

# 松嫩草地植物群落物种多度–分布关系及其解释

韩大勇 杨允菲\*

(东北师范大学草地科学研究所, 教育部植被生态科学重点实验室, 长春 130024)

**摘要:** 物种多度–分布关系是生物多样性科学的关键问题之一, 但目前对其解释尚未有统一的观点, 生态幅假说和集合种群动态理论是其中两个有代表性的假说。作者以松嫩平原羊草(*Leymus chinensis*)草甸的代表性群落羊草–杂类草群落斑块为研究对象, 分别于2007年和2008年调查了其植物生长型组成和斑块距离, 来检验上述两个假说对物种多度–分布关系的解释能力。作者提出以生长型适应指数(growth-form adaption index, GAI)作为生态幅的衡量指标, 以最小斑块距离来反映植物的扩散和定居过程。结果表明: 在生境尺度上, 物种的多度和分布成显著正相关, 且多度–分布关系在年际间相对稳定。物种的多度和分布均与植物生长型密切相关, 分布广、多度高的物种以根茎型、直立型或分枝型为主, 分布窄、多度低的物种以莲座型或刷状根型为主。GAI与物种的多度和分布均成显著线性正相关, 少数物种的分布广, 多数物种的分布窄, 直接支持了生态幅假说。最近斑块距离与物种的多度和分布均成显著幂函数负相关, 而群落相似性与斑块距离无显著相关性, 因此本结果并未直接支持集合种群动态理论, 但扩散过程可能是影响羊草草甸植物群落种多度–分布关系的重要潜在机制之一。

**关键词:** 植物群落斑块, 生长型适应指数, 斑块距离, 扩散, 生态幅假说, 集合种群动态理论, 羊草草甸

## Species abundance–distribution relationship and its interpretation in plant communities on the Songnen grasslands, China

Dayong Han, Yunfei Yang\*

Key Laboratory of Vegetation Ecology, Ministry of Education, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024

**Abstract:** The species abundance–distribution relationship (SAD) is a key issue in biodiversity science, yet there is no consensus about the mechanism that shape the SAD. The two most widely-recognized explanations are Brown's niche breadth hypothesis and metapopulation dynamics theory. To test these two hypotheses on the Songnen grasslands, we investigated plant species growth-form composition and interpatch distance in *Leymus chinensis*–forb community patches in 2007 and 2008. We employed a growth-form adaption index (GAI), a measure of species adaptation, as a surrogate for species niche breadth and employed shortest distance to nearest patch to indicate the dispersal and colonization process of plant species. Two-year data showed that a species' local abundance was positively correlated with this species' regional distribution. Furthermore, the SAD showed no obvious variation among years. Both abundance and distribution of a species were closely correlated with plant growth-form; species with higher abundance and wider distributions were mainly comprised of rhizomatous root, erect grass-like stem, or erect dicot stem growth forms. By contrast, species with lower abundance and narrow distributions were mainly comprised of basal rosette stem or bushy root growth forms. GAI was both positively and linearly correlated with abundance and distribution of a species. A few species were distributed widely, whereas most species were distributed more narrowly. This result directly supports the niche breadth hypothesis. Shortest distance to nearest patch exhibited a negative power-law correlation with both abundance and distribution of a species, whereas no correlation was detected between species composition similarity index and distance of patch pairs, results which failed to support the metapopulation dynamic theory. We argue that dispersal processes may be an important potential mechanism

收稿日期: 2013-08-19; 接受日期: 2014-05-08

基金项目: 国家自然科学基金(31170504)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: yangyf@nenu.edu.cn

for shaping the SAD relationship of the plant communities in Songnen *Leymus chinensis* meadows.

**Key words:** plant community patch, growth-form adaption index, interpatch distance, dispersal, niche breadth hypothesis, metapopulation dynamics theory, *Leymus chinensis* meadow

物种的多度和分布关系是生物多样性科学的基本问题之一(马克明, 2003; 彭少麟等, 2003; Kadmon & Allouche, 2007; McGill *et al.*, 2007), 也是生物多样性保护与管理的重要理论依据。对于植物群落而言, 其种类组成主要受生态位限制和植物竞争-扩散权衡的影响(Gilbert & Lechowicz, 2004)。基于生态位理论的生态幅假说(niche breadth hypothesis)指出, 植物的生态幅、竞争能力及养分利用效率越高, 其多度和分布范围就越大。泛化种(generalist species)具有较高的局域多度, 分布范围较广, 而特化种(specialist species)分布范围窄, 在局域群落中多度低(Brown, 1984; Maurer, 1990; Venier & Fahrig, 1996; Holt *et al.*, 1997)。而生态幅受植物种子生产和散布特性(Eriksson & Jakobsson, 1998; Guo *et al.*, 2000)、密度依赖性(Comita *et al.*, 2010; Adler, 2011)、个体大小(Gaston & Kunin, 1997)等因素的强烈制约。例如, Eriksson和Jakobsson(1998)对瑞典草地群落的研究发现, 具有中等种子大小和产量的植物往往分布范围较广。除局部生态过程外, 植物群落的空间动态过程同样影响着物种多度-分布关系。基于物种扩散过程的集合种群动态理论(metapopulation dynamics theory)指出, 在源-汇型集合种群中, 源种群可以为其附近的汇种群提供繁殖体, 维持其生存, 从而影响群落种类组成和种间关系(Boeken & Shachak, 1998)。而且, 泛化种往往具有较低的局域灭绝率和较高的局域定居率, 以及较大的区域分布范围(Hanski *et al.*, 1993; Gyllenberg & Hanski, 1997; Hanski, 2009)。

然而, 无论是植物的资源利用能力、竞争能力和抗干扰能力, 还是个体大小以及种子的生产和扩散过程, 均与植株的分枝形态、分枝强度, 以及根系形态等生长型特征有关。丛生型植物倾向于产生大量微小种子, 而直立型根茎植物倾向于产生少量较大种子(杨允菲和祝玲, 1994, 1995)。如丛生型一年生植物虎尾草(*Chloris virgata*)种子源库密度是多年生根茎型植物羊草(*Leymus chinensis*)的164.8倍(燕雪飞和杨允菲, 2007), 曾彦军等(2003)在内蒙古草原的研究也表明一年生植物较多年生根茎植物

产生更多的种子。杨允菲等(2004)对松嫩平原野大麦(*Hordeum brevisubulatum*)无性系种群的研究表明, 野大麦无性系芽数与分蘖丛径间存在显著正相关关系, 分蘖强度显著影响野大麦局域种群数量。因此, 生长型不仅可以反映植物种群数量、种子库等多度属性特征, 而且可以反映植物定居、更新、扩散等分布属性特征。但以往有关生长型的研究多见于植物群落结构分析(李建东和杨允菲, 2002, 2003a, b, 2004), 而有关物种多度-分布关系的植物群落局部生态过程分析鲜见报道。

本文假设植物生长型与物种多度和分布具有密切的内在联系, 以松嫩平原羊草草甸的代表性群落类型羊草-杂类草群落为研究对象, 调查了该群落内不同大小斑块的植物生长型组成特征和斑块间距离, 并以生长型适应指数(growth-form adaption index, GAI)作为生态幅衡量指标, 以最小斑块距离来反映植物扩散和定居过程, 探讨生长型和扩散作用对植物多度和分布的影响, 检验生态幅假说和集合种群动态理论。

## 1 方法

### 1.1 研究地点

松嫩平原位于欧亚草原带的最东端, 处于北温带大陆性季风气候区。年均降水量在470 mm左右, 最大值出现在7-8月, 年均蒸发量为1,600-1,800 mm, 最大值出现在4-5月。年平均气温为4-5℃, 无霜期为140-150 d, 冻土深度在2 m左右(韩大勇等, 2007)。

研究地点位于松嫩平原南部吉林省长岭县腰井子羊草草原保护区(40°40'-40°44' N, 123°45'-123°47' E)西南角的东北师范大学松嫩草地生态试验站的长期生态实验地内。实验地面积50 ha, 自2004年起用铁丝网围封, 西侧和南侧为农田, 种植向日葵(*Helianthus annuus*)、玉米(*Zea mays*)等作物, 东侧和北侧为羊草草甸。本研究开始时实验地已经过近4年的恢复演替, 实验地内羊草-杂类草群落、芦苇(*Phragmites communis*)群落及一年生盐生植物群落分布面积最大, 羊草-杂类草群落与其他群落

