

青藏高原高寒草地植物物种丰富度及其与环境因子和生物量的关系

杨元合¹ 饶胜¹ 胡会峰¹ 陈安平¹ 吉成均¹ 朱彪¹ 左闻韵¹
李轩然¹ 沈海花¹ 王志恒¹ 唐艳鸿² 方精云¹

1 (北京大学环境学院生态学系, 北京大学生态学研究教育中心, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

2 (日本国立环境研究所, 日本筑波 3058506)

摘要: 在青藏高原进行了大范围的群落调查, 研究高原的两种主要草地群落类型——高寒草甸和高寒草原的植物物种丰富度及其变化。结果表明: (1) 在 50 个样地 250 个 1 m × 1 m 的样方中, 共出现 267 种植物, 其中高寒草甸 179 种, 高寒草原 135 种。在高寒草甸, 1 m² 样方内物种数最多为 32 种, 最少的仅为 3 种; 在高寒草原, 物种数最多为 18 种/m², 最少的仅为 2 种/m²。(2) 物种丰富度随经度和纬度的增加呈增加趋势; 随海拔的上升呈减少趋势。对物种丰富度与环境因子之间进行逐步回归, 发现物种丰富度与生长季降水和温暖指数呈显著正相关。(3) 物种丰富度与地上生物量呈显著正相关。

关键词: 地上生物量, 高寒草原, 高寒草甸, 物种丰富度, 青藏高原

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1005-0094(2004)01-0200-06

Plant species richness of alpine grasslands in relation to environmental factors and biomass on the Tibetan Plateau

YANG Yuan-He¹, RAO Sheng¹, HU Hui-Feng¹, CHEN An-Ping¹, JI Cheng-Jun¹, ZHU Biao¹, ZUO Wen-Yun¹, LI Xuan-Ran¹, SHEN Hai-Hua¹, WANG Zhi-Heng¹, TANG Yan-Hong², FANG Jing-Yun¹
1 Department of Ecology, College of Environmental Sciences, Center for Ecological Research & Education, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871

2 National Institute of Environment Studies, Tsukuba, Ibaraki, 3058506 Japan

Abstract: Patterns of biodiversity along environmental gradients is one of the basic issues in biodiversity research. Furthermore, the relationship between species richness and aboveground biomass is one of the most controversial subjects in ecology. In this paper, we studied the patterns of species richness along environmental gradients and the relationship between species richness and aboveground biomass in two major ecosystem types on the Tibetan Plateau, alpine meadow and alpine steppe. The results are summarized as follows: (1) 267 species were recorded in 250 plots of 50 sites, 179 of which occurred in alpine meadows and 135 in alpine steppe. The number of species ranged from 3 to 32 in alpine meadow, while it ranged from 2 to 18 in alpine steppe. (2) Species richness increased with latitude and longitude, and decreased with altitude. A stepwise regression analysis of species richness and environmental factors showed that the species richness was significantly correlated with growing season precipitation and warmth index. (3) Species richness was positively correlated with aboveground biomass.

Key words: aboveground biomass, alpine meadow, alpine steppe, Tibetan Plateau, species richness

物种多样性随地理梯度的变化是生物多样性空间格局研究的重要内容之一。近一个世纪以来,物

基金项目: 国家自然科学基金项目 (No. 90211016 and 40021101) 和国家重点基础研究发展规划项目资助 (G2000046801)

收稿日期: 2003-11-18; 接受日期: 2003-11-27

作者简介: 杨元合, 男, 1981 年出生, 博士研究生, 主要研究方向为植被生态学。E-mail: yhyang@water.pku.edu.cn

种多样性随纬度的增加而下降的理论已经被广泛接受(Brown & Lomolino, 1998)。形成这一格局的原因主要归结于生产力或其他与能量和环境有关的因素,即物种多样性随着可利用能量的增加而减少(Currie, 1991)。研究表明,全球范围(Gentry, 1988)、北美(Currie & Paquin, 1987)、欧洲(Malyshev *et al.*, 1994)植物群落物种多样性都表现出明显的纬度梯度。

