

生物多样性与生态系统稳定性研究进展*

高东** 何霞红

(云南农业大学农业生物多样性应用技术国家工程研究中心, 农业生物多样性和控制病虫害教育部重点实验室, 云南省植物病理重点实验室, 昆明 650201)

摘要 生物多样性和生态系统稳定性之间的关系是生态学的热门话题。围绕这一主题, 文章回顾了其研究历史及学术界的不同观点, 阐述了目前在理论和实验领域的主要工作结果、研究进展和存在问题。理论方面, 由于生物多样性和生态系统稳定性的概念是复杂而多层面的, 导致二者之间的关系仍然是复杂多样的。实验方面, 已有实验仅仅强调了少数几种类型的多样性和稳定性, 对多样性—稳定性关系的揭示有限。在生物多样性和生态系统功能的研究中, 重要的不只是结论, 还应包括其中所隐含的机制。未来的主要挑战是搞清生物多样性动态、生态系统过程和无机因子如何相互作用。

关键词 生物多样性; 生态系统稳定性; 群落; 种群

中图分类号 Q146; X176 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2010)12-2507-07

Research advances on biodiversity and ecosystem stability. GAO Dong, HE Xia-hong (*The National Center for Agricultural Biodiversity, Ministry of Education Key Laboratory of Agricultural Biodiversity for Plant Disease Management, Key Laboratory of Plant Pathology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(12):2507-2513.

Abstract: The relationship between biodiversity and ecosystem stability is a hot subject in ecological science. Focused on this issue, the research history and different academic viewpoints were reviewed, and the achievements in the theoretical and experimental fields as well as the existing problems were elaborated. In terms of theoretical study, the relationship between biodiversity and ecosystem stability is complicated, because the concepts of the two are multifold. In terms of experimental study, the existing research results only emphasize a few types of diversity and ecosystem stability, and rarely uncover the mechanisms responsible for ecosystem stability. In the studies of biodiversity and ecosystem functioning, the important problem is not merely the conclusions, but also the mechanisms hidden behind. A major future challenge is to understand how the biodiversity dynamics, ecosystem processes, and abiotic factors interact.

Key words: biodiversity; ecosystem stability; community; population.

生物多样性和生态系统稳定性之间的关系是生态学研究的核心问题, 并且随着人们对物种多样性与生态系统功能的认识逐渐加深, 这种关系最近重新得到了广泛的重视 (Tilman, 1999; McCann, 2000; Loreau *et al.*, 2003)。生物多样性影响生态系统的产量已经为人所知 (Hooper *et al.*, 2005; France & Duffy, 2006; Tilman *et al.*, 2006), 但是其对生态系统稳定性的影响却一直争论不休 (Ives & Carpenter, 2007; Neutel *et al.*, 2007)。生物多样性的丧失

和生态系统的单一化, 特别是人为驱动下农业生态系统的单一化, 提升了科学家们确定这种关系下的潜在机制的兴趣 (Tilman *et al.*, 2006)。自达尔文以来, 许多生物学家对生物多样性与生态系统功能间的关系提出了假设。早在 1955 年 MacArthur (1955) 就根据食物网理论提出稳定性随着能量通路的增加而提高的论点。类似地, Elton (1958) 提出了生态系统越简单就越不稳定的观点。随后, 多样性—稳定性假说的表述形式越来越丰富, 如物种丰富的群落较物种贫乏的群落具较高的稳定性; 生物多样性可以提高系统对扰动的抵抗力 (Pimm, 1984; Tilman & Downing, 1994); 生物多样性可以增加生态系统的可

* 国家基础研究发展规划资助项目 (2006CB100200)。

** 通讯作者 E-mail: gaodong521@yahoo.com.cn

收稿日期: 2010-06-12 接受日期: 2010-09-17

靠性(Naeem & Li, 1997);系统中的联结越大,系统就越不稳定,而高的多样性总是与系统的分室结构和互作强度的减弱相关联(Gardner & Ashby, 1970);复杂的食物网可使种群保持稳定(Briand, 1983)等。在1970年以前,多样性导致稳定性假说被认为是生态学的公理(Hairston *et al.*, 1968)、中心法则或核心准则(Pimm, 1984; McNaughton, 1988)。近年来,许多生态系统结构与功能的理论探索和实验生态学研究也支持多样性-稳定性假说(de Crandpre & Bergeron, 1997; Grime, 1998)。实验生态学研究得出的关于多样性-稳定性的关系大致可以分为3类:正相关、不相关和负相关。Ives和Carpenter(2007)全面系统地分析了有关多样性与稳定性的实验与理论研究成果,发现多数实验结果支持正相关理论。

