

# 藏北高寒草地样带物种多样性 沿降水梯度的分布格局

武建双<sup>1,2</sup>, 李晓佳<sup>3</sup>, 沈振西<sup>1\*</sup>, 张宪洲<sup>1</sup>, 石培礼<sup>1</sup>, 余成群<sup>1</sup>, 王景升<sup>1</sup>, 周宇庭<sup>1,2</sup>

(1. 中国科学院地理科学与资源研究所 生态系统网络观测与模拟重点实验室 拉萨高原生态试验站, 北京 100101;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100039; 3. 内蒙古师范大学地理科学学院, 内蒙古 呼和浩特 010022)

**摘要:**在藏北高原高寒草地样带上对 40 个围栏内草地群落物种多样性和地上生物量进行测定, 探讨了生长季降水对高寒草地生物量和物种多样性分布格局的影响以及地上生物量—物种多样性之间的关系模式。结果表明, 降水格局显著地影响藏北高原内部高寒草地群落物种丰富度、多样性和均匀度, 群落结构特征与初级生产力关系密切; 藏北地区高寒草地地上生物量、物种丰富度、Shannon—Wiener 指数和 Pielou 均匀度指数随生长季累积降水呈指数增加趋势; 在高寒草地群落物种丰富度—生产力关系研究中单峰模式的判别系数  $R^2$  (0.754) 略高于线性回归模型 (0.743)。沿藏北高原样带高寒草地物种丰富度随地上生物量单调递增, 单峰模式的单调递减区间并未出现; 然而单峰模型预示着在地上生物量高于  $121.17 \text{ g/m}^2$  的高寒草地群落物种丰富度可能随生物量单调递减, 从而使物种丰富度—地上生物量表现为较为标准的单峰模式; Shannon—Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数与地上生物量也均呈单峰模式, 但其单调递减区间窄于单调递增区间, 峰值分别对应的草地群落地上生物量为  $71.90$  和  $60.90 \text{ g/m}^2$ 。

**关键词:**降水梯度; 物种多样性; 地上生物量; 高寒草地; 藏北高原样带

**中图分类号:** S812.29; Q948.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-5759(2012)03-0017-09

生物多样性和初级生产力均属全球变化研究的重要范畴, 其二者关系也是生态学理论与实践研究中的传统命题之一。以往国内外的相关研究将物种多样性和生产力的关系归结为单峰曲线<sup>[1-4]</sup>、正相关<sup>[5,6]</sup>和负相关<sup>[7]</sup>等关系类型。尽管生态学界对物种多样性和生产力的关系一直存有争论, 但众多研究发现在很大程度上物种多样性决定着草地群落主要生态功能和过程的稳定性<sup>[8-11]</sup>。预测植物群落格局、过程和特征之间的关系一直以来都是发展群落生态学概念模型的关键<sup>[12-14]</sup>。因此, 加深公众对物种多样性—生产力关系的理解成为草地资源保护与管理政策的研究基础<sup>[15-17]</sup>。

西藏作为青藏高原的主体, 土地面积达  $1.22 \times 10^6 \text{ km}^2$ , 平均海拔超过 4 000 m, 以“世界屋脊”<sup>[18]</sup>、“地球第三极”<sup>[19]</sup>和“亚洲水塔”<sup>[20]</sup>享誉世界。目前, 青藏高原高寒草地群落物种多样性的研究多关注单个山体(站点)或少量站点的海拔<sup>[21-23]</sup>、放牧干扰<sup>[24,25]</sup>、草地退化与修复<sup>[26-28]</sup>以及围栏封育<sup>[29,30]</sup>等自然和人为因素对物种丰富度、多样性等格局的影响。在多站点尺度上杨元合等<sup>[31]</sup>研究发现, 在青藏高原高寒草甸和高寒草原地区生长季降水对物种丰富度的影响大于温暖指数, 且物种丰富度与地上生物量呈正相关关系。这一结论与覃光莲等<sup>[32]</sup>在青藏高原高寒草甸群落发现的 Shannon—Wiener 指数和生物量的线性对数增加趋势一致。此外, 郭正刚等<sup>[33]</sup>曾对青藏高原北部冻土区不同植被类型的物种多样性进行过比较, 而杨兆平等<sup>[34]</sup>则从冻土区高寒草地植物科属组成和物种多样性角度讨论了多年冻土退化对高寒草地的影响。

藏北高原的高寒草地群落结构简单、生长季短促、自调节能量弱, 对气候变化和人为干扰响应敏感, 被认为是研究气候变化与生态系统响应的理想对象和区域<sup>[35-37]</sup>。全球气候变化引起的未来降水模式的改变很可能对水

收稿日期: 2011-12-20; 改回日期: 2012-01-16

基金项目: 国家科技支撑(攻关)计划项目(2010BAE00739-03), 国家自然科学基金项目(41171044, 41171084)和中国科学院战略性先导科技专项“应对气候变化的碳收支认证及相关问题”(XDA05060700)资助。

