

生态系统工程师:理论与应用

唐 龙¹, 高 扬^{2,3}, 赵 斌¹, 梁宗锁², 李 博^{1,*}

(1. 复旦大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200433;

2. 中国科学院水土保持与生态环境研究中心, 陕西 杨陵 712100; 3 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:生物通过非同化——异化过程影响环境的事实普遍存在,生态学家对此也开展了大量的研究,但缺乏相应理论框架的指导,使得这些工作的潜在价值未能得到充分的体现。学者 Clive G. Jones 等提出的“生态系统工程师”概念,概括了此类生态学现象的一般特征,为认识生物对环境的影响提供了一种新的理论框架。介绍了生态系统工程师概念及相关的理论体系,包括 3 个术语、2 类生态系统工程师、5 种生态系统工程概念模型以及工程效应的测定方法。同时,论述了该概念在入侵生态学、保护生物学、恢复生态学等领域的应用前景。最后,讨论了未来的研究方向。可以预料,生态系统工程师概念及相关理论的不断发

关键词:生态系统工程师;生态系统工程效应;保护生物学;恢复生态学;生物入侵

文章编号:1000-0933(2008)07-3344-12 中图分类号:Q143 文献标识码:A

Ecosystem engineers: theory and applications

TANG Long¹, GAO Yang^{2,3}, ZHAO Bin¹, LIANG Zong-Suo², LI Bo^{1,*}

1 Coastal Ecosystems Research Station of The Yangtze River Estuary, Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200433, China

2 Institute Water and Soil Conservation, Shanxi, Yangling 712100, China

3 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(7): 3344 ~ 3355.

Abstract: “Ecosystem engineers” concept advocated by C. G. Jones generalizes the ecological phenomena that organisms can affect environments through non-assimilatory/dissimilatory processes. The conceptual framework defines ecosystem engineers as organisms that directly or indirectly control the availability of resources to other organisms by causing state changes in biotic or abiotic materials, and consists of 3 terms: *ecosystem engineers*; *ecosystem engineering* and *ecosystem engineering effects*. Ecosystem engineers can be divided into autogenic and allogenic ones. The concept provides insight into the nature of ecological science. This paper reviews the recent developments surrounding this concept and discusses its applications to various fields of ecology, e. g., disturbance ecology, invasion ecology, conservation biology and restoration ecology. We also discuss the future research directions surrounding ecosystem engineers.

Key Words: ecosystem engineers; ecosystem engineering effects; conservation biology; restoration ecology; biological

基金项目:国家重点基础研究发展计划资助项目(2006CB403305);国家自然科学基金资助项目(30670330)

收稿日期:2007-07-19; **修订日期:**2008-03-13

作者简介:唐龙(1976~),男,陕西人,博士生,主要从事生物入侵生态学研究. E-mail: 051023076@fudan.edu.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: bool@fudan.edu.cn

致谢:感谢干晓静、彭容豪、贾昕和汪承焕对写作给予的帮助.

Foundation item: The project was financially supported by National Basic Research Program of China (No. 2006CB403305) and National Natural Science Foundation of China (No. 30670330)

Received date: 2007-07-19; **Accepted date:** 2008-03-13

Biography: TANG Long, Ph. D. candidate, mainly engaged in ecology of biological invasion. E-mail: 051023076@fudan.edu.cn

invasion

生态学研究的核心是生物与环境的相互作用,但经典生态学所强调的是生境的时空变异对生物个体生长、种群分布及群落组成等的决定性作用,却相对忽视了生物对生境的影响能力;有关“生物通过非同化方式改造环境”这一重要问题的理论研究不够深入,缺乏一个正式的概念准确地描述其普遍特征,一定程度上不利于生态学的发展^[1~3]。显然,自然界多样化的生态系统中,生物不仅可以深刻地影响环境且作用形式并非仅限于同化-异化等过程,某些情况下与营养无关的作用方式可修饰、改变甚至创造环境,导致显著的生态效应^[4,5]。尽管生态学家对此并没有回避,但无统一定义却使得相关理论成为“空中楼阁”,限制了生态学研究的学术及应用价值,致使生态学教科书大多只能用竞争、捕食、寄生、共生等生物间的相互作用来解释类似物种多样性、生态系统稳定性等基础问题^[1]。由此可见,一个描述“生物通过非同化作用方式改造环境”这类现象的正式概念不仅可明确相关工作的主题,更为重要的是,将在一定程度上弥补现有生态学认识上的不足。因此,本文将围绕“生态系统工程师(ecosystem engineers)”的定义和研究进展,就概念、理论框架和应用作一概述,以期相关的研究工作提供基础理论。

1 生态系统工程师的定义

1993年,学者 Lawton 和 Jones 为了寻找整合生物种群与生态系统过程的方法提出了名词“生态系统工程师”,1994年在其论文中将生态系统工程师定义为:“能够引起生物和非生物材料物理状态发生改变从而直接或间接调节生态系统中其它物种资源有效性的生物”;将“生态系统物理工程(physical ecosystem engineering)”定义为:生物对生境中物理因素的修饰、维持或创造。Jones 等把生态系统工程效应(ecosystem engineering effects)隐含地表述为:生态系统工程师改变了生境的物理状态进而直接或间接地控制着其它生物可利用的资源、影响着其它物种某些行为特征^[6~9]。

根据定义提出的目的,可以从以下方面将定义的范围扩充到整个生态系统水平,既符合概念的原初内涵又可全面地概括定义所涉及的生态学现象:去除概念中的“物理”一词,将生物调节环境的物理性质泛化至任何可被生物修饰的方面,如化学、气候及生物环境;去除术语中的“其它生物”,显然,工程师生物引起的环境变化有可能影响自身,即生态系统工程存在反馈效应^[10, 11];给予“生态系统工程效应”独立的名词与解释,以便强调所有生态系统工程均具有相应生态效应的事实。由此,定义诠释为:生态系统工程师:通过改变生物或非生命物质的某些状态从而直接或间接地控制资源有效性的生物。

生态系统工程:生态系统工程师对环境的修饰、维持、创造或破坏的过程。

生态系统工程效应:生物个体生长特征、种群动态及群落组成与结构对生态系统工程的响应。

生态系统工程师的关键性质是调节了生态系统中资源流动的性质,包括方向、路线、数量、时间跨度等,从而改变了生物所利用资源的多度、质量及分布,而不是直接为其它生物提供资源(如类似果实、叶片或生物尸体等)。这正是其与“关键种”概念的不同之处:关键种与环境之间决定性关系是营养型相互作用,包括营养级联中具有重要作用的所有物种,顶级捕食者是最典型的例子^[12];而生态系统工程则强调生物通过与资源流的相互作用对生态系统整体产生的效应,典型代表如某些初级生产者。由此可见,并非所有关键种都是生态系统工程师,而生态系统工程师也不确定是关键种。

