

荒漠植被植物种多样性对空间尺度的依赖

何志斌¹, 赵文智^{1*}, 常学向¹, 常学礼²

(1. 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所临泽内陆河流域综合研究站, 兰州 730000;

2. 山东烟台师范大学地理旅游系, 烟台 264025)

摘要:物种多样性与空间尺度的关系是植物生态学的一个研究热点。传统植物生态学研究认为种面积曲线方程中 Z 值是个近似常数, 但近期对森林和草原群落的研究表明 Z 是随尺度变化的。在荒漠带选择了 10 个样地, 每个样地包括 1m^2 到 1km^2 的 6 个空间尺度样方, 研究荒漠地区物种多样性与空间尺度的关系。结果表明: 荒漠植被物种多样性随空间尺度的增大空间依赖性减弱, Z 也是随尺度变化的。对荒漠植被种面积曲线 Z 的研究结果支持了 Z 随尺度变化的结论, 但 Z 是随尺度增加而减小, 斜率 z 值从 0.37 降至 0.035, 与草原和森林群落 Z 值随尺度增加而增加的结论是相反的。

关键词:荒漠植被; 物种多样性; 空间尺度

Scale dependence in desert plant biodiversity

HE Zhi-Bin¹, ZHAO Wen-Zhi^{1*}, CHANG Xue-Xiang¹, CHANG Xue-Li² (1. Linze Inland River Basin Comprehensive Research Station, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; 2. Yantai Normal University, Yantai 264025, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(6): 1146~1149.

Abstract: The relationship between the number of species and the area sampled is one of the oldest and best-documented patterns in community ecology. Species-area relationships have been widely used to examine the latitudinal gradient in species diversity, the effect of habitat loss on species diversity and the impact of exotic species on species diversity. An equation of the form $S = cA^z$ describing more precisely the species-area relation for plant species in smaller area is proposed as a result of intensive examination of species presence. Several studies and field data from a wide range of plant and animal taxa suggest that the slope, z , of a graph of the logarithm of species richness against the logarithm of area is not a constant to the grassland and forest communities. This study was conducted to examine which the characteristic of species diversity of desert community and the change laws of z with spatial scales variance are appropriate for inference which z is not a constant, and the other purpose of this paper was to reveal the distinction of species diversity between desert community and grassland or forest community.

We collected replicated and randomized plant data at 6 spatial scales from 1m^2 , 10m^2 , 100m^2 , 1000m^2 , 10000m^2 to 1km^2 in the desert region of west China. The results showed that the slope of the log-log plot varied systematically with spatial scale, the value of z was high (0.37) at small scales from 1m^2 to 10m^2 , but it decreased with spatial scales increasing. When spatial scales varied from 1m^2 to 1km^2 , the value of z varied from 0.37 to 0.035. Furthermore, when the replication at each scale is used (in a log-linear model corrected for over dispersion), it was found that highly significant differences in slope from scale to scale, for example, at small scales from 1m^2 to 100m^2 , regressions of log (species richness) against log (area) gave slope of 0.273 ($SE=0.087$), but at larger scales from 100m^2 to 1km^2 , the value of slope was 0.0396 ($SE=0.0039$). These results described that species richness of desert community at small scale (less than 100m^2) had strongly scale dependence, and

基金项目:中国科学院知识创新工程资助项目(KZCX3-SW-329);中国科学院西部行动计划资助项目(KZCX1-09);国家自然科学基金重点基金资助项目(40235053)

收稿日期:2003-07-12; **修订日期:**2003-10-20

作者简介:何志斌(1977~),男,宁夏固原人,博士生,主要从事生态水文学研究。E-mail: hzbmail@ns.lzb.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: zhaowzh@ns.lzb.ac.cn

Foundation item: Knowledge Innovation Project of CAS (No. KZCX3-SW-329); the West Action Project, Chinese Academy of Science (No. KZCX1-09) and National Natural Science Foundation of China (No. 40235053)

Received date:2003-07-12; **Accepted date:**2003-10-20

Biography: HE Zhi-Bin, Ph. D. candidate, mainly engaged in eco-hydrology. E-mail: hzbmail@ns.lzb.ac.cn

were different from the research of grassland and forest communities. They directed attention to the need to develop a more mechanistic understanding of patch patterns and coexistence at small scales in the desert community.