作者简介: 武建双(1983-), 男, 河北宁晋人, 在读博士。E-mail: wujds.07s@igsnr.ac.cn

\* 通讯作者。E-mail: shenzx@igsnr.ac.cn

分限制地区的群落物种组成、物种多样性以及净初级生产力等产生深远的影响<sup>[13,14]</sup>。青藏高原高寒草甸的降水模拟试验表明,增加生长季降水有利于生物量生产并提高物种多样性和群落均匀度、改变禾本科植物的相对重要值<sup>[38]</sup>。此外,空间尺度对物种丰富度与生产力关系的影响也是不容忽视的<sup>[1,39,40]</sup>,只有环境条件的变化幅度足够大才能保证单峰模式上升和下降区间的对称和完整。目前,青藏高原在区域上从样带研究的角度讨论内部降水格局对物种多样性和初级生产力影响模式的研究较少。杨元合等<sup>[31]</sup>的样带研究包括了西藏和青海两省高寒草甸和高寒草原,南北跨度太大而难以拆分纬度梯度上温度改变对物种丰富度—生产力关系的影响。本研究则以横贯整个羌塘高原的高寒草地样带为研究对象,群落类型除高寒草甸和高寒草原外,野外调查中还包括高寒荒漠草原。本研究利用 2009 和 2010 年多站点的野外群落调查数据,研究藏北地区群落物种多样性各指标对降水变化的响应模式,探讨物种多样性与地上生产力之间的关系,从而为保护该藏北羌塘地区高寒草地的物种多样性、预测未来降水变化对高寒草地格局与功能的潜在影响、保障传统牧区草场的可持续经营研究提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

青藏高原是全球高寒地区生物多样性研究中心,藏北羌塘地区是“藏羚羊”的重要栖息地,是中国最大的自然保护区。藏北高原,藏语全称为“羌东门梅龙东”,简称“羌塘”,意为北方高平地,指冈底斯山—念青唐古拉山以北,昆仑山以南的广阔地区,东迄 91° E 左右的内、外流区分水岭,西止国境,东西长约 1 200 km,面积约 5.97 × 10<sup>5</sup> km<sup>2</sup><sup>[41]</sup>。藏北高原羌塘高原地处青藏高原西北腹地,亦为高原最大的内流区,横跨那曲—果洛半湿润气候区、羌塘半干旱气候区和阿里干旱气候区。羌塘高原内部受西南季风运动路径及地形因素影响,降水自东向西呈递减趋势<sup>[42]</sup>,水分条件可能控制该地区各类生态过程和格局的重要自然因素。藏北地区的生长季从每年 5 月中、下旬持续至 9 月下旬,65%~85%的年降水量集中在植物生长旺盛的 6—8 月。羌塘高原多年平均降水的空间差异较大,东部安多县多年平均降水量高达 462.9 mm,而西部噶尔县的多年平均降水量仅为 66.5 mm。自东向西随着降水减少,高原内部依次分布高寒草甸、高寒草原、荒漠草原等地带性高寒草地生态系统类型<sup>[43-45]</sup>。

### 1.2 研究方法

**1.2.1 样地选取** 利用 1979—2008 年西藏全区 39 个国家气象站的多年平均降水(mean annual precipitation, MAP)数据在 ArcView 3.2(ESRI, Redlands CA, USA)中利用 ANUSPLIN 4.3<sup>[46]</sup>插值模块生成的降水栅格数据以 0 mm < MAP < 250 mm, 250 mm < MAP < 450 mm 和 MAP > 450 mm 为降水梯度划分,在藏北高原羌塘地区初步选定 20 个采样点,用以分析藏北羌塘高原自那曲地区安多县—阿里地区日土县高寒草地样带尺度上物种多样性和地上生产力沿降水梯度的变化格局。

**1.2.2 群落调查** 2009 和 2010 年 8 月(植物生长旺盛期)野外实地考察过程中通过咨询牧民群众或地方政府分别选定 19 和 21 个围栏内样地并完成群落调查和生物量收获(图 1)。围栏年限自 2006 年秋或 2007 年春起截止 2010 年夏天已实施禁(休)牧管理 4~5 个生长季。在每个样地随机抛 0.1 m<sup>2</sup> 样圈 30 次,记录所出现的植物物种和次数,用以评估样地的物种丰富度以及各物种的相对频度。

在每个样地中选择植物长势均匀、地势平坦的区域随机地设置 5 个 0.5 m × 0.5 m 的样方,调查记录样方内的植物种类、分物种盖度、叶层高度等指标。分物种生物量采用齐地刈割收获法。受野外条件限制,植物样品无法及时称量鲜重。所有样地植物样品分物种在野外均用信封封存保持干燥。样品带回实验室 65℃ 恒温 48 h 烘干至恒重后称干重,精确到 0.001 g。样方内分物种干重累加整理成所属样方的地上生物量,5 个样方的地上生物量取平均值作为样地上生物量。

### 1.3 数据处理

**1.3.1 物种重要值** 在本研究中植物群落调查样方内的物种相对盖度(relative coverage,  $C_r$ )和相对高度(relative height,  $H_r$ )以及样圈法统计的物种相对频度(relative frequency,  $F_r$ )参与物种重要值(importance value,  $IV$ )的计算,公式如下:

$$IV = (C_r + H_r + F_r) / 3$$

$$P_i = IV_i / \sum IV$$

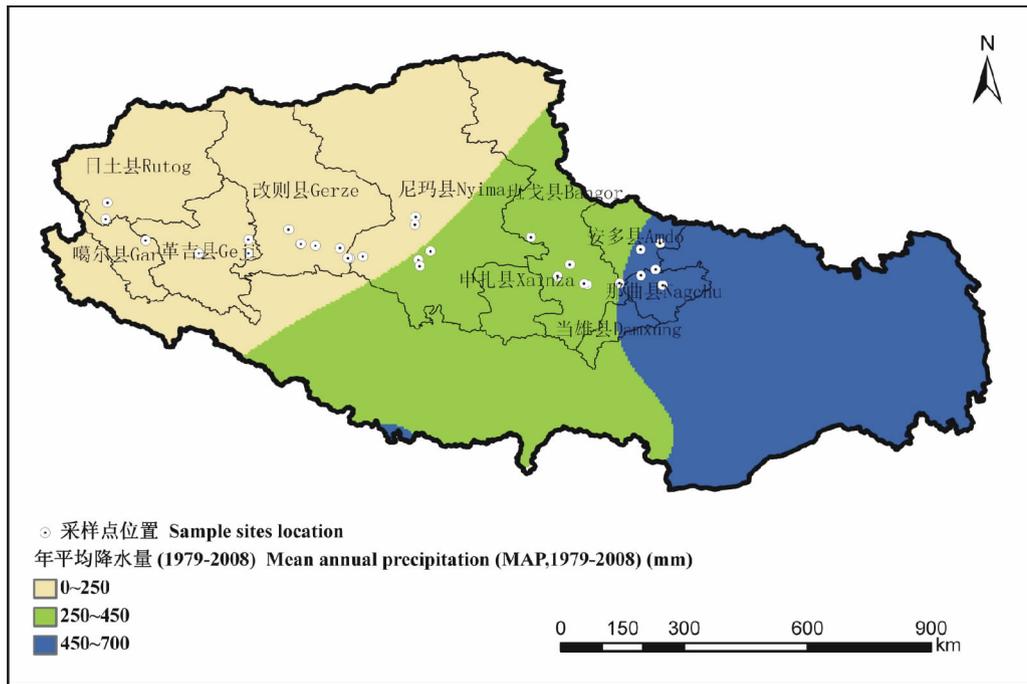


图 1 1979—2008 年多年平均降水梯度与藏北高原调查样地的位置

Fig. 1 Mean annual precipitation gradients (1979—2008) and sample site locations in Northern Tibetan Plateau

**1.3.2 物种多样性** 在本研究中采用物种丰富度指数 (species richness index,  $S$ )、Shannon—Wiener 多样性指数 (Shannon—Wiener biodiversity index,  $H$ ) 和 Pielou 均匀度指数 (Pielou evenness index,  $E$ ) 来表征群落物种多样性<sup>[48]</sup>。

$$H = -\sum P_i \ln P_i$$

$$E = (-\sum P_i \ln P_i) / \ln S$$

式中,  $S$  为群落物种数目, 采用  $0.1 \text{ m}^2$  样圈法 (随机 30 次) 记录的物种数,  $P_i$  为第  $i$  种植物的相对重要值。

**1.3.3 生长季降水** 采用 5—9 月累计降水量作为生长季降水 (growing season precipitation, GSP)。在 ArcView 3.2 工作环境中植入 AUNUPLIN 4.3<sup>[46]</sup> 模块, 利用西藏全区 39 个国家级气象台站的 2009 和 2010 年 5—9 月降水数据生成生长季栅格数据, 并在 ArcGIS 9.2 中利用采样点的经、纬度坐标数据进行提取和匹配。

#### 1.4 数据分析

在 OriginLab 8.0 利用单因子方差分析 (ANOVA) 和最小显著差数法 (LSD) 对不同降水梯度区植物群落物种多样性指标进行比较和差异显著性检验 ( $\alpha = 0.05$ )。在 SigmaPlot 10.0 利用回归分析模块研究地上生物量、物种丰富度、物种多样性和均匀度指数与生长季降水以及物种多样性与地上生物量之间的关系。

## 2 结果与分析

### 2.1 地上生物量随降水梯度的变化

植物生长旺期的地上生物量统计分析发现: 不同降水梯度区高寒草地地上生物量之间具有显著差异 ( $P < 0.05$ ) (表 1)。随着生长季降水量增加, 藏北羌塘地区高寒草地的地上生物量呈显著的“指数增加”趋势 ( $y = 2.049e^{0.007x} + 5.869$ ,  $R^2 = 0.696$ ,  $P < 0.0001$ ) (图 2)。在生长季降水丰沛的羌塘东部地区 ( $GSP > 350 \text{ mm}$ ), 高寒草地群落平均地上生物量高达  $49.57 \text{ g/m}^2$ 。在生长季降水量为  $250 \sim 350 \text{ mm}$  的羌塘中部地区和生长季降水量低于  $250 \text{ mm}$  的羌塘西部地区, 高寒草地群落地上生物量分别为  $21.29$  和  $10.98 \text{ g/m}^2$ , 约占羌塘东部高寒草地地上生物量的比例分别为  $42.94\%$  和  $22.15\%$ 。总体来说, 在藏北羌塘地区生长季降水对地上干物质生产过程影响显著, 东部高寒草甸地上生物量最高, 其次为高寒草原, 高寒荒漠草原最低。

## 2.2 生物多样性沿降水梯度的变化

降水梯度区之间,高寒草地群落物种丰富度、多样性指数和均匀度指数均具有显著性差异(表1)。在生长季降水丰富的羌塘东部地区物种丰富度最高,平均物种数约为  $24.53 \pm 1.68$ ,物种最丰富的样地可达36种。在羌塘中部地区高寒草地物种丰富度降至  $13.00 \pm 1.01$ 种,下降幅度约为47%。在生长季降水贫乏的羌塘西部阿里地区荒漠草地群落平均物种丰富度仅为  $7.15 \pm 0.37$ 种,不足羌塘东部地区物种丰富度的30%。相似地,Shannon—Wiener多样性指数和Pielou均匀度指数随生长季降水量减少呈羌塘东部( $2.19 \pm 0.07, 0.69 \pm 0.02$ ) > 羌塘中部( $1.63 \pm 0.08, 0.60 \pm 0.03$ ) > 羌塘西部( $0.92 \pm 0.05, 0.46 \pm 0.03$ )的变化格局。

表1 地上生物量、物种丰富度、Shannon—Wiener指数、Pielou均匀度指数在不同降水梯度区间的比较

Table 1 Comparison of aboveground biomass, species richness, Shannon—Wiener and Pielou evenness indexes among different precipitation gradients