2 生态系统工程师的类型与相关概念模型

根据生态系统工程师作用的方式将其分为两类:自源型工程师(autogenic engineers)和异源型工程师(allogenic engineers)。前者指通过某些过程改变自身的构造并因此改变环境状态从而直接或间接地控制资源有效性的生物,同时该生物一定是已变环境的有机组成;后者是指通过自身行为转变其它生物或非生命物质的性质,从而改变环境状态并由此直接或间接地控制资源有效性的生物,而该生物并非一定是已变环境的永久组成。这两类工程师所引起的工程相应地称之为自源型工程(autogenic engineering)和异源型工程(allogenic engineering),共包含5种类型,概括了生物通过非同化方式改造环境的基本形式(表1)。各类型

生态系统工程之间存在联系,当参与的非生命因素对资源的多度、质量与分布具有决定性意义,并且过程的末端达到一定量级时,生态系统工程之间可发生由简单型向复杂型的单向转变。

表1 生态系统工程的类型及其特点^[7]

Table 1 Types of autogenic and allogenic engineering by organisms

类型 Type	亚型 Subtype	概念模型 Conceptual models	说明 Explanation
自源型	自源 1 型 Autogenic Type 1	资源流状态 1 $\xrightarrow{\text{生物生长}}$ 资源状态 2 Resource Flow1 $\xrightarrow{\text{Organism growth}}$ Resource Flow2	生物生长、发育过程中改变了环境的物理结构或物质的状态进而直接调整了资源的分布与多度
	自源 2 型 Autogenic Type 2	资源流状态 1 $\xrightarrow[\text{非生命控制因素}]{\text{生物生长}}$ 资源状态 2 Resource Flow1 $\xrightarrow[\text{Abiotic controller}]{\text{Organisms growth}}$ Resource Flow2	在自源 1 型基础上,生态系统工程师生物与某些非生物因子作用进而控制了生态系统中某种资源的流动
异源型	异源 1 型 Allogenic Type 1	资源流状态 1 $\xrightarrow{\text{生物转化}}$ 资源状态 2 Resource Flow1 $\xrightarrow{\text{Changed by organisms}}$ Resource Flow2	生物通过某种方式将原材料从一种状态改变到另一种状态,从而为其它生物所利用
	异源 2 型 Allogenic Type 2	环境状态 1 Enviornment state 1 生物 转化 Changed by organisms 资源流状态 1 $\xrightarrow{\text{环境状态 2}}$ 资源状态 2 Resource Flow1 $\xrightarrow{\text{Enviornment state 2}}$ Resource Flow2	生物改变原材料状态后,物质以新的状态改变着生态系统中某种资源的流动
	异源 3 型 Allogenic Type 3	环境状态 1 Enviornment state 1 生物 转化 Changed by organisms 资源流状态 1 $\xrightarrow[\text{非生命控制因素}]{\text{环境状态 2}}$ 资源状态 2 Resource Flow1 $\xrightarrow[\text{Abiotic controller}]{\text{Enviornment state 2}}$ Resource Flow2	在异源 2 型的基础上,与某些非生物因子作用控制生态系统中某种资源的流动

3 生态系统工程效应及度量

3.1 效应

在各种环境条件下,大多数系统均具有生态系统工程师创造的生境,其中工程师生物的典型功能是:起基础控制作用的固着生物将二维结构转化成三维空间,为许多相关物种提供生存条件^[13]。同时,由于工程师生物通过环境媒介间接地影响群落,因而其效应和重要性随环境梯度而变化:在适宜环境中,工程师生物通过降低竞争强度、减少消费量甚至提供竞争与消费的“空位”,增加物种共存的机会,并由此支撑生态系统功能。在不利的环境中,工程师生物可缓解生物受到的胁迫,有效地创造出新生境进而有利于那些依赖工程师生物而存活的物种建立起新种群,并且扩大多数物种的分布范围。在极端环境中,工程师生物则是所有生物生存的必要条件和群落发展的基础^[14~16]。由此可见,贯穿整个环境梯度,工程师生物均可以维持生态系统的独特性。

值得注意的是,生态系统工程并非对生物与生态系统只有积极的影响,事实上其具正、负两面性,取决于时空尺度、生态系统工程修饰的资源类型以及依赖这些资源的生物的生物特性。一般认为,在较小时间尺度上,生态系统工程师可能有利于某些特定类群生物的生长与繁殖,而对另一些生物产生负面影响;但对物种多样性及适合度的长期(包括了进化时间)影响则为净正效应^[17,18]。甚至有学者认为一个可持续发展、不断演替的系统中,某些生物可以自发创造出调节资源的结构,当这种结构将资源调节至一定程度便控制了生态系统的能量流动与物质循环,可以利用这些结构与资源流的物种于是得到了更多的机会,而其它生物种群会逐步衰退甚至灭绝,或者被迫通过避逆、迁徙等策略保护自身^[19]。

如前文所述,生态系统工程存在反馈效应,包括直接与间接两种形式。前者一般作用于需要调整生境状态才能存活的工程师生物,此类生物的工程为其种群扩张提供了充要条件,因而生境被调整的范围将随着其

个体数量的增加不断扩大,最终达到完全被饰变的极端状态^[20]。有学者^[21]认为这种极端状态亦可恢复至原初状态并再次被工程师生物占据,但这只是理论的预测,而实际情况可能常常不是这样。例如,根据我们目前工作的结果判断,此过程在上海崇明东滩湿地生态系统发生的可能性微乎其微,理由是入侵种互花米草(*Spartina alterniflora* Loisel.)可引发异源1型生态系统工程,即通过促进淤积,其生态系统工程效应显现强烈的负反馈效应。有研究表明低潮区的互花米草斑块可使滩涂在前3年内抬升0.180m,而六年内则增加0.778m^[22],这就意味着互花米草斑块的淹水时间随着工程效应的积累逐步减少,并终将超出自身所需的生理阈值,使其入侵性降低,种群出现衰退;同时,陆地反向演替为湿地的可能性极小,在此区域,如无人扰动,地面沉降,恢复互花米草斑块淹水时间的过程不会被自然引发。由此可见,工程师生物能否再次利用被其修饰过的环境不仅取决于物种的生物学特性而且有赖于环境的回复力(resilience)。间接反馈效应是指处于被修饰环境中的生物与工程师生物发生相互作用进而对后者产生或正或负的影响,该过程可能涉及大量媒介生物与中间环节^[23];可以推测的是,前者大多以捕食、疾病、竞争甚至附加工程、入侵等方式经过较长过程才可缓慢地作用于工程师生物。

