

景观历史对物种多样性的影响：以内蒙古伊敏露天煤矿为例

康萨如拉¹ 张 庆¹ 牛建明^{1,2*} 董建军¹ 马文静¹
李 欣^{2,3} 常昌明¹ 尚辰蔚¹

1 (内蒙古大学生命科学学院, 呼和浩特 010021)

2 (中美生态、能源及可持续性科学研究中心, 呼和浩特 010021)

3 (内蒙古大学经济管理学院, 呼和浩特 010021)

摘要: 矿产开采等人类活动极大地改变着生态环境和景观格局, 景观变化又是导致区域和全球物种多样性丧失的主要原因之一。然而, 物种多样性对周边景观变化响应的空间尺度问题往往被人们忽略。作者以内蒙古草原区伊敏露天煤矿为例, 从物种和功能群两个层次上, 探讨了不同的空间范围(1 km、2 km、3 km、4 km、6 km、8 km、10 km)内在不同时期(1975年、1990年、2000年、2010年)的景观格局(景观优势度指数、生境综合连接度指数和生境连接度概率指数)与生物多样性之间的关系。结果显示: 当前物种多样性与开矿前和开矿初期周边景观格局之间的相关性更高, 而且与4–8 km缓冲区范围内景观格局之间的关系更加密切。不同功能群物种丰富度与景观格局之间的关系不同, 其中, 多年生根茎禾草物种丰富度和当前小尺度(1–3 km)景观格局之间呈显著相关; 多年生杂类草和开矿前和开矿初期大尺度(4–10 km)景观格局之间相关显著; 多年生丛生禾草与景观格局的相关性并未达到显著水平, 但是随着空间尺度的增加出现单峰趋势, 在6 km范围上最高; 灌木、半灌木与景观格局的相关关系随着空间尺度的增加而增加; 一二年生草本与景观格局的相关性始终最低。为此, 本文得出如下结论: (1)物种多样性对周边景观格局变化的响应存在一定时间的滞后, 人类当前不合理的土地利用方式可能引起未来一段时间内该地区一些物种的消失; (2)区域种库决定小尺度物种多样性的大小, 研究区4–8 km范围内具有连通性的生境斑块是主要的种库资源; (3)植物的繁殖策略及种子传播方式是破碎化生境中物种多样性维持的重要机制。

关键词: 适宜生境, 灭绝债务, 生境连接度, 传播方式, 矿区

Effect of mining landscape history on local species diversity: a case study of the Yimin open-pit coal mine in Inner Mongolia

Sarula Kang¹, Qing Zhang¹, Jianming Niu^{1,2*}, Jianjun Dong¹, Wenjing Ma¹, Xin Li^{2,3}, Changming Chang¹, Chenwei Shang¹

1 School of Life Sciences, Inner Mongolia University, Hohhot 010021

2 Sino-US Center for Conservation, Energy and Sustainability Science, Hohhot 010021

3 School of Economics & Management, Inner Mongolia University, Hohhot 010021

Abstract: The exploration and utilization of mineral resources accelerates local economic and social development and simultaneously exacerbates the effects of climate and landscape changes, resulting in landscape fragmentation. Landscape change is widely considered as a major threat to species loss at a regional and global scale. However, how species diversity responds to landscape changes on a temporal scale has usually been ignored. In this study, we explored relationships between landscape and biodiversity (species level and functional group level) during different years (1975, 1990, 2000 and 2010) at the Yimin open-pit coal mine, a mine that has been exploited for more than 30 years and that has produced obvious fragmentation effects on the landscape in Hulunbuir City. The ongoing patterns of transformation of the landscape were measured us-

收稿日期: 2013-05-28; 接受日期: 2013-12-20

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973)项目(2012CB722201)、国家科技支撑计划课题(2011BAC07B01)和国家自然科学基金(31060320)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jmnium2005@163.com

ing the landscape dominance index, the habitat integral index of connectivity (*IIC*), and the habitat probability of connectivity (*PC*) at seven different spatial scales. The main results were as follows: The present species diversity is significantly correlated with the landscape pattern indices of previous and earlier mining at a medium-sized spatial scale (4–8 km buffers). Different plant functional groups responded in various ways to changing landscape patterns. The species richness of perennial rhizome grasses was significantly correlated with the present small-scale landscape pattern (1–3 km), and the species richness of perennial forbs was significantly correlated with the previous and earlier mining large-scale landscape patterns (4–10 km). Perennial bunchgrasses were not significantly correlated with landscape patterns. We concluded that the time lag expressed by changes in plant species diversity occurred in response to changing patterns of construction and configurations of habitats in the landscape. The regional species pool determined the local species diversity. The connected habitat patches within a 4–8 km buffer region represented the principal species pool. The propagation strategies and dispersal traits of various functional groups were important mechanisms maintaining species diversity in a fragmented area.

Key words: suitable habitat, extinction debt, habitat connectivity, dispersal treat, mining area

物种多样性直接影响着生态系统的功能和稳定性(Isbell *et al.*, 2009; Cadotte *et al.*, 2012)。当前, 物种多样性的丧失速率大约是人类出现以前的1,000倍, 而未来的丧失速率可能更加严重(Pimm *et al.*, 1995; Chapin III *et al.*, 2000), 因此, 物种多样性分布格局的成因及影响因素成为生态学和保护生物学研究的主题(Maurer *et al.*, 2006; Cousins, 2009)。物种多样性的维持及保护需要为物种提供适宜的定居条件(Kull *et al.*, 1991; Johansson *et al.*, 2008)。一个物种在破碎化生境中的定居能力取决于其传播能力、生命周期以及区域种库寿命(Maurer *et al.*, 2006; Lindborg, 2007), 其中物种传播能力很有可能是决定物种在不断消失的生境中能否存活的主要限制因子(Tackenberg *et al.*, 2003), 它直接影响物种的大尺度分布格局及小尺度的存活丰富度(Kubitzki, 1983; Zobel *et al.*, 1998; Clark *et al.*, 1999)。研究发现, 物种的传播能力不仅受到传播方式、植株高度、传播载体的限制(Tackenberg *et al.*, 2003; 周云龙, 2004; 杨持, 2008), 还受到所处景观中生境斑块的大小和连接程度的影响(Tilman *et al.*, 1994; Soons *et al.*, 2005)。Pascual-Hortal等(2006)认为, 景观连接度(landscape connectivity), 尤其是生境连接度(habitat connectivity), 是影响物种在某一生境中传播、定居或从某一生境中消失的主要因子, 因此, 生境斑块的连接度对区域物种多样性的维持及分布格局具有重要影响(Lindborg *et al.*, 2004; Soons *et al.*, 2005)。

许多学者认为, 物种多样性的分布格局受到不同时空尺度生态学过程的影响(如: Wilson, 1992;

Harrison *et al.*, 2008; Ricklefs, 2012)。大的空间尺度及长的时间尺度上景观格局的变化是导致物种多样性丧失的主要原因(Cousins *et al.*, 2007, 2008; Cousins, 2009)。如历史景观的变化限制了物种的传播, 进而决定了物种的定居和灭绝速率(Keymer *et al.*, 2000; Tischendorf *et al.*, 2000)。其中, 不断变化着的景观结构及生境的配置是影响植物群落物种多样性的形成、分布格局及丧失的主要原因(Lindborg *et al.*, 2004; Roy Chowdhury, 2006; Cristofoli *et al.*, 2010)。物种对周边景观格局变化的响应很可能是即时的, 也可能有一段时间的滞后(Tilman *et al.*, 1994), 因而产生了历史景观和当前物种分布格局之间的特殊关系(Koyanagi *et al.*, 2009, 2012)。Wu(2013)指出, 景观历史特别是人为活动导致的大尺度景观的变化历史, 对当前及未来生态系统过程的影响是景观生态学新的10个主要研究论题之一。可见, 探讨物种多样性对变化着的景观格局的响应模式十分重要(Vellend *et al.*, 2006; Lindborg, 2007)。

