

内蒙古锡林河湿地物种多度分布格局

宋爱云¹ 孟 灵² 毕晓丽^{2*}

(1. 中国科学院 生态环境研究中心, 北京 100085; 2. 中国科学院 烟台海岸带研究所, 山东 烟台 264003)

摘要:物种多度分布是研究物种多样性分布的重要组分。以 Lognormal 模型、Logseries 模型和 Weibull 模型、Exp 模型、Power 模型来拟和内蒙古锡林河漫滩典型草甸: 无脉苔草(*Carex enervis*)、针苔草(*Carex dahurica*)、荸荠(*Eleocharis intersita*)、长叶火绒草(*Leontopodium longifolium*)、箭叶囊吾(*Ligularia sagitta*)和密花凤毛菊(*Saussures acuminata*)群落和塔头草甸(包括塔头和塔头间群落)的物种多度分布格局。比较群落整体的物种多度分布和区分成常见种、偶然种及中间种之后的多度分布特征。结果表明,在 log-相对多度-物种级数这个水平上 5 个模型对于整个群落物种多度分布均不能很好的拟和;但是按照常见种等细化后,Weibull、Power 和 Logseries 模型分别对典型草甸群落常见种、偶然种和中间种能很好的拟和,而 Logseries 和 Power 模型对于塔头群落的常见种和偶然种拟和较好。然而,在物种-游程这个水平上 5 个模型则能较好地拟和整个群落物种多度;在区分常见种和偶然种之后,拟合结果更优,且典型群落和塔头群落一致,即 Lognormal 模型对所有种拟和是最好的,而 Power 模型对偶然种的拟和是最好的。不同的拟和模型应用于不同的群落类型,可以看出湿地群落的复杂性和生境的多样性。典型草甸群落和塔头群落尽管在表现形式上不同,但是群落的内部仍存在相似的联系,可能跟相似物种的作用有关。

关键词:多度;湿地物种;拟合;内蒙古锡林河

中图分类号:Q948 文献标志码:A 文章编号:1000-2286(2011)03-0559-05

A Study on the Pattern of Wetland Species Abundance Distribution in Xilin River

SONG Ai-yun, MENG Ling, BI Xiao-li

(1. Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China; 2. Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, China)

Abstract: Species abundance distribution, reflecting the information of the community structure, is one of the important parts in biodiversity research. Six typical meadow communities (*Carex enervis*, *Carex dahurica*, *Eleocharis intersita*, *Leontopodium longifolium*, *Ligularia sagitta* and *Saussures acuminata*) and patched meadow communities (hummocks and hollows) were selected in riparian area of Xilin River, Inner Mongolia, China. Abundance distribution patterns of the wetland species were simulated at both log-abundance-specie-rank order and specie-octave levels using five models, Lognormal, Logseries, Weibull, Exponent and Power model. According to the occurrence frequencies in the communities, species were identified as frequent species, transitional species and occasional species to analysis the species abundance patterns. The results showed that while none of the models had fitted well for the wetland communities in the log-abundance-specie-rank order levels, frequent species, occasional species and transitional species in typical meadows were fitted by

收稿日期:2011-01-02 修回日期:2011-03-07

基金项目:中国科学院知识创新工程资助项目(KSCX2-SW-109)

作者简介:宋爱云(1974—),助理研究员,博士,主要从事植物生态及生态水文的研究, E-mail: xueshu210@126.com;

* 通讯作者:毕晓丽,副研究员,博士, E-mail: xlbi@yic.ac.cn。

Weibull, Power and Logseries models respectively, and the frequent and occasional species in patched meadows could be simulated by Logseries and Power models. On the specie-octave level, however, five models had worked well. The K-S test results showed that *Carex dahurica*, *Carex enervis*, and *Eleocharis intersita* community were fitted well by Lognormal model. *Leontopodium longifolium*, and *Saussures acuminata* community were fitted by Weibull model, and *Ligularia sagitta* by Power model. The different simulation results suggested rich diversity and complex community structure in the wetland. Communities in typical meadows were related to those in patched meadows by the similar species.

