

物种/功能群去除实验及其在生态学中的应用

李禄军^{1,2}, 曾德慧^{1,*}, 于占源¹

(1. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 随着物种多样性与生态系统功能的关系成为生态学领域研究的焦点之一, 物种/功能群去除实验也逐渐得到了广泛的应用。物种/功能群去除实验在生态学中的应用主要包括以下研究内容: 种间关系、多样性与生态系统功能关系、关键种的作用和功能、入侵种给生态系统带来的后果评价。针对去除实验的特点, 提出去除实验应用中需要注意的若干问题, 包括: “去除”行为本身对生态系统的影响、时间尺度在去除实验中对于研究结果的影响以及入侵种去除的特殊性。

关键词: 人工建群实验; 补偿效应; 竞争作用; 物种多样性; 生态系统功能; 关键种; 入侵种

Removal experiment of species or function groups and its applications in ecology

LI Lujun^{1,2}, ZENG Dehui^{1,*}, YU Zhanyuan¹

1 Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: With the relationships between species diversity and ecosystem function being one of focuses in the field of ecology, removal experiment of species or function groups has been applied broadly. Its applications in ecology include the studies on: (1) interspecific relationships; (2) the relationships between species diversity and ecosystem functioning; (3) the functions of key species; and (4) the assessment of the consequences of invasive species to the ecosystem. According to the features of removal experiment, some issues deserving attention were put forward, including the effects of the removal action itself on the ecosystem of temporal scales on the research results in removal experiment, and the specialty of removal of invasive species.

Key Words: synthetic-assemblage experiment; compensation effect; competition; species diversity; ecosystem function; key species; invasive species

物种/功能群去除实验是指从天然或半天然群落中去除一种或几种物种/功能群的实验方法, 其主要被用在生态系统中种间关系(如竞争、互利关系等), 物种/功能群多样性、物种/功能群组成、某一特定种(如关键种、入侵种、稀有种等)与生态系统功能的关系等的研究中^[1-5]。

目前, 全球生物多样性急剧减小。在研究物种的丧失对生态系统功能和过程造成的影响时, 国外很多研究者^[6-8]开始应用物种去除的方法, 而在国内, 物种去除实验的应用还鲜见报道, 特别是在多样性与生态系统功能关系的研究中更为少见。另外, 在应用物种去除实验过程中, 不同研究者针对不同的研究对象, 无论是选择物种去除方法的目的, 还是方法的具体操作以及应用该方法所得结论, 都存在一定的差别甚至争议^[1,9-10]。鉴于此, 本文对物种/功能群去除实验在生态学中的应用情况进行归纳和分析, 为进一步开展此类实验提供参考。

1 去除实验在种间关系研究中的应用

长期以来, 物种去除实验更多地被应用在群落中种间关系的研究中^[11-12], 它已经被成功地应用在水生生

基金项目: 国家科技支撑计划资助项目(2006BAD03A0502, 2006BAD26B0201-1); 国家重点基础研究发展计划资助项目(2007CB106803)

收稿日期: 2008-09-12; **修订日期:** 2008-12-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zengdh@iae.ac.cn

物之间^[13]以及陆生生物之间^[14-17]竞争关系的研究中。

在一些生态系统中,通过物种去除,去除物种与保留物种的竞争关系已经得到了详细的研究。其思路是,从群落中去除一种或几种物种,其他保留物种将通过以下 3 种方式做出响应:(1)植物生长的增加(或减少);(2)物种个体数的增加(或减少);(3)植物生长和物种个体数的增加(或减少)同时存在。3 种方式的响应中,多数为正响应,少数为负响应。通过分析这些响应,可以确定物种间的相互作用。Sagar 和 Harper^[18]研究表明,禾草植物的去除增加了 3 种车前草属植物长叶车前(*Plantago lanceolata*)、北车前(*P. media*)和大车前(*P. major*)的萌发率,并促进了它们的生长。Pinder^[11]通过去除禾草植物,研究了多年生禾草植物对非禾草植物生产力的影响,结果显示,禾草植物的去除对非禾草植物的密度影响不显著,但促进了非禾草植物的生长。

