

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

王长庭¹ 龙瑞军^{1 2 *} 丁路明¹

1 (中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008)

2 (甘肃农业大学草业学院, 兰州 730070)

摘要: 对不同类型草地功能群多样性和组成与植物群落生产力之间的关系进行了探讨。结果表明 (1) 在矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 草甸和金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 灌丛中, 豆科植物的作用比较明显, 而其他功能群植物的作用较弱。(2) 在藏嵩草 (*Kobresia tibetica*) 沼泽化草甸和小嵩草 (*K. pygmaea*) 草甸中, 虽然杂类草、C₃ 植物和莎草科植物功能群的生产力占群落初级生产力的比例较大, 但二者在统计上没有显著性差异, 这表明群落生产力除受物种多样性的影响外, 也受物种本身特征和环境资源的影响, 更主要的是受到功能群内物种密度和均匀度的影响, 即功能群组成比功能群多样性更能说明对生态系统过程的影响。(3) 不同类型草地群落植物功能群盖度与群落初级生产力呈显著的线性相关。(4) 不同类型草地群落生产力与功能群内物种数的变化均表现为单峰曲线关系, 即功能群内物种数处于中间水平时, 群落生产力最高。

关键词: 高寒草甸, 生产力, 功能群多样性, 功能群组成, 功能群内物种数

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1005-0094(2004)04-0403-07

The effects of differences in functional group diversity and composition on plant community productivity in four types of alpine meadow communities

WANG Chang-Ting¹, LONG Rui-Jun^{1 2 *}, DING Lu-Ming¹

1 Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008

2 College of Grassland Science, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070

Abstract: The relationship between species diversity and ecosystem function is one of the core problem of biodiversity research, and productivity is an important modality of ecosystem function. The species diversity of natural communities is often strongly related to their productivity. The grassland is an important component of terrestrial ecosystems and plays a significant role in the biodiversity and ecosystem function. Understanding of how to use natural vegetation to restore deteriorated grasslands is critical for protection of grassland ecosystems. Moreover, the relationship between species richness and productivity relies on scales. At some scales, productivity affects diversity, and at other scales, species diversity also affects productivity. Thus, it is necessary to know the relationship between plant functional diversity and productivity in different grassland types. In 2003 the differences in plant functional diversity, functional composition and productivity in different grassland types of alpine meadow were analyzed.

Humans are modifying both the identities and the numbers of species in ecosystems. However, the impacts of such changes on ecosystem processes are still controversial. The effects of functional diversity and composition on plant community productivity were analyzed in four types of alpine meadows. The research results show (1) the effects of the legume functional group on productivity was greater than other functional groups in *Kobresia humilis* meadow and *Potentilla fruticosa* shrub. (2) Although the biomass of forbs, C₃ plants and sedge functional groups account for higher proportion of community productivity in *Kobresia pygmaea* meadow and *K. tibetica* swamp meadow, differences were not significantly different, indicating that the factors influencing community productivity were not only species diversity, but also the

identity of species present and environmental resources. These factors were in turn mainly affected by species diversity and evenness among functional groups. That is, differences in functional group composition have a larger effect on ecosystem processes than functional group richness alone. (3) A significant correlation was found between the coverage per functional group and the primary productivity of communities in the four types of alpine meadows. (4) Changes in productivity with number of species per functional group showed a unimodal pattern, such that the maximum community productivity occurred at an intermediate level of number of species per functional group.

Key words: alpine meadow, productivity, functional group diversity, functional group composition, number of species per functional group

随着人们对物种多样性及生态系统功能的认识和试验研究逐渐加深,生态系统中物种多样性与生态系统功能的相互关系成为当前生态学领域内的一个重大科学问题。生态学家长期以来一直对多样性和生产力之间的关系怀有浓厚的兴趣。而在最近几年,在讨论生态系统功能与物种多样性之间的关系时,生产力又被认为是受生物多样性影响的一个重要的生态系统功能特征(黄建辉等 2001)。生态系统中生物有机体控制着其功能(Walker, 1992)。但物种的特征(Givnish, 1994)、物种的数量(Givnish, 1994; Tilman *et al.*, 1996)及由这些种组成的不同功能群的数量(Tilman *et al.*, 1996)如何决定这种控制程度的大小目前尚不清楚(Tilman *et al.*, 1997b)。种的多样性和功能的多样性对生态系统功能的影响随着种和功能群之间差异性的增加而增大(Tilman *et al.*, 1997a)。群落或生态系统功能不仅与优势物种的功能特征有关,而且与物种的数量相联系(Grime, 1997)。生物多样性是所有生命系统的固有特征,是人类赖以生存的基础。然而,人类不合理的经济活动所带来的土地利用的改变、生境的破碎化、生物资源的过度利用,使草地生态系统的结构和功能过程发生变化甚至破坏,初级生产力逐年下降。因此,为了更多地了解和认识功能群多样性及组成对生态系统功能的作用,植物功能群多样性和初级生产力之间关系的研究显得尤为重要。