呈复合体分布,形成不同大小、不同形状的斑块(韩大勇等, 2007; Han *et al.*, 2009)。

羊草-杂类草群落为羊草草甸的代表性群落类型,主要发育于开阔的平原以及湿润、盐碱含量低的低平地苏打草甸土上,亦少见于轻度盐碱土上,具有复杂的层片结构和种类组成,上层以羊草、鸡儿肠(*Kalimeris integrifolia*)和黄蒿(*Artemisia scoparia*)为主,下层常见蔓委陵菜(*Potentilla flagellaris*)、寸草苔(*Carex duriuscula*)和野韭(*Allium odorum*)等草甸成分(李建东等, 2001; 韩大勇等, 2007, 2012)。

## 1.2 植被调查

分别于2007年9月上旬和2008年8月下旬进行野外调查。调查时选择外貌一致、分布边界清晰可辨的羊草-杂类草群落的孤立斑块作为研究对象,总计调查了24个斑块(附表1)。首先在每个斑块的中心点用GPS定位,记录地理坐标作为计算距离的依据,然后用测尺根据斑块形状按圆形、三角形、菱形或梯形测量获得计算面积的有关参数。取样时依斑块最长轴线近似于等距离设置样方,兼顾避开大小不等的无性系单优聚块,以尽可能包含大多数杂类草。样方面积均为1 m<sup>2</sup>,其中,面积<50 m<sup>2</sup>的斑块设置3个样方,51–100 m<sup>2</sup>的设置4个样方,>101 m<sup>2</sup>的设置5个样方,共调查了96个样方。调查内容包括群落盖度和高度,其中盖度采用Braun-Blanquet七级制估测,分别为r、+、1、2、3、4、5,对应赋值分别为0.5%、1%、2.5%、12.5%、37.5%、62.5%和87.5%(李建东和郑慧莹, 1983)。

## 1.3 数据分析

### 1.3.1 植物生长型界定及类型划分

本文中植物生长型仅就成株的茎或根生长形态而言。地上部根据茎的生长形态和叶片排列方式及其发育程度建立株生长型(stem growth-form, SGF)分类系统,包括直立型(erect grass-like stem, EG)、分枝型(erect dicot stem, ED)、匍匐型(prostrate or climbing stem, PC)、丛生型(caespitose stem, CS)、莲座型(basal rosette stem, BRo)和半莲座型(semi-rosette stem, SR),总计6类;地下部根据根系形态、主根和侧根发育程度建立根生长型(root growth-form, RGF)分类系统,包括根茎型(rhizomatous root, R)、刷状根型(bushy root, BR)、直根型(taproot, TR)和鳞茎型(bulbous root, B),总计4类。详细划分标准参阅文献李建东(1979)。

### 1.3.2 数据处理

(1)种的多度和分布估计。本研究中,种的多度使用重要值数据,重要值=100×(相对盖度+相对高度)/2。经回归分析,物种占据的斑块数和占据的样方数呈极显著正相关( $r = 0.934$ ,  $P < 0.001$ ,  $N = 63$ ),因此本文利用物种占据的斑块数来估计其分布范围。

(2)种的频度分布特征。统计占据不同斑块数的物种数来获得初步频度分布数据,然后以3作为倍程,分别统计出现于1–3、4–6、7–9、10–12、13–15、16–18、19–21、22–24个斑块的种数,来考察种的频度分布特征。两年参与分析的种数均为63种。

(3)RDA排序(redundancy analysis)。分析生长型对物种多度的影响,所有种均纳入分析。生长型仅包括6种优势类型,即3种株生长型(直立型、分枝型和丛生型)和3种根生长型(直根型、根茎型和刷状根型)(李建东和杨允菲, 2002)。排序时,以每个斑块中各生长型所占比例作为环境数据。为增加数据的正态性,植物多度数据采用重要值来计算,所有数据均未作转换。以相关性最高的前两轴作排序图。

(4)回归分析。在物种多度-分布关系回归分析中,分别对种的多度和分布数据进行对数转换,利用单因素方差分析检验回归方程的显著性。在生长型和斑块距离与物种多度和分布的回归分析中,生长型适应指数(GAI)获得方法为:基于RDA排序结果,选取方差解释量最高的排序轴,以各物种在该轴的坐标值作为其GAI值,其值越大,生态幅越宽。根据集合种群理论(Hanski, 1994),最近斑块距离对群落种类组成影响最大,最能反映发生繁殖体交流的可能性,故以之作为斑块距离衡量指标,其值为某物种出现的斑块与其他斑块的最近距离,如果出现于多个斑块,则分别计算各斑块与其他斑块的最近距离,以最小值为准。上述回归分析中,GAI和最近斑块距离作为自变量,多度和分布作为因变量,利用单因素方差分析检验各回归方程的显著性。

(5)扩散过程分析。斑块间距离越近,植物群落物种的组成相似性越高,扩散作用越明显(Gilbert & Lechowicz, 2004)。本研究中,计算了每个斑块对的空间距离和Bray-Curtis相似性系数(韩大勇等, 2012),并对二者进行了相关性分析,以检验扩散过程在松嫩草地羊草-杂类草群落植物组成中的作用。Bray-Curtis指数基于种的重要值数据来计算。

(6)生长型组成分析。对比了分布广、多度高的物种和分布窄、多度低的物种的生长型组成特征。其中,分布广、多度高的物种为分布 $>10$ 、多度 $>1$ 的物种,2007年和2008年参与分析的种数分别为22种和21种,分布窄多度低的物种为分布 $<5$ 、多度 $<0.5$ 的种,两年参与分析的种数均为24种。

所有数据分析在Microsoft Excel 2007 (Microsoft Corporation, Redmond, USA), Canoco 4.5 for Windows (Microcomputer Power, Ithaca, USA)和SPSS 13.0 (SPSS Inc., Chicago, USA)软件上完成。统计显著水平设定为 $P = 0.05$ 、 $0.01$ 或 $0.001$ 。

## 2 结果

### 2.1 物种多度-分布关系

两年共调查到22科52属70种维管植物,2007年和2008年均调查到63种。两年间,绝大部分种类分布范围波动不明显,仅碱地肤(*Kochia scoparia* var. *sieversiana*)2008年分布范围较2007年增加了4倍多,碱地蒲公英(*Taraxacum sinicum*)分布范围增加了约1.6倍。与2007年相比,2008年消失种类和新增种类均为7种(附表2)。两个年度物种多度和分布均呈显著正相关关系( $P < 0.001$ ),自变量解释量均在90%左右,并且回归方程斜率和截距的年际差异不明显,表现出较高的稳定性(图1)。这从频度分布特征也能得到佐证,两个年度均以分布范围窄(占据1-6个斑块)的种类为主,占总种数50%以上,而分布范围广(占据19-24个斑块)的种类少,仅占总种数10%左右(图2)。

### 2.2 RDA排序

生长型对物种多度方差变异总解释量2007年为34%,2008年为25.7%。其中2007年与第一轴相关性最高的生长型为刷状根和直立型,与第二轴相关性最高的为丛生型和直立型;2008年与第一轴相关性最高的为根茎型和丛生型,与第二轴相关性最高的为根茎型和刷状根型,两年间群落生长型组成结构发生了波动。图3中,靠近中心的大多为稀有种,与生长型变量相关性不显著,散布于外围的大多为优势种和主要伴生种,与生长型变量相关性显著。在6个生长型变量中,直立型与根茎型,分枝型与直根型,丛生型与刷状根型的相关性均较高,与实际生态规律一致。

