

高寒草甸不同类型草地土壤养分与物种多样性 ——生产力关系

王长庭¹, 龙瑞军², 曹广民¹, 王启兰¹, 景增春¹, 施建军³

(1.中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810008; 2.兰州大学, 甘肃 兰州 730070;

3.青海省畜牧兽医科学院 草原所, 青海 西宁 810003)

摘要: 研究了高寒草甸不同类型草地土壤养分与多样性—生产力之间的关系, 即物种多样性对生产力的效应如何受到资源供给率等因素的影响。结果表明: 以莎草类为优势种的藏高草沼泽化草甸群落其总生物量(包括地上和地下生物量)最高($13,196.96 \pm 719.69 \text{g m}^{-2}$)、小嵩草草甸和金露梅灌丛群落为中等水平($2,869.58 \pm 147.52 \text{g m}^{-2}$ 、 $2,672.94 \pm 122.49 \text{g m}^{-2}$)、矮嵩草草甸群落为最低($2,153.08 \pm 141.95 \text{g m}^{-2}$)。在藏高草沼泽化草甸群落中, 总生物量和物种丰富度呈显著负相关($P < 0.05$); 地上生物量与土壤有机质、土壤含水量和群落盖度显著正相关($P < 0.05$); 地下生物量和土壤含水量显著正相关($P < 0.05$)。在矮嵩草草甸、小嵩草草甸、金露梅灌丛群落中, 地上生物量与土壤有机质和土壤总氮显著正相关($P < 0.05$)。以上结果说明生物量的分布与土壤营养和水分变化相一致。在矮嵩草草甸、小嵩草草甸和金露梅灌丛中, 多样性有随土壤养分的增加而增加的趋势; 在藏高草沼泽化草甸中, 则呈现负相关的关系。

关键词: 高寒草甸; 多样性; 生产力; 土壤养分

中图分类号: S158.3; S812.2 文献标识码: A 文章编号: 0564-3945(2008)01-0001-08

近年来, 评价植物多样性对生态系统功能影响的实验研究越来越多^[1,2]。很多实验研究都集中在植物多样性(物种丰富度)怎样变化而影响生产力。另外, 也有许多实验报道土壤营养的很多方面对生产力的影响^[3,4]及功能群多样性和组成对植物群落生产力的影响^[5]。物种多样性导致生产力升高的实验结果引起人们极大的关注, 很大程度上是因为这些结果与自然界中观察到的现象是相反的: 自然界中高产的生态系统往往物种多样性低^[6]。深入研究生物多样性动态、生态系统过程以及非生物因素的交互作用已经成为当前该领域面临的主要挑战^[7]。Mulder et al^[8]认为, 高的植物多样性(物种丰富度)通过增加群落生物量, 从而总氮含量随之增加; 实验样地中豆科植物的含量对地上部分 N% 有重要的影响, 但对地上生物量的影响很小; 植物多样性通过增加生物量和减少地上部分 N% 而影响根部氮的含量; 在实验早期多样性高的群落, 抽样效应对生物量和总氮含量有较大的影响。但是随着时间的推移这种作用减弱, 而多样性的其他正效应变得很重要。由抽样效应^[9,10]引起的生物量随着多样性的增加而增加^[11-13]的实验中, 由于包括具有固氮作用的物种如豆科植物的可能性增加, 豆科植物不仅通过固氮作用提供很多本身需要的氮, 减低与其它物种的竞争, 而且通过淋溶或分解作用为其它物种增加土壤中氮含量, 因为增加多样性使生态位的互补性增加, 生态

位互补作用导致比较大的总氮量提供给植物群落。

在生物多样性和生态系统功能的研究中, 自然状态下的草地生态系统越来越受到关注, 特别是自然状态下植物群落物种的组成及其生物量的变化。群落生态学试图解释当群落中能量和资源的供给贫乏时, 物种丰富的群落怎样实现物种的共存? 假如土壤营养限制植物的生长, 那么某一植物群落土壤营养丰富是否会促进一个或几个植物种的生长, 从而影响到植物群落的生产力? 是否影响到群落物种丰富度(多样性的变化)? 因此, 怎样利用自然植被来恢复退化的生态系统, 保护草地生物多样性, 提高草地生态系统生产力, 探讨高寒草甸不同草地类型其群落生产力—多样性的维持机制, 了解植物群落生物量的变化如何受到土壤营养含量等因素的影响, 从而更好地理解其结构和功能特征, 需要我们进行大量的研究工作, 为生物多样性的生态系统功能的理论研究提供实验证据。为此, 我们在高寒草甸不同草地类型调查了土壤营养与多样性—生产力之间的关系, 得出了一些初步的研究结果。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

本研究于 2002、2003、2004 年 8 月在中国科学院 海北高寒草甸生态系统开放实验站进行。地处 $37^{\circ}29' \sim 37^{\circ}45' \text{N}$, $101^{\circ}12' \sim 101^{\circ}33' \text{E}$, 海拔 3200~3250m。年

