

اثر گرادیان ارتفاع از سطح دریا بر تنوع گونه های درختی در جنگل های بلوط هیانان ایلام

احمد حسینی^۱

تاریخ دریافت: ۹۴/۱۰/۱۵ تاریخ پذیرش: ۹۵/۲/۲

چکیده

برای بررسی ارتباط خصوصیات ساختاری توده با تنوع گونه های درختی و چگونگی تغییرات تنوع گونه ای در امتداد گرادیان ارتفاع از سطح دریا، منطقه ای به وسعت ۴۵۰ هکتار از جنگل های هیانان در شمال شرق شهر ایلام انتخاب شد. تعداد ۴۶ قطعه نمونه ۲۰۰۰ مترمربعی با استفاده از ترانسکت های ممتد به صورت تصادفی سیستماتیک در عرصه پیاده گردید. در هر قطعه نمونه قطر برابر سینه، قطر حداقل و حداکثر تاج درختان و جست گروه ها و تعداد آنها به تفکیک گونه و نیز ارتفاع از سطح دریا ثبت گردید. مقادیر ۵ شاخص تنوع زیستی به وسیله نرم افزار PAST برای هر قطعه نمونه محاسبه و سپس آنالیز آماری شدند. در مجموع ۶ گونه درختی در سطح قطعات نمونه حضور داشتند که بیشترین درصد حضور متعلق به گونه بلوط بود. نتایج نشان داد که ارتفاع از سطح دریا بر تنوع، غنا و یکنواختی گونه ای اشکوب درختی تاثیر معنی دار داشته و طبقات ارتفاعی میانی (۲۱۰۰-۲۰۰۰ متر) بالاترین تنوع و غنای گونه ای را دارد. یکنواختی با افزایش ارتفاع روند افزایشی داشته ولی در طبقه ارتفاعی ۲۳۰۰ متر کاهش می یابد. همچنین تاج پوشش با غنای گونه ای همبستگی مثبت و با یکنواختی همبستگی منفی دارد.

کلمات کلیدی: تنوع گونه ای، جنگل بلوط، ارتفاع از سطح دریا، ساختار توده

^۱ - عضو هیئت علمی مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی ایلام

مقدمه

تنوع گونه های درختی اساس تنوع زیستی کل جنگل است، زیرا درختان منابع و زیستگاه ها را برای سایر گونه های جنگلی فراهم می کند (۱). در جنگل های بلوط ایلام که نقش حفاظتی و حمایتی آنها بیشتر از ارزش های دیگر مورد توجه است، تعداد گونه های درختی به دلیل تخریب های متمادی اکوسیستم های جنگلی و شکنندگی آنها اندک است.

تنوع گونه ای در جنگل تحت تأثیر عوامل مختلفی تغییر می کند. برخی از محققین (۱۰ و ۱۳) فاکتورهایی مانند ساختار توده، ترکیب توده و فیزیوگرافی را در تنوع زیستی تأثیرگذار می دانند و برخی دیگر (۲، ۳، ۱۲، ۱۴ و ۱۵) اثرات عوامل انسانی را نیز به فاکتورهای فوق می افزایند. در خصوص اثر ساختار توده بر تنوع زیستی می توان به نتایج برخی تحقیقات اشاره نمود. در تحقیقی در جنگل های آمیخته پهن-برگ و کاج تدا در آرکانساس جنوبی، تغییرات تنوع گونه ای، غنا و یکنواختی هر کدام از گروه های سنی درخت، خال و نهال در امتداد ارتفاع از سطح دریا مطالعه شده و نتیجه گیری شد که اختلافات تنوع گونه ای، غنا و یکنواختی با ارتفاع از سطح دریا در اشکوب نهال و درختی معنی دار بوده ولی در مرحله خال فقط از نظر یکنواختی اختلاف وجود داشت (۵). در تحقیقی دیگر پیرامون رابطه بین تنوع گونه ای درختی و پارامترهای توده در جنگل های ناحیه شرق دریای سیاه در ترکیه نتیجه گیری شد که هرچه توده ناهمسال تر و آمیختگی بیشتری داشته باشد، تنوع گونه ای بالاتری دارد (۹). همچنین اشاره شده است که

