高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力的关系研究

杜国祯¹ 覃光莲¹ 李自珍¹ 刘正恒² 董高生²

(1 兰州大学干旱农业生态国家重点实验室, 兰州 730000)

(2 甘肃玛曲县草原工作站, 玛曲 747000)

摘要 以物种组成较为复杂的青藏高原东部地区典型高寒草甸植物群落为背景, 从不同的时间和空间尺度水平研究了植物群落中物种丰富度与生产力(地上部生物量)关系的基本模式。结果表明: 1) 总体而言, 高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力的关系呈对数线性增加关系, 这实际上是空间和时间尺度放大时在时间和空间尺度的相互作用下高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力关系的一种总体模式; 2) 随着研究的时间和空间尺度的改变, 物种丰富度与生产力的关系会发生一些相应的变化, 但空间尺度比时间尺度对物种丰富度与生产力的关系造成的影响更为显著, 这可能与高寒草甸植物群落的生长季短有关。上述结果揭示: 时间和空间尺度的不同可能是造成许多试验研究得不到一个统一的物种丰富度-生产力关系模式的主要原因。

关键词 生物多样性 物种丰富度 生产力 高寒草甸植物群落

RELATIONSHIP BETWEEN SPECIES RICHNESS AND PRODUCTIVITY IN AN ALPINE MEADOW PLANT COMMUNITY

DU Guo-Zhen¹ QIN Guang-Lian¹ LI Zi-Zhen¹ LIU Zheng-Heng² and DONG Gao-Sheng²

(1 State Key Laboratory of Arid Agroecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

(2 Grassland Workgroup of Maqu County, Maqu, Gansu 747000, China)

Abstract There has been a rapidly increasing interest in the effects of species richness on ecosystem productivity. In order to search for a general species richness-productivity pattern and find the mechanisms underlying the pattern, ecologists have undertaken intensive empirical studies. Due to different ecological contexts (such as characteristics of surrounding environment, spatial and temporal scales of investigation) in a variety of experimental studies, positive, negative, and non-existent diversity-productivity relationships have been observed. The species richness-productivity connection still remains unclear. Experimental manipulated studies have generated a considerable amount of criticism based upon their experimental methodology, analysis, and general conclusions. In this paper, we use data collected from a typical natural alpine meadow to explore the general species richness-productivity pattern. Over a two-year period, we recorded the total number of species present, and estimated and measured percent coverage of each species and its aboveground biomass in 80 permanent plots three times in each growing season. Ecosystem productivity was estimated as aboveground biomass. We tested whether the species richness-productivity relationship is monotonic and whether the relationship varies as the spatial and temporal scales change. Our results showed that: 1) There is an overall log-linear increase in species richness-productivity pattern; it actually reflected an overall species richness-productivity pattern of alpine meadow plant community in the interaction of spatial and temporal scales on enlarged temporal and spatial scales. 2) The species richness-productivity relationships change with temporal and spatial scales, but the influence of spatial scales on the relationship is more significant than that of temporal scales. This may be due to the short growth season. Based on the above results, we suggest that the differences in temporal and spatial scales may cause non-consistent species richness-productivity relationship in varieties of experimental studies.

Key words Biodiversity, Species richness, Productivity, Alpine meadow plant community

