维普资讯 http://www.cqvip.com

第26卷第6期
2006年6月

生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.26,No.6
Jun.,2006

一年生植物群落内取样效应和互补效应的分离

江小雷，张卫国

（农业部草地农业系统生态学重点实验室，兰州大学草地农业科技学院，兰州 730020）

摘要：利用人工建植的1年生植物群落对物种多样性-生产力关系及其潜在作用机理——取样效应和互补效应进行了研究。结果表明，不同多样性水平内群落生产力变化幅度较大，不同的物种组合对生产力水平也有较大的影响。植物种多样性与群落生产力之间呈二次函数关系。计算表明，所有混播群落均程度不同地存在多样性净效应，但不同多样性水平间及同一多样性水平内，净效应变化较大。物种多样性与生产力净效应间亦呈二次函数关系。多样性净效应与群落生产力水平呈显著正相关关系。多样性净效应的两个组成部分——取样效应和互补效应对多样性的变化有不同的反应：互补效应与物种多样性间呈单峰格局关系；而取样效应与多样性间呈显著的正相关关系。取样效应和互补效应均随着群落生产力的提高而显著增强。结果还表明，除物种多样性外，物种的组成（或物种的特性）对群落生产力、多样性净效应及其分解成分——取样效应和互补效应均有显著影响。据此，可以认为在短期多样性实验中，取样效应和互补效应均对多样性-生产力正相互关系产生作用，但取样效应的强度要大于互补效应。

关键词：植物群落；物种多样性；生产力；作用机理；多样性净效应；互补效应；取样效应

文章编号：1000-0933(2006)06-1896-07 **中图分类号**：Q948 **文献标识码**：A

Separating sampling effect from complementary effect in the annual plant communities

JIANG Xiao-Lei, ZHANG Wei-Guo (*Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystem, Ministry of Agriculture, College of pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou* 730020, *China*). ***Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 1896 ~ 1902.**

Abstract: Experimental studies have shown that species diversity has a positive effect on the productivity of plant communities. However, the causality of such a relationship has been hotly debated. The debate has focused on the potential mechanisms that may cause productivity increases with increasing species diversity. Recent theoretical work has revealed that responses of productivity to changes in species diversity can be generated by a combination of different effects. The two mechanisms mentioned most frequently are the sampling effect and the complementary effect. The sampling effect predicts that where species assemblages are randomly constructed from a fixed species pool, species-rich communities have a higher probability of including species that have the greatest individual effects on productivity. The complementary effect supposes that different species use available resources in different ways so that more diverse communities to more fully exploit available resources compared to less diverse communities. Although both of these effects are potentially relevant, they have different implications and therefore may apply to different circumstances. As such, it is important to separate one from the other and to estimate their individual contributions to biodiversity studies. For this purpose, we carried out a diversity experiment using artificially constructed communities of annual plant species under field conditions to investigate both how plant specie diversity affects ecosystem productivity, and to test the contributions of the sampling effect and complementary effect to community productivity. We used the 'additive partitioning' method introduced by Loreau and Hector to separate sampling effects from complementary effects. We found that productivity

基金项目：国家重点基础研究发展规划资助项目(2002CB111500)；农业部草地农业生态系统学重点实验室开放课题资助项目

收稿日期：2005-01-22；**修订日期**：2005-09-21

作者简介：江小雷(1958～)，女，江苏宝应人，副教授，主要从事草地农业生态学研究. E-mail: jiangxl@lzu.edu.cn

Foundation item: The project was supported by National Key Basic Research Special Foundation Project (No. 2002CB111500); Research program of the Key Laboratory of Agriculture Grassland agro-Ecosystem, the Ministry of Agriculture

Received date: 2005-01-22; **Accepted date**: 2005-09-21

Biography: JIANG Xiao-Lei, Associate professor, mainly engaged in grassland ecology. E-mail: jiangxl@lzu.edu.cn

