物种多样性与植物群落的维持机制*

叶万辉

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 物种多样性的形成与维持是生物多样性研究中的核心问题之一,形成了许多假说。剖析了群落物种多样性维持具有增加、减少和稳定共存三方面内容,着重阐明物种稳定共存的内因是物种的生物学与生态学特性差异,外因是生境具有小尺度的差异;群落生境异质性是其物种多样性维持的基础,并影响着群落的组织过程。群落的斑块镶嵌结构源于林隙形成的生境异质性,导致了物种多样性;群落斑块镶嵌结构是群落的基本属性,使群落的结构和功能得以长期维持等论点。最后,还以鼎湖山季风常绿阔叶林为例,对群落斑块镶嵌结构的形成及其对物种多样性维持和群落生产力构成与维持等方面的意义予以说明。

关键词 物种多样性,生境异质性,群落组织,斑块镶嵌,生产力,维持机制

The maintenance mechanism of plant community and its species diversity/YE Wan_Hui

Abstract The origins and maintenance of species diversity is a core of biodiversity. Numerous hypotheses address this topic. The maintenance of species diversity in community is divided into increasing process(speciation, invasion and colonization), decreasing process(extinction) and species coexistence. The internal cause of species coexistence is the different biological and ecological property of species, external cause is the habitation heterogeneity of community. The habitation heterogeneity of community is the basis of species diversity and drives the community organization process. Patches mosaic structure of community is due to gap formation and lead species diversity. Patches mosaic is the basic property of community which makes the structure and function of ecosystem prolonged maintaining. The patches mosaic pattern and its role in maintenance of species diversity and productivity for the Monsoon evergreen broadleaved forest in Dinghushan Biosphere Reserve have been discussed.

Key words species diversity, habitats heterogeneity, community organization, patches mosaic pattern, productivity, maintenance mechanism

Author's address South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

1 植物群落物种多样性及其维持机制

物种多样性是生物多样性在物种水平上的表现形式,包括两方面含义,一是指一定区域内物种的总和,主要从分类学、系统学和生物地理学角度对一个区域内物种的状况进行研究,也可称为区域物种多样性;二是指生态学方面物种分布的均匀程度,常常是从群落组织水平上进行研究,有时称为生态多样性和群落多样性(贺金生,马克平,1997)。

本世纪早期,物种多样性被看成是历史现象,是时间进程中物种累积的反映,不属于生态学科研究范畴(Schluter & Ricklefs, 1993)。60年代以后,随着种群生物学的兴起而使之发生改变,多样性逐步被理解为物种之间生态关系的表现。目前,许多生态学家都已接受一个更为均衡的观念,即认为多样性格局是由生态学和进化过程、历史事件和地理环境共同导致的。

*中国科学院生物科学与技术研究特别支持费课题(STZ97-1-05)
本文为第三届生物多样性保护与持续利用大会报告之一(1998年12月,昆明)
作者 e-mail 地址:why@scib.ac.cn

任何群落的物种多样性都是矛盾双方的平衡统一。一方面局部的非生物过程、种间关系和一些偶然事件趋向降低多样性;另一方面来自其它群落的迁移等趋向于增加多样性。尽管对其机制还不完全清楚,但大量的证据已经说明局部力量与过程严重地影响着共存物种数量。一些研究已经发现物种多样性随着养分的丰富、捕食者的迁移与引进和气候变化等而改变。这些试验的最通常结果是局部灭绝,导致多样性的减少。但可以理解的是这些干扰在导致不适应环境改变的物种消失的同时,也为其它适应物种的扩散与侵入创造了新的生态机会。

群落物种多样性的维持包括增加、共存和减少 3 个部分,其中增加方面包括物种形成、入侵和定居;减少方面主要指局部灭绝。在不考虑区域过程的时候,群落物种多样性的维持主要源自同一生境下的多物种共存。1959 年 Hutchinson 提出一个重要的生态学概念问题:大量的物种如何在同一生境内持续生存?这个想法导致了大量的理论与实验研究,提出了许多不同的解释(Tilman & Pacala, 1993)。最近 Reynolds 等将这些假说划分为 3 类:时空资源分配(resource partitioning)论、竞争等值(competitive equivalence)与竞争排斥(competitive exclusion)论和竞争排斥过程时空干扰论(Reynolds et al., 1997)。