煤炭作为主要的能源, 在推动地区经济、社会发展的同时也带来了严重的生态环境问题(白中科等, 2006; Fernández-Manso *et al.*, 2012)。内蒙古草原区分布着大量的露天煤矿, 如伊敏、霍林河、神府东胜一大唐和黑岱沟等(白中科等, 2006), 随着开采规模的扩大, 人类活动越来越频繁, 景观格局变化也越来越剧烈, 已形成明显的破碎化景观, 对区域生物多样性造成了严重威胁。我们以具有35年开采历史, 且景观格局发生了显著变化的伊敏露天煤矿为例, 通过分析当前物种多样性与矿区多年景观格

局(历史景观与当前景观)之间的关系,拟探讨以下3个问题:(1)景观结构和配置与物种多样性的关系;(2)景观历史对当前物种多样性的分布有何影响;(3)不同空间尺度周边景观格局对物种多样性的影响。

1 方法

1.1 研究区概况

伊敏矿区隶属内蒙古自治区呼伦贝尔市鄂温克自治旗,在 $119^{\circ}39'20''$ – $119^{\circ}46'35''$ E, $48^{\circ}33'00''$ – $48^{\circ}36'24''$ N之间,处于大兴安岭西麓低山丘陵草甸草原向呼伦贝尔高平原典型草原过渡地带。气候类型属于中温带大陆性气候,年平均气温 -2.4°C ,年平均降水量 354.73 mm 。该区主要植被类型为典型草原和草甸草原,土壤以黑钙土和暗黑钙土为主,部分地区发育了灰色森林土(中国科学院内蒙古宁夏综合考察队,1985)。

1.2 群落调查

2010年7月,在矿区周边 10 km 范围内的草地、矿区内部剩余草地和矿区植被恢复区内进行植被调查。样地之间至少距离 1 km ,共设置了25个样地,每个样地大小约 $100\text{ m}^2(10\text{ m}\times 10\text{ m})$ 。样地内随机设置10个 1 m^2 草本样方,记录样方内出现的所有物种并且制作物种和样方的0/1频度矩阵(presence-absence data),即某个物种在样地内出现记录为1,不出现则记录为0(Jentsch *et al.*, 2012)。用GPS记录每个样地的经度、纬度和海拔,各样地分布如图1所示。

1.3 多样性指数

在物种多样性和功能群多样性两个层次探讨研究区植物群落多样性特征。在物种多样性层次上采用物种丰富度来测度,以10个样方中出现的所有物种数目之和代表每个样地的物种丰富度,并计算其物种丰富度密度,即单位面积的物种丰富度。按照物种生活型差异,将群落中出现的所有物种划分为灌木与半灌木(SS)、多年生丛生禾草(PB)、多年生根茎禾草(PR)、多年生杂类草(PF)和一、二年生草本(AB)5种功能群(Bai *et al.*, 2004),统计每个样地内出现的某种功能群的物种数目来代表功能群内物种丰富度。

1.4 土地利用/覆盖数据

结合野外实地调查数据及历史资料,利用ArcGIS 10.0对1975年(开矿前)的Landsat MSS遥感图像数据和1990年(开矿初期)、2000年(开矿中期)

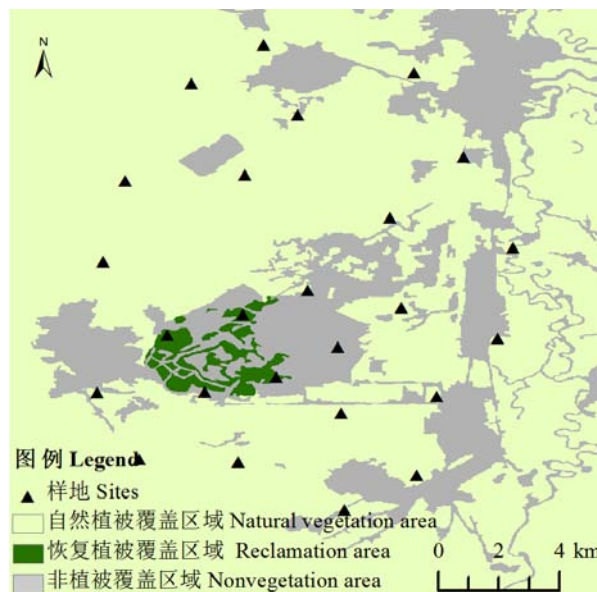


图1 内蒙古伊敏露天煤矿矿区样地分布图

Fig. 1 Distribution of observation sites at the Yimin open-pit coal mine in Inner Mongolia

和2010年(开矿后期)的Landsat TM遥感图像数据进行人机交互式解译,获得耕地、林地、草地、工矿仓储用地、住宅用地、水域及水利设施用地、矿区植被恢复区和其他土地等8种土地利用/覆盖类型。考虑到矿区排土场等地的人工恢复植被,将以上8种土地利用/覆盖类型归为3类:自然植被覆盖区域、恢复植被覆盖区域和非植被覆盖区域,同时把上述8种土地利用/覆盖类型中的林地、草地和矿区植被恢复区作为研究区自然植被的潜在适宜生境(Koyanagi *et al.*, 2009, 2012)。

1.5 景观指数

首先利用ArcGIS 10.0对每个样地建立 1 km 、 2 km 、 3 km 、 4 km 、 6 km 、 8 km 、 10 km 的缓冲区(图2)。考虑到不同功能群对景观格局变化敏感性的不同,1–4 km范围内每隔 1 km 做一个缓冲区(一些物种传播距离有限,因此对距离较敏感,如无性繁殖的根茎禾草),4–10 km范围则每隔 2 km 做一个缓冲区(一些物种的传播对距离不敏感,如有性繁殖的丛生禾草)。并且 10 km 缓冲区的范围能够很好地解决本文的研究目的(详见结果部分)。计算每个样地4个时期7个缓冲区内自然植被覆盖区域、恢复植被覆盖区域和非植被覆盖区域的景观优势度,以景观百分率表示;同时,计算潜在适宜生境的景观连接度

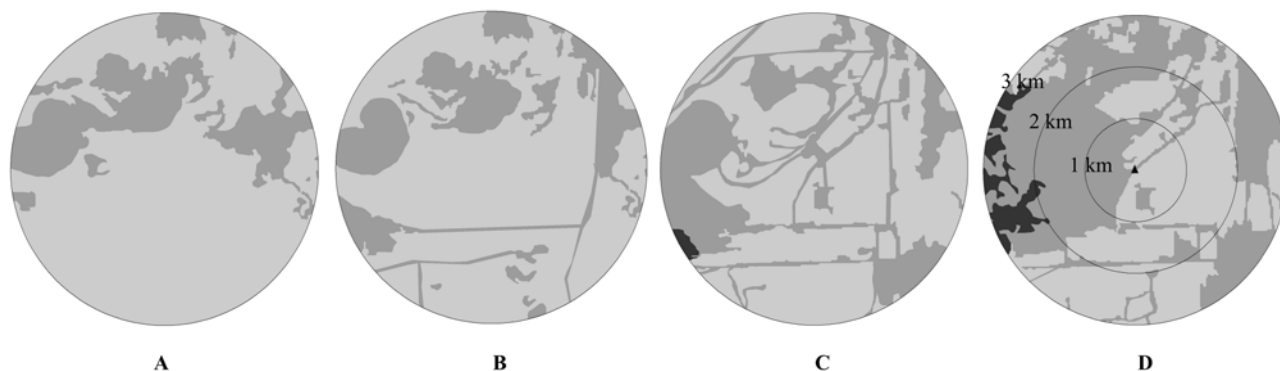


图2 内蒙古伊敏露天煤矿矿区某样地3种不同土地利用/覆盖类型(浅灰: 自然植被覆盖区域, 黑色: 恢复植被覆盖区域, 暗灰: 非植被覆盖区域)在不同时期(A, 1975; B, 1990; C, 2000; D, 2010)的空间分布。黑色三角形为调查样地, 3 km缓冲区范围。
Fig. 2 Distribution of natural vegetation area (marked in gray), reclamation vegetation area (marked in black) and non-vegetation area (marked in dark gray) in one of the study sites (marked in black triangle) on the Yimin open-pit coal mine in Inner Mongolia.

