生物多样性与生态系统功能:最新的进展与动向

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:生物多样性与生态系统功能的关系及其内在机制是当前生态学领域的重大科学问题。2002年以来人们不再过多地纠缠于“抽样-互补之争”,对这一世纪课题的认识又有了新的进展。(1)人们开始运用已有的知识揭示更大时间和空间尺度上的物种多样性-生态系统功能关系。多样性作用机制可能存在着动态变化——“抽样向互补转型”。群落建立初期,抽样效应是主要的多样性作用机制,随时间推移,生态位互补成为主要机制。理论研究则预测:局域尺度上生态系统功能与物种多样性呈现单峰曲线关系,在区域尺度上为单调上升关系。(2)非生物因素与多样性-生产力的交互关系吸引了许多实验研究。人们发现,物种多样性-生产力关系可能会受到资源供给率和环境扰动的修正,环境因素可能是多样性-生产力关系的幕后操纵者。(3)人们开始重视营养级相互作用对于多样性-生态系统功能关系的影响,生态位互补和抽样假说开始被扩展运用到消费者营养级上。(4)人们开始认真思考物种共存机制在多样性-生态系统功能关系的形成中所扮演的角色。理论模型研究表明,不同的物种共存机制会导致不同的多样性-生产力关系。

关键词:物种多样性,生产力,稳定性,抽样效应,生态位互补,物种共存

中图分类号:Q14 文献标识码:A 文章编号:1005-0094(2003)05-0351-13

Biodiversity and ecosystem functioning : recent advances and trends

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 aroused considerable interest and controversy in recent ecological literature. From an explosion of recent experimental and theoretical research addressing this question , several key advances have emerged. (1) Long-term and large-scale perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning have been highlighted. A hypothetical transition from sampling to complementarity has been proposed based on the results of the largest and longest running experiments , the Cedar Creek Diversity Experiments. Their hypothesis suggests that the positive effect of diversity on ecosystem processes in experimental studies initially arises as a result of sampling. But a transition from sampling to complementarity occurs after a time lag. It can be predicted that niche complementarity is the long-term mechanism underlying the diversity-ecosystem functioning relationship , causing an over-yielding effect. (2) Some experimental studies were conducted to explore the interaction between abiotic factors and the biodiversity-ecosystem functioning relationship. The results indicate that resource availability and environmental disturbance may dominate and alter the relationship between species diversity and ecosystem productivity. It is suggested that the positive effects of biodiversity on ecosystem functioning in natural systems are likely masked by variation in environmental factors among habitats. (3) Several papers highlight the role of trophic interactions in the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. The general mechanisms explaining plant diversity effects on primary productivity , i. e. sampling and complementarity effects , have been extended to include consumer-prey interactions. This leads to the prediction that a more diverse consumer assemblage should

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:2003-07-23;接受日期:2003-08-28

作者简介:张全国,男,1978年出生,博士研究生,研究方向为进化生态学。

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

have stronger impacts on aggregate prey abundance than a depauperate one. (4) Theoretical studies highlight mechanisms of species coexistence as the key to understanding the relationship between diversity and ecosystem functioning. The varied diversity-productivity relationships from models with different species coexistence mechanisms imply that no general diversity-productivity pattern exists, and that the nature of the biodiversity-ecosystem functioning relationship depends on species coexistence mechanisms.

Key words : species diversity , productivity , stability , sampling effect , niche complementarity , species coexistence

近年来,随着全球物种灭绝速度的加快,物种丧失可能带来的生态学后果备受人们关注。生物多样性与生态系统功能的关系成为当前生态学领域内的一个重大科学问题。尽管对物种多样性-生态系统功能关系的研究可以追溯到达尔文时代(Hector & Hooper, 2002),但是直到近十年人们才综合观察、理论与实验手段来研究这一重大课题。多数实验结果(Naeem *et al.*, 1994; Tilman & Downing, 1994; Tilman *et al.*, 1996; Hector *et al.*, 1999; Kennedy *et al.*, 2002)表明,多样性导致更高的群落生产力、更高的系统稳定性和更高的抗入侵能力。然而对这些实验结果的解释,生态学家却产生了巨大的分歧(Grime, 1997; Huston, 1997; Huston *et al.*, 2000; Wardle *et al.*, 2000; Wardle, 2001),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。生态位互补(niche complementarity)是指不同物种在资源利用上存在差异(Tilman *et al.*, 1997b),或者物种之间存在正的相互关系(Bertness & Leonard, 1997),这预示着物种多样性会导致生态系统功能的优化。抽样效应(sampling effect)是指物种丰富的群落有更大的可能性包含高产物种(Aarssen, 1997; Huston, 1997),而这些高产物种往往成为生态系统功能的主要贡献者。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)。这场“抽样-互补之争”直到2000年底巴黎“Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives”研讨会(Hughes & Petchey, 2001)才开始缓和,这时更多的生态学家开始认同这两种机制不是相互排斥的,而是共同起作用(Loreau *et al.*, 2001; Loreau *et al.*, 2002)。至于如何分离和鉴别这两种机制的相对重要性,人们以往更多的是依赖于“超产”概念(超产指混合群落生产力高于其所含任何物种的单产; Harper, 1977)。超产现象的出现意味着互补机制

必然在发挥作用(Loreau, 1998b; Tilman, 1999; Hector *et al.*, 2002)。Loreau & Hector(2001)借鉴进化遗传学中分离加性效应的Price方程,提出了一个定量分离抽样效应和互补效应的方法。

2002年以来,人们更加细致地探讨物种多样性对系统生产力和稳定性的影响及其作用机制。人们开始运用已有的知识揭示更大时间、空间尺度上的物种多样性-生态系统功能关系;而非生物因素(如资源、环境扰动等)与多样性-生产力的交互关系则吸引了许多生态学家开展实验研究;营养级相互关系对多样性效应的影响也开始受到重视。同时,人们开始认真地思考物种共存机制对物种多样性-生态系统功能关系的决定作用。本文主要介绍这几个方面自2002年以来的最新进展,希望对国内开展相关研究有所帮助。此前该领域的主要研究工作及相关争论可以参见Loreau *et al.*(2002)以及黄建辉等(2001)、张全国 & 张大勇(2002a),本文不再赘述。

1 长期尺度上的物种多样性-生态系统功能关系

1.1 物种多样性的长期作用机制:“抽样”向“互补”转型?