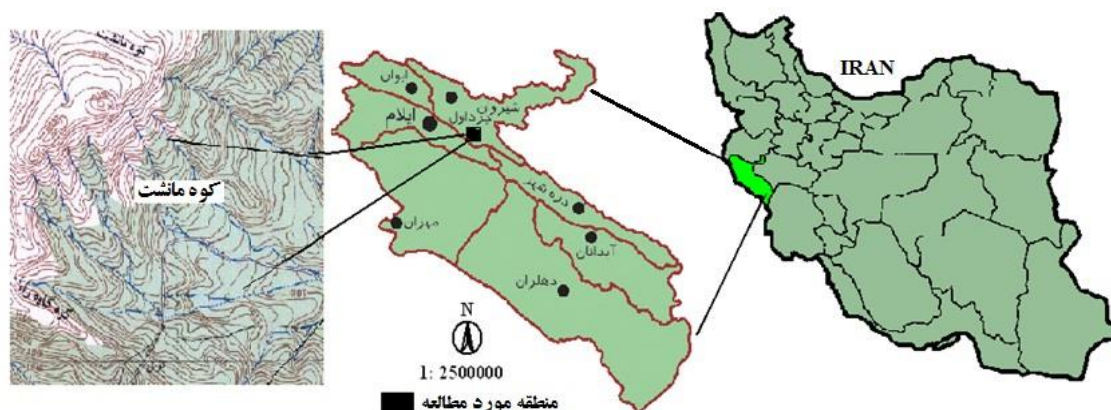
شاخص های تنوع زیستی با خصوصیات توده از قبیل تاج پوشش و تراکم توده و ... همبستگی داشته اند (۹). در خصوص اثر گرادیان ارتفاع از سطح دریا بر تنوع زیستی می توان به برخی از تحقیقات مرتبط در داخل و خارج از کشور اشاره نمود. در نتایج تحقیقی ارتفاع از سطح دریا را مؤثر بر تنوع و غنای گونه ای دانسته اند (۴). در تحقیقی در جنگل های استان ایلام تنوع گونه ای گیاهان چوبی بررسی و نتیجه گیری شد که مقادیر شاخص های تنوع و غنای گونه ای در طبقات ارتفاعی بالاتر بیش تر بوده است (۸). در تحقیقی دیگر در جنگل های خرم آباد تنوع زیستی و غنای گونه های گیاهی در ارتباط با عوامل فیزیوگرافی و خصوصیات فیزیکی - شیمیایی خاک بررسی و نتیجه گیری شد که تنوع پوشش درختی با ارتفاع از سطح دریا همبستگی مثبت دارد (۷). در تحقیقی دیگر در جنگل های استان کرمانشاه، تأثیر عوامل توپوگرافی بر تنوع گونه ای رویشگاه محلب بررسی و نتیجه گیری شد که بیشترین تنوع و غنای گونه ای در بالاترین طبقات ارتفاع از سطح دریا وجود داشته است (۱۱). در تحقیقی دیگر در کشور چین نتیجه گیری شد که غنای گونه ای در ارتفاعات مختلف از سطح دریا اختلاف معنی دار داشته و ارتفاعات میانی منطقه مورد مطالعه بالاترین غنای گونه ای داشته است (۶). با توجه به اهمیت و تأثیر گرادیان ارتفاع از سطح دریا و خصوصیات ساختاری توده در تغییرات تنوع گونه ای، در تحقیق حاضر هدف این شد که از بین فاکتورهای تأثیرگذار بر تنوع زیستی، تأثیر و ارتباط تغییرات ارتفاع از سطح دریا و ساختار

است. حداقل ارتفاع از سطح دریا ۱۷۰۰ متر و حداکثر ارتفاع ۲۳۰۰ متر می باشد. سطح جنگل عموماً و به ویژه در ارتفاعات بالا سنگلاخی است. متوسط بارندگی سالیانه بر اساس اطلاعات ایستگاه هواشناسی ایلام ۵۹۵ میلی متر و متوسط درجه حرارت سالیانه آن ۱۶/۹ درجه سانتی گراد است. فصل خشک منطقه از اوایل اردیبهشت ماه شروع و تا اوایل مهرماه ادامه دارد. مهمترین گونه درختی جنگل های منطقه مورد مطالعه بلوط ایرانی است که گونه های درختی همراه آن در جدول ۱ ارائه شده است.

