

延河流域植物群落高度变化与群落构建

王婧¹, 温仲明^{1,2,3}, 张春梅¹, 赵臻¹

(1. 西北农林科技大学 资源环境学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 西北农林科技大学 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 3. 中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 性状—梯度分析能够解释群落构建机理和生态系统结构与功能, 是生态学研究热点。以延河流域 24 个地带性物种为研究对象, 并计测各物种在各群落的高度。将高度值分解为 α 组分和 β 组分, 以表征植物高度在群落内部及群落间的变化。结果表明, 对整个流域而言, 植物群落内部种间作用引起的物种高度变化大于环境因素作用下的群落间物种高度变化, 草本群落变化情况与整个流域相一致, α 值大于 β 值, 物种高度变化主要取决于种间相互作用, 而对灌木和乔木群落, β 值大于 α 值, 环境梯度变化对群落形成的作用要大于群落内种间作用; 而植物高度在种内变化分析表明, 种内差异引起的高度变化小于群落水平高度变化。研究结果对于正确认识环境因素及生物相互作用在不同植物群落形成过程中的作用具有重要意义, 对揭示延河流域的植被格局变化和引导植被恢复可提供很好的理论支持。

关键词: 植被高度; 性状梯度分析; 群落构建; 功能性状; α 和 β 性状值

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2011)02-0181-05

中图分类号: Q948.1

Height Variations and Assembly of Plant Communities in Yanhe Basin

WANG Jing¹, WEN Zhong-ming^{1,2,3}, ZHANG Chun-mei¹, ZHAO Zhen¹

(1. College of Resources and Environment, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The trait gradient analysis as a hot topic in ecological research provides an improved approach to explain community assembly and ecosystem structure and functions. Twenty-four dominant species in Yanhe Basin were investigated by recording their heights in their communities. The heights were then decomposed into α and β components to characterize the variations of plant heights within and among communities. The results show that the height variations of the dominant species were owing more to the interactions between species within the community than to the influences of the environment. The herbaceous communities had higher α than β values, similar to the whole basin, implying a dominant influence from the interaction among species. While in shrub and tree community, the β value was generally higher than α value, suggesting stronger impacts from the environment gradient changes. The findings of this study are of great significance to understand the role of environmental factors and biological interactions in the formation of plant communities, providing bases for revealing changes of vegetation patterns and guides for vegetation restoration.

Keywords: plant height; trait-gradient analysis; community assembly; functional trait; α and β trait values

植物功能性状是对生存环境变化能够做出响应并(或)对生态系统功能有一定影响的植物性状^[1]。利用植物性状可以解释群落组成及其生态系统过程和功能^[2], 如可以通过分析性状间的关系及性状与环

境间关系来探究群落组成及生态系统结构和功能变化^[3-4]。因此基于植物性状的群落构建机理研究已成为生态学研究热点之一^[5-9]。近几年, 有学者提出将性状值分解为 α 组分和 β 组分 (β 值为某物种在由

收稿日期: 2010-09-05

修回日期: 2010-12-12

资助项目: 国家自然科学基金项目“黄土丘陵区潜在植被格局及其对未来气候变化的响应”(40871246); 国家科技支撑课题“植被优化配置与可持续建设技术”(2006BAD09B03)

作者简介: 王婧(1986—), 女(汉族), 青海省互助县人, 硕士研究生, 研究方向为土地资源利用与管理。E-mail: wangjing.je@163.com。

通信作者: 温仲明(1969—), 男(汉族), 陕西省定边县人, 博士, 副研究员, 主要从事植被生态恢复重建等方面的工作。E-mail: zmwen@ms.iswc.ac.cn。

各群落的群落性状平均值所构成的梯度上的位置, α 值为某一物种的性状值与共存物种性状平均值的差), 用以揭示植物性状在群落间及群落内的变化规律, 从而可以不考虑环境因素的变化就可以分析群落构建的主要影响因素^[5], 但目前实证研究较少。国内有关植物功能性状与生态系统结构及功能的研究尚处于起步阶段, 相关研究集中于性状间的关系^[10-12]、性状与环境因子的关系^[13-16]方面, 通过性状值的组分降解来研究植物性状的变化规律未有报道。因此, 本研究试图以植物高度为例, 通过性状值的降解, 来分析植物性状的变化规律, 并试图通过研究, 为植物性状研究提供一个新的途径。植物高度是重要的植物功能性状之一, 是植物竞争光能的主要决定因素^[17], 同时与种子质量、成熟时间等繁殖性状密切相关^[18], 它能够反映植物适应生存环境变化的生存对策, 在群落间和群落内部均有明显的变化, 并且易于测定, 因此分析群落植被高度变化对于解释群落组成及其生态系统过程和功能具有重要意义。