3.2 度量

自然界中,生态系统工程师产生的生态效应可通过以下4个因子来判定:(1)工程师生物个体的作用强度;(2)种群的密度、空间分布及产生工程的有效时间;(3)工程师生物消失后其遗留的结构、产品持续产生影响的时间;(4)生态系统工程直接或间接影响的资源类型、数量和依赖于这些资源流的物种丰富度。前3个因子可直接测定,第4个因子则需通过去除或添加工程师物种的实验才能进行定量^[8,24,25]。需要强调的是,工程师生物产生工程效应的大小与其具备优势因子的数量之间没有必然联系,某些情况下,具备数个与仅具单个优势因子的两类工程师产生的效应不仅性质相似而且量级也可能相当,这说明因子之间可相互弥补,但没有弥补关系的普遍规律,依据具体生物而定。

4个因子全部显著的生态系统工程师并不普遍。一般情况下,以下三类生物的生态系统工程效应比较显著:①可调节生态系统中多数生物所必需的资源;②可以调整对生态系统性质具决定性作用的非生命因素的状态,如水文、土壤、基质等,这些生境因素可将大量资源汇集于局部,一经修饰将引发巨大的效应;③能够放大或缩小作用范围广、强度大的自然干扰(如火、飓风、洪涝)的量级,这类生物的生态系统工程效应随着外界干扰的突然爆发而充分显现,并且持续的时间相当长^[26~28]。

4 生态系统工程师实例

目前,有关病毒、原生及原核生物的生态系统工程认识并不充分,而研究较为深入的是广布的动、植物物种。通常情况下,动物虽然多充当异源型工程师,但其调节环境状态的行为并非仅限于干扰等形式^[29~31]。例如,河狸通过筑坝改变水文及相关物质循环的过程是异源2型工程的典型代表。其中的关键环节是河狸凭借“外延表型”(extended phenotype)行为将树枝从活体构件(状态1)转化为水坝组件(状态2),由此建成的水坝与巢穴具有显著的生态效应,不仅强烈地改变水文及相关物质循环过程而且给养有别于流动水体生物区系的新单元^[32,33],是形成新疆布尔根河流域生态系统特殊结构的主要原因。

以下现象不仅是各类型生态系统工程的实例,而且也反映工程效应间可单向转化的事实。异源1型工程的环节单一,例如真菌、大斑啄木鸟(*Dendrocopos major* Beicki.)等生物使树体产生洞穴进而为某些鸟类(如Aves)或鼠类(如Rodentia)提供巢或穴等资源;因自然因素如降雨而注水并形成微型池塘给养新的生物区系则转化为异源2型工程。自源2型工程可转化为异源3型工程,例如,珊瑚虫(Anthozoa)出于自身需要形成的礁石为其它生物如海绵、海星等提供栖息及觅食环境是自源2型工程,如与其它生物如某些藻类相互作用产生复杂的新效应则转化为异源3型工程。1997年,Jones在对概念进行修订时强调了一种特殊的自源1型工程^[8]:由于独特的构造或生物学特性使得一类生物以生存空间的形式向另一类生物直接提供资源,此类工程比较常见的是树木因生理原因如髓的死亡自发形成洞穴而被其它生物利用;如自然形成的树洞为角鸮(*Otus scops*)等鸮类或其它生物提供巢穴。最典型的现象是:植物种群在生长发育过程中对水文、营养循环、

温度、湿度、风及光等因素进行修饰,进而为处于其中的生物提供适宜的环境,显然,这一过程具有重要的生态学意义。与异源 1 型工程转化为异源 2 型的过程一致,树木自然形成洞穴的自源 1 型工程转化为自源 2 型工程的条件是与自然因素协同作用,例如,降雨后形成微型池塘给养新的生物区系。

表 2 列举了一些典型生态系统工程师生物的例子,其中的生物并非专指某一具体物种,如鳄鱼系 3 科 8 属 23 种中具刨掘水坑习性的任何一种,既可为美洲鳄(*Alligator mississippiensis*)也可理解为尼罗鳄(*Crocodylus niloticus*)。

表 2 生态系统工程师实例
Table 2 Examples of ecosystem engineers

类型 Type	生物 Organisms	行为 Activities	效应 Effects	文献 Refs.
异源 1 型	鳄鱼 Alligator	创造水坑 Creeding wallows	储存淡水为鱼及食鱼鸟等生物在旱季提供避难所	[34]
	兔、獾 Rabbits, badgers	挖掘洞穴 Digging burrows	为狐狸等其它脊椎动物提供繁育及栖息场所、或为某些无脊椎动物提供生存空间	[35]
自源 1 型	维管植物 Vascular plants	组织累积成凋落层 Accumulation of litter	改变土壤微环境及表面构造,影响水排给、气体交换及热传导,种子与幼苗的物理屏障,深刻影响植物群落的组成与结构	[36]
	蓝藻及低等植物 Cyanobacteria, Nonvascular plants	分泌有机粘液 Exuding mucilaginous organic compounds	黏合生物、有机质及土壤颗粒形成微植物壳,改变土壤渗透势、持水力及蒸发速率、减少土壤侵蚀	[37]
异源 2 型	海洋小型底栖动物 Marine micro fauna	产生生物沉积、生物扰动和排泄物 Biodeposition, bioturbation, and faecal pellet production	改变沉积物的物理及化学性质,改变孔隙水循环	[38,39]
	海洋大型穴居生物 Marine burrowing macro fauna	产生新的沉积物及生物扰动 Producing sediments; bioturbation;	创造动态沉积物斑块,改变溶质运输率,增加沉积物氧含量及分解率	[40]
	鼠 Mole rat	挖掘隧道 Digging and tunnelling	大规模的转移土壤,创造出多坑洞景观,形成新的生态系统,深刻地影响初级生产力及群落结构	[41]
	蚁 Ants	重新分布土壤颗粒 Redistribution of soil particles	改变土壤局部构造及组成,造成小范围营养富集	[42]
自源 2 型、 异源 3 型	壳型珊瑚藻类(孔石藻属、石叶藻属) Crustose coralline algae porolithon, lithophyllum	增加珊瑚体积 Expand volume of coral reefs	通过自身生长缓冲水对珊瑚礁的侵蚀(自源 2 型),分泌胶合物粘合珊瑚礁与其周围的微粒(异源 3 型)	[43]