近十几年来,植物学家的注意力更多地集中在植物之间的正相互作用上^[19-20],特别是在一些恶劣的环境中(如北极等),物种去除实验更倾向于得出物种间互利关系的结论,而不是竞争关系,以至于人们对恶劣环境下竞争关系的重要性产生了怀疑^[21]。Jonasson^[22]的研究结果显示,高加索桦(*Betula nana*)的去除降低了欧洲越橘(*Vaccinium myrtillus*)的丰富度;同样,Shevtsova 等^[23]认为,欧洲越橘的去除限制了岩高兰(*Empetrum nigrum*)的生长。Dormann 和 Brooker^[24]在北极的去除实验也没有发现竞争作用,其原因可能是在去除实验中,去除处理不仅影响了种间竞争关系,也不可避免地对种间互利关系产生影响,而其结论仅是竞争和互利关系的综合作用,没有将二者区分开。

2 去除实验在多样性与生态系统功能关系研究中的应用

对生物多样性在生态系统功能中重要性的认识是生态学中的一大进步,也是应对全球范围内生物多样性急剧减小的有力工具。为了研究物种/功能群对关键生态系统过程的影响,目前已经开展了很多工作^[25],其中大部分是基于人工建群实验。人工建群实验通过把多个不同的物种/功能群,根据预先设计进行组合,形成不同的群落,构建不同的多样性水平,来研究物种/功能群组成以及物种/功能群多样性对生态系统功能的影响。从最新研究^[26]中可以看出,这种方法无疑是富有成效的。但是,由于草本植物群落物种数量相对较少,物种个体生命周期较短,人工建群实验的研究方法在草本植物群落中更加具有可操作性,而生物多样性与生态系统功能的关系更为广泛和复杂,不能仅仅局限在草本植物群落中。因此,除了这些已经被广泛应用的方法之外,还需另外找出一种方法来弥补以上方法的不足。于是,物种去除实验被逐渐应用在多样性与生态系统功能关系的研究中^[2, 27],其主要通过从已经建立的天然或半天然群落中去除一种或几种物种/功能群,构建群落的多样性梯度,研究不同多样性水平与生态系统功能的关系、不同物种/功能群的缺失对生态系统功能与过程的影响等问题^[28]。在回答利用人工建群实验方法解决不了的问题时,尤其是在研究一些大型木本植物和生长缓慢的植物对生态系统的影响时,去除实验被认为是一种很有用的方法。

尽管去除实验在多样性与生态系统功能关系研究中的应用非常重要,但在不同的研究中,物种去除后生态系统功能过程的响应却表现得千差万别。Symstad 和 Tilman^[29]在一个弃耕 60 多年的草地上,将植物种分成 C₃ 禾草植物、C₄ 禾草植物和非禾草植物 3 种植物功能群,通过去除各种功能群的不同组合来控制功能群多样性和功能群数量,研究多样性的丢失对于生态系统生产力和氮循环的影响。结果显示,在 5a 的去除实验中,草地上不同的保留种或功能群对植物去除产生的空间的补偿能力不同。从天然群落中去除部分植物功能群的方法,避免了人工建群实验存在的一些缺陷(如所选物种的有限性等)。这种构建多样性梯度的方法更好地模拟了生态系统中多样性的丧失,另外,能够比人工建群实验更快地建立准平衡群落。

Wardle 等^[30]在新西兰的一个天然草地上,通过去除不同的植物功能群(C₄ 植物、C₃ 植物、1 年生 C₃ 植物以及双子叶植物),构建多样性梯度,研究植被动态、凋落物分解、土壤生物多样性与生态系统特性的关系。尽管该去除实验没有直接回答多样性与生态系统功能关系的问题,但其得出的部分结论与 Symstad 和 Tilman^[29]的一致。在这两个去除实验中,一个或多个功能群的去除至少在短期内促进了保留种的生长,功能群之间的竞争关系通过保留种的补偿生长也得到了体现。Wardle 等^[30]研究表明,在气温较低的植物生长季节,C₃ 植物

的去除增加了白三叶草(*Trifolium repens*)的盖度;Symstad 和 Tilman^[29]的实验表明,在去除处理的最初两年,C₃禾草植物的去除促进了裂稈草(*Schizachyrium scoparium*)的繁殖,增加了其地上生物量。