维普资讯 http://www.cqvip.com

varied greatly in response to increasing species diversity ($p < 0.01$) and species composition ($p < 0.01$). When species diversity was restricted, species diversity had a positive effect on community productivity, but for a given progression of increasing species richness, the response of productivity was shown to be unimodal, rather than monotonically increasing ($y = -24.592\ x^2 + 262.19\ x - 17.801$; $R^2 = 0.4211$). The calculations indicated that although all of the mixtures showed a positive net effect of diversity ($\Delta Y > 0$), it was not linearly correlated to species diversity ($r = 0.114$, $p = 0.351$), but positively correlated to community productivity ($r = 0.345$, $p < 0.001$). The two components of the net effect, the sampling effect and the complementary effect, responded differently to increasing species diversity. The complementary effect responded to species diversity quadratically ($y = -12.502\ x^2 + 119.07x - 108.52$, $R^2 = 0.38$), while the sampling effect showed a positive correlation to species diversity ($r = 0.516$, $p < 0.001$). Both the sampling effect and complementary effect are positively correlated to community productivity ($r = 0.342$, $p < 0.05$ and $r = 0.672$, $p < 0.001$, respectively). In addition to species diversity, species composition (or species trait) also has a significant influence on community productivity ($p < 0.001$), net effect of diversity ($p < 0.05$), the sampling effect ($p < 0.01$) and the complementary effect ($p < 0.05$). Thus, we can draw a conclusion that in our short-term experiment of annual plant communities, the sampling effect and the complementary effect can simultaneously operate on how species diversity influences ecosystem productivity. The sampling effect in comparison to the complementary effect had a more significant correlation with community productivity.

Key words: plant community; species diversity; productivity; mechanisms; sampling effect; complementary effect; net effect

生物多样性与生态系统功能之间的关系是当前生态学领域内存在广泛争议的研究热点。一些研究表明,生态系统生产力随物种多样性的增加而增加,即多样性对生产力有正效应[1~4],但关于这种关系的潜在作用机理的解释却引发了较大的争论[3,5~8]。一般而言,有两种较为广泛认可的机制可导致多样性对生产力的正效应:取样效应和互补效应。生态学范畴的互补效应理论认为,不同的物种利用资源的方式有所不同,物种多样性的增加使群落对有限资源的总体利用率提高,从而导致生产力的提高[9,10]。与此解释不同,统计学范畴的取样效应理论认为,由于特定物种库中各物种的代谢和光合速率不同,多样性较高的群落包含高产物种的可能性更高,而高产物种的出现使群落生产力得以提高[5,6,11]。最近的理论研究表明,生态系统功能对物种多样性或功能群多样性变化的反应可能由这两种机制(取样效应和种间互补效应)共同作用而产生[6,11~13]。尽管这两种作用机理有着潜在的相互联系,但二者间有不同的生态意义,且在不同的环境条件下其作用程度有所不同[13]。因此,在多样性实验中,对特定多样性-生产力关系格局产生的实质进行理论剖析,并对各种效应所作贡献进行量化描述,对正确理解物种多样性变化及物种成分的变化所产生的生态后果有重要意义。据此,一年生植物群落,仿照 Loreau and Hector[14] 的研究,采用进化遗传学中的'分离添加效应'方法,对植物群落净多样性效应中的两种作用机理——取样效应和互补效应加以区分,探讨不同多样性水平的群落中多样性对生产力影响的具体过程(机理),及各种机理的相对重要性。

1 材料和方法

1.1 实验地概况

实验设在甘肃省景泰县引黄一期灌区,地理位置 107°03′E, 37°11′N,海拔 1630m。年平均气温 8.2℃,无霜期 141d,总太阳辐射量为 6001MJm^{-2}a^{-1}, ≥0℃活动积温 3614.8℃, ≥10℃活动积温 3038.2℃,年均降水量 182mm,年蒸发量 2000mm。实验地为耕作多年的农田,土壤为荒漠灰钙土,土壤 pH 值 8.5。灌溉条件良好。

1.2 材料和方法

实验材料为 9 种 1 年生栽培牧草:燕麦(*Avena sativa*)、多花黑麦草(*Lolium multiflorum*)、湖南稷子(*Panicum crusgalli* var *frumentacea*)、苏丹草(*Sorghum sudanense*)、高丹草(*Sorghum vulgare* × *S. sudanense*)、白花草木樨(*Melilotus alba*)、箭舌豌豆(*Vicia sativa*)、毛苕子(*Vicia villosa*)、籽粒苋(*Amaranthus hypochondriacus*)。

