生产力、可靠度与物种多样性:微宇宙实验研究

张全国 张大勇*

(生物多样性与生态工程教育部重点实验室,北京师范大学生态学研究所,北京 100875)

摘要:近年来,生物多样性与生态系统功能的关系成为生态学领域内一个重大科学问题。有一些实验研究表明,物种多样性的降低会使生态系统的生产力、稳定性等功能受损。然而对这些实验结果的解释却产生了激烈的争论,因为有两种机制——“生态位互补”和“抽样效应”都可能会产生这种结果。本项研究通过微宇宙实验探讨了物种多样性与生态系统生产力及其可靠度的关系。在10种单细胞藻类中随机抽取物种,构建具有不同物种丰富度的水生群落,并使同一物种丰富度水平的群落之间没有物种交叉,然后检测物种丰富度对群落生产力及其可靠度的作用。群落生产力以藻类干重表示,自实验开始后第4周起,每周测定1次,共测5次。结果显示:物种丰富度对群落生产力有正效应,并且这种正效应随时间推移而增强;许多混合群落的生产力超过了该群落内所有物种的单产,即发生了超产现象;在实验初期某些特定物种对一些混合群落生产力有主要贡献,而在实验后期却没有任何物种群落的生产力受个别物种存在与否的影响;群落生产力的可靠度与物种丰富度之间不存在显著相关。从以上结果可以得知:物种多样性对群落生产力有逐渐增强的正效应;物种多样性对生产力的正效应是生态位互补和抽样效应共同作用的结果,但随时间推移,抽样效应逐渐减弱。本项研究支持了关于生态位互补与抽样效应在多样性正效应中共同起作用的认识,并说明了这两种机制的相对重要性随时间推移而发生改变。

关键词:微宇宙实验,生态位互补,超产,抽样效应,物种丰富度

中图分类号:Q948.1 文献标识码:A 文章编号:1005-0094(2002)02-0135-08

Productivity, reliability and species diversity in aquatic microcosms

ZHANG Quan-Guo, ZHANG Da-Yong*

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering & Institute of Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875

Abstract: The relationship between biodiversity and ecosystem functioning has emerged as a major issue in ecology. Several experiments have provided evidence for the notion that decreasing species diversity may impair ecosystem processes. The interpretation of these experiments, however, has been controversial because two types of mechanisms, “niche complementarity” and “sampling effect”, may operate. By means of microcosm experiments, we investigated the relationship between species diversity and ecosystem functioning. Aquatic microcosms in laboratory conditions are designed to contain different numbers of unicellular algal species, with no overlap in species composition between microcosms with the same number of species. Algal dry mass, an index of community productivity, was measured once a week after four weeks from the start of the experiment. The experiment lasted for a period of eight weeks, and in total, five measurements were obtained. Algal species richness had progressively stronger effects on community productivity. A number of higher-diversity mixtures outperformed the most productive monoculture as the experiment proceeded. Certain species dominated some mixtures in initial stages, but this effect disappeared in later stages. There was no significant correlation between reliability of community productivity and species richness. The experimental results reported here support the recent suggestion that both niche complementarity and sampling effect may be involved in the diversity effect, and show that the relative importance of the two mechanisms may undergo substantial changes through the course of community mat-

基金项目:国家重点基础研究发展规划项目(G2000046802),国家自然科学基金(39893360)

收稿日期:2001-11-26;接受日期:2002-04-09

作者简介:张全国,男,1978年出生,在读硕士生,研究方向为进化生态学。

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhangdy@bnu.edu.cn

uration.

Key words: microcosm experiment, niche complementarity, overyielding, sampling effect, species richness

近年来,随着全球性物种灭绝速度的加快,物种减少对生态系统会造成什么影响成为备受人们关注的一个焦点。生物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。自20世纪90年代以来,人们开展了观察、实验和理论研究,来描述物种多样性-生态系统功能关系,鉴别功能上的关键种,并试图揭示物种多样性与生态系统功能关系的内在机制(黄建辉等,2001;Loreau *et al.*, 2001;张全国,张大勇,2002)。

