

# 生物多样性与生态系统功能: 进展与争论

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已成为当前人类社会面临的一个重大科学问题。生物多样性的空前丧失促使人们开展了大量研究工作来描述物种多样性-生态系统功能关系, 并试图揭示多样性与系统功能关系的内在机制。本文将多样性对生态系统功能作用机制的有关假说分为统计学与生物学两大类: 前者是从统计学角度来解释观察到的多样性-系统功能模式, 包括抽样效应、统计均衡效应等; 而后者是基于多样性的生物学效应给出的, 包括生态位互补、种间正相互作用、保险效应等。本文较为详细地介绍了该领域内有代表性的实验工作, 包括“生态箱”实验、Cedar Creek 草地多样性实验、微宇宙实验、欧洲草地实验, 以及在实验结果解释上的激烈争论。

**关键词:** 生物多样性, 生态系统功能, 物种丰富度

中图分类号: Q14

文献标识码: A

文章编号: 1005-0094(2002)01-0049-12

## Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances and controversies

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 scientific issue today. Concerns over the unprecedented loss of biodiversity have motivated ecologists to conduct considerable research, describing the relationship between biodiversity and ecosystem function, and detecting the mechanisms by which diversity impacts ecosystem functioning. Statistical and biological hypotheses have been proposed to explain the observed relationship between biodiversity and ecosystem functioning. The former, including hypotheses related to sampling and statistical averaging effects, are inclined to view empirical results from a purely statistical perspective, while the latter are built on biological effects of biodiversity, including niche complementarity, positive interactions between species, and insurance effects. This paper presents a review of several representative experimental studies, including, Ecotron, Cedar Creek, microbial microcosm and BIODEPTH, and the associated debates about the interpretation of experimental observations.

**Key words:** biodiversity, ecosystem function, species richness

对生物多样性与生态系统功能关系的研究可以追溯到 2 个世纪以前。达尔文(1872)指出, 如果在 一块土地上仅播种一个草种, 同时在另一块相像的土地上播种若干不同属的草种, 那么在后一块土地上能够生长更多的植物, 收获更大重量的干草; 亦即有更高植物物种丰富度的群落会有更高的初级生产力。20 世纪 70 年代以前, 生态学家一直认为, 更高的物种多样性和营养关系复杂性会增加种群与系统

的稳定性(MacArthur, 1955; Elton, 1958)。然而 20 世纪 70 年代 May(1973)的理论研究表明, 简单生态系统比复杂系统更可能趋于稳定。此后, 生态学家对多样性-稳定性关系问题迅速失去了兴趣。

近年来, 随着全球性的物种灭绝速度的加快, 生态系统中物种的减少会对生态系统造成什么影响成为备受关注的一个问题, 生物多样性(物种多样性)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。针对物种多样性与生态系统功能的若干关键方面(例如:生产力、分解速率、稳定性、对入侵敏感性等)的观察、实验、理论研究已经广泛展开,并且得出了一些有意义的结果。但目前还没有哪个结论得到普遍的认可,在许多问题上还存在激烈的争论(Kaiser, 2000a; Loreau *et al.*, 2001)。

本文将近年来该领域的主要研究成果作一简要归纳,主要介绍目前尚存在争议的有关物种多样性作用机制的几种假说,以及在该领域开展的有代表性的实验工作。文中提到的“物种多样性”一般是指物种丰富度。人们最初是针对物种多样性与生态系统的某些具体功能展开研究,而后来人们总结这些研究成果时,往往把生态系统这些不同方面的功能笼统地视为“生态系统功能”。本文在介绍这些研究成果时,将说明它们具体是指哪个方面的功能。

### 1 物种多样性与生态系统功能之间的关系

对于物种多样性与生态系统功能之间关系的认识,有关的生态学家形成了两大阵营(Kaiser, 2000a)。一方认为生态系统的功能受到物种多样性的影响或控制,他们开展了一些实验模拟物种多样性的丧失,并监测系统功能(系统生产力、营养维持力、分解速率等)的变化。这部分生态学家以 Tilman(1996, 1999)、Tilman *et al.* (1994, 1997a, 1997b, 1998)、Lawton(1994, 2000)、Naeem(1998)、Naeem & Li (1997, 1998)、Naeem *et al.* (1994, 2000)等为代表,他们所开展的一些实验工作在后文中会给出详细介绍。而另一方则认为前者将伴随物种多样性共同变化的其他因素的效应与物种多样性的效应混淆了,可能是“抽样效应”,而不是物种多样性本身,导致前者实验观察到的结果;而且他们还认为,生态系统功能更多地是受到物种组成(物种的生物学特征)等因素的控制,在物种多样性与系统功能之间可能不存在必然联系或存在不确定关系。这部分生态学家以 Huston(1997)、Huston *et al.* (2000)、Grime(1997)和 Wardle(1998, 1999)等为代表。

需要注意,争论集中在两个方面:一是物种多样性和生态系统功能之间表现为何种形式的关系?二是在这些观察到的关系背后隐藏着什么样的作用机制?前者是确定在生物多样性和生态系统功能之间到底有什么样的模式(pattern),而后者则试图寻找

产生这些模式的那些过程(process),并确定哪个(或哪些)过程是模式形成的真正原因(张大勇, 2000)。关于生物多样性与生态系统功能之间模式的争论已有较详细的介绍(黄建辉等, 2001),这里简单地总结几个主要观点。

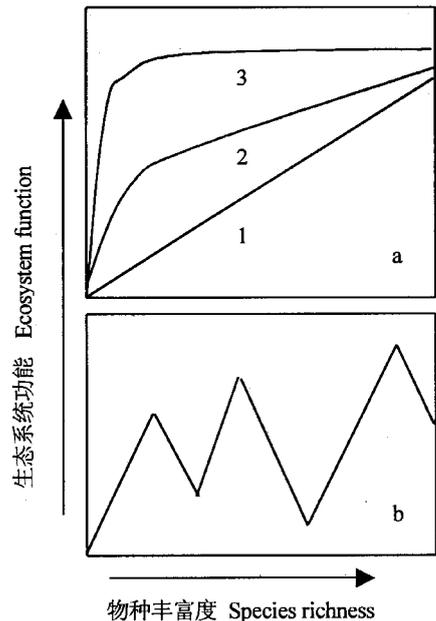


图1 物种多样性与生态系统功能关系图示  
a. 1:多样性-稳定性假说 2:铆钉假说 3:冗余假说;b. 不确定假说

Fig. 1 Illustration for relationship between biodiversity and ecosystem function  
a. 1: Diversity-stability hypothesis, 2: Rivet hypothesis, 3: Redundancy hypothesis; b. Idiosyncratic hypothesis

