

生物多样性的生态系统功能^①

刘峰 贺金生^② 陈伟烈

(中国科学院植物研究所 北京 100093)

摘要 本文从以下几个方面综述了生物多样性对生态系统功能和作用的影响:第一,几个关于物种在生态系统中的不同地位和生物多样性如何影响生态系统功能的假说;第二,生物多样性与生态系统的稳定性;第三,生物多样性如何影响生态系统的生产力;第四,生物多样性对生态系统可持续性的影响。此外还提出了几个需要继续探讨和关注的问题。

关键词 生物多样性, 生态系统功能

The Ecosystem Function of Biodiversity

LIU Feng HE Jin-Sheng CHEN Wei-Lie

(Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Abstract This review is about the effects of biodiversity on ecosystem functions and services. It focuses on the following parts: 1. hypotheses about different roles of different species in the ecosystem and how biodiversity affects ecosystem functions; 2. relations between biodiversity and stability of ecosystem; 3. how the biodiversity affects production of ecosystem; 4. the relation between biodiversity and sustainability of the ecosystem. Several problems for further research are also pointed out.

Key words Biodiversity, Ecosystem function

1 引言

生态系统能为人类提供多样的产品和服务 (services), 其中除提供食物、药品、建筑材料及遗传资源等产品外, 更为重要的是调节气候、维持大气组成的稳定、土壤的形成与维持、废弃物扩散、害虫控制、物质循环等作用, 这些作用构建了整个地球的生命支持系统。生态系统的功能最终总是通过物种来实现的, 所以生态系统中多样性的状况直接影响其功能。甚至于象大气成分的维持、气候模式和水循环状况的改善、土壤养分的维持等过程也可能最终决定于物种的变化 (Jemy 和 Stork, 1995)。

由于人类活动的加剧, 当今绝大多数生态系统正遭受多样性的丢失, 这种多样性的丢失是否会损害生态系统的生物地球化学功能引起了广泛的注意 (Schulze 和 Mooney, 1993)。生物多样性的改变无论是在一般条件下, 还是在极端条件下, 均对生态系统和景观的生态过程产生明显的影响 (Chapin 等, 1998)。自从 1993 年有关生物多样性与生态系统功能的专著 (Biodiversity and Ecosystem Function) (Schulze 和 Mooney, 1993) 问世以来, 有关此类研究的专著不断出现, 如: Chapin 和 Körner (1995); Davis 和 Richardson (1995); Vitousek 等

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.

① 本文得到国家自然科学基金资助 (编号: 39893360), 马克平研究员审阅了全文, 特表感谢。

② 联系人。Author for correspondence.

收稿日期: 1998-08-19 接受日期: 1998-08-29 责任编辑: 程红焱

(1995); Orians 等(1996); Mooney 等(1996); Solbrig 等(1996)等。但对于生态系统的功能,无论是生态系统的过程如初级生产力、物质循环等,还是生态系统的可持续性,如何受生物多样性的影响,我们仍知之甚少(Schulze 和 Mooney, 1993; Baskin, 1994)。Ehrlich 和 Wilson(1991)也指出当今研究最少的领域就是自然生态系统所提供的一系列服务功能,其中多样化的物种起到了关键的作用。

2 物种在生态系统中的作用

物种的增加或减少对生态系统所提供的“服务”有深刻的影响(Mooney, 等 1996)。生态系统中不同种的作用是有差别的(马克平, 1997)。其中有这样一些种,它们可能是群落中的普通种,也可能是稀有种,可能是群落中的优势种或建群种,也可能只是伴生种,但它们的灭绝将导致群落中大量物种的丢失,甚至引起整个生态系统的崩溃。也就是说,它们的存在对维持群落的物种组成、生态系统的功能和物种多样性等比其它的物种更为重要,这些就是群落生态系统中的关键种(韩兴国等 1995)。Walker(1992)将生态系统中特别重要的种称为“司机”,其它的种称为“乘客”,Lawton(1994)提出的“生态系统工程师”(ecosystem engineer)也是类似的概念。Bond(1993)依其功能或作用的不同,将关键种划分为 7 种不同的类型。一般认为,除关键种外生态系统中还有一类物种,它们与其它的一些物种具有类似的功能,也就是说,它们在功能上是冗余的,它们的丢失对生态系统的功能没有影响或影响不大,这就是所谓的“冗余种”(redundancy species)。