该领域的实验研究主要是针对植物群落物种多样性与生产力的关系开展的。这些实验普遍得出了物种多样性对群落生产力存在正效应的结果(Diaz & Cabido, 2001; Loreau *et al.*, 2001),即群落生产力随物种多样性增加而升高。目前对于这种正效应的解释,主要有两种机制:生态位互补(niche complementarity)与抽样效应(sampling effect)。生态位互补是指物种间在资源利用上存在差异(空间上或时间上),这种差异使得物种多样性更高的群落(或系统)可以更充分地利用资源而创造出更高的生产力(Tilman *et al.*, 1997)。种间正相互作用,比如豆科植物对其他植物生长的促进(Bertness & Leonard, 1997),以前多被看作是与生态位互补不同的作用机制,但近来人们倾向于把它也看作是某种形式的生态位互补(Loreau & Hector, 2001; Loreau *et al.*, 2001; Tilman *et al.*, 2001)。抽样效应是指物种多样性高的群落包含高产物种的可能性更大(Huston, 1997; Tilman *et al.*, 1997; Fridley, 2001; Loreau & Hector, 2001),而这些高产物种往往是群落生产力的主要贡献者。以前人们往往将生态位互补和抽样效应对立起来,并且就抽样效应是不是一种“合法”的多样性作用机制展开了激烈的争论(Kaiser, 2000)。近来人们倾向于认为这两种机制不是相互排斥的,而是共同起作用(Loreau *et al.*, 2001)。但是目前这方面的实验证据还很少。

在对多样性作用机制的讨论中,超产(overyielding)现象受到重视(Kaiser, 2000; Fridley, 2001)。超产是指混作群落的生产力超过该群落内任一物种单产的现象(Hector, 1998)。如果种间生态位互补

效应存在,就会有超产现象,但如果仅是抽样效应起作用,则群落的生产力不会超过该群落内最高物种的单产(Hector, 1998; Lawton, 2000)。近来人们经常使用“超产”概念鉴别生态位互补与抽样效应(Hector *et al.*, 1999; Tilman *et al.*, 2001)。

以往,物种多样性-生产力关系的实验多是短期尺度上的。而在长期尺度上,物种多样性的效应会有什么变化,不同机制的相对重要性会不会发生改变?我们注意到,Tilman *et al.* (2001)最新报道的一个持续7年的草地实验结果证明,物种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,因而Tilman *et al.* 认为随时间推移生态位互补效应也逐渐增强。这个结果非常重要,但是还需要更多的实验工作来验证其普遍性。

另外,物种多样性对群落(或系统)可靠度(reliability, 一个系统的功能表现稳定的程度)(Naeem & Li, 1997)的影响也受到了人们的关注。Naeem & Li (1997)通过多营养级微宇宙实验研究发现:功能群(functional group)内物种数(S/F)高的系统,其生产者(藻类)与分解者(细菌)生物量的可靠度更高。McGrady-Steed *et al.* (1997)通过多营养级微宇宙实验研究发现,总的物种数(不含细菌)更高的系统,呼吸作用的可靠度更高。这些实验都得出了物种多样性对系统可靠度存在正效应的结果,即越多多样化的系统其表现越可靠(即变异程度就越小)。然而,Wardle (1998)对Naeem & Li的实验提出了批评:实验中不同系统的同一功能群所含物种是从同一个物种库中随机选取的,每一功能群内所含物种数高的系统在物种组成上具有更高的相似性(即包含更多的相同物种)。因而,物种多样性高的不同系统在功能上的一致性,就有可能是由于它们拥有相同物种而造成的,并不是由于多样性高而产生的效果。McGrady-Steed *et al.* (1997)的实验也存在相同的问题。所以为了在实验中排除这种因素的作用,应该采纳Wardle的建议——同一多样性水平的不同系统之间应避免物种重叠。

我们采用微宇宙实验方法研究物种多样性与群

落生产力及其可靠度的关系。由于微宇宙实验高度可控,近年来已经有许多关于生物多样性-生态系统功能的实验工作采用了这个方法(McGrady-Steed *et al.*, 1997; Naeem & Li, 1997; McGrady-Steed & Morin, 2000; Naeem *et al.*, 2000)。而且藻类、细菌等低等生物的生活史较短,因此检测物种多样性的长期效应在微宇宙系统中更为可行。本实验用单细胞藻类与异养型细菌作为生产者与分解者(生态系统的两大核心功能群),构建具有不同藻类物种丰富度的水生群落,并且控制同一丰富度水平的群落之间没有物种重叠,以检验群落的生产力及其可靠度与物种丰富度的关系,以及这种关系随时间推移所发生的变化。

