

高寒草甸群落植物多样性和初级生产力 沿海拔梯度变化的研究

王长庭 王启基* 龙瑞军 景增春 史惠兰

(中国科学院西北高原生物研究所, 青海西宁 810001)

摘要 对不同海拔梯度高寒草甸群落植物多样性和初级生产力关系的研究结果表明:1) 不同海拔梯度上, 中间海拔梯度群落植物多样性最高, 即物种丰富度、均匀度和多样性最大; 2) 不同海拔梯度上, 群落生产力水平和物种丰富度中等时, 物种多样性最高; 3) 随着海拔的逐渐升高, 地上生物量逐渐减少; 4) 地下生物量具有“V”字形季节变化规律, 在牧草返青期和枯黄期地下生物量最大, 7月最小, 且地下生物量主要分布在0~10 cm的土层中。地下生物量垂直分布呈明显的倒金字塔特征。

关键词 海拔梯度 初级生产力 植物多样性 高寒草甸

CHANGES IN PLANT SPECIES DIVERSITY AND PRODUCTIVITY ALONG AN ELEVATION GRADIENT IN AN ALPINE MEADOW

WANG Chang-Ting WANG Qi-Ji* LONG Rui-Jun JING Zeng-Chun and SHI Hui-Lan

(Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

Abstract Understanding the relationship between biodiversity and ecosystem function is central to the Global Change and Terrestrial Ecosystem (GCTE) project as well as to ecosystem ecology in general. Productivity and nutrient maintenance, both critical ecosystem functions, can be measured in relation to species diversity to test how ecosystem functions are affected by species diversity. We studied changes in species diversity and productivity along elevational gradients in alpine meadow grasslands to assess the influence of changing species diversity on productivity.

The results show a significant unimodal pattern of species diversity across the elevation gradient with species diversity highest at mid-elevations. Maximum species diversity occurred at intermediate levels of productivity and species richness. Above-ground biomass decreased with increasing elevation and below-ground biomass was greatest at low and high elevations and lowest at mid-elevations. Below-ground biomass varied during the growing season and vertically within the soil profile: maximum underground biomass occurred at the beginning and end of plant growing and was distributed primarily in the top 0 - 10 cm of soil.

Key words Elevation gradient, Primary productivity, Plant species diversity, Alpine meadow

近年来,随着全球性的物种灭绝速度的加快,生态系统中物种的减少会对生态系统造成什么影响成为备受关注的一个问题,物种多样性与生态系统功能的关系则成为当前生态学领域内的一个重大科学问题。(张国全等,2002)。由于对草场粗放经营,超载过牧,以及对草地资源不合理的开发利用,使人类生存最关键的生物多样性受到破坏,草地植物群落结构发生变化,初级生产力逐年下降。生态系统生产力水平的高低是其功能的重要表现形式之一,了解 and 认识群落植物多样性对生态系统功能的作用,

群落植物多样性和初级生产力之间关系的研究显得尤为重要。对于物种多样性与生态系统功能之间关系的认识, Tilman 和 Naeem 等认为物种多样性与生产力之间呈正相关。特别是地上生物量 (Naeem *et al.*, 1994; Tilman *et al.*, 1996; 1997; 2001)。而 Kassen 等 (2000) 认为群落的生产力水平为中等水平时其多样性最大。因此,只有通过大量的有关在不同尺度上物种多样性与初级生产力关系的研究工作,探讨植物多样性对生态系统功能的作用,不断积累实验证据,使人们对生物多样性与生态系统功能的认