降水梯度 Precipitation gradient (mm)	地上生物量 Aboveground biomass	物种丰富度指数 Species richness index	Shannon—Wiener指数 Shannon—Wiener index	Pielou均匀度指数 Pielou evenness index	样地数目 Site number
>350	$49.57 \pm 4.61$ a	$24.53 \pm 1.68$ a	$2.19 \pm 0.07$ a	$0.69 \pm 0.02$ a	13
250~350	$21.29 \pm 2.14$ b	$13.00 \pm 1.01$ b	$1.63 \pm 0.08$ b	$0.60 \pm 0.03$ b	14
<250	$10.98 \pm 1.21$ c	$7.15 \pm 0.37$ c	$0.92 \pm 0.05$ c	$0.46 \pm 0.03$ c	13

注:不同字母表示不同降水梯度区间差异显著( $P < 0.05$ )。降水梯度以各采样点1979—2008年平均生长季降水量为划分依据。

Note: Different small letters indicate significant difference at  $P < 0.05$ . Precipitation gradients come from mean annual growing season rainfall (1979—2008) data for each sample site.

物种丰富度指数、Shannon—Wiener多样性指数和Pielou均匀度指数随生长季降水均呈“指数增长”趋势(图3),其拟合方程依次为: $y = 3.976e^{0.0043x}$  ( $R^2 = 0.724, P < 0.0001$ ),  $y = 0.702e^{0.0027x}$  ( $R^2 = 0.800, P < 0.0001$ )和  $y = 0.416e^{0.0013x}$  ( $R^2 = 0.614, P < 0.0001$ )。此外,物种多样性指数与生长季降水的拟合结果中,回归系数及判别系数有差异,Shannon—Wiener指数整合了物种丰富度和均匀度因素,其拟合方程的判别系数最高。总体来看,生长季旺期羌塘地区的物种丰富度、Shannon—Wiener指数和Pielou均匀度指数均随降水减少而减少,在羌塘东部降水丰沛地区高寒草地各物种多样性指标都达最高水平。

## 2.3 生物量与物种多样性之间的关系

羌塘地区的高寒草地物种丰富度与地上生物量的一元二次拟合方程: $y = -0.002x^2 + 0.531x + 2.862$  ( $R^2 = 0.754, P < 0.0001$ ),而一元线性拟合结果: $y = 0.367x + 4.867$  ( $r^2 = 0.743, P < 0.0001$ );就判别系数而言,单峰函数模式略高于一元线性模型。从物种丰富度—生产力单峰模式的峰值来看,地上生物量达到  $121.17 \text{ g/m}^2$  时群落物种组成最为丰富,然后物种丰富度随地上生物量增加而呈下降趋势(图4)。

高寒草地Shannon—Wiener指数和Pielou均匀度指数均与地上生物量呈负二次函数关系,即单峰函数模式。群落Shannon—Wiener指数与地上生物量的拟合方程: $y = -0.0004x^2 + 0.052x + 0.541$  ( $R^2 = 0.767, P < 0.0001$ ),在生物量达到  $71.90 \text{ g/m}^2$  时群落Shannon—Wiener指数达到最高值,然后随着生物量增加而呈下降

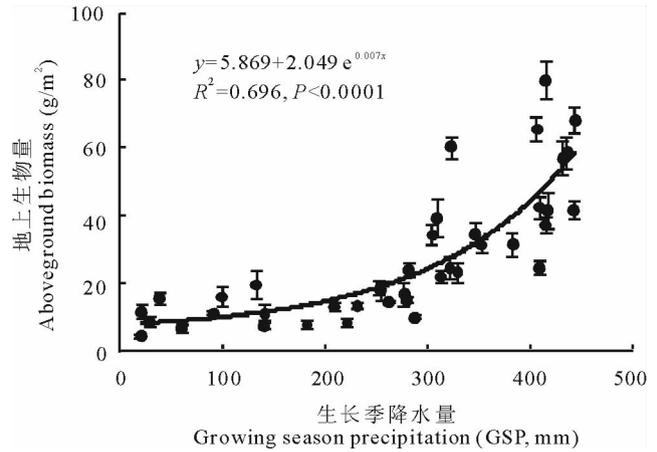


图2 地上生物量随生长季降水变化的格局

Fig. 2 Pattern of aboveground biomass with growing season precipitation variation

趋势(图 4)。相似地, Pielou 均匀度指数随着生物量增加呈先增加后减小的变化模式, 其拟合方程为:  $y = -8.536 \times 10^{-5} x^2 + 0.011x + 0.400 (R^2 = 0.514, P < 0.01)$ , 在地上生物量达  $60.90 \text{ g/m}^2$  时群落均匀度指数最高(图 4)。

从总体上讲, 藏北高原高寒草地的地上生物量不仅与群落物种数目关系密切, 同时还受群落物种分布状况的影响。目前的样带调查的数据分析结果显示, 在藏北高原羌塘地区, 物种丰富度随生产力单调递增, 在生产力高于  $120 \text{ g/m}^2$  的群落中, 物种丰富度可能随生产力增加而呈下降趋势, 从而使物种丰富度—生产力关系表现为单峰模式。此外, 在藏北高原单峰型函数关系可用来较为准确地揭示高寒草地群落物种多样性、均匀度与生产力关系格局。羌塘高原内部生产力处于中等水平的草地群落多样性和均匀度最高, 但 Shannon—Wiener 指数和 Pielou 均匀度对应的生产力水平分别为  $71.90$  和  $60.90 \text{ g/m}^2$ 。