1 材料与方法

1.1 实验材料

构建微宇宙采用 10 种单细胞藻类与 8 种异养型细菌。

10 种藻类为:莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)¹、*Chlamydomonas sajao*²、蛋白核小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*)³、普通小球藻(*C. vulgaris*)⁴、镰形纤维藻(*Ankistrodesmus falcatus*)⁵、羊角月牙藻(*Selenastrum capricornutum*)⁶、项圈新月藻(*Closterium moniliformum*)⁷、杜氏藻(*Dunaliella salina*)⁸、桥弯藻(*Cymbella* sp.)⁹、纤细裸藻(*Euglena gracilis*)¹⁰。其中 1~8 属于绿藻门(Chlorophyta),9 属于硅藻门(Bacillariophyta),10 属于裸藻门(Euglenophyta)。除 8 号藻种(杜氏藻)系北京师范大学生命科学学院保藏的藻种外,其他藻种由中国科学院典型培养物保藏委员会淡水藻类库(FACHB)提供。

8 种细菌为:粘质沙雷氏菌(*Serratia marcescens*)^a、阴沟肠杆菌(*Enterobacter cloacae*)^b、大肠埃希氏菌(*Escherichia coli*)^c、蜡状芽胞杆菌(*Bacillus cereus*)^d、枯草芽胞杆菌(*B. subtilis*)^e、短小芽胞杆菌(*B. pumilis*)^f、金色微球菌(*Micrococcus aureus*)^g、白色短小杆菌(*Brevibacterium albidum*)^h。其中 a~c 属于革兰氏阴性兼性厌氧杆菌,d~f 属于芽胞杆菌和球菌,g 属于革兰氏阳性球菌,h 属于放线菌及其有关细菌类群。细菌菌种由中国科学院典型培养物保藏委员会普通微生物中心(CGMCC)提供。

1.2 实验方法

1.2.1 实验设计

微宇宙中生产者(藻类)的物种丰富度(S_A)梯度为 1(10 个处理)、2(5 个处理)、3(3 个处理)、4(2 个处理)、5(2 个处理)、10(1 个处理)。各个处理所含物种自上述 10 种藻类中随机挑选产生,同时要求每个丰富度水平内的不同处理间不存在物种重叠。上述组合方案记为方案 1。依据同样的方法设计出方案 2(方案 1 与方案 2 相当于两个实验),方案 2 和方案 1 的 1、10 物种水平处理相同,故共用,方案 2 的 2、3、4、5 物种水平的处理避免与方案 1 雷同。每个处理 4 个重复。共构建 140 个微宇宙。

1.2.2 微宇宙构建与数据采集

用 50 mL 锥形瓶装 30 mL 已灭菌的培养基(SE 培养基,另加 $\text{CoCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ 0.01 mg/L、 $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ 100 mg/L、盐酸噻胺 1 $\mu\text{g/L}$ 、维生素 B_{12} 1 $\mu\text{g/L}$ 、维生素 B_1 0.2 mg/L、酵母浸膏 0.4 g/L、蛋白胨 0.6 g/L, pH 7.5~8.0),加入已称量干重($W_{初}$)的无菌小麦 3~4 粒(用尼龙网袋盛装),接入藻类与细菌,构成微宇宙,培养条件为 25 $^{\circ}\text{C}$,光照 14 h/d(光照强度为 2000 Lux 左右)。预实验证明本实验所用物种均能在该条件下(单种培养)正常生长。

微宇宙接种,藻类共接入大约 100 个细胞(保证接入藻类的生物量很小,对群落建立后的藻类生物量不存在显著影响)(Naeem *et al.*, 2000),由接入的不同种平均分配构成。各个微宇宙接入的细菌种类与数量均相同(8 种,每种约 10^5 个细胞,保证微宇宙内含有一定种类与数量的分解者)。每周接种 1 次,以维持微宇宙的物种丰富度(Naeem *et al.*, 2000)。接种后,置于光照培养箱中(满足上述培养条件)。每天将各个培养瓶摇动 1 次,以防止藻类沉降贴壁,并顺序移动各个培养瓶,以尽可能使各个微宇宙光照条件相同。