与纬度梯度相似,海拔梯度由于包含了温度、湿度和太阳辐射等环境因子而成为生物多样性梯度格局研究的重要方面(Gaston, 2000)。物种多样性随海拔高度的变化有多种形式,最常见的为负相关(Yoda, 1967)和“中间高度膨胀”(Whittaker, 1960)两种。

物种多样性与生态系统功能的相互作用也是生物多样性研究的核心内容之一(陈灵芝, 钱迎倩, 1997),而生态系统的生产力水平是其功能的重要表现形式。野外观测表明,物种多样性与生产力的关系表现出多种形式,如正相关(Whittaker, 1966)、负相关(Redmann, 1975)、单峰曲线(Zobel & Lirra, 1997; Guo & Berry, 1998)、U型曲线(Wheeler & Shaw, 1991)以及无显著相关(Mcnaughton, 1983)等。20世纪90年代以来,以Tilman和Naeem为代表的生态学家通过受控实验研究,发现物种多样性增加会导致生态系统生产力的增加(Tilman & Downing, 1994; Naeem *et al.*, 1994)。然而,这一结果遭到了以Wardle, Huston和Grime为代表的生态学家的质疑。他们认为这样的结果可能由抽样效应引起,而并非是生物多样性本身作用的结果(Wardle *et al.*, 2000)。最近,国内也有不少有关物种丰富度与生产力关系的研究(乌云娜,张云飞,1997;杨利民等,2002;杜国桢等,2003),但主要限于低海拔的一些生态系统类型,对于高海拔地区的研究很少。

草地生态系统是陆地生态系统的重要组成部分。目前,在生物多样性的生态系统功能研究中,草地生态系统备受瞩目(Schlapfer & Schmid, 1999)。青藏高原被称为世界“第三极”,具有独特的自然地理条件。研究这一地区植物物种丰富度分布格局及其与生物量的关系是人们关注的问题。本文利用大范围的野外调查资料,研究了青藏高原两种主要草地类型——高寒草甸和高寒草原的植物物种丰富度沿经度、纬度

和海拔的变化,及其与地上生物量的关系。

1 研究区域概况及研究方法

1.1 研究区域概况

研究区域包括青海海北地区、唐古拉地区以及藏北地区等地(图1)。高寒草原和高寒草甸是研究区两种主要的草地植被类型。高寒草甸群落建群种为高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)、矮生嵩草(*K. humilis*)、线叶嵩草(*K. capillifolia*)、西藏嵩草(*K. tibetica*)等。此外,蓼科的珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、圆穗蓼(*P. macrophyllum*)以及龙胆属(*Gentiana*)、虎耳草属(*Saxifraga*)、银莲花属(*Anemone*)等高山植物也较为常见。高寒草原盖度较低,物种组成简单,建群种为紫花针茅(*Stipa purpurea*)、固沙草(*Orinus thoroldii*)、羽柱针茅(*S. basiplumosa*)、青藏苔草(*Carex moorcroftii*)、羊茅(*Festuca sp.*)、野青茅(*Deveuxia arundinacea*)等(周兴民等, 1987)。

1.2 研究方法

1.2.1 样方调查

于2001年和2002年7-8月份在青海海北地区、唐古拉地区以及藏北地区共调查74处样地,其中高寒草原和高寒草甸样地各为25处,合计50处(图1)。在每处样地设置1个10 m × 10 m的大样方;在大样方的四角及中心部位各设置一个1 m × 1 m的小样方,共5个小样方。调查每个小样方内出现的物种及其盖度、高度和小样方总盖度,同时记录样地所在位置的经纬度、海拔、坡度和坡向等。

1.2.2 地上生物量测定

用剪刀在接近地表处将样方内植物地上部分全部剪下。除去粘附的土壤后,称量记录其总鲜重,并取样带回实验室烘干(80℃, 24 h)至恒重,称量记录样品烘干重。根据取样烘干重和取样鲜重的比例系数以及总鲜重的大小计算地上生物量。

1.2.3 土壤样品采集

在任一对角线的3个小样方内,挖1 m深的土壤剖面,用环刀分层(0-10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm, 30-50 cm, 50-70 cm, 80-100 cm)取样。野外称量记录各层土壤湿重,实验室内105℃烘干至恒重。由此获得各土壤层的土壤含水率数据。