大多数实验工作发现:随物种多样性上升,群落生产力呈升高趋势。很多生态学家(Aarssen, 1997; Grime, 1997; Huston, 1997; Huston *et al.*, 2000; Wardle *et al.*, 2000)认为抽样效应是这种模式形成的主要原因:混合群落的生产力主要来自高产物种的贡献,而标志着互补效应的超产行为却很少出现。然而,持续时间最长的草地多样性实验(Cedar Creek)却说明抽样效应可能仅仅是一个序幕角色。Tilman *et al.*(2001)综合该项实验多年的数据发现:生产力随多样性上升而升高;多样性的这种正效应逐年增强;并且混合群落发生超产的比例以及超产的强度逐年提高,这表明生态位互补的作

用随时间推移而强化。也就是说,尽管互补和抽样这两种机制共同发挥作用,但是随时间推移,二者的相对重要性发生着不同的变化:互补效应增强,而抽样效应减弱。受这一实验结果的启发,Pacala & Tilman (2002) 提出“抽样向互补转型”的假说:群落建立初期,多样性作用机制主要是抽样效应,但是生态位互补的作用会随时间推移而加强,并逐步成为主要的多样性作用机制。

从种群增长动态的一般理论出发,Pacala & Tilman (2002) 给出一个机理性的解释。群落建立初期,植物密度低,种间资源竞争强度低,种群增长可以近似地实现其潜在增长速率(即内禀增长率)。各个物种的内禀增长率存在的差异是群落初期动态的决定因素。内禀增长率高的物种迅速成为群落的优势种,对群落生产力起到决定作用。因而短期实验观察到的多样性-生产力正相关主要是因抽样效应产生。这些优势种较快地到达饱和和生长状态,即资源吸收和资源供给平衡。而最终产量恒定法则告诉我们,这些优势物种进入饱和和生长期后在单作和混合群落中会有相同的产量(Harper, 1977),所以在实验早期混合群落一般会比所含最高产物种的单作群落更高产,很少发生超产现象——这也正是Huston 等人(Aarssen, 1997; Grime, 1997; Huston, 1997; Huston *et al.*, 2000; Wardle *et al.*, 2000) 坚持认为抽样效应起决定性作用的主要依据(大多数实验报道的都是短期实验结果)。但是随着时间推移,植物个体密度增加,种间资源利用性竞争逐渐成为群落动态的决定性因素。此时物种丰富的群落会因物种间在资源利用上的差异或者种间正相互关系而受益,因而生态位互补将逐渐成为主要的多样性作用机制。可以预测,随时间推移,会有更多的混合群落表现出超产行为。

一些实验为这一假说提供了较为保守的支持。张全国和张大勇(2002b)通过水生微宇宙实验研究发现:物种多样性对群落生产力有正效应,这种正效应随时间推移而加强;高产物种对群落生产力的影响随时间推移而减弱,表明抽样效应减弱,但是群落发生超产的比例很低,这种比例随时间没有规律性的变化。Mulder *et al.* (2002) 通过物种多样性、豆科植物与生态系统氮素动态关系的研究发现:物种丰富的群落有更高的生物量和植物氮素含量,这种关系的出现,在实验最初两年主要由豆科植物(豆

科植物具有固氮行为,会使得共生的其他植物受益,而导致整个群落生产力的提高)的存在决定,也就是说,抽样效应起主要作用,而豆科植物的这种影响在后两年明显减弱,即抽样效应的作用变弱。但是实验并没有关注群落超产现象随时间的动态趋势,因而无法确定互补机制是否确实随时间推移而增强。这些结果为“抽样向互补转型”提供了一定的支持,同时也说明了进行长期实验研究的必要性——短期实验发现的结果可能只是一个开端。

Pacala & Tilman (2002) 认为“抽样向互补转型”假说解决了持续数年的“抽样-互补之争”:抽样效应能够解释大多数实验结果,那是因为这些实验都是短期实验,而物种多样性对系统功能的长期作用机制是生态位互补。这一假说的主要前提就是:生态系统中的物种通过资源利用上的分化实现共存。这一前提在自然生态系统中的普遍程度决定了该假说是否普适。这一假说预测:随时间推移,混合群落的超产行为越来越普遍,这意味着混合群落会越来越高产。这一预测映射到自然生态系统中,则预示演替系列的顶级群落生产力最高。人们普遍认为演替顶级群落的生产力往往最大(孙儒泳, 2001),然而Wardle *et al.* (1997) 的调查恰恰提供了一个反例:瑞典北部湖泊中50个不同面积的岛屿中,较大岛屿受雷电引起的火灾更频繁,群落停留在演替早期状态,而较小岛屿可以顺利地演替到物种丰富的顶极群落,但是这些顶极群落的优势物种产生的枯枝落叶降低了土壤中分解者的活动能力,延缓了生态系统的物质循环过程。因此物种丰富的顶级群落的物质循环等生态过程反而缓慢。

1.2 生态系统长期稳定性:多样性是否提供了“保险效应”?

在良性和稳定环境下对生态系统生产力等功能表现为“多余”的物种,当外界环境变化时,在维持系统整体性(integrity)上可能会扮演重要的角色。或者说,物种间存在对环境条件响应的异步性(asynchrony of species responses),也就是“时间生态位分化”。基于这样一种前提,保险假说(insurance hypothesis)(Walker, 1995; Naeem, 1998)认为在多变环境中,物种间生态位差异可以使不同物种“风险分摊”(spreading of risk),因而物种丰富的系统面临环境波动时会表现出“缓冲效应”。Yachi & Loreau(1999)在一般条件下说明了物种多样性的保险

效应:多样性增加既可降低生产力在时间维度上的变异(即缓冲效应,buffering effect),又可提高生产力的总体水平(即生产力提高效应,performance-enhancing effect)。