Wardle 等^[30]发现,物种去除对土壤 NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N 或其他一些土壤性质影响甚微,他们将其归因于这些性质转化速率的缓慢以及可能是土壤中高含量有机质的缓冲作用。与此相反,Symstad 和 Tilman^[29]的实验结果显示,C₃禾草植物的去除对植物根际和淋溶的 NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N 有很大的影响,他们将其归因于保留功能群特别是 C₄禾草植物的补偿能力的限制,因此,他们认为多样性的丧失对生态系统功能的影响不同,其取决于保留物种占据已丧失物种所占空间的能力,即保留种或功能群的补偿能力大小^[31]。在 Wardle 等的研究中,所有的功能群都具有较好的补偿能力,但在 Symstad 和 Tilman 的实验中,各功能群的补偿能力则不同。

在一个植物群落中共存的不同功能群可能从不同的空间和时间生态位上利用土壤养分^[32]。不同功能群利用土壤养分模式的差异意味着功能多样性对于整个生长季中土壤养分的利用非常重要。如果不同的功能群利用土壤养分的地点和时间不同,那么功能群的去除将增加土壤养分浓度。为了验证不同的功能群利用土壤养分是否彼此不同,Davies 等^[33]通过设置 6 个去除处理:所有植物、浅根非禾草植物、深根非禾草植物、所有非禾草植物、所有禾草植物以及卷柏(*Selaginella* sp.),研究了不同功能群的去除对土壤无机氮(NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N)浓度的影响,结果表明,功能群的去除整体上增加了土壤 NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N 的浓度;不同的功能群利用土壤养分的模式不同,功能多样性的增加降低了土壤养分浓度。因此,由于功能群在利用资源时的时空差异,维持和提高功能多样性将是充分利用土壤养分的一种好方法。

近年来,人们已经意识到功能群(包括功能群组成、功能多样性等)在解释多样性与生态系统功能关系时的重要性^[25, 34],因此,在研究多样性与生态系统功能的关系时,去除实验更多地选用功能群的去除而不是单一物种的去除。

3 去除实验在关键种研究中的应用

关键种是指这样一些物种,它们的丢失导致生态系统中其他种群或其功能过程的变化比其他物种丢失所造成的影响更大,它们通常有下列特征:第一,关键种的微小变化将导致群落或生态系统过程发生较大的变化^[35];第二,关键种在生态系统中有比它结构比例更大的功能比例^[36]。

从对关键种的概述可以看出,物种在生态系统功能过程中不是同等重要的,关键种作为生态系统功能过程中极端的一类生物类群,被认为在生态系统功能和过程中有重要的作用^[37]。但是,到目前为止,对于关键种的确定仍然没有通用的可操作的标准。根据关键种的概念,关键种的丢失将导致生态系统功能的重大改变,这意味着可以通过一些去除实验来鉴别一个种是不是某个生态系统的关键种,即把假定的关键种从生态系统中人为去除,然后观测生态系统过程对去除该假定关键种的响应。另外,研究关键种的去除对生态系统功能和过程各方面影响的作用机制,还有助于了解关键种在生态系统中的作用,从而有效地保护关键种及其所在生态系统的功能。

一个关键种的去除将对生态系统功能造成巨大的影响,黄建辉等^[38]认为,这是因为去除了最适合环境条件的物种,而不是因为去除了大部分生物量的缘故。可以预测,去除一定量的一个或几个关键物种的生物量与去除等量的十几个或几十个稀有物种的生物量相比,前者对生态系统功能的影响要大得多。另外,去除相等数量的生物量,集中在少数关键种上的影响要比平均分配在系统所有物种上对生态系统功能的影响大。因此,可以认为,少数几个关键种对生态系统功能过程的影响要大于系统中其他物种^[38-39]。另外也有很多研究^[8, 30, 40-47]认为,关键种的去除将增加物种的丰富度和多样性。

去除关键种对生态系统影响的研究可以回答两个重要的问题:关键种的去除是怎样影响能量流动、物种组成和生态系统的其他方面?物种去除后,其他保留物种能否补偿和替代与去除物种相同的作用?在美国亚利桑那州东南部 Chihuahuan 沙漠,Ernest 和 Brown^[48]通过近 20a 的去除实验回答了以上问题。关键种梅氏更格卢鼠(*Dipodomys merriami*)从生态系统中去除后,其他一些啮齿类动物没有能够补偿和利用可用的资源,能量流动、啮齿类动物群落和植物群落物种组成发生了较大的变化。到 1995 年,当一种外来种贝利刚毛囊鼠

