



生态系统多功能性对全球变化的响应：进展、问题与展望

张宏锦 王 妮*

北京大学城市与环境学院生态研究中心, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871

摘 要 全球变化所包含的土地利用和气候等因素的改变, 将对生产力、养分循环等生态系统功能产生重要的影响。以往研究大多只关注全球变化对单一功能的影响, 即使同时测定多种功能也是进行独立的分析。但由于不同功能间常常存在的权衡或协同关系, 导致基于单个功能的探讨难以反映全球变化对生态系统多功能性(EMF)的影响, 从而限制了人们对于全球变化影响的全面认识和评估。早在2007年, Hector和Bagchi首次量化EMF, 该领域才开始受到广泛关注。在此之后, EMF量化方法的不断完善, 极大地推动了该领域的发展。近年来, 全球变化对EMF的影响也被广泛关注。为系统梳理该领域的研究进展, 该文基于中国知网、ISI Web of Science等当前常用的学术期刊数据库, 检索2007–2020年的相关文献并进行计量分析, 系统归纳出该领域的发展现状。在此基础上, 详细阐述目前关注较多的土地利用变化、气温升高、降水改变以及氮沉降对EMF的影响, 并针对现有研究中存在的问题, 提出未来所需关注的6个方向: (1)规范EMF量化体系; (2)关注全球变化背景下多因子交互效应; (3)不同时间尺度下EMF对全球变化的响应; (4)全球变化背景下多维度、多尺度生物多样性与EMF; (5)全球变化背景下多营养级多样性与EMF; (6)全球变化背景下根系功能性状与EMF。

关键词 全球变化; 生态系统多功能性; 土地利用变化; 温度升高; 降水改变; 氮沉降

张宏锦, 王妮 (2021). 生态系统多功能性对全球变化的响应: 进展、问题与展望. 植物生态学报, 45, 1112-1126. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0074

Responses of ecosystem multifunctionality to global change: progress, problem and prospect

ZHANG Hong-Jin and WANG Wei*

Institute of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract

Global change has exerted profound impacts on ecosystem function, such as variations in plant productivity and imbalances in nutrient cycling. Previous studies mostly focused on the impacts of global change on individual functions. However, ecosystems have multiple functions, known as ecosystem multifunctionality (EMF), such that the evaluation based on a single functionality is inappropriate to reflect the overall performance of ecosystems due to the occurrence of trade-offs or synergies among the differential functions. This imposes limitation to our understanding of the effects of global change on ecosystems. Since the initial quantitative study of EMF by Hector and Bagchi in 2007, this field of research has undergone rapid development and the environmental impacts on EMF have received wide attention with intensification of global change. In order to gain systematic understanding of the progress in EMF studies, we conducted a bibliometric analysis for the period 2007–2020 based on CNKI and ISI Web of Science databases. This paper provides a brief description of the development in EMF research and summary of studies concerning the impacts of land use change, warming, changes in precipitation, and nitrogen deposition on EMF. We raised six issues of further attention in future studies of EMF in the context of global change, including (1) requirement of consensus in EMF indices and evaluation method; (2) consideration on the interactive effects among different factors on EMF; (3) elucidation of EMF responses to global change across various temporal scales; (4) understanding of the relationships between multi-dimensional, multi-scale biodiversity and EMF; (5) understanding of the relationships between multiple trophic diversity and EMF; and (6) understanding of the relationships between root functional traits and EMF.

收稿日期Received: 2020-03-18 接受日期Accepted: 2020-10-22

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(2016YFC0500701)和国家自然科学基金(31972939)。Supported by the National Key R&D Program of China (2016YFC0500701) and the National Natural Science Foundation of China (31972939).

* 通信作者Corresponding author (wangw@urban.pku.edu.cn)

Key words global change; ecosystem multifunctionality; land use change; warming; changes in precipitation; nitrogen deposition

Zhang HJ, Wang W (2021). Responses of ecosystem multifunctionality to global change: progress, problem and prospect. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1112-1126. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0074

全球变化是指对人类的生存与发展有重要的直接或间接影响, 由自然或人为因素驱动的全球范围内所发生的地球环境变化(曲建升等, 2008), 主要包括大气组成变化、气候变化以及由于人口、经济、技术和社会的压力而引起的土地利用的变化。自工业革命以来, 人类活动排放的大量温室气体已造成剧烈的气候变化(全球气候变暖、酸雨和臭氧层破坏等)。如从1880年到2012年, 全球平均气温升高0.85 °C, 并且预计到21世纪末, 全球增温幅度将达到2.6–4.8 °C (IPCC, 2014)。与气候变暖同步, 全球降水格局也发生了改变(IPCC, 2014)。除气候变化外, 人类活动还引发了土地利用变化和大气氮沉降等, 而这些变化导致了生态系统土壤有机碳储量(Qin *et al.*, 2019)、植被生产力(Stocker *et al.*, 2019)、凋落物分解(Yin *et al.*, 2019)等生态系统功能的显著改变, 进而对人类的生产和生活产生巨大的影响。为了更准确地评估和预测未来全球变化对自然生态系统的影响, 科学合理地制定生态系统管理政策, 开展生态系统功能对全球变化响应的研究显得尤为重要。