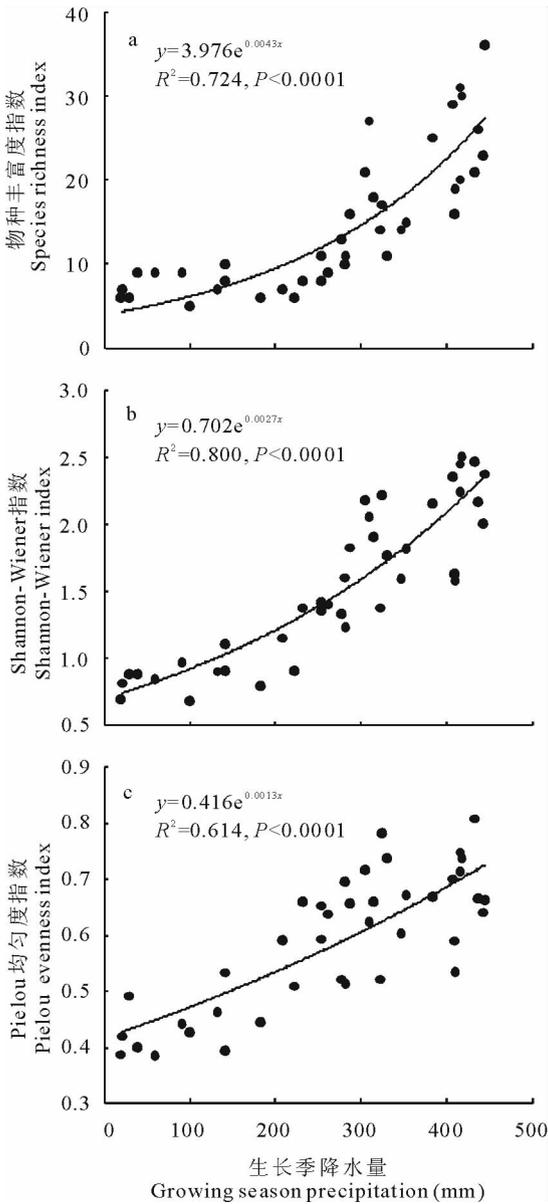


图 3 物种丰富度、Shannon—Wiener 指数和 Pielou 均匀度指数与生长季降水量之间的关系

Fig. 3 Relationships of species richness, Shannon—Wiener index and Pielou evenness index with growing season precipitation

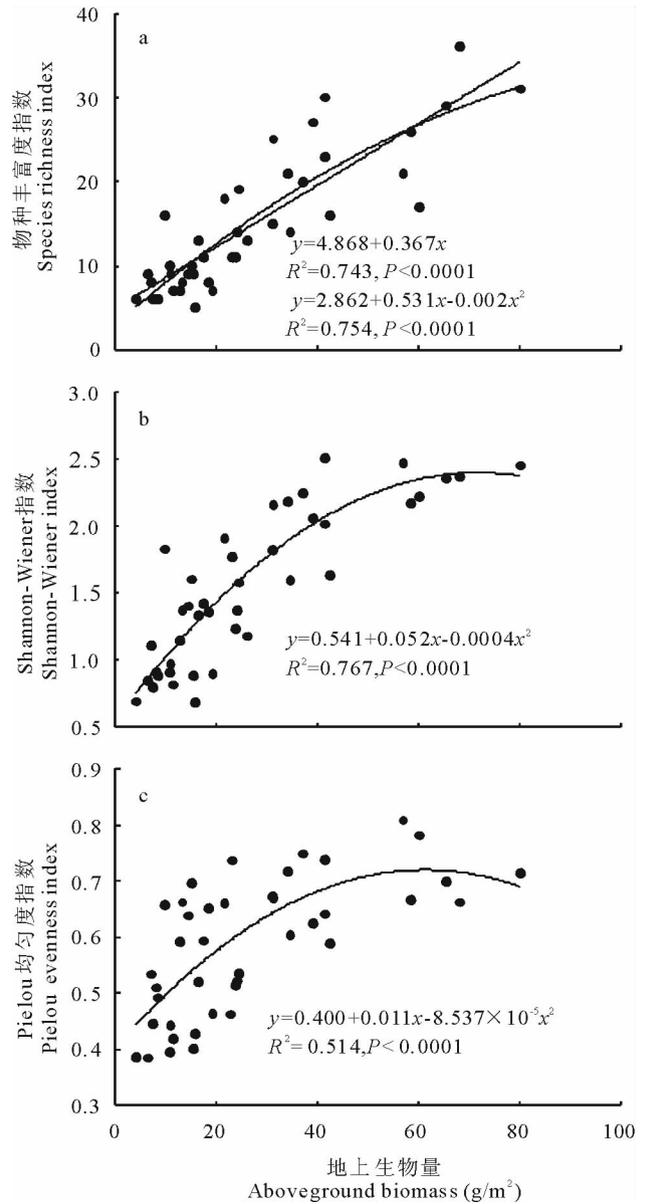


图 4 物种丰富度、Shannon—Wiener 指数和 Pielou 均匀度指数与地上生物量之间的关系

Fig. 4 Relationships of species richness, Shannon—Wiener index and Pielou evenness index with aboveground biomass

