

消费者多样性对食物网结构和生态系统功能的影响

李 妍¹, 李国勇², 慕军鹏², 孙书存^{1,2,*}

(1. 南京大学生物系, 南京 210093; 2. 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041)

摘要:前所未有的生物多样性丧失使人们越来越关注生物多样性的生态系统功能。现有的绝大多数研究都是局限在单一营养级别上, 主要是植物上, 但是今天越来越多的证明表明消费者的多样性对生态系统结构和功能具有深刻影响。综述了消费者多样性对相邻或非相邻营养级的种群密度、物种多样性和生产力等方面影响的最新进展, 同时也提出了若干研究展望。总体上, 消费者多样性, 无论是草食动物还是肉食动物, 都倾向于增加该消费者所在营养级的养分和能量利用效率, 以及生产力。这可能源于取样效应, 或者物种之间的互补作用, 类似于植物物种多样性影响初级生产力的机制。草食动物可能降低或者提高植物物种多样性, 或者没有显著影响, 其具体效应取决于生态系统生产力水平和草食动物的大小。捕食者能通过直接抑制草食动物而间接提高植物的多样性和生产力, 但这种效应的大小差异很大, 甚至效应的方向, 都可能随团体内捕食者所占的比例而改变。未来的研究, 应该考虑应用较大尺度的实验来检测食物网复杂营养关系对生态系统特性的影响, 继续探讨消费者对生态系统功能的影响机制。认为异速生长法则和生态化学计量学在食物网组分关系研究中的应用将有利于增强人们对消费者-生态系统功能关系的理解。另外, 全球变暖和转基因植物对食物网中消费者结构和生态系统的功能的影响也将是未来的一个重要研究方向。

关键词:消费者多样性; 捕食者-草食动物-植物关系; 营养级联; 食物网; 团体内捕食; 生态系统功能

文章编号: 1000-0933(2008)01-0388-11 中图分类号: Q14 文献标识码: A

Effects of consumer diversity on food web structure and ecosystem functioning: current knowledge and perspectives

LI Yan¹, LI Guo-Yong², MU Jun-Peng², SUN Shu-Cun^{1,2,*}

1 Department of Biology, Nanjing University, Nanjing 210093, China

2 Center for Ecological Research, Chengdu Institute of Biology, Chengdu 610041, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(1): 0388 ~ 0398.

Abstract: The role that biodiversity plays in ecosystem functioning has attracted much attention during the last decade because of concern over the currently unprecedented rate of biodiversity loss. However, most studies of diversity — ecosystem functioning relationships have been performed in single trophic level, mostly plant communities, although recent studies have shown that consumers diversity have a profound effect on the structure and functioning of ecosystems. This paper reviews recent developments on the effect of consumer diversity on population density, species diversity, and production, of adjacent and non-adjacent trophic levels, and also suggests several research perspectives. In general, consumer diversity, of either herbivore or predator, tends to increase nutrient and energy use efficiency, and the productivity of the trophic level, which may result from sampling effect, and/or complementary between species, as found

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30670333); 中国科学院重大研究计划资助项目(KZCX2-XB2-02)

收稿日期: 2006-10-26; 修订日期: 2007-07-03

作者简介: 李妍(1983~), 女, 安徽滁州人, 博士生, 主要从事进化生态学研究。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shcs@nju.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by NSFC (No. 30670333) and Chinese Academy of Sciences (No. KZCX2-XB2-02)

Received date: 2006-10-26; **Accepted date:** 2007-07-03

Biography: LI Yan, Ph. D. candidate, mainly engaged in evolutionary ecology.

for the relationship between plant species diversity and primary productivity. Herbivores may decrease or increase plant species diversity, biomass, and primary production, depending on ecosystem productivity, herbivore identities, and environmental gradient. Predators usually have an indirect, positive effect on the plant diversity and primary production via a direct, negative effect on the herbivores, but the positive effect can be weakened and even the effect direction can be changed when intraguild predators occupy a large proportion of the predator density. In future, large-scale experiments, both of spatial and temporal, should be conducted to explore the effect of complex trophic interaction in real food webs on ecosystem properties, especially of terrestrial ecosystems. We propose that allometric growth law and ecological stoichiometry theory may be applied to study the trophic cascading effect of consumer diversity in order to improve the understanding of the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. In addition, the effects of global warming and growing transgenic plants on consumer diversity and ecosystem functioning should be studied in recent future.

Key Words: consumer diversity; predator-herbivore-plant; trophic cascade; food web; intraguild predation; ecosystem functioning

近一、二十年来,生物多样性的生态系统功能一直是众多生态学家研究焦点^[1]。现有关于生物多样性-生态系统功能关系的大多数研究都局限于单一营养级水平上,即植物群落水平上。这些研究表明,不同功能群和分类群多样性增加可以改善一系列生态系统服务功能,如生态系统初级生产力、养分循环和有机质分解速率等^[2,3]。植物物种多样性对生态系统功能的影响机制主要有两种,即:互补效应(complementarity effect)和取样效应(sampling effect)^[4]。但是,消费者多样性,尤其是肉食性动物-草食性动物以及肉食性动物-肉食性动物之间的相互作用^[5~8],对生物多样性-生态系统功能关系的影响人们还知之甚少。

直到近年来,人们才开始关注消费者多样性变化对食物网的影响^[9~15],其中大多数研究表明消费者多样性对生态系统功能有着重要的影响^[7,9,11,14~20]。消费者多样性可能会改变植物物种多样性-初级生产力之间的关系^[16,17,21];反过来,有时候只有当消费者存在时,植物物种丰富度才能够影响生态系统的特征^[11]。此外,研究消费者多样性变化对食物网结构与动态的影响,可能会揭示生物多样性影响生态系统功能的新机制。例如,肉食性动物影响生态系统功能主要是由于较高营养级对不相邻的较低营养级的间接作用引起的,即所谓的下行营养级联效应。这种效应可以改变食物网内一个种群、群落,或者整个营养级的物种多度、生物量和生产力^[22]。捕食者对猎物的多度和多样性有着强烈的影响^[23,24],这些影响又通过猎物的取食逐步向更低营养级传递,最终将影响到植物群落的物种多样性水平^[15,22,25,26]。

