

DOI: 10.5846/stxb201411042163

刘晓娟, 孙学刚, 田青. 垫状植物囊种草对群落物种多样性的影响. 生态学报, 2016, 36(10): - .

Liu X J, Sun X G, Tian Q. Effect of the cushion plant *Thylacospermum caespitosum* Camb. on species diversity within a community. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(10): - .

垫状植物囊种草对群落物种多样性的影响

刘晓娟, 孙学刚*, 田 青

甘肃农业大学林学院, 兰州 730070

摘要:在甘肃盐池湾国家级自然保护区内海拔 4137 m 处, 选择典型的囊种草垫状植被设置研究样地, 研究了垫状植物囊种草对群落物种组成和群落物种多样性的影响, 并且定量的研究了囊种草对群落物种丰富度的影响能力和维持潜力。研究结果表明: 囊种草为群落中增加了新的植物种类, 并且提高了部分生境一般种的多度; 囊种草的出现提高了群落物种密度和物种丰富度, 进而提高了群落物种多样性; 囊种草斑块的增加将会引起景观水平物种丰富度的增加, 表明囊种草具有为群落中引入新的植物种类进而提高群落物种丰富度的能力; 在景观水平, 囊种草所创造的生境多样性则成为一种保障, 可以维持景观中物种丰富度从而降低物种损失的风险, 表明囊种草具有较高的群落物种丰富度维持潜力。

关键词:垫状植物; 囊种草; 物种多样性

Effect of the cushion plant *Thylacospermum caespitosum* Camb. on species diversity within a community

LIU Xiaojuan, SUN Xuegang*, TIAN Qing

College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

Abstract: This study was carried out at 4137 m altitude in Gansu Yanchiwan National Nature Reserve where the typical cushion vegetation is dominated by *Thylacospermum caespitosum* (Camb.). First, we measured the cushion plant cover at the study site to control the estimation of community attributes in engineered situations where there were differences in habitat availability. A ratio of 3:17 was used to set the sample plots, i.e. 60 cushion patches and 340 open areas of the same size were chosen because the cushion cover was 15%. If open areas are considered as a habitat that is not affected by cushions, and open area and cushion patches are considered as a habitat that is affected by cushions, then the species composition, diversity, and density of each habitat can be subsequently determined. Additionally, the capacity of *T. caespitosum* (Camb.) to influence and maintain the plant community was quantitatively assessed by determination of the relative habitat richness (*RHR*) at a patch level, the landscape richness enhancement (*LRE*) at a landscape level, the habitat rescue potential (*HRP*) at a patch level, and the landscape insurance potential (*LIP*) at a landscape level. The results showed that cushion plants lead to the creation and maintenance of new habitat patches in landscapes that have different physicochemical conditions compared to the surrounding unmodified habitat matrix. Such a change in habitat conditions may directly affect the distribution of other species, and improve the species diversity of the community. In this study, the cushion plants resulted in the addition of new species to the landscape, changed the species composition, enhanced the species diversity within the community, and altered the abundance of some species. Among the 20 species identified at the study site, four were found exclusively in cushion patches, three in open areas, and 13 in both cushion and

基金项目: 国家自然科学基金地区科学基金 (31260122)

收稿日期: 2014-11-04; 网络出版日期: 2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sunxg60@gsau.edu.cn

open areas, which indicated that the cushion plant *T. caespitosum* (Camb.) led to the addition of four new species to the habitat. Among the 13 species distributed in both cushion and open areas, four were present at a higher density in habitats that contained by cushion plants. When the species density, diversity, and evenness of two habitats that were or were not influenced by cushions were compared, species density and diversity were both found to be enhanced in habitats that were influenced by cushions, although species evenness was reduced. This shows that in the investigated community, some plant species were more dependent on the environment that was modified by *T. caespitosum* (Camb.). Therefore, increasing the number of cushion patches will lead to an increase in species richness at a landscape level. This indicates that *T. caespitosum* (Camb.) has the ability to improve community species richness by adding new plant species. Furthermore, *T. caespitosum* (Camb.) consolidated the survival of other plant species and reduced their risk of extinction. At a landscape level, the habitat diversity created by *T. caespitosum* (Camb.) guaranteed the maintenance of species richness and consequently reduced the risk of species loss, and thus, showing that the cushion plant *T. caespitosum* (Camb.) can potentially maintain species diversity.