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以下 6 种:

(1)多样性-稳定性假说(stable-diversity hypothesis): MacArthur(1955)首次提出了群落的物种多样性和稳定性的关系,他认为随物种数的增加,生态系统的生产力和恢复干扰的能力均增强。Elton(1958)也提出了相似的假说。

(2)铆钉假说(rivet hypothesis): Ehrlich 和 Ehrlich(1981)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。因为许多物种可能是冗余的,所以少量物种的灭绝可能不影响生态系统总的功能,这表明了物种丰富度和生态系统功能之间的非线性关系。

(3)冗余种假说(redundancy hypothesis): (Walker, 1992; Lawton 和 Brown, 1993)生态系统中的物种可被划归不同的“功能群”(functional group)来考虑,有一些物种在其它相邻物种灭绝后,有一定的延伸其功能进行补偿的能力。需要一个最小的多样性来维持生态系统的功能,除此之外的大多数物种是冗余的,也就是说物种丰富度对生态系统功能并不非常重要。

(4)“特异性假说”(idiosyncratic hypothesis): Lawton(1994)认为生态系统的功能随多样性的改变而改变,因单个物种的地位是复杂和变化的,所以这种改变的程度和方向均是不可预测的。

(5)“零假说”(null hypothesis): (Vitousek 和 Hooper, 1993; Lawton, 1994)生态系统的功能与物种的丢失和增加无关。

(6)多样性-可持续性假说(diversity-sustainability hypothesis): Tilman 等(1996a)认为由于

多样性高的生态系统中营养物的丢失会降低,故生态系统中土壤营养元素循环和土壤肥力的可持续性与多样性程度密切相关。

Lawton(1994)首次利用由 Lawton 等(1993)发展起来的人工控制环境条件的“生态箱”(ecotron)来验证以上的假说,但未能得到较一致的结果。Lawton(1994)和 Johnson 等(1996)也对其中的几种假说作了对比分析。

3 生物多样性与生态系统的稳定性

依 Pimm(1984)和黄建辉(1994)的论述,生态系统的稳定性有许多种含义,大致可以分为稳定性(stability)、弹性(resilience)、抗性(resistance)、持久性(persistence)、变异性(variability)等几个方面。

对多样性与稳定性的研究,大致经过了以下三个过程,50 年代 Elton 和 MacArthur 分别提出假说认为稳定性随物种数增加而加强;May(1972;1974)等人在 70 年代依据在数学模型的理论上的进展,认为是物种间的关联并非物种的丰富度决定了一个生态系统的稳定性;而最近新的实验证据又说明了多样性的增加,增强了生态系统的稳定性和生产力(Baskin, 1995)。

Peet(1974)的研究发现,生态系统的抗性(resistance)和弹性(resilience)随物种多样性(由物种数和均匀度得来的 H')增高而增强。随之, Frank 和 McNaughton(1991)对 1988 年黄石公园干旱后物种组成变化的研究表明,植物群落的物种组成的稳定性随多样性的增高而加强,同时又强调了格局多样性对生态系统稳定性的作用。其它的学者也得到了稳定性随多样性升高的结果(McNaughton, 1977; Frank 和 McNaughton, 1991; Ewel 等 1991)。

最近,又有学者采用直接控制多样性的实验来评估其对生态系统过程的影响,其中 Tilman 等(1994)通过 11 年对草地的研究发现,多样性高的群落对大的干旱有较好的抗性(resistance),且恢复得更快。每次物种的丢失均在更大的程度上影响了草地对干旱的抗性。同时, Givnish(1994)对 Tilman 等的结果提出了一些质疑,指出由于植物表型与生理特点等的原因,它们得出的结果可能是不成熟的。因为实验过程中的多样性、生物量、土壤的肥沃程度及对干旱的敏感程度等均是相关的。他认为可以通过控制随机挑选的物种数目来得到更为直接的实验证据。