### 2.3 斑块距离和植物生长型与物种多度和分布的关系

物种分布和多度关系与斑块距离和生长型适应指数(GAI)均显著相关,所有回归方程均达到显著水平( $P < 0.05$ 或 $P < 0.001$ )。其中,GAI与多度和分布之间均符合线性关系,最近斑块距离与多度和分布均符合幂函数关系。最近斑块距离对物种多度和分布的变异解释量( $R^2$ )均在50-60%左右,普遍高于GAI解释量(约10-40%)(表1)。但是,随着斑块距离增加,群落物种的组成相似性系数无显著降低趋势( $P > 0.05$ )(图4)。另外,生长型组成结构分析表明,两年中,多度高、分布广的种类均以分枝型、直立型或根茎型所占比例最高,而多度低、分布窄的种类均以莲座型或刷状根型所占比例最高,两年中丛生型比例波动较大(图5)。

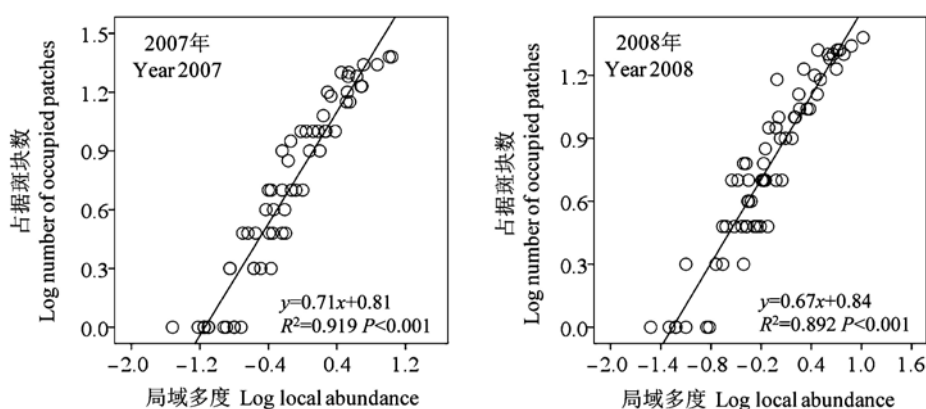


图1 松嫩草地羊草-杂类草群落物种多度-分布关系

Fig. 1 Species abundance-distribution relationship within a *Leymus chinensis*-forb community on Songnen grasslands (N = 63)

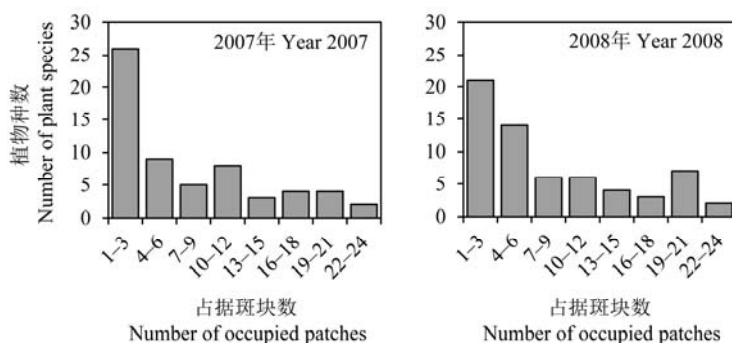
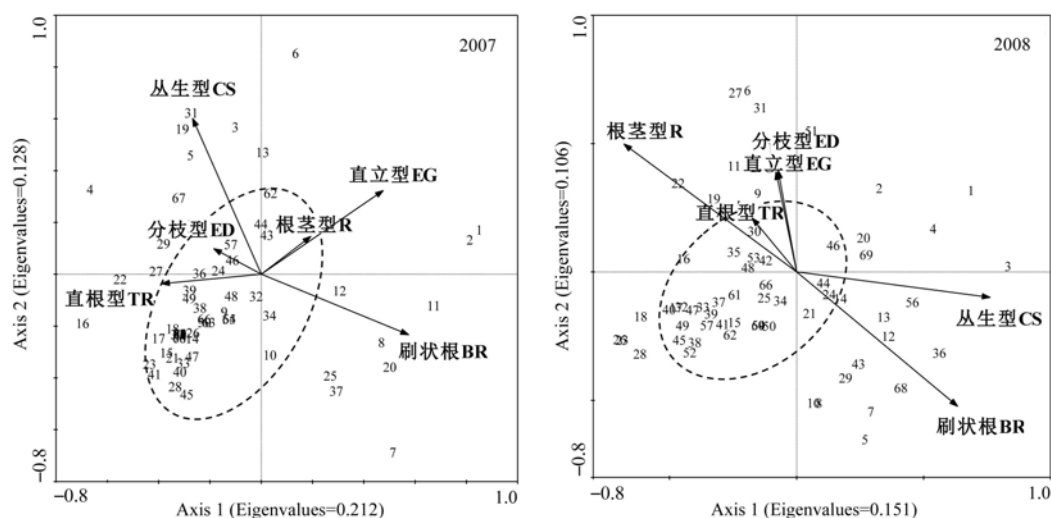


图2 松嫩草地羊草-杂类草群落物种频度分布

Fig. 2 Species frequency distribution characteristics within a *Leymus chinensis*-forb community on the Songnen grasslands



- |                                        |                                                       |                                          |
|----------------------------------------|-------------------------------------------------------|------------------------------------------|
| 1 羊草 <i>Leymus chinensis</i>           | 2 鸡儿肠 <i>Kalimeris integrifolia</i>                   | 3 狗尾草 <i>Setaria viridis</i>             |
| 4 黄蒿 <i>Artemisia scoparia</i>         | 5 野韭 <i>Allium odorum</i>                             | 6 芦苇 <i>Phragmites communis</i>          |
| 7 蔓委陵菜 <i>Potentilla flagellaris</i>   | 8 箭头唐松草 <i>Thalictrum simplex</i>                     | 9 寸草苔 <i>Carex duriuscula</i>            |
| 10 碱地蒲公英 <i>Taraxacum sinicum</i>      | 11 硬拂子茅 <i>Calamagrostis macrolepis</i>               | 12 兴安胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>       |
| 13 虎尾草 <i>Chloris virgata</i>          | 14 碱地肤 <i>Kochia scoparia</i> var. <i>sieversiana</i> | 15 毛秆野古草 <i>Arundinella hirta</i>        |
| 16 扁蓿豆 <i>Medicago ruthenica</i>       | 17 蒙古蒿 <i>Artemisia mongolica</i>                     | 18 并头黄芩 <i>Scutellaria scordifolia</i>   |
| 19 碱蒿 <i>Artemisia anethifolia</i>     | 20 细叶胡枝子 <i>Lespedeza hedysaroides</i>                | 21 多花米口袋 <i>Amblytropis multiflora</i>   |
| 22 西伯利亚蓼 <i>Polygonum sibiricum</i>    | 23 华北鸦葱 <i>Scorzonera albicaulis</i>                  | 24 斜茎黄耆 <i>Astragalus adsurgens</i>      |
| 25 日本旋覆花 <i>Inula japonica</i>         | 26 细叶地榆 <i>Sanguisorba tenuifolia</i>                 | 27 展枝唐松草 <i>Thalictrum squarrosum</i>    |
| 28 早开堇菜 <i>Viola prionantha</i>        | 29 阿尔泰狗娃花 <i>Aster altaicus</i>                       | 30 光稃茅香 <i>Hierochloa glabra</i>         |
| 31 砂引草 <i>Tournefortia sibirica</i>    | 32 蓬子菜 <i>Galium verum</i>                            | 33 细叶沙参 <i>Adenophora stenophylla</i>    |
| 34 白莲蒿 <i>Artemisia gemelinii</i>      | 35 拂子茅 <i>Calamagrostis epigeios</i>                  | 36 地梢瓜 <i>Cynanchum sibiricum</i>        |
| 37 苦苣菜 <i>Ixeris chinensis</i>         | 38 地榆 <i>Sanguisorba officinalis</i>                  | 39 驴耳风毛菊 <i>Saussurea glomerata</i>      |
| 40 防风 <i>Siler divaricatum</i>         | 41 女娄 <i>Turczaninowia fastigiata</i>                 | 42 艾蒿 <i>Artemisia argyi</i>             |
| 43 糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>  | 44 徐长卿 <i>Cynanchum paniculatum</i>                   | 45 野鸢尾 <i>Iris dichotoma</i>             |
| 46 猪毛菜 <i>Salsola collina</i>          | 47 大油芒 <i>Spodiopogon sibiricus</i>                   | 48 牛鞭草 <i>Hemarthria sibirica</i>        |
| 49 大花千里光 <i>Senecio megalanthus</i>    | 50 长裂苦苣菜 <i>Sonchus brachyotus</i>                    | 51 碱蓬 <i>Suaeda glauca</i>               |
| 52 百蕊草 <i>Thesium chinense</i>         | 53 裂叶蒿 <i>Artemisia laciniata</i>                     | 54 日本打碗花 <i>Calystegia japonica</i>      |
| 55 中华隐子草 <i>Cleistogenes chinensis</i> | 56 鹅绒藤 <i>Cynanchum chinense</i>                      | 57 白花马蔺 <i>Iris lactea</i>               |
| 58 赖草 <i>Leymus secalinus</i>          | 59 狼尾巴花 <i>Lysimachia barystachys</i>                 | 60 平车前 <i>Plantago depressa</i>          |
| 61 西伯利亚远志 <i>Polygala sibirica</i>     | 62 远志 <i>P. tenuifolia</i>                            | 63 朝鲜碱茅 <i>Puccinellia chinampoensis</i> |
| 64 草地麻头花 <i>Serratula yamatsutana</i>  | 65 华水苏 <i>Stachys chinensis</i>                       | 66 裂叶堇菜 <i>Viola dissecta</i>            |
| 67 野葱 <i>Allium sacculiferum</i>       | 68 知母 <i>Anemarrhena asphodeloides</i>                | 69 列当 <i>Orobanche coerulescens</i>      |
| 70 委陵菜 <i>Potentilla chinensis</i>     |                                                       |                                          |