生物多样性与生产力的关系问题是近年来群落生态学中的中心问题。为了寻找多样性与生产力之

间关系的一般模式以及产生这些模式的机制, 生态学家们进行了大量的实验研究, 但由于生态学背景

(如观察的时间和空间尺度)的不同,得出的结论也存在很大差异,单增、单峰以及无显著相关的结果都被观察到过(Grime, 1973; Al-Mufti *et al.*, 1977; Tilman *et al.*, 1996; Brown, 1973; Huston, 1979; Guo & Berry, 1998)。因此到目前为止,试验研究仍不能得出一个一致的关于多样性与生产力之间关系的模式。究其原因可能有以下几个方面:1) 生产力、多样性的测度标准不同以及研究者各自的侧面不同导致实验结果没有可比性;2) 至今人们对大多数群落组分种的种群生物学知之甚少,缺乏对群落结构组建机制的认识(Schulze & Mooney, 1993),尤其是不了解物种间的共存机制(Johnson *et al.*, 1996)。此外,对多样性受控实验设计以及实验结果的解释也存在争议。Tilman 等(1996)用从“种库”中随机选取物种构成群落的多样性实验设计研究了多样性与生产力的关系,结果表明:随着多样性的增加,生产力也随之增加。这一结果发表后引起了生态学界的普遍关注,并由此展开了关于多样性受控实验设计的争论。有人认为 Tilman 等的结果是由于从“种库”中随机选取的物种数增加时,生产力高的物种被选择的概率也随之增加,从而导致的一种统计上的虚假(Statistical artifact)或“抽样效应”(Sampling effect)(Aarssen, 1997; Huston, 1997; Hector, 1998),而且群落或生态系统功能是与优势物种的功能特征相关的,不仅仅与物种数目有关,在已有工作中看不出“过程只依赖于更高的生物多样性程度”(Grime, 1997),因此不能用多样性的增加来解释生产力相应的增加。但 Tilman(1997)则认为他的实验结果是“一个有效的生物多样性效应”,是多样性效应表现自身的一种合理的机制。这场争论极大地促进了多样性的人工受控实验设计以及多样性-生态系统的功能的机制方面的研究(Loreau, 1998; Hector, 1998),包括 Tilman 在内的生态学者也已开始重视物种的特征和功能群(Tilman *et al.*, 1997; Hooper, 1998)以及群落物种多样性与营养动态(Hooper & Vitousek, 1998)的关系;同时,也有人(Cardinale *et al.*, 2000)通过模型对生境的斑块效应进行了一些分析,强调多样性-生态系统功能的关系也会随着环境条件而改变,也提出了一些将多样性的“抽样效应”从其它多样性效应中分离出来的方法(Loreau, 1998; Hector, 1998)。尽管如此,多样性的受控实验中存在的根本弊病仍然无法回避,即多样性的人工受控实验中存在潜在的处理(Huston, 1997):其一:人工受控实验对多样性的水平处理使非生物条件(如能量级)或生物条件(如捕

食)有意或无意地改变了;其二:物种构成的随机选取。这实际上关系到对群落性质的认识,即群落到底是一个有组织的系统,还是一种纯粹偶然的个体集合。许多研究表明群落是由许多有机结合的物种种群与环境的相互作用而形成的统一体。多样性的人工受控实验中对物种的程度不同地随机选取,只能部分地重现自然群落的各种复杂的生物或非生物条件及其相互作用,因此用多样性的人工受控实验中得到的结果来解释自然群落中所观察到的多样性的生态系统功能可能是有问题的。众所周知,自然群落中物种构成是物种对环境长期适应所形成的,在其漫长的演化过程中,形成了特定的结构,物种间、生物与物理环境间有着紧密的相互作用关系,而且这种关系也将随着时间和空间尺度的变化而发生变化,它表现出的多样性与生产力的关系应该更能真实地反映物种多样性在长期的进化过程中对生产力的长期稳定的效应。因而在研究生物多样性与生态系统功能的关系问题时,更应重视自然群落,但是由于种种条件限制,针对自然群落的研究结果还不多,尤其是以高寒草甸植物群落为背景进行系统、长期、大量的观测研究更是寥寥无几,而青藏高原地区以其高纬度、高海拔、低温、生长季短以及丰富的物种多样性等特点为研究多样性的产生和维持机制以及多样性与生态系统功能之间关系问题提供了理想的素材。基于上述原因,我们以青藏高原东部地区的典型高寒草甸植物群落为例,通过对大量抽样观测数据进行分析,试图找出不同的时间和空间尺度下高寒草甸植物群落中生物多样性与生产力关系的模式,并探讨产生这种多样性-生产力关系模式的可能的机制。这不仅为生物多样性的生态系统功能的理论研究提供一个高寒草甸植物群落中的实验证据,而且为草地生物多样性保护和当地畜牧业的可持续发展提供理论依据。因此,这项研究具有重要的理论和生产实践意义。本文探讨不同的时间和空间尺度下高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力关系的一般模式,并由此讨论了造成许多实验研究中得不到一个一致的物种丰富度-生产力关系模式的原因。

