

亚高山草甸植物群落植物物种数与取样面积的关系*

张蕊^{1,3} 陈军强^{1,3} 侯尧宸^{1,3} 马丽娜^{1,3} 丁路明^{2,3} 龙瑞军^{1,3} 尚占环^{1,3**}

(¹兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730020; ²兰州大学生命科学学院, 兰州 730000; ³青藏高原生态系统管理国际中心, 兰州 730020)

摘要 采用巢式样方法统计出随样方面积增大物种数量的累积数, 分析东祁连山亚高山草甸植物群落植物物种数与取样面积的关系, 并选择 10 条曲线模型对亚高山草甸植物群落种-面积曲线进行拟合, 采用相关指数 (CRI) 作为模型拟合优劣的评价指标。结果表明: 取样面积 > 16 m² 时, 4 个样方植物群落物种数目的增加幅度明显减小并基本保持同一水平, 而且每个样方中植物群落物种数目都超过了本样方总物种数的 75%; 取样面积达到 32 m² 左右时, 高产样方 I、II 和低产样方 I、II 的物种数基本都保持在某一特定的水平, 分别占本样方总物种数的 88%、89%、84% 和 92%; 除模型 $S = a \ln(A-1)$ 和 $S = a(1 - e^{-bA})$ 外, 其他 8 个模型的拟合效果均比较好, CRI 值均 ≥ 0.9 , 其中 $S = (b + a \ln A)^c$ 和 $S = c / (a + A^{-b})$ 最好, 其次是 $S = a \ln(bA + 1)$ 、 $S = b + a \ln A$ 、 $S = aA^b$ 、 $S = c - ae^{-bA}$ 。

关键词 高山草甸; 物种; 种-面积曲线; 相关指数

中图分类号 Q948.1 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2013)9-2268-07

Relationships between plant species number and sampling area for sub-alpine meadow plant communities. ZHANG Rui^{1,3}, CHEN Jun-qiang^{1,3}, HOU Yao-chen^{1,3}, MA Li-na^{1,3}, DING Lu-ming^{2,3}, LONG Rui-jun^{1,3}, SHANG Zhan-huan^{1,3**} (¹ College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China; ² School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China; ³ International Centre for Tibetan Plateau Ecosystem Management, Lanzhou 730020, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(9): 2268-2274.

Abstract: In this paper, nested plots were used to investigate the plant species number of sub-alpine meadow plant communities in the Eastern Qilian Mountains of China. The relationships between plant species frequency and sampling area were analyzed, and the species-area curves of the plant communities were fitted with ten selected models. Correlation index (CRI) was then used to test the fitness of the models. The results showed that when the sampling area increased over 16 m², the related increase of species number in four quadrats decreased significantly, and basically maintained at the same level. Furthermore, the species number in each quadrat was more than 75% of the total species number in the quadrat. When the sampling area reached about 32 m², the species number in high-yield quadrats I and II and in low-yield quadrats I and II were basically maintained at a certain level, accounting for 88%, 89%, 84%, and 92% of the total species number in the quadrats, respectively. With a CRI of ≥ 0.9 , eight of the ten models had good fitness. Models $S = (b + a \ln A)^c$ and $S = c / (a + A^{-b})$ were the best, followed by models $S = a \ln(bA + 1)$, $S = b + a \ln A$, $S = aA^b$, and $S = c - ae^{-bA}$, and only models $S = a \ln(A-1)$ and $S = a(1 - e^{-bA})$ had bad fitness.

Key words: alpine meadow; species; species-area curve; correlation index.

* 国家自然科学基金项目(41171417 和 31170378)资助。

** 通讯作者 E-mail: shangzh@lzu.edu.cn

收稿日期: 2013-03-15 接受日期: 2013-04-27

自 1859 年 Watson 绘出第一条关于植物的种-面积曲线以来,物种数目与取样面积间的关系始终是植被生态学讨论的一个问题(代力民等,2002)。植物群落中物种数目随样地面积的增加而变化的规律,这甚至已经成为“植物群落生态学中的定律之一”(Worthen,1996;刘灿然等,1999;Lomolino,2000,2001;唐志尧等,2009;姜俊等,2012)。随着样方的面积扩大,样方内的物种种类也随之增加,最初增加很快,以后逐渐缓慢,形成一条曲线,叫做种-面积曲线(species-area curve)(张金屯,2011)。

