



### 物种在生态系统功能过程中的作用

黄建辉 韩兴国 马克平

(中国科学院植物研究所, 北京 100093)

**摘要:** 在过去的 20 年里, 生物多样性越来越成为生物学上最为活跃的研究领域, 主要原因是人类已逐渐意识到生物多样性的不断丧失导致正在或在不远的将来必然威胁到人类的生存。生物多样性的丢失所造成的影响很大程度上是通过生态系统功能或功益的减弱而产生的。因此, 物种多样性对生态系统功能的影响又重新成为生态学家和保护生物学家热点研究内容之一。本文主要通过综述有关内容的最新研究进展, 阐述物种在生态系统中的作用。

**Abstract:** Huang, J., X. Han, and K. Ma (Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093). Roles of Species in Ecosystem Functions. Biodiversity is increasingly becoming more and more active research area in biology in the last two decades because human has gradually realized that increasing loss of biodiversity is now threatening or will threaten the human life via impeding ecosystem functions and services. Thus, linking biodiversity with ecosystem function is now a hottest topic for ecologists and conservation biologists. This article will address roles of species in ecosystem functions based on researches, reports, or reviews in the last few years.

#### 一、前言

生态系统功能, (现在更多地用**生态系统过程**来表示), 从某种含义上来说又被定义为**生态系统功益** (Ehrlich 和 Wilson, 1991), 是指一个生态系统执行基本的生态系统过程的能力。这些基本的过程包括水分的流动和贮存, 生物的生产力, 生物地球化学循环和贮存, 分解以及生物多样性的维持等 (Woodward, 1993; Stork, 1996; Christensen 和 Franklin, 1997; Costanza 等, 1997)。除了这些总的生态系统过程外, 还有内在的许多种群和群落水平上的过程, 这些过程保证生态系统可以进一步履行其功能, 因而也被称为“内生特征” (Woodward, 1993)。这样, 生态系统功能同样具有等级化的特征, 其中一些过程或功能被认为是生态系统功能作用的核心。如生态系统的养分循环可能取决于植物群落对外界干扰的响应、草食动物的放牧、N 固定的共生作用、植物与传粉者之间的相互作用等。此外, 生态系统的弹性和对干扰的响应也是生态系统功能作用的重要内容。

生态系统的功能可以分成基本功能和衍生功能, 基本功能包括能量的传输、养分的运输、水分的转移以及 CO<sub>2</sub> 的转换; 在基本功能基础上的衍生功能 (或过程) 则包括土壤形成和转化、养分吸收和释放、分解、水分吸收和蒸发、光合作用、牧食、传粉、繁殖传播和贮存、捕食/寄生/致病、其它物种的相互作用以及对干扰的响应等 (Hobbs, 1993)。生态系统功能的多样性可以被定义为一个生态系统过程的集合, 这些过程能维持物质和能量在生态系统中的正常流动 (循环) (Silver 等, 1996)。

生物多样性影响生态系统功能吗? 答案是显然的。物种包含了基因, 而生态系统又由物



## 第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology, Beijing, China

种组成。离开了物种，生态系统也就不复存在。但物种和生态系统的相互关系远远超过了这种结构上的因果联系。当这种关系上升到生态系统功能过程的高度时，则变得极其复杂。一个一直争论但尚无定论的话题是物种的多少即多样性或生态系统的复杂性是否会导致生态系统的稳定性；另一个话题则是物种在生态系统功能过程中的作用是否有大小之分。这两个问题在某种程度上是有关联的。

### 二、生物的多样性能导致生态系统的稳定性，还是相反

50~70 年代期间有关生物多样性与生态系统功能之间的关系则更是认为高的多样性是与更大的生态系统稳定性有关的 (McNaughton, 1988)。由于物种在系统学以及生态系统在生态学中的重要地位，物种多样性与生态系统功能之间的连接又被认为是生物学的两大分支学科之间的连接，因而具有重要的历史和理论意义 (Behan-Pelletier 和 Newton, 1999)。正因为如此，在物种如何影响生态系统功能过程的观点上曾经有过长期的、十分激烈的争论，这就是有关物种多样性或生态系统的复杂性是否能导致生态系统稳定性。

有关的论述可以追溯到 19 世纪，当时的达尔文就意识到了生物多样性对生态系统功能的影响。达尔文认为群落的生物多样性源于共出现种的生境多样性，而这种多样性也将由于资源的有效利用导致更大的群落生产力 (见 McNaughton, 1993)。但真正有关这方面的激烈争论则始于本世纪的 50 年代。

#### 1. 50 年代的假说

1955 年，MacArthur 首次提出了由一个群落所形成的生态系统中的物种多样性与稳定性之间的相互关系 (MacArthur, 1955)。他在做群落学研究时发现一些群落的物种多度保持恒定，而在另一些群落中则表现出有很大的变化。他把前者称为稳定的群落，而把后者称为不稳定的群落。群落的稳定性基本上取决于两个因素，首先是物种的多少，其次是物种间相互作用的大小。对于一个物种较少的群落，物种间的相互作用对于该群落的稳定性可以起到一定的弥补作用，但这种作用是有限的。这可以极地生长的群落为例。而对于一个物种较多的群落，即使物种间的相互作用极其专一（即物种间的相互作用相对较小）时，群落也能保持稳定。这种情形可以热带群落为例。因此，MacArthur 认为，一个群落内所含物种的多少对它的稳定性所起的作用是本质的，而物种间的相互作用或联结则对一个群落的稳定性起到一个补充的作用。

几乎在同时，英国著名动物生态学家 Elton (1958) 根据他对物种侵入的研究，也提出了与 MacArthur 相类似的假说。Elton 认为对于一个相对较简单的植物或动物群落，易于受毁灭性的种群波动的影响，因而抵御外来种侵入的能力较弱。为证明他的假说，他提出了六条证据，第一，描述种群动态的简单的数学模型本身是不稳定的；第二，在实验条件下，物种组成简单的群落要比组成复杂的群落易于灭绝，同时，为使捕食者和猎物能够共存，需要一定的生境复杂性；第三，小的岛屿比大陆地区更容易受到外来种的侵入；第四，在物种组成简单的农田生态系统中（特别是由单一作物构成的群落），外来种的侵入和某一种群爆炸式繁殖更加常见；第五，与温带和亚极地的群落相比，高度多样的热带群落的稳定性受种群密度波动的影响更小；第六，为控制害虫而大量使用的农药大大地简化了群落，由于某些捕食者种群的失去，导致了处于抑制状态种群的过量繁殖。这种情形在农田和果园等人工群落