1 实验地点概况

本项研究是在青藏高原东部地区黄河第一弯地段(即甘肃省玛曲县境内)的天然草场进行的,样区设在黄河北岸,地理坐标为北纬 35°58',东经 101°53',海拔 3500 m 左右,年均气温为 1.2℃,月平均气

温从 1 月的 - 10 ℃到 7 月的 11.7 ℃之间变动 ,年降水量约为 620 mm ,属高寒湿润区 ;年日照时数约 2580 h ,年平均霜日大于 270 d ,主体土壤类型为亚高山草甸土 ,以莎草科的嵩草属(*Kobresia* P.)和禾本科的羊茅属(*Festuca* L.)早熟禾属(*Poa* L.)剪股颖属(*Agrostis* L.)的一些种和菊科的凤毛菊属(*Saussurea* DC.)等若干属和毛茛科银莲花属(*Anemone* L.)的一些种为优势的植被类型 ,并伴以其它杂类草。从植物区系组成和水热特征来看 ,这里应属典型的高寒草甸。

2 研究方法

2.1 实验设计

滩地、阳坡、阴坡是我们所研究的高寒草甸植物群落中常见的 3 种生境类型。滩地为黄河二级阶地 ,土层较厚 ,调查区内约 80 cm ,其植被类型为线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)+ 禾草类 + 杂类草群系 ,禾草主要有异针茅(*Stipa aliena*)草地早熟禾(*Poa pratensis*)垂穗披碱草(*Elymus nutans*)等 ,杂类草中以草玉梅(*Anemone rivularis*)为主 ,放牧较重。阳坡样地位于西倾山南麓的缓坡 ,土层厚度约为 50 cm 左右 ,主要植被类型为线叶嵩草 + 禾草类 + 杂类草群系 ,由于放牧较重 ,杂类草中以草玉梅、马先蒿属(*Pedicularis* L.)植物居多 ,禾草类主要有较低矮的

草(*Koeleria cristata*)细珠短柄草(*Brachypodium sylvaticum* var. *gracile*)等。阴坡样地位于西倾山南丘陵北坡 ,植被类型为禾草类 + 杂类草群系 ,禾草主要有羊茅(*Festuca ovina*)垂穗鹅观草(*Roegneria nutans*)胡氏剪股颖(*Agrostis hugoniana*)等 ,杂类草主要有珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)圆穗蓼(*P. sphaerostachyum*)条叶银莲花(*Anemone trullifolia*)等 , 3 个生境中主要组分种名录见表 1。3 种生境在土壤湿度和日照时间上也有所不同 ,当生境由阴坡向滩地、阳坡变化时形成了在土壤湿度和日照时间上的由大到小、由短及长的明显梯度。我们选择 3 种生境作为环境梯度并且在植物生长的 3 个典型时期即 6、7、8 月底分别进行抽样观测(7 月底是所研究的高寒草甸植物群落中植物地上生物量的高峰期) ,以便研究多样性与生产力关系的时空动态。

2.2 取样方法

1998 年 8 月在黄河北岸设置了 16 个固定样区 ,其中滩地 8 个(1~8 号样区) ,阳坡 3 个(9~11 号样区) ,阴坡 5 个(12~16 号样区)。每个样区随机

表 1 高寒草甸 3 种生境主要组分物种名录
Table 1 Species name of main composition species in three habitats of alpine meadow ecosystem