MacArthur(1955)提出的多样性-稳定性假说(diversity-stability hypothesis)可用图1(a)中的曲线1来表示。直线并非表示稳定性与多样性之间呈严格的线性关系,它只表示稳定性随物种丰富度的上升而增加。Ehrlich & Ehrlich(1981)提出了铆钉假说(rivet hypothesis)。该假说认为系统中所有物种对系统功能维持都具有虽然小但重要的作用,就像一架飞机上的一个个铆钉。物种灭绝可以比拟为飞机失去铆钉,随着物种灭绝数量的增加,生态系统受损程度将逐渐加速地上升。铆钉假说可表示为图1(a)中的曲线2。

一些生态学家认为生态系统中会存在一些对系统功能表现为冗余作用的物种。他们认为对于一个生态系统,存在一个物种多样性下限,这个下限是维持生态系统正常功能所必需的。当系统的多样性高于此下限时,物种数的增加或减少对系统功能没有多少影响(Walker, 1992; Lawton & Brown, 1993)。

冗余假说可表示为图 1(a)中的曲线 3。

Lawton(1994)提出了不确定假说(idiosyncratic hypothesis)(图 1b)。该假说认为是物种的属性,而非物种丰富度,对系统功能起着关键的作用。所以当系统中物种丰富度减小时,生态系统功能可能会发生不可预料的变化,即物种丰富度与系统功能之间不存在简单的单调关系,或者说存在不确定的关系。

## 2 物种多样性对生态系统功能的作用机制

人们提出了许多关于物种多样性对生态系统功能作用机制的假说。这些假说是从不同侧面、不同尺度上提出的,而且生态学家之间往往有一些截然不同的看法,使刚刚涉足该领域的人感到非常庞杂,无法掌握。在这里,我们试图用图 2 对这些假说进行分类。因为有些机制是基于生物学效应给出的,而另一些则只是从统计学角度来解释观察到的现象,所以物种多样性作用机制可分为“统计学的”和“生物学的”两大类。

### 2.1 统计学机制

依据发挥作用的时间尺度不同,统计学机制可以分为“短期的”和“长期的”两类。这些统计学的理论解释提示我们,在观察到的生物多样性和生态系统功能关系的背后,并不必然有某些特定的生物学过程在起作用。或者说,当我们进行实验和野外观察时,应该注意区分统计学过程与生物学过程的

各自贡献,评价它们的相对重要性。最近,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。他们把这个方法应用于欧洲草地实验(BIODEPTH)数据后发现,抽样效应平均来说是零,而互补效应总体上是正的(Hector *et al.*, 1999),说明植物多样性通过生态位分化或种间正相互作用对欧洲草地的初级生产力产生了重要影响。而在最近报道的湿地沉水植物群落的中宇宙实验(mesocosm experiment)中,Engelhardt & Ritchie(2001)发现抽样效应导致了物种多样性和生态系统功能之间的正相关关系。

#### 2.1.1 短期的抽样效应(short-term sampling effect)

Huston(1997)针对多样性与系统生产力的关系提出了物种多样性对系统功能的一种作用机制——选择概率效应(selection probability effect)。Huston指出,含有多个物种的混合系统,较之单作或物种丰富度很低的混合系统,具有更大的包含高产物种的可能性。这意味着自一个物种库随机抽取不同种构成的具有不同物种丰富度的系统,平均而言,物种丰富度越高其生产力就越高。

Tilman *et al.*(1997b)同时提出了类似的一种看法,并称之为抽样效应(sampling effect)。Tilman *et al.*认为,在均一性的生境中,不同的物种竞争能力各异,竞争能力较强的物种可以更有效地利用资源

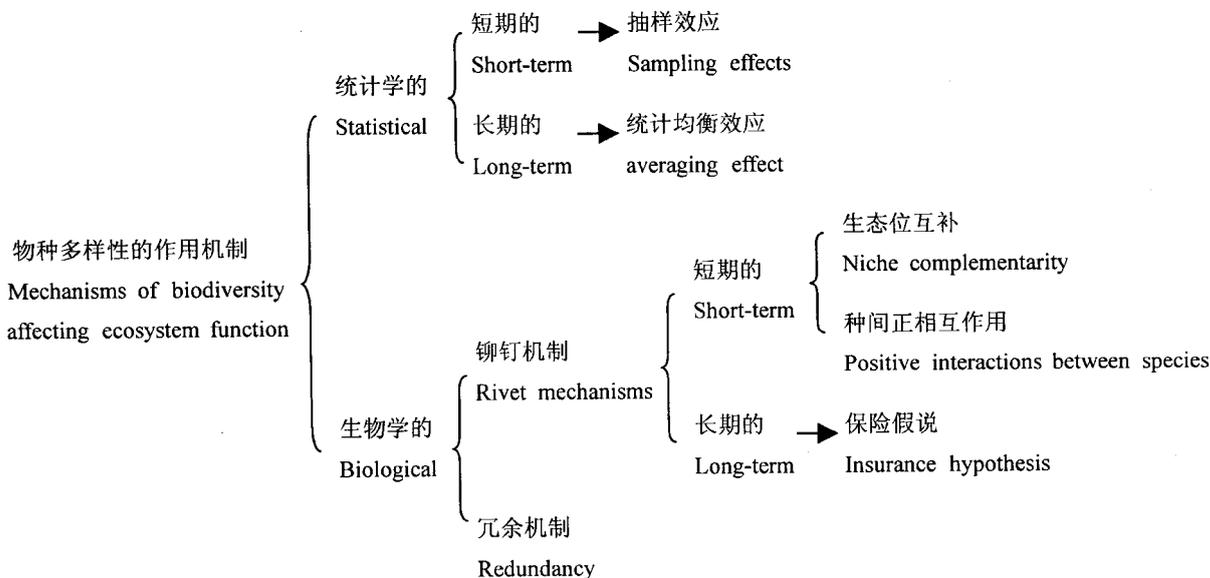


图 2 物种多样性作用机制的分类图

Fig. 2 A classification of mechanisms behind the effects of biodiversity on ecosystem functioning

从而创造出更高的生产力,而这样的物种在多样性高的系统中有更大的机会出现。这样随物种多样性的上升,系统生产力呈现上升并渐近饱和的趋势。

Tilman *et al.* (1997b) 利用资源竞争模型给出了抽样效应的数学模型。该模型显示,植物群落平衡状态的生物量  $B_{(N)}$  与群落初始的物种多样性(以种数  $N$  表示)有如下关系:

$$B_{(N)} = aQ \left[ S - R_{\min}^* + \frac{R_{\max}^* - R_{\min}^*}{N + 1} \right] \quad (1)$$

其中  $a$  是资源矿化率,  $Q$  是资源-生物量转化率,  $S$  是生境中资源供给率,  $R^*$  是各物种单作培养时土壤中某特定资源(其可利用形式)的平衡浓度,这个浓度值越小表示物种对该资源的竞争力越强。该模型预测,群落生物量随物种丰富度上升而呈现饱和性上升;多样性对系统功能作用的强度取决于构成系统的物种之间的差异性 ( $R_{\max}^* - R_{\min}^*$ ),即种间差异越大,则多样性对系统功能的影响就越大。