收稿日期: 2003-01-20 接受日期: 2003-11-17

基金项目: 国家“十五”科技攻关计划项目(2001BA606A-02-03)、中国科学院资源与生态环境重点项目资助和中国科学院“百人计划”项目

*通讯作者 Author for correspondence E-mail: WQJ@mail.nwipb.ac.cn

E-mail: wcht6@hotmail.com

识不断深入。

草地生态系统是陆地生态系统的重要组成部分。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,自然状态下的群落中物种组成是物种对环境适应的结果,在漫长的演化过程中,形成了特定的结构,物种间及其环境之间相互依赖、相互作用,已适应了当地的生态-地理条件,是一种对生物气候的综合反映。Waide等(1999)认为,物种丰富度与生产力之间的关系是依赖于尺度的,在一些尺度上,生产力影响多样性,而在另一些尺度上,物种多样性(或功能多样性)则影响生产力。自然群落中,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(杜国祯等,2003)。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,需要我们对大量的研究工作,为生物多样性的生态系统功能的理论研究提供实验证据。有关高寒草甸植物群落结构特征及物种多样性研究的报道较多(王启基等,1995;1998;1999;朱志红等,1996),而从物种多样性和生产力关系方面探讨高寒草甸生态系统功能的研究报道较少。基于上述原因,本文采用了不同海拔梯度的方法,分析了高寒草甸群落植物多样性和初级生产力沿海拔梯度的变化。

1 研究地区概况与研究方法

1.1 自然概况

研究地区位于青海省果洛州玛沁县境内,地处青藏高原腹地,33°43' ~ 35°16' N, 98°48' ~ 100°55' E。该地区属高原寒冷气候,平均海拔4000 m以上,年平均降水542.1 mm,5~9月降水445 mm。年平均气温-2.3℃,10℃积温为914.3℃,日照时数2450.8 h。植被类型丰富多样,其中高寒嵩草甸类型占优势。主要优势种有小嵩草(*K. pygmaea*)、矮嵩草(*K. humilis*)、线叶嵩草(*K. capillifolia*)、藏嵩草(*K. tibetica*)等,主要伴生种有异针茅(*Stipa aliena*)、羊茅(*Festuca ovina*)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)、垂穗披针草(*Elymus nutans*)、双叉细柄茅(*Ptilagrostis dichotoma*)等。土壤类型以高山草甸土、高山灌丛草甸土、草甸沼泽土为主。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置

本试验于2002年5~9月在青海省果洛州玛沁县国家“十五”科技攻关示范区进行。高寒草甸区从最低处(河岸)到山顶的垂直剖面上每300 m左右选择植被均匀分布的地段设置1个样地作为1个梯度,共6个梯度(第一梯度海拔为3840 m、第二梯度海拔为3856 m、第三梯度海拔为3927 m、第四梯度海拔为3988 m、第五梯度海拔为4232 m、第六梯度海拔为4435 m)。每一梯度在约为50 m × 50 m的样地上设置5个50 cm × 50 cm的样方,在植物生长期(5~9月),每月20日左右用收获法测定地上生物量,并按禾草类、莎草类、杂草类和枯枝落叶分类,称取鲜重后在80℃的恒温箱烘干至恒重。在测定植物生物量的同时,同步测定土壤含水量等环境因子参数。

在测定过地上生物量的同时,采用15 cm × 15 cm的样方,分层(0~10 cm、10~20 cm、20~30 cm)测定地下生物量,3次重复。先用细筛(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重。

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(频度、盖度、高度和生物量),将250 cm × 25 cm的样条分成25 cm × 25 cm 10个子样方计数,2次重复,计20个子样方。

1.2.2 多样性指数、均匀度指数的计算(马克平等,1994)

丰富度指数 $R = S$

群落多样性指数的计算采用 Shannon-Wiener 指数:

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

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)/2, S 为种 i 所在样方的物种总数。

2 研究结果与讨论

2.1 不同海拔梯度地上、地下生物量的季节变化规律

高寒草甸植物一般从5月下旬开始返青,干物质即从植物返青开始积累,并随着植物生长发育节律和气温升高,降水量的增加而逐渐增大,其峰值一

般出现在8月底或9月初。

由图1可知,随着海拔的逐渐升高,地上生物量逐渐减少,海拔最低的第一梯度(3 840 m)8月地上生物量最高为 $371.60 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 、第二梯度为 $335.08 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 、第三梯度为 $288.12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 、第四梯度为 $220.60 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 、第五梯度为 $173.16 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 、海拔最高的第六梯度(4 435 m)8月地上生物量最低为 $132.00 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,每个梯度地上生物量的峰值均出现在8月。