Key words: desert vegetation; species diversity; spatial scale

文章编号:1000-0933(2004)06-1146-04 中图分类号:Q16,Q948.15 文献标识码:A

Tunner 指出,一种尺度上的重要参数和过程,在另一种尺度上往往是不重要的。选择适合的尺度来了解所研究对象的信息已经成为包括生态学、水文学在内的地球科学研究的热点^[1]。物种多样性是反映生态系统属性的重要方面,已成为了解理论生态学和应用生态学许多问题的中心^[2~5]。在生物多样性研究中,物种与空间尺度关系非常重要,因为信息丰富的大尺度、高强度的野外调查是以大量的人力和物力资源为代价的,而小尺度上的调查虽然省时省力,但所获信息能否反映或预测大尺度上物种多样性,仍然需要物种多样性与尺度依赖方面的知识积累^[6]。目前物种多样性与空间尺度的关系多采用模型 $S=cA^z$ 描述: S 为物种数; A 为空间面积; z 值是描述两者关系主要参数。过去的研究中认为 z 是一个常量,而且接近于 0.25^[7],但最近研究表明 z 并非常量,而是随空间尺度和群落类型的不同而变化^[8]。以上式为表达方程的种-面积曲线研究虽然是生态学研究的老问题,但不同植被类型的种-面积曲线的 z 值确定却是近年研究的新问题。特别是 Crawley 和 Harral 对草地和森林群落的研究指出 z 值是个变量,还指出如果以 $z=0.25$ 来预测全球的多样性问题可能会引起几个数量级的差别^[8]。但是对于与草地和森林明显不同的荒漠植被 z 值的变化规律迄今尚未见报道。

本文以干旱荒漠植被典型样地和大量野外调查为基础,量化荒漠植被不同尺度上的种-面积曲线的 z 值,探讨与森林和草地植被的区别,为荒漠植被物种多样性研究中最小单元面积的确定及其相关研究提供理论依据。

1 研究区概况及研究方法

1.1 研究区概况

研究区选在黑河中游荒漠区,甘肃省张掖地区。以样地中心区临泽为例,平均海拔 1350m,年平均降水量为 117.1mm,最多可达 250mm 以上,最少为 82.9mm,多集中在 7、8、9 三个月,占全年的 65% 以上。空气相对湿度为 46%,年蒸发量高达 2390mm,年平均气温为 7.6℃,≥10℃ 的年积温达 3085℃。研究区属于干旱荒漠气候,地带性植物有珍珠(*Salsola passerina*)、碱蒿(*Artemisia anethifolia* Web et Stechm.)、紫菀木(*Asterothamnus alyssoides* (Turcz.) Novopokr.)、白茎盐生草(*Halogeton arachnoideus* Moq.)、草麻黄(*Ephedra sinica* Stapf.)等,群落盖度一般不超过 30%。

1.2 研究方法

在荒漠区从东到西随机地选择 10 个面积为 1km² 受人为干扰较小的研究区,各研究区之间最近距离为 15km,最远为 230km。在每个研究区内以 1m² 为最小单元,共调查了 6 个尺度上的物种多样性数据,分别为 1m²、10 m²、100 m²、1000 m²、10000 m²、1km²,其中 100m² 的单元被划分成 1 m² 网格,10m² 和 100m² 单元的数据是从 1m² 网格数据累加获得,并且在每个研究区内随机选择 3 个 100m² 的重复研究单元,而其它尺度数据是通过实地调查统计得到。每个尺度上样地面积形状除 10m² (2m×5m)和 1000m² (20m×50m)外,其它均为正方形(图 1)。在 1m² 尺度上调查了植被的物种数量、出现频率、植被盖度、高度和密度等属性,在 1000m²、10000m² 和 1km² 上统计了物种种数。