1 长期的争论

科学家们对生物多样性与生态系统稳定性这一古老论题的争论一直没有停止过。主要争论表现在3个方面:是物种多样性还是物种组成(优势种)对生态系统稳定性起作用?哪个水平的物种多样性(物种丰富度、物种均匀度、物种多样性指数、种间差异、功能群数、功能群内物种数和食物网复杂性)对生态系统稳定性起作用?物种多样性是导致种群稳定性还是生态系统稳定性(张全国和张大勇, 2002)?一些生态学家借助经典种群生物学理论及一些实验证据,认为物种多样性对生态系统稳定性有重要的决定作用;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,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。Tilman等(2006)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,但对群落内各个物种而言是降低了种群的时间稳定性。Hairston等(1968)也对MacArthur(1955)的理论曾提出过含蓄的质疑。May(1972, 1973)认为Elton(1958)的6条论点也很难经得起推敲。

2 牵强的调和

基于207个草地不同多样性水平样地上生物量变化的长期监测结果,Tilman等(1996)指出,多样性可以导致群落和系统的稳定性,但不会导致种群水平上的稳定性。他们认为该研究结论使多样性-

稳定性假说与May观点的长期争论得到了调和。但是,该结论的前提是以物种多样性去探讨各个层次的稳定性,如果以其他层次的多样性去认识各层次的稳定性,则结果可能不一致。因此,该调和的结论是在非常有限的条件下得出的。

就多样性与稳定性研究,McCann(2000)提出了一个新的思路,指出:鉴于现实种群的变化性,复杂群落的持续力在一定程度上可能依赖于种群流(population fluxes),主要指群落密度的波动。所以,无论生物过程还是非生物过程导致种群变异,物种都会以不同的方式去应对环境的变化,从而削弱潜在破坏性的竞争排斥对群落的影响。McCann(2000)对稳定性的新解释是:种群密度离极端密度越远(越接近平衡密度),稳定性就越高。多样性导致稳定性的驱动力不是多样性本身,而是群落包含物种或功能群的能力。早期多样性与稳定性关系的争论中忽视了一些根本性的因素。

尽管经过了已长达半个世纪的理论探索,其间新的实验生态学证据不断积累,新的理论学说不断涌现,但多样性与稳定性之间的关系仍然是一个悬而未决的论题(De Crandpre & Bergeron, 1997)。Loreau(2000)指出,在这场争论中,一个主要的收获就是让我们意识到,由于多样性和稳定性概念是如此的宽泛和模糊,以至于不可能得出一个强有力的理论概括。

3 多样性与稳定性概念评议

3.1 生物多样性

生物多样性(biodiversity)是一个描述自然界多样性程度的一个内容广泛的概念,不同的学者下的定义有所不同。Norse(1986)认为,生物多样性体现在多个层次上;而Wilson等(1922)认为,生物多样性就是生命形式的多样性(the diversity of life);在《生物多样性公约》(Convention on Biological Diversity, 1922)里,生物多样性的定义是“所有来源的活的生物体中的变异性,这些来源包括陆地、海洋和其他水生生态系统及其所构成的生态综合体;这包括物种内、物种间和生态系统的多样性”。生物多样性通常包括遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性3个组成部分。

遗传多样性(genetic diversity)是生物多样性的的重要组成部分。广义的遗传多样性是指地球上生物所携带的各种遗传信息的总和。这些遗传信息储存

在生物个体的基因之中。因此,遗传多样性也就是生物的遗传基因的多样性。任何一个物种或一个生物个体都保存着大量的遗传基因,因此,可被看作是一个基因库(gene pool)。狭义的遗传多样性主要是指物种内基因的变化,包括种内显著不同的种群之间以及同一种群内的遗传变异(CBD,1992)。此外,遗传多样性可以表现在多个层次上,如分子、细胞、个体等。在自然界中,对于绝大多数有性生殖的物种而言,种群内的个体之间往往没有完全一致的基因型,而种群就是由这些具有不同遗传结构的多个个体组成的。在生物的长期演化过程中,遗传物质的改变(或突变)是产生遗传多样性的根本原因。

