植物多样性与生态系统土壤保持功能关系 及其生态学意义

王震洪¹ 段昌群² 侯永平² 杨建松¹

(1 贵州大学生命科学学院 贵阳 550025) (2 云南大学生命科学学院 昆明 650091)

摘 要 测定物种丰富度呈梯度变化的半湿润常绿阔叶林不同次生演替阶段小区地表径流、土壤侵蚀和总磷流失及影响这些过程的植物群落郁闭度、个体密度、胸高断面积、植物叶吸附水,分析物种多样性与生态系统土壤保持功能、稳定性及直接影响土壤保持功能的群落结构、树冠截留间的关系。结果表明,在降雨、坡度、坡向、坡位、土壤类型等水土保持影响因子相同条件下,随着各小区物种多样性的增加,地表产流次数不断下降,在3个降雨季节,物种多样性最低的小区产生地表径流77次,而物种多样性最高小区产生地表径流才9次;系列小区地表径流、土壤侵蚀和总磷流失随着物种多样性增加呈幂指数下降,物种多样性最低的小区地表径流、土壤侵蚀和总磷流失分别为 $960.20\text{ m}^3\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 、 $11.4\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 、 $127.69\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$,而物种多样性最高的小区为 $75.55\text{ m}^3\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 、 $0.28\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 、 $4.71\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$,分别相差12、50和25倍,地表径流、土壤侵蚀和总磷流失变异系数也呈幂指数下降,物种多样性最高的小区地表径流、土壤侵蚀和总磷流失的变异系数分别为57.93、187.94和59.2,而物种多样性最低的小区变异系数高达287.6、534.21、315.47,分别相差4、3和5倍。物种多样性与影响土壤保持功能的群落郁闭度、密度和胸高断面积呈正相关关系。不同演替阶段植物叶吸附水量差异显著,吸附水量最高的演替阶段是次生半湿润常绿阔叶林,为 $12.28\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$,最低是云南松(*Pinus yunnanensis*)林,为 $4.15\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 。“植物多样性-土壤保持功能相关群落结构因子及树冠截留效应-生态系统土壤保持功能”的耦合关系表明了植物多样性通过植物群落结构削弱了降雨动能,减少了地表径流,减轻了土壤及营养元素的流失,以间接方式调控生态系统土壤保持功能,维持系统营养的持续性,在不同尺度上实现生态系统生产力。物种多样性的提高,促进了生态系统土壤保持功能的稳定性。植物多样性-生态系统土壤保持过程的研究可能是生态系统稳定性研究的好方法。用植物叶吸附水测定可评价群落树冠截留效应。由于植物多样性与生态系统土壤保持功能间存在相关关系,基于植物多样性对生态系统土壤保持功能作用模式,可增进对生命系统和地球系统界面间相互作用关系的了解。

关键词 植物多样性 土壤保持功能 稳定性 树冠截留 群落结构

THE RELATIONSHIP OF PLANT SPECIES DIVERSITY TO ECOSYSTEM FUNCTION IN RELATION TO SOIL CONSERVATION IN SEMI-HUMID EVERGREEN FORESTS, YUNNAN PROVINCE, CHINA

WANG Zhen-Hong¹ DUAN Chang-Qun² HOU Yong-Ping² and YANG Jian-Song¹

(1 College of Life Science, Guizhou University, Guiyang 550025, China)

(2 College of Life Science, Yunnan University, Kunming 650091, China)

Abstract In recent years, the relationship of biodiversity to ecosystem stability, productivity and other ecosystem functions have been researched by using theoretical approaches, experimental investigations and observations in natural ecosystems, however, results have been controversial. For example, simple systems were more stable than complex systems in theoretical studies, higher productivity was observed in man-made ecosystems with poorer species composition than in natural ecosystems with more diverse assemblages, etc. The role of biodiversity in ecosystem functioning, such as its influence on sustainability, stability, and productivity, still is not understood. Because accelerated soil erosion in various ecosystems has caused a decrease in ecosystem primary productivity, a logical way to study the relationship between biodiversity and ecosystem function will be to study the relationship between plant species diversity and soil conservation. In addition, biodiversity is a product of evolutionary history and soil erosion is a key factor controlling the evolution of the modern environment on the surface of the Earth. A study on the relationships between biodiversity and soil erosion processes could help to understand the environmental evolution of Earth and predict the future changes.

To test this, fifteen 10 m × 40 m standard runoff plots were established to measure surface runoff, soil erosion and total P leaching in different secondary communities of semi-humid evergreen broad-leaved forests that varied in composition, diversity and level of disturbance and soil erosion. The following five communities were studied: AEI (Ass. *Elsholtzia fruticosa* + *Imperata cylindrical*), APMO (Ass. *Pinus yunnanensis* + *Myrsine africana* + *Oplismenus compsitus*), APLO (Ass. *Pinus yunnanensis* + *Lithocarpus dealbatus* + *Oplismenus compsitus*), AEME (Ass. *Eucalyptus smith* + *Myrsine africana* + *Eupatorium enophorum*) and ACKV (Ass. *Cyclobalanopsis glaucoides* + *Keteleeria evelyniana* + *Viola duelouxii*) in central Yunnan Province of China (101°28'18" E, 25°24'09" N, 1 950 – 2 015 m). Tree density, the diameter of trees at breast height and the hygroscopic volume of plant leaves were determined in each plot in order to analyze the relationship between plant species diversity and ecosystem function related to soil conservation and community structure. The degraded AEI, APMO, APLO and ACKV communities were restored naturally and the AEME was restored using plantation trees of *E. smith* and *E. maidenii* at AEI. The sequence of the successional phases were: 1) AEI AEME ACKV; 2) AEI APMO APLO ACKV. The slope degree, slope position and soil types of all plots were similar so that the results of these plots could be compared based on differences in diversity and composition only.

The results indicated that surface runoff, soil erosion and total P leaching decreased according to a power function as plant species diversity increased and the three year average was $960.20 \text{ m}^3 \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, $11.4 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, $127.69 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ in the plot with the lowest species diversity and $75.55 \text{ m}^3 \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, $0.28 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, $4.71 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ in the plot with the highest species diversity. The low species plot was 12, 50 and 25 times, respectively, higher than in the high species plot. Soil conservation was enhanced with increasing plant species diversity. The coefficient of variation of surface runoff, soil erosion and total P leaching also followed a power function decreasing with increasing plant species diversity from 2001 to 2003. The coefficient of variation was 287.6, 534.21, 315.47, respectively, in the lowest species diversity plot and 57.93, 187.94 and 59.2 in the highest species diversity plot, which was 4, 3 and 5 times greater in the lowest species plot. Enhanced soil conservation maintained greater stability with increased plant species diversity. Plant individual density increased linearly and the degree of closeness and basic coverage increased logarithmically with increasing plant species diversity. The hydrological function of the leaves of the plant communities was strongest in ACKV, poorest in APMO, and intermediate in the AEME, APLO and AEI communities. The hydrological function of the leaves was enhanced as the plant species diversity increased. There were obviously relationships between plant species diversity with rainfall interception, coverage, plant individual density and they were related to soil conservation once more in the five successional forest communities.

