

生物多样性与生态系统生产力:为什么野外观测和受控实验结果不一致?

贺金生¹ 方精云¹ 马克平² 黄建辉²

(¹ 北京大学环境学院生态学系, 北京大学地表过程与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

(² 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)

摘要 人们担心生物多样性的空前丧失会危及到生态系统的服务功能,因此有关生物多样性-生态系统生产力这一古老命题的讨论成为当今生态学的热点议题之一。20世纪90年代以David Tilman和Shahid Naeem为代表的生态学家利用大规模的受控实验,对物种多样性与生态系统功能的诸多方面进行了研究,结果表明物种多样性导致生态系统生产力的增加。这一结果遭到以David Wardle, Michael Huston和Phillip Grime为代表的生态学家的质疑,认为这样的结果可能是由抽样效应引起的,而不是生物多样性本身的作用。争论的本身在很大程度上是由于受控实验结果和野外观测不一致造成的。结合作者的实验以及文献综述,该文分析了生物多样性实验群落和自然发育的群落之间的异同,认为野外观测和受控实验结果不一致的原因,可能源于群落密度、均匀度及土壤营养状况的不同,以及由此改变了生物多样性-生态系统生产力之间的关系。这些因子在自然状况下是多变的,而在生物多样性实验条件下则相对一致。最后,我们提出生物多样性-生态系统生产力之间的关系还可能受到土壤元素可利用性的负反馈作用的影响。

关键词 生物多样性 生产力 生态系统生态学 密度 均匀度 元素可利用性

BIODIVERSITY AND ECOSYSTEM PRODUCTIVITY: WHY IS THERE A DISCREPANCY IN THE RELATIONSHIP BETWEEN EXPERIMENTAL AND NATURAL ECOSYSTEMS?

HE Jin-Sheng¹ FANG Jing-Yun¹ MA Ke-Ping² and HUANG Jian-Hui²

(¹ Department of Ecology, College of Environmental Sciences, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China)

(² Laboratory of Quantitative Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract The old issue of biodiversity-ecosystem function (BEF) has been rekindled in the 1990s due to the fact that the loss of biodiversity caused by the increased human impact on ecosystems may substantially alter ecological functions and jeopardize ecosystem services to humans. The contemporary biodiversity-productivity experiments started in the 1990s, in which plant species richness is deliberately manipulated and aboveground productivity of the ecosystem measured, generally demonstrate that greater plant species diversity leads to greater productivity. However, a debate has followed regarding the mechanism causing the relationship in these experimental systems and questioning whether the observed positive relationship exists in natural, unmanipulated systems. The debate has divided ecologists. One group represented by D. Tilman and S. Naeem, holds the view that there are causative relationships between diversity and ecosystem functioning. The other group led by D. A. Wardle, M. A. Huston, and J. P. Grime, believes that it is the biological characteristics of the dominant plant species rather than their number that control ecosystem productivity and biogeochemistry. One common criticism of biodiversity experiments is that there is a discrepancy in the relationship between experimental and natural ecosystems. With experiments, as well as literature survey, we present some evidence in this paper that the discrepancy may be caused by the differences in community density, evenness and soil nutrient availability between biodiversity experimental communities and natural developed communities. These three factors were relatively uniform in experimental communities, while they differ spatially in natural communities. We argue that community density, evenness, and soil nutrient availability are confounding factor in the BEF relationships and that they should be considered when drawing conclusions about the results from biodiversity-productivity experiments. We also raised the potential feedback by soil nutrient availability, which may also influence

收稿日期: 2003-05-16 接受日期: 2003-07-18

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(2002CB412502)和国家自然科学基金全球变化与区域响应重大研究计划项目(90211016)

根据2002年11月在杭州召开的“生物多样性与我国东部沿海社会经济发展:第五届全国生物多样性保护与持续利用研讨会”大会特邀报告撰写而成。作者对中国科学院生物多样性委员会等主办单位表示感谢。

E-mail: jshc@pku.edu.cn

the BEF relationships.

Key words Biodiversity, Productivity, Ecosystem ecology, Density, Evenness, Nutrient availability

生物多样性与生态系统功能 (Biodiversity-Ecosystem Function, BEF) 是一个古老的命题, 甚至比生态学本身还要古老。根据 1824 年英国 Bedfordshire 的草地实验 (Hector & Hooper, 2002), Darwin (1859) 早就指出, 播种若干不同属的草种将会比播种单一草种收获更多的干草, 即混合群落 (Mixture) 比单作群落 (Monoculture) 具有更高的净初级生产力 (NPP)。在此以后的多样性研究, 更倾向于物种多样性与系统稳定性关系的探讨 (MacArthur, 1955; Elton, 1958; May, 1973)。但是, 自 Goodman (1975) 发表他的重要综述后的 15 年里, 生物多样性与生态系统功能关系的讨论鲜为人涉及。

由于近年来全球性生物多样性的空前丧失, 重新点燃了人们研究 BEF 的兴趣。因为这里面包含了一个重要的保护生物学的理论问题, 即生态系统组成物种的减少是否会影响到生态系统的服务功能。1992 年在德国举行的“生物多样性的生态系统重要性”会议上, 生态学家对这样一个古老命题重新进行了研讨, 会后出版的专著“Biodiversity and Ecosystem Function” (Schulze & Mooney, 1993), 奠定了现代 BEF 研究的基础。此后的 10 余年, BEF 的研究逐步成为生态学研究热点之一。

生态学是一门以实验为基础的学科 (Varley, 1957)。对一个生态学命题进行实验验证, 是生态学的传统做法 (Hairston, 1989; Scheiner & Gurevitch, 2001)。自从 BEF 问题重新受到重视后, 一些生态学家试图通过实验来求证生物多样性-生态系统功能之间的关系。由于两个世纪以前类似的实验已经出现 (Darwin, 1859; Hector & Hooper, 2002), 因此本文把 20 世纪 90 年代以后出现的验证 BEF 关系的实验统称为当代 BEF 实验。这里要指出, 在当代 BEF 研究中, 第一个用室内受控实验来验证这一问题的是 Naeem 等 (1994) 的生态气候室 (Ecotron) 实验, 第一个通过野外受控实验来研究该问题的是 Tilman 和 Downing (1994) 的 Cedar Creek 野外实验。关于这些实验的设计及结果的解释, 在生态学家中引发了一场空前的争论 (Grime, 1997; Kaiser, 2000)。以 D. Tilman 和 S. Naeem 为代表的学派认为生物多样性 (主要是物种丰富度) 和生态系统功能 (主要是 NPP) 之间存在着因果关系 (Causative relationship), 而另一学派以 D. Wardle, M. A. Huston 和 J. P.

