

那拉提两种利用方式草地植物群落种-面积曲线拟合及最小面积确定的研究

卓茜¹, 李熙萌¹, 杨骁², 冯金朝^{1*} (1. 中央民族大学生命与环境科学学院, 北京 100081; 2. 中央民族大学经济学院, 北京 100081)

摘要 采用12个曲线方程拟合出的群落种-面积曲线, 对那拉提围栏+打草与自由放牧种利用方式草地的最小面积进行研究, 以复相关系数(R^2 值)及模型的生物学意义作为评价指标, 得出最优拟合模型为累积韦伯分布模型。同时, 通过比较群落总种数比例法与二阶导数法这2种确定最小面积的方法, 发现采用二阶导数法求得的最小面积较符合实际情况, 采用群落总种数比例法求出的最小面积偏小。采用二阶导数法求得的围栏+打草、自由放牧两样地的最小面积分别为3.4、5.6 m²。

关键词 草地; 植物群落; 种-面积曲线; 拟合; 最小面积

中图分类号 S181.6 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2013)10-04242-04

Fitting of Species-area Relationship and Determination of Minimum Sampling Area for Two Utilization Ways of Plant Communities in Nalati Pasture

ZHUO Qian et al (College of Life and Environmental Sciences, Minzu University of China, Beijing 100081)

Abstract Adopting 12 equations to fit community species-area relationships, the minimum sampling areas (MSA) of natural grasslands under enclosure condition (plot 1) and grazing condition (plot 2) in Nalati pasture was studied. According to the multiple correlation coefficient (R^2) and the biological significance of model, the cumulative Weibull distribution model was regarded as the optimal fitting model for Nalati pasture. Through comparing the community species proportion method and the second derivative method, it was found that the latter method is more accurate and the minimum sample areas got by the former method is lower than reality. Finally, the MSA of plot 1 and plot 2 are 3.4 m², 5.6 m².

Key words Grassland; Plant community; Species-area curve; Fitting; minimum sampling areas

种-面积关系(或种-面积曲线)描述的是物种数量随取样面积增加而变化的规律, 是生态学中最早被关注的问题之一^[1], 也是群落生态学中的真正定律^[2]。早期种-面积关系主要用于比较不同区域生物多样性以及确定群落最小面积和适宜的取样调查强度^[3]。随着对种-面积关系的深入研究, 一些学者开始利用种-面积关系来外推估算较大区域的物种多样性^[4-5], 比较不同区域的生物多样性, 选择生物多样性的保护优先区^[6]。此外, 在全球变化的背景下, 种-面积曲线也常被用于估算由生境丧失或碎裂化所引起的全球或区域生物多样性的丧失^[7-8]。种-面积关系隐含着复杂的生态过程, 与物种的形成、灭绝、迁移和扩散等生态过程密切相关^[9-11], 还会受到区域气候、生境异质性、地质历史过程等因素的影响^[12-14]。随着时间的推移, 一个地区的环境因子会或多或少地发生变化, 其植物群落的种-面积关系也将随之改变。目前, 已有很多学者认识到这方面的问题, 开始更多地从区域尺度关注种-面积关系与时间、生境异质性以及能量之间的联系^[15-18]。种-面积关系对于生物多样性的尺度转换、区域生物多样性的估算和生境丧失对生物多样性的影响评价等已经产生了重要的影响, 故在全球气候变化的背景下, 群落种-面积曲线的研究仍然是一个值得深入研究的课题。

植物群落是一个有机的整体。群落中的物种并非杂乱

的堆积, 而是有规律的组合。如果要在实际群落调查中获得正确的群落基本与整体信息, 那么确定正确的取样面积是群落调查的第一步。各国学者在不同区域针对不同的类群采用不同的方法提出了一系列描述种-面积关系的方程^[19], 并将其用于曲线的拟合。但对于同一研究对象, 选取不同的函数拟合所得结果差异较大。如何采用科学且有效的取样方法更好地应用于曲线拟合尚需科学的研究。