The complex relationships of plant species diversity with above-mentioned ecological processes indicated that plant species diversity was an important factor influencing the interception of rainfall reducing soil erosion and enhancing the stability of soil conservation, but the causal mechanism is not known. This experiment showed that plant species diversity promoted soil and nutrient conservation and was able to predict primary productivity of the ecosystem, and was thus a good way to study the relationship between biodiversity and ecosystem stability. Rainfall interception could be assessed easily using the hygroscopic volume of plant leaves of the plant community. Because there were strong correlations between plant species diversity and ecosystem functioning as related to soil conservation, the patterns of plant species diversity will show a certain level of predictability on the interactions of life systems with surface processes of the Earth.

Key words Plant species diversity, Ecosystem functioning in relation to soil conservation, Stability, Community structure, Hygroscopic volume, Ecological significance

关于生物多样性与生态系统功能的关系, 达尔文早在 100 多年前《物种起源》中就有论述(Kareiva, 1996; 张全国和张大勇, 2002)。20 世纪 50 年代以来, 特别是 90 年代, 各国学者通过理论推导、定位观测、物种组装实验, 先后对生物多样性与生态系统生产力、持续性、稳定性及其它生态系统功能进行了广泛研究(马克平等, 2004; 黄建辉等, 2000; 张大勇,

2000; 陈灵芝和钱迎倩, 1997; 周集中和马世骏, 1990; Tilman, 2000)。因为初级生产力是生态系统功能实现和稳定的基础, 许多生态学家对“植物多样性-生态系统初级生产力”关系进行了直接检验, 以便在该领域获得突破(Tilman, 1996)。物种组装实验显示, 植物多样性能导致生态系统初级生产力、持续性和稳定性(Loreau *et al.*, 2001)。但多个植物

种与单个植物种的生态系统相比,初级生产力没有“超产效应”,自然生态系统物种多样性与初级生产力关系没有表现出一致效应,多样性与生产力关系的直接检验实际上已陷入僵局(Huston *et al.*, 2000; 黄建辉等, 2000; Wardle *et al.*, 1997)。

土壤保持是生态系统的重要功能,直接受植被结构的调控(陈灵芝和钱迎倩, 1997)。植物多样性是植被结构因子之一,同时又显著影响着植物群落覆盖度、枯落物凋落量、个体密度和高度等群落结构形成(Spehn *et al.*, 2000; 蒋有绪等, 2002; 冯耀宗, 2003)。由于生态系统初级生产力与土壤营养的持续供给有关,土壤保持过程能维持土壤营养的持续性,在不同尺度的陆地生态系统中,土壤流失导致生态系统初级生产力下降已被学术界公认的情况下,如果能检测到物种多样性通过某种耦合关系使土壤及营养流失得到控制,就可“迂回”地证明植物多样性-生态系统初级生产力的关系(William *et al.*, 1983; Tilman *et al.*, 1996)。同时,因为植物多样性是地球历史的产物和植被系统中最重要因子,土壤侵蚀是地表环境格局形成的主导因素,研究这种关系,可增进我们对生命系统和地球系统界面之间相互作用的了解,甚至预测环境格局的变化。例如,土壤侵蚀是导致全球陆地总碳库中 $2/3 \sim 3/4$ 的土壤有机碳库减小的重要生态过程,通过研究,可了解植物多样性在全球气候变暖中的贡献(Schlesinger, 1977, 1997)。

Ewel(1986)和 Ewell 等(1991)曾进行物种组装实验,构建初始土壤条件相同,植物种丰富度不同的植物群落,研究植物群落水文过程和土壤营养动态,了解植物多样性与生态系统营养的关系。结果表明,物种多样性有利于土壤营养的保持。但 Schulze 和 Mooney(1993)指出,该研究工作没有完全控制影响土壤保持的条件,说服力有限。Naeem 等(1994)构建不同生产者、消费者和分解者组成的生态系统,比较不同多样性水平下生态系统生产力、枯落物分解、水分、氮和磷有效态营养含量间的关系,结果显示,植物多样性和生态系统营养物质分解速率、水分及营养保持和生产力呈正相关。Tilman(1996)通过物种组装,研究物种丰富度梯度变化的草本植物群落根区营养,发现随着植物多样性,根区有效态营养含量下降,生产力提高,认为这是由于物种多样性导致了土壤及营养流失率降低,利用率提高,促进了生态系统生产力的持续性。但这两个实验是通过土壤营养含量测定和影响因素的分析,推断物种多样性促

使土壤营养流失减少,要真正证明物种多样性与生态系统土壤保持功能有关,需控制土壤保持影响因子,实测物种丰富度梯度变化条件下的植物群落水土流失量。

因此,本工作的目的是:通过植被调查,选择生态系统土壤保持影响因子相同、植物多样性梯度变化的实验小区,观测地表径流、土壤侵蚀和生命元素磷流失,测定影响土壤保持的植物群落结构因子和树冠降雨截留量,1)分析物种多样性与生态系统土壤保持功能间的关系及稳定性,2)利用‘生态系统植物种多样性-群落结构-降雨截留效应-土壤保持功能’间的耦合关系,阐述物种多样性对土壤保持功能的作用机理,3)讨论植物多样性与生态系统土壤保持功能关系的生态学意义。

1 实验地概况和研究方法

1.1 实验地概况

实验地位于云南省牟定县境内, $101^{\circ}28'18''$ E, $25^{\circ}24'09''$ N, 海拔 1 950 ~ 2 015 m, 为长江上游水土流失重点治理小流域, 面积 1.8 km²。年降雨量 800 ~ 1 300 mm, 有明显的干湿季, 降雨主要集中在 5 ~ 10 月, 其降雨量占全年降雨量的 80%。年平均气温 10.4 ~ 14.7 °C, 最热月 6 月平均温度 15.6 ~ 19.9 °C, 最冷月 1 月平均温度 3 ~ 7.3 °C, ≥ 10 °C 年积温 4 589 °C, 属亚热带半湿润季风气候。土壤为紫色土。地带性植被为半湿润常绿阔叶林, 由于人类活动干扰, 典型地带性植被只有零星残存, 代之的是灌草丛、云南松(*Pinus yunnanensis*)林、云南松针阔混交林、次生性半湿润常绿阔叶林和人工恢复的史密斯桉(*Eucalyptus smith*)林。