事实上,任何生态系统工程必须经过仔细的研究才能正确地归类。例如传粉者和虫瘿之间的区别就很细微,两者均属于自源 1 型工程师,且都是通过影响植物组织的发育控制资源的有效性,但前者控制种子采食者的资源供给量,而后者则限制相关寄居生物隐蔽所的数量^[44]。另外,大型食草动物数量惊人的粪便中生存丰富度很高的无脊椎动物群落,尽管将草转化为粪是特殊的物理修饰,但并不违背异源 1 型工程的原则;海洋生态系统中亦存在相似的情况,生物排泄废渣的生态系统工程极大地丰富了资源的数量与类型^[45]。自然界中生态学过程丰富多样,根据其性质可把不同生物归于同一类型,也可将同一物种归入两种或以上的类型中;同时往往伴随营养循环过程,造成了工程师角色的确定以及工程类型划分的困难^[46]。具体的归类研究对于进一步明晰概念与发展相关理论有积极作用,不仅是同类工作的借鉴,而且也是全面了解多样化生态系统功能的基础。

5 概念的应用

生态系统工程师概念及理论体系强调的是生物的非同化—异化过程及其生态系统效应,为理解生物的功能开辟了新的方向,使得对种间关系不再局限于传统的认识,进而为生态学家理解生态系统过程、揭示群落结

构的形成机制以及预测种群动态提供新的思路。显然,理论上的突破可指导我们寻求新的生态学方法解决理论和实际问题^[47]。

5.1 人类行为与自然的关系

人类一般充当异源型工程师的角色,例如人工蜂巢(异源 1 型)、建造水库并蓄水(异源 2 型)等形式。有趣的是,人类并非只凭借建造水坝、开凿运河或砍伐森林等异源型工程显著地改变环境结构,还会根据需要模仿自源型工程师的行为深刻地调整资源有效性,例如建造温室栽植气候限制型植物(仿自源 1 型)、构建隔离带控制火灾的蔓延(仿自源 2 型)。不言而喻,人类生态系统工程的功能和效应与其它生物的设置没有本质差别,均影响了资源的有效性。虽然人类生态系统工程具有使用工具的特征,然而正是由于这种能力放大了人类以自身福祉为目的而设计并实施的生态系统工程效应。尽管这些影响可能是无意识的,却导致了人类许多行为不利于环境的后果,进而深刻地影响人类自身,形成了人与自然的相互效应,构成了社会与自然界复杂的反馈环(feedback loops)。例如,在未采取保护措施之前,卧龙自然保护区的居民伐木砍竹取薪的异源 1 型生态系统工程毁坏森林的面积随着时间推移不断扩大,这不仅破坏了大熊猫的栖息地,同时,将迫使当地居民花费更多的人力、物力采集燃料,无形地增加了生活成本,降低了劳动效率^[48]。由此可见,客观评估人类集体行为尤其是大型工程的可能后果其意义不仅仅局限于保护生物学的范畴,更是人类自身经济、社会发展的基础,如以本定义体系为基础建立评估体系,预测的结果可能会更逼近真实,因为与其它生态学基础理论相比,其最贴近人类行为的自然本质,且着重强调生态系统水平上的响应。

5.2 生物入侵

生物入侵是 21 世纪最棘手的全球性环境问题之一。从工程师生物在群落结构与功能中的角色理解外来物种的入侵已成为新的研究方向^[49]。目前,以下观点被广泛认同:相当数量的外来物种是或将是其扩散区域重要的生态系统工程师,其中直接影响物质流动并由此对相关生物产生级联效应的外来种的生态后果最显著,一旦爆发,将引起生态系统物理结构的变化进而在不同层级产生影响。通常外来入侵种的工程效应是通过降低生境复杂性或异质性来降低土著群落物种的多度^[50,51](表 3)。可见,入侵种通过对环境因子的修饰,使得土著物种无法快速适应新生境而在竞争中处于劣势可能是成功入侵的机制之一;同时,改变了的环境对入侵种可能非常有利,其凭借着与环境相互作用的优势迅速占领土著生物退让出的空生态位,不断扩大种群而爆发成灾。因而研究入侵物种引发的生态系统工程及其效应对揭示成功入侵的机制、阐明入侵的生态系统后果、评价其生态危险以及预测潜在分布区具有重要意义。

我国生物入侵态势亦十分严峻,许多学者对入侵物种影响环境的方式与程度开展了深入的研究(表 4)。尽管研究者并没有明确指出其生态系统工程效应,但根据生物工程师的概念可以认为这些入侵种属于生态系统工程师,其通过非同化方式改造环境的过程对土著物种多度与分布以及生态系统结构和功能产生了深刻的影响^[75]。

5.3 保护生物学

传统的保护生物学对“濒危物种计划”的执行等同于“急救室”行为,绝大部分保护资源被用于挽救单个濒危的物种^[76]。然而,适宜的生境是达到保护对象自然发展这一最终目的的基础,因此对生态系统完整性的保护也应予以足够的重视。如上文所述,生态系统工程师是维持生态系统结构的必要条件,也是维持生境稳定性不可替代的。由此可见,保护重要的生态系统工程师等如同为珍稀物种提供种群发展的条件。尽管一般情况下,这类生物数量众多,似乎并不“珍贵”,但通过管理它们可以达到为濒危物种种群自然发展创造适合生境的目的^[77],这一认识将揭开保护生物学崭新的一页。因此,在保证濒危物种的种质资源等的同时,应采取措施保护濒危物种栖息地中的重要生态系统工程师,以便依赖于这些工程师的生命活动间接或直接获益。

因此,生态学家必须能够识别生态系统中的关键工程师,并使其效应得到维持和发挥。目前有 3 种方法可以做到这一点:①调整工程师生物数量或增加其生存所需资源;②人为抵消通过营养或非营养关系影响工程师生物的生命与非生命元素的效应;③直接增加工程师生物的效应,即人为增加工程师生物的产物^[78]。

表 3 全球重要入侵生物中的生态系统工程师及其主要效应¹

Table 3 Ecosystem engineers and their engineering effects of most harmful global invaders