里出现。Elton 的这一思想早在他出版的《动物生态学》一书中就有所体现 (Elton, 1927)。

在 MacArthur 和 Elton 之间, 尽管提法有很大的不同, 但可以说是异曲同工。MacArthur 的稳定性是指一个群落内种类组成和种群大小保持不变; 而 Elton 的稳定性是指一个群落难于受外来种的侵入, 其结果也是种类组成和种群大小维持恒定。

### 2. 70 年代的争论

MacArthur 和 Elton 的多样性—稳定性假说自从提出后, 一直到七十年代中期, 一直被奉为生态学上最有影响的信条 (McNaughton, 1988), 甚至被称为“核心准则”。Margalef (1968) 还发现 MacArthur 的假说在生态系统的研究中有更加广泛的应用, 并对该假说作了进一步的阐述。1969 年还在美国的 Brookhaven 专门举行了有关物种多样性同生态系统稳定性之间关系的研讨会。但由于生态系统是一个开放系统 (Bertalanffy, 1950), 具备了系统的一般特征。Gardner 和 Ashby (1970) 提出, 对于一个百分之百联结的系统 (系统中每一个种与其它种都有相互作用), 每增加一个种, 不稳定的可能性将增加  $2^{n-1}$ 。当然, 对于一个生命系统, 联结是不可能达到百分之百的。一个多物种的系统, 其稳定性将取决于系统内物种间的联结作用。但联结作用对系统稳定性的影响也是有限度的。当一个系统的物种数等于 10 时, 如果系统内物种联结超过 13% 时, 系统立即从稳定变为不稳定。May (1972) 进一步强调了 Gardner 等人的结论, 并进一步论述了物种数 (S)、种间联结 (C) 以及作用强度 ( $\beta$ ) 对系统由稳定状态变为不稳定状态的过程中所起的作用 (式 1)。满足该不等式的系统被认为是稳定的系统。事实上, 系统中物种作用强度  $\beta$  是很难得到的, 因而通常假设  $\beta$  是一常量, 即不随着物种数 S 改变。May 把他的观点扩展成了

$$\beta (SC)^{1/2} < 1 \quad (1)$$

《Stability and Complexity in Model Ecosystems》(May, 1974) 一书, 不仅从理论上详细地描述了在多种群模型中, 系统复杂性和稳定性之间的关系, 还有一个最大的特点是, 他将控制论中物理系统稳定性的分析方法应用到了生命系统, 为生态学研究提供了一个新的手段。May 认为, 作为数学上的一个常识, 复杂性的增加, 将不可避免地削弱系统的稳定性。而在一个没有普适系统的自然界, 种群稳定性不可能肯定与营养水平的复杂性以及植物和动物的多样性有关。因此, Elton 的六条论据是经不起进一步推敲的。由于一个自然的生态系统, 实际上是很长时间的共同进化的产物, 因此总可以找到一些并非典型的例子来支持 MacArthur 和 Elton 这样的假说。关于这方面理论上的研究, 在七十年代至八十年代初, 可以说是风靡一时, 可以随便举出很多例子 (Hastings, 1982; Cohen 和 Newman, 1985; Roberts, 1974; McNaughton, 1978; Roberts 和 Tregonning, 1980; )。不过, 尽管 May 的数学逻辑和理论推导多么严密, 他的理论的最大缺陷是没有考虑真正生态系统的调节机制。另外由于生态系统往往是远离平衡态的, 因而与真实的生态系统相差甚远。

除了这两种明显对立的观点以外, 有关物种多样性和生态系统稳定性的关系上还存在一种介于这两者之间的观点, 即适度稳定, 认为太多的多样性或太低的多样性都可能不利于一个生态系统的稳定, 而适度多样则可使系统最容易达到稳定 (Odum, 1975)。这种关系还可能与外界因子有关, 例如对于一个具有不断的外界能量和养分输入的生态系统, 低的多样性可能更有利于该生态系统的稳定; 而一个生态系统受到了能量供给的限制, 或者同时又依赖



## 第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology, Beijing, China

于养分的内部再循环, 此时, 高的多样性有利于其稳定。因此, Odum 认为多样性和稳定性之间的任何正向关联都只是次生的关系, 而不是原生的。由于 Odum 的这—种观点的本身存在很大的不确定性, 因而没有得到太多的响应。

### 3. 引起争论的部分原因

在物种多样性和生态系统稳定性两者关系问题上所产生的争论, 后来被解释成是由于多样性或复杂性与稳定性等概念的不够精确和模糊所造成的。传统上根据系统的特征, 稳定性有以下几种表述, 即弹性、抗性、持久性和变异性。弹性是指一个稳定的系统在受到扰动后回到原来平衡状态的快慢; 持久性是指一个系统受到扰动后, 在产生变化之前所能维持的时间; 抗性是指一个系统在给予扰动后, 产生变化的大小; 而变异性则是指一个系统在被施予扰动后, 种群密度随时间变化的大小。因此, 假如一个系统是稳定的, 那么该系统应该具有较大的弹性, 或者较大的持久性, 或者较大的抗性, 或者较小的变异性。由于这些定义本身的抽象性而使得它们被应用时有各种各样的解释, 造成了很大的混乱。

Pimm (1982, 1984) 指出, 形成多样性—稳定性关系的两种相互对立的假说的原因在于多样性、复杂性和稳定性在生态学上有许多不同的定义。Grimm 和 Wissel (1997) 曾经总结了 70 个不同的稳定性概念的 163 种定义。Elton 的种群密度的恒定性和 MacArthur 的生态过程的恒定性 (均衡性) 是稳定性的两个主要的方面。群落稳定性最原始的概念是指群落受到干扰后, 种群密度回到平衡点的条件。生态系统中任一物种几乎都能抵御一定水平的生物或非生物因子的扰动, 许多研究就认为在一些小的扰动下, 种群密度能自动回到平衡点的情形称为稳定, 但确切地说, 应称为持续性, 这实际上是一种局部稳定, 而不是全局稳定。事实上, 当不同的作者谈及稳定时, 往往会应用一些看来相似, 但有区别的概念, 因而常常引起混淆。稳定性目前被认为是整个生态学上最模糊的术语 (Grimm 和 Wissel, 1997)。根据系统学理论, 生态系统的稳定性可以被定义为生态系统受到扰动而离开原来状态后仍回到原点的能力, 因而与生态系统的脆弱性概念相反 (Nilsson 和 Grelsson, 1995)。根据此定义, 生态系统的稳定性总是与系统受到外界的干扰分不开的。但由于稳定性概念不仅具有丰富的内涵, 还具有广泛的外延, 使得其表现形式千变万化, 完全因人而异。

