

# 陆地植物群落物种多样性维持机制\*

尚文艳 吴钢\*\* 付晓 刘阳

(中国科学院生态环境研究中心系统生态重点实验室,北京 100085)

**【摘要】** 从空间尺度和特定生物区系两个尺度对物种多样性的维持机制进行了综述。在大的空间尺度,简述了引起物种多样性存在差异的物理和自然因子的作用,包括植物群落的历史和年龄、梯度变化(纬度梯度、水分梯度、海拔梯度、土壤养分梯度)、面积效应和隔离程度;针对特定生物区系,从生物因素(生产力、种间关系、林隙动态)和非生物因素(演替、干扰及空间异质性、人类活动)方面论述其与物种多样性之间的关系。

**关键词** 植物群落 物种多样性 维持机制

**文章编号** 1001-9332(2005)03-0573-06 **中图分类号** Q14,Q948.15 **文献标识码** A

**Maintaining mechanism of species diversity of land plant communities.** SHANG Wenyan, WU Gang, FU Xiao, LIU Yang (Key Laboratory of System Ecology, Research Center for Eco-Environmental Science, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2005, 16(3): 573~578.

The maintaining mechanism of species diversity of land plant communities is a key and advancing edge in biodiversity study. Botanists and ecologists have presented many hypotheses and theories with controversies, and no general theory system was available. In this paper, the problem was reviewed mainly on two scales. The first was big spatial scale, aiming at the physical and natural factors that affect the species diversity, including histories and ages of plant communities, gradient changes such as latitude gradient, water gradient, altitude gradient and soil nutrients gradient, area effect, and isolation; and the second was concentrated on a special plant community, and mainly discussed the relationships of biodiversity with biotic factors (primary productivity, relationship between species, and gap dynamics) and abiotic factors (succession, disturbance and spatial heterogeneity, and human activity).

**Key words** Plant community, Species diversity, Maintaining mechanism.

## 1 引言

物种多样性的维持机制是生物多样性研究的一个核心和前沿领域。自从1996年把“生物多样性起源、维持和变化”列为生物多样性5个核心组分之一,这一科学问题成为生态学家研究的热点问题<sup>[1]</sup>。近年来,围绕陆地植物群落物种多样性的形成及维持机制,国外开展了一些理论探索。如Abrams<sup>[1]</sup>关于物种多样性及面积效应的研究;Waide<sup>[59]</sup>等对生产力和物种多样性关系的深入研究;还有人研究了群落内源扰动与斑块动态、生物多样性内物种共存、协同进化和群落内异质性的形成机制,并在此基础上形成了一系列的假说和理论,其中以Jeffries<sup>[34]</sup>提出的观点最为全面。

我国在生物多样性维持机制方面的研究起步较晚,关于生物多样性维持机制的实际研究还很少,主要有海南岛热带林生物多样性维持机制研究<sup>[69]</sup>,林隙动态和干扰与物种多样性维持关系的研究<sup>[37,38,41,68]</sup>,以及有关生物多样性梯度、格局及维持机制等综述<sup>[4,25,31,70]</sup>,多从一种空间尺度内针对特定的对象进行研究,未形成完善的理论体系,缺乏对物种多样性维持机制进行全面、深入的研究。本文主要从两个方面来论述陆地植物群落的物种多样性维持机制:一是从广阔的空间尺度内地理和自然因子对物种多样性维持的影响进

行分析;二是针对某一特定生物区系,分析生物和非生物因素与物种多样性的相互关系,以期对研究状况有一个较为系统、完整的认识。

## 2 全球尺度内物理因子对物种多样性的影响

### 2.1 历史和年龄与物种多样性的关系

生物是从共同的祖先经过不断的进化发展而来,生命从无到有,所有的类群都经历了起源与分化的过程,是一个物种多样性不断增加的明显过程。Jeffries<sup>[34]</sup>认为,生态系统形成的时间越古老,生物多样性越高。现已发现的化石记录充分证明了这个结论。时意专<sup>[53]</sup>以爪哇海的卡拉托托岛为例,提出较古老、地质状况较稳定的地区比年轻的地区聚集更多的物种。

地球上全部的物种数量是由物种形成和灭绝等一系列事件发生的历史所决定的,每当发生大规模的绝灭事件时物种多样性就会减少<sup>[53]</sup>。但是从化石记录看,每次重大绝灭之后生物多样性增加都很迅速,每个类群都发生过指数式的适应辐射<sup>[29]</sup>。关于物种多样性长期的增长模式与大绝灭所起

\*国家自然科学基金资助项目(40173033)。

\*\*通讯联系人。

2004-06-16收稿,2004-08-30接受。

的作用的观点有所不同。Benton<sup>[3]</sup>认为,从地质历史尺度而言,物种多样性呈指数增长,大绝灭在生物的分化过程中没有特殊的作用;而 Courtillot 等<sup>[13]</sup>发现,长期的分化增长模式符合逻辑斯蒂模型,但这种增长过程会被大绝灭事件中断。