实验采用完全随机区组设计,设 1~9 共 9 个多样性水平。为检验物种组成对多样性效应的影响[15],在其中 2~6 多样性水平内又设置了包含 4~5 个不同物种成分的组合。各处理所含物种由 9 种植物组成的物种

维普资讯 http://www.cqvip.com

库中随机抽取产生。每个处理重复3次,小区面积3m×4m。

各处理小区的播种量以保证各多样性水平群落总体密度一致为原则,各物种的密度依多样性的增加而成比例减少。于2003年3月底采用条播法人工播种,试验地建植后采用常规法进行田间管理。在每个小区内设50cm×50cm样方一个,分别于5月18~22日(燕麦分蘖期、其他植物苗期)、7月8~12日(C_3禾草乳熟期、C_4禾草孕穗期、其他植物初花期)和9月15~20日(C_3禾草再生草抽穗期、C_4禾草乳熟期、其他植物结实期)3次测定样方内各物种高度、盖度、密度和生物量。以3次生物量风干重之和作为各群落生产力水平的度量指标。用地上生物量表示群落生产力,用植物种数表示物种多样性。

1.3 多样性效应的计算

按照Loreau and Hector的方法[14],将混播群落中生产力的增加量(多样性净效应ΔY)分解为取样效应和互补效应,其计算公式为:

$$\Delta Y = N \text{ mean } (\Delta RY) \cdot \text{mean}(M) + N \text{ cov } (\Delta RY, M)$$

式中,ΔY为多样性净效应,$\Delta Y = Y_o - Y_E$,Y_o为混播群落的实际产量,Y_E为以单播产量为基础计算出的混播群落的期望产量,M为混播群落中各物种单产的平均产量,ΔRY为混播群落中各物种相对产量的变化量(各物种的实际相对产量与其期望相对产量之差),N为混播群落的物种数,N mean $(\Delta RY \cdot M)$为互补效应值,N cov $(\Delta RY, M)$为取样效应值。

上式的基本前提是假设多样性对生产力无影响,即$\Delta Y = 0$,当多样性对混播群落生产力产生正效应时,$\Delta Y > 0$,而当多样性对生产力产生负效应时,则$\Delta Y < 0$。其他两个变量,互补效应和取样效应的变化其及含义与此相同。

统计分析采用SPSS11.0程序进行。采用单因素方差分析对各变量间的差异显著性进行统计检验,分别采用线性回归和曲线回归对各变量间的相互关系进行分析,取相关性显著者为最终结果。

2 结果与分析

2.1 多样性与生产力关系

由图1可见,各多样性水平内群落生产力变化幅度较大($p < 0.001$),表明在同一多样性的水平内,不同的物种组合对生产力水平有较大的影响。植物种多样性与群落的生产力之间呈二次曲线函数关系,其关系式为$y = -24.592\,x^2 + 262.19\,x - 17.801$ ($R^2 = 0.4211$)。即群落生产力随群落中物种多样性的增加而增加,当物种数达到一定水平(5种)后,生产力不再随物种多样性的增加而增加,反而呈下降趋势。这表明,在本实验条件下,物种多样性在一定范围内(本实验中为5个种内)对系统生产力存在正效应。ΔY值的计算表明,所有混播群落均程度不同地存在多样性净效应($\Delta Y > 0$),但不同多样性水平间及同一多样性水平内,净效应变化较大(图2)。平均而言,多样性效应最强的群落为5个种的组合,多样性净效应最弱的群落为八、九个种的组合(多样性最高的)。多样性与生产力净效应间线性关系不显著($r = 0.114$, $p = 0.351$),二者间仍呈二次函数关系($y = -14.206\,x^2 + 146.33\,x - 118.03$, $R^2 = 0.3521$)。但多样性净效应与群落生产力间呈显著正相关关系($r = 0.345$, $p < 0.01$,图3),这表明混播群落的生产力变化趋势与群落多样性效应的变化趋势是同步的。