有关多样性和稳定性的实验所得到的如此复杂的结果让我们很难归纳,因而也更难推广到更多物种和更多营养级的系统(黄建辉, 1994)。由于不同学者衡量稳定性的指标不同,研究的生态系统也各不相同,所以对生物多样性如何影响生态系统的稳定性,很难得出一般性的结论。

4 生物多样性与生态系统的生产力

生物多样性的变化对生态系统生产力的影响可能有三种不同的结果:

(1)物种的丢失对生态系统的功能有微小的影响或没有影响。这可能主要是由于剩余物种的增长补偿了物种丢失的作用。Chapin 和 Shaver(1985)以及 Chapin 等(1998)的结果表明了这一点。

Hooper(1998)认为需区分由物种组成不同而造成的生产力增加和由物种丰富度的增加及互补所产生的生产力增加。故他采用功能群代替物种来考察丰富度生态系统功能的影响。他根据植物不同的生长型、表型及根的深度、凋落物 C:N 等特征将草地上的植物

分为:早季的一年生杂草(E);晚季的一年生杂草(L);多年生丛生杂草(P)及固氮植物四种功能型(N)。实验的结果说明,更多样化并不意味着更高的生物生产力。在影响生态系统过程方面,物种的组成至少与多样性有同样重要的作用。

(2)随多样性的升高,生态系统的生产力降低。在对纽约弃耕地的研究中,平均生产力(average productivity)随多样性的升高而降低(McNaughton, 1993)。Silvertown 等(1994)的研究也表明,植物地上部分的现存生物量随多样性升高而降低。

(3)随物种多样性的增加,生态系统的生产力提高。支持该结论的实验证据较多,例如,Naem(1994)巧妙地利用受控的“生态箱”,分别用 9、15 和 31 个物种组成一个多营养级的群落,低物种数的群落作为高物种数群落的子集,模拟自然生态系统中各营养级上的物种均匀丢失的结果。他在实验过程中测定了 5 个生态系统过程:群落的呼吸;分解;营养物的存留;植物的生产力及群落对水的存留。实验的结果表明:群落的呼吸和植物生产力与多样性有密切的关系。这是第一次在受控的条件下说明生物多样性的丢失与遗传资源的丢失、生产力的丢失、生态系统对干扰缓冲能力的丢失以及美学和商业价值的丢失一样,能够改变或损害生态系统所能提供的“服务”(service)。

Tilman 等(1996a)对草地的研究中,在 147 块样地中分别种植随机选取的 1、2、4、6、8、12 和 24 个种,以最高现存生物量作生产力的估计(peak standing crop)。研究的结果表明:生产力随多样性的增加而增高,多样性越高对 N 的利用越完全,同时 N 的丢失更少。所以 Tilman 认为物种的丢失可能危及生态系统功能的可持续发展的能力。除此之外,Naem 等(1995)的研究表明净初级生产力(net primary production)随物种个数的增加而增加。Naem 等(1996)也观察到平均生产力随物种丰富度的增加而增加。

对于物种多样性的增高为何会引起生产力的增加,其可能的解释有:

①植物物种不同的丰富度通过对资源的分享来影响生态系统的过程,在多样化程度高的群落中,由于植物总的资源获取量的增加,故增加了生态系统的净初级生产力。这种互补性的资源利用可能发生在时空尺度或不同的资源类型上(Ewel, 1986),例如深根系的植物就能获得浅根系植物所不能获得的水和其它营养物质(Berendse, 1979; 1982)。许许多多的例子都说明在不同的轴上均可产生分化(Hooper, 1998)。

②除了互补性的资源利用外,因为许多物种通过提供资源或改善恶劣的环境能促进其它物种的生长,所以多样性的增高可能造成生态系统生产力的增加(Bertness 和 Callaway, 1994)。固氮者(nitrogen-fixers)和菌根菌(mycorrhizal fungi)均是提供该种便利植物的明显例子,另外林冠层树木和灌木层有可能通过对土壤湿度、营养物和小气候等方面的作用对下层的物种产生有利的影响(Ewel, 1986; Bertness 和 Callaway, 1994; Foré 等, 1997)。这种关联可能是通过影响小生境、防止病害、减少食草动物的采食及促进受粉等过程来实现的。