首次接种 3 周后(第 21 天),各个微宇宙培养物取出 6 mL,用灭菌后的新鲜培养基将各个微宇宙培养液补足为 30 mL(部分更换培养液,补充营养物质)(McGrady-Steed & Morin, 2000)。首次接种 4 周后,每个微宇宙取样 6 mL,采用华汝成(1986)介绍的离心法收集藻类(10 000 rpm,10 min),收集的藻类在 80 $^{\circ}\text{C}$ 条件下烘干至恒重,称重,即得第 4 周藻类干重(W_4 ;含细菌和死亡藻类细胞未分解的细胞器,这部分干重相对很小,故忽略其影响)。用新鲜培养基将各个微宇宙培养液补足为 30 mL。以同样方法测量第 5 周、6 周、7 周、8 周的干重(W_5 、 W_6 、

W_7 、 W_8)。测完第 8 周藻类干重 ,取出小麦 ,称量干重($W_{末}$) ,微宇宙系统的分解率 $R_d = (W_{初} - W_{末}) / W_{初}$ (McGrady-Steed *et al.* , 1997)。

图 1 群落生产力(藻类干重)与物种丰富度的关系
Fig.1 Relationship between community productivity (algal dry mass) and species richness
A. 方案 1 Scenario 1 ; B. 方案 2 Scenario 2

1.3 分析方法

数据分析及作图使用 SPSS 10.0 分析软件包与 Origin 6.0 作图软件。依照 Hector *et al.* (1999) 和 Tilman *et al.* (2001), 使用线性回归方法分析群落生产力与物种丰富度的关系; 统计各个群落发生超产的情况, 检验生态位互补效应是否存在。依照 Tilman *et al.* (2001), 运用多因素方差分析检验各个物种出现与否(作为主效应)对群落生产力有无显著影响, 检验是否存在抽样效应。运用单因素方差分析检验藻类物种丰富度对微宇宙系统分解率有无显著影响。

2 结果与分析

2.1 藻类群落生产力与物种丰富度

藻类群落生产力与物种丰富度的线性回归结果显示, 无论是方案 1 还是方案 2 的实验系统, 其生产力都随物种丰富度增加而呈现出上升趋势(图 1); 并且随时间的推移, 回归线的斜率也呈现上升趋势(回归系数见表 1)。这表明, 物种丰富度对生产力存在正效应, 并且这种正效应随时间推移有逐渐增强的趋势。

表 2 说明, 在混作群落中存在着超产现象。据此我们可以推测, 不同的物种之间生态位是互补的。用多因素方差分析确定各个物种出现与否对群落生产力的影响(表 3), 发现: 方案 1 中, 蛋白核小球藻(*Chlorella pyrenoidosa*) 出现与否对第 4、5、6、7 周藻类干重有显著影响($p < 0.05$), 普通小球藻(*Chlo-*

rella vulgaris) 出现与否对第 5、7 周藻类干重有显著影响($p < 0.05$), 纤细裸藻(*Euglena gracilis*) 出现与否对第 7 周藻类干重有显著影响($p < 0.05$); 在方案 2 中, 蛋白核小球藻出现与否对第 5、6 周藻类干重有显著影响($p < 0.05$); 其他种出现与否对群落生产力不存在显著影响。蛋白核小球藻与普通小球藻同属于小球藻属(*Chlorella*)。在 10 种藻类中, 蛋白核小球藻单产最高, 普通小球藻次之。由此可见, 抽样效应也是存在的。但是抽样效应没有随时间推移而加强, 反而作用越来越微弱; 各个物种出现与否对第 8 周藻类干重均无显著影响(表 3)。据此也可推知, 生态位互补的作用随时间的推移而增强, 这说明虽然抽样效应和生态位互补在群落构建后初期都起到了一定作用, 但它们随时间变化的动态趋势却是相反的。

2.2 藻类群落生产力的可靠度与物种丰富度

采用 Naeem & Li (1997) 衡量生态系统可靠度的方法, 计算了不同物种丰富度水平(物种数为 10 的群落除外)上不同处理之间藻类干重的标准差, 标准差愈低, 可靠度愈高。对可靠度与物种丰富度关系进行分析后发现: 除方案 1 第 8 周藻类干重标准差与物种丰富度呈现出显著负相关(Pearson 相关性检验 $p = 0.016$) 之外, 其他情形都没有显著相关。图 2 表示了藻类干重标准差与物种丰富度的关系。总体来看, 生产力的可靠度与物种丰富度呈现出 Lawton (1994) 所说的不确定关系(idiosyncratic relationship)。