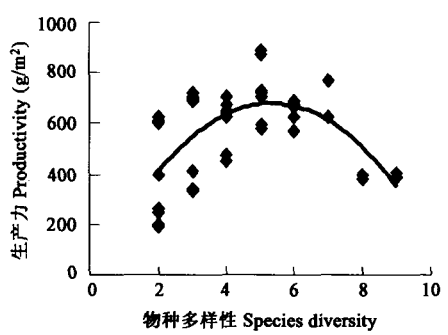

图1 物种多样性与群落生产力的关系
Fig.1 Relationship between diversity and productivity

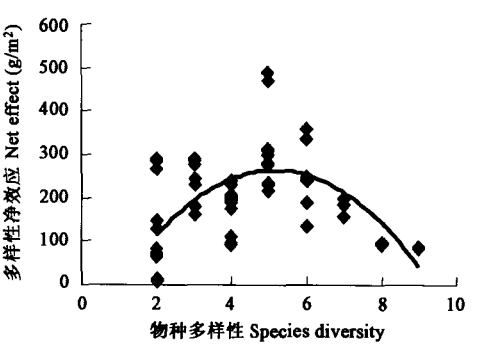

图2 物种多样性与净多样性效应的关系
Fig.2 Relationship between diversity andnet effect of diversity

维普资讯 http://www.cqvip.com

2.2 取样效应和互补效应对群落生产力的影响

计算表明,多样性效应的两个组成部分——互补效应和取样效应对多样性的变化有不同的响应(图4,图5)。互补效应变化于 -52.22 ~ 290.19 之间,90%以上的混播群落中互补作用对生产力有正效应[N mean(ΔRY)·mean(M) >0]。但相关分析表明,互补效应并非随着多样性的增加而线性增加,而是呈单峰曲线关系($y = -12.502\ x^2 + 119.07\ x - 108.52$, $R^2 = 0.38$,图4),这表明随着物种多样性的增加,群落内各物种间不仅表现为互补作用,同时还存种间的相互干扰作用,从而限制了群落生产力随物种多样性的增加而不断增加。对于取样效应而言,其计算值变化于 -9.66 ~ 284.51 之间,98%的混播群落取样效应 >0。取样效应的强度随着物种多样性的增加而不断增加,二者间呈显著的正相关关系($r = 0.516$, $p < 0.001$,图5),表明随着物种多样性的增加,特殊物种(高生产力或高竞争力)在群落中占优势地位,并对群落生产力的提高起主导作用。进一步分析群落生产力与取样效应和互补效应的关系可知,二种效应均随着群落生产力的提高而显著增强(互补效应: $r = 0.672$, $p < 0.001$,图6;取样效应: $r = 0.342$, $p < 0.05$, 图7),说明互补效应和取样效应均对群落生产力的提高有重要作用。

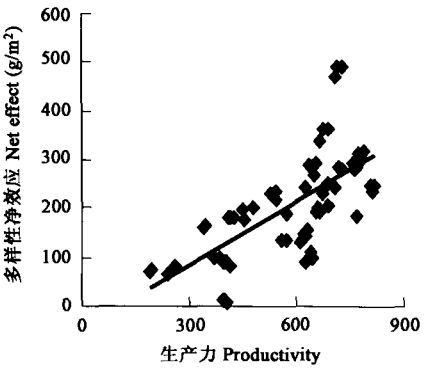

图3　群落生产力与多样性净效应的关系

Fig. 3　Relationship between community productivity and net effect of diversity

2.3 物种组成对群落生产力的影响

由图1、图2、图4、图5及表1可见,除物种多样性外,物种组成(或物种成分)对群落生产力,净多样性效应及其分解成分互补效应和取样效应均有显著影响。具体表现为在同一多样性水平内,由不同物种组合的群落其生产力($p < 0.001$)、多样性净效应 ($p < 0.05$)、互补效应 ($p < 0.05$)和取样效应 ($p < 0.01$)均存在显著差异(表1),如在多样性水平为2的5种组合内,群落生产力变化于 194.9 ~ 655.9 之间,多样性净效应变化于 8.75 ~ 290.37 之间,互补效应变化于 -17.75 ~ 95.81 之间,取样效应变化于 -3.46 ~ 194.48 之间。这表明物种的特性及种间相互作用对多样性-生产力关系格局有重要影响。