توده با تنوع گونه های درختی منطقه مورد مطالعه بررسی شود. امید است نتایج حاصل از آن بتواند در شناخت بهتر جنگل های منطقه و روابط اکولوژیک حاکم بر آنها به منظور کمک به ارائه راهکارهای مدیریتی مناسب، نقش داشته باشد.

مواد و روش ها

منطقه مورد مطالعه: این منطقه بخشی از جنگل های هیانان با مساحت ۴۵۰ هکتار بوده و در ۱۰ کیلومتری شمال شرقی شهر ایلام واقع می باشد (شکل ۱). این منطقه در محدوده جغرافیایی طول $۴۶^{\circ} ۲۶'$ تا $۴۶^{\circ} ۳۰'$ شرقی و عرض $۳۳^{\circ} ۴۱'$ تا $۳۳^{\circ} ۴۵'$ شمالی قرار گرفته



شکل ۱- موقعیت منطقه مورد مطالعه بر روی نقشه استان ایلام

در هر قطعه نمونه قطر برابر سینه، قطر حداقل و حداکثر تاج درختان و جست گروه ها و تعداد آنها به تفکیک گونه و نیز مشخصه رویشگاهی ارتفاع از سطح دریا اندازه گیری یا ثبت گردید. برای اندازه گیری متغیرهای مورد مطالعه از دستگاه GPS، قطب نما، شیب سنج سونتو، نوار متری برای پیمودن مسافت بین قطعات نمونه و نیز اندازه گیری ابعاد قطعات نمونه و ابعاد تاج درختان استفاده گردید. در این تحقیق ارتفاع

روش تحقیق

ابتدا هفت ترانسکت ممتد موازی در امتداد دامنه های کوه با فواصل ۷۰۰ متر از یکدیگر مستقر گردید و قطعات نمونه به صورت منظم تصادفی در محل تلاقی ترانسکت ها و خطوط منحنی میزان ۱۰۰ متری پیاده گردید. سطح قطعات نمونه به روش Minimal area تعیین گردید. در مجموع تعداد ۴۶ قطعه نمونه مستطیلی شکل ۲۰۰۰ متر مربعی پیاده شد.

گونه‌ای بر اساس شاخص‌های تنوع سیمپسون و شانون وینر، غنای گونه‌ای به وسیله شاخص-های منهنیک و مارگالف و یکنواختی نیز با استفاده از شاخص ز پیلو طبق رابطه‌های ذیل محاسبه گردید. در روابط ذیل: P_i نسبت کل نمونه‌هایی که در آن گونه نام وجود دارد، S تعداد گونه‌ها، H' شاخص تنوع گونه‌ای شانون، n تعداد افراد هر یک از گونه‌ها و N تعداد افراد کل گونه‌ها می‌باشد.

$$\hat{D} = \frac{\sum_{i=1}^S n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

$$H' = - \sum_{i=1} p_i \ln p_i$$

$$R1 = (S-1)/\ln(N)$$

$$R2 = S/\sqrt{N}$$

$$J = \frac{H_i}{H_{max}}$$

طبقات ارتفاع از سطح دریا استفاده گردید. همچنین به منظور بررسی رابطه بین شاخص-های تنوع زیستی و برخی خصوصیات ساختاری توده‌های جنگلی منطقه مورد مطالعه از همبستگی پیرسون استفاده گردید.

از سطح دریا در هفت طبقه ۱۰۰ متری (۱۶۵۰-۱۷۵۰، ۱۷۵۰-۱۸۵۰، ۱۸۵۰-۱۹۵۰، ۱۹۵۰-۲۰۵۰، ۲۰۵۰-۲۱۵۰، ۲۱۵۰-۲۲۵۰، ۲۲۵۰-۲۳۵۰، ۲۳۵۰-۲۴۵۰) مورد بررسی قرار گرفت.