图3 松嫩草地羊草-杂类草群落物种生长型与物种多度的冗余分析(RDA)排序图(2007年和2008年)。图中数字为物种代号。

Fig. 3 Ordination diagram of redundancy analysis (RDA) of species growth-form and species abundance of the *Leymus chinensis*-forb community on the Songnen grasslands in 2007 and 2008. The numbers in the figures represent plant species. BR, Bushy root; CS, Caespitose stem; ED, Erect dicot stem; EG, Erect grass-like stem; R, Rhizomatous root; TR, Taproot.

表1 松嫩草地羊草-杂类草群落斑块距离、物种生长型适应指数与物种多度、分布的回归方程及其显著性检验  
Table 1 Regression equations and associated significance tests between patch distance or the species growth-form adaption index (GAI) and species abundance or distribution of the *Leymus chinensis*-forb community on Songnen grasslands (N = 63)

自变量 Independent variables	因变量 Dependent variables	年度 Year	回归方程 Regression equations	决定系数 Coefficient of determination ( $R^2$ )	$P$
生长型适应指数 GAI	物种分布 Species distribution	2007	$y=10.67x-1.56$	0.223	<0.001
		2008	$y=7.48x+1.40$	0.135	0.030
	物种多度 Species abundance	2007	$y=4.65x-2.47$	0.412	<0.001
		2008	$y=2.81x-0.99$	0.205	<0.001
最近斑块距离 Shortest distance to other patches	物种分布 Species distribution	2007	$y=29.63x^{-0.88}$	0.647	<0.001
		2008	$y=25.53x^{-0.79}$	0.510	<0.001
	物种多度 Species abundance	2007	$y=6.64x^{-1.12}$	0.583	<0.001
		2008	$y=5.80x^{-1.07}$	0.472	<0.001

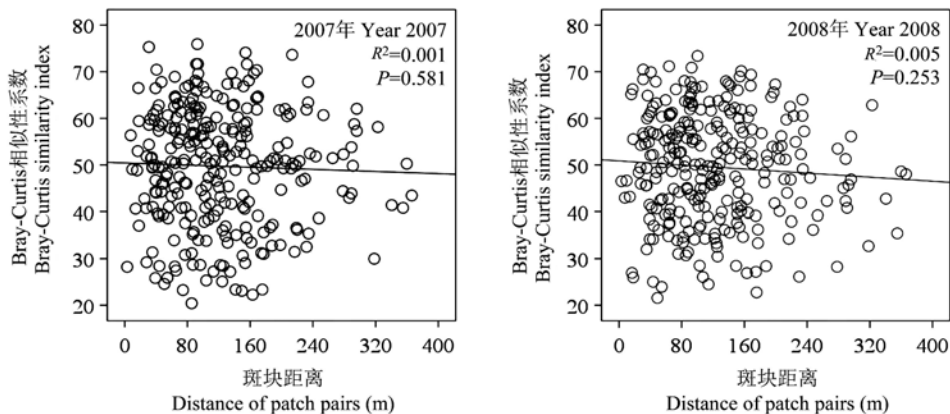


图4 松嫩草地羊草-杂类草群落植物组成相似性随斑块距离的变化  
Fig. 4 Changes of plant species composition similarity (Bray-Curtis index) along distance of patch pairs in a *Leymus chinensis*-forb community on the Songnen grasslands (N = 276)

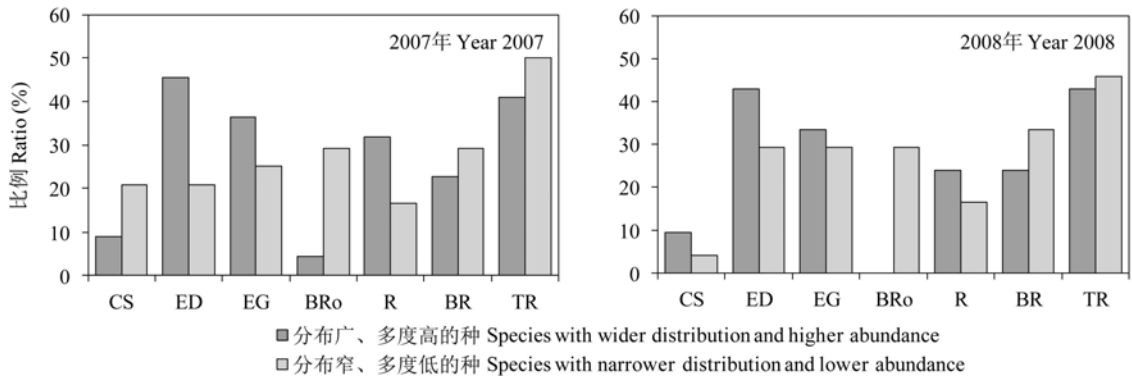


图5 松嫩草地羊草-杂类草群落分布广、多度高的物种和分布窄、多度低的物种的生长型组成对比。EG: 直立型; ED: 分枝型; PC: 匍匐型; CS: 丛生型; BRo: 莲座型; SR: 半莲座型。R: 根茎型; BR: 刷状根型; TR: 直根型; B: 鳞茎型。  
Fig. 5 Comparison of growth-form composition between species with wider distributions and higher abundance and species with narrower distributions and lower abundance in *Leymus chinensis*-forb community on the Songnen grasslands. EG, Erect grass-like stem; ED, Erect dicot stem; PC, Prostrate or climbing stem; CS, Caespitose stem; SR, Semi-rosette stem; BRo, Basal rosette stem. R, Rhizomatous root; BR, Bushy root; TR, Raproot; B, Bulbous root.