运用种-面积关系可以解决很多生物多样性的问题,用种-面积曲线可以外推来估计群落的物种数目(de Caprariis *et al.*, 1976, 1981; Palmer, 1990; Bunge & Fitzpatrick, 1993; 刘灿然等, 1999); 也可以用种-面积曲线来确定群落的最小面积(Barkman, 1989; 刘灿然等, 1999), 评价区域生物多样性的丧失状况和热点分布区的物种多样性(Pimm & Raven, 2000; Malcolm *et al.*, 2006)。研究一个区域的物种数与区域面积分布关系,对于该地区物种保护及生物多样性的维持具有极其重要的意义(姜俊等, 2012)。目前国内已开展了许多有关高寒草甸植物群落物种多样性以及物种多样性和生产力关系的研究(杜国祯等, 2003; 邱波等, 2004; 王长庭等, 2005)。本研究采用巢式取样法,运用东祁连山亚高山草甸 2 个样地的数据,分析植物群落植物物种数与取样面积的关系,旨在明晰亚高山草甸植物群落植物物种数与取样面积的关系和选出适合该区域植物群落的种-面积关系的最优模型,确定最适的取样面积,保证代表植物群落完整的基本特征,减小工作量,并为亚高山草甸植物群落生态学研究提供理论依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于东祁连山的天祝县西南乌鞘岭脚下的金强河地区,北依雷公山、南邻马雅雪山、东沿兰新铁路、西隔瓦藏雅豁,与青海为界,地处 37°11'N—37°12'N, 102°29'E—102°33'E, 东西长约 30 km, 南北约 4~10 km, 形成东西走向的狭长地带。年平均气温为 -0.1 °C, 最冷在 1 月, 平均气温 -18.3 °C, 最热在 7 月, 平均气温 12.7 °C, >0 °C 年积温为 1380 °C, 在 7 月仍有 0 °C 以下低温出现, 没有绝对无霜期。年降水量 416 mm, 集中在 7、8、9 月

3 个月, 年蒸发量为 1592 mm, 水热同期, 年蒸发约是降水量的 3.8 倍。野生植物仍有 130 d(4 月中旬—9 月中旬)的生长期。土壤类型为高山草甸土, 气候是典型的青藏高原高寒气候, 潮湿、空气稀薄、太阳辐射强。植物群落层次结构单一, 均为草丛, 主要植物有紫花针茅(*Stipa purpurea*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、披碱草(*E. dahuricus*)、波伐早熟禾(*Poa poophagorum*)、扁蓿豆(*Medicago ruthenica* var. *inschanica*)、矮嵩草(*Kobresia humilis*)、蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)、球花蒿(*Artemisia smithii*)、洽草(*Koeleria cristata*)、高山紫菀(*Aster alpinus*)、鹅观草(*Roegneria kamoji*)、无颈黄鹌菜(*Youngia simularix*)、二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)、麻花艽(*Gentiana straminea*)、大籽蒿(*Artemisia sieversiana*)、小米草(*Euphrasia pectinata*)、葛缕子(*Carum carvi*)、高山韭(*Allium sikkimense*)、钝裂银莲花(*Anemone obtusiloba*) 和黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*) 等。

1.2 样地设置及调查

本实验于 2012 年 8 月初在东祁连山的亚高山草甸进行。选取天祝县西南乌鞘岭脚下的金强河地区亚高山草甸的 2 个样地。野外调查方法为相邻样方格子法(陈泓等, 2007), 在每个样地具有代表性的植被地段设置 2 个 8 m×8 m 的样方, 从每个样方的左上角开始, 以 1 m 为间隔纵横拉线, 于是 8 m×8 m 的大样方就被分割为包含有 64 个方格的网格样方, 每个方格的面积为 1 m²(杨持等, 1986)。再按照巢式样方合并法(图 1), 将样方合并成 2、4、8、16、32 和 64 m² 的样方(Dombois & Ellenberg, 1986)。因此, 整个样方构成 1、2、4、8、16、32 和 64 m² 共 7 个面积梯度的样方, 分别从 8 m×8 m 样方的 4 个角上