Grime 为代表, 认为是优势种的生物学特性而不是组成生态系统的物种数目, 决定了生态系统生产力和生物地球化学循环过程 (Wardle *et al.*, 2000)。最近出版的有关生物多样性的两部专著 (Kinzig *et al.*, 2002; Loreau *et al.*, 2002), 标志着 BEF 的研究进入了新的阶段。著名的“Trends in Ecology and Evolution”杂志评论认为, 2002 年是 BEF 争论年 (Cameron, 2002)。

作者认真研究了这两个学派的争论焦点及有关的实验设计, 发现实验结果和野外观测不一致是争论的主要原因之一。作者和合作者针对这一原因进行了一些实验研究 (He *et al.*, 2002)。本文结合这些实验以及文献综述, 提出密度、均匀度及土壤的营养状况可能是实验结果和野外观测不一致的主要原因。需要指出的是, 国内关于 BEF 有较全面的综述 (黄建辉等, 2001; 张全国等, 2002), 因此, 有关生物多样性作用机制的假说, 不在本文的讨论之列。

1 基于受控实验的生物多样性-生态系统生产力关系

当代 BEF 实验的核心, 是组建一个物种多样性梯度。在实际操作中主要是组建物种丰富度梯度。这个梯度可以通过人工组建, 或应用去除实验 (Removal experiment) (Wardle *et al.*, 1999) 直接得到, 也可通过改变环境条件而间接得到。如 Tilman 和 Downing (1994) 的早期实验就是通过长期施肥来形成植物物种 (1~22)/0.3 m² 的梯度。人工组建的实验系统可以是在室内或在室外。由于控制系统及装置的不同, 这些室内实验设施有的冠以不同的名字, 如人工气候室 (Phytotron), 生态气候室 (Ecotron), 生态控制室 (Ecocell) 等 (Kinzig *et al.*, 2002; Loreau *et al.*, 2002)。有些只简单称为温室或玻璃房 (Glasshouse) 实验。但它们本质上都是控制程度不同的人工气候室。也有为微生物专门设计的“微宇宙实验系统” (Microcosm) (本质上是培养箱)。野外实验有直接播种在去除种子库的土壤中的, 也有播种在容器中然后置于野外的。这些受控实验, 需要耗费大量的人力和物质资源, 因此在实验设计方面都认真进行过分析。

在这些受控实验中, 比较著名的室内实验有 Naeem 等 (1994) 生态气候室实验, McGrady-Steed 等

(1997) 和 Naeem 和 Li (1997) 的“微宇宙实验系统”实验。影响较大的野外实验主要有 Cedar Creek 草地实验(Tilman *et al.*, 1996; 2001), 欧洲 BIODEPTH (Hector *et al.*, 1999) 草地实验, 以及美国加州草地实验(Hooper & Vitousek, 1997)。张全国等(2002)对部分实验有较全面的介绍。另外也有一些温室实验, 如 Naeem 等 (1996)、Symstad 等 (1998) 及 He 等 (2002)。

在上面提到的这些实验中, 除了美国加州草地实验外, 均得出物种丰富度高的群落具有更高的 *NPP*。而 Hooper 和 Vitousek (1997) 的草地实验则发现, 物种组成的差异比物种数目或功能群数目能更多地解释 *NPP* 和 N 循环主要参数的变异, 即是物种组成而不是物种或功能群丰富度, 决定了生态系统功能。Schläpfer 和 Schmid (1999) 对有关 BEF 研究进行了较全面的综述, 发现在人工组建或控制(如通过施肥作用实现)物种丰富度梯度的系统中, 有 47% 的研究显示 *NPP* 和物种丰富度之间存在正相关, 47% 的研究没有显示明显的相关关系, 另外的 6% 显示负相关(图 1)。这里需要指出, 由于实验设计和规模大小、实验执行者的经验和学识、以及所发表刊物的影响力和可信度(Credit)存在差异, 我们不能等同看待所有这些研究个案。其实, 这也是最近广泛应用于生态学综合分析的 Meta-分析技术(Meta-analysis)的不足所在。

总之, 在受控实验中, 有较大比例的研究表明 BEF 之间呈正相关。同时也有较高比例的研究表明两者之间没有明显的相关关系, 极少部分研究发现两者呈负相关关系。但近年一些大规模的野外受控实验(Tilman *et al.*, 1996; Hector *et al.*, 1999; Tilman *et al.*, 2001) 都表明, *NPP* 随物种丰富度升高而增加。

2 基于野外观测的生物多样性-生态系统生产力关系

野外观测到的 BEF 之间的关系有多种。根据 BEF 之间的拟合曲线或关系式样(Pattern), 通常可以划分为以下 5 种类型(Mittelbach *et al.*, 2001):

(1) 正相关(Positive, P)。如 Whittaker (1966) 在大烟山(Great Smoky Mountains) 落叶阔叶林中的研究, 样地中地上部分生产力和乔木、灌木和草本物种总数呈显著的正相关关系。