تجزیه و تحلیل داده‌ها

پس از جمع‌آوری داده‌ها، مقادیر شاخص‌های تنوع گونه‌ای، غنا و یکنواختی در اشکوب درختی جنگل در سطح قطعات نمونه و سپس در طبقات مختلف ارتفاع از سطح دریا به وسیله نرم‌افزار PAST محاسبه گردید. تنوع شاخص تنوع سیمپسون $1-D$

شاخص تنوع گونه‌ای: (شانون وینر)

شاخص غنای گونه‌ای مارگالف

شاخص غنای گونه‌ای منهنیک

شاخص یکنواختی پیلو

نرمال بودن داده‌ها در طبقات ارتفاع از سطح دریا با استفاده از آزمون کولموگروف اسمیرنوف و همگنی واریانس‌ها توسط آزمون لون بررسی شد. با توجه به همگن بودن واریانس‌ها از آزمون چند دامنه دانکن برای مقایسه شاخص‌های تنوع، غنا و یکنواختی در

جدول ۱- گونه‌های درختی موجود در منطقه مورد مطالعه

اسم فارسی	اسم علمی
بلوط ایرانی	<i>Quercus brantii</i> Lindl. var. <i>persica</i> (Jaup. & Spach) Zohary
بنه	<i>Pistacia atlantica</i> Desf.
کیکم	<i>Acer monspessulanum</i> L.
شن	<i>Lonicera nummularifolia</i> Jaub. & Spach.
داغداغان	<i>Celtis caucasica</i> Willd.
محلَب	<i>Cerasus mahaleb</i> (L.) Miller.

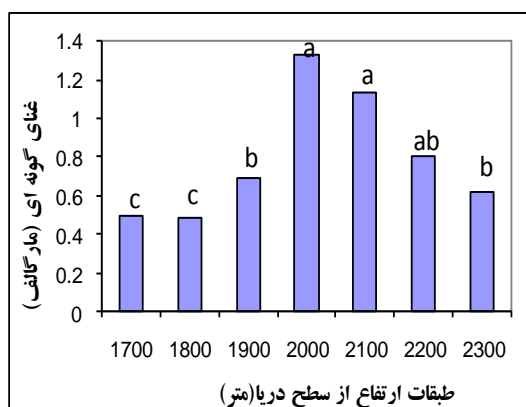
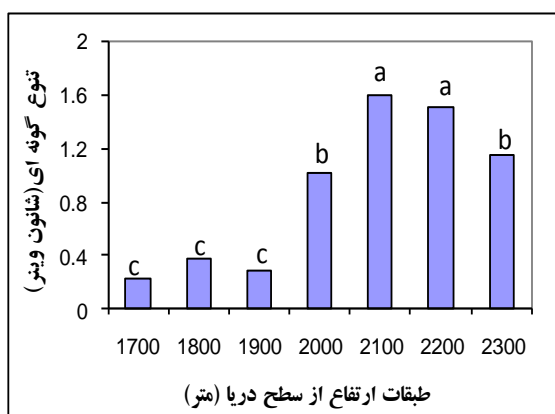
نتایج

در مجموع ۶ گونه درختی در منطقه مورد مطالعه شناسایی شد که گونه بلوط ایرانی *Quercus brantii var persica* بیشترین حضور در سطح قطعات نمونه (۷۱/۴۲٪) و محلب *Cerasus mahaleb* کمترین حضور را داشته است. نتایج حاصل از بررسی های به عمل آمده به شرح ذیل می باشد. اثر ارتفاع از سطح دریا بر تنوع، غنا و یکنواختی گونه ای

نتایج تجزیه واریانس یک طرفه نشان داد که اثر ارتفاع از سطح دریا بر شاخص های تنوع گونه ای معنی دار است (جدول ۲). همچنین نتایج مقایسه میانگین چند دامنه دانکن نشان داد که بیشترین تنوع و غنا در طبقات ارتفاعی میانی وجود دارد و روند تغییرات آنها به صورت افزایشی کاهشی است. شاخص یکنواختی نیز با افزایش ارتفاع از سطح دریا روند افزایشی داشته و در ارتفاع ۲۳۰۰ متر کاهش می یابد (جدول ۲ و شکل ۲).