功能群一般被认为是与系统的某种功能直接相关的物种群,功能群内的物种对系统的作用有很大的相似性,因而用功能群数作为物种多样性的指标研究多样性与生态系统功能的关系是值得肯定的(Bengtsson, 1998)。功能群的划分在实际研究中也是很必要的,因为尽管每个物种对生态系统过程都具有作用,但这种作用的性质和大小有着相当大的差别,我们通常也不可能知道每个物种对生态系统

过程的相对贡献(白永飞等, 2002)。Tilman 等(1997a)在 Cedar Creek 进行的草地群落植物多样性与生态系统功能试验中,将植物分为豆科、C₃ 植物、C₄ 植物、木本植物和杂类草(非禾本科草类)5 个功能群(functional group)。Hooper 和 Vitousek(1997)进行的草地生物多样性试验中,根据植物在养分循环方面的潜在联系,将其分为春性一年生植物(early season annual forbs)、冬性一年生植物(late season annual forbs)、多年生丛生禾草和固氮植物 4 个功能群。Hector 等(1999)在欧洲进行的植物多样性与草地生产力试验中,将植物分为禾草、豆科固氮植物和非禾本科植物 3 个功能群。

一些研究结果表明,功能群内物种数对群落的生产力有显著影响(Naeem & Li, 1997)。植物多样性和功能群组成是影响草地生产力和稳定性的主要因子(Tilman & Downing, 1994; Tilman *et al.*, 1996; Hooper & Vitousek, 1997; Hector *et al.*, 1999; Hooper, 1998)。目前的试验结果很难说明物种多样性和功能群组成对生态系统过程的重要性,对功能群间的相互作用及其对群落生产力的维持机制尚不十分清楚,特别是对自然生态系统一直缺乏令人信服的证据(McCann, 2000)。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。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,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试验证据。基于上述原因,我们在高寒草甸不同草地类型调查了草地群落植物功能群

多样性及组成与群落生产力之间的关系,得出了一些初步的研究结果。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区域概况

本研究于 2003 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。地理位置为 $37^{\circ}29' - 37^{\circ}45'N$, $101^{\circ}12' - 101^{\circ}33'E$, 海拔 3200 - 3250 m。年平均气温 $-1.7^{\circ}C$, 1 月平均气温 $-14.8^{\circ}C$, 7 月平均气温 $9.8^{\circ}C$ 。年平均降水量 600 mm, 降水主要集中在下半年, 约占全年降水总量的 80%, 蒸发量 1160.3 mm。主要植被类型有高寒草甸(alpine meadow)、高寒灌丛(alpine shrub)和沼泽化草甸(swamp meadow)。土壤为高山草甸土、高山灌丛草甸土和沼泽土。

1.2 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(*Kobresia pygmaea*)草甸、矮嵩草(*K. humilis*)草甸、藏嵩草(*K. tibetica*)沼泽化草甸和金露梅(*Potentilla froitcosa*)灌丛, 面积分别为 $50\text{ m} \times 50\text{ m}$ 。每块样地内随机设置 5 个 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 的观测样方, 测定植物群落的种类组成及其特征值(频度、盖度、高度)。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。在测定植物生物量的同时, 用点温计测定 0 - 10 cm 和 0 - 20 cm 的土壤温度。近地表层 0 - 10 cm 和 0 - 20 cm 的土壤含水量用土钻法取土并称鲜重, 然后在 $105^{\circ}C$ 的烘箱内烘干至恒重后称重, 计算出土壤含水量。