3 讨论

研究表明,在本实验条件下,1年生植物群落中物种多样性对系统生产力有正效应(图1、图2),取样效应和互补效应均程度不同地对多样性正效应产生影响(图4、图5)。总而言之,互补效应与物种多样性线性关系不密切(图4),而取样效应与物种多样性极显著正相关(图5)。该结果基本上与 Huston 等人[16]的研究结果相吻合,认为在野外实验条件下的短期多样性实验中,随着多样性的增加,取样效应对生态系统生产力的贡献大于其他效应。但与 Loreau and Hector[14]采用相同方法对欧洲草地实验的分析结果及本实验采用其他方法的分析结果相反(认为互补效应对群落生产力的增加贡献较大)[17]。此外,本研究结果还表明,除物种多样性外,物种成分(或物种的特性)对群落生产力及多样性效应也有重要影响(图1、图2、图4、图5、表1)。

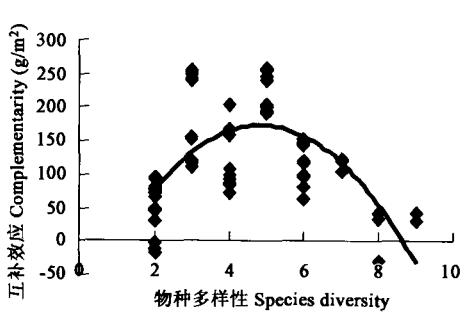

图4　物种多样性与互补效应的关系

Fig. 4　Relationship between diversity and complementarity

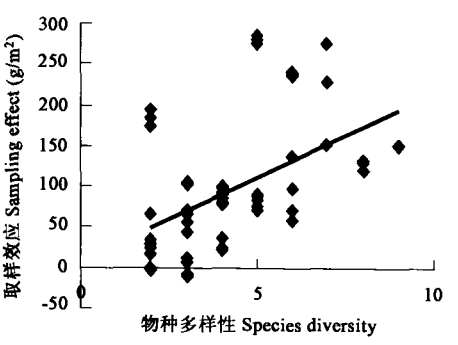

图5　物种多样性与取样效应的关系

Fig. 5　Relationship between diversity and sampling effect

维普资讯 http://www.cqvip.com

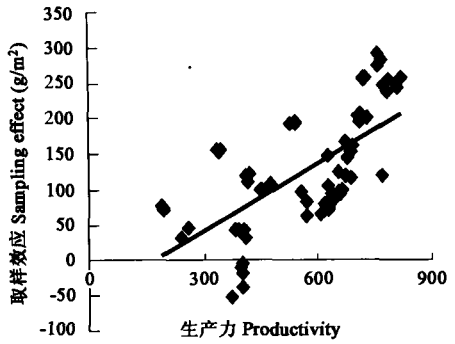

图 6 群落生产力与互补效应的关系

Fig. 6 Relationship between community Productivity and complementarity effect

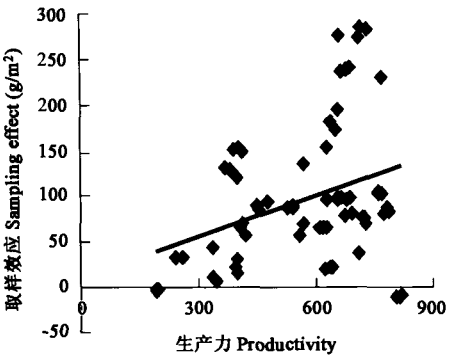

图 7 群落生产力与取样效应的关系

Fig. 7 Relationship between community productivity and sampling effect

在多样性-生产力关系研究中,最核心的问题是探讨多样性-生产力关系模式产生的作用机理。如前所述,对于多样性-生产力关系的正相关关系,有各种不同的解释,但最常见的是取样效应和互补效应。由于取样效应和互补效应对群落的演替会产生不同的作用,从而导致不同的生态后果,因而有必要在多样性实验中将这两种效应区别开来[6]。从取样效应(随着物种多样性的增加,混播群落中包含优势物种或高竞争力物种的可能性增加,从而导致群落生产力的提高)和互补效应(随着物种多样性的增加,群落中不同物种对资源的互补性利用使资源总体利用率提高,从而导致群落生产力的提高)的定义可知,在取样效应占主导地位的群落中,单个种的作用(竞争优势种或关键种)对系统功能的影响最大,而在互补效应占主导地位的群落中,不同种间的相互促进作用(或不同种间对资源的瓜分性利用)对系统功能的影响更大。虽然在生产力上二者作用的结果均表现为正效应,但对生态系统功能的其他方面(如稳定性、养分循环等)的影响,不同的作用机制将会导致完全不同的结果[18]。例如在单优势种群落中(取样效应影响较大的群落),当遇到不利于该种的环境条件(人为的或自然的干扰)时,由于其他处于劣势地位的物种很难及时替代群落中优势种的位置,因而易于使生态系统产生功能缺损。与此相反,在多优势种群落中,由于多个物种共同维持系统的功能(互补效应),当环境改变对某一物种产生毁灭性影响时,其他功能相近的物种(亚优势种)可以很快取而代之,有效行使其原有功能,因而不会因为单个物种的丧失而对系统功能产生剧烈的影响[10, 19, 20]。由此可见,在多样性-生态系统功能关系研究中,明确区分各种相关作用机理非常重要。