由图2可知,6个海拔梯度中,海拔最低的第一梯度(3 840 m)和海拔最高的第六梯度(4 435 m)地下生物量较高,每个梯度地下生物量季节动态规律明显,均呈“V”字形变化(图2)。即牧草返青初期(5月)和枯黄期(9月)较高,6、7月较低。这是由于返青后期高草属植物正处于开花结实阶段,同时植物地上部营养器官的生长速度加快,根系贮藏物质大量消耗以及死根的分解,地下生物量也随着下降。在植物生长旺盛期,由于水热条件有利于植物的生长发育,光合产物的一部分转运到地下供给根系的生长发育,新根、地下茎不断增加,生物量也随着增加,到9月末,牧草处于枯黄期,地下生物量达到最大,为越冬和翌年生长做好了准备。

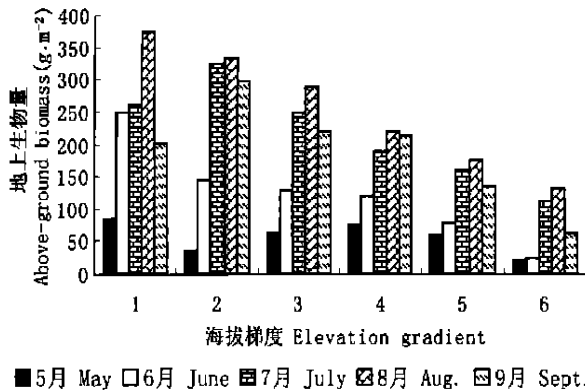


图1 高寒草甸不同海拔梯度地上生物量季节动态

Fig. 1 Seasonal dynamics of the above-ground biomass of different altitude gradient in alpine meadow

2.2 不同海拔梯度地下生物量的垂直分布特征

6个海拔梯度的地下生物量不仅具有明显的季节动态变化规律,而且具有显著的空间分布规律,这主要表现在地下生物量的垂直分布上(表1)。

由表1可知,1~6海拔梯度第一层(0~10 cm土层)地下生物量分别占总生物量的51.65%、87.40%、89.08%、87.09%、88.03%、100%,第二层(10~20 cm)依次占28.27%、9.23%、6.77%、10.06%、8.89%、0%,第三层依次占20.08%、3.37%、4.16%、2.85%、3.08%、0%,呈明显的倒金字塔分布特征,且随着牧草生长期的延长,各层地下

生物量在6、7月后均有增加的趋势。王启基等(1998)的研究结果表明,高寒矮嵩草草甸的地下大部分根系分布在0~10 cm深的土层中,研究结果与其相似。地下生物量的这种分配特征与高寒地区的气候和土壤的关系密切。该地区水热同季,植物将大部分地下根系分布在0~10 cm深的土层中,以便更好地利用其有利条件而获得较多的热量、水分和矿物质营养,为地下根系的生长发育奠定了基础。10 cm以下的土层中,土壤温度、含水量和通气性变差,地下生物量减少,这也显示了高寒草甸植物对严酷生态环境的适应性。

2.3 不同海拔梯度上植物群落特征及其多样性

2.3.1 不同海拔梯度植物群落特征

第一梯度为藏嵩草沼泽化草甸。组成该群落的植物是由湿中生多年生为主所形成的植物群落,以藏嵩草(*Kobresia tibetica*)为绝对优势,结构简单,仅有草本一层,总盖度为60%~95%。主要植物有35种。第二梯度为异针茅(*Stipa aliena*)群落。建群种为异针茅,次优势种为二柱头镰草(*Scirpus distigmaticus*),总盖度为60%~88%。主要植物有37种。第三梯度为小嵩草草甸。主要优势种为小嵩草、矮嵩草等,伴生种有早熟禾(*Poa annua*)等禾本科植物,杂类草有异叶米口袋(*Gueldenstaedtis diversifolia*)、黄帚(舌)苔(*Ligularia virgaurea*)等,总盖度为60%~85%。主要植物有41种。第四、五梯度为小嵩草草甸。优势种为小嵩草等,伴生种为羊茅、异针茅,主要植物分别为39和40种。第六梯度为线叶嵩草草甸。线叶嵩草为绝对优势,并且结构简单,总盖度为40%~60%。主要植物有26种。