1.2.4 气候数据来源与处理

对全国670个标准气象台站1970-1999年间



图1 样地分布图

Fig. 1 Location of the sample sites

每月平均温度和降水数据进行克里格插值分析,然后根据样地的经纬度从插值结果中提取样地的每月平均温度和降水数据,以30年的平均值作为样地的温度和降水数据。数据来源等详见 Piao *et al.* (2003)。

利用这些气象数据计算温暖指数(WI)和寒冷指数(CI)(方精云,2000)。

1.2.5 物种丰富度测度与数据处理

物种丰富度定义为小样方内出现的植物种数。利用 SPSS 11.0 软件包进行数据的统计处理。

2 结果与分析

2.1 物种组成的一般特征

在调查的50个样地中,共出现267种植物,其中高寒草甸179种,高寒草原135种。在高寒草甸,1 m²样方内物种数最多为32种,最少的仅为3种;主要组成种有高山嵩草、矮生嵩草、西藏嵩草等。在高寒草原,1 m²样方内物种数最多为18种,最少的仅为2种;主要组成种有紫花针茅、青藏苔草、固沙草等。图2显示,在高寒草甸和高寒草原,1 m²样方中物种数为5-10种的样方最多;其次是物种数为10-15种的样方。

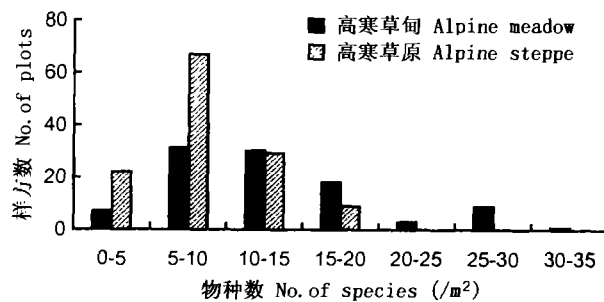


图2 种数频度分布

Fig. 2 Frequency distribution of number of plant species

2.2 物种丰富度的地理分异及其环境解释

物种丰富度随经度、纬度和海拔不同而异(图3)。从图3可以看出,物种丰富度随经度、纬度的增加而增加;随海拔上升而减少。

物种分布的格局是多个生态过程的产物,这些生态过程主要受物种进化(物种的形成、迁移及灭亡),地理差异以及环境因子(地质、地貌、气候、土壤等)的控制(Whittaker *et al.*, 2001; Willis & Whittaker, 2002)。气候条件决定了生物所能获得的光、热、水等生长必需条件,因而气候条件对物种丰富度的空间分布有重要影响。物种丰富度与各环境因子的相关系数见表1。从表中可以看出,除1月均温