(*Chaetodipus baileyi*) 入侵这个生态系统后, 结果发生了很大的变化, 外来种贝利刚毛囊鼠消耗了大部分的可利用资源, 并且几乎完全补偿了梅氏更格卢鼠缺失的作用, 发挥了与其相似的生态作用。必须明确, 不同补偿物种的作用是相似的, 而不是相同的; 它们的生态作用是补偿而不是冗余。

4 去除实验在入侵种研究中的应用

入侵种对生态系统、生物多样性以及社会经济造成了严重的影响和损失^[49]。目前, 对于入侵种对生态系统影响的理解, 人们主要是通过比较和观测被入侵和未被入侵生境的方法得出^[50], 但是, 由于物种多样性本身可能影响物种的入侵, 即物种入侵是原因还是结果不明确^[51], 因此, 研究入侵种对生态系统带来的影响就显得更为复杂。另外, 在研究入侵种对所侵入的生态系统带来的影响时, 人为引进入侵种的方法不被提倡, 所以, 去除实验的方法为评价物种入侵带来的生态后果提供了可能^[52]。

去除实验保持了最初的群落组成、优势种结构和种间关系, 并能体现实验控制的自然响应, 通过研究生态系统不同过程和功能对入侵种去除的响应, 反映入侵种对生态系统带来的影响。因此, 除广泛应用的人工建群实验外, 去除实验为人们研究多样性与入侵性关系提供了一种行之有效的方法^[53-57]。Hulme 和 Bremner^[58]认为, 去除实验更加适合于评价外来种入侵对群落的影响。需要注意的是, 尽管去除实验为评价入侵种对生态系统的影响提供了一种有用的方法, 但是也不能反应入侵种的引入带来的全部影响。另外, 由于物种去除的间接影响, 如干扰土壤等, 使得入侵种对系统的真实影响难以掌握^[6]。

5 去除实验的特点

对于人工建群实验与去除实验研究得出的多样性与生态系统功能关系及其潜在机制的结论存在较大争议^[59-60]。Diaz 等^[6]认为, 利用人工建群实验在多样性与生态系统功能关系研究中得出的说明生态位补偿作用的结论, 如低多样性引起的资源高损耗^[61]、低生物量生产^[62]以及高入侵性^[63]等, 不能被直接应用在物种贫乏的天然系统中。造成结论存在较大争议的原因之一是人工建群实验与去除实验研究对象的不同。人工建群实验的研究对象是人工群落, 去除实验的研究对象为天然群落或半天然群落。人工群落中, 实验设计决定了群落物种的组成与多样性水平, 而在天然群落中, 物种组成受环境选择、物种补偿以及其他许多过程的综合影响。人工群落与天然群落在物种组成、种间关系以及对多样性变化的响应等多方面都存在差异。因此, 基于这两种方法得出的结论势必存在差别。

在应用人工建群实验或去除实验时, 二者的出发点和侧重点各有所不同, 在某些方面二者可以相互补充。去除实验可以补充人工建群实验研究存在的一些不足, 如人工建群实验中选取物种的有限性、构建复杂生态系统的局限性等。另外, 人工建群实验更适合于研究入侵种给生态系统带来的影响, 而最近一些去除实验表明, 在研究当地种的丧失对生态系统的影响、物种丰富度的变化以及复杂的种间关系等方面时, 去除实验比人工建群实验更为适合^[6]。另外, 有研究者^[64-65]强调, 有必要在不同的空间尺度上研究多样性与生态系统功能的联系, 而去除实验将是联系人工建群实验与野外观测研究的重要纽带。

将多样性与生态系统功能的研究成果转化为多样性管理和保护的工具有, 是目前人们关注的焦点^[66], 而在这个过程中, 由于多样性与生态系统功能关系研究的实验方法不同, 所回答的问题不同, 通常得到不同的结论。因此, 在多样性的管理与保护工作中, 确定应用哪些多样性与生态系统功能的观点与结论将受很大的挑战。去除实验将为深入探讨物种多样性与生态系统功能的关系及其潜在机制提供了一种重要的方法。

6 去除实验中需要注意的问题

无论是在种间关系、多样性与生态系统功能的关系, 还是在关键种、入侵种的研究中, 物种/功能群去除实验都可为人们提供一种有用的方法。但是, 不同研究者的研究目的和研究对象不同, 导致在方法的应用时存在很大差别, 进而影响到研究结果及其解释。因此, 物种/功能群去除实验在生态学的应用中, 应该重点注意以下几个方面:

6.1 “去除”对生态系统的影响

在物种去除实验中, 从一个系统中去除一种或几种生物体的行为对生态系统功能的影响至少包括以下 3

个方面的作用^[6]:(1)去除生物体对生态系统的影响,即一定生物体缺失时生态系统的运行方式;(2)其他保留生物体或新的外来生物体对以上生物体缺失的响应;例如,Symstad 和 Tilman^[29]的去除实验发现,不同功能群的去除对植物生物量、土壤中氮动态以及群落抗旱性的影响不同。他们将这种影响归因于保留种或功能群补偿能力的不同,而不是一些物种或群落的丧失。特别是 C_4 植物在占据空间,利用资源方面比其他功能群缓慢。(3)“去除”行为本身对生态系统的干扰,包括资源供应的变化或对保留生物体生境的物理干扰等,如植被的机械或化学去除干扰会引起土壤的物理、化学或生物性质的改变^[12, 67]。在物种去除后的初期,干扰对系统的影响比物种的缺失对系统的影响要大,特别是在群落演替的后期,物种去除后,“去除”行为对系统的干扰较大,随着时间的推进,干扰作用的影响逐渐减小^[68]。然而,在群落演替早期(具有较小的生物量和地表覆盖),“去除”行为本身对系统的干扰较小^[30]。另外,用除草剂去除植物种时,一些除草剂能够改变植物养分的有效性^[69]。

尽管大部分去除实验的研究主要针对以上第 1 种作用,但由于后两方面随着生态系统类型以及系统内生物体的变化而变化,因此,不能忽视后两者的重要性。保留生物对一些生物体丧失的响应是生态系统响应的一个重要组成部分,尽管目前重视不够,但其本身意义重大。如果没有充分的实验控制和合理的结果解释,仅考虑去除实验本身对生态系统的作用将得出错误的结论。去除实验的特殊性决定了它的特殊作用,这种作用在提出假说、设计实验和解释实验结果时都应该充分考虑。

6.2 去除实验的时间尺度

在去除实验中,时间尺度的选择对于研究结果的准确性至关重要,时间尺度的选择取决于生态系统类型及其所要回答的问题。一般而言,在物种去除后,“去除”行为本身对于系统造成的干扰作用随着时间的推移逐渐减小,这与系统中优势种或去除物种个体的生命周期有关,也与“去除”行为在去除初期对研究系统的较大扰动有关。因此,较理想的结果应该在较长的时间尺度上得到。例如,在森林生态系统中,物种去除的物理扰动非常大,在去除后的起初几年内,这种扰动作用对系统的影响占系统对去除响应的很大部分^[6]。因此,为掌握物种去除对生态系统的真实影响(不包括去除本身对生态系统的物理扰动等),有必要开展长期的监测和研究。

6.3 入侵种的“去除”

由上述可知,去除实验可被用来评价外来种入侵对生态系统带来的影响,但是,由于入侵种的特殊性,以上去除实验中入侵种的“去除”有别于生产实践中为了控制入侵种而进行的入侵种去除。入侵种对生态和经济都带来了严重的危害^[70]。为了管理和保护生态系统,人们越来越多地开始研究入侵种的入侵机理以及如何通过控制并去除入侵种,来促进本地种的生长。然而,必须注意的是,去除入侵种也有可能对生态系统带来一些次生的负面作用,例如,去除某一入侵种可能导致一种或多种其他入侵种的侵入或危害的增加^[71];去除时如果没有恢复措施,去除入侵植物种将可能减少本地动物种的栖息地或可利用资源^[72]。Zavaleta 等^[52]、Myers 等^[73]讨论了去除外来植物种时需要注意的问题,他们认为,去除物种的类型、取代本地种的程度和其他外来种的存在与否都会影响入侵植物去除的最终效果。因此,在去除某一入侵种之前,需要评价外来种之间、外来种与本地种之间的营养关系,以及外来种在生态系统中的作用,而不能盲目地去除。另外,去除后的监测也非常重要,它不仅记录成功去除的有利结果,而且能够使决策者在负面效应扩大之前采取有效的应对措施。因此,去除入侵种对于生态系统的影响无论是从理论上还是在实践中都应该得到关注。