### 4. 多样性—稳定性关系的最新研究进展

直至今日, 有关多样性和生态系统稳定性相互关系的争论还没有停止, 而且似乎不太可能在短时间内得到最后结论。尽管争论仍在继续, 但却逐渐接近。普遍认为, 多样性的增加或减少, 对一个生态系统所造成的影响的大小取决于所增加或减少的物种在该生态系统功能过程中的作用或地位。一个生态系统增加或减少一个物种后能否保持稳定, 可能取决于增加或减少物种的特性, 是关键种, 还是普通种、共生种或者是冗余种。这样, 随着一个生态系统中物种数的减少, 其稳定性有可能增加, 也有可能降低, 而且物种多样性对生态系统稳定性的作用可能随不同地区的生境, 如热带、温带或者极地生境而改变 (Schulze 和 Mooney, 1993)。单个物种的功能, 而不是所有物种的数目, 对维持生态系统养分和物质循环的功能是十分重要的, 但演替过程中替代物种密度制约型的补偿作用可以缓冲物种丢失所造成的不良影响。一个最新的研究还指出, 对于一个生态系统的生产力或生物量等特征的稳定性必然



## 第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology, Beijing, China

随着物种多样性增加而增加,即使没有物种间的相互作用。原因是统计学上的平均使得物种多度的波动变小了(Doak 等, 1998)。当然, Tilman (1998) 对此提出了不同的看法, 这里涉及到了一些统计学的内容, 故不再赘述。

在生物多样性(物种多样性)与生态系统功能的关系问题上, 一直困扰着我们的一个难点是, 生物多样性的自然生态系统的功能过程中起到显著的重要作用, 以及一个生态系统中的生物多样性可以减少到何种程度仍不致影响生态系统的正常功能(Hobbs 等, 1995)。同时, 要了解生态系统在生物多样性保护中的作用, 也牵涉到一个一直是生态学家渴望解决的问题, 那就是“物种与生态系统是如何连接的”, 或者说物种是如何在生态系统中发挥其作用的。有关内容的研究已经被列为 Diversitas 的 5 个核心计划之首(Loreau 和 Olivieri, 1999)。

有关生态系统功能与物种丰富度的关系, Lawton (1994) 曾综合了 4 个假说: 分别为冗余种假说, 铆钉假说, 不确定假说和零假说。铆钉假说是由 Ehrlich 和 Ehrlich (1981) 提出的。该假说认为物种多样性就象一个飞机上的铆钉。每一个铆钉在飞机上都起着虽然小但显著的作用, 任何一个铆钉的丢失对飞机的功能都有一定程度的削弱。这就意味着该假说把所有种都看成是同等重要的。但许多研究者认为这样做是很不明智的, 因为对任何一个物种给予相同的注意力在生态学上是不可思议的(因为物种数目的巨大), 在技术上也是不可行的。于是 Walker (1992) 提出了冗余的假说, 认为生态系统中的许多种可能是多余的, 与飞机上的铆钉相比, 生态系统中的一个物种更象一个乘客, 一个飞机的正常工作只需要一些诸如驾驶员等起关键作用的成员就可以了。不过到目前为止, 支持任何一个假说的直接证据都很少。如果把两个假说作为物种与生态学功能关系的两个极端, 那么或许, 实际的情形可能是介于两者之间。不确定假说表示生态系统功能随着生物多样性变化而变化, 但变化的大小和方向却是不能预测的。而无效假说则是指生态系统中物种的去除或增加对生态系统的功能没有影响, 或者说生态系统功能对物种数目不敏感。除了这四个假说外, 还有非线性假说, 认为生物多样性与生态系统功能过程之间的关系呈不规则的曲线状; 补偿/关键假说认为一旦一个关键物种在生态系统功能过程中作用消失时, 一些补偿物种很快取而代之; 驼峰形关系假说则认为生态系统功能过程在低多样性时可能最大, 也有可能最小, 而当多样性达到最大时, 生态系统功能过程特征则处于两个极值之间。这些假说虽然各有区别, 但基本说明了这样一个事实, 即两者(多样性和生态系统稳定性)之间关系的复杂性。

为了证明物种多样性与生态系统功能之间的关系, Naeem 等 (1994) 设计了一些人工系统, 验证物种数目对净初级生产的影响, 发现多物种系统比单优种的具有更高的生产力(也见 Kareiva, 1994)。Tilman 及其合作者同样进行了一系列的草地实验, 证明多物种系统具有更大的稳定性(生产力水平的稳定性)(Tilman 和 Downing, 1994; Tilman, 1996; Tilman 等, 1997a, 1997b)。但该结论很容易受到一些非生物因素的影响, 从而掩盖真实的原因(Loreau, 1998)。但有关专家则认为, 在前者的实验中, 生产力的提高是由于植物形态建成上的更大的复杂性, 而不是单纯物种数目的增加导致了多物种系统的更多的物质生产。而后的实验也证明了多物种系统的稳定性事实上是通过非耐旱种类生产降低后, 而耐旱种类生产的增高这样一种**补偿机制**, 而不是单纯的物种数量, 才得以维持生产力的稳定性的。这与 Loreau (1998) 的研究结果相似, 该研究发现单纯植物种类的丰富度并不一定能增强系



## 第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology, Beijing, China

统的功能,而决定生态系统功能的则可能是物种在分布空间上的**互补性**。这样的观点是可能成立的,因为生态系统一直被看作一类可适应、可调节或具有弹性或塑性的系统(Levin, 1998; Bonabeau, 1998),这里可能又回到了有关生态系统稳定性的问题。Hooper 和 Vitousek (1997) 的研究也都得到了类似的有关物种多样性与生态系统功能之间关系的正面结论。假如在一个营养级水平上,一个物种在另一个物种消失后能及时地调整其生态位,系统的初级生产将可能不受影响(Mikola 和 Setälä, 1998);反之,则降低初级生产。一旦初级生产受到影响,系统的次级生产也因此降低。根据冗余种假说,剩余物种对其生态位的调节是可能的。McGrady-Steed 等(1997)通过实验从生态系统可预测性的角度为上述结论提供了进一步的证据。类似研究还牵涉到更加复杂的内容,例如营养级水平的多样性、营养级之间的连续性、物种在营养级水平的生态等效性等(Naeem 和 Li, 1998)。