调查在植被生长较旺盛的 8 月份进行。

1.3 数据分析

物种多样性与空间面积曲线描述了物种数量随空间尺度变化的关系,通常用模型 $S = cA^z$ 描述,本文以该公式的对数形式进行分析,公式如下:

$$\log S = \log c + z \log A$$

式中, S 物种数量; c 单位面积上的物种数量,但是在计算不同尺度上的 z 值时,所选的单位面积不同。如计算 1~10 m² 尺度上的 z 值,单位面积为 1 m²,计算 10~100m² 的 z 值,单位面积为 10 m²,即在计算某一尺度区间上的 z 值时, c 为最小尺度上的平均物种数; A 空间面积; z 物种数量与空间尺度双对数曲线的斜率,是决定物种多样性与空间尺度关系曲线的主要参数^[9]。 z 值是在两两尺度之间用最小二乘法计算得到的。

主要物种出现频率是用该物种在 10 个样地 1m² 样方中出现的次数与 1m² 单元的总数比值。数据统计分析采用 GS+ 和 Micro-origin5.0 软件。

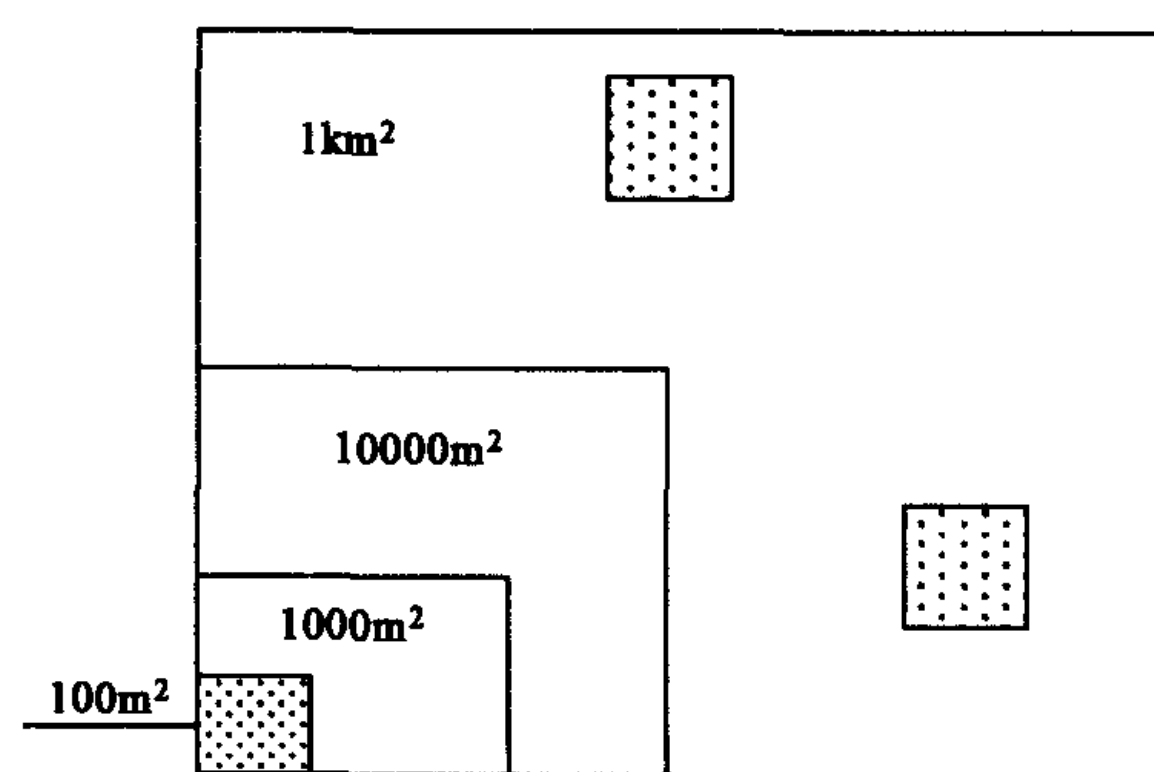


图 1 研究区样地示意图

Fig. 1 C: Illustration of grid determination on location of the study area

2 结果分析

2.1 物种多样性的描述统计

在调查的 10 个研究区内主要植物种出现的数量和频率各不相同,出现频率最高的是 1 年生的白茎盐生草,其次是珍珠(表 1,表 2)。

2.2 物种数量与空间尺度的关系

对 10 个研究区的调查数据统计分析表明:在较小尺度上 (<100m²) 荒漠植被物种数对尺度的依赖性显著,随尺度增大空间依赖性减弱(图 2), z 值从 0.213~0.370 下降到 0.084 以下(表 2)。如果对调查的 6 个尺度数据同时进行回归,物种数量与空间尺度双对数曲线斜率 $z=0.122$ ($SE=0.032$,图 2 实线),该结果很难反映出荒漠植被物种多样性随空间尺度的变化关系。但如果对这 6 个尺度分段回归计算,则 1~100m² 斜率 $z=0.273$ ($SE=0.087$,图 2 线段+点);100m²~1km² 尺度上的斜率 $z=0.0396$ ($SE=0.0039$,图 2 虚线)。对相邻两个尺度种面积曲线斜率(z)计算表明,荒漠植物群落在空间尺度为 1m²~1km² 范围内,在对数坐标上 z 值随尺度增加呈幂函数递减趋势,在研究的 5 个相邻尺度上分别为 0.37、0.21、0.08、0.05、0.035,最大值出现在 1~10m² 的尺度上(图 3,图 4)。 z 值随空间尺度增大而减小,意味着相应的物种多样性对空间尺度的依赖性也在减弱。

3 讨论

通过对干旱荒漠植被物种多样性与种面积关系研究表明,描述种面积关系曲线斜率 z 是个变量,而不是常数,这与以前研究结果 z 是个常数是不一致的^[7],对荒漠植被物种多样性与调查面积关系的研究结果支持了 Crawley 和 Harral 对森林和草地植被研究的结论,即 z 值是随样地面积(尺度)变化而变化^[8]。本研究结果表明,就荒漠植被而言, z 值随样地面积(尺度)增加而呈下降趋势,但 Crawley 和 Harral 对草地、森林