1.2 研究方法

1.2.1 物种丰富度测定

根据已有的资料, 上述植被类型是半湿润常绿阔叶林不同次生演替阶段(姜汉桥, 1984)。因为植物群落经历了不同的演替时间, 根据物种多样性的时间假说, 群落物种多样性应呈梯度变化(宋永昌, 2001)。因此, 在小流域主沟道北坡 5 种植被类型中, 选择土壤因子(坡度、坡向、坡位、土壤类型)相同的典型地段, 至少布设 3 个 10 m × 40 m 调查样地, 并在样地中穿过对角线分别设 3 ~ 4 个 4 m × 4 m 和 1 m × 1 m 的灌木和草本植物调查样地, 记录草本植物种和胸高直径大于 2 cm 的全部乔木、灌木物种, 参考 Tilman(1996)用小区物种数评估物种多样性的方法, 按公式(1)测定每个小区物种多样性高低。确

信有 15 个样地乔灌木 3 层植物多样性呈梯度变化后,植被调查结束。

$$D = S_i - S_0 \quad (1)$$

式中, D :植物种多样性; S_i :第 i 调查小区乔灌木 3 层不重复的物种数; S_0 :全部小区中乔灌木 3 层不重复的最少物种数。

1.2.2 小区地表径流、土壤侵蚀和总磷流失测定

在 15 个物种多样性梯度变化的调查样地上,建设 $10\text{ m} \times 40\text{ m}$ 径流小区。小区长轴与纵坡平行,四周建设好地下和地上截水墙。在小区的下游边界之外,建设径流收集池,测定径流量。降雨径流后,充分搅匀池中径流,用分层取样器取径流样本 $1\ 000\text{ ml}$,置 $2\text{ }^{\circ}\text{C}$ 条件下保存。径流中泥沙含量用烘干法分析,并根据单位体积径流泥沙含量和每次降雨产流量计算小区土壤侵蚀。径流中总磷用钼蓝比色法测定。降雨量用植物群落间开阔地上的一台虹吸式雨量计测定,并用群落外的两只雨量桶观测数据作校核(Wang, 2004)。观测工作从 2001 年开始,到 2003 年结束,研究时间为 3 年。

获得的系列小区地表径流、土壤侵蚀和总磷流失资料,用于分析植物种多样性与土壤保持功能间关系。参考 Tilman 等(1996)的研究,用公式(2)计算植物多样性梯度变化小区在相同降雨条件下地表径流、总磷流失和土壤侵蚀等土壤保持指标的变异系数,分析物种多样性与生态系统土壤保持功能稳定性关系。

$$cv = \frac{100 \times \sigma}{\mu} \quad (2)$$

式中, cv :变异系数; σ :小区土壤保持指标观测值标准差; μ :小区土壤保持指标观测值平均值。变异数值越小,生态系统土壤保持功能越稳定。

1.2.3 小区植物群落郁闭度、胸高断面积测定

郁闭度采用 CI-110 数字郁闭度测定仪,在每个小区中选择 10 个点测定,胸高断面积和个体密度通过植被调查后计算。

1.2.4 小区植物群落降雨截留效应测定

植物群落降雨截留效应是反映截留降雨量、截留降雨减小雨滴动能的水文生态指标,一般利用螺旋槽沟技术测定茎流、穿透降雨,计算树冠截留,评价树冠在各种降雨特征条件下的截留规律和对降雨动能的消耗量(刘文耀等,1991;刘世荣,1996;周国逸,1997)。该方法研究不同植物群落对降雨特征的反应具有便利性,但要研究植物群落结构因子如叶子形态特征、植物多样性、树冠截留效应的种间差

异、草本和灌木层植物对降雨的水文生态效应,就很不方便。由于树冠截留不仅与降雨特征有关,还与植物群落结构有关。从生态学的角度看,植物群落结构的影响更重要,因为群落结构是人类可通过树种配置等方式来调控的。因此,本研究提出植物器官吸附水指标,用来评估树冠截留效应。植物器官吸附水是植物地上部分器官通过表面吸附的雨滴、露水、水蒸气等。树冠截留主要由地上部分器官吸收部分和向空气蒸发部分构成。在发生吸收和蒸发前,雨滴必须被吸附,被吸附的雨滴其自由落体侵蚀地表的动能已被消耗。植物器官吸附水越多,吸收和蒸发量越大,截留量和雨滴动能消耗也就越大,器官吸附水测定应能评价树冠降雨截留效应。植物地上部分器官有叶、枝、茎和花。因为茎和枝与叶相比,表面积与生物量的比值小,吸附的雨滴很大一部分将转化成茎流;花的生物量小,在降雨季节,截留有限,因此,本研究主要测定表面积大、对截留具有显著影响的叶的吸附水,以评价树冠截留降雨效应。

用相对生长法测定乔木层每一种植物叶现存量鲜重,用收割法测定灌木层每一种植物叶现存量鲜重和草本层混合样品现存量鲜重。分别采集每个乔木、灌木层植物种的叶和草本植物层枝叶混合样品约 $1\ 000 \sim 1\ 500\text{ g}$ 称重,并把称重后的样品平铺在沙网上,一边翻动一边用喷雾器将样品充分湿透,当网下不在滤出水时,将样品称重,按公式(3)(4)计算叶鲜重吸附水率和每个小区乔灌木 3 层总吸附水量,评价树冠截留效应,分析与小区梯度变化物种多样性的关系。每一种木本植物的叶和每一小区草本层混合样品吸附水率分别做 3 个重复实验。

某植物样品鲜重吸附水率(%) = (某植物鲜样品吸附水后重 - 植物鲜样品未吸附水时重) $\times 100$ / 植物鲜样品未吸附水时重 $\quad (3)$

某小区植物群落冠层吸附水量($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$) = $\sum$ 某小区乔木和灌木层某植物种叶现存量鲜重($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$) $\times$ 该植物叶鲜重吸附水率(%) + $\sum$ 某小区草本层混合样品鲜重($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$) $\times$ 混合样品鲜重吸附水率(%) $\quad (4)$

