

·综述·

生物多样性与生态系统多功能性：进展与展望

徐 炜¹ 马志远¹ 井 新¹ 贺金生^{1,2*}

1(北京大学城市与环境学院生态学系, 北京 100871)

2(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008)

摘要: 全球变化和人类活动引起的生物多样性丧失将会对生态系统功能产生诸多不利影响, 如生产力下降、养分循环失衡等。因此, 始于20世纪90年代的生物多样性与生态系统功能(biodiversity and ecosystem functioning, BEF)研究一直是生态学界关注的热点。然而, 随着研究的深入, 人们逐步认识到生态系统并非仅提供单个生态系统功能, 而是能同时提供多个功能, 这一特性被称之为“生态系统多功能性”(ecosystem multifunctionality, EMF)。尽管有此认识, 但直到2007年, 研究者才开始定量描述生物多样性与生态系统多功能性(biodiversity and ecosystem multifunctionality, BEMF)的关系。目前, BEMF研究已成为生态学研究的一个重要议题, 但仍存在很多问题和争议, 如缺少公认的多功能性测度标准、生态系统不同功能之间的权衡问题等。本文概述了BEMF研究的发展历程、常用的量化方法、EMF的维持机制和不同研究视角下BEMF的关系。针对现有研究中的不足, 本文还总结了需要进一步深入研究的地方, 特别强调了优化EMF测度方法和研究不同维度生物多样性与EMF间关系的重要性, 以期对未来的BEMF研究有所帮助。

关键词: 生态系统功能; 物种丧失; 多功能性指数; 多功能

Biodiversity and ecosystem multifunctionality: advances and perspectives

Wei Xu¹, Zhiyuan Ma¹, Xin Jing¹, Jin-Sheng He^{1,2*}

1 Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871

2 Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008

Abstract: As global biodiversity losses accelerate, there is increasing evidence shows that there may be negative impacts on ecosystem functioning, such as declines in plant primary productivity and imbalances in nutrient cycling. Thus, it is critical to understand the relationship between biodiversity and ecosystem functioning (BEF). However, ecosystems can provide multiple functions simultaneously (ecosystem multifunctionality, EMF). Since 2007, the quantification of relationships between biodiversity and ecosystem multifunctionality (BEMF) has generated additional questions and controversies, such as the lack of consensus in appropriate multifunctionality indices and uncertain trade-offs among ecosystem functions. In this review, we briefly summarize the history of BEMF studies and the methods of EMF quantification, then outline the mechanisms of EMF maintenance and current research progress. We emphasize the importance of optimizing EMF quantifications and investigating the relationship between different dimensions of biodiversity and EMF. We also provide suggestions and directions for future research on BEMF.

Key words: ecosystem functioning; species loss; multifunctionality indices; multiple functions

1 从生物多样性与生态系统功能到生物多样性与生态系统多功能性

地球的最独特之处是存在生命, 而生命最奇妙

的特点是其多样性(Cardinale et al, 2012)。然而, 在全球范围内, 随着人类社会活动的加剧和气候变化, 生物多样性正以惊人的速度丧失。不断积累的证据表明, 生物多样性丧失会降低生态系统的功能和服

收稿日期: 2015-04-12; 接受日期: 2015-08-24

基金项目: 国家自然科学基金(C030301)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jshe@pku.edu.cn

务(Loreau et al, 2001; Hooper et al, 2005; Balvanera et al, 2006; Cardinale et al, 2006, 2011; Wagg et al, 2014), 如生产力下降、养分循环失衡、传粉能力下降等(Hooper et al, 2005; Cardinale et al, 2006, 2012; Wagg et al, 2014)。人类社会的幸福感依赖于生态系统提供的产品和服务, 而这些则直接来自于生态系统功能(ecosystem functioning) (Mooney et al, 2004)。因此, 生物多样性与生态系统功能(biodiversity and ecosystem functioning, BEF)之间的关系是生态学研究关注的热点之一。

事实上, BEF研究最早可追溯到达尔文时代, 那时, 乔治·辛克莱尔(George Sinclair)在英国贝德福德郡(Bedfordshire)对比了单作(monoculture)和混种(mixture)对植物生产力的影响, 结果发现物种多样性越高, 干草的产量也越高(Hector & Hooper, 2002)。之后, 研究者虽然意识到多样性会影响生态系统的过程或功能(Carlander, 1955), 但多数研究仍集中于多样性与生态系统稳定性的关系等方面(MacArthur, 1955; Elton, 1958; May, 1973)。1975年, Goodman发表了关于“多样性与稳定性”的综述, 之后BEF研究淡出了人们的视野。1992年, 在德国举行的主题为“生物多样性与生态系统功能(Biodiversity and Ecosystem Function)”的会议上, 生态学家才对BEF进行了新一轮的研讨(Schulze & Mooney, 1994)。同年6月, 在巴西举行了联合国世界环境与发展会议(United Nations Conference on Environment and Development), 研究者重新审视了生物多样性丧失对生态系统功能和动态及其提供的产品和服务产生的影响(Cardinale et al, 2012)。而1993年出版的专著*Biodiversity and Ecosystem Function* (Schulze & Mooney, 1993)为现代BEF研究奠定了基础(贺金生等, 2003)。随后, 出现了大量的BEF实验研究, 比较有代表性的有生态气候室(ecotron)实验(Naeem et al, 1994)、Cedar Creek野外实验(Tilman & Downing, 1994; Tilman et al, 1996, 2001)、微宇宙(microcosm)实验(McGrady-Steed et al, 1997; Naeem & Li, 1997)、美国加州草地实验(Hooper & Vitousek, 1997)、欧洲草地BEF实验(Hector et al, 1999)等。其中多数实验结果认为, 植物多样性越高, 群落生产力越高、生态系统稳定性和抗入侵能力等也越强(张全国和张大勇, 2003; Tilman et al, 2014)。

虽然如此, 学术界对BEF实验结果的解释仍存

在诸多争议, 主要表现在BEF实验设计的有效性、多样性对生态系统功能作用的机理、自然生态系统与实验生态系统所得结果的相关性等方面(Loreau et al, 2002)。例如, (1) Tilman等(1997)提出“抽样效应(sampling effect)”和“互补效应(complementary effect)”来解释生物多样性与植物生产力间的关系; (2) Huston (1997)认为生物多样性不是提高生态系统稳定性的原因, 稳定性增加是与多样性相关的“隐藏处理(hidden treatments)”的作用; (3) Aarssen (1997)提出在Cedar Creek生物多样性实验中有“选择效应(selection effect)”, 虽然与抽样效应原理相似, 但Loreau (1998)认为“选择效应”这一名词更加准确和普遍, 建议用它取代“抽样效应”这一名词; (4) Doak等(1998)指出植物多样性对初级生产力稳定性的作用(Tilman & Downing, 1994)可能是由于在分析过程中对变化的物种多度进行了统计平均(statistical averaging)而非种间生态位互补的作用; (5) Grime (1998)提出了质量比假说(mass ratio hypothesis), 认为生态系统功能在很大程度上取决于优势种的特性及其功能多样性。对这些问题的争论持续了很久, 也促使BEF研究取得了极大进步。特别是, 人们针对过去提出的多样性-生产力假说(Harper, 1977; Vandermeer, 1981)、多样性-稳定性假说(May, 1973; Tilman, 1999; Lehman & Tilman, 2000)和多样性-入侵性假说(Elton, 1958)进行了大量的实验, 试图能更好地解释它们的机理。

到2006年, 超过100个生物多样性实验的证据表明: 物种多样性与生产力呈正相关关系(Loreau et al, 2001; Tilman et al, 2001; Hooper et al, 2005; Cardinale et al, 2006)。经过多点实验(multisite experiments) (如BIODEPTH和Agrodiversity实验网络)和整合分析(meta-analysis) (Cardinale et al, 2006, 2007, 2011, 2012; Gross et al, 2014), 发现多样性对生态系统功能的作用具有普遍性。与此同时, 研究者发现: 在自然生态系统中, 种间作用、群落和生态系统间的反馈都需要较长的时间, 而多数实验因其时间短, 往往无法捕捉到这些作用, 从而低估了生物多样性对生态系统功能的作用(Cardinale et al, 2007; Fornara & Tilman, 2008; Reich et al, 2012; Mueller et al, 2013)。经过10年的Cedar Creek实验, 研究者发现多样性高的群落其时间稳定性显著高于多样性低的群落, 这种高的群落稳定性更多来自于群落生物

量随多样性的增加而显著地增加(远远超过了稳定性在时间上的差异), 而不是统计平均; 而单个物种的稳定性在较高的多样性下反而较低(Tilman et al, 2006)。多年的草地生物多样性实验提供了大量的证据: 当多样性逐渐增加时, 群落抵御入侵的能力会随之增强(Knops et al, 1999; Naeem et al, 2000; Zavaleta & Hulvey, 2004)。

随着实验数据的不断积累, 一系列的关键发现使BEF研究实现了里程碑式的发展, 许多之前的争论逐渐平息(Cardinale et al, 2012)。截至2009年, 已开展了600多项相关实验, 研究对象包括500多种淡水、海洋和陆地生物(Loreau et al, 2002; Cardinale et al, 2011), 已有数百篇相关研究论文发表。除了实验数量的增加, BEF研究还提出了一些相关的理论模型(Tilman et al, 1997; Kinzig et al, 2001; Tilman, 2004; Loreau, 2010; Liang et al, 2015), 并将其范围扩展至全球自然生态系统(Mora et al, 2011; Paquette & Messier, 2011; Maestre et al, 2012b)。人们对生物多样性与生态系统功能的关系有了一些共识(详见Cardinale et al, 2012)。

在过去10年间, 国内外已有很多关于BEF研究的综述文章(如刘峰等, 1999; Loreau, 2000; Loreau et al, 2001; 张全国和张大勇, 2003; Hooper et al, 2005; 江小雷等, 2010; Cardinale et al, 2012), Tilman等(2014)的综述再次对BEF过去的研究历程和未来的发展方向作了全面的展望。