据该模型,混合系统的生产力不会超过系统中最高产物种的单产,即不存在超产现象(overyielding,多物种组成的系统生产力超过该系统内任一物种的单作产量)。有些生态学家认为抽样效应是支持不确定假说的,因为虽然就平均而言,丰富度高的系统的生产力更高,但这种现象是由各物种的差异造成的,而非物种丰富度导致的(Lawton 2000)。

### 2.1.2 长期的统计均衡效应(long-term statistical averaging effect)

针对植物群落长期稳定性与物种多样性的关系,Doak *et al.* (1998) 提出,统计均衡效应可以作为高多样性群落具有高稳定性的解释。在经济学中,人们熟知多样化的投资组合更加稳定。该思想同样适合于整合变量(如群落总生物量)的稳定性。由于多样性增加了“投资组合效应”(portfolio effect),所以纯粹基于统计学考虑,我们就可得出群落生物量稳定性随物种数增加而升高的结论。用 Doak *et al.* 的话讲,物种多样性与稳定性之间的正相关是“统计学上不可避免的”。

为说明这种均衡效应,假设群落内  $k$  个物种的平均多度 ( $m_i$ ) 相等,而且由于种间竞争的存在群落总生物量 ( $m$ ) 不依赖于物种数量,即有  $m_i = m/k$ 。同时,植物群落中物种  $i$  多度 ( $x_i$ ) 随时间动态变化的方差与物种平均多度之间为幂指数关系,即  $\text{Var}(x_i) = cm_i^z = c(m/k)^z$ ,其中  $c$  与  $z$  是常量。如果

每个物种多度的变化是随机的,且相互独立,那么群落所有物种生物量之和的方差为:

$$\text{Var}(x_1 + x_2 + \dots + x_k) = \text{Var}(x_1) + \text{Var}(x_2) + \dots + \text{Var}(x_k) = kc(m/k)^z = cm^z k^{1-z}$$

标准差为  $S = c^{1/2} m^{z/2} k^{(1-z)/2}$ 。因而群落总生物量的变异系数(群落稳定性的一个指标,变异系数越大,表示群落稳定性越小)为:

$$CV = 100 \times S/m = 100 \times c^{1/2} m^{z/2-1} k^{(1-z)/2} \quad (2)$$

当  $z > 1$  时,  $CV$  随着  $k$  (物种数)的增加而降低。

Tilman *et al.* (1998) 根据 Cedar Creek 草地实验的数据估计了参数  $z$  的值,发现其变化范围基本在 1.2 ~ 1.4 之间,说明统计均衡效应对于他们的草地群落稳定性确实有贡献。综合其他证据, Tilman *et al.* (1998) 认为,自然群落中物种的  $z$  值一般落在 1 和 2 之间。所以,其他因素保持不变,多样性丧失(物种数量减少)将会使生态系统稳定性受损。对于多变的环境扰动,不同的种群会有不同的响应。在丰富度更高的群落中,这些不同的响应,加合起来,会使群落动态表现为更加稳定。也就是说,物种丰富度高的群落,具有更高的稳定性。

根据(2)式,我们还可以得到关于生产力如何影响稳定性的一些有趣结论。群落生产力可以用  $m$  来表示。如果  $z$  值确实落在 1 ~ 2 之间,那么变异系数  $CV$  将随着  $m$  值的增加而下降。即:如果其他因素保持不变,生产力增加(例如由于施肥)将提高群落稳定性。但实际情况往往更加复杂,因为施肥在提高了群落总生物量的同时一般也减少了物种多样性(Tilman, 1987),使得我们无法判断施肥最终能否提高群落稳定性。

## 2.2 生物学机制

有些多样性机制假说是从生物学效应出发而提出的。这些理论的主要区别在于是否关注物种冗余的存在。一些生态学家认为生态系统中存在一定量的冗余物种(对系统功能的作用表现为“多余”),而另一些人则强调各个物种对生态系统功能的“独特贡献”。据此,我们可把生物学机制分为铆钉机制和冗余机制两类。

### 2.2.1 铆钉机制

从生物学效应揭示物种多样性作用的机制,不同理论所关心的系统功能有所不同,这决定了不同的理论所考虑的环境背景也是各异的。依据是否考虑时间维度上的异质性(多变性)及时间尺度的长

短,可以将铆钉机制进一步分为短期效应和长期效应两类。前者主要关心物种多样性对系统生产力、营养维持能力等方面“立竿见影”的效果,而后者主要关心多样性对种群动态、群落稳定性等功能的长期作用。需要指出的是,归入短期效应的生态位互补与种间正相互作用两种机制,也可以运用于解释多样性的长期效应。

(1) 生态位互补假说( niche complementarity hypothesis )

同一群落中,物种间存在着生态位的差异,因而物种数多的群落中生物所占据的“功能空间”( functional space )范围更广( Tilman *et al.*, 1997b )。因此有更高物种丰富度的系统能更有效地利用各种资源,有更高的生产力;而且系统中物种之间的生态位差异愈大,物种丰富度对系统功能的作用愈强。

Tilman *et al.*( 1997b )运用资源竞争模型解释了该假说。假设每个生物个体需要一个半径为  $r$  的圆形空间(在二维尺度上定量其生存空间),设一种限制性因子的范围是  $0 \sim ar$ ,另一种限制性因子范围是  $0 \sim br$ ( $a$  与  $b$  是因子 1 与因子 2 的生境异质性参数, Tilman *et al.* 的文章中这 2 种因子举例为土壤 pH 与温度),种间竞争会使具有生态位重叠的物种丰度降低,总的群落生物量  $B_{(N)}$  与群落的多样性(物种数)  $N$  有如下关系:

$$B_{(N)} = 1 - \left[ 1 - \frac{\pi}{ab + 2(a+b) + \pi} \right]^N \quad (3)$$

从该模型出发可以得出:群落生物量随物种多样性的上升呈饱和性上升,并存在超产现象。这个模型还可得出另一个结论:生境异质性越高,系统达到一定水平的生产力所需的多样性越高。在较均一的生境中,以  $a = b = 1$  水平为例,公式(3)预示系统达到其最高生产力的 95% 需要 6 个物种,而在异质性较高的生境中,以  $a = b = 10$  水平为例,则需 135 个物种。

(2) 种间正相互作用( positive interactions between species )

生态系统中某些物种之间呈正相互作用关系,一些物种可能会受益于其他一些物种,诸如得益于后者提供的保护、构造的小生境等等( Bertness & Leonard, 1997 )。在土壤贫瘠的生境中,豆科植物对其他种植物生长的促进作用是最明显的例子。从这种观点出发,高的物种多样性使得群落内各物种