2 研究结果

2.1 小区物种多样性梯度变化特征

通过植被调查,这 5 种植物群落为鸡骨柴 + 白茅群丛(Ass. *Elsholtzia fruticosa* + *Imperata cylindrical* (AEI, 属灌草丛)),云南松 + 铁子 + 竹叶草群丛(Ass. *Pinus yunnanensis* + *Myrsine africana* + *Oplis-*

menus compsitus (APMO ,属云南松林)) 滇青冈 + 滇油杉 + 杜氏地丁群丛 (Ass. *Cyclobalanopsis glaucooides* + *Keteleeria evelyniana* + *Viola duelouxii*(ACKV ,属次生性半湿润常绿阔叶林)) 史密斯桉 + 铁子 + 紫茎泽兰群丛 (Ass. *Eucalyptus smith* + *Myrsine Africana* + *Eupatorium adenophorum* (AEME ,属史密斯桉林)) 云南松 + 滇石栎 + 竹叶草群丛 (Ass. *Pinus yunnanensis* + *Lithocarpus confines* + *Oplismenus compsitus* (APLO ,属云南松针阔混交林)) (图 1)。5 种植被类型小区间乔灌草 3 层总的物种多样性呈梯度变化,物种多样性与图中按横坐标顺序排列的演替阶段间的相关性检验表现极显著水平($n = 15, R^2 = 0.98, p < 0.001$)。物种多样性最高是次生性半湿润常绿阔叶林和云南松针阔混交林,物种数为 60 ~ 73,但有一个小区物种数仅为 55 个。灌草丛物种多样性处于中等水平 56 ~ 59 个物种。史密斯桉林和云南松林物种多样性较低,为 41 ~ 53 个物种。

图 1 系列小区物种多样性梯度变化

Fig.1 Species diversity at series plots

APMO :云南松 + 铁子 + 竹叶草群丛 Ass. *Pinus yunnanensis* + *Myrsine africana* + *Oplismenus compsitus* AEME :史密斯桉 + 铁子 + 紫茎泽兰群丛 Ass. *Eucalyptus smith* + *Myrsine africana* + *Eupatorium adenophorum* APLO :云南松 + 滇石栎 + 竹叶草群丛 Ass. *Pinus yunnanensis* + *Lithocarpus confines* + *Oplismenus compsitus* AEI :鸡骨柴 + 白茅群丛 Ass. *Elsholtzia fruticosa* + *Imperata cylindrical* ACKV :滇青冈 + 滇油杉 + 杜氏地丁群丛 Ass. *Cyclobalanopsis glaucooides* + *Keteleeria evelyniana* + *Viola duelouxii*

2.2 小区生态系统土壤保持功能

2001 ~ 2003 年 5 ~ 11 月降雨 2 278.95 mm ,其中 2001 年 725.66 mm ,2002 年 828.44 mm ,2003 年 734.85 mm。2001 和 2003 年降雨量偏少,但降雨强度 2003 年最高。最大降雨发生在 2002 年的 6 月 29 日 降雨量 127.4 mm。地表径流、土壤侵蚀和总磷流失 3 年平均,云南松林小区最高,为 661.22 m³ ·

hm⁻² · a⁻¹ 5.96 t · hm⁻² · a⁻¹ ,104.52 kg · hm⁻² · a⁻¹ ,半湿润常绿阔叶林小区最低,为 91.23 m³ · hm⁻² · a⁻¹ ,1.29 t · hm⁻² · a⁻¹ ,7.71 kg · hm⁻² · a⁻¹ ,相差 1 ~ 10 倍。史密斯桉林和云南松林土壤保持功能比较接近,一般相差仅 1 ~ 2 倍。灌草丛、云南松针阔混交林土壤保持功能处于中间水平,其中,云南松针阔混交林土壤保持功能稍强。从研究结果可以看出,随着演替阶段的上升,土壤保持功能趋于增强(表 1)。因为云南松林和史密斯桉林是人工辅助恢复的类型,灌草丛、云南松针阔混交林、次生性半湿润常绿阔叶林是自然恢复的类型,人工恢复的森林植被远不如自然恢复的灌草丛土壤保持功能强。

2.3 物种多样性与生态系统土壤保持功能关系

在降雨、坡度、坡向、土壤类型等水土流失影响因子相同条件下,随着各小区物种多样性的增加和演替阶段的不同,地表产流次数不断下降,呈极显著的负相关($n = 15, r = -0.96, p < 0.001$)。整个观测期间产生径流最多为云南松针叶林小区,是植物多样性最低的小区,共产生径流 77 次,2001 年 23 次,2002 年 32 次,2003 年 22 次。物种多样性与云南松针叶林小区接近的史密斯桉林小区产生径流次数与云南松林相当。产生径流最少的小区为次生半湿润常绿阔叶林小区,物种多样性最高,共产生径流 9 次,2001 年 2 次,2002 年 4 次,2003 年 3 次(图 2)。物种多样性处于中等水平的灌草丛和云南松针阔混交林小区,产流次数处于中等水平。

系列小区地表径流、土壤侵蚀和总磷流失随着物种多样性增加呈幂指数下降(图 3)。物种多样性与地表径流、土壤侵蚀和总磷流失幂指数相关极显著(A : $n = 77, r^2 = 0.67, p < 0.0001$; B : $n = 77, r^2 = 0.71, p < 0.01$; C : $n = 77, r^2 = 0.77, p < 0.0001$)。物种多样性最高的次生半湿润常绿阔叶林小区,地表径流、土壤侵蚀和总磷流失 3 年平均分别是 75.55 m³ · hm⁻² · a⁻¹ ,0.28 t · hm⁻² · a⁻¹ ,4.71 kg · hm⁻² · a⁻¹ ,而物种多样性最低的云南松林小区的 3 个土壤保持功能指标 3 年平均高达 960.20 m³ · hm⁻² · a⁻¹ ,11.4 t · hm⁻² · a⁻¹ ,127.69 kg · hm⁻² · a⁻¹ ,是物种多样性高的小区的 12.50 和 25 倍。降雨量大时,物种多样性低的小区,地表径流量很大,而物种多样性高的小区,地表径流量较小。在相对中等程度的降雨条件下,物种多样性低的小区,地表径流仍然较高,但物种多样性高的小区,地表径流量则很小或不产生地表径流。在小的降雨条件下,物种多样性低的小区,地表径流量小,而物种多样性高的小区则不产生径

表 1 小区生态系统土壤保持功能特征
Table 1 Ecosystem functioning attributions of soil and water conservation at series plots