### 3 讨论

#### 3.1 降水格局对物种多样性的影响

西南季风水分输送路径受青藏高原内部地貌形态影响,羌塘地区降水自东向西递减被认为是控制多数生态过程和格局的关键因素<sup>[43]</sup>。降水减少导致表土干旱从而直接降低土壤中有效水分,并通过限制根际微生物的正常活动间接地影响植物对养分的吸收、运输和利用<sup>[49,50]</sup>。因此,羌塘高原高寒草地生态系统对气候变化的敏感性可能在很大程度上源于降水时空格局的变化。降水格局通过改变土壤水分、养分环境影响草地群落中生、旱生和湿生植物的比例及其相对重要性,从而控制群落演替的方向和过程<sup>[34]</sup>。在降水丰沛的羌塘东部高寒草甸中,土壤营养和水分条件可同时满足中生、湿生植物的需求。因此,以高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)为主的高寒草甸群落中除占绝对优势的嵩草类植物外,中生植物比例增加丰富了物种组成从而导致群落物种多样性提高。随着生长季降水的减少,在多年平均降水量介于250~400 mm的羌塘中部土壤水分可满足中生植物及少量耐旱植物的生存使得以紫花针茅(*Stipa purpurea*)为优势种的高寒草原广泛发育。高寒草原群落中的优势物种除紫花针茅外,伊凡苔草(*Carex ivanovae*)、藏北早熟禾(*Poa boreali-tibetica*)等中生草原植物的相对重要值也较高。高寒草原群落内尽管优势物种的种类增多但样方内的物种丰富度稍有下降,中生的杂类草物种分布均匀,弥补了物种减少对多样性指数的负面影响。因此,群落 Shannon-Wiener 多样性指数下降幅度并不太大。羌塘高原西部随着生长季降水的锐减,生境土壤极度干旱化,中生草甸植物消失殆尽,耐旱植物在群落中占据绝对优势地位,群落类型发展为以羽柱针茅(*Stipa subsessiliflora*)、沙生针茅(*Stipa glareosa*)为主的荒漠草原。冰川棘豆(*Oxytropis glacialis*)、轮叶棘豆(*Oxytropis chiliophylla*)等豆科伴生植物以及驼绒藜(*Ceratoides latens*)、铺散亚菊(*Ajania khartensis*)等植物,由于根系发达能够利用深层土壤水,受降水减少的影响相对较弱,但整体上由于各类针茅属植物个体较小,而豆科伴生植物相对较大,造成群落物种均匀度下降幅度明显。

#### 3.2 物种多样性与地上生产力关系

生态系统的物种组成、种间关系以及植物-环境正负反馈决定着生态系统的功能和过程。地上生物量是生态系统净初级生产力的表现形式,反映了群落植物总体的干物质生产与消耗之间的平衡。高寒草地群落物种丰富度,即样地可见物种数目,反映了该地区的物种库的现实容量,对研究物种更新和群落演替具有重要参考价值。群落的物种多样性则是反映群落物种数目、种间相对重要性等组成、结构的可测度指标。Guo 和 Berry<sup>[1]</sup>曾指出,环境梯度的变化幅度影响物种丰富度-生产力关系模式,当环境梯度从非常贫瘠到非常丰富的生境变化时,物种丰富度与生产力的关系才表现为单峰模式,且只有环境变化幅度足够大,单峰形式才可表现得更完整。本研究中藏北高寒草地群落物种丰富度随生产力增加而单调递增,但单峰模式的判别系数略高于一元线性的拟合结果。研究发现,藏北地区物种多样性和均匀度与地上生物量之间均呈单峰模式。但是单峰模式中,下降部分和上升部分并不完全对称。研究结果和杜国祯等<sup>[40]</sup>在甘肃省玛曲县天然高寒草甸以及杨元合等<sup>[31]</sup>沿青藏公路和铁路在高寒草甸和高寒草原群落中物种丰富-地上生物量关系的研究均不一致。杜国祯等<sup>[40]</sup>和杨元合等<sup>[31]</sup>的研究尽管放大了研究的空间尺度,但物种丰富度-生产力关系仍呈对数型单调递增形式。合理的解释可能是杨元合等<sup>[31]</sup>的研究区域南北采样点的环境差异使得物种多样性和生产力之间的关系更加复杂,而杜国祯等<sup>[40]</sup>的研究仅在滩地、阳坡和阴坡上设置样地开放大空间尺度,其环境变化的幅度可能尚不足以出现单峰模式的下降阶段。此外,结果中物种丰富度-地上生物量单峰模式的下降阶段缺失以及多样性和均匀度与地上生物量单峰模式中下降阶段明显窄于上升阶段,这可能是由于在降水量更为丰沛的那曲东部地区缺少采样点造成的。从单峰模式的峰值来看,物种多样性峰值所对应的地上生物量水平介于物种丰富度和均匀度指数之间,说明在物种和生产力关系中,物种丰富度高但均匀度低的群落也可能造成地上生物量减少。Shannon-Wiener 指数综合考虑了物种丰富度和物种均匀度信息,因此,与地上生产力拟合方程的决定系数最高。这也说明在羌塘高原内部草地物种数目多且分布均匀的植物群落通常具有较高的地上干物质生产能力,而群落物种分布均匀度高可以在一定程度上弥补因物种丧失给干物质生产所带来的负面效应。

## 4 结论

在藏北高原讨论高寒脆弱生境中的高寒草地群落物种多样性、地上生产力与降水格局的变化可以提高公众对高寒草地群落结构和功能的气候变化响应与适应机理的认知水平。总体而言,在藏北高原羌塘地区高寒草地的地上生物量、物种丰富度、多样性和均匀度与降水呈指数型增长关系,降水增加有利于群落结构优化并提高群落地上生物量。以目前的样带调查数据分析结果来看,单峰模式的判别系数略高于线性回归方程,但在藏北羌塘地区物种丰富度—生产力关系并非标准的、对称的单调模式。在藏北高原内只存在物种丰富度随生产力增加呈单调递增的区间。只有在生产力高于  $120 \text{ g/m}^2$  的群落中物种丰富度才有可能随地上生物量增加出现下降趋势,从而使物种丰富度—生产力关系呈单峰模式。研究还发现藏北高原高寒草地群落 Shannon—Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数与地上生物量之间的关系均呈单峰分布模式,但它们的单峰模式中单调递减区间也较窄,这可能与在羌塘东部降水丰沛区采样点设置较少有关。总之,研究说明藏北高原羌塘地区高寒草地的地上生产过程除受生长季降水控制着外,物种组成、丰富度、均匀性等群落状况可能在一定程度上影响着干物质生产对降水格局的响应。