### 5. 有关研究的存在问题

确切地说,以上的假说或者实验都具有一定的主观性或片面性,主观性事实上是不言而喻的,缺乏事实依据,而片面性则来源于实验系统的人为修饰,或者是系统的过分简化,再或者是系统并没有考虑到所有其它生物,尤其是土壤动物和微生物(Beare 等, 1995; Bengtsson 等, 1997; Bloemers 等, 1997; Bardgett 和 Shine, 1999),营养级的数目(Wootton, 1998),不同营养级物种间的相互作用(Sieman 等, 1998)等,因而与实际的系统相差甚远,当然这些研究无疑是有意义的。国际上曾就土壤和沉积物中的生物多样性及与生态系统之间的关系的问题于 1997 年在荷兰召开了一个国际会议(Freckman 等, 1997)。会议强调了研究物种多样性在生态系统功能过程中所起作用的重要性,并有了一些开拓性的工作(Snelgrove 等, 1997; Palmer 等, 1997; Brussaard 等, 1997)。同年在美国,同样的内容成为美国科学进展协会(AAAS)的一个年会主题(Groffman, 1997)。会议同样反映了一个事实,即我们对土壤或沉积物中的生物多样性了解甚少,更不要说对它们在生态系统功能中所起的作用有任何深入的了解。另外,在有关物种多样性和生态系统功能之间的关系问题上,通常把注意力放在物种对生态系统功能的影响上,但生态系统功能也可能对物种多样性产生影响,例如生产力高的立地被发现容纳更多的物种(Srivastava 和 Lawton, 1998),类似的问题已经在生物多样性的形成机制中得到了讨论。生物和非生物之间的相互作用常增加了实验的设计和解释的困难(Huston, 1997),一些实验常含有一些隐含的处理。此外,研究结果还可能受实验设计的影响(Allison, 1999)。甚至还有认为高的物种丰富度本身并不是生态系统的特征,而是与某种特殊情形有关的种群过程的函数(Grime, 1997)。

一个物种的优势度、多度,或者是生物量以及生产力可能会很自然地作为在生态系统中的功能测度。虽然目前的研究还很难证明哪一个物种可能影响生态系统的功能,但用生物量或生产力来作为一种指标恐使人误入歧途(Grimm, 1995)。也许科学会对这个问题能提供一个精确的理解,但遗憾的是人类对改变自然的速率高于对其理解的进程。因此,弄清生物多样性和生态系统功能的现存概念,提出可行的假设指导经验上的研究变得十分迫切。由于自然系统的复杂性,即使对于生态学家们来说,要了解一个物种在生态系统的功能过程中究竟起什么样的作用,以及不同物种在生态系统功能中贡献的可能重叠也倍感困难。

对有关物种在生态系统的功能中所起作用的认识上,目前存在着两种假设。假设 1: 重



## 第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology, Beijing, China

要生态系统功能的维持依赖于生物的多样性 (Ehrlich 和 Ehrlich, 1992)。对于该假设的验证主要通过一些物种的丢失对生态系统功能特征的影响来进行。假设 2: 简单生态系统 (低物种多样性) 也同样可以完成复杂生态系统 (高物种多样性) 的基本功能 (Solbrig, 1992)。该假设与零假设类似, 认为一个生态系统中所有超过一定的必需数量以上的物种都是冗余种。但任何一种假设的检验都最终被证明并不容易, 原因是类似的实验很难被重复。

生态系统是一个高度等级化的系统, 随着等级层次的升高, 生物多样性和生态系统功能之间的连接也变得愈加复杂。生物多样性在功能上的显著性可能要大于组成该多样性的单个物种的贡献之和, 这就是所谓的“整体作用大于部分之和”的整合生物学的观点 (Pace 和 Groffman, 1998)。例如, 任何单个个体的去除或增加在过程速率上的影响很小, 但其累计效应并不是那样的简单。任何生物多样性层次上的丢失或增加的影响也是其它物种如何对这种多度变化响应的结果。于是, 对生态系统功能过程中生物多样性作用的分析不能仅仅考虑该多样性的个别成分的作用, 还必须考虑不同分类群之间的作用以及区域多样性不同组成是如何对群落中其它成员多度的变化产生影响。另外, 还应该考虑多样性在更大尺度上的作用, 例如景观斑块和多样性可能在生态系统功能过程中是一个重要的组成成分, 但目前还可能无暇顾及。

时至今日, 连接生物多样性丢失和主要生态系统过程或群落功能的资料还很欠缺 (Blondel 和 Aronson, 1995)。由于这些资料的缺乏, 许多有关生态系统中不同组分的重要性, 以及生物多样性的快速丢失对生态系统的功能的可能后果等有关的结论仅建立在假设的基础上。为了阐明生物多样性与生态系统功能之间的相互关系, 我们需要了解, (1) 能量、养分和水分是如何在系统中流动的, 这是生态系统功能的精髓; (2) 确定种群内和种间有关有机体的种类、数量和作用强度。种间的这些相互作用保证了太阳辐射和其它资源的吸收、利用和流通。冗余的存在可能是普遍的, 而冗余意味着生态系统有一个内在的补充物种丢失的缓冲能力 (Lawton 和 Brown, 1993)。但是, 我们可以很自然地想到, 这种缓冲能力将是有限的, 即物种丢失存在一个阈值。超过这个阈值, 将导致系统质的改变, 这在群落或生态系统发展过程中称为演替。对于一个生态系统的不同演替阶段, 一个阶段的功能群或关键种并不一定是另一个阶段的功能群或关键种 (Aronson 等, 1993)。关键种在生态系统中所起到的作用与它们的多度无关, 它们的丢失将导致整个系统的功能失衡 (Paine, 1966; Bond, 1993)。

生物多样性和生态系统功能之间连接的研究所面临的另一个困难是尺度问题。生态系统是高度异质性的, 群落在时间和空间上又是高度变化的 (Lacroix 和 Abbadie, 1998)。物种多样性的研究尺度与生态系统功能的尺度可能会不相吻合, 而扰动可能对生态系统的结构和功能有更加长远的影响。这些都加深了了解有关物种多样性和生态系统功能之间关系的困难。生物多样性丢失的生态系统功能的影响被认为比全球变化的结果更难以捉摸 (Schlapfer 等, 1999), 因此对所得的有关的解释及其应用审慎。

### 三、物种在生态系统功能过程中的作用

任何一个生态系统都是由许多物种组成的, 生态系统的功能过程离不开物种。但生态学家们普遍相信, 不同物种在生态系统功能过程中的作用是有所区别的, 即物种有主要和次要



之分。例如，在群落生态学或植被生态学上，常将一个群落中的物种分成优势种和非优势种，或者建群种和伴生种。这些概念虽然与下文将要讨论的关键种，冗余种等的概念有所区别，但很容易使人们产生一个印象，当然事实上也可能如此，即不同的物种在一个生态系统的功能过程中的作用大小有很大的不同。