我们认为群落物种多样性的维持具有内外两方面原因,其内因是物种生物学和生态学特性的差异;外因是群落生境具有小尺度的差异,即具有生境异质性。内因通过生境资源利用的分化与互补,使多物种在同一生境下的共存成为可能;外因则为多物种的共存提供了条件。对于具体植物群落来讲,由于大的气候条件的相对一致,使群落生境的分化主要体现在光照和土壤条件等方面。在森林群落中,光照不仅是物种组成垂直格局形成的主要因素,也是其水平格局形成的主要原因。

如果物种对物理因子的反应,或对 2 到多种限制资源的竞争能力具有协调互补(trade-offs)的话,那么在物理因子或资源上的空间异质性就可以通过不同地点具有不同物种的方式,容许多物种的共存(Tilman & Pacala, 1993; Whittaker & Levin, 1997)。Tilman 提出的多样性空间竞争假说对此进行了理论证明(Tilman, 1994),Reynolds 等通过对一年生草地土壤异质性和植物竞争的研究,证明了物种对小立地(microsite)竞争能力的差异,是该草地物种能够共存的重要机制(Reynold et al., 1997)。

2 群落组织过程与物种多样性维持

群落组织的过程与机制是生物多样性起源、维持与丧失研究中的关键问题之一,对于理解多样性的形成与丧失过程,并探索维持生物多样性的有效措施具有重要的意义(Diversitas, 1996)。群落组织过程是指群落内物种组成格局的发育过程,强调群落内部结构的形成,因此,群落组织结构与群落结构并不完全相同。群落组织结构一方面强调群落结构的形成过程,另一方面强调群落结构的内部差异。

Wilson 与 van der Maarel 两个研究组在 *Journal of Vegetation Science* 同时发表了 3 篇文章,对一块草地的群落结构进行讨论(Wilson et al., 1995a; Wilson et al., 1995b; van der Maarel et al., 1995)。这次讨论看起来是对一块草地群落结构分析与研究方法的辩论,实质上是两种学术思想的辩驳。由于辩论双方分析和解决问题的角度与尺度不同,不仅使其观点无法达到共识,而且也没有失败者。van der Maarel 等通过对这块草地的调查,总结的是整个群落的特征;而 Wilson 等人则强调的是群落内部的结构问题,即群落结构的小尺度差异与分化。因此,虽然都是进行群落结构研究,但分析问题的尺度不同。对群落整体结构的分析强调样方的同质性;而进行群落内部结构的分析时,则强调样方间的时空差异(异质性)。

由于生境异质性的存在,不可避免地导致群落内物种组成结构的小尺度差异。自然界的生物分布既不是均匀的,也不是随机的,而是聚集成斑块、形成梯度或其它形式的空间结构(Legendre & Fortin ,1989 ; Legendre ,1993)。物种个体都生存在空间的某个点上,由于占居和死亡等因素的影响,不可避免地使生境中物种组成存在着点与点之间的差异,从而使所有的物种个体都生存在具有空间可细分结构的生境之中。生境空间细分结构是控制群落物种动态和生物多样性的基本因子(Tilman ,1994)。

3 群落斑块结构及其意义

经典生态学范式(paradigm)的平衡理论将群落处理成封闭的、完整的、确定的和同质的。近 20 年的生态学研究表明,自然界并非处于均衡状态,使经典的平衡范式往往难以解决实际的生态学现象(Wu Jian_Guo & Loucks ,1995 ; 邬建国,1996)。事实上每个生态系统在空间、时间和组织尺度上都表现出异质性、变异性和斑块化(Levin ,1992),并且这些属性是种群动态和群落组织结构形成的基础,也是群落维持多物种共存的条件(Timan & Pacala ,1993)。