BEF研究的深入使研究者逐步意识到生态系统能同时提供多项功能和服务的事实, 即生态系统多功能性(ecosystem multifunctionality, EMF) (Sanderson et al, 2004), 亦即生态系统同时维持多种生态系统功能和服务的能力(Hector & Bagchi, 2007; Maestre et al, 2012b), 或者说生态系统多个功能的同时表现(Byrnes et al, 2014a)。与此同时, 如何量化多样性丧失对EMF的影响, 以及生物多样性对多个生态系统功能的响应与其对单个生态系统功能的响应是否一致等问题应运而生(Byrnes et al, 2014a)。在2007年之前, 大部分BEF研究都只考虑了生物多样性对单一生态过程的影响(Hector & Bagchi, 2007), 即使有研究测定了多个生态系统功能, 但对每个功能仍是独立地进行分析(Gamfeldt et al, 2008)。Hector和Bagchi (2007)首次定量分析了生物多样性对多个生态系统过程的影响, 发现维持生态系统多

功能性比维持单个生态系统功能需要更多的物种。由此, 生物多样性与生态系统多功能性的研究才受到人们的关注, 逐渐成为当前生态学研究热点。

目前, 与生物多样性对单个生态系统功能影响的探索相比, 关于生物多样性与生态系统多功能性(biodiversity and ecosystem multifunctionality, BEMF)研究的数据仍相对缺乏(Byrnes et al, 2014a), 但也已有一些显著进展, 主要表现在时空尺度、实验设计、测度多功能性的方法等方面。表1列出了当前BEMF研究的热点文献。主要的研究结论如下:

(1)在不同的时空尺度、环境条件下, 维持生态系统多个功能比单个功能需要更多的物种(Hector & Bagchi, 2007; Gamfeldt et al, 2008; Zavaleta et al, 2010; Isbell et al, 2011; Peter et al, 2011; Maestre et al, 2012a, b; Perkins et al, 2015)。

(2)多功能冗余(multifunctional redundancy)比单功能冗余(single functional redundancy)程度低(Gamfeldt et al, 2008; Peter et al, 2011; Miki et al, 2014)。所谓功能冗余是指有些物种在群落或生态系统中具有相似的功能, 这些物种的替代对生态系统功能的影响很小(Lawton & Brown, 1994)。单功能冗余即单个功能的冗余, 也就是常说的功能冗余; 多功能冗余即多个功能的冗余, 也就是不同物种具有一种以上相似功能的情况。

(3)对单个生态系统过程、功能或尺度分析的结果, 往往会低估生物多样性对生态系统功能的作用(Eisenhauer et al, 2012; Maestre et al, 2012b; Bowker et al, 2013; Pasari et al, 2013; Wagg et al, 2014; Lefcheck et al, 2015)。随着所考虑的功能数的增加, 多样性对多功能性的作用会变得越来越重要(Lefcheck et al, 2015)。

(4)多功能性比单个功能更易受到物种丧失的影响(Hector & Bagchi, 2007; Gamfeldt et al, 2008)。

(5)不同营养级的物种丰富度对多功能性的影响不同, 食草动物的物种丰富度比植物物种丰富度对多功能性的影响更大(Lefcheck et al, 2015)。

然而, BEMF研究仍存在许多问题, 如缺少公认的测定多功能性指数的测度标准(Bradford et al, 2014b; Byrnes et al, 2014a); 生态系统不同功能之间的权衡(trade-off)制约着多功能性的客观评价(Vinebrooke et al, 2004; Zavaleta et al, 2010, Byrnes

表1 生物多样性与生态系统多功能性(BEMF)热点文献
Table 1 Key references on biodiversity and ecosystem multifunctionality (BEMF)

序号 No.	文献 References	备注 Remarks
1	Sanderson et al, 2004	首次提出多功能性的概念。This paper firstly defined multifunctionality.
2	Hector & Bagchi, 2007	第一次定量分析了生物多样性同时对多个生态系统过程的作用, 引发BEMF研究热潮。This paper first quantified the effects of biodiversity on multiple ecosystem processes, and evoked research climax of BEMF.
3	Gamfeldt et al, 2008	提出一个概念模型来探讨物种丧失对生态系统多个功能的影响; 证明多功能冗余比单功能冗余程度低。This paper proposed a conceptual model to address how species loss affects overall ecosystem functioning and demonstrated that multifunctional redundancy was generally lower than single functional redundancy.
4	Zavaleta et al, 2010	第一次在多个时间尺度上探讨生物多样性与生态系统多功能性的关系。This paper studied the relationships between biodiversity and ecosystem multifunctionality at multiple temporal scales.
5	Isbell et al, 2011	评估生物多样性与生态系统多功能性的关系时, 第一次同时考虑了不同的时间、地点、功能和气候变化等因素。This study first considered multiple times, places, functions or climate change scenarios in the evaluations of the relationships between biodiversity and ecosystem services.
6	Maestre et al, 2012b	第一次研究全球干旱地的植物物种丰富度和生态系统多功能性的关系。This paper first investigated the relationships between plant species richness and ecosystem multifunctionality in drylands at global scale.
7	Maestre et al, 2012a	第一次通过实验探讨关键群落属性(物种丰富度、群落物种组成、均匀度和空间格局)同时改变对生态系统多功能性的影响。This paper first investigated the effects of simultaneously changes in key community traits (e.g., species richness, community components, evenness, and spatial patterns) on ecosystem multifunctionality.
8	Pasari et al, 2013	第一次研究了多个尺度的生物多样性对生态系统多功能性的影响。This paper first studied the relationships between several scales of BEMF.
9	Byrnes et al, 2014a	利用BIODEPTH实验数据和R软件的multifunc程序包系统综述了当前BEMF研究中存在的问题, 首次提出多阈值法。This paper systematically reviewed the challenges and solutions in current BEMF studies and first quantified EMF with multiple threshold approach using data from the BIODEPTH experiment and the <i>multifunc</i> packages in R.
10	Wagg et al, 2014	通过改变土壤群落多样性实验, 提出土壤生物多样性和土壤群落组成决定生态系统多功能性。This study demonstrated that soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality by manipulating soil community biodiversity.
11	Perkins et al, 2015	第一次研究了变化环境下生物多样性与生态系统多功能性的关系。This paper first studied the relationships between biodiversity and ecosystem multifunctionality in a changing environmental scenario.
12	Valencia et al, 2015	首次研究了功能多样性与生态系统多功能性的关系。This paper first studied the relationship between functional diversity and ecosystem multifunctionality.
13	Lefcheck et al, 2015	第一次系统分析了不同分类群、营养级和生境条件下生物多样性对生态系统多功能性的作用。This study presented the first systematic investigation of biodiversity's effect on ecosystem multifunctionality across multiple taxonomy, trophic levels, and habitats.

et al, 2014a); 缺少在不同时空尺度上的研究 (Maestre et al, 2012b; Pasari et al, 2013); 有关地下BEMF的研究相对缺乏(Bradford et al, 2014a; Wagg et al, 2014)等。

本文通过分析当前BEMF的研究进展, 对该领域已取得的主要成果及存在的问题进行了总结, 并对该领域今后的发展方向提出了建议, 希望对未来BEMF的研究有所帮助。

2 生态系统多功能性的测度

多功能性的测度是研究BEMF的一个关键步骤, 如何用恰当的方法测度多功能性一直是BEMF研究的技术难点。由于生态系统的复杂性及其所提供功能的多样性, 研究人员对生态系统多功能性的量化至今仍未达成共识。现有方法多从生态系统功能的不同角度出发, 如多样性高的群落是否比多样性低的群落具有更高的多功能性; 多个生态系统功

能的平均水平与生物多样性之间的关系; 超过某一水平的生态系统功能数是否会随着生物多样性的增加而增加等(Byrnes et al, 2014a)。

目前, 国际上常用的多功能性测度方法主要包括: 单功能法(single-function approach) (Duffy et al, 2003)、功能-物种替代法(turnover approach) (Hector & Bagchi, 2007)、平均值法(averaging approach) (Hooper & Vitousek, 1998)、单阈值法(single threshold approach) (Gamfeldt et al, 2008)和多阈值法(multiple-threshold approach) (Byrnes et al, 2014a); 此外, 还有一些比较新颖的方法, 如直系同源基因法(orthologous approach) (Miki et al, 2014)和多元模型法(multivariate model approach) (Dooley et al, 2015)。

上述测度方法对BEMF研究有很大的促进作用, 但是, 方法上的不统一也阻碍了不同研究之间的相互比较, 在很大程度上限制了对BEMF的进一

步探索。此外,每种方法也存在相应的不足,研究者在选择时往往会顾此失彼,不利于进一步寻找BEMF的潜在关系。

鉴于这一现状,为帮助研究者更深入地了解并根据研究问题选择恰当的方法来测度多功能性,我们已对这些方法的原理和优缺点进行了系统的整理和归纳(详见徐炜等,2016),以供研究者参考。

3 生态系统多功能性的维持机制

与单个生态系统功能相比,维持生态系统多功能性是否需要更高水平的生物多样性?这一问题引发了研究者对多功能性维持机制的探讨。

Hector和Bagchi (2007)首次定量分析了生物多样性同时对多个生态系统过程的作用。他们利用欧洲草地BEF实验(BIODEPTH)数据,通过计算功能-物种替代率来量化多功能性,对7项生态系统过程的指标进行了统计分析。该研究表明,维持生态系统多功能性需要更多的物种,而基于独立过程的研究会低估维持生态系统多功能性所需的物种数量。该项研究开创了定量分析生物多样性与生态系统多功能性的先河,对BEMF研究具有重要意义。但该研究也有不足之处:虽然首次量化了生态系统多功能性,但因其量化方法复杂,在BEMF研究中未能得到普遍应用。此外,诚如作者所指出,除植物多样性以外的生物类群,如细菌、菌根真菌等对生态系统多功能性也有潜在影响,但该研究中并未涉及。随着新一代测序技术的发展,微生物生物多样性必将成为BEMF研究的热点。