的研究发现在 1m² 到 1km² 尺度上, z 值随尺度增加而增加,对荒漠植被的研究结论与草地、森林相反。

表 1 主要物种及其出现的频率(1m² 尺度上的统计数据)

Table 1 Frequency of the species in the ten plots (The frequency based on 1m² quadrat)

物种名称 Name of Species	频率 Frequency (%)
珍珠 <i>Salsola passerina</i>	35.5
白茎盐生草 <i>Halogeton arachnoideus</i> Miq.	52.6
红砂 <i>Reaumuria soongorica</i> Maxim	7.4
紫菀木 <i>Asterothamnus alyssoides</i> Novopokr	5.8
碱蓬 <i>Suaeda glauca</i> Bunge	29.7
合头草 <i>Sympegma regelii</i> Bunge	24.2
大莳萝蒿 <i>Artemisia anethifolia</i> Weber	20.7
猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i> Waldst	35.7
草麻黄 <i>Ephedra sinica</i> Stapf	7.3
泡泡刺 <i>Nitraria sphaerocarpa</i> Maxim	0.2
拐轴雅葱 <i>Scorzonera muriculata</i> Chang	6.3
大籽蒿 <i>Artemisia sieversiana</i> Willd	0.1
猪毛菜 <i>Salsola collina</i> Pall.	2.8
骆驼蓬 <i>Peganum harmala</i> Linn	0.1
香叶蒿 <i>Artemisia rutifolia</i> Steph	0.8
尖头叶藜 <i>Chenopodium acuminatum</i> Willd	1.4
狗尾草 <i>Setaria viridis</i> Beauv	10
蝎虎霸王 <i>Zygophyllum mueronatum</i>	4.6
丝颖针茅 <i>Stipa capilcea</i> Keng	0.6
白刺 <i>Nitraria tangutorum</i> Bobr	0.3
甘蒙锦鸡儿 <i>Caragana opulens</i> Kom	1.4
二裂棘豆 <i>Oxytropis biloba</i> Suposhn	2.1
鹅绒藤 <i>Cynanchum chinense</i> R.	10
阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i> Noyopokr	2.9
冷蒿 <i>Artemisia frigida</i> Willd	1.5
长茅黄芪 <i>Astragalus macrotrichus</i> Pet	0.4
栉叶蒿 <i>Neopallasis pectinata</i> Poak	0.8
刺旋花 <i>Convolvulus tragacanthoides</i> Turcz	3.5
紫筒草 <i>Stenosolenium saxatile</i> Turcz	0.4

