物种多样性与生态系统功能:影响机制及有关假说

黄建辉 白永飞 韩兴国

(中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室 北京 100093)

摘要:本文主要介绍了有关物种多样性对生态系统功能的影响机制及有关假说,包括冗余种假说、铆钉假说、不确定假说、无效假说、补偿/关键种假说、非线性假说、单调/驼峰模型假说等。尽管这些假说的提出都有一定的理论或实验研究基础,但到目前为止,还没有一种假说被普遍认为反映了两者之间关系的实际情形(如果确实存在这样一种普适机制)。通过分析,我们发现在这些假说之间存在一定的内在联系,它们或者互相包含,或者互相补充,并且都可以归结到与冗余种假说有关。

关键词:生态系统功能,物种多样性,假说

中图分类号:Q 14 文献标识码:A 文章编号:1005-0094(2001)01-0001-07

Effects of species diversity on ecosystem functioning: mechanisms and hypotheses

HUANG Jian-Hui, BAI Yong-Fei, HAN Xing-Guo

Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

Abstract: This paper introduces the effects of species diversity on ecosystem functioning: the mechanisms and hypotheses, including the redundant species hypothesis, rivet hypothesis, idiosyncratic hypothesis, null hypothesis, compensatory/keystone species hypothesis, non-linear hypothesis, and monotonic/unimodal hypothesis. To date, no single hypothesis is accepted as truly reflecting the real relations, if they do exist, between species diversity and ecosystem function. According to our analysis, there is an intrinsic relationship among these hypotheses. They either include or complement each other and may all be considered as related to the redundant species hypothesis.

Key words: ecosystem function, species diversity, hypotheses

1 引言

随着人们对物种多样性的生态系统功能的认识逐渐加深,生态系统中物种多样性-生态系统功能的相互关系成为当今生物多样性研究的热点之一,而且正演变成为一场空前激烈的争论(Kaiser 2000),其激烈程度似乎已大大超过了70年代对多样性-稳定性关系的讨论。有关的生态学家形成了两个阵营(学派)。其中,一方试图通过实验证明一个生态系统确实因为其内部组成的物种多样性的降低而影响了其运作功能。这部分生态学家以美国的 David Tilman(Tilman et al., 1996; 1997)和英国的 John

Lawton 为代表,也包括 Shahid Naeem(Naeem et al., 1994; 1995)和 Andy Hector(Hector et al., 1999)等工作。而另一方则对前者所取得的结论提出了质疑,认为该结论在很大程度上是由于“取样效应”造成的。这部分生态学家以美国的 Michael Huston(Huston, 1997; Huston et al., 2000)、英国的 Phil Grime(Grime, 1997)以及目前在新西兰工作的 David Wardle(Wardle et al., 1997)等为代表。可以看出,两派的观点并不是完全对立,即后者并没有否定物种在生态系统功能过程中的作用,而仅仅是怀疑前者所取得的数据是否有足够的说服力。

那么,究竟物种多样性和生态系统功能过程之间存在什么样的关系?对这个问题,不同的研究者

(理论或实验上的)曾提出了多种不同的假说。但到目前为止,还没有一种假说得到比较普遍的认可。主要原因不外乎两个方面:一是生态系统的复杂性,二是研究者各自认识上的片面性。本文主要对这几种假说作一简单的概括和比较,目的在于向国内读者介绍这几种假说,希望国内有更多的生态学工作者加入这一研究行列,并早日能够有所突破。

2 有关假说

Naeem 等(1995)和 Lawton(1994)把生态系统对物种丰富度降低的响应用四种不同的假说概括,即冗余种假说、铆钉假说、不确定假说和无效假说(也称为零假说)(图1)。对这四种假说,国内已经有过介绍(韩兴国等,1995),本文将不作为重点。此后,在对这些假说不断修正的同时,也提出了一些新的假说,这些假说包括单调/驼峰模型假说、非线性假说、补偿/关键种假说、弱相互作用假说等。

2.1 冗余种假说(redundant species hypothesis)