(2) 负相关(Negative, N)。如 Redmann (1975) 对美国 North Dakota 北部北美高草草原的研究, 地上部

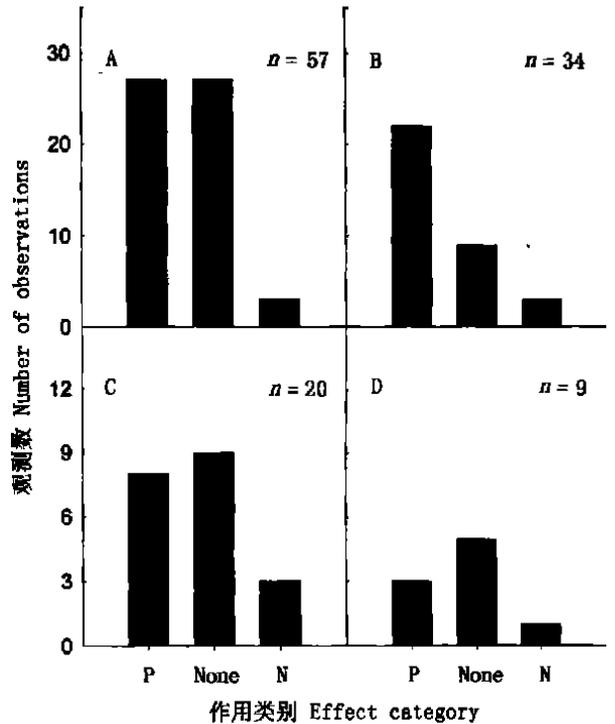


图 1 不同的研究系统所得到的生物多样性-生产力之间的关系

Fig. 1 Diversity effect in relation to characteristics of the study systems (Schläpfer & Schmid, 1999)

P: 正相关 Positive N: 负相关 Negative None: 没有明显关系 No effect A: 实验群落 Experimental community B: 草地群落 Grassland community C: 演替过程中的群落 Successional community D: 森林 Forest

分生产力和草地物种数目之间呈负相关。

(3) 钟型曲线(Unimodal, 或 Hump-shaped, H)。如 Zobel 和 Liira (1997) 对爱沙尼亚草地的研究, 地上部分生产力和物种数目之间呈钟型曲线。

(4) U 型曲线(U-shaped, U)。如 Wheeler 和 Shaw (1991) 对英国蕨类草地的研究, 地上部分现存量(近似年生产量)和草本植物物种数目呈 U 型曲线, 即在中等地上部分现存量时, 物种数目最低。

(5) 无显著关系(None)。如 McNaughton (1983) 对坦桑尼亚和肯尼亚草地的研究表明, 地上部分现存量与多样性(Shannon-Weiner 指数 H)之间缺乏明显的依赖性。

Grace 对有关草本群落生物多样性生态系统生产力的研究进行了综合分析, 发现大多数研究得出物种丰富度与群落生物量(草本群落生产力的近似值)之间为钟型曲线关系。Waide 等(1999)的综述不仅包括了对植物, 也包括了对动物一些类群的研究, 发现尽管有其它类型的关系存在, 但对某些类群或在某些生态或地理尺度上, 钟型曲线更常见。

最近 Millelback 等(2001)广泛收集了从 1968 年到 1999 年有关生产力和生物多样性关系的野外观

测研究个案,共有 257 例相关研究。剔除样本小于 10 的研究个案,在 171 例有关 BEF 关系的研究中,有约 40% 的研究显示 BEF 之间是钟型曲线(图 2)。这个比例在跨群落类型(群落类型间)的研究中超过 50%,说明该类型更常见。已经有一些假说来解释这种钟型曲线形成的原因(Abrams, 1995; Grace, 1999),其中研究尺度假说和竞争排斥假说受到广泛关注。

研究尺度使 BEF 之间的关系变得更为复杂(图 3)。尽管在图示的不同尺度上钟型曲线最为常见,但在洲际到全球尺度(Continental to global)上,正相关关系也占很大比例,约有 50% 左右。

由此可见,野外观测到的生物多样性-生态系统生产力之间的关系以钟型曲线最为常见,但也有一定比例的其它类型。不同关系的比例与所研究的尺度有关。

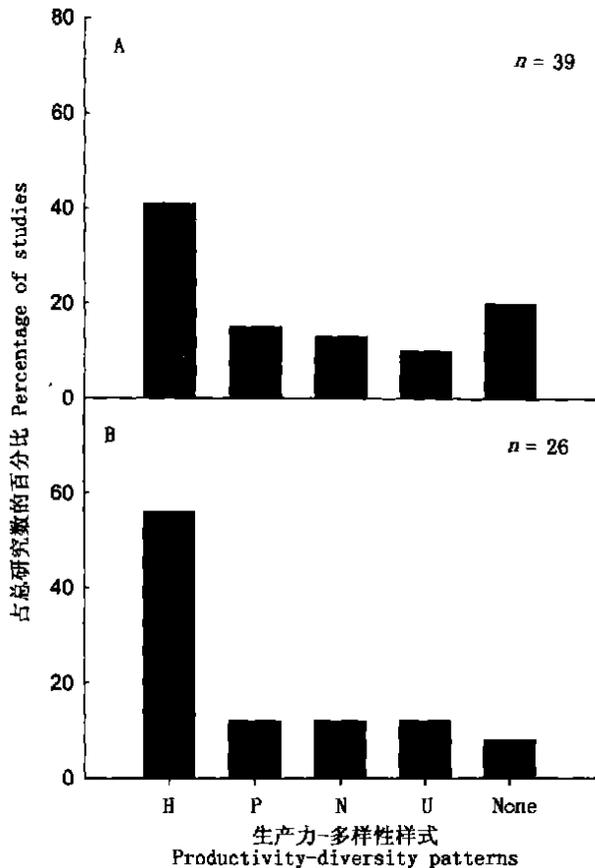


图 2 群落类型内和群落类型间的生物多样性-生产力之间的关系 (Mittelbach *et al.*, 2001)

Fig. 2 Various patterns of biodiversity-productivity relationship at two scales of ecological organization (Data from Mittelbach *et al.*, 2001)

H: 钟型曲线 Hump-shaped P: 正相关 Positive N: 负相关 Negative U: U 型 U-shaped None: 没有明显关系 No effect A: 群落类型内 Within community types B: 群落类型间 Across community types