## 参考文献:

- [1] Guo Q F, Berry W L. Species richness and biomass: Dissection of the hump-shaped relationships[J]. *Ecology*, 1998, 79(7): 2555-2559.
- [2] Bhattarai K R, Vetaas O R, Grytnes J A. Relationship between plant species richness and biomass in an arid sub-alpine grassland of the central Himalayas, Nepal. *Folia*[J]. *Geobotanica*, 2004, 39(1): 57-71.
- [3] Tilman D, Reich P B, Knops J, *et al.* Diversity and productivity in a long-term grassland experiment[J]. *Science*, 2001, 294: 843-845.
- [4] Tilman D, Wedin D, Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems[J]. *Nature*, 1996, 379: 718-720.
- [5] Naeem S, Thompson L J, Lawler S P, *et al.* Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems[J]. *Nature*, 1994, 368: 734-737.
- [6] Caldeira M C, Hector A, Loreau M, *et al.* Species richness, temporal variability and resistance of biomass production in a Mediterranean grassland[J]. *Oikos*, 2005, 110(1): 115-123.
- [7] Dodd M E, Silvertown J, McConway K, *et al.* Stability in the plant communities of the Park Grass Experiment: the relationships between species richness, soil pH and biomass variability[J]. *Biological Sciences*, 1994, 346: 185-193.
- [8] Tilman D, Reich P B, Knops J M H. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment[J]. *Nature*, 2006, 441: 629-632.
- [9] Wardle D A, Grime J P. Biodiversity and stability of grassland ecosystem functioning[J]. *Oikos*, 2003, 100(3): 622-623.
- [10] 王长庭, 龙瑞军, 丁路明, 等. 草地生态系统中物种多样性、群落稳定性和生态系统功能的关系[J]. *草业科学*, 2005, 22(6): 1-7.
- [11] Bai Y F, Han X G, Wu J G, *et al.* Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland[J]. *Nature*, 2004, 431: 181-184.
- [12] Kikvidze Z, Pugnaire F I, Brooker R W, *et al.* Linking patterns and processes in alpine plant communities: A global study[J]. *Ecology*, 2005, 86(6): 1395-1400.
- [13] Robertson T R, Zak J C, Tissue D T. Precipitation magnitude and timing differentially affect species richness and plant density in the sotol grassland of the Chihuahuan Desert[J]. *Oecologia*, 2010, 162(1): 185-197.
- [14] Adler P B, Levine J M. Contrasting relationships between precipitation and species richness in space and time[J]. *Oikos*, 2007, 116(2): 221-232.
- [15] Singh S P, Sah P, Tyagi V, *et al.* Species diversity contributes to productivity—evidence from natural grassland communities of the Himalaya[J]. *Current Science*, 2005, 89(3): 548-552.

- [16] Pearson D L, Carroll S S. Global patterns of species richness: Spatial models for conservation planning using bioindicator and precipitation data[J]. *Conservation Biology*, 1998, 12(4): 809-821.
- [17] Mittelbach G G, Steiner C F, Scheiner S M, *et al.* What is the observed relationship between species richness and productivity[J]. *Ecology*, 2001, 82(9): 2381-2396.
- [18] Taner I, Meyerhoff A. Petroleum at the roof of the world: the geological evolution of the Tibet (Qinghai-Xizang) Plateau Part II[J]. *Journal of Petroleum Geology*, 1990, 13(3): 289-314.
- [19] 张荣光, 郑度, 杨业勤. 西藏自然地理[M]. 北京: 科学出版社, 1982.
- [20] Immerzeel W J, Stoorvogel, Antle J. Can payments for ecosystem services secure the water tower of Tibet[J]. *Agricultural Systems*, 2008, 96(1-3): 52-63.
- [21] 王长庭, 王启基, 龙瑞军, 等. 高寒草甸群落植物多样性和初级生产力沿海拔梯度变化的研究[J]. *植物生态学报*, 2004, 28(02): 240-245.
- [22] 沈泽昊, 方精云, 刘增力, 等. 贡嘎山东坡植被垂直带谱的物种多样性格局分析[J]. *植物生态学报*, 2001, 25(6): 721-732.
- [23] 段敏杰, 高清竹, 郭亚奇, 等. 藏北高寒草地植物群落物种多样性沿海拔梯度的分布格局[J]. *草业科学*, 2010, 28(10): 1845-1850.
- [24] 仁青吉, 武高林, 任国华. 放牧强度对青藏高原东部高寒草甸植物群落特征的影响[J]. *草业学报*, 2009, 18(5): 256-261.
- [25] 袁建立, 江小蕾, 黄文冰, 等. 放牧季节及放牧强度对高寒草地植物多样性的影响[J]. *草业学报*, 2004, 13(3): 16-21.
- [26] 王长庭, 王启基. 高寒嵩草草甸退化生态系统植物群落结构特征及物种多样性分析[J]. *草业学报*, 2001, 10(3): 8-14.
- [27] 郑华平, 陈子萱, 牛俊义, 等. 补播禾草对玛曲高寒沙化草地植物多样性和生产力的影响[J]. *草业学报*, 2009, 18(3): 28-33.
- [28] 郑华平, 陈子萱, 王生荣, 等. 施肥对玛曲高寒沙化草地植物多样性和生产力的影响[J]. *草业学报*, 2007, 16(5): 34-39.
- [29] 单贵莲, 徐柱, 宁发, 等. 围封年限对典型草原群落结构及物种多样性的影响[J]. *草业学报*, 2008, 17(6): 1-8.
- [30] 周华坤, 周立, 刘伟, 等. 封育措施对退化与未退化矮嵩草草甸的影响[J]. *中国草地*, 2003, 25(5): 15-22.
- [31] 杨元合, 饶胜, 胡会峰, 等. 青藏高原高寒草地植物物种丰富度及其与环境因子和生物量的关系[J]. *生物多样性*, 2004, 12(01): 200-205.
- [32] 覃光莲, 杜国祯, 李自珍, 等. 高寒草甸植物群落中物种多样性与生产力关系研究[J]. *植物生态学报*, 2002, 26(1): 57-62.
- [33] 郭正刚, 王根绪, 沈禹颖, 等. 青藏高原北部多年冻土区草地植物多样性[J]. *生态学报*, 2004, 24(01): 149-155.
- [34] 杨兆平, 欧阳华, 宋明华, 等. 青藏高原多年冻土区高寒植被物种多样性和地上生物量[J]. *生态学杂志*, 2010, 29(4): 617-623.
- [35] Luo T, Li W, Zhu H. Estimated biomass and productivity of natural vegetation on the Tibetan Plateau[J]. *Ecological Applications*, 2002, 12(4): 980-997.
- [36] Yang Y H, Fang J Y, Pan Y D, *et al.* Aboveground biomass in Tibetan grasslands[J]. *Journal of Arid Environments*, 2009, 73(1): 91-95.
- [37] Ma W H, He J S, Yang Y H, *et al.*, Environmental factors covary with plant diversity-productivity relationships among Chinese grassland sites[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(2): 233-243.
- [38] 王长庭, 王启基, 沈振西, 等. 模拟降水对高寒矮嵩草草甸群落影响的初步研究[J]. *草业学报*, 2003, 12(2): 25-29.
- [39] Waide R B, Willig M R, Steiner C F, *et al.* The relationship between productivity and species richness[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1999, 30: 257-300.
- [40] 杜国祯, 覃光莲, 李自珍, 等. 高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力的关系研究[J]. *植物生态学报*, 2003, 27(1): 125-132.
- [41] 李明森. 藏北高原草地资源合理利用[J]. *自然资源学报*, 2000, 15(4): 335-339.
- [42] 王景升, 张宪洲, 赵玉萍, 等. 藏北羌塘高原气候变化的时空格局[J]. *资源科学*, 2008, 30(12): 1852-1859.
- [43] 林振耀, 吴祥定. 青藏高原水汽输送路径的探讨[J]. *地理研究*, 1990, 9(3): 33-39.