考察从生命起源迄今的全部演化历史可以发现,虽然地球生物已经历过 5 次大的灭绝和许多次小灭绝,但整个陆地生态系统的生物多样性和复杂性自生命起源以来在总体上不断增加。

## 2.2 梯度变化与物种多样性的关系

### 2.2.1 纬度梯度与物种多样性的关系

物种丰富度和多样性随纬度梯度的变化研究表明,在赤道地区物种丰富度达到顶峰,向两极逐步降低<sup>[49]</sup>。在我国,南、中、北部温带森林植物群落和亚热带森林群落的物种多样性研究都证明了这一规律。这种趋势的科学解释有两点:一是认为由温度、湿度、物质和能量所决定,二是认为热带地区比其他地区包含更大的面积所致。Gentry<sup>[18]</sup>利用积累的全球范围的 74 个 1 000 m<sup>2</sup> 的样方表明,除了从高纬度到低纬度表现出的植物群落物种多样性和丰富度明显增加外,不同的热带森林之间的物种多样性的差异要远比温带森林和多样性较低的热带森林之间的差异大;此外,在南北半球,从低纬度向高纬度生物多样性的减少速率是不对称的,温带森林之间的物种多样性差异要较热带森林差异小。Malyshev<sup>[43]</sup>在研究大不列颠、西德及东欧 20°~30°E 范围内植物物种丰富度的纬度梯度变化时,用数学方法对物种数目进行了很好的预测,认为物种丰富度与生长季节的积温存在着线性关系。

### 2.2.2 水分梯度与物种多样性的关系

地球表面的水热条件及其组合是决定植物群落分布的主要因素。由于有效的水分因子指标度量因子不同(如有的用年度降雨量,有的用湿度),导致了对于水分梯度与植物群落物种多样性关系的研究存在很大的差异。

研究表明,热带森林和荒漠化草原的树种多样性随降水的增加而增加,随降水变率的增加而降低<sup>[20,36]</sup>。我国温带锡林郭勒草原的研究和亚寒带祁连山植物群落的研究得出了同样的结论;但是,山地垂直带盐沼森林群落却沿湿度梯度中间位置物种多样性高;疏林类型则是最干燥向物种多样性高。由此可见,不同的地区、不同的地形条件多样性和水分梯度表现的关系不一致,遵循了 Gentry-Lewin<sup>[21]</sup>得出的规律性。他认为,多样性与环境之间在一个区域可能存在着一定关系,而在其它区域,这些关系可能发生变化,甚至相反。

贺金生等<sup>[29]</sup>将植物物种多样性与水分梯度的关系归结为 6 种情况,基本上囊括了所有的可能性,但是针对不同的地区,还应进行具体的分析和研究。

### 2.2.3 海拔梯度与物种多样性的关系

海拔梯度是生物、土壤、气候等环境异性的综合体现,海拔差的大小充分反映了环境间的差异,不同海拔差群落间的相异性不仅反映了群落间环境的异性,也在一定程度上反映了物种的适应性。可见海拔梯度是影响物种多样性格局的决定性因素之一<sup>[39,71]</sup>。

几个世纪以前,人们已经认识到了物种多样性随海拔梯度变化的现象,但至今尚未形成普遍共识<sup>[39]</sup>。许多研究表明,中海拔往往拥有最大的物种多样性,如热带雨林。但也有许多相反的例证,如随着山体海拔高度的增加,物种多样性逐渐降低,呈现出立体分布格局。这种分布格局在我国的横断山区表现明显<sup>[67]</sup>;此外,多样性与海拔梯度之间并无特定的关系<sup>[62]</sup>。Lomolino<sup>[39]</sup>认为,多样性与海拔梯度格局的关系(正相关、负相关或单峰关系)在很大程度上依赖于环境变量之间的协变与互作。王国宏<sup>[60]</sup>对祁连山北坡中段植物群落多样性的垂直分布格局的研究认为,其他因子(如地形因子)对海拔梯度所框定的水热梯度进行着再修饰,尤其在地形变化复杂的山地环境,因此,特定海拔高程处生境的海拔梯度效应很可能因为地形等微环境的变化而得到削弱或加强。

贺金生等<sup>[29]</sup>曾对国内外有关的研究进行了综述,总结出物种多样性与海拔梯度关系的 5 种模式,反映出不同地理区域山地上植物群落物种多样性沿海拔梯度的变化模式是不相同的,但这种格局的形成机制还不是很清楚。