之间存在正相互作用的可能性增加,因而对系统功能具有积极的促进作用。表现在生产力上,将会出现“超产”现象。

这个假说以前一直未受到足够的重视,相应的实验验证工作也比较少,而理论模型研究则更是尚未见到。不久前, Mulder *et al.*( 2001 )在苔藓植物群落的中宇宙实验中发现:在适宜的环境中,群落生物量与物种丰富度没有显著相关;而在恶劣(干燥)环境中,随群落物种丰富度的升高,群落生物量增高,而且物种的存活率也增高。Mulder *et al.* 认为实验结果支持了种间正相互作用假说,因为生态位分化对群落生物量没有影响。也许,种间正相互关系的的确是我们应该高度重视的一种多样性作用机制。

(3) “保险”假说( insurance hypothesis )

该假说是针对物种丰富度与系统抗干扰能力的关系提出的( Naeem, 1998 ; Yachi & Loreau, 1999 )。Yachi & Loreau( 1999 )运用模型研究说明了物种多样性的保险效应,即多样性增加既可降低生产力在时间维度上的变异,又可提高生产力的总体水平。Loreau( 2000 )将这两种作用分别表述为缓冲效应( buffering effect )与生产力提高效应( performance-enhancing effect )。造成这种结果的根本原因是物种间存在对环境条件响应的异步性( asynchrony of species responses ),或者说,时间生态位分化。可以认为,该假说是生态位互补假说在物种多样性与稳定性关系方面的应用(生态位互补假说最初是针对物种多样性与群落生产力而提出的)。当生态系统经受剧烈的环境变化时,物种间生态位差异可以使不同物种“风险分摊”( spreading of risk ),丰富度高的系统对外界条件变化有更强的“弹性”( resilience ),而丰富度低的系统对干扰的抵抗力比较弱。

保险假说的要点是:在良性环境状况下对生态系统生产力等功能表现为“多余”的物种,当外界环境剧烈变化时在维持系统整体性( integrity )上会扮演重要的角色。这同时也预示,外界条件变化较强烈的系统较之稳定环境中的系统,其功能的维持需要更高的物种多样性。值得注意的是,保险假说经常和下面提到的冗余假说混淆在一起。

### 2.2.2 冗余机制

冗余假说认为系统功能与物种多样性之间存在饱和形式的关系,其原因是系统中存在一定数量的冗余种。冗余种是指那些对系统功能的实现没有多

大影响的物种。然而,人们在使用“物种冗余”(species redundancy)或“生态冗余”(ecological redundancy)的概念时,存在一些混乱。Walker(1992)最初提出冗余种的概念是针对评价优先保护地区或优先保护物种的。Walker认为系统中存在一些冗余种,这些物种对系统功能没有大的影响,它们的消失对群落结构和系统功能不会有关键影响,自然保护工作应优先针对那些冗余程度低的物种。Walker还建议在确定哪些物种是冗余种时使用“功能群”这一概念。同一功能群的物种在功能上可以相互替代,因而存在着冗余。但当一个功能群只剩下一个物种时,这样的物种如果再从系统中丢失就会使系统功能遭受无法弥补的损失。

人们在使用冗余概念时产生了较大的分歧。一些生态学家将“冗余”看作是“完全”多余的,冗余种的丢失对生态系统功能不会有影响(Lawton & Brown, 1993; Tilman & Downing, 1994; Gitay *et al.*, 1996);而另一些生态学家则将“冗余”看作是物种多样性的一种长期效应,从长远上看“冗余种”仍然是有价值的,或者说维持一定的“冗余”是必要的(Walker, 1995; Naeem, 1998)。这种观点实质上就是前面提到的保险假说,它也应归入到铆钉机制一类。显然Walker本人在使用“冗余”概念时就存在着反复。为了避免语义上的混乱,我们建议当使用“冗余”这个术语时就是指多余,冗余种就是那些可以从生态系统移除而不会影响生态系统整体功能的物种(Lawton & Brown, 1993)。如果是这样,那么生态系统内会存在冗余物种吗?或者等价地,同一功能群内的物种可以完全相互替代吗?为了回答这个问题,我们必须了解物种多样性在生态系统内的维持机制。

有两个过程可能会导致冗余产生。首先,不同的物种可能占有相同的生态位,就像群落漂变模型(Hubbell, 1979; Hubbell & Foster, 1986; Bell, 2001; Hubbell, 2001)、性比率可塑调节(局域配偶竞争)模型(张大勇,姜新华,1997)等所预测的那样。其次,既然任何生态系统都是一个开放系统,那么就会有这样一些物种,它们在生态系统内的维持完全依靠从系统外的迁入(Loreau & Mouquet, 1999),这样的物种从系统内缺失一般不会对系统功能产生重大影响,甚至可能会改善系统某些功能,如生产力(Loreau & Mouquet, 1999),因为它们的存

在(通过系统外不断地输入)可能挤占了其他“表现优良”物种的生长空间。显然,“冗余”是不是一个有价值的概念,很大程度上取决于自然生态系统内物种共存的真正机制。

### 3 生物多样性-生态系统功能关系研究中存在的主要争议

#### 3.1 是物种多样性还是物种组成对生态系统功能起作用?

一些生态学家从经典的种群生物学理论及一些实验证据出发,认为物种多样性对生态系统功能有重要的决定作用(MacArthur, 1955; Naeem *et al.*, 1994, 1997; Tilman *et al.*, 1997b; Tilman, 1999)。另一些生态学家则认为生态系统功能更有可能是由优势种的生物学特性、功能群组成所决定的(Grime, 1997; Hooper & Vitousek, 1997; Wardle *et al.*, 2000)。前者举出的实验证据遭到后者严厉的批评(Huston, 1997),因为有可能是与多样性伴同变化的其他因素对生态系统功能起到了决定作用,而这种由其他因素引起的效应和由多样性本身的效应混淆在一起。

近几年研究的一个主要发现是,物种组成对种群动态及生态系统功能有重要影响(Hooper & Vitousek, 1997; Tilman *et al.*, 1997a; Tilman, 1999)。这一点很容易理解,因为生物有机体对系统有决定作用,而各个物种性质各异,它们在个体大小、营养利用等方面的差异都会影响系统功能。因此,物种组成被认为是生态系统稳定性、生产力、营养动态、对入侵敏感性等功能的重要决定因子(Bengtsson, 1998; Tilman, 1999)。

#### 3.2 哪个水平的物种多样性对生态系统功能起作用?

很多生态学家认为物种多样性对系统功能存在影响。研究中涉及到的多样性水平有:物种丰富度(species richness)、物种均匀度(species evenness)、物种多样性指数(diversity index)、种间差异(interspecific differences)、功能群数(number of functional groups)、功能群内物种数(S/F, number of species per functional group)和食物网复杂性(food web complexity)等。是哪个(或哪些)水平的多样性对系统功能产生了重要影响呢?