表 2 1m²~1km² 尺度上物种多样性的描述统计

Table 2 Descriptive statistics of species diversity at scales from 1m² to 1km²

项目 Item	空间尺度 Spatial scales					
	1m ²	10m ²	100m ²	1000m ²	10000m ²	1km ²
平均物种数 Number of mean species	3	7	12	15	17	20
方差 Variance	0.95	15.03	48.20	61.70	71.90	81.00
方差系数 Coefficient of variance	0.32	0.55	0.56	0.52	0.50	0.45
最小值 Minimum	1.64	2.9	4	6	9	10
中值 Medium	2.9	5.6	12	13.5	14.5	19.5
最大值 Maximum	5.31	16.67	27	30	33	35
物种-面积曲线斜率 Slope of Species-area (z)	—	0.370	0.213	0.084	0.051	0.035
斜率标准差 $SE(z)$	0.039	0.031	0.029	0.016	0.015	0.013
样本数 Number of sample (n)	3000	300	30	10	10	10
物种数标准偏差 SD	0.97	3.88	6.95	7.86	8.48	9.00

不同群落物种多样性与空间尺度的关系不同,草地群落在任何尺度上都比森林群落物种丰富,但是森林群落的物种多样性对空间尺度依赖性更强^[8]。对荒漠植被来说, z 值在 100 m² 尺度内变化明显,这可能与荒漠植物个体之间存在诸如竞争、共生等关系有关,如在风沙活动频繁地区,植物为避免沙埋、沙割等危害而形成丛生状态。在 100m² 尺度以上 z 值变化不明显,这可能与荒漠区地形比较平坦,地形地貌、水文过程比较一致有关。在荒漠地区,当空间尺度放大,其生境替换速率慢,在 1km² 尺度上

很少有新的生境出现。因为决定荒漠生境特点的因素除了受控于气候条件外,土壤质地也是主要影响因子,如沙质荒漠、砾质荒漠、壤土荒漠、粘土荒漠和岩石荒漠等,不同土壤质地的荒漠,分布的植物种类以及多样性有较大的差别,但这类生境变化尺度远远超出 1km^2 。因此,干旱荒漠地区的斑块状植被格局是导致荒漠植被物种多样性对空间小尺度有较强的依赖性的主要原因,加之在较大的生境范围内土壤质地、地形及气候条件相对基本一致,从而使荒漠植被具有独特的物种多样性随空间尺度变化规律。

与其它陆地生态系统相比,荒漠物种相对贫乏,例如分布于我国西北广阔荒漠中的种子植物总数仅 600 余种,其中准噶尔盆地是物种相对最丰富的,在 20 万 km^2 的面积上仅 500 种左右,而塔里木盆地(50 万 km^2)不到 200 种。调查的样地内最多物种数为 35 种/ km^2 ,仅相当于草地群落 1m^2 尺度上的物种数。如果利用通用的种-面积曲线方程令 $z=0.25$,计算预测准噶尔盆地物种数为 23.6 种/ km^2 ,塔里木盆地的物种数为 7.5 种/ km^2 。显然,这种预测明显与实际情况有较大的出入。

本研究还发现 100m^2 的尺度是 z 值变化的一个重要拐点,在该尺度下, z 值变化较大,大于该尺度, z 值变化趋缓。这预示着对于干旱荒漠植被而言, 100m^2 正方形调查样地基本可以反映荒漠植被多样性的信息,可以作为确定野外调查的样方面积。

总之,荒漠植被物种多样性对尺度的依赖在小尺度(100m^2)以下是由植物间的生态关系决定的,在中尺度则是由地貌、地形和水文过程决定的,而在大尺度上是由气候因素控制。荒漠物种-面积曲线中 z 值所反映的尺度依赖规律,反映了荒漠植被中尺度上生境条件分异小的特点。

4 结论

在荒漠地区 10 个样地的植被调查数据基础上,利用物种多样性与空间尺度关系模型: $S=cA^z$ 进行分析,结果表明,荒漠植被物种多样性随空间尺度增大其空间依赖性减弱, z 值随空间尺度的变化呈幂函数曲线,即随空间尺度增大逐渐减小,从 1m^2 增大到 1km^2 的尺度, z 值从 0.37 降到 0.035。