近年来, 生态学家们已通过野外调查(Ding *et al.*, 2017)、控制实验(Melillo *et al.*, 2017)、模型模拟(Hufkens *et al.*, 2016)及meta分析(Song *et al.*, 2019)等多种手段和方法来探讨全球变化对不同生态系统功能的影响。例如, 已有研究发现气温升高对北方高纬度地区及青藏高原地区植被净初级生产力(NPP)有促进作用, 而对中低纬度NPP有强烈的抑制作用(朱再春等, 2018)。此外, Song等(2019)整合全球1119个控制实验的meta分析表明, 降水量增加(+33%)可提高地上NPP, 降水量减少(-33%)则会使其降低, 并且与湿润生态系统相比, 干旱生态系统地上NPP对降水增加更敏感, 而对降水减少相对不敏感。然而, 以往研究大多只关注全球变化对单一功能的影响(van der Plas, 2019), 即使同时测定多种功能也是进行独立的分析(Gamfeldt *et al.*, 2008)。而在自然界中不同功能间常常存在权衡关系(徐炜等, 2016b), 例如, 土壤呼吸速率与植物群落净生长量呈负相关关系(汤永康等, 2019)。因此, 仅考虑某一生态系统功能可能会削弱生态系统提供其他功能的

能力, 难以反映生态系统同时维持多种功能的特性。此外, 全球变化往往会同时改变多个支持生态系统功能的因子, 如土壤环境条件和生物多样性等(Giling *et al.*, 2019), 故其对生态系统多功能性的影响可能会比单个功能的影响更加强烈。在此背景下, 将各类生态系统功能作为整体考虑, 可以全面理解全球变化对生态系统功能的影响, 从而为生态系统可持续管理提供科学依据。

Sanderson等(2004)最早提出生态系统多功能性(EMF)的概念, 即生态系统具有同时提供多种功能的能力。直到2007年, Hector和Bagchi首次量化EMF, 才真正开启对该领域的系统探索。关于全球变化对EMF影响的研究虽起步较晚, 但在近5年受到广泛关注。已有的野外调查及控制实验发现, 增温会提高淡水生态系统EMF (Antiqueira *et al.*, 2018), 而干旱会降低旱地生态系统EMF (Delgado-Baquerizo *et al.*, 2016), 并且气候变化还可通过不同营养级间的级联效应加剧对EMF的影响(Valencia *et al.*, 2018)。此外, 在草地、旱地及水生生态系统均已发现物种丰富度(Perkins *et al.*, 2015)和植物功能多样性(Fry *et al.*, 2018)是调控EMF响应全球变化的重要生物学机制。尽管我国学者徐炜等(2016b)已针对生物多样性与EMF的关系以及EMF测度方法(徐炜等, 2016a)进行了系统的综述, 但对于全球变化对EMF的影响还缺少系统的梳理。因此, 本文首先基于文献计量的结果, 归纳全球变化背景下EMF研究现状, 在此基础上, 详细阐述目前探讨较多的土地利用变化、温度升高、降水改变以及氮沉降对EMF的影响, 最后就当前研究中存在的问题和未来的研究方向进行展望。

1 全球变化背景下的EMF文献计量分析

基于目前常用的学术期刊数据库中国知网和ISI Web of Science, 中文以“生态系统多功能性”为主题词, 英文以“multifunctionality OR multiple function”和“ecosystem”为主题词进行检索。基于文献选择标准: (1)剔除虽测量多种生态系统功能但未计算多功能性指数的研究; (2)剔除与生态系统服务相关

的研究;共筛选出自2007–2020年5月与EMF相关的文献共119篇。按全球每年发文量统计,EMF的论文数量呈现快速增长的趋势(图1A),主要探讨生物多样性与EMF之间的关系,而涉及全球变化的研究自2015年才开始发展起来,目前尚处于起步阶段,论文数量相对较少。按研究区域划分,无论是EMF总发文量还是涉及全球变化的论文数量,欧洲均处于首位(图1B),以瑞士、西班牙为代表,在该领域开展了大量的研究工作。按生态系统类型划分,涉及气候变化的研究主要集中于草地和旱地生态系统,在农田、城市、湿地、潮间带以及海洋等生态系统研究报道较少(图1C)。按研究内容划分,全球变化背景下的EMF研究主要关注土地利用变化、降水格局改变、温度升高、氮沉降四个方面的内容,其中降水格局改变集中探讨干旱加剧的影响。此外,关于酸雨和臭氧层破坏等其他全球变化要素对EMF的影响尚未有报道,并且对于多个因子间交互作用的研究也相对较少(图1D)。

2 全球变化对EMF的影响

全球变化对EMF的影响可通过两种途径(图2),即生物和非生物途径。一方面,通过非生物途径,如改变环境温度、土壤水分以及土壤pH等物理或化学因素影响EMF (Maestre *et al.*, 2012; Jing *et al.*, 2015; Delgado-Baquerizo *et al.*, 2016)。另一方面,也可通过生物途径,如改变生物多样性、生物体的生理机能及行为表现等作用于EMF (Perkins *et al.*, 2015; Antiqueira *et al.*, 2018)。同时,生物和非生物路径彼此间还可相互作用,共同对EMF产生影响(图2)。目前,有关全球变化对EMF影响的研究主要集中在土地利用变化、温度升高、降水改变和氮沉降(图1D),因此,本文主要关注这四个方面的研究进展。

2.1 土地利用变化对EMF的影响

由于人口、经济、技术和社会压力而引起的土地利用变化是全球变化的重要内容(Klaus *et al.*, 2018)。目前,土地利用变化导致的生物多样性改变是EMF的重要影响因素(Wen *et al.*, 2020),这是由于土地利用变化会影响能够更有效维持生态系统过程的物种组成(Eisenhauer *et al.*, 2018)。例如,Allan等(2015)基于150个不同土地利用强度的农业草地样点,采用单阈值法量化14种生态系统功能指标(地上生物量、牧草质量、土壤有机碳含量、根系生