Key Words: cushion plant; *Thylacospermum caespitosum* (Camb.); species diversity

非生物环境条件和物种间的相互关系可以决定自然群落中的物种多样性模式^[1-4]。然而,尽管所有的有机体与他们的物理环境相互作用,但其中的一些会通过非营养途径改变环境条件和资源可利用性,从而影响其他物种,进而改变整个群落的性质^[5-10]。Jones^[11-12]提出了“生态系统工程”一词来指示这种生境改变的生物过程,和“生态系统工程师”来指示那些造成生境改变的有机体。众所周知,高山垫状植物具有修饰其物理环境的能力^[13-17]。例如,与周围暴露的环境相比,垫状植物可以减少 98% 的风速^[13],从而减少由此产生的热损失,使垫状植物内维持比外界环境高的温度^[17],为那些接近低温下限的植物提供适合的生境斑块^[16]。另外,垫状植物可以维持比周围环境优越的水分^[14,18]和养分条件^[15,18]。另一方面,垫状创造了大的生境斑块,直径可超过 3m,存活几十年^[19]甚至上百年^[20]。因此,垫状植物能改变生境的能力,加上他们所创造的大而且持久的构造,表明这些生长形式可以作为生态系统工程师^[21-24]。垫状植物对微环境的修饰可以提高其他非垫状植物的存活率和生长表现^[18,25-26],影响自然群落中其他物种的发生率和多度。Cavieres 等^[18]通过一系列的移栽实验证明,在垫状植物内部生长的幼苗 *Cerastium arvense* 和 *Hordeum comosum* 的成活率分别为大约 30% 和 80%,而在非垫状植物条件下其生长幼苗的成活率均低于 10%。其他一些研究结果也表明,通过对比同一种植物的生存几率、丰富度以及光合效率,与对照区域相比垫状植物可以促进植物的生存^[27-28]。在恶劣的高山环境中,由于垫状植物能够提供相对优越的微环境,一方面成为其他植物生存首选的场所,为群落中增加了新的种类从而增加了群落的丰富度。另一方面也影响了群落中现有物种的丰富度,从而影响群落的均匀度^[27]。研究表明垫状植物对植物群落物种丰富度、均匀度和多样性有促进作用,这说明垫状植物对高山植物群落多样性的维持有重要作用^[15, 16, 21, 27, 29-32]。

然而,关于垫状植物如何通过改变物种丰富度或均匀度进而影响群落多样性的研究明显不足,且大多数研究并未进行量化研究。囊种草(*Thylacospermum caespitosum* Camb.) (石竹科)是广泛分布于我国青藏高原高山寒漠带的垫状植物,具有典型的垫状体结构,在高山寒漠带稀疏垫状植被中极具代表性。研究发现^[33-34],囊种草可对其覆盖下的土壤微环境起到明显的改善作用,可提高其覆盖下土壤养分含量和土壤含水量,改善土壤通气状况,并且维持其冠层下温度处于相对恒定的范围内,为其自身和其他植物提供了相对优越的微环境。因此,研究了垫状植物囊种草对群落物种多样性的影响,并对其影响程度和潜力进行了量化研究,以期揭示囊种草如何通过改变群落物种丰富度和均匀度进而影响群落物种多样性。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究在位于青藏高原北缘的甘肃盐池湾国家级自然保护区内进行,于 2012 年 7—9 月展开,7—9 月为研

究区内植物的生长盛季。保护区内最低海拔 2600 m,最高海拔 5483 m,山脊多在海拔 4000 m 以上。该保护区内的高山海拔在永久雪线以上,分布着现代冰川,雪线以下则为高山寒漠带,分布有稀疏垫状植被。在保护区选择典型的囊种草垫状植被设置 20 m×40 m 研究样地,样地地理位置 N 39°05′10.7″,E 96°46′19.5″,海拔 4137 m。样地年均温-3.8 ℃,1 月均温-17.0 ℃,7 月均温 8.6 ℃,年均降水量 255.6 mm,年均蒸发量 2493.3 mm。样地优势种为囊种草(*Thylacospermum caespitosum* Camb.) (石竹科),直径大多在 10—60 cm。伴生其他一年生和多年生草本。

1.2 研究对象

囊种草为多年生垫状草本,常呈球形,全株无毛。茎基部强烈分枝,木质化。叶排列紧密,呈覆瓦状,叶片卵状披针形,长 2—4 mm,宽约 2 mm,顶端短尖,质硬,有光泽。花单生茎顶,几无梗;花瓣 5,卵状长圆形;雄蕊 10,短于萼片;花柱 3,线形,常伸出萼外。蒴果球形,直径 2.5—3 mm,黄色,具光泽,6 齿裂。花期 6—7 月,果期 7—8 月。分布海拔 3600—6000 m^[35]。

1.3 研究方法

1.3.1 囊种草对群落物种组成的影响

为了控制面积效应,取样前先在样地内设置 5 条 1 m×40 m 的平行样带,测定囊种草在群落中的盖度,测定结果显示囊种草在样地内的盖度为 15%。在样地内随机选取 60 个任意大小的囊种草,测量其长径和短径,记录其冠层内分布的其他植物的种类及个体数。对于任一选定的囊种草,用铁丝沿其边缘围出轮廓,然后将铁丝圈放置在远离该囊种草 50 cm 以上的地方(且此处周围 50 cm 范围内也无其他任何垫状植物)作为对照斑块,按照盖度比例,共选取 340 个对照斑块,记录对照斑块内出现的植物的种类和个体数。根据取样斑块数和物种数的关系绘制曲线来判断是否充分调查了群落中的物种丰富度和组成。垫状植物囊种草的面积用公式:面积=($\pi \times \text{长径} \times \text{短径}$)/4 来计算。

1.3.2 囊种草对群落物种多样性的影响

为测定生态系统工程师对群落性质的影响,Wright^[36]提出首先要测定没有受到工程师影响的群落性质(未修饰生境斑块),然后将其和被工程师修饰生境斑块的群落性质进行比较(改造后景观=未修饰+被修饰生境斑块)。因此,以对照区域作为未被囊种草改造的生境,以囊种草和对照区域相加作为被囊种草改造后的生境,比较生境在被囊种草改造前后的物种组成、物种丰富度、密度(以单位面积个体数表示)和均匀度的差异。均匀度采用以下公式^[37]进行测度:

$$E = (1 / \sum_{i=1}^S P_i^2) / S$$

式中, E 为均匀度指数, P_i 为种 i 的多度比例, S 为种的总数;物种丰富度采用 Margalef 指数^[37]:

$$D = \frac{S - 1}{\ln N}$$

式中, D 为物种丰富度指数, S 为种的总数, N 为全部种的个体总数;信息指数采用 Shannon-Wiener 指数^[37]:

$$H = - \sum_{i=1}^S (P_i \ln P_i)$$

式中, H 为信息指数, S 为种的总数, P_i 为种 i 的多度比例。所测数据用 SPSS11.0 软件进行差异显著性分析。

1.3.3 囊种草对群落物种丰富度的影响

按照种-面积关系确定最少调查斑块数。将以上调查的所有植物(除囊种草)进行物种鉴定,编制样地植物名录,按照这些植物出现的生境类型对其分类^[21]。将囊种草群落的环境划分为两种类型:被囊种草改造过的生境斑块(即囊草本身及其周围环境)和未被囊种草改造过的生境斑块(即无囊种草生长的地方,即对照)。根据生境类型将植物分为只存在于囊种草内部的植物种类,即囊种草特有种(S_{Te}),只存在于对照的植物种类,即对照特有种(S_{Ck})和两种生境中都有的植物种类,即生境一般种(S_{Cl})。

通过两个指标定量测定囊种草对群落物种丰富度的影响^[21],在斑块水平测度相对生境物种丰富度

(RHR), $RHR = (S_{Tc} + S_{CL}) / (S_{CK} + S_{CL})$; 在景观水平测度群落物种丰富度增加效应 (LRE), $LRE = S_{Tc} / (S_{CK} + S_{CL})$ 。另外选取两个指标测定囊种草对群落物种丰富度稳定性的维持能力, 在斑块水平测度囊种草对周围环境的侵占潜力 (HRP), $HRP = S_{Tc(CL)} / S_{CL}$, $S_{Tc(CL)}$ 为囊种草内具有较高多度的 S_{CL} ; 在景观水平测度囊种草对群落物种丰富度的维持潜力 (LIP), $LIP = S_{CL} / (S_{CL} + S_{Tc} + S_{CK})$ 。

2 结果与分析

2.1 囊种草对群落物种组成的影响

2.1.1 植物种类

对样地内分布的所有植物进行了物种鉴定, 编制出样地植物名录 (表 1)。根据调查斑块数和植物种数的关系绘制曲线 (图 1), 从图中可以看出, 当囊种草取样数大于 45 个, 对照斑块取样数大于 55 个, 群落斑块取样数大于 55 个时, 调查植物种类不再增加, 表明本研究的取样做到了充分取样。调查发现样地中共分布有植物 20 种, 隶属于 11 科, 其中以十字花科和菊科的种类居多。在所调查的囊种草中共发现 17 个植物种类, 在对照区域中生长的植物为 16 种, 单纯就植物种类来说, 囊种草内生长的植物种类多于无囊种草的对照区域。

调查发现 (表 1), 20 种植物中, 只生长于囊种草内部的植物, 即囊种草特有种为 4 种, 一年生草本细果角茴香和合萼肋柱花, 以及多年生草本黄白火绒草和碱韭; 只生长于对照区域的植物, 即对照特有种为 3 种, 一年生草本紫红假龙胆, 二年生草本小花西藏微孔草和多年生草本白花枝子花; 两种生境中都有的植物, 即生境一般种为 13 种, 除矮假龙胆为一年生草本外其余均为多年生草本。对于生境特有种, 囊种草内的特有种也多于对照区域。

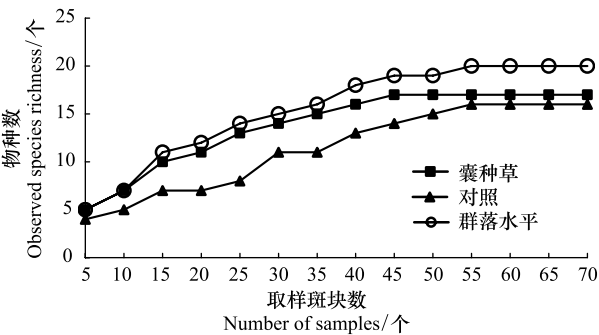


图 1 种-取样斑块关系

Fig. 1 Relationship between species richness and number of samples

Tc: 囊种草 *Thylacospermum caespitosum* Camb., CK: 对照 control, CL: 群落水平 community level

表 1 样地植物物种名录
Table 1 Plant species in study site

科名 Family	物种名 Species	生长型 Growth form	出现生境 Habitat
毛茛科 Ranunculaceae	单花翠雀花 <i>Delphinium candela</i> var. <i>monanthum</i>	多年生草本	CL
十字花科 Cruciferae	红花肉叶芥 <i>Braya rosea</i>	多年生草本	CL
	单花芥 <i>Pegaeophyton scapiflorum</i>	多年生草本	CL
	藏芥 <i>Hedinia tibetica</i>	多年生草本	CL
	紫花糖芥 <i>Erysimum funiculosum</i>	多年生草本 CL	
豆科 Leguminosae	马衔山黄耆 <i>Astragalus mahoschanicus</i>	多年生草本	CL
石竹科 Caryophyllaceae	沙生繁缕 <i>Stellaria arenaria</i>	多年生草本	CL
罂粟科 Papaveraceae	细果角茴香 <i>Hypecoum leptocarpum</i>	一年生草本	Tc
龙胆科 Gentianaceae	矮假龙胆 <i>Gentianella pygmaea</i>	一年生草本	CL
	紫红假龙胆 <i>Gentianella arenaria</i>	一年生草本	CK
	合萼肋柱花 <i>Lomatogonium gamospalum</i>	一年生草本	Tc
	白花枝子花 <i>Dracocephalum heterophyllum</i>	多年生草本	CK
唇形科 Labiatae	小花西藏微孔草 <i>Microula tibetica</i> var. <i>pratensis</i>	二年生草本	CK
紫草科 Boraginaceae	肉叶雪兔子 <i>Saussurea thomsonii</i>	多年生草本	CL
菊科 Compositae	无梗风毛菊 <i>Saussurea apus</i>	多年生草本	CL
	高山紫菀 <i>Aster alpinus</i>	多年生草本	CL

续表			
科名 Family	物种名 Species	生长型 Growth form	出现生境 Habitat
百合科 Liliaceae	黄白火绒草 <i>Leontopodium ochroleucum</i>	多年生草本	Tc
	碱韭 <i>Allium polyrhizum</i>	多年生草本	Tc
	粗壮嵩草 <i>Kobresia robusta</i>	多年生草本	CL
禾本科 Gramineae	堇色早熟禾 <i>Poa araratica</i> subsp. <i>ianthina</i>	多年生草本	CL

CL:两种生境类型,即群落水平 both habitats, community level;Tc:囊种草 *Thylacospermum caespitosum* Camb.;CK:对照区域 control area

对于样地中的生境一般种,即在囊种草内和无垫状植物区域均存在的 13 个种,比较了其在囊种草出现前后的多度差异,以密度来表示(表 2)。结果表明,13 个生境一般种中,有 4 个种在被囊种草改造后的生境中具有更高的多度,包括一年生草本矮假龙胆和多年生草本单花翠雀花、红花肉叶芥和马衔山黄耆。本研究中,囊种草并未提高其内部生长的大多数物种的多度,仅表现出对于一年生草本多度的促进效应,调查发现的 4 种一年生草本中,有 2 种仅出现在囊种草中,1 种出现在两种生境类型中,但在囊种草内多度更高。

Núñez C 等^[15]研究表明,一些一年生小草本更趋向于出现在物种较为丰富的垫状植物内部,而一些多年生草本更趋于单独出现或出现在物种丰富度较低的斑块。另外,Núñez C 等^[15]也发现,垫状植物生长非常缓慢,1 个新种出现在垫状植物内需要 6—7 年,因此垫状植物内的物种积累也需要一个漫长的过程,而在此过程中,一年生草本则更容易出现在垫状植物内。因此,尽管大多数种在垫状植物内和无垫状植物的区域均存在,但垫状植物的出现由于改善了环境条件,进而导致了某些生境一般种的多度。同样的结果也在其他一些研究中被报道^[5,38-41]。

表 2 生境一般种的密度变化
Table 2 Density of general species

植物种类 Species	生长型 Growth form	密度 Density/(株/m ²)	
		被垫状植物改造前 Without cushions	被垫状植物改造后 With cushions
单花翠雀花 <i>Delphinium candelabrum</i> var. <i>monanthum</i> (Hand. -Mazz.) W. T. Wang	多年生草本	0.71	0.75
红花肉叶芥 <i>Braya rosea</i> (Turcz.) Bunge	多年生草本	10.15	10.77
单花芥 <i>Pegaeophyton scapiflorum</i> (Hook. f. et Thoms.) Marq. et Shaw	多年生草本	8.27	8.26
藏芥 <i>Hedinia tibetica</i> (Thoms.) Ostenf.	多年生草本	4.62	4.56
紫花糖芥 <i>Erysimum chamaephyton</i> Maxim.	多年生草本	8.08	7.58
马衔山黄耆 <i>Astragalus mahoschanicus</i> Hand. -Mazz.	多年生草本	1.90	1.96
沙生繁缕 <i>Stellaria arenaria</i> Maxim.	多年生草本	21.65	21.04
矮假龙胆 <i>Gentianella pygmaea</i> (Regel et Schmalh.) H. Smith apud S. Nilsson	一年生草本	8.12	8.68
肉叶雪兔子 <i>Saussurea thomsonii</i> C. B. Clarke	多年生草本	28.25	27.40
无梗风毛菊 <i>Saussurea apus</i> Maxim.	多年生草本	33.72	31.96
高山紫菀 <i>Aster alpinus</i> L.	多年生草本	14.74	14.65
粗壮嵩草 <i>Kobresia robusta</i> Maxim.	多年生草本	28.91	27.99
堇色早熟禾 <i>Poa ianthina</i> Keng ex H. L. Yang	多年生草本	21.32	20.33

2.1.2 群落物种多样性

通过比较无囊种草影响的生境(对照)和被囊种草改造过的生境(囊种草斑块+对照)间的物种密度、物种丰富度、均匀度和信息指数的差异来测度囊种草对群落物种多样性的影响。研究发现在无囊种草时群落的物种密度为 0.34 种/m²,被囊种草影响后的群落物种密度为 0.36 种/m²,表明囊种草的出现提高了群落物种密度(表 3)。物种丰富度指数选用 Magalef 指数,该指数仅以群落中的种树和个体总数的关系为基础,而无需考虑研究面积的大小。计算结果显示,被囊种草改造前群落物种丰富度为 1.63,被囊种草改造后的群落物种丰富度为 2.04(表 3),说明囊种草提高了群落物种的丰富度。许多研究都仅使用物种丰富度来表示生物多样

性,然而一些研究表明物种丰富度和物种均匀度之间不一定存在正相关关系^[42]。对于均匀度的计算结果显示,囊种草降低了群落物种的均匀度,从改造前的 0.62 降低到了 0.50(表 3)。此外还选择了 Shannon-Wiener 指数从群落中种的个体出现的不确定性角度来测度物种多样性,结果同样表明囊种草提高了群落物种多样性。

表 3 被囊种草改造前后的群落物种多样性
Table 3 Species diversity of community with and without cushions

指标 Indexes	被囊种草改造前 Without cushions	被囊种草改造后 With cushions
物种密度 Species density/(种/m ²)	0.34	0.36
Magalef 指数 Magalef index	1.63	2.04
均匀度 Eveness	0.62	0.50
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	2.45	2.49

2.2 囊种草对群落物种丰富度的影响

对于生态系统工程师对群落多样性影响的量化研究越来越受到关注^[8, 21, 43-47],尤其是生态系统工程师对物种丰富度影响的量化研究^[21, 36]。Badano 等^[21]提出了用于测度生态系统工程师对群落物种丰富度影响的量化指标,我们将这些指标引入研究中,用指标的测定值更为直观的说明囊种草对群落物种丰富度的影响。

2.2.1 垫状植物对群落物种丰富度的影响

分析被囊种草改造过的生境斑块中是否具有比裸地更多、更少或同样的物种数量,引入指标—相对生境物种丰富度(*RHR*)(斑块水平)和群落物种丰富度增加效应(*LRE*)(景观水平)。测定结果如表 4 所示,*RHR*测定值为 1.06,*LRE*测定值为 0.25。根据公式,当 *RHR*=1 时,两种生境具有相同种类;当 *RHR*<1 时,表示被囊种草改造过的生境中比无囊种草生长的对照区域具有更少的植物种类;本研究中 *RHR*>1,表示被囊种草改造过的生境中比对照区域具有更多的植物种类,囊种草的出现提高了群落物种丰富度。而 *LRE*反映了囊种草为群落引入新种的程度,如果在囊种草中至少出现一个特有种,那么囊种草斑块的增加将会引起景观水平物种丰富度的增加。当 *LRE*=0 时,表明没有只存在于囊种草内的植物种,当只存在于囊种草中的植物种类越多,*LRE*越大,则随着 *LRE*的增加,表明有更多的物种依赖于被囊种草改造过的环境,本研究中 *LRE*为 0.25,表明有少数种类,如细果角茴香、合萼肋柱花、黄白火绒草和碱韭均依赖于被囊种草改造过的环境,而大多数种类更趋向于分布在两种生境中,但囊种草的出现仍然提高了群落物种丰富度。

表 4 囊种草对群落物种多样性的影响潜力指标
Table 4 Potential impact of *Thylacospermum caespitosum* on species diversity of community

指标 Indexes	公式 Formula
相对生境物种丰富度 Relative habitat richness(<i>RHR</i>)	$RHR = (S_{TC} + S_{CL}) / (S_{CK} + S_{CL})$
群落物种丰富度增加效应 Landscape richness enhancement(<i>LRE</i>)	$LRE = S_{TC} / (S_{CK} + S_{CL})$
侵占潜力 Habitat rescue potential(<i>HRP</i>)	$HRP = S_{TC(CL)} / S_{CL}$
群落物种丰富度维持潜力 Landscape insurance potential(<i>LIP</i>)	$LIP = S_{CL} / (S_{CL} + S_{TC} + S_{CK})$

2.2.2 垫状植物维持群落物种丰富度的潜力

如果囊种草能够增加群落物种的丰富度,那么他是否能够将增加的物种丰富度维持下去,或者是否具有持续增加物种丰富度的潜力。于是,引入指标 *HRP*—垫状植物对周围环境的侵占潜力(斑块水平)和 *LIP*—垫状植物对群落物种丰富度的维持潜力(景观水平)。经计算,*HRP*为 0.23,*LIP*为 0.65(表 4)。根据公式,当 *HRP*=0 时,没有生境一般种在囊种草中具有较高的多度,表明囊种草对周围环境的侵占潜力最小。测定结果表明部分植物种类在囊种草中具有较高的多度,即囊种草的出现为这些种类的生存起到了加固的作用,降低了他们的灭绝风险。类似的效应在景观水平也存在,囊种草创造了和其周围不一样的生存环境,因此,当外界

环境压力发生变化时,囊种草和其周围生境会发生不同的变化,两种生境类型的环境条件也会不同程度的波动,假设生境一般种在两种生境中均可存活,那么这些种类如果在一种生境中灭绝则还可能在另一生境中存活,于是,囊种草所创造的生境多样性则成为一种保障,重新维持景观中物种丰富度从而降低物种损失的风险。那么,如果在两种斑块中都存在的种越多,则群落物种丰富度维持的潜力就越大。当群落中所有种均为生境一般种时, LIP 达到最大值 1,所测定的 LIP 值为 0.65,表明囊种草对群落物种丰富度的维持潜力较高。

3 讨论

研究结果表明,囊种草的出现导致了景观中新的生境斑块的创造和维持,这些新的生境斑块具有与周围无囊种草的生境基质十分不同的条件^[33-34],而这种生境条件的改变影响了其他物种的分布,提高了整个群落的物种多样性。本研究中囊种草的出现为群落中增加了新的物种,改变了群落物种组成并提高了群落物种丰富度,同时也改变了部分种类的多度,而且囊种草也表现出能够维持物种丰富度的潜力。

对于生物多样性指标的测度表明,囊种草的出现提高了群落物种丰富度,这与大多数的研究结果一致^[15, 21, 27]。囊种草由于能够提供相对优越的微环境^[33-34],一方面成为其他植物生存的首选场所,为群落中增加了新的种类从而增加群落的丰富度;另一方面也影响了群落中现有物种的丰富度,增加了群落物种多样性^[21, 32]。本研究中,囊种草降低了群落物种均匀度,这一结果与大多数的研究结果相反^[27]。这可能是由于每个被调查的斑块中的物种数目较少造成的,被调查的囊种草斑块中最多出现的物种数为 7 个。此外囊种草对于某些植物种类的正向作用使的这些种在囊种草内的多度增加。并且在囊种草斑块中出现了 4 个囊种草特有种,这 4 个种仅分布在囊种草内。因此,囊种草的出现为群落中增加了新的物种,改变了某些种的分布和多度,因而造成了群落物种均匀度的降低。

在高山寒漠带严酷的环境条件下,囊种草的出现改善了土壤环境条件^[33-34],使得一些原本难以在这样的环境中生长的植物种类能够存活下来^[15, 16, 32],从而提高了群落物种多样性。另外,囊种草对于土壤环境条件的改善为景观中创造和维持了新的生境斑块,使得生境多样性提高,进而也导致了物种多样性的提高^[12]。有研究发现,被垫状植物修饰后的环境能够保护植物幼苗免受低温和干旱的伤害,提高植物幼苗的成活率^[48],因此也提高了一些种类在垫状植物内的多度和生长表现。本研究样地中,有 65% 的种类既生长在垫状植物囊种草内,也生长在无囊种草的区域,这表示囊种草的出现为这些种类提供了多一种的生境。在高山环境中,植物在生长季节的死亡往往是由于不可预测的非生物事件导致的,包括土壤温度的波动、干旱、雪水径流侵蚀造成的土壤扰动等^[49-50]。而垫状植物能够调节土壤温度,减小土壤温度的波动,维持较高的土壤水分,加上垫状植物紧实的垫状体结构和深根性,使得这些非生物事件在垫状植物内发生的可能性会小一些。因而垫状植物成为了现有的群落物种多样性维持的一种保障,同时在以上事件发生时,为其他物种提供了避难场所,降低了物种损失的风险。

参考文献 (References):

- [1] Connell J H, Orias E. The ecological regulation of species diversity. *The American Naturalist*, 1964, 98(903): 399-414.
- [2] Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 1978, 199(4335): 1302-1310.
- [3] Tilman G D. Diversity by default. *Science*, 1999, 283(5401): 495-496.
- [4] Tilman G D, Lehman C L, Thomson K T. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(5): 1857-1861.
- [5] Flecker A S. Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream. *Ecology*, 1996, 77(6): 1845-1854.
- [6] Aho K, Huntly N, Moen J, Oksanen T. Pikas (*Ochotona princeps*: Lagomorpha) as allogenic engineers in an alpine ecosystem. *Oecologia*, 1998, 114(3): 405-409.
- [7] Berkenbusch K, Rowden A A. Ecosystem engineering — moving away from ‘just-so’ stories. *New Zealand Journal of Ecology*, 2003, 27(1): 67-73.
- [8] Lill J T, Marquis R J. Ecosystem engineering by caterpillars increases insect herbivore diversity on white oak. *Ecology*, 2003, 84(3): 682-690.

- [9] McCabe D J, Gotelli N J. Caddisfly diapause aggregations facilitate benthic invertebrate colonization. *Journal of Animal Ecology*, 2003, 72(6): 1015-1026.
- [10] Flecker A S, Taylor B W. Tropical fishes as biological bulldozers: density effects on resource heterogeneity and species diversity. *Ecology*, 2004, 85(8): 2267-2278.
- [11] Jones C G, Lawton J H, Shachak M. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 1994, 69(3): 373-386.
- [12] Jones C G, Lawton J H, Shachak M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 1997, 78(7): 1946-1957.
- [13] Hager J, Faggi A M. Observaciones sobre distribución y microclima de cojines enanos de la isla de Cretay del noroeste de la Patagonia. *Parodiana*, 1990, 6: 109-127.
- [14] Cavieres L A, Penalzoa A P G, Papic C. Efecto nodriza de *Laretia acaulis* en plantas de la zona andina de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*, 1998, 71: 337-347.
- [15] Núñez C, Aizen M, Ezcurra C. Species associations and nurse plant effect in patches of high-Andean vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(3): 357-364.
- [16] Arroyo M T K, Cavieres L A, Peñaloza A, Arroyo-Kalin M A. Positive associations between the cushion plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes. *Plant Ecology*, 2003, 169(1): 121-129.
- [17] Körner C. *Alpine Plant Life*. 2nd ed. Berlin: Springer Press, 2003.
- [18] Cavieres L A, Badano E I, Sierra-Almeida A, Gómez-González S, Molina-Montenegro M A. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist*, 2006, 169(1): 59-69.
- [19] Mark A F, Wilson J B. Tempo and mode of vegetation dynamics over 50 years in a New Zealand alpine cushion / tussock community. *Journal of Vegetation Science*, 2005, 16(2): 227-236.
- [20] Kleier C, Rundel P W. Microsite requirements, population structure and growth of the cushion plant *Azorella compacta* in the tropical Chilean Andes. *Austral Ecology*, 2004, 29(4): 461-470.
- [21] Badano E I, Cavieres L A. Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity? *Journal of Biogeography*, 2006, 33(2): 304-313.
- [22] Antonsson H, Bjork R G, Molau U. Nurse plant effect of the cushion plant *Silene acaulis* (L.) Jacq. in an alpine environment in the subarctic Scandes, Sweden. *Plant Ecology and Diversity*, 2009, 2(1): 17-25.
- [23] Cavieres L A, Badano E I. Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *Journal of Ecology*, 2009, 97(6): 1181-1191.
- [24] Badano E I, Marquet P A, Cavieres L A. Predicting effects of ecosystem engineering on species richness along primary productivity gradients. *Acta Oecologica*, 2010, 36(1): 46-54.
- [25] Sklenář P. Presence of cushion plants increases community diversity in the high equatorial Andes. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2009, 204(4): 270-277.
- [26] Callaway R M, Brooker R W, Choler P, Kikvidze Z, Lortie C J, Michalet R, Paolini L, Pugnaire F I, Newingham B, Aschehoug E T, Armas C, Kikodze D, Cook B J. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 2002, 417(6891): 844-848.
- [27] Badano E I, Cavieres L A. Impacts of ecosystem engineers on community attributes: Effects of cushion plants at different elevations of the Chilean Andes. *Diversity and Distribution*, 2006, 12(4): 388-396.
- [28] Cavieres L A, Quiroz C L, Molina-Montenegro M A, Muñoz A A, Pauchard A. Nurse effect of the native cushion plant *Azorella monantha* on the invasive non-native *Taraxacum officinale* in the high-Andes of central Chile. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2005, 7(3): 217-226.
- [29] Badano E I, Marquet P A. Biogenic habitat creation affects biomass-diversity relationships in plant communities. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2009, 11(3): 191-201.
- [30] Le Roux P C, McGeoch M A. The use of size as an estimator of age in the subantarctic cushion plant, *Azorella selago* (Apiaceae). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2004, 36(4): 509-517.
- [31] Molina-Montenegro M A, Torres C, Parra M J, Caviars L A. Asociación de especies al cojín *Azorella trifurcata* (Gaertn.) Hook. (Apiaceae) en la zona andina de Chile central (37 °S). *Gayana Botánica*, 2000, 57: 161-168.
- [32] Cavieres L A, Arroyo M T K, Peñaloza A, Molina-Montenegro M, Torres C. Nurse effect of *Bolax gummifera* cushion plants in the alpine vegetation of the Chilean Patagonian Andes. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13(4): 547-554.
- [33] 刘晓娟, 陈年来, 田青. 海拔对囊种草 (*Thylacospermum caespitosum*) 修饰土壤微环境的影响. *中国沙漠*, 2014, 34(1): 191-196.
- [34] 刘晓娟, 陈年来, 田青. 两种类型垫状植物对土壤微环境修饰作用的比较. *草业学报*, 2014, 23(1): 123-130.