冗余种假说认为,一个生态系统中存在可以维持正常功能的最小物种数(即生态系统中有一定数目的关键种),生态系统的物种数目到一定程度后达到饱和,其他物种对生态系统的功能而言则是冗余的(Walker,1992;Lawton and Brown,1993)。需要指出的是,物种冗余概念最早是由 Walker(1992)提出的,其目的是用来评价优先保护的物种或地区,而当今认为冗余种可以随意丢失的思想实非 Walker 当时的本意。

2.2 铆钉假说(rivet hypothesis)

铆钉假说认为,生态系统中每一个物种对生态系统功能的贡献都是独特的,任何物种的丢失都会使生态系统的功能受到一定的影响(Ehrlich and Ehrlich,1981)。该假说将一个生态系统内的物种比喻成连接一个复杂机器的铆钉,并断定一个生态系统功能(机器)将由于物种(铆钉)的不断丢失而受到影响,也即生态系统中物种保存越多,其功能相对维持得越好。前面已经提到,铆钉假说与生态系统存在冗余种的假说是相矛盾的,因为生态系统的冗余概念强调一个生态系统可以允许一定程度的物种丢失而不致影响其正常的功能过程。但遗憾的是,在不同生态学过程之间,确定究竟适合铆钉假说还是冗余种假说是极其困难的(Lawton and Brown,1993)。

2.3 不确定假说(idiosyncratic hypothesis)

不确定假说表示生态系统功能随着物种多样性的变化而变化,但变化的大小和方向却是不能预测的。

2.4 无效假说(null hypothesis)

无效假说(也称零假说)是指生态系统中物种的去除和增加对生态系统的功能没有影响,或者说生态系统功能对物种数目的增加或减少不敏感。

图1 物种多样性和生态系统功能过程表现水平之间关系的假说。实线:不确定假说;点-点-长划线:铆钉假说;点线:无效假说;长划线:冗余种假说(Naeem et al., 1995)

Fig. 1 Hypothetical relations between species diversity (richness) and the level of expression of an ecosystem process. Solid line: 'idiosyncratic response' hypothesis; Dot-dot-dashed line: 'rivet' hypothesis; Dotted line: 'null' hypothesis; Dashed line: 'redundant species' hypothesis

2.5 补偿/关键种假说(compensatory/keystone species hypothesis)

大多数生态学家认为在影响生态系统功能过程方面,物种丰富度的作用有一个阈值。当多样性低于该阈值时,生态系统功能将随着多样性的降低而不断降低;而高于该值时,多样性的大小变化对生态系统功能的影响甚微。

有证据表明,物种对生态系统功能过程的贡献存在很大的不对称性(Lauenroth et al., 1978; Sala et al., 1981),这可以从大多数生态系统的种-多度分布曲线上明显看到(图2)。这里所说的多度并不完全指一个物种的个体数,也可以是各个物种的初级生产力、养分的吸收能力、分解以及其他的生态系统功能特征的相对重要性(即占总量的百分比)。对于诸如初级生产力、分解、养分循环或者蒸腾等过程,在一个物种的多度与其对生态系统功能的贡献之间存在良好的相关性。一小部分的物种完成了生态系统的大部分功能,而大量的稀有物种,虽然占了

大部分的物种多度,却仅完成一小部分的生态系统功能(Golluscio and Sala, 1993)。

图2 A: 物种相对多度的分布图(示两种物种去除顺序); B: 生态系统对两种物种去除顺序不同的响应模式(Sala et al., 1996)

Fig. 2 A: Rank-abundance diagram showing two alternative patterns for species deletions; B: The effect on ecosystem processes of deleting species in an ascending or descending fashion