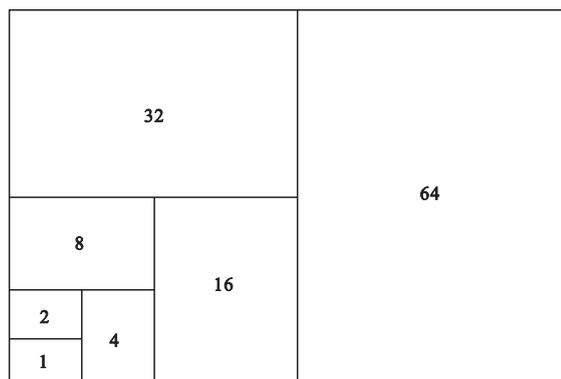


图 1 巢式样方合并扩大顺序图

Fig. 1 Sequence of combining and expanding sample as nest-shape

开始合并,调查不同面积的每一样方内的植物种类,从而可以得到4个重复值。

1.3 两个样地的基本情况

选取的2个样地中,一个是地上生产力相对较高的样地,该样地的基本情况是每年5月或6月牧民对该草地进行灌溉和施肥,以获得更多的牧草产量。该草地是冬、春季用来放牧的,全年没有刈割活动。另一个是地上生产力相对低的样地,该草地几乎是全年用于放牧,没有刈割活动。这2个样地相距2000 m,都属于亚高山草甸类型,只是管理方式不同,地上生产力相对较高的样地是人工管理的草地,而地上生产力相对低的样地是自然生长的草地(表1)。

1.4 种-面积曲线模型的选择

通过对大量的自然群落的研究,生态学家们发现不同的群落呈现不同类型的种-面积关系,提出了很多模型。邓红兵等(1999)对马尾松-栎类天然混交林群落最小面积确定及方法比较的研究中采用了 $S = aA/(1+bA)$ 、 $S = c/(1+ae^{-bA})$ 、 $S = c - ae^{-bA}$ 和 $S = a(1-e^{-bA})$ 4条饱和曲线;唐龙等(2005)认为 $S = aA/(1+bA)$ 是黄土高原草本植物群落的种-面积曲线的最优模型;汤孟平等(2006)在天目山常绿阔叶林群落最小取样面积与物种多样性的研究中采用的模型是 $S = aA/(1+bA)$ 和 $S = c/(1+ae^{-bA})$ 。从以上可以看出,对于不同的群落类型,基于不同的研究目的,所选择的曲线有所不同。关于东祁连山亚高山草甸植物群落虽然已有大量研究,但关于种-面积关系方面的研究尚无报道,因此究竟哪些模型适合该区域,无从得知。所以本研究选择常见的10条曲线作为种-面积曲线的拟合模型,它们分别是:

$$S = b + a \ln A \quad (1)$$

$$S = (b + a \ln A)^c \quad (2)$$

$$S = a \ln(A - 1) \quad (3)$$

$$S = a \ln(bA + 1) \quad (4)$$

$$S = aA^b \quad (5)$$

$$S = aA/(1 + bA) \quad (6)$$

$$S = c/(1 + ae^{-bA}) \quad (7)$$

$$S = c - ae^{-bA} \quad (8)$$

$$S = a(1 - e^{-bA}) \quad (9)$$

$$S = c/(a + A^{-b}) \quad (10)$$

这10条曲线分属于2类,即非饱和曲线((1)-(5))和饱和曲线((6)-(10))。式中, A 为样地面积, S 为面积 A 中出现的物种数目, a 、 b 、 c 都是模型中的待估参数(刘灿然等,1999;安惠芳,2011;张金屯,2011)。方程的拟合应用SPSS 17.0软件完成。

1.5 模型的评价标准

由于种-面积曲线模型中,既有线性的,也有非线性的,其拟合效果可能与群落类型、环境条件等有关,对其结果有必要进行检验。用统计方法可对线性模型的显著性进行检验,对非线性模型却未有相应的检验方法。但可以选取几个评价指标对其进行统一的评价,通常选取剩余标准差(RSE)、相关指数(CRI)、绝对偏差的平均值(AAD)和相对偏差绝对值的平均值(AARD)4个指标(刘灿然等,1999;张金屯,2011)。从拟合结果选出最优统计模型中,He和Legendre(1996)认为校正的相关系数 R_a 的平方(即相关指数)比相关系数 R 的平方更合适,因为,其考虑到分子和分母的自由度,而且CRI的意义更容易被大家所理解,基于此,本文选择CRI作为模型的评价指标。相关指数(CRI)的计算公式如下:

$$CRI = 1 - \frac{(n-1)Q}{(n-k)T_{SS}}$$

式中, $Q = \sum_{i=1}^n (S_i - S_{ii})^2$, $T_{SS} = \sum_{i=1}^n (S_i - S_a)^2$, $S_a =$