尽管去除实验被成功地应用在物种种间关系的研究中,在多样性与生态系统功能的关系以及关键种和入侵种的研究中也逐渐得到了应用,但是,该方法的特殊性决定了在应用时需要注意更多问题,除了以上提到的“去除”的干扰作用、去除实验的时间尺度问题和入侵种的“去除”之外,还需注意:不同的去除方式(如对于植物,是连根拔除、齐根割断还是使用除草剂等)、去除时间、去除频率等的选择对研究结果的影响。以上各种因素都可能影响到研究结果,因此很有必要设计一组实验,将去除实验与其他研究方法进行对比研究,从而使去除实验所得结论与其他研究所得结论具有可比性。

References:

- [1] Bret-Harte M S, Garcia E A, Sacre V M, Whorley J R, Wagner J L, Lippert S C, Chapin F S. Plant and soil responses to neighbour removal and fertilization in Alaskan tussock tundra. *Journal of Ecology*, 2004, 92: 635-647.
- [2] Polley H W, Wilsey B J, Derner J D, Johnson H B, Sanabria J. Early-successional plants regulate grassland productivity and species composition: a removal experiment. *Oikos*, 2006, 113: 287-295.
- [3] Denoth M, Myers J H. Competition between *Lythrum salicaria* and a rare species: combining evidence from experiments and long-term monitoring. *Plant Ecology*, 2007, 191: 153-161.
- [4] Madritch M D, Lindroth R L. Removal of invasive shrubs reduces exotic earthworm populations. *Biology Invasions*, 2008. DOI: 10.1007/s10530-008-9281-7.
- [5] Wardle D A, Wiser S K, Allen R B, Doherty J E, Bonner K I, Williamson W M. Aboveground and belowground effects of single-tree removals in New Zealand rain forest. *Ecology*, 2008, 89: 1232-1245.
- [6] Diaz S, Symstad A J, Chapin F S, Wardle D A, Huenneke L F. Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends in Ecology & Evolution*, 2003, 18: 140-146.
- [7] Bret-Harte M S, Mack M C, Goldsmith G R, Sloan D B, Demarco J, Shaver G R, Ray P M, Biesinger Z, Chapin F S. Plant functional types do not predict biomass responses to removal and fertilization in Alaskan tussock tundra. *Journal of Ecology*, 2008, 96: 713-726.
- [8] Kunte K. Competition and species diversity: removal of dominant species increases diversity in Costa Rican butterfly communities. *Oikos*, 2008, 117: 69-76.
- [9] Gerdol R, Brancaloni L, Marchesini R, Bragazza L. Nutrient and carbon relations in subalpine dwarf shrubs after neighbour removal or fertilization in northern Italy. *Oecologia*, 2002, 130: 476-483.
- [10] Wipf S R C, Mulder C P H. Advanced snowmelt causes shift toward positive neighbour interactions in a subarctic tundra community. *Global Change Biology*, 2006, 12: 1496-1506.
- [11] Pinder III J E. Effects of species removal on an old-field plant community. *Ecology*, 1975, 56: 747-751.
- [12] Aarssen L W, Epp G A. Neighbour manipulations in natural vegetation: a review. *Journal of Vegetation Science*, 1990, 1: 13-30.
- [13] Connell J H. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 1961, 42: 710-723.
- [14] Fowler N. Competition and coexistence in a North Carolina grassland. II. The effects of the experimental removal of species. *Journal of Ecology*, 1981, 69: 843-854.
- [15] Hils M H, Vankat J L. Species removals from a first-year old-field plant community. *Ecology*, 1982, 63: 705-711.
- [16] McNaughton S J. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological Monographs*, 1983, 53: 291-320.
- [17] Symstad A J. A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology*, 2000, 81: 99-109.
- [18] Sagar G R, Harper J L. Controlled interference with natural populations of *Plantago lanceolata*, *P. major* and *P. media*. *Weed Research*, 1961, 1: 163-176.
- [19] Holmgren M, Scheffer M, Huston M A. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 1997, 78: 1966-1975.
- [20] Kareiva P M, Bertness M D. Re-examining the role of positive interactions in communities. *Ecology*, 1997, 78: 1945-1945.
- [21] Brooker R W, Callaghan T V. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*, 1998, 81: 196-207.
- [22] Jonasson S. Plant responses to fertilization and species removal in tundra related to community structure and clonality. *Oikos*, 1992, 63: 420-429.
- [23] Shevtsova A, Ojala A, Neuvonen S, Vieno M, Haukioja E. Growth and reproduction of dwarf shrubs in a subarctic plant community: annual variation and above-ground interactions with neighbours. *Journal of Ecology*, 1995, 83: 263-275.
- [24] Dormann C F, Brooker R W. Facilitation and competition in the high Arctic: the importance of the experimental approach. *Acta Oecologica*, 2002, 23: 297-301.
- [25] Sun G J, Zhang R, Zhou L. Trends and advances in researches on plant functional diversity and functional groups. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(7): 1430-1435.
- [26] Tilman D, Reich P B, Knops J M H. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 2006, 441: 629-632.
- [27] Symstad A J, Chapin F S, Wall D H, Gross K L, Huenneke L F, Mittelbach G C, Peters D P C, Tilman D. Long-term and large-scale perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. *Bioscience*, 2003, 53: 89-98.