1.3 植物功能群的划分

根据不同草地类型群落植物内部生理特征和形态特征, 进行植物功能群的划分, 将植物分为莎草科, 包括小嵩草、矮嵩草、藏嵩草、苔草(*Carex pachyrrhiza*)等; 豆科, 包括花苜蓿(*Trigonella ruthenica*)、黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*)、异叶米口袋(*Gueldenstaedtia diversifolia*)、多枝黄芪(*Astragalus polycladus*)、 C_3 植物, 包括草地早熟禾(*Poa pratensis*)、异针茅(*Stipa aliena*)、羊茅(*Festuca ovina*)等; C_4 植物, 包括垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、藏异燕麦(*Helictotrichon tibeticum*)等; 木本植物: 包括金露梅、杂类草, 包括麻花苳(*Gentiana straminea*)、线叶龙胆(*G. farreri*)、鳞叶龙胆(*G. squarrosa*)、雪白委陵菜(*Potentilla nivea*)、高山唐松草(*Thalictrum alpi-*

num)、雅毛茛(*Ranunculus pulchellus*)等, 其中, 莎草科的植物为高寒草甸的建群种或常见种, 所以将其单独划分为莎草科功能群。

1.4 统计分析

采用 SPSS 软件包的相关分析、逐步回归分析模块对实验数据进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 不同类型草地植物功能群生产力组成的变化

由表 1 可以看出, 不同类型草地群落生产力组成分别是: 矮嵩草草甸中, C_3 植物、豆科和杂类草的比例比 C_4 植物和莎草科大, 它们占据了群落 81.82% 的生产力; 相关分析表明, 群落初级生产力与豆科功能群生产力显著正相关($r = 0.866$, $P = 0.029 < 0.05$), 与 C_3 植物功能群生产力没有显著的相关关系($r = 0.547$, $P = 0.170 > 0.05$), 说明豆科植物的生产力对群落生产力起着重要作用, C_3 植物虽然在统计上差异不显著, 但从数据上看处于次要地位。小嵩草草甸中, C_3 植物、莎草科和杂类草的比例比 C_4 和豆科植物大, 它们占据了群落 81.40% 的生产力, 相关分析表明, 群落初级生产力与杂类草($r = 0.674$, $P = 0.106$)、 C_3 植物($r = 0.453$, $P = 0.222$)和莎草科($r = 0.346$, $P = 0.284$)功能群生产力均没有显著的相关关系($P > 0.05$)。3 个功能群的生产力在统计上差异也不显著, 但从数据上看依次为杂类草、 C_3 植物和莎草科, 群落初级生产力可能受这 3 个功能群生产力的影响。藏嵩草沼泽化草甸中, 莎草科的生产力远大于 C_3 植物和杂类草, 它占据了群落 85.28% 的生产力, 相关分析表明, 群落初级生产力与杂类草($r = 0.719$, $P = 0.086$)和莎草科($r = 0.498$, $P = 0.197$)功能群生产力均没有显著的相关关系($P > 0.05$)。金露梅灌丛中, 豆科、 C_3 植物、木本植物和杂类草的生产力占的比例比 C_4 植物、莎草科的大, 它们占据了群落 89.28% 的生产力, 相关分析表明, 群落初级生产力与豆科功能群生产力显著地正相关($r = 0.814$, $P = 0.047 < 0.05$), 与木本植物($r = 0.540$, $P = 0.174$)和 C_3 植物($r = 0.524$, $P = 0.182$)功能群生产力差异不显著($P > 0.05$), 说明豆科植物的地上生物量对群落生产力起着重要的作用, 木本植物和 C_3 植物从数据上看起次要作用。说明群落初级生产力除主要受豆科植物生产力的制约外, 同时也受木本植物和 C_3 植物的影响。

表 1 不同类型草地群落植物功能群生产力
Table 1 Productivity of plant functional groups in different grassland communities

类型 Type	C ₃ 植物 C ₃ plants		C ₄ 植物 C ₄ plants		莎草科 Sedges		豆科 Legumes		杂类草 Forbs		木本植物 Woody plants	
	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE
矮嵩草草甸 <i>Kobresia humilis</i> meadow	105.38	9.52	17.89	1.05	37.20	1.39	61.85	5.84	80.71	5.50		
小嵩草草甸 <i>K. pygmaea</i> meadow	72.93	13.82	14.40	2.46	51.12	5.70	37.85	5.52	104.59	8.87		
藏嵩草沼泽化草甸 <i>K. tibetica</i> swamp meadow	13.26	3.29			304.84	7.42			39.38	4.74		
金露梅灌丛 <i>Potentilla fruticosa</i> shrub	77.02	11.75	15.73	1.29	10.82	3.57	30.34	6.38	64.23	6.28	49.42	5.00

SE 标准误 Standard error

表 2 不同类型草地群落植物功能群盖度和物种数
Table 2 Coverage and species number of plant functional groups in different grassland communities

类型 Type	C ₃ 植物 C ₃ plants		C ₄ 植物 C ₄ plants		莎草科 Sedges		豆科 Legumes		杂类草 Forbs		木本植物 Woody plants	
	盖度(%) C		盖度(%) C		盖度(%) C		盖度(%) C		盖度(%) C		盖度(%) C	
	种数 SN	种数 SN	种数 SN	种数 SN	种数 SN	种数 SN	种数 SN	种数 SN	种数 SN	种数 SN	种数 SN	种数 SN
矮嵩草草甸 <i>Kobresia humilis</i> meadow	54.00	4.00	13.00	1.00	37.20	3.00	40.00	4.00	40.60	3.00		
小嵩草草甸 <i>K. pygmaea</i> meadow	38.40	4.00	10.00	1.00	37.80	4.00	21.00	4.00	45.20	18.00		
藏嵩草沼泽化草甸 <i>K. tibetica</i> swamp meadow	7.80	3.00			87.40	4.00			11.60	12.00		
金露梅灌丛 <i>Potentilla fruticosa</i> shrub	53.60	5.00	6.20	1.00	10.60	2.50	22.00	3.00	44.60	14.00	42.60	1.00

表中数据均为平均数 Values in the table denote mean ; SN 功能群内物种数 Number of species per functional group ; C 盖度 Coverage

2.2 不同类型草地群落植物功能群盖度和物种数与功能群生产力关系

植物个体、种群(功能群)及群落的盖度不仅表明了植物个体、种群(功能群)和群落所占有的水平空间面积的大小 ,同时也在一定程度上也反映了植物吸收资源面积的范围 ,很重要的一个方面是也表明了植物之间的相互关系(表 2)。植物所能够利用的空间最终反映在植物的生产量 ,即生产力的大小上。

从图 1 可以看出 ,不同类型草地群落植物功能群盖度与功能群初级生产力均呈显著线性相关 ,其中 矮嵩草草甸中其相关系数 $r = 0.9022$, $P < 0.05$;小嵩草草甸中其相关系数 $r = 0.9205$, $P < 0.05$;藏嵩草沼泽化草甸中其相关系数 $r = 0.9993$, $P < 0.01$;金露梅灌丛中其相关系数 $r = 0.9767$, $P < 0.01$ 。即群落初级生产力随着植物功能群盖度的增加而增大。

Naeem 和 Li(1997)的试验发现 ,功能群内物种数对群落的生产力有显著的影响。从图 2 中可以看出 4 种不同类型草地群落生产力与功能群内物种数的变化通过模拟 ,趋势均表现为单峰曲线关系 ,即功能群内物种数处于中间水平时 ,群落生产力最高。其中 ,矮嵩草草甸中其相关系数 $r = 0.8495$, $P > 0.05$,无显著相关关系 ;小嵩草草甸中其相关系数 $r = 0.9304$, $P < 0.05$,显著相关 ;藏嵩草沼泽化草甸中其相关系数 $r = 1.0000$, $P < 0.01$,极显著相关关系 ;金露梅灌丛中其相关系数 $r = 0.6872$, $P > 0.05$,无显著相关关系。