1 数据和方法

1.1 研究区概况

研究区为延河流域, 位于 $36^{\circ}23' - 37^{\circ}17' N$, $108^{\circ}45' - 110^{\circ}28' E$ 之间, 海拔 495~1 795 m, 流域属暖温带大陆性半干旱气候。年平均气温为 8.8~10.2 $^{\circ}C$, 年降雨量 420~500 mm, 其中 7—9 月份降雨量占全年降雨量的 60% 以上。流域内黄土丘陵沟壑面积占全流域的 90%, 地形复杂、支离破碎、起伏较大。地形对降雨、温度等气候因子具有强烈的再分配作用, 决定了该区植被生存环境的复杂性和多样性。植被类型属于森林草原地带, 从北到南依次为草原区、森林草原区、森林区。

1.2 研究方法

1.2.1 数据采集与处理 采样在整个延河流域进行。为保证样本在空间上的代表性, 采用环境梯度分层采样技术, 将延河流域按水热组合划分为 17 个环境梯度单元, 根据每个梯度单元内的栅格数量, 确定相应的样本数。采样时, 考虑群落所处的地形条件, 在研究区受人工干扰相对较小的区域布设样地, 调查对象为处于相对稳定状态的地带性植物群落。样地的设置采用典型取样法, 对乔木林地样方设为 10 m \times 10 m、灌木样地为 5 m \times 5 m、草本样地为 2 m \times 2 m, 所选取的样地既能代表群落, 又要减小生境异质性, 最后采用 123 个样点的数据。调查时, 需要详细记录样方内出现的植物种及各物种的数目, 用钢尺测量各物种的高度, 即物种的垂直自然高度, 以某物种

各植株的平均高度作为该物种的高度值。全部调查在 2008 年 8 月份完成。

1.2.2 性状参数值的测度 根据 Ackerly 和 Cornwell 的性状—梯度分析 (TGA) 方法, 将植物高度值对数 (lg) 转化分解为 α 组分和 β 组分。 β 组分 (β_i) 是物种 i 在由各群落的群落平均高度值所构成的梯度上的位置 (公式 3), 表示物种在群落间沿着高度梯度值的变化; α 组分 (α_i) 是群落中物种 (i) 高度值与共存物种平均高度值的差值 (公式 4), 表示群落内部物种相对于共存种的高度值的变化。群落平均高度值 (\bar{p}_j) 由样点 (群落) j 内所有物种的高度值加权平均得到 (公式 1), 物种平均高度值 (\bar{t}_i) 由物种 i 所在各群落的物种 i 高度值计算得到 (公式 2)。

$$\bar{p}_j = \frac{\sum_{i=1}^s a_{ij} t_{ij}}{\sum_{i=1}^s a_{ij}} \quad (1); \quad \bar{t}_i = \frac{\sum_{j=1}^p a_{ij} t_{ij}}{\sum_{j=1}^p a_{ij}} \quad (2)$$

$$\beta_i = \frac{\sum_{j=1}^p a_{ij} \bar{p}_j}{\sum_{j=1}^p a_{ij}} \quad (3); \quad \bar{t}_i = \beta_i + \alpha_i \quad (4)$$

式中: t_{ij} ——群落 j 内物种 i 的高度值, 将植被高度值对数转换; a_{ij} ——群落 j 内物种 i 的数目; s, p ——群落总数和物种总数。