- [28] Li L J, Zeng D H. Relationships between species diversity and ecosystem functioning: a review. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(11): 2010-2017.
- [29] Symstad A J, Tilman D. Diversity loss, recruitment limitation, and ecosystem functioning: lessons learned from a removal experiment. *Oikos*, 2001, 92: 424-435.
- [30] Wardle D A, Bonner K I, Barker G M, Yeates G W, Nicholson K S, Bardgett R D, Watson R N, Ghani A. Plant removals in perennial grassland: vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties. *Ecological Monographs*, 1999, 69: 535-568.
- [31] Grime J P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 1998, 86: 902-910.
- [32] McKane R B, Grigal D F, Russelle M P. Spatiotemporal differences in ^{15}N uptake and the organization of an old-field plant community. *Ecology*, 1990, 71: 1126-1132.
- [33] Davies K W, Pokorny M L, Sheley R L, James J J. Influence of plant functional group removal on inorganic soil nitrogen concentrations in native grasslands. *Rangeland Ecology & Management*, 2007, 60: 304-310.
- [34] Hu N, Fan Y L, Ding S Y, Liao B H. Progress in researches on plant functional groups of terrestrial ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(7): 3302-3311.
- [35] Sanford E. Regulation of keystone predation by small changes in ocean temperature. *Science*, 1999, 283: 2095-2097.
- [36] Heywood V H, Watson R T. *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- [37] Huang J H, Han X G. Keystone species: what is keystone? *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(4): 505-509.
- [38] Huang J H, Bai Y F, Han X G. Effects of species diversity on ecosystem functioning: mechanisms and hypotheses. *Biodiversity Science*, 2001, 9(1): 1-7.
- [39] Sala O E, Lauenroth W K, McNaughton S J, Rusch G, Zhang X. Biodiversity and ecosystem function in grasslands//Mooney H A, Cushman J H, Medina E, eds. *Functional Roles of Biodiversity: A Global Perspective*. New York: Wiley, 1996.
- [40] Abul-Fatih H A, Bazzaz F A. The biology of *Ambrosia trifida* L. I. Influence of species removal on the organization of the plant community. *New Phytologist*, 1979, 83: 813-816.
- [41] Armesto J J, Pickett S T A. Removal experiments to test mechanisms of plant succession in old fields. *Vegetatio*, 1986, 66: 85-93.
- [42] Bobbink R, During H J, Schreurs J, Willems J, Zielman R. Effects of selective clipping and mowing time on species diversity in chalk grassland. *Folia Geobotanica*, 1987, 22: 363-376.
- [43] Gurevitch J, Unnasch R S. Experimental removal of a dominant species at two levels of soil fertility. *Canadian Journal of Botany*, 1989, 67: 3470-3477.
- [44] Keddy P A. Effects of competition from shrubs on herbaceous wetland plants: a 4-year field experiment. *Canadian Journal of Botany*, 1989, 67: 708-716.
- [45] Leps J. Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow copy. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10: 219-230.
- [46] Smith M D, Hartnett D C, Wilson G W T. Interacting influence of mycorrhizal symbiosis and competition on plant diversity in tallgrass prairie. *Oecologia*, 1999, 121: 574-582.
- [47] Zamfir M, Goldberg D E. The effect of initial density on interactions between bryophytes at individual and community levels. *Journal of Ecology*, 2000, 88: 243-255.
- [48] Ernest S K M, Brown J H. Delayed compensation for missing keystone species by colonization. *Science*, 2001, 292: 101-104.
- [49] Zhang L H, Feng Y L. Biological control of alien invasive weeds and the effects of biocontrol agents on nontarget native species. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(2): 802-809.
- [50] Levine J M. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2003, 270: 775-781.
- [51] Levine J M, D'Antonio C M. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 1999, 87: 15-26.
- [52] Zavaleta E S, Hobbs R J, Mooney H A. Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16: 454-459.
- [53] McGrady-Steed J, Harris P M, Morin P J. Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature*, 1997, 390: 162-165.
- [54] Knops J M H, Tilman D, Haddad N M, Naeem S, Mitchell C E, Haarstad J, Ritchie M E, Howe K M, Reich P B, Siemann E, Groth J. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters*, 1999, 2: 286-293.
- [55] Stachowicz J J, Whitlatch R B, Osman R W. Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science*, 1999, 286: 1577-1579.
- [56] Prieur-Richard A H, Lavorel S, Grigulis K, Santos D. Plant community diversity and invasibility by exotics: invasion of Mediterranean old fields by *Conyza bonariensis* and *Conyza canadensis*. *Ecology Letters*, 2000, 3: 412-422.