$\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n S_i$, S_i 和 S_{ii} 分别为观察的和通过方程计算的

物种数目, S_a 为 S_i 的平均值, n 为样本含量, k 为模

表1 样地基本情况

Table 1 Basic conditions of four plots

样地	编号	基本情况	主要植物组成
高产	I	平地,海拔 2910 m, 37°12'24"N, 102°46'24"E	蒲公英(<i>Taraxacum mongolicum</i>)、垂穗披碱草(<i>Elymus nutans</i>)、波伐早熟禾(<i>Poa poophagorum</i>)、麻花苳(<i>Gentiana straminea</i>)、小米草(<i>Euphrasia pectinata</i>)、葛缕子(<i>Carum carvi</i>)、高山韭(<i>Allium sikkimense</i>)、扁蓿豆(<i>Medicago ruthenica</i> var. <i>inschanica</i>)、钝裂银莲花(<i>Anemone obtusiloba</i>)和黄花棘豆(<i>Oxytropis ochrocephala</i>)等
	II	平地,海拔 2919 m, 37°12'24"N, 102°46'30"E	扁蓿豆、矮嵩草(<i>Kobresia humilis</i>)、高山紫菀(<i>Aster alpinus</i>)、球花蒿(<i>Artemisia smithii</i>)、紫花针茅(<i>Stipa purpurea</i>)、披碱草(<i>Elymus dahuricus</i>)、波伐早熟禾、洽草(<i>Koeleria cristata</i>)、鹅观草(<i>Roegneria kamoji</i>)、无颈黄鹌菜(<i>Youngia simulatrix</i>)、蒲公英、二裂委陵菜(<i>Potentilla bifurca</i>)、麻花苳和大籽蒿(<i>Artemisia sieversiana</i>)等
低产	I	平地,海拔 2900 m, 37°11'45"N, 102°46'59"E	
	II	平地,海拔 2900 m, 37°11'45"N, 102°47'00"E	

表2 东祁连山亚高山草甸不同面积样方中的物种数

Table 2 Number of species of sites with different areas in sub-alpine meadow of the eastern Qilian Mountains

样方	面积 (m ²)	高产样地					低产样地				
		1	2	3	4	均值	1	2	3	4	均值
I	1	18	16	15	9	15	20	16	15	12	16
	2	24	21	21	17	21	25	22	17	16	20
	4	28	24	24	26	26	28	28	20	17	23
	8	38	32	34	29	33	29	31	28	22	28
	16	39	36	36	37	37	34	33	36	31	34
	32	44	44	39	40	42	34	35	40	40	37
	64	48	48	48	48	48	44	44	44	44	44
II	1	11	18	12	16	14	20	18	17	17	18
	2	15	21	19	19	19	23	25	19	21	22
	4	23	26	26	23	25	27	27	22	25	25
	8	30	32	33	31	32	29	30	24	29	28
	16	33	34	37	34	35	31	34	29	30	31
	32	37	37	40	40	39	35	36	32	32	34
	64	44	44	44	44	44	37	37	37	37	37

型中参数的个数。

2 结果与分析

2.1 两个样地植被基本情况

本研究选取的2个样地中,主要是禾本科草分布其中(表1)。地上生产力相对较高的样地所调查的2个样方中出现51个物种,其中包括11种禾本科、7种菊科、5种毛茛科、4种豆科和24种其他科的草;地上生产力相对较低的样地所调查的2个样方中出现44个物种,其中包括12种禾本科、8种菊科、4种毛茛科、4种豆科和16种其他科的草。2个样地中同时出现的物种有21种。地上生产力相对较高的样地特有物种比地上生产力相对较低的样地多7种,出现这种现象的可能原因是2个样地的管理方式不同,低产样地是自然生长的,植物的生长由于受到土壤养分和水分限制,有些物种并不适合在该环境下存活。高产样地有人为的施肥和灌溉,补充了土壤养分和水分,在一定程度上可以满足某些植物种存活的条件。