### 1. 生态系统中的关键种

目前物种得到保护的原因主要根据其稀有性、特有性、大型、吸引或者重要的经济价值。这些物种得到保护无一不是从物种结构的特征考虑，而没有从物种在生态系统功能过程中的作用来考虑，但一些物种在生态系统中所起的生态学作用被认为是不可忽略的，而生态系统功能的维持对其它物种的保护又是至关重要的。这些具有重要生态学意义的物种被称为**关键种**(Bond, 1993)，它们的种群或者支撑或者足以可以改变生态系统的主要格局(Khanina, 1998)。“关键”的含义无非是表明什么的重要性(Hurlbert, 1997)，在此即为一个种在维持生态系统结构与功能中的重要性。关键种概念从字面上来看是比较清楚的，但仔细分析，就会发现其隐含着的一些不确定性。如关键种概念的模糊性，关键种和非关键种之间的二重性以及在实际研究中应用的困难等(Hurlbert, 1997)。

自从 Robert Paine (1966, 1969) 最早提出有关**关键捕食者**的概念后，在保护生物学的研究中，关键的概念被扩展到了物种，即**关键种**。关键种的活性和多度基本决定了一个群落或生态系统的整体性和稳定性，而它们的人为去除或意外丢失将不仅导致其它物种的进一步丢失，还有可能导致整个群落或生态系统的崩溃(Mooney 等, 1995)。关键种可能是稀有种，但也可能是常见种；可能具有普通的养分需求或食性，也有可能具有专一的养分需求或食性。曾经一度被赞同的“多样性导致稳定性”的假说由于关键种的存在而失效(Paine, 1969)。

关键种可能有如下的特征，它决定了系统演替的镶嵌格局，其生命活动也决定了系统能量的流动和物质的周转以及它们存在的时空尺度上的主要变化。关键种的种群镶嵌具有最大的时空维度，其它物种因此而成为从属种(Smirnova, 见 Khanina, 1998)。关键种可以是植物、动物、微生物，甚至已经扩展到了非生物因子如**关键资源**(如盐渍地和矿物质库对野生动物舔盐特性, Primack, 1993)。Bond (1993) 总结了主要关键种的形式，包括关键捕食者、关键草食动物、关键病原体、关键竞争者、关键共生者(植物、散布者和传粉者)、关键土壤搬运者、关键的系统过程驱动者以及关键的非生物过程等。

由于关键种的特殊性，使得有时对一些关键种的确定是极为困难的。另外，一些关键种将对其它哪些物种产生较大影响的预测也被证明是十分困难的。但可以有以下一些原则：

(1) 长期生存物种相对竞争能力的识别；(2) 如果这些种不是群落的优势者，则确认影响及阻止其成为优势者的原因；(3) 原因可能是如下之一，幼苗、幼树形态建成所需空间的可获得性，一些影响因子对物种表现的分异作用(Bond, 1993)。坦率地说，上述的所谓原则是十分模糊的，并且缺乏可操作性。但可以有一个比较简单的判据，即任何因素(任何物种或非生物因子)的增加或去除改变了竞争优势者的多度，或导致局部的物种丢失的演替变化的，可以称为关键种。

如果将关键种与功能群结合起来考虑，一个关键种实际上是没有冗余的一个功能群





(Chapin, 1992)。而如果每个功能群只有一个物种组成时,那么意味着该系统每一个种都将是关键种,因为任何一个种都是不能缺少的。有观点认为,关键种应是生物多样性保护的优先考虑(Primack, 1993)。虽然关键种不是濒临灭绝或受威程度较高的物种,关键种的划分不能作为生物多样性保护的依据,但很显然对它们的关注仍是保护生物多样性成功与否的关键。

### 2. 生态系统中的冗余种

物种在生态系统过程中的冗余概念被认为是最麻烦的一个概念,因为它与传统的以单一物种生态学为重点的思想冲突(Naeem, 1998)。冗余意味着超过了需求。从根本上来说冗余是与生态系统的“铆钉”假说或者“关键种”的假说有冲突的,因为铆钉假说认为每一个物种的去除对生态系统的功能都有一定程度的影响,而关键种的假说则认为不同物种对生态系统功能的贡献上有明显的差异,有些物种的存在对生态系统的功能过程是至关重要的。而生态系统的冗余概念则强调生态系统可以允许一定程度的物种丢失而不致影响其正常的功能过程。不过,在不同生态学过程之间确定究竟适合铆钉假说还是冗余种假说却是极其困难的(Lawton 和 Brown, 1993)。

组成生态系统的功能群究竟至少需要多少物种才能完成其正常功能,对这个问题目前似乎还很难有一个确切的估计。但如果一个生态系统没有达到最大物种补充状态,那么其动态丰富度也将降低(Woodward, 1993),这样就会给物种侵入提供了可能。一个生态系统可能会存在有一定程度的冗余,但冗余种并不一定意味着可以任意去除。事实上,在大多数生态系统中,生态系统的整个功能可能仍然可以维持,即使物种的数量有一定程度的减少。然而,物种多样性对生态系统在不断变化环境条件下的生存是极为重要的,冗余的一个重要作用是为系统“投了保”(Chapin, 1992),从这个意义上来说,一个生态系统的物种可能并不存在任何冗余。

冗余种的存在已经在一些实验中得到了验证。Sullivan 和 Zedler (1999) 通过采用聚类分析的手段,将一个地段的 8 个盐生植物分成 2 个功能群。通过比较这 2 个功能群中各个植物的生物量和 N 的积累等功能特征,发现至少有 2 个种在系统功能上是冗余的。

但是对待冗余种在生态系统功能过程中的作用问题似乎还存在着很大的不一致。在一个功能群中物种的冗余并不能成为可以丢失它的理由(de Leo 和 Levin, 1997)。以前那种认为冗余种可以丢失而不影响生态系统功能过程的想法(Walker, 1992),正逐渐被**生态系统可靠性**的观点代替。生态系统可靠性的观点认为一个生态系统功能过程的可靠性随着该系统中冗余种的增加而增加。而 Naeem (1998) 则更进一步认为,我们应该接受物种的冗余,并领悟到冗余是生态系统至关重要的特征必须受到保护。从这个意义上讲,冗余是一个容易引起误解的概念,尤其是对保护经营者和政治家,因此它被用于保护生物学实际上是很危险的(Gitay 等, 1996)。被认为是冗余的物种通常与其它物种的连接是十分微弱的,不容易为人所觉察,但这些连接在维持生态系统的持久性和稳定性上却是十分重要的,因为它们可以弱化资源及其利用者之间的波动(McCann 等, 1998)。同时,它们还有可能将生态系统结构和功能过程的时空变异放大而产生强烈的作用(Berlow, 1999)。形象地说,它们可以被认为是一种胶水,将自然群落平稳地连接在一起。