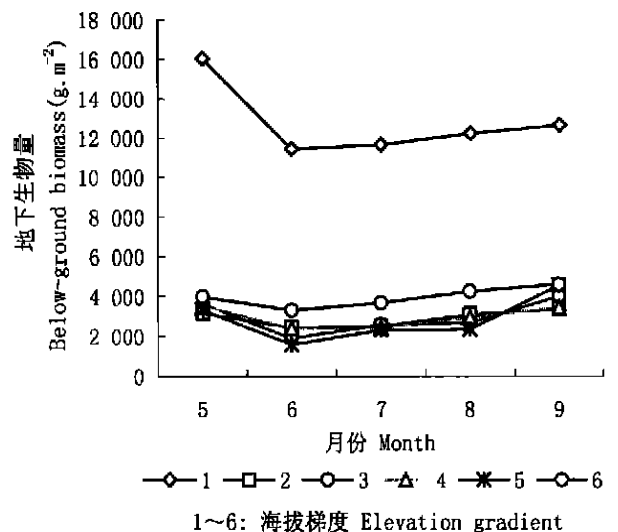


图2 高寒草甸不同海拔梯度地下生物量季节动态

Fig. 2 Seasonal dynamics of the below-ground biomass of different altitude gradient in alpine meadow

表 1 6 个海拔梯度地下生物量(g m⁻²) 垂直分布
Table 1 Vertical distribution of below-ground biomass in six elevation gradient

海拔梯度 Elevation gradient	土深(cm) Soil depth	5 月 May	6 月 June	7 月 July	8 月 August	9 月 September	平均值 ±标准差 Mean ±SD
1	0~10	6 324.44	6 835.56	5 348.89	6 147.56	8 394.22	6 610.13 ±1 131.38
	10~20	5 164.89	2 662.67	3 969.33	3 784.89	2 508.44	3 618.04 ±1 082.58
	20~30	4 538.67	1 915.11	2 334.67	2 303.56	1 759.56	2 570.31 ±1 127.80
2	0~10	2 952.00	2 159.56	2 211.56	2 622.22	2 845.33	2 558.13 ±360.80
	10~20	174.67	237.78	214.22	365.33	358.67	270.13 ±86.87
	20~30	42.22	39.11	76.88	110.67	225.00	98.78 ±76.34
3	0~10	3 417.32	1 618.65	2 365.34	2 341.76	3 446.21	2 637.86 ±784.49
	10~20	143.12	154.21	156.00	210.65	337.30	200.26 ±80.98
	20~30	76.87	69.78	117.35	121.75	229.76	123.10 ±64.01
4	0~10	3 267.10	1 919.13	2 208.00	2 896.86	2 896.87	2 637.59 ±554.87
	10~20	226.21	164.86	261.34	366.67	469.78	297.77 ±120.88
	20~30	116.88	38.23	77.32	91.10	99.56	84.620 ±29.63
5	0~10	3 106.22	1 416.00	2 050.65	1 982.67	3 896.00	2 490.31 ±995.04
	10~20	149.76	136.87	195.10	304.86	472.00	251.72 ±139.77
	20~30	69.32	22.67	77.30	78.20	187.12	86.92 ±60.51
6	0~10	3 974.65	3 316.45	3 673.32	4 260.00	4 625.31	3 969.95 ±507.12
	10~20						
	20~30						

第六梯度 10 cm 以下为岩石层 There are short of some data which cannot gain from under 10 cm rock layer SD: Standard deviation

表 2 不同海拔梯度高寒草甸群落的物种数、地上生物量、地下生物量和物种多样性指数
Table 2 Number of species, above-ground biomass, below-ground biomass and species diversity indices of 6 elevation gradient communities in alpine meadow