人们早就认识到植物群落异质性和斑块镶嵌的特点,1947 年英国生态学家 Watt 就指出生态系统是由许多具有不同特征的斑块组成的镶嵌体,系统的结构与功能反映了这些斑块的综合特征(邬建国,1996)。目前,植物群落的空间异质性和时间变动性已成为共识,特别是从 80 年代以来,等级系统理论(hierarchy theory)在生态学的多个领域广为应用,为理解生态学系统结构、功能和动态的复杂性提供了一个新的理论框架,并促进了新方法、新观点的产生和发展。生态系统可以看作是具有若干组织层次(或水平)的等级系统(邬建国,1996)。

植物群落斑块结构的形成与维持是植物群落及其物种多样性持续发展的基础,其驱动力源于外界的干扰。对于自然森林生态系统来讲,其斑块结构形成与维持的主要原因是风倒等形成的林隙(gap)。林隙的形成与恢复,导致了新的异质性生境和各个处于不同发育阶段的群落斑块形成。近几十年的林隙研究工作,已经对林隙更新和森林动态发生与发展的理论与过程做出了很好的解释(Boman & Likens ,1979 ; Whitmore ,1989 ; Glenn_lewin et al. ,1992)。

认识到生态系统的等级层次结构特点,对于理解生态系统的结构与功能具有十分重要的意义。根据等级斑块动态理论的兼容(incorporaton)机制和复合稳定性(metastability)(Levin ,1992),要了解生态系统的自然格局与过程,必须首先注重尺度问题。由于高等级层次的生态学过程往往是大尺度、低频率、慢速度的,而低等级层次的过程则常表现为小尺度、高频率、快速度的,这样自然植物群落在相对较小的时间尺度上常表现为总体稳定,而局部变化的特点。因此,要了解群落现时的组织过程与格局形成机制,必须通过对局部尺度、低等级层次的群落斑块过程进行研究,进而总结出群落水平的总体特征。

在生态系统功能的研究方面也是如此,生态系统的总体功能过程取决于各个群落斑块的过程,特别是当各个群落斑块相对异质或处于不同发育阶段时,更要注重从局部尺度的斑块研究入手对总体特征进行整合,而不是将局部过程进行简单叠加。

4 群落的斑块组合格局及其基本特点

森林由于林冠上层树木的死亡,形成林隙,导致群落的斑块结构(Boman & Likens ,1979 ; Whitmore ,1989)。从群落的形成和维持上看,干扰所形成的林隙导致了森林循环或森林生长循环,是植物群落形成与维持的驱动力,使植物群落成为不同发育阶段斑块的镶嵌体。这些阶段包括林隙阶段(gap phase)、恢复阶段(building phase)和成熟阶段(mature phase)(Whitmore ,

1989)。这样即使一个郁闭度很高、乔木层发育良好的森林群落,虽然它没有明显的林隙,但仍然是由不同发育阶段(如恢复阶段和成熟阶段)的斑块组成的镶嵌体。

植物群落的组织结构分析不仅强调组成物种与个体的空间组合与分布状态,而且通过对其时空动态与过程的分析,进一步了解群落形成的历史与发展趋势。在鼎湖山季风常绿阔叶林 1 号永久样地(1 hm²)的群落组织结构上,dbh≥50 cm 的个体是最优势和最古老的个体群,它们的聚生片断是群落中最古老和最成熟的部分,对群落生境的维持,群落组织结构的形成具有重要的作用。但是这些优势个体的聚生片断在群落中的分布很不均匀,导致了群落的斑块组合特征(图 1)。

图 1 鼎湖山季风常绿阔叶林群落斑块结构示意图
Fig. 1 The sketch map of patch mosaic pattern of the Monsoon evergreen broadleaved forest in Dinghushan Biosphere reserve
锥栗 *Castanopsis chinensis*, 荷木 *Schima superba*, 橄榄 *Canarium album*, 黄杞 *Engelhardtia roxburghiana*, 肖蒲桃 *Acmena acuminatissima*