物量、根系分解能力、土壤硝化速率、土壤磷保留指数、丛枝菌根真菌菌丝长度、土壤团聚体、害虫防治、病原菌调控、授粉能力、休闲娱乐及保护价值),发现土地利用变化造成的植物多样性降低以及植物功能群组成的改变是影响EMF变化的最重要因素。随后, Soliveres等(2016)利用同样的草地样点,进一步探讨了常见种和稀有种多样性与EMF (14种生态系统功能指标同上)之间的关系。发现地上稀有种与高水平EMF的维持密切相关,而常见种的作用相对较小,并且常见种的作用随着土地利用强度的增加而减弱。因此,未来研究区分不同物种的作用和地位是十分必要的。最近,有研究还发现土地利用变化造成的植物功能性状改变也是调控EMF的重要因素(Peco *et al.*, 2017),这是由于植物功能性状对土地利用变化高度敏感(Chillo *et al.*, 2018),具有不同功能性状的植物通过生态位互补效应增强了资源的获取和利用能力(Díaz *et al.*, 2007),进而影响多种生态系统功能。此外,土地利用变化带来的地上植物群落的改变还会对土壤微生物多样性及群落组成等产生深刻影响,而大量的研究已表明土壤微生物直接参与土壤地球化学循环过程,可决定生态系统功能(van der Heijden *et al.*, 2008)。因此,植物与土壤微生物间的互作关系也会对EMF产生强烈的影响。Wen等(2020)选取海南岛热带森林15个不同土地利用强度的样点,采用平均值法和单阈值法量化5种生态系统功能指标(土壤有机碳含量、有效氮含量、有效磷含量、土壤导水率、土壤含水量),发现土地利用强度加剧带来的植物多样性降低通过降低土壤细菌多样性,间接削弱生态系统维持多种功能的能力,强调植物与土壤微生物间的级联效应在调控土地利用变化对EMF影响中起到的重要作用。除改变生物多样性外,土地利用变化还将导致生态系统的生境均质化,使得生境多样性降低,进而对生态系统功能产生负面影响。Alsterberg等(2017)首次在海岸生态系统报道生境多样化可以维持更高水平的EMF (包括总初级生产力、固氮能力、反硝化能力、溶解无机氮吸收能力),这是由于多样化的生境可通过结构上的互补性和生境之间的物质和能量交换来彼此促进,且生境多样化对EMF的直接和间接影响会随季节发生显著变化。这意味着除物种多样性外,生境多样化对高水平EMF的维持同样具有重要的作用。然而,该研究仅是将不同生境的原状样品