于是, Sala 等(1996)认为, 在生物多样性、生态系统功能和物种-多度分布模型之间存在着一种内在的联系, 并指出 Vitousek 和 Hooper(1993)所提出的假说(类型 II X 图 5)仅在物种去除按照从低多度到高多度这样一个顺序时才成立, 即最稀有的物种最先从系统中去除, 接下来是次稀有的……, 依此类推。这种物种去除方式被称为升序模式。但是, 当物种去除按照降序模式进行时, 则生态系统功能的变化完全表现出另外一种情形(图 2)。所谓升序和降序实际上是两种极端的情形, 还有许多介于两者之间的情形。因此, 物种去除后生态系统功能过程的响应也表现得千差万别。一个优势物种(包括关键种)的去除将对生态系统功能造成巨大的影响, 这是因为去除了最适合环境条件的物种, 而不是因为去除了大部分生物量的缘故。可以预测, 去除一定量的一个或几个优势物种的生物量与去除等量的十几个或几十个稀有物种的生物量相比, 前者对生态系统功能的影响要大得多。另外, 去除相等数量的生物量, 集中在少数优势种上的影响要比平均分配在系统所有物种上对生态系统功能的影响大。因此, 可以认为, 少数几个物种(优势种或关键种)对生态系统功能过程的影响要大于系统中其他物种(Sala et al., 1996)。

2.6 单调/驼峰模型假说(monotonic/unimodal hypothesis)

生态学家长期以来对多样性和生产力之间的关系怀有浓厚的兴趣。在讨论多样性的纬度梯度格局

时, 生产力也一直被认为是形成这种格局的一个重要因素。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。在论及有关多样性与生产力之间关系时, 目前已提出了两种假说。一种假说认为, 多样性与生产力之间的关系是一种单调变化关系, 即在生产力增加时, 多样性也增加(但可能会达到一个极值); 另一种假说认为, 多样性和生产力呈一种单峰曲线形式(状似驼峰, 故也称为驼峰模型), 即多样性在低水平时随生产力的增加而增加, 但最终在达到足够高的生产力时反而降低(图 3)。

图3 多样性与生产力关系的单调(虚线)/驼峰(实线)假说
Fig. 3 Monotonic (dotted line)/unimodal (solid line) diversity-productivity relationship

驼峰模型假说是建立在竞争排斥理论基础上的。驼峰模型假说可以预测在有限资源的基础上竞争共存的植物种的数量, 即物种在较低的资源供给状态下, 随资源水平的提高而逐渐增加, 但当资源水平变得很高时, 物种数目则开始下降(Tilman, 1982)。Abramsky 和 Rosenzweig(1984)后来将该假说应用于动物生产力与多样性之间的关系中。Grime(1973)最早注意到了在生产力与多样性之间有这样一种单峰关系。近年来, 在所有提出的生产力和多样性关系的假说中, 该假说被认为是唯一得到了实验和理论上的支持, 甚至这种单峰格局被称为唯一真实的生产力格局, 而 Huston 和 DeAngelis(1994)也认为多样性这种沿着生产力梯度格局的单峰曲线响应现象是普遍存在的。但以上的描述都隐含了一个事实, 即均认为竞争程度的增加是导致高生产力时多样性降低的原因, 同时, 高生产力将降低有限资源的空间异质性, 使得生境变得更为均匀。

然而 Abrams(1995)的一篇文章却对驼峰假说及其机制提出了质疑。该文从另外一个角度证实了曾经一度被生态学家摒弃了的单调变化现象的存在(图3)。

2.7 非线性假说(non-linear hypothesis)

这是一个与扰动和生态系统域值有关的假说。对于一个生态系统域值存在的位点以及反应曲线的形状,目前还无法取得一致的意见(Schulze and Mooney,1993)。同时,一个特殊的物种对决定域值的位点是否有至关重要的作用,还存在许多不确定性(Schindler,1990;Frost et al.,1994)。