Gamfeldt等(2008)提出了一个概念模型来探索物种丧失对生态系统综合功能即生态系统多功能性的影响,并定义了一种新的互补性类型,即多个功能之间的互补(multifunctional complementarity)。他们发现,由于多功能间的互补性,整体功能比单个功能更易受物种丧失的影响。除此之外,生物多样性对生态系统多功能性的正效应可以通过物种对不同过程的贡献和(或)物种间的相互作用来加强,因此,维持多功能性需要更高水平的生物多样性。

Hillebrand和Matthiessen (2009)基于前人的研究(Hector & Bagchi, 2007; Gamfeldt et al, 2008),通过理论分析认为:生物多样性对生态系统多功能性的影响比对单个功能的影响更大。为避免低估多样性对多功能性的作用,需要考虑功能之间的权衡及

不同功能随时间或空间的变化。

Zavaleta等(2010)利用美国Cedar Creek野外实验数据,通过单阈值法量化多功能性,第一次在多个时间尺度上分析了群落生物多样性与生态系统多功能性的关系。该研究发现,当考虑的功能数量增加时,不同的功能组合所需的最小物种丰富度也随之增加。然而,不管多样性的高低,功能之间的权衡(如生态系统的生产力和抗逆性不可能同时处于高水平状态(Díaz et al, 2004))使得任何一个群落类型都不可能同时提供多种高水平的生态系统功能。因而,维持多功能性不仅需要比单个功能更高的物种丰富度,而且还需要多样化的群落类型。

Maestre等(2012b)以平均值法量化多功能性,首次在全球尺度上对干旱区的自然生态系统进行研究,评估了生物多样性与生态系统多功能性的关系,同样得到多功能性与物种丰富度显著正相关的结论。同年,Maestre等(2012a)又通过2个微宇宙实验来探索除物种丰富度外,群落其他属性对维持多功能性的相对重要性。该研究发现,维持多种生态系统功能的概率随物种丰富度的增加而增加,但是物种丰富度的作用在很大程度上受群落属性如物种均匀度、物种组成和空间格局的调节,说明物种丰富度不是驱动多功能性的唯一生物因素,群落属性的组合也会影响多功能性。

Lefcheck等(2015)通过对94个生物多样性实验的整合分析,第一次系统地分析了不同分类群、不同营养级和不同生境条件下生物多样性对生态系统多功能性的作用。该研究使用了3种方法(功能-物种替代法、平均值法和多阈值法)来量化多功能性。研究表明,物种丰富度高的群落能使更多的功能维持在较高的水平;食草动物物种丰富度对多功能性的影响比植物物种丰富度的影响更大,这一现象在水生和陆生生境中相似。总的来讲,生物多样性对多功能性的作用会因所考虑的功能数量的增加而增强。因此,以前专注于单个功能或分类群的研究低估了生物多样性对生态系统功能的重要性。

综上,维持生态系统多功能性比维持单个生态系统功能需要更高的生物多样性,或者说对单个功能或分类群的研究会低估维持生态系统多功能性所需的物种丰富度。同时,物种丰富度并非影响生态系统多功能性的唯一因素,其作用也受群落其他

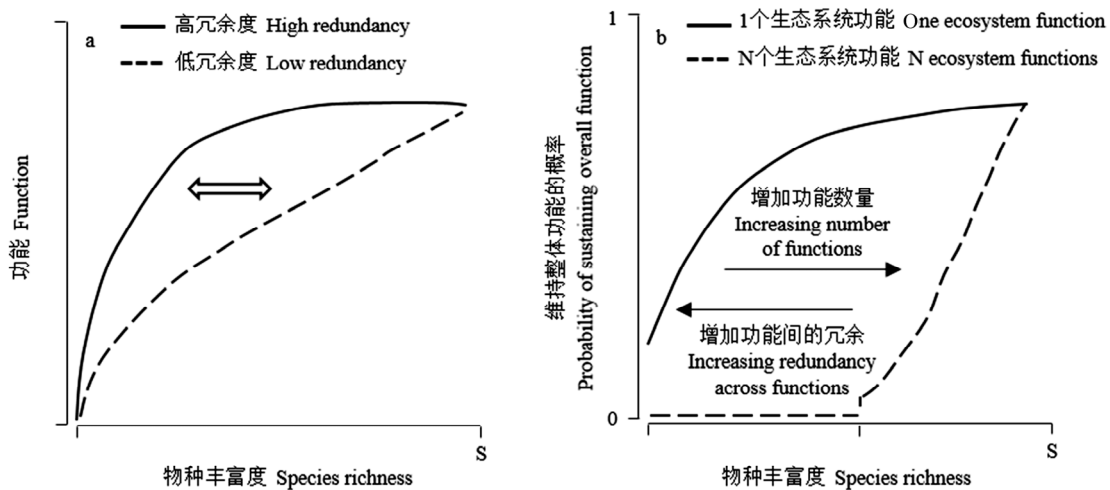


图1 物种丰富度与生态系统功能的关系随冗余度的变化。(a)物种丧失对假想群落的影响。实线表示当丧失的每个物种都是群落中存在的最有效率的物种时,功能丧失最大化(物种丰富度由高转低时)。箭头和虚线表示随着冗余的变化,物种丧失对生态系统功能影响的变化。(b)此图表示概念上维持整体功能的概率如何依赖于功能的数量和物种间多功能冗余的程度。随着某些功能的特化,多个功能将比单个功能更易受到物种丧失的影响,这种敏感性将随着冗余度的降低而增加(修改自 Gamfeldt et al, 2008)。

Fig. 1 The relationship between species richness and ecosystem functioning changes with redundancy. (a) The effect of species loss on hypothetical communities. The solid line represents maximum loss in function if each species lost is the most efficient species of the ones remaining in the community (as we move from high to low species richness). The arrow and the dashed line indicate how the influence of species loss on ecosystem function shifts with changing redundancy. (b) A conceptual model of how the probability of maintaining overall functioning depends on both the number of functions and the degree of multifunctional redundancy across species. With some functional specialization, multiple functions will always be more susceptible to species loss than single functions. This susceptibility will increase with decreasing redundancy (Adopted from Gamfeldt et al, 2008).

属性的调节,在未来的研究中需要更加重视。

4 生态系统多功能冗余

在自然或人工构建的群落中,一些物种具有相同的生态学功能,从而造成组成群落的物种存在功能上的冗余。这一概念的提出主要基于物种能够提供多个功能,而这些功能之间又存在权衡或互补(Gamfeldt et al, 2008)。

Gamfeldt等(2008)通过分析基于单作的5个实验数据集,发现多功能冗余通常比单功能冗余程度低;与植物群落相比,微生物群落的多功能冗余程度较高。当功能数量增加时,物种之间的功能互补会降低多功能冗余度。物种丧失对生态系统功能的影响会随冗余度的改变而改变:在一个假想群落中,当冗余度较高时,物种丰富度的降低最初对生态系统功能没有显著影响,但物种持续减少达到某一临界值后,生态系统功能随物种丰富度的降低而下降,并且下降的速度随物种的减少而逐渐加快;当冗余度较低时,生态系统功能随物种丰富度的降

低而逐渐下降(图1a)。对于某些专一化功能,多功能比单个功能更倾向于受到多样性丧失的影响,这种倾向性随冗余度的增加而增加。多功能冗余意味着不同功能间的正向共变,也就是不同物种提供的功能能够相互促进。一种极端的情况是每个物种对每个功能同等重要,在这种情况下,不同功能和各物种很好地联系,某个物种丧失对生态系统整体功能的影响与对单个功能的影响相同;另一种极端则是一个物种仅支持一种功能,与其他功能无关,当物种数少于功能数时,维持生态系统整体功能的概率为0(图1b);而真实的物种集合其冗余程度在这两种极端情况之间。因此,当物种属性不发生共变并且不同的功能依赖于不同的物种时,生态系统的整体功能更易受到物种丧失的影响;同时,生态系统功能丧失的概率随着所考虑的不同功能数的增加而增加(图1b)。

Peter等(2011)通过控制生物膜上的微生物群落结构,用分子指纹法来识别群落的组成,以单阈值法量化多功能性,发现微生物物种对环境的适应能

力会影响多功能性冗余, 微生物群落多样性的减少对多功能性的影响比对单个功能的影响程度要大得多。可见, 微生物群落的多功能冗余比过去基于单个功能的实验和观测(Wohl et al, 2004)所得出的结果要低得多。

Miki等(2014)开发了一种新颖的理论研究方法, 通过对比分析微生物基因组数据库(MBGD), 定量评估了微生物群落的多功能性。他们以直系同源基因丰富度作为量化微生物群落多功能性的指标, 通过群落模拟实验证明, 多功能冗余程度通常很低, 且比单功能冗余程度更低, 这与其他研究(Danovaro et al, 2008; Gamfeldt et al, 2008; Peter et al, 2011)的结果一致。

以上研究说明, 多功能冗余在陆地植物和微生物群落中普遍存在, 且多功能冗余往往是有限的, 比单功能冗余程度低。多功能冗余在不同的区域和生境中表现不同, 具有很强的环境依赖性(Miki et al, 2014)。冗余度决定着生态系统整体功能对物种丧失的响应, 在生物多样性丧失的背景下, 为确保生态系统具有较高的综合功能, 需要考虑多功能冗余的程度(Gamfeldt et al, 2008)。此外, 有研究表明, 即使在冗余程度很高的群落中, 某些稀有种提供的功能仍是十分脆弱的, 一旦这些物种消失, 它们提供的功能也将随之丧失(Mouillot et al, 2013)。因此, 稀有种的物种丰富度对一个生态系统的多功能性也可能有很大影响, 未来应当加强这方面的研究。

5 土壤生物多样性和生态系统多功能性

阐明地下生物多样性丧失给生态系统功能可能带来的影响至关重要, 因为土壤分类单元(soil taxa)中的生物几乎参与了每一个生物地球化学循环并在其中扮演了关键的角色, 让地球成为一个适于居住的星球(Falkowski et al, 2008; Wall & Bardgett, 2013)。但到目前为止, 大多数的研究集中于地上生物多样性丧失的生态学影响(Wagg et al, 2014), 对土壤BEMF的研究相对缺乏。

