 0.396
HJ	11 ± 1.7	20	1595 ± 66.0	512 ± 70.5	4.52 ± 0.80	0.43 ± 0.171	1.52 ± 0.386
CR	9 ± 1.6	22	4317 ± 120.5	513 ± 20.3	7.13 ± 1.54	0.34 ± 0.114	1.94 ± 0.232
LC	6 ± 1.2	16	1492 ± 153.6	508 ± 161.4	5.48 ± 0.74	0.39 ± 0.071	1.69 ± 0.255
LP	6 ± 1.8	11	2095 ± 104.2	481 ± 52.4	4.84 ± 0.36	0.37 ± 0.125	1.85 ± 0.499
PC	5 ± 0.4	12	975 ± 96.8	568 ± 20.5	3.13 ± 0.40	0.33 ± 0.106	0.77 ± 0.274
CV	5 ± 1.7	10	4813 ± 260.7	341 ± 19.8	2.52 ± 0.53	0.36 ± 0.167	0.71 ± 0.439
PT	4 ± 1.2	11	5065 ± 152.6	316 ± 21.5	2.92 ± 0.47	0.37 ± 0.123	0.33 ± 0.327
PU	4 ± 1.1	9	1186 ± 58.8	302 ± 24.7	1.99 ± 0.32	0.34 ± 0.139	0.73 ± 0.255
AL	3 ± 0.9	11	1111 ± 79.2	281 ± 29.3	3.14 ± 0.50	0.35 ± 0.152	0.55 ± 0.325
SC	3 ± 0.7	8	499 ± 85.6	255 ± 15.5	0.97 ± 0.92	0.21 ± 0.182	0.35 ± 0.261

SG: 沙地大针茅群落 *Stipa grandis* community SB: 贝加尔针茅群落 *S. baicalensis* community SL: 贝加尔针茅 + 羊草群落 *S. baicalensis* + *Leymus chinensis* community LZ: 羊草 + 杂类草群落 *L. chinensis* + herbage community CE: 拂子茅群落 *Calamagrostis epigeios* community AG: 野古草群落 *Arundinella hirta* community HJ: 牛鞭草群落 *Hemarthria japonica* community CR: 走茎苔草群落 *Carex reptabunda* community LC: 羊草群落 *L. chinensis* community LP: 羊草 + 芦苇群落 *L. chinensis* + *Phragmites communis* community PC: 芦苇群落 *Ph. communis* community CV: 虎尾草群落 *Chloris virgata* community PT: 星星草群落 *Puccinellia tenuiflora* community PU: 朝鲜碱茅群落 *P. chinampoensis* community AL: 小獐茅群落 *Aeluropus litoralis* community SC: 角碱蓬群落 *Suaeda corniculata* community

2.2 群落物种多样性与生产力的关系

图 1 结果表明,16 个草地群落类型物种丰富度、均匀度和多样性与生产力关系的趋势模拟均呈负二次函数关系,即单峰型函数关系,其拟合系数 r 值分别为 0.7772、0.6711 和 0.7569,均大于 0.5, χ^2 检验值分别为 19.01、2.07 和 2.27,均小于 $\chi^2_{0.05} = 25.00$, $df = 15$,拟合结果显著。说明单峰型函数关系是研究的 16 个草地群落物种丰富度、均匀度和多样性与生产力关系格局的较好表达形式。因此,可以得出研究区域内主要草地群落在中等生产力水平时物种多样性最高的结论。湿生化草甸类型(PC、CR、HJ)具有较高的生产力和较低的物种多样性倾向;