土壤保持指标 Variables of soil conservation	年份 Years	降雨量 Rainfall (mm)	产流降雨量 Runoff rainfall (mm)	最大次降雨 The greatest rainfall (mm)	APMO	AEME	AEI	APLO	ACKV
地表径流 Surface runoff ($\text{m}^3 \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)	2001	715.66	422.00	44.50	596.68	358.68	192.36	157.87	109.78
	2002	828.44	542.99	127.40	767.35	377.59	251.03	129.25	40.38
	2003	734.85	612.20	79.60	619.63	379.13	308.13	202.43	123.55
	平均 Average	759.65	525.73		661.22	371.80	250.50	163.18	91.23
土壤侵蚀 Soil erosion ($\text{t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)	2001	715.66	422.00	44.50	4.89	4.14	1.95	1.60	1.31
	2002	828.44	542.99	127.40	6.59	4.81	2.89	1.48	1.18
	2003	734.85	612.20	79.60	6.40	4.70	1.99	1.47	1.40
	平均 Average	759.65	525.73		5.96	4.55	2.27	1.51	1.29
径流中 总磷流失 Total P loss ($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)	2001	715.66	422.00	44.50	73.89	72.62	25.63	19.69	10.40
	2002	828.44	542.99	127.40	112.96	93.58	38.23	35.39	7.26
	2003	734.85	612.20	79.60	126.71	75.32	29.03	19.34	5.47
	平均 Average	759.65	525.73		104.52	80.51	30.96	24.81	7.71

APMO ,AEME ,AEI ,APLO ,ACKV 同图 1 See Fig. 1

图 2 物种多样性与地表径流发生次数的关系
Fig.2 Plant species diversity and the times of surface runoff at series plots
APMO ,AEME ,AEI ,APLO ,ACKV 同图 1 See Fig. 1

流。土壤侵蚀和总磷流失与物种多样性 D 之间的关系也表现出地表径流同样的特征。

随着系列小区物种多样性增加,地表径流、土壤侵蚀和总磷流失变异系数不断下降(图 4)。物种多样性与地表径流、土壤侵蚀和总磷流失的变异系数呈幂指数相关,相关性检验达到极显著水平(A : $n = 15, r^2 = 0.45, p < 0.01$; B : $n = 77, r^2 = 0.71, p < 0.001$; C : $n = 77, r^2 = 0.47, p < 0.01$)。物种多样性最高的小区地表径流、土壤侵蚀和总磷流失的变异系数分别为 57.93、187.94 和 59.2,而物种多样性最低的小区变异系数分别为 287.6、534.21、315.47。它们之间相差 4、3 和 5 倍。结果说明,物种多样性高的生态系统功能稳定性高,物种多样性低的生态系统稳定性差。地表径流、土壤侵蚀和总磷流失指标间变异系数也是显著差异的。土壤侵蚀的变异系

数高于地表径流和总磷流失,说明土壤侵蚀控制功能在相同物种多样性小区,其稳定性低于地表径流和总磷流失。这也从另一侧面说明土壤侵蚀控制与地表径流和总磷流失规律的比较更具复杂性。

2.4 植物多样性与群落密度、郁闭度、胸高断面积的关系

随着物种多样性的提高,群落个体密度呈直线上升趋势,相关性检验极显著($n = 15, r^2 = 0.87, p < 0.001$,图 5),其相关式可用 $y = ax + b$ 拟合。这一结果与蒋有绪等(2000)在研究海南岛植物多样性中得到的结果一致。我们认为物种多样性是导致群落个体密度增加的原因。因为物种多样性的维持依赖于环境异质性,环境异质性导致生态系统物种承载力较高,形成多种群共存的格局。在一定环境资源条件下,多种群共存使种间竞争加剧,各个种群所占据的生态位空间变小,但种群维持必须有一定个体数为条件,各种群采取适应性的生态对策使自己的种群大小保持在最低临界种群大小之上,以适应竞争的环境条件。每个种群都采取维持最大的种群策略,导致植物群落个体数的增加,群落个体密度增大。随着植物多样性的提高,群落郁闭度和胸高断面积呈对数函数($y = a \ln x + b$)上升,相关性检验极显著($n = 15, r^2 = 0.75, p < 0.001$; $n = 15, r^2 = 0.77, p < 0.001$)。从对数函数的物理意义可知,随着物种多样性上升,群落郁闭度和胸高断面积存在极大值,在物种数约为 25 个时,对应的群落郁闭度最大值为 80%,在物种数为 10 个时,对应的最大胸高断面积为 $30 \text{ m}^2 \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。物多样性与群落郁闭度和胸高断面积关系与物种多样性-个体密度关系是相似的。

图 3 植物多样性与地表径流、土壤侵蚀和总磷流失的关系

Fig.3 Plant species diversity and surface runoff, soil erosion and total P erosion at the series plots
分别用系列小区 3 年 77 次产流降雨地表径流、土壤侵蚀和总磷流失数据对物种多样性 D 作散点图。在 77 次产流降雨中,有的小区未产生径流,则该小区该次观测地表径流、土壤侵蚀和总磷流失为 0。Dot diagrams were drew with 77 times of the observation values of surface runoff, soil erosion and total P leaching against plant species diversity, D at series plots. Surface runoff did not happen at some plots with high plant species diversity and the observation values were 0 at that time surface runoff happened at low plant species diversity. Based on the observation value the correlation between plant species diversity, D and the observation value was inspected

图 4 物种多样性与地表径流、土壤侵蚀和总磷流失变异系数间的关系

Fig.4 The relation of plant species diversity to the coefficient of the variation of surface runoff, soil erosion and total P erosion at the series plots
分别用不同物种多样性小区 3 年 77 次产流降雨地表径流、土壤侵蚀和总磷流失数据计算标准差和平均值,按公式(2)计算变异系数。在 77 次产流降雨中,有小区未产生径流,则该小区该次观测地表径流、土壤侵蚀和总磷流失为 0。用系列小区变异系数对物种多样性 D 作图,并进行数学拟合和相关性检验。Figs were drew with the coefficient of variation of 77 times of the observation values of surface runoff, soil erosion and total P leaching against plant species diversity, D at the series plots. Surface runoff did not happen at some plots with high plant species diversity and the observation values were 0 at that time surface runoff happened at low plant species diversity. Based on the calculation results the correlation between plant species diversity and coefficient of variation was inspected A: 地表径流 Surface runoff; B: 土壤侵蚀 Soil erosion; C: 总磷流失 Total P leaching

因为物种多样性 种间竞争的加剧,各物种为了在资源获取上取得竞争优势,从水平方向和垂直方向拓展新的生态位,增加垂直层片的数量和水平方向的覆盖,导致总覆盖的增加(图 6)。

2.5 植物多样性与植物叶吸附水的关系

不同演替阶段的叶吸附水量是显著差异的(表 2)。吸附水量最高的演替阶段是次生半湿润常绿阔

叶林,吸附水量为 12.28 t·hm⁻²,最低是云南松林,4.15 t·hm⁻²,分别相当于 1.23 和 0.42 mm 降雨量。史密斯松林、云南松针阔混交林、灌草丛的吸附量处于中等水平,分别为 7.59、6.21、5.67 t·hm⁻²,相当于 0.76、0.62 和 0.57 mm 降雨量。随着植物群落演替阶段的上升,叶吸附水量不断增大。阔叶林的吸附水量高于针叶林的吸附水量,这一结论和用螺