(以下简称生境连接度)。我们选取综合连接度指数(integral index of connectivity, *IIC*)和连接度概率指数(probability of connectivity, *PC*)作为度量景观连接度的指标(选择依据见Pascual-Hortal & Saura, 2006), 并采用Conefor 26对以上两种连接度指数进行计算; 结合Tackenberg等(2003)的研究, 确定生境斑块的临界距离(threshold distance)为100 m。两种指数的计算公式如下:

$$IIC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{a_i \times a_j}{1 + nl_{ij}}}{A_L^2} \quad (1)$$

*IIC*取值范围为[0,1]。当*IIC* = 0时, 表示各生境斑块之间不存在连接; 当*IIC* = 1时, 表示整个景观都为生境斑块。

$$PC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_i a_j p_{ij}}{A_L^2} \quad (2)$$

*PC*取值范围为[0,1], *PC*越大, 表示斑块之间联通的可能性越大。

式中, *n*表示景观中的斑块总数, *a_i*和*a_j*分别表示斑块*i*和*j*的面积, *p_{ij}*表示物种在斑块*i*和*j*直接扩散的可能性, *nl_{ij}*表示斑块*i*和*j*之间的连接数, *A_L*是整个景观的面积。

1.6 统计分析

对25个样地多样性指数(物种多样性及功能群内物种丰富度)进行差异显著性分析, 并对物种多样性指数进行单因素ANOVA分析, 对功能群内物种丰富度进行单样本*t*检验; 采用Pearson相关来分析多样性指数和4个时期不同空间尺度上的景观指

数(景观优势度、综合连接度和连接度概率)之间的相关性, 研究物种多样性与周边景观之间的关系。

2 结果

2.1 不同层次的多样性特征

研究区共记录86个物种, 每个样地记录的平均物种丰富度为19.36(11–29, *SD* = 3.61), 平均物种丰富度密度为10.55(5.9–21, *SD* = 5.00)。就功能群内物种丰富度而言, 所有样地中均为多年生杂类草占多数, 平均每个样地有11.64个物种(*SD* = 5.11); 其次为一二年生杂类草, 平均每个样地3.52个物种(*SD* = 2.74); 再者依次为多年生丛生禾草、多年生根茎禾草、灌木与半灌木, 平均每个样地分别为2.80(*SD* = 0.96)、1.16(*SD* = 0.62)和0.24个物种(*SD* = 0.66)。就样地内功能群类型数目而言, 76%的样地内出现了4种功能群类型, 出现5种和3种功能群的样地各占12%。

样地物种丰富度及功能群内物种丰富度的差异显著性检验结果(表1)显示, 不同样地物种丰富度具有极显著差异(*P* < 0.01); 除了灌木与半灌木功能群外, 其他4种功能群内的物种丰富度都存在显著差异, 其显著性依次为多年生杂类草(*P* < 0.001)、多年生根茎禾草(*P* < 0.01)、多年生丛生禾草(*P* < 0.05)和一二年生草本(*P* < 0.05)。

2.2 土地利用/覆盖动态

研究区土地利用/覆盖类型在4个时期的动态变化见附图I, 不同覆盖区域的面积变化见图3。可以看出, 研究区自然植被覆盖区域面积从1975年的499.22 km²减少到2010年的448.43 km², 消失了10%。

表1 内蒙古伊敏露天煤矿矿区不同样地物种多样性的差异性
Table 1 Difference of species diversity among different sites at the Yimin open-pit coal mine in Inner Mongolia

差异显著性检验 Notable difference test		差异显著性 Significance
物种丰富度(单因素ANOVA) Species richness (One-Way ANOVA)		0.000**
功能群内丰富度(单样本t检验)	灌木与半灌木 Shrubs and semi-shrubs (SS)	0.083
Richness of functional groups (One-Sample t test)	多年生丛生禾草 Perennial bunchgrasses (PB)	0.035*
	多年生根茎禾草 Perennial rhizome grasses (PR)	0.003**
	多年生杂类草 Perennial forbs (PF)	0.000**
	一二年生草本 Annuals and biennials (AB)	0.046*

**在0.01水平上显著; *在0.05水平上显著。 **Significant at 0.01 level, *Significant at 0.05 level.

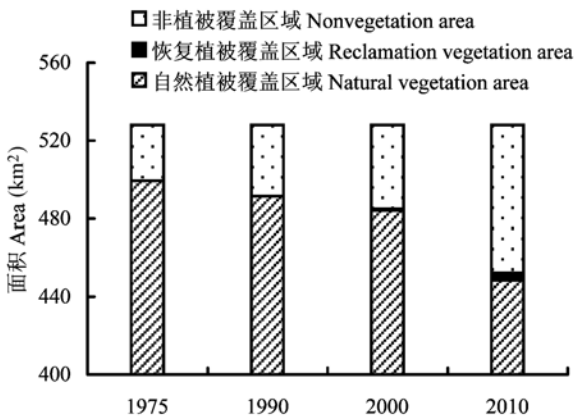


图3 内蒙古伊敏露天煤矿矿区土地利用/覆盖动态
Fig. 3 Dynamics of land use/land cover change in the Yimin mining area in Inner Mongolia

非植被覆盖区域面积随时间推移在不断增加，从1975年的28.83 km²增加到2010年的76.04 km²，增加幅度为163%。矿区排土场人工植被的恢复始于1996年，2000年的人工植被恢复面积为0.80 km²，2010年达到1.58 km²。

2.3 生境连接度随时间的动态

图4显示了样地周边景观格局随时间的变化特征，无论是每个样地在多个缓冲区上的平均值还是每个缓冲区范围上对所有样地的平均值，代表景观结构和配置的2种生境连接度指数均随时间而逐渐减小。说明随着矿产开发及其他随之而来的人为活动的加剧，研究区生境不断向破碎化发展，失去连通性。

2.4 物种多样性与景观格局的关系

物种多样性指数与景观指数之间的相关性分析结果见表2。物种丰富度与景观格局之间的相关性较高，它与景观优势度的相关性主要体现在开矿

前(1975年)和开矿初期(1990年)景观格局中，与生境连接度的相关性则主要体现在开矿前小尺度(1–4 km)和各期大尺度(6 km、8 km、10 km)景观格局中。功能群多样性与景观指数之间的关系不同于物种丰富度和景观指数的关系，并且不同功能群类型与景观指数之间的关系也存在差异。其中，多年生根茎禾草和多年生杂类草物种数目与景观格局指数的关系更加密切，其余3种功能群类型物种数与各期景观指数之间相关性不显著。