##### (1)物种丰富度、均匀度与多样性指数

在多数关于物种多样性对系统功能作用的研究中,物种多样性就是指物种丰富度(Lawton, 1994; Johnson *et al.*, 1996; Tilman *et al.*, 1997a; 1997b; Tilman, 1999)。这种做法受到了质疑(Bengtsson, 1998)。把物种数作为生态系统物种多样性的测度指标隐含了这样一个假定:各个种群对生态系统的作用是等值的,而这显然是一种高度简化。用物种均匀度作为多样性的指标,考虑到了种群大小也是决定物种在系统中作用的一个因素,但也仍未考虑物种的特性及其对生态系统作用的差异。综合了丰富度与均匀度的多样性指数同样也解决不了这个问题。

### (2) 种间差异

一般认为,种间差异越大,物种丰富度对系统功能的影响就越大。其实种间差异本身就是多样性的一个方面。种间差异所导致的多样性变化对系统到底有多大影响,是一个值得探讨的问题。

### (3) 功能群多样性

功能群一般被认为是与系统的某种功能直接相关的物种群,功能群内的物种对系统的作用有很大的相似性,因而用功能群数作为物种多样性的指标研究多样性与生态系统功能的关系是值得肯定的(Bengtsson, 1998)。当然,正如 Bengtsson(1998)指出的,这种做法也面临一些问题,例如我们“怎样细致地定义功能群”。被人为地分在同一功能群中的物种也会有差异,对系统某个功能作用相似的物种对系统另一功能的作用可能差异很大。淡水生态系统中的水草与藻类,对生态系统的生产性能作用是相似的,但对系统抵抗外来水草入侵的功能上,其作用可能有很大的差异。

### (4) 功能群内物种数

Naeem & Li(1997)的实验发现,功能群内物种数( $S/F$ )对群落的生产力有显著影响。当然,他们的实验存在一些问题。也许,在功能群内度量物种丰富度很有意义,比如对冗余假说的验证。

### (5) 食物网复杂性

把食物链结构复杂性作为系统复杂性的指标研究生态系统复杂性与生态系统功能关系,是多样性-系统功能关系研究的重要一环(May, 1973; Lawler & Morin, 1993)。这是不是一个有效的做法,还有待探讨。

### (6) 不同水平的多样性同时“有效”

Naeem & Li(1998)通过微宇宙实验得出一个结论:生产者物种的生物量与消费者物种丰富度、群落组成、系统的营养结构都有关。Nijs & Roy(2000)通过模型研究发现,物种丰富度、均匀度、种间差异对群落的生物量及营养存储(nutrient stocks)都有作用,丰富度的作用呈饱和型效应,而均匀度与种间差异对系统生产力的影响分别是线性和指数型的。这也许暗示着我们应该综合考虑不同层次的多样性。

### 3.3 “多样性-稳定性”争论:种群稳定性与生态系统稳定性

物种多样性与稳定性的关系历来受到生态学家的关注(MacArthur, 1955; May, 1973)。然而,无论是对“稳定性”的定义还是对多样性与稳定性关系的认识,生态学家之间都有很大的差异。一般认为,稳定性包含两个方面:抵抗力(resistance)和恢复力(resilience),抵抗力是描述群落免受外界干扰而保持原状的能力,恢复力是描述群落受到外界干扰后回到原来状态的能力(孙儒泳, 1992)。传统上,人们只把处于稳定平衡动态的系统视为稳定系统,稳定性则是指处于平衡状态的系统经受干扰不发生变化或发生变化后回到平衡状态的能力。后来,人们给出了更具一般性的稳定性定义,它以种群或群落密度的变异(variance)作为稳定性的度量手段(Tilman, 1996)。这种定义可以度量处于非平衡动态(non-equilibrium dynamics)的系统的稳定性。

May(1973)在其专著的后记曾经提到,生态系统属性比种群属性可能会更稳定,或者说,种群稳定性与生态系统稳定性并非一致。使用“稳定性”这个概念时应明确其对象,应明确所研究的是种群,还是群落或系统的稳定性。Tilman *et al.* 经过多年的草地实验研究与理论模型研究发现,物种丰富度的上升会增强群落的时间稳定性(temporal stability)。但对群落内各个物种而言作用却是相反的:降低了种群的时间稳定性(Tilman, 1996; 1999)。Lawler & Morin(1993)关于食物链结构与种群动态关系的微宇宙实验研究揭示,食物链结构的差异对不同功能群物种的种群稳定性存在着不同的作用,并且物种生活史特征与食物链结构会共同影响种群稳定性。这表明,在研究多样性与稳定性关系时,应该区别对待种群、群落、生态系统的稳定性。

## 4 几个代表性实验及有关争议

20世纪90年代以来,人们开展了一些实验来

检验物种多样性 - 生态系统功能关系,并试图揭示多样性的作用机制。这些实验得出了一定结论,但也由于种种问题而遭到严厉的批评。这里,我们对几个受到广泛关注的代表性实验及有关争议做一介绍。

#### 4.1 “生态箱”(Ecotron)实验

许多生态学家认为物种多样性的丧失会损害生态系统的生物地化功能。Naeem *et al.* (1994)为此设计了“生态箱”实验给予验证。“生态箱”是可以人为控制其环境的房间,在房间内有相互隔离的小室(大小为  $2\text{ m} \times 2\text{ m} \times 2\text{ m}$ )。在这些小室中可以构建陆生微宇宙。Naeem *et al.* 在 14 个小室中分别构建微宇宙,每个微宇宙占地  $1\text{ m}^2$ ,所有小室内的温度、气流、相对湿度、水分、最初土壤状况、最初生物密度、生物的营养级数目都是相同的。人为控制微宇宙的植物种与动物种的总物种数在 9、15、31 三个水平上,以构建具有不同物种丰富度的微宇宙(3 种不同丰富度实验处理——低、中、高,分别做 4、4、6 个重复)。而且低丰富度微宇宙含有的动植物物种均在高丰富度系统中出现,以模拟自然界中的生态系统失去部分物种的现实情形。

该实验主要关心微宇宙生态系统的能流与化学功能(与自然生态系统的生物地化过程相对应),检测 5 种主要生态过程:群落呼吸、分解、营养保持、植物生产力、保墒。群落呼吸率通过检测群落  $\text{CO}_2$  的通量来表示;群落分解速率,以装在袋中置于地面的干草(所用材料 C:N 值为 35.5:1)6 周内的干重变化表示短期分解速率,以埋于土壤中的木质棍棒(C:N 值为 311:1)在整个实验过程中的干重变化表示长期分解力;营养保持力以土壤中氮、磷、钾(其可利用形式)的浓度表示;植物生产力以群落中光合作用可利用光(波长 44~700 nm)透光率的转化形式——方根的反正弦值表示;保墒力以水外流的速率表示。