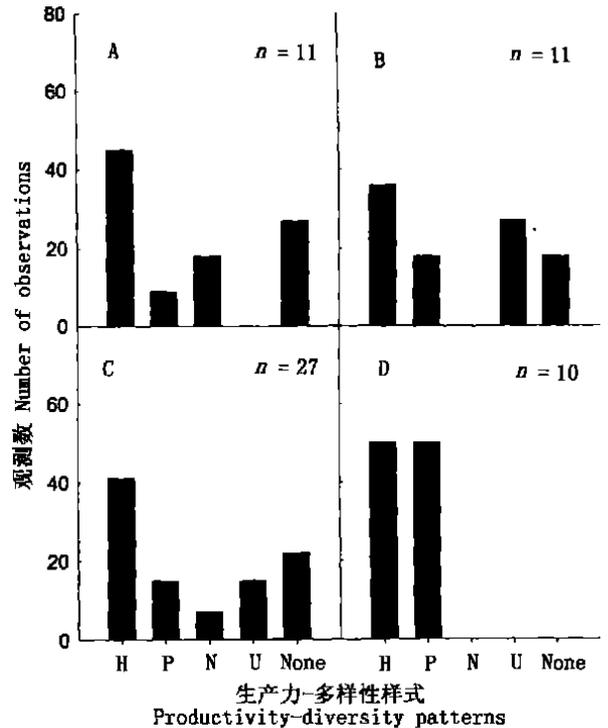


图 3 不同尺度所得到的生物多样性-生产力之间的关系 (Mittelbach *et al.*, 2001)

Fig. 3 Various biodiversity-productivity relationships at different geological scales (Data from Mittelbach *et al.*, 2001)

H, P, N, U, None 同图 2 See Fig. 2 A: 局部尺度 Local (<20 km) B: 景观尺度 Landscape (20~200 km) C: 区域尺度 Regional (200~400 km) D: 洲际到全球尺度 Continental to global (>4 000 km)

3 为什么野外观测和受控实验结果不一致?

从上面可以看出,受控实验得到的生物多样性-生态系统生产力之间的关系和野外观测到的关系存在较大差异。主要表现在:在受控实验中, BEF 之间的关系多为正相关或缺乏明显的相关关系。最近大规模的野外受控实验如 Cedar Creek 和欧洲 BIODEPTH 草地实验,均得出生态系统随物种丰富度增加而升高的结论。而在野外研究中,观测到的 BEF 之间的关系有 5 种式样,但以钟型曲线最为常见。为什么野外观测和受控实验结果会有如此差异? 要分析这个问题,我们首先要弄清受控实验所组建的植物群落和野外自然植物群落有哪些不同。

植物群落是在一定时间和空间上由不同种群组成的组合体(Assemblage)。因此,一个植物群落可以被定义为在不同的大小、尺度或在生境等级(Hierarchy)的不同层次上(Begon *et al.*, 1996)。通常的植物群落可以认为是一个由在异质性的土壤上发育的不同密度、不同均匀度的斑块所组成的镶嵌体(Mosaic)(Whittaker, 1975)。而生物多样性实验则是在相对一致的土壤上组建的(Tilman *et al.*, 2001)。通

常采用替代实验设计(Replacement design)(Gibson *et al.*, 1999; Jolliffe, 2000),即不管群落中包含多少物种,群落总密度保持不变,并且组成群落的每一个物种具有相同的个体数目,即具有最大的均匀度。本文把总密度保持不变,群落内均匀度最大的生物多样性实验称为第一代生物多样性实验(First-generation biodiversity experiment)。与第一代生物多样性实验群落相比,自然群落的密度和均匀度是多变的,并且它们的土壤营养条件是异质性的。下面来说明密度、均匀度和土壤营养条件的差异可能是野外观测和受控实验结果得到的 BEF 之间关系有较大差异的重要原因。

3.1 密度的作用

由植物种群学基本原理可知,密度是种群的重要参数之一(Harper, 1977)。当密度大于一个阈值时,由于植物的可塑性,种群的最终产量将保持恒定,即最终产量恒值法则(Law of constant final yield)成立(Kira *et al.*, 1953; Harper, 1977)。但是高密度却往往增加种群个体大小的变异性(Variability),即个体大小的“整齐度”减低。由于植物群落是由若干种群组成的,因此密度增加,种群个体大小变异性的规律应该可以应用到由多个物种组成的混交群落。可以推测,密度的增加将使那些“弱”的物种在群落中的比例减低,引起群落均匀度的降低。根据多样性定义,这将使群落多样性降低。例如,已经有实验证明,在两个物种的混交群落中,总密度增加时,两个物种间死亡率的增加是不同步的(Bazzaz & Harper, 1976; Harper, 1977),结果导致群落均匀度降低。因此可以推理,密度的增加可以改变生物多样性实验群落中起始条件下的各个物种的比例关系,即改变群落的均匀度和优势度。

一般认为物种多样性的作用机制是通过抽样效应假说(Sampling effect hypothesis)和生态位互补假说(Niche complementarity hypothesis)来实现的(Loreau *et al.*, 2001)。在抽样效应作用下,密度增加引起的优势度的增加(均匀度的减低)将使 BEF 的正相关关系得到加强(Chapin *et al.*, 2000),因为起决定作用的少数物种在群落中的优势度增加了。而在生态位互补效应作用下,物种多样性的作用将在均匀度最高时达到最大(Chapin *et al.*, 2000),而密度增加引起的优势度的增加将降低多样性的作用,因而使得 BEF 的正相关关系减弱。由此推测,群落的总密度可以改变 BEF 之间的关系。我们对这个假说进行了验证。结果表明,群落总密度可以改变 BEF 之

的关系(图 4)。具体表现在,当群落总密度较低时, BEF 之间的关系为显著正相关;当群落总密度增加时,这种正相关关系减弱,存在显著的“密度物种多样性”的交互作用。因此,群落密度可以改变 BEF 之间的关系。

第一代生物多样性实验的群落总密度是人为选择的,并且仅有一个密度处理,而自然群落的密度是多变的。因此,当群落密度大于最终产量恒值的密度阈值时,群落物种多样性对生产力的影响可能不显著;而当群落密度较低时,由于物种多样性可能通过影响最终产量恒值的密度阈值,从而影响 BEF 之间的关系。