当生物资源的利用处于一种适度的状态下,一个生态系统就会维持在一种高生产力和高输出状态;当资源利用速率超过了一定的域值,生态系统将转变为一种低生产和低输出状态(Carpenter,1996)。要使系统回到高生产状态,必须大量减少资源的使用,并保持一定的时间。如图4所示,当物种多样性保持相对较高水平,生态系统过程的速率随多样性的变化关系依照图上部的实线,而且变化是十分缓和的;当多样性降低到水平A,生态系统过程的速率会突然有一个显著降低的跳跃(相当于生态系统的一次崩溃);此后,当多样性进一步降低时,生态系统过程速率的变化会依照图下部的实线,而变化又趋于缓和。这里所指的生态系统过程速率对应于生产力或其他一些生态系统的功能或公益。要使生态系统回到高的过程速率状态,必须增加系统的多样性,使之达到并超过水平B。假如一些物种永久性地丧失,恢复也就不可能了。图中的曲线表明,生态系统的过程速率与多样性之间存在着一种非线性

图4 生态系统过程速率和物种多样性的非线性关系假说(Carpenter,1996)

Fig. 4 Hypothetical non-linear relationship between ecosystem process rate and biodiversity

关系,很显然,每一种生态系统都有其特征性的非线性关系。

2.8 弱相互作用假说(weak interaction hypothesis)

有关弱相互作用的假说都是建立在食物网理论的基础上。生态学模型显示,复杂性通常使得食物网变得不稳定,并且预测食物网不应该像自然界所表现的那样积聚许多相互作用的物种。所谓物种作用强度是指一个物种被另一个物种消耗的可能性或者一个物种对另一个物种多度(Berlow et al.,1999)、种群生长(May,1973;Bender et al.,1984;Yodzis,1988)或密度(Paine,1992;Navarrete and Menge,1996)等影响的幅度。弱的作用可以阻尼在消费者和其资源之间的波动,使种群免遭灭绝(即减少了事实灭绝),并增加了被取样的可能性(即减少了统计学灭绝)。对自然的食物网中作用强度的研究还表明,食物网作用强度实际上是由许多弱的相互作用和少量强的相互作用为特征的(McCann et al.,1998)。

在许多生态系统中,仅有一些物种具有强的作用,而大部分物种由于其相对小的作用或低的多度只在系统中产生弱的相互作用。然而,即使这些弱的作用者的灭绝也将可能显著改变生态系统的自然特征,原因是它们起着一种重要的稳定或消除干扰的作用。因此可以断定,一些弱的相互作用者也可能因为其影响在时空尺度上不断被放大而变得十分重要。通过对一个系统相互作用数据的分析表明,在物种作用上最大的变化正是由最弱的相互作用引起的。当一个种的作用方向(正和负)和作用强度多变时,那么它们在较大的时间或空间尺度上表现为弱的作用强度,但从局部的意义上来说,却表现出大的作用强度。这样,那些在物种相互作用中被认为是噪音的数据有可能在决定一个生态系统变化方向上起至关重要的作用(Berlow,1999)。因此,弱相互作用已被形象地称为使自然生态系统结合在一起的黏合剂。弱相互作用的存在及其在生态系统功能过程中所起的作用对于认为应将研究、管理和保护集中于那些具有强的平均相互作用的物种(如关键种)的观点是一个挑战。

尽管目前定量化的实验数据还很少,但现有的数据一致表明,一个生态系统中作用强度的分布强烈地向弱相互作用方向倾斜(Paine,1992;Wootton,1997),即大部分物种对其他物种多度的影响很弱

或无法检测到,只有一小部分具有较强的作用。一些人也因此认为一个生态系统是由这些强相互作用的物种决定的(Paine,1980 ;Power et al.,1996),而大部分弱相互作用物种的存在也被认为是在一个生态系统中一些物种冗余的证据(Walker,1992 ;Lawton and Brown,1993 ;Steneck and Dethier,1994)。

3 讨论

尽管关于生物多样性(物种多样性或物种多度等)与生态系统功能过程之间的关系有多种不同的假说,但它们之间的联系也是显而易见的。包括以下几个方面 :

第一,单调模型、铆钉假说与 Vitousek 和 Hooper (1993)提出的三种生物地球化学循环与物种多样性关系中的类型 I(图 5)是一致的。如果将冗余种假说的响应曲线分成前后两个部分(见图 1),就会发现前半部分与前述 3 种假说中,生态系统功能对物种多样性的响应特征相同 ;