那拉提草原位于亚高山草甸植物区系, 是伊犁地区重要的牧场。由于受到有毒植物白喉乌头的影响, 草地退化、牧草产量降低、牲畜误食中毒等现象严重制约着草原畜牧业的发展, 破坏生态安全、生物安全和食物安全。近年来有不少学者致力于该地区草原生态学的研究, 但由于取样面积各不相同, 有可能对真实的整个群落的种类组成与结构特征产生一定的影响。笔者通过种-面积曲线的拟合, 采用二阶导数法确定2种不同利用方式的草地的植物群落最小面积, 以期治理那拉提草原退化提供理论依据和实践指导。

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况 研究区设在新疆伊犁哈萨克自治州新源县那拉提阿乌赞夏草场(E 83°57'~83°59', N 43°15'~43°25'), 海拔1 896 m。该区属温凉湿润、半湿润山地气候。冬长夏短, 春秋相连, 夏季多雷雨、冰雹天气, 气候凉爽, 昼暖夜凉, 秋季降温迅速, 冬季积雪较厚, 平均积雪45 cm, 最大积雪90 cm。年降水量为600~800 mm。无霜期相对较长, 为80~110 d, 年日照时数为2 400~2 700 h, 年均温-2~2℃, ≥10℃积温不足1 000℃。该草场草地类型为山地草甸。土壤类型为山地草甸土。植被类型为禾草+杂类草。由于长期过度放牧, 该草场植被严重退化, 草地上毒害草丛生, 其中以白喉乌头为优势种。主要植物有白喉乌头、大看麦娘、

基金项目 中央民族大学“985工程”项目(课题编号: MUC985-9)与“111计划”项目(课题编号: 2008-B08044)阶段性成果。

作者简介 卓茜(1987-), 男, 土家族, 湖南张家界人, 硕士研究生, 研究方向: 民族生态学。*通讯作者, 教授, 博士生导师, 从事植物生理生态学方面的研究, E-mail: fengjinchao@muc.edu.cn。

收稿日期 2013-03-02

偃麦草、草原老鹳草、箭头唐松草、细叶早熟禾、伊犁郁金香、茜草、欧活血丹等。

1.2 取样方法 2010年5月20日开始分别在围栏+打草(围封从2006年4月开始,每年8月中下旬打草利用)的草地及其周边自由放牧区草地这2个样地上,采用巢式样方排列法进行样地调查,确定群落最小面积。每个样地3次重复,共6个样方。

1.3 模型的选择 选择的12个经典函数模型见表1。其中, A 为面积; S 为面积 A 中出现的物种数; a, b, c 为模型中的参数。数据采用MATLAB7.12.0(R2010a)和EXCEL2010软件处理。

表1 种-面积关系候选模型

编号	模型名称	模型
1	有理函数	$S = (a + bA) / (1 + cA)$
2	渐进回归	$S = a - bc^{-A}$
3	指数函数	$S = a + b \ln A$
4	莫诺模型	$S = aA / (b + A)$
5	幂函数	$S = aA^b$
6	负指数函数	$S = a(1 - \exp(-bA))$
7	累积韦伯分布模型	$S = a(1 - \exp(-bA^c))$
8	龚帕兹模型	$S = a \exp(-\exp(-bA + c))$
9	逻辑斯蒂模型	$S = a / (1 + \exp(-bA + c))$
10	Hill模型	$S = aA^c / (b + A^c)$
11	C-R模型	$S = a(1 - \exp(-bA))^c$
12	极值模型	$S = a(1 - \exp(-\exp(bA + c)))$

2 结果与分析

2.1 种-面积曲线的拟合 由表2可知,样地中植物种数均随取样面积的增大而增加。由图1可知,当围栏+打草样地取样面积为 2.56 m^2 时,样地物种数目基本保持在同一水平;当自由放牧样地取样面积为 5.12 m^2 时,样地物种数目基本保持不变。