### 2.2.4 土壤养分梯度与物种多样性的关系

土壤养分梯度与植物群落物种多样性的关系已引起了普遍重视,并开展了广泛的研究<sup>[5,17,18]</sup>。已有研究表明,土壤特征是最有可能影响热带山地雨林物种组成和多样性动态的因子<sup>[5]</sup>,Cartlan 等<sup>[17]</sup>的研究也显示,土壤中 P、Mg、K 的水平与热带植物群落物种多样性之间存在着显著相关关系。但是,Gentry<sup>[18]</sup>却认为,在新热带,决定植物群落物种多样性的首先是生物地理因子或年降雨量,其次才是土壤养分。彭闪江等<sup>[47]</sup>对鼎湖山植物群落多样性进行主成分分析后发现,不同土壤类型对多样性的影响位于第二主成分内,次于干扰体系对群落多样性变化的影响。Brosfiske 等<sup>[5]</sup>的研究也发现林冠盖度是影响多样性的主导变量,土壤因素位于其后。

已有研究表明,植物群落物种多样性随土壤养分梯度的变化规律性并不一致。Gentry<sup>[18]</sup>的研究结果是随着土壤肥沃程度的增加,群落的物种多样性也逐渐增加,而 Rosenzweig<sup>[52]</sup>研究得出在小尺度内可利用的土壤养分和植物多样性呈负相关。尽管如此,土壤养分对植物群落多样性水平所起的作用是毫无疑问的<sup>[29]</sup>。最近也有研究涉及人为增加系统中的养分对物种多样性的影响。

除此之外,影响植物群落物种多样性的梯度变化还有许多,如经度梯度、干旱度、盐分梯度等,而所有这些梯度变化之间既有一定的相互关联,又有一定的独立性,对物种几乎有完全不同的作用,因此在考虑物种多样性维持的梯度变化时,要从一个系统、全面的角度出发,才能使结论更加具有生命力。

## 2.3 面积效应与物种多样性的关系

在生态学上,面积对植物群落物种多样性的影响显而易见,一个普遍的理论是更大的面积拥有更多的物种。这个观点已得到广泛的证实。但是,关于相同面积的一个大斑块和几个小斑块与物种丰富度的关系所得出的结论并不一致<sup>[6,9]</sup>。Hakan 等<sup>[27]</sup>研究发现,面积相同时,一个大的连续斑

块比几个小斑块的联合拥有更多的物种;与此相反,Simberloff 等<sup>[54]</sup>在对美国草原-森林群落交错区的研究中发现,几个小斑块的总和比同样尺寸的大斑块拥有更多的物种,而且稀有种更常见在小斑块中。关于这方面的经验性研究较少,得出的结论也不尽相同,有待于进一步深入。

Rosenzweig<sup>[52]</sup>总结出了 4 种关于物种多样性与面积关系的具体模式。其中,关于岛屿的物种-面积关系得到了最普遍的关注。Arrhenius 是第一个引用数学公式来描述物种-面积关系的研究者,即  $S = kAr$ 。S 是属于一个特定分类群的物种数量, A 是面积, k、r 是常数。该公式适用于陆地和岛屿,在大多数野外调查中, r 值介于 0.1 和 0.4 之间,虽然物种数量随着面积增加,但其速率逐渐降低。在岛屿上, r 倾向于一个较大的值, r = 0.3;在陆地上, r 值较小, r = 0.15,常数 k 受到较少的关注,但是众所周知 k 的变化范围很大,主要取决于所测量的面积<sup>[53]</sup>。

近年来发展了许多模型用于研究物种-面积关系<sup>[45]</sup>,还有用森林现存总量来探测物种多样性和面积效应之间的关系。

#### 2.4 隔离程度与物种多样性的关系

MacArthur 等<sup>[42]</sup>认为,岛屿生物种丰富度完全决定于两个过程:迁入和绝灭。就不同的岛屿而言,这种迁入率随其与大陆种库(种迁入源)的距离而下降。这种由于不同种在传播能力或定居能力方面的差异和岛屿隔离程度相互作用所引起的现象称为“距离效应”。

MacArthur Wilson 学说的数学模型可写作:

$$ds(t)/dt = I - E$$

其中, I 是迁入率, E 是绝灭率。

模型中的迁入率和绝灭率是相互独立的,但实际上并非如此。同种个体的不断迁入,以及伴随着的遗传变异能力的增加,均可能减小岛屿种群的绝灭率<sup>[64]</sup>。因此,隔离程度不仅会影响迁入率,而且会影响绝灭率。随着隔离程度的增加,迁入率下降,绝灭增加。在实际的研究中,关于迁入率、绝灭率与隔离度关系的野外证据并不多。