2.2 物种数和取样面积曲线的拟合

2.2.1 不同面积样地中的物种数统计 调查结果表明(表2),亚高山草甸植物群落物种数目随取样面积的增大而增加。高产样方I、II和低产样方I、II最大面积样方中的物种数 S_i 分别为48、44、44和37,由种-面积曲线可以看出(图2),取样面积 $<16\text{ m}^2$ 时,低产样方II植物群落物种数目的增加基本保持同一水平;取样面积 $>16\text{ m}^2$ 时,低产样方I和高产样方I、II植物群落物种数目的增加幅度明显减

小并基本保持同一水平,而且每个样方中植物群落物种数目都超过了本样方总物种数 S_t 的75%,其中最低的高产样方I的达到了77.1%,而低产样方II的高达83.8%;取样面积达到 32 m^2 左右时,高产样方I、II和低产样方I、II的物种数基本都保持在某一特定的水平,分别占本样方物种数 S_t 的88%、89%、84%和92%。从4条物种数量变化曲线来看,低产样方II的植物群落曲线较其他3条平滑,说明4个样方植物群落物种随相同的取样尺度变化的增加趋势和特征有差异,这说明在某个特定生境范围内物种数量对取样尺度的响应模式均不一样(朱锦懋等,1999;尚占环等,2005)。

2.2.2 植物群落种-面积曲线的拟合 利用植物群落样方的野外调查数据,采用1.4的曲线方程(1)~(10)进行拟合,为了降低随机取样造成的物种缺失

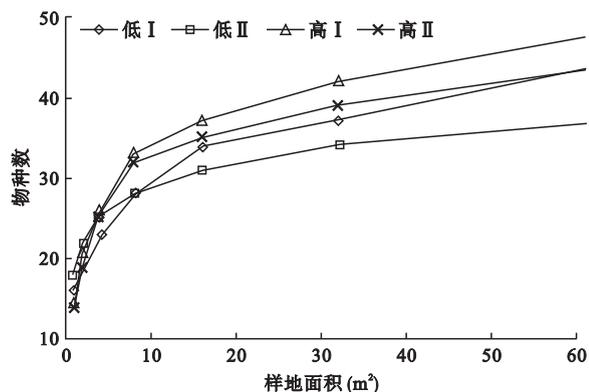


图2 东祁连山亚高山草甸不同样方植物群落种-面积
Fig. 2 Species-area curve of plant community at different sites in sub-alpine meadow of the eastern Qilian Mountains

表3 东祁连山亚高山草甸不同样地种-面积曲线拟合结果

Table 3 Fitting result of species-area curve of different sites in sub-alpine meadow of the eastern Qilian Mountains

曲线	高产样地				低产样地			
	a	b	c	CRI	a	b	c	CRI
1	5.719	16.679		0.996	7.471	15.464		0.993
2	1.503	7.386	1.420	0.998	28.010	33.682	0.763	0.996
3	11.233			0.428	12.485			0.748
4	5.795	17.010		0.997	7.650	6.928		0.992
5	18.192	0.199		0.991	18.192	0.233		0.960
6	21.273	0.558		0.900	17.264	0.386		0.968
7	1.173	0.122	39.062	0.963	1.734	0.202	42.449	0.945
8	22.900	0.077	39.859	0.978	30.085	0.114	43.522	0.968
9	34.701	0.414		0.729	24.911	-0.011		0.662
10	0.326	0.349	22.837	0.997	0.387	0.615	21.047	0.995

数量,计算了2平行样方物种数的平均值,作为每一个面积取样内的物种数,拟合种-面积关系曲线。曲线拟合得到相应种-面积曲线方程的参数值列入表3。从表3可以看出,模型的评价指标 *CRI*,不论是高产样地还是低产样地,除了曲线(3)和(9)的之外,其他的都 ≥ 0.9 ,这说明曲线拟合的比较好。总体来看,高产样地10条曲线按从好到坏的次序是(2)、(10)、(1)、(4)、(8)、(6)、(5)、(7)、(3)、(9),低产样地的次序是(2)、(10)、(4)、(1)、(5)、(8)、(7)、(6)、(9)、(3)。虽然对于不同的样地,这10条曲线的排列顺序稍有不同,但基本一致。高产样地和低产样地中,都是曲线(2)和(10)拟合的最好,这与刘灿然等(1999)的研究结果(曲线(2)和(8)最好)有差异,而(3)和(9)都是最差的这和刘灿然等(1999)的研究结果是一致的。就曲线(3)而言,高产样地的 *CRI* 值是0.428,而低产样地的是0.748,这说明曲线(3)对低产样地的拟合结果比较好,这可能是因为低产样地的植物群落种的均匀度较高产样地的好。曲线(9)的 *CRI* 值是高产样地的较低产样地的好,这可能与高产样地植物群落比低产样地植物群落的物种相对丰富有关,也就是说植物群落的生态优势度较高,则种-面积曲线的 *CRI* 也相应的高。

3 讨论

总体来看,东祁连山亚高山草甸的植物群落在随取样面积增大过程中,高产样地的物种丰富度水平始终高于低产样地,低产样地的拟合结果较高产样地的优,这可能是由于低产样地植物群落种分布均匀的结果。因此,种-面积曲线拟合结果的好坏除了受取样尺度的影响外,还与生境的异质性和植物

群落的结构特征有关,这一点可以解释本研究的曲线拟合结果与刘灿然等(1999)的结果有差异。

在施肥条件下,禾草的生长速率和高度等指标远高于其他物种,遮蔽了其他物种,导致物种多样性下降。这是光竞争的作用,而不是根竞争的作用。随着生产力的提高,长得高的物种将遮住矮的物种,这种对光的大小不对称竞争将导致更多的物种被排除(邱波等,2004)。然而,本研究表明,地上生产力相对较高的样地所调查的2个样方中共出现51个物种,而地上生产力相对较低的样地所调查的2个样方中出现44个物种,这与以往的研究:发现多样性通常随生产力的增加或肥料的添加而减少,更多的则是先增加后减少,呈单峰曲线模型(Mittelbach *et al.*, 2001)有差异。这可能是地上生产力相对较高的样地为人工管理的草地,人工管理使不易存活或濒临危险的物种存活下来,而地上生产力相对较低的样地是全年放牧的草地,并未施肥和灌溉,家畜的采食和践踏使物种多样性降低,即表现为物种数较地上生产力相对较高的样地少。

任何一个描述种-面积关系的合理的模型都应该满足一些基本的条件,较明显的一个是物种数目 *S* 应该为面积 *A* 的非减函数(Buys *et al.*, 1994)(称为条件1)。本研究的前9条曲线模型均满足了这个条件。Buys等(1994)进一步指出,对于给定的一个区域,有限的物种数目 *N* 应该是模型的一个参数,即除上述最基本的条件以外,随着面积 *A* 的增加,物种数目 *S* 应该渐近地趋向于 *N*(称为条件2);Williams(1995)和 de Carprariis等(1976)也特别强调了这一点。实际上,有人甚至认为种-面积曲线实际上是 *S* 型的(Archibald, 1949; Niering, 1963)。于是,就只有方程(6)、(7)、(8)、(9)4条曲线满足1、

2 这 2 个条件。刘灿然等(1999)认为,一条真正的种-面积曲线还应该满足第 3 个条件,即仅当 $A > 0$ 时, $S > 0$ 。这也就是说曲线在纵坐标轴上不能有正的截距,从而在横坐标轴上不能有负的截距,其含义是必须要有一定的面积才会有物种的出现。本研究表明,3 个条件全部满足的曲线(9)的拟合结果相对其他曲线来说不好。因此,在研究中,不要选择 3 个条件全部满足的曲线,因为限制条件越多,曲线就越不灵活,其拟合效果也就越不好(刘灿然等,1999)。

事实上,种-面积曲线的尺度依赖性已被许多学者注意到(Williams, 1943; Kilburn 1963, 1966; Palmer & White 1994; 刘灿然等, 1999)。Williams(1943)发现,小尺度上的种-面积关系符合指数模型,而幂函数模型对中等尺度是合适的。Kilburn(1963)也发现,幂函数模型对相对小的尺度最好, Logistic 模型(曲线(10))对大尺度最好(Archibald, 1949; He & Legendre, 1996, 2002)。本研究表明,广泛应用的 2 条种-面积曲线(1)和(5)的拟合结果属于中等水平。它们之所以被广泛应用,部分地是由于有一定的理论背景,但更重要的是,容易拟合,被人们接受。因为(1)本身就是线性的,而(5)又是转化成线性形式使用。本来方程(4)是原始的理论模型,方程(1)只是其近似形式,但由于方程(4)是非线性的,也就很少被应用。本研究还表明,方程(4)和(1)的拟合结果相近,这与刘灿然等(1999)的研究结果不相一致,但优于方程(5)。本研究与刘灿然等(1999)的研究结果有差异,这可能是由种-面积曲线的尺度依赖性和植物群落的空间异质性所导致的(He & Legendre, 2002; 唐志尧, 2009)。事实上,它是最好的 3 条曲线之一。方程(3)是方程(4)的特例,其拟合结果远不如方程(4),但它比方程(9)稍微好点。因此,对同一类模型来说,模型中的参数越多、约束条件越少,拟合的效果也就越好。方程(1)与方程(2)、方程(9)与方程(8)的结果证实了这一点,这与刘灿然等(1999)的结果相一致。