一些理论研究(Doak *et al.*, 1998; Tilman *et al.*, 1998; Tilman, 1999; Yachi & Loreau, 1999; Lehman & Tilman, 2000)支持保险假说,但是相关的实验验证工作非常少。McNaughton (1977)对具有不同物种多样性的自然群落进行了施肥和禁牧实验,发现在营养波动或捕食扰动环境中物种丰富的群落表现更稳定。Tilman 等人(Tilman & Downing, 1994; Tilman, 1996)的草地实验表明,多样性高的群落有着更高的抗旱能力和时间稳定性。但是 Tilman 等人的工作是基于分析施肥实验的数据,也就是说,实验中不同群落物种丰富度的差异是施肥强度的不同导致的。营养供给的差异可能会导致植物抗旱能力产生差异,施肥效应和物种丰富度的效应交织在一起,其“多样性增进群落稳定性”的结论是值得质疑的(Givnish, 1994)。最近 Pfisterer & Schmid (2002)报道了多样性导致系统抗干扰能力受损的一项草地实验工作。而 Petchey *et al.* (2002)的微宇宙实验则表明,波动环境中物种多样性与生态系统随时间的变异性(temporal change)没有显著相关。

Pfisterer & Schmid (2002)的工作是在欧洲草地实验(Hector *et al.*, 1999)的瑞士样地上开展的。在草地群落建立4年后,将有着不同物种组成处理的各个地块再细分为若干小区,部分小区实施人为的干旱扰动处理,另一部分留作对照。以收获植物地上生物量作为群落生产力指标。实验发现:无论有无干旱扰动,多样性对生产力都有正效应,这种正效应在没有扰动的群落中更强烈,表现在统计分析中,生产力对物种数的线性回归斜率在没有扰动的情况下更高,物种丰富的群落在扰动中地上生物量的降低值大于物种数量少的群落。依据这样的结果,作者认为多样性高的群落在扰动中生产力下降得更多,稳定性更低。作者给出一个可能的机理性解释:多样性导致生产力的上升是种间生态位互补的结果,而这种互补机制经不住干旱扰动的考验;物种丰富的群落在扰动前受益于互补,因而在扰动中受损更严重。Naeem (2002b)在对该项研究的评论中甚至认为,这个结果表明多样性对生态系统生

产力的贡献可能会受到它对系统稳定性的负作用的抵消,或者说,物种多样性对系统生产力和稳定性的贡献存在权衡关系。

上述的实验结果如果可靠,无疑会有助于人们认识物种多样性动态、生态系统功能以及环境波动的交互作用(Cameron, 2002; Naeem, 2002b)。但是,有一些问题使得上述结论值得怀疑。首先,群落抵抗性的度量方法不当。实验的主要结果是:无论有无扰动,多样性对生产力都有正效应,扰动中物种丰富的群落生产力下降值更高。作者以群落遭受扰动前后的地上生物量差值直接作为群落抵抗性的度量,差值越大,则抵抗性越低(即变异性更高)。生物量变化的绝对值(而非相对值)被用于度量群落的变异性,这显然是不合理的,因为群落的原始生物量没有考虑在内。假设A群落生物量从1000 g降至500 g,而B群落从500 g降至100 g。显然A的生物量下降绝对值更大,但变化更剧烈的,也就是更不稳定的群落是B。而使用Pfisterer & Schmid的标准会得到另一种结论,即A的稳定性更差。我们注意到,Tilman & Downing (1994)曾使用群落生物量变化的相对比率,即 dB/Bdt (其中B表示生物量)来度量群落的抗旱性。事实上,Pfisterer & Schmid (2002)在文章中提到,扰动中生物量与扰动前生物量的比值随多样性上升没有显著下降,这暗示着该实验中群落生产力经受扰动时的变异性可能不受多样性影响。

另外,Pfisterer & Schmid用植物地上生物量来度量群落生产力。这种作法很普遍,但是在这项研究中却并不合理。地上生物量是总生物量的一部分,它所占的比例不是一成不变的,因为在不同环境中植物会有不同的资源分配对策。在干旱环境中,水分成为限制性因素,根系竞争会增强(Wilson & Tilman, 1993; Aerts, 1999),植物分配在根系生长的资源所占比例上升(Tilman, 1988)。所以在经受干旱扰动时,地上生物量占总生物量的比例下降,这种下降趋势在物种丰富的群落中更明显,是因为这些群落有更强烈的种间根系竞争。所以,对于不同物种多样性的群落,地上生物量占总生物量的比例不同。从地上生物量变化得出的结果无法反映总生物量的变化。在这项研究中,物种丰富的群落在遭受干旱扰动时,地上生物量占总生物量比例可能会低于物种少的群落,前者生产力的降低值被高估了。

关于物种多样性与生态系统长期稳定性的关系,已有的实验证据非常少,而且这些实验研究往往存在这样或那样的问题,尚且不能令人信服地说明多样性与系统的长期稳定性之间存在什么样的模式。

2 不同空间尺度上的物种多样性-生态系统功能关系

对于一个生态学问题,人们可以在不同的尺度上进行描述和探讨,而不同尺度上的模式也不尽相同。尺度的选取往往决定了我们研究工作的细致程度,以及如何解释观察到的模式(Levin, 1992; 张大勇 2000)。已有的关于物种多样性-生态系统功能关系的研究大多是在均匀的小空间尺度上开展的,这些实验研究(Tilman *et al.*, 1996; Hooper & Vitousek, 1997; Tilman *et al.*, 1997a)大都表明生态系统功能随物种多样性增加而呈现出饱和型上升趋势(Schwartz *et al.*, 2000; Downing, 2001)。人们还不知道这些研究结果能否以及如何扩展到大尺度上(Loreau *et al.*, 2001)。

在理论研究中,人们最初也是针对局域(local)尺度而忽视区域(regional)过程。Tilman *et al.* (1997b)、Loreau (1998a)和Tilman (1999)的模型研究都是考虑局域生境中不同物种在资源利用上的分化,从而预测生态位互补效应导致多样化的生态系统功能更优化;由于物种数的增加会导致物种间存在资源利用上的重叠,因而在局域尺度上生态系统功能随物种多样性升高表现为减速增函数。而最近Loreau & Mouquet (1999)和Mouquet *et al.* (2002)的理论研究则考虑了区域尺度上的物种迁移过程,认为当物种迁入作为局域物种多样性的维持力量时,有些物种的存在完全依赖于外界的输入,它们的缺失一般不会对系统功能产生重大影响,甚至可以改善系统某些功能,因为它们的存在可能挤占了其他“表现优良”的物种的生长空间。