由于自上而下的营养级联效应在多种陆地生态系统中较为常见^[25],越来越多的研究开始关注这种下行效应的强度对生态系统特征的影响^[23,25,26],也有一些关于这种效应的综合分析^[23,25,26]。但是,许多关于营养级联效应研究进展,尤其是最近五年来关于消费者多样性影响的研究成果^[14,19,24,27~30],目前还没有相应的综述报道。这里综述了关于消费者多样性对食物网结构和生态系统功能影响研究的新进展,内容包括草食性动物和捕食者的多样性,以及团体内捕食的改变而引起的初级生产力、能量利用效率和养分循环过程的影响。鉴于团体内捕食者与严格意义上的捕食者在功能上有较大的差异,把团体内捕食者多样性的影响作为单独的一部分来论述。另外,由于地上和地下食物网中消费者的物种多样性、组成和个体大小有很大差异,而且地下食物网中消费者多样性对生态系统功能影响的研究报道较少,综述的重点放在地上生物群落上。异速生长法则和生态化学计量学理论在消费者多样性的营养级联效应研究中的应用将有利于提高人们对生物多样性-生态系统功能关系的理解。

1 草食性动物多样性的影响

在许多陆地生态系统中,草食性脊椎动物通常是植物群落物种组成和多样性的主要决定因素。草食性动物主要通过以下几种方式影响植物物种多样性-生态系统功能之间的关系:(1)改变生态系统中植物总生物量;(2)影响植物物种的相对多度;(3)直接改变生态系统过程^[17]。在一个半天然草地实验中,Mulder 等^[17]

发现减少昆虫种群数量,植物物种均匀度相对增加,从而使植物物种的丰富度与地上生物量表现出较强的正相关关系,相反在昆虫数量很大时,植物物种丰富度与地上生物量则无明显关系。当今,由于全世界范围内土地利用方式的改变、自然保护区面积不断减少以及生境破碎化的日益严重,一些较大的草食性动物正在从许多陆地生态系统中消失。同时,越来越多的草食性哺乳动物被引入到生态系统中,有的是为了保护的目的,有的则是缺乏与当地植物协同进化历史的外来种^[31]。因此,深刻理解草食性动物的生态系统功能是非常必要的。

1.1 对草食性动物生产力的影响

前期研究大多表明,草食性动物多样性对草食性动物营养级的次级生产和能量利用效率有着积极的影响^[10,11,27]。这种影响,或者是源于取样效应,或者是由于草食性动物物种间互补效应,但是由于在多水平营养级系统中存在多种直接和间接的交互作用,因此很难确定其影响是源于哪种效应^[32]。例如,在一个海草生态系统食草性动物的研究中,Duffy 等^[10]发现较高的中型食草动物多样性有助于提高资源利用率和次级生产力,其中既包括了中型草食动物本身特征的影响,也包括了动物间行为上互补作用的影响,因此他们认为食草动物的这种影响是一种多变量控制效应(multivariate dominant effect),是取样效应和互补效应共同作用的结果。Gamfeldt 等^[27]明确指出,消费者物种丰富度对消费者生物体积的积极影响主要受物种生产力水平的制约,在消费者丰富度最高的实验处理中,生产力水平较高的物种及其猎物在总生物体积中占了很大比例,表明这种积极影响是源于取样效应。但是,Gamfeldt 等同时指出其它物种很可能也对这种积极影响起了补充的作用,因此这实际上也是一个多变量控制效应。Fox^[12]在一个对捕食者和被捕食者多样性都作处理的实验中发现,物种多样性对生产力水平没有显著影响,他认为这是由于消费者间在取食对象和效率上没有出现分化的结果。与之类似,一个新的模型^[14]预测,只有当消费者在摄取不同食物时(在该模型中指特化种)才会表现出消费者多样性与次级生产力间的正相关,而当所有的草食性动物取食相同的食物时(例如泛化种),其正相关关系则会丧失^[12]。因此,正如 Duffy^[9]所指出,消费者间的互补作用大小主要取决于它们在取食对象上的差异和分化程度,而且消费者的取食行为的可塑性和消费者间的交互作用强度对生态系统过程的变化幅度和方向有着重要的影响。另外,从一个营养级到另一个营养级之间的能量传递主要由相邻营养级内物种的丰富度决定的^[33],这种营养级间物种丰富度的相互作用也可能造成消费者多样性-次级生产力关系上的差异。例如,当草食性动物消费总量不依赖于物种丰富度时,那么植物总生物量将随着植物物种丰富度增加而增加;然而,当消费总量随着消费者多样性增加而增加时,植物总生物量在达到最大值后将会下降,植物生物量的下降反过来又导致消费者总生物量的下降,最后可能导致较高的消费者物种丰富度与较低的消费生物量相联系。

1.2 对植物物种多样性的影响

前期研究表明,消费者的存在会降低植物生物量^[10,14]、影响植物群落的结构、抑制潜在的生产者多样性的影响^[16]、降低植物多样性对初级生产力的影响程度^[17],以及通过一系列间接作用影响初级生产力^[18]等等。草食性动物对植物物种多样性的影响结果很难预料,积极的^[34]、中性的^[35]和消极的影响^[31,36]在前期研究中都有发现。对这些差异极大的结果,已经有一些新的解释,例如营养级联效应、尺度效应、草食动物个体大小,以及环境梯度的影响等^[37]。综合现有的研究证据,大多数研究结果与中度干扰理论相一致,这可能是植物和草食性动物之间的长期协同进化增加了各自的多样性水平的结果。

草食性动物增加植物物种多样性主要有以下几个方面的原因。第一,草食性动物可以通过取食植株较高的、占优势的物种来抑制光竞争^[38]。提高光的有效性有助于芽和幼苗的生长^[39],从而降低植物间的竞争排斥和物种间的抑制作用^[40]。这在生产力较高的情况下尤为重要。第二,草食性动物可以干扰植被冠层,造成裸露的土壤斑块,以作为植物物种的定居地^[41],提高其萌芽率和幼苗的存活率^[39]。另外,草食性动物可以作为植物分布的传播者^[42]。因为很多物种种子经过动物取食排泄后仍可以存活,或者粘附于动物皮毛上传播到别处,这种草食动物对植物分布的积极作用在不同大小的草食性动物上都可以观察到^[38]。