果按优势个

体树冠对样地的覆盖程度,可将样地划分为优势个体覆盖区和无优势个体覆盖区 2 个类型,并且优势个体覆盖区(包括部分覆盖区)与非优势个体覆盖区明显地将整个样地划分成为 4 个斑块(群落斑块 X 图 1)。其中斑块 1 和斑块 3 为优势个体覆盖区,属于群落的古老、成熟部分,分处样地左下区和右上区;斑块 2 和斑块 4 为非优势个体覆盖区,属于恢复阶段的林隙斑块,分处样地左上区和右下区。不同发育状态群落斑块的相间分布,使整个样地表现出明显的群落斑块镶嵌组合特征。各斑块的基本情况见表 1。

由表 1 可知,群落成熟阶段斑块面积较大,物种数量较多,平均胸径较大,但个体密度较小。表明不同发育阶段的群落斑块之间,在分布面积、物种与个体的数量、个体平均胸径等指标上均有较大的差别。而在覆盖度指数和平均树高上,群落成熟阶段斑块与恢复阶段斑块之间区别不明显。在覆盖度指数上,斑块 3 和斑块 4 的明显高于斑块 1 和斑块 2,可能与生境因子的差异有关,具体原因尚待研究。除斑块 4 的平均树高明显大于其它斑块外,其它斑块之间没有明显差别。斑块 2 树木个体较小(平均胸径和树高都最小),而个体密度最大,表明该区在发育上处于恢复阶段初期,斑块 4 的树木个体大于斑块 2,表明该斑块处于恢复阶段后期。

由此可见,即使是郁闭的森林群落也表现出明显的斑块组合结构,在其组织结构上一般由成熟阶段和不同发育状态的恢复阶段斑块组合构成。不同发育时期群落斑块的共存,说明了群落林隙发生具有时间的间隔和阶段性。

表 1 鼎湖山季风常绿阔叶林 1 号永久样地及其斑块的基本特征
Table 1 The characteristics of the permanent plot and each patch of the Monsoon evergreen broadleaved forest in Dinghushan Biosphere Reserve

特征指标 Characteristics	样地 Plot	斑块 1 Patch 1	斑块 2 Patch 2	斑块 3 Patch 3	斑块 4 Patch 4
面积 Area (hm ²)	1	0.37	0.11	0.36	0.16
样方数量 No. of quadrat	100	37	11	36	16
样方序号 Order of quadrat	1 ~ 100	1 ~ 16 21 ~ 33 , 41 42 45 ~ 50	17 ~ 20 , 34 ~ 40	51 ~ 60 66 68 ~ 80 89 ~ 100	43 44 61 ~ 65 , 67 81 ~ 88
物种数量 No. of species	39	22	14	26	17
个体数量 No. of individuals	467	158	62	158	89
密度(株/hm ²) Hectare density	467	427	564	439	556
覆盖度指数 Coverage index	1.42	1.27	1.27	1.51	1.64
平均胸径(cm) Average dbh	21.64	22.07	19.17	22.48	21.09
平均树高(m) Average height	14.09	13.87	12.95	13.92	15.59

5 群落斑块的物种组成与群落物种多样性

在物种组成上 ,整个样地(dbh≥10 cm 以上)共有 39 种 ,而各个斑块分别为 14 ~ 26 种 ,仅为样地总体的 1/3 ~ 2/3。在此 39 个物种中 4 个斑块共有的仅 5 种(白颜树、荷木、厚壳桂、黄果厚壳桂和肖蒲桃) ;各个斑块特有的 16 种 ,其中斑块 1 有 4 种、斑块 2 有 3 种、斑块 3 有 6 种、斑块 4 有 3 种 ;其余 18 种为 2 或 3 个斑块共有 ,各斑块共有种数及其物种组成的相似性详见表 2。

表 2 鼎湖山季风常绿阔叶林各群落斑块共有物种数量及其相似性系数
Table 2 Number of the same species and similar coefficient between the patches of the Monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghushan Biosphere Reserve

群落斑块 Patch	1	2	3	4
1		8	16	11
2	44.44		10	6
3	64.00	47.62		11
4	56.42	38.71	48.89	

注 :各斑块共有种数列于表格右上角 ,相似性系数列于左下角。相似性系数由 $S_i = (\text{两斑块共有物种数量} \times 2) / (\text{甲斑块物种数} + \text{乙斑块物种数})$ 计算 ,两斑块共有物种数量包括 4 个斑块共有的 5 个物种。

由表 2 可知 ,同处成熟阶段的斑块 1 与斑块 3 的物种组成相似性最高(64%) ,如果去除各斑块内的单个体物种 ,则其相似性系数可达 80% ,表现出其物种组成的相对一致性。斑块 4 与斑块 1 和斑块 3 的相似性均高于斑块 2 ,表现出随恢复过程的进展 ,恢复阶段的群落斑块在物种组成上向成熟阶段趋同。但同处恢复阶段的斑块 2 和斑块 4 的物种组成差异十分明显(相似性系数不足 40%) ,即使去除单个体物种 ,其相似性系数也不足 45% ,表明群落斑块恢复过程不同阶段的物种组成有较大变化。

此外 ,各个斑块的优势种组成差异也比较明显。各斑块优势种重要值之和达 70% 以上的 6 个优势种中 ,除黄果厚壳桂、荷木、肖蒲桃、白颜树 4 树种为各斑块共同的优势种外 ,每个斑块都有 2 个特有的优势种。表现出尽管各斑块的群落外貌相似 ,属于同一群落类型。但在其优势种组成上 ,仍存在着既相似又相异的关系 ,使整个植物群落成为群落斑块个性与共性的统一体。

这个结果充分表明群落斑块在物种组成上的差异较大 ,任何一个斑块都无法代表整个样地的物种组成特点。这种组成结构的差异既说明了群落斑块的组合结构是群落物种多样性维持的基础 ,也意味着各个斑块的生态功能将有所不同。

6 群落斑块结构与生产力格局

通过对该群落及其斑块生物量和生产力比较(表 3)可知 ,群落斑块生物量(t/hm^2)大小顺序为斑块 1 > 斑块 3 > 斑块 4 > 斑块 2 ,与斑块发育规律一致。群落斑块生产力也不相同 ,其顺序与生物量顺序一致 ,但规律不同。群落发育最早的斑块(斑块 1)具有较高生产力 ,表明群落主体生长状态良好。群落发育最年轻的斑块(斑块 2)生产力低 ,可能与其个体较小 ,立木死亡损失量较大有关。但较成熟的斑块 4 生产力低于同等发育状态的斑块 1 ,可能与其立木死亡损失量较大有关。

表 3 鼎湖山季风常绿阔叶林群落各斑块生物量(t/hm^2)与生产力($t/hm^2 \cdot y$)比较
Table 3 Comparison of Biomass and Productivity among patches of the Monsoon evergreen broadleaved forest in Dinghushan Biosphere Reserve

斑块 Patch	92 年生物量 Biomass of 1992	94 年生物量 Biomass of 1994	死木生物量 Biomass of dead trees	年生产力 Productivity
1	370.835	384.151	2.538	6.658
2	159.522	164.150	5.187	2.314
3	304.514	315.903	5.082	5.695
4	180.044	190.741	1.824	5.348
平均 Average	293.188	304.436	3.631	5.624

在群落生产力水平与垂直格局分析的综合分析上(表 4) ,群落生产力以乔木上层和中层最高 ,占群落的 96% 以上 ,表明群落建群种的生长状态良好。除群落斑块 2 的乔木上层生产力明显低于乔木中层 ,斑块 1 的乔木上层与乔木中层相当外 ,其它斑块的乔木上层生产力均明显高于乔木中层。乔木下层的生产力较为复杂 ,由于立木死亡的影响 ,尽管斑块 1 和斑块 4 的生产力为正增长 ,但其它斑块 ,特别是斑块 3 生物量呈较大的负增长 ,导致群落总体都呈负增长的态势。除斑块 2 林下层生产力较高外 ,其它斑块林下层的生产力均较低 ,而斑块 4 还呈负增长 ,使群落总体的林下层生产力较低 ,仅占群落的 4% 左右。