1.2.3 性状—梯度分析法 利用 24 种地带性物种的样点 (群落) 高度值, 用 Matlab 7.9 作出物种高度值和群落平均高度值图。

图 1 表明了各物种的高度值与群落平均高度值的关系, 图中点代表物种所在群落中的各个物种。图 1a 中突出显示的实心点代表物种所在各群落中的 3 个物种: 丛生隐子草 (*Cleistogenes caespitosa*)、酸枣 (*Ziziphus jujuba*)、虎榛子 (*Ostryopsis davidiana*)。x 轴是群落平均高度值 (\bar{p}_j), y 轴是各物种高度值 (t_{ij}), 在某一 \bar{p}_j 处的一列点代表某群落 j 内共存的物种。虚线 $X=Y$ 的斜率为一系列共存物种高度均值与群落平均高度值的比值。空心点代表物种 i 所在各群落的群落平均高度值与群落 j 内物种平均高度值的交点, 其在 x 轴上对应的值为 β_i , 即物种 i 在由各群落的群落平均高度值所构成的高度梯度上的位置, 空心点在 y 轴上对应的值为物种平均高度值 (\bar{t}_i), 空心点到虚线 $X=Y$ 的距离为 α_i , 即群落中物种 (i) 高度值与共存物种平均高度值的差值。物种 i 在 x 轴上所在群落的范围为该物种的生态位宽度 R_i , 即物种 i 所在群落的群落平均高度值范围。群落 j 内物种 i 高度值 t_{ij} 对群落平均高度值 \bar{p}_j 的回归线斜率为 b_i , 表示相对于群落水平平均高度值变化的群落

内部种内高度变化程度。图 1b 为 24 个物种的高度与群落平均高度值关系图, 突出显示的实心点代表

物种 i 所在各群落的群落平均高度与群落 j 内物种平均高度值的交点。

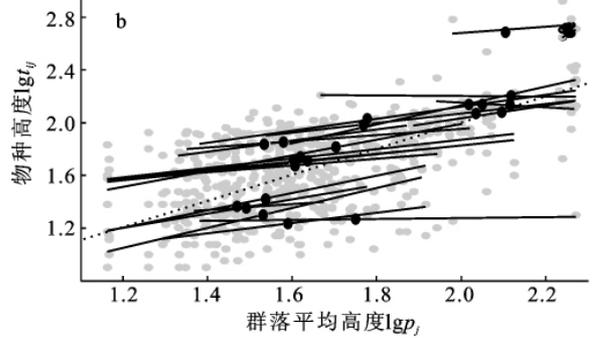
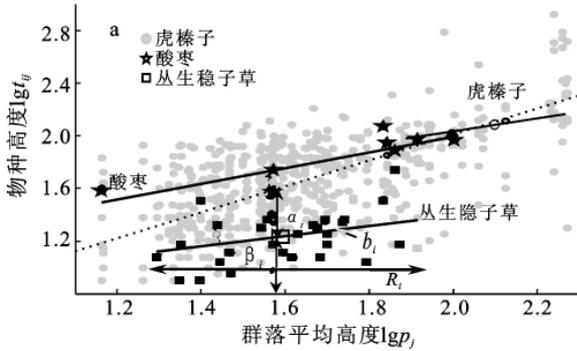


图 1 延河流域 123 个样点物种高度值—群落平均高度值示意

2 结果与分析

2.1 群落间物种高度的变化

沿群落平均高度值梯度, 草本群落 β 值分布在 1.40~1.70 之间, 灌木群落在 1.69~2.17 之间, 乔木群落在 2.16~2.25 之间, 草本、灌木、乔木群落分布的 β 值及其范围依次增大(图 3), 随着梯度增大, 高度高的乔木、灌木物种逐渐具有代表性, 高度低的草本物种代表性降低。其中由群落平均高度值得到的草本和灌木的生态位宽度分别为 0.72 和 0.60, 而乔木的生态位宽度只有 0.11, 表明延河流域草本、灌木的分布范围更广(表 1)。

2.2 群落内部高度的变化

2.2.1 种间高度的变化 物种高度值与其所在各群落的群落平均高度值的差 α 在 -0.47~0.58 之间, 总体上为正值, 群落内部存在种间差异(图 2c)。 β 表示物种所在各群落的群落平均高度值的梯度位置, 其范围在 1.40~2.25 之间, α 值的范围大于 β 值的范围, 物种相对于共存种的高度值的变化大于沿着梯度

的高度值的变化, 高度在群落内部的变化大于群落间的变化(表 1, 图 3)。

表 1 延河流域地带性物种群落高度特征值

物种特征	群落类型		
	草本	灌木	乔木
t_i (中值)	1.54	2.01	2.79
t_i (最小, 最大值)	1.20, 1.86	1.75, 2.23	2.74, 2.84
β_i (最小, 最大值)	1.40, 1.71	1.61, 2.17	2.16, 2.25
α_i (最小, 最大值)	-0.47, 0.27	-0.04, 0.26	0.57, 0.58
R_i (中值)	0.72	0.60	0.11
R_i (最小, 最大值)	0.31, 0.96	0.02, 0.89	0.02, 0.28
b_i (中值)	-0.01	0.06	0.25
b_i (最小, 最大值)	-0.28, 0.17	-0.02, 0.15	0.23, 0.27