草食性动物对植物物种多样性的影响随草食性动物的个体大小、密度和环境梯度而改变。对小型草食性动物来说,在短期实验研究中,它们可能对植物物种多样性水平的影响很弱、甚至是负面的影响。但是,在种群密度达到高峰时,它们对优势种的严重取食却能降低种间竞争排斥的可能性,提高植物物种多样性。一般认为,选择性取食的动物因为总是选择营养价值较高的物种作为食物而会降低物种多样性^[36,43]。中型草食性动物(1~5kg),比如草食性鸟类和挖掘性哺乳动物,在一定的条件下仍然能减少优势物种的生物量。高密度的大型草食性动物,比如高强度的放牧,由于不加选择的取食而造成大面积的侵蚀性、有害的土壤干扰,只剩下少数的抗干扰能力强的物种,从而降低植物物种多样性。因此,草食性动物对植物物种多样性的影响强度因草食性动物个体大小和密度的不同而不同。但是,草食性动物的影响方向和程度不仅取决于其个体大小和密度,还取决于环境特征。环境生产力是另一个重要因素。Eskelinen 和 Virtanen^[40]在低生产力的冻原生态系统中发现放牧条件下植物物种丰富度受到种子和微生物有效性共同限制。最近,Bakker 等^[20]发现了草食性动物个体大小与初级生产力间相互作用对植物物种多样性的影响。他们在北美洲和欧洲的 7 块、生产力相差达到 10 倍的草地上,花费了 7a 的时间,用实验的方法区分了初级生产力和食草动物个体大小对植物物种丰富度的影响。他们观察到草食动物对植物物种丰富度的影响主要依赖于地上植物生产力水平:在有大型草食性动物的情况下,植物生产力较低时,草食性动物对植物物种多样性产生消极的影响;但当植物生产力较高时,它们对植物物种多样性则具有积极影响。

此外,草食性动物可能会通过改变植物群落组成而改变生态系统的状态和功能。不可食植物物种、以及植物竞争力和对取食者的抵抗力之间的权衡的存在,也对多样性与生态系统之间的关系具有强烈的影响。最近的一个复合分析表明,消费者的影响随着生产者多样性的增加趋于减小^[13],部分原因就被归结为不可食的植物物种的增加,以及由于随丰富度上升引起的初级生产者之间相互促进的作用结果。但也有研究者认为,生产者物种多样性的增加可以提供给消费者更均衡的饮食,从而有助于消费者的生长^[44]。

2 捕食者多样性的影响

在农田和其它生态系统中,捕食者通过调控草食性动物为人类提供重要的生态系统服务,但捕食者,与其它营养级的物种相比,对于局部或整个区域的物种丧失的反应更为敏感^[9,21]。虽然对植物和草食性动物物种多样性丧失对生态系统的影响已经有了较为深刻的理解^[15],然而对于捕食者多样性丧失的影响还知之甚少。近来,人们逐渐认识到研究生物多样性对生态系统功能的影响必须要考虑群落内物种间的一系列的相互作用^[4,33],而且生物多样性与生态系统功能之间的关系强烈依赖于自上而下的营养级联效应的强度^[5,7,14]。

2.1 营养级联效应对植物的影响

营养级联效应在各种生态系统中普遍存在,它通常是指去除捕食者而导致草食性动物的生物量增加、初级生产者生物量降低的现象^[26]。捕食者整体作为一个营养级会降低草食性动物的群体数量,进而通过食物网向下传递又会正面影响初级生产者,这就是所谓的自上而下的营养级联效应^[25,26],这种效应在多种生态系统中都有报道^[11,21]。许多研究都已经表明多种捕食者对草食性动物抑制产生积极^[5,45,46]或中性的影响^[46,47],进而影响初级生产力。例如,Schmitz^[24]在一个温带弃耕地系统中进行了 3a 的野外实验,实施了去除捕食者、去除捕食者和草食性动物两种处理,然后观察这两种处理对植物物种多样性(主要包括丰富度和均匀度)和植物生产力之间关系的影响。他发现保留捕食者,或者去除草食动物都会降低植物物种均匀度,但增加了植物的总生物量,还发现捕食者的存在使草食性动物更多地隐蔽在那些具有竞争优势植物种下方,更多取食这些优势种,从而提高了植物的物种多样性。Duffy 等^[11]在海草微宇宙系统中,通过研究去除捕食者、改变草食动物的多样性对群落组成和发育过程的影响,他们发现草食性动物多样性较高时,捕食者对其多度的影响较小,但是捕食者仍然可以通过行为调节的营养级联效应提高海草的生物量。最近,Straub 和 Snyder^[47]在海岸带巨藻生态系统中,利用野外调查与实验处理相结合的方法,研究捕食者的多样性对巨藻系统营养链的影响。在野外调查中,他们发现捕食者多样性与草食性动物的多度成反比例,而与巨藻的物种多度成正比例。为了检验这种关系是否随机发生的,他们又采用实验的方法改变捕食者的丰富度,发现减少捕

食者丰富度确实能够增加草食动物的取食效率从而相对减少巨藻生物量。同样地,在大尺度的野外实验中, Snyder 等^[30]在研究捕食者多样性对两种草食性蚜虫(绿桃和甘蓝蚜虫)的影响,结果发现捕食者对两种蚜虫的抑制效果随捕食者的多样性增加而增加,草食性动物种群大小与植物生物量成反比,说明较强的蚜虫抑制有利于植物的生长。因此,可以说生物多样性与营养级结构两者交互影响着生态系统功能。

值得注意的是,捕食者多样性与植物物种多样性之间的正相关关系既可能源于下行效应,也可能源于上行效应,亦或两者兼而有之。例如在野外生态系统中,捕食者多样性与巨藻密度之间的正相关关系也包含着上行效应的作用^[30]。当捕食者多样性具有较强的下行效应时,巨藻密度增加可以为更多种类的捕食者提供栖息地。上行效应和下行效应并不是相互排斥的,他们可能是捕食者多样性与巨藻物种多度之间的一种有利于系统稳定的正反馈。