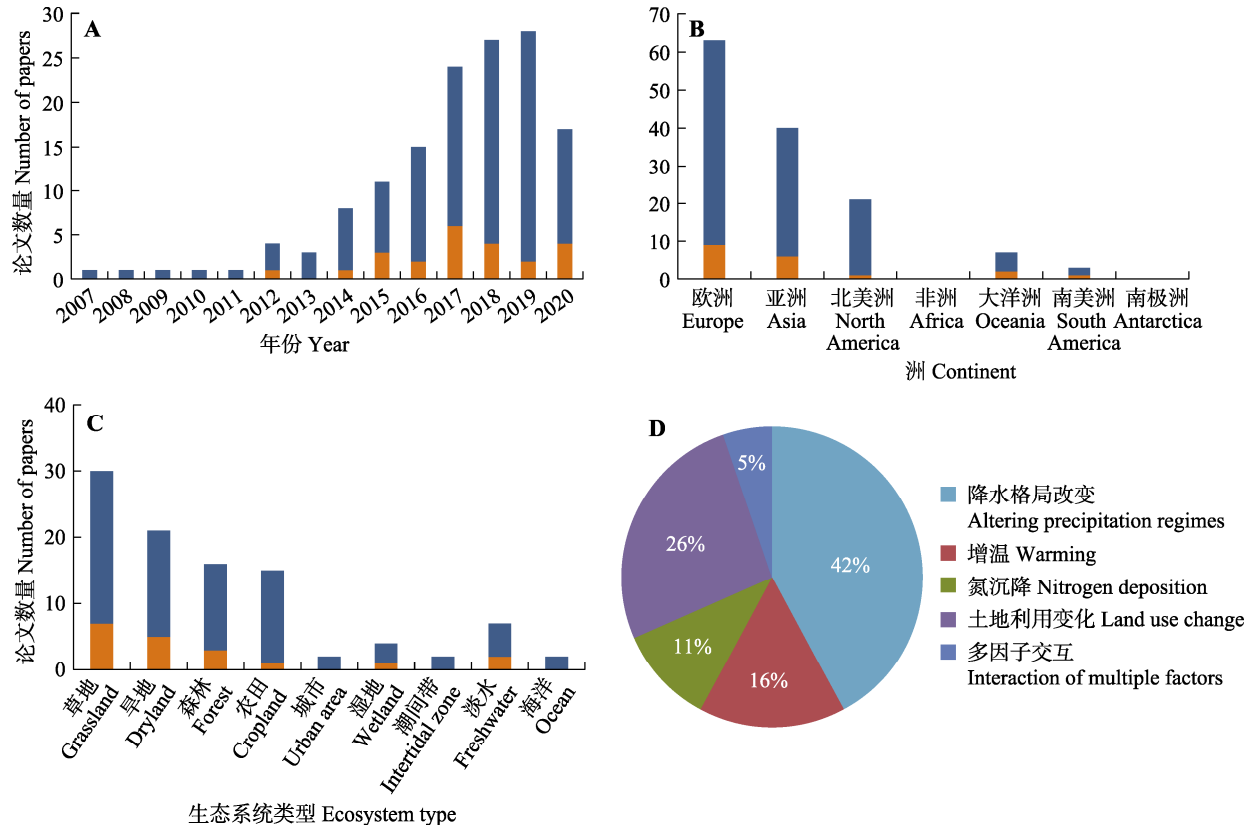


图1 生态系统多功能性(EMF)文献计量分析。**A**, 不同年份全球发文量。**B**, 各大洲发文量。**C**, 不同生态系统类型的论文数量。**D**, 不同全球变化内容的研究所占比例。橘色柱代表涉及全球变化的EMF研究, 橘色+蓝色柱表示EMF总发文量。
Fig. 1 Bibliometric analysis of ecosystem multifunctionality (EMF). **A**, The number of global studies published during 2007–2020. **B**, The number of studies published by continents. **C**, The number of studies conducted by ecosystem types. **D**, The proportion of studies concerning different global change factors. The orange column represents EMF researches related to global change, and the combination of orange and blue columns represents the total number of EMF publications.

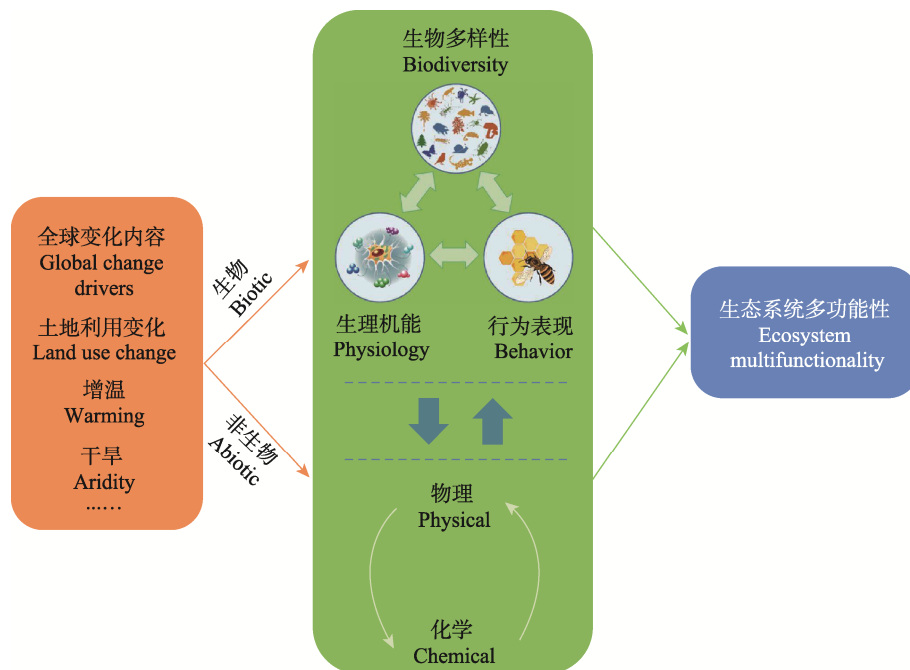


图2 生态系统多功能性对全球变化响应的总体模式(参考自Giling *et al.*, 2019)。
Fig. 2 Conceptual framework of ecosystem multifunctionality responses to global change factors (Referenced from Giling *et al.*, 2019).

(包括地上和地下部分)在温室内进行混合搭配培养,来模拟生境多样化的效果,可能与野外真实的环境有所差异,相关结论仍具有一定的局限性。

2.2 温度升高对EMF的影响

Maestre等(2012)通过采集全球旱地生态系统224个样点数据,测定了14种生态系统功能指标(土壤有机碳含量、 β -葡萄糖苷酶活性、2种土壤糖类含量、土壤芳香类和酚类化合物含量、硝酸根离子含量、铵根离子含量、土壤总氮含量、潜在氮转化速率、土壤氨基酸含量、土壤蛋白含量、有效磷含量、磷酸酶活性),并用平均值法量化EMF。发现在更寒冷的地区EMF更高,并且随年平均气温(变幅: $-1.8-27.8\text{ }^{\circ}\text{C}$)的增加而降低。这同温度升高引起旱地生态系统水分限制加剧,从而抑制其多功能性的发挥有关。而在青藏高原高寒草地生态系统, Jing等(2015)通过60个样点的样带调查,测定了8种生态系统功能指标(地上生物量、根系生物量、土壤有机碳含量、土壤总氮含量、土壤有效氮含量、土壤总磷含量、植物氮含量、植物磷含量),采用单功能法、平均值法和多阈值法量化EMF,发现年平均气温(变幅: $-5.2-4.7\text{ }^{\circ}\text{C}$)对青藏高原高寒草地的EMF无显著影响。这是由于该区域温度的日变化很大,往往接近季节变化,导致该地区的物种拥有广泛的温度适应范围,使得其可能对温度变化不敏感,故而温度对生态系统多功能的影响较小(Jing *et al.*, 2015)。这些结果也意味着温度对EMF的影响可能取决于生态系统类型。此外,有研究发现增温可通过不同营养级间的级联效应加剧对EMF的影响, Valencia等(2018)选取了与碳、氮、磷循环相关的7种生态系统功能指标(土壤有机碳含量、总氮含量、铵根离子含量、硝酸根离子含量、有效磷含量、 β -葡萄糖苷酶活性、磷酸酶活性),并采用平均值法和多阈值法量化EMF。结果表明,增温 $3\text{ }^{\circ}\text{C}$ 将会选择更大(植株高度增加)、更高产(比叶面积增加)的植物,进而提高土壤的碳输入,土壤碳含量的增加又会促进细菌的繁殖与增长,进一步增加以捕食细菌为主的土壤线虫的多度,最终对EMF产生影响。这表明未来纳入更多的营养级可以帮助我们提高解释复杂生态系统过程对气候变化响应的能力。