3 讨论

3.1 生物系统发育非独立性假说和取样效应假说

本研究利用两年数据证明了物种的多度和分

布在生境尺度上具有显著正相关关系, 并且年间相对稳定。群落中物种多度-分布的正相关关系已在植物、昆虫、鱼类、鸟类等不同类群中得到验证 (Gaston *et al.*, 1997, 2000), 但对其解释尚存在诸多

争论,主要有取样效应假说(sampling effect hypothesis)(Gaston, 1996; He & Gaston, 2000)、生物系统发育非独立性假说(phylogenetic non-independence hypothesis)(Kelly *et al.*, 1996)、生态幅假说和集合种群动态理论,尤以后两者备受关注。本研究中,同科甚至同属植物,如羊草与赖草(*Leymus secalinus*),以及菊科蒿属种类(*Artemisia* spp.)之间多度和分布的差异极大。取样效应一直是生态学研究无法回避的方法问题,主要是有可能低估群落中稀有种的分布,从而影响物种多度-分布关系(Gaston *et al.*, 1997)。但本研究的尺度小,调查时遗漏种的可能性很小,而且两年的多度和分布数据均表现为显著正相关关系,年际间决定系数波动也很小。因此,系统发育非独立性和取样效应不适合用来解释本研究中的物种多度-分布关系。

### 3.2 集合种群动态理论

当前群落生态学研究特征之一就是将空间动态过程引入了群落分析,而不仅仅依赖于局部生态位分化过程。集合种群理论已经表明,扩散作用是影响植物群落种类组成的主要过程之一(Hanski *et al.*, 1993; Boeken & Shachak, 1998; Gilbert & Lechowicz, 2004; Hanski, 2009)。但是,由于植物营固着生活,尤其是具有多年种子库的植物,其局部种群是来自土壤种子库还是来自其他斑块尚无法判定,测定其定居、灭绝、再定居过程十分困难(Cain *et al.*, 2000; 燕雪飞和杨允菲, 2000; Freckleton & Watkinson, 2002)。因此,对于植物斑块集合是否就是集合种群一直颇有争议,甚至有人持否定态度(Freckleton & Watkinson, 2002)。Eriksson (1996, 2000)认为生活史短、种子散布距离长的植物往往表现出集合种群特征;相反,生活史长、种子散布距离短的植物表现出无性种群(remnant population)特征。

通常来讲,判断是否为集合种群主要取决于两个方面:一是空间动态过程,二是年际波动性(Hanski, 1982; Guo *et al.*, 2000; Heino, 2005)。在本研究调查的24个斑块中,斑块间距离最近仅3 m,最远约360 m,平均122 m,斑块间可能存在繁殖体交流,而且最近斑块距离很好地解释了物种的多度和分布关系,解释量在50–60%左右(表1)。但是,也有一些与之矛盾的证据,例如:(1)松嫩草地大多数草本植物均具有多年土壤种子库(杨允菲和祝玲, 1994, 1995);(2)羊草-杂类草群落以多年生根茎植

物为建群种,而一年生植物所占比例不大(李建东和杨允菲, 2002);(3)植物群落种的组成相似性与斑块间距离无显著相关性,表明扩散过程在松嫩草地植物群落种类组成中作用不明显(图4);(4)本研究中,75%以上的物种分布在两个年度间差异不显著,也未表现出常见种→稀有种的转换过程,不符合集合种群理论预测的年际波动性,这可能与时间尺度不足有关;(5)从概率上讲,一个种占据的斑块越多,与其他斑块的距离可能越近,而与生态学过程无关。因此,本研究尚无法直接支持集合种群理论,还需要开展更长时间以及草本植物种子流的研究,并建立合理的零模型群落以去除随机过程的影响。

### 3.3 生长型适应指数与种的生态幅

生态幅假说最有可能成功解释植物物种多度-分布关系,以往已有大量研究从植物资源利用能力(Holt *et al.*, 1997; Heino, 2005)、资源可利用性(Maurer, 1990; Venier & Fahrig, 1996),以及种子生产和散布、个体大小(Gaston & Kunin, 1997; Eriksson & Jakobsson, 1998; Guo *et al.*, 2000)等方面进行了验证。本研究首次尝试使用生长型适应指数(GAI)作为生态幅衡量指标,通过量化植物生长形态上的分化和变异程度来探讨种的适应性。生长型是植物在进化过程中形成的固有属性,存在种内及种间分化现象。在种内分化上,存在两种情况:(1)时间分化。生长型与植物的发育阶段有关,尤以菊科杂类草常见,如驴耳风毛菊(*Saussurea glomerata*)、大花千里光(*Senecio megalanthus*)和女菀(*Turczaninowia fastigiata*)在发育初期均为莲座型,但在发育后期变成了分枝型或直立型。(2)空间分化。表现为同一种植物在不同环境条件下生长形态的变化,如冷蒿(*Artemisia frigida*)在牧压梯度上,植株生长型由直立型变成匍匐型(李永宏, 1993)。在种间分化上,表现为同一生长型在种间的发生程度不同,如大型疏丛型禾草朝鲜碱茅(*Puccinellia chinampoensis*)与小型密丛型禾草糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)在丛高、丛径方面均存在较大程度分化。根茎型植物也存在长根茎型和短根茎型之分,如羊草和毛秆野古草(*Arundinella hirta*),尽管二者地上植株均为直立生长型,但后者因根茎短缩常表现出丛生型特征。据此,笔者认为,尽管不同植物可依据生物学特性划分出截然不同的生长型,但在具体环境条件下,群落内同一物种不同

发育阶段以及不同物种间将会形成匍匐型→莲座型→密丛型→疏丛型→丛生直立过渡型→直立型→分枝型的连续变化体,这是GAI的理论基础。因此,GAI是生长型连续体在不同环境中的变异能力(受环境因素主导)和资源利用能力(受自身生物学特性主导)的综合体现,即物种生态幅大小。

本研究结果证明了GAI与物种的多度和分布均呈显著正相关关系,为生态幅假说提供了佐证。并且,两年中物种的频度分布均表现为少数物种分布广、而多数物种分布窄的特征,符合生态幅假说预测的频度分布格局(Brown, 1984)。相比以往的众多物种多度-分布关系验证研究,本研究不仅提供了小尺度上物种多度-分布正相关的证据,也提供了一个新的研究思路。

本研究结果显示,与分布广多度高的种类相比,分布窄多度低的种类中根茎型植物比例明显要低,而莲座型植物比例明显要高,表明根茎型植物和莲座型植物对环境条件变化的敏感性较高。这与张慧荣等(2008)对内蒙古羊草草原不同生活型植物环境适应性的研究结果类似,他们的研究表明匍匐型和根茎型植物对环境变化更敏感,而分枝型和直根型植物相对稳定。尽管内蒙古羊草草原与松嫩平原羊草草甸具有不同的气候特征,但植物生长型变化特征却一致。事实上,直立型植物往往具有根茎型根系,倾向于形成高密度种群,具有群体竞争优势,以局部生态位分化过程为主;丛生型植物往往具有刷状根型根系,可同时产生大量须根,是适应干扰生境的生长型,以斑块间扩散过程为主,并受到斑块距离的制约(图6)。因此,植物群落生长型组成的生态梯度特征,不仅可以反映现时群落结构,而且可以反映植物群落物种多度的形成机制。

综上所述,本研究结果直接支持生态幅假说,但并不能排除集合种群动态过程的潜在影响。在以生态幅假说为主导的过程中,维持植物种群生存的局部小生境异质性可能更为重要;在以扩散作用为主导的过程中,维持源种群的存续可能更重要。但不论哪种机制,对于生物多样性保护而言,维持足够面积的局部生境,防止生境破碎化,是实现植物种群局域存活和区域扩散的基本前提。

群落生态学研究似乎一直无法摆脱随机性和确定性的困境。关于物种多度-分布关系也不例外。以往大多研究注重从局部的确定性生态过程探讨

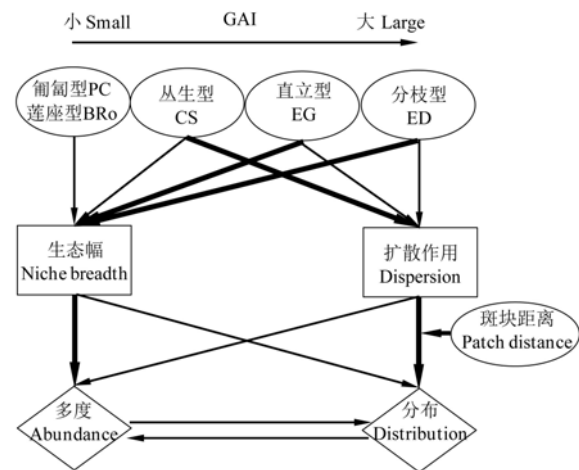


图6 生长型和斑块距离影响物种多度-分布关系的概念图。箭头宽度代表作用程度强弱。该图表明在生长型连续体上,随着生长型适应指数(GAI)增加,生态幅作用增强,而扩散作用减弱。生态幅倾向于增加局域种群多度,从而增加区域分布;而扩散作用倾向于增加区域分布,从而增加局域种群多度,并且该过程受斑块距离制约。椭圆形代表植物生长型和斑块变量,长方形代表生态过程,菱形代表格局。

Fig. 6 Sketch of the role of growth-form and patch distance in shaping relationship between plant species abundance and distribution. The arrow width indicates the impact intensity. Along the growth-form continuum, the effect of niche breadth increase with GAI increasing, but dispersal process decrease. Niche breadth favors the local abundance and thus favors the regional distribution. By contrast, dispersal favors the regional distribution and thus favors the local abundance. The dispersal process is strictly constrained by patch distance. Ellipse symbols indicate plant growth-form and patch variables, rectangle symbols indicate ecological processes, and diamond symbols indicate patterns. EG, Erect grass-like stem; ED, Erect dicot stem; PC, Prostrate or climbing stem; CS, Caespitose stem; BRo, Basal rosette stem.

物种多度-分布关系的形成机制,但也有学者认为物种多度-分布关系受随机过程主导,即使去除任何生态学过程,多度-分布仍为正相关关系,而局部生态过程仅具有修饰作用,并由此认为,在缺乏与零模型进行比较的前提下,应用这些局部生态过程解释物种多度-分布关系是没有意义的(Wright, 1991; Hartley, 1998)。但是,正如Hartley(1998)所说的那样:“与其争论是与非的问题,不如关注各种机制的相对重要程度,以及由此导致的物种多度-分布关系的变化。”

## 参考文献

- Adler FR (2011) The effects of intraspecific density dependence on species richness and species abundance distributions. *Theoretical Ecology*, 4, 153–162.



- Boeken B, Shachak M (1998) Colonization by annual plants of an experimentally altered desert landscape: source-sink relationships. *Journal of Ecology*, **86**, 804–814.
- Brown JH (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, **124**, 255–279.
- Cain ML, Milligan BG, Strand AE (2000) Long-distance seed dispersal in plant populations. *Journal of Botany*, **87**, 1217–1227.
- Comita LS, Muller-Landau HC, Aguilar S, Hubbell SP (2010) Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science*, **329**, 330–332.
- Eriksson O (1996) Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos*, **77**, 248–258.
- Eriksson O, Jakobsson A (1998) Abundance, distribution and life histories of grassland plants: a comparative study of 81 species. *Journal of Ecology*, **86**, 922–933.
- Eriksson O (2000) Functional roles of remnant plant populations in communities and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, **9**, 443–449.
- Freckleton RP, Watkinson AR (2002) Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations. *Journal of Ecology*, **90**, 419–434.
- Gaston KJ (1996) The multiple forms of the interspecific abundance–distribution relationship. *Oikos*, **76**, 211–220.
- Gaston KJ, Blackburn TM, Greenwood JJD, Gregory RD, Quinn RM, Lawton JH (2000) Abundance–occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology*, **37**, 39–59.
- Gaston KJ, Blackburn TM, Lawton JH (1997) Interspecific abundance–range size relationships: an appraisal of mechanism. *Journal of Animal Ecology*, **66**, 579–601.
- Gaston KJ, Kunin WE (1997) Rare-common differences: an overview. In: *The Biology of Rarity: Causes and Consequences of Rare-Common Differences* (eds Kunin WE, Gaston KJ), pp. 12–29. Chapman & Hall, London.
- Gaston KJ, Lawton JH (1990) Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos*, **58**, 329–335.
- Gilbert B, Lechowicz M (2004) Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **101**, 7651–7656.
- Guo QF, Brown JH, Valone TJ, Kachman SD (2000) Constraints of seed size on plant distribution and abundance. *Ecology*, **81**, 2149–2155.
- Gyllenberg M, Hanski I (1997) Habitat deterioration, habitat destruction, and metapopulation persistence in a heterogeneous landscape. *Theoretical Population Biology*, **52**, 198–215.
- Han DY, Li HY, Yang YF (2009)  $\beta$ -diversity patterns of plant community in fragmented habitat in a degenerated meadow in Songnen Plain, China. *Chinese Geographical Science*, **19**, 375–381.
- Han DY (韩大勇), Yang YF (杨允菲), Li JD (李建东) (2007) Temporal changes of a community of *Leymus chinensis* meadow in the Songnen Plain. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), **6**(3), 9–14. (in Chinese with English abstract)
- Han DY (韩大勇), Yang YX (杨永兴), Yang YF (杨允菲), Li JD (李建东), Yang Y (杨杨) (2012) Spatial patterns of plant species diversity in a degraded successional series of fragmented *Leymus chinensis* meadow in Songnen Plain of Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **23**, 666–672. (in Chinese with English abstract)
- Hanski I (1982) Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, **38**, 210–221.
- Hanski I (1994) A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology*, **63**, 151–162.
- Hanski I (2009) The theories of island biogeography and metapopulation dynamics. In: *The Theory of Island Biogeography Revisited* (eds Losos JB, Ricklefs RE, MacArthur RH), pp. 186–213. Princeton University Press, Princeton.
- Hanski I, Kouki J, Halkka A (1993) Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species. In: *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives* (eds Ricklefs RE, Schluter D), pp. 108–116. University of Chicago Press, Chicago.
- Hartley S (1998) A positive relationship between local abundance and regional occupancy is almost inevitable (but not all positive relationships are the same). *Journal of Animal Ecology*, **67**, 992–994.
- He FL, Gaston KJ (2000) Occupancy–abundance relationships and sampling scales. *Ecography*, **23**, 503–511.
- Heino J (2005) Positive relationship between regional distribution and local abundance in stream insects: a consequence of niche breadth or niche position? *Ecography*, **28**, 345–354.
- Holt RD, Lawton JH, Gaston KJ, Blackburn TM (1997) On the relationship between range size and local abundance: back to basics. *Oikos*, **78**, 183–190.
- Kadmon R, Allouche O (2007) Integrating the effects of area, isolation, and habitat heterogeneity on species diversity: a unification of island biogeography and niche theory. *The American Naturalist*, **170**, 443–454.
- Kelly CK, Woodward FI, Crawley MJ (1996) Ecological correlates of plant range size: taxonomies and phylogenies in the study of plant commonness and rarity in Great Britain. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, **351**, 1261–1269.
- Li JD (李建东) (1979) Preliminary research on the life form classification of grasslands in North-east China. *Journal of Jilin Normal University (Natural Science Edition)* (东北师大学报(自然科学版)), (2), 143–155. (in Chinese with English abstract)
- Li JD (李建东), Wu BH (吴榜华), Sheng LX (盛连喜) (2001) *Jilin Vegetation* (吉林植被). Jilin Science and Technology Press, Changchun. (in Chinese)
- Li JD (李建东), Yang YF (杨允菲) (2002) Analysis on structures of ecological and areal types for plant species in *Leymus chinensis* meadow in the Songnen Plains of China. *Acta*