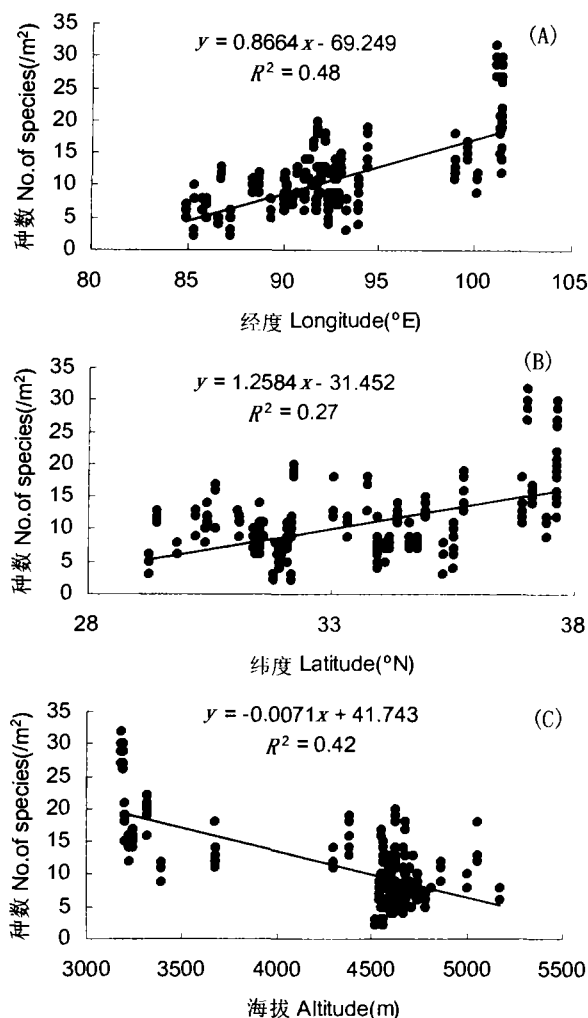


图3 物种丰富度与经度(A)、纬度(B)以及海拔(C)的关系

Fig. 3 Relationship between species richness and (A) longitude, (B) latitude, and (C) altitude

外,年均温、7月均温、温暖指数、寒冷指数、土壤含水率、生长季降水、年降水量均与物种丰富度显著相关。对物种丰富度与温暖指数、土壤含水率、生长季降水进行逐步回归的结果表明,生长季降水和温暖指数是影响物种丰富度空间分布格局的主要环境因子(表2)。逐步回归方程为:

$$y = -3.18 + 0.04x_1 + 0.2x_2 \quad (1)$$

式中, y 为物种丰富度, x_1 为生长季降水, x_2 为温暖指数。

回归方程的复相关系数为0.60,表明该回归方程能较好地说明丰富度与环境因子之间的关系。

式(1)说明随着生长季降水和温暖指数的增加,物种丰富度增加。另外,从标准偏回归系数的大

小可以看出,生长季降水对物种丰富度分布格局的贡献大于温暖指数(表2)。

2.3 物种丰富度与生物量的关系

对应于不同的生态系统类型和生境条件,物种多样性与生产力的关系表现为多种形式。为了探讨青藏高原高寒草甸和高寒草原物种丰富度与生产力之间的关系,我们对两种草地类型的物种丰富度与地上生物量分别进行相关分析(图4)。从图中可以看出,无论是高寒草甸还是高寒草原,物种丰富度与地上生物量都呈显著正相关。过去的研究表明,野外观测到的物种丰富度与生物量的关系常常表现为驼峰型(Zobel & Lirra, 1997; Guo & Berry, 1998),并且认为物种之间的竞争作用对产生驼峰型关系起着重要作用(Newman, 1973; Grime, 1979; Tilman, 1982; Huston & Smith, 1987):随着生物量的增加,群落中物种间的竞争作用随之增加;但当生物量增加到一定程度时,群落中的一些物种消失,从而使得丰富度下降(Grime, 1979; Bonser & Reader, 1995)。本研究结果与野外常常观测到的驼峰型关系并不一致:生物量增加时,物种丰富度随之增加,并没有出现驼峰型关系中的下降部分。一种可能的解释是,在高寒草原和草甸中,物种间的共生作用更加明显,或者说是物种之间的竞争作用不够强烈,从而使得生物量高的群落保持较高的物种丰富度。不过,从图中也可看出,当生物量增加到一定程度时,物种丰富度增加的趋势明显变缓。这可能说明我们所调查地区的生物量变化幅度不够大,不足以说明更高生物量状态下的物种丰富度的大小。

3 小结

(1) 50个样地中,共出现267种植物,其中高寒草甸179种,高寒草原135种。在高寒草甸,1 m²样方内物种数最多为32种,最少的仅为3种;在高寒草原,1 m²样方内物种数最多为18种,最少的仅为2种。在高寒草地中,1 m²样方中物种数为5-10种的样方最多;其次是物种数为10-15种的样方。

(2) 物种丰富度随经度、纬度的增加呈上升趋势;随海拔上升呈下降趋势。物种丰富度与环境因子之间的逐步回归结果表明,物种丰富度主要受生长季降水和温暖指数的影响,并且前者的影响大于后者。

(3) 高寒草甸和高寒草原的物种丰富度都与其

表 1 物种丰富度与环境因子的相关系数

Table 1 Coefficients of Pearson correlation between species richness and environmental factors