表 4 鼎湖山季风常绿阔叶林群落生产力($t/hm^2 \cdot y$)格局
Table 4 Productivity pattern of the Monsoon evergreen broadleaved forest in Dinghushan Biosphere reserve

斑块 Patch	1	2	3	4	平均 Average
乔木上层 Upper layer of tree	3.000	0.407	4.076	2.994	3.101
乔木中层 Middle layer of tree	2.947	1.671	2.092	1.807	2.316
乔木下层 Lower layer of tree	0.537	-0.226	-0.856	0.562	-0.044
林下层 Understory	0.175	0.462	0.382	-0.015	0.251
总计 Total	6.658	2.314	5.695	5.348	5.624

在群落及其各斑块生产力种群格局上(表 5) ,除群落斑块 3 外 ,其它斑块均有绝对优势种 ,其生产力的贡献率在 30% ~ 60% 之间。其中以斑块 1 的锥栗最为明显(达 60% 以上) ,斑

块 2 的绝对优势种为荷木与黄果厚壳桂(均在 40% 左右) ,斑块 4 为荷木(占 30% 以上)。

表 5 鼎湖山季风常绿阔叶林群落及其斑块生产力(t/hm² · y)种群格局
Table 5 Productivity distribution among species of the plot and its patches

物种 Species	斑块 1 Patch 1	斑块 2 Patch 2	斑块 3 Patch 3	斑块 4 Patch 4	平均 Average
锥栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	4. 012 * 60. 26%	0. 254 * 10. 98%	1. 036 * 18. 19%	0	1. 886
荷木 <i>Schima superba</i>	0. 575 * 8. 64%	1. 032 * 44. 60%	0. 672 * 11. 80%	1. 730 * 32. 35%	0. 845
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	0. 623 * 9. 36%	0. 853 * 39. 86%	0. 574 * 10. 08%	0. 636 * 11. 89%	0. 633
云南银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	0. 475 * 7. 13%	0. 399 * 17. 24%	0. 732 * 12. 85%	0. 139	0. 505
白颜树 <i>Gironniera subaequalis</i>	0. 285	0. 359 * 15. 51%	0. 578 * 10. 15%	0. 452 * 8. 45%	0. 425
肖蒲桃 <i>Acmena acuminatissima</i>	0. 174	0. 206 * 8. 90%	0. 545 * 9. 57%	0. 576 * 10. 77%	0. 375
黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	0. 454 * 6. 82%	0. 043	0. 560 * 9. 83%	0	0. 374
橄榄 <i>Canarium album</i>	0. 024	0. 009	0. 978 * 17. 17%	0. 002	0. 362
厚壳桂 <i>Cryptophylla chinensie</i>	0. 006	0. 401 * 17. 33%	0. 446 7. 83%	0. 894 * 16. 72%	0. 350
臀形果 <i>Pygeum topengii</i>	0. 152	0	0. 201	0. 529 * 9. 89%	0. 213
其它 Others	- 0. 121	- 1. 241	- 0. 628	0. 391	- 0. 345
总计 Total	6. 658	2. 314	5. 695	5. 348	5. 624
优势种 Dominant species %	92. 21	137. 09	107. 47	90. 07	

Note : * 表示生产力构成的优势种。* is the dominant species.

与群落的总体情况相比 ,斑块的优势种更加明显 ,斑块 1、斑块 2 和斑块 4 仅 5 ~ 6 个优势种就可维持 90% 以上的斑块生产力。除斑块 4 外 ,其它斑块的 非优势种生产力之和均处于负值状态 ,特别是斑块 2 和斑块 3 负值较大 ,使其优势种对斑块生产力的贡献率超过 100% 。斑块 3 虽然绝对优势种不明显 ,但优势种较大的前 9 个物种的生产力就达到斑块的 107% ;斑块 2 优势较大的 7 个物种的贡献率甚至超过 130% 。