海拔梯度 Elevation gradient	群落 Community	物种数 Number of species	地上生物量 Above-ground biomass (g m ⁻²)	地下生物量 Below-ground biomass (g m ⁻²)	Shannon- Wiener 指数 Shannon- Wiener index	Pielou 指数 Pielou index
1	藏嵩草沼泽化草甸 <i>Kobresia tibetica</i> swamp meadow	35	371.60	12 236.00	3.20	0.90
2	异针茅群落 <i>Stipa aliena</i> community	37	335.08	3 098.67	3.36	0.93
3	小嵩草草甸 <i>Kobresia pygmaea</i> meadow	41	288.12	2 674.66	3.52	0.95
4	小嵩草草甸 <i>Kobresia pygmaea</i> meadow	39	220.60	3 354.66	3.37	0.93
5	小嵩草草甸 <i>Kobresia pygmaea</i> meadow	40	173.16	2 364.89	3.26	0.91
6	线叶嵩草草甸 <i>Festuca capillifolia</i> meadow	26	132.00	4 260.00	2.79	0.86

2.3.2 不同海拔梯度群落植物多样性的变化

从表 2 可以看出,第一、六梯度群落类型具有较低的丰富度、均匀度和多样性。其中,藏嵩草和线叶嵩草是明显的优势种,因此两群落的均匀度降低、多样性减少;相对于第一、六梯度,第二、三、四、五梯度群落类型具有较高的物种丰富度、均匀度和多样性,物种多样性指数的变化基本上与种的丰富度变化相吻合。从 3 856~4 232 m 物种多样性指数增加幅度最大,物种丰富度的增加幅度也最大,由 37 种增加到 40 种。

海拔从 3 856 m(第二梯度)到 4 232 m(第五梯

度)之间,物种多样性指数和物种丰富度较大,物种数达到 37~41 种。通过海拔高度与物种数、多样性指数和均匀度指数之间的趋势模拟均呈负二次函数关系,其拟合系数 R 值分别为 0.970 6、0.950 9 和 0.908 6,均大于 0.5, X² 检验值分别为 6.113、6.311 和 6.709,均小于 X_{0.05}² = 11.07, df = 5,拟合结果良好。说明单峰式函数关系能较好地表达 6 个不同海拔梯度植物群落物种丰富度、多样性和均匀度与海拔高度间的分布格局。由此可见,中间海拔高度植物群落物种多样性最大(图 3)。这与 Gentry(1988)、谢晋阳等(1994)研究的结果——“中间高度膨胀”

(Mid-altitude bulge) 有相似之处。

2.4 群落物种多样性与地上生物量的关系

通过 6 个海拔梯度植物群落物种丰富度、均匀度和多样性指数与地上生物量之间的趋势模拟均呈负二次函数关系(图 4),其拟合系数 R 值分别为 0.885 3、0.984 7、0.954 6, X^2 检验值分别为 6.661、10.147 和 8.040,均小于 $X^2_{0.05} = 11.07$, $df = 5$,拟合方程的结果可信。说明 6 个海拔梯度中植物群落生产力在中等水平时,物种丰富度、均匀度和多样性为最

高。这与杨利民等(2002)研究的 16 个草地群落物种丰富度、均匀度和多样性在群落生产力水平中等时为最高相似。藏嵩草沼泽化草甸虽然具有较高的生产力水平,由于环境条件的制约,物种丰富度和均匀度较低,因而使群落多样性较低。而高海拔的寒冷湿中生的线叶嵩草草甸虽然水分条件较好,但温度低、水热条件不一致,导致生产力和物种多样性较低。

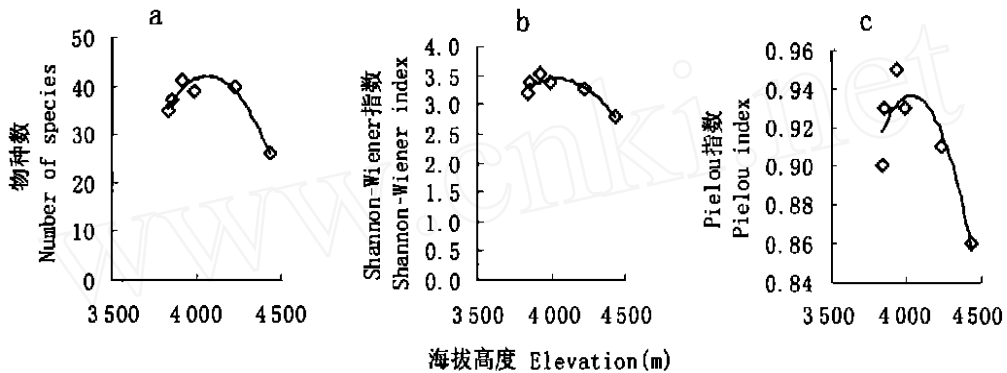


图 3 高寒草甸群落物种数、多样性、均匀度沿海拔高度的变化趋势

Fig. 3 Changes of number of species, diversity and evenness along elevation gradient