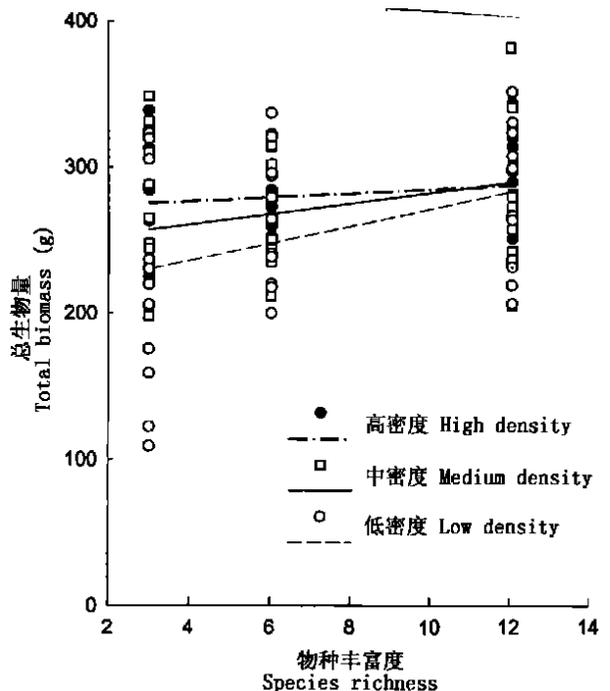


图 4 实验群落中群落密度对生物多样性-生产力之间关系的影响
Fig. 4 The plant diversity-productivity relationship as it is affected by density in experimental communities

3.2 均匀度的作用

一个群落的物种多样性包含两个组分,即组成群落的物种数目,以及总个体数(或盖度,重要值等)在物种之间的分配,即均匀度(Purvis & Hector, 2000)。根据定义,当物种数目最大,同时个体数目在组成物种间均匀分布时,群落物种多样性最高。而第一代生物多样性实验则主要控制群落的物种数目,而且主要是起始物种数目,没有考虑由于实验过程中物种间的相互作用而引起的均匀度的变化,或者说没有考虑现实物种数目(现实物种数目可以定义为 e^H , 参见(Schmid *et al.*, 2002a))。因此,研究均匀度对 BEF 之间关系具有重要意义。

在物种数目不变的情况下,研究均匀度的作用,

可以把传统的多样性受控实验中遇到的物种属性 (Species identity) 和物种丰富度 (Species richness) 的复合作用区分开来。也就是说把生物多样性的两个组分的作用区别开。Wilsey 和 Potvin (2000) 在加拿大 Quebec 的弃耕地 (Old field) 上进行了实验, 人为控制群落中优势物种的组成比例 (群落均匀度), 而保持群落物种数目不变。结果表明, 群落总生物量和地上部分生物量随均匀度的增加而线性增加 (图 5)。这种关系不随群落类型的不同而改变。这个实验的重要意义在于从实验上证明了均匀度改变引起的多样性的变化对生态系统功能有重要影响。

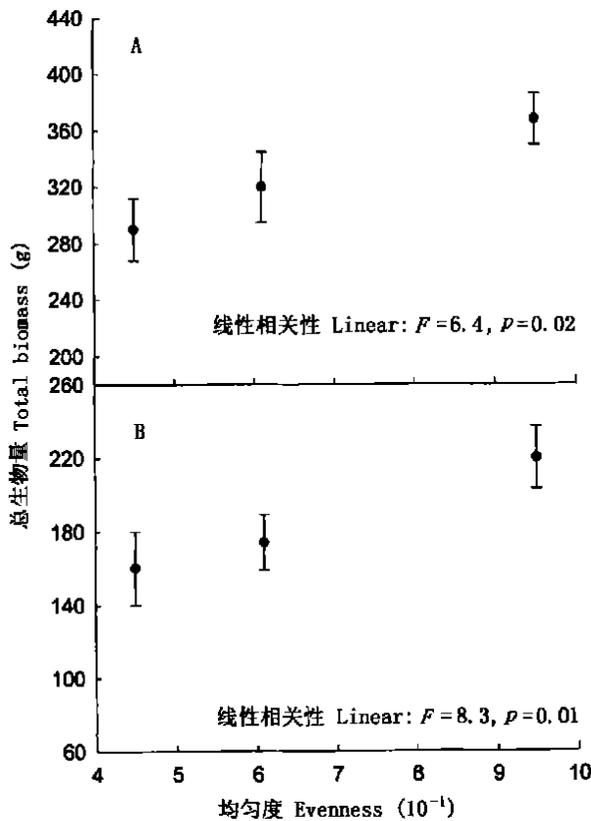


图 5 均匀度对弃耕地受控群落地上部分生物量的影响 (Simpson's index) (Wilsey & Potvin, 2000)

Fig. 5 Aboveground biomass in experimental plant communities in an old field as a function of evenness (Simpson's index) (Wilsey & Potvin, 2000)

A: 总生物量 Total biomass B: 根系生物量 Root biomass

这里需要特别提出, 研究均匀度的作用在保护生物学的理论方面具有重要意义, 需要特别关注。这是因为作为生物多样性的组分之一, 它对人类活动的反应比物种丰富度的反应要迅速得多。远在一个物种濒危、丧失以前, 均匀度就有了反应。这可能代表了人类活动以及自然干扰对生态系统功能的影响的重要作用机制之一。均匀度的影响, 最终可以通过不同物种对生态系统过程的相对贡献, 影响到

生态系统的功能。例如, 最近对美国东部针阔叶混交林的研究, 根据预测加拿大铁杉 (*Tsuga canadensis*) 在森林中的比例将逐年减小, 而结果形成的以红栎 (*Quercus rubra*) 为优势的落叶阔叶混交林, 其 C 的固定将会增加 1~3 倍 (Catovsky & Bazzaz, 2000)。这个结果证明, 人类活动引起的小尺度的植物群落的变化, 如组成物种的相对比例的变化, 即均匀度的变化, 可能影响到整个生态系统的功能。