相较于陆地生态系统,目前在水生生态系统开展的研究多为小型模拟实验。由于脱离原位实际的环境条件,相关结论仍具有一定的局限性。Perkins

等(2015)的水族箱模拟实验通过控制物种丰富度(1-4种大型底栖无脊椎动物)和不同水温变化($5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $15\text{ }^{\circ}\text{C}$),并同时测定5种生态系统功能指标(叶片分解速率、藻类消耗、细颗粒有机物生产、铵根离子浓度、藻类生物量),采用多阈值法量化EMF。结果发现,在不同温度下,当关注单一的生态系统功能时,物种多样性的作用是微弱的,而当同时考虑多种功能时,物种多样性的作用表现得十分强烈,这意味着以往基于单个功能的研究可能低估了物种多样性对生态系统功能的重要性。然而,该研究仅为短期实验,而物种在长期演替过程中可能会对增温产生热适应(出现耐高温物种),使得该结果可能会高估温度对EMF的影响。随后, Antiqueira等(2018)通过小型淡水系统增温实验,测定包括藻类初级生产力、铵根离子浓度、混浊度、有色可溶性有机物、碎屑分解、溶解氧含量和 ^{15}N 丰度7种功能指标,发现增温($+2$ 和 $+4\text{ }^{\circ}\text{C}$)可直接通过促进生物化学反应速率和代谢速率显著提高EMF,而通过调控生物多样性来间接影响EMF的路径并不显著,说明除生物多样性外,生物体的生理机能在调控增温对EMF影响中同样重要。但由于该研究在实验过程中保持水分恒定,未考虑水分蒸发加剧带来的负面影响,相关结论仍具有一定的局限性。

需要强调的是,由于不同研究关注不同类型以及不同数量的生态系统功能,使得量化得到的EMF指数之间难以进行比较,这意味着目前研究结果是在选取特定功能的背景下得到的,其是否具有普适性仍存在很大的不确定性。因此,未来亟须规范多功能性指数量化体系,提高不同研究间的可比性。

2.3 降水改变对EMF的影响

早期通过野外观测实验发现,水分增加会提高全球旱地EMF (Maestre *et al.*, 2012)。并且,相较于温度和养分,降水改变对旱地EMF的作用更加强烈(Delgado-Baquerizo *et al.*, 2017)。随着全球气温升高、降水格局改变,导致干旱发生变得越来越普遍(Choat, 2013),特别是在干旱、半干旱地区,干旱发生的频率呈现逐渐上升的趋势(代永欣等, 2015),这将对水分受限区域EMF的维持产生巨大的威胁。已有研究表明,干旱一方面可通过改变土壤理化性质等对EMF产生直接的负效应(Yan *et al.*, 2020),另一方面其可通过改变生物多样性,尤其是植物功能多样性来间接调控EMF (Fry *et al.*, 2018)。例如,

Valencia等(2015)沿干旱梯度对西班牙旱地生态系统45个样点进行调査,并测定了13种功能指标(土壤有机碳含量、总氮含量、总磷含量、有效氮含量、有效磷含量、无机磷含量、磷酸酶活性、 β -葡萄糖苷酶活性、2种土壤糖类含量、净矿化速率、土壤蛋白含量、土壤氨基酸含量),评估干旱程度对地中海地区植物群落结构和EMF的影响;结果发现干旱将导致EMF降低,而植物功能多样性,如个体大小(植株高度或侧向扩展)和叶片属性(叶片干物质含量和比叶面积)是驱动旱地EMF响应干旱的主要因素,并且可以提高EMF对干旱的抵抗能力,这意味着在干旱频发的缺水地区,植物通过调控个体空间分布特征及叶片策略等功能性状,可减缓干旱对EMF产生的负面影响。有研究认为探讨干旱对EMF间接影响时,仅考虑某一维度多样性是不全面的(Yan *et al.*, 2020),因为不同维度多样性(物种多样性、功能多样性、谱系多样性)均已被发现与EMF呈现显著的相关性(Luo *et al.*, 2018; Ren *et al.*, 2018)。因此,有必要区分不同维度多样性在调节干旱对EMF影响中的相对贡献。基于此问题, Yan等(2020)沿内蒙古草地干旱梯度共设置194个样点,同时测定了8种生态系统功能指标(地上生产力、土壤有机碳含量、总氮含量、总磷含量、有效氮含量、有效磷含量、土壤碳氮比、氮磷比),并结合不同维度多样性,综合评估了干旱对内蒙古草地EMF的影响。结果发现,植物功能多样性(植株高度和叶片性状)对于EMF的解释度最高,而谱系多样性的作用最小。此外,干旱通过直接效应以及植物功能多样性介导的间接效应,可显著降低EMF。该研究强调了植物功能多样性在调节干旱对EMF影响中起到的重要作用。然而,以往研究大多只关注植物地上部分的功能性状,由于植物叶片与根系分别处在不同的环境中,所受的环境选择压力会有所不同,使得地上与地下部分具有不同的资源获取策略以及微生物关联等(Bardgett *et al.*, 2014; 雷羚洁等, 2016)。因此,当试图用植物功能性状来描述或预测EMF时,同时考虑地上和地下部分,会加深我们对干旱影响的理解。针对此问题, Fry等(2018)通过控制实验构建不同功能性状的草地植物群落,并在建立2年后进行干旱处理,发现结合地上和地下功能性状分析可提高干旱对EMF影响的解释率,并且EMF对干旱的抵抗力取决于根系深度,表明根系功能性状对EMF维持具有重要的作用。