为了更清晰地显示多样性指数与景观指数之间的相关性在时间和空间上的变化，我们对多样性与自然植被景观优势度和生境连接度之间的相关系数作了时间和空间上的平均。图5反映了物种丰富度和几种功能群物种数目与不同时期景观指数之间的关系。可以看出，开矿前物种丰富度与各景观指数之间相关性较高。多年生根茎禾草的物种数目与当前和开矿中期(2000年)景观指数的相关性较高，而与开矿前和开矿初期景观指数之间的相关性较低。多年生杂类草正好相反，物种数目与景观指数的相关性在开矿前和开矿初期较高，在当前景观格局中较低。灌木与半灌木、多年生丛生禾草和一二年生草本与景观指数之间的相关性虽然较低，但也有随时间的变化趋势。如，灌木与半灌木和一二年生草本物种数目与当前景观格局有关，而多年生丛生禾草物种数目与各期景观格局的关系没有明显差异。

物种丰富度和几种功能群物种数目与景观指数之间的判定系数(R^2)反映了景观指数对物种丰富度与功能群物种数目的影响程度。通过分析7个不同空间尺度内 R^2 的变化趋势，可以判定景观指数对物种多样性作用的强弱变化。从图6可以看出，3种景观指数对物种丰富度的影响程度较高，并且分别

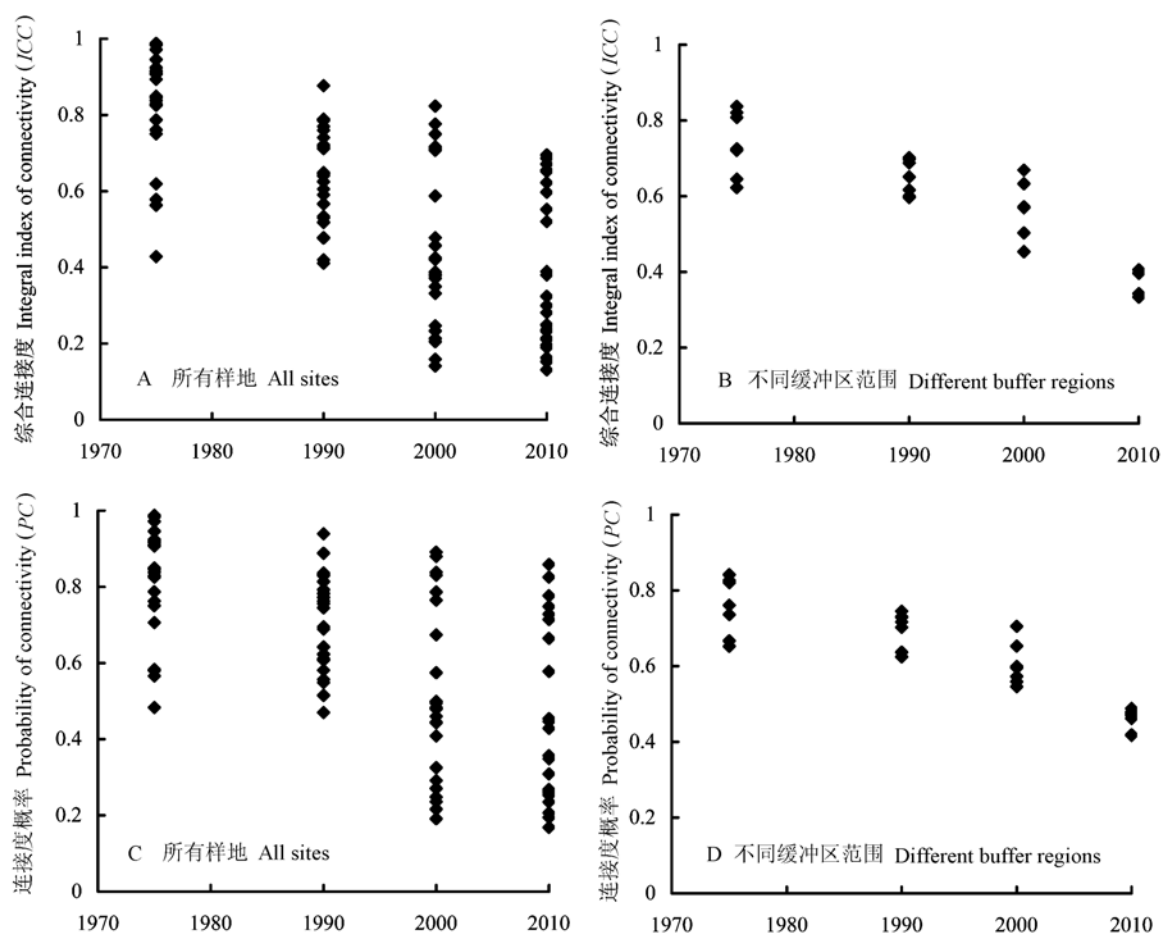


图4 内蒙古伊敏露天煤矿不同开采阶段所有样地和不同缓冲区范围内的综合连接度指数(IIC)和连接度概率指数(PC)

Fig. 4 Changes of integral index of connectivity (IIC) and probability of connectivity (PC) of all plots and different buffer regions at the Yimin mine in Inner Mongolia during different stages after being exploited.

在4 km(景观百分率)、6 km(PC)和8 km(IIC)处达到峰值,说明4–8 km范围的生境对研究区物种丰富度的作用至关重要。灌木与半灌木和3种景观指数的相关性逐渐增强,说明大尺度景观格局对灌木与半灌木的作用更明显。多年生丛生禾草与景观指数的相关性在6 km范围的缓冲区达到最大值,说明该范围景观格局的变化对多年生丛生禾草具有重要影响。多年生根茎禾草与景观指数的相关性逐渐减弱,说明小尺度景观格局变化对多年生根茎禾草的生存非常关键。在1–4 km范围内,景观指数与多年生杂类草物种数目的 R^2 逐渐增加,在4–10 km范围上 R^2 较高。一二年生草本与景观指数的 R^2 较低,并且在空间上没有明显的变化趋势。

3 讨论

3.1 研究区当前物种多样性分布格局空间异质性及形成因素

物种多样性的分布格局受到不同时空尺度生态学过程的影响(Wilson, 1992; Harrison *et al.*, 2008)。主要包括植被演化历史(Ricklefs, 2012)、生境的丧失(Cousins & Eriksson, 2002)、外来种入侵(Stinson *et al.*, 2006)和气候因素(Odland & Birks, 1999)等。依据本研究结果,不同样地物种丰富度及5种功能群丰富度的空间分布均存在较大差异,并且随着矿产的开采,样地周边地区历史景观格局也表现出剧烈的动态变化特征。进一步对该区域物种多样性和景观格局进行分析,发现两者具有密切的

表2 景观百分率(LP)和生境连接度(HC)与物种丰富度及功能群内丰富度之间的相关性(不存在显著相关性的灌木与半灌木、多年生丛生禾草、一二年生草本没有列入)

