

生物多样性对生态系统功能及其稳定性的影响^{*}

张步翀

(甘肃农业大学水利水电工程系 兰州 730070)

李凤民^{**}

黄高宝

(兰州大学干旱农业生态重点实验室 兰州 730000) (甘肃农业大学农学院 兰州 730070)

摘要 生物多样性导致生态系统功能优化学说、组分有机体功能特点决定生态系统功能观点及一些中间观点的提出使生态学界对生物多样性与生态系统功能之间关系的研究结果各异,但关键种的丧失会严重损害生态系统功能是肯定的。对结构多样性的生态系统来说,关键种能稳定生态系统功能,并在一定程度上缓冲波动带来的压力。生物多样性与生态系统稳定性间关系的研究亦未形成共识,一般看法是生物多样性降低会导致生态系统稳定性下降。但也有与之不同的看法,认为多样性与稳定性间无任何关系。对局部多样性、区域多样性及全球范围内生物多样性改变及其相应保护措施的研究比较后认为,应为不同物种提供适合其繁殖条件的局部试验地块,用个体小的物种来控制区域生物多样性及通过各种自然试验方法增加不同范围内的生物多样性。

关键词 生物多样性 生态系统功能 生态系统稳定性 生物多样性保护

Effects of biodiversity on functions and stability of ecosystem. ZHANG Bu-Chong (Department of Water Resources Engineering, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China), LI Feng-Min (Key Laboratory of Arid Agro-ecology, Lanzhou University, Lanzhou, 730000, China), HUANG Gao-Bao (Department of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou, 730070, China), *CJEA*, 2006, 14(4): 12~15

Abstract The appearances of the theory on optimized ecosystem functions caused by biodiversity, the view of ecological system functions determined by component organism functions and the other non-tilting views have produced the diversified research results on the relation between ecological system functions and biodiversity. However, it is sure that the loss of key species impairs the functions of ecosystem. But for those structure-diversity ecosystems the key species can stabilize the ecosystem functions and to some extent mitigate the pressure triggered by species alteration. Studies on relations between stability of ecosystem and biodiversity have not achieved an agreement, either. The common understanding between biodiversity and stability is that reduction in biodiversity can lead to a corresponding decrease in stability of ecosystem. However, there exists another different view asserting there is not any relation between stability and diversity. Through the comparison among researches on local diversity, regional diversity and global diversity and their corresponding measures of protection, we hold the view that the increase of biodiversity within different ranges can be achieved by providing local experimental plots suitable for its reproductive condition for different species, by controlling regional biodiversity with small-sized species, and by all kinds of natural experimental methods.

Key words Biodiversity, Function of ecosystem, Stability of ecosystem, Protection of biodiversity

(Received Dec. 21, 2004; revised April 17, 2005)

生物多样性是指生物及其所在生态复合体的种类丰富度和相互间的差异性,是生态系统稳定性的基础,它至少包括3个层次,即基因多样性(或遗传多样性)、物种多样性和生态系统多样性^[1]。遗传多样性是生物多样性的重要组成部分,是生态系统多样性和物种多样性的基础,任何物种都具有其独特的基因库和遗传组织形式,因此,物种多样性也显示了基因的多样性^[2],而物种又是构成生物群落进而组成生态系统的基本单元,生态系统的多样性离不开物种多样性,当然也就离不开不同物种所具有的遗传多样性。Diane认为,生物多样性的研究颇具挑战性,因为它反映了许多作用于不同时空尺度上的生态学的、进化的和人类起源的过程,而生物