图5 植物多样性与植物群落个体密度关系
Fig.5 Plant species diversity and individual density

旋槽沟技术测定针叶林和阔叶林的截留降雨结果具有相似性(刘文耀等,1991)。

系列小区植物叶吸附水量与物种多样性间呈正相关关系。在木本植物层,植物多样性与小区叶吸附水量呈线性增加关系($r^2 = 0.49$, $n = 15$, $p < 0.01$),但在草本植物层植物叶吸附水量与植物种多样性则呈幂函数增加关系($r^2 = 0.69$, $n = 15$, $p < 0.001$)。随着小区物种多样性增加,在物种数为40个时,木本植物层吸附水量还在增加,但在草本植物层,叶的吸附水量已达到最大值(图7)。这一结果表明,随着植物群落物种多样性增加,树冠截留降雨效应增强,植物种多样性与雨滴溅蚀地表的动能减小和地表径流剥蚀土壤的减弱具有一致性特征。

表2 不同演替阶段植物叶吸附水量
Table 2 The hygroscopic volume of the leaves of forest canopy at the different secondary succession phases

演替阶段 Succession phases	吸附水量 Hygroscopic volume (t·hm ⁻² , mm)		
	木本植物层 Woody plant layer	草本植物层 Herbaceous plant layer	总计 Total
AEI	0.56, 0.06	5.11, 0.51	5.67, 0.57
APMO	3.41, 0.34	0.74, 0.07	4.15, 0.42
APLO	5.28, 0.53	0.93, 0.09	6.21, 0.62
ACKV	11.87, 1.19	0.41, 0.04	12.28, 1.23
AEME	6.15, 0.62	1.44, 0.14	7.59, 0.76

AEI,APMO,APLO,ACKV,AEME:同图1 See Fig.1

图6 植物多样性与植物群落乔木层郁闭度和胸高断面积的关系
Fig.6 The relation of plant species diversity to the degree of closeness and cross section area at the breast height at plot scales at the different succession phases of semi-humid evergreen forest

3 讨论

3.1 植物多样性与生态系统土壤保持功能

随着物种多样性增加,生态系统地表径流、土壤侵蚀和总磷流失不断下降,物种多样性与土壤保持

功能间存在着很好的一致性。因为本研究实验小区降雨、坡度、坡向、坡位、土壤类型等土壤保持影响因子相同,生态系统植物多样性与土壤保持量高度相关的实测结果直接验证了 Naeem 等(1994)和 Tilman (1996)的推断,即物种多样性与土壤营养保持相关,

图 7 植物多样性与群落冠层叶吸附水量间关系(A :木本植物层 B :草本植物层)
Fig.7 Plant species diversity and the hygroscopic volume of the leaves of forest canopy on woody plant layer (A) and herbaceous plant layer (B)

并维持了生态系统持续性。物种多样性与生态系统土壤保持功能一致性也解释了为什么土壤有机质含量、氮含量和可提取钙的浓度与人工构建的生态系统物种多样性具有一致性(Ewell ,1986 ;Ewell *et al.* , 1991 ;Schulze *et al.* ,1993)。

在实验中 ,测定物种多样性梯度变化条件下生态系统土壤保持功能 ,无法把植物多样性从不同演替阶段的植物群落类型中独立出来 ,直接检测物种多样性对土壤保持功能的影响。但是 ,笔者认为 ,植物群落类型是通过具有不同表型物种所占优势程度来确定的 ,特别是对生态系统具有显著功能的优势种。群落中物种丰富度增加意味着种间差异增加 ,而种间差异是系统发育导致的表型多样性、生态多样性 ,反过来这种差异在分类学上决定着物种丰富度(Purvis & Hector , 2000)。随着物种多样性增加 ,植物群落中种间差异增加的同时 ,群落间差异性也会积累 ,某些决定群落类型的“ 功能优势种 ”出现在群落中的概率增大 ,使该植物群落区别于原来的植物群落 ,如不同演替阶段。植被类型在某种程度上是物种差异性“ 量 ”的积累在“ 质 ”方面的反映。在物种数梯度变化的系列小区 ,物种数的增加 ,自然包含着小区物种差异性的增加 ,最终导致对植物群落整体认识的变化 ,并确定是哪种群落类型。因此 ,随着植物群落的演替 ,植物多样性不断增加 ,植被类型对生态系统功能的作用 ,在某种程度上 ,也是植物多样性的作用。

3.2 植物多样性与生态系统土壤保持功能的稳定

性

生态系统稳定性概念有不同界定 ,但最基本的内涵是系统在干扰后 ,结构和功能发生波动的幅度和恢复能力(May ,1973 ;周集中和马世骏 ,1990)。变异系数是通过理论方法、物种组装实验和野外观测研究多样性、稳定性的重要指标 (May ,1973 ;Tilman *et al.* , 1996)。它反映样本观测值在一定干扰条件下与平均值偏离程度。如果数值小 ,表明偏离程度小 ,系统趋于稳定。它还可以比较不同指标间在相同物种多样性条件下的稳定性。根据最近 10 年的研究 ,笔者认为 ,生态系统稳定性可分为 3 类(黄建辉 ,1995 ;黄建辉等 ,2000 ;张大勇 ,2000 ;岳天祥和马世骏 ,1991 ;王德利等 ,2004 ;马克平等 ,2004)。一类是系统对外界干扰的反应 ,如不同物种多样性水平的生态系统对干旱、火灾、人类等干扰导致生态系统变化的幅度、抵抗力、恢复力等 ;第二类稳定性是系统成分或物种多样性变化与系统维持能力的关系 ,如通过引入变量和变量间相互作用建立数学模型 ,推导系统的稳定性 ,食物网结构变化导致系统的稳定性变化等 ,这类稳定性只考虑内部结构的变化与系统稳定性 ;第三类稳定性既有外部干扰 ,又有内部变量改变的稳定性 ,如 20 世纪 90 年代以来 ,物种组装实验 ,研究生态系统的功能和稳定性变化 ,这些研究考虑了系统内物种成分的变化 ,也考虑了外界干扰的作用 ,是综合的稳定性研究。