中重度盐碱化类型(CV、PT、PU、AL、SC)具有低的生产力和低的物种多样性倾向;而中旱生和中生类型(SL、SB、LZ)具有中等生产力水平和最高的物种多样性。

2.3 群落物种多样性与个体多度的关系

图 2 结果表明,16 个草地群落类型物种丰富度、均匀度和多样性与个体数关系的趋势模拟均呈非常完整的负二次函数关系,其拟合系数 r 值分别为 0.7916、0.7167 和 0.8895,均大于 0.5, χ^2 检验值分别为 13.29、5.12 和 9.93,均小于 $\chi^2_{0.05} = 25.00$, $df = 15$,拟合结果显著。这一结果说明草地群落在中等个体多度水平时物种多样性最高。但与生产力关

系格局相比,各群落类型的格局地位发生明显变化。星星草群落(PT)和虎尾草群落(CV)具有较高的个体多度和较低的物种多样性倾向,表现为较高的密度、较小的个体单重和中低生产力水平;而芦苇群落(PC)、朝鲜碱茅(*Puccinellia chinampoensis*)群落(PU)和角碱蓬群落(SC)具有低的个体多度和低的物种多样性倾向;其它群落类型(SL、SB、LZ)表现为中等个体水平和最高的多样性,而SG、AG、CE、HJ、CR具

有中等个体多度和中等的多样性水平。图3反映了草地群落生产力与个体多度也呈单峰函数关系,即中等个体多度时具有较高的生产力水平,并非高密度导致群落的高生产力,而相反某些低密度类型具有较高的生产力水平,如芦苇群落在16个群落中具有最高的生产力,但个体多度仅高于最低的角碱蓬群落。

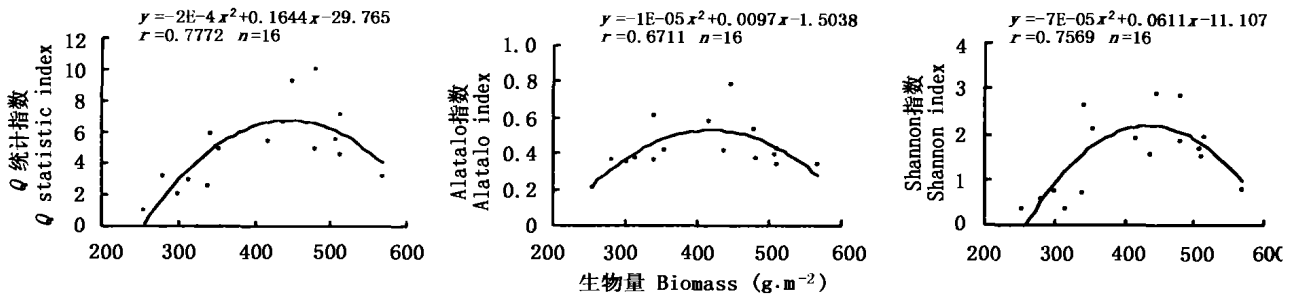


图1 草地群落物种多样性与生产力的关系

Fig. 1 Relationships between productivity and species diversity of grassland communities

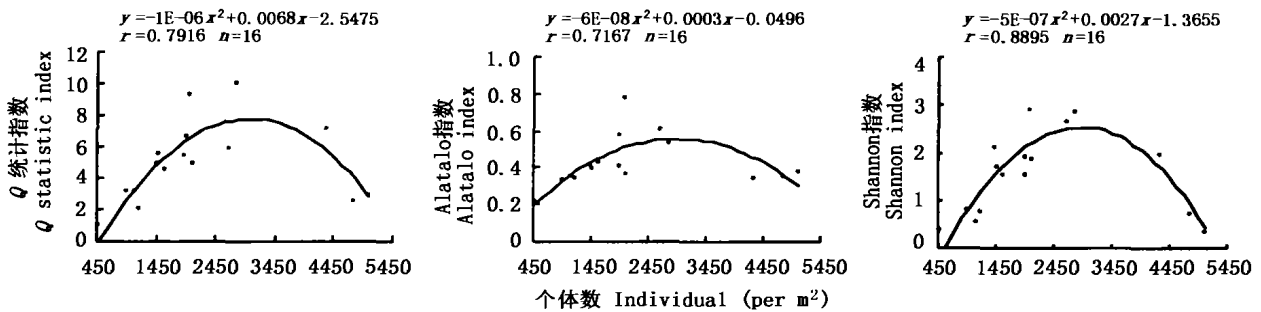


图2 草地群落物种多样性与个体多度的关系

Fig. 2 Relationship between individual abundance and species diversity of grassland communities