- [35] 《中国植物志》编委会. 中国植物志: 第二十六卷. 北京: 科学出版社, 1996: 250-250.
- [36] Wright J P, Jones C G, Flecker A S. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia*, 2002, 132 (1): 96-101.
- [37] 张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2004.
- [38] Thomas F, Renaud F, de Meeûs T, Poulin R. Manipulation of host behavior by parasites: ecosystem engineering in the intertidal zone? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 1998, 265(1401): 1091-1096.
- [39] Ceballos G, Pacheco J, List R. Influence of prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) on habitat heterogeneity and mammalian diversity in Mexico. *Journal of Arid Environments*, 1999, 41(2): 161-172.
- [40] Crooks J A, Khim H S. Architectural vs. biological effects of a habitat-altering, exotic mussel, *Musculista senhousia*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1999, 240(1): 53-75.
- [41] Schooley R L, Bestelmeyer B T, Kelly J F. Influence of small-scale disturbances by kangaroo rats on Chihuahuan Desert ants. *Oecologia*, 2000, 125(1): 142-149.
- [42] Buzas M A, Heyek L A C. Biodiversity resolution: an integrated approach. *Biodiversity Letters*, 1996, 3(2): 40-43.
- [43] Fukui A. Indirect interactions mediated by leaf shelters in animal-plant communities. *Population Ecology*, 2001, 43(1): 31-40.
- [44] Wilby A. Ecosystem engineering: a trivialized concept? *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, 17(7): 307-307.
- [45] Castilla J C, Lagos N A, Cerda M. Marine ecosystem engineering by the alien ascidian *Pyura praeputialis* on a mid-intertidal rocky shore. *Marine Ecology Progress Series*, 2004, 268: 119-130.
- [46] Fogel B N, Crain C M, Bertness M D. Community level engineering effects of *Triglochin maritima* (seaside arrowgrass) in a salt marsh in northern New England, USA. *Journal of Ecology*, 2004, 92(4): 589-597.
- [47] Wright J P, Jones C G. Predicting the effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity. *Ecology*, 2004, 85 (8): 2071-2081.
- [48] Cavieres L A, Badano E I, Sierra-Almeida A, Molina-Montenegro M A. Microclimatic modifications of cushion plants and their consequences for seedling survival of native and non-native herbaceous species in the high Andes of central Chile. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2007, 39 (2): 229-236.
- [49] Chambers J C. Disturbance, life history strategies, and seed fates in alpine herbfield communities. *American Journal of Botany*, 1995, 82(3): 421-433.
- [50] Forbis T A. Seedling demography in an alpine ecosystem. *American Journal of Botany*, 2003, 90(8): 1197-1206.