物种名称 Species name	生境 Habitats		
	滩地 Plain fields	阳坡 South-facing slope	阴坡 North-facing slope
阿尔泰紫菀 <i>Heteropappus altaicus</i>	Y	Y	Y
扁蕾 <i>Gentianopsis barbata</i>	Y	Y	Y
柴胡 <i>Bupleurum smithii</i>	Y	Y	Y
长毛凤毛菊 <i>Saussurea hieracioides</i>	Y	Y	Y
长叶凤毛菊 <i>Saussurea longifolia</i>	Y	Y	Y
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	Y	Y	Y
垂穗鹅观草 <i>Roegneria nutans</i>	Y	Y	Y
钝叶银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	Y	Y	Y
鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	Y	Y	Y
高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	Y	Y	Y
花苜蓿 <i>Medicago ruthenicus</i>	Y	Y	Y
黄帚橐吾 <i>Ligularia virgaurea</i>	Y	Y	Y
龙胆 <i>Gentiana scabra</i>	Y	Y	Y
芒剪股颖 <i>Agrostis trinii</i>	Y	Y	Y
莓叶委陵菜 <i>Potentilla fragarioides</i>	Y	Y	Y
细叶鸢尾 <i>Iris tenuifolia</i>	Y	Y	Y
蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	Y	Y	Y
草 <i>Koeleria cristata</i>	Y	Y	Y
乳白香青 <i>Anaphalis lactea</i>	Y	Y	Y
乳浆大戟 <i>Euphorbia esula</i>	Y	Y	Y
嵩草 <i>Kobresia bellardii</i>	Y	Y	Y
条叶银莲花 <i>Anemone trullifolia</i>	Y	Y	Y
歪头菜 <i>Vicia unijuga</i>	Y	Y	
细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i>	Y	Y	Y
小花草玉梅 <i>Anemone rivularis</i>	Y	Y	Y
小米草 <i>Euphrasia pectinata</i>	Y	Y	Y
羊茅 <i>Festuca ovina</i>	Y	Y	Y
异叶米口袋 <i>Guelldenstaedtia diversifolia</i>	Y	Y	Y
异针茅 <i>Stipa aliena</i>	Y	Y	Y
獐牙菜 <i>Swertia bimaculata</i>	Y		Y
蓬子菜 <i>Galium verum</i>	Y	Y	
婆婆纳 <i>Veronica didyma</i>	Y	Y	
三脉梅花草 <i>Parnassia trinervis</i>	Y		Y
喉花草 <i>Comastoma pulmonaria</i>		Y	Y
鹅观草 <i>Roegneria kamoji</i>	Y		
防风 <i>Saposhnikovia divaricata</i>	Y		
甘青老鹳草 <i>Geranium pylzowianum</i>	Y		
矮蕪草 <i>Scirpus pumilus</i>	Y		
甘肃黄芩 <i>Scutellaria rehderiana</i>	Y		
多枝黄芪 <i>Astragalus polycladus</i>		Y	Y
华雀麦 <i>Bromus sinensis</i>		Y	Y
甘肃马先蒿 <i>Pedicularis kansuensis</i>	Y		
甘肃蚤缀 <i>Arenaria kansuensis</i>	Y		
线叶嵩草 <i>Kobresia capillifolia</i>	Y		
紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	Y		
紫羊茅 <i>Festuca rubra</i>	Y		
大籽蒿 <i>Artemisia sieversiana</i>		Y	
发草 <i>Deschampsia caespitosa</i>		Y	
硕大马先蒿 <i>Pedicularis ingens</i>		Y	
星状凤毛菊 <i>Saussurea stella</i>		Y	Y
草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>			Y

Y 表示该物种为相应的生境中的常见种 Y in the above table represents the present species being the common one appeared in the corresponding habitat