入侵物种 XInvasive organism	生态系统工程 Ecosystem engineering	生态系统工程效应 ² Ecosystem engineering effects ²			文献 Refs.
		被检测群落 Community examined	物种多样性 Species diversity	物种总多度 Total abundance	
黑荆树 <i>Acacia mearnsii</i> de Wild.	降低土壤含水量 Reducing water availability	土壤生物 Soil organisms	-	-	[52]
兰屿紫荆牛 <i>Ardisia elliptica</i> Thunb.	遮荫 Increasing shade level	林下植物 Plants under canopy	+	-	[53]
花叶芦竹 <i>Arundo donax</i> L.	降低土壤含水量 Reducing water availability	昆虫 Insects	+	-	[54]
大叶鸡纳树 <i>Cinchona pubescens</i> Vahl.	遮荫 Increasing shade level	林下植物 Plants under canopy	+	-	[55]
毛野牡丹 <i>Clidemia hirta</i> (L.) D. Don	遮荫 Increasing shade level	昆虫 Insects	?	-	[56]
乳浆大戟 <i>Euphorbia esula</i> L.	改变土壤生物化学过程 Changing the soil bio-chemistry process	林下植物 Plants under canopy	+	-	[57]
白茅 <i>Imperata cylindrica</i> (L.) Beauv.	改变地热循环 Causing intense heat	草本群落 Herbs	-	+	[58]
猴尾藤 <i>Hiptage benghalensis</i> (L.) Kurz.	改变氧含量 Reducing oxygen availability	昆虫 Insects	+	+	[59]
马缨丹 <i>Lantana camara</i> L.	富集土壤氮素 Causing intense nitrogen	林下植物 Plants under canopy	-	+	[60]
粗壮女贞 <i>Ligustrum robustum</i> L.	遮荫 Increasing shade level	林下植物 Plants under canopy	-	-	[61]
野牡丹 <i>Miconia calvescens</i> D. C.	侵蚀土壤 Soil erosion	林下植物 Plants under canopy	+	-	[62]
法国海岸松 <i>Pinus pinaster</i> Aiton.	遮荫 Increasing shade level	林下植物 Plants under canopy	+	-	[63]
野葛 <i>Pueraria montana</i> var. <i>lobata</i> M.	遮荫 Increasing shade level	昆虫 Insects	+	-	[64]
草莓番石榴 <i>Psidium cattleianum</i> Sabine.	降低土壤含水量 Reducing water availability	林下植物 Plants under canopy	+	-	[65]
大米草 <i>Spartina anglica</i> C. E.	抬升滩涂 Elevated tidal flats	底栖动物 Benthic organisms	+	+	[66]
多枝柺柳 <i>Tamarix ramosissima</i> Ledeb.	降低土壤含水量 Reducing water availability	底栖动物 Benthic organisms	-	-	[67]
太平洋牡蛎 <i>Crassostrea gigas</i> Thunberg	扰动 Turbulent	底栖动物 Benthic organisms	+	?	[68]
凸壳肌蛤 <i>Musculista senhousia</i> Benson.	壳在光滩堆积 Creating byssal mats on intertidal	底栖动物 Benthic organisms	+	-	[69]
兔 <i>Oryctolagus cuniculus</i> L.	掘穴 Digging and tunnelling	爬行动物 Reptiles	-	0	[70]

1 全球入侵物种数据来自 <http://www.issg.org> The data on global invaders are extracted from <http://www.issg.org>; 2 对土著群落物种多样性和物种总多度的影响; +: 增加, -: 降低, 0: 无影响, ?: 未测定 The effects are defined as positive +, negative -, zero 0 and not determined ?; Total density and species richness in the exotic-engineered habitats vs. reference habitats

如果重要的生态系统工程师与传统保护生物学的目标重合, 研究的重点则应是定量检测反馈效应对该生物个体生长、种群动态的影响, 因为其工程反馈效应不仅在它所受的各类影响中具实质性作用, 而且是该生态系统特殊性以及完整性的基础。这应是此类保护区新的工作方向^[79]。例如, 在我国河狸保护区, 深入地研究保护对象响应反馈的机制才能准确预测河狸种群的发展。

表 4 中国主要入侵物种中的生态系统工程师对环境的影响

Table 4 Impacts of major invasive species as ecosystem engineers in China on environments

入侵物种 Invasive organism	效应 Effects	文献 Refs.
紫茎泽兰 <i>Eupatorium adenophorum</i> Spreng.	改变光照条件和生地化循环 Changing light conditions and biogeochemical processes	[71]
凤眼莲 <i>Eichhornia crassipes</i> Mart.	堵塞河道, 改变水文及相关循环 Choking of waterways, changing hydrographic processes	[72]
互花米草 <i>Spartina alterniflora</i> Loisel.	促进淤积, 抬升滩涂; 影响水文过程 Promoting sedimentation, elevating tidal flats, changing hydrographic processes	[22]
薇甘菊 <i>Mikania micrantha</i> (L.) Kunth.	遮荫; 改变土壤生地化过程, 降低土壤含水量 Shading, changing biogeochemical processes and reducing water availability	[73]
蔗扁蛾 <i>Opogona sacchari</i> Bojer.	影响寄主植物繁殖器官发育 Altering development of host's reproductive organs	[74]

重要生态系统工程师的工程效应使得其成为新的保护目标。如果同时采取一些辅助措施, 将其它工程师生物的数量维持在一定范围, 便能够维持生境的稳定性、提高生态系统中各类关系的协调程度, 如此一来, 保护措施的效果将大大提高; 不仅保护对象种群会得到充分的发展条件, 而且生态系统的各种功能会随之进一步显现, 其原因是它们与重要工程师联系紧密, 协同完成对环境状态的维持, 甚至某些情况下, 缺失任何一个环节都会导致调整环境功能的失效, 如海虾 (*Callinassa filholi*) 和水草 (*Zostera novaezelandica*) 的协同工程效应维持着新西兰海滨生境的正常功能^[80]。