5 多样性与生态系统的可持续性

生物多样性对生态系统的物质循环有影响,同时影响了生态系统中元素循环和土壤肥力的可持续性。Tilman 等(1996a)的多样性-可持续性假说认为土壤元素循环即土壤肥沃程度的可持续性依赖于生物多样性。有关多样性和生态系统物质循环的实验仍比较少,也未能得出一般性的结论。

Ewel 等(1991)的研究表明在热带森林物种组成和丰富度不同的系统之间, 土壤中的营养物质差别很小。Hooper 和 Vitousek(1998)研究草地的物质循环的结果表明, 由于互补作用的影响, 多样性升高会导致资源利用的更完全, 但 N 的流失并不随多样性的升高而降低。而 Tilman 等(1996a)在研究明尼苏达草地时发现, 在生产力随物种多样性升高的同时, 主要的限制元素 N 的流失随多样性升高而降低。至于生物多样性如何影响生态系统的可持续性 & 一定的多样性对维持生态系统的存在是否是必要的仍有待于进一步的研究。

6 结语

当前, 由于实验证据仍然太少, 在生物多样性如何影响生态系统的功能这个问题上还不能得出令人信服的一般性的结论(Chapin 等, 1998)。但物种的丢失或添加对生态系统所提供的“服务”有深刻的影响, 在以后的实验或研究中以下几个问题值得注意:

(1) 现有的野外实验多缺少对照和重复(Tilman 等, 1996a)。另外, 对物种多样性在生态系统功能中的地位的可信知识只能来自于受控条件下的假说-验证实验。Kareiva(1994)提倡用 Naeem 等人 1994 年使用的生态箱的方法, 认为它即可以产生独立的变量, 又可以重复, 能够提供有益的信息。

(2) 实验过程中的某些因素可能掩盖了多样性与生态系统功能之间的真正关系, 例如菌根菌的存在和物种的表型可塑性均可能在物种受到环境胁迫时起到了缓冲作用(Johnson 等, 1996)。它们在多大的程度上影响了生态系统与多样性的关系需要更进一步的研究。

(3) 实验中物种组成的选择对实验的结果有非常大的影响, 所以物种的组成必须随机选择以避免偏见的影响(Tilman 等, 1996a)。为了避免由物种组成的不同而导致不可靠的结果, Naeem 等(1994; 1995; 1996)和 Tilman 等(1994; 1996a; 1996b)的实验仅考虑了物种丰富度的增加对生态系统生产力的影响, 而没有考虑物种组成等因素的影响。Hooper(1998)和 Hooper 和 Vitousek(1998)利用功能群(functional group)来研究多样性与生态系统功能的关系, 并且讨论了物种间的互补和竞争在生态系统反应中的作用。

(4) 由于根的结构和生物量对环境胁迫有特别的指示作用, 所以研究植物地下部分对干扰的反应有助于检测生态系统层次上的变化。

(5) 研究在极端条件下的生态系统的反应对研究抗性是很好的方法。

(6) 已被研究过的生态系统多是比较简单的系统, 与自然界中的复杂系统在各个方面均有明显的差别, 能否将简单系统中得到的结果应用于复杂的自然生态系统依然没有明确的答案。

人类活动的加剧导致生物多样性的迅速变化, 人类对这种变化的作用尚未有清楚的认识, 科学家有必要更深入地了解这些变化对生态系统的影响作更具预测性的理解(Chapin 等, 1998)。

参 考 文 献

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.