Bradford等(2014a)根据他们早期在典型草地生态系统中控制土壤动物群落组成与施外源氮素相结合的实验(Bradford et al, 2002), 研究了土壤群落改变对生态系统过程和多功能性的影响。他们使用了3种方法(平均值法, 单阈值法和多阈值法)来量化多功能性, 发现土壤群落的功能复杂性(用土壤中

含有的有机体区系表示, 当只有微生物和微型土壤动物区系时, 表示功能复杂性低, 当只有大型土壤动物时, 表示功能复杂性高)对不同方法得出的多功能性指数均有促进作用。然而, 所测定的5个生态系统过程中, 只有2个过程对微生物群落功能复杂性的增加有正向响应, 其他3个过程表现出负的或没有显著响应。此外, 没有任何一个过程对群落功能复杂性和氮处理的响应与这些多功能性指数一致, 由此他们认为多功能性指数会模糊群落和关键生态系统过程间存在的关系; 当土壤群落组成改变时, 3个多功能性指数都随着土壤动物种类的减少而降低, 但单个功能对此的响应则不尽相同。因此, Bradford等(2014a)认为在将多个功能综合得到的多功能性指数用于描述生态系统的整体功能时要谨慎。

对此, 学者之间有不同的看法。Bradford等(2014a)认为只有每个功能都与土壤群落复杂性呈正相关时, 多功能性指数与土壤群落复杂性之间的正相关关系才有意义, 否则该正向关系不能代表整个生态系统对土壤群落复杂性增加的反应。Byrnes等(2014b)则认为多功能性指数可同时多个生态系统功能进行测度, 其反映的是这些功能的整体水平, 并不代表所有功能对任意的驱动因素(如微生物群落的复杂性)都表现出相同的响应, 据此, 他们认为Bradford等(2014a)的结论曲解了多功能性的概念, 正确的推论应是群落复杂性增加将使多功能性增加, 但不能使所有的功能同时最大化。Bradford等(2014b)在对Byrnes等(2014b)的回复文章中, 虽然承认多功能性并不需要所有功能都与群落复杂性正相关才是有效的, 但是这仍不能解决研究中发现的问题, 即一个简单的多功能性指数不能恰当地描述多样性与多个生态系统功能的关系, 因为有的功能对多样性的响应是依赖于环境条件的。因此, 现在的挑战仍是开发具有更强解释力的多功能性测度指数。

上述争论是针对多功能性指数的应用和开发进行的, 但关于土壤群落生物多样性的减少是否会对一个生态系统的综合表现造成影响仍然没有明确的答案。为此, Wagg等(2014)通过微宇宙实验, 在典型草原群落中建立了物种组成和多样性不同的土壤动物、微生物群落, 并检验它们对8个生态系统功能的作用。该研究以平均值法量化生态系统多功

能性。实验结果表明,生物多样性丧失和土壤群落组成的简单化会降低生态系统的多功能性,并且随着时间的推移会表现出越来越强的抑制作用;所测得的生态系统多功能性与土壤生物多样性指数有很强正向线性关系,表明土壤群落组成是调节生态系统功能的关键因子。此外,该实验还发现植物多样性随着土壤生物多样性的降低和土壤微生物群落的简单化而降低。而20年来的生物多样性研究已经证明,在大部分生态系统中,地上植物多样性是生态系统功能的关键驱动者(Tilman et al, 1996; Balvanera et al, 2006; Hector & Bagchi, 2007; Zavaleta et al, 2010),因此,土壤生物多样性下降和土壤群落组分的变化对维持生态系统多功能性的一系列生态系统过程均有影响。

van der Heijden等(2015)根据Hector和Bagchi(2007)的功能-物种替代法对早期实验数据进行分析发现:丛枝菌根真菌和外生菌根真菌与多个生态系统功能如植物生产力、凋落物分解等相关,且对很多生态系统过程(如植物对P的摄取)的贡献很大,对某些过程的贡献甚至可达90%。因此,菌根真菌的存在能显著提高生态系统的多功能性。此研究也验证了Wagg等(2014)的实验结果,即土壤生物多样性与生态系统多功能性之间存在正相关关系。

以上关于土壤生物多样性和生态系统多功能性的研究表明,土壤群落组成对生态系统多功能性的维持和调节具有普遍且重要的作用,高的土壤生物多样性有助于提高和维持生态系统多功能性。此外,对于多功能性指数的原理和应用的争议将大大推进对生态系统多功能性的准确量化。

6 不同时空尺度下的BEMF研究

在一个生态系统中,究竟需要多少个物种来维持其功能和服务,研究者们仍然有不同的观点(Duffy, 2008; Ridder et al, 2008)。如果仅考虑某个因素如不同时间、地点、功能或环境的差异,则大多数物种都能提高生态系统功能,但以前的研究没有同时考虑这些因子的时空变异(Isbell et al, 2011)。此外,BEF实验常常在小尺度下,通过测定有限数量的功能来研究生物多样性与生态系统功能的关系,但是这与实际存在的生物多样性或生态系统功能和服务的尺度并不匹配(Pasari et al, 2013)。研究生物多样性如何在多个尺度下提高生态系统功能对

保护、管理和恢复多功能的生态景观非常重要,但目前相关研究还很少。

Isbell等(2011)利用17个草地多样性实验的数据,首次同时考虑了不同时间、地点、功能和环境变化等因素,研究结果表明,物种对生态系统功能的影响受时间、地点和环境条件的限制。该研究还发现,在不同年份维持一个功能所需的物种与一年中维持多个功能所需的物种不完全相同。该研究结果表明,在变化的环境下,在多个时间和地点维持多个功能需要更多的物种。

为了调查局域物种丰富度(α 多样性)、群落间物种组成的特异性(β 多样性)及更大尺度上的物种丰富度(γ 多样性)与生态系统多功能性的关系,Pasari等(2013)利用10年的Cedar Creek野外实验数据,根据每个实验景观下的实验群落,从3个多样性水平(α 、 β 和 γ)研究生物多样性,其中每个景观包含8个生态系统功能。该实验以单阈值法和一种独特的多功能性量化方法(即每个实验景观下,所有功能的平均值减去标准偏差作为多功能性指数)来测定多功能性。研究发现,在不同年份3个水平的多样性都对多功能性有显著的正效应。当单独检验 α 、 β 和 γ 多样性对多功能性的影响时,不同水平的多样性对多功能性的影响以及不同水平多样性之间的相互作用变得更加明显。 α 多样性对多数功能和多功能性有很强正效应,而 β 和 γ 多样性的这种正效应则只出现在多个功能被同时考虑时。此研究不仅说明了区域物种丰富度对生态系统多功能性的重要性,而且强调了以前常被忽视的 β 和 γ 多样性对多功能性的重要作用。例如,研究者发现,更高的 β 多样性可以降低多功能性的变异。因此,要维持生态系统多功能性,除了保护重要的物种之外,还需要多种群落镶嵌在多样的景观中。当然,此类控制实验的不足也是显而易见的。由于实验中每个小区的群落是随机组合的,实验的结果可能会受最初生物多样性组合过程的影响,有些实验群落可能只是因为其中的物种不能很好地适应当地环境而表现出较低的功能多样性,而这在自然群落中很少出现。因此,该实验报道的 β 多样性的作用可能是保守的。另一方面,因为最初的实验设计限制了这些实验景观的 α 和 γ 多样性,也可能使实验的结果趋于保守。

综上,在不同时间、地点或尺度上,维持生态系统多功能性比在同一时间、地点或尺度上维持单

个生态系统功能需要更高的生物多样性。不同多样性水平对多功能性的作用存在差异,在重视 α 多样性的同时,要充分利用 β 和 γ 多样性,以更好地维持生态系统多功能性的稳定。

7 全球变化下的BEMF研究

环境变化和生物多样性丧失是自然生态系统的主要威胁(Millennium Ecosystem Assessment, 2005; IPCC, 2014),在全球变化的大背景下,维持生态系统功能仅需要少量物种还是需要很多物种,这个问题仍没有明确的答案(Perkins et al, 2015)。在世界范围内,研究者预测许多生态系统的物种丧失和环境温度将同时增加,因此,理解物种丧失和增温之间的相互关系,对预测未来生态系统的功能水平十分重要(Cardinale, 2011)。

Perkins等(2015)以多阈值法来量化多功能性,通过测定不同温度下的不同动物组合对5个生态系统关键过程的影响,首次明确量化了多种环境背景下BEMF的关系。该研究表明,在不同温度下,维持多功能性比维持单个过程需要更高的生物多样性,这也意味着以前的研究可能低估了在变化环境下生物多样性对维持生态系统功能的重要性。此外,该研究还发现,尽管物种丰富度对单个过程常常只有微不足道的作用,但当同时考虑多种过程和不同的环境条件时,物种丰富度就变得非常重要。也就是说,与以前BEF实验的推断相比,生态系统多功能性更依赖于生态系统多样性及其背景环境,强调了在不同环境条件下测定多功能性的重要意义。当然,类似实验的不足之处也很明显,那就是自然演替形成的群落可能会对环境产生适应性,如出现能耐受较高温度的物种等(Woodward et al, 2008)。因类似实验持续时间较短,结果可能会高估温度对生态系统多功能性的影响。

对于干旱、半干旱、半湿润的生态系统来说,它们不仅要经受全球变化的影响(Maestre et al, 2012b, c),而且还伴随着沙漠化(Maestre et al, 2012b)和灌木入侵的影响(Eldridge et al, 2011),尤其值得一提的是灌木入侵也是全球旱地面临的主要问题之一(Knapp et al, 2008; Maestre et al, 2009; Li et al, 2013)。Maestre等(2012b)对全球干旱区的研究发现,在更寒冷和含沙量大的地区,生态系统多功能性更高;随着平均温度的增加,在旱地生态系统中,与