	物种数 No. of species	年均温 Annual mean temperature	7 月均温 July mean temperature	1 月均温 Jan. mean temperature	温暖指数 Warmth index	寒冷指数 Coldness index	年降水量 Annual precipitation	生长季降水 Growing season precipitation
年均温 Annual mean temperature	0.22 *							
7 月均温 July mean temperature	0.31 *	0.92 *						
1 月均温 Jan. mean temperature	-0.06	0.89 *	0.66 *					
温暖指数 Warmth index	0.35 *	0.94 *	0.99 *	0.69 *				
寒冷指数 Coldness index	0.15 *	0.99 *	0.86 *	0.94 *	0.88 *			
年降水量 Annual precipitation	0.50 *	0.22 *	0.06	0.17 *	0.13 *	0.25 *		
生长季降水 Growing season precipitati- on	0.52 *	0.17 *	0.02	0.11 *	0.08	0.20 *	0.98 *	
土壤含水率 Soil moisture	0.36 *	0.22 *	0.30 *	-0.03	0.32 *	0.16 *	0.40 *	0.38 *

注: * 表示显著相关 ($P < 0.05$); * indicate significant correlation ($P < 0.05$).

表 2 物种丰富度与环境因子的逐步回归结果

Table 2 Stepwise regression result between species richness and environmental factors

项目 Item	生长季降水 Growing season precipitation	温暖指数 Warmth index
回归系数 Regression coefficient	0.04	0.2
标准偏回归系数 Standard partial regression coefficient	0.49	0.31
显著性水平 Significance level	0.001	0.001

地上生物量显著正相关。这与野外经常观测到的驼峰型关系不一致,在本研究中,随着生物量的增加,物种丰富度也随之增加,没有出现驼峰型关系中的下降部分。这可能是因为青藏高原这一特殊生境条件下,物种间的共生作用使得高生产力的群落仍然有较高的物种丰富度。另外,这种关系也可能与我们所调查的范围不足有关。

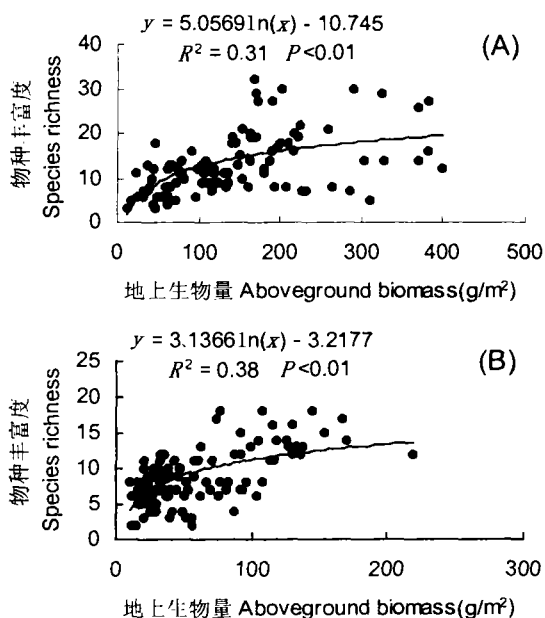


图 4 高寒草甸 (A) 和高寒草原 (B) 物种丰富度与地上生物量的关系

Fig. 4 Relationship between species richness and aboveground biomass in (A) alpine meadow and (B) alpine steppe