此外,在干旱严重的地区,植物覆盖度会显著降低,以苔藓、地衣和蓝藻细菌为优势种的土壤群落(生物结皮)占据干旱区的大部分区域,其对缓解干旱影响的重要作用,也被陆续报道(Liu *et al.*, 2017)。例如, Delgado-Baquerizo等(2016)沿干旱梯度对40个样点进行采样,并测定涉及碳、氮、磷循环的5种功能指标(土壤有机碳含量、总氮含量、无机磷含量、 β -葡萄糖苷酶活性、磷酸酶活性),发现与裸地相比,以苔藓为优势种的生物结皮对EMF的正效应随干旱程度的增加而逐渐增强,并且其主要通过调控土壤真菌和细菌的多度来驱动。尽管该研究发现生物结皮对EMF具有促进作用,但并不意味着其对单个功能都具有显著的正效应,在所测定的5种生态系统功能中,只有2种功能指标(β -葡萄糖苷酶活性和磷酸酶活性)对生物结皮覆盖具有正向响应,其余3种功能均无显著变化(Delgado-Baquerizo *et al.*, 2016)。这表明仅仅关注多功能性指数可能会模糊或掩盖单个功能的响应。因此,建议未来研究在探讨气候变化对EMF影响的同时,也应关注每个功能单独的响应,这样才能更加全面和准确地评估气候变化带来的影响(Giling *et al.*, 2019)。

2.4 氮沉降对EMF的影响

自工业革命以来,由于化石燃料和化学肥料消耗的增加,导致全球范围内大气氮沉降速率急剧上升(Galloway *et al.*, 2004)。当前全球大部分地区平均氮沉降速率为 $10 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (Dentener *et al.*, 2006),预计到2050年全球氮沉降速率将翻倍,有些地区甚至可高达 $50 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (Galloway *et al.*, 2004)。过量的氮输入将会增加陆地生态系统土壤氮的有效性,导致土壤酸化,影响植物和土壤微生物多样性(付伟等, 2020),进而影响EMF。Liu等(2017)基于微宇宙实验,测定旱地生态系统15种功能指标(土壤有效性氮含量、潜在硝化速率、微生物生物量氮含量、溶解有机碳含量、微生物生物量碳含量、土壤 CO_2 、 CH_4 以及 N_2O 通量、 β -葡萄糖苷酶活性、 α -葡萄糖苷酶活性、 β -D-纤维二糖水解酶活性、 β -木糖苷酶活性、亮氨酸氨基肽酶活性、 β -N-乙酰葡萄糖氨糖苷酶活性、磷酸酶活性),并采用平均值法量化EMF。发现氮添加($2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)通过改变土壤主要细菌类群的相对优势度对EMF产生负面影响。驱动EMF的主要细菌类群 δ -变形菌门(δ -Proteobacteria)和拟杆菌门(Bacteroidetes)对氮富集十分敏感,它们直接参与

土壤养分循环, 故而其相对丰度的变化会对EMF产生重要影响。然而, 在不同生态系统类型中, 土壤微生物优势类群在调节EMF响应氮沉降中表现的作用并不一致。例如, Chen等(2020)通过在农田生态系统开展的控制实验, 测定18种生态系统功能指标(包括土壤总碳含量、土壤总氮含量、土壤碳氮比、土壤pH、土壤电导率、土壤基础呼吸速率、潜在的氨氧化作用、反硝化酶活力、 β -葡萄糖苷酶活性、 β -N-乙酰葡萄糖氨糖苷酶活性、脲酶活性、磷酸酶活性, 与碳固持、碳分解、反硝化、硝化、磷循环、硫循环相关的70种功能基因丰度), 采用平均值法、单阈值法和多阈值法量化EMF。发现尿素添加(65.25 和 $130.50 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)会降低EMF, 并且土壤真菌和细菌多样性是驱动农田生态系统多种功能维持的重要因素。但有趣的是, 蓝细菌(Cyanobacteria)和球囊菌门(Glomeromycota)等稀有类群被认为是EMF的主要驱动者, 而不是变形菌门(Proteobacteria)和子囊菌门(Ascomycota)等优势类群。这可能是由于稀有物种提供的功能是十分脆弱的, 一旦这些物种消失, 它们提供的功能也将随之丧失。因此, 未来研究在关注土壤微生物优势类群变化的同时, 稀有物种的作用也不容忽视。除此之外, 有研究在草地生态系统还发现氮添加对EMF的影响存在一定的阈值。Cui等(2020)在草甸草原开展的微宇宙实验, 通过设置不同的氮添加量(0 、 10 、 20 、 $40 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), 并采用平均值法量化7种生态系统功能指标(α -1,4-葡萄糖苷酶活性、 β -1,4-葡萄糖苷酶活性、 β -1,4-木糖苷酶活性、 β -D-纤维二糖水解酶活性、亮氨酸氨基肽酶活性、 β -1,4-N-乙酰葡萄糖胺糖苷酶活性、碱性磷酸酶活性), 发现氮添加速率 $\leq 10 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 时, 可显著提高EMF, 超过这一阈值, 氮添加对EMF的促进作用逐渐被削弱。该研究还发现磷添加可以调节EMF对氮添加的响应, 并且当氮、磷添加量为 20 和 $10 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 时, 可使EMF最大化, 同时, 土壤氮磷比和植物多样性是驱动该生态系统类型EMF变化的最主要因素。然而, 目前关于氮沉降对EMF影响的探讨大多基于室内的微宇宙实验和野外高剂量的土壤氮添加实验, 前者与自然界的真实环境会有所差异, 而后者又同大气氮沉降方式和沉降量具有很大的不同。未来建议结合当地的氮沉降水平, 开展冠层氮添加野外控制实验来更为真实地预测EMF对全球氮沉降的响应。