2.2 营养级联效应的作用机制

捕食者多样性对草食性动物抑制,以及对初级生产力的促进,可以归结于两种主要机制:选择效应(selection effect)和互补效应。首先,增加捕食者多样性就意味着增加了那些对被捕食者的密度或行为起支配作用的捕食者出现的概率,这类似于植物物种多样性对初级生产力影响机制的取样效应^[48],结果导致营养级联效应的强度主要受到这种关键捕食者的控制^[23]。许多研究也表明营养级联效应强度主要受某一种捕食者的消费能力所决定^[7]。其次,捕食者之间抑制草食性动物的作用可以相互补充,增加捕食者多样性就会减少草食性动物总量,因而增加植物的生物量^[5,9,10,27]。Straub 和 Snyder^[47]就曾指出,当有更多的草食动物时,个别优势捕食者对食草动物的控制作用就会和其它物种的控制作用相互结合起来,导致群落水平上的互补效应。如果捕食者之间的相互作用是加和的^[49]或者是增益的^[5],增加捕食者多样性就可以提高营养级联效应。因此,营养级联效应的作用机制实际上类似于初级生产者之间资源分享和相互促进^[3]。捕食者间的互补效应可以通过改变草食性动物的密度(不同的捕食者取食不同的草食动物)和行为(不同的捕食者迫使不同的草食性动物躲藏或迁徙,以减少特定斑块内捕食)来达到^[50,51]。一般而言,不同的捕食者具有不同的取食策略,这将导致捕食者间的互补作用,因此捕食者多样性的增加有助于提高资源利用效率^[15]。有时候,多种捕食者相互协作可以改变被捕食者的行为来提高捕食效率^[50]。例如,Cardinale 等^[52]在一条溪流中研究发现不同的石蚕蛾物种(滤食者)编织不同大小的捕食网,当溪水流过时便产生了不同强度的湍流,从而增加了这些滤食者获取颗粒物的机会,因此当这些滤食者的多样性增加,其捕食效率就越高。Duffy 等^[11]观察发现巨藻系统中的蟹和螺通常躲藏在巨藻的叶片上以避免底栖捕食者,但这样却容易被鱼类所捕食。既然在不同生态系统中、不同的时空尺度范围内,动物物种行为都可以产生重要影响^[51],那么在任何关于捕食者多样性对生态系统功能关系的研究中都应该慎重考虑动物行为机制。

2.3 影响营养级联效应强度的因素

消费者营养级联效应的强度首先取决于生态系统类型。大量的研究资料表明当用植物营养级的总生物量或多度来衡量时,捕食者的自上而下的营养级联效应在陆地生态系统中一般比在水生生态系统弱^[24,26]。例如,捕食者对草食性动物生物量稳定性的影响在不同生态系统中差异很大,但影响程度最大的总是发生在湖泊的底栖系统中或者水体系统中^[28]。因为实施生物保护、生物防治、以及规划引入外来物种通常都会使一个群落内捕食者增加或减少,此时必须全面了解捕食者多样性对食物网结构和生态系统功能的影响。

捕食者多样性的改变对营养级联效应的作用强度的影响也依赖于其它营养级的物种多样性水平^[5,11,27]。例如,有捕食者存在时,单一习性的草食性动物次级生产力水平下降,海草生物量增加。相反地,在具有各种不同习性的草食性动物的群落中,捕食者对草食性动物以及海草生物量的影响较微弱^[21]。草食性动物多样性的提高可以限制捕食者对草食性动物的控制能力,从而减弱营养级联效应的作用强度^[11]。Montoya 等^[6]明确指出在 19 种植物-食草性动物-寄生动物组成的食物网中,由于食物网结构和草食性动物的丰富度的差异,寄生物种在寄主上的寄生速率也不相同。他们发现在简单的食物网中寄生物比在复杂的食物网中更能显现拟寄生生物的功能,这有些类似于生物防治上的研究结果。模型理论预测也证明^[53],与简单的食物链相比,

复杂的食物网中的猎物的多样性更可以削弱自上而下的营养级联效应^[14],增加猎物的生物量积累^[5],实验证据也基本上支持这一预测^[53]。只有在多种草食性动物同时存在时,多种捕食者的增益效应才会出现^[5]。因此,当草食性动物的多样性较高时,捕食者多样性的下行效应会更明显;当草食性动物的多样性较低时,单个捕食者物种的影响将占有优势。很明显,要想对生物多样性改变的影响有个全面的理解就必须考虑多重营养级的物种多样性的变化^[15,27]。

3 团体内捕食的影响

团体内捕食系指某捕食者营养级不能明确划分,它的食物不仅包括下一个营养级物种,还包括同一营养级内其它捕食者^[54]。团体内捕食是在多种生态系统中都可以发现的一种普遍现象^[54,55],在实验^[7]和理论^[56]研究中都发现它对营养级联效应具有潜在的抑制作用。尽管这样,团体内捕食在调节生物多样性与生态系统功能关系中的重要性至今还很少涉及^[15]。

许多研究证明在各种生态系统中都存在自上而下的营养级联效应^[26],但是它们通常只考虑了“垂直多样性”的重要性,即食物链中跨营养级的功能多样性。强烈的捕食干扰,如团体内捕食行为,可能会降低捕食者的多样性效应,降低其对草食动物的控制程度^[6,7,19]。当把一个高效捕食者与一个团体内捕食者,以及多种猎物放在一起时,与只放置了一个捕食者和猎物的处理相比,就会发现捕食者多样性增加反而提高了草食性动物生物量水平^[19]。因此,关于捕食者多样性与草食性动物生物量之间的一个普遍关系可能并不存在^[46]。这主要是因为严格意义上的捕食者和团体内捕食者具有不同的生态系统功能后果,增加团体内捕食者的多样性有可能减少捕食者对猎物的集体效应,削弱对猎物以及植物的间接影响。然而,对于严格意义上的捕食者来说,当增加其多样性时,很可能会增强对猎物的抑制作用^[54]。