表2 两样地不同面积的物种数

面积 m^2	围栏+打草				自由放牧			
	种数			平均值	种数			平均值
1	2	3	1		2	3		
0.01	8	8	8	8	8	9	8	8
0.02	9	10	9	9	9	9	10	9
0.04	10	12	11	11	12	11	12	11
0.08	12	14	13	13	14	13	13	13
0.16	14	15	16	15	15	16	15	15
0.32	16	17	16	16	17	18	17	17
0.64	16	17	17	17	19	21	20	20
1.28	18	18	19	18	20	21	21	21
2.56	18	19	19	18	22	22	23	22
5.12	18	19	19	18	22	22	23	22

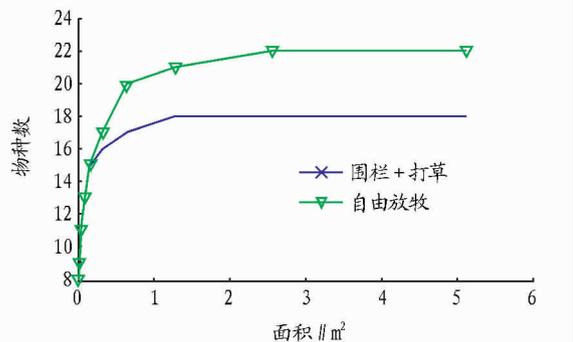


图1 两样地种面积曲线

使用不同函数模型对原始数据进行拟合,结果见表3。曲线拟合的优劣可以用复相关系数(R^2)来衡量。 R^2 值越大,说明误差平方和与均方差的比值越小,实际观察值与估计值越接近,曲线拟合得越好^[20]。由表2可知,有理函数模型1对2种不同利用方式的草地样方均具有最高的拟合精度;韦伯分布模型7次之;而广泛适用的指数模型3、幂函

表3 两样地拟合结果

模型	围栏+打草				自由放牧			
	a	b	c	R^2	a	b	c	R^2
1	6.337 0	283.000 0	15.470 0	0.997 8	7.352 0	148.900 0	6.588 0	0.995 5
2	17.450 0	10.020 0	10 230.000 0	0.977 5	-6 696.000 0	-6 708.000 0	0.999 6	0.482 0
3	17.500 0	1.972 0		0.958 7	19.570 0	2.536 0		0.974 2
4	17.350 0	0.018 3		0.936 0	20.810 0	0.033 4		0.895 2
5	17.300 0	0.134 7		0.910 7	19.000 0	0.152 7		0.930 0
6	16.340 0	36.660 0		0.782 1	19.530 0	20.770 0		0.740 6
7	18.230 0	3.382 0	0.396 0	0.996 2	22.810 0	2.210 0	0.373 7	0.994 7
8	17.360 0	11.540 0	-0.214 7	0.976 4	21.420 0	5.020 0	-0.115 7	0.976 7
9	17.290 0	14.200 0	0.161 8	0.971 3	21.350 0	6.182 0	0.305 0	0.970 3
10	-125.400 0	-8.264 0	0.120 1	0.905 1	-560.100 0	0.151 7		0.929 3
11	16.340 0	1.657 0	22.130 0	0.782 1	19.530 0	5.088 0	4.081 0	0.740 6
12	17.180 0	8.311 0	-0.425 6	0.958 7	21.200 0	3.729 0	-0.540 3	0.957 5

数模型5以及模型4、5、10拟合效果一般,而模型6、11的拟合效果较差。渐进回归模型2虽能对围栏+打草样地的数据进行很好地拟合,但对自由放牧的数据不能进行很好地拟合。

种面积曲线模型不仅要求能够反映样方中物种数量随面积变化的规律,而且必须具有明确的生物学意义。Buys等^[21]