3 讨论

不同类型草地中 ,植物功能群的数量和对群落生产力所起的作用不同 ,功能群组成也有明显的差异。在矮嵩草草甸和金露梅灌丛中 ,豆科植物的作

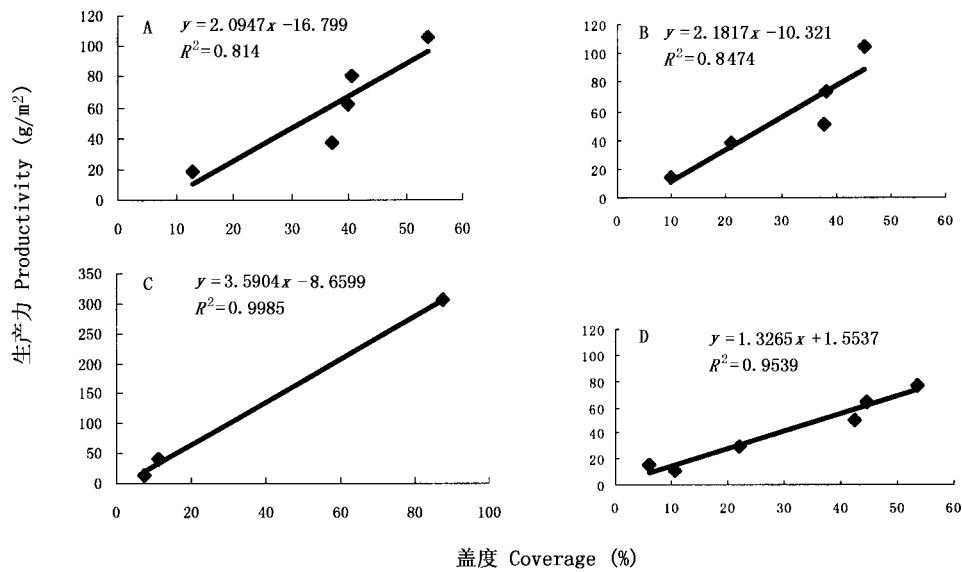


图 1 不同类型草地群落植物功能群盖度与功能群生产力的关系

Fig. 1 The relationship between coverage of plant functional groups and functional group productivity in different grassland communities

A :矮嵩草草甸 *Kobresia humilis* meadow ; B :小嵩草草甸 *K. pygmaea* meadow ; C :藏嵩草沼泽化草甸 *K. tibetica* swamp meadow ; D :金露梅灌丛 *Potentilla fruticosa* shrub

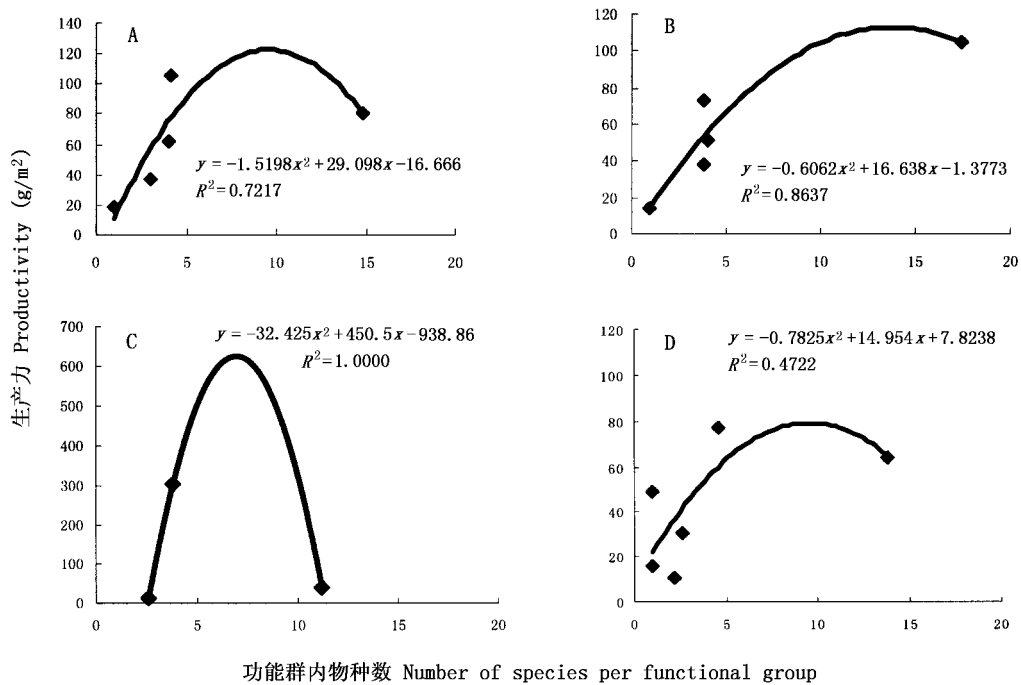


图 2 不同类型草地群落植物功能群内物种数与生产力的关系

Fig. 2 The relationship between number of species per functional group and productivity in different grassland communities

A :矮嵩草草甸 *Kobresia humilis* meadow ; B :小嵩草草甸 *K. pygmaea* meadow ; C :藏嵩草沼泽化草甸 *K. tibetica* swamp meadow ; D :金露梅灌丛 *Potentilla fruticosa* shrub