Key words: abundance; wetland species; simulation; Xilin River

当今的地球生物多样性急剧丧失,越来越多的生态学家开始重新关注和理解自然群落的结构^[1]。物种的相对丰富度反映了群落的结构特性。相对多度分布(relative-abundance distribution, RAD) 因为其简单特有的几何形状,吸引了许多生态学家。前人研制了许多模型来拟和现实中的数据^[2-3]。有两大类模型来描述物种多度的分布:一种是资源分配模型,也叫生态位模型,是以分配到各物种的资源比例的假设来推导多度分布;另一类是按统计假设而推导的种多度分布,如经典的 Lognormal 和 Logseries 模型^[4]。不同的模型也可以说明相同的分布形式^[5]。2001 年 Hubell^[6] 提出了关于群落生态学的中性理论,认为几个基本的生态过程之间的作用可以解释多样性格局,如物种形成率和迁移率来解释物种——多度格局,在生态学界引起了激烈的讨论,褒贬不一,进而推动了很多理论的形成和发展^[4]。

以往的物种多度研究多以动物群落为例^[1,6],有关植物物种多度研究多集中于森林植被的乔、灌等类型^[4]。而对于湿地植物物种多度的研究,一是由于湿地植物物种多集中,单位面积内的物种数相对高,另外一个原因是湿地植物多以草本为主,在相当密集的面积内分清单个物种的所有株数,是一个工作量非常大、很困难的问题,因此,一直以来,草本植物的物种多度研究较少。内蒙古锡林河流域湿地面积所占比例不大,但是,湿地的物种十分丰富,其特点是优势种、建群种不明显,群落结构复杂多变。因此,对于该区湿地植物物种多度进行研究,有助于更加深入地了解群落及群落的物种关系的动态变化。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

锡林河发源于大兴安岭南端,内蒙古赤峰市克什克腾旗白音查干的奥勒卓尔,流经白音希勒牧场和锡林浩特市,为典型的干旱区内陆河^[7]。上游多沼泽,中游有开阔的河漫滩草甸,下游次生盐渍化比较普遍。在锡林河中、上游,土壤腐殖质层深厚,无盐化或轻度盐化;而下游地区的土壤普遍盐渍化。调查区位于锡林河中游,大约长 5 km,宽 1.5 km。这里植被发育良好,地面开阔,是研究河漫滩植被的理想地段。

1.2 调查方法

利用 2006 年植被调查所得的样方数据,计算每一个物种的多度。根据样方调查资料选取 6 个常见典型草甸植物群落,作为草甸群落的代表进行分析,即无脉苔草(*Carex enervis*)、针苔草(*Carex dahurica*)、葶苈(*Eleocharis intersita*)、长叶火绒草(*Leontopodium longifolium*)、箭叶囊吾(*Ligularia sagitta*)和密花凤毛菊(*Saussures acuminata*)群落。另外,鉴于微地形对于湿地的形成的重要性,调查过程中对塔头草甸和塔头间沼泽草甸两种进行比较。二者因水分条件差异而具有明显不同的物种组成和群落结构。塔头草甸初期阶段常以沼泽为主,后期逐渐被典型草甸代替^[8]。

因为常见物种和偶然物种的存在对群落多度产生极大的影响^[1],可以给出额外的群落信息,其多度分布也呈现出不同的格局。本文进行如下区分:在所有群落都出现的物种称为常见种、只在一个群落中出现的物种称为偶然种和在至少两个群落中出现的物种称为中间种;在塔头和塔头间草甸都出现的物种称为常见种,只在塔头或塔头间出现的物种称为偶然种;分别计算其多度分布。

1.3 统计分析

选取统计模型中常用的 Lognormal、Log-series、Power、Exponent 模型以及 Weibull 三参数模型^[9-12]对上述典型草甸群落和塔头群落进行多度分布拟和。采用 2 种多度形式进行拟合:log-相对多度-物种级数(RAD)和物种数-游程级数,即每一 2^n 级多度中的物种数($n = 0, 1, 2, \dots$),每一游程级各加 0.5 使界线明显^[13]。模型对 log-相对多度-物种级数的拟合结果用 95% 的置信区间进行比较,同时结合曲

线拟合的相关系数 R^2 。对于物种 - 游程级数的分布用 Kolmogorov - Smirnov 方法进行检验, 其中的显著性检验的概率值定为 0.05, 如果 $K-S$ 检验的 P 值大于 0.05, 说明分布模型的拟合是显著的, 并且 P 值越大拟合结果越显著^[14]。在给定数据的非线性回归中 R^2 越大, 残差平方和越小, 回归越显著。

由于多度分布和多样性信息有着密切的关系, 计算典型草甸群落和塔头群落的多样性指数: Shannon - Weiner Index (H) 和 Simpson 均匀度指数 (S)^[5], 以及典型群落和塔头群落多样性变异系数 (CV), 来探讨多度分布格局与多样性的关系。上述所有统计分析在国际通用软件 SPSS 中编译进行。