### 3 特定生物区系内影响因子与物种多样性作用机制

#### 3.1 生物因子对物种多样性的影响

**3.1.1 生产力与物种多样性的关系** 长期以来,生态学家对多样性和生产力间的关系研究较多,所得结果并不一致。Foster<sup>[16]</sup>认为草地施用 N 肥后,降低了草地群落的物种多样性。这主要是由于生产力的增加有效地阻止了底层蕨类和本地种的萌发、存活与更新。然而,Pollock<sup>[50]</sup>在对湿地的研究中,发现在低中生产力水平及受中等洪水频率影响的样地,物种多样性高,而在低或高洪水频率及低生产力的样地,物种多样性低。

Waide 等<sup>[58,59]</sup>综合了沙漠、寒带森林、热带森林、湖泊和湿地等关于生产力与多样性关系的研究,揭示了大约 200 种关系,其中 30% 是单峰的、26% 是正线性的、12% 是负线性的、32% 是不显著的。认为生产力与物种多样性的关系与

所研究的尺度相关,在小范围局部群落内(20 km),植物的多样性和生产力呈单峰曲线,即多样性在低水平时随生产力的增加而增加,但最终在达到足够高的生产力时反而降低;在区域和全球尺度内(4 000 km),植物多样性与生产力的关系是一种单调变化关系,即在生产力增加时,多样性也增加(可能会达到一个极值)。

生产力和多样性间的关系是目前被广泛提及的,其中单峰模型建立在竞争排斥理论上。Grime<sup>[22,23]</sup>最早注意到了在生产力与多样性之间有这样一种单峰关系。近年来,在所有提出的生产力和多样性关系的假说中,该模型是唯一得到实验和理论上的支持<sup>[33]</sup>,但所有的描述都隐含了一个事实,即竞争程度的增加是导致高生产力时多样性降低的原因,同时,高生产力将降低有限资源的空间异质性,使生境变得更为均匀。

**3.1.2 种间关系对物种多样性的影响** 在种间作用方面,多数研究集中在种间协作、互惠共生、物种共存、竞争和草食等对物种多样性的影响。种间协作可以改善和提高幼年个体的补充与更新,从而减少死亡率和促进定居(或萌发)<sup>[63]</sup>;Hacker 等<sup>[26]</sup>认为,互惠和共生可以增加那些通常在高自然干扰、胁迫或捕食等条件下难于生存的种类,从而增加群落的物种多样性;并且,物种共存对维持雨林的物种多样性具有重要作用。此外,有的学者对群落的花期不同步性进行了研究,认为花期不同步性是植物种间在生长发育时间上的不同步性,是物种间共存和群落多样性维持的重要机制之一<sup>[15]</sup>。

研究证明,植物间的竞争影响个体的适合度成分和种群的丰富度,也影响群落的成分<sup>[70]</sup>,竞争排斥和由此引起的生物多样性的减少是同时栖息于同一地区的物种竞争的不可避免的结果<sup>[24]</sup>。Givnish<sup>[20]</sup>认为,在热带,高降水量、低降水变率的水分条件很适合两类重要的植物天敌——昆虫和真菌的生存,而昆虫和真菌可直接增加密度制约植物的死亡率,从而增加树种多样性。

**3.1.3 林隙动态对物种多样性的影响** 林隙干扰是属于森林群落所固有的内源干扰,相对来说是连续的、必然的事件<sup>[69]</sup>。无论是温带林还是热带林,林隙及其动态在生物多样性的形成与维持方面都具有重要作用<sup>[32]</sup>。Hubbell<sup>[32]</sup>在对 1 200 多个林隙长达 13 年多的研究基础上,提出了由树木死亡所形成的林隙干扰对热带森林物种多样性的维持其主导作用的假说。Chazdon 等<sup>[10]</sup>认为,林隙最迅速、最重要的影响是达到森林较底层的直接光照和持续时间的增加,促进了下层树苗的更新和生长。我国近年来也有较多关于林隙特征及其更新规律的研究<sup>[37,41,68]</sup>。

总之,通过林隙微环境的形成、变化以及不同物种对其的占据、利用和竞争,在不同时期内,处于不同空间的森林群落小片断形成了一个组成不同、年龄各异、结构有别的镶嵌复合体,从而保证了生物多样性的维持。

#### 3.2 环境因子(包括时间)对物种多样性的影响

**3.2.1 演替对物种多样性的影响** 有关植物群落演替的概

念和理论,一直是生态学理论的中心问题<sup>[2]</sup>,然而大部分研究都集中在对不同演替阶段群落的物种组成、演替模型以及演替顶级理论方面,对演替过程中物种多样性变化的研究资料非常有限。