实验发现物种丰富度高的微宇宙吸收更多的  $\text{CO}_2$ ,有更高的生产力;而其他生态过程,未表现出与物种丰富度有明显的关系。Naeem *et al.* 据此认为物种多样性对系统生产力有正效应,并从植被结构角度给出解释:多样性高的系统中植物对空间的占有更有效,会吸收更多的光;而物种多样性的丧失会使系统生产力受损。

该实验是在受控条件下研究多样性对系统功能

影响的第一个实验研究示范(Naeem *et al.*, 1994; Wardle *et al.*, 2000)。而 Huston(1997)对该实验提出了严厉的批评。他指出,非随机性选取物种的处理方法,使得丰富度低的系统中仅有一些个体矮小的植物,而丰富度中等和高等的系统中含有个体较大的植物,在丰富度最高的系统中个体大的植物最多。而个体大小不同的植物毫无疑问会有不同的生产力。因而上述实验结果是由所选取植物个体的大小差异决定的,而非 Naeem *et al.* 所说的,物种多样性影响着系统生产力。

#### 4.2 Cedar Creek 草地多样性实验

自 1982 年起, Tilman 在 Cedar Creek 的 4 块草地上进行关于营养供给对草地群落生产力、物种动态和物种多样性作用的施肥实验研究。4 块草地内,提供不同营养供给的样地上存在着具有不同物种多样性的植物群落。1987~1988 年,该地区遭受了一场旱灾。1988~1992 年, Tilman & Downing 调查了不同样地植物物种丰富度与植物的地面上生物量,并结合旱灾前测定的各样地相关指标,研究物种多样性与群落稳定性的关系。以 1988 年(旱灾最严重时)各样地植物地面上生物量与 1986 年测量值的差异作为衡量群落对干扰抵抗力的指标(差异愈小,认为抵抗力愈强),分析干旱前群落物种多样性与群落抵抗力的关系;以 1989、1990、1991、1992 年各样地植物地面上生物量与旱灾前几年(1982~1986 年)生物量平均值的比值(对数尺度)作为衡量群落对干扰恢复力的指标(比值愈大,认为恢复力愈强),分析群落实际的物种多样性与群落恢复力的关系。

实验结果显示:丰富度高的群落有着较高的抵抗力和恢复力。Tilman & Downing(1994)认为实验结果表明物种多样性对群落的抵抗力、恢复力有着显著影响,支持多样性 - 稳定性假说。然而, Givnish(1994)认为该实验无法支持 Tilman & Downing 的结论。该实验所用的草地在 1987 年前是用于研究营养供给对群落生产力、物种多样性影响的。各个样地上不同的物种丰富度很大程度上是由于营养供给的不同(通过不同的施肥强度控制)造成的,营养供给的增加会使物种丰富度降低(Tilman, 1987)。同时,营养供给的不同也会造成植物特性的差异,高的营养供给往往会使植物的根冠比减小,气孔导度(stomatal conductance)增大,光合能力增强。而具

有这些特性的植物往往抗旱能力较差,因旱灾而受到的迫害会更严重,旱灾后也更难以恢复,因而对旱灾表现出低的抵抗力与恢复力。Givnish 强调,实验中发现的“物种丰富度对群落稳定性的作用”,很有可能是营养供给的差异造成的。Givnish 还指出,Tilman & Downing 研究中存在的根本问题在于多样性、群落生物量、土壤肥力和物种抗旱性的交互相关性。他建议,自一个大的物种库中随机选取具有不同物种数的组合,在相同生态条件下的不同样地内播种,建立不同组合的群落;并检测其稳定性,研究多样性与稳定性的关系。Tilman *et al.* (1996) 进行了 Cedar Creek 多样性-生产力、可持续性实验。该实验采纳了 Givnish 的建议。在生态条件一致的 147 块样地(3 m × 3 m)上,用播种的方法建立分别含有 1、2、4、6、8、12、24 种植物的群落。前 5 个丰富度水平的群落各有 20 个重复,12 物种数群落有 23 个重复,24 物种数群落有 24 个重复。每个群落的物种从一个具有 24 个北美草原植物种的物种库中随机选择产生。第 2 年,检测不同群落的盖度,以此作为群落生产力的指标;检测植物根区土壤中  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NH}_4^+$  浓度,以此衡量群落利用资源的能力;检测植物根区下土壤中  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NH}_4^+$  浓度,以此衡量群落的淋溶损失(leaching loss)。并且在不受人为控制的草地上选取具有不同物种丰富度的样地进行上述检测工作。实验结果显示:丰富度高的群落,生产力更高、土壤中矿质资源利用得更充分、淋溶损失更少,即营养保持力更强。Tilman *et al.* 认为实验结果支持了关于物种多样性对系统生产力和可持续性存在正效应的假说。

然而,Huston(1997)认为,是选择概率效应制造了上述结果。含有更多物种的群落具有更大的包含高产物种的可能性,而混合植物群落的生产力往往是由少数高产物种决定的。这样,从一个物种库随机抽取不同种构成的具有不同物种丰富度的群落,平均而言,物种丰富度越高其生产力就越高。

#### 4.3 微宇宙实验

近年来用微生物构建微宇宙研究物种多样性与生态系统功能关系的实验较多(McGrady-Steed *et al.*, 1997; Naeem & Li, 1997; Naeem *et al.*, 2000)。这里仅介绍 Naeem & Li 的实验工作。物种多样性对系统功能是不是具有保险效应(insurance effect),曾有人作出理论性探讨(Walker, 1992;

Walker, 1995; Gitay *et al.*, 1996),该实验则是对此进行验证。

在装有 50 mL 培养基的有盖培养皿(直径 100 mm,高 25 mm)内接入细菌、藻类、原生动物,构建水生微宇宙系统。每个微宇宙都至少包含有生产者、分解者两大核心功能群。在某些微宇宙中加入不同的原生动物(分别属于初级消费者、次级消费者、顶级捕食者、杂食者)组成所含功能群数不等的系统,构成每一个功能群的物种在同一个物种库中随机选取产生。人为控制各个微宇宙的营养供给(3 个等级,培养基浓度不同)、光照强度(2 个等级)、功能群数(4 个等级 2~5)、每功能群内包含物种数(3 个等级:1~3),每种组合做 4 个重复,共建立 318 个微宇宙。系统趋于平衡时(57 天后),检测各个微宇宙内生产者(藻类)的生物量、分解者(细菌)的密度。

实验结果显示:功能群内物种数(S/F)更高时,具有相同功能群数的系统之间,其生物量、生物个体密度有更高的一致性(具有相同功能群数的群落之间差异更小),即系统有更高的可靠度(reliability)。而这种可靠度与系统的营养供给、光照、系统所包含的功能群数没有明显的关系。Naeem & Li 认为,实验结果支持了保险假说。