参 考 文 献

贺金生 ,马克平 ,1997. 物种多样性. 见 :保护生物学(蒋志刚等主编). 杭州 :浙江科学技术出版社. 20 ~ 33
邬建国 ,1996. 生态学范式变迁综论. 生态学报 ,16(5) :449 ~ 460
Boman F H , Likens G E ,1979. Pattern and Process in a Forested Ecosystem. Springer_Verlag
DIVERSITAS ,1996. DIVERSITAS : An International Programme of Biodiversity Science. Operational Plan. DIVER-
SITAS , PARIS
Glenn_lewin D C et al.(eds.) ,1992. Plant Succession :Theory and Prediction. London :Chapman & Hall
Legendre P ,Fortin M J ,1989. Spatial pattern and ecological analysis. Vegetatio ,80 :107 ~ 138
Legendre P ,1993. Spatial autocorrelation :trouble or new paradigm ?Ecology ,74(6) :1659 ~ 1673
Levin S A ,1992. The problem of pattern and scale in ecology. Ecology ,73(6) :1943 ~ 1967
Reynolds H L et al ,1997. Soil heterogeneity and plant competition in an annula grassland. Ecology ,78(7) :2076 ~
2090
Schluter D ,Ricklefs R E ,1993. Species diversity : an introduction to the problem. In :Ricklefs R E , Schluter D
(eds.) , Species Diversity in Ecological Communities ,The University of Chicago Press. 1 ~ 10

Tilman D , Pacala S , 1993. The Maintenance of species richness in plant communities. In : Ricklefs R E , Schluter D (eds.) , *Species Diversity in Ecological Communities* , Chicago :The University of Chicago Press ,13 ~ 25

Tilman D ,1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* **75**(1) 2 ~ 16

van der Maarel D , Noss E V , Palmer M W , 1995. Variation in species richness on small grassland quadrates : niche structure or small_scale plant mobility ? *J. Veg. Sci.* , **6** :741 ~ 752

Whittaker R H , Levin S A , 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology* ,**12** :117 ~ 139

Wilson J B , Sykes M T , Peet R K , 1995a. Time and space in the community structure of a species-rich grassland. *J. Veg. Sci.* , **6** :729 ~ 740

Wilson J B , Peet R K , Sykes M T , 1995b. What constitutes evidence of community structure ? A reply to van der Maarel , Noest & Palmer. *J. Veg. Sci.* , **6** :753 ~ 758

Wu Jian_Guo , Loucks O L , 1995. From balance of nature to hierarchical patch dynamics : A paradigm shift in ecology. *Q. Rev. Biol.* , **70** :439 ~ 446

Whitmore T C , 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* ,**70**(3) 536 ~ 538

《生物多样性》1999 年度优秀论文奖

为促进我国生物多样性科学研究的发展 ,经《生物多样性》期刊编辑委员会讨论 ,评选出《生物多样性》期刊 1999 年度优秀论文奖 ,公布如下 :

- 张大勇 ,姜新华. 遗传多样性与濒危植物保护生物学研究进展. **1999** ,**7**(1)31 ~ 37
- 余玉群 ,史军 ,刘楚光 ,罗宁 ,顾正勤 ,初红军. 新疆盘羊(*Ovis ammon*)的地理分布特征. **1999** ,**7**(4) 270 ~ 276
- 张萍 ,郭辉军 ,刀志灵 ,龙碧云. 高黎贡山土壤微生物的数量和多样性. **1999** ,**7**(4) 297 ~ 302

本刊将对以上作者颁发荣誉证书、赠送 2000 年全年刊物并给予一定的物质奖励。今后本刊将每年通过编委会投票评选出当年度的优秀论文。

据科学引文数据库 1998 年统计 ,《生物多样性》的影响因子跃居国内生物类科技期刊的第 4 名(见封底) ,这个成绩的取得离不开各位作者对我刊的支持。在此向支持和关心本刊的作者和审者表示衷心的感谢 ,欢迎大家为《生物多样性》赐稿。

《生物多样性》编辑部