3 问题和展望

3.1 EMF量化体系的完善

目前EMF研究中最主要的问题之一就是选用的生态系统功能指标不一致, 使得不同研究量化出的多功能性指数缺乏可比性。而且对于多功能性概念的混淆, 导致该问题更加凸显。Manning等(2018)重新定义了生态系统多功能性, 将其分为生态系统多功能性和生态系统多重服务性。从生态系统多功能性角度出发, 指标的选择应该涉及营养级和环境之间能量和物质流动速率的过程, 并且应具备客观性, 而不应该主观地从人类价值角度去衡量(生态系统多重服务性)。因此, 建立一套客观的、公认的指标体系是目前亟须解决的问题。本文利用已发表的EMF文献, 汇总了当前较为常用的功能指标, 涉及物质循环和能量流动或是物质和能量储存(图3)。根据统计结果, 发现涉及碳、氮循环的功能指标最多, 而涉及磷循环和水循环的指标相对较少(图3F)。在不考虑期刊影响因子差异的情况下, 我们筛选出文献使用比例大于10%的指标, 涉及碳循环的分别为土壤有机碳含量、地上生物量、 β -1,4-葡萄糖苷酶活性、地下生物量、凋落物分解速率(图3A); 涉及氮循环的分别是土壤总氮含量、土壤硝酸根离子含量、铵根离子含量、土壤有效氮含量以及植物氮含量(图3C); 涉及磷循环的分别为土壤磷酸酶活性、土壤有效磷含量、土壤总磷含量(图3E); 若考虑期刊影响因子差异时, 单从重要的综合期刊(如*Nature*、*Science*、*Nature Communication*、*Nature Ecology & Evolution*等)上发表的文章来看, 涉及碳、氮、磷循环的常用指标种类(文献使用比例大于10%)也并未发生变化(图3A、3C、3E)。目前EMF研究对水循环关注较少, 涉及的指标主要是土壤含水量和土壤持水能力, 但使用频次相对较低(图3E)。此外, 我们还筛选出文献使用比例为5%–10%的指标(图3B、3D、3E)。基于以上统计结果, 未来研究可参考这些常用指标来量化EMF, 并在此基础上逐渐发展出更多公认的指标类型, 消除不同研究间独立的指标选取标准, 从而提高研究结果的可比性。

除了指标类型选取问题外, 不同研究选取的指标数量也不尽一致(图4), 导致不同研究计算出的多功能性指数有很大的差异, 甚至得出相反的结论。针对此问题, 本文通过计量分析发现, 多数研究(约49%)对于指标数量的选取集中于5–8个(图4)。这是