5.4 恢复生态学

恢复生态学家的主要工作是重建土著种群并恢复原有的生态系统结构和过程, 但一般情况下, 已退化的环境状态具有一定的“持续性”, 目标物种往往无法适应, 使得阻止干扰后直接引入期望种的常规策略往往效果不佳, 故应以适当的物种改变退化的环境为开端逐步修复^[81~83]。因此, 一项具体的恢复计划首要步骤应是初步筛选并确定可“还原”退化环境状态的物种。不言而喻, 从原生态系统的工程师生物中挑选能够适应退化环境的物种将达到事半功倍的目的。实现这一目标在具体方法上通常需要 3 步。第一步: 通过试验预测各备选物种种群自然发展后对环境的调整程度以及可适应此变化的生物种类与数量; 第二步: 小范围的实施与监测, 即检验第一步的判断结果。但如上文所言, 工程师生物具有多样化的工程效应, 因此该步骤的核心任务还应包括: 找到遏制工程师生物的不利影响及最大程度地发挥其正效应的方法, 并据此修订实施细则。当生态系统的环境被调整至可还原其生命—非生命过程的程度且工程师生物并非最终目标种时, 第三步显然是人为补充最终目标种。可见, 在恢复受损生态系统的设计中, 依据具体情况仔细甄别工程师生物的工程效应是重要的内容。

综上所述, 生态系统工程师概念指导应用生态学领域寻求新方法的过程不仅要注意生物对环境的适应而且需要强调生物对环境的修饰, 包括方式与程度; 分两部分实现: 首先确定工程师生物及其效应, 其后依据情况逐步实施。可见对工程师生物的工程及其效应的归类(表 1)是解决实际问题的基础。

6 结语

可以断言, 地球上每个生态系统均存在一种或多种生物以某种或某些方式曾经或正在产生着不同程度的生态系统工程效应, 因此, 定义并非“漂亮而空洞的口号”。“难以想象, 在保护生态系统的过程中不考虑生态系统工程师的工程效应”、“此定义是生态系统复杂性的新展现, 并为揭示复杂性的本原创新出一条新的研究路线”, 是本定义应用与学术价值的概括^[84,85]。多数学者认为该定义将与捕食、竞争等概念一样成为构成生态学主要理论的基石。值得注意的是, 生态系统具有完整性, 理解它需要平衡以下两点: 掌握具体过程与相互作用; 整合所有过程与相互作用。因而, 尽管此概念概括了“生物通过非同化—异化方式作用于环境”的一般特征, 使得这个对生物多度与分布、生态系统功能具有重要影响的过程得到应有的关注, 但是不能将它与其它

生态学理论分割开来,独立成为一个新的领域。

从生态系统工程师的角度来研究生物与环境的关系、物种的生态系统功能及生态系统水平上的效应是一个崭新的课题,正如 Jones 所述,相关的研究才刚刚开始,甚至需要解决的问题还没有完全明了。我们预测今后除了不断地完善定义本身外,以下 3 点值得关注:①准确判断具体生态系统中重要工程师生物的类型及其效应,具体问题包括工程效应的大小、发生的生境状态等,进而不断完善基础理论框架;②进化时间尺度上的生态系统工程净效应的具体表现方式;在短期内工程师生物协调“创造生境—破坏生境”平衡关系的方式,尤其是环境梯度上同一或同类生态系统工程师的效应变化范围;③生态系统工程与其它类型的相互作用关联方式及该概念在解决应用生态学问题中的地位。尽管最终答案可能并不确定,却可能是未来该主题的研究方向。

References:

- [1] Brown J H. Organisms as engineers; a useful framework for studying effects on ecosystems? *Trends Ecol Evol*, 1995, 10(2): 51—52.
- [2] Lavelle P. Ecological challenges for soil science. *Soil Sci.*, 2000, 165 (1): 73—86.
- [3] Alper J. Ecosystem engineers shape habitats for other species. *Science*, 1998, 280(5367): 1195—1196.
- [4] Lawton J H. What do species do in ecosystems? *Oikos*, 1994, 71(3): 367—374.
- [5] Crist T O, Wiens J A. The distribution of ant colonies in a semiarid landscape: Implications for community and ecosystem processes. *Oikos*, 1996, 76(2): 301—311.
- [6] Lawton J H, Jones C G. Linking species and ecosystem perspectives. *Trends Ecol Evol*, 1993, 8 (9): 311—313.
- [7] Jones C G, Lawton J H, Shachak M. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 1994, 69(3): 373—386.
- [8] Jones C G, Lawton J H, Shachak M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 1997, 78(7): 1946—1957.
- [9] Wright J R, Jones C G. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: progress, limitations, and challenges. *BioScience*, 2006, (56)3: 203—209.
- [10] Gutiérrez J L, Jones C G. Physical ecosystem engineers as agents of biogeochemical heterogeneity. *BioScience*, 2006, 56 (3): 219—225.
- [11] Jouquet P, Dauber J, Lagerlof J, *et al.* Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Appl Soil Ecol*, 2006, 32 (2): 153—164.
- [12] Scott Mills L, Soulé M E, Doak D F. The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience*, 1993, 43(4): 219—224.
- [13] Stinchcombe J R, Schmitt J. Ecosystem engineers as selective agents: the effects of leaf litter on emergence time and early growth in *Impatiens capensis*. *Ecol Lett*, 2006, 9 (3): 255—267.
- [14] Badano E I, Cavieres L A. Impacts of ecosystem engineers on community attributes: effects of cushion plants at different elevations of the Chilean Andes. *Divers Distrib*, 2006, 12 (4): 388—396.
- [15] Crain C M, Bertness N D. Community impacts of a tussock sedge: Is ecosystem engineering important in benign habitats? *Ecology*, 2005, 86 (10): 2695—2704.
- [16] Badano E I, Cavieres L A. Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity? *J Biogeogr*, 2006, 33 (2): 304—313.
- [17] Miyashita T, Takada M, Shimazaki A. Indirect effects of herbivory by deer reduce abundance and species richness of web spiders. *Ecoscience*, 2004, 11 (1): 74—79.
- [18] Daleo P, Escapa M, Alberti J, *et al.* Negative effects of an autogenic ecosystem engineer: interactions between coralline turf and an ephemeral green alga. *Mar Ecol-Prog Ser*, 2006, 315: 67—73.
- [19] Parras A, Casadio S. The oyster *Crassostrea*? hatcheri (Ortmann, 1897), a physical ecosystem engineer from the upper Oligocene-lower Miocene of Patagonia, southern Argentina. *Palaio*, 2006, 21 (2): 168—186.
- [20] Bailey J K, Whitham T G. Interactions between cottonwood and beavers positively affect sawfly abundance. *Ecol Entomol.*, 2006, 31 (4): 294—297.
- [21] Gurney W S C, Lawton J H. The population dynamics of ecosystem engineers. *Oikos*, 1996, 76(2): 273—283.
- [22] Chung-Hsin Chung. Forty years of ecological engineering with *Spartina plantations* in China. *Ecol Eng*, 2006, 27, 29—57
- [23] Wang Q, AN S Q, MA Z J, *et al.* Invasive *Spartina alterniflora*: Biology, Ecology and management. *Acta Phytotaxon Sin*, 2006, 44 (5): 559—

588.