C、N、P循环相关的多个功能将会降低,而植物物种丰富度可能对维持与C循环和N循环相关的生态系统功能非常重要。研究结果还表明,除了气候和非生物因子的影响外,植物多样性是干旱区生态系统多功能性非常重要的驱动因素,故而保护植物多样性对缓解气候变化和沙漠化的负面影响非常重要。

Valencia等(2015)沿干旱梯度对西班牙中部到东南部的45个地点进行调查,估算了干旱程度和灌木入侵对地中海地区群落功能和结构的影响;以平均值法量化多功能性,估计了这些功能属性如何影响生态系统的多功能性。该研究发现,植物个体大小特征(如植物高度或侧向扩展)和叶片属性(如叶面积和叶片干物质含量)能较好地解释灌木入侵对多功能性的影响;高的功能多样性能提高生态系统多功能性对干旱的抵抗力。这与之前的研究结果(Maestre et al, 2012b)一致。

以上研究表明,在变化的环境条件下,多功能性的维持对多样性的要求比过去所认为得更高,因而,在全球变化不断加剧的情况下,物种丧失速度不断加快,生态系统多功能性的维持面临着更大的风险。同时,对物种多样性以外的其他多样性(如功能多样性)(Valencia et al, 2015)与生态系统多功能性的研究有助于更好地理解生物多样性与生态系统多功能性之间的关系。在干旱区,通过维持和提高植物群落多样性和功能多样性也许可以缓解持续的全球变化对干旱区生态系统多功能性的负面影响。

8 问题与展望

8.1 生态系统多功能性综合评价指标的优化

建立能够合理解释生态系统各功能综合响应的多功能性指标具有重要意义(Bradford et al, 2014b)。目前已经发展了若干种不同的测度方法来量化多功能性,但每一种方法仅侧重于多功能性的某一方面(Byrnes et al, 2014a),仍未得到公认的多功能性测度标准。此外,对于多功能性指标能否正确地反映生态系统对群落复杂性增加的响应还存有争议。Bradford等(2014b)提出,由于对生态系统单个功能响应的不一致,多功能性指标可能会错误地评价生态系统对多样性增加的响应,而Byrnes等(2014b)则反对这一观点。

与传统的BEF实验相比,生态系统多功能性的野外实验数据仍相对缺乏(Byrnes et al, 2014a)。因此,当前的重点是建立通用的分析框架来更好地对比各实验研究,以整合利用更多的数据信息(Byrnes et al, 2014a)。合理的多功能性评价指标应赋予各项功能不同的权重,剔除无关的功能,其研究框架应同时涵盖单个功能和整体功能,以揭示单个功能对多功能性的影响(Bradford et al, 2014b; Byrnes et al, 2014a)。为实现这个目标,还需要不断优化多功能性的量化方法,直到找出一种被人们普遍接受的测度标准。

8.2 生态系统功能之间的权衡

有研究认为,生物多样性与生态系统多功能性的关系至少受到两种重要权衡的影响(Gamfeldt et al, 2008): 一是由于某些功能间的排斥作用,单一群落很难同时维持多个特定功能,例如生产力和抗逆性常常是负相关的,因此很难或不可能同时最大化(Grime, 1974); 二是不同的功能需要不同物种丰富度或组成的群落来使其最大化(Vinebrooke et al, 2004),如不同乡土物种的组合能使其对入侵物种的抵抗力最大化(Zavaleta et al, 2010)。Kariva等(2007)指出,重要的生态系统功能间常常存在权衡关系,即一个功能(如生物量)的增加可能会伴随另一个功能(如对疾病的抵抗力)的降低。研究表明,权衡作用限制了大多数物种组合的某些功能达到较高水平,如高生产力与高抗旱性很难同时达到最高水平(Grime, 1974; Díaz et al, 2004)。此外,群落中可能有一些功能相似的物种,它们能提供少数较高水平的功能;或者具有功能多样性的物种,它们能同时提供较高水平的不同功能(Zavaleta et al, 2010)。

由于功能间的相关性除受多样性或物种组成的影响外,还受微生物驱动的营养循环的影响,所以有必要弄清各功能间是否具有相互作用(Byrnes et al, 2014a)。常用的对单个功能的研究方法往往会忽视生态系统过程之间的权衡,导致研究者对多样性如何影响生态系统功能的理解受到限制甚至产生偏见(Byrnes et al, 2014a)。与单作的物种相比,不同功能之间的权衡会导致生态系统提供多个功能的能力降低(Zavaleta et al, 2010; Gamfeldt et al, 2013),这会使得多样性对多功能性的作用小于其对单个功能的作用。Byrnes等(2014a)认为,可以用一些系统模型方法例如结构方程模型(structural

equation modelling)来解决功能之间的相互作用问题;为了得到完全正交的过程或将一系列的功能降低到几个综合成分,可以通过验证性因子分析(confirmatory factor analysis) (Bollen, 2014)建立一个模型来分析观测的功能与背后隐藏的未测量的功能间有何关系,用因子得分来代替所测量的功能进行后续分析,或者也可以用主成分分析(principle components analysis)或其他降维的方法来处理。

功能间的权衡关系制约着多功能性的客观评价,在未来的研究中必须考虑其影响。

8.3 不同时空尺度下BEMF及其影响因素的研究

生物多样性提升了生态系统维持多个功能如碳汇、生产力、养分库的积累的能力,但这些研究一般是基于少数生态系统的小尺度受控实验,且主要集中在北美和欧洲(Hector & Bagchi, 2007; Gamfeldt et al, 2008; Zavaleta et al, 2010; Isbell et al, 2011; Maestre et al, 2012b),缺少在全球尺度下的自然生态系统中以及从多个时间尺度上评估生物多样性和多功能性关系的研究(Maestre et al, 2012b)。此外,生物多样性并非生态系统功能的唯一驱动因素,它同时还受其他生物和非生物因素的影响(Godbold & Solan et al, 2009; Maestre et al, 2012a),因此,需要在不同时间对不同地点、不同尺度的生态系统进行整合研究,这些研究地点的空间差异应能充分体现资源可利用性、非生物因子、物种丰富度和物种组成等因素(Wardle & Jonsson, 2010)的影响。

8.4 地下生物多样性与生态系统多功能性

到目前为止,因地下生物多样性研究较为困难,如大量微生物类群的功能并不明确;高通量测序数据量大,分析过程复杂等,大多数的研究集中于地上生物多样性丧失的生态学影响。而地球上很大一部分生物隐藏在地下(Wagg et al, 2014),土壤生物类群在几乎所有的生物地球化学过程中均有着至关重要的作用(Falkowski et al, 2008; Wall & Bardgett, 2013),其多样性的丧失可能严重影响生态系统功能,如植物的养分获取能力、地上-地下群落的养分循环等(Helgason et al, 1998; van der Heijden et al, 2008; Wall et al, 2010; de Vries et al, 2013)。但现在的地下生物多样性研究主要集中在特定群落,如土壤微生物、菌根真菌、土壤动物等,以及野外大尺度的相关分析,土壤生物多样性和生态系统功能的一般关系尚不明确。不同研究结果表明,土壤生

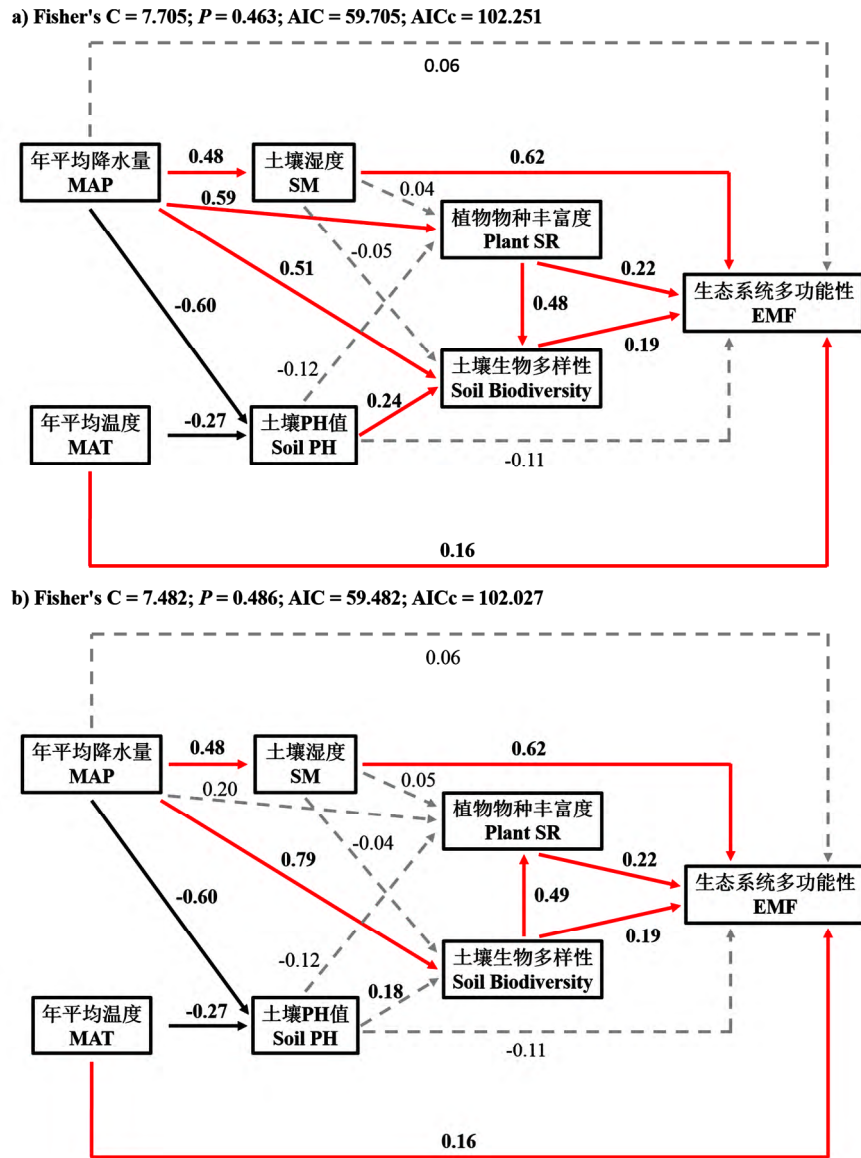


图2 以气候、土壤和生物多样性的分段结构方程模型作为生态系统多功能性的预测因素。(a)和(b)分别代表2种假设:(a)表示植物物种丰富度驱动地下生物多样性(土壤生物多样性)时的情况;(b)表示地下生物多样性驱动植物物种丰富度时的情况。黑色实线箭头表示正向路径($P < 0.05$),灰色实线箭头表示负向路径($P < 0.05$),灰色虚线箭头表示不显著的路径($P > 0.05$)。图中的路径系数为标准化的效应值。通过Shiplely检验的d分离法评估了分段结构方程模型的拟合效果:分别是费希尔C统计(如果 $P > 0.05$,那么没有路径丢失,模型拟合效果好)和AIC标准。MAP,年平均降水量;MAT,年平均温度;SM,土壤湿度;Plant SR,植物物种丰富度(修改自Jing et al, 2015)。