群落特征	群落类型		
	草本	灌木	乔木
p_j (中值)	1.25	1.51	2.15
p_j (最小, 最大值)	1.16, 1.38	1.16, 1.94	1.98, 2.24

注: 以地带性物种类型代表群落类型。表中 t_i 为物种平均高度值; β_i 为物种高度 β 值; α_i 为物种高度 α 值; R_i 为物种生态位宽度; b_i 为由种内差异引起的高度变化与群落水平高度变化的比值; p_j 为群落平均高度值。

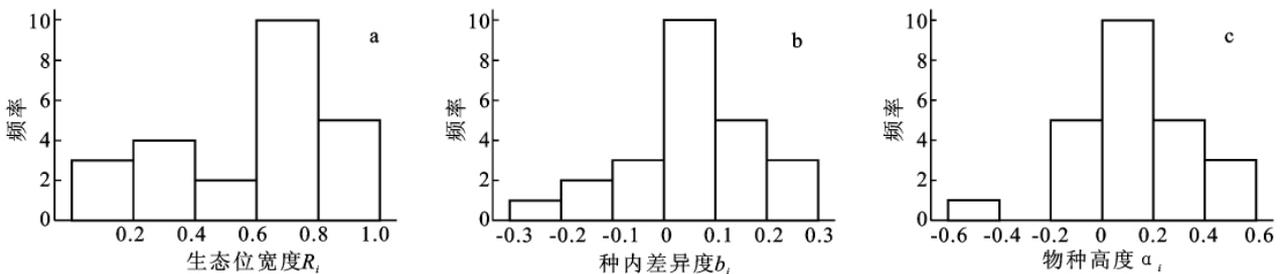


图 2 物种高度特征值柱状图

注: 纵坐标分别表示一定的生态位宽度(R_i), 种内差异度(b_i)和物种高度(α_i)范围内物种出现的频率。

图 3 中, 1—10 属于草本群落, 包括: 长芒草 (*Stipa bungeana*), 大针茅 (*Stipa grandis*), 达乌里胡枝子 (*Lespedeza davurica*), 草木樨状黄耆 (*Astragalus*

melilotoides), 白羊草 (*Bothriochloa ischaemum*), 从生隐子草 (*Cleistogenes caespitosa*), 冷蒿 (*Artemisia frigida*), 大披针苔草 (*Carex lanceolata*), 芨蒿 (*Ar-*

temisia giraldii), 铁杆蒿 (*Artemisia sacrorum*) 群落。11—21 属于灌木群落, 包括: 灌木铁线莲 (*Clematis fruticosa*), 狼牙刺 (*Sophora davidii*), 莼花 (*Wikstroemia canescens*), 荆条 (*Vitex negundo*), 酸枣 (*Ziziphus jujuba*), 绣线菊 (*Spiraea salicifolia*), 丁香 (*Syringa pекinensis*), 虎榛子 (*Ostryopsis davidiana*), 黄刺玫 (*Rosa xanthina*), 秦晋锦鸡儿 (*Caragana purdomii*), 栒子 (*Cotoneaster multiflorus*) 群落。22—24 属于乔木群落, 包括: 鸡爪槭 (*Acer palmatum*), 辽东栎 (*Quercus wutaishanica*), 侧柏 (*Platycladus orientalis*) 群落。草本、灌木、乔木群落的 α 值范围分别为 0.74, 0.30, 0.01; β 值范围分别为 0.31, 0.56, 0.09; 草本群落物种高度在群落内部的变化大于群落间的变化, 而灌木和乔木群落物种高度在群落内部的变化小于群落间的变化 (表 1)。

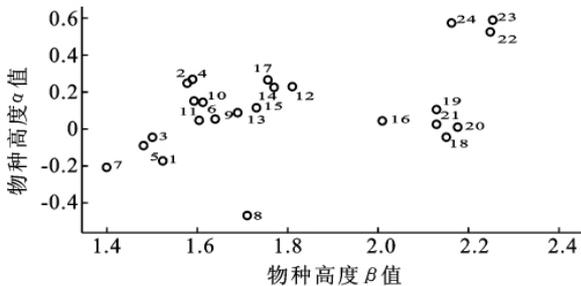


图 3 延河流域 24 个地带性物种高度 α 和 β 值 (取对数)