^{*} 国家重点基础研究发展规划项目(G2000018603)和甘肃农业大学科技创新基金项目资助

^{**} 通讯作者

收稿日期:2004-12-21 改回日期:2005-04-17

多样性研究中一些最令人激动的最新进展说明这些不同过程和尺度间存在一定的联系^[6]。当今生物多样性危机中,人类社会的发展和资源的过度利用导致多样性的丧失,生境改变也将使物种濒临灭绝危险且最终导致物种灭亡,而生物多样性的丧失又使生态系统结构与功能产生剧烈变化,进而加剧生物种类的消失^[3]。这种自然改造和利用过程中人类的活动将改变生物种类的生境,从而对生物多样性构成极大威胁甚至导致区域性乃至全球多样性的锐减。目前,全球性种类消失的速度是人类出现以前的100~1000倍。种类贫乏是生态系统功能降低的特征之一,而生态系统功能的恢复则必须在生态系统环境得到改善的基础上使生物多样性得以恢复和保持才能实现。此种情况下,探讨生物多样性对生态系统功能及其稳定性的影响就显得极为重要。

1 生物多样性与生态系统功能的关系

1.1 生态系统功能的含义

所谓生态系统功能是指系统内各个生态过程和速率,如生态系统初级生产力、N素矿化作用、残枝败叶分解、营养物质运转循环及水分平衡等。一般而言,种类贫乏的生态系统的功能常处于一种失衡状态。生物多样性丧失会极大地改变生态系统功能,这就向人们提出这样一个问题:物种贫乏的系统比物种丰富的系统功能有效性是好还是差?尽管此问题应追溯到达尔文时代,但生物多样性与生态系统功能间的关系问题作为一个重要的科学问题被提出却是最近几年的事情。近些年来此方面做了大量试验,且大多集中于特定环境条件下生物多样性-生态系统功能关系的研究^[12]。约十年前,一些生态学家就提出,物种多样性丧失将导致生物化学过程中生态系统功能退化。显然,此种生物多样性-生态系统功能假说的动机出于物种保护考虑^[8]。尽管如此,生态学家对物种多样性丧失是否会损害生态系统功能和降低生态系统对人类的贡献,及生态系统物种多样性提高是否有利于其功能的改善仍持有不同观点。

1.2 生物多样性导致生态系统功能优化学说

此学说认为,通过合理设计并建立模拟群落结构且控制物种多样性水平可评价生物多样性对生态系统不同功能过程的效应,而且生物多样性水平越高,越有利于生态系统功能发展,生物多样性将必然导致生态系统功能优化^[24]。此学说还认为,较高水平的生物多样性可增加具有高生产力的种类出现的机会;高水平生物多样性的生态系统内营养的相互关系亦有更高多样性,食物链增多,食物网更为复杂,这就为能量流动提供了多种选择途径,使各营养水平间能量流动趋于更稳定;增加生态系统内某个种不同个体间的距离,从而降低病原体扩散;高水平多样性的生态系统内物种能充分占据已分化的基础生态位,缩小基础生态位与现实生态位间的生态位势,从而极大提高系统对资源的利用效率^[6,25,26]。

1.3 组分有机体功能特点决定生态系统功能观点

MacGillivray等认为,生态系统功能过程主要由组分有机体功能特点所决定而并非依赖于系统内物种种类数目,群落对生境变化的反应也可由优势种的功能特点来预测,而并非由生物多样性来决定,尤其对群落优势种来说,这一类群的变化对群落所产生的影响较之于其他物种要深刻得多^[19]。据此观点,物种对生态过程最可能产生深刻影响的功能特点应包括如下3个方面:改变土壤资源,如水分和营养物质的有效性及对这些资源的摄取与利用,或通过引进某一新物种来启用未被利用的潜在资源;影响群落内食物链关系(或营养结构),如现实生活中一些生态过程的剧烈变化往往由捕食者的引入或灭绝所引起,其后果甚至比从其生物量去预测还要大^[23];影响外部干扰频率、程度和范围,如植物物种本身可通过根系下扎固土、固沙以防止土壤侵蚀,通过根冠拦截和减小风力、叶片拦截雨水以减少径流量等来降低外部干扰速率。