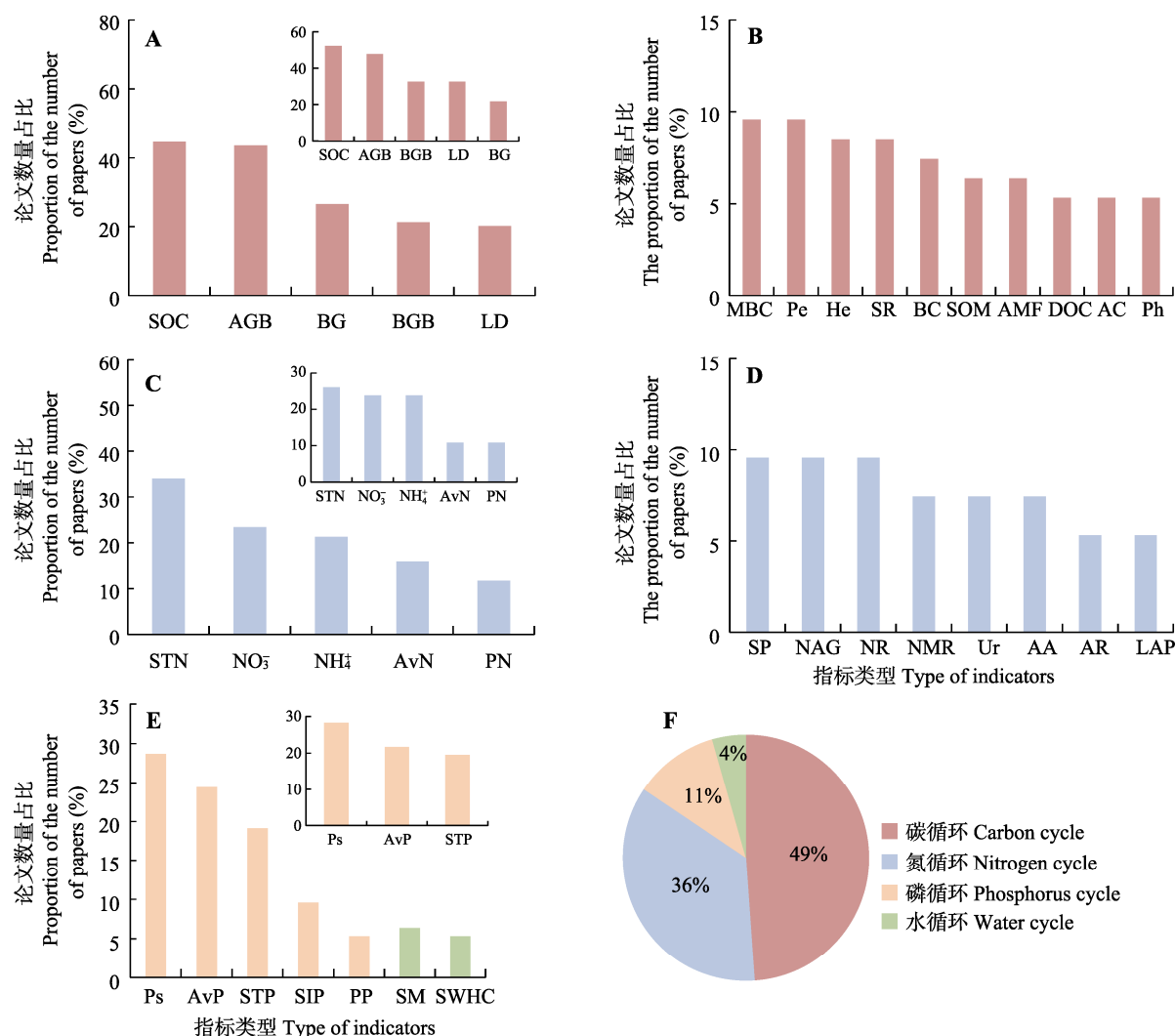


图3 生态系统功能指标及使用情况。**A**, 碳循环, 文献使用比例大于10%的指标, 主图为不考虑期刊影响因子, 右上角小图为考虑影响因子。AGB, 地上生物量; BG, β -1,4-葡萄糖苷酶; BGB, 地下生物量; LD, 凋落物分解; SOC, 土壤有机碳。**B**, 碳循环, 不考虑期刊影响因子时文献使用比例在5%–10%的指标。AC, 芳香族化合物; AMF, 丛枝菌根真菌; BC, β -D-纤维二糖苷酶; DOC, 溶解有机碳; He, 己糖; MBC, 微生物生物量碳; Pe, 戊糖; Ph, 酚类化合物; SOM, 土壤有机质; SR, 土壤呼吸。**C**, 氮循环, 文献使用比例大于10%的指标, 主图为不考虑期刊影响因子, 右上角小图为考虑影响因子。AvN, 有效氮; NH₄⁺, 铵根离子; NO₃⁻, 硝酸根离子; PN, 植物氮含量; STN, 土壤总氮。**D**, 氮循环, 不考虑期刊影响因子时文献使用比例在5%–10%的指标。AA, 氨基酸; AR, 氨化速率; LAP, 亮氨酸氨基肽酶; NAG, β -1,4-N-乙酰葡萄糖胺糖苷酶; NMR, 氮矿化速率; NR, 硝化速率; SP, 土壤蛋白; Ur, 脲酶。**E**, 磷循环和水循环, 主图为不考虑期刊影响因子时文献使用比例大于5%的指标, 右上角小图为考虑影响因子时文献使用比例大于10%的与磷循环相关的指标。AvP, 有效磷; Ps, 磷酸酶; PP, 植物磷含量; SIP, 土壤无机磷; SM, 土壤含水量; STP, 土壤总磷; SWHC, 土壤持水能力。**F**, 涉及碳、氮、磷、水循环的所有指标所占比例。

Fig. 3 Indicators of ecosystem function and their applications in literature. **A**, Carbon cycle indicators with the proportion of literature appearance greater than 10%. The main panel displays values without considering journal impact factor, and the insert displays values considering the journal impact factor. AGB, aboveground biomass; BG, β -1,4-glucosidase; BGB, belowground biomass; LD, litter decomposition; SOC, soil organic carbon. **B**, Carbon cycle indicators with the proportion of literature appearance between 5% and 10%, without considering journal impact factor. AC, aromatic compounds; AMF, arbuscular mycorrhiza fungi; BC, β -D-cellobiosidase; DOC, dissolved organic carbon; He, hexose; MBC, microbial biomass carbon; Pe, pentose; Ph, phenolic compounds; SOM, soil organic matter; SR, soil respiration. **C**, Nitrogen cycle indicators with the proportion of literature appearance greater than 10%. The main panel displays values without considering journal impact factor, and the insert displays values considering journal impact factor. AvN, available nitrogen; NH₄⁺, ammonium; NO₃⁻, nitrate; PN, plant nitrogen content; STN, soil total nitrogen. **D**, Nitrogen cycle indicators with the proportion of literature appearance between 5% and 10%, without considering journal impact factor. AA, amino acid; AR, ammoniation rate; LAP, leucine aminopeptidase; NAG, β -1,4-N-acetylglucosaminidase; NMR, nitrogen mineralization rate; NR, nitrification rate; SP, soil protein; Ur, urease. **E**, Phosphorus cycle and water cycle indicators with the proportion of literature appearance greater than 5%. The insert displays values of the phosphorus cycle indicators with the proportion of literature appearance greater than 10%, considering journal impact factor. AvP, available phosphorus; PP, plant phosphorus content; Ps, phosphatase; