•研究报告•

甘南亚高寒草甸稀有种对物种多样性和物种多度分布格局的贡献

刘旻霞* 李全弟 蒋晓轩 夏素娟 南笑宁 张娅娅 李博文

(西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070)

摘要: 稀有种不仅影响群落的物种多度分布格局, 同时也是 α 多样性的重要贡献者。本研究主要通过加性分配和Fortran软件的RAD程序包拟合的方法, 研究了甘南亚高寒草甸不同坡向物种多样性及多度分布格局的变化, 分析了物种多度分布格局及其 α 多样性的变化特征, 确定了稀有种在物种多度分布格局中的相对贡献。结果表明: (1) 在南坡到北坡的变化中, 环境因子差异比较明显, 其中, 土壤全磷、有机碳、速效磷、碳氮比及含水量呈递增趋势; 土壤氮磷比和pH值呈递减趋势; 土壤全氮在西坡显著低于其他坡向, 而速效氮在所有坡向上差异不显著。(2) 稀有种对群落物种多样性的影响在南-北坡向梯度上依次增大, 去除稀有种的影响在各坡向均高于去除非稀有种, 可见, 稀有种在甘南亚高寒草甸物种多样性中的相对贡献高于非稀有种。(3) 各坡向的稀有种资源获取模式以随机分配占领模式(random fraction模型)为主, 而非稀有种则以生态位优先占领模式(geometric series模型)为主。由于稀有种有较大的扩散率, 在物种多样性较高的生态系统中, 物种之间的生态位重叠会更加明显, 从而抑制物种多样性的增加, 因此能达到维持原有物种多样性的目的。

关键词: 青藏高原; 物种多样性; 物种多度分布格局; 稀有种; 资源分配

Contribution of rare species to species diversity and species abundance distribution pattern in the Gannan subalpine meadow

Minxia Liu*, Quandi Li, Xiaoxuan Jiang, Sujuan Xia, Xiaoning Nan, Yaya Zhang, Bowen Li

College of Geography and Environmental Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730070

Abstract: Rare species not only contribute to a community's species abundance distribution pattern, but are also important contributors to alpha diversity. In this study, we studied the changes of species diversity and species abundance distribution pattern in the subalpine meadow of Gannan at different slope directions. To do this, we used means of additive allocation and RAD package of Fortran software fitting to analyze species abundance distribution pattern and α diversity to determine the contribution of rare species in species abundance distribution pattern. The results show that: (1) From southern to northern slopes, environmental factors changed greatly as the total soil phosphorus, soil organic carbon, available phosphorus, carbon-nitrogen ratio and water content increased. The ratio of nitrogen to phosphorus and soil pH showed decreasing trends. Soil total nitrogen was significantly lower in the west slope than in other slope directions, while available nitrogen has no significant difference in all aspects. (2) The influence of rare species on the community's species diversity increased from south to north. However, compared with the scenarios of removing rare species and the condition of removing non-rare species, the effect of removing rare species in all aspects was higher than that of removing non-rare species. Therefore, the relative contribution of rare species to species diversity was higher than that of non-rare species. (3) The resource acquisition strategy of rare species was found to be random (the random fraction). However, the niche preemption model (the geometric series) is the main model for non-rare species. Due to the large dispersal capacity of rare species, the niche overlap among species will be more obvious in the communities with high species diversity. In this way, the increase of species diversity is inhibited, thus maintaining the biodiversity.

收稿日期: 2019-09-23; 接受日期: 2019-11-29

基金项目: 国家自然科学基金(31760135; 31360114)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xiaminl@163.com

Key words: Qinghai-Tibet Plateau; species diversity; species abundance distribution pattern; rare species; resource allocation

物种多样性和物种多度分布格局在群落构建中具有重要意义,物种多样性格局及其形成机制历来都是植物学家和生态学家关注的重点(Lennon et al, 2004; Freestone & Inouye, 2006; Kraft, et al, 2011)。明确物种多样性格局形成过程是保护物种多样以及探讨不同物种种间资源获取(不同物种在同一环境下对资源的获取)的重要前提(Whitaker et al, 2001; Reilly et al, 2006)。研究发现,群落物种多样性格局的形成不仅取决于资源如何分配(王世雄等, 2010),而且还与土壤含水量、pH值、土壤养分及光照等环境因子,以及稀有种和非稀有种(李智琦, 2010)、物种多度分布格局(王世雄等, 2018)等有着密切联系。

在物种多样性研究中,稀有种和非稀有种的相对贡献存在较大争议。在植物群落中,非稀有种在 α 多样性和 β 多样性中的贡献均大于稀有种(饶米德等, 2013; Reilly et al, 2013)。王世雄等(2016)在稀有种和非稀有种的研究中,采用添加或者去除物种的方法,重新形成一个群落,以此间接探讨稀有种和非稀有种在群落物种多样性中的相对贡献,结果显示稀有种在群落物种多样性中的相对贡献大于非稀有种。也有学者认为,非稀有种对物种多样性的贡献并不低于稀有种,唯一的直接证据是非稀有种与群落环境的相关性明显高于稀有种(Jetz et al, 2002; Tsang et al, 2016; Tetetla-Rangel et al, 2017)。Mazaris等(2013)指出,非稀有种对物种多样性的相对贡献大多是源于取样效应的偏差,并非稀有种和非稀有种的生物学差异所致。

影响群落物种多样性的原因有很多。在 α 多样性研究中,经常采用物种多样性的Simpson指数和

Shannon-Wiener指数。物种多度能直观地区分稀有种和非稀有种,但由于生态位大小不同,通常采用物种的重要值和频度置信区间来区分。因此,物种多度分布格局对群落的物种多样性研究也至关重要(毕会涛等, 2015)。物种多度分布格局是群落结构的反映,在相关研究中,物种多度分布曲线经常作为揭示物种区域分布规律和群落结构的重要手段(方精云等, 2004; Gong, 2018)。也有研究发现,不同群落具有不同的多度格局,是一个群落中不同物种间相互作用和影响的结果(刘旻霞等, 2017a)。与目前所采用的生物多样性指数相比,物种多度分布格局是描述群落结构的最佳方法(刘旻霞等, 2013, 2017b; 孙小妹等, 2014)。它能够直观地描述在某一特定的群落中稀有种、非稀有种所占比例以及优势种的生态演替过程等群落结构特征,并且能在性质不同的生态群落之间进行比较,成为群落构建研究中的有力工具。

青藏高原东北部的甘南亚高寒草甸生物资源和物种多样性相对丰富,物种丰富度和多度在单位样方(0.25 m^2)中分别高达60种和294株之多。为了探究稀有种对甘南亚高寒草甸物种多样性和物种多度分布格局的贡献,本研究以稀有种为主探讨了不同坡向物种多样性的变化特征,以确定稀有种对物种多样性格局的相对贡献,期望为该地区的物种多样性保护及生态环境的恢复提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本实验在青藏高原东缘亚高寒草甸区(合作市西郊)进行(表1)。该地区主要为寒温湿润的高原气

表1 实验样地概况

Table 1 Overview of the experimental sample area

坡向 Aspect	纬度 Latitude	经度 Longitude	坡度 Slope (°)	海拔 Altitude (m)
南坡 South (S)	34°58' N	102°51' E	28.5 ± 1.7 ^a	3,001
西南坡 Southwest (SW)	34°58' N	102°51' E	29.0 ± 2.1 ^a	3,009
西坡 West (W)	34°58' N	102°51' E	29.5 ± 2.1 ^b	3,006
西北坡 Northwest (NW)	34°58' N	102°51' E	22 ± 2.9 ^c	3,001
北坡 North (N)	34°58' N	102°51' E	27.5 ± 3.3 ^c	3,000

不同字母表示差异显著(平均值 ± 标准误) ($P < 0.05$)。Different letters mean significant difference (mean ± SE) ($P < 0.05$).

候, 年平均降水量557 mm, 年平均气温2.3℃。土壤类型主要是砂质土壤。该实验样地在往年的样方调查中出现物种达70多种, 主要有: 矮嵩草(*Kobresia humilis*)、火绒草(*Leontopodium leontopodioides*)、老鹳草(*Geranium wilfordii*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、莓叶委陵菜(*Potentilla fragarioides*)、三芒草(*Aristida adscensionis*)、山莴苣(*Lactuca sibirica*)、米口袋(*Gueldenstaedtia verna*)、长毛风毛菊(*Saussurea hieracioides*)、甘肃马先蒿(*Pedicularis kansuensis*)等。

1.2 样方调查和土壤采集

2018年7月, 在实验样地选择坡向分异明显的山体, 通过电子罗盘定位选取山体中部的南坡(0°)、西南(45°)、西坡(90°)、西北(135°)、北坡(180°) 5个坡向, 在各个坡向沿山体垂直方向设置6个50 cm × 50 cm样方(垂直间距为2 m)。调查并记录不同样方中所有物种的盖度、高度以及个体数等, 并在每个样方内按照对角线取样法, 用直径3.5 cm的土钻钻取土壤表层0–20 cm的土壤约1,000 g, 混匀后装入自封袋, 带回实验室进行后续测试。土壤含水量采用烘干法、土壤有机碳采用重铬酸钾容量法、土壤全磷采用酸溶–钼锑抗比色法、土壤全氮采用半微量开氏法进行测量(鲍士旦, 2000)。

1.3 分析方法

稀有种一般通过物种的分布范围来定义, 如多度、频度、重要值, 本文将群落中的物种根据相对多度的大小划分为常见种(非稀有种)和稀有种。常见种定义为占全部物种多度的比例≥ 1%的物种, 稀有种为< 1%的物种(Christopher & Tilman, 2008; 李文怀, 2014)。将每个样方内的物种多度按从小到大进行排列, 然后逐一去除(或添加), 比较去除(或添加)前后所引起的物种多样性的变化程度, 以此确定该种对物种多样性和物种多度分布格局的相对贡献。对每个样方稀有种的物种多度使用Fortran软件的RAD程序包进行拟合, 物种多样性指数采用Matlab 2014 (卢志宏, 2018)进行计算。采用Microsoft Excel 2010进行数据处理, 用Origin 2017进行绘图。

1.3.1 多样性指数的计算

(1) Margalef指数(D)。考虑群落的物种数量和总个体数, 将一定数量的样本中的物种数量定义为Margalef指数(Benayas, 2002), 其计算公式为:

$$D = (S - 1) / \ln N \quad (1)$$

其中, N 为总个体数; S 为总物种数。

(2) Simpson指数(E)。该指数假设, 对无限大的群落随机取样, 样本中两个不同种个体相遇的概率可认为是一种多样性的测度(Chesson, 2000), 其计算公式为:

$$E = \sum_{i=1}^S \left(\frac{N_i}{N} \right)^2 \quad (2)$$

式中, N_i 为第 i 个种的个体数。

(3) Shannon-Wiener指数(C)。该指数假设在无限大的群落中对个体随机取样, 而且样本包含了群落中所有的物种, 个体出现的机会即为Shannon-Wiener指数(Benayas, 2002)。计算公式为:

$$C = -\sum p_i \ln p_i \quad (3)$$

式中, p_i 为第 i 个种在全体物种中的重要性比例, 如以个体数量而言, n_i 为第 i 个种的个体数, N 为总个体数, 则有 $p_i = n_i / N$ 。

(4) Pielou均匀度指数(B)。指群落中不同物种(生物量、盖度或其他指标)分布的均匀程度。通常用观察多样性和最高多样性的比来计算。观察多样性是指在样方调查时所直接得到的多样性; 最高多样性是指所有物种的多度都相等时样方的多样性(Benayas, 2002)。计算公式为:

$$B = 1 - \sum_{i=1}^S \frac{N_i(N_i - 1)}{N(N - 1)} \quad (4)$$

1.3.2 统计模型

对数级数模型(log_series, lser)。该模型属于经验模型, 用来拟合能够满足下面等式的物种多度数据:

$$F_{(n)} = aX^n/n \quad (5)$$

其中, $F_{(n)}$ 为样方的物种数, n 为个体数, X 是一个大于0小于1的常数, a 是一种生物多样性指数(马克明, 2003)。

1.3.3 随机模型

随机分类模型(random fraction, rane.)。从数学理论上来说, 该模型第 i 个最优物种的期望多度所占的比例为 p_i (马克明, 2003):

$$p_i = 0.5^i(1 - 0.5)^i \quad (6)$$

1.3.4 几何级数模型

几何级数模型(geometric series, geo.)是按物种多度值从小到大的顺序进行排列。该模型是假设第

一个物种先占据群落总资源(生态位)份额的 p 份,第二个种占用剩余的 p 份,即 $p(1-p)$,第三种再占据剩余的 p 份,即 $p(1-p)^{i-1}$,以此类推。因此,如果只考虑常见种,则第 i 个种的理论多度所对应的比例为 A_i ,计算公式如下:

$$A_i = Q [p(1-p)^{i-1}] \quad (7)$$

其中, A_i 为第 i 个物种的物种多度值, Q 为总的资源量, p 为最重要的物种占有资源比例。该模型体现的是生态位假说,即第一优势种优先占领有限资源的一部分,第二优势种又占领余下资源的一部分,以此类推,直到所剩的资源不够一个物种生存为止(马克明,2003)。

1.3.5 生态位重叠模型

生态位重叠模型(overlapping niche, over.)。该模型假设生态位总量为一个棒,每个物种的多度为这条棒上的随机两个点的距离,每一个物种都是相对独立的,这些种之间的相互干扰能力以及种间竞争能力的差别很小,导致该群落的生态位不等于1,因为各个物种之间存在着生态位重叠,第 i 个种的多度比例 p_i 为(马克明,2003):

$$p_i = 1 - [2i/(2i+1)] \times (1 - p_{i+1}) \quad (8)$$

1.3.6 断棍模型

断棍模型(broken stick, bro.)是假设一个群落中所有的资源在一条棍子上,在棍上随机选取 $(s-1)$ 个点,把棍分成 s 份,则代表有 s 个物种占有该群落的所有资源,每个物种的竞争力是相等的。以 J/S (J 表示该群落中所有物种多度之和, S 指群落中物种总和)表示该群落的平均相对多度,即该模型的第 i 个种的多度 A_j 可以表示为(马克明,2003):

$$A_j = J/S \sum_{x=1}^s \frac{1}{x} (i=1,2,3,\dots) \quad (9)$$

2 结果

2.1 不同坡向的环境因子变化特征

从图1可知,在南-北坡梯度上,西坡的土壤含氮量(4.8 g/kg)显著低于其他坡向($P < 0.05$);土壤全磷含量从南坡(0.5 g/kg)到西北坡(0.7 g/kg)逐渐增大,而北坡(0.66 g/kg)显著低于西北坡($P < 0.05$),南坡和西南坡无显著差异,但西北坡与其他坡向间均有显著差异($P < 0.05$);土壤有机碳含量最大和最小值分别出现在西坡(56.7 g/kg)和西北坡(33.4 g/kg),且二者差异显著($P < 0.05$),除南坡与西南坡、北坡与

西北坡无显著差异外,其他各坡向间均存在显著差异($P < 0.05$);土壤含水量的变化与土壤全磷一致,在西北坡达到最大(35.79%),除西南坡与西坡间无显著差异外,其余坡向间均差异显著($P < 0.05$);土壤速效磷含量虽有上升趋势但波动较小,仅西坡(1.23 mg/kg)、西北坡(1.34 mg/kg)与其他坡向差异显著($P < 0.05$);土壤速效氮含量在各个坡向间并无显著差异;土壤pH值从南坡(8.1)到北坡(7.0)递减,西北坡最低(6.8),且与南坡、西南坡差异显著($P < 0.05$),而与北坡、西坡无差异;土壤碳氮比先增后降,在西北坡达最大(9.5),除北坡外,与其他坡向差异显著($P < 0.05$);土壤氮磷比在西坡(6.23)最小,与南坡(10.91)和西南坡(9.13)差异显著($P < 0.05$),但与西北坡(7.32)和北坡(7.28)无显著差异。

2.2 群落物种多样性的多尺度格局

Margalef指数、Simpson指数、Shannon-Wiener指数和Pielou均匀度指数的最大值均出现在西北坡,最小值出现在南坡。其中,Margalef指数和Shannon-Wiener指数在南坡和西南坡均无显著差异,但在西坡、西北坡以及北坡之间均差异显著($P < 0.05$);而Simpson指数和Pielou指数从西北坡到北坡虽下降幅度较大,但差异均不显著(图2)。

2.3 稀有种和非稀有种对物种多样性的相对贡献

图3显示,当去除稀有种和非稀有种时,Margalef指数、Simpson指数、Shannon指数和Pielou指数均呈上升趋势,均在西北坡达到最大值。与不去除条件相比,去除稀有种后的群落Margalef指数、Simpson指数、Shannon-Wiener指数均较高,而Pielou指数均较低;而去除非稀有种后的群落Margalef指数和Shannon-Wiener指数均较低,Simpson指数和Pielou指数均较高。

2.4 不同坡向稀有种与非稀有种的RAD拟合

由表2可知,几何级数模型能很好地拟合各坡向非稀有种,但并不能完全拟合稀有种;对数级数模型、断棍模型、生态位重叠模型均不能拟合稀有种和非稀有种;随机分类模型对稀有种的拟合程度远高于对非稀有种的拟合。对各坡向稀有种的拟合,随机分类模型均优于其他模型,所以各坡向的稀有种资源获取模式以随机分配为主。

由图4a可知,几何级数模型对稀有种相对多度的拟合较好,但实测相对多度明显高于模型拟合值,而且波动性也显著高于模型拟合值,这是随机分配

图1 甘南亚高寒草甸不同坡向土壤环境因子的变化(平均值 $\pm$ 标准差)。S: 南坡; SW: 西南坡; W: 西坡; NW: 西北坡; N: 北坡。不同小写字母代表有显著性差异。

Fig. 1 Soil environmental factors at different slope aspects in the Gannan subalpine meadow (mean $\pm$ SD). S, South; SW, Southwest; W, West; NW, Northwest; N, North. Different lowercase letters represent significant differences.

图2 甘南亚高寒草甸不同坡向物种多样性指数的变化(平均值 $\pm$ 标准差)。S: 南坡; SW: 西南坡; W: 西坡; NW: 西北坡; N: 北坡。不同小写字母代表有显著性差异。

Fig. 2 Species diversity indices at different slope aspects in the Gannan subalpine meadow (mean $\pm$ SD). S, South; SW, Southwest; W, West; NW, Northwest; N, North. Different lowercase letters represent significant differences.

图3 甘南亚高寒草甸不同坡向稀有种和非稀有种对物种多样性的影响(平均值 $\pm$ 标准差)。S: 南坡; SW: 西南坡; W: 西坡; NW: 西北坡; N: 北坡。

Fig. 3 Effects of rare species and non-rare species on species diversity at different slope aspects in the Gannan subalpine meadow (mean $\pm$ SD). S, South; SW, Southwest; W, West; NW, Northwest; N, North.

表2 甘南亚高寒草甸不同坡向稀有种和非稀有种的模型拟合

Table 2 Model fitting of rare species and non-rare species at different slope aspect in the Gannan subalpine meadow

坡向 Aspect	拟合结果 Test result	非稀有种 Non-rare species					稀有种 Rare species				
		geo.	lser.	bro.	over.	rane.	geo.	lser.	bro.	over.	rane.
南坡 South	R	12.76	1.82	3.15	—	12.76	8.16	2.05	12.25	—	4.09
	Oc	0.80	0.80	1.15	—	0.00	0.60	0.80	2.48	—	1.00
	CL	0.95	0.86	0.80	—	0.02	0.65	0.03	0.80	—	0.98
西南坡 Southwest	R	54.85	10.89	5.85	6.07	91.27	44.10	220.37	26.85	28.96	41.14
	Oc	4.66	0.12	5.62	2.81	6.22	11.64	6.64	7.67	11.51	11.64
	CL	1.00	0.85	0.875	0.81	1.00	0.00	0.44	0.66	1.00	1.00
西坡 West	R	18.14	389.42	53.30	43.98	20.34	13.31	380.92	421.50	747.82	248.02
	Oc	1.74	38.34	16.05	20.39	1.74	14.28	161.91	106.40	359.64	550.49
	CL	1.00	0.40	0.80	0.00	1.00	0.53	0.17	0.88	0.00	0.085
西北坡 Northwest	R	42.42	156.01	32.16	36.91	45.74	154.73	154.72	106.31	235.95	22.59
	Oc	4.30	17.57	15.14	14.29	4.39	60.32	34.02	34.03	106.63	4.00
	CL	1.00	0.25	0.92	0.91	0.91	0.21	0.89	0.89	0.00	1.00
北坡 North	R	39.88	303.2	72.83	75.73	49.43	27.50	161.06	161.62	246.23	6.33
	Oc	11.37	37.36	23.43	17.12	11.37	8.47	60.69	60.69	19.75	4.23
	CL	1.00	0.50	0.83	0.00	1.00	1.00	0.91	0.91	0.86	0.98

R为采用最小二乘法中加入了密度最大差异和物种数量的校正因子; Oc为Preston倍程分组后的 χ^2 检验法; CL为置信区间; 当R值和Oc值小于100并且接近于10以及CL值 $\geq 95\%$ 的情况下说明拟合效果较好, 表中加粗的数值则是满足筛选模型的数值。Geo.: 几何级数模型; lser.: 对数级数模型; bro.: 断棍模型; over.: 生态位重叠模型; rane.: 随机分类模型。

R is the correction factor of the maximum density difference and species number in the least square method; OC is the χ^2 test after Preston's multiple grouping; CL is the confidence interval; when R value and OC value are less than 100 and close to 10 and CL value $\geq 95\%$, it indicates that the fitting effect is good. The bold value in the Table is the value satisfying the screening model. Geo.: Geometric series model; lser.: Log_series model; bro.: Broken stick model; over.: Overlapping niche model; rane.: Random fraction model.

图4 甘南亚高寒草甸不同坡向基于几何级数模型分别对稀有种(a)和非稀有种(b)的拟合。S: 南坡; SW: 西南坡; W: 西坡; NW: 西北坡; N: 北坡。

Fig. 4 Comparison of rare species (a) and non-rare species (b) based on geometric series fitting values at different slope aspects in the Gannan subalpine meadow. S, South; SW, Southwest; W, West; NW, Northwest; N, North.

和固定分配共同作用的结果。由图4b可知, 除南坡外, 几何级数模型对其他坡向的拟合趋势和实测趋势一致, 而且实测值的变化不大; 而南坡的拟合趋势和实测值的趋势完全不同。非稀有种的拟合值比稀有种的更稳定, 资源获取也更为固定。

3 讨论

坡向作为山地的主要地形因子之一, 虽然相互间的距离较近, 但其生境因子(土壤含水量、土壤养分)的变化非常剧烈(Gong et al, 2008), 并影响着不同坡向的植被分布格局(方精云等, 2004)。本研究发现在从南坡向北坡的变化中, 环境因子有很明显的变化; 其中土壤全磷、有机碳、速效磷、碳氮比及含水量呈递增趋势, 这与刘旻霞(2017)对甘南高寒草甸植物元素含量与土壤因子对坡向梯度的响应的研究结果一致。这是由于在北半球南坡所接受的太阳辐射明显强于北坡, 南坡日照时间长, 蒸发量较大, 因此形成了热而干旱的微气候, 北坡则正好相反(刘旻霞, 2013)。受这些因素的影响, 南坡土壤矿化作用远高于北坡, 从而导致南坡的养分含量较低(图1), 土壤更加贫瘠; 北坡土壤有机质的降解速率较低, 从而累积更多, 土壤的腐殖质含量也比南坡多。土壤氮磷比和pH值从南坡到北坡呈现递减趋势; 由于北坡的土壤含水量显著高于南坡, 这导致北坡的pH值低于南坡, 土壤呈酸性。土壤全氮在各坡向之间并无显著性差异, 但西坡的氮含量低于其他坡向, 这是由于西坡属于坡向的过渡带和山脊。土壤速效氮在整个坡向梯度上差异并不显著。

本研究发现, 西北坡的有些土壤养分指标(如土壤全氮、全磷、有机碳等)和土壤含水量高于北坡, 这可能是由于在西北坡的坡度($22 \pm 2.9^\circ$)较其他坡向更为平缓(表1), 地表径流减小, 从而减少了水土流失和土壤养分的散失, 致使西北坡的微生境优于其他坡向。

在南-北坡的坡向梯度上, 稀有种种类明显增多, 物种多样性(Simpson、Margalef和Shannon-Wiener指数)指数增大(图2)。首先, 这是由于土层中的含水量增加(图1), 使得物种多样性指数呈现递增趋势。其次, 由于坡向转变中受到外力作用(降水、地表径流等)的影响, 物种急剧减少, 导致原有生态位空缺, 从而使得新物种迁入以维持现有的生态平衡。也有研究表明, 该地区的土壤养分和土壤含水量是影响生物多样性的主要因素(聂莹莹等, 2010)。刘旻霞等(2017a)在该地区土壤含水量等环境因子的研究中也提出土壤含水量和养分随着南-北坡梯度递增, 从而北坡的生境优于其他坡向, 最终导致该地区物种多样性也呈递增趋势。当去除稀有种时, 物种多样性指数(Simpson、Margalef和Shannon-Wiener指数)均在减小(图3), 表明稀有种在坡向梯度上对物种多样性的影响比非稀有种更显著, 这与刘哲等(2015)对于青藏高原高寒草甸物种多样性的海拔梯度分布格局及其对地上生物量影响的研究结果一致, 表明青藏高原由于过度放牧、人类活动、草地沙化及鼠害的加剧, 会导致某些物种丧失, 使物种丰富度降低, 这在资源相对缺乏的南坡更为显著。

在南-北坡梯度变化中, 坡向梯度微生境中的

稀有种增多,非稀有种的比例减小(图4)。Ulrich和Ollik (2004)提出一个坡向的物种多度数据可以被不同的物种多度分布模型拟合。通过各坡向土壤含水量以及土壤养分的分析,发现在南-北坡梯度上,西北坡和北坡环境资源更丰富。Magurran等(2003)曾提出几何级数模型只能在环境资源相对比较贫瘠的情况下和演替早期拟合效果最好。虽然某一模型的拟合效果很好,也不一定能描述某地区物种的资源分配和演替的生态学过程,但至少可通过所拟合的模型来判断该地区物种发展的生态学过程。本研究所涉及的拟合较好的模型是几何级数模型(图4),在资源分配上均按照确定性资源划分。由此推断,坡向梯度上的物种多度分布格局的主要影响因素是生态位分化作用,这与何红艳(2015)、肖美玲等(2014)对高寒草甸鼠丘的研究结果一致。本文在稀有种的研究中所选取的几何级数模型属于生态位模型,这在稀有种和非稀有种的资源模式研究上有重要的作用。一般情况下,非稀有种在群落中相对稀有种而言较稳定(Mouillot, 2000),已有研究发现稀有种在生境中具有较高的丧失速率和迁移速率(Harpole & Tilman, 2006)。本研究中,我们发现在对稀有种的拟合过程中有大部分模型不能拟合,这是由于稀有种的产生与生境中资源的分配有关,比如中性模型不能正常拟合稀有种,其原因可能是稀有种的迁移率和人为活动等共同干扰的结果。李新娥(2011)在研究中发现,在南坡到北坡的坡向梯度变化上,稀有种和非稀有种的生长均有不同的策略:南坡的物种通过扩大自身的生态位来获得更多的资源,西北坡和北坡的物种则是通过减小生态位的分化程度。同时,在物种多样性较高的生境中,物种之间的生态位重叠更加明显,稀有种较高的迁移率抑制了群落物种多样性的增加,同时稀有种也增加了坡向梯度上的物种丰富度(图4),这与艾者协措(2013)在生态位分化、扩散和集合群落空间构型对于群落可重复性、物种稀有性和物种配置的影响的研究结果一致,同时稀有种的增加也是导致亚高寒草甸物种多度分布格局差异性的重要原因。

参考文献

- Aizhexiecuo (2013) Effects of Niche Partitioning, Dispersal and Spatial Structure of Meta Community on Community Repeatability. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [艾者协措 (2013) 生态位分化、扩散和集合群落空间构型对于群落可重复性、物种稀有性和物种配置的影响. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Bao SD (2000) Analysis of Soil Agrochemistry. Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [鲍士旦 (2000) 土壤农化分析. 农业出版社, 北京.]
- Benayas R, José M, Scheiner SM (2002) Plant diversity, biogeography and environment in Iberia: Patterns and possible causal factors. *Journal of Vegetation Science*, 13, 245–258.
- Bi HT, Yang HZ, Fan LJ, Wang BY, Gao XM (2015) Analysis of species diversity of forest plant community in Funiu Mountains. *Journal of Henan Agricultural University*, 49(1), 88–94. (in Chinese with English abstract) [毕会涛, 杨红震, 凡琳洁, 王炳焱, 高贤明 (2015) 河南省伏牛山区植物群落物种多样性分析. 河南农业大学学报, 49(1), 88–94.]
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of the species diversity. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 31, 343–366.
- Christopher MC, Tilman D (2008) Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, 451, 712–715.
- Fang JY, Shen ZH, Cui HT (2004) Ecological characteristics of mountains and research issues of mountain ecology. *Biodiversity Science*, 12, 10–19. (in Chinese with English abstract) [方精云, 沈泽昊, 崔海亭 (2004) 试论山地的生态特征及山地生态学的研究内容. 生物多样性, 12, 10–19.]
- Freestone AL, Inouye BD (2006) Dispersal limitation and environmental heterogeneity shape scale-dependent diversity patterns in plant communities. *Ecology*, 87, 2425–2432.
- Gong X, Brueck K, Giese KM (2008) Slope aspect has effects on productivity and species composition of hilly grassland in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments*, 72, 483–493.
- Harpole WS, Tilman D (2006) Non-neutral pattern of species abundance in grassland communities. *Ecology Letters*, 9, 15–23.
- He HY (2015) The Changes of Plant Species Abundance Distribution Patterns of Community with Slope Aspects and Sampling Area in Subalpine Meadow. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [何红艳 (2015) 亚高寒草甸植物群落物种多度分布模式随坡向和取样面积的变化. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Jetz W (2002) Geographic range size and determinants of avian species richness. *Science*, 297, 1548–1551.
- Kraft NJ, Comita LS, Chase JM, Sanders N, Swenson NG, Crist TO, Stegen JC, Vellend M, Boyle B, Anderson MJV (2011) Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science*, 333, 1755–1758.
- Lennon JJ, Koleff P, Greenwood JJ, Gaston KJ (2004) Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness. *Ecology Letters*, 7, 81–89.

- Li WH, Zheng SX, Bai YF (2014) Effects of grazing intensity and topography on species abundance distribution in a typical steppe of Inner Mongolia. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 178-187. (in Chinese with English abstract) [李文怀, 郑淑霞, 白永飞 (2014) 放牧强度和地形对内蒙古典型草原物种多度分布的影响. *植物生态学报*, 38, 178-187.]
- Li XE (2011) Plant Functional Traits and Community Construction Mechanism on the Sunny-shady Slope Gradient of Subalpine Meadow. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [李新娥 (2011) 亚高寒草甸阳坡-阴坡梯度上植物功能性状及群落构建机制研究. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Li ZQ, Ouyang ZY, Zeng HQ (2010) Assessment methods for territorial biodiversity hotspot based on species richness at broad scale. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 1586-1593. (in Chinese with English abstract) [李智琦, 欧阳志云, 曾慧卿 (2010) 基于物种的大尺度生物多样性热点研究方法. *生态学报*, 30, 1586-1593.]
- Liu MX (2013) Plant Community Composition and Nitrogen-Phosphorus Stoichiometry Along a Slope Aspect Gradients in an Alpine Meadow. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [刘旻霞 (2013) 高寒草甸坡向梯度上植物群落组成及其氮磷化学计量学特征的研究. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Liu MX (2017) Response of plant element content and soil factors to the slope gradient of alpine meadows in Gannan. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 8275-8284. (in Chinese with English abstract) [刘旻霞 (2017) 甘南高寒草甸植物元素含量与土壤因子对坡向梯度的响应. *生态学报*, 37, 8275-8284.]
- Liu MX, Che YD, Li LR, Jiao J, Xiao W (2017a) Redundancy analysis of leaf traits and environmental factors of alpine meadow in southern Gansu Province. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 2473-2480. (in Chinese with English abstract) [刘旻霞, 车应弟, 李俐蓉, 焦娇, 肖卫 (2017a) 甘南高寒草甸微地形上植物叶片特征与环境因子的冗余分析. *生态学杂志*, 36, 2473-2480.]
- Liu MX, Wang G, Sheng HM (2013) Environmental factors characteristic of sunny and shady slope gradients in relation to above-ground biomass and species in an alpine meadow. *Journal of Lanzhou University (Natural Science)*, 49(1), 76-81. (in Chinese with English abstract) [刘旻霞, 王刚, 盛红梅 (2013) 高寒草甸阳坡-阴坡梯度上环境因子特征及其与地上生物量和物种丰富度的关系. *兰州大学学报(自然科学版)*, 49(1), 76-81.]
- Liu MX, Zhao RD, Zhang C, Li R, Shao P (2017b) Responses of physiological parameters in plants on sub-alpine meadow to slope aspect. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 2863-2869. (in Chinese with English abstract) [刘旻霞, 赵瑞东, 张灿, 李瑞, 邵鹏 (2017b) 亚高寒草甸植物叶片生理指标对坡向的响应. *应用生态学报*, 28, 2863-2869.]
- Liu Z, Li Q, Chen DD, Zhai WT, Zhao L, Xu XS, Zhao XQ (2015) Patterns of plant species diversity along an altitudinal gradient and its effect on above-ground biomass in alpine meadows in Qinghai-Tibet Plateau. *Biodiversity Science*, 23, 451-462. (in Chinese with English abstract) [刘哲, 李奇, 陈懂懂, 翟文婷, 赵亮, 徐世晓, 赵新全 (2015) 青藏高原高寒草甸物种多样性的海拔梯度分布格局及对地上生物量的影响. *生物多样性*, 23, 451-462.]
- Lu ZH (2018) Research on α diversity index algorithm based on Matlab2014. *Agriculture and Technology*, 38(17), 7-9, 33. (in Chinese with English abstract) [卢志宏 (2018) 基于Matlab2014编写 α 多样性指数算法研究. *农业与技术*, 38(17), 7-9, 33.]
- Magurran AE, Henderson PA (2003) Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature*, 422, 50-52.
- Mazaris AD, Tsianou MA, Sigkounas A, Dimopoulos P, Pantis JD, Sgardelis SP, Kallimanis AS (2013) Accounting for the capacity of common and rare species to contribute to diversity spatial patterns: Is it a sampling issue or a biological effect? *Ecological Indicators*, 32, 9-13.
- Ma KM (2003) Advances of the study on species abundance pattern. *Acta Phytoecologica Sinica*, 27, 412-426. (in Chinese with English abstract) [马克明 (2003) 物种多度格局研究进展. *植物生态学报*, 27, 412-426.]
- Mouillot D, Leprêtre A, Andrei-Ruiz M-C, Viale D (2000) The fractal model: A new model to describe the species accumulation process and relative abundance distribution (rad). *Oikos*, 90, 333-342.
- Nie YY, Li XE, Wang G (2010) Variation mode of a diversity and β diversity of plant community of different habitat gradients from south-facing slope to north-facing slope and its relation with different environmental factors. *Journal of Lanzhou University (Natural Science)*, 46(3), 73-79. (in Chinese with English abstract) [聂莹莹, 李新娥, 王刚 (2010) 阳坡-阴坡生境梯度上植物群落 α 多样性与 β 多样性的变化模式及与环境因子的关系. *兰州大学学报(自然科学版)*, 46(3), 73-79.]
- Rao MD, Fen G, Zhang JL, Mi XC, Chen JH (2013) Effects of environmental filtering and dispersal limitation on species and phylogenetic beta diversity in Gutianshan National Nature Reserve. *Chinese Science Bulletin*, 58, 1204-1212. (in Chinese with English abstract) [饶米德, 冯刚, 张金龙, 米湘成, 陈建华 (2013) 生境过滤和扩散限制作用对古田山森林物种和系统发育 β 多样性的影响. *科学通报*, 58, 1204-1212.]
- Reilly MJ, Wimberly MC, Newell CL (2006) Wildfire effects on plant species richness at multiple spatial scales in forest communities of the Southern Appalachians. *Journal of Ecology*, 94, 118-130.
- Sun XM, Xiao ML, Shi RL, Han F, Wang G (2014) Effects of nutrient additions on species abundance distribution in an alpine meadow in the Qinghai-Tibetan Plateau, China.