设置 5 个面积为 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 的样方并固定作为永久样方使用 3 种生境共计 $80(16 \times 5)$ 个,再将 1 m^2 的样方等分为 4 个 $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$ 的小样方(我们所研究的高寒草甸植物群落中的最小取样面积为 0.19 m^2 左右),分别作标记 I、II、III、IV,每年的 6、7、8 月底分别测标记为 I、II、III 的小样方,标记为 IV 的小样方作为对照,即一个生长季中连续 3 次的测定是在同一个样方中标记为 I、II、III 的 3 个 0.25 m^2 的小样方上分别进行的,测量时先计测每个种的盖度、多度、高度,并将地上部分分种剪取,称量鲜重,于 1999 年和 2000 年的 6、7、8 月底分别进行测定,共计 6 次。所有样区均设在冬春草地,夏季禁牧,禁牧时间为每年的 5 月底至 9 月底。需要指出的是:有些样区因降雨、交通受阻等原因而未能测定(如 2000 年 7、8 月的 12~16 号样区等,在此不一一列举),文中的数据分析是根据实际测定的 271 个样方的数据进行的。

2.3 多样性和生产力的测度

用物种丰富度和地上生物量分别作为物种多样性和生产力的测度指标。地上生物量(图 1~3 中)的单位是克/样方($\text{g}/0.25\text{ m}^2$);为了消除生境和观测时间不同带来的异方差性,文中采用地上生物量进行对数变换(以 10 为底)后的数据。物种丰富度的单位是($\frac{1}{10}$ 物种个数)/样方($\frac{1}{10}$ 个/ 0.25 m^2)。

2.4 数据分析方法

对两年的同月和同生境的地上生物量的对数分别进行同质性(等均值和等方差)检验,结果表明无显著差异($p=0.05$),因此本文中使用两年合并后的数据进行分析。利用这些动态观测数据我们从以下三方面对多样性和生产力的关系进行研究:1)按照常规的研究方法,对 7 月底地上生物量达到高峰期时的时点数据进行分析;2)对时间(观测期)和生境的横截面数据(Cross-sectional data)进行分析。生境

横截面数据的处理是将同一生境的数据合并后进行分析,从而得到不同的观测期由不同生境形成的环境梯度上多样性与生产力关系变化的规律性(Robert & Daniel,1999;Wang *et al.*,2000);时间横截面数据的处理是将同一观测时间的数据合并后进行分析,以便得到在整个生境范围内观测期不同同时对多样性与生产力关系产生的影响(Robert & Daniel,1999;Wang *et al.*,2000)3)总体数据(Pooled data)的分析(Robert & Daniel,1999;Wang *et al.*,2000)。总体数据的处理是将所有数据整合在一起进行分析,旨在得到在时间和空间尺度的相互作用下多样性和生产力关系的总体模式。

对数据的正态性、方差齐性分别用 Shapiro-Wilk 和 Goldfeld-Guandt 法进行检验,在显著性水平为 0.05 时不能拒绝数据的正态性和方差齐性的假设,然后分别用上述 3 种方法对数据进行回归分析。统计分析用 SAS 软件(6.12 版)进行。

3 结果与分析

3.1 地上生物量高峰期物种丰富度与生产力关系的一般模式

按照数据分析方法 1)对地上生物量达到高峰期的 7 月底的时点数据进行分析的结果见图 1 和图 2 中的 7 月图。从图 1 可以看出 3 种生境下物种丰富度与生产力的对数均表现出显著的正线性相关,阳坡和阴坡的回归系数基本一致(0.3574、0.3592),但它们与滩地的回归系数(0.1764)有明显差异。这表明生境的差异导致了物种丰富度与生产力的正线性相关幅度上的变化。图 2 中的 7 月图是对 7 月底包含 3 种生境的数据的总体回归,结果表明:在地上生物量达到高峰期时,我们所研究的高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力的关系总体上呈对数线性增加趋势。

图 1 3 种生境 7 月的地上生物量的对数与物种丰富度的回归关系

Fig.1 Regression relationship between logarithm of aboveground biomass and species richness in three habitats in July

n 表示实际取得的样方数,图 2~4 同此 n denotes the actual sampling number. The same as in Figs. 2-4