Bazzaz<sup>[2]</sup>对 Illinois 南部落叶阔叶林区弃耕地演替过程中物种多样性的研究表明,随着演替进程,物种多样性增加; Tilman<sup>[56,57]</sup>在明尼苏达的 22 块废弃田里通过观察和一定时间的研究,得到了同样的结论。Nicholson & Monk<sup>[46]</sup>提供了最长时间的数据,其中的一些田地废弃以后未受干扰的时间长达 200 年,结果与 Uilman 相同。但也有相反的结论。Houssard 等<sup>[30]</sup>检验了法国 Montpellierais 地区的物种多样性,发现经过长达 10 年的稳定后,植物的多样性开始下降; Loucks<sup>[40]</sup>对威斯康辛南部的森林群落演替研究结果表明,在 100 年的演替过程中,物种多样性首先增加,然后下降,并且峰值出现在阳性树种和阴性树种同时出现在群落中的阶段。

Preston<sup>[51]</sup>认为,在一个固定的地方逐年累计统计结果所列物种数一定是增加的,增加的具体形式应与物种-面积曲线相似,即在对数空间内是一条直线,并且有一个与物种-面积曲线相似的  $z$  值(斜率值)。Bzaaza<sup>[2]</sup>认为,对于演替过程中的群落,当垂直和水平的异质性最大时,群落物种多样性可达到最大。对于演替后期的群落,当存在有很强的优势种,或优势种存在化学他感作用时群落物种多样性可能会很低。在演替过程中,群落的物种多度分布曲线由演替早期的几何级数分布逐渐变为对数正态型。贺金生<sup>[29]</sup>总结了在植物群落演替过程中物种多样性变化的 4 种模式,不同的条件下有所差异,但总体趋势相同。

**3.2.2 干扰、空间异质性与物种多样性的关系** 干扰和空间异质性常被认为是植物群落中调节物种多样性的主要因子<sup>[25]</sup>,两者常联系在一起。这是因为干扰是空间和时间异质性的主要来源<sup>[48]</sup>。自然或人为干扰(如伐木)对物种多样性的影响是通过改变生境的异质性、资源的有效性以及种间的竞争平衡,从而形成特殊的生境来实现的<sup>[14,25]</sup>。小尺度和中等频率的干扰可以增加温带和热带森林的物种多样性。热带森林在灾难性干扰后,其树种多样性随时间的增加而增加<sup>[20,61]</sup>。

在自然干扰中,树倒、火烧、洪水等因子对生物多样性的影响作用引起了许多生态学家的兴趣。洪水对植物物种多样性的影响很大。Pollock 等<sup>[50]</sup>的研究表明,在阿拉斯加一湿地群落,受中等频率和高空间变化率洪水影响的样地,其物种多样性高;相反,受经常或很少或长期洪水影响、但洪水的空间变化小的样地,物种多样性低。这同时反映了干扰在很小尺度上的空间变化可显著改变干扰对物种多样性的影响<sup>[56]</sup>。火对生物多样性的影响也较大, Collins 等<sup>[11]</sup>在天然草场的实验表明,火烧会降低生物多样性,而强度较小、频率适中的地面火能烧掉地面上的枯枝落叶,使其中的养分释放出来,促进了森林的物质循环。同时,适度的火烧能对优势物种的生长起抑制作用,平衡了群落内生物的相互间的竞争,

使原来受优势物种排斥的生物物种获得生存的机会,从而增加了森林内的生物多样性<sup>[65]</sup>。

有关干扰对生物多样性影响的理论中,普遍接受的理论之一是中度干扰假说,但是关于这一假定还有少许的争论和结果相反的实验<sup>[12]</sup>,而且,由于“中度”的模糊性,中度干扰假说大多停留在定性程度上<sup>[35]</sup>。因此,未来研究的趋势是运用野外调查与田间实验相结合方法,从系统的高度来综合研究干扰在生物多样性维持机制中的作用。

**3.2.3 人类活动与物种多样性的关系** 人类活动对物种多样性有很大影响,进而影响生态系统的结构和功能<sup>[8]</sup>。生物多样性的变化和物种灭亡的加速进行,主要是由于人类活动导致生境的改变,如森林的采伐、湿地的排水、草原的开垦和放牧。伐木对生物多样性的影响比较复杂。择伐会严重破坏热带雨林的结构,但可维持雨林高的树种多样性<sup>[7]</sup>。在 Apalachians 地区,伐木可以导致落叶阔叶林下稀有草本数量减少,林下地被层种群也因不适应改变了的微气候而进一步减少等<sup>[44]</sup>。Gilliam 等<sup>[19]</sup>研究了森林经营活动(如皆伐)对植物生物多样性的影响。若要维持植物物种多样性,最有效的途径是在营林时维持并培育资源与环境在时间和空间上的多样性<sup>[28]</sup>。