图 5 物种多样性和生态系统过程间的关系模型(Vitousek and Hooper,1993)

Fig. 5 A model relating species richness to ecosystem processes (Vitousek and Hooper,1993)

第二,无效假说与 Vitousek 和 Hooper(1993)类型 III 一致,同时,这两种假说又与冗余种假说的后半部分响应曲线接近 ;

第三,补偿/关键种假说、不确定假说和冗余种假说是基于同一种理论基础上的,即物种在生态系统功能过程中的作用或者所作出的贡献有显著的不同。而 Vitousek 和 Hooper(1993)假说第 II 种类型与冗余种假说也没有太大的区别。冗余种假说所考虑的情形正好是补偿/关键种假说的一种特例,即在增加生态系统中的物种数时采用降序的模式。而补偿/关键种假说的另一个特例则是在增加生态系统中的物种数时采用升序的模式。在进行物种去除或

增加试验时,去除或增加物种的顺序将决定生态系统功能过程对物种丰富度变化的响应特征。当完全按照系统取样,即或者是严格按照升序或降序的方式去除或增加一个生态系统的物种数时,生态系统功能过程的响应将按照补偿/关键种假说的形式。而当完全按照随机取样,即取样的顺序完全不考虑物种在生态系统功能过程中的作用大小,则生态系统过程速率的响应将表现为不确定 ;

第四,单调或驼峰模型假说的响应特征曲线可以分成两个部分,前半部分基本表现为冗余种假说,而后半部分可能出现在一个生态系统处于理想状态下的情形,即不受或很少受外界环境因子(如降水、温度、土壤中养分的可获得性等)的影响。因此,这种情形比较适合于动物种群 ;

第五,弱相互作用假说是对冗余种假说的一种补充。冗余种假说认为物种在生态系统功能过程中所起的作用是有大小之分的,其中一部分或相当一部分物种所起的作用可以忽略。而弱相互作用假说虽然承认一个生态系统中的物种对其功能过程有大小不同的贡献,但这并不认为这些种可以被去除而使系统功能不受影响。这种观点与保险假说的思想是基本一致的(Yachi and Loreau,1999)。由于一些具有弱相互作用的物种,其去除导致与其连接的相互作用不断被扩大,使系统受到不可忽略的影响 ;

第六,非线性假说是建立在冗余种假说的基础上,考虑了生态系统变化的域值。一个生态系统的物种丰富度在非临界点附近变化时,对生态系统过程速率的影响较小,表现为一种渐变或量变的过程。而当变化越过临界点时,生态系统过程速率的变化是剧烈的,表现为一种质变的过程。一个越过了临界点变化的生态系统,其恢复是十分困难的,这正如电子的跃迁需要大量能量一样。

4 结论

综上所述,本文所归纳的这几种假说虽然比较形象地描述了物种数目和生态系统功能之间的相互关系,但从某种程度上来说都还可能只是分别揭示了某种思想的一个方面。原因可能是多方面的。首先,地球表面存在无数种类的生态系统,其生态系统功能过程受物种多样性变化的影响不可能完全一致。某个生态系统的特殊性往往被当作生态系统的普遍规律来处理。其次,衡量生态系统功能的特征

是多样的,而这些特征(如生产力、养分循环、土壤中养分和水分的保持等)对物种多样性变化的响应也不可能完全一致,而且还会受其他环境因子的影响,另外,物种多样性本身也受这些因子变化的影响。究竟是一个生态系统的生产力决定了该系统中物种的分布,还是物种的多少决定了该系统的生产力,或者是两者相互影响?可能的原因还可以有很多。人类驾驭自然的能力在复杂的生态系统面前显得有点苍白。

通过比较,生态系统功能过程对分布其中的物种丰富度变化的响应模式似乎均可以归结为冗余种假说。其他假说或者是对冗余种假说的说明、补充,或者完全被包含。当然,冗余种假说本身也毫无疑问需要实验的进一步验证。