指出,物种数目必须是面积的非减函数,并且在此基础上进一步说明随着面积的增加,物种数目应渐进地趋向于有限的物种数,即在给定的区域中有限的物种数应该是模型的一个参数。刘灿然等^[22]指出了另一个条件,即种-面积曲线在纵坐标轴上不能有正截距,对应的横轴上不能有负截距。以上3个条件是判断种面积曲线是否具有生物学意义的重要依据。

以 R^2 值作为模型拟合的评价指标,从 12 个拟合模型中筛选出拟合效果较好的模型 1、3、7、8、9、12。采用 MATLAB 7.12 软件对这 6 个模型作种 - 面积曲线图,评价模型的生物学意义。由图 2~5 可知,只有累积韦伯分布模型满足上述的 3 个条件。模型 1、3、8、9 不满足条件 3;模型 2 因图形产生变异舍去。综合考虑 R^2 值与模型的生物学意义,笔者认为累积韦伯分布模型是那拉提草原 2 种利用方式草地植物群落的最优种 - 面积曲线模型。

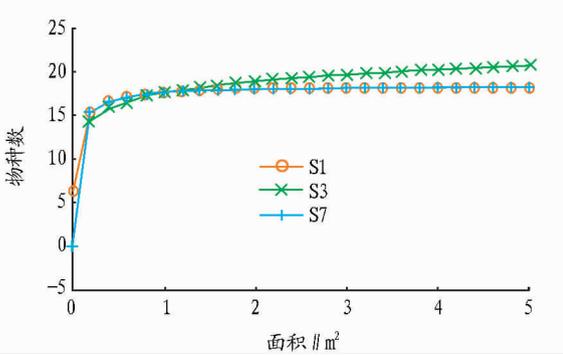


图 2 围栏 + 打草样地 S1, S3, S7 曲线

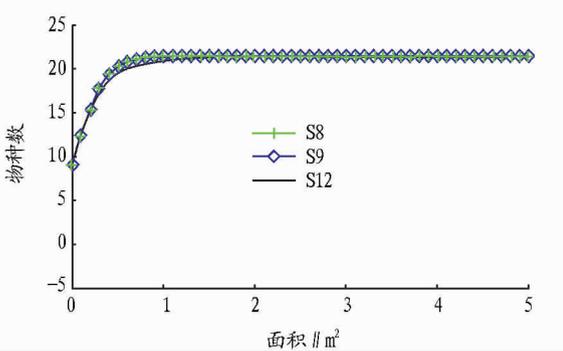


图 3 围栏 + 打草样地 S8, S9, S12 曲线

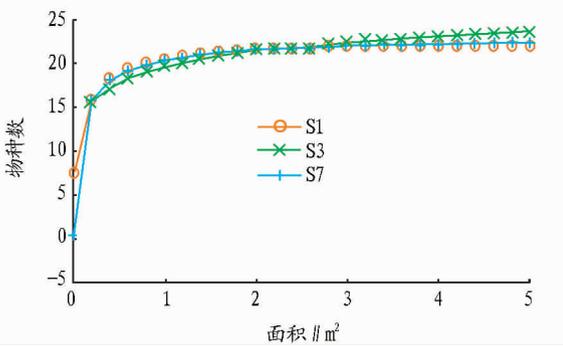


图 4 自由放牧样地 S1, S3, S7 曲线

2.2 最小面积的确定 有很多方法可以对群落的最小面积进行确定。该研究采用群落总种数比例法^[23]与二阶导数法^[24]对群落最小面积进行求解,以期更加准确地确定该地区植物群落样方的最小面积。对于拟合最优模型韦伯分布模型 $S = a(1 - \exp(-bA^c))$,采用群落总种数比例法,取占群落总种数一定比例 ρ ($0 < \rho < 1$) 的物种所需要的最小取样面积(或临界抽样面积) $A = \sqrt[c]{-\frac{\ln(1-\rho)}{b}}$ 。当 ρ 取 0.95 时,