### 3. 生态系统工程师

生态系统工程师是指那些生物，它们通过改变生物或非生物物质的物理状态直接或间接调节资源对其它生物的可获得性 (Jones 等, 1994; Lawton, 1994)。在这一过程中，它们可能或改变，或维持，也可能建立新的生境。根据此定义，构筑土丘的蚂蚁 (Dangerfield 等, 1998)，甚至连肉眼看不见的病原体也可能被认为是生态系统的工程师 (Thomas 等, 1999)。生态系统工程师可以分成两类，一类是自生的，它们通过自生的结构改变环境，如它们的存活或死亡的组织。另一类则是异源的，它们通过采用机械或其它方式将生命或非生命物质从一种物理状态转变成另一种物理状态，从而改变整个环境 (Lawton, 1994)。

生态系统工程师最典型的例子是北美地区的河狸 (*Castor canadensis*) 了。河狸属于异源工程师，它们将树叶和树枝等物质，从一种物理状态 (存活或死亡枝条) 转变成另一种物理状态 (河狸所筑的坝)，这个工程的结果是它们将原来连通的整个河流生态系统分割开来。蚯蚓也是一种典型的异源工程师。它们的钻洞、混合和搬运等活动改变了土壤中的矿物质和有机成分，为种子萌发提供更加安全的场所，影响养分循环，改变水文，影响水分的排出等。

自生工程师比较普遍，但也因此而比较模糊。例如一个生长森林中的树木和一个珊瑚礁的珊瑚。树木和珊瑚为其它无数生物提供了食物和生活的空间。然而，森林和珊瑚的发育改变环境和许多其它资源的分布和多度。这种改变形成了自生的工程。树木改变了水文，养分循环和土壤的稳定性，以及湿度，温度，风速和光照的格局，而珊瑚也改变潮汐的速度，淤泥化速率等。事实上，几乎没有哪一个生态系统没有一个或几个“工程师”的。但很显然并不是所有生态系统中的物种都成为生态系统工程师。Lawton (1994) 总结了 6 个影响生态系统中的物种成为工程师的因子，分别为 (1) 个体单位活性的生命时间；(2) 种群密度；(3) 种群的空间分布；(4) 种群出现某立地的时间长度；(5) 原工程师对系统作用的耐久力；(6) 受改变的资源流动的数量和种类，以及依赖其上的物种数。显然一些物种具有大的单位作用力，种群密度高，分布广而生活时间长，影响多种资源流动则是最明显的自生工程师。

生态系统工程师概念与其它诸如关键种、冗余种等概念不同的是，不仅注重物种间的相互作用，更重要的是还考虑物种与环境之间的作用 (Brown, 1995)。一个生态系统的工程师可能也是生态系统的关键种，如河狸、金花鼠、蚂蚁、美洲野牛，也可能是生态系统的功能群，如绿色植物，一些固氮微生物。但这两类生态系统工程师之间有一些区别，河狸坝、金花鼠和蚂蚁土丘和美洲野牛洼地的建设被称为物理工程，而营养作用则可以称为化学工程。虽然一个物种可能成为一个生态系统当前结构和动态中心的思想已经并不是什么新内容了，但生态系统工程师概念无疑是一个有效的方法 (Dangerfield 等, 1998)。

### 四、结论

物种在生态系统功能过程中的作用无疑是重要的，如果没有植物、动物以及微生物，生态系统也就不存在了，更谈不上生态系统的功能过程或者是对人类提供的服务了。因此，物种对生态系统的结构和功能都是必不可少的。那么，究竟需要多少物种才能完成生态系统的功能？到目前为止还没有一个确定的答案，而且对不同的生态系统的数目可能也有所不同，但关键是我们无法弄清目前自然界存在的生态系统共有多少物种。但即使这样，我们还是可



## 第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology, Beijing, China

以进行一些理论上的探讨以及进行一些有关的实验。

首先,相似的物种在完成生态系统功能过程中所起的作用是不同的,定义其中的一些为关键种,并且断定关键种的丢失对一个生态系统功能过程的影响将是致命的。除了关键种以外,其它的有时被称为冗余种。之所以称为冗余是因为它们一旦被丢失对生态系统的正常功能过程的影响很小。那么对于一个生态系统来说,是否这些种就可以不要?对此没有最后定论,但大多数的观点认为一个生态系统的冗余种就象一个家庭的“存折”一样,虽然不是现在就需要,但迟早是有用的。另一个比喻则是“保险”,一个生态系统的冗余种的存在等于在保险公司投了保。两个比喻基本上表达了冗余种在生态系统中的作用。

其次,生态系统的物种数(物种多样性)是否会影响生态系统的稳定性,影响的方向?有关这方面的争论已经持续了40多年了,但目前仍无定论,或可以说双方激战正酣。但越来越多的人则采用折中的观点,表示在物种丰富度和生态系统稳定性的关系上还存在着明显的不确定性。

第三,由于组成生态系统的巨大的物种数目,分别研究它们在生态系统中的功能就目前我们的能力是不可能的。因此,对生态系统的物种进行分组是十分明智的做法。功能群的划分与分类群无关,它主要根据物种在生态系统中所完成的功能进行分类,同时,功能群的划分也是十分主观的。

总结以上3点,我们认为,首先,物种的丢失可能改变或伤害生态系统的过程,降低其抗击任何极端事件,以及受这些事件影响后恢复的能力,无论这些物种的作用大还是小,与生态系统中其它物种间相互作用的强还是弱;其次,一些生态系统确实依赖于一些物种(关键种,工程师)现象的存在说明了物种对生态系统功能贡献的大小有显著的不同。