参考文献

- 韩兴国,黄建辉,姜治平,1995. 关键种概念在生物多样性保护中的意义与存在的问题. 植物学通报, **12**(生态学专辑): 168 ~ 184
- Abrams P A, 1995. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: what does competition theory predict? *Ecology*, **76**: 2019 ~ 2027
- Abramsky Z and Rosenzweig M L, 1984. Tilman's predicted productivity-diversity relationship shown by desert rodents. *Nature*, **309**: 150 ~ 151
- Bender E A, Case T H and Gilpin M E, 1984. Perturbation experiments in community ecology: theory and practice. *Ecology*, **65**: 1 ~ 13
- Berlow E L, 1999. Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature*, **398**: 330 ~ 334.
- Berlow E L, Navarrete S A, Briggs C J, Power M E and Menge B A, 1999. Quantifying variation in the strengths of species interactions. *Ecology*, **80**: 2206 ~ 2224
- Bond W J, 1993. Keystone species. In: Schulze E-D, Mooney HA (eds.), *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin: Springer, 237 ~ 253
- Carpenter S R, 1996. Drivers and dynamics of changes in biodiversity. In: United Nations Environment Programme (UNEP) (ed.), *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge: Cambridge University Press, 311 ~ 318
- Chapin III FS, 1992. Biodiversity and ecosystem processes. *TREE*, **7**(4): 107 ~ 108
- de Leo G A and Levin S, 1997. The multifaceted aspects of ecosystem integrity. *Conservation Ecology*(online), **1**(1): 3
- Ehrlich P R and Ehrlich A H, 1981. *Extinction: the Causes and Consequences of the Disappearance of Species*. New York: Random House
- Frost T M, Carpenter S R, Ives A R and Kratz T K, 1994. Species compensation and complementarity in ecosystem function. In: Jones C, Lawton J (eds.), *Linking Species and Ecosystems*. New York: Chapman and Hall
- Gitay H, Wilson J B and Lee W G, 1996. Species redundancy: a redundant concept? *Journal of Ecology*, **84**: 121 ~ 124
- Golluscio R A and Sala O E, 1993. Plant functional groups and ecological strategies in Patagonian forbs. *Journal of Vegetation Science*, **4**: 839 ~ 846
- Grime J P, 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, **242**: 344 ~ 347
- Grime J P, 1997. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science*, **277**: 1260 ~ 1261
- Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira M C, Diemer M, Dimitrakopoulos P G, Finn J A, Freitas H, Giller P S, Good J, Harris R, Hogberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Körner C, Leadley P W, Loreau M, Minns A, Mulder C P H, O'Donovan G, Otway S J, Pereira J S, Prinz A, Read D J, Scherer-Lorenzen M, Schulze E-D, Siamantziouras A-SD, Spehn E M, Terry A C, Troumbis A Y, Woodward F I, Yachi S and Lawton J H, 1999. Plant diversity and productivity experiment in European grassland. *Science*, **286**: 1123 ~ 1127
- Huston M A, 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, **10**: 449 ~ 460
- Huston M A, Aarssen K W, Austin M P, Cade B S, Fridley J D, Garnier E, Grime J P, Hodgson J, Lauenroth W K, Thompson K, Vandermeer J H, Wardle D A, Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira M C, Diemer M, Dimitrakopoulos P G, Finn J A, Freitas H, Giller P S, Good J, Harris R, Högberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Körner C, Leadley P W, Loreau M, Minns A, Mulder C P H, O'Donovan G, Otway S J, Pereira J S, Prinz A, Read D J, Scherer-Lorenzen M, Schulze E-D, Siamantziouras A-SD, Spehn E, Terry A C, Troumbis A Y, Woodward F I, Yachi S and Lawton J H, 2000. No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science*, **289**: 1255 ~ 1259
- Huston M A and DeAngelis D L, 1994. Competition and coexistence: the effects of resource transport and supply rates. *American Naturalist*, **144**: 954 ~ 957
- Kaiser J, 2000. Rift over biodiversity divides ecologists. *Science*, **289**: 1282 ~ 1283
- Khanina L, 1998. Determining keystone species. *Conservation Ecology*(online), **2**(2): R2
- Lauenroth W K, Dodd J L and Sims P L, 1978. The effects of water and nitrogen induced stresses on plant community structure in a semiarid grassland. *Oecologia*, **36**: 211 ~ 222
- Lawton J H, 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos*, **71**: 367 ~ 374
- Lawton J H and Brown V K, 1993. Redundancy in ecosystems. In: Schulze E-D, Mooney HA, (eds.), *Biodiversity and Ecosystem Function*. New York: Springer-Verlag, 255 ~ 270
- May R M, 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton: Princeton University Press