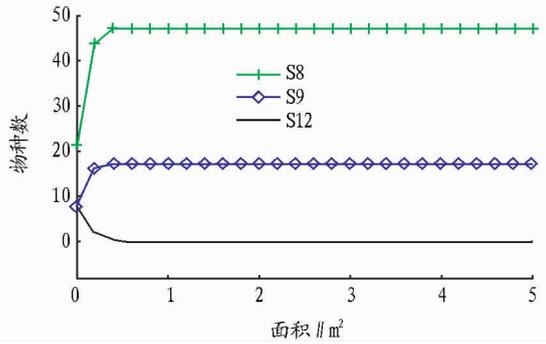


图 5 自由放牧样地 S8, S9, S10 曲线

将表 2 中的 b, c 值代入公式,得到围栏 + 打草与自由放牧样地植物群落最小面积分别为 0.74、2.26 m^2 ,即当取样面积分别为 0.86 m \times 0.86 m、1.5 m \times 1.5 m 时能满足精度 95% 的研究要求。

对函数 $S = a(1 - \exp(-bA^c))$ 采用二阶导数法,通过 MATLAB 软件求导,得到围栏 + 打草与自由放牧样地模型关于 A 的二阶导数分别为:

$$S1'' = -(305\ 186\ 607 \times (167\ 409A^{(99/250)} + 75\ 500)) / (1\ 562\ 500\ 000\ 000A^{(401/250)})$$

$$\exp((1\ 691A^{(99/250)})/500)$$

$$S2'' = -(1\ 883\ 825\ 437 \times (825\ 877A^{(3\ 737/10\ 000)} + 626\ 300)) / (100\ 000\ 000\ 000\ 000A^{(16\ 263/10\ 000)} \exp((221A^{(3\ 737/10\ 000)})/100))$$

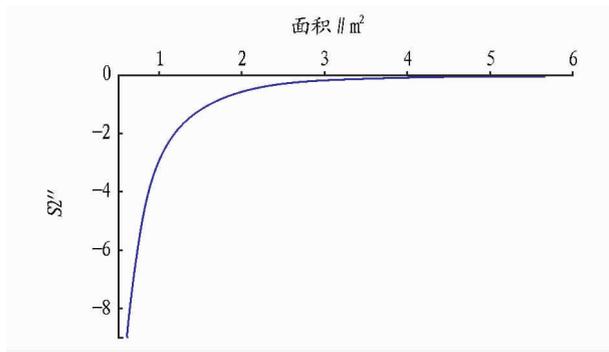
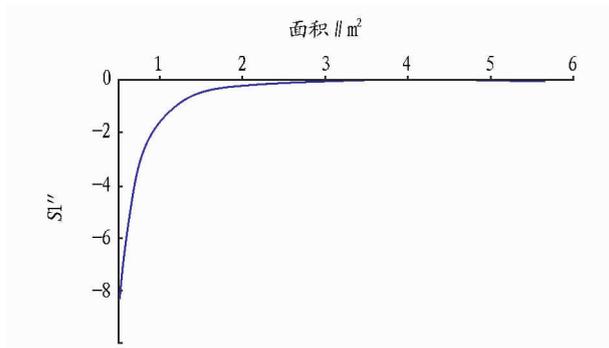
由于模型 7 的二阶导数 - 面积曲线是一个凸函数,并没有拐点,但可以近似地以其极值 0 为拐点。利用 MATLAB 做 $S1''$ 与 $S2''$ 的曲线如图 6、7,求得围栏 + 打草与自由放牧两样地的最小面积分别为 3.4、5.6 m^2 ,适宜的临界抽样样方的大小分别为 1.9 m \times 1.9 m 和 2.4 m \times 2.4 m。

该研究选取了 2 种求最小面积的方法,并对这 2 种方法进行比较,发现二阶导数法在求取最小面积时表现要优于群落总种数比例法。群落总种数比例法是先假定种 - 面积曲线能准确地表现整个群落的信息,然后在利用种 - 面积曲线去估算群落的总种数,以估算的总种数求得最小面积。但考虑到种面积曲线的尺度效应及区域分异,简单地利用区域尺度的种面积关系来估算更大区域的物种多样性将会导致严重的低估^[5,25]。笔者认为在那拉提草地的研究中,不适合用群落总种数比例法确定群落最小面积。