物种多样性(species diversity)是生物分类的基本单位,是指地球上动物、植物、微生物等生物种类的丰富程度。物种多样性包括两个方面,其一是指出一定区域内的物种丰富程度,可称为区域物种多样性;其二是指出生态学方面的物种分布的均匀程度,可称为生态多样性或群落物种多样性(蒋志刚等,1997)。物种多样性是衡量一定地区生物资源丰富程度的一个客观指标。在阐述一个国家或地区生物多样性丰富程度时,最常用的指标是区域物种多样性。区域物种多样性的测量有以下3个指标:物种总数,即特定区域内所拥有的特定类群的物种数目;物种密度,指单位面积内的特定类群的物种数目;特有种比例,指在一定区域内某个特定类群特有种占该地区物种总数的比例。

生态系统多样性(ecosystem diversity)主要是指地球上生态系统组成、功能的多样性以及各种生态过程的多样性,包括生境的多样性、生物群落和生态过程的多样化等多个方面。其中,生境的多样性是生态系统多样性形成的基础,生物群落的多样化可以反映生态系统类型的多样性。

近年来,有些学者(傅伯杰等,2001)还提出了景观多样性(landscape diversity),作为生物多样性的第四个层次。景观是一种大尺度的空间,是由一些相互作用的景观要素组成的具有高度空间异质性的区域。景观要素是组成景观的基本单元,相当于一个生态系统。景观多样性是指由不同类型的景观要素或生态系统构成的景观在空间结构、功能机制和时间动态方面的多样化程度。

生态系统的各个生物组织层次主要包括生态系统、群落、种群、个体、器官及基因等。生态系统的各个生物组织层次在生态系统结构的建成和功能发挥

中有着特定的作用,生态系统功能的保持和结构的完整可能与构成生态系统各个生物组织层次的多样性特征密切相关。特定层次的稳定性特征可能更多地受制于相应层次的多样性特征。如群落的稳定性与种群功能型的多样性密切相关(McCann,2000),而种群稳定性根本上讲依赖于个体的生活史特征(Laurence *et al.*,2000)。生态系统的特定功能往往受制于以功能型(functional type)为载体的表型多样性(phenotypic diversity)的影响,而功能型是超越系统层次(即可以不拘泥于特定生物组层次)的物种或种群组合(Loreau,2000)。目前,在多样性与稳定性关系的探讨中,就多样性而言,一般都拘泥于一个特定的层次(如物种)或该层次中的一个层面(如物种的丰富度),没有全面考察生态系统各个生物组织层次及同一层次不同层面的多样性对系统稳定性的影响,导致理论探索与实验研究之间难以达成共识。忽视生物多样性的生物组织层次是造成观点纷争的重要根源之一(王国宏,2002)。

3.2 生态系统稳定性

MacArthur在1955年首次给群落稳定性下的定义是一个群落内种类组成和种群大小保持恒定不变(MacArthur,1955)。发展到今天,文献中检索到70多种不同的稳定性概念,有关术语超过40个(Ives & Carpenter,2007)。尽管都可归结为系统受干扰时抵抗偏离初始态的能力和系统受扰动后返回初始态的能力,即抵抗力(resistance)和恢复力(resilience),但它们在出发点和一些细节上有相当大的差异。稳定性术语一般归结为4个方面的内涵:抵抗力(resistance)、恢复力(resilience)、持久性(persistence)和变异性(variability)等(Pimm,1984)。概括起来,稳定性内涵主要有2种界定:把抵抗力和恢复力定义为生态系统对外界干扰的响应,持久性和变异性是两个描述性概念,未涉及生态系统应付外界干扰的能力;把抵抗力、恢复力、持久性和变异性均描述为扰动后系统的反应。对稳定性内涵的界定,前者过于理想化,后者似乎更具合理性,但却未反映出不同性质扰动下系统响应的内涵。