就干旱荒漠植被而言, 100m^2 正方形调查样地基本可以反映荒漠植被物种多样性的信息,可以作为确定野外调查的样方面积。

References:

- [1] Tunner M G. Spatial and temporal analysis of landscape patterns. *Landscape Ecology*, 1990, 4: 21~30.
- [2] Rosenzweig M L. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press. 1995.
- [3] Preston F W. The canonical distribution of commonness and rarity: part 1. *Ecology*, 1962, 43(2): 185~215.
- [4] Dony J G. The expectation of plant records from prescribed area. *Watsonia*, 1963, 5: 377~385.
- [5] Williams C B. *Patterns in the Balance of Nature*. London: Academic Press, 1964.
- [6] Kunin W E. Extrapolating species abundance across spatial scales. *Science*, 1998, 281: 1513~1515.
- [7] May R M. *In ecology and evolution of communities*. Cody M L and Diamond J M. eds Harvard University Press, Cambridge, MA, 1975. 81~120.
- [8] Crawley M J, Hurrall J E. Scale dependence in plant biodiversity. *Science*, 2001, 291, 864~868.
- [9] Hanski I, Gyllenberg M. Uniting two general patterns in the distribution of species. *Science*, 1997, 275, 397~400.

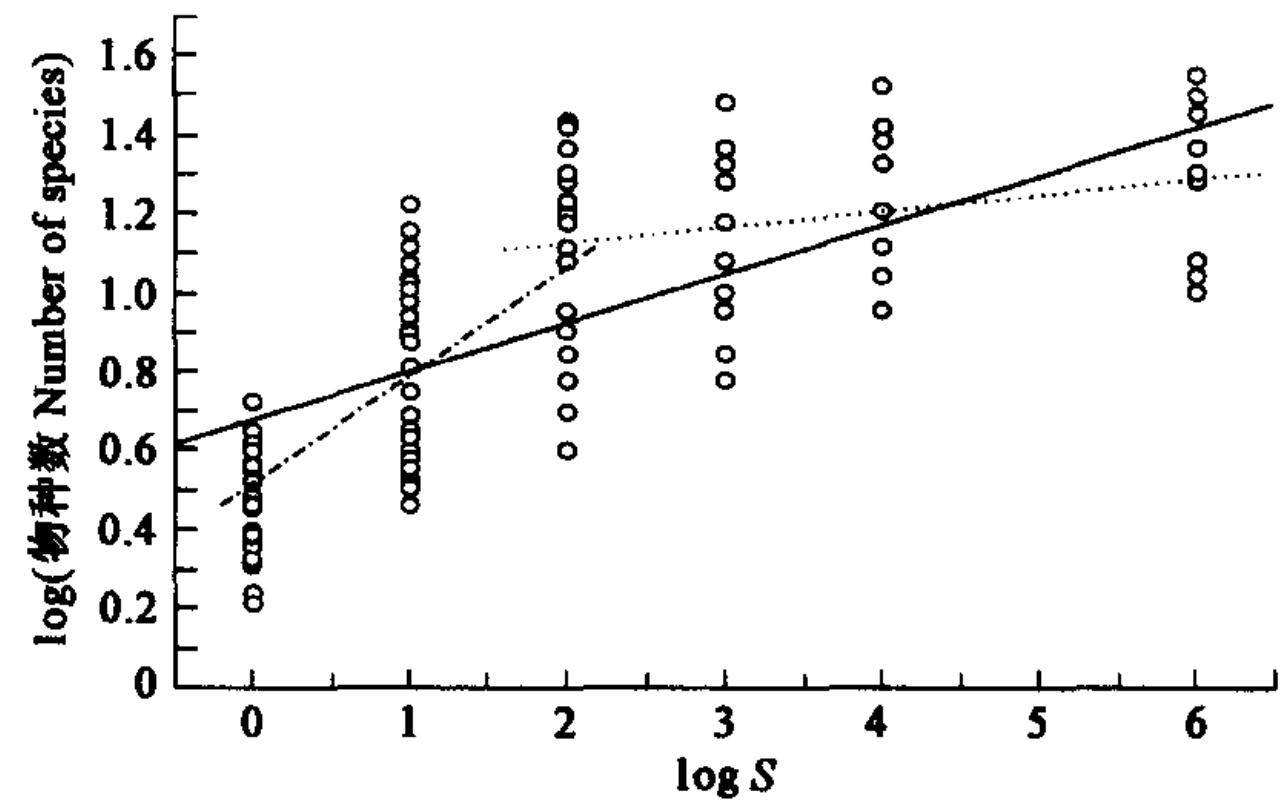


图 2 荒漠地区物种数与样地面积(S)($1\text{m}^2\sim 1\text{km}^2$)关系

Fig. 2 The relationship between species richness of desert vegetation and plot-area at scales from 1m^2 to 1km^2

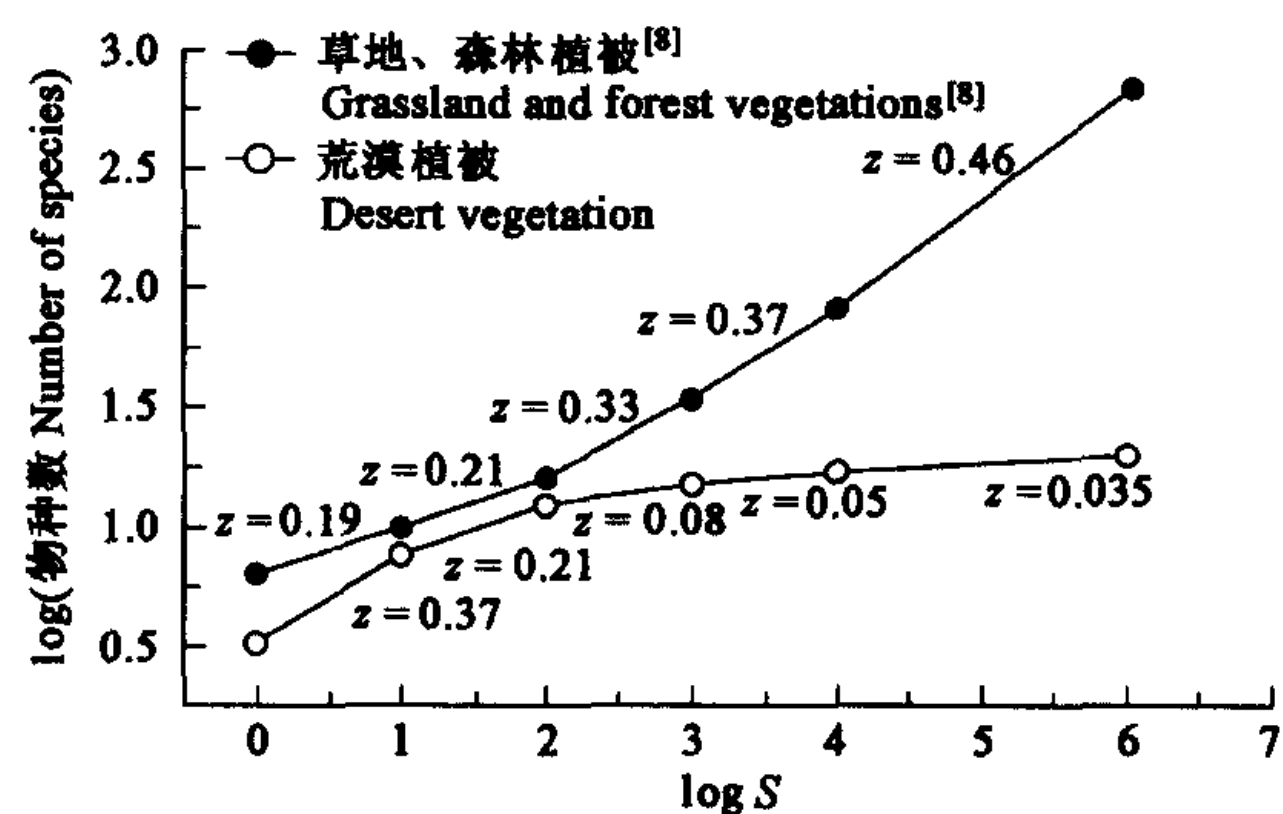


图 3 物种数与样地面积(S)双对数曲线及其斜率

Fig. 3 The curve of $\log(\text{species})$, $\log(\text{area})$ and slope(z)