2 结果与分析

2.1 不同群落 RAD 分布特征

总体而言, 锡林河湿地植被的 RAD 类型呈现相似的凹形, 对于不同的群落类型, RAD 的形状有所不同。首先, 对于水分条件较好的无脉苔草、针苔草和荸荠群落而言, 凹度较大, 而另外三种群落的曲线较平缓。塔头间的 RAD 曲线凹度也较塔头的 RAD 曲线凹度大。同时, 在对上述 6 个群落的常见种和偶然种的多度进行比较, 可以看出所有种和唯一的 RAD 分布也都是凹形的, 而对于常见种的曲线而言, 则呈现凸形。

不同的塔头类型的 RAD 和塔头间各类型的 RAD 也都是凹形的。对于塔头及塔头间的常见种和偶然种等的 RAD 比较, 没有发现像典型群落出现的变化, 所有的 RAD 也都是凹形的。

2.2 log-相对多度-物种级数水平拟和结果

对于典型草甸群落和塔头群落而言, 所有的模型的都不能很好的拟合其多度分布, 50% 以上或者接近 50% 的点都落在了 95% 的置信区间之外, 尽管模型曲线拟合参数的相关系数 R^2 都大于 90%。相对而言, Weibull 模型的拟合程度较其它模型是最好的。另外, 5 个模型对于荸荠群落和塔头间群落的拟合程度较其它群落类型要好(表 1)。可能跟这两种群落的类型相对简单有关。

表 1 典型草甸群落和塔头物种相对多度 - 物种级数分布在 95% 置信区间之外的比例

Tab. 1 The fractions of species ranging out of the 95% confidence limits in log-abundance - species-rank-order for the five models on typical meadow communities and patch marsh %

模型 Models	典型群落 Typical communities						塔头群落 Patched communities	
	A	B	C	D	E	F	P ₁	P ₂
Lognormal	0.73	0.75	0.50	0.72	0.65	0.54	0.77	0.59
Weibull	0.64	0.72	0.47	0.55	0.59	0.52	0.68	0.49
Power	0.72	0.79	0.63	0.55	0.59	0.65	0.75	0.64
Exponent	0.86	0.72	0.50	0.57	0.65	0.71	0.76	0.51
Logseris	0.75	0.77	0.57	0.83	0.61	0.81	0.76	0.59

A: 无脉苔草; B: 针苔草; C: 荸荠; D: 长叶火绒草; E: 箭叶囊吾; F: 密花凤毛菊; P₁: 塔头群落; P₂: 塔头间群落。

A: *Carex eneris*; B: *Carex dahurica*; C: *Eleocharis intersita*; D: *Leontopodium longifolium*; E: *Ligularia sagitta*; F: *Saussures acuminata*; P₁: Hummocks; P₂: Hollows.

将 6 个典型草甸群落综合在一起, 按照物种的出现次数划分常见种、偶然种和中间种。对于塔头群落也采用同样的方式划分出常见种和偶然种。在几个模型对这种划分方式的拟合中, 曲线参数的相关系数 R^2 都大于 0.9。几个模型对于典型草甸所有种都能较好的拟合。Weibull 模型对于典型草甸中所有群落常见种的物种多度拟合最好, 只有 13% 的物种落在 95% 置信区间外; 对于偶然种的物种多度 Power 模型能很好的拟合, 12% 的点落在 95% 置信区间外; 而对于中间种的物种多度, Log - series 模型拟合效果是最好的, 落在 95% 置信区间外的物种比例为 29% (表 2)。然而, 对于塔头群落, 模型拟合的结果总体不如对典型草甸的拟合效果好, 超过 50% 的点都落在 95% 的置信区间外, Lognormal 和 Power 模型对于所有种和偶然种的拟合较其他模型为好(表 2)。

2.3 物种数 - 游程分布水平的拟和结果

既然所有的模型都不能很好的拟合群落水平 log-相对多度-物种级数分布, 本文又采用了 Preston 的物种数-游程分布方法来探讨湿地植被的物种多度的理论分布。同时, 利用 Kolmogorov-Smirnov 方法进行物种多度理论分布与实际分布的拟合程度检验。较之上面的 log-相对多度-物种级数分布, 这 5 个模

表 2 典型群落和塔头常见种、偶然种的相对多度 - 物种级数分布在 95% 置信区间之外的比例

Tab. 2 The fractions of species ranging out of the 95% confidence limits in log-abundance - species-rank-order for the five models for species in all only and at least two communities