种-面积关系也能在一定程度上反映出群落的空间分布特征(He & Legendre, 2002; 唐志尧, 2009; 姜俊等, 2012)。Coleman(1981)认为,若每个物种在空间上呈均匀分布,群落中频繁的物种交换使得种-面积关系趋向于物种均匀分布时的特征,种-面积曲线将呈 S 型变化。由于草地的自然稀疏、干扰格局和环境的变化较大,高山草甸样地在受到干扰后,改变了草地上的光和土壤等环境条件,增加了植

物群落的生境异质性,生境过滤作用增强,使共存的物种能够利用相似的资源,群落聚集程度明显升高,物种数随着面积的增加较快增加,随着取样面积的增大,生境异质性变化减弱,新物种的出现逐渐减少,物种数随取样面积的增加而减少,直至趋于稳定。这也解释了处于种-面积曲线尾部增加的物种大多属于群落偶见种或稀有种,斑块动态和巢式取样的限制性等随机过程可能影响植物群落物种数与取样面积的关系。这些物种数量少、分布较分散,可能是由于本身的生态学特征差异较大,相应的利用资源环境的方式也不同,大多数是因生境的异质性所造成的(姜俊等, 2012)。所以植物群落的空间组成和生境的异质性也影响种-面积曲线的变化。

本研究表明,东祁连山亚高山草甸在取样面积为 $8\text{ m} \times 8\text{ m}$ 的样方下,当取样面积达到 32 m^2 左右时,高产样方 I、II 和低产样方 I、II 的物种数基本都保持在某一特定的水平,分别是 42、39、37 和 34,都超过了各自样方最大取样面积下物种数 St 的 80%,这说明取样面积为 32 m^2 时,植物群落的物种组成可以代表总群落物种组成的 80% 以上。即在对东祁连山亚高山草甸植物群落做研究时,如果要满足 80% 以上的精度,则取样面积可以设置为 32 m^2 左右。但取样面积的大小,应根据不同的研究和不同的研究目的依具体情况而定。以巢式取样下所得数据构建种-面积关系,种-面积曲线的拟合结果以曲线(2)最优,其他模型拟合结果也相当好,至于在其他取样面积下,这 10 个模型是否具有相似的拟合结果,还有待进一步研究。

参考文献

- 安惠芳. 2011. 亚高寒草甸植物群落物种-积曲线的研究(硕士学位论文). 兰州: 兰州大学.
- 陈泓, 黎燕琼, 郑绍伟, 等. 2007. 岷江上游干旱河谷灌丛群落种-面积曲线的拟合及最小面积确定. 生态学报, **27**(5): 1818-1825.
- 代力民, 王青春, 邓红兵, 等. 2002. 二道白河河岸带植物群落最小面积与物种丰富度. 应用生态学报, **13**(6): 641-645.
- 邓红兵, 吴刚, 郝占庆, 等. 1999. 马尾松-栎类天然混交林群落最小面积确定及方法比较. 生态学报, **19**(4): 499-503.
- 杜国祯, 覃光莲, 李自珍, 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. 植物生态学报, **27**(1): 125-132.
- 姜俊, 张春雨, 赵秀海. 2012. 吉林蛟河 42 hm^2 针阔混交林样地植物种-面积关系. 植物生态学报, **36**(1): 30-

- 38.
- 刘灿然, 马克平, 余顺利, 等. 1999. 北京东灵山地区植物群落多样性研究——种-面积曲线的拟合与评价. *植物生态学报*, **23**(6): 490–500.
- 邱波, 杜国祯. 2004. 高寒草甸植物群落物种多样性和生产力关系的光竞争研究. *西北植物学报*, **24**(9): 1646–1650.
- 邱波, 任青吉, 罗燕江, 等. 2004. 高寒草甸不同生境类型植物群落的 α 及 β 多样性研究. *西北植物学报*, **24**(4): 655–661.
- 尚占环, 姚爱兴, 龙瑞军. 2005. 干旱山地生态系统植物群落不同尺度下物种数的变化特征. *干旱区地理*, **28**(6): 805–810.
- 汤孟平, 周国模, 施拥军, 等. 2006. 天目山常绿阔叶林群落最小取样面积与物种多样性. *浙江林学院学报*, **23**(4): 357–361.
- 唐龙, 郝文芳, 孙洪罡, 等. 2005. 黄土高原四种乡土牧草群落种-面积曲线拟合及最小面积的确定. *干旱地区农业研究*, **23**(4): 83–88.
- 唐志尧, 乔秀娟, 方精云. 2009. 生物群落的种-面积关系. *生物多样性*, **17**(6): 549–559.
- 王长庭, 龙瑞军, 王启基, 等. 2005. 高寒草甸不同草地群落物种多样性与生产力关系研究. *生态学杂志*, **24**(5): 483–487.
- 杨持, 宝荣. 1986. 羊草草原种群分布格局的最适取样面积. *生态学报*, **6**(4): 324–329.
- 张金屯. 2011. 数量生态学(第2版). 北京: 科学出版社.
- 朱锦懋, 姜志林. 1999. 闽北森林群落物种多样性的可塑性面单元问题. *生态学报*, **19**(3): 304–311.
- Dombois DM, Ellenberg H(鲍显诚等译). 1986. 植被生态学的目的和方法. 北京: 科学出版社.
- Archibald EEA. 1949. The specific character of plant communities. II. A quantitative approach. *Journal of Ecology*, **37**: 260–273.
- Barkman JJ. 1989. A critical evaluation of minimum area concepts. *Vegetatio*, **85**: 89–104.
- Bunge J, Fitzpatrick M. 1993. Estimating the number of species: A review. *Journal of the American Statistical Association*, **88**: 364–373.
- Buyts MH, Maritz JS, Boucher C, et al. 1994. A model for species-area relationships in plant communities. *Journal of Vegetation Science*, **5**: 63–66.
- Coleman DB. 1981. On random placement and species-area relations. *Mathematical Biosciences*, **54**: 191–215.
- De Caprariis P, Lindemann RH, Collins CM. 1976. A method for determining optimum sample size in species diversity studies. *Mathematical Geology*, **8**: 575–581.
- De Caprariis P, Lindemann RH, Haimen R. 1981. A relationship between sample size and accuracy of species richness predictions. *Mathematical Geology*, **13**: 351–355.
- He FL, Legendre P. 1996. On species-area relations. *The American Naturalist*, **148**: 719–737.
- He FL, Legendre P. 2002. Species diversity patterns derived from species-area models. *Ecology*, **83**: 1185–1198.
- Kilburn PD. 1963. Exponential values for the species-area relation. *Science*, **141**: 1276.
- Kilburn PD. 1966. Analysis of the species area relation. *Ecology*, **47**: 831–843.
- Lomolino MV. 2000. Ecology's most general, yet protean pattern: The species-area relationship. *Journal of Biogeography*, **27**: 17–26.
- Lomolino MV. 2001. The species-area relationship: New challenges for an old pattern. *Progress in Physical Geography*, **25**: 1–21.
- Malcolm JR, Liu CR, Neilson RP, et al. 2006. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conservation Biology*, **20**: 538–548.
- Mittelbach GG, Steiner CF, Scheiner SM, et al. 2001. What is the observed relation between species richness and productivity. *Ecology*, **82**: 2381–2396.
- Niering WA. 1963. Terrestrial ecology of Kapingamarangi Atoll, Caroline Islands. *Ecological Monographs*, **33**: 131–160.
- Palmer MW, White PS. 1994. Scale dependence and the species-area relationship. *The American Naturalist*, **144**: 717–740.
- Palmer MW. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology*, **71**: 1195–1198.
- Pimm SL, Raven P. 2000. Extinction in number. *Nature*, **403**: 843–845.
- Williams CB. 1943. Area and number of species. *Nature*, **152**: 264–267.
- Williams MR. 1995. An extreme-value function model of the species incidence and species-area relationships. *Ecology*, **76**: 2607–2616.
- Worthen WB. 1996. Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology. *Oikos*, **76**: 417–426.

作者简介 张蕊,女,1988年生,硕士研究生,研究方向为草地生态学. E-mail: zhangr12@lzu.edu.cn
责任编辑 王伟