#### 4 结 语

在自然界中,绝大多数植物群落是由许多植物种类在长期适应进化中形成的统一整体。在大的空间尺度上,如纬度地带性尺度、经度地带性尺度和海拔梯度等,以及在局部明显的环境异质性尺度上,植物群落物种多样性的差异很明显,在一个足够小的空间尺度内,许多物种能够共存,也是生物多样性的一个基本特征。本文仅就广阔的空间和某一特定生物区系两个尺度内物种多样性的主要影响因素进行分析,综述了国内外的研究进展,遗漏之处在所难免。为了得出关于生物多样性维持机制的更加全面、完善的理论,应该有更加广阔的视角,从不同的时间和空间尺度,在不同的对象层次上,全面、深入地研究各类因子与物种多样性之间的相互作用机理。

#### 参考文献

- 1 Abrams PA. 1995. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: What does competition theory predict. *Ecology*, **76**(7): 2007 ~ 2019
- 2 Bazzaz FA. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology*, **56**: 485 ~ 488
- 3 Benton MJ. 1995. Diversification and extinction in the history of life. *Science*, **268**: 52 ~ 58
- 4 Braakhekke WG, Hooftman DAP. 1999. The resource balance hypothesis of plant species diversity in grassland. *J Veget Sci*, **10**: 187 ~ 200
- 5 Brosofske KD, Chen J, Crow TR. 2001. Understorey vegetation and site factors: Implications for a managed Wisconsin landscape. *For Ecol Man*, **146**: 75 ~ 87
- 6 Caley MJ, Schiluter D. 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology*, **78**(1): 70 ~ 80
- 7 Cannon C, Peart DR, Leighton M. 1998. Tree species diversity in commercially logged Bornean rainforest. *Science*, **281**: 1366 ~ 1368