1.4 其他观点

此外,也有学者持中间观点。Diane认为,生境变化、生物多样性丧失及生态系统功能间关系极为复杂,生境改变对生态系统功能直接影响的重要程度与生物多样性对生态系统功能的影响有关,区域生物多样性保护是否保护了其生态系统功能要视群落饱和与否而定,且取决于生态系统功能的强弱和是否测定了生态系统稳定性^[8]。还有人提出,任一特定系统内物种丧失的结果依赖于如下3个方面:功能群内功能改变及物种多样性;功能群间和功能群内现实空间变异的相对比例;功能群内物种现实生态位重叠程度的实际补偿潜力^[13]。Lawton和May则发现,所有物种均会濒临灭绝,但有些物种比其他物种更易灭亡,尤其是个体K-选择大的物种,它们在食物网中处于高营养级且种类丰富度较低^[18]。因此,有学者认为,不能简单地断定生物多样性高低与是否有利于生态系统功能增强^[5]。事实上,物种增加对生态系统功能过程的作用与对生态系统稳定性的影响极为相似,它主要取决于物种对环境反应的生物学特性,但对环境反应各异的物种

的增加却对生态系统稳定有利,因为此种情形下,任一物种丰富度的减少均会由另一功能特点相似的物种来补偿。所以,同一群落内功能相似类群的生物多样性越高,其对环境的反应差异越大,生态系统对环境变化的适应性就越大,功能也就越强,且生境改变对生态系统功能的影响通过生物多样性直接或间接作用来实现。相反,如果生物种对生态系统功能过程的影响效应对环境的响应均不相同,则物种的增加只会使生态系统变得脆弱^[8]。因此,在分析生物多样性与生态系统稳定性的关系时,需确定种类变化对生态系统功能的贡献和不可替代的种及功能类群。虽然生态学界对生物多样性与生态系统功能的关系存在不同意见,但有一点是肯定的,即生态学家一致认为关键种类消失会严重损害生态系统功能,危及人类利益。尤其对结构多样化的生态系统如多层结构的森林或者经常经历波动的生态系统来说,高水平的多样性则显得尤为重要,它会缓冲系统波动带来的压力^[13,16]。

2 生物多样性与生态系统稳定性

与多样性相联系的一个概念是稳定性,即系统对外界干扰的反应,包括抵抗性、恢复性、持久性和变异性 4 个方面。生物多样性是丰富度和均匀度的函数,其值大,说明系统生物群落中物种间分布相对均衡,优势种不明显,群落稳定性较强,且生物类群数反映生物群落大小和结构复杂程度^[2]。关于生物多样性与生态系统稳定性关系的早期观点为:生物多样性降低将导致生态系统稳定性及其功能下降。然而,生态学界对生物多样性-稳定性假说的争论从未停止过,例如,May 通过一个多物种竞争模型说明,当竞争种数量增加时种群动态会变得更不稳定,且多样性与稳定性间不产生任何关系^[20]。DeAngelis、Glipin 和 Pimm 利用不同模型得出类似结论^[7,10,22]。King 和 Pimm 模拟系统发现,高等植物多样性会导致更大生物量的稳定性^[17]。Gordon 等则认为现有特定种及物种总量能影响生态系统过程,且此过程对物种多样性的依赖性随物种生态位宽度而变化^[11]。即便如此,关于生物多样性与稳定性间关系的研究却少之又少。Tilman 连续 13 年对植物种丰富度、多样性及产量进行了研究,他对单一种植物群落总生物量的植物种丰富度和年际间变异关系的分析结果有助于调解生物多样性对种群及生态系统稳定性表现预期效应的争论^[25]。此研究群落生物量变化的 3 个不同测定结果表明,生态系统稳定性显著依赖于种类丰富度,支持生物多样性-稳定性假说,这也是对早期 Elton 多样性-稳定性假说一个很好的试验验证。该研究还得出与更高多样性相联系的群落生物量更大的稳定性要求,易受干扰种类不同;种类进行竞争且通过竞争释放对易受干扰种类丰富度的降低进行补偿。

3 生物多样性保护

生物多样性丧失已成为国际社会和生态学界最为关注的热点问题之一^[13],其负面影响在于个体存在的内在价值及生物多样性对生态系统功能的潜在影响,而生态系统功能则定义为能量转换和物质循环^[9]。尽管生物多样性改变会影响生态系统功能,但生态系统的直接转变则将对全球生态系统功能产生比物种丧失更深远更剧烈的影响^[27]。大多数关于生物多样性-生态系统功能的试验是在小空间范围内开展的,尤其对植物群落来说小到 1m×1m 的地块,这种试验仅是将局部多样性的改变与局部功能联系起来。而在现实世界中,生物多样性丧失在诸多大空间范围内发生,即局部群落的小范围,区域性物种库的更大范围,以及最终全球性范围。所有这些范围内的生物多样性丧失均有有效的保护对策体系。然而,随着生物多样性丧失范围由局部到区域再到全球性灭绝的增大,人们对此关注愈加密切。许多保护对策对大范围内濒临灭绝

表 1 不同土地利用类型边界和农田的生物多样性

Tab.1 Bio-diversity index and standard deviation for farmland and its margins of different land use types

土地利用类型	区域	5 月	6 月	7 月	8 月	9 月	10 月	平均值	标准差
Land types	Area	May	June	July	Aug.	Sept.	Oct.	Average	SE
小麦-玉米	边界	1.42	1.06	0.80	0.83	1.11	0.78	1.00	0.25
	农田	1.37	0.98	0.55	0.92	1.05	0.55	0.91	0.31
春棉	边界	1.68	1.15	0.84	1.13	1.15	0.75	1.12	0.33
	农田	1.19	1.18	0.79	0.97	1.12	0.84	1.01	0.17
果园	边界	1.54	0.95	0.94	0.95	0.87	1.07	1.05	0.25
	农田	1.33	0.87	0.70	0.85	0.99	0.60	0.89	0.26
菜地	边界	1.44	1.91	0.82	0.90	0.93	0.84	0.97	0.23
	农田	1.48	1.37	0.46	1.14	0.96	0.35	0.96	0.47
小麦-芝麻	边界	1.67	0.63	0.44	0.87	1.10	0.53	0.87	0.46
	农田	1.23	1.19	0.46	1.00	0.89	0.00	0.79	0.48

的物种给予了优先考虑。在通过政府行为保护濒危物种的国家已通过制定法律法规来保护濒临灭绝物种,并建立了许多不同类型自然保护区以保护稀有种和濒危物种。区域性生物多样性的保护则是通过为生物提供有繁殖条件的局部试验地块,用小个体

物种来控制区域多样性,以及利用不同的自然试验如近年来物种区域性灭亡或数量下降自然试验、物种入侵试验、生物地理对多样性效应的试验等方法来实现的^[8]。农田边界生物多样性保护的研究表明,农田边界在保护生物多样性方面有着非常重要的作用,这是因为农田边界是农田间的过渡带,包含了树篱、防护林、草皮(带)、墙、篱笆、沟渠、道路、作物边界带等景观要素,且通过为节肢动物提供多样、稳定的栖息地和越冬场所,增加了农田中节肢动物的多样性,同时也使相邻农田生物多样性增加。由于生物多样性是丰富度和均匀度的函数,生物多样性大,说明群落中物种间分布相对均衡,优势种不明显,群落稳定性较强,亦即生物类群数不仅反映了生物群落的大小和结构的复杂程度,也决定了生态系统生物多样性保护功能的高低。表1说明,多样化农田生态系统比单一系统具有更丰富和多样的害虫天敌,从而进一步提高了农田边界生物多样性保护功能^[2]。