- [57] Levine J M. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science*, 2000, 288: 852-854.
- [58] Hulme P E, Bremner E T. Assessing the impact of *Impatiens glandulifera* on riparian habitats: partitioning diversity components following species removal. *Journal of Applied Ecology*, 2006, 43: 43-50.
- [59] Huston M A. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 1997, 110: 449-460.
- [60] Lawton J H, Naeem S, Thompson L J, Hector A, Crawley M J. Biodiversity and ecosystem function: getting the ecotron experiment in its correct context. *Functional Ecology*, 1998, 12: 848-852.
- [61] Tilman D, Knops J M H, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277: 1300-1302.
- [62] 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, Höglberg 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 J, 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.
- [63] Kennedy T A, Naeem S, Howe K M, Knops J M, Tilman D, Reich P. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, 2002, 417: 636-638.
- [64] Chase J M, Leibold M A. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature*, 2002, 416: 427-430.
- [65] Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime J P, Hector A, Hooper D U, Huston M A, Rataelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle D A. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 2001, 294: 804-808.
- [66] Fridley J D. The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why? *Oikos*, 2001, 93: 514-526.
- [67] Campbell B D, Grime J P, Mackey J M L, Jalili A. The quest for a mechanistic understanding of resource competition in plant communities: the role of experiments. *Functional Ecology*, 1991, 5: 241-253.
- [68] Leps J. Variability in population and community biomass in a grassland community affected by environmental productivity and diversity. *Oikos*, 2004, 107: 64-71.
- [69] Freckman D W, Reichman O J. Experimental approaches to investigate belowground animal diversity // Sala O E, ed. *Methods in Ecosystem Science*. New York: Springer, 2000.
- [70] Mack R N, Simberloff D, Lonsdale W M, Evans H, Clout M, Bazzaz F A. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications*, 2000, 10: 689-710.
- [71] Murphy E, Bradfield P. Change in diet of stoats following poisoning of rats in a New Zealand forest. *New Zealand Journal of Ecology*, 1992, 16 (2): 137-140.
- [72] USFWS. Endangered and threatened wildlife and plants; final determination of critical habitat for the southwestern willow flycatcher. *Federal Register*, 1997, 62: 39129-39147.
- [73] Myers J H, Simberloff D, Kuris A M, Carey J R. Eradication revisited: dealing with exotic species. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, 15: 316-320.

参考文献:

- [25] 孙国钧, 张荣, 周立. 植物功能多样性与功能群研究进展. *生态学报*, 2003, 23(7): 1430-1435.
- [28] 李禄军, 曾德慧. 物种多样性与生态系统功能的关系研究进展与展望. *生态学杂志*, 2008, 27(11): 2010-2017.
- [34] 胡楠, 范玉龙, 丁圣彦, 廖秉华. 陆地生态系统植物功能群研究进展. *生态学报*, 2008, 28(7): 3302-3311.
- [37] 黄建辉, 韩兴国. 关键种, 关键在哪里? *植物生态学报*, 2001, 25(4): 505-509.
- [38] 黄建辉, 白永飞, 韩兴国. 物种多样性与生态系统功能: 影响机制及有关假说. *生物多样性*, 2001, 9(1): 1-7.
- [49] 张黎华, 冯玉龙. 外来入侵杂草的生物防治及生防因子对本地非目标种的影响. *生态学报*, 2007, 27(2): 802-809.