然而,Wardle(1998)指出,Naeem & Li 忽视了这样一点:S/F 高的系统,不同系统之间物种组成的相似性也更高。这时,不同系统在功能上的一致性很有可能是由物种组成的相似性造成的。也就是说,很有可能是物种组成,而非物种多样性,产生了这种结果。Wardle 建议在实验中避免高物种多样性微宇宙之间的物种重叠,以检验保险假说。

#### 4.4 欧洲草地实验

欧洲草地实验(BIODEPTH)是在欧洲的 8 块草地上进行的。在每块草地上,用播种的方法人为构建具有不同植物物种丰富度(5 个丰富度水平)的草地微宇宙。不同草地上的微宇宙,有不同的丰富度处理。在所有微宇宙中,最低丰富度群落为单作群落,最高丰富度群落含有 32 种植物。实验者检测不同微宇宙的系统功能(实验前期主要关心系统的初级生产力,以植物的地面上生物量表示),期望发现地域内(within-site)和地域间(between-site)的多样性作用模式。

Hector *et al.* (1999)发表了该实验前 2 年的结果:不同草地内微宇宙的初级生产力不同,但在各个

草地内,群落生产力均随物种数的减少呈现对数型下降(文章中的数据显示物种数减少一半则生产力降低 10%~20%);而对于不同群落存在的生产力差异,不存在明显的地域-丰富度交互效应;总物种数相同的群落,功能群数少的,其生产力更低;另外,某些混合群落,尤其是含有豆科植物的群落,存在超产现象。Hector *et al.* 还推测,实验中发现的地域内多样性-生产力关系,其产生原因除抽样效应外,生态位互补与种间正相互作用机制可能也起到作用。Lawton(2000)依据该实验结果认为:在各个地域表现出同样的多样性作用模式;功能群数与物种丰富度都对系统功能产生效应。

但是,Huston *et al.*(2000)认为该实验存在若干问题。(1)在未成熟的植物群落中随机加入或去除植物种,这种做法没有模拟现实中的自然或人为造成的物种灭绝,与自然生态系统没有可比性;(2)并非每块草地都符合 Hector *et al.* 所说的“对数线性”关系;(3)实验所用到的植物没有全部做单种培养(即有些种不知其单产),有些群落未能与其内最高物种单产比较,这样超产发生的几率被高估了;(4)实验中发现的“超产”现象往往是一种豆科植物(其固氮行为有增肥效果)的加入导致的,是一种植物的“单独贡献”,而非物种多样性的效果;(5)实验者没有采集有关数据以估计高密度群落中种内竞争(这种竞争在低丰富度群落中更强烈)所造成的影响。Huston *et al.* 还建议使用物种加入与替换的方法解决上述的最后一个问题。另外,Wardle *et al.*(2000)指出,该实验没有把抽样效应(抽样效应不是多样性作用机制)与生态位互补效应分开。

在 Hector *et al.* 对 Huston *et al.*(2000)的回应中强调,地域-多样性交互效应不显著,证明不同地域的群落都表现同一种多样性作用模式;另外,单作群落与低丰富度群落的种内竞争更强烈,这本身是一种潜在的多样性作用机制:具有更高多样性的系统因种内竞争的降低而受益。

## 5 结语

综上所述,对生物多样性-生态系统功能关系的研究已经深入展开。然而,不仅尚未找到普适的理论揭示二者之间的模式或作用机制,而且在许多问题上存在对立的见解,甚至对最基本的问题“多样性是否对系统功能有作用”认识都不一致。这既

给人一种杂乱而不知所向的感觉,同时也使人们能够以更宽广的视角认识这个问题。这方面研究取得的成果和存在的问题,对今后的工作也有指导和借鉴意义。

对多样性作用机制的讨论主要是围绕抽样效应与生态位互补(多样性短期效应的两种机制)展开的。以往人们将这二者对立起来,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,2000a)。而近来人们更倾向于这两种机制不是相互排斥,而是共同起作用的(Loreau *et al.*,2001)。“超产”概念常常被用于鉴别抽样效应与生态位互补(Hector *et al.*,1999;Tilman *et al.*,2001),因为如果仅是抽样效应起作用,不会有超产现象发生,而生态位互补则会导致混合系统生产力超过所含各个物种的单产(Lawton,2000)。Loreau & Hector(2001)最近提出的方法,既可以将多样性效应的强度量化,又可以将抽样效应与生态位互补的作用分离且定量,值得在今后的实验工作中推广(Sala,2001)。

以往的实验研究多是短期尺度上的,而在长期尺度上,多样性效应会有什么变化,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,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。

另外,应该注意系统内(within ecosystem)与系统间(between ecosystem)多样性效应的联系与区别。以前人们主要关心多样性的系统内效应,多数实验也是针对系统内多样性效应而设计的(Naeem *et al.*,1994;Tilman *et al.*,1996;McGrady-Steed *et al.*,1997)。当然,这些实验是在相同的无机环境中建立不同的微宇宙系统,以模拟系统内多样性变化情形。本文上述的关于多样性-系统功能模式及多样性作用机制的理论成果也是针对系统内多样性效应的。而实践工作中往往要求我们对位于不同地域的生态系统的多样性效应进行研究与比较,这些生态系统出现在不同的地域,有着不同的无机环境、物种组成,这就要求我们对系统间多样性效应给予关注。而欧洲草地实验(Hector *et al.*,1999;Lawton,2000)则是有条件探讨系统间多样性效应的,

希望该实验能够对此做出一定的解答。

另外,有必要对生态系统不同方面的功能区别对待。系统的不同功能对物种多样性的响应可能会有很大的差异。例如,对于初级生产力而言,群落内有更多的生产者物种不一定是有益的,高的多样性可能会使得高产物种由于较强烈的种间竞争而不能良好发挥,农田生态系统就往往是以单作种植赢得高产;而对于群落稳定性而言,低的多样性显然是不利的,单一一种人工林更易遭受病虫害就是例证。

同样,对生态系统的不同成员区别对待也是必要的。在这里,使用营养级的概念可能是有效的。不同营养级上表现的多样性-系统功能关系与隐藏的作用机制都可能是存在差异的。例如对于生产者(绿色植物),在贫瘠的环境中,可能由于种间正相互作用或生态位互补效应的存在,出现超产的可能性更大,此时物种多样性对初级生产力存在正效应;而对于消费者,次级生产力恐怕更多的是由生产者状况决定,而其营养级内物种多样性可能不会有太大的影响。