用比较明显,而其他功能群植物的作用较弱。在藏嵩草沼泽化草甸和小嵩草草甸中,虽然杂类草、 C_3 植物和莎草科功能群生产力所占群落初级生产力的比例较大,但在统计上没有显著性差异,这表明群落生产力除受物种多样性的影响外,也受物种本身特征和环境资源的影响。生物有机体对生态系统有决定作用,而不同物种特性各异,它们在个体大小、营养利用等方面的差异都会影响生态系统功能(张全国和张大勇 2002, 2003)。生态系统功能还受到物种组成(物种的生物学特征)等因素的控制(Huston, 1997; Huston *et al.*, 2000; Grime, 1997; Wardle, 1998; Tilman *et al.*, 1997a; Tilman, 1999)。物种组成被认为是生态系统稳定性、生产力、营养动态等功能的重要决定因子(Bengtsson, 1998)。藏嵩草沼泽化草甸土壤水分含量较高,在某种程度上形成了水分胁迫,使养分资源的空间异质性降低,资源比率的空间复杂性减小,物种竞争增强,从而物种多样性和功能群多样性下降,功能群生产力增加。贺金生等(2003)认为植物群落是在一定时间和空间上由不同种群组成的组合体。由于植物群落是由若干种群组成的,因此密度增加使那些在群落中表现“弱”的物种比例减少,从而引起群落均匀度的降低,这将使群落多样性降低,最终改变群落的均匀度和优势度。生态位互补效应使不同物种之间在资源利用上存在差异(Tilman *et al.*, 1997b),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。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。Hooper 和 Vitousek(1997)认为在一些生态系统中,组成种的功能特征和物种数一样,对维持生态系统的过程和服务功能起着同样重要的作用。

植物能够利用的空间最终反映在植物的生产量,即生产力的大小上。从我们的试验结果可以看出,不同类型草地群落植物功能群盖度与功能群初级生产力呈显著的线性相关。通常的植物群落可以认为是一个在异质性的土壤上发育的不同密度、不同均匀度的斑块所组成的镶嵌体(贺金生等, 2003)。植物功能群实际上能利用多大的空间?其盖度能直接反映出植物功能群同化面积的大小,较

大的植物功能群能够有效地增加植物对资源的吸收和利用,从而提高群落的生产力。4 种不同类型草地群落生产力与功能群内物种数的变化均表现为单峰曲线关系,即功能群内物种数处于中间水平时,群落生产力最高。相对于物种组成的多样性,功能群组成的多样性决定着生态系统的过程(Tilman *et al.*, 1996)。功能群组成的多样性应包括组成功能群的物种的数量及其本身的生物学特征等,因为只有功能上比较相似的物种才有可能被列为同一功能群,这样同一功能群内的物种在功能上可以相互替代。但同一功能群中的物种也会有差异,对生态系统某个功能作用相似的物种对系统另一功能的作用可能差异很大(张全国和张大勇 2002)。Wilsey 和 Potvin(2000)在加拿大进行的试验中,人为控制群落中优势物种的组成比例(群落均匀度)而保持群落物种数目不变,其结果是群落总生物量和地上部分生物量随均匀度的增加而线性增加。这是否预示着当某一功能群内物种数丰富时,功能群内均匀度降低、种间资源利用性竞争逐渐增强,功能群的生产力也逐渐降低,而当某一功能群内物种数少时,种间资源竞争强度较低,一些竞争能力强的物种可能迅速成为群落的优势种,其对功能群的贡献相对于其他物种较大,因而影响到生态系统的功能,即功能群的生产力随均匀度的升高而逐渐增大;当功能群内物种数增加到一定数量(中等水平)时,资源吸收和资源供给达到平衡状态,种间资源竞争趋于平稳状态,生产力水平达到最高。

近年来,环境扰动(放牧干扰)、资源(土壤养分)环境因子等非生物因素对物种多样性和生态系统初级生产力的影响越来越受到生态学家的关注和重视,并且已开展试验研究。草本植物种的丰富度随放牧强度和生物量的大小增加或减少,即草本植物的丰富度在群落生产力中等时最为合适,而且种的丰富度将随着围栏年限的增加而减小(Gufu *et al.*, 2001)。生物多样性本身不是一个独立变量,其维持受到多种因素的影响(张大勇 2000)。