Fig. 2 Structural equation models (SEM) of climate, soil and biodiversity as predictors of ecosystem multifunctionality (EMF), represented by two hypotheses: (a) plant species richness drives belowground biodiversity (soil biodiversity), and conversely, (b) belowground biodiversity drives plant species richness. Solid black arrows represent positive paths ($P < 0.05$, piecewise SEM), solid gray arrows represent negative paths ($P < 0.05$, piecewise SEM), and dotted gray arrows represent non-significant paths ($P > 0.05$, piecewise SEM). We report the path coefficients as standardized effect sizes. Overall fit of piecewise SEM is evaluated using Shipley's test of d-separation: Fisher's C statistic (if $P > 0.05$, then no paths are missing and the model is a good fit) and Akaike Information Criterion (AIC). MAP: Mean annual precipitation; MAT: Mean annual temperature; SM: Soil moisture; Plant SR: Plant species richness (Adopted from Jing et al, 2015).

物多样性对生态系统过程具有正、负或中性效应 (Setälä et al, 1996; Bradford et al, 2002; de Deyn et al, 2003; Heemsbergen et al, 2004; Nielsen et al, 2011);

然而,土壤群落多样性的减少是否会影响生态系统的综合功能仍不得而知(Wagg et al, 2014)。因此,阐明地下生物多样性丧失对生态系统功能的潜在影

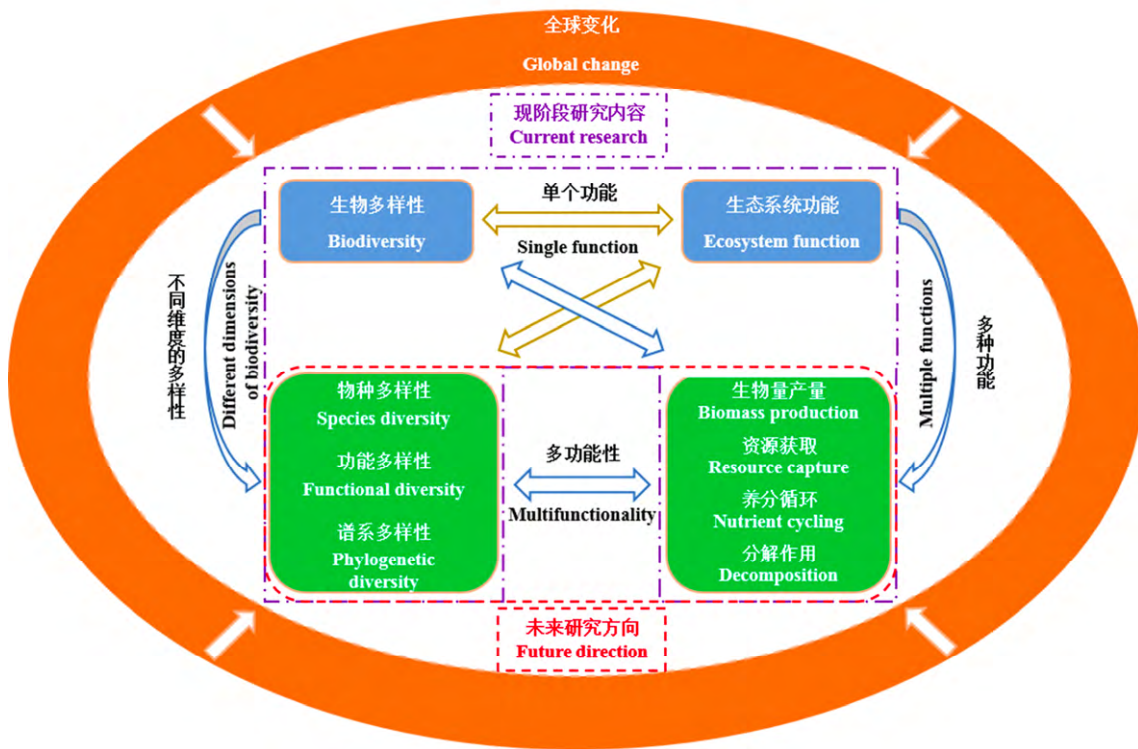


图3 全球变化背景下不同维度多样性对生态系统多功能性的影响。紫色虚线框内为现阶段研究内容，红色虚线框内为未来研究方向。
 Fig. 3 The impacts of multiple biodiversity dimensionality on ecosystem multifunctionality under global change. The purple dashed box indicates current research focus while the red dashed box represents proposed future directions.

响具有重要意义(Falkowski et al, 2008; Bradford et al, 2014a)。

8.5 多样性丧失对生态系统多功能性的影响

生物多样性与生态系统多功能性的研究表明：以前的研究低估了多样性的作用，维持生态系统多功能性所需的生物多样性比预期的更高(Hector & Bagchi, 2007; Gamfeldt et al, 2008; Zavaleta et al, 2010; Isbell et al, 2011; Peter et al, 2011; Maestre et al, 2012a,b; Perkins et al, 2014); 多样性丧失对多功能性的影响比对单个功能的影响更大(Gamfeldt et al, 2008)。在生物多样性丧失加速的大背景下，如何通过生物多样性来定量预测生态系统多功能性，从而定量预测生物多样性丧失对生态系统多个功能造成的影响，是当前亟需解决的问题，而这方面的研究很少有人涉及。人类活动的加剧使生态系统不断遭到干扰，而其遭受干扰后的恢复能力也将遭到严重破坏。Villnäs等(2013)的研究表明，干扰会降低生态系统的多个功能以及生态系统对环境的适应能力。但是，目前很少有研究评估生态系统承受的重

复干扰，以及其在此条件下维持多功能性的能力。如何能在持续获得生态系统产品和服务的同时减少对生态系统的干扰？这方面的研究亟须加强。

8.6 全球变化背景下不同维度的多样性与生态系统多功能性

全球变化带来的温度和降水等因素的改变会对生态系统功能和生物多样性产生不同程度的影响，同时也可能会改变生物多样性和生态系统功能之间的关系以及它们的调控因素。最近，Jing等(2015)根据青藏高原的样带数据(包括60个样点，覆盖区大于1,000,000 km²)，通过结构方程模型分析发现(图2)，年均温度和年降水量会影响生态系统的生物和非生物因素，进而直接或间接影响生态系统多功能性。这一研究表明，全球变化确实对多功能性有着不可忽视的影响，在此背景下对多功能性进行深入研究对人类社会保护和利用生态系统多功能性具有重要的现实意义。

然而，现阶段大量的研究关注生物多样性(主要是物种多样性)与生态系统功能的关系；虽然新

兴的生物多样性与生态系统多功能性的研究也在逐渐增加,但同时考虑全球变化的研究却不多。另外,需要强调的是生物多样性包括物种多样性、功能多样性和谱系多样性三个维度,其中功能多样性指影响植物功能的形态、生理或物候性状的组成与变化(Hillebrand & Matthiessen, 2009),谱系多样性指一个群落中物种谱系距离的总和,它受平均种间亲缘关系和群落中物种数量的影响(Srivastava et al, 2012)。当前的研究常常局限于物种多样性与生态系统多功能性之间的关系,而忽略了功能多样性和谱系多样性。功能多样性和谱系多样性与物种多样性息息相关,它们都与生态系统功能有着密不可分的关系。例如,已经有许多研究指出功能多样性对群落的功能有重要影响(Mokany et al, 2008; Cadotte et al, 2009; Wacker et al, 2009),最近关于功能多样性与多功能性的研究发现:高的功能多样性能增加生态系统多功能性对干旱的抗性(Valencia et al, 2015)。缺乏这两个多样性维度的研究是不全面的,由此,我们建立了BEF及未来应当考虑的不同维度多样性与多功能性关系的研究框架(图3)。希望未来的研究能立足于全球变化的大背景,在物种多样性、功能多样性和谱系多样性水平上,研究它们如何影响生态系统多功能性。