表 1 不同多样性水平内生产力及多样性效应变异方差分析

Table 1 ANOVA of productivity and diversity effects across diversity gradients

多样性 Diversity	df	生产力 Prodctivity			净效效 Net effect			取样效应 Sampling effect			互补效应 Complementarity effect		
		SS	*F*	*P*	*SS*	*F*	*P*	*SS*	*F*	*P*	*SS*	*F*	*P*
2	4	85212	814.9	0.00	21070	200.81	0.000	10726	174.38	0.000	3456	45.34	0.000
3	3	116244	2420.1	0.00	6339	130.89	0.000	4808	24.63	0.005	11929	162.31	0.000
4	3	20260	72.61	0.001	5551	19.94	0.007	2432	9.81	0.026	4244	15.14	0.012
5	3	22823	200.1	0.00	23985	211.64	0.000	19501	108.18	0.000	2034	47.11	0.001
6	3	6347	13.17	0.01	18426	41.87	0.002	11463	14.73	0.013	2521	27.91	0.004

多样性-生产力间的正相互关系既可由资源的互补性利用(互补效应)导致,也可由取样效应导致。Hector[22]和 Loreau[12]的研究表明,只有互补效应可生产超产现象,即混播群落的生产力超过表现最佳的单播群落生产力,而取样效应不会产生超产现象。据此标准,取样效应的判别就相对简单化了,只要群落中不存在超产现象,即可认为混播落生产力的提高是由取样效应所致。但实际上,在这种情况下,还是不能完全排除互补效应的存在,如本文中所呈现的情况,按照 Loreau and Hecotr[14]的方法,在某一特定群落内,多样性净效应可

维普资讯 http://www.cqvip.com

分解为互补效应和取样效应,即两种效应可同时存在。由此可见,对于取样效应和互补效应的判断,因为不同的方法有不同的衡量指标,因而即使是针对同一个实验,也会得出不同的结论[21],正如针对本研究在分析多样性-生产力关系产生的原因时,由于采用了不同的方法,因而得出了几种不同的结论[17,23]。除了方法因素外,从严格意义上讲,取样效应和互补效应难以截然分开[23,24]。如果群落中的优势种同时又与其他种在资源利用上存在互补,导致种间的正相互作用,使群落出现超产现象,此时部分互补效应当归功于取样效应的影响,在这种情况下,本研究中[N mean (ΔRY)·mean(M)]是对互补效应较为保守的测度[15]。