- 8 Chapin FS, Walker BH, Hobbs RJ, et al. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystem. *Science*, **277**: 500 ~ 504
- 9 Charles HJ, John HL. 2001. Scale and species numbers. *TRENDS Ecol Evolut*, **16**(7): 400 ~ 404
- 10 Chazdon RL, Fetcher N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland of tropical rainforest in Costa Rica. *J Ecol*, **72**: 553 ~ 564
- 11 Collins SL. 1995. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: Decoupling cause and effect. *Ecology*, **76**(2): 486 ~ 492
- 12 Collins SL, Knapp AK, Briggs JM, et al. 1998. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science*, **280**: 745 ~ 747
- 13 Courtillot V, Gaudemer Y. 1996. Effects of mass extinction on biodiversity. *Nature*, **381**: 146 ~ 148
- 14 Denslow JS. 1995. Disturbance and diversity in tropical rain forests: The density effect. *Ecol Appl*, **5**(4): 962 ~ 968
- 15 Du G-Z(杜国桢), Zhao S-L(赵松岭). 1997. The maintenance of biodiversity in herbage community-unsynchronization of florescence. *Acta Prat Sin(草业学报)*, **6**(3): 1 ~ 7 (in Chinese)
- 16 Foster BL, Grass KL. 1998. Species richness in a successional grassland: Effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology*, **79**(8): 2593 ~ 2602
- 17 Gartlan JS, Newbery DM, Thomas DW, et al. 1986. The influence of topography and soil phosphorus on the vegetation of Korup Forest Reserve, Cameroun. *Vegetatio*, **65**: 131 ~ 148
- 18 Gentry AH. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann Missouri Bot Gard*, **75**: 1 ~ 34
- 19 Gilliam FS, Turrill NL, Adams MB. 1995. Herbaceous-layer and overstory species in clear-cut and mature central Appalachian hardwood forests. *Ecol Appl*, **5**(4): 947 ~ 955
- 20 Givnish TJ. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *J Ecol*, **87**: 193 ~ 210
- 21 Genn-Lewin DC. 1977. Species diversity in North American temperate forest. *Vegetatio*, **33**: 153 ~ 162
- 22 Grime JP. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, **242**: 344 ~ 347
- 23 Grime PS. 1973. Control of species density in herbaceous vegetation. *J Environ Man*, **1**: 151 ~ 167
- 24 Grubb PL. 1994. Multispecies competition in variable environments. *Theory Popul Biol*, **45**: 227 ~ 276
- 25 Guo Z-H(郭志华), Zang R-G(臧润国), Jiang Y-X(蒋有绪). 2002. The formation and maintenance mechanisms of biodiversity and the research techniques for biodiversity. *Sci Silvae Sin(林业科学)*, **38**(6): 115 ~ 124 (in Chinese)
- 26 Hacker SD, Gaines SD. 1997. Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology*, **78**(7): 1990 ~ 2003
- 27 Hakan B, Bengt G. 2003. Nested plant and fungal communities. The importance of area and habitat quality in maximizing species capture in boreal old-growth forests. *Biol Cons*, **112**: 319 ~ 328
- 28 Halpen CB, Spies TA. 1995. Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest. *Ecol Appl*, **5**(4): 913 ~ 934
- 29 He J-S(贺金生), Chen W-L(陈伟烈). 1997. A review of gradient changes in species diversity of land plant communities. *Acta Ecol Sin(生态学报)*, **17**(1): 91 ~ 99 (in Chinese)
- 30 Houssard CJ, Escarr J, Roman F. 1980. Development of species diversity in some Mediterranean plant communities. *Vegetatio*, **43**: 59 ~ 72
- 31 Huang J-H(黄建辉). 1994. The spatial pattern of species diversity and its forming mechanism. *Chin Biodiv(生物多样性)*, **2**(2): 103 ~ 107 (in Chinese)
- 32 Hubbell SP, Foster RB, O Brein ST, et al. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, **283**: 554 ~ 557
- 33 Huston MA. 1994. Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscape. Cambridge: Cambridge University Press.
- 34 Jeffries MJ. 1997. Biodiversity and Conservation. London and New York: Routledge. 39 ~ 73
- 35 Jiang Y-X(蒋有绪), Liu S-R(刘世荣). 1993. Some problems about the biodiversity protection. *J Nat Resour(自然资源学报)*, **8**(4): 289 ~ 298 (in Chinese)
- 36 Li X-R(李新荣), Zhang X-S(张新时). 1999. Biodiversity of shrub community in desert steppe and steppe desert on Erdos plateau. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **10**(6): 665 ~ 669 (in Chinese)
- 37 Liu Q(刘庆), Wu Y(吴彦), Wu N(吴宁). 2003. Forest gap characteristic in a coniferous *Picea likiangensis* forest in the Yulong Snow Mountain in Natural Reserve, Yunnan Province, China. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **14**(6): 845 ~ 848 (in Chinese)
- 38 Liu Y-H(刘艳红), Zhao H-X(赵惠勋). 2000. Advances in theory of disturbance and species diversity preservation. *J Beijing For Univ(北京林业大学学报)*, **22**(4): 101 ~ 105 (in Chinese)
- 39 Lomolino MV. 2001. Elevation gradients of species density: Historical and prospective views. *Global Ecol Biogeogr*, **10**: 3 ~ 13
- 40 Louks OL. 1970. Evolution of diversity, efficiency, and community stability. *Am Zool*, **10**: 17 ~ 25
- 41 Luo D-Q(罗大庆), Guo Q-S(郭泉水), Xue H-Y(薛会英), et al. 2002. Characteristics and disturbance status of gaps in subalpine fir forest in Southeast Tibet. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **13**(7): 777 ~ 780 (in Chinese)
- 42 MacArthur RH, Wilson EO. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, **17**: 373 ~ 387
- 43 Malyshev L, Nimis PL, Bolognini G. 1994. Essays on the modeling of spatial floristic diversity in Europe: British Isles, West Germany, and East Europe. *Flora*, **189**: 79 ~ 88
- 44 Meier AJ, Bratton SP, Duffy DC. 1995. Possible ecological mechanisms for loss of vernal-herb diversity in logged eastern deciduous forest. *Ecol Appl*, **5**(4): 935 ~ 946
- 45 Muriel NN, Marc M. 1999. Species-area curves based on geographic range and occupancy. *J Theor Biol*, **196**: 327 ~ 342
- 46 Nicholson JD, Monk CD. 1974. Plant species diversity in old-field succession on the Georgia Piedmont. *Ecology*, **55**: 1075 ~ 1085
- 47 Peng S-J(彭闪江), Huang Z-L(黄忠良), Xu G-L(徐国良), et al. 2003. Effects of habitat heterogeneity on forest community diversity in Dinghushan Biosphere Reserve. *Guihaia(广西植物)*, **23**(5): 391 ~ 398 (in Chinese)
- 48 Pickett STA, White PS. 1985. Patch dynamics: A synthesis. In: Pickett STA, White PS, eds. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. London: Academic Press.
- 49 Plotkin JB, et al. 2000. Predicting species diversity in tropical forests. *Pro Nat Acad Sci U. S. A*, **97**: 10850 ~ 10854
- 50 Pollock MM, Naiman RJ, Hanley TA. 1998. Plant species richness in riparian wetlands—A test of biodiversity theory. *Ecology*, **79**(1): 94 ~ 105
- 51 Preston FW. 1960. Time and space variation of species. *Ecology*, **41**: 785 ~ 790
- 52 Rosenzweig ML. 1995. Species Diversity in Space and Time. Cambridge: Cambridge University Press.
- 53 Shi Y-Z(时意专). 1997. The origin of the biodiversity. *Chin Biodiv(生物多样性)*, **5**(4): 313 ~ 316 (in Chinese)
- 54 Simberloff D, Gotelli N. 1984. Effects of insularisation on plant species richness in the prairie-forest ecotone. *Biol Cons*, **29**: 27 ~ 46
- 55 Suffling RC, et al. 1988. Control of landscape diversity by catastrophic disturbance: A theory and a case study of fire in a Canadian boreal forest. *Environ Man*, **12**: 73 ~ 78
- 56 Tilman D. 1988. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. Princeton, NJ: Princeton University.
- 57 Tilman D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology*, **80**(5): 1455 ~ 1474
- 58 Waide RB, Willig MR. 2000. The relationship between productivity and species richness. *Ann Rev Ecol Syst*, **31**: 343 ~ 366
- 59 Waide RB, Willig MR, Steiner CF, et al. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Ann Rev Ecol Syst*, **30**: 257 ~ 300
- 60 Wang G-H(王国宏). 2002. Species diversity of plant communities