多年来,种群/群落生态学与生态系统生态学几乎是各自独立发展的,它们有各自的概念、理论和研究方法。种群/群落生态学主要关心生态系统的生物学组分的动态、进化、多样性与复杂性,其出发点是种群和种群间的相互作用;生态系统生态学则主要关心由生物与非生物组分所构成的整个生态系统的功能运作(functioning),其出发点是各个功能“分室”(functional compartments)间的物质循环与能量流动。传统上,这两个分支学科之间的交流是极其有限的,但在生态系统结构与功能关系的研究中,二者必须结合起来。我们注意到,Norberg *et al.* (2001)的模型将生态系统视为一个复杂的适应系统,把进化动态与生态系统功能明确地联系在一起。就象 Tilman (2001)在对该项工作的评论中所说,关于多样性对生态系统功能作用机制的研究,正在使进化、种群和生态系统生态学日益融合在一起。这也将极大地推动整个生态学的发展(Loreau, 2000; 张大勇, 2000, 2001)。

#### 参考文献

达尔文(著), 1872. 周建人, 叶笃庄, 方宗熙(译), 1995. 物种起源(第6版). 北京: 商务印书馆, 127  
 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  
 孙儒泳, 1992. 动物生态学原理(第2版). 北京: 北京师范大学

大学出版社, 443~447  
 张大勇, 2000. 理论生态学研究. 北京: 高等教育出版社, 1~7  
 张大勇, 2001. 生态学、遗传学与进化. 植物生态学报, 25: 254  
 张大勇, 姜新华, 1997. 群落内物种多样性发生与维持的一个假说. 生物多样性, 5: 161~167  
 Bell G, 2001. Neutral macroecology. *Science*, 293: 2413~2418  
 Bengtsson J, 1998. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology*, 10: 191~199  
 Bertness M D and G H Leonard, 1997. The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. *Ecology*, 78: 1976~1989  
 Doak D F, D Bigger, E K Harding, M A Marvier, R E O'Malley and D Thomson, 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *American Naturalist*, 151: 264~276  
 Ehrlich P R and A H Ehrlich, 1981. *Extinction: The Causes and Consequences of the Disappearance of Species*. Random House, New York  
 Elton C S, 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London, 143~159  
 Engelhardt K A M and M E Ritchie, 2001. Effects of macrophyte species richness on wetland ecosystem functioning and services. *Nature*, 411: 687~689  
 Gitay H, J B Wilson and W G Lee, 1996. Species redundancy: a redundant concept? *Journal of Ecology*, 84: 121~124  
 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  
 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 Höglberg, 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 grassland. *Science*, 286: 1123~1127  
 Hooper D U and P M Vitousek, 1997. The effect of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277: 1302~1305  
 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, 3~29  
 Hubbell S P and R B Foster, 1986. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: Diamond J and T J Case (eds.) *Community Ecology*. Harper and Row, New York, 314~329  
 Huston M A, 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110: 449~460  
 Huston M A, L W Aarssen, M P Austin, B S Cade, J D Friday, E Garnier, J P Grime, J Hodgson, W K Lauenroth,

- K Thompson, J H Vandemeer and D A Wardle, 2000. No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science*, **289**: 1255a.
- Johnson K H, K A Vogt, H J Clark, O J Schmitz and D J Vogt, 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystem. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**: 372 ~ 377
- Kaiser J, 2000a. Rift over biodiversity divides ecologists. *Science*, **289**: 1282 ~ 1283
- Kaiser J, 2000b. When do many species matter? *Science*, **289**: 1283
- Lawler S P and P J Morin, 1993. Food web architecture and population dynamics in laboratory microcosms of protists. *American Naturalist*, **141**: 675 ~ 686
- 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
- Lawton J H and V K Brown, 1993. Redundancy in ecosystems. In: Schulze E-D and H A Mooney (eds.), *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer, Berlin, 255 ~ 270
- Loreau M, 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, **91**: 3 ~ 17
- Loreau M and A Hector, 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, **412**: 72 ~ 76
- Loreau M and N Mouquet, 1999. Immigration and the maintenance of local species diversity. *American Naturalist*, **154**: 427 ~ 440
- 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
- MacArthur R H, 1955. Fluctuations of animal population and a measure of community stability. *Ecology*, **36**: 533 ~ 536
- May R M, 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystem*. Princeton University Press, Princeton
- McGrady-Steed J, P M Harris and P Morin, 1997. Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature*, **390**: 162 ~ 165
- Mulder C P H, D D Uliassi and D F Doak, 2001. Physical stress and diversity-productivity relationships: the role of positive interaction. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **98**: 6704 ~ 6708
- Naeem S, 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*, **12**: 39 ~ 45
- Naeem S, D R Hahn and G Schuurman, 2000. Producer-decomposer co-dependency influences biodiversity effects. *Nature*, **403**: 762 ~ 764
- Naeem S and S Li, 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, **390**: 507 ~ 509
- Naeem S and S Li, 1998. Consumer species richness and autotrophic biomass. *Ecology*, **79**: 2603 ~ 2615
- Naeem S, L J Tompson, S P Lawler, J H Lawton and R M Woodfin, 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, **368**: 734 ~ 737
- Nijs I and J Roy, 2000. How important are species richness, species evenness and interspecific differences to productivity? a mathematical model. *Oikos*, **88**: 57 ~ 66
- Norberg J, D P Swaney, J Dushoff, J Lin, R Casagrandi and S A Levin, 2001. Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: a theoretical framework. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **98**: 11376 ~ 11381
- Sala O E, 2001. Price put on biodiversity. *Nature*, **412**: 34 ~ 36
- Tilman D, 1987. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecological Monographs*, **57**: 189 ~ 214
- 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 J A Downing, 1994. Biodiversity and stability in grassland. *Nature*, **367**: 363 ~ 367
- Tilman D, J Knops, D Wedin, P Reich, M Ritchie and E Siemann, 1997a. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, **277**: 1300 ~ 1302
- Tilman D, C L Lehman and C E Bristow, 1997b. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **94**: 1857 ~ 1861
- Tilman D, C L Lehman and C E Bristow, 1998. Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence. *American Naturalist*, **151**: 277 ~ 282
- Tilman D, D Wedin and J Knops, 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, **379**: 718 ~ 720
- Tilman D, P B Reich, J Knops, D Wedin, T Mielke and C Lehman, 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, **294**: 843 ~ 845
- Waide R B, M R Willing, C F Steiner, G Mittelbach, L Gough, S I Dodson, G P Juday and R Parmenter, 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **30**: 257 ~ 300
- 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, 1998. A more reliable design for biodiversity study? *Nature*, **394**: 30
- Wardle D A, 1999. Is 'sampling effect' a problem for experiments investigating biodiversity-ecosystem function relationships? *Oikos*, **87**: 403 ~ 407
- Wardle D A, M A Huston, J P Grime, F Berendse, E Garnier, W K Lauenroth, H Setälä and S D Wilson, 2000. Biodiversity and ecosystem function: an issue in ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, **81**: 235 ~ 239
- Yachi S and M Loreau, 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **96**: 1463 ~ 1468