生态系统土壤保持功能稳定性属第一种稳定性。相同降雨条件对不同物种多样性水平小区的作

用相当于“干扰”,土壤保持功能的变化是系统的反应。研究结论表明,物种多样性使系统地表径流、土壤侵蚀和总磷流失的变异系数减小,稳定性增强,促进了生态系统其它功能。这一结论与大部分第一类稳定性得到的结论是一致的,第一类稳定性研究存在着很少的争论。目前争论大的是第二类稳定性和第三类稳定性。理论推导的结果表明,第二类稳定性是简单的系统稳定,复杂的系统不稳定。食物网结构复杂既会增加系统稳定,也会导致系统的不稳定(McCann *et al.*, 1999)。第三类稳定性争论焦点集中在物种多样性增加,导致生物学特征优势种对系统稳定性贡献发生变化。这种变化有的人认为是物种多样性的贡献,有的人认为不是(Huston, 2000; Tilman, 2000)。

物种多样性与生态系统土壤保持功能稳定性是稳定性研究的好素材,因为生态系统有物质输出、有一致的降雨“干扰”条件,可分析系统内部结构变化、外部“干扰”与物质输出的关系,如食物网结构变化对生命元素输出过程的影响以评价系统的稳定性,从物质循环角度将几种稳定性过程整合起来。

3.3 “植物多样性与群落结构-树冠截留-生态系统土壤保持功能”间耦合关系

土壤保持过程受降雨、地形、土壤性质和植被的影响。在降雨、地形和土壤性质相同条件下,植被因素是唯一影响土壤保持过程的条件。植被覆盖度、密度、胸高断面积、枯落物量等植物群落结构指标的增大,能增强降雨在植物群落中的截留作用,减小雨滴自由降落溅蚀地表的动能和减弱地表径流对土壤的剥蚀,并通过一系列生态过程改变土壤性质,提高土壤抗侵蚀性(王礼先, 1997; 刘世荣等, 1996; 王震洪等, 2001)。在本实验中,一个植物种丰富度梯度增加的系列上,群落个体密度呈线性增加,郁闭度、胸高断面积呈对数函数上升,植物群落叶吸附水增多,土壤保持功能增强,表明随着生态系统植物多样性增加,植物群落结构向有利于减小雨滴溅蚀地表动能、控制地表径流和土壤侵蚀方向发展。已有的研究显示,物种多样性能通过物种“互补”、“互促”的确定性过程,使“功能优势种”在生态系统中概率增大的随机过程,使植物群落结构变化,并增强生态系统功能(Loreau *et al.*, 2001)。如Spehn等(2000)在物种组装实验时发现,随着物种丰富度从1个种增加到32个种,草本植物群落平均高度上升了46%,地上部分重心上移10 cm,垂直分层增多,叶面积指数增大,覆盖度提高,蒋有绪等(2002)在海南物种多

样性研究中发现,物种丰富度增大,群落植物个体密度显著增大,早期的研究也证实,随着物种丰富度增大,植物群落包含更多的生活型和垂直分层,枝叶伸展方式变化(祝廷成等, 1988)。因此,生态系统植物多样性增加,使植物群落地上部分结构复杂化,如密度、覆盖度增大,导致截留降雨量增大,减弱地表径流对土壤的剥蚀作用和雨滴溅蚀地表的动能,最后体现在土壤侵蚀和营养物质的减少上。“植物多样性与群落地上部分结构-树冠截留-生态系统土壤保持功能”这种耦合关系显示了植物多样性有如“一只看不见的手”,通过植物群落地上部分结构,调控土壤及营养元素的流失过程。因为陆地生态系统经长期的土壤侵蚀将导致生态系统初级生产力下降,这一耦合关系“迂回”地证明了“生态系统植物多样性的损失,将意味着整个陆地生态系统初级生产力的下降”,并应该成为“生态系统物种多样性-初级生产力”争论的一种解释。

另外,植物多样性除了调节群落地上部分结构外,根据植物的相对生长规律,也应该会导致“群落根系空间结构”的变化,如随着植物多样性在单位土体中植物根系的密度、伸展方式、角度、结合方式可能会发生改变(冯宗炜, 1999)。这种改变将对土壤保持过程产生巨大影响,因为这种改变将直接导致生态系统土壤力学作用和抗蚀性增强,加强生态系统土壤保持功能及稳定性。但植物多样性调控地下根系结构及土壤力学及稳定性变化还要通过实验研究进一步证实。

3.4 植物多样性与生态系统土壤保持功能关系研究的生态学意义

植物多样性与生态系统土壤保持功能间存在相关关系,除了论证植物多样性-生产力、稳定性问题外,还可增进我们对生命系统和地球系统界面之间相互作用关系的了解。因为植物多样性是历史的产物,在生命的演化中,尽管存在许多灭绝事件,但物种多样性总体呈增加的趋势。地球环境的演化在生命系统及多样化的影响下,从早期还原状态不断过渡到氧化状态、地质大循环(强烈侵蚀、搬运、沉积、地壳上升)占主导,再不断过渡到生物小循环(物质在生物之间反复传递和植物体控制地质大循环中的强烈侵蚀过程)占主导的状态,并形成了现代环境格局。在了解植物多样性与生态系统土壤保持功能关系和物种多样性对土壤侵蚀的调控模式基础上,也许可根据地球早期-现在-未来历史过程中植物多样性信息(甚至是生物系统发育多样性信息),揭示过

去的、现代的和未来地球表面生物地球化学过程速率和环境格局。

4 结 论

在生态系统土壤保持影响因子相同,植物多样性梯度变化小区的土壤侵蚀实测和“植物多样性-群落结构-树冠截留降雨效应-土壤保持功能”耦合关系分析,直接表明了“植物多样性-生态系统土壤保持功能相关性”的内在关系;迂回“地证明了“物种多样性-生态系统土壤保持功能-初级生产力”的假设,并应该成为解释“物种多样性-生态系统初级生产力”的一种生态过程。物种多样性的提高,能促进生态系统土壤保持功能的稳定性。植物多样性-生态系统土壤保持功能稳定性研究是生态系统稳定性研究的好方法。通过植物多样性与生态系统土壤保持功能间相关关系研究,可以增进我们对生命系统和地球系统界面之间相互作用关系的了解。