جدول ۲- نتایج تجزیه واریانس شاخص های تنوع گونه ای در طبقات مختلف ارتفاع از سطح دریا

نتایج تجزیه واریانس			شاخص
p	f	df	
۰/۰۰۰	۸/۷۵۰	۶	تنوع شانون وینر
۰/۰۰۰	۱۱/۱۰۰	۶	تنوع سیمپسون
۰/۰۰۰	۶/۰۴۳	۶	غنا- منهنیک
۰/۰۰۱	۵/۱۵۵	۶	غنا - مارگالف
۰/۰۰۰	۱۰/۹۳۵	۶	یکنواختی ز پیلو



شکل ۲- توزیع میانگین تنوع و غنای گونه ای در طبقات مختلف ارتفاع از سطح دریا

نتایج همبستگی نشان داد که درصد تاج-پوشش، رویه زمینی و تعداد در هکتار درختان توده با ارتفاع از سطح دریا همبستگی معنی دار و منفی دارند (جدول ۳).

ارتباط تاج پوشش، رویه زمینی و تعداد در هکتار درختان با ارتفاع از سطح دریا

جدول ۳- نتایج همبستگی پیرسون بین پارامترهای توده و ارتفاع از سطح دریا در منطقه مورد مطالعه

پارامترهای توده	ارتفاع از سطح دریا
درصد تاج پوشش	-.۰/۵۴۷**
رویه زمینی	-.۰/۴۲۵**
تعداد درخت در هکتار	-.۰/۴۵۲**

** معنی دار بودن در سطح اعتماد ۱ درصد

ارتباط تنوع گونه‌ای، غنا و یکنواختی با خصوصیات ساختاری توده جنگلی نتایج این بررسی نشان داد که تنوع گونه‌ای با تاج پوشش توده همبستگی مثبت و با تراکم توده همبستگی منفی دارد. همچنین غنا با تاج پوشش و تراکم توده همبستگی مثبت دارد. یکنواختی نیز با تاج پوشش و تراکم توده همبستگی منفی دارد (جدول ۴).

جدول ۴- نتایج همبستگی پیرسون بین شاخص‌های تنوع گونه‌ای و پارامترهای توده

شاخص‌های تنوع گونه‌ای	درصد تاج پوشش	رویه زمینی	تعداد درخت در هکتار
تنوع شانون وینر	۰/۲۵۷	۰/۱۸۰	-.۰/۰۱۰
تنوع سیمپسون	۰/۲۳۴	-.۰/۲۵۴	-.۰/۴۱۸**
غنا- منهنیک	۰/۱۱۷	-.۰/۴۶۲**	۰/۱۵۱
غنا- مارگالف	۰/۳۲۶*	۰/۱۸۳	۰/۲۳۰
یکنواختی ز پیلو	-.۰/۴۳۳**	-.۰/۳۶۰*	-.۰/۵۵۱**

* معنی دار بودن در سطح اعتماد ۵ درصد

** معنی دار بودن در سطح اعتماد ۱ درصد

شاخص‌های تنوع گونه‌ای نشان داد که غنای گونه‌ای با تاج پوشش همبستگی مثبت دارد. انبوهی تاج پوشش توده نیز تا طبقات ارتفاعی میانی منطقه مورد مطالعه تقریباً یکسان بوده و با افزایش ارتفاع از سطح دریا کاهش می‌یابد. این نتایج بیانگر این است که طبقات ارتفاعی میانی (۲۱۰۰-۲۰۰۰ متر) در منطقه مورد مطالعه شرایط رویشگاهی بهتری را جهت رشد و نمو درختان و توده جنگلی فراهم نموده و تاج پوشش انبوه‌تری ایجاد می‌گردد و در نتیجه غنای گونه‌ای بالاتری در این محدوده ارتفاعی حاصل می‌گردد. هو (۲۰۰۲) نیز در تحقیق خود نتیجه گرفت که غنای گونه‌ای در ارتفاعات مختلف از سطح دریا اختلاف معنی- دار داشته و ارتفاعات میانی منطقه مورد