**致谢:** 中国科学院植物研究所白永飞博士提供了部分资料,特此致谢!

### 参考文献

- Allison G.W., 1999, The implications of experimental design for biodiversity manipulations, *American Naturalist*, 153(1): 26-45.
- Aronson J., C. Floret, E. Le Floch, C. Ovalle, and R. Pontanier, 1993, Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems, I A view from the south, *Restoration Ecology*, 1: 8-17.
- Bardgett R.D., and A. Shine, 1999, Linkages between plant litter diversity, soil microbial biomass and ecosystem function in temperate grasslands, *Soil Biology and Biochemistry*, 31: 317~321.
- Beare M.H., D.C. Coleman, D.A. Crossley, Jr, P.F. Hendrix, and E.P. Odum, 1995, A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling. The significance and regulation of soil biodiversity (H.P. Collins, G.P. Robertson, and M. J. Klug editors), : Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 5~2 2.
- Behan-Pelletier V., and G. Newton, 1999, Linking soil biodiversity and ecosystem function-The taxonomic dilemma, *BioScience*, 49(2): 149-153.
- Bengtsson J., H. Hones, and H. Setälä, 1997, The value of biodiversity, *Trends in Ecology and Evolution*, 12(9): 334-336.
- Berlow E.L., 1999, Strong effects of weak interactions in ecological communities, *Nature*, 398: 330-334.
- Bertalanffy L., 1950, The theory of open systems in physics and biology, *Science*, 111: 23~29.
- Bloemers G.F., 1997, The effects of forest disturbance on diversity of tropical soil nematodes. *Oecologia*, 111: 575-582.
- Blondel J., and J. Aronson, 1995, Biodiversity and ecosystem function in the Mediterranean Basin: human and non-human determinants. *Mediterranean-type ecosystems: the function of*



## 第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology, Beijing, China

- biodiversity (G.W. Davis, and D.M. Richardson editors). *Ecological Studies* Vol. 109, Springer, Berlin, 43-119.
- Bonabeau E., 1998, Social insect colonies as complex adaptive systems, *Ecosystems*, 1(5): 437-443.
- Bond W.J., 1993, Keystone species. Biodiversity and ecosystem function (E.-D. Schulze, and H.A. Mooney eds), *Ecological Studies* Vol. 99, Springer, Berlin, 237-253.
- Brown J.H., 1995, Organisms as engineers: a useful framework for studying effects on ecosystems? *Trends in Ecology and Evolution*, 10(2): 51-52.
- Brussaard L et al, 1997, Biodiversity and ecosystem functioning in soil, *Ambio*, 26(8): 563-570.
- Chapin III F.S., 1992, Biodiversity and ecosystem processes, *Trends in Ecology and Evolution*, 7(4): 107-108.
- Christensen N.L., Jr and J.F. Franklin, 1997, Ecosystem function and ecosystem management. Ecosystem function and human activities: reconciling economics and ecology (R.D. Simpson, and N.L. Christensen, Jr. editors), Chapman & Hall, New York, 1-23.
- Cohen J.E. and C.M. Newman, 1985, When will a large complex system be stable, *Journal of Theoretical Biology*, 113: 153-156.
- Costanza R., R. d'Agre, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R.V. O'Neill, J. Paruelo, R.G. Raskin, P. Sutton and M. van den Belt, 1997, The value of the world's ecosystem services and natural capital, *Nature*, 387: 253-260.
- Dangerfield J.M., T.S. McCarthy and W.N. Ellery, 1998, The mound-building termite *Macrotermes michaelseni* as an ecosystem engineer, *Journal of Tropical Ecology*, 14: 507-520.
- de Leo G.A. and S. Levin, 1997, The multifaceted aspects of ecosystem integrity, *Conservation Ecology* (online), 1(1): r3.
- 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(3): 264-276.
- Ehrlich P.R. and A.H. Ehrlich, 1981, *Extinction. The causes and consequences of the disappearance of species*, Random House, New York.
- Ehrlich P.R. and A.H. Ehrlich, 1992, The value of biodiversity, *Ambio*, 21: 219-226.
- Ehrlich P.R. and E.O. Wilson, 1991, Biodiversity studies: science and policy, *Science*, 253: 758-762.
- Elton C.S., 1927, *Animal Ecology*, The MacMillan Company, New York.
- Elton C.S., 1958, *The ecology of invasions by animals and plants*, Chapman and Hall, London, 143-153.
- Freckman D.W., T.H. Blackburn, L. Brussaard, P. Hutchings, M.A. Palmer and P.V.R. Snelgrove, 1997, Linking biodiversity and ecosystem functioning of soils and sediments, *Ambio*, 26(8): 556-562.
- Gardner M.R. and W.R. Ashby, 1970, Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability, *Nature*, 228: 784.
- Gitay H., J.B. Wilson, W.G. Lee, 1996, Species redundancy: a redundant concept? *Journal of Ecology*, 84: 121-124.
- Grime J.P., 1997, Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens, *Science* 277: 1260-1261.
- Grimm N.B., 1995, Why links species and ecosystems? A perspective from ecosystem ecology, *Linking Species and Ecosystems* (C.G. Jones and J.H. Lawton editors), Chapman & Hall, New York, 5-15.
- Grimm V. and C. Wissel, 1997, Babel, or the ecological stability discussion: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion, *Oecologia*, 109: 323-334.
- Groffman P.M., 1997, Global biodiversity: is it in the mud and the dirt? *Trends in Ecology and Evolution*, 12(8): 301-302.
- Hastings H.M., 1982, The May-Wigner stability theorem, *Journal of Theoretical Biology*, 97: 155-166.
- Hobbs R.J., 1993, Effects of landscape fragmentation on ecosystem processes in the Western Australian wheatbelt, *Biological Conservation*, 64: 193-201.
- Hobbs R.J., D.M. Richardson and G.W. Davis, 1995, Mediterranean-type ecosystems: opportunities and constraints for studying the function of biodiversity. Mediterranean-type ecosystems: the function of biodiversity (G.W. Davis and D.M. Richardson editors), *Ecological Studies* Vol. 109, Springer, Berlin, 1-42.
- Hurlbert S.H., 1997, Functional importance vs keystone: reformulating some questions in theoretical biocenology, *Australian Journal of Ecology*, 22: 369-382