参 考 文 献

- Chen LZ (陈灵芝), Qian YQ(钱迎倩) (1997). Frontiers in biodiversity science. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 17, 565 – 572. (in Chinese with English abstract)
- Ewel JJ (1986). Designing agricultural ecosystems for the humid tropics. *Annual Review on Ecological System*, 17, 245 – 254.
- Ewel JJ, Mazzarino MJ, Berish CW (1991). Tropical soil fertility changes under monoculture and successional communities of different structure. *Ecological Applications*, 1, 289 – 302.
- Feng YZ(冯耀宗) (2003). Species diversity and manmade forest ecosystem stability. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 14, 853 – 857. (in Chinese with English abstract)
- Feng ZW(冯宗伟) (1999). *Biomass and Primary Productivity of Chinese Forest Ecosystems* (中国森林生态系统生物量和生产力). Science Press, Beijing, 1 – 157. (in Chinese)
- Huang JH(黄建辉) (1995). Biodiversity and ecosystem stability. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), 3, 31 – 37. (in Chinese with English abstract)
- Huang JH(黄建辉), Bai YF(白永飞), Han XG(韩兴国) (2000). Effects of species diversity on ecosystem functioning: mechanisms and hypotheses. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), 9, 1 – 7. (in Chinese with English abstract)
- Huston MA, Aarssen LW, Austin MP, Cade BS, Fridley JD, Garnier E, Grime JP, Hodgson J (2000). No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science*, 289, 1255.
- Jiang HQ(姜汉侨) (1984). Several issues in researching about Yunnanesis pinus. *Journal of Yunnan University* (云南大学学报), 6, 1 – 5. (in Chinese with English abstract)
- Jiang YX(蒋有绪), Wang BS(王伯荪), Zang RG(润国), Jin JH(金建华), Liao WB(廖文波) (2002). *Biodiversity and Formation Mechanisms of Tropical Forest in Hainan Island in China* (海南热带林生物多样性及其形成机制). Science Press, Beijing, 217 – 233. (in Chinese)
- Kareiva P (1996). Diversity and sustainability on the prairie. *Nature*, 379, 673 – 674.
- Liu WY(刘文耀), Liu LH(刘伦辉), Zheng Z(郑征), Jing GF(荆贵芬) (1991). Preliminary study on hydrological function of evergreen broad-leaved forest and *Pinus yunnanensis* forest in central Yunnan Province. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报) 15, 159 – 167. (in Chinese with English abstract)
- Liu SR(刘世荣) (1996). Review on the interception function of forest ecosystem – global water cycle, water resources and crisis. In: Jiang YX(蒋有绪) ed. *The Law of Forest Ecosystem Structure and Function in China* (中国森林生态系统结构和功能规律研究). China Forestry Publishing House, Beijing, 16 – 22. (in Chinese)
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime J, Hector A, Hooper D, Huston M, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle D (2001). Biodiversity and ecosystem function: current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804 – 808.
- Ma KP(马克平), Mi XC(米湘成), Wei W(魏伟), Lu ZJ(卢志军) (2004). Advances and review on biodiversity. In: Li WH(李文华), Zhao JZ(赵景柱) eds. *Recall and Prospect on Ecology* (生态学研究回顾与展望). China Meteorological Press, Beijing, 110 – 125. (in Chinese)
- May RM (1973). *Stability and Complexity in Model Ecosystem*. Princeton University Press, Princeton, 108 – 110.
- McCann K, Hastings A, Huxel G (1999). Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395, 794 – 798.
- Naeem S, Thompson LJ, Lawler SP, Lawton JH, Woodfin RM (1994). Declining bio-diversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368, 734 – 737.
- Purvis A, Hector A (2000). Getting the measure of bio-diversity. *Nature*, 405, 212 – 219.
- Schlesinger WH (1977). Carbon balance in terrestrial detritus. *Annual Review on Ecological System*, 8, 51 – 81.
- Schlesinger WH (1997). *Biogeochemistry: an Analysis of Global Change*. Academic Press, San Diego, California, 5 – 50.
- Schulze ED, Mooney HA (1993). *Bio-Diversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, New York, 1 – 54.
- Song YC(宋永昌) (2001). *Vegetation Ecology* (植被生态学). East China Normal University Press, Shanghai, 52. (in Chinese)
- Spehn EM, Joshi J, Schmid B, Diemer M, Körner C (2000). Above-ground resource use increases with plant species richness in experimental grassland ecosystems. *Functional Ecology*, 14, 326 – 337.
- Tilman D (1996). Bio-diversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, 77, 350 – 363.
- Tilman D (2000). Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, 405, 298 – 211.

Tilman D, Wedin D, Knops J (1996). Productivity and sustainability influenced by bio-diversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379, 718 – 720.

Wang DL(王德利), Ba L(巴雷), Wang YQ(王亚秋) (2004). Advance and prospect on theory ecology. In: Li WH(李文华), Zhao JZ(赵景柱) eds. *Recall and Prospect on Ecology* (生态学研究回顾与展望), China Meteorological Press, Beijing, 3 – 27. (in Chinese)

Wang LX(王礼先) (1997). *Soil and Water Conservation* (水土保持学). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese)

Wang ZH(王震洪), Zhang L(张玲), Duan CQ(段昌群) (2001). Relationship between manmade forest community structure and soil erosion in Muding County of Yunnan Province. *Research of Soil and Water Conservation* (水土保持研究), 8, 74 – 79. (in Chinese with English abstract)

Wang ZH (2004). Relationship between Plant Species Diversity and Soil Erosion Control on Different Secondary Phases of Semi-humid Even-green Broad-leaved Forest. *Proceedings of 13th International Soil Conservation Organization Conference*, 973.

Wardle D, Zackrisson O, Homberg G (1997). The influence of island area on ecosystem properties. *Science*, 277, 1296 – 1299.

William JR, Renard KG, Dyke PT (1983). EPIC-a new method for assessing erosion, effect on soil productivity. *Journal of Soil and Water Conservation*, 36, 381 – 383.

Yue TX(岳天祥), Ma SJ(马世骏) (1991). The study on ecosystem stability. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 11, 361 – 366. (in Chinese with English abstract)

Zhang DY(张大勇) (2000). *Research on Theory Ecology* (理论生态学研究). High Education Press, Beijing, 1 – 100. (in Chinese)

Zhang QG(张全国), Zhang DY(张大勇) (2002). Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances and controversies. *Biodiversity Science* (生物多样性), 10, 49 – 60. (in Chinese with English abstract)

Zhou GY(周国逸) (1997). *Principal and Application of Water and Heat in Ecosystem* (生态系统水热原理及其应用). China Meteorological Press, Beijing. (in Chinese)

Zhou JZ(周集中), Ma SJ(马世骏) (1990). Ecosystem stability. In: Ma SJ(马世骏) ed. *Perspective of Modern Ecology* (现代生态学透视), Science Press, Beijing, 54 – 71. (in Chinese)

Zhu TC(祝廷成), Zhong ZC(钟章成), Li JD(李建东) (1988). *Plant Ecology* (植物生态学). High Education Press, Beijing, 198 – 199. (in Chinese)

责任编辑：马克平 责任编辑 张丽赫