同样地,[N cov (ΔRY, M)]也并非与取样效应的原始定义完全吻合,较高的 N cov (ΔRY, M)值仅表明环境条件(生物因素或非生物因素)更有利于优势种的表现,使其竞争力更强或对资源的利用更有效[14]。据此可以认为,多样性效应的两种作用机理——取样效应和互补效应并非相互排斥,有可能同时在一个群落中发挥作用,因而为其分离增加了难度,而在本研究中所采用的方法则为同一群落内两种效应的分离提供了有效途径。

在多样性调控实验中,物种成分的效应很容易与物种多样性效应混合在一起而难以分开。本研究在实验设计时,采用了同一个多样性水平内包含多个物种组合的处理,可有效地将物种成分的影响和多样性的影响区分开来[15]。在混播群落中,各物种间的相互关系变得更为复杂,混播群落的生产力并不是其组分种单产的简单组合。不同的物种在不同的群落中,与其他种的相互关系及作用强度大不相同,单播时表现最好的物种(如苏丹草单播生产力为764.2)在混播群落中表现较差(生产力仅为单播的10%左右),而单播时表现一般的物种(如燕麦,单播生产力为561.1)在混播群落中表为优势种(在混播群落中,燕麦的生产力超过其单播水平,占混播群落总产的60%~90%),因而会使多样性水平相同而物种成分不同的群落在生产力(或其他功能)方面表现出较大的差别(图1、图2、图4、图5,表1)。同时,豆科固氮植物对群落生产力的提高具有特殊的作用,在相同的多样性水平内,含豆科植物的群落其多样性净效应均高于其他组合。这是因为豆科植物除了能减少群落中物种对土壤中氮素的竞争强度外,还可通过固定大气中游离氮而为群落中其他植物提供额外的氮,从而增强群落的资源利用率[25]。由此可见,在多样性群落中,物种的功能特性及不同物种间特定的相互关系对群落生产力有重要影响。有研究表明,关键种对生态系统功能的影响比其他多个种的影响还大[26~29]。有些实验结果看似由多样性效应所致,但极有可能是非生物因素及物种的生理生态特性作用的结果[6]。但是,即使物种特性的作用甚于多样性作用的事实存在,也不能籍此而否定多样性对系统功能的影响[30]。

在本研究中,虽然仅对多样性-生产力关系中的取样效应和互补效应做了较为细致的探讨,但并不能据此而完全否认其他多样性效应(如物种共存机制,种间其他相互作用关系,冗余种效应及竞争效应等)存在的可能性。多样性效应的各种作用机理间存在一定的内在联系,各种不同的机理有可能相互重叠,相互影响,生态系统功能对物种多样性的反应有可能是多种机制共同作用的结果[27],如取样效应和互补效应的共同作用。但由于本研究完全是利用1年生植物群落为基础所做的探讨,有一定的时间、空间局限性,其他更为复杂的机理有可能被这两种机制所掩盖,没有在群落中充分展现出来。同时也由于方法的局限,在本研究中不能对多样性效应更深层次的生态学问题进行探讨。由此可见,要对生态系统中多样性-生态系统功能关系有更全面的了解,有必要在实验设计中对实验时间、实验规模及物种组成等各种因素做全面考虑,对多样性的长期效应及多重机制的综合作用进行深入探讨。

References:

[1] Naeem S, Thompson L J, Lawler S P, *et al*. Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystem. Proc. Roy. Soc. Lond., B, 1995, 347: 249~262.

[2] Naeem S, Hakansson K, Lawton J H, *et al*. Biodiversity and plant prodcuctivity in a model assemblage of plant species. Oikos, 1996, 76: 259~264.

[3] Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, *et al*. Plant diversity and productivity in European grasslands. Science, 1999, 286: 1123~1127.

[4] Van der Putten W H, Mortimer S R, Hedlund K, *et al*. Plant species diversity as a driver of early succession in abandoned fields: a multi-site approach. Oecologia, 2000, 124: 91~99.

维普资讯 http://www.cqvip.com

[5] Aarssen L W. High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species? Oikos, 1997, 80: 183 ~ 184.

[6] Huston M A. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. Oecologia, 1997, 110:449 ~ 460.

[7] Grime J P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. J. Ecol., 1998, 86: 902 ~ 910.