Bond & Chase (2002)综合了这两方面的模型研究,并在理论上预测:局域尺度上生态系统功能与物种多样性呈现单峰曲线关系,区域尺度上则为单调上升关系(图1)。考虑一个区域景观中有多个局域斑块的情形,每个局域斑块内有几种不同的功能生态位(或者说,每个斑块内可以容纳几种不同的功能群物种占据不同的功能地位)。假定同一功能群的物种间发生竞争排斥,竞争的强者即资源利用

效率最高的物种;也就是说,在没有物种迁入时,斑块内每个功能群只有一个物种。考虑区域内不同斑块之间存在差异,在某一类型的斑块中的竞争强者在其他斑块中却可能处于竞争劣势,区域内存在的任何物种不可能在每个斑块都是竞争弱者,否则它在该区域是不会存在的。当局域斑块中物种数量比较少的时候,因不同物种的功能地位不同,它们之间的互补性使得生态系统功能随多样性上升而优化(图1A,曲线上升部分),直至物种数多到斑块内的功能生态位被占满。此时,斑块生境物种多样性的进一步增加只可能来自外界物种的持续性迁入。斑块间的物种迁移过程使得竞争强者和竞争弱者能够不稳定地共存于一个斑块中,竞争弱者虽然资源利用效率不高,但是挤占了竞争强者的生长空间。此

图1 局域尺度(A)和区域尺度(B)上的物种多样性-生态系统功能关系 (Bond & Chase, 2002)
Fig. 1 Species diversity and ecosystem functioning at local (A) and regional (B) spatial scale (Bond & Chase, 2002)

时,生态系统功能随多样性的进一步升高而削弱(图 1A 曲线下降部分)。

在区域尺度上,不同的斑块类型有不同的优势种,这些物种稳定共存并且表现为互补关系,这种斑块之间的互补可以看作是区域尺度上的“生态位互补”。所以在区域尺度上,随物种多样性升高,生态系统功能呈现单调上升(图 1B)。

Bond & Chase (2002) 的理论预测表明,在更大的空间尺度上,物种多样性的功能意义可能更重要。即使高的物种多样性对于维持小尺度上的生态过程未必重要,但是对于维持景观水平或更大尺度上的生物地化过程来讲,保证尽量多的物种免于灭绝是非常必要的。这同时也要求应该有更多的研究工作来评价不同空间尺度上的物种多样性-生态系统功能关系。

3 非生物因素与多样性-生产力关系

物种多样性导致生产力升高的实验结果引起人们极大的关注,很大程度上是因为这些结果与自然界中观察到的现象是相左的:自然界中高产的生态系统往往物种多样性很低(Grime, 2001)。在实验中,物种多样性是人为控制的、独立的变量;而在自然生态系统中,物种多样性以及各个物种的分布与多度和生产力一样也受到非生物因素(比如资源)的影响,是非独立的变量,因而非生物因素可能是多样性-生产力关系的幕后操纵者。深入研究生物多样性动态、生态系统过程以及非生物因素的交互作用已经成为当前该领域面临的主要挑战(Loreau *et al.*, 2001)。

Reich *et al.* (2001) 在草地多样性实验中控制 CO_2 浓度和氮肥的施肥强度,比较了不同多样性水平的群落对 CO_2 升高以及 N 营养富集的反应。他们发现, CO_2 升高以及 N 营养富集在物种丰富的群落中显著地导致了生物量增加,而在多样性低的群落中却没有显著影响。也就是说, CO_2 升高和 N 营养富集可以使群落生产力提高,但是提高的程度受到群落物种多样性的影响:物种丰富的群落在资源供给增加时受益更显著。

Reich *et al.* (2001) 的出发点是研究资源供给对生产力的效应如何受到物种多样性的影响。与之不同的一个思路是考察物种多样性对生产力的效应如何受到资源供给率等因素的影响。这两个不同的

思路其实是对同一个问题在不同角度的探讨。Fridley (2002) 发现不同的资源供给率会导致不同的多样性-生产力关系。这项研究是在具有不同施肥强度的样地上平行开展草地多样性受控实验。结果显示:土壤肥力、物种多样性以及物种组成都对生产力有显著影响;多样性对生产力的正效应,在施肥少的样地上较为微弱,而在肥力高的样地中却很显著;抽样效应是主要的多样性作用机制;混合群落没有超产现象。Fridley 认为,如果抽样效应是主要的多样性作用机制,那么物种属性和环境条件对多样性-生产力关系模式有决定权。Fridley (2003) 最近的报道则表明,光照和土壤肥力会同时影响植物多样性与生产力的关系:在光照充足的环境中,土壤肥力的增加导致混合群落各物种相对产量之和(relative yield total, 生态位互补效应的一种度量方法)(Hector, 1998)增加;而在光照不足的环境中土壤肥力的增加并没有这种效应。

对于不同环境条件下多样性-生态系统功能关系的探讨,欧洲草地实验(Hector *et al.*, 1999)是最早的一个大型实验。带着 Fridley (2002) 的观点来回顾这一工作,会发现这样一个有趣的现象:Hector *et al.* (1999) 声称在不同的实验地点有近乎一致的模式——生产力随物种数减少呈对数型下降。事实上,从 Hector *et al.* (1999) 文章中给出的数据可知,该实验的 8 个样地中有 7 个符合这一模式,而希腊样地例外,即多样性对生产力没有显著影响;同时,也正是希腊样地的生产力最低。因而无法排除这样一种可能:希腊样地与其他样地群落生产力的差异缘于资源供给上的差异。资源供给的差异同时也导致了多样性-生产力关系的不同。并且,在欧洲草地实验中,抽样效应很可能是更主要的多样性作用机制(Huston *et al.*, 2000)。这与 Fridley (2002) 的观点是一致的。

需要指出, Fridley (2002) 与 Hector *et al.* (1999) 的研究都是短期实验。如果“抽样向互补转型”(Pacala & Tilman, 2002) 是一个普遍现象,那么随时间推移,生态位互补有着越来越重要的作用,对于多样性-生产力关系,资源供给率的决定与修正作用会有怎样的改变?如果生态位互补成为主要的多样性作用机制,我们甚至可以预测,在贫瘠环境中多样性对生产力的作用更显著——这与 Fridley (2002) 目前的结论相反。因为肥力高的环境中资

源供应的空间异质性下降 (Tilman, 1982; Abrams, 1995),使得生态位互补机制丧失发挥作用的空間,因而在贫瘠的环境中混作群落更容易出现超产现象,生产力对多样性的依赖性更强。