致谢: 中国科学院西北高原生物研究所的黄荣福老师、周兴民老师参加了野外考察, 在此表示感谢。

参考文献

- Bonser, S. P. and Reader, R. J. 1995. Plant competition and herbivory in relation to vegetation biomass. *Ecology*, **54**: 775 - 787.
- Brown, J. H. and Lomolino, M. V. 1998. *Biogeography* (2nd edn.), Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Chen, L. Z. (陈灵芝) and Qian, Y. Q. (钱迎倩). 1997. Frontiers of biodiversity science. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **17**(6): 565 - 572. (in Chinese)
- Currie, D. J. and Paquin, V. 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, **329**: 326 - 327.
- Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *American Naturalist*, **137**: 27 - 49.
- Du, G. Z. (杜国祯), Qin, G. L. (覃光莲), Li, Z. Z. (李自珍), Liu, Z. H. (刘正恒) and Dong, G. S. (董高生). 2003. Relationship between species richness and productivity in an alpine meadow plant community. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **27**(1): 125 - 132. (in Chinese)
- Fang, J. Y. (方精云) (ed.). 2000. *Global Ecology: Climate Change and Ecological Response* (全球生态学: 气候变化与生态响应). Higher Education Press and Springer, Beijing. (in Chinese)
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**: 220 - 226.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **75**: 1 - 34.
- Grime, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Guo, Q. F. and Berry, W. 1998. Species richness and biomass: dissection of the hump-shaped relationships. *Ecology*, **79**: 2555 - 2559.
- Huston, M. A. and Smith, T. 1987. Plant succession: life history and competition. *American Naturalist*, **130**: 168 - 198.
- Malyshev, L., Nimis, P. L. and Bolognini, G. 1994. Essays on the modeling of spatial floristic diversity in Europe: British Isles, West Germany, and East Europe. *Flora*, **189**: 79 - 88.
- Mcnaughton, S. J. 1983. Seregenti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological Monographs*, **53**: 291 - 320.
- Naeem, S., Thompson, L. J., Lawler, S. P., Lawton, J. H. and Woodfin, R. M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, **368**: 734 - 737.
- Newman, E. I. 1973. Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature*, **244**: 310.
- Piao, S. L., Fang, J. Y., Ji, W., Guo, Q. H., Li, Y. and Tao, S. 2003. Interannual changes in monthly and seasonal NDVI in China from 1982 to 1999. *Journal of Geophysical Research-Atmosphere*, **108** (D14): Art. No. 4401.
- Redmann, R. E. 1975. Production ecology of grassland plant communities in western North Dakota. *Ecological Monographs*, **45**: 83 - 106.
- Schlapfer, F. and Schmid, B. 1999. Ecosystem effects of biodiversity: a classification of hypothesis and exploration of empirical results. *Ecological Applications*, **9**: 893 - 912.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, New Jersey.
- Tilman, D. and Downing, J. A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, **367**: 363 - 365.
- Wardle, D. A., Huston, M. A., Grime, J. P., Berendse, F., Garnier, E., Lauenroth, W. K., Setälä, H. and Wilson, S. D. 2000. Biodiversity and ecosystem function: an issue in ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, **81**: 235 - 239.
- Wheeler, B. D. and Shaw, S. C. 1991. Aboveground crop mass and species richness of the principal types of herbaceous rich-fen vegetation of lowland England and Wales. *Journal of Ecology*, **79**: 285 - 301.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains. *Ecological Monographs*, **26**: 1 - 80.
- Whittaker, R. H. 1966. Forest dimensions and production in the Great Smoky Mountains. *Ecology*, **47**: 103 - 121.
- Whittaker, R. J., Willis, K. J. and Field, R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, **28**: 453 - 470.
- Willis, K. J. and Whittaker, R. J. 2002. Species diversity - scale matters. *Science*, **295**: 1245 - 1248.
- Wu, Y. N. (乌云娜) and Zhang, Y. F. (张云飞). 1997. The relationship between plant species diversity and productivity of steppe community. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis NeiMongol* [内蒙古大学学报(自然科学版)], **28**(5): 667 - 673. (in Chinese)
- Yang, L. M. (杨利民), Zhou, G. S. (周广胜) and Li, J. D. (李建东). 2002. Relationship between productivity and plant species diversity of grassland communities in Songnen Plain of northeast China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **26**(5): 589 - 593. (in Chinese)
- Yoda, K. A. 1967. Preliminary survey of the forest vegetation of eastern Nepal. *Journal of College of Arts and Science, Chiba University (Natural Science)*, **5**: 99 - 140.
- Zhou, X. M. (周兴民), Wang, Z. B. (王质彬) and Du, Q. (杜庆). 1987. *The Vegetation of Qinghai* (青海植被). Qinghai People's Press, Xining. (in Chinese)
- Zobel, K. and Lirra, J. 1997. A scale-independent approach to the richness vs. biomass relationship in ground-layer plant communities. *Oikos*, **80**: 325 - 332.

(责任编辑: 闫文杰)