收稿日期: 2006-11-08

基金项目: 中国科学院“百人计划”项目, 国家自然科学基金项目(30371021)、(40471133)和中国科学院野外台站基金项目资助

作者简介: 王长庭(1969-), 男, 青海湟源人, 博士, 畜牧师, 主要从事植物生态、恢复生态学和反刍动物营养方面的研究。

* 通讯作者: E-mail: wct@nwpb.ac.cn or wcht6@hotmail.com

平均气温- 1.7 ,1月平均气温- 14.8 ,7月平均气温 9.8 。年平均降水量 600 mm,主要降水量集中在夏半年,约占年降水量的 80%,蒸发量 1160.3 mm。主要植被类型有高寒草甸、高寒灌丛和沼泽化草甸。土壤为高山草甸土、高山灌丛草甸土和沼泽土。

1.2 研究方法

1.2.1 群落调查与取样方法 试验样地选择在植被较为均匀的小嵩草草甸 (*Kobresia pygmaea* meadow)、矮嵩草草甸 (*Kobresia humilis* meadow)、藏嵩草沼泽化草甸 (*Kobresia tibetica* of swamp meadow) 和金露梅灌丛 (*Potentilla frolicosa* shrub), 面积分别为 50 m × 50 m。用对角线法设置 10 个 50 cm × 50 cm 的观测样方,草本植物齐地面刈割,烘干称取生物量,灌木只采新萌发生长的枝叶。在植物生物量高峰期 (8月底) 测定植物群落的种类组成及其特征值 (盖度、高度、频度)。

在测定过地上生物量的同时,采用 25 cm × 25 cm 的样方,分层 (0 ~ 10 cm、10 ~ 20 cm、20 ~ 30 cm) 测定地下生物量,5 次重复。用细筛 (1 mm) 筛去土,再用细纱布包好不同层的根系清水洗净,并捡去石块和其它杂物,在 80 的烘箱内烘干至恒重并称量。同时采集 0 ~ 30 cm 土壤样品,5 次重复,风干后测定土壤基本成分。测试项目为土壤样品的全磷 (钼锑抗比色法)、速效磷 (碳酸氢钠浸提 - 钼锑抗比色法)、全 N 和速效 N (凯氏法和康维皿法)、及有机质含量 (丘林法),植物样全 N (凯氏法) (由中国科学院兰州分院分析测试中心生物化学分析测试部测试)。

近地表层 0 ~ 10 cm、0 ~ 20 cm 和 0 ~ 30 cm 的

含水量用土钻法取土并称鲜重,然后在 105 的烘箱内烘干至恒重,并称量,计算出土壤含水量,本文中土壤含水量是指土壤水重量与干土重量的百分数。

1.2.2 数据分析 运用单因子方差分析评价不同类型草地植物群落在土壤营养、土壤水分、群落盖度和总生物量上的差异性;地下生物量 (0 ~ 10 cm、10 ~ 20 cm、20 ~ 30 cm) 的数据运用单因子方差分析;不同类型草地群落间物种丰富度、多样性指数的差异用非参数检验 Kruskal-Wallis 进行分析。

1.2.3 植物多样性的测定 多样性指数、均匀度指数的计算^[14]

丰富度指数 $R = S$

群落多样性指数的计算采用 1) Shannon-Wiener 指数:

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$

2) Simpson 指数

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$$

均匀度指数的计算采用 Pielou 指数:

$$J = \left(\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \right) / \ln S$$

式中 P_i 为种 i 的相对重要值 (相对高度 + 相对盖度 + 相对频度) / 3, S 为种 i 所在样方的物种总数。

2 结果与分析

2.1 土壤营养和水分的变化

表 1 四种高寒草甸植物群落土壤含水量和土壤营养的变化 (0~30cm)

Table 1 Contents of soil moisture and nutrients in four alpine meadow plant communities (Mean ± SD).

草地类型 Meadow types	年份 year	水分 Moisture (%)	土壤有机质 Soil organic matter (g kg ⁻¹)	土壤全氮 Soil total N (g kg ⁻¹)	土壤全磷 Soil total P (g kg ⁻¹)
小嵩草草甸 <i>Kobresia pygmaea</i> meadow	2002	33.09 ± 0.04b	107.58 ± 7.52b	5.26 ± 0.31b	0.61 ± 0.13a
	2003	35.24 ± 0.03b	115.62 ± 9.91b	5.79 ± 0.60b	0.62 ± 0.08a
	2004	36.97 ± 0.04b	118.04 ± 7.33b	5.28 ± 0.30b	0.60 ± 0.06a
矮嵩草草甸 <i>Kobresia humilis</i> meadow	2002	35.57 ± 0.10b	100.33 ± 0.38b	5.31 ± 0.22b	0.69 ± 0.14a
	2003	37.82 ± 0.04b	109.52 ± 0.27b	5.51 ± 0.38b	0.71 ± 0.08a
	2004	39.33 ± 0.06b	104.18 ± 0.56b	5.44 ± 0.20b	0.63 ± 0.16a
藏嵩草草甸 <i>Kobresia tibetica</i> swamp meadow	2002	71.57 ± 0.04a	247.66 ± 1.22a	12.44 ± 0.56a	0.58 ± 0.06a
	2003	72.84 ± 0.05a	253.36 ± 1.13a	12.76 ± 0.27a	0.56 ± 0.06a
	2004	75.91 ± 0.06a	247.55 ± 1.22a	13.42 ± 0.35a	0.71 ± 0.08a
金露梅灌丛 <i>Potentilla frolicosa</i> shrub	2002	39.33 ± 0.04b	104.17 ± 0.50b	4.92 ± 0.31b	0.62 ± 0.06a
	2003	41.62 ± 0.06b	99.11 ± 0.60b	5.13 ± 0.30b	0.59 ± 0.06a
	2004	42.18 ± 0.08b	103.02 ± 0.67b	4.65 ± 0.60b	0.62 ± 0.15a