参考文献

- Aarssen LW (1997) High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species. *Oikos*, 80, 183–184.
- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He JS, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9, 1146–1156.
- Bollen KA (2014) *Structural Equations with Latent Variables*. John Wiley & Sons, New York.
- Bowker MA, Maestre FT, Mau RL (2013) Diversity and patch-size distributions of biological soil crusts regulate dryland ecosystem multifunctionality. *Ecosystems*, 16, 923–933.
- Bradford MA, Jones TH, Bardgett RD, Black HI, Boag B, Bonkowski M, Cook R, Eggers T, Gange AC, Grayston SJ, Kandeler E, Mccaig AE, Newington JE, Prosser JI, Setälä H, Staddon PL, Tordoff GM, Tscherko D, Lawton JH (2002) Impacts of soil faunal community composition on model grassland ecosystems. *Science*, 298, 615–618.
- Bradford MA, Wood SA, Bardgett RD, Black HIJ, Bonkowski M, Eggers T, Grayston SJ, Kandeler E, Manning P, Setälä H, Jones TH (2014a) Discontinuity in the responses of ecosystem processes and multifunctionality to altered soil community composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 14478–14483.
- Bradford MA, Wood SA, Bardgett RD, Black HIJ, Bonkowski M, Eggers T, Grayston SJ, Kandeler E, Manning P, Setälä H, Jones TH (2014b) Reply to Byrnes et al.: aggregation can obscure understanding of ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, E5491.
- Byrnes JEK, Gamfeldt L, Isbell F, Lefcheck JS, Griffin JN, Hector A, Cardinale BJ, Hooper DU, Dee LE, Duffy JE (2014a) Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality: challenges and solutions. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 111–124.
- Byrnes JEK, Lefcheck JS, Gamfeldt L, Griffin JN, Isbell F, Hector A (2014b) Multifunctionality does not imply that all functions are positively correlated. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, E5490.
- Cadotte MW, Cavender-Bares J, Tilman D, Oakley TH (2009) Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE*, 4, e5695.
- Cardinale BJ (2011) Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature*, 472, 86–89.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA, Kinzig AP, Daily GC, Loreau M, Grace JB, Larigauderie A, Srivastava DS, Naeem S (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59–67.
- Cardinale BJ, Matulich KL, Hooper DU, Byrnes JEK, Duffy JE, Gamfeldt L, Balvanera P, O'Connor MI, Gonzalez A (2011) The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany*, 98, 572–592.
- Cardinale BJ, Srivastava DS, Duffy JE, Wright JP, Downing AL, Sankaran M, Jouseau C (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443, 989–992.
- Cardinale BJ, Wright JP, Cadotte MW (2007) Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 18123.
- Carlander KD (1955) The standing crop of fish in lakes. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 12, 543–570.
- Danovaro R, Gambi C, Dell'Anno A, Corinaldesi C, Fraschetti S, Vanreusel A, Vincx M, Gooday AJ (2008) Exponential decline of deep-sea ecosystem functioning linked to benthic biodiversity loss. *Current Biology*, 18, 1–8.
- de Deyn GB, Raaijmakers CE, Bezemer TM, van der Putten WH, Zoomer HR, de Ruiter PCÔB (2003) Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature*, 422, 711–713.
- de Vries FT, Thébault E, Liiri M, Birkhofer K, Tsiafouli MA, Bjørnlund L, Jørgensen HB, Brady MV, Christensen S, de Ruiter PC, d'Hertefeldt T, Frouz J, Hedlund K, Hemerik L, Hol WHG, Hotes S, Mortimer SR, Setälä H, Sgardelis SP, Uteseny K, van der Putten WH, Wolters V, Bardgett RD (2013) Soil food web properties explain ecosystem services

- across European land use systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 14296–14301.
- Díaz S, Asri Y, Band SR, Basconcelo S, Castro-Díez P, Hamzehee GFB, Khoshnevi M, Pérez-Harguindeguy N, Pérez-Rontomé MC, Shirvany A, Hodgson JG, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, de Torres-Espuny L, Falczuk V, Guerrero-Campo J, Thompson K, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Maestro-Martínez M, Romo-Díez A, Shaw S, Siavash B, Villar-Salvador P, Zak MR, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F (2004) The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295–304.
- Doak DF, Bigger D, Harding EK, Marvier MA, O'Malley RE, Thomson D (1998) The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *The American Naturalist*, 151, 264–276.
- Dooley A, Isbell F, Kirwan L, Connolly J, Finn JA, Brophy C (2015) Testing the effects of diversity on ecosystem multi-functionality using a multivariate model. *Ecology Letters*, 18, 1242–1251.
- Duffy JE (2008) Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7, 437–444.
- Duffy JE, Richardson JP, Canuel EA (2003) Grazer diversity effects on ecosystem functioning in seagrass beds. *Ecology Letters*, 6, 637–645.
- Eisenhauer N, Reich PB, Isbell F (2012) Decomposer diversity and identity influence plant diversity effects on ecosystem functioning. *Ecology*, 93, 2227–2240.
- Eldridge DJ, Bowker MA, Maestre FT, Roger E, Reynolds JF, Whitford WG (2011) Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters*, 14, 709–722.
- Elton CS (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.
- Falkowski PG, Fenchel T, Delong EF (2008) The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles. *Science*, 320, 1034–1039.
- Fornara DA, Tilman D (2008) Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation. *Journal of Ecology*, 96, 314–322.
- Gamfeldt L, Hillebrand H, Jonsson PR (2008) Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology*, 89, 1223–1231.
- Gamfeldt L, Snäll T, Bagchi R, Jonsson M, Gustafsson L, Kjellander P, Ruiz-Jaen MC, Fröberg M, Stendahl J, Philipson CD, Mikusi ski G, Andersson E, Westerlund B, Andrén H, Moberg F, Moen J, Bengtsson J (2013) Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, 4, 1340.
- Godbold JA, Solan M (2009) Relative importance of biodiversity and the abiotic environment in mediating an ecosystem process. *Marine Ecology Progress Series*, 396, 273–282.
- Goodman D (1975) The theory of diversity–stability relationships in Ecology. *Quarterly Review of Biology*, 50, 237–266.
- Grime JP (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250, 26–31.
- Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.
- Gross K, Cardinale BJ, Fox JW, Gonzalez A, Loreau M, Polley HW, Reich PB, van Ruijven J (2014) Species richness and the temporal stability of biomass production: a new analysis of recent biodiversity experiments. *The American Naturalist*, 183, 1–12.
- Harper JL (1977) *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- He JS, Fang JY, Ma KP, Huang JH (2003) Biodiversity and ecosystem productivity: why is there a discrepancy in the relationship between experimental and natural ecosystems? *Acta Phytocologica Sinica*, 27, 835–843. (in Chinese with English abstract) [贺金生, 方精云, 马克平, 黄建辉 (2003) 生物多样性与生态系统生产力: 为什么野外观测和受控实验结果不一致? *植物生态学报*, 27, 835–843.]
- Hector A, Bagchi R (2007) Biodiversity and ecosystem multi-functionality. *Nature*, 448, 188–190.
- Hector A, Hooper R (2002) Darwin and the first ecological experiment. *Science*, 295, 639–640.
- Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira MC, Diemer M, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, Freitas H, Giller PS, Good J, Harris R, Högberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Körner C, Leadley PW, Loreau M, Minns A, Mulder CP, O'Donovan G, Otway SJ, Pereira JS, Prinz A, Read DJ, Scherer-Lorenzen M, Schulze ED, Siamantziouras ASD, Spehn EM, Terry AC, Troumbis AY, Woodward FI, Yachi S, Lawton JH (1999) Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286, 1123–1127.
- Heemsbergen DA, Berg MP, Loreau M, van Hal JR, Faber JH, Verhoef HA (2004) Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science*, 306, 1019–1020.
- Helgason T, Daniell TJ, Husband R, Fitter AH, Young JPW (1998) Ploughing up the wood-wide web? *Nature*, 394, 431.
- Hillebrand H, Matthiessen B (2009) Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters*, 12, 1405–1419.
- Hooper DU, Naeem S, Schmid B, Set LH, Vandermeer J, Wardle DA, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.
- Hooper DU, Vitousek PM (1997) The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277, 1302.
- Hooper DU, Vitousek PM (1998) Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs*,

- 68, 121–149.
- Huston MA (1997) Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110, 449–460.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (2014) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Isbell F, Calcagno V, Hector A, Connolly J, Harpole WS, Reich PB, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Tilman D, van Ruijven J, Weigelt A, Wilsey BJ, Zavaleta ES, Loreau M (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 477, 199–202.
- Jiang XL, Yue J, Zhang WG, Liu B (2010) Biodiversity, ecosystem function and spatial-temporal scale. *Acta Prataculturae Sinica*, 19, 219–225. (in Chinese with English abstract) [江小雷, 岳静, 张卫国, 柳斌 (2010) 生物多样性, 生态系统功能与时空尺度. *草业学报*, 19, 219–225.]
- Jing X, Sanders NJ, Shi Y, Chu HY, Classen AT, Zhao K, Chen LT, Shi Y, Jiang YX, He JS (2015) The links between ecosystem multifunctionality and above- and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nature Communications*, 6, doi: 10.1038/ncomms9159.
- Kareiva P, Watts S, McDonald R, Boucher T (2007) Domesticated nature: shaping landscapes and ecosystems for human welfare. *Science*, 316, 1866–1869.
- Kinzig AP, Pacala SW, Tilman D (2001) *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton University Press, Princeton.
- Knapp AK, Pendall E, Cleary MB, Briggs JM, Collins SL, Archer SRÖB, Ewers BE, Peters DP, Young DR, Shaver GR (2008) Shrub encroachment in North American grasslands: shifts in growth form dominance rapidly alters control of ecosystem carbon inputs. *Global Change Biology*, 14, 615–623.
- Knops JMH, Tilman D, Haddad N, Naeem S, Mitchell C, Haarstad J, Ritchie M, Howe K, Reich PB, Siemann E, Groth J (1999) Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters*, 2, 286–293.
- Lawton JH, Brown VK (1994) *Redundancy in Ecosystems*. Springer, Berlin.
- Lefcheck JS, Byrnes JEK, Isbell F, Gamfeldt L, Griffin JN, Eisenhauer N, Hensel MJS, Hector A, Cardinale BJ, Duffy JE (2015) Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature Communications*, 6, doi: 10.1038/ncomms7936.
- Lehman CL, Tilman D (2000) Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *The American Naturalist*, 156, 534–552.
- Li XY, Zhang SY, Peng HY, Hu X, Ma YJ (2013) Soil water and temperature dynamics in shrub-encroached grasslands and climatic implications: results from Inner Mongolia steppe ecosystem of north China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 171, 20–30.
- Liang J, Zhou M, Tobin PC, McGuire AD, Reich PB (2015) Biodiversity influences plant productivity through niche-efficiency. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 5738–5743.
- Liu F, He JS, Chen WL (1999) The ecosystem function of biodiversity. *Chinese Bulletin of Botany*, 16, 671–676. (in Chinese with English abstract) [刘峰, 贺金生, 陈伟烈 (1999) 生物多样性的生态系统功能. *植物学通报*, 16, 671–676.]
- Loreau M (1998) Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 95, 5632–5636.
- Loreau M (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91, 3–17.
- Loreau M (2010) *From Populations to Ecosystems: Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis*. Princeton University Press, Princeton.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P (2002) *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press, New York.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804–808.
- MacArthur R (1955) Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36, 533–536.
- Maestre FT, Castillo-Monroy AP, Bowker MA, Ochoa-Hueso R (2012a) Species richness effects on ecosystem multifunctionality depend on evenness, composition and spatial pattern. *Journal of Ecology*, 100, 317–330.
- Maestre FT, Quero JL, Gotelli NJ, Escudero A, Ochoa V, Delgado-Baquerizo M, Garcia-Gomez M, Bowker MA, Soliveres S, Escolar C, Garcia-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Gozalo B, Gallardo A, Aguilera L, Arredondo T, Blones J, Boeken B, Bran D, Conceicao AA, Cabrera O, Chaieb M, Derak M, Eldridge DJ, Espinosa CI, Florentino A, Gaitan J, Gatica MG, Ghiloufi W, Gomez-Gonzalez S, Gutierrez JR, Hernandez RM, Huang X, Huber-Sannwald E, Jankju M, Miriti M, Monerris J, Mau RL, Morici E, Naseri K, Ospina A, Polo V, Prina A, Pucheta E, Ramirez-Collantes DA, Romao R, Tighe M, Torres-Diaz C, Val J, Veiga JP, Wang D, Zaady E (2012b) Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, 335, 214–218.
- Maestre FT, Salguero-Gomez R, Quero JL (2012c) It is getting hotter in here: determining and projecting the impacts of global environmental change on drylands. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367, 3062–3075.
- Maestre FT, Sanchez AM, Carreira JA, Gallardo A, Escudero A, Bowker MÔPM, Hinojosa MB, Martinez I, Garcia-Palacios P, Castillo AP, Soliveres S, Luzuriaga AL (2009) Shrub encroachment can reverse desertification in semi-arid Mediterranean grasslands. *Ecology Letters*, 12, 930–941.
- May RM (1973) *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. W. H. Freeman, New York.