严格意义上的捕食者独立地影响猎物以及营养级联效应的作用强度,但是当团体内捕食者存在时增加捕食者的多样性可能会对抑制猎物、提高植物生产力产生负面作用,因为捕食者多样性增加的同时也增加了团体内捕食存在的机会。例如,Finke 和 Denno^[19]在一个设计精密的实验中,通过一个盐沼食物网研究捕食者物种丰富度(1~3个物种)与营养级组成(包括严格意义上的捕食者、团体内捕食者、以及两者兼有的)间的相互作用对生态系统功能的影响,例如对猎物的控制程度和对初级生产力的影响程度。他们发现增加捕食者物种丰富度将影响营养级联效应的发生,但是作用的大小和方向将取决于捕食者的营养级的物种组成。具体的讲,严格意义上的捕食者的对生态系统的影响与丰富度成正比,但增加团体内捕食者物种的比例将会降低捕食者群体对草食性动物的控制,同时也相对减低了植物的初级生产力。当一个生态系统中团体内捕食者极少时,不同的多种捕食者的组合可以强烈抑制草食性动物,从而极大提高植物生产力,而当大量的团体内捕食者出现时,则会削弱捕食者组合体的营养级联效应强度,降低植物的生产力水平。在这种情况下,为了使初级生产力达到最大,必须采取其它的控制措施,比如对团体内捕食者采取物理隔离^[57],尤其在农田生态系统中。

因为团体内捕食行为是一种在各种生态系统中普遍存在的一种相互作用^[54,55],团体内捕食很可能是一种调控捕食者多样性与营养级联效应强度关系的普遍机制。但是很少研究报道有消费者多样性与其食物资源密度之间呈正相关关系;最近关于营养级联效应的复合分析也证实无论在陆地还是水生生态系统中,自上而下的营养级联效应是普遍存在的^[25,26],这表明团体内捕食强度即使非常大,也不致于破坏了消费者多样性与食物资源密度之间的负相关关系。Finke 和 Denno^[19]的模型模拟也发现,团体内捕食可以减少但不能从根本上改变消费者多样性对食物资源密度的影响,但团体内捕食有时能降低对捕食者群体的下行效应,从而避免一些资源物种的灭绝。因此总体上看,消费者多样性对食物资源密度的根本影响不依赖于团体内捕食的间接作用性质。

4 展望

现有研究已经表明,消费者多样性对生态系统功能的影响主要通过取样效应和资源分享两种最基本的方式来实现的,而间接的、非加性的营养级间的相互作用只能修正其影响程度。然而,丧失的物种所在的营养级位置、食物网的各种性质,如连通性、作用强度,以及不可食物种的存在等,都可以修饰食物网中自上而下的

营养级联效应,所以这些内容在生物多样性-生态系统功能关系研究中必须予以考虑。由此看来,在多个营养级所组成的群落中,物种丰富度通常直接决定了生态系统功能,但在预测人为干扰对天然群落的影响时,食物网复杂性的改变也应该予以考虑。因此,新途径、新方法的应用,以及消费者多样性影响生态系统功能的作用机制研究将有助于进一步了解生物多样性-生态系统功能之间的关系。认为目前对这种关系的研究还仍然处于起始阶段,在获得更多有关的证据之前,还很难对消费者多样性与生态系统功能之间的关系作出结论。同时,异速生长法则和生态化学计量理论应当应用到关于消费者多样性的作用机制研究中。

4.1 异速生长法则的应用

近年来,最优化资源供应网络理论^[58]使关于生物学尺度的研究再度兴起^[59,60],并由个体水平扩展到种群水平甚至生态系统水平^[61]。在个体水平上,生物个体大小影响代谢速率,从而影响个体的生长速率和死亡率^[59]。在种群和群落水平上,个体大小又与种群或群落的各种参数,如种群密度^[59,60,62~64]、物种频度^[63]和总生产量^[65]等,相联系。一般来说,个体大小是生物体结构和功能的一个最主要的限制因素,尤其是生物的能量需求、食物网结构^[66],都会受到组成物种的个体大小的影响。Huston^[48]曾指出,Naeem等观察到的物种多样性与覆盖率、二氧化碳通量以及光截取率之间的关系^[67],以及Tilman等发现的植物物种多样性与覆盖率^[68]的关系,都可能因为包含了个体较大的物种的缘故。换句话讲,是个体大小,而不是多样性,导致了生态系统功能上的差异。但是,异速生长理论认为单位面积上的有机群体所消耗的能量是与个体大小无关的,也就是所谓的能量均衡法则(Energetic equivalence rule)^[62]。依此类推,在一个营养级内被一个群体所消耗的能量也应该与个体的大小无关^[62];在一个营养级中能被上一个营养级所消耗的生物量或能量也应该是与生物个体的大小无关的^[62]。因此,可以推测,在其它条件(如资源供应率、温度、迁入和迁出等)不变的情况下,群落单位面积上所捕获和传递的能量的多少与食物网内生物个体的大小无关^[69]。Loeuill和Loreau^[70]最近用建模的方法验证能量均衡假说,但结果发现生物个体大小会影响个体新陈代谢和物种间的相互作用,总的来说,被不同物种消耗的资源量与它们个体大小之间遵循一种递减法则关系,与能量均衡法则相抵触的。相反地,在另外一项最新研究中,Long和Morin^[29]使用两个个体大小差异极大(个体质量相差大约两个数量级)的物种构造食物网,他们发现在开始阶段生物体大小对群落的总生物量有着重要的影响,但是随着时间的推移,群落生物量和呼吸作用在大的物种或者小的物种占优势的群落中逐渐趋于稳定并相互接近。因此,他们认为当群落发展到一定阶段后,生态系统功能的差异主要源于群落组分和物种丰富度的差异,而与群落优势种的个体大小无关,因此支持能量均衡法则的预测。另外,Weitz和Levin^[71]最近指出生物个体的大小和尺度的影响,应该与进化生态学中的博弈论相结合,因为一个物种的捕食对策、资源竞争对策以及生殖对策等的成功与否,经常取决于其它与之相互竞争或冲突的物种所采取的对策。目前关于异速生长理论应用于生物多样性-生态系统功能关系的研究报道还很少见。