因此, 第一代生物多样性实验所得到的群落物种数目的增加将提高生态系统生产力的结论, 如果应用到自然生态系统, 可能应该考虑到群落均匀度的影响。因为即使物种数目相同, 不同的均匀度可能具有不同的生产力。如果均匀度和生产力之间的正相关关系 (Wilsey & Potvin, 2000) 具有一定的代表性, 就有可能出现低物种丰富度的群落, 由于高的均匀度, 其生产力高于高物种丰富度而均匀度低的群落, 即均匀度可能改变 BEF 之间的关系。

3.3 土壤营养条件的影响

自然群落是在养分异质性程度不同的土壤上发育的, 一般 N 是植物生长的限制因素 (Vitousek & Howarth, 1991; Chapin *et al.*, 2002)。不同的生态系统, 土壤异质性程度不同。一般认为, 和森林生态系统相比, 草地的土壤异质性程度要低一些。由于生物多样性实验群落和自然发育的植物群落在土壤异质性程度上存在较大差异, 因此要解释两者关系差异产生的原因, 弄清土壤养分状况对 BEF 的影响是极其重要的。这里要说明, 土壤物理和化学性质的异质性几乎为每一个生态学家所认识到, 这就是为什么当代生物多样性实验不仅要置换表层土壤, 还要设立大量重复的原因之一。但是, 正因为如此, 人为造成了生物多样性实验群落和自然群落在土壤异质性上的明显差异。

为此, 我们进行了一个生物多样性土壤养分的实验。在温室里组建物种丰富度分别为 3、6、12 的人工群落, 研究在不同的土壤 N、P、K 含量的情况下, BEF 关系的差异。组成群落的物种的选择是参照美国中西部广泛分布的、弃耕地上的一年生植物群落的物种组成, 因此它们应该具有共同的进化历史 (Evolutionary history), 这也是生物多样性实验群落组建所要求的。实验结果表明 (He *et al.*, 2002), 在前后两次的收获中 (营养阶段和果实成熟阶段), 物种丰富度和生态系统生产力的正相关关系只出现在土壤 N、P、K 含量高的群落中, 在所有低含量的处理中, 物种丰富度和 BEF 之间没有明显的相关关系。

在稍后发表的文章中，Fridley (2002) 的野外受控实验得到了类似的结论。这说明土壤的养分可获得性的确可以影响和改变 BEF 之间的关系。高的土壤养分含量可以增强 BEF 的相关性，似乎和通常施肥实验所引起的物种多样性降低 (Tilman, 1996) 的结果相矛盾。但实际上，这里涉及两个不同的生态系统过程。施肥实验引起多样性的降低，同时伴随物种组成的改变，是一个群落演替过程。而我们的多样性实验不涉及群落物种组成的改变，因为在这里多样性本身是一个处理因子。

为什么土壤元素可利用性可以改变 BEF 之间的关系呢？上面已经提到，物种多样性的作用机制一般认为是通过抽样效应和生态位互补作用来实现的。因此，如果土壤元素可利用性是限制因子，物种间对元素的吸收和利用效率的差异可能就不能充分表现出来，即多样性的作用缺乏表现的条件 (He *et al.*, 2002; Schmid *et al.*, 2002b)，这样就阻碍了 BEF 之间正相关关系的表现。而在生物多样性实验中，BEF 之间的关系在环境变化情况下，甚至是胁迫条件的表现，一直没有得到应有的重视。而生物多样性在逆境下的作用可能是其重要的作用机制之一，即所谓的“保险”假说 (Insurance hypothesis) (Lawton & Brown, 1993; Naeem, 1998; Mulder *et al.*, 2001)。

另外一个原因，可能涉及到一个早期的假说——“看护”作用假说 (Turner *et al.*, 1966)，即植物之间有看护和被看护的相互作用关系 (Nurse-type interaction)，例如共存的物种间在个体发育早期提供的遮荫、水分的保持等。具体到生物多样性实验，高的土壤营养元素含量可能有利于这种互惠作用。

以上提到了密度、均匀度和土壤养分含量对 BEF 的作用。由于根系取样的技术限制，到目前为止，对野外 BEF 的研究还多限于地上部分生产力，少部分研究甚至仅是地上部分生物量的测定。我们对于地上和地下部分是否对生物多样性有不同反应，仍然所知甚少，这也在一定程度上阻碍了对 BEF 的深入了解。

3.4 土壤养分可获得性对生物多样性作用的负反馈作用

上面我们讨论了土壤营养条件对 BEF 关系的影响。但是，直到现在，有关生物多样性的实验持续的时间仍然十分短暂，即使所谓的“长期的”生物多样性实验 (Tilman *et al.*, 2001)，文章发表时实验所持续的时间也不过才 7 年，到本文写作时才有 9 年。而一些生态系统的过程，如凋落物 (Litter) 的分解，则

是相对缓慢的 (Schlesinger, 1997)。因此要保证生物多样性对生态系统 NPP 的促进作用持续存在，则需要系统所产生的凋落物能够及时分解，不致于使营养成分在土壤中沉积 (Deposition)。如果凋落物不能够及时分解进入元素循环，那么土壤中的营养条件将会逐步变得不利于植物生长。

在野外生物多样性实验中，很有可能存在如图 6 所示的负反馈作用。这种负反馈作用主要是由于 N 通常是生态系统的限制因子造成的。有些实验 (Tilman *et al.*, 2002) 证明，生物多样性高的生态系统可以更充分利用土壤中的营养元素，并且认为这是生物多样性的作用机理之一。其结果导致了土壤中 N 的可利用性降低。也有实验证明生物多样性高的生态系统，植物成熟叶片 N 含量降低 (Knops *et al.*, 2001)。正如前面所说，植物成熟叶片 N 含量的降低的生物地球化学效应，是一个缓慢的过程，要较长时间才能观测到，而目前的 BEF 实验还十分短暂，甚至一些实验早期还存在施肥现象，部分地掩盖了这一结果。大自然是一个天然实验场。在瑞典北部的一些群岛中，由于面积较大的岛屿发生天然火灾频繁，岛屿上植物的种类少，优势度高，而小的岛屿发生火灾次数少，植物物种丰富度高，结果形成一个岛屿面积从大到小而物种丰富度从低到高的多样性梯度 (Wardle, 1997)。Wardle 等 (1997) 研究表明，凋落物分解和氮的矿化均随岛屿面积减小而减小，结果造成小岛屿的土壤中有机的积累。这证明从长期来看，这种负反馈作用可能存在。根据