景观百分率 vs. 所有物种	LP vs. all species			LP vs. PR			LP vs. PF			HC vs. all species			HC vs. PR		HC vs. PF	
	a	b	c	a	b	c	a	b	c	IIC	PC	IIC	PC	IIC	PC	
1975_1km	0.470*	-	-0.470*	NS	-	NS	NS	-	NS	0.472*	0.473*	NS	NS	NS	NS	
1975_2km	0.512**	-	-0.512**	NS	-	NS	0.510**	-	-0.510**	0.481*	0.493*	NS	NS	0.516**	0.518**	
1975_3km	0.580**	-	-0.580**	NS	-	NS	0.519**	-	-0.519**	0.530**	0.555**	NS	NS	0.520**	NS	
1975_4km	0.736**	-	-0.736**	NS	-	NS	NS	-	NS	0.649*	0.706*	NS	NS	NS	NS	
1975_6km	NS	-	NS	NS	-	NS	NS	-	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	
1975_8km	NS	-	NS	NS	-	NS	NS	-	NS	0.867**	0.841**	NS	NS	NS	NS	
1975_10km	NS	-	NS	NS	-	NS	NS	-	NS	0.660*	0.687*	NS	NS	NS	NS	
1990_1km	NS	-	NS	NS	-	NS	NS	-	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	
1990_2km	NS	-	NS	NS	-	NS	0.430*	-	-0.430*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	
1990_3km	0.508**	-	-0.508**	NS	-	NS	0.466*	-	-0.466*	0.447*	NS	NS	NS	NS	0.462*	
1990_4km	0.690**	-	-0.690**	NS	-	NS	NS	-	NS	NS	0.638*	NS	NS	NS	NS	
1990_6km	NS	-	NS	NS	-	NS	NS	-	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	
1990_8km	NS	-	NS	NS	-	NS	NS	-	NS	0.854**	0.835**	NS	NS	NS	NS	
1990_10km	NS	-	NS	NS	-	NS	NS	-	NS	0.651*	0.677*	NS	NS	NS	NS	
2000_1km	NS	NS	NS	0.481*	NS	-0.440*	NS	NS	NS	NS	NS	0.530**	0.535**	NS	NS	
2000_2km	NS	NS	NS	0.500*	-0.450*	-0.490*	NS	NS	NS	NS	NS	0.448*	0.494*	NS	NS	
2000_3km	NS	NS	NS	0.459*	-0.503*	-0.419*	NS	NS	NS	0.445*	0.425*	NS	0.421*	NS	NS	
2000_4km	NS	NS	NS	0.524**	NS	-0.524**	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	
2000_6km	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	
2000_8km	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0.846**	0.824**	NS	NS	NS	NS	
2000_10km	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0.647*	0.674*	NS	NS	NS	NS	
2010_1km	NS	NS	NS	0.557**	-0.477*	-0.513**	NS	NS	NS	0.460*	0.441*	0.507**	0.544**	NS	NS	
2010_2km	NS	NS	NS	0.560**	-0.500*	-0.490*	NS	NS	NS	0.398*	NS	0.426*	0.473*	NS	NS	
2010_3km	NS	NS	NS	0.474*	-0.498*	-0.415*	NS	NS	NS	0.464*	NS	NS	0.402*	NS	NS	
2010_4km	NS	NS	NS	0.490*	NS	NS	NS	NS	NS	0.644*	NS	NS	NS	NS	NS	
2010_6km	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0.699*	0.633*	NS	NS	NS	NS	
2010_8km	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0.798**	0.843**	NS	NS	NS	NS	
2010_10km	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	

index of connectivity; *PC*, Probability of connectivity. NS, No significance.

* and ** significant at 0.05 and 0.01 level (2-tailed), respectively. a, Natural vegetative area; b, Reclaimed vegetative area; c, Non-vegetative area. PR, Perennial rhizome grass; PF, Perennial forb. *I/C*, Integral index of connectivity; *PC*, Probability of connectivity. NS, No significance.

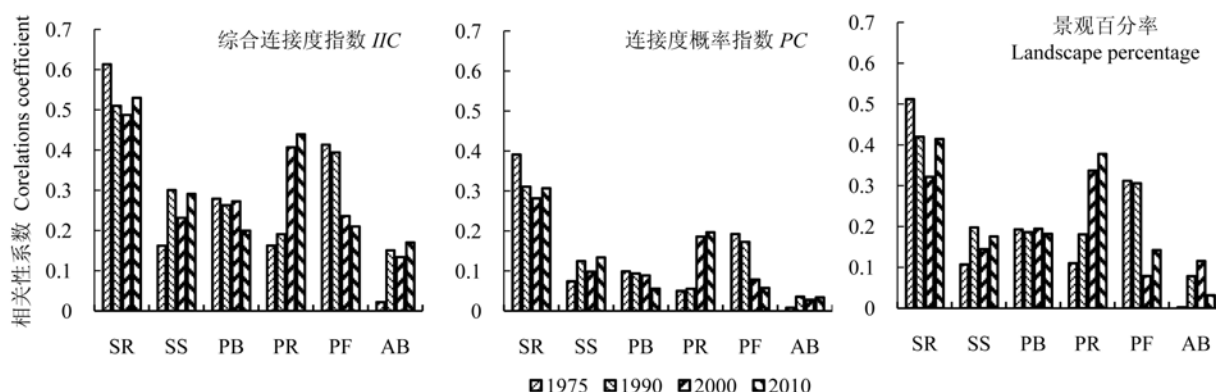


图5 物种丰富度和各功能群与不同年份IIC、PC和景观百分率之间的相关关系。SR: 物种丰富度; SS: 灌木与半灌木; PB: 多年生丛生禾草; PR: 多年生根茎禾草; PF: 多年生杂类草; AB: 一二年生草本。

Fig. 5 Correlation between diversity indices (IIC) and landscape (PC) indices at different time: SR, Species richness; SS, Shrub and semi-shrub; PB, Perennial bunchgrasses; PR, Perennial rhizome grass; PF, Perennial forbs; AB, Annuals and biennials.

相关关系。因此,我们认为,矿产开发导致的景观格局变化是影响研究区当前植物群落物种多样性分布格局的主要原因(Lindborg *et al.*, 2004; Roy Chowdhury, 2006; Cristofoli *et al.*, 2010)。

3.2 物种多样性对周边景观格局变化的响应存在一定的时滞

Tilman(1994)指出,在人类活动较频繁的地区,物种的存活与同一时间景观结构的破碎化不同步:随着周围生境的消失,经过一段时间的缓冲后,物种才会面临从这个地区消失的危险。景观变化和物种响应之间存在的这种时间上的滞后现象,反映了当前的和未来的物种分布格局与早期景观特征之间的关系(Diamond, 1972; Koyanagi *et al.*, 2012)。本文结果显示,草原植被的当前物种多样性分布格局与开矿前和开矿初期景观格局密切相关。这可以理解为研究区物种多样性对周边景观格局变化的响应也存在一定的时间滞后。这一现象在其他研究中也得到了证实(Domon *et al.*, 2007; Cousins, 2009; Cristofoli *et al.*, 2010; Koyanagi *et al.*, 2012; Purschke *et al.*, 2012)。可见,研究区现在草地植被的物种多样性分布格局是早期土地利用及景观历史导致的结果(Foster, 1992; Schrott *et al.*, 2005)。

3.3 研究区4–8 km范围的区域种库决定了小尺度的物种多样性

种库假说认为物种多样性不仅与生境条件和生态系统过程有关,也受区域种库的限制,而区域

种库对物种多样性的影响由地史过程(如冰期、地质时代)和区域过程(物种形成、迁移扩散以及消亡)决定(Zobel *et al.*, 1998)。某一生境类型的面积越大,生境连接度越高,种库越大,越有利于物种迁移和扩散(Williams, 1964; 方精云等, 2009),物种形成和存活概率越大,实际群落中的物种丰富度也就越高(Wilson, 1992; Van Dorp *et al.*, 1996)。

本研究比较了7种空间尺度下物种丰富度与代表景观结构和配置的3个指数之间的关系,发现物种丰富度与3种景观指数的相关关系在4–8 km范围内较高,而在小于4 km及10 km的缓冲区上相关性较低。因此,我们认为小区域物种多样性是由相对较大范围的区域种库决定的,研究区每个样地物种多样性的维持需要4–8 km范围的周边生境为其提供种库;但是更大范围的生境面积(如10 km或以上)就失去了种库的意义,这可能与草原物种的扩散能力有关。