4.2 生态化学计量学的应用

生态化学计量学将营养级间的相互作用与生产者和消费者之间的物质含量的变化联系起来,它是在生态系统中探讨种群和群落动态的一种很好的方法^[72]。植物中的营养物质,比如氮和磷,通过食物链在昆虫体内积累^[73]。在多重营养级系统中,氮的含量从较低营养级到较高营养级是递增的(而C/N的值是递减的)^[73],这种变化表明消费者的发育将更容易受到氮元素含量的限制^[74]。事实上,氮素限制已经被证实是影响一些草食性动物和捕食者的存活与生长的一种重要因素^[75]。因此,植物中氮元素含量及其在草食性昆虫中的积累将对其天敌的生长和存活发生影响。植物中较高的氮元素含量将导致草食性昆虫中氮元素含量的增加,从而引起相应的捕食者中氮元素积累的增加^[76]。最近的一些研究揭示,磷素对昆虫^[77]和植物^[78]的生长都会产生重要的影响。另外,群落水平上物种多样性的改变是否会引起不同营养级间的物质传递的变化,将是一个具有挑战性的问题,对这一问题的回答会将陆地生态系统中异养生物的物种多样性与其生态系统功能联系起来。化学计量方法的应用将增加人们对陆地食物网中自下而上的营养级联效应的作用机制的理解。不同营养级间的物质传递与自下而上的营养级联效应的综合研究将是未来的一个研究方向。

4.3 研究方法的改进

由于资源分享是群落物种共存的一个普遍解释,相信它应是任何有关消费者多样性——生态系统功能关系讨论的核心^[79]。然而,大部分研究都局限于较小的时空范围内^[80]。以致于资源分享的效应很难观察到。通常情况下,小尺度的实验可能会发现取样效应的有力证据,而不是资源分享的证据^[81],而资源分享却是大尺度范围内物种共存的真正机制。小尺度的微宇宙实验虽然能够检验较大时空范围内相关的生态学理论与机制^[82],但是这些实验不能用于研究多重营养级系统中物种丧失的潜在影响,因为这些人工系统不可能提供足够的空间异质性,以及动物迁移的可能性。现在,需要在相应的生物学时空范围内重复更多自然发生的生物多样性的效应。移除实验,目前就实验设计而言,具有一定的相对优势,因为它可以在群落水平上根据群落组分进行,也可以在更大空间范围内、具有天然物种组成的群落里进行^[83]。生态系统水平的实验,比如营养级的增加或减少^[84],可以用来识别物种间主要的直接或间接作用,从而可以推断物种缺失的后果^[85]。但是,由于不同生态系统是具有不同物种多样性的群落的组合,这些大尺度的实验往往不能保证实验设计的精度。

4.4 拓展应用研究领域

人类正在剧烈改变捕食者物种多样性和组成,增加或减短食物链的长度,从而显著地改变不同生境中的营养级结构。人类影响生物群落的一个主要途径是有意或无意地添加或移除捕食者^[86],而生物保护的首要目标则是恢复原有的捕食者。观赏性鱼类的培育往往导致在湖泊和溪流中增加新的捕食者,类似于农业上引入一些捕食者控制害虫。而且,自然界中最受关注的入侵种通常是一些食物网中的顶级捕食者。研究捕食者营养级的组成对生态系统功能的影响,对于生态修复和农业生产具有重要的意义。对消费者多样性作用的认识将有助于决策者识别生态系统中哪些物种最需要保护。此外,在农田生态系统中生物防治规划的主要目的就是增加捕食者的复杂性促使营养级联效应发生作用从而达到增产效果^[8]。

近来,最关注的问题是通过增加大气中的 CO₂ 浓度而改善植物品质或利用转基因植物能否对植食性昆虫及其捕食者产生影响^[87]。例如,有一种转基因棉花可以分泌毒素对植食性昆虫产生影响,这种毒素可以延缓植食性昆虫幼虫的发育时间,缩短成虫的寿命,导致发育迟缓和蛹个体的减小^[87,88]。另外,许多研究表明,全球变暖将导致植物品质发生改变,这对消费者会产生一种上行的营养级联效应作用,从而导致在生产者与消费者之间产生一种双向的相互作用。但是这些因素变化引起营养级联效应的后果仍然鲜有报道。

References:

- [1] Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime J P, Hector A, Hooper D U, Huston M A, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle D A. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 2001, 294: 804—808.
- [2] Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira M C, Diemer M, Dimitrakopoulos P G, Finn J A, Freitas H, Giller P S, Good J, Harris R, Hogberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Körner C, Leadley P W, Loreau M, Minns A, Mulder C P H, O'Donovan G, Otway S J, Pereira J S, Prinz A, Read D, Scherer-Lorenzen M, Schulze E D, Siamantziouras A S D, Spehn E M, Terry A C, Troumbis A Y, Woodward F I, Yachi S, Lawton J H. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 1999, 286:1123—1127.
- [3] Fridley J D. The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why? *Oikos*, 2001, 93: 514—526.
- [4] Loreau M, Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 2001, 412: 72—76.
- [5] Cardinale B J, Harvey C T, Gross K, Ives A R. Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecol. Lett.*, 2003, 6: 857—865.
- [6] Montoya J M, Rodríguez M A, Hawkins B A. Food web complexity and higher-level ecosystem services. *Ecol. Lett.*, 2003, 6: 587—593.
- [7] Finke D L, Denno R F. Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature*, 2004, 429: 407—410.
- [8] Snyder W E, Chang G C, Prasad R P. Conservation biological control: biodiversity influences the effectiveness of predators. In: Barbosa, P. & Castellanos, I. eds. *Ecology of Predator-Prey Interactions*. Oxford University Press, London, 2005. 324—343.
- [9] Duffy J E. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos*, 2002, 99: 201—219.
- [10] Duffy J E, Richardson J P, Canuel E A. Grazer diversity effects on ecosystem functioning in seagrass beds. *Ecol. Lett.*, 2003, 6: 637—645.
- [11] Duffy J E, Richardson J P, France K E. Ecosystem consequences of diversity depend on food chain length in estuarine vegetation. *Ecol. Lett.*,