- McCann K, Hastings A and Huxel G R, 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, **395**: 794 ~ 798.
- Naeem S, 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*, **12**(1): 39 ~ 45
- Naeem S, Thompson L J, Lawler S P, Lawton J H and Woodfin R M, 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, **368**: 734 ~ 737
- Naeem S, Thompson L J, Lawton J H and Woodfin R M, 1995. Biodiversity and ecosystem functioning empirical evidence from experimental microcosms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **347**: 249 ~ 262
- Navarrete S A and Menge B A, 1996. Keystone predation and interaction strength: interactive effects of predators on their main prey. *Ecological Monographs*, **66**: 409 ~ 429
- Paine R T, 1980. Food webs, linkage interaction strength, and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, **49**: 667 ~ 685
- Paine R T, 1992. Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature*, **355**: 73 ~ 75
- Power M E, Tilman D, Estes J, Menge B A, Bond W J, Mills L S, Daily G, Castilla J C, Lubchenco J and Paine R T, 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience*, **46**: 609 ~ 620
- Primack R B, 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sunderland: Sinauer Associates Inc.
- Sala O E, A Deregibus V A, Schlichter T M and Alippe H A, 1981. Productivity dynamics of a native temperate grassland in Argentina. *Journal of Range Management*, **34**: 48 ~ 51
- Sala O E, Laurenroth W K, McNaughton S J, Rusch G and Zhang X, 1996. Biodiversity and ecosystem function in grasslands. In: Mooney H A, Cushman J H, Medina E, Sala O E, Schulze E D (eds.), *Functional Role of Biodiversity: A Global Perspective*. New York: Wiley, 129 ~ 145
- Schindler D W, 1990. Experimental perturbations of whole lakes as tests of hypotheses concerning ecosystem structure and function. *Oikos*, **57**: 25 ~ 41
- Schulze E D and Mooney H A, 1993. *Biodiversity and Ecosystem Function*. New York: Springer-Verlag
- Steneck R S and Dethier M N, 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, **69**: 476 ~ 495
- Tilman D, 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton: Princeton University Press
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M and Siemann E, 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, **277**: 1300 ~ 1302
- Tilman D, Wedin D and Knops J, 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, **379**: 718 ~ 720
- Vitousek P M and Hooper D U, 1993. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. In: Schulze E-D, Mooney H A (eds.), *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin: Springer, 3 ~ 14
- Walker B H, 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, **6**(1): 18 ~ 23
- Wardle D A, Bonner K I and Nicholson K S, 1997. Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos*, **79**: 247 ~ 258
- Woodward F I, 1993. How many species are required for a functional ecosystem? In: Schulze E-D, Mooney H A (eds.), *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin: Springer, 271 ~ 291
- Wootton J T, 1997. Estimates and test of per capita interaction strength: diet, abundance, and impact of intertidally foraging birds. *Ecological Monographs*, **67**: 45 ~ 64
- Yachi S and Loreau M, 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of National Academy of Sciences, USA*, **96**: 1463 ~ 1468
- Yodzis P, 1988. The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbation experiments. *Ecology*, **69**: 508 ~ 515

(责任编辑 : 闫文杰)