a: $y = -0.0001x^2 + 0.9835x - 1961.1$ $R^2 = 0.9421$ b: $y = -4E-06x^2 + 0.0329x - 62.865$ $R^2 = 0.9042$ c: $y = -5E-07x^2 + 0.004x - 7.046$ $R^2 = 0.8255$

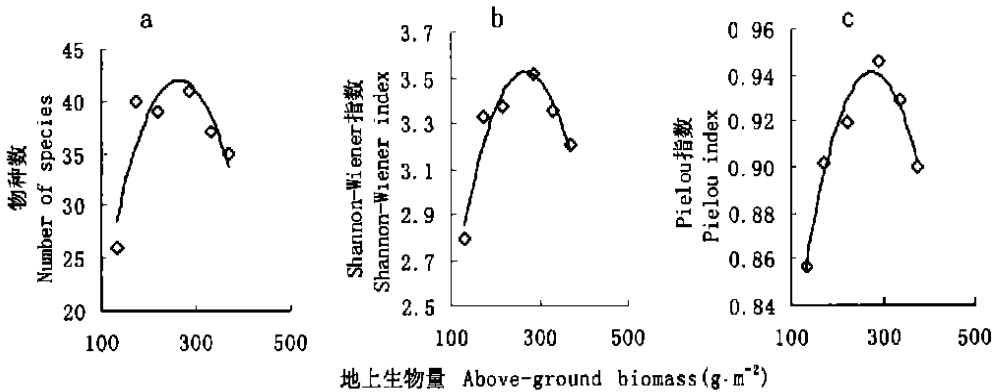


图 4 高寒草甸群落物种数、多样性、均匀度与地上生物量的关系

Fig. 4 Relationship between above-ground biomass and diversity, evenness, number of species of alpine meadow

a: $y = -0.0007x^2 + 0.3987x - 11.132$ $R^2 = 0.7838$ b: $y = -3E-05x^2 + 0.0187x - 0.9864$ $R^2 = 0.9112$ c: $y = -4E-06x^2 + 0.0023x - 0.628$ $R^2 = 0.9697$

3 结论

不同海拔梯度上,6 个梯度群落类型物种丰富度、多样性和均匀度指数与海拔高度之间的趋势模拟均呈负二次函数关系,其拟合系数 R 值分别为 0.970 6、0.950 9 和 0.908 6,均大于 0.5, X^2 检验值分别为 6.113、6.311 和 6.709,均小于 $X^2_{0.05} = 11.07$, $df = 5$,拟合结果良好。中间海拔梯度群落植物多样

性最大,即物种丰富度、均匀度和多样性最大,支持 Gentry(1988)、谢晋阳等(1994)研究的结果——“中间高度膨胀”的观点。

从得到的结果看,6 个梯度群落类型物种丰富度、均匀度和多样性指数与地上生物量的关系为负二次函数关系,支持随生态系统生产力的增加,物种多样性为单峰曲线,即群落生产力水平中等时,物种多样性最大,这与 Kassen 等(2000)研究的结果相似。

本研究的 6 个梯度中,第一梯度地上生物量最大,但物种丰富度、均匀度和多样性最低,第一、六梯度的地下生物量最高,同样物种丰富度、均匀度和多样性最低。海拔最低的第一梯度为藏嵩草草甸(沼泽化),常年积水,可能由于过量水分的危害,导致一些物种的丧失。海拔最高的第六梯度虽然因常年积雪降雨量大而水分条件良好,但温度低造成寒冷胁迫。因此,比较大的地下生物量才能保证足够的温度满足翌年植物按时返青的要求。可见高生产力和低生产力两端的群落类型是在极端环境条件下的特殊类型。这也是一种对高寒环境适应的结果。水热条件的变化所引起的物种选择、资源竞争、生境的变化是影响物种多样性和生产力关系的重要因素。在研究生产力和多样性之间的关系时,注意尺度问题。Tilman 等(2001)对一个持续 7 年的草地实验结果证明,多样性对生产力的正效应随时间推移而逐渐增强;随时间推移发生超产的群落增多,并且超产的程度增强。另外,气候条件、土壤条件和干扰可能比多样性更主要(白永飞等,2000)。