世界人口的迅猛增长及人类掠夺式的开发和经营,加之生态环境的自然演替,导致全球范围内的水土流失和荒漠化日趋严重,生态环境日益恶化,这就使得在不同水平生物多样性降低的同时,许多动植物种类濒临灭绝边缘。其原因是生物多样性改变影响了生态系统功能,导致濒危物种出现。种类贫乏是生态系统功能和稳定性降低的重要特征之一,而生态系统功能恢复和稳定性增强必须在生态系统环境得到改善基础上才能使生物多样性得以恢复和保持。应着重采取为不同物种提供适合其繁殖条件的局部地块,用个体小的物种来控制区域生物多样性,通过自然试验(如近年来物种区域性灭亡或数量下降的自然试验)、物种入侵试验、生物地理多样性效应试验等多种方法来增加不同范围内的生物多样性。

参 考 文 献

- 1 陈灵芝. 中国的生物多样性——现状及其保护对策. 北京:科学出版社,1993. 1~9,99~113,210~212
- 2 谷卫彬,宇振荣,刘因慧. 农田边界生物多样性与边界属性相互关系研究. 生态学杂志,2002,21(3):10~14
- 3 施立明. 遗传多样性及其保护. 生物科学信息,1990(2):258~264
- 4 鄂建国,Orie L. Loucks. 自然均衡观与现代生态学理论——生态学思想中的一场根本性变革. 当代生态学博论. 北京:中国科学技术出版社,1992. 16~29
- 5 赵平,彭少麟,张经纬. 恢复生态学——退化生态系统生物多样性恢复的有效途径. 生态学杂志,2000,19(1):53~58
- 6 Chapin F. S., Shaver G. R. Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulation in the field. *Ecology*, 1985, 66:564~576
- 7 DeAngelis D. L. Stability and connectance in food web models. *Ecology*, 1975, 56:238~243
- 8 Diane S. Srivastava. The role of conservation in expanding biodiversity research. *OIKOS*, 2002, 98:351~359
- 9 Ghilarov A. M. Ecosystem functioning and intrinsic value of biodiversity. *OIKOS*, 2000, 90:408~412
- 10 Gilpin M. E. Limit cycles in competition communities. *American Naturalist*, 1975, 109:51~60
- 11 Gordon H., Orians Rodolfo Dirzo, Hall Cushman J. *Ecological Studies*, 2002, 122:11~22
- 12 Jin-sheng He, Fakhri A. Bazzaz, Bernhard Schmid. Interactive effects of diversity, nutrients and elevated CO₂ on experimental plant communities. *OIKOS*, 2002, 97:337~348
- 13 Jordan S. Rosenfeld. Functional redundancy in ecology and conservation. *OIKOS*, 2002, 98:156~162
- 14 Karieva P. Diversity begets productivity. *Nature*, 1994, 368:686~687
- 15 Karieva P. Diversity and sustainability on the prairie. *Nature*, 1996, 379:673~675
- 16 Keddy P. A., Reznicek A. A. The role of seed banks in the persistence of Ontario's coastal plain flora. *American Journal of Botany*, 1982, 69:13~22
- 17 King A. W., Pimm S. L. Complexity, diversity, and stability: a reconciliation of theoretical and empirical results. *American Naturalist*, 1983, 122:229~239
- 18 Lawton J. H., May R. M. Extinction rates. Oxford: Oxford Univ. Press, 1995. 46~60
- 19 MacGillivray C. W., et al. Testing predictions of the resistance and resilience of vegetation subjected to extreme events. *Functional Ecology*, 1995, 9:640~649
- 20 May R. M. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton: Princeton University Press, 1973
- 21 Naeem S., et al. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 1996, 368:734~737
- 22 Pimm S. L. Complexity and stability: another look at MacArthur's original hypothesis. *OIKOS*, 1984, 33:351~357
- 23 Power M. E., et al. Challenges in the quest for keystones. *Bioscience*, 1996, 46:609~620
- 24 Tilman D., Downing J. A. Biodiversity and stability in grassland. *Nature*, 1994, 367:363~365
- 25 Tilman D. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, 1996, 77:350~363
- 26 Tilman D. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 1997, 76:81~92
- 27 Tilman D., Fargione J., Wolff B., et al. Forecasting agricultural driven global environmental changes. *Science*, 2001, 292:281~284