3.2 物种丰富度与生产力关系的时空变化

用数据分析方法 2)对时间和生境的横截面数据的分析结果见图 2 和图 3。

随观测时间的不同,地上生物量有极显著的变化($F=47.93, p<0.001$,表 2),它解释了地上生物量变异的 23.51%,但观测时间不同时,物种丰富度没有显著变化($p>0.05$,表 3)。随着生境的改变,生产力和物种丰富度都有显著的不同($F=3.19, p<0.05$,表 2; $F=15.71, p<0.001$,表 3)。

从图 2 对时间横截面数据的拟合结果来看:6、7 月的数据显示这两者之间有着对数线性增加的关系,但回归系数及判别系数有差异,而 8 月数据表明两者关系不显著。也就是说,观测时间不同时物种

图 2 时间截面数据的地上生物量的对数与物种丰富度的回归关系
Fig.2 Regression relationship between logarithm of aboveground biomass and species richness in time cross-sectional data

图 3 生境截面数据的地上生物量的对数与物种丰富度的回归关系
Fig.3 Regression relationship between logarithm of aboveground biomass and species richness in habitat cross-sectional data

丰富度与生产力的总体关系会发生改变,这表明观测时间的不同是造成多样性-生产力总体关系发生改变的因素之一。

图 3 的生境截面数据的拟合结果显示:生境截面数据回归整体上显示出对数线性增加趋势,这表明在整个生长季内,物种丰富度与生产力的关系是对数线性增加的。也就是说,物种丰富度与生产力在整个生长季内有一定程度的同步变化趋势。但这种同步变化程度受生境不同的影响,3 种生境回归效果明显不同,回归直线斜率的变化幅度很大,从滩地的 0.1488 到阴坡的 0.3679,相应的 R^2 值从 0.1146 到 0.5962 之间变动。也就是说,在整个生长季内由不同生境形成的环境梯度上多样性与生产力的关系也会发生一些改变,这表明环境改变对生产

力和物种丰富度的关系有着极为显著的影响。

比较生境截面数据和时间截面数据的回归结果可以看出,生境截面数据的回归直线斜率的变化幅度要比时间截面数据的大,这说明生境改变对拟合程度的影响要比观测时间改变的影响更为显著。也就是说,在我们研究的高寒草甸植物群落中空间尺度比时间尺度对物种丰富度与生产力的关系造成的影响更为显著,这可能与高寒草甸植物群落的生长季短有关。

3.3 物种丰富度与生产力关系的总体模式

用数据分析方法 3)对总体数据的回归结果见图 4。从图 4 中我们可以看到,在整个生长季内高寒草甸植物群落中物种丰富度最高可达到每 0.25 m² 40 余种。生产力与物种丰富度的关系能由生产力的对数与物种丰富度的 10⁻¹ 的线性关系很好地描述($r = 0.426$,图 4),即两者呈对数线性增加的关系。这表明随观测时间和生境的变化,高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力总体而言是呈对数线性增加关系的。这实际上是当空间和时间尺度放大时在时间和空间尺度的相互作用下高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力关系的一种总体模式。

图 4 总体混合数据的地上生物量的对数与物种丰富度的回归关系
Fig.4 Regression relationship between logarithm of aboveground biomass and species richness in pooled data

4 讨 论

我们对高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力的关系从不同的时间和空间尺度的分析表明:空间和时间尺度发生变化时,多样性与生产力的关系会发生一些改变,但总体而言,它们之间呈对数线性增加关系。这个结果与 Naeem 等(1994)、Tilman 等(1996)以及 Hector 等(1999)的结果基本一致,但与 Guo 和 Berry(1998)的结果有所不同。