- 2005, 8:301—309.
- [12] Fox J W. Effects of algal and herbivore diversity on the partitioning of biomass within and among trophic levels. *Ecology*, 2004, 85: 549—559.
- [13] Hillebrand H, Cardinale B J. Consumer effects decline with prey diversity. *Ecol. Lett.*, 2004, 7: 192—201.
- [14] Thébault E, Loreau M. Food-web constraints on biodiversity- ecosystem functioning relationships. *Proc. Natl Acad. Sci. USA.*, 2003, 100: 14949—14954.
- [15] Ives A R, Cardinale B J, Snyder W E. A synthesis of subdisciplines: predator-prey interactions, and biodiversity and ecosystem functioning. *Ecol. Lett.*, 2005, 8:102—116.
- [16] Paine R T. Trophic control of production in a rocky intertidal community. *Science*, 2002, 296: 736—739.
- [17] Mulder C P H, Koricheva J, Huss-Danell K, Hogberg P, Joshi J. Insects affect relationships between plant species richness and ecosystem processes. *Ecol. Lett.*, 1999, 2:237—246.
- [18] Downing A L, Leibold M A. Ecosystem consequences of species richness and composition in pond food webs. *Nature*, 2002, 416:837—841.
- [19] Finke D L, Denno R F. Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecol. Lett.*, 2005, 8: 1299—1306.
- [20] Bakker E S, Ritchie M E, Olff H, Milchunas D G, Knops J M H. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecol. Lett.*, 2006, 9: 780—788.
- [21] Duffy J E. Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning. *Ecol. Lett.*, 2003, 6: 680—687.
- [22] Pace M L, Cole J J, Carpenter S R, Kitchell J F. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends Ecol. Evol.*, 1999, 14:483—488.
- [23] Paine R T. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.*, 1966, 100: 65—75.
- [24] Schmitz O. Top predator control of plant biodiversity and productivity in an old-field ecosystem. *Ecol. Lett.*, 2003, 6:156—163.
- [25] Schmitz O, Hambäck P A, Beckerman A P. Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *Am. Nat.*, 2000, 155: 141—153.
- [26] Shurin J B, Borer E T, Seabloom E W, Anderson K, Blanchette C A, Broitman B, Cooper S D, Halpern B S. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecol. Lett.*, 2002, 5: 785—791.
- [27] Gamfeldt L, Hillebrand H, Jonsson P R. Species richness changes across two trophic levels simultaneously affect prey and consumer biomass. *Ecol. Lett.*, 2005, 8: 696—703.
- [28] Halpern B S, Borer E T, Seabloom E W, Shurin J B. Predator effects on herbivore and plant stability. *Ecol. Lett.*, 2005, 8:189—194.
- [29] Long Z T, Morin P J. Effects of organism size and community composition on ecosystem functioning. *Ecol. Lett.*, 2005, 8: 1271—1282.
- [30] Snyder W E, Snyder G B, Finke D L, Straub C S. Predator biodiversity strengthens herbivore suppression. *Ecol. Lett.*, 2006, 9: 789—796.
- [31] Wardle D A, Barker G M, Yeates G W, Bonner K I, Ghani A. Introduced browsing mammals in New Zealand natural forests: aboveground and belowground consequences. *Ecol. Monogr.*, 2001, 71: 587—614.
- [32] Menge B A. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. *Ecol. Monogr.*, 1995, 65: 21—74.
- [33] Worm B, Duffy J E. Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trends Ecol. Evol.*, 2003, 18: 628—632.
- [34] Collins S L, Knapp A K, Briggs J M, Blair J M, Steinauer E M. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science*, 1998, 280: 745—747.
- [35] Adler P B, Milchunas D G, Sala O E, Burke I C, Lauenroth W K. Plant traits and ecosystem grazing effects: comparison of US sagebrush steppe and Patagonian steppe. *Ecol. Appl.*, 2005, 15: 774—792.
- [36] Howe H F, Brown J S, Zorn-Arnold B. A rodent plague on prairie diversity. *Ecol. Lett.*, 2002, 5: 30—36.
- [37] Olff H, Ritchie M E. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends Ecol. Evol.*, 1998, 13: 261—265.
- [38] Huisman J, Olff H. Competition and facilitation in multispecies plant-herbivore systems of productive environments. *Ecol. Lett.*, 1998, 1: 25—29.
- [39] Jutila H M, Grace J B. Effects of disturbance on germination and seedling establishment in a coastal prairie grassland: a test of the competitive release hypothesis. *J. Ecol.*, 2002, 90: 291—302.
- [40] Ekelinen A, Virtanen R. Local and regional processes in low-productive mountain plant communities: the role of seed and microsite limitation in relation to grazing. *Oikos*, 2005, 110: 360—368.
- [41] Bakker E S, Olff H. The impact of different-sized herbivores on recruitment for subordinate herbs in grasslands. *J. Veg. Sci.*, 2003, 14: 465—474.
- [42] Cosyns E, Delporte A, Lens L, Hoffmann M. Germination success of temperate grassland species after passage through ungulate and rabbit guts. *J. Ecol.*, 2005, 93: 353—361.
- [43] Brown J H, Heske E J. Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. *Science*, 1990, 250: 1705—1707.