稳定性的外延包括局域稳定性、全局稳定性、相对稳定性和结构稳定性等。这种界定没有反映出稳定性的生物组织层次。在多样性和稳定性实验及理论研究往往以特定生物群落为研究对象。然而,稳定性的一些本质特征往往出现在较低的(群落以下)生物组织层次上(Hastings,1988)。在稳定性的

外延中应反映生物组织层次的内涵,如生态系统的稳定性、群落稳定性和种群稳定性等,在不同的层次上研究结果可能会不尽相同(王国宏,2002)。

4 生物多样性与生态系统功能的假说

近半个世纪以来,有关物种在生态系统中的地位及生物多样性如何影响生态系统的过程与功能的假说主要有几种(黄建辉,2001)。

1)多样性-稳定性假说(stable-diversity hypothesis)。随物种数的增加,生态系统的生产力和恢复干扰的能力均增强(MacArthur,1955)。2)铆钉假说(rivet hypothesis)。将一个生态系统中的物种比作一架飞机上的铆钉,每个物种对生态系统的功能均有贡献,物种(铆钉)的丢失超过一定的限度将导致系统(飞机)突然的灾难性的崩溃。3)冗余种假说(redundancy species hypothesis)。一个生态系统中存在可以维持正常功能的最小物种数(即生态系统中有一定数目的关键种),生态系统的物种数目到一定程度后达到饱和,其他物种对生态系统的功能是冗余的(Walker,1992)。4)不确定假说(idiosyncratic hypothesis)。单个物种的地位是复杂和变化的,故生态系统的功能随多样性改变的程度和方向均是不可预测的(Lawton,1994)。5)零假说(null hypothesis)。生态系统中物种的丢失和增加对生态系统的功能没有影响,或者说生态系统的功能对物种数目的增加或减少不敏感(Lawton,1994)。6)多样性-可持续性假说(diversity-sustainability hypothesis)。多样性高的生态系统中营养物的丢失会降低多样性,故生态系统中土壤营养元素循环和土壤肥力的可持续性跟多样性程度密切相关(Tilman *et al.*,1996)。7)关键种假说(keystone species hypothesis)。在影响生态系统的功能方面,物种的丰富度的作用有一个阈值。当生物多样性低于该阈值时,生态系统的功能将随着多样性的降低而不断降低;而当高于该阈值时,多样性的大小变化对生态系统的功能影响甚微。8)非线性假说(non-linear hypothesis)。该假说认为对于一个生态系统阈值存在的位点以及反应曲线的形状,目前还无法取得一致的意见(Schulze & Mooney,1993)。同时,一个特殊的物种对决定阈值的位点是否有至关重要的作用,还存在许多不确定性(Schindler,1990)。当生物资源的利用处于一种适度的状态下,一个生态系统就会维持在一种高生产力和高输出状态;当资源利用速

率超过了一定的阈值,生态系统将转变为一种低生产和低输出状态。生态系统的过程速率与多样性之间存在着一种非线性关系,每一种生态系统都有其特征性的非线性关系。9)弱相互作用假说(weak interaction hypothesis)。对自然的食物网中作用强度的研究还表明,食物网作用强度实际上是以许多弱的相互作用和少量强的相互作用为特征。

在许多生态系统中,仅有一些物种具有强的作用,而大部分物种由于其相对小的相互作用或低的多度只在系统中产生弱的作用。然而,即使这些弱的作用者的灭绝也将可能显著改变生态系统的自然特征,甚至整个生态系统崩溃,原因是它们起着一种重要的稳定或消除干扰的作用。因此可以断定,一些弱的相互作用者也可能因为其影响在时空尺度上不断被放大而变得十分重要。通过对一个系统相互作用数据的分析表明,在物种作用上最大的变化正是由最弱的相互作用引起的。当一个种的作用方向(正和负)和作用强度多变时,那么它们在较大的时间或空间尺度上表现为弱的作用强度,但从局部的意义上来说,却表现出大的作用强度。这样,那些在物种相互作用中被认为是噪音的数据有可能在决定一个生态系统变化方向上起至关重要的作用(Berlow *et al.*,1999)。因此,弱相互作用已被形象地称为使自然生态系统结合在一起的黏合剂。