2.2.2 种内高度的变化 b_i 为种内差异引起的高度变化与群落水平高度变化的比值, 表示物种在由各群落平均高度构成的高度梯度上种内高度的变化程度。 b_i 为正值, 说明种内高度变化能够反映物种沿梯度的变化趋势, 且 $b_i < 1$, 说明种内高度变化小于群落间因物种更替引起的高度变化。根据表 1, 草本群落、灌木群落及乔木群落的 b_i 平均值分别为 0.06 和 0.25, 灌木、乔木群落最大值和最小值的范围分别为 0.17 和 0.04。在延河流域, 灌木、乔木群落内部种内高度的变化小于群落水平高度梯度变化。(图 2b, 表 1)。

3 结论

植物群落的形成不仅受到环境因素的影响, 也是群落中各物种相互作用的结果。了解和认识环境因素及生物相互作用对群落构成的影响, 对人工构建植物群落具有重要的实践意义。本研究以植物高度性状的变化为例, 将高度值分解为 α 组分和 β 组分, 探讨了植物高度在群落内及群落间的变化规律。

区域物种库中的物种经环境筛选后, 功能相似的物种被筛入相同的生态位^[19], 其性状值限定在一定范

围内^[20]。在 β 水平上, 环境筛选使得相似物种性状趋同 (trait convergence), 而在 α 水平上, 由于对限制性环境资源的竞争, 生态位相似的物种不能稳定共存^[21], 物种共存机制使物种间性状产生差异 (trait divergence)^[22]。延河流域植物高度的 α 值和 β 值范围分别为 1.05 和 0.85, α 值的范围大于 β 值的范围, 即群落内部物种相对于共存种的高度值的变化大于群落间物种沿着梯度的高度值的变化。对草本群落, α 值和 β 值范围分别为 0.74 和 0.31, α 值的范围大于 β 值的范围; 对灌木和乔木群落, α 值和 β 值范围分别为 0.30, 0.01 和 0.56, 0.09, α 值的范围小于 β 值的范围。由此说明, 对草本群落而言, 其群落形成过程中, 环境因素的作用要小于种间的相互作用; 而对灌木和乔木群落, 则主要受环境因素影响。从实际调查可知, 在延河流域, 草本群落随处可见, 但物种构成却千变万化, 如铁杆蒿、莼花、长芒草、达乌里胡枝子群落, 但对灌木和乔木群落而言, 其在流域的分布却深受温度、降雨等气候因素的影响, 主要分布在流域的南部, 而在中北部分布较少, 相比草本群落, 其群落形成中环境因素的影响要大于群落内种间的相互作用。灌木、乔木群落的 b_i 为正值且 $b_i < 1$, 表明流域灌木、乔木物种高度变化主要是群落间梯度变化, 而群落内部种内变化小。

与 Ackerly 和 Kooyman 等人的研究一致^[5-6, 23], 本研究表明, 仅依靠植物性状值的降解和分析, 同样可以对植物群落的形成过程作出判断, 为群落生态学的深入研究可提供更为简易的分析和支持, 植物性状之间、性状与环境之间相互关系如何反映生态系统结构和功能, 如何将其应用到植被恢复等仍是需要亟待开展的工作。

[参 考 文 献]

- [1] Diaz S, Cabido M. Vive la difference: Plant functional diversity matters to ecosystem processes[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2001, 16(11): 646-655.
- [2] Lauenroth W K, Urban D L, Coffin D P, et al. Modeling vegetation structure-ecosystem process interactions across sites and ecosystems[J]. Ecological Modelling, 1993, 67: 49-80.
- [3] Burns K C, Beaumont S. Scale-dependent trait correlations in a temperate tree community[J]. Austral Ecology, 2009, 34(6): 670-677.
- [4] Falster D S, Westoby M. Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, Australia[J]. Journal of Ecology, 2005, 93: 521-535.
- [5] Ackerly D D, Cornwell W K. A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values