## 第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology. Beijing, China

- Huston M.A., 1997, Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity, *Oecologia*, 10: 449-460.
- Jones C.G., J.H. Lawton and M. Shachak, 1994, Organisms as ecosystems engineers, *Oikos*, 69: 373-386.
- Kareiva P., 1994, Diversity begets productivity, *Nature*, 368: 686-687.
- Khanina L., 1998, Determining keystone species, *Conservation Ecology* (online), 2(2): r2.
- Lacroix G. and L. Abbadie, 1998, Linking biodiversity and ecosystem function: an introduction, *Acta Oecologica*, 19(3): 189-193.
- Lawton J.H., 1994, What do species do in ecosystems? *Oikos*, 71: 367-374.
- Lawton J.H. and V.K. Brown, 1993, Redundancy in ecosystems, *Biodiversity and ecosystem function* (E.-D. Schulze and H.A. Mooney editors), Springer, Berlin, *Ecological Studies* Vol. 99. 255~270.
- Levin S., 1998, Ecosystems and biosphere as complex adaptive systems, *Ecosystems*, 1(5): 431-436.
- Loreau M., 1998, Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model, *Proceedings of National Academy of Sciences*, 95: 5632-5636.
- Loreau M. and I. Olivieri, 1999, *Diversitas: an international programme of biodiversity science*, *Trends in Ecology and Evolution*, 14(1): 2-3.
- MacArthur R., 1955, Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability, *Ecology*, 36: 533-537.
- Margalef R., 1968, *Perspectives in ecological theory*, The University of Chicago Press, Chicago.
- May R.M., 1972, Will a large complex system be stable, *Nature*, 238: 413-414
- May R.M., 1974, *Stability and complexity in model ecosystems*, 2nd ed. Princeton University Press, Princeton.
- McCann K., A. Hastings and G.R. Huxel, 1998, Weak trophic interactions and the balance of nature, *Nature*, 395: 794-798.
- McGrady-Steed J., P.M. Harris and P.J. Morin, 1997, Biodiversity regulates ecosystem predictability, *Nature*, 390: 162-165.
- McNaughton S.J., 1978, Stability and diversity of ecological communities, *Nature*, 274: 251-253.
- McNaughton S.J., 1988, Diversity and stability, *Nature*, 333: 204-205.
- McNaughton S.J., 1993, Biodiversity and function of grazing ecosystems. *Biodiversity and ecosystem function* (E.-D. Schulze, H.A. Mooney editors), *Ecological Studies* Vol. 99. Springer, Berlin, 361-383.
- Mikola J. and H. Setälä, 1998, Relating species diversity to ecosystem functioning: mechanistic backgrounds and experimental approach with a decomposer food web, *Oikos*, 83: 180-194.
- Mooney H.A., J. Lubchenco, R. Dirzo and O.E. Sala, 1995, Biodiversity and ecosystem functioning: basic principles. *Global biodiversity assessment* (V.H. Heywood editor), Cambridge University Press, Cambridge. 275-325.
- Naeem S., 1998, Species redundancy and ecosystem reliability, *Conservation Biology*, 12(1): 39-45.
- Naeem S. and S. Li, 1998, Consumer species richness and autotrophic biomass, *Ecology*, 79(8): 2603-2615.
- 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.
- Nilsson C. and G. Grelsson, 1995, The fragility of ecosystems: a review, *Journal of Applied Ecology*, 32: 677-692.
- Odum E.P., 1975, Diversity as a function of energy flow. *Unifying concepts in Ecology* (W. H. Dobben, R. H. Lowe-McConnell editors), Centre for agricultural publishing and documentation, Wageningen, 11~14.
- Pace M.L. and P. Groffman (editors), 1998, *Successes, limitations, and frontiers in ecosystem science*, Springer-Verlag, New York, 499.
- Paine R.T., 1966, Food web complexity and species diversity, *American Naturalist*, 100: 130-136.
- Paine R.T., 1969, A note on trophic complexity and community stability, *American Naturalist*, 103: 91-93.
- Palmer M.A. et al, 1997, Biodiversity and ecosystem processes freshwater sediments, *Ambio*, 26(8): 571-577.
- Pimm S.L., 1982, *Food webs*, Chapman and Hall, London, 47~49.
- Pimm S.L., 1984, The complexity and stability of ecosystems, *Nature*, 307: 321-326.
- Primack R.B., 1993, *Essentials of conservation biology*, Sinauer Associates Inc., Sunderland.



## 第二届现代生态学讲座 中国·北京

The second International Symposium on Modern Ecology. Beijing, China

- Roberts A., 1974, The stability of a feasible random ecosystem, *Nature*, 251: 607-608
- Roberts A., K. Tregonning, 1980, The robustness of natural systems, *Nature*, 288: 265-266.
- Schlapfer F., B. Schmid and I. Seidl, 1999, Expert estimates about effects of biodiversity on ecosystem processes and services, *Oikos*, 84(2): 346-352.
- Schulze E.-D., H.A. Mooney, 1993, Ecosystem function and biodiversity: a summary. *Biodiversity and ecosystem function* (E.-D. Schulze and H.A. Mooney editors),. Ecological Studies Vol. 99. Berlin: Springer. 497~510.
- Sieman E., Tilman D., Haarstad J., Ritchie M., 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *American Naturalist* 152(5): 738~750.
- Silver W.L., Brown S., Lugo A.E., 1996. Biodiversity and biogeochemical cycles. In: Orians GH, Dirzo R, Cushman JH (editors), *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests*. Ecological Studies Vol. 122, Springer, Berlin. 49~67.
- Snelgrove P. V. R. et al, 1997 The importance of marine sediment biodiversity in ecosystem processes, *Ambio*, 26(8): 578-583.
- Solbrig O.T., 1992, Biodiversity and global change and scientific integrity, *Journal of Biogeography*, 19: 1-2.
- Srivastava D.S. and J.H. Lawton, 1998, Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities, *American Naturalist*, 152(4): 510-529.
- Stork N., 1996, Introduction to biodiversity. *Biodiversity assessment: a guide to good practice* (A.C. Jermy editor), Vol. 1. HMSO, London. 1-43.
- Sullivan G. and J.B. Zedler, 1999, Functional redundancy among tidal marsh halophytes: a test, *Oikos*, 84(2): 246-260.
- Thomas F., R. Poulin, T. de Meeus, J.-F. Guegan and F. Renaud, 1999, Parasites and ecosystem engineering: what roles could they play? *Oikos*, 84(1): 167-171.
- Tilman D., 1996, Biodiversity: population versus ecosystem stability, *Ecology*, 77: 350-363.
- Tilman D. and J.A. Downing, 1994, Biodiversity and stability in grasslands, *Nature*, 367: 363-365.
- 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, 1998, Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequences? *American Naturalist*, 151(3): 277-282.
- Tilman D., C.L. Lehman and K.T. Thomson, 1997b, Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations, *Proceedings of National Academy of Sciences*, 94: 1857-1861.
- Walker B.H., 1992, Biodiversity and ecological redundancy, *Conservation Biology*, 6(1): 18-23.
- Woodward F.I., 1993, How many species are required for a functional ecosystem? *Biodiversity and ecosystem function* (E.-D. Schulze and H.A. Mooney editors), Ecological Studies Vol. 99, Springer, Berlin, 271-291.
- Wootton J.T., 1998, Effects of disturbance on species diversity: a multitrophic perspective, *American Naturalist*, 152(6) 803-825.