- Journal of Lanzhou University, 50, 853-859. (in Chinese with English abstract) [孙小妹, 肖美玲, 师瑞玲, 韩非, 王刚 (2014) 营养元素添加对青藏高原亚高寒草甸物种多样性分布格局的影响. 兰州大学学报, 50, 853-859.]
- Tetzel-Rangel E, Dupuy JM, Luis J (2017) Patterns and correlates of plant diversity differ between common and rare species in a Neotropical dry forest. *Biodiversity and Conservation*, 27, 1705-1721.
- Tsang TPN, Bonebrake TC (2016) Contrasting roles of environmental and spatial processes for common and rare urban butterfly species compositions. *Landscape Ecology*, 32, 47-57.
- Urich W, Olrik M (2004) Frequent and occasional species and the shape of relative abundance distributions. *Diversity & Distribution*, 10, 263-269.
- Wang SX, Wang XA, Li GQ, Guo H, Zhu ZH (2010) Species diversity and environmental interpretation in the process of community succession in the Ziwu Mountain of Shaanxi Province. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 1638-1647. (in Chinese with English abstract) [王世雄, 王孝安, 李国庆, 郭华, 朱志红 (2010) 陕西子午岭植物群落演替过程中物种多样性变化与环境解释. 生态学报, 30, 1638-1647.]
- Wang SX, Wang XA, Guo H, Zhang GQ, Wang S, He YJ (2018) Relative contributions of rare and common species to the multiple-scale patterns of species diversity in communities on the Loess Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 8060-8069. (in Chinese with English abstract) [王世雄, 王孝安, 郭华, 张广奇, 王姝, 何跃军 (2018) 稀有种和常见种对黄土高原辽东栎群落物种多样性贡献的多尺度分析. 生态学报, 38, 8060-8069.]
- Wang SX, Zhao L, Li N, Guo H, Wang XA, Duan RY (2016) The relative contributions of rare and common species to the patterns of species richness in plant communities. *Biodiversity Science*, 24, 658-664. (in Chinese with English abstract) [王世雄, 赵亮, 李娜, 郭华, 王孝安, 段仁燕 (2016) 稀有种和常见种对植物群落物种丰富度格局的相对贡献. 生物多样性, 24, 658-664.]
- Whittaker RJ, Willis KJ, Field R (2001) Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 4, 453-470.
- Xiao ML (2014) Species-Abundance Distribution of Zoker Mound Plant Community Along Restoration Progress and Its Relationship with Mound Area. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [肖美玲 (2014) 鬲鼠土丘植物群落恢复演替过程中的物种-多度分布及其与鼠丘面积的关系. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]

(责任编辑: 储诚进 责任编辑: 黄祥忠)