5 生物多样性与生态系统稳定性的经典实验研究

有关生物多样性与生态系统的稳定性的理论被提出之后,许多学者便应用实验室或野外试验,试图证明二者之间的关系。概括起来大致包括从理论推演、微生物实验到以草原模拟野外的实地状况等。

5.1 微生物实验

微生物实验是尝试在培养皿或小的培养箱内培养不同营养级的微生物,如藻类(生产者)、细菌(分解者)、浮游生物(一级、二级消费者)等,监测其整体表现,如系统呼吸效率、分解效率、生产力、营养盐利用率、系统稳定性,抵抗外来种的入侵能力,以及功能群的角色,分解者、消费者的共同作用等(Naeem *et al.*,1994;Naeem & Li,1997)。

利用微生物培养箱(microcosm)培养微生物,就系统的表现而言,种数高的培养箱CO₂固定量较高,且生产力及空间分布较好,光线能量利用率较高。生物多样性的丧失,除了丧失遗传资源外,也丧失了生产力,更丧失了系统对于干扰的缓冲力

(Naeem *et al.*, 1994)。当种数高时,CO₂ 固定量的标准偏差较低,呈现较高的一致性,且对于外来种入侵的抵抗能力较高 (McGrady-Steed *et al.*, 1997)。在往后的研究中,系统的整体表现或可预测性 (predictable) 则被聚焦在系统内的次单位上。Naeem 等 (1997) 又尝试在实验中将生物多样性与系统表现之间用功能群来联系,将生物多样性与生态系统的表现用生产者及消费者的共同作用来联系 (Naeem & Li, 1997)。由微生物实验所得到的结果,证明生物多样性高的系统,的确有较高的生产力、营养盐利用率及较高的可预测性,然而更重要的是,交互作用的单位不再是种或个体,而是功能群。

5.2 Cedar Creek 试验

1982 年 Tilman 等在美国明尼苏达大学的 Cedar Creek 实验生态保护区草原上启动了一项长期研究计划 (Tilman & Downing, 1994), 通过收集物种丰富度、群落生物量、种群生物量等数据,旨在采用试验的手段揭示植物群落中多样性和稳定性的关系。通过比较分析 11 年长期实验中干旱年前后的数据发现,对于干旱的抵抗力,种丰富度与生物量正相关。推测出种丰富度高的系统稳定性较高,受到干扰后的恢复力也较强的结论 (Tilman & Downing, 1994)。

Tilman 等 1996 年报道:草地种类丰富度高者,生产力较高,营养盐的利用率较高并被保留在植物体内,且因淋溶而流失的营养盐也较少。丰富度较低的样区则营养盐的流失率较高。再者,样区内少数种类的优势度高,不管这原因是由于竞争优势或是其他种类的生长缓慢所致,都间接支持了互补竞争交互作用,同时也呼应了原先的相应假说 (Tilman *et al.*, 1996)。

Tilman 等 (1997) 将功能群分成 C3 禾草、C4 禾草、豆科植物及双子叶杂草,尝试去证实功能群与生态系统过程的关系,并分析了生态功能 (ecosystem function) 的变因与功能群的关系。结果表明:草原中种类多样性及组成的确会影响生态系统功能,而功能群 (functional group) 的影响确实又比物种多样性 (species diversity) 的程度高。改变功能群的组成对生态系统功能的干扰较大,但对各个种类却有不同程度的影响 (Tilman *et al.*, 1997)。

Hector 等 1999 年在《Science》发表了关于多个地点 (大洲) 草地的实验结果也有同样的趋势。Tilman 等历时多年的研究表明,生态系统内的多样性与植物群落的稳定性呈正相关性。尽管 Tilman

的工作是一个将理论与试验很好结合的实例,但是能否就此认为多样性就是稳定性的直接原因,还值得考虑。同时他们也证明:多样性-稳定性的正相关,并非是纯粹的物种效应;生态系统的功能和稳定性,更直接地与功能的多样性相关。