بحث و نتیجه گیری

بر اساس نتایج این تحقیق، تنوع گونه‌ای، غنا و یکنواختی در اشکوب درختی در طبقات مختلف ارتفاع از سطح دریا تغییر کرد و نشان داد که ارتفاع از سطح دریا اثر معنی داری بر آنها دارد. برخی از محققین نیز در نتایج تحقیق خود به اثر معنی دار ارتفاع از سطح دریا اشاره داشته‌اند (۱۳). بر اساس نتایج به- دست آمده روند تغییرات تنوع، غنا و یکنواختی با افزایش ارتفاع از سطح دریا ابتدا افزایش و سپس کاهش می‌یابد، به طوری که طبقات ارتفاعی ۲۱۰۰-۲۰۰۰ متر از سطح دریا حائز بیشترین مقادیر غنا و تنوع گونه‌ای می‌باشند (شکل ۲). از طرفی نتایج بررسی روابط همبستگی خصوصیات ساختاری توده با

مطالعه هم نتایج حاصله از روند تغییرات شاخص های تنوع گونه ای را به موازات افزایش ارتفاع از سطح دریا تأیید می کند. نتایج بررسی رابطه بین تاج پوشش و تراکم توده با تنوع، غنا و یکنواختی نشان داد که بین دو گروه همبستگی های معنی دار وجود دارد. اوزکلیک و همکاران (۲۰۰۸) نیز در بررسی رابطه بین تنوع گونه ای درختی و پارامترهای توده به این نتیجه رسیدند و اظهار داشتند که شاخص های تنوع زیستی با خصوصیات توده مانند تاج-پوشش و تراکم توده همبستگی مثبت داشته-اند (۹).

بر اساس نتایج فوق می توان گفت که علاوه بر ارتفاع از سطح دریا، خصوصیات ساختاری توده نیز بر تنوع، غنا و یکنواختی گونه های درختی و درختچه ای تأثیرگذار هستند. به طوری که با تغییر ارتفاع از سطح دریا، شرایط میکروکلیمایی، اکولوژیکی و محیطی رویشگاه جنگل تغییر پیدا کرده و بالطبع وضعیت ساختاری توده را به تناسب شرایط محلی تغییر می دهد. با تغییر شرایط حاکم بر رویشگاه و توده، میزان تنوع، غنا و یکنواختی اشکوب درختی تغییر کرده و در شرایط مطلوب اکولوژیکی و ساختاری توده، میزان تنوع و غنای گونه ای بیشتر شده و در شرایط نامطلوب از میزان آنها کاسته می شود. در جنگل مورد مطالعه شرایط رویشگاهی در طبقات ارتفاعی ۲۱۰۰-۲۰۰۰ متر بهتر از سایر طبقات بود و در این محدوده ارتفاعی وضعیت تاج پوشش بهتر و در نتیجه از تنوع و غنای گونه ای بیشتری برخوردار بود.

مطالعه اش بالاترین غنای گونه ای را داشته است (۶). گریل و همکاران (۲۰۰۵) نیز به این نتیجه رسیدند که اختلافات تنوع گونه ای، غنا و یکنواختی با ارتفاع از سطح دریا در اشکوب درختی معنی دار بوده است (۵). نتایج برخی تحقیقات انجام شده در جنگلهای زاگرس نیز به یافته های این تحقیق همخوانی دارد (۷، ۸ و ۱۱). البته به لحاظ اینکه فراوانی پایه های شاخه زاد در منطقه مورد مطالعه با افزایش ارتفاع کاهش می یابد، در نتیجه تراکم توده در طبقات ارتفاعی پایین تر بیشتر از طبقات ارتفاعی بالاتر می باشد. در عین حال فراوانی پایه های دانه زاد در طبقات ارتفاعی میانی بیشتر از سایر طبقات بوده و تأثیر زیادی در مقادیر خصوصیات کمی توده مانند درصد تاج-پوشش، رویه زمینی و میانگین قطر توده می-گذارد. بنابراین با افزایش ارتفاع از سطح دریا مقادیر کمی خصوصیات توده از قبیل رویه-زمینی و تاج پوشش تا ارتفاع ۲۰۰۰ متری به طور تقریباً یکسانی بالا بوده و سپس کاهش می یابد. به نظر می رسد که دخالت های مخرب انسانی از قبیل قطع درختان، چرای دام و... و شدت نسبتاً بیشتر این تخریب ها در طبقات ارتفاعی پایین تر به دلیل نزدیکی به جاده (مشاهدات شخصی) و نیز فرسایش های موجود در نقاط واقع در ارتفاعات و شیب های بالا (مشاهدات شخصی) باعث شده اند که تغییرات شاخص های تنوع گونه ای در منطقه مورد مطالعه ظاهراً از نظم طبیعی و منطقی خارج شده و روند شفاف و دقیقی مشاهده نشود. بنابراین واقعیت طبیعی و فعلی منطقه مورد

References

1. Cannon, C.H., Peart, D.R. and Leighton M. 1998. Tree species diversity in commercially logged bornean rainforest. *Science*, 281: 1366-1368.
2. Elliott, J. K. Hewitt, D. 1997. Forest Species Diversity in Upper Elevation Hardwood Forests in the Southern Appalachian Mountains *Castanea* 62(1): 32-42.
3. Elliott, K.J. and Swank W.T., 1994. Changes in tree species diversity after successive clearcuts in the Southern Appalachians. *Vegetatio* 115:11-18.
4. Fisher, M. A. and Fuel, P. Z. 2004. Changes in forest vegetation and arbuscular mycorrhizae along a steep elevation gradient in Arizona. *Forest Ecology and Management*. 200: 293-311.
5. Grell, G. A. Michael, G. Shelton E. H., 2005. Changes in plant species composition along an elevation gradient in an old-growth bottomland hardwood-*Pinus taeda* forest in southern Arkansas. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 132(1): 72-89.
6. Hua, Y. 2002. Distribution of Plant Species Richness along Elevation Gradient in Hubei Province, China. *International Institute for Earth System Science (ESSI)*. Page:14
7. Modaberi A. and Minaee H. 2014. Diversity and richness of plant species in relation to physiographic factors and Physico-chemical properties of soil (Khan-e-kamandar region in Khorramabad). *Environmental Science and Engineering*, 1(4): 19-27.
8. Najafifar, A. 2013. Biodiversity of Woody Species in Relation to Topographical Factors in Central Zagros Forest Ecosystems. *Journal of Wood & Forest Science and Technology*, Vol. 19 (4), 77-91.
9. Ozcelik R, Ugur Gul R., Merganic A., Merganicova J. K. 2008. Tree species diversity and its relationship to stand parameters and geomorphology features in the eastern Black sea region forests of turkey. *J. Environ. Biol.* 29(3): 291-298.
10. Pausas, J.G., Carreras J., Ferre A. and Font X. 2003. Coarse-scale plant species richness in relation to environmental heterogeneity. *J. Veg.Sci.*, 14: 661-668.
11. Sekhavati, N., Akbarinia M., Zanganeh H. and Mirzaee J. Effect of topography on diversity of *Cerasus mahaleb* site in the forests of Kermanshah province. *Forest and rangeland*, 97: 24-33.
12. Schulze, E.D. and Mooney H.A. 1993. Biodiversity and ecosystem function. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
13. Terradas, J., Salvador R., Vayreda J. and Loret F. 2004. Maximal species richness: An empirical approach for evaluating woody plant forest biodiversity. *For. Ecol. Manage.* 189: 241-249.
14. Tilman, D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77:350-363.
15. Vitousek, P.M. and Hooper D.U. 1993. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. p. 3-14. *In*: Schulze, E.D. and H.A. Mooney (eds.). Biodiversity and ecosystem function. Springer-Verlag, Berlin, German.