For each community site, different letters indicate a significant difference between community means ($p < 0.05$)

不同类型草地间平均土壤含水量和土壤营养的变化有着明显的差异(表 1)。藏嵩草沼泽化草甸中土壤含水量(0~30 cm)显著高于矮嵩草、小嵩草草甸和金露梅灌丛,不同类型草地中土壤有机质和全氮含量的变化与土壤含水量的变化相一致。然而,土壤全磷含量在四种类型草地中波动较小(表 1)。

2.2 不同类型草地植物群落物种组成和地上生物量的变化

高寒草甸不同类型草地群落物种组成和生物量的变化随着土壤营养不同而不同。总地上生物量在藏嵩草沼泽化草甸群落与小嵩草、矮嵩草草甸和金露梅灌丛群落之间显著不同(表 2)。以藏嵩草为优势种的藏嵩草沼泽化草甸其群落总盖度最低(表 2);由杂类草和禾本科植物为主组成的矮嵩草草甸群落其群落总盖度最高,杂类草主要是麻花苳(*Gentiana straminea*)、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)、雪白委陵菜(*Potentilla anserine*)等,禾本科植物主要有异针茅(*Stipa aliena*)、垂穗披碱草(*Elymus natans*)、草地早熟禾(*Poa partensis*)等;小嵩草草甸和金露梅灌丛群落其总盖度处于中间水平,主要以杂类草、莎草类和禾草类、莎草类为优势种群,其中在小嵩草草甸群落中,杂类草为雪白委陵菜(*Potentilla anserine*)、高山唐松草(*Thalictrum alpinum*)、麻花苳、矮火绒草等,莎草类为

小嵩草,在金露梅灌丛群落中,禾草类为紫羊茅(*Festuca rubra*)、疏花针茅(*Stipa encillata*)等,莎草类为矮嵩草、线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)等。然而,藏嵩草沼泽化草甸群落物种丰富度最低,矮嵩草草甸群落和金露梅灌丛群落物种丰富度最高,小嵩草草甸群落处于中间水平。在藏嵩草沼泽化草甸群落物中,地上生物量中约为 70%~80% 由优势种莎草类地上生物量组成;在小嵩草、矮嵩草和金露梅灌丛群落中,其地上生物量由杂类草、禾草类和莎草类组成,其中,杂类草地上生物量所占比例分别为 38%~42%(小嵩草草甸)、21%~26%(矮嵩草草甸)和 20%~32%(金露梅灌丛),禾草类地上生物量所占比例依次是 20%~24%(小嵩草草甸)、42%~46%(矮嵩草草甸)和 40%~44%(金露梅灌丛)。

2.3 不同类型草地物种多样性与土壤有机质、全氮的关系

探讨植物群落物种多样性与土壤养分的关系,对于了解生态系统的功能、过程具有重要的作用。土壤作为陆地生态系统的重要组成部分,是陆地生态系统中物质和能量交换的重要界面和场所。一方面,土壤作为生态系统中生物与环境相互作用的基质,贮存着大量的碳、氮、磷等营养物质;另一方面,土壤养分对于植物的生长起着至关重要的作用,直接影响着植物