3.4 不同繁殖策略及传播方式是受损生态系统物种多样性维持的重要机制

植物繁殖体的扩散不仅受到繁殖体自身特性(大小、重量、有无特殊构造等)的影响(Tackenberg *et al.*, 2003),还受到传播媒介、地形条件(李博, 2000; 杨持, 2008)和生境连接度的影响(Ozinga *et al.*, 2004)。本研究进一步对不同功能群物种丰富度与3个景观指数的相关性分析发现不同功能群在时间和空间尺度上均有差异。其中,多年生杂类草和

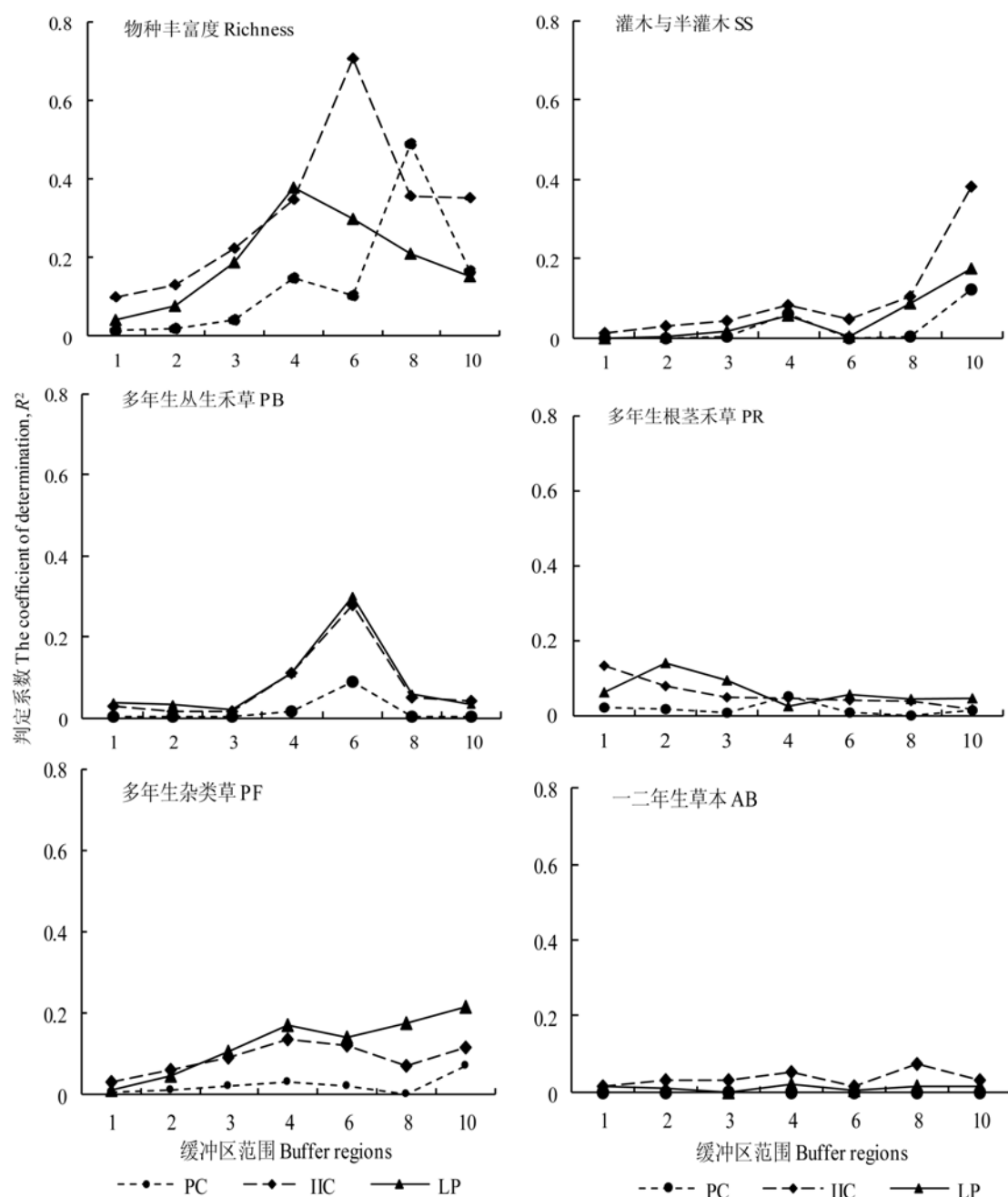


图6 多样性指数与IIC、PC和景观百分率(LP)的相关性判定系数(R^2)随缓冲区大小(单位: km)的变化。圆点虚线为与PC的相关性判定系数, 棱形虚线为与IIC的相关性判定系数, 三角形实线为与景观百分率的相关性判定系数。SR: 物种丰富度; SS: 灌木与半灌木; PB: 多年生丛生禾草; PR: 多年生根茎禾草; PF: 多年生杂类草; AB: 一二年生草本。

Fig. 6 Coefficient of determination between diversity indices and landscape indices change with different buffers (Unit: km): dotted line with circle indicate R^2 between diversity and PC; dotted line with prism indicate R^2 between diversity and IIC; solid line with triangle indicate R^2 between diversity and landscape percentage. SR, Species richness; SS, Shrub and semi-shrub; PB, Perennial bunchgrasses; PR, Perennial rhizome grass; PF, Perennial forbs; AB, Annuals and biennials.

多年生根茎禾草功能群与景观格局之间关系最为密切, 多年生杂类草与开矿前和开矿初期(1975年和1990年)景观格局的相关关系明显, 并且在较大的空间范围内更显著; 而多年生根茎禾草与景观格

局的关系与多年生杂类草正好相反。这可能与不同功能群的繁殖策略有关(Purschke *et al.*, 2012): 多年生杂类草中大多数物种以有性繁殖为主, 而多年生根茎禾草以营养繁殖(无性繁殖)为主。无性繁殖不

需要经过复杂的有性过程、繁殖体的扩散和胚胎发育阶段(周云龙, 2004), 因此, 该类物种的长距离、长时间扩散和传播率较小, 而是更集中于短时间和短距离的传播(Clark *et al.*, 1999), 从而表现出与大的空间范围和开矿前和开矿初期景观格局的关系较弱。而以有性繁殖为主的植物物种的繁殖体能够完成较长时间、较长距离的扩散和传播(Kubitzki, 1983; Van Dorp *et al.*, 1996; Clark *et al.*, 1999), 同时, 大面积的生境还能够提供更多繁殖体的迁入与定居的机会(Zobel *et al.*, 1998; Bossuyt *et al.*, 2006)。

灌木与半灌木、多年生丛生禾草和一二年生草本与景观格局之间的关系也有不同的特征。如, 多年生丛生禾草与景观格局之间表现出较弱的相关性, 相关系数在6 km的缓冲区上出现峰值。一方面可能是由于该功能群多为建群种, 可在频繁的干扰下发生物种替代, 因此即使该功能群内物种组成发生了改变, 物种丰富度的变化却并不显著; 另一方面, 该类植物种子大多具有长芒和芒针, 能够通过风和动物进行远距离传播, 因此不受小尺度生境破碎的限制, 但是仍然受到较大尺度(如6 km范围)景观格局变化的影响。一二年生草本物种多样性与景观格局之间的相关性始终保持最低, 一方面是因为它们生命周期短, 是能够真正通过进化上的改变避免灭绝的类群(Casper, 2010); 另一方面, 一二年生草本没有特殊的生境要求, 并且该类植物繁殖体的体积小, 种子大多有刺毛、翅等特殊构造, 可以在大范围内传播, 易于在破碎化的生境中定居和存活(Koyanagi *et al.*, 2012; Tackenberg *et al.*, 2003), 即使是在被开垦的耕地或人工恢复植被中也能够存活(Fischer *et al.*, 1997)。因此不受生境条件及周边景观格局的限制。