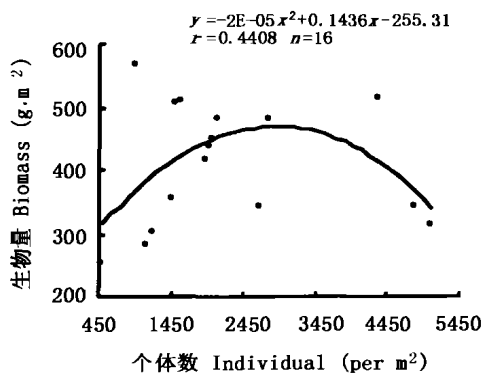


图3 草地群落生产力与个体多度的关系

Fig. 3 Relationship between productivity and individual abundance of grassland communities

3 讨论

能量流动、物质循环和信息传递被称为生态系统的三大功能。而这些功能是通过组成生态系统的生物种类之间及其与环境因子之间的相互作用过程

来实现的。生态系统的物种组成、物种之间及其与环境因子之间的相互作用决定生态系统的性质、结构和功能,进而影响生态系统的稳定性。物种多样性与生态系统的功能过程密切相关,而生产力是生态系统功能过程后果的重要表现形式,因此,生态系统生产力与物种多样性关系的研究是阐明物种多样性对生态系统功能作用的重要途径之一。从我们的研究结果看,草地群落的植物多样性与初级生产力呈显著的负二次函数关系,支持随生态系统生产力的增加,物种多样性为单峰曲线,即在中等生产力水平物种多样性最高的观点(Grime, 1973; Al-Mufti *et al.*, 1977; Tilman, 1982; Abramsky & Rodenzweig, 1984; Kassen *et al.*, 2000)。目前,对多样性与生产力关系的单峰格局主要有3种解释,一种认为高生产力导致高速的种群增长,使潜在的竞争排除得以迅速实现(Al-Mufti *et al.*, 1977; Huston, 1979);一种认为中等扰动是关键因素,单峰关系并非生产力本

身造成,可能是一些其它扰动因子和生产力平行变化(Abramsky & Rodenzweig, 1984);另一种解释认为高生产力环境中资源空间异质性下降,从而导致竞争排除增加(Tilman, 1982)。

这里研究的 16 个群落反映了研究区域内自然群落的基本状况。以贝加尔针茅为建群种的草甸草原群落、以羊草为建群种的羊草及羊草 + 杂类草草甸群落和沙地榆树疏林群落是研究区域内的气候顶极或土壤、地形顶极类型,它们表现为高的物种多样性和中高生产力水平;不同程度的盐碱化类型是在各种人为影响,特别是放牧影响后形成的次生盐碱化群落,在研究样地内处于恢复演替阶段,它们表现为低的物种多样性和低或中低生产力水平;而具有高生产力和低物种多样性的类型属水分资源相对富裕的湿生化类型。特别是沼泽化芦苇群落具有最高的生产力和低的多样性,研究样地是 1994 年洪涝灾害后低洼地羊草群落和羊草 + 杂类草群落受损后所形成的次生湿生化类型。可见位于高生产力和低生产力两端的类型均是在某种环境条件胁迫下而形成的区域顶极类型的次生变体,它们都处在向中生或中旱生生境恢复的进程中。盐碱化胁迫导致群落生产力和物种多样性处于较低水平,并随着人为保护措施的实施,放牧践踏作用的减少,植被覆盖度不断恢复,水分蒸发作用减弱,土壤盐分下降,进而群落的生产力和物种多样性均随之增加,这一生态恢复过程是不难理解的。然而,水是草原群落最重要的限制因子,水也是土壤各种养分资源因子的载体,水的作用一方面增加了养分的利用效率,另一方面也带来了外源养分的补给,同时也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,物种竞争激烈程度增大,进而导致随群落生产力的增加物种多样性下降的生态后果。除由于洪水作用使原生群落类型受损,物种多样性大量丧失,而形成沼泽化高生产力群落这一极端性后果以外,位于随生产力增加而多样性下降一边的苔草群落和杂类草群落均有湿生化水分作用的特点,并不存在水分过量的危害;而由于微地形变化使它们常与宏观背景下的顶极群落类型呈镶嵌分布,因此也不存在种源补给问题。较低的物种多样性很可能是水分作用导致空间异质性下降,而物种竞争激烈所致。从一般意义而言,物种的共存依赖于进化上稳固的物种之间处理资源能力交换的存在,而物种在竞争能力和生产能力上的交换使具有更高生产力的物种是竞争的弱者,在竞