另外,环境扰动如何影响物种多样性-生态系统功能关系也受到人们的注意。Pfisterer & Schmid (2002)的研究发现,在干旱扰动中多样性对生产力的正效应削弱。他们认为多样性导致生产力的上升是种间生态位互补的结果;而这种互补机制经不住干旱扰动的考验,物种丰富的群落在扰动前受益于互补,因而在扰动中受损更严重。Cardinale & Palmer (2002)以水生滤食动物石蚕建立的水生群落实验研究发现,在没有外界扰动时,滤食动物物种多样性对水体有机颗粒循环过程没有显著影响;而人为施加扰动提高石蚕死亡率时,物种数多的群落有机颗粒循环过程更快。这是因为在没有扰动时,代谢速率很低的一种石蚕具有竞争优势,在物种多的群落中这个物种成为优势种,从而减缓了系统的营养循环过程。

4 考虑营养级相互关系

尽管第一个以及少数几个受控实验是多营养级的研究 (Naeem *et al.*, 1994; McGrady-Steed *et al.*, 1997),但是更多的实验研究还是集中在生产者一个营养级上,研究植物物种多样性或功能群多样性与生态系统初级生产力的关系 (Tilman *et al.*, 1996; Hooper & Vitousek, 1997; Tilman *et al.*, 1997a; Hector *et al.*, 1999)。因为植物属性直接对生态系统的生产力和物质循环等功能产生决定性的影响 (Chapin *et al.*, 1997; Grime, 1998),生产者物种多样性与生态系统初级生产力的关系也就当然地成为该领域研究的默认首选 (Loreau *et al.*, 2001)。但是在自然生态系统中消费者的作用是不容忽视的,物种间营养相互关系 (trophic interaction) 直接影响着生态系统的物质循环、能量流动等过程的运转 (Pimm, 1982)。传统的生态系统生态学很重视下行效应 (top-down effect),尤其是在水生生态系统的研究中,下行效应甚至被认为是生态系统结构与功能的决定性机制 (Brett & Goldman, 1997; Chase, 2000)。但是,传统生态系统生态学对于多样性的功能性作用没有给予足够的重视。事实上,物种多样性对生态系统功能的作用必然受到营养相互关系

的影响,甚至通过营养相互关系来实现 (Naeem, 2002a)。可喜的是,人们正在综合两方面的工作来弥补这一知识断层。

Mulder *et al.* (1999)在草地实验中通过控制昆虫数量,发现在捕食压力较小的草地群落中,群落生物量与植物物种多样性之间的正相关更显著。或者说,物种多样性的正效应更强。Paine (2002)收集了在美国 Tatoosh 岛低潮带进行 7 年之久的实验数据发现,在消费者营养级缺失的样地中有着更高的海藻物种多样性和生产力;有 1 到 2 种高产藻类在没有捕食者控制的情况下对初级生产力贡献极大;而物种多样性对生产力没有显著影响。Willms *et al.* (2002)分析了在加拿大北部草原上进行的一项 70 年之久的禁牧实验数据,得到如下结果:草地在隔绝食草动物干扰的情况下,生产力稍有提高,这一差异是由最高产物种多度的增加造成的;而高产物种盖度的增加同时也造成物种多样性的下降。这几项研究都说明,消费者的存在或缺失与物种多样性-生态系统初级生产力关系之间存在着关联。

考虑营养级相互关系使得问题更加复杂,那么我们怎样运用已有的知识来解决这一复杂问题? Holt & Loreau (2002)认为,从植物物种多样性与生态系统初级生产力关系研究中发现的互补和抽样机制可以扩展运用到消费者营养级上,可以预测:多样化的消费者对生产者的捕食压力会更大。Duffy (2002)总结了已有的多样性-生态系统功能关系研究以及营养级关系研究,并运用 Holt & Loreau 的这种扩展思想,提出如下预测:物种多样性的丧失在早期主要表现为动物的灭绝(因为高营养级物种数目少、多度低、生活史周期长,灭绝风险更大),因而下行效应的减弱将是生态系统物种多样性丧失的一种前期效应。高营养级上,物种间的功能可替代性更低(或者说,同一功能群内物种数更少);在消费者存在时,生产者高的物种多样性会导致更高的初级生产力及其稳定性(对捕食干扰的抵抗性更强),从而减弱下行效应的强度;更多样化的消费者对生产者的捕食压力更大,这种捕食压力随时间的变动性更低,即稳定性更高。

5 物种共存机制是认识物种多样性-生态系统功能关系的关键所在

传统的群落生态学认为物种多样性的维持可以

是不同机制决定的,那么群落内共存物种的属性以及群落的物种组配都会取决于实际的物种共存机制,因而物种多样性与生态系统功能的关系必然受到物种共存机制的影响。资源利用性竞争被认为是种间关系的主要方面,传统的物种共存理论更多强调资源瓜分,或者是说有差别的资源利用 (Schoener, 1974)。从资源瓜分这种机制出发, Tilman 等人 (Tilman *et al.*, 1997b; Loreau, 1998a; Tilman, 1999; Pacala & Tilman, 2002) 关于物种多样性导致生态系统生产力优化的理论预测几乎是必然的。但是如果考虑到物种的共存可能基于其他机制,那么结果会迥然不同。比如,当种间干扰性竞争是群落多样性的维持力量时,不难有这样的预测:种数增多并不意味着群落生产力增加,因为种间的负相互作用不会导致资源利用更加充分。

最近的理论研究表明,资源瓜分之外的物种共存机制,如演替生态位 (successional niche) 分化 (Kinzig & Pacala, 2002), 营养级相互作用 (Holt & Loreau, 2002) 或者他感作用,会导致不同的多样性-系统功能关系 (Kinzig *et al.*, 2002)。

最近, Mouquet *et al.* (2002) 运用模型手段具体研究了两类共存机制对多样性-生产力关系的影响。考虑基于资源异质性分布和更新限制 (recruitment limitation, 即一个生物个体抢先占据一个空白斑块后,其他个体将无法占据同一斑块,直至这一个体死亡。更新限制是抽彩式竞争共存的前提) 这两类物种共存机制,并以区域物种库大小和生物的繁殖-竞争能力的权衡关系作为局域物种多样性的影响因素,模拟了生产力随物种多样性的变动模式。结果表明,多样性-生产力关系的具体模式依赖于物种共存机制以及生境物种多样性差异产生的原因:

(1) 当局域生境物种多样性的差异简单地由区域物种库的大小决定时,物种多样性与生产力存在正相关。这种关系的产生,是因为区域物种库越大,局域生境就越可能被更适应于该生境的物种占据,也就是说,物种属性与生境类型匹配得更好(以人力资源类比,社会培养更多类型的人才,对于一个企业而言,招聘到专业对口工人的可能性更大)。在均质生境中,多样性作用机制为抽样效应,而在异质性生境中,难以区分抽样和互补的作用。因为在异质性生境中,不同斑块上的优势种是不同的。就某

一个斑块而言,是抽样效应起作用;就整个生境而言,种间差异使得多样性更高的群落可以更有效地利用生境内不同的斑块,是互补效应起作用。事实上, Crawley *et al.* (1999) 关于群落物种多样性与抗入侵能力的研究已经表明,在异质性生境中,抽样和互补不再泾渭分明:在斑块尺度上,是抽样;在斑块集合或者说生境尺度上,是互补 (见 Chesson *et al.*, 2002)。

(2) 在异质性生境中,如果局域生境物种多样性的差异是缘于物种生育率和更新限制的不同,物种属性与斑块类型匹配得不好,物种数多的群落利用资源并不充分,这种多样性高的群落往往是处于演替初期阶段。那么在这种情形下,多样性与生产力甚至有负相关。

(3) 当生境物种多样性的差异由生境异质性决定时,物种数随生境异质性的增高而增加,但是生产力保持恒稳,或者下降。在该模型中,不允许多个生物有机体占据同一空间位置(存在更新限制),虽然生境异质性上升导致物种多样性上升,但是总的空间是有限的,此时多样性的上升并不伴随着生产力的升高。需要指出的是,以前 Tilman *et al.* (1997b) 和 Loreau (1998a) 的模型研究考虑生态位互补时允许不同物种占据同一空间位置,那么生境异质性将导致物种数和生产力同步上升,物种数与生产力表现为正相关。

另外, Fox (2003) 简单的 2 物种共存模型分析表明:物种通过资源瓜分实现物种共存时,混合群落的超产行为常见;由专性食草动物取食过程的调节实现物种共存时,超产极少发生;而泛化食草动物取食导致物种共存时,超产不可能发生。

Mouquet *et al.* (2002) 和 Fox (2003) 在具体的模型研究中说明了不同的物种共存机制会导致不同的多样性-生产力关系。针对资源瓜分之外的几种主要的物种共存机制 (Chesson, 2000; 张大勇, 2000), 我们还可以有以下推测: (1) 在环境波动导致物种共存 (Hutchinson, 1961; Chesson & Warner, 1981) 情形下,多样性对生产力有正效应。此时物种的共存有赖于物种对环境波动响应的异步性,也就是时间生态位的差异,这也正是“保险”假说 (insurance hypothesis) (Naeem, 1998; Yachi & Loreau, 1999) 的前提。而保险效应意味着多样性既可以降低生产力的波动,又可以提高生产力的总体水平。

(2)在逃命共存(fugitive coexistence, 竞争弱者是扩散与侵占的强者而实现共存)(Huston & DeAngelis, 1994; Tilman, 1994)情形下,就象中度干扰假说(群落水平上为空间而竞争的一类逃命共存机制)所指出的,中等频率的干扰将维持较高的物种多样性(Grubb, 1977; Connell, 1978; Huston, 1979; Tilman, 1982)。但是干扰的存在对生产力却是不利的,生产力随物种多样性上升会呈现单峰曲线模式。

(3)群落中性漂变理论(Hubbell, 1979; Hubbell & Foster, 1986)、“性比例选择”(Zhang & Jiang, 1995)、“性别进化冲突”(Zhang & Hanski, 1998)这几种共存机制都允许生态学完全相同的物种实现稳定共存。这几种情形下,系统存在“冗余物种”(Walker, 1992),生产力与物种多样性之间存在饱和形式的关系,多样性到达一定水平后,物种数的进一步增加对系统生产力没有影响(张大勇,姜新华, 1997)。

(4)当物种迁入(MacArthur & Wilson, 1967; Loreau & Mouquet, 1999; Hubbell, 2001)作为局域生境物种多样性的维持力量时,有些物种的存在完全依赖于外界的输入,这样的物种从系统缺失一般不会对系统功能产生重大影响,甚至可以会改善系统某些功能,因为它们的存在可能挤占了其他“表现优良”的物种的生长空间。

6 结语

已有的实验研究大多是在小尺度的均质生境中

开展的短期受控实验,而将这些结果扩展到长的时间尺度和大的空间尺度上是一个很大的挑战(Loreau *et al.*, 2001, 2002; Symstad *et al.*, 2003)。现在,生态学家一方面维持已有的实验系统并逐步发展为长期实验,同时运用理论研究来描述大尺度上的物种多样性-生态系统功能关系。今后,跨尺度的研究将是非常必要的。

近年来在物种多样性对局域尺度上生态系统生产力和稳定性影响的研究中,人们将物种多样性当作一个独立变量,考察其对生态系统功能的影响及其内在机制。然而必须清醒地认识到,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; Chesson, 2000; Mouquet *et al.*, 2002)。物种多样性受到非生物因素的控制,同时也影响着生态系统过程的运转(Abrams, 1995; Purvis & Hector, 2000),并进而对局域尺度上的非生物环境以及大尺度上的生物地化过程产生影响(Chapin *et al.*, 1997)。因而可以说局域生境的物种多样性与生态系统功能是处于一个大的“生态关系网”中的两个节点(图2),其他因素以及调节机制对它们之间的关系会有决定或修正功能。事实上,将非生物因素、物种多样性动态、生态系统功能之间的交互关系整合到一个统一框架中已经成为我们当前所面临的主要挑战(Loreau *et al.*, 2001)。可喜的是,人们在具体的研究中越来越多地考虑物种多样性与生态系统功能这两者之外的因素。实验手段

图2 物种多样性-生态系统功能关系所处的“生态关系网”背景
Fig. 2 The ecological context for the relationship between species diversity and ecosystem functioning

被用于研究资源供给和干扰格局对物种多样性 – 生态系统功能关系的影响,这是很好的开端。

物种共存机制尤其应该受到重视,因为局域生境内共存物种的属性以及群落组装过程都会取决于实际的物种共存机制;甚至可以将物种多样性对生态系统的影响当作物种共存机制的一个派生过程(图2)。已有的物种共存理论应该成为多样性 – 系统功能关系研究的知识基础。关于生物多样性 – 生态系统功能关系的研究正在推动群落生态学和生态系统生态学的融合(Loreau *et al.*, 2001; Tilman, 2001)。我们可以预测,以物种共存理论为基础的生物多样性 – 生态系统功能关系的研究将使群落生态学和生态系统生态学真正地融为一体。

参考文献

Aarssen L. W. 1997. High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species? *Oikos*, **80**: 183 – 184.