综上, 由于长时间、大规模矿产开发导致的研究区景观格局变化, 是形成当前物种多样性异质性分布的主要原因, 这种景观格局的变化在影响区域种库大小的同时减少了生境之间的联通度, 影响物种在生境斑块的迁入和定居能力, 进而影响物种多样性的分布格局及维持能力。然而, 物种能够通过不同的传播策略及种子传播方式来不断地响应和适应持续变化当中的生境条件(Tackenberg *et al.*, 2003)。在这种适应和响应的过程中, 物种对生境面积大小和生境斑块之间的距离有严格的要求, 在斑块之间的扩散和定居也需要一定的时间(Kuussaari

et al., 2009)。因此, 景观格局对物种作用的时空耦合效应是研究区物种多样性分布格局形成的主要原因。

3.5 矿区受损生态系统恢复的建议

矿区植被破坏、水土流失、环境污染、生物多样性丧失等一系列生态问题, 严重威胁着人类的生存与发展(陈灵芝和陈伟烈, 1995), 急需全面进行生态恢复。我们认为, 在植被重建过程中, 应充分依据景观生态学理论, 合理规划复垦植被的空间分布, 促进本土野生多年生植物成功定居在人工重建的生态系统中, 保护矿区生物多样性, 维持矿区生态系统的健康与稳定。依据本研究结果, 矿区当前物种多样性的分布格局是早期土地利用方式遗留的结果, 需要很长时间的恢复过程。不过, 通过对目前生境条件的人工恢复, 我们仍然有机会减缓小区域草地植物物种的消失和物种多样性的丧失速率(Kuussaari *et al.*, 2009)。

由不同功能群传播方式及传播能力的差异性来看, 在选择矿区复垦先锋植物时, 应重视物种的传播距离和定居能力。就伊敏矿区而言, 应优先考虑大针茅(*Stipa grandis*)、贝加尔针茅(*S. baicalensis*)等本土野生多年生丛生禾草物种。作为该区草原植被的建群种, 它们能够适应当地的环境条件, 种子传播方式以风和动物传播为主(周云龙, 2004), 传播的距离较远, 因此不易受到生境面积和生境距离的限制。相比之下, 羊草(*Leymus chinensis*)、冰草(*Agropyron cristatum*)等根茎禾草虽然也是该地区草地的建群物种, 但其繁殖策略主要以无性繁殖为主(周云龙, 2004), 其后代传播明显地受到生境条件的限制, 不适于作为破碎化的、退化生态系统中的先锋复垦植物。

在大规模的生境丢失和破碎化情况下, 如果没有人为进行恢复, 物种很难在其中传播和长时间存活。如, 依据本文结果可以推出, 当一个面积足够小的斑块失去了6 km甚至更大范围内相邻生境斑块时, 多年生丛生禾草的物种也很难迁入并定居在这个斑块, 那么依据Casper(2010)的观点, 这个地区最后剩下的也只有杂草而已。

参考文献

- Bai YF, Han XG, Wu JG, Chen ZZ, Li LH (2004) Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature*, **431**, 181–184.

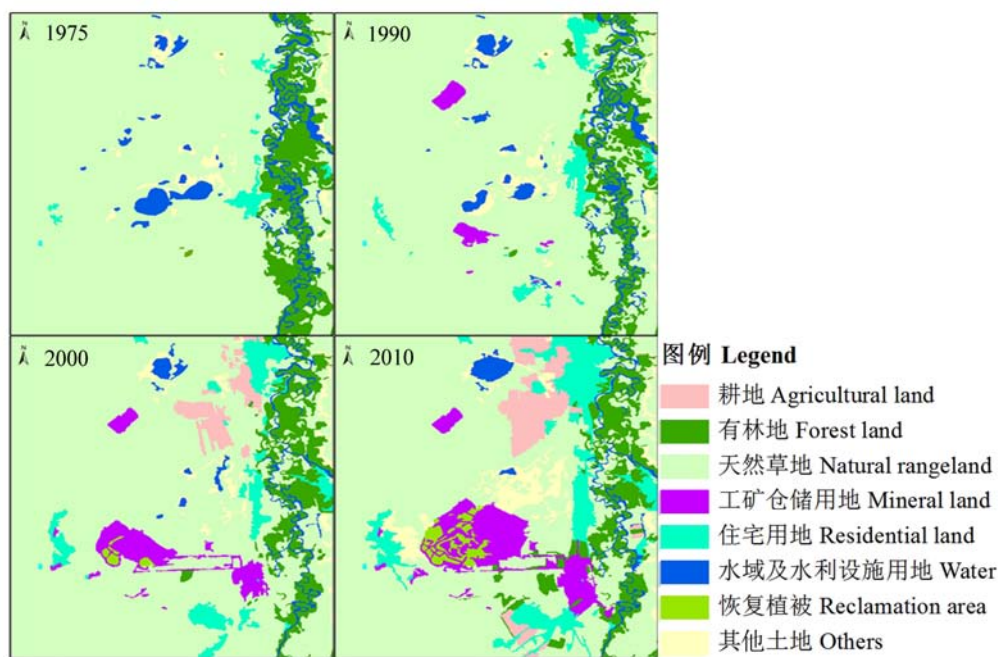
- Bai ZK (白中科), Duan YH (段永红), Yang HY (杨红云), Fu H (付慧), Lü CJ (吕春娟), Ma R (马锐) (2006) Forecast of influence of coal-mining subsidence on soil erosion and land use. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering* (农业工程学报), **6**, 67–70. (in Chinese with English abstract)
- Baranyi G, Saura S, Podani J, Jordán F (2011) Contribution of habitat patches to network connectivity: redundancy and uniqueness of topological indices. *Ecological Indicators*, **11**, 1301–1310.
- Bodin Ö, Saura S (2010) Ranking individual habitat patches as connectivity providers: integrating network analysis and patch removal experiments. *Ecological Modelling*, **221**, 2393–2405.
- Bossuyt B, Butaye J, Honnay O (2006) Seed bank composition of open and overgrown calcareous grassland soils—a case study from Southern Belgium. *Journal of Environmental Management*, **79**, 364–371.
- Cadotte MW, Dinnage R, Tilman D (2012) Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology*, **93**, 223–233.
- Casper JK (2010) *Changing Ecosystems: Effects of Global Warming*. An Imprint of Infobase Publishing, New York.
- Chapin III FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**, 234–242.
- Chen LZ (陈灵芝), Chen WL (陈伟烈) (1995) *Studies on Degraded Ecosystems in China* (中国退化生态系统研究). Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Clark JS, Silman M, Kern R, Macklin E, HilleRisLambers J (1999) Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, **80**, 1475–1494.
- Cousins SAO (2009) Landscape history and soil properties affect grassland decline and plant species richness in rural landscapes. *Biological Conservation*, **142**, 2752–2758.
- Cousins SAO, Aggemyr E (2008) The influence of field shape, area and surrounding landscape on plant species richness in grazed ex-fields. *Biological Conservation*, **141**, 126–135.
- Cousins SAO, Ohlson H, Eriksson O (2007) Effects of historical and present fragmentation on plant species diversity in semi-natural grasslands in Swedish rural landscapes. *Landscape Ecology*, **22**, 723–730.
- Cousins SAO, Eriksson O (2002) The influence of management history and habitat on plant species richness in a rural hemiboreal landscape, Sweden. *Landscape Ecology*, **17**, 517–529.
- Cristofoli S, Monty A, Mahy G (2010) Historical landscape structure affects plant species richness in wet heathlands with complex landscape dynamics. *Landscape and Urban Planning*, **98**, 92–98.
- Diamond JM (1972) Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **69**, 3199–3203.
- Domon G, Bouchard A (2007) The landscape history of Godmanchester (Quebec, Canada): two centuries of shifting relationships between anthropic and biophysical factors. *Landscape Ecology*, **22**, 1201–1214.
- Fang JY (方精云), Wang XP (王襄平), Tang ZY (唐志尧) (2009) Local and regional processes control species richness of plant communities: the species pool hypothesis. *Biodiversity Science* (生物多样性), **17**, 605–612. (in Chinese with English abstract)
- Fernández-Manso A, Quintano C, Roberts D (2012) Evaluation of potential of multiple endmember spectral mixture analysis (MESMA) for surface coal mining affected area mapping in different world forest ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, **127**, 181–193.
- Fischer M, Stöcklin J (1997) Local extinctions of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950–1985. *Conservation Biology*, **11**, 727–737.
- Foster DR (1992) Land-use history (1730–1990) and vegetation dynamics in central New England, USA. *Journal of Ecology*, **80**, 753–772.
- Harrison S, Bruna E (1999) Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography*, **22**, 225–232.
- Harrison S, Cornell H (2008) Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters*, **11**, 969–979.
- Isbell FI, Polley HW, Wilsey BJ (2009) Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: patterns and processes. *Ecology Letters*, **12**, 443–451.
- Jentsch A, Steinbauer MJ, Alt M, Retzer V, Buhk C, Beierkuhnlein C (2012) A systematic approach to relate plant-species diversity to land use diversity across landscapes. *Landscape and Urban Planning*, **107**, 236–244.
- Johansson LJ, Hall K, Prentice HC, Ihse M, Reitalu T, Sykes MT, Kindström M (2008) Semi-natural grassland continuity, long-term land-use change and plant species richness in an agricultural landscape on Öland, Sweden. *Landscape and Urban Planning*, **84**, 200–211.
- Keymer JE, Marquet PA, Velasco-Hernández JX, Levin SA (2000) Extinction thresholds and metapopulation persistence in dynamic landscapes. *The American Naturalist*, **156**, 478–494.
- Koyanagi T, Kusumoto Y, Yamamoto S, Okubo S, Iwasaki N, Takeuchi K (2012) Grassland plant functional groups exhibit distinct time-lags in response to historical landscape change. *Plant Ecology*, **213**, 327–338.
- Koyanagi T, Kusumoto Y, Yamamoto S, Okubo S, Takeuchi K (2009) Historical impacts on linear habitats: the present distribution of grassland species in forest-edge vegetation. *Biological Conservation*, **142**, 1674–1684.
- Kubitzki K (1983) *Dispersal and Distribution: An International Symposium*. Parey Press, Hamburg.
- Kull K, Zobel M (1991) High species richness in an Estonian wooded meadow. *Journal of Vegetation Science*, **2**, 715–718.