- [44] DeMott W R. Utilization of a cyanobacterium and a phosphorus-deficient green alga as complementary resources by daphnids. *Ecology*, 1998, 79: 2463 — 2481.
- [45] Sinclair A, Mduma S, Brashares J. Patterns of predation in a diverse predator-prey system. *Nature*, 2003, 425: 288 — 290.
- [46] Wilby A, Villareal S C, Lan L P, Heong K L, Thomas M B. Functional benefits of predator species diversity depend on prey identity. *Ecol. Entomol.*, 2005, 30: 497 — 501.
- [47] Straub C S, Snyder W E. Species identity dominates the relationship between predator biodiversity and herbivore suppression. *Ecology*, 2006, 87: 277 — 282.
- [48] Huston M. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 1997, 110: 449 — 460.
- [49] Snyder W E, Ives A R. Interactions between specialist and generalist natural enemies: parasitoids, predators, and pea aphid biocontrol. *Ecology*, 2003, 84: 91 — 107.
- [50] Schmitz O J, Krivan V, Ovadia O. Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecol. Lett.*, 2004, 7: 153 — 163.
- [51] Preisser E L, Bolnick D I, Benard M F. Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology*, 2005, 86: 501 — 509.
- [52] Cardinale B J, Palmer M A, Collins S J. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature*, 2002, 415: 426 — 429.
- [53] Hulot F D, Lacroix G, Lescher-Moutoué F O, Loreau M. Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature*, 2000, 405: 340 — 344.
- [54] Polis G A, Myers C A, Holt R D. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1989, 20: 297 — 330.
- [55] Rosenheim J A. Higher-order predators and their regulation of insect herbivore populations. *Annu. Rev. Entomol.*, 1998, 43: 421 — 447.
- [56] Hart D R. Intraguild predation, invertebrate predators, and trophic cascades in lake food webs. *J. Theor. Biol.*, 2002, 218: 111 — 128.
- [57] Finke D L, Denno R F. Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: implications for prey suppression. *Ecology*, 2002, 83: 643 — 652.
- [58] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 1997, 276: 122 — 126.
- [59] Peters R H. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge: Cambridge University Press, 1983.
- [60] Damuth J. Cope's rule, the island rule and the scaling of mammalian population density. *Nature*, 1993, 365: 748 — 750.
- [61] Tilman D, HilleRisLambers J, Harpole S, Dybzinski R, Fargione J, Clark C, Lehman C. . Does metabolic theory apply to community ecology? It's a matter of scale. *Ecology*, 2004, 85: 1797 — 1799.
- [62] Damuth J. Population density and body size in mammals. *Nature*, 1981, 290: 699 — 700.
- [63] Brown J H, Maurer B A. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, 1989, 243: 1145 — 1150.
- [64] Enquist B J, Brown J H, West G B. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature*, 1998, 395: 163 — 166.
- [65] Enquist B J, West G B, Charnov E L, Brown J H. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature*, 1999, 401: 907 — 911.
- [66] Loeuille N, Loreau M. Evolutionary emergence of size structured food webs. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 2005, 102: 5761 — 5766.
- [67] Naeem S, Thompson L J, Lawler S P, Lawton J H, Woodfin R M. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 1994, 368: 734 — 736.
- [68] Tilman D, Wedin D, Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 1996, 379: 718 — 720.
- [69] Brown J H, Gillooly J F. Ecological food webs: high-quality data facilitate theoretical unification. *Proc. Natl Acad. Sci.*, 2003, 100: 1467 — 1468.
- [70] Loeuille N, Loreau M. Evolution of body size in food webs: does the energetic equivalence rule hold? *Ecology Letters*, 2006, 9: 171 — 178.
- [71] Weitz J S, Levin S A. Size and scaling of predator-prey dynamics. *Ecol. Lett.*, 2006, 9: 548 — 557.
- [72] Moe S J, Stelzer R S, Forman M R, Harpole W S, Daufresne T, Yoshida T. Recent advances in ecological stoichiometry: insights for population and community ecology. *Oikos*, 2005, 109: 29 — 39.
- [73] Fagan W F, Siemann E, Mitter C, Denno R F, Huberty A F, Woods H A, Elser J J. Nitrogen in insects: implications for trophic complexity and species diversification. *Am. Nat.*, 2002, 160: 784 — 802.
- [74] White T C R. *The inadequate environment*. New York: Springer, Berlin Heidelberg, 1993.
- [75] Denno R F, Fagan W F. Might nitrogen limitation promote omnivory among carnivorous arthropods. *Ecology*, 2003, 84: 2522 — 2531.
- [76] Kahmen A, Renker C, Unsicker S B, Buchmann N. Niche complementarity for nitrogen: An explanation for the biodiversity and ecosystem functioning relationship? *Ecology*, 2006, 87: 1244 — 1255.

- [77] Frost P C, Elser J J. Growth responses of littoral mayflies to the phosphorus content of their food. *Ecol. Lett.*, 2002, 5: 232 — 240.
- [78] Vitousek P. Nutrient cycling and limitation. Princeton University Press, Princeton, 2004.
- [79] Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 2000, 31: 343 — 366.
- [80] Symstad A J, Chapin F S, Wall D H, Gross K L, Huenneke L F, Mittelbach G G, Peters D P C, Tilman D. Ecosystem functioning Long-term and large-scale perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. *Bioscience*, 2003, 53: 89 — 98.
- [81] Mouquet N, Moore J L, Loreau M. Plant species richness and community productivity: why the mechanism that promotes coexistence matters. *Ecol. Lett.*, 2002, 5: 56 — 65.
- [82] Morin P J, McGrady-Steed J. Biodiversity and ecosystem functioning in aquatic microbial systems: a new analysis of temporal variation and species richness-predictability relations. *Oikos*, 2004, 104: 458 — 466.
- [83] Diaz S, Symstad A J, Chapin F S, Wardle D A, Huenneke L F. Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends Ecol. Evol.*, 2003, 18: 140 — 146.
- [84] Carpenter, S. R. & Kitchell, J. F. *The Trophic Cascade in Lakes*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1993.
- [85] Ives A R, Carpenter S R, Dennis B. Community interaction webs and the response of a zooplankton community to experimental manipulations of planktivory. *Ecology*, 1999, 80: 1405 — 1421.
- [86] Jackson J B C, Kirby M X, Berger W H, Bjorndal K A, Botsford L W, Bourque B J, Bradbury R H, Jon Erlandson R C, Estes J A, Hughes T P, Kidwell S, Lange C B, Lenihan H S, Pandolfi J M, Peterson C H, Steneck R S, Tegner M J, Warner R R. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 2001, 293: 629 — 638.
- [87] Groot A, Dicke M. Insect-resistant transgenic plants in a multi-trophic context. *Plant J.*, 2002, 31: 387 — 406.
- [88] Baur M E, Boethel D J. Effects of Bt-cotton expressing CryIA(c) on the survival and fecundity of two *Hymenopteran parasitoids* (Braconidae, Encyrtidae) in the laboratory. *Biol Control*, 2003, 26: 325 — 332.