表 1 藻类群落生产力(藻类干重)与物种丰富度线性回归分析
Table 1 Linear regression between algal community productivity (algal dry mass) and species richness

	回归方程 Regression equation	R^2	F	p
方案 1 Scenario 1	$W_4 = 0.274 + 0.03777 \times S_A$	0.176	4.473	0.047
	$W_5 = 0.363 + 0.03737 \times S_A$	0.099	2.317	0.143
	$W_6 = 0.386 + 0.09034 \times S_A$	0.251	7.033	0.015
	$W_7 = 0.493 + 0.104 \times S_A$	0.255	7.177	0.014
	$W_8 = 0.633 + 0.101 \times S_A$	0.266	7.325	0.012
方案 2 Scenario 2	$W_4 = 0.255 + 0.02653 \times S_A$	0.172	4.349	0.049
	$W_5 = 0.350 + 0.01624 \times S_A$	0.037	0.811	0.378
	$W_6 = 0.446 + 0.06224 \times S_A$	0.200	5.234	0.033
	$W_7 = 0.554 + 0.07696 \times S_A$	0.220	5.929	0.024
	$W_8 = 0.709 + 0.07483 \times S_A$	0.198	5.170	0.034

注: W_4 , 第 4 周藻类干重; W_5 , 第 5 周藻类干重; W_6 , 第 6 周藻类干重; W_7 , 第 7 周藻类干重; W_8 , 第 8 周藻类干重; S_A , 藻类物种丰富度
Note: W_4 , Algal dry mass in the 4th week; W_5 , Algal dry mass in the 5th week; W_6 , Algal dry mass in the 6th week; W_7 , Algal dry mass in the 7th week; W_8 , Algal dry mass in the 8th week; S_A , Algal species richness

表 2 混作群落超产比例
Table 2 Proportion of overyielding in multi-species communities

		第 4 周 The 4th week	第 5 周 The 5th week	第 6 周 The 6th week	第 7 周 The 7th week	第 8 周 The 8th week
方案 1 Scenario 1	$S_A = 2$	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20
	$S_A = 3$	0.67	0.67	0.33	0.67	0.67
	$S_A = 4$	0.50	0.00	0.50	0.50	0.50
	$S_A = 5$	0.00	0.00	1.00	0.50	0.50
	$S_A = 10$	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
方案 2 Scenario 2	$S_A = 2$	0.40	0.20	0.80	0.80	1.00
	$S_A = 3$	1.00	0.33	0.67	0.33	0.67
	$S_A = 4$	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00
	$S_A = 5$	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00
	$S_A = 10$	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

注： S_A ,藻类物种丰富度 Algal species richness

表 3 各个物种出现与否对群落生产力的效应(多因素方差分析 ,表中数值是组间不存在显著差异的概率值)
Table 3 Effects of presence or absence of different species on community productivity (MANOVA ,the data in the table are the probability that difference between groups is non-significant)

方案 1 Scenario 1					
	第 4 周 The 4th week	第 5 周 The 5th week	第 6 周 The 6th week	第 7 周 The 7th week	第 8 周 The 8th week
莱茵衣藻 <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	0.369	0.318	0.820	0.539	0.579
<i>C. sajabo</i>	0.419	0.961	0.806	0.877	0.972
蛋白核小球藻 <i>Chlorella pyrenoidosa</i>	0.007	0.001	0.003	0.025	0.099
普通小球藻 <i>C. vulgaris</i>	0.228	0.037	0.204	0.039	0.080
镰形纤维藻 <i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0.897	0.791	0.672	0.463	0.485
羊角月牙藻 <i>Selenastrum capricornutum</i>	0.130	0.084	0.268	0.202	0.198
项圈新月藻 <i>Closterium moniliformum</i>	0.318	0.594	0.951	0.586	0.745
杜氏藻 <i>Dunaliella salina</i>	0.879	0.322	0.609	0.638	0.646
桥弯藻 <i>Cymbella</i> sp.	0.420	0.945	0.709	0.431	0.289
纤细裸藻 <i>Euglena gracilis</i>	0.066	0.104	0.150	0.045	0.077