- along an altitudinal gradient in the middle section of northern slopes of Qilian Mountains, Zhangye, Gansu, China. *Chin Biodiv* (生物多样性), **10**(1): 7 ~ 14
- 61 White S. 1985. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. London: Academic Press. 307 ~ 323
- 62 Wilson JB, Sydes MT. 1988. Some tests for niche limitation by examination of species diversity in the Dunedin area. *New Zealand N Z J Bot*, **26**: 237 ~ 244
- 63 Wilson WG, Nisbet RM. 1997. Cooperation and competition along smooth environmental gradients. *Ecology*, **78**(7): 2004 ~ 2017
- 64 Wu J-G (邬建国). 1995. Spatial patterns of species richness: A hierarchical perspective. *Chin Biodiv* (生物多样性), **3**(5): 21 ~ 28 (in Chinese)
- 65 Ye L-Q (叶林奇). 2000. Disturbance and biodiversity. *J Guizhou Univ* (Nat Sci) (贵州大学学报·自然科学版), **17**(2): 129 ~ 134 (in Chinese)
- 66 Ye W-H (叶万辉). 2000. The maintenance mechanism of plant community and its species diversity. *Chin Biodiv* (生物多样性), **8**(1): 17 ~ 24 (in Chinese)
- 67 Yuan X-Z (袁兴中), Liu H (刘红). 1996. The cause of the gradient changes in biodiversity. *Biol Bull* (生物学通报), **31**(12): 10 ~ 12 (in Chinese)
- 68 Zang R-G (臧润国), Guo Z-L (郭忠凌), Guo W-T (郭文韬). 1998. Gap regeneration in a broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain Natural Reserve. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **9**(4): 349 ~ 353 (in Chinese)
- 69 Zang R-G (臧润国), Liu J-Y (刘静艳), Dong D-F (董大方). 1998. Gap Dynamics and Biodiversity in Forest. Beijing: China Forestry Press. (in Chinese)
- 70 Zhang X-A (张晓爱), Zhao L (赵亮), Kang L (康玲). 2001. Evolutionary mechanisms of species coexistence in ecological communities. *Chin Biodiv* (生物多样性), **9**(1): 8 ~ 17 (in Chinese)
- 71 Zimmerman JC, de Wald LE, Rowlands PG. 1999. Vegetation diversity in an interconnected ephemeral riparian system of north-central Arizona, USA. *Biol Cons*, **90**: 217 ~ 228

---

作者简介 尚文艳,女,1980年生,硕士生,主要从事生物多样性维持机制、恢复生态学方面的研究. E-mail: jadeshang@sohu.com

---

## 第五届全国化学生态学学术研讨会第一轮通知

第五届全国化学生态学学术研讨会将于 2005 年 5 月中旬在广东省珠海市召开. 此次会议由中国生态学会化学生态学专业委员会主办, 农业部昆虫生态、毒理重点开放实验室和中国科学院会同森林生态实验站联合承办. 会议就下列内容进行学术研讨: 1. 昆虫信息素及其应用; 2. 植物与其它有机体的化学作用; 3. 植物化感作用; 4. 天然活性有机物及其生态功能.

组委会会前将编辑论文摘要集, 会议期间交流的优秀论文将由专业委员会推荐在国内外相关学术期刊发表. 请参会代表在 2005 年 3 月 31 日前将论文摘要(A4 纸一页)通过 E-mail 传至组委会.

联系人: 张茂新 510642 广州天河五山 华南农业大学昆虫学系  
Tel: 020-85280301; E-mail: mxzhang@scau.edu.cn

胡飞 510642 广州天河五山 华南农业大学农学院  
Tel: 020-85280204; E-mail: hufei@mail.edu.cn

会议期间, 组委会将安排珠海和澳门生态农场考察. 欲访问香港的代表, 组委会将给予安排, 费用自理. 欢迎国内同行及感兴趣的专家学者参会. 会议第二轮通知将于 2005 年 4 月初发出.

中国生态学会化学生态学专业委员会  
2004 年 11 月 10 日