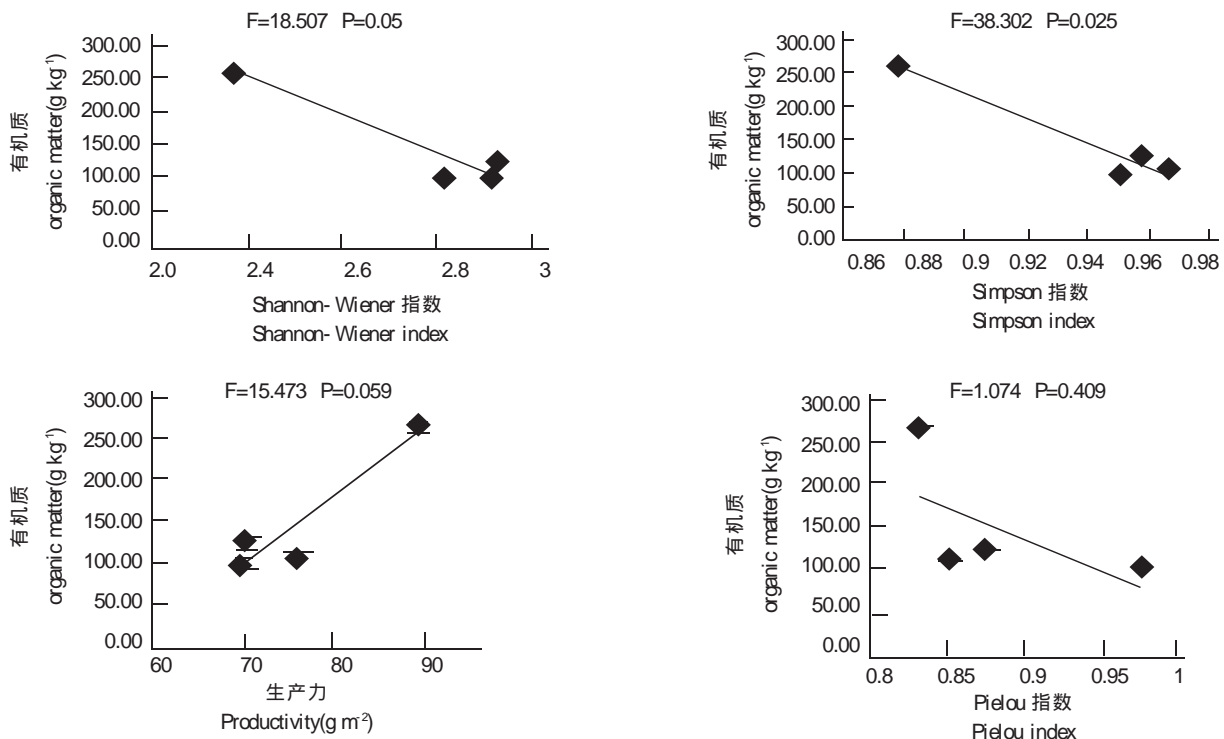


图 1 不同类型草地土壤有机质含量与生产力和多样性的关系

Fig. 1 The relationship between soil organic matter contents and the productivity and diversity of different vegetation types

表 2 高寒草甸不同类型草地群落盖度、物种丰富度、地上生物量、地下生物量和生物量比率的变化

Table 2 Plant cover, species richness, aboveground and belowground biomass and ratios for *Kobresia pygmaea* meadows, *Kobresia humilis* meadow, *Kobresia tibetica* Swamp meadow, and *Potentilla fruticosa* shrub.

草地类型 Meadow types	年份 Year	盖度 Plant cover (%)	物种丰富度 Species richness	地上生物量 Aboveground (AG)(g m ⁻²)	地下生物量 Belowground (BG)(g m ⁻²)	地下 / 地上生物量 BG biomass/AG biomass	总生物量 Total biomass (AG+BG) (g m ⁻²)
小嵩草草甸 <i>Kobresia pygmaea</i> meadow	2002	157 ± 14b	25 ± 3b	283.88 ± 33.06b	3055.34 ± 140.14b	10.85 ± 0.96b	3339.22 ± 188.08b
	2003	152 ± 11b	24 ± 3b	280.89 ± 28.23b	2744.16 ± 137.44b	9.87 ± 1.40b	3025.05 ± 126.22b
	2004	155 ± 6b	23 ± 4b	283.39 ± 14.66b	3023.68 ± 204.32b	10.68 ± 1.40b	3307.07 ± 407.88b
矮嵩草草甸 <i>Kobresia humilis</i> meadow	2002	183 ± 13a	31 ± 2ab	315.44 ± 20.75b	2232.16 ± 159.52c	7.08 ± 0.37c	2547.60 ± 175.06c
	2003	186 ± 12a	30 ± 4ab	289.21 ± 37.34b	1911.68 ± 114.08c	6.67 ± 0.96c	2200.89 ± 229.54c
	2004	185 ± 7a	30 ± 2ab	303.09 ± 23.76b	2139.68 ± 153.28c	7.09 ± 0.72c	2442.77 ± 157.85c
藏嵩草草甸 <i>Kobresia tibetica</i> swamp meadow	2002	105 ± 5b	18 ± 2c	393.22 ± 66.69a	13090.24 ± 338.88a	34.22 ± 6.86a	13483.46 ± 279.62a
	2003	107 ± 3b	18 ± 1c	357.48 ± 15.81a	12856.16 ± 795.84a	36.04 ± 3.04a	13213.64 ± 792.41a
	2004	104 ± 6b	18 ± 2c	379.76 ± 80.48a	13915.04 ± 652.00a	36.55 ± 8.62a	14294.80 ± 136.74a
金露梅灌丛 <i>Potentilla fruticosa</i> shrub	2002	157 ± 16c	31 ± 4a	317.86 ± 50.52b	2355.97 ± 58.66b	7.55 ± 1.12b	2673.84 ± 97.49b
	2003	179 ± 15c	25 ± 2a	272.58 ± 2691b	2410.37 ± 151.74b	8.93 ± 1.20b	2682.95 ± 138.72b
	2004	156 ± 12c	32 ± 4a	313.11 ± 58.48b	2348.91 ± 47.71b	7.71 ± 1.42b	2662.02 ± 91.59b

Within each site, different letters indicate significant difference among community means (One-way ANOVA for plant cover, and biomass; Kruskal-Wallis test for species and biomass ratios, $\alpha=0.05$) (Mean ± SD)