5.3 AMF 试验

van de Heijden 等 (1998) 在欧洲草原上研究植物群落的稳定性和生产力与互惠共生灌木菌根真菌 (AMF) 的功能多样性关系。研究表明,AMF 低多样性导致植物生物量的大波动,而 AMF 高多样性则表现出稳定性和高生产力 (van der Heijden *et al.*, 1998)。这项研究的意义在于:食物网中固有的物种之间较高水平的相互作用 (如微生物的相互作用,食草性和捕食作用) 在维持生态群落的多样性和稳定性的关系方面,显得特别重要。

5.4 Serengeti 牧场试验

Serengeti 牧场生态系统的研究表明:多样性的增加,降低了因季节变化所诱发的生产力波动的相对幅度。研究尤其强调,功能物种在维持上述关系方面的重要性 (McNaughton, 1985)。例如,耐放牧植物物种的存在,有效地防止了食草性动物对植物生物量的剧烈削减,而在 Serengeti 群落的动力学中具有特别大的作用。

5.5 微宇宙试验

相对于在食物网水平进行实地试验而言,微宇宙试验具有易操作和易重复等明显的优点。Ecotron 试验就是一项雄心勃勃的微宇宙试验。该试验在 16 个不同的室内条件建立了包括食草动物、拟寄生生物和分解者在内的多营养级的模式群落集合体,目的是弥补真正的实地群落的复杂性和实验室试验的简单性之间的差距。Ecotron 试验与其他不同尺度和不同系统 (陆生和水生) 的微宇宙试验的数据均趋于认为:多样性与稳定性是正相关的。另外,还发现,种群水平的变化相对地不受物种多样性的影响,而群落水平的变化则随着物种多样性的增加而减少。对此有 2 种解释:一种是,至少不同的物种对各种条件和干扰会有差别反应;另一种是,由于拥有一些能在功能上具有重要恢复作用的物种,而使生态系统获得了多余的功能 (Naeem *et al.*, 1994); 2 种观点都被称为“保险假说”。现在已认为:在群落中物种对环境反应的变化性越大,保证生态系统安全所必需的物种丰富度则越低。

6 结语

多数研究显示,生物多样性与生态系统的稳定性呈正相关。种群水平的稳定性并不一定如此。群落水平的稳定性依赖于物种或功能群对条件变化的不同反应,还依赖于对稳定性有重要作用的物种的功能冗余。进一步深层的研究工作,应确定究竟是什么在推动着多样性-稳定性的正相关性。

目前发现物种多样性具有显著效应的实验,主要均涉及到作为初级生产者的植物的多样性对初级生产量的影响。这种局部的规律是否能够推广到其他的过程中,或是否适用于总体的、一般的生态系统过程。其他生态系统,如农业生态系统内部是否也具有如此规律。应该将从草原生态系统所获得的知识扩展到如森林、淡水、海洋和农业等更广的生态系统中去。开展对不同生态系统的研究,从个别或特殊中总结出一般或普遍的规律,是当务之急。生态系统类型的差异所包含的生物与生物之间、生物与环境之间的共存机制很可能有所不同。而共存机制的不同,会导致生物多样性对生态系统功能作用的差别。

另外,尺度规模的大小值得重视,在小到中等空间尺度水平内,物种和物种丰富度的相对作用是很大的,但在区域性尺度内,环境的异质性较大,生物学因子作为生态系统过程的预测因子的重要性将削弱。所以在大尺度水平上,物种的多样性本身就成为一个动力学变量,并且与环境条件的变化相适应。这样,非生物因子就成为生态系统过程相对于环境梯度而发生变化的主要趋动力。因此,正确理解和预测大尺度水平上的生物多样性和生态系统的过程所发生的变化,要超越单向因果关系的研究,必须强调生物多样性的变化、生态系统功能和环境因子之间的反馈效应,以及特别关注地方、景观和区域等各尺度之间的关系。同时小尺度范围内的多样性和生态系统功能的研究也不容忽视,如种甚至种以下的遗传多样性和种群系统功能的研究。

参考文献

傅伯杰,陈利顶,马克明,等. 2001. 景观生态学原理及应用. 北京: 科学出版社.
 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): 1-7.
 蒋志刚,马克平,韩兴国. 1997. 保护生物学. 杭州: 浙江科技出版社.