[8] Naeem S. Reply to Wardle *et al*. Bull. Ecol. Soc. Am., 2000, 81:241 ~ 246.

[9] Loreau M. Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. Proc. Natl. Acad. Sci, USA, 1998, 95: 5632 ~ 5636.

[10] Tilman D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. Ecology, 1999, 80: 1455 ~ 1474.

[11] Tilman D, Lehman C L, Thompson K E. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1997, 94: 1857 ~ 1861.

[12] Loreau M. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. Oikos, 1998, 82: 600 ~ 602.

[13] Loreau M. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. Oikos, 2000, 91: 3 ~ 17.

[14] Loreau M and Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. Nature, 2001, 412: 72 ~ 76.

[15] Hooper D U and Dukes J S. Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. Ecology Letters, 2004, 7: 95 ~ 105.

[16] Huston M A, Aarssen L W, Austin M P, *et al*. No consistent effect of plant diversity on productivity. Science, 2000, 289, 1255.

[17] Jiang X L, Zhang W G, Yan L, *et al*. Effects of plant species diversity on productivity of ecosystem. Acta Prataculturae Sinica, 2004, 13(6): 8 ~ 13.

[18] Lepš J, Brown V K, Diaz Len T A, *et al*. Separating the chance effect from other diversity effects in the functioning of plant communities. Oikos, 2001, 92: 123 ~ 134.

[19] Kubíková J. Forest dieback in Czechoslovakia. Vegetatio, 1991, 93: 101 ~ 108.

[20] Chapin F S, Sala O E, Burke IC, *et al*. Ecosystem consequences of changing biodiversity. BioScience, 1998, 48: 45 ~ 52.

[21] Hector A. The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. Oikos, 1998, 82: 597 ~ 599.

[22] Hector A, Bazeley-White E, Loreau M, *et al*. Overyielding in plant communities: testing the sampling effect hypothesis with replicated biodiversity experiments. Ecology Letters, 2002, 5: 502 ~ 511.

[23] Jiang X L, Zhang W G, Duan Z H. Effects of complementarity on diversity-productivity relationship. Acta Phytoecologica Sinica, 2005, 29 (8): 415 ~ 423.

[24] Petchey O L. Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. Oikos, 2003, 101: 323 ~ 330.

[25] Mulder C P H, Jumpponen A, Högberg P, *et al*. How plant diversity and legumes affect nitrogen dynamics in experimental grassland communities. Oecologia, 2002, 133: 412 ~ 421.

[26] Mooney H A. Ecosystem function of biodiversity: the basis of the viewpoint. In: Smith, T.M., Shugart, H.H. and Woodward, F.I. eds. Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global changes. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997. 341 ~ 354.

[27] Roy J. How does biodiversity control primary productivity? In: Roy, J., Saugier, B. and Mooney, H.A., eds. Global terrestrial productivity. Academic Press, 2001. 169 ~ 186.

[28] Wang Y H, Zhou G S. Responses of temporal dynamics of aboveground net primary productivity of Leymus chinensis community to precipitation fluctuation in Inner Mongolia. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(6): 1140 ~ 1145.

[29] Hu J Z, Zheng J L, Sheng J Y. Discussion of root ecological niche and root distribution characteristics of artificial phyto-communities in rehabilitated fields. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(3): 481 ~ 490.

[30] Nijs I, Impens I. Underlying effects of resource use efficiency in diversity-productivity relationships. Oikos, 2000, 91: 204 ~ 208.

参考文献:

[17] 江小雷, 张卫国, 严林, 等. 植物种多样性对生态系统生产力的影响. 草业学报, 2004, 13(6): 8 ~ 13.

[23] 江小雷, 张卫国, 段争虎. 互补效应对多样性-生产力关系的影响. 植物生态学报, 2005, 29(8): 415 ~ 423.

[28] 王玉辉, 周广胜. 内蒙古羊草草原植物群落地上初级生产力时间动态对降水变化的反应. 生态学报 2004, 24(6): 1140 ~ 1145.

[29] 胡建忠, 郑佳丽, 沈晶玉. 退耕地人工植物群落根系生态位及其分布特征. 生态学报, 2005, 25(3): 481 ~ 490.