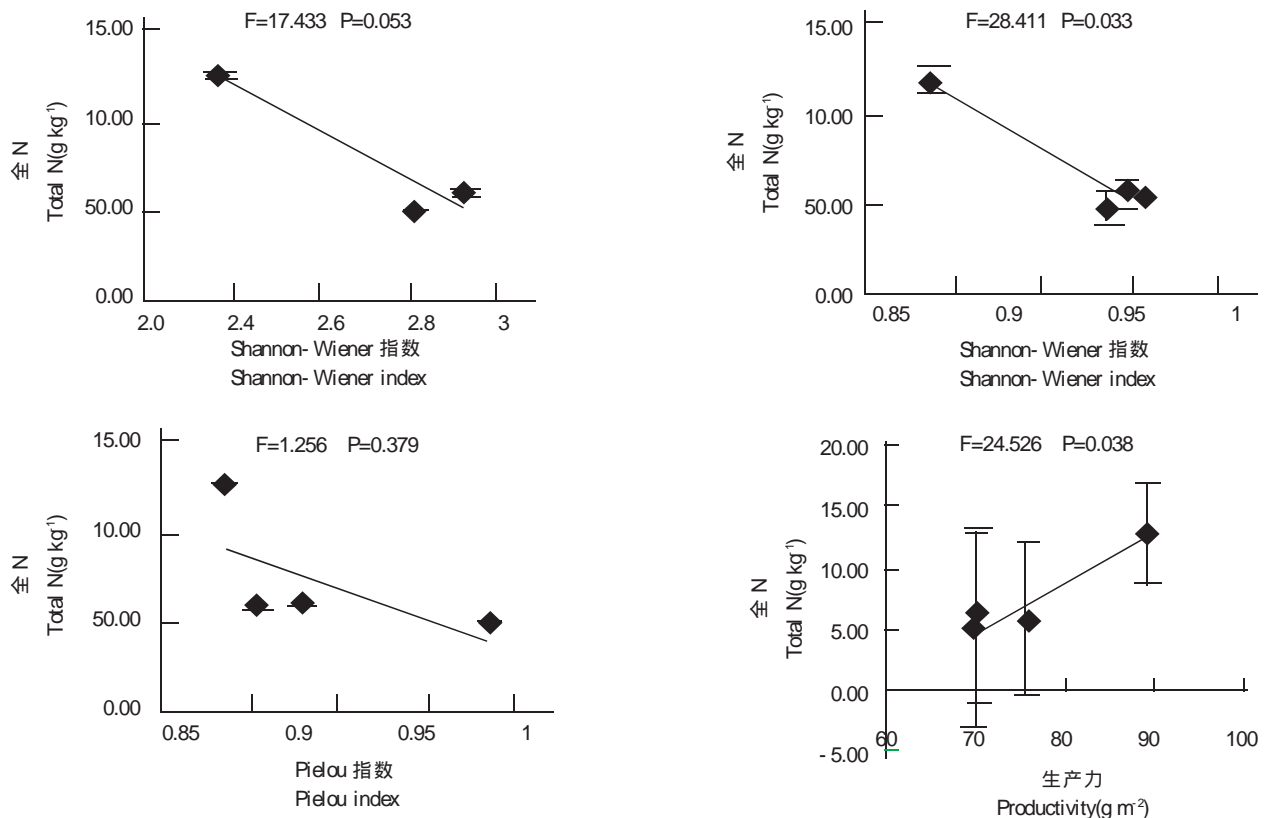


图 2 不同类型草地土壤全氮含量与生产力和多样性的关系

Fig. 2 The relationship between soil total nitrogen and the productivity and diversity of different vegetation types

群落的种类组成与生活型特征,决定着生态系统的结构、功能和生产力水平^[15,16]。

高寒草甸不同类型草地群落生产力和多样性的变化因土壤养分资源的供给水平而表现出不同的响应。四种类型草地物种多样性指数 D、H、均匀度指

数 J 和物种数分别为矮嵩草草甸: 0.9669、2.9161、0.8513 和 31, 小嵩草草甸: 0.9571、2.9268、0.8749 和 28, 藏嵩草草甸: 0.8772、2.3755、0.8339 和 17, 金露梅灌丛: 0.9509、2.8101、0.9741 和 25。随着土壤有机质含量的增加,矮嵩草草甸、小嵩草草甸、金露梅灌丛、藏

嵩草草甸其多样性指数 D 、 H 和 J 均呈下降趋势(图 1 a,b,d), 其中 D 和 H 值呈显著变化($P < 0.05$), J 值则不然($P < 0.05$); 生产力随着土壤有机质含量的增加而增加, 变化程度几为显著水平($P = 0.059$)(图 1c)。随着土壤全氮含量的增加, 矮嵩草草甸、小嵩草草甸、金露梅灌丛、藏嵩草草甸其多样性指数 D 、 H 和 P 亦呈下降趋势(图 2 a,b,c), 三者均表现出显著变化($P < 0.05$)。生产力随土壤全氮的增加而显著增加($P < 0.05$), 且藏嵩草草甸群落生产力最高(图 2d)。土壤全磷含量与生产力和多样性之间关系均不显著($P < 0.05$)。数据显示, 藏嵩草草甸土壤养分丰富, 群落中物种数目较少, 种间资源竞争强度较低, 一些竞争力强的物种可能会迅速成为群落的优势种, 较其它物种对群落的贡献更大, 进而使群落的生产力逐渐增大。在矮嵩草草甸、小嵩草草甸和金露梅灌丛中, 土壤养分相对较低, 却拥有较多的物种, 致使种间资源利用性竞争逐渐增强, 结果群落生产力逐渐降低。另外, 在一个群落中, 可能个别物种较其它物种对土壤资源具更强的反应和竞争能力, 也会导致群落内物种丰富度的降低。