Abrams P. A. 1995. Monotonic or unimodal diversity productivity gradients: what does competition theory predict? *Ecology*, **76**: 2019 – 2027.

Aerts R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany*, **50**: 29 – 37.

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

Bond E. M. and Chase J. M. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning at local and regional spatial scales. *Ecology Letters*, **5**: 467 – 470.

Brett M. T. and Goldman C. R. 1997. Consumer versus resource control in freshwater pelagic food webs. *Science*, **275**: 384 – 386.

Cameron T. 2002. 2002: the year of the ‘diversity-ecosystem function’ debate. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**: 495 – 496.

Cardinale B. J. and Palmer M. A. 2002. Disturbance moderates biodiversity-ecosystem function relationship: experimental evidence from caddisflies in stream mesocosms. *Ecology*, **83**: 1915 – 1927.

Chapin F. S., Walker B. H., Hobbs R. J., Hooper D. U., Lawton J. H., Sala O. E. and Tilman D. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, **277**: 500 – 504.

Chase J. M. 2000. Are there real differences among aquatic and terrestrial food webs? *Trends in Ecology and Evolution*, **15**:

408 – 412.

Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**: 343 – 366.

Chesson P., Pacala S. and Neuhauser C. 2002. Environmental niches and ecosystem functioning. In: Kinzig A., Pacala S. and Tilman D. (eds.), *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton University Press, Princeton, 213 – 245.

Chesson P. and Warner R. W. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *American Naturalist*, **117**: 923 – 943.

Connell J. H. 1978. Diversity in tropical forests and coral reefs. *Science*, **199**: 1302 – 1310.

Crawley M. J., Brown S. L., Heard M. S. and Edwards G. R. 1999. Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecology Letters*, **2**: 140 – 148.

Doak D. F., Bigger D., Harding E. K., Marvier M. A., O’Malley R. E. and Thomson D. 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *American Naturalist*, **151**: 264 – 276.

Downing A. L. 2001. The role of biological diversity for the functioning and stability of pond ecosystem. Ph. D. Thesis, Department of Ecology and Evolution, University of Chicago, Chicago.

Duffy J. E. 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos*, **99**: 201 – 219.

Fox J. W. 2003. The long-term relationship between plant diversity and total plant biomass depends on the mechanism maintaining diversity. *Oikos*, **102**: 630 – 640.

Fridley J. D. 2002. Resource availability dominates and alters the relationship between species diversity and ecosystem productivity in experimental plant communities. *Oecologia*, **132**: 271 – 277.

Fridley J. D. 2003. Diversity effects on production in different light and fertility environments: an experiment with communities of annual plants. *Journal of Ecology*, **91**: 396 – 406.

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.

Grime J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**: 902 – 910.

Grime J. P. 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*. Wiley, New York.

Grubb P. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Bi-*

- ological Reviews*, **52**: 107 – 145.
- Harper J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Hector A. 1998. The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. *Oikos*, **82**: 597 – 599.
- Hector A., Bazelek-White E., Loreau M., Otway S. J. and Schmid B. 2002. Overyielding in grassland communities: testing the sampling effect hypothesis with replicated biodiversity experiments. *Ecology Letters*, **5**: 502 – 511.
- Hector A. and Hooper R. 2002. Darwin and the first ecological experiment. *Science*, **295**: 639 – 640.
- 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., Korner 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. S. D., Spehn E. M., Terry A. C., Troumbis A. Y., Woodward F. I., Yachi S. and Lawton J. H. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, **286**: 1123 – 1127.
- Holt R. D. and Loreau M. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: the role of trophic interactions and the importance of system openness. In: Kinzig A., Pacala S. and Tilman D. (eds.), *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton University Press, Princeton, 246 – 262.
- Hooper D. U. and Vitousek P. M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, **277**: 1302 – 1305.
- Huang J-H (黄建辉), Bai Y-F (白永飞) and Han X-G (韩兴国). 2001. Effect of species diversity on ecosystem functioning: mechanisms and hypotheses. *Biodiversity Science (生物多样性)*, **9**: 1 – 7. (in Chinese)
- Hubbell S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, **203**: 1299 – 1309.
- Hubbell S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hubbell S. P. and Foster B. L. 1986. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: Diamond J. and Case T. J. (eds.), *Community Ecology*. Harper & Row, New York, 314 – 329.
- Hughes J. B. and Petchey O. L. 2001. Merging perspectives on biodiversity and ecosystem functioning. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 222 – 223.
- Huston M. A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, **113**: 81 – 101.
- 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., Fridley J. D., Garnier E., Grime J. P., Hodgson J., Lauenroth W. K., Thompson K., Vandermeer J. H. and Wardle D. A. 2000. No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science*, **289**: 1255a.
- Huston M. A. and DeAngelis D. L. 1994. Competition and co-existence: the effects of resource transport and supply rates. *American Naturalist*, **144**: 954 – 977.
- Hutchinson G. E. 1961. The paradox of the plankton. *American Naturalist*, **95**: 137 – 145.
- Kaiser J. 2000. Rift over biodiversity divides ecologists. *Science*, **289**: 1282 – 1283.
- Kennedy T., Naeem S., Howe K. M., Knops J., Tilman D. and Reich P. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, **417**: 636 – 638.
- Kinzig A. and Pacala S. 2002. Successional biodiversity and ecosystem functioning. In: Kinzig A., Pacala S. and Tilman D. (eds.), *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton University Press, Princeton, 175 – 212.
- Kinzig A., Pacala S. and Tilman D. (eds.), 2002. *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton University Press, Princeton, 314 – 329.
- Lehman C. L. and Tilman D. 2000. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *American Naturalist*, **156**: 534 – 552.
- Levin S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**: 1943 – 1967.
- Loreau M. 1998a. Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **95**: 5632 – 5636.
- Loreau M. 1998b. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, **82**: 600 – 602.
- Loreau M. and Hector A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, **412**: 72 – 76.
- Loreau M. and Mouquet N. 1999. Immigration and the maintenance of local species diversity. *American Naturalist*, **154**: 427 – 440.
- Loreau M., Naeem S. and Inchausti P. 2002. *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press, Oxford.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J. P., Hector A., Hooper D. U., Huston M. A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D. and Wardle D. A. 2001.

Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, **294**: 804 – 808.

MacArthur R. H. and Wilson E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

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

McNaughton S. J. 1977. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *American Naturalist*, **111**: 515 – 525.

Mouquet N., Moore J. L. and Loreau M. 2002. Plant species richness and community productivity: why mechanism that promotes coexistence matters. *Ecology Letters*, **5**: 56 – 65.

Mulder C. P. H., Jumpponen A., Hogberg P. and Huss-Danell K. 2002. How plant diversity and legumes affect nitrogen dynamics in experimental grassland communities. *Oecologia*, **133**: 412 – 421.

Mulder C. P. H., Koricheva J., Huss-Danell K., Hogberg P. and Joshi J. 1999. Insects affect relationships between plant species richness and ecosystem processes. *Ecology Letters*, **2**: 237 – 246.

Naeem S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*, **12**: 39 – 45.

Naeem S. 2002a. Autotrophic-heterotrophic interactions and their impacts on biodiversity and ecosystem functioning. In: Kinzig A., Pacala S. and Tilman D. (eds.), *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton University Press, Princeton, 96 – 119.

Naeem S. 2002b. Biodiversity equals instability? *Nature*, **416**: 23 – 24.

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.

Pacala S. and Tilman D. 2002. The transition from sampling to complementarity. In: Kinzig A., Pacala S. and Tilman D. (eds.), *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton University Press, Princeton, 151 – 166.

Paine R. 2002. Trophic control of production in a rocky intertidal community. *Science*, **296**: 736 – 739.

Petchey O. L., Casey T., Jiang L., McPhearson P. T. and Price J. 2002. Species richness, environmental fluctuations, and temporal change in total community biomass. *Oikos*, **99**: 231 – 240.

Pfisterer A. B. and Schmid B. 2002. Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature*, **416**: 84 – 86.

Pimm S. L. 1982. *Food Web*. Chapman and Hall, London.

Purvis A. and Hector A. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature*, **405**: 212 – 219.

Reich P. B., Knops J., Tilman D., Craine J., Ellsworth D., Tjoelker M., Lee T., Wedin D., Naeem S., Bahaeddin D., Hendrey G., Jose S., Wrage K., Goth J. and Bengtson W. 2001. Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO₂ and nitrogen deposition. *Nature*, **410**: 809 – 812.

Schoener T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, **185**: 27 – 39.

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

Sun R-Y (孙儒泳). 2001. *Principles of Animal Ecology (动物生态学原理)*. Beijing Normal University Press. Beijing, 417. (in Chinese)

Symstad A. J., Chapin F. S. III, Wall D. H., Gross K., Huenneke L. F., Mittelbach G., Peters D. P. C. and Tilman D. 2003. Long-term and large-scale perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. *BioScience*, **53**: 89 – 98.

Tilman D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.

Tilman D. 1988. *Plant Strategies and Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton.

Tilman D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, **75**: 2 – 16.

Tilman D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, **77**: 350 – 363.

Tilman D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, **80**: 1455 – 1474.

Tilman D. 2001. An evolutionary approach to ecosystem functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **98**: 10979 – 10980.

Tilman D. and Downing J. A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, **367**: 363 – 365.

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. and Bristow C. E. 1998. Diversity-stability relationships statistical inevitability or ecological consequence. *American Naturalist*, **151**: 277 – 282.

Tilman D., Lehman C. L. and Thomson K. T. 1997b. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **94**: 1857 – 1861.

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

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

Walker B. H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, **6**: 18 – 23.

Walker B. H. 1995. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology*, **9**: 747 – 752.

Wardle D. A. 2001. Experimental demonstration that plant diversity reduces invasibility—evidence of a biological mechanism or a consequence of sampling effect? *Oikos*, **95**: 161 – 170.

Wardle D. A. , Huston M. A. , Grime J. P. , Berendse F. , Garnier E. , Lauenroth W. K. , Setälä H. and Wilson S. D. 2000. Biodiversity and ecosystem function: an issue in ecology. *Bulletin of Ecological Society of America*, **81**: 235 – 239.

Wardle D. A. , Zackrisson O. , Hornberg G. and Gallet C. 1997. The influence of island area on ecosystem properties. *Science*, **277**: 1296 – 1299.

Willms W. D. , Dohany J. F. , Adams B. W. and Douwes H. E. 2002. Response of the mixed prairie to protection from grazing. *Journal of Range Management*, **55**: 210 – 216.

Wilson S. D. and Tilman D. 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology*, **74**: 599 – 611.

Yachi S. and Loreau M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **96**: 1463 – 1468.

Zhang D-Y (张大勇) and Jiang X-H (姜新华). 1997. A hypothesis for origin and maintenance of within-community species diversity. *Biodiversity Science (生物多样性)*, **5**: 161 – 167. (in Chinese)

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 D. Y. and Hanski I. 1998. Sexual reproduction and stable coexistence of identical competitors. *Journal of Theoretical Biology*, **193**: 465 – 473.

Zhang D. Y. and Jiang X. H. 1995. Local mate competition promotes coexistence of similar competitors. *Journal of Theoretical Biology*, **177**: 167 – 170.

Zhang Q-G (张全国) and Zhang D-Y (张大勇). 2002a. Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances and controversies. *Biodiversity Science (生物多样性)*, **10**: 49 – 60. (in Chinese)

Zhang Q-G (张全国) and Zhang D-Y (张大勇). 2002b. Productivity, reliability and species diversity in aquatic microcosms. *Biodiversity Science (生物多样性)*, **10**: 135 – 142. (in Chinese)

(责任编辑 : 闫文杰)