参 考 文 献

- Bai, Y. F. (白永飞), L. H. Li (李凌浩), Q. B. Wang (王其兵), L. X. Zhang (张丽霞), Y. Zhang (张焱) & Z. Z. Chen (陈佐忠). 2000. Changes in plant species diversity and productivity along gradients of precipitation and elevation in the Xilin River Basin, Inner Mongolia. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **24**:668 ~ 673. (in Chinese with English abstract)
- Du, G. Z. (杜国祯), G. L. Qin (覃光莲), Z. Z. Li (李自珍), Z. H. Liu (刘正恒) & G. S. Dong (董高生). 2003. Relationship between species richness and productivity in an alpine meadow plant community. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **27**: 125 ~ 132. (in Chinese with English abstract)
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradient. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **75**:1 ~ 34.
- Kassen, R., B. Angus, B. Graham & B. R. Paul. 2000. Diversity peaks at intermediate productivity in a laboratory microcosm. *Nature*, **406**:508 ~ 511.
- Ma, K. P. (马克平) & Y. M. Liu (刘玉明). 1994. Measurement of biotic community diversity. diversity (Part 2). *Chinese Biodiversity (生物多样性)*, **2**:231 ~ 239. (in Chinese with English abstract)
- Naeem, S., L. J. Tompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton & R. M. Woodfin. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystem. *Nature*, **368**:734 ~ 737.
- 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.
- Tilman, D., D. Wedin & J. Knops. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystem. *Nature*, **379**:718 ~ 720.
- Tilman, D., P. B. Reich, J. Knops, D. Wedin, T. Mielke & C. Lehman. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, **294**:843 ~ 845.
- Wang, Q. J. (王启基), X. M. Zhou (周兴民) & W. Y. Wang (王文颖). 1999. A preliminary study of species diversity of main plant communities in alpine meadow. *Acta Biologica Plateau Sinica (高原生物学集刊)*, **14**:77 ~ 87. (in Chinese with English abstract)
- Wang, Q. J. (王启基), W. Y. Wang (王文颖) & Z. F. Deng (邓自发). 1998. The dynamics of biomass and the allocation of energy in alpine *Kobresia* meadow communities, Haibei region of Qinghai Province. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **22**:222 ~ 230. (in Chinese with English abstract)
- Wang, Q. J. (王启基), X. M. Zhou (周兴民), Y. Q. Zhang (张堰青) & Z. X. Shen (沈振西). 1995. Community structure and biomass dynamics of the *Kobresia pygmaea* steppe meadow. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **19**:225 ~ 235. (in Chinese with English abstract)
- Waide, R. B., M. R. Willig, C. F. Steiner, G. Mittelbach, L. Gough, S. I. Dodson, G. P. Juday & R. Parmenter. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **30**:257 ~ 300.
- Xie J. Y. (谢晋阳) & L. Z. Chen (陈灵芝). 1994. Characteristics of species diversity in subtropical deciduous broad-leaf forest. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **14**: 337 ~ 344. (in Chinese with English abstract)
- Yang L. M. (杨利民), G. S. Zhou (周广胜) & J. D. Li (李建东). 2002. Relationship between productivity and plant species diversity of grassland communities in Songnen Plain of Northeast China. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **26**:589 ~ 593. (in Chinese with English abstract)
- Zhu, Z. H. (朱志红) & G. Wang (王刚). 1996. An approach to analyzing nature of community structure: with examples of alpine meadow and alpine bushland. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **20**:184 ~ 192. (in Chinese with English abstract)
- Zhang, Q. G. (张全国) & D. Y. Zhang (张大勇). 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances and controversies. *Biodiversity Science (生物多样性)*, **10**:49 ~ 60. (in Chinese with English abstract)

责任编辑:黄建辉 责任编辑:张丽赫