3 讨论

Reich et al.^[17] 在草地多样性实验中控制 CO_2 浓度和氮肥的施肥强度, 比较了不同多样性水平的群落对 CO_2 升高以及 N 营养富集的反应, 结果显示: CO_2 升高和 N 营养富集可以使群落生产力提高, 但是提高的程度受到群落物种多样性的影响, 即物种丰富的群落在资源供给增加时受益更显著。我们在对不同草地类型土壤养分与多样性-生产力关系的研究中发现: 4 种类型的草地中, 群落生产力与土壤养分(土壤有机质含量和土壤全氮含量)之间存在正相关关系, 而多样性与土壤养分(土壤有机质含量和土壤全氮含量)在矮嵩草草甸、小嵩草草甸、金露梅灌丛是正相关趋势, 但在藏嵩草草甸中为负相关趋势。土壤中, 其营养成分在空间和时间上是异质性分布的^[18]。作为对土壤营养异质性分布的反应, 植物在养分丰富的局部环境中能选择性的改变其根系的生长, 从而增加养分的吸收^[19,20]。土壤中养分含量的高低直接影响着群落的生产力, 土壤养分越丰富, 群落生产力越高, 但多样性的变化与土壤养分含量的高低不一致。种间或功能群间竞争产生对资源的“选择”, 例如在藏嵩草草甸中土壤养分含量最高, 其群落生产力也最高, 但物种数最少。藏嵩草草甸由于土壤含水量高, 过多的水分降低了资源的空间异质性, 资源比率的空间复杂性减小, 增加了物种间(种内和种间)的竞争效

应, 从而降低了物种多样性(功能群多样性), 生产力由少数几个优势物种或功能群所决定着, 这里是由藏嵩草决定着群落的生产力。生态位互补效应使不同物种间在资源利用上存在差异^[21], 当群落由于密度的增加引起优势度的增加而成为单优势种群落时, 群落多样性降低, 而均匀度和优势度增加。例如藏嵩草沼泽化草甸, 藏嵩草是优势种, 这样藏嵩草具有较强的竞争能力, 竞争能力较强的物种可以更有效地利用资源从而创造出更高的生产力。不同植物由于根深差异, 这种互补作用可能发生在空间上; 由于植物对资源利用的不同步性, 这种互补效应也可能发生在时间上。Tilman^[22]认为, 当某个限制因子(如土壤资源和光照)的有效性随时间的变化使得在某个特定资源比率下具有较强竞争力的物种的相对丰富度提高, 无论具有高或低生产力的群落, 如果土壤肥沃程度高, 会导致其物种丰富度降低。另外, 在一个群落中, 个别物种相对于其它物种可能有对丰富的土壤资源较强的反应和竞争能力, 从而导致群落内物种丰富度的降低。种间或功能群间的相互协同产生对资源的“补偿”, 物种间由于生态位的互补效应, 物种数多的群落中生物所占据的空间位置较广, 因此丰富度较高的系统能有效地利用各种资源, 生产出较高的生产力。但在矮嵩草草甸、小嵩草草甸和金露梅灌丛中, 土壤养分含量相对较低, 这在一定程度上抑制了某些植物的充分生长, 表现在生产力上则下降, 然而这种生产力的降低因物种间或功能群间的相互协同而得到补偿, 即某一植物种或植物功能群生物量的减少部分由另外一些植物种或植物功能群生物量的增加部分所补偿, 进而生产力能够维持在一定水平上。这可能也是为什么藏嵩草沼泽化草甸群落生产力高于矮嵩草草甸、小嵩草草甸和金露梅灌丛群落生产力的原因。沈振西等^[23]发现高寒草甸生态系统中, 施氮 150kg hm^{-2} 水平上, 禾草类与杂类草间在生长上存在相互补偿的作用机制, 而这种补偿作用在轻度和中度的干扰下对维持高寒草甸生态系统的相对稳定性有很重要的意义。同样在内蒙古草原上的植物不同功能群在地上生物量上^[2]以及牧草间产量上^[24]也存在这种补偿作用。另外, Fridle^[25]研究表明, 光照和土壤肥力会同时影响植物多样性与生产力的关系: 在光照充足的环境中, 土壤肥力的增加导致混合群落各物种相对产量之和增加; 而在光照不足的环境中土壤肥力的增加并没有这种效应。

在小嵩草、矮嵩草草甸和金露梅灌丛群落具有较高的物种丰富度是由于杂类草植物的多样性高而引起的。尽管杂类草增加了小嵩草、矮嵩草草甸和金露

梅灌丛群落中物种数目和盖度,但它们对地上和地下生物量的贡献不明显。因此,我们也许推断出生物量(包括地下生物量)在评价植物多样性-生产力关系中所起的重要作用。

在大部分生态系统中,认为优势植物种控制着生态系统过程,例如生产力、物质循环和分解^[26]。不同的物种有不同的根系深度^[27,28],不同的物种有不同的能力来补充利用营养物质^[29]和对不同形式氮的相对吸收率^[30]。在高寒草甸特别是藏嵩草沼泽化草甸其80%左右的地下生物量集中在0~10 cm的土层中,且土壤养分也分布在0~10 cm的土层中^[31,32],这些反过来导致大量的土壤有机质和总氮供给植物群落,相应地增加了植物群落的生产力。换句话说,在物种较贫乏的自然群落中,物种特征(如对高营养水平的反应能力)跟竞争反应一样也许会影响到由优势种决定着生态系统过程(如生产力)。同样,在单优势种植物群落中,优势种能吸收大量不同限制性资源(如光、水或其它资源),从而较大的地下生物量吸收较多的C、N供植物生长,保持较高的群落生产力。

另外,藏嵩草沼泽化草甸群落其嵩草属优势植物种也许对水分的耐受性较强,厌氧的土壤环境限制了其它高寒草甸植物种的侵入,植物种间的竞争增强,导致了植物种多样性逐渐降低而群落生产力逐步增加;相反,小嵩草、矮嵩草草甸和金露梅灌丛群落有较高的植物种多样性和不同的生活型。

4 结论

高寒草甸不同类型草地物种多样性对生产力的效应不但受到土壤资源供给率的影响,同时也受到植物功能群多样性、功能群物种组成及其物种本身特征等的影响。以莎草类为优势种的藏嵩草沼泽化草甸群落其总生物量(包括地上和地下生物量)最高、小嵩草草甸和金露梅灌丛群落为中等水平、矮嵩草草甸群落为最低。

随着土壤有机质含量的增加,矮嵩草草甸、小嵩草草甸、金露梅灌丛、藏嵩草草甸其多样性指数D、H'和J均呈下降趋势,其中D和H'值呈显著变化($P < 0.05$),J值变化不显著($P > 0.05$);生产力随着土壤有机质含量的增加而增加。随着土壤全氮含量的增加,矮嵩草草甸、小嵩草草甸、金露梅灌丛、藏嵩草草甸其多样性指数D、H和P亦呈下降趋势,三者均表现出显著变化($P > 0.05$)。生产力随土壤全氮的增加而显著增加($P > 0.05$),且藏嵩草草甸群落生产力最高。

在物种丰富的自然群落中,植物种或植物功能群

间的相互补偿作用可能是维持多样性-生态系统功能的主要机制;在物种较少的自然群落中,植物种或植物功能群间的竞争作用可能是维持多样性-生态系统功能的主要机制。

参考文献:

- [1] AARSSSEN L W. High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species[J]. *Oikos*, 1997, 80: 183- 184.
- [2] VITOUSEK P M, MATSON P A, VAN CLEVE K. Nitrogen availability and nitrification during succession, primary, secondary and old field series[J]. *Plant and Soil*, 1989, 115: 229- 239.
- [3] 白永飞, 陈佐忠. 锡林河流域羊草草原植物种群和功能群的长期变异性及其对群落稳定性的影响 [J]. *植物生态学报*, 2000, 24: 641- 647.
- [4] NORDIN A, HOGBERG P, NASHOLM T. Soil N form availability and plant N uptake along a boreal forest productivity gradient [J]. *Oecologia*, 2001, 129: 125- 132.
- [5] BERENDSE F. Competition between plant populations with different rooting depths. II. Pot experiments [J]. *Oecologia*, 1981, 48:334- 341.
- [6] HUSTON M A. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity [J]. *Oecologia*, 1997, 110: 449- 460.
- [7] TILMAN D, WEDIN D, KNOPS J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystem [J]. *Nature*, 1996, 379: 718- 720.
- [8] ROBERTSON G P, VITOUSEK P M. Nitrification potentials in primary and secondary succession [J]. *Ecology*, 1981, 62: 376- 386.
- [9] NAEEM S, HAKANSSON K, LAWTON J H, CRAWLEY M J, THOMPSON L J. Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species [J]. *Oikos*, 1996, 76:259- 264.
- [10] 王启基, 周兴民, 沈振西. 高寒藏嵩草沼泽化草甸植物群落结构和能量利用[C].高寒草甸生态系统, 1998, 4: 91- 99.
- [11] HOOPER D U, VITOUSEK P M. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes [J]. *Science*, 1997, 277: 1302- 1305.
- [12] REICH P B, KNOPS J, TILMAN D, et al. Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO₂ and nitrogen deposition [J]. *Nature*, 2001, 410:809- 812.
- [13] FRIDLEY J D. Diversity effects on production in different light and fertility environments: an experiment with communities of annual plants [J]. *J.Ecol*, 2003, 91: 396- 406.
- [14] 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法. I a 多样性的测度方法(下) [J]. *生物多样性*, 1994, 2(4):231- 239.
- [15] CPICK J C, GRIME J P. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology [J]. *New Phytol*, 1987, 107: 403- 414.
- [16] BERENDSE F. Competition between plant populations with different rooting depths. I. Theoretical considerations [J]. *Oecologia*, 1979, 43: 19- 26.
- [17] CAMPBELL B D, GRIME J P. A comparative study of plant responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment [J]. *New Phytol*, 1989, 112: 261- 267.