模型 Models	典型草甸群落 Typical communities			塔头群落 Patched communities	
	常见种	偶然种	中间种	常见种	偶然种
	Frequent species	Occasional species	Transitional species	Frequent species	Occasional species
Lognormal	0.33	0.53	0.81	0.68	0.59
Weibull	0.13	0.42	0.68	0.55	0.41
Power	0.33	0.12	0.69	0.45	0.38
Exponent	0.33	0.71	0.48	0.68	0.51
Logseris	0.40	0.71	0.29	0.31	0.62

型对于物种数 - 游程的实际分布拟和结果要好, 参数拟和相关系数 R^2 均大于 0.7。对于无脉苔草、针苔草和荸荠这三类水分条件较好的群落, 以及塔头间群落都能用 lognormal 模型拟和; 对于长叶火绒草、箭叶囊吾和密花凤毛菊这 3 个群落, 水分条件变化, 植物多度分布也相应的改变, Weibull 模型对于长叶火绒草和密花凤毛菊可以拟和很好; 而对于箭叶囊吾而言, Exponent 模型则是最好(表 3)。同样的对于常见种和偶然种的拟和, 典型草甸和塔头草甸呈现相似的格局。常见种的拟和结果是 Lognormal 最好, 偶然种是 Exponent 模型最好, 而对于至少在 2 个群落中出现的中间种的多度分布, Power 模型显示出最好的拟和结果(表 4)。

表 3 典型草甸群落和塔头群落 K-S 检验的 P 值

Tab. 3 P value of K-S test for the fitted models in typical meadow and patches

P 值 P-values	典型群落 Typical communities						塔头群落 Patched communities	
	A	B	C	D	E	F	P ₁	P ₂
Lognormal	0.83	0.77	0.90	0.51	0.67	0.62	0.62	0.94
Weibull	0.78	0.67	0.83	0.58	0.37	0.68	0.90	0.32
Exponent	0.78	0.64	0.62	0.54	0.55	0.54	0.75	1.00
Power	0.81	0.70	0.57	0.58	0.70	0.61	0.83	0.98
Logseris	0.81	0.70	0.57	0.54	0.47	0.61	0.97	0.98

A: 无脉苔草; B: 针苔草; C: 荸荠; D: 长叶火绒草; E: 箭叶囊吾; F: 密花凤毛菊; P₁: 塔头群落, P₂: 塔头间群落。

A: *Carex enervis*; B: *Carex dachurica*; C: *Eleocharis intersita*; D: *Leontopodium longifolium*; E: *Ligularia sagitta*; F: *Saussures acuminata*; P₁: Hummocks; P₂: Hollows.

表 4 常见种、偶然种和中间种的 K-S 检验的 P 值

Tab. 4 P value of K-S test for species in all, only, and at least two communities

P 值 P-values	典型草甸群落 Typical communities			塔头群落 Patched communities	
	常见种	偶然种	中间种	常见种	偶然种
	Frequent species	Occasional species	Transitional species	Frequent species	Occasional species
Lognormal	0.68	0.62	0.97	0.69	0.38
Weibull	0.12	0.04	0.81	0.55	0.94
Power	0.66	0.05	0.93	0.46	0.77
Exponent	0.48	0.94	0.76	0.41	0.98
Logseris	0.35	0.74	0.90	0.29	0.91

3 讨论

3.1 物种多度分布格局的产生影响因素

通常而言, 数量较大的物种多度趋于 Lognormal 分布^[1]。对于典型草甸群落, 无脉苔草、针苔草和荸荠群落和塔头间的物种相对多度符合 Lognormal 分布, 而长叶火绒草、密花凤毛菊和塔头草甸能用 Weibull 模型更好的拟和, 箭叶囊吾群落适宜 Power 模型(表 2 表 3)。产生 Lognormal 分布的原因: 高的

物种多样性 和相似的生境类型^[15]。无脉苔草、针苔草、荸荠群落和塔头间群落都是水分条件较好的, 群落中的物种占据着相似的生态位。Yin 等^[16]在对热带和亚热带森林物种多度的研究中发现, 符合 Lognormal 分布的森林群落有着共同的特性或者在群落结构上一致。Hubell 在提出他的中性理论时, 谈到 Lognormal 分布是他的零—总模型的一种特例, 是物种迁移率的函数^[6]。Southwood^[17]在研究陆地昆虫集群中也指出, Lognormal 或者 Logseries 的分布特性是由物种之间的平衡所决定的。