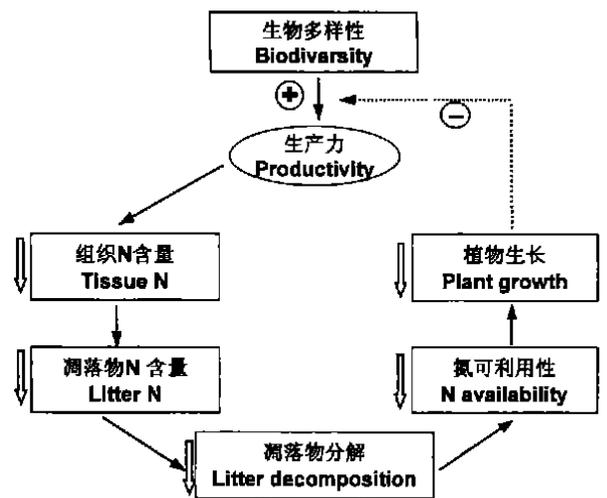


图 6 N 可获得性对实验群落生产力的负反馈可能减弱生物多样性-生产力之间关系

Fig. 6 Negative feedback of soil N availability to experimental community productivity might weaken the biodiversity-productivity relationships

上面的生物多样性-土壤养分实验可以推测,野外受控实验中,生物多样性对生态系统 *NPP* 的正作用有可能随着时间推移而减弱。这也可能是野外观测和受控实验结果不一致的原因之一。由于当代 BEF 野外和室内的实验事实上均不够长,因此需要更多的工作和更长期的实验来验证。

4 结论

在生物多样性受控实验中,生物多样性-生态系统生产力之间的关系多为正相关,但也有较大比例的研究表明它们之间缺乏明显的相关关系。最近具有重要影响的、大规模的野外受控实验得出生态系统生产力随物种丰富度增加而升高。但是,野外观测的结果则显示生物多样性-生态系统生产力之间的关系有 5 种式样,但以钟型曲线最为常见。结合作者的实验以及最新的文献综述,我们分析了生物多样性实验群落和自然发育的群落之间的异同,认为野外观测和受控实验结果不一致的原因,可能是由于群落密度、均匀度及土壤营养状况决定并且改变了生物多样性-生态系统生产力之间的关系。这些因子在自然群落中是多变的,而在生物多样性受控实验条件下则相对一致。与生态系统的一些过程,如凋落物的分解相比,这些受控实验持续的时间十分短暂。随着时间进程,实验群落生物多样性-生态系统生产力之间的关系还可能受到土壤元素可利用性的负反馈作用的影响。如果果真如此,生物多样性对生态系统生产力的促进作用将有可能随着时间推移而减弱。而这也可能是野外观测和受控实验结果不一致的原因之一。

参 考 文 献

- Abrams, P. A. 1995. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradient: what does competition theory predict? *Ecology*, **76**: 2019~2027.
- Bazzaz, F. A. & J. L. Harper. 1976. Relationship between plant weight and numbers in mixed populations of *Sinapsis alba* (L.) Rabenh. and *Lepidium sativum* L. *Journal of Applied Ecology*, **13**: 211~316.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1996. *Ecology: individuals, populations, and communities*. 3rd ed. Oxford: Blackwell Science Ltd.
- Cameron, T. 2002. 2002: the year of the 'diversity-ecosystem function' debate. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**: 495~496.
- Catovsky, S. & F. A. Bazzaz. 2000. Contribution of coniferous and broad-leaved species to temperate forest carbon uptake: a bottom-up approach. *Canadian Journal of Forest Research*, **30**: 100~111.
- Chapin, F. S., III, P. A. Matson & H. Mooney. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. New York: Springer-Verlag.
- Chapin, F. S., III, E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack & S. Diaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**: 234~242.
- Darwin, C. 1859. *The origin of species by means of natural selection*. London: John Murray.
- Elton, C. S. 1958. *The ecology of invasion by animals and plants*. London: Chapman & Hall.
- 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.
- Gibson, D. J., J. Connolly, D. C. Hartnett & J. D. Weidenhamer. 1999. Designs for greenhouse studies of interactions between plants. *Journal of Ecology*, **87**: 1~16.
- Goodman, D. 1975. The theory of diversity-stability relationships in ecology. *The Quarterly Review of Biology*, **50**: 237~266.
- Grace, J. B. 1999. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **2**: 1~28.
- Grime, J. P. 1997. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science*, **277**: 1260~1261.
- Hairton, N. G. Jr. 1989. *Ecological experiments*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. New York: Academic Press.
- He, J. S., F. A. Bazzaz & B. Schmid. 2002. Interactive effects of diversity, nutrients and elevated CO₂ on experimental plant communities. *Oikos*, **97**: 337~348.
- Hector, A. & R. Hooper. 2002. Darwin and the first ecological experiment. *Science*, **295**: 639~640.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Hogberg, K. Huss-Dannell, 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 & J. H. Lawton. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, **286**: 1123~1127.
- Hooper, D. U. & P. M. Vitousek. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, **277**: 1302~1305.
- Huang, J. H. (黄建辉), Y. F. Bai (白永飞) & X. G. Han (韩兴国). 2001. Effects of species diversity on ecosystem functioning: mechanisms and hypotheses. *Biodiversity Science (生物多样性)*, **9**: 1~7. (in Chinese with English abstract)
- Jolliffe, P. A. 2000. The replacement series. *Journal of Ecology*, **88**: 371~385.
- Kaiser, J. 2000. Rift over biodiversity divides ecologists. *Science*, **289**: 1282~1283.
- Kinzig, A., D. Tilman & P. Pacala. 2002. *Functional consequences of biodiversity: experimental progress and theoretical extensions*. Princeton: Princeton University Press.
- Kira, T., H. Ogawa & K. Shinzaki. 1953. Intraspecific competition among higher plants. I. Competition-density-yield interrelationships in regularly dispersed populations. *Journal of the Polytechnic Institute, Osaka City University*, **4**: 1~16.
- Knops, J. M. H., D. Wedin & D. Tilman. 2001. Biodiversity and decomposition in experimental grassland ecosystems. *Oecologia*, **126**: 429~433.
- Lawton, J. H. & V. K. Brown. 1993. Redundancy in ecosystems. In: Mooney, H. A. ed. *Biodiversity and ecosystem function*. Berlin: Springer-Verlag.
- Loreau, M., S. Naeem & P. Inchausti. 2002. Biodiversity and e-