- [18] WARDLE D A. Is " sampling effect " a problem for experiments investigating biodiversity- ecosystem function relationships [J]. *Oikos*, 1999, 87: 403- 407.
- [19] 王长庭, 龙瑞军, 丁路明. 高寒草甸不同草地类型功能群多样性及组成对植物群落生产力的影响 [J]. *生物多样性*, 2004, 12(4): 403- 409.
- [20] GRIME J P. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens [J]. *Science*, 1997, 277: 1260- 1261
- [21] SCHLESINGER W H, RAIKES J A, HARTLEY A E. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems [J]. *Ecology*, 1996, 77, 364-374.
- [22] SAMUEL M J, HART R H. Nitrogen fertilization, botanical composition and biomass production on mixed- grass rangeland [J]. *J. Ran. Mana*, 1998, 51: 408- 416
- [23] 沈振西, 周兴民, 陈佐忠. 等. 高寒矮嵩草草甸植物类群对模拟降水和施氮的响应[J]. *植物生态学报*, 2002, 26(3): 288- 294.
- [24] TILMAN D, LEHMAN C L, BRISTOW C E. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 1997, 94: 1857- 1861.
- [25] MULDER C P, JUMPPONEN A, HOGBERG P, HUSSDANELL K. How plant diversity and legumes affect nitrogen dynamics in experimental grassland communities [J]. *Oecologia*, 2002, 133: 412- 421.
- [26] TILMAN D. The resource- ratio hypothesis of plant succession [J]. *American Naturalist*, 1985, 133: 827- 852.
- [27] SYMSTAD A J, TILMAN D, WILLSON J, KNOPS J M H. Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition [J]. *Oikos*, 1998, 81: 389- 397.
- [28] WARDLE D A, ZACKRISSON O, HORNBERG B W, GALLET C. The influence of island area on ecosystem properties. [J] *Science*, 1997, 277: 1296- 1299.
- [29] LOREAU M, NAEEN S, INCHAUSTI P, et al. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges [J]. *Science*, 2001, 294: 804- 808.
- [30] GROSS K L, PREGITZER K S, BURTON A J. Spatial variation in nitrogen availability in three successional plant communities [J]. *J. Ecol.*, 1995, 83: 357- 367.
- [31] FARLEY R A, FITTER A H. The responses of seven co- occurring woodland herbaceous perennials to localized nutrient- rich patches [J]. *J. Ecol.*, 1999, 87: 849- 859.
- [32] 周兴民, 主编. 中国嵩草草甸 [M]. 北京: 科学出版社, 2000 (131- 1) :

The Relationship between Soil Nutrients and Diversity- Productivity of Different Type Grasslands in Alpine Meadow

WANG Chang- ting¹, LONG Run- jun², CAO Guang- min¹, WANG Qi- lan¹, JING Zeng- chun¹,
SHI Jian- jun³

(1. Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; 2. Lanzhou University, Lanzhou, 730070, China; 3. Grassland institute, Qinghai Academy of Animal and Veterinary Science, Xining 810016, China)

Abstract: The Qinghai- Tibetan plateau is the single largest and the highest plateau in the world with an area of nearly 2.5 million km². It is also called "the third pole" of the world" and has a great impact on Eurasia atmospheric circulation and the distribution of various ecosystems. Given the high altitude and extreme harsh environmental conditions, this high elevation grazing land ecosystem might, up to the present, be among the least affected by modern society. Thus, it is necessary to know the effects of soil nutrients supply on the plant diversity and productivity in different types of alpine meadow grassland. In 2002, 2003, and 2004 the changes in the plant diversity and productivity in different grassland types of alpine meadow as related to the levels of soil nutrient supply were analyzed.

This study showed that Community differences in plant species composition were related to biomass distribution. The highest total above- and belowground biomass ($13,196.96 \pm 719.69 \text{ g/m}^2$) appeared in the sedge- dominated *Kobresia tibetica* swamp meadow communities, the intermediate ($2,869.58 \pm 147.52 \text{ g/m}^2$; $2,672.94 \pm 122.49 \text{ g/m}^2$) was found in the *Kobresia pygmaea* meadow and *Potentilla fruticosa* shrub, dominated by forbs and sedges, and the lowest biomass ($2,153.08 \pm 141.95 \text{ g/m}^2$) in the *Kobresia tibetica* swamp meadow community. The total biomass was negatively correlated to species richness ($P < 0.05$); aboveground biomass was positively correlated to soil organic matter, soil moisture, and plant cover ($P < 0.05$); and belowground biomass was positively correlated with soil moisture ($P < 0.05$). However, in the *Kobresia pygmaea* and *Kobresia humilis* meadow community, the aboveground biomass was positively correlated to soil organic matter and soil total nitrogen ($P < 0.05$), indicating that the distribution of biomass coincided with soil moisture and edaphic gradient in alpine meadows. The diversity index (H') decreased gradually with the increasing soil organic matter and soil total nitrogen in *Kobresia tibetica* of swamp meadow. We conclude that interspecific cooperation is a key mechanism to maintain diversity- ecosystem in a species- rich natural community

(*Kobresia humilis* meadow, *Kobresia pygmaea* meadow, *Potentilla fruticosa* shrub), because positive interaction between plant species or plant functional groups on aboveground biomass. But, interspecific (or interfunctional) competition is a key mechanism to maintain diversity-ecosystem in a species-poor natural community (*Kobresia tibetica* of swamp meadow) due to negative interaction between plant species or plant functional group on aboveground biomass.

Key words: Alpine meadow, Diversity; Productivity; Soil nutrients