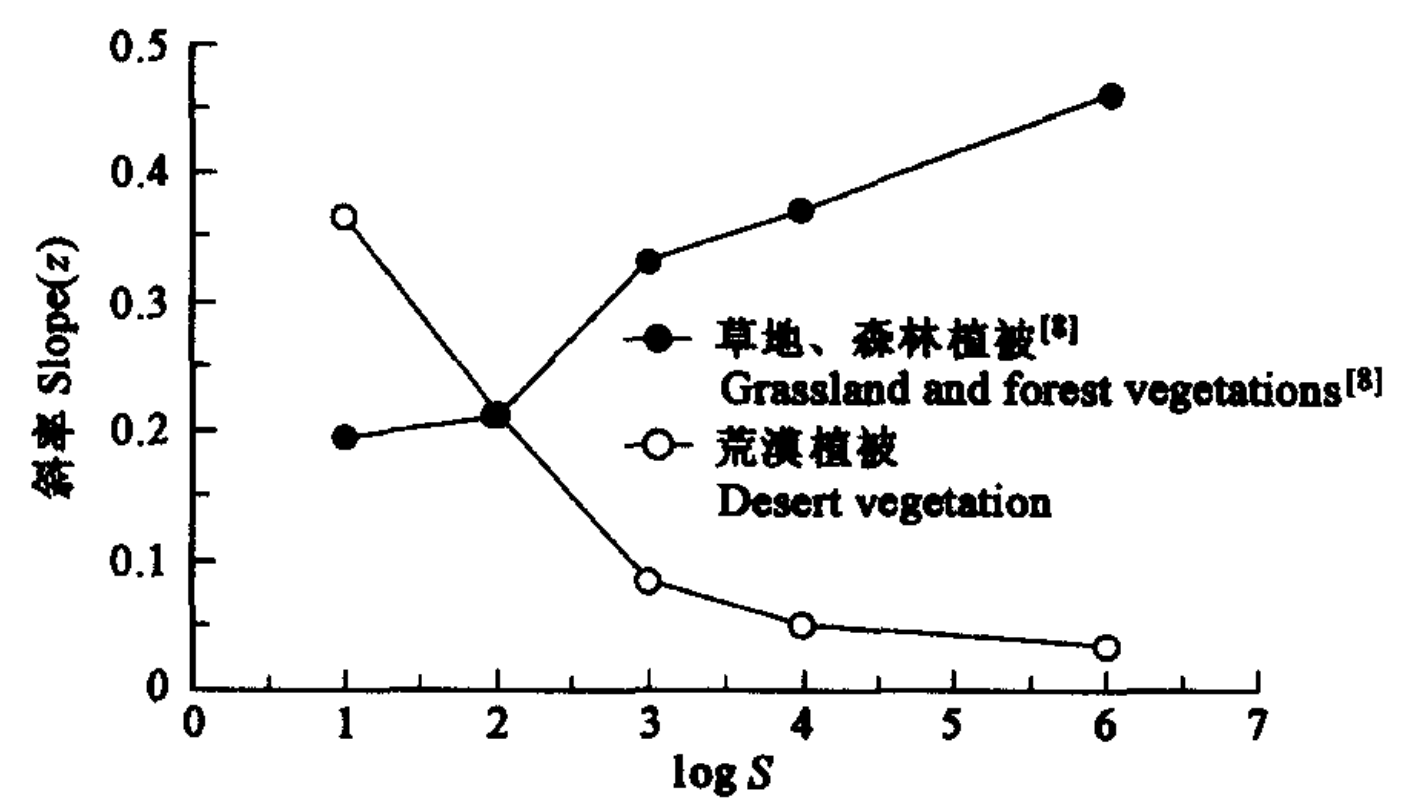


图 4 物种数与样地面积(S)双对数曲线斜率 z 值随空间尺度的变化

Fig. 4 The change of the slope with spatial scale increasing