- cosystem functioning: synthesis and perspectives. Oxford: Oxford University Press.
- 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 & D. A. Wardle. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, **294**:804~808.
- MacArthur, R. H. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, **36**:533~536.
- May, R. M. 1973. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton: Princeton University Press.
- McGrady-Steed, J., P. M. Harris & P. J. Morin. 1997. Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature*, **390**:162~165.
- McNaughton, S. J. 1983. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological Monographs*, **53**:291~320.
- Mittelbach, G. G., C. F. Steiner, S. M. Scheiner, K. L. Gross, H. L. Reynolds, R. B. Waide, M. R. Willig, S. I. Dodson & L. Gough. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, **82**:2381~2396.
- Mulder, C. P. H., D. D. Uliassi & D. F. Doak. 2001. Physical stress and diversity-productivity relationships: the role of positive interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**:6704~6708.
- Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*, **12**:39~45.
- Naeem, S., K. Håkansson, J. H. Lawton, M. J. Crawley & L. J. Thompson. 1996. Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species. *Oikos*, **76**:259~264.
- Naeem, S. & S. Li. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, **390**:507~509.
- Naeem, S., L. J. Thompson, S. P. Lawler & R. M. Woodfin. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, **368**:734~737.
- Purvis, A. & A. Hector. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature*, **405**:212~219.
- Redmann, R. E. 1975. Production ecology of grassland plant communities in Western North Dakota. *Ecological Monographs*, **45**:83~106.
- Scheiner, S. M. & J. Gurevitch. 2001. Design and analysis of ecological experiments. 2nd ed. New York: Oxford University Press.
- Schlesinger, W. H. 1997. Biogeochemistry: an analysis of global change. 2nd ed. San Diego: Academic Press.
- Schläpfer, F. & B. Schmid. 1999. Ecosystem effects of biodiversity: a classification of hypotheses and exploration of empirical results. *Ecological Applications*, **9**:893~912.
- Schmid, B., A. Hector, M. A. Huston, P. Inchausti, I. Nijs, P. W. Leadley & D. Tilman. 2002a. The design and analysis of biodiversity experiments. In: Loreau, M., S. Naeem & P. Inchausti eds. Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Oxford: Oxford University Press. 61~75.
- Schmid, B., J. Joshi & F. Schläpfer. 2002b. Empirical evidence for biodiversity-ecosystem functioning relationships. In: Kinzig, A., D. Tilman & P. Pacala eds. Functional consequences of biodiversity: experimental progress and theoretical extensions. Princeton: Princeton University Press. 120~150.
- Schulze, E. D. & H. A. Mooney. 1993. Biodiversity and ecosystem function. Berlin: Springer-Verlag.
- Symstad, A. J., D. Tilman, J. Willson & J. M. H. Knops. 1998. Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition. *Oikos*, **81**:389~397.
- Tilman, D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, **77**:350~363.
- Tilman, D. & J. A. Downing. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, **367**:363~365.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin & P. Reich. 2002. Experimental and observational studies of diversity, productivity, and stability. In: Kinzig, A., D. Tilman & P. Pacala eds. Functional consequences of biodiversity: experimental progress and theoretical extensions. Princeton: Princeton University Press. 42~70.
- Tilman, D., P. B. Reich, J. Knops, D. Wedin, T. Mielke & C. Lehman. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, **294**:843~845.
- Tilman, D., D. Wedin & J. Knops. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, **379**:718~720.
- Turner, R. M., S. M. Alcorn, G. Olin & J. A. Booth. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette*, **127**:95~102.
- Varley, G. C. 1957. Ecology as an experimental science. *Journal of Animal Ecology*, **26**:251~261.
- Vitousek, P. M. & R. W. Howarth. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry*, **13**:87~115.
- Waide, R. B., M. R. Willig, C. F. Steiner, G. Mittelbach, L. Gough, S. I. Dodson, G. P. Juday & R. Pamerter. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **30**:257~300.
- Wardle, D. A., K. I. Bonner, G. M. Barker, G. W. Yeates, K. S. Nicholson, R. D. Bardgett, R. N. Watson & A. Ghani. 1999. Plant removals in perennial grassland: vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties. *Ecological Monographs*, **69**:535~568.
- Wardle, D. A., M. A. Huston, J. P. Grime, F. Berendse, E. Garnier, W. K. Lauenroth, H. Setälä & S. D. Wilson. 2000. Biodiversity and ecosystem function: an issue in ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, **81**:235~239.
- Wardle, D. A., O. Zackrisson, G. Hornberg & C. Gallet. 1997. The influence of island on ecosystem properties. *Science*, **277**:1296~1299.
- Wheeler, B. D. & S. C. Shaw. 1991. Aboveground crop mass and species richness of the principal types of herbaceous rich-fen vegetation of lowland England and Wales. *Journal of Ecology*, **79**:285~301.
- Whittaker, R. H. 1966. Forest dimensions and production in the Great Smoky Mountains. *Ecology*, **47**:103~121.
- Whittaker, R. H. 1975. Communities and ecosystems. 2nd ed. New York: MacMillan.
- Wilsey, B. & C. Potvin. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: importance of species evenness in an old field. *Ecology*, **81**:887~892.
- Zhang, Q. G. (张全国) & D. Y. Zhang (张大勇). 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances and controversies. *Biodiversity Science (生物多样性)*, **10**:49~60. (in Chinese with English abstract)
- Zobel, K. & J. Liira. 1997. A scale-independent approach to the richness vs. biomass relationship in ground-layer plant communities. *Oikos*, **80**:325~332.

责任编辑: 张大勇 责任编辑: 姜联合