王国宏. 2002. 再论生物多样性与生态系统的稳定性. 生物多样性, **10**(1): 126-134.
 张全国,张大勇. 2002. 生物多样性与生态系统功能: 进展与争论. 生物多样性, **10**(1): 49-60.
 Berlow EL, Navarrete SA, Briggs CJ, et al. 1999. Quantifying variation in the strengths of species interactions. *Ecology*, **80**: 2206-2224.
 Briand F. 1983. Environmental control of foodweb structure. *Ecology*, **54**: 253-263.
 de Grandpré L, Bergeron Y. 1997. Diversity and stability of understory communities following disturbance in the southern boreal forest. *Journal of Ecology*, **85**: 777-784.
 Elton CS. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. London: Chapman and Hall Press: 143-159.
 France KE, Duffy JE. 2006. Diversity and dispersal interactively affect predictability of ecosystem function. *Nature*, **441**: 1139-1143.
 Gardner MR, Ashby WR. 1970. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: Critical values for stability. *Nature*, **228**: 784.
 Grime JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**: 902-910.
 Hairston NG, Allan JD, Colwell RK, et al. 1968. The relationship between species diversity and stability: An experimental approach with protozoa and bacteria. *Ecology*, **49**: 1091-1101.
 Hastings A. 1988. Food web theory and stability. *Ecology*, **69**: 1665-1668.
 Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, et al. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, **286**: 1123-1127.
 Hooper DU, Chapin FS III, Ewel JJ, et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**: 3-35.
 Ives AR, Carpenter SR. 2007. Stability and diversity of ecosystems. *Science*, **317**: 58-62.
 Laurence DM, Joshi A, Borash DJ. 2000. Does population stability evolve. *Ecology*, **81**: 1273-1285.
 Lawton JH. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos*, **71**: 367-374.
 Loreau M, Mouquet N, Gonzalez A. 2003. Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **100**: 12765-12770.
 Loreau M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: Recent theoretical advances. *Oikos*, **91**: 3-17.
 MacArthur R. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, **36**: 533-536.
 May RM. 1972. Will a large complex system be stable? *Nature*, **238**: 413-414.
 May RM. 1973. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton: Princeton University Press.
 McCann KS. 2000. The diversity-stability debate. *Nature*, **405**:

- 228–233.
- McGrady-Steed J, Harris PM, Morin PJ. 1997. Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature*, **390**: 162–165.
- McNaughton SJ. 1985. Ecology of a grazing ecosystem; The Serengeti. *Ecological Monographs*. **55**: 259–295.
- McNaughton SJ. 1988. Diversity and stability. *Nature*, **333**: 204–205.
- Naeem S, Li S. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, **390**: 507–509.
- Naeem S, Thompson LJ, Lawler SP, *et al.* 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, **368**: 734–736.
- Neutel AM, Heesterbeek JAP, Koppel J, *et al.* 2007. Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs. *Nature*, **449**: 599–602.
- Norse EA, Rosenbaum KL, Wilcov DS, *et al.* 1986. Conserving biological diversity in our national forests. Washington; The Wilderness Society Press.
- Pimm SL. 1984. The complexity and stability of ecosystem. *Nature*, **307**: 321–326.
- Schindler DW. 1990. Experimental perturbations of whole lakes as tests of hypotheses concerning ecosystem structure and function. *Oikos*, **57**: 25–41.
- Schulze ED, Mooney HA. 1993. Biodiversity and ecosystem function. New York; Springer-Verlag Press.
- Tilman D, Downing JA. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, **367**: 363–365.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, *et al.* 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, **277**: 1300–1302.
- Tilman D, Reich PB, Knops J, *et al.* 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, **294**: 843–845.
- Tilman D, Reich PB, Knops JMH. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, **441**: 629–632.
- Tilman D, Wedin D, Knops J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, **379**: 718–720.
- Tilman D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology*, **80**: 1455–1474.
- van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, *et al.* 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, **396**: 69–72.
- Walker BH. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, **6**: 18–23.
- Wilson EO, Wright AB, Ward G. 1922. The diversity of life. Cambridge, Massachusetts; Harvard University Press.
-
- 作者简介** 高东,男,1978年生,博士,讲师。主要从事遗传多样性控制作物病虫害及种质资源持续保护利用研究。
E-mail: gaodong521@yahoo.com.cn
- 责任编辑** 王伟
-