Hector 等(1999)在对 8 个欧洲草地的植物多样

性与生产力关系的研究显示:虽然 8 个样地在气候和其它一些主要的环境因素上有着显著差异,但当 8 个样地数据放在一起分析时,物种丰富度减少的总体效应可以用生产力和物种丰富度的自然对数的线性递减关系很好地描述;而当 8 个样地数据单独分析时,则产生了不同的模式。因此空间尺度在研究多样性与生产力的关系时起着重要的作用,这一点也被 Katherine 等(2000)用 6 个长期生态学研究(LTER)站的以禾本科占优势的生态系统的数据分析所证实,即空间尺度的改变会对植物物种密度和地上净初级生产力之间的关系产生影响。但上述的研究是在人工受控实验中进行的,物种丰富度的水平和物种构成都是人为造成的。我们在自然群落中的研究再一次证实了:当空间尺度改变时,物种丰富度与生产力的关系会发生一些改变。但在我们的研究中群落的组织和多样性水平是自然群落本身具有的,因此与他们的工作有着本质的区别。

Guo 和 Berry(1998)对 Chihuahuan 沙漠包含 5 种微生境的自然群落取样结果的分析除了表明空间尺度会对物种丰富度与生产力的关系产生影响外,还说明这种影响的大小依赖于沿着群落参数被测量的环境梯度的变化幅度:即在一个局部地区中,当环境梯度从非常贫瘠(Poor)到非常丰富(Rich)的生境变化时,物种丰富度与生产力的关系为单峰形式,而且环境条件的范围越大,单峰形式也越完全(Complete),因此认为环境梯度范围的大小是形成两者关系的一个关键因素。而我们的研究则显示当放大空间尺度时,物种丰富度与生产力的对数线性增加的模式仍然保持,没有显示出单峰模式,一种可能的解释是由于 3 种生境所构成的环境范围变化幅度还没有大到形成单峰形式的下降的部分,另一种解释是这种模式正是空间尺度上高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力关系的基本描述,这实际上也只是一个硬币的正反面而已,都表明在我们所研究的高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力的关系的基本模式为对数单增的而非单峰的。

虽然时间尺度对多样性与功能的关系研究的重要性已被 Rosenszeit(1995)和 Peterson 等(1998)强调过,但在多样性与生产力关系问题上人们都是采用所研究区域地上生物量达到高峰期的时点的静态测量来研究,而没有考虑时间尺度的效应。我们的研究则表明随着时间尺度的改变,物种丰富度与生产力的关系也随之发生一些变化,变化的幅度可能会因生态系统以及生长季的长短等有所不同。Connell-

表 2 生产力的方差分析
Table 2 The variance analysis of aboveground biomass

变异来源 Source of variance	自由度 Degree of freedom	平方和 Sum of square	占总平方和的 百分比 % ss Percent of sum of square	方差 Mean square	F 值 F value	p 值 p Value
时间 Time	2	627581.72	23.51	313790.86	47.93	0.0001
生境 Habitat	2	41755.79	1.57	20877.90	3.19	0.0428
时间 × 生境 Time × habitat	4	265972.57	9.96	66493.14	10.16	0.0001
误差 Error	262	1734820.19	64.96	6621.45		
总和 Total	270	2670130.27				

表中的 Time 表示观测时间 表 3 同 Time in the table 2 represents the periods of investigation and so does in the Table 3

表 3 物种丰富度的方差分析
Table 3 The variance analysis of species richness

变异来源 Source of variance	自由度 Degree of freedom	平方和 Sum of square	占总平方和的 百分比 % ss Percent of sum of square	方差 Mean square	F 值 F value	p 值 p Value
时间 Time	2	70.04	0.85	35.02	1.35	0.2603
生境 Habitat	2	813.34	9.82	406.67	15.71	0.0001
时间 × 生境 Time × habitat	4	517.23	6.24	129.31	4.99	0.0007
误差 Error	262	6834.39	82.47	26.09		
总和 Total	270	8287.25				

ly 等(2001)通过思维实验说明在竞争实验中若没有连续时间的测量则不能回答“哪个种赢了”的问题,虽然种间竞争与多样性功能的关系问题的研究不能等同,但它们却有着密切的关系,一般的竞争实验只是研究少数几个物种的竞争共存问题,而多样性与生产力关系问题的研究中则涉及到多个物种的共存以及多物种间的相互作用是如何对生产力产生影响的,因此更需要动态地观测以便了解多样性与生产力关系的动态变化及其机制。我们的研究表明高寒草甸植物群落中多样性与生产力关系时间尺度上的总体模式仍然可以用对数线性增加的模型很好地描述。