争中它们有更低的多度;更高的多样性增加了竞争优势者但低生产力物种的存在(Tilman, 2000)。在均质性生境中高生产力和低生产力两端的物种多样性是相似的,但在异质性生境中中等生产力水平物种多样性最高,生产力与多样性的这种关系格局源于异质性生境中生态位特化的选择(Kassen *et al.*, 2000)。在研究的 16 个草地群落中,水分作用所引起的物种选择、竞争和生境变化是形成单峰型多样性与生产力关系格局的重要因素。

参 考 文 献

- Abrams, P. A. 1995. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: what does competition theory predict. *Ecology*, **76**: 2019 ~ 2027.
- Abramsky, Z. & M. L. Rodenzweig. 1984. Tilman's predicted productivity-diversity relationship shown by desert rodents. *Nature*, **309**: 150 ~ 151.
- Alatalo, R. V. 1981. Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos*, **37**: 199 ~ 204.
- Al-Mufti, M. M., C. L. Sydes, S. B. Furness, J. P. Grime & S. R. Band. 1977. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, **65**: 759 ~ 791.
- Chen, L. Z. (陈灵芝). 1997. Frontiers of biodiversity science. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), **17**: 565 ~ 572. (in Chinese)
- Grime, J. P. 1973. Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management*, **1**: 151 ~ 167.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, **113**: 81 ~ 101.
- Kassen, R., B. Angus, B. Graham & B. R. Paul. 2000. Diversity peaks at intermediate productivity in a laboratory microcosm. *Nature*, **406**: 508 ~ 511.
- Kempton, R. A. & L. R. Taylor. 1976. Models and statistics for species diversity. *Nature*, **262**: 818 ~ 820.
- Kempton, R. A. & L. R. Taylor. 1978. The Q-statistic and the diversity of floras. *Nature*, **275**: 252 ~ 253.
- Ma, K. P. (马克平), J. H. Huang (黄建辉), S. L. Yu (于顺利) & L. Z. Chen (陈灵芝). 1995. Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing. II. Species richness, evenness and species diversity. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), **15**: 268 ~ 277. (in Chinese)
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton: Princeton University Press.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton: Princeton University Press.
- Tilman, D. 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, **405**: 208 ~ 211.
- Yang, L. M. (杨利民) & J. D. Li (李建东). 1997a. Study on sampling intensity of species diversity of grassland community. *Chinese Biodiversity*(生物多样性), **5**: 168 ~ 172. (in Chinese)
- Yang, L. M. (杨利民) & J. D. Li (李建东). 1997b. The effect of soil salinization on the plant diversity of *Leymus chinensis* grassland. *Acta Agrestia Sinica*(草地学报), **5**: 154 ~ 160. (in Chinese)
- Zahl, S. 1977. Jackknifing an index of diversity. *Ecology*, **58**: 907 ~ 913.

责任编辑: 杨允菲 责任编辑: 周玉荣