- [24] Sekercioglu C H. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends Ecol Evol*, 2006, 21 (8): 464—471.
- [25] Alan H, James E B, Jeffrey A C, *et al.* Ecosystem engineering in space and time. *Ecol Lett*, 2007, 10: 153—164
- [26] Badano E I, Jones C G, Cavieres L A, *et al.* Assessing impacts of ecosystem engineers on community organization: a general approach illustrated by effects of a high-cushion plant. *Oikos*, 2006, 115(2): 369—385.
- [27] Power M E. Estimating impacts of a dominant detritivore in a neotropical stream. *Trends Ecol Evol*, 1997, 12(2): 48—49.
- [28] Wright J P, Jones C G. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity. *Ecology*, 2004, 85 (8): 2071—2081.
- [29] Bancroft W J, Hill D, Roberts J D. A new method for calculating volume of excavated burrows: the geomorphic impact of Wedge-Tailed Shearwater burrows on Rottnest Island. *Funct Ecol*, 2004, 18 (5): 752—759.
- [30] Valdivia-Hoeftlich T, Rivera J H V, Stoner K E. The Citreoline Trogon as an ecosystem engineer. *Biotropica*, 2005, 37 (3): 465—467.
- [31] Suominen O. Impact of cervid browsing and grazing on the terrestrial gastropod fauna in the boreal forests of *Fennoscandia*. *Ecography*, 1999, 22 (6): 651—658.
- [32] Bailey J K, Whitham T G. Interactions between cottonwood and beavers positively affect sawfly abundance. *Ecol Entomol*, 2006, 31 (4): 294—297.
- [33] Wright J P, Jones C G, Flecker A S. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia*, 2002, 132 (1): 96—101.
- [34] Palmer M L, Mazzotti F J. Structure of *Everglades alligator* holes. *Wetlands*, 2004, 24 (1): 115—122.
- [35] Reichman O J, Seabloom E W. The role of pocket gophers as subterranean ecosystem engineers. *Trends Ecol Evol*, 2002, 17(1): 44—49.
- [36] Caraco N, Cole J, Findlay S, *et al.* Vascular plants as engineers of oxygen in aquatic systems. *Bioscience*, 2006, 56 (3): 219—225.
- [37] Sedia E G, Ehrenfeld J G. Differential effects of lichens and mosses on soil enzyme activity and litter decomposition. *Biol Fertil Soils*, 2006, 43 (2): 177—189.
- [38] Roast S D, Widdows J, Pope N, *et al.* Sediment-biota interactions: mysid feeding activity enhances water turbidity and sediment erodability. *Mar Ecol-Prog Ser*, 2004, 281: 145—154.
- [39] Yee S H, Willig M R, Moorhead D L. Tadpole shrimp structure macroinvertebrate communities in playa lake microcosms. *Hydrobiologia*, 2005, 541: 139—148.
- [40] Miyamoto Y, Noda T. Effects of mussels on competitively inferior species: competitive exclusion to facilitation. *Mar Ecol-Prog Ser*, 2004, 276: 293—298.
- [41] Ceballos G, Pacheco J, List R. Influence of prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) on habitat heterogeneity and mammalian diversity in Mexico. *J Arid Environ*, 1999, 41 (2): 161—172.
- [42] Dangerfield J M, McCarthy T S, Ellery W N. The mound-building termite *Macrotermes michaelseni* as an ecosystem engineer. *J Trop Ecol*, 1998, 14: 507—520.
- [43] Ries J B. Mg fractionation in crustose coralline algae: Geochemical, biological, and sedimentological implications of secular variation in the Mg/Ca ratio of seawater. *Geochim Cosmochim Acta*, 2006, 70 (4): 891—900.
- [44] Casas-Griville A, Valera F. The European bee-eater (*Merops apiaster*) as an ecosystem engineer in arid environments. *J Arid Environ*, 2005, 60 (2): 227—238.
- [45] Flecker A S, Taylor B W. Tropical fishes as biological bulldozers: Density effects on resource heterogeneity and species diversity. *Ecology*, 2004, 85 (8): 2267—2278.
- [46] Wilby A, Shachak M, Boken B. Integration of ecosystem engineering and trophic effects of herbivores. *Oikos*, 2001, 92(3): 436—444.
- [47] Jones C G, Lawton J H, Shachak M. Ecosystem engineering by organisms: why semantics matters. *Trends Ecol Evol*, 1997, 12(2): 275.
- [48] Liu J G, Dietz T, Carpenter S R, *et al.* Complexity of Coupled Human and Natural Systems. *Science*, 2007, 317 (5844): 1513—1516
- [49] Cuddington K, Hastings A. Invasive engineers. *Ecol Model*, 2004, 178 (3-4): 335—347.
- [50] Crooks J A. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasion: the role of ecosystem engineers. *Oikos*, 2002, 97(2): 153—166.
- [51] Zavaleta E S, Kettley L S. Ecosystem change along a woody invasion chronosequence in a California grassland. *J Arid Environ*, 2006, 66 (2): 290—306.
- [52] Kelty M J. The role of species mixtures in plantation forestry. *For Ecol Manage*, 2006, 233 (2-3): 195—204.
- [53] Koop A L, Horvitz C C. Projection matrix analysis of the demography of an invasive, nonnative shrub (*Ardisia elliptica*). *Ecology*, 2005, 86 (10):

2661—2672.