总之,当空间和时间尺度放大时在时间和空间尺度的相互作用下高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力的关系总体上呈对数线性增加的模式。

我们的研究表明时间和空间尺度的不同会对多样性与生产力的关系产生影响,这可能是导致许多试验研究中得不到一个一致的多样性与生产力关系模式的主要原因。

参 考 文 献

Aarssen, L. W. 1997. High productivity in grassland ecosystem: effected by species diversity or productive species? *Oikos*, **80**: 183 ~ 184.
Al-Mufti, M. M., C. L. Sydes, S. B. Furness, J. P. Grime & S. R. Band. 1977. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, **65**: 759 ~ 791.

Brown, J. H. 1973. Species diversity of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, **54**: 775 ~ 787.
Cardinale, B. L., N. Karen & A. P. Margaret. 2000. Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context. *Oikos*, **91**: 175 ~ 183.
Connolly, J., P. Wayne & F. A. Bazzaz. 2001. Interspecific competition in plants: how well do current methods answer fundamental questions? *American Naturalist*, **157**: 107 ~ 125.
Grime, J. P. 1973. Control of species diversity in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management*, **1**: 151 ~ 167.
Grime, J. P. 1997. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Nature*, **277**: 1260 ~ 1261.
Guo, Q. F. & W. Berry. 1998. Species richness and biomass: dissection of the hump-shaped relationships. *Ecology*, **79**: 2555 ~ 2559.
Hector, A. 1998. The effect of diversity on productivity : detecting the role of species complementarity. *Oikos*, **82**: 597 ~ 599.
Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Höglberg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Körner, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O' Donovan, S. J. Otway, J. S. Pereira, A. Prinz, D. J. Read, M. Scherer-Lorenzen, E. -D. Schulze, A. -S. D. Siamantziouras, E. M. Spehn, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi & J. H. Lawton. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, **286**: 1123 ~ 1127.
Hooper, D. U. 1998. The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology*, **79**: 704 ~ 719.
Hooper, D. U. & P. M. Vitousek. 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs*, **68**: 121 ~ 149.
Huston, M. A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, **113**: 81 ~ 101.
Huston, M. A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*,

- 110**:449 ~ 460.
- Johnson, K. H. , K. A. Vogt, H. J. Clark, O. J. Schmitz & D. J. Vogt. 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**:372 ~ 377.
- Katherine, L. G. , R. W. Michael, G. Laura, I. Richard & B. C. Stephen. 2000. Patterns of species density and productivity at different spatial scales in herbaceous plant communities. *Oikos*, **89**: 417 ~ 427.
- Loreau, M. 1998. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, **82**:600 ~ 602.
- Naeem, S. , L. J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton & R. M. Woodfin. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, **368**:734 ~ 736.
- Peterson, G. , C. R. Allen & C. S. Holling. 1998. Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems*, **1**:6 ~ 18.
- Robert, S. P. & L. R. Daniel (translated by Qian, X. J. (钱小军) *et al.*). 1999. Econometric models and economic forecasts. 4th ed. Beijing: China Machine Press. (in Chinese)
- Rosenzweig, M. L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge: Cambridge University Press.
- Schulze, E. D. & H. A. Mooney. 1993. Biodiversity and ecosystem function. Berlin: Springer.
- Tilman, D. , D. Wedin & J. Knops. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, **379**:718 ~ 720.
- Tilman, D. 1997. Distinguishing between the effects of species diversity and species composition. *Oikos*, **80**:185.
- Tilman, D. , J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie & E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, **277**:1300 ~ 1302.
- Wang, Z. L. (王振龙) & L. Gu (顾岚). 2000. Time series analysis. Beijing: China Statistic Press. (in Chinese)

责任编辑:李凌浩 责任编辑:周玉荣