- [44] 林振耀, 吴祥定. 青藏高原气候区划[J]. 地理学报, 1981, 36(1): 22-32.
- [45] 林振耀, 吴祥定. 北羌塘东部暖季(6—8月)气候特征的初步探讨[J]. 地理学报, 1979, 34(1): 69-75.
- [46] Hutchinson M. ANUSPLIN Version 4.3. Centre for Resource and Environmental Studies[M]. Canberra: Australian National University, 2004.
- [47] Spellerberg I, Fedor P. A tribute to Claude Shannon (1916—2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the ‘Shannon—Wiener’ Index[J]. *Global Ecology & Biogeography*, 2003, 12: 177-179.
- [48] Tilman D, Elhaddi A. Drought and biodiversity in grasslands[J]. *Oecologia*, 1992, 89(2): 257-264.
- [49] Clark J, Campbell J, Grizzle H, *et al.* Soil microbial community response to drought and precipitation variability in the Chihuahuan desert[J]. *Microbial Ecology*, 2009, 57(2): 248-260.

### Species diversity distribution pattern of alpine grasslands communities along a precipitation gradient across Northern Tibetan Plateau

WU Jian-shuang<sup>1,2</sup>, LI Xiao-jia<sup>3</sup>, SHEN Zhen-xi<sup>1</sup>, ZHANG Xian-zhou<sup>1</sup>, SHI Pei-li<sup>1</sup>, YU Cheng-qun<sup>1</sup>,  
WANG Jing-sheng<sup>1</sup>, ZHOU Yu-ting<sup>1,2</sup>

(1. Lhasa Plateau Ecosystem Research Station, Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Science and Natural Resources Research, Beijing 100101, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China; 3. College of Geographical Science, Inner Mongolia Normal University, Hohhot 010022, China)

**Abstract:** Aboveground biomass and community structure at 40 sites with grazing exclusion were surveyed on a west-east alpine grassland transect along precipitation gradient in Northern Tibetan Plateau to evaluate effect of growing season rainfall on both aboveground biomass and species diversity and to discuss the relationship between aboveground biomass and species diversity indexes. The precipitation pattern significantly affected species richness, Shannon-Wiener diversity and Pielou evenness indexes of the alpine communities in inner Northern Tibetan Plateau and that community structure related closely with primary productivity. All of aboveground biomass, species richness, Shannon-Wiener diversity index and Pielou evenness index exponentially increased with growing season precipitation addition. In the relationship between species richness and aboveground biomass of alpine grasslands, the discriminant coefficient of the hump-shaped model ( $R^2=0.754$ ) was slightly higher than linear regression ( $R^2=0.743$ ), however, species richness monotonically increased with aboveground biomass of alpine grasslands along Northern Tibetan Plateau Transect without any monotonic decreasing interval in the hump-shaped model. Moreover, hump-shaped model in our results indicated that species richness more likely showed a monotonic decreasing with aboveground biomass when it was more than  $121.17\text{ g/m}^2$  and to make this humped relationship to be standard. Hump-shaped models described both Shannon-Wiener biodiversity and Pielou evenness index with aboveground biomass that decreasing intervals were relatively narrower than increasing ones and peak values took place at aboveground biomass of  $71.90$  and  $60.90\text{ g/m}^2$  respectively.

**Key words:** precipitation gradient; species diversity; aboveground biomass; alpine grasslands; Northern Tibetan Plateau Transect