- [54] Pardo-de-Santayana M, Tardio J, Heinrich M (Heinrich, Michael), *et al.* Plants in the works of Cervantes. *Econ Bot*, 2006, 60 (2): 159—181.
- [55] Buddenhagen C E, Renteria J L, Gardener M, *et al.* The control of a highly invasive tree *Cinchona pubescens* in Galapagos. *Weed Technol.*, 2004, 18(Suppl): 1194—1202.
- [56] Baret S, Rouget M, Richardson DM, *et al.* Current distribution and potential extent of the most invasive alien plant species on La Reunion (Indian Ocean, Mascarene islands). *Austral Ecol*, 2006, 31 (6): 747—758.
- [57] Hodur N M, Leistritz F L, Bangsund D A. Biological control of Leafy Spurge: Utilization and implementation. *J. Range Manage*, 2006, 59 (5): 445—452 SEP.
- [58] MacDonald G E. Cogongrass (*Imperata cylindrica*)-Biology, ecology and management. *Crit Rev Plant Sci.*, 2004, 23 (5): 367—380.
- [59] Baret S, Rouget M, Richardson DM, *et al.* Current distribution and potential extent of the most invasive alien plant species on La Reunion (Indian Ocean, Mascarene islands). *Austral Ecol*, 2006, 31 (6): 747—758 SEP.
- [60] Kohli R K, Batish D R, Singh H P, *et al.* Status, invasiveness and environmental threats of three tropical American invasive weeds (*Parthenium hysterophorus* L., *Ageratum conyzoides* L., *Lantana camara* L.) in India. *Biological Invasions*, 2006, 8 (7): 1501—1510.
- [61] Tassin J, Riviere JN, Cazanove M, *et al.* Ranking of invasive woody plant species for management on Reunion Island. *Weed Res*, 2006, 46 (5): 388—403.
- [62] Loope L, Starr F, Starr K. Protecting endangered plant species from displacement by invasive plants on Maui, Hawaii. *Weed Technol*, 2004, 18 (Suppl): 1472—1474.
- [63] Komatsu H, Hotta N. Relationship between stem density and dry-canopy evaporation rates in coniferous forests. *J Hydrol.*, 2007, 332 (3-4): 271—275.
- [64] Matlack G R. Exotic plant species in Mississippi, USA: Critical issues in management and research. *Nat Areas J.*, 2002, 22 (3): 241—247.
- [65] Haminiuk C W I, Sierakowski M R, Vidal J R M B, *et al.* Influence of temperature on the rheological behavior of whole araca pulp (*Psidium cattleianum*). *LWT-Food Sci Technol*, 2006, 39 (4): 427—431.
- [66] Brusati E D, Grosholz E D. Effect of native and invasive cordgrass on *Macoma* petalium density, growth, and isotopic signatures. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2007, 71 (3-4): 517—522.
- [67] Taylor J P, Smith L M, Haukos D A. Evaluation of woody plant restoration in the Middle Rio Grande: Ten years after. *Wetlands*, 2006, 26 (4): 1151—1160.
- [68] Thielges D W, Strasser M, Reise K. How bad are invaders in coastal waters? The case of the American slipper limpet *Crepidula fornicata* in western Europe. *Biol Invasions*, 2006, 8 (8): 1673—1680.
- [69] Rodriguez L F. Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biol Invasions*, 2006, 8 (4): 927—939.
- [70] Bourgeois K, Suehs C M, Vidal E, *et al.* Invasional meltdown potential: Facilitation between introduced plants and mammals on French Mediterranean islands. *Ecoscience*, 2005, 12 (2): 248—256.
- [71] Lu P, Sang W G, Ma K P. Progress and prospects in research of an exotic invasive species, *eupatorium adenophorum*. *Acta Phytoecol Sin*, 2005, 29(6): 1029—1037.
- [72] Gao L, Li B. The study of a specious invasive plant, water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): achievements and challenges. *Acta Phytoecol Sin*, 2004, 28 (6): 735—752.
- [73] Zhou X Y, Wang B S, Li M G, *et al.* Correlation analysis on the damage of *Mikania micrantha* to plant communities in Neilingdind Island of Guandong Province, China. *Chinese J of Appl Ecol*, 2005, 16 (2): 350—354.
- [74] Ju R T, Du Y U, Shi Z W, *et al.* Risk analysis of alien invasive banana moth, *Opogona sacchari*(Bojer), in China. *J of Plant Prot.*, 2004, 31 (2): 179—184
- [75] Zheng L, Feng Y L. The effects of ecophysiological traits on carbon gain in invasive plants. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(6): 1431—1438.
- [76] Grain C A, Bertness M D. Ecosystem engineering across environment gradients: implications for conservation and management. *BioScience*, 2006, 56 (3): 211—218.
- [77] Boogert N J, Parterson D M, Laland K N. The implication of niche construction and ecosystem engineering for conservation biology. *BioScience*, 2006, 56 (7): 570—578.
- [78] Wright J P, Jones C G. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity. *Ecology*, 2004, 85

(8): 2071—2081.

- [79] Coleman F C, Williams S L. Overexploiting marine ecosystem engineers: potential consequences for biodiversity. *Trends Ecol Evol*, 2002, 17(1): 40—44.
- [80] Berkenbusch K, Rowden A A. Ecosystem engineering-moving away from 'just-so' stories. *N Z J Ecol.*, 2003, 27 (1): 67—73.
- [81] Jones C G, Gutiérrez J L, Groffman P M, *et al.* Linking ecosystem engineers to soil processes: a framework using the Jenny State Factor Equation. *Eur J Soil Biol.*, 2006, 42(Suppl): S39—S53
- [82] Woodcock D. To restore the watersheds: Early twentieth-century tree planting in Hawai'i. *Ann Assoc Am Geogr*, 2003, 93 (3): 624—635.
- [83] Wright J P, Gurney W S C, Jones C G. Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers. *Oikos*, 2004, 105 (2): 336—348.
- [84] Wilby A. Ecosystem engineering: a trivialized concept? *Trends Ecol Evol*, 2002, 17(7): 307.
- [85] Reichman O J, Seabloom E W. Ecosystem engineering: a trivialized concept? Response from Reichman and Seabloom. *Trends Ecol Evol*, 2002, 17(7): 308.

参考文献:

- [22] 王卿,安树青,马志军,等. 入侵植物互花米草——生物学、生态学及管理. *植物分类学报*, 2006, 44 (5): 559~588.
- [71] 鲁萍,桑卫国,马克平. 外来入侵种紫茎泽兰研究进展与展望. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 1029~1037.
- [72] 高雷,李博. 入侵植物凤眼莲研究现状及存在的问题. *植物生态学报*. 2004, 28 (6): 735~752
- [73] 周先叶,王伯荪,李鸣光,等. 薇甘菊对内伶仃岛植被危害的相关分析. *应用生态学报*, 2005, 16 (2): 350~354.
- [74] 鞠瑞亭,杜予州,施宗伟,等. 入侵害虫蔗扁蛾在中国的风险性分析. *植物保护学报*, 2004, 31(2): 179~184.
- [75] 郑丽,冯玉龙. 入侵植物的生理生态特性对碳积累的影响. *生态学报*, 2005, 25(6): 1431~1438.