方案 2 Scenario 2					
	第 4 周 The 4th week	第 5 周 The 5th week	第 6 周 The 6th week	第 7 周 The 7th week	第 8 周 The 8th week
莱茵衣藻 <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	0.557	0.487	0.911	0.976	0.833
<i>C. sajabo</i>	0.942	0.187	0.547	0.677	0.873
蛋白核小球藻 <i>Chlorella pyrenoidosa</i>	0.057	0.001	0.011	0.051	0.149
普通小球藻 <i>C. vulgaris</i>	0.088	0.086	0.181	0.309	0.410
镰形纤维藻 <i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0.360	0.678	0.848	0.839	0.858
羊角月牙藻 <i>Selenastrum capricornutum</i>	0.477	0.067	0.305	0.568	0.758
项圈新月藻 <i>Closterium moniliformum</i>	0.340	0.270	0.272	0.651	0.892
杜氏藻 <i>Dunaliella salina</i>	0.646	0.149	0.941	0.861	0.999
桥弯藻 <i>Cymbella</i> sp.	0.202	0.216	0.393	0.570	0.605
纤细裸藻 <i>Euglena gracilis</i>	0.416	0.908	0.974	0.734	0.661

2.3 微宇宙系统的分解率与生产者物种丰富度

图 3 表示了不同生产者物种丰富度的微宇宙系统分解率。具有不同的藻类物种丰富度的微宇宙系统之间 ,分解率不存在显著差异(单因素方差分析 , 方案 1 : $F = 0.121$, $p = 0.986$;方案 2 : $F = 1.093$, $p = 0.400$) ,即生产者物种丰富度对系统分解率没有显

著影响。

3 讨论

实验发现群落生产力随物种数增加而升高 ,但是细致分析生产力随物种丰富度上升的增长模式会发现 :物种数超过 4 之后 ,生产力不再明显增加

图2 群落生产力的变异大小(藻类干重标准差)与物种丰富度的关系
Fig.2 Relationship between variation in community productivity (Standard deviation of algal dry mass) and species richness
A. 方案1 Scenario 1 ; B. 方案2 Scenario 2

(图1)。(Pearson 相关检验:物种数大于4时生产力与物种数没有显著相关)也就是说,达到一定水平后,物种丰富度继续上升可能不再使得生产力增加。普遍认为,物种数低于5时,生产力随物种多样性升高而增加(Hughes & Petchey, 2001)。但是物种数高于5时,生产力与物种多样性之间会呈现什么模式呢? Tilman *et al.* (1997)的理论研究显示:随物种多样性升高群落生产力呈饱和型上升。Schwartz *et al.* (2000)针对物种多样性与生态系统功能(生产力、稳定性等)关系收集的20个实验证据中,有19个(95%)显示多样性对系统功能有正效应,其中3个显示系统功能随多样性升高呈线性上升,10个呈饱和型升高,有6个介于线性与饱和型之间。如果饱和形式是一种普遍形式,那么在多高水平之上物种多样性的进一步增加不再导致生产力增

长? Tilman *et al.* (1996, 2001)对陆地草本植物群落的研究得出:物种数为16时,群落生产力仍然随物种多样性升高而上升。而从 Hector *et al.* (1999)文章中提供的数据可以发现,在欧洲草地实验的 Sheffield UK 样地,物种数超过8后,生产力不再上升,反而下降。看来目前这方面的实验证据还远远不够。

图3 微宇宙系统分解率与藻类物种丰富度
Fig.3 Relationship between decomposition rate of microcosms and algal species richness

实验发现,随时间推移,物种多样性对生产力的正效应逐步增强,这同 Tilman *et al.* (2001)的结果是一致的。这种变化的原因是什么呢? 这需要考虑物种多样性的作用机制,我们的实验结果支持了 Loreau *et al.* (2001)关于生态位互补与抽样效应可能共同起作用的观点。实验结果还显示:生态位互补和抽样效应随时间变化的动态趋势是相反的:生态位互补效应增强,抽样效应减弱。也就是说,多样性正效应的增强很有可能是生态位互补效应增强引起的。但是,我们对两种效应随时间变化的动态趋势仅是定性地推测,如果能够将互补效应与抽样效应的作用定量化,可以确切地描述两种机制相对重要性随时间推移的变化,以及这种变化对多样性效应的影响。我们注意到, Loreau & Hector (2001)借鉴进化遗传学中分离加性效应的 Price 方程,提出了一个分离互补效应和抽样效应的方法。这种方法既可以将多样性效应的强度定量化,又可以将生态位互补与抽样效应的作用分离且定量,值得在今后的实验工作中推广(Sala, 2001)。然而遗憾的是,我们的实验未能测量混作群落中各物种分别的产量,