3 结论与讨论

任何一个生物学模型的提出都具有一定的背景、侧重点,从而导致其适应性存在差异。在不同尺度上,影响生物多样性分布格局的因素不同,种 - 面积曲线也随之表现出明显的尺度效应^[26]。Williams^[27]发现,在小尺度上的种 - 面积关系符合指数模型,而幂函数模型对中等尺度具有较好的适用性。而 Kibum^[28]指出幂函数模型更加适用于小尺度研究。该研究表明,那拉提草原小尺度的种 - 面积关系符合累积韦伯分布模型。

在过去的研究中人们往往只考虑模型的统计学意义,而

图 6 $S1''$ 的曲线图 7 $S2''$ 的曲线

对模型的生物学意义缺少考虑。这是利用种 - 面积曲线描述生态过程的一个误区。该研究很好地说明了这个问题。拟合精度高的模型并不一定就满足生物学或生态学的需求。所以,在选择种 - 面积曲线模型时应给予生物学意义和统计学意义 2 个方面的考虑。同时,笔者赞同 Buys 等与刘灿然等提出的模型应满足 3 个条件的观点。如果侧重于小尺度的研究,笔者认同刘灿然等^[22]提出的观点,即小尺度研究模型只需满足 1、3 两个条件即可,且该研究拟合结果与上述 2 位学者的观点相同。该研究通过巢式样方法取样得出数据,并通过 MATLAB 软件对 12 个经典模型进行拟合求解、分析,得出那拉提围栏 + 打草与自由放牧 2 种利用方式下草地植物群落种 - 面积曲线的最优拟合模型为累积韦伯分布模型。

通过群落总种数比例法与二阶导数法 2 种群落最小面积求取方法,发现二阶导数法求得的最小面积比较可靠,群落总种数比例法求出的最小面积偏小。科学地确定最小面积的方法是对种 - 面积曲线求二阶导数,并且得到二阶导数为 0 或趋于 0 对应的面积为最小面积。最小面积是在一个最小的地段内,对一个特定的群落类型提供足够的环境空间,能保证展现出该群落类型的种类组成和结构的真实特征。唐龙等^[24]对黄土高原 4 种乡土牧草群落进行了类似研究,提出确定最小面积的新方法。通过比较 2 种方法,笔者赞同唐龙等的观点,认为采用二阶导数法求得的最小面积更为准确。

对种 - 面积曲线最优拟合模型累积韦伯分布模型作二阶导数 - 面积曲线图求解,得出两样地植物群落最小面积分别为 3.4、5.6 m^2 。也就是说,在实际野外调查中,当围栏 + 打草、自由放牧两样地取样面积分别为 1.9 $m \times 1.9 m$ 、2.4 m