- Prataculturae Sinica* (草业学报), **11**(4), 10–20. (in Chinese with English abstract)
- Li JD (李建东), Yang YF (杨允菲) (2003a) Analysis of structure types of botanical composition of *Stipa baicalensis* meadow steppe in the Songnen Plains of China. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), **11**, 15–22. (in Chinese with English abstract)
- Li JD (李建东), Yang YF (杨允菲) (2003b) Structure types of plant species of *Ulmus* woodland in China's Songhua-Nenjiang Plain. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), **11**, 277–282, 300. (in Chinese with English abstract)
- Li JD (李建东), Yang YF (杨允菲) (2004) Combinatorial structures of plant species in saline communities in the Songnen Plains of China. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), **13**(1), 32–38. (in Chinese with English abstract)
- Li JD (李建东), Zheng HY (郑慧莹) (1983) Über die anwendung der Braun-Blanquet's method in der steppen-untersuchung. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学丛刊), **7**, 186–203. (in Chinese with English abstract)
- Li YH (李永宏) (1993) Grazing dynamics of the species diversity in *Aneurolepidium chinensis* steppe and *Stipa grandis* steppe. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **35**, 877–884. (in Chinese with English abstract)
- Ma KM (马克明) (2003) Advances of the study on species abundance pattern. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), **27**, 412–426. (in Chinese with English abstract)
- Maurer BA (1990) The relationship between distribution and abundance in a patchy environment. *Oikos*, **58**, 181–189.
- McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, Alonso D, Anderson MJ, Benecha HK, Dornelas M, Enquist BJ, Green JL, He FL, Hurlbert AH, Magurran AE, Marquet PA, Maurer BA, Ostling A, Soykan CU, Ugland KI, White EP (2007) Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, **10**, 995–1015.
- Peng SL (彭少麟), Yin ZY (殷祚云), Ren H (任海), Guo QF (郭勤峰) (2003) Advances in research on the species-abundance relationship models in multi-species collection. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **23**, 1590–1605. (in Chinese with English abstract)
- Venier LA, Fahrig L (1996) Habitat availability causes the species abundance–distribution relationship. *Oikos*, **76**, 564–570.
- Wright DH (1991) Correlations between incidence and abundance are expected by chance. *Journal of Biogeography*, **18**, 463–466.
- Yan XF (燕雪飞), Yang YF (杨允菲) (2007) Seed flows of restoration succession series communities in alkaline meadow of Northeast China Songnen Plain. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **18**, 2035–2039. (in Chinese with English abstract)
- Yang YF (杨允菲), Zhang BT (张宝田), Li JD (李建东) (2004) Structure and development regulation on dormancy modules of *Hordeum brevisubulatum* clone on cultivated condition in the Songnen Plains of China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **24**, 268–272. (in Chinese with English abstract)
- Yang YF (杨允菲), Zhu L (祝玲) (1994) Analysis on 1000-seed weight and the diversities of 160 common forage grass species in Northeast grassland of China. *Journal of Northeast Normal University (Natural Science Edition)* (东北师大学报(自然科学版)), (3), 16–23. (in Chinese with English abstract)
- Yang YF (杨允菲), Zhu L (祝玲) (1995) Comparative analysis of seed banks in saline-alkali communities in the Songnen Plain of China. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), **19**, 144–148. (in Chinese with English abstract)
- Zeng YJ (曾彦军), Wang YR (王彦荣), Nan ZB (南志标), Wei D (卫东), Chen SK (陈善科), Li BE (李保尔) (2003) Soil seed banks of different grassland types of Alashan arid desert region, Inner Mongolia. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **14**, 1457–1463. (in Chinese with English abstract)
- Zhang HR (张慧荣) (2008) *Adaptive Characteristics of Different Life Form Steppe Plants to Environmental Change* (不同生活型草原植物环境适应特征研究). PhD dissertation, Inner Mongolia University, Hohhot. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 周玉荣)

## 附录 Supplementary Material

### 附表1 松嫩草地羊草-杂类草群落斑块基本特征

Table S1 Basic characteristics of the *Leymus chinensis*-forb community patches on Songnen grasslands  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/w2013-190-1.pdf>

### 附表2 松嫩草地羊草-杂类草群落种类及其生长型、多度和分布

Table S2 Species composition of the *Leymus chinensis*-forb community as well as the species growth-form, abundance and distribution on Songnen grasslands  
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/w2013-190-2.pdf>

附表1 松嫩草地羊草-杂类草群落斑块基本特征

Table S1 Basic characteristics of the *Leymus chinensis*-forb community patches on Songnen grasslands

序号 No.	面积 Area (m <sup>2</sup> )	周长 Perimeter (m)	与其他斑块间距离 Distance to other patches (m)			
			最小 Min.	最大 Max.	平均 Mean	标准差 SD
1	14.3	14.2	41.8	366.1	162.8	87.02
2	23.6	18.4	27.4	292.7	108.6	67.64
3	24.4	18.6	85.4	225.4	145.2	33.9
4	27.8	19.2	27.4	289.2	102.6	68.77
5	27.8	23.2	25.1	211.0	86.5	51.03
6	28.6	32.2	9.7	222.8	99.5	52.92
7	41.3	27.6	7.6	296.0	175.1	75.92
8	48.8	33.2	30.9	218.3	118.0	54.73
9	51.4	26.8	3.1	219.0	96.8	55.3
10	53.0	59.0	16.6	253.4	92.0	54.7
11	65.7	48.0	27.9	289.2	100.8	68.4
12	66.5	41.0	85.0	366.1	239.8	81.7
13	72.4	42.8	17.4	234.6	116.3	58.5
14	79.2	43.0	16.6	189.7	93.9	47.66
15	83.4	42.2	15.7	340.6	116.3	82.42
16	85.0	49.6	15.7	322.9	120.3	81.61
17	133.0	82.6	41.8	359.8	148.9	83.17
18	158.3	62.8	17.4	247.6	126.7	53.39
19	167.6	75.4	3.1	243.7	95.4	56.53
20	217.3	93.8	7.6	318.3	175.5	73.5
21	224.8	68.4	30.9	214.4	93.5	52.43
22	490.9	105.6	35.3	286.2	93.2	66.05
23	522.9	140.6	38.0	355.0	125.6	84.02
24	714.9	135.4	18.1	219.9	94.2	49.65

附表2 松嫩草地羊草-杂类草群落种类及其生长型、多度和分布

Table S2 Species composition of the *Leymus chinensis*-forb community as well as the species growth-form, abundance and distribution on Songnen grasslands