因而无法在此运用该方法定量分离生态位互补和抽样效应的相对重要性。

如前言中所述 ,Naeem & Li(1997)和 McGrady-Steed *et al.*(1997)所作的含有多个营养级的微宇宙实验都得出物种多样性对系统可靠度存在正效应的结果 ,这种结果可能是同一多样性水平的不同系统间存在物种重叠造成的(Wardle , 1998)。我们的实验只控制生产者一个营养级 ,避免同一多样性水平的群落之间存在物种重叠 ,未发现多样性对可靠度有正效应。现在看来 ,已有的证据还不能令人信服地说明多样性对系统可靠度存在正效应。

致谢 北京师范大学生命科学院周云龙教授在藻类培养方面给予诸多指导 ,在此诚表谢意 !

参考文献

华汝成, 1986. 单细胞藻类的培养与利用. 北京: 农业出版社, 399 ~ 422

黄建辉, 白永飞, 韩兴国, 2001. 物种多样性与生态系统功能: 影响机制及有关假说. 生物多样性, **9**: 1 ~ 7

张全国, 张大勇, 2002. 生物多样性与生态系统功能: 进展与争论. 生物多样性, **10**: 49 ~ 60

Bertness M D and G H Leonard, 1997. The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. *Ecology*, **78**: 1976 ~ 1989

Diaz S and M Cabido, 2001. Vive difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 646 ~ 655

Fridley J D, 2001. The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why? *Oikos*, **93**: 514 ~ 526

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

Hector A, B Schmid, C Beierkuhnlein, M C Caldeira, M Diemer, P G Dimitrakopoulos, J A Finn, H Freitas, P S Giller, J Good, R Harris, P Högborg, K Huss-Danell, J Joshi, A Jumpponen, C Körner, P W Leadley, M Loreau, A Minns, C P H 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, F I Woodward, S Yachi and J H Lawton, 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, **286**: 1123 ~ 1127

Hughes J B and O L Petchey, 2001. Merging perspectives on biodiversity and ecosystem functioning. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 222 ~ 223

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

Kaiser J, 2000. Rift over biodiversity divides ecologists. *Science*, **289**: 1282 ~ 1283

Lawton J H, 1994. What do species do in ecosystem? *Oikos*, **71**: 367 ~ 374

Lawton J H, 2000. The theory and practice of the science of biodiversity: a personal assessment. In: Kato M (ed.), *The Biology of Biodiversity*. Springer, Berlin, 107 ~ 131

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

Loreau M, S Naeem, P Inchausti, J Bengtsson, J P Grime, A Hector, D U Hooper, M A Huston, D Raffaelli, B Schmid, D Tilman and D A Wardle, 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, **294**: 804 ~ 808

McGrady-Steed J, P M Harris and P Morin, 1997. Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature*, **390**: 162 ~ 165

McGrady-Steed J and P Morin, 2000. Biodiversity, density compensation, and the dynamic of population and functional groups. *Ecology*, **81**: 361 ~ 373

Naeem S and S Li, 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, **390**: 507 ~ 509

Naeem S, D R Hahn and G Schuurman, 2000. Producer-decomposer co-dependency influences biodiversity effects. *Nature*, **403**: 762 ~ 764

Sala O E, 2001. Price put on biodiversity. *Nature*, **412**: 34 ~ 36

Schwartz M W, C A Brigham, J D Hoeksema, K G Lyons, M H Mills and P J Mantgem, 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implication for conservation ecology. *Oecologia*, **122**: 297 ~ 305

Tilman D, C L Lehman and C E Bristow, 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **94**: 1857 ~ 1861

Tilman D, P Reich, J Knops, D Wedin, T Mielke and C Lehman, 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, **294**: 843 ~ 845

Tilman D, D Wedin and J Knops, 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, **379**: 718 ~ 720

Wardle D A, 1998. A more reliable design for biodiversity study? *Nature*, **394**: 30