因此,在今后的生态系统功能研究中,除研究物种多样性、功能群多样性、功能群物种组成及物种本身的生物学特征等的影响外,应特别考虑土壤营养水平对多样性-生态系统功能关系的影响,因为人为控制的生物多样性试验群落和自然群落在土壤异质性上差别很大。

参考文献

- Bai, Y. F. (白永飞), Zhang, L. X. (张丽霞), Zhang, Y. (张焱) and Chen, Z. Z. (陈佐忠). 2002. Changes in plant functional composition along gradients of precipitation and temperature in the Xilin River basin, Inner Mongolia. *Acta Phytocologica Sinica*(植物生态学报), **26**: 308 – 316. (in Chinese with English abstract)
- Bengtsson, J. 1998. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology*, **10**: 191 – 199.
- Givnish, T. J. 1994. Does diversity beget stability? *Nature*, **371**: 113 – 114.
- Grime, J. P. 1997. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science*, **277**: 1260 – 1261.
- Gufu, O., Oler, V. and Nils, C. 2001. Relationships between biomass and plant species richness in arid-zone grazing lands. *Journal of Applied Ecology*, **38**: 836 – 845.
- He, J. S. (贺金生), Fang, J. Y. (方精云), Ma, K. P. (马克平) and Huang, J. H. (黄建辉). 2003. Biodiversity and ecosystem productivity: why is there a discrepancy in the relationship between experimental and natural ecosystems? *Acta Phytocologica Sinica*(植物生态学报), **27**: 835 – 843. (in Chinese with English abstract)
- Hector, A. B., Schmid, C., Beierkuhnlein, M. C., Caldeira, M., Diemer, P. G., Dimitrakopoulos, L. A., Finn, H., Freitas, P. S., Giller, G. R., Harris, P., Hogberg, K., Huss-Danell, J., Joshi, A., Jumpponen, C., Körner, P., Leadley, P. W., Loreau, A., Minns, C. P., 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, A. Y., Troumbis, F. I., Woodward, S., Yachi, S. and Lawton, J. H. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grassland. *Science*, **286**: 1123 – 1127.
- Hooper, D. U. and Vitousek, P. M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, **277**: 1302 – 1305.
- Hooper, D. U. 1998. The role of complementary and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology*, **79**: 704 – 719.
- Huang, J. H. (黄建辉), Bai, Y. F. (白永飞) and Han, X. G. (韩兴国). 2001. Effects of species diversity on ecosystem functioning: mechanism and hypotheses. *Biodiversity Science* (生物多样性), **9**: 1 – 7. (in Chinese with English abstract)
- Huston, M. A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, **110**: 449 – 460.
- Huston, M. A., Aarssen, L. W., Austin, M. P., Cade, B. S., Friday, J. D., Garnier, E., Grime, J. P., Hodgson, J., Lauenroth, W. K., Thompson, K., Vandemeer, J. H. and Wardle, D. A. 2000. No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science*, **289**: 1255a.
- McCann, K. S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature*, **405**: 228 – 233.
- Naeem, S. and Li, S. 1997. Biodiversity enhance ecosystem reliability. *Nature*, **390**: 507 – 509.
- Tilman, D., Wedin, D. and Knops, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystem. *Nature*, **379**: 718 – 720.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, **80**: 1455 – 1474.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. and Siemann, E. 1997a. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, **277**: 1300 – 1302.
- Tilman, D., Lehman, C. L. and Bristow, C. E. 1997b. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **94**: 1857 – 1861.
- Tilman, D. and Downing, J. A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, **367**: 363 – 365.
- Walker, B. H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, **6**: 18 – 23.
- Wardle, D. A. 1998. A more reliable design for biodiversity study? *Nature*, **394**: 30.
- Wilsey, B. and Potvin, C. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: importance of species evenness in an old field. *Ecology*, **81**: 887 – 892.
- Zhang, D. Y. (张大勇). 2000. *Researches on Theoretical Ecology* (理论生态学研究). Higher Education Press, Beijing, 151 – 200. (in Chinese)
- Zhang, Q. G. (张全国) and Zhang, D. Y. (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)
- Zhang, Q. G. (张全国) and Zhang, D. Y. (张大勇). 2003. Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances and trends. *Biodiversity Science* (生物多样性), **11**: 351 – 363. (in Chinese with English abstract)