3.2 物种分级在多度研究中的意义

本文在进行群落多度分析的时候, 不仅拟和了整个群落, 还将群落的物种按照出现的频次进行区分, 从而细化了群落的多度分布。尽管群落种常见种、中间种和偶然种等的分法过于主观化, 而实际上它们是一个连续体, 不少文献仍然承认这种分法在研究群落多度中的可行性和作用, 它能够将被缓冲掉的信息放大出来^[1, 13]。

典型草甸群落和塔头草甸群落区分常见种和偶然种后, 物种—游程的拟和情况出现了一致性, 从另一方面证明了典型草甸群落和塔头群落的相关联系, 二者不是完全独立的, 存在着过渡物种, 过渡物种的相似性或相关性可能决定了其本质一样的物种—游程分布格局。在分析哪种群落理论或者相对多度模型适合的时候, 还应该考虑到物种的分布格局和常见种、偶然种之间的区别, 例如对于常见种要强调其生态位分离和物种的相互作用, 对偶然种则需模拟随机分布格局及其随时间的变化^[13]等。

3.3 塔头草甸的异质性

塔头草甸是连接河漫滩沼泽和典型草甸的中间环节, 具有独特的结构特点、异常复杂的生境和重要的生态地位, 植被多层次变化。因此, 塔头草甸和典型草甸的物种—游程图也呈现不同(表3), 如典型草甸群落物种游程多以 Lognormal 模型拟和, 而塔头草甸和塔头间草甸则以 Logseries 和 Exponent 模型最适合。尽管在划分塔头草甸的常见物种和偶然种时候, 相对典型草甸比较更加主观, 也出现了不同的拟和结果(表4)。其实, 塔头草甸也存在着各类型斑块组成的镶嵌体^[8], 只不过这种“优势的”群落是随群落斑块的组、演变而发育的, 因此, 文章中将塔头草甸作为一个整体群系进行处理。

致谢: 感谢内蒙古教育学院刘书润教授在湿地物种鉴定中提供的帮助!

参考文献:

- [1] Magurran A E, Henderson P A. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions [J]. Nature, 2003, 422: 714-716.
- [2] MacArthur R H, Wilson E O. The theory of island biogeography [M]. Princeton: Princeton University Press, 1967: 45-60.
- [3] Etienne R S, Haegeman B. The neutral theory of biodiversity with random fission speciation [J]. Theoretical Ecology, 2011, 4: 87-109.
- [4] Stokes C J, Archer S R. Niche differentiation and neutral theory: An integrated perspective on shrub assemblages in a park-land savanna [J]. Ecology, 2010, 91: 1152-1162.
- [5] 张金屯. 数量生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2004: 110-112.
- [6] Hubbell S P. The unified neutral theory of biogeography and biodiversity [M]. Princeton: Princeton University Press, 2001: 56-60.
- [7] 李博, 雍世鹏, 李忠厚. 锡林河流域植被分布. 草地生态系统研究 [M]. 北京: 科学出版社, 1997: 10-16.
- [8] 刘书润. 内蒙古锡林河中游客脉苔草踏头沼泽化草甸的群落特征初报 [C]. 草原生态系统研究(第五辑), 北京: 科学出版社, 1991: 190-195, 169-170.
- [9] Fisher A G, Corbet S A, Williams S A. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population [J]. Journal of Animal Ecology, 1943, 12: 42-58.
- [10] Preston F W. The commonness and rarity of species [J]. Ecology, 1948, 29: 254-283.
- [11] Taylor L R. Aggregation variance and the mean [J]. Nature, 1961, 189: 721-722.
- [12] 吴承祯, 洪伟, 闫淑君, 等. 珍稀濒危植物长苞铁杉群落物种多度分布模型研究 [J]. 中国生态农业学报, 2004, 12(4): 167-169.
- [13] Ulrich W, Olrik M. Frequent and occasional species and the shape of relative-abundance distributions [J]. Diversity and distributions, 2004, 10: 263-269.
- [14] Glover T J, Mitchell K J. An introduction to biostatistics [M]. New York: McGraw-Hill, 2001: 92-106.
- [15] Krebs C J. Ecology: the experiment analysis of distribution and abundance [C]. 5th ed. San Francisco: CA Benjamin Cummings, 2001.
- [16] Yin Z Y, Peng S L, Ren H, et al. LogCauchy, log-sech and lognormal distribution of species abundances in forest communities [J]. Ecological Modeling, 2005, 184: 329-340.
- [17] Southwood R, Henderson P A. Ecological methods [M]. Oxford: Blackwell Science, 2000.