- Kuussaari M, Bommarco R, Heikkinen RK, Helm A, Krauss J, Lindborg R, Öckinger E, Pärtel M, Pino J, Rodà F (2009) Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 564–571.
- Li B (李博) (2000) *Ecology* (生态学). Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Lindborg R (2007) Evaluating the distribution of plant life-history traits in relation to current and historical landscape configurations. *Journal of Ecology*, **95**, 555–564.
- Lindborg R, Eriksson O (2004) Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology*, **85**, 1840–1845.
- Maurer K, Weyand A, Fischer M, Stöcklin J (2006) Old cultural traditions, in addition to land use and topography, are shaping plant diversity of grasslands in the Alps. *Biological Conservation*, **130**, 438–446.
- Odland A, Birks H (1999) The altitudinal gradient of vascular plant richness in Aurland, western Norway. *Ecography*, **22**, 548–566.
- Ozinga WA, Bekker RM, Schaminee JH, Van Groenendael JM (2004) Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. *Journal of Ecology*, **92**, 767–777.
- Pascual-Hortal L, Saura S (2006) Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape Ecology*, **21**, 959–967.
- Pimm S, Russell G, Gittleman J, Brooks T (1995) The future of biodiversity. *Science*, **269**, 347–350.
- Purschke O, Sykes MT, Reitalu T, Poschlod P, Prentice HC (2012) Linking landscape history and dispersal traits in grassland plant communities. *Oecologia*, **168**, 773–783.
- Ricklefs RE (2012) Naturalists, natural history, and the nature of biological diversity. *The American Naturalist*, **179**, 423.
- Roy Chowdhury R (2006) Landscape change in the Calakmul Biosphere Reserve, Mexico: modeling the driving forces of smallholder deforestation in land parcels. *Applied Geography*, **26**, 129–152.
- Saura S, Estreguil C, Mouton C, Rodríguez-Freire M (2011) Network analysis to assess landscape connectivity trends: application to European forests (1990–2000). *Ecological Indicators*, **11**, 407–416.
- Schrott GR, With KA, King AW (2005) On the importance of landscape history for assessing extinction risk. *Ecological Applications*, **15**, 493–506.
- Soons M, Messelink J, Jongejans E, Heil G (2005) Habitat fragmentation reduces grassland connectivity for both short-distance and long-distance wind-dispersed forbs. *Journal of Ecology*, **93**, 1214–1225.
- Stinson KA, Campbell SA, Powell JR, Wolfe BE, Callaway RM, Thelen GC, Hallett SG, Prati D, Klironomos JN (2006) Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *PLoS Biology*, **4**, 140.
- Tackenberg O, Poschlod P, Bonn S (2003) Assessment of wind dispersal potential in plant species. *Ecological Monographs*, **73**, 191–205.
- The Explorer Group of Chinese Academy of Science in Ningxia (中国科学院内蒙古宁夏综合考察队) (1985) *Vegetation in Inner Mongolia* (内蒙古植被). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Tilman D, May RM, Lehman CL, Nowak MA (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, **371**, 65–66.
- Tischendorf L, Fahrig L (2000) On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, **90**, 7–19.
- Van Dorp D, Van den Hoek W, Daleboudt C (1996) Seed dispersal capacity of six perennial grassland species measured in a wind tunnel at varying wind speed and height. *Canadian Journal of Botany*, **74**, 1956–1963.
- Vellend M, Verheyen K, Jacquemyn H, Kolb A, Van Calster H, Peterken G, Hermy M (2006) Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology*, **87**, 542–548.
- Williams CB (1964) *Patterns in the Balance of Nature and Related Problems of Quantitative Ecology*. Academic Press, New York.
- Wilson DS (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, **73**, 1984–2000.
- Wu JG (2013) Key concepts and research topics in landscape ecology revisited: 30 years after the Allerton Park workshop. *Landscape Ecology*, **28**, 1–11.
- Yang C (杨持) (2008) *Ecology* (生态学), 2nd edn. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhou YL (周云龙) (2004) *Plant Biology* (植物生物学). Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Zobel M, Maarel E, Dupré C (1998) Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. *Applied Vegetation Science*, **1**, 55–66.

(责任编辑: 马克明 责任编辑: 周玉荣)

附图I 内蒙古伊敏露天煤矿矿区4期土地利用动态图

Appendix I Land use/cover change (LUCC) of the Yimin mining area in Inner Mongolia
(<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/w2013-130-1.pdf>)



附图I 内蒙古伊敏露天煤矿矿区4期土地利用动态图

Appendix I Land use/cover change (LUCC) of the Yimin mining area in Inner Mongolia