种 Species	科 Family	株生长型 SGF	根生长型 RGF	分布 Distribution		多度 Abundance	
				2007	2008	2007	2008
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	禾本科 Poaceae	直立 EG	根茎 R	24	24	10.88	10.36
鸡儿肠 <i>Kalimeris integrifolia</i>	菊科 Compositae	分枝 ED	直根 TR	24	22	10.30	7.64
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	禾本科 Poaceae	丛生 CS	刷状根 BR	16	21	3.28	5.14
黄蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	菊科 Compositae	分枝 ED	直根 TR	19	21	3.35	5.52
野韭 <i>Allium odorum</i>	百合科 Liliaceae	直立 EG	鳞茎 B	20	20	3.44	3.99
芦苇 <i>Phragmites communis</i>	禾本科 Poaceae	直立 EG	根茎 R	22	20	7.39	6.15
蔓委陵菜 <i>Potentilla flagellaris</i>	蔷薇科 Rosaceae	匍匐 PC	刷状根 BR	20	21	2.85	3.02
箭头唐松草 <i>Thalictrum simplex</i>	毛茛科 Ranunculaceae	分枝 ED	刷状根 BR	17	19	4.91	4.14
寸草苔 <i>Carex duriuscula</i>	莎草科 Cyperaceae	丛生 CS	根茎 R	16	17	1.95	2.03
碱地蒲公英 <i>Taraxacum sinicum</i>	菊科 Compositae	莲座 BRo	直根 TR	9	15	0.72	0.98
硬拂子茅 <i>Calamagrostis macrolepis</i>	禾本科 Poaceae	直立 EG	根茎 R	22	15	5.12	3.23
兴安胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	豆科 Fabaceae	分枝 ED	直根 TR	19	20	4.25	4.55
虎尾草 <i>Chloris virgata</i>	禾本科 Poaceae	丛生 CS	刷状根 BR	8	8	1.21	1.22
碱地肤 <i>Kochia scoparia</i> var. <i>sieversiana</i>	藜科 Chenopodiaceae	分枝 ED	直根 TR	3	13	0.28	1.77
毛秆野古草 <i>Arundinella hirta</i>	禾本科 Poaceae	直立 EG	根茎 R	17	17	4.79	4.96
扁蓿豆 <i>Medicago ruthenica</i>	豆科 Fabaceae	分枝 ED	直根 TR	15	16	2.16	2.73
蒙古蒿 <i>Artemisia mongolica</i>	菊科 Compositae	直立 EG	根茎 R	14	11	3.24	2.39
并头黄芩 <i>Scutellaria scordifolia</i>	唇形科 Labiatae	分枝 ED	根茎 R	10	9	1.10	0.96
碱蒿 <i>Artemisia anethifolia</i>	菊科 Compositae	分枝 ED	直根 TR	10	8	1.87	1.08
细叶胡枝子 <i>Lespedeza hedysaroides</i>	豆科 Fabaceae	分枝 ED	直根 TR	14	13	3.55	2.98
多花米口袋 <i>Amblytropis multiflora</i>	豆科 Fabaceae	莲座 BRo	直根 TR	8	5	0.58	0.33
西伯利亚蓼 <i>Polygonum sibiricum</i>	蓼科 Polygonaceae	分枝 ED	根茎 R	10	9	0.96	0.77
华北鸦葱 <i>Scorzonera albicaulis</i>	菊科 Compositae	半莲座 SR	直根 TR	7	10	0.67	1.02
斜茎黄耆 <i>Astragalus adsurgens</i>	豆科 Fabaceae	分枝 ED	直根 TR	12	11	1.72	1.81
日本旋覆花 <i>Inula japonica</i>	菊科 Compositae	直立 EG	刷状根 BR	10	10	1.82	1.58
细叶地榆 <i>Sanguisorba tenuifolia</i>	蔷薇科 Rosaceae	莲座 BRo	直根 TR	10	11	2.40	2.26
展枝唐松草 <i>Thalictrum squarrosom</i>	毛茛科 Ranunculaceae	分枝 ED	刷状根 BR	10	10	1.52	1.64
早开堇菜 <i>Viola prionantha</i>	堇菜科 Violaceae	莲座 BRo	根茎 R	5	6	0.40	0.42
阿尔泰狗娃花 <i>Aster altaicus</i>	菊科 Compositae	分枝 ED	直根 TR	8	8	1.57	1.49
光稃茅香 <i>Hierochloa glabra</i>	禾本科 Poaceae	丛生 CS	根茎 R	3	5	0.23	0.67
砂引草 <i>Tournefortia sibirica</i>	紫草科 Boraginaceae	直立 EG	直根 TR	10	6	1.32	0.68
蓬子菜 <i>Galium verum</i>	茜草科 Rubiaceae	分枝 ED	根茎 R	5	4	0.74	0.48
细叶沙参 <i>Adenophora stenophylla</i>	桔梗科 Campanulaceae	分枝 ED	直根 TR	4	4	0.61	0.44
白莲蒿 <i>Artemisia gmelinii</i>	菊科 Compositae	分枝 ED	直根 TR	5	5	1.01	0.7
拂子茅 <i>Calamagrostis epigeios</i>	禾本科 Poaceae	直立 EG	根茎 R	—	5	—	0.45
地梢瓜 <i>Cynanchum sibiricum</i>	萝藦科 Asclepiadaceae	丛生 CS	刷状根 BR	4	3	0.46	0.52
苦荬菜 <i>Ixeris chinensis</i>	菊科 Compositae	莲座 BRo	直根 TR	4	5	0.37	0.28
地榆 <i>Sanguisorba officinalis</i>	蔷薇科 Rosaceae	莲座 BRo	直根 TR	5	3	0.84	0.56
驴耳风毛菊 <i>Saussurea glomerata</i>	菊科 Compositae	分枝 ED	直根 TR	5	7	0.58	0.71
防风 <i>Siler divaricatum</i>	伞形科 Umbelliferae	分枝 ED	直根 TR	2	6	0.14	0.39
女菀 <i>Turczaninowia fastigiata</i>	菊科 Compositae	直立 EG	刷状根 BR	5	3	0.43	0.24

附表2 (续) Table S2 (continued)

种 Species	科 Family	株生长型 SGF	根生长型 RGF	分布 Distribution		多度 Abundance	
				2007	2008	2007	2008
艾蒿 <i>Artemisia argyi</i>	菊科 Compositae	分枝 ED	直根 TR	1	5	0.13	1.11
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	禾本科 Poaceae	丛生 CS	刷状根 BR	3	5	0.45	0.65
徐长卿 <i>Cynanchum paniculatum</i>	萝藦科 Asclepiadaceae	直立 EG	刷状根 BR	1	4	0.19	0.45
野鸢尾 <i>Iris dichotoma</i>	鸢尾科 Iridaceae	莲座 BRo	刷状根 BR	3	3	0.20	0.30
猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	藜科 Chenopodiaceae	直立 EG	直根 TR	2	3	0.27	0.42
大油芒 <i>Spodiopogon sibiricus</i>	禾本科 Poaceae	直立 EG	根茎 R	3	3	0.63	0.75
牛鞭草 <i>Hemarthria sibirica</i>	禾本科 Poaceae	直立 EG	根茎 R	2	3	0.43	0.43
大花千里光 <i>Senecio megalanthus</i>	菊科 Compositae	分枝 ED	直根 TR	1	2	0.08	0.08
长裂苦苣菜 <i>Sonchus brachyotus</i>	菊科 Compositae	直立 EG	直根 TR	3	3	0.41	0.61
碱蓬 <i>Suaeda glauca</i>	藜科 Chenopodiaceae	分枝 ED	直根 TR	1	5	0.08	0.95
百蕊草 <i>Thesium chinense</i>	檀香科 Santalaceae	分枝 ED	刷状根 BR	—	2	—	0.18
裂叶蒿 <i>Artemisia laciniata</i>	菊科 Compositae	莲座 BRo	直根 TR	—	1	—	0.08
日本打碗花 <i>Calystegia japonica</i>	旋花科 Convolvulaceae	匍匐 PC	直根 TR	1	1	0.08	0.06
中华隐子草 <i>Cleistogenes chinensis</i>	禾本科 Poaceae	直立 EG	刷状根 BR	1	—	0.07	—
鹅绒藤 <i>Cynanchum chinense</i>	萝藦科 Asclepiadaceae	分枝 ED	刷状根 BR	—	2	—	0.22
白花马蔺 <i>Iris lactea</i>	鸢尾科 Iridaceae	丛生 CS	刷状根 BR	2	3	0.27	0.37
赖草 <i>Leymus secalinus</i>	禾本科 Poaceae	丛生 CS	根茎 R	1	—	0.06	—
狼尾巴花 <i>Lysimachia barystachys</i>	玄参科 Primulaceae	直立 EG	直根 TR	—	1	—	0.06
平车前 <i>Plantago depressa</i>	车前科 Plantaginaceae	莲座 BRo	直根 TR	1	1	0.03	0.03
西伯利亚远志 <i>Polygala sibirica</i>	远志科 Polygalaceae	分枝 ED	直根 TR	—	1	—	0.05
远志 <i>P. tenuifolia</i>	远志科 Polygalaceae	分枝 ED	直根 TR	3	2	0.57	0.39
朝鲜碱茅 <i>Puccinellia chinampoensis</i>	禾本科 Poaceae	丛生 CS	刷状根 BR	2	—	0.32	—
草地麻花头 <i>Serratula yamatsutana</i>	菊科 Compositae	莲座 BRo	直根 TR	1	—	0.07	—
华水苏 <i>Stachys chinensis</i>	唇形科 Labiatae	直立 EG	直根 TR	1	—	0.07	—
裂叶堇菜 <i>Viola dissecta</i>	堇菜科 Violaceae	莲座 BRo	根茎 R	2	3	0.14	0.22
野葱 <i>Allium sacculiferum</i>	百合科 Liliaceae	丛生 CS	鳞茎 B	1	—	0.12	—
知母 <i>Anemarrhena asphodeloides</i>	百合科 Liliaceae	莲座 BRo	根茎 R	1	1	0.16	0.15
列当 <i>Orobanchae coerulescens</i>	列当科 Orobanchaceae	直立 EG	刷状根 BR	—	1	—	0.14
委陵菜 <i>Potentilla chinensis</i>	蔷薇科 Rosaceae	莲座 BRo	直根 TR	1	—	0.16	—

EG, Erect grass-like stem; ED, Erect dicot stem; PC, Prostrate or climbing stem; CS, Caespitose stem; SR, Semi-rosette stem; BRo, Basal rosette stem. R, Rhizomatous root; BR, Bushy root; TR, Taproot; B, Bulbous root.