- tems. Princeton University Press, Princeton.
- McGrady-Steed J, Harris PM, Morin PJ (1997) Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature*, 390, 162–165.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Miki T, Yokokawa T, Matsui K (2014) Biodiversity and multifunctionality in a microbial community: a novel theoretical approach to quantify functional redundancy. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, doi: 10.1098/rspb.2013.2498.
- Mokany K, Ash J, Roxburgh S (2008) Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, 96, 884–893.
- Mooney HA, Cropper A, Reid W (2004) The Millennium Ecosystem Assessment: what is it all about? *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 221–224.
- Mora C, Aburto-Oropeza O, Ayala BA, Ayotte PM, Banks S, Bauman AG, Beger M, Bessudo S, Booth DJ, Brokovich E, Brooks A, Chabanet P, Cinner JE, Cortes J, Cruz-Motta JJ, Cupul MA, Demartini EE, Edgar GJ, Feary DA, Ferse SC, Friedlander AM, Gaston KJ, Gough C, Graham NA, Green A, Guzman H, Hardt M, Kulbicki M, Letourneur Y, Lopez PA, Loreau M, Loya Y, Martinez C, Mascarenas-Osorio I, Morove T, Nadon MO, Nakamura Y, Paredes G, Polunin NV, Pratchett MS, Reyes BH, Rivera F, Sala E, Sandin SA, Soler G, Stuart-Smith R, Tessier E, Tittensor DP, Tupper M, Usseglio P, Vigliola L, Wantiez L, Williams I, Wilson SK, Zapata FA (2011) Global human footprint on the linkage between biodiversity and ecosystem functioning in reef fishes. *PLoS Biology*, 9, e1000606.
- Mouillot D, Bellwood DR, Baraloto C, Chave J, Galzin R, Harmelin-Vivien M, Kulbicki M, Lavergne S, Lavorel S, Mouquet N, Paine CET, Renaud J, Thuiller W (2013) Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLoS Biology*, 11, e1001569.
- Mueller KE, Tilman D, Fornara DA, Hobbie SE (2013) Root depth distribution and the diversity-productivity relationship in a long-term grassland experiment. *Ecology*, 94, 787–793.
- Naeem S, Knops JMH, Tilman D, Howe KM, Kennedy T, Gale S (2000) Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos*, 91, 97–108.
- Naeem S, Li S (1997) Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 390, 507–509.
- Naeem S, Thompson LJ, Lawler SP, Lawton JH, Woodfin RM (1994) Declining biodiversity can affect the functioning of ecosystems. *Nature*, 368, 734–737.
- Nielsen UN, Ayres E, Wall DH, Bardgett RD (2011) Soil biodiversity and carbon cycling: a review and synthesis of studies examining diversity–function relationships. *European Journal of Soil Science*, 62, 105–116.
- Paquette A, Messier C (2011) The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 170–180.
- Pasari JR, Levi T, Zavaleta ES, Tilman D (2013) Several scales of biodiversity affect ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 10219–10222.
- Perkins DM, Bailey RA, Dossena M, Gamfeldt L, Reiss J, Trimmer M, Woodward G (2015) Higher biodiversity is required to sustain multiple ecosystem processes across temperature regimes. *Global Change Biology*, 21, 396–406.
- Peter H, Ylla I, Gudas C, Romani AM, Sabater S, Tranvik LJ (2011) Multifunctionality and diversity in bacterial biofilms. *PLoS ONE*, 6, e23225.
- Reich PB, Tilman D, Isbell F, Mueller K, Hobbie SE, Flynn DF, Eisenhauer N (2012) Impacts of biodiversity loss escalate through time as redundancy fades. *Science*, 336, 589–592.
- Ridder B (2008) Questioning the ecosystem services argument for biodiversity conservation. *Biodiversity and Conservation*, 17, 781–790.
- Sanderson MA, Skinner RH, Barker DJ, Edwards GR, Tracy BF, Wedin DA (2004) Plant species diversity and management of temperate forage and grazing land ecosystems. *Crop Science*, 44, 1132–1144.
- Schulze ED, Mooney HA (1993) *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, Berlin.
- Schulze ED, Mooney HA (1994) *Ecosystem Function of Biodiversity: A Summary*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Setälä H, Marshall VG, Trofymow JA (1996) Influence of body size of soil fauna on litter decomposition and ¹⁵N uptake by poplar in a pot trial. *Soil Biology and Biochemistry*, 28, 1661–1675.
- Srivastava DS, Cadotte MW, Macdonald AAM, Marushia RG, Mirotchnick N (2012) Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, 15, 637–648.
- Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80, 1455–1474.
- Tilman D (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 101, 10854–10861.
- Tilman D, Downing JA (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 363–365.
- Tilman D, Isbell F, Cowles JM (2014) Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 45, 471.
- Tilman D, Lehman CL, Thomson KT (1997) Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 94, 1857.
- Tilman D, Reich PB, Knops J (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294, 843.
- Tilman D, Reich PB, Knops JMH (2006) Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441, 629–632.
- Tilman D, Wedin D, Knops J (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379, 718–720.

- Valencia E, Maestre FT, Le Bagousse-Pinguet Y, Quero JL, Tamme R, Borger L, Garcia-Gomez M, Gross N (2015) Functional diversity enhances the resistance of ecosystem multifunctionality to aridity in Mediterranean drylands. *New Phytologist*, 206, 660–671.
- van der Heijden MGA, Bardgett RD, van Straalen NM (2008) The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11, 296–310.
- van der Heijden MGA, Martin FM, Selosse MA, Sanders IR (2015) Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist*, 205, 1406–1423.
- Vandermeer J (1981) The interference production principle: an ecological theory for agriculture. *BioScience*, 31, 361–364.
- Villnäs A, Norkko J, Hietanen S, Josefson AB, Lukkari K, Norkko A (2013) The role of recurrent disturbances for ecosystem multifunctionality. *Ecology*, 94, 2275–2287.
- Vinebrooke RD, Cottingham KL, Norberg J, Scheffer M, Dodson SI, Maberly SCÔS (2004) Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species co-tolerance. *Oikos*, 104, 451–457.
- Wacker L, Baudois O, Eichenberger-Glinz S, Schmid B (2009) Diversity effects in early- and mid-successional species pools along a nitrogen gradient. *Ecology*, 90, 637–648.
- Wagg C, Bender SF, Widmer F, van der Heijden MGA (2014) Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 5266–5270.
- Wall D, Bardgett H (2013) *Soil Ecology and Ecosystem Services*. Oxford University Press, Oxford.
- Wall DH, Bardgett RD, Kelly E (2010) Biodiversity in the dark. *Nature Geoscience*, 3, 297–298.
- Wardle DA, Jonsson M (2010) Biodiversity effects in real ecosystems: a response to Duffy. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8, 10–11.
- Wohl DL, Arora S, Gladstone JR (2004) Functional redundancy supports biodiversity and ecosystem function in a closed and constant environment. *Ecology*, 85, 1534.
- Woodward G, Papanтониου G, Edwards F, Lauridsen RB (2008) Trophic trickles and cascades in a complex food web: impacts of a keystone predator on stream community structure and ecosystem processes. *Oikos*, 117, 683–692.
- Xu W, Jing X, Ma ZY, He JS (2016) A review on the measurement of ecosystem multifunctionality. *Biodiversity Science*, 24, 72–84. [徐炜, 井新, 马志远, 贺金生 (2016) 生态系统多功能性的测度方法. *生物多样性*, 24, 72–84.]
- Zavaleta ES, Hulvey KB (2004) Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders. *Science*, 306, 1175–1177.
- Zavaleta ES, Pasari JR, Hulvey KB, Tilman GD (2010) Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 107, 1443–1446.
- Zhang QG, Zhang DY (2003) Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances and trends. *Biodiversity Science*, 11, 351–363. (in Chinese with English abstract) [张全国, 张大勇 (2003) 生物多样性与生态系统功能: 最新的进展与动向. *生物多样性*, 11, 351–363.]

(责任编辑: 蒋林 责任编辑: 黄祥忠)