- into within- and among-community components [J]. *Ecology Letters*, 2007, 10: 135-145.
- [6] Cornwell W K, Ackerly D D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California [J]. *Ecological Monographs*, 2009, 79(1): 109-126.
- [7] Fukami T, Bezemer T M, Mortimer S R, et al. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly [J]. *Ecology Letters*, 2005, 8: 1283-1290.
- [8] Schamp B S, Aarssen L W. The assembly of forest communities according to maximum species height along resource and disturbance gradients [J]. *Oikos*, 2009, 118(4): 564-572.
- [9] Stegen J C, Swenson N G. Functional trait assembly through ecological and evolutionary time [J]. *Theoretical Ecology*, 2009, 2: 239-250.
- [10] 周鹏. 温带草地主要优势植物不同器官间功能性状的关联 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 7-16.
- [11] 宝乐, 刘艳红. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较 [J]. *生态学报*, 2009, 29(7): 3692-3703.
- [12] 徐冰, 程雨曦, 甘慧洁, 等. 内蒙古锡林河流域典型草原植物叶片与细根性状在种间及种内水平上的关联 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 29-38.
- [13] He J S, Wang Z H, Wang X P, et al. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau [J]. *New Phytologist*, 2006, 170: 835-848.
- [14] Luo T X, Luo J, Pan Y D. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and temperate forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau [J]. *Oecologia*, 2005, 142: 261-273.
- [15] Wang G H, Ni J. Responses of plant functional types to an environmental gradient on the Northeast China Transect [J]. *Ecological Research*, 2005, 20: 563-572.
- [16] 陈国奇, 李明丽, 郭水良, 等. 植物性状与苏浙沪地区草本被子植物入侵性的关系 [J]. *生态学报*, 2009, 29(9): 5145-5151.
- [17] Gaudet C L, Keddy P A. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits [J]. *Nature*, 1988, 334: 242-243.
- [18] Moles A T, Warton D I, Warman L, et al. Global patterns in plant height [J]. *Journal of Ecology*, 2009, 97(5): 923-932.
- [19] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail [J]. *Functional Ecology*, 2002, 16(5): 545-556.
- [20] Cornwell W K, Schilke D W, Ackerly D D. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume [J]. *Ecology*, 2008, 87(6): 1465-1471.
- [21] Kraft N J B, Valencia R, Ackerly D D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian Forest [J]. *Science*, 2008, 322: 580-582.
- [22] Weiher E, Keddy P A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: New questions from old patterns [J]. *Oikos*, 1995, 74(1): 159-164.
- [23] Kooyman R, Cornwell W, Westoby M. Plant functional traits in Australian subtropical rain forest: Partitioning within-community from cross-landscape variation [J]. *Journal of Ecology*, 2010, 98(3): 517-525.

(上接第 180 页)

- [4] Skousen J G, Call C A, Knight R W. Natural revegetation of an unreclaimed lignite surface mine in east central Texas (USA) [J]. *Southwestern Naturalist*, 1990, 35: 434-440.
- [5] Gardiner D T. Revegetation status of reclaimed abandoned land in western North Dakota [J]. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 1993, 7: 79-84.
- [6] Vivian S G, Handel S N. Freshwater restoration of an abandoned sand mine: Seed bank recruitment dynamics and plant colonization [J]. *Wetlands*, 1996, 16: 185-196.
- [7] Brown S C, Bedford B L. Restoration of wetland vegetation with transplanted wetland soil: An experimental study [J]. *Wetlands*, 1997, 17: 424-437.
- [8] 白文娟, 焦菊英, 马祥华, 等. 黄土丘陵区沟壑区退耕地自然恢复植物群落的分类与排序 [J]. *西北植物学报*, 2005, 25(7): 1317-1322.
- [9] 高玉巧, 刘立. 渤海湾贝沙堤研究现状及意义 [J]. *海洋地质动态*, 2003, 19(5): 7-9.
- [10] 潘怀剑, 田家怡, 谷奉天. 黄河三角洲贝壳海岛与植物多样性保护 [J]. *海洋环境科学*, 2001, 20(3): 54-59.
- [11] 赵艳云, 田家怡, 胡相明, 等. 无棣贝沙堤植物多样性分析 [J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(3): 1343-1346.
- [12] 赵艳云, 田家怡, 孙景宽, 等. 滨州北部贝沙堤生物多样性现状及影响因素的研究 [J]. *水土保持研究*, 2010, 17(2): 136-140.
- [13] 武春华, 陈云明, 王国梁. 黄土丘陵区典型群落特征及其与环境因子的关系 [J]. *水土保持学报*, 2008, 22(3): 64-69.
- [14] 曹成有, 朱德华, 耿莉, 等. 小叶锦鸡儿放牧场沙漠化过程中植物多样性的变化 [J]. *水土保持学报*, 2005, 19(5): 166-169.
- [15] 徐学华, 张金柱, 张慧, 等. 太行山片麻岩区植被恢复过程中物种多样性与土壤水分效益分析 [J]. *水土保持学报*, 2007, 21(2): 133-174.