$\times 2.4 m$ 时能获得准确的群落信息。

参考文献

- [1] JACCARD P. The distribution of the flora in the alpine zone[J]. New Phytologist, 1912, 11: 37 - 50.
- [2] WORTHEN W B. Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology[J]. Oikos, 1996, 76(3): 417 - 426.
- [3] CAIN S A. The species-area curve[J]. The American Midland Naturalist, 1938, 19: 573 - 581.
- [4] PLOTKIN J B, POTTS M D, YU D W, et al. Predicting species diversity in tropical forests[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 2000, 97: 10850 - 10854.
- [5] ROSENZWEIG M L. The four questions, what does the introduction of exotic species do to diversity? [J]. Evolutionary Ecology Research, 2001, 3: 361 - 367.
- [6] WILLIG M R, KAUFMAN D M, STEVENS R. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis [J]. Annual Review of Ecological and Evolutionary Systematics, 2003, 34: 273 - 309.
- [7] MALCOLM J R, LIU C R, NELSON R P, et al. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots[J]. Conservation Biology, 2006, 20: 538 - 548.
- [8] HE F L, HUBBELL S P. Species-area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss[J]. Nature, 2010, 473: 368 - 371.
- [9] CHAVE J, MULLER-LANDAU H C, LEVIN S A. Comparing classical community models, theoretical consequences for patterns of diversity [J]. The American Naturalist, 2002, 159: 1 - 23.
- [10] RICKLEFS R E, BIRMINGHAM E. History and the species-area relationship in Lesser Antillean birds[J]. The American Naturalist, 2004, 163: 227 - 239.
- [11] ZURLINI G, GROSSI L, ROSSI O. Spatial-accumulation pattern and extinction rates of *Mediterranean flora* as related to species confinement to habitats in preserves and larger areas[J]. Conservation Biology, 2002, 16: 948 - 963.
- [12] KALMAR A, CURRIE D J. A global model of island biogeography [J]. Global Ecology and Biogeography, 2006, 15: 72 - 81.
- [13] QIAN H, FRIDLEY J D, PALMER M W. The latitudinal gradient of species-area relationships for vascular plants of North America [J]. The American Naturalist, 2007, 170: 690 - 701.
- [14] KREFT H, JETZ W, MUTKE J, et al. Global diversity of island floras from a macro ecological perspective [J]. Ecology Letters, 2008, 11: 116 - 127.
- [15] ADLER P B, LAUENROTH W K. The power of time, spatiotemporal scaling of species diversity [J]. Ecology Letters, 2003, 6: 749 - 756.
- [16] FRIDLEY J D, PEET R K, VAN DER MAAREL E. Integration of local and regional species-area relationships from space-time species accumulation [J]. The American Naturalist, 2006, 168: 133 - 143.
- [17] TRIANTIS K A, MYLONAS M, LIKA K, et al. A model for the species-area-habitat relationship [J]. Journal of Biogeography, 2003, 30: 19 - 27.
- [18] PASTOR J, DOWNING A, ERICKSON H E. Species-area curves and diversity-productivity relationships in beaver meadows of Voyageurs National Park [J]. Minnesota, USA. Oikos, 1996, 77: 399 - 406.
- [19] TJORVE E. Shapes and functions of species-area curves: a review of possible models [J]. Journal of Biogeography, 2003, 30: 827 - 835.
- [20] 陈希孺. 概率论与数理统计 [M]. 合肥: 中国科技大学出版社, 1993.
- [21] BUYS M H, MARITZ J S, BOUCHER C, et al. A model for species-area relationships in plant communities [J]. Journal of Vegetation Science, 1994, 5: 63 - 66.
- [22] 刘灿然, 马克平, 于顺利, 等. 北京东灵山地区植物群落多样性研究——种 - 面积曲线的拟合与评价 [J]. 植物生态学报, 1999, 23(6): 490 - 500.
- [23] 刘灿然, 马克平, 于顺利, 等. 北京东灵山地区植物群落多样性研究: VII. 几种类型植物群落临界抽样面积的确定 [J]. 生态学报, 1998, 18(1): 15 - 23.
- [24] 唐龙, 郝文芳, 孙洪雷, 等. 黄土高原四种乡土牧草群落种 - 面积曲线拟合及最小面积的确定 [J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(4): 83 - 88.
- [25] COLLINS M D, VAZQUEZ D P, SANDERS N J. Species-area curves, homogenization and the loss of global diversity [J]. Evolutionary Ecology Research, 2002, 4: 457 - 464.
- [26] 唐志饶, 乔秀娟, 方精云. 生物群落的种 - 面积关系 [J]. 生物多样性, 2009, 17(6): 549 - 559.
- [27] WILLIAMS C B. Some applications of the logarithmic series and the index of diversity to ecological problems [J]. Journal of Ecology, 1994, 32: 1 - 44.
- [28] KILBURN P D. Exponential values for the species-area relation [J]. Science, 1963, 141: 1276.