- 黄建辉, 1994. 钱迎倩, 马克平(主编). 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 中国科学技术出版社, 第 178~191 页
韩兴国等, 1995. 植物学通报(生态学专辑), 第 168~184 页

- 马克平, 1997. 蒋志刚, 马克平, 韩兴国 (主编). 保护生物学. 杭州: 浙江科学技术出版社, 第 34~47 页
- Baskin Y, 1994. *Science*, **264**:202~203
- Baskin Y, 1995. *Bioscience*, **44**:657~660
- Berendse F, 1979. *Oecologia*, **43**:19~26
- Berendse F, 1982. *Oecologia*, **53**:50~55
- Bertness M D, Callaway R, 1994. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**:1~3
- Bond W J, 1993. In Schulze E D, Mooney H A (eds.). *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin. 67~96
- Chapin F S, Körner C eds., 1995. *Arctic and alpine biodiversity*. Vol 113. Springer, Berlin
- Chapin F S III et al, 1998. *Bioscience*, **48**:45~52
- Chapin F S III, Shaver G R, 1985. *Ecology*, **66**:564~676
- Davis G W, Richardson D M (eds.), 1995. *Mediterranean-type ecosystems: the function of biodiversity*. Springer, Heidelberg
- Ehrlich P R, Ehrlich A H, 1981. *Extinction the causes and consequences of the disappearance of species*. Random House.
- Elton C S, 1958. *The ecology of invasion by animals and plants*. Chapman & Hall, London.
- Ewel J J et al, 1991. *Ecological Applications*, **1**:289~302
- Ewel J J, 1986. *Annual Review of Ecology and Systems*, **17**:245~271
- Foré S A et al, 1997. *Journal of Vegetation Science*, **8**:607~614
- Frank D A, McNaughton S J, 1991. *Oikos*, **62**:360~362
- Givnish T J, 1994. *Nature*, **371**:113~114
- Hooper D U, 1998. *Ecology*, **79**:704~719
- Hooper D U, Vitousek P M, 1998. *Ecological Monographs*, **68**:121~149
- Jenny L S, Stork W (eds.), 1995. *Biodiversity assessment: a guide to good practice*. Department of the Environment, HMSO, London.
- Johnson K H et al, 1996. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**:372~277
- Jones C G, 1994. *Oikos*, **69**:373~386
- Kareiva P, 1994. *Nature*, **368**:686~687
- Lawton J H, 1994. *Oikos*, **71**:367~374
- Lawton J H, Brown V K, 1993. In Schulze E -D, Mooney H A (eds.), *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin. pp 255~270
- Lawton J H et al, 1998. *Nature*, **391**:72~75
- Lawton J H et al, 1993. *Phil Trans R Soc London*, **B341**:181~194
- MacArthur R, 1995. *Ecology*, **36**:533~537
- May R M, 1972. *Nature*, **238**:413~414
- May R M, 1974. *Stability and complexity in model ecosystems* (2nd eds.). Princeton: Princeton University Press.
- McNaughton S J, 1977. *Amer Nat*, **111**:515~525
- McNaughton S J, 1993. In Schulze E-D, Mooney H A (eds.). *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin. pp 361~383
- Mooney H A et al, 1995. In Mooney H A et al, (eds.). *Functional roles of biodiversity: a global perspective*. SCOPE 55, John Wiley & Sons.
- Mooney H A et al (eds.), 1996. *Functional roles of biodiversity a global perspective*. SCOPE 55, 1996, John Wiley and Sons.
- Naeem S et al, 1996. *Oikos*, **76**:259~264
- Naeem S, 1994. *Nature*, **368**:734~737
- Naeem S et al, 1995. *Phil Trans R Soc London*, **B347**:249~262
- Orians G H et al (eds.), 1996. *Biodiversity and ecosystem process in tropical forests*. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag.
- Peet R K, 1974. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**:295~307
- Pimm S L, 1984. *Nature*, **307**:321~326
- Schulze E D, Mooney H A (eds.), 1993. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin.
- Silvertown J et al, 1994. *Ecology*, **75**:2430~2437
- Solbrig O T et al (eds.), 1996. *Biodiversity and savanna ecosystem process: a global perspective*. Springer Berlin.
- Tilman D et al, 1994. *Nature*, **367**:363~365
- Tilman D et al, 1996a. *Nature*, **379**:718~720
- Tilman D et al, 1996b. *Nature*, **379**:718~720
- Vitousek P M, Hooper D U, 1993. In Schulze E -D, Mooney H A (eds.), 1993. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin. pp 3~14
- Vitousek P M et al (eds.), 1995. *Islands biological diversity and ecosystem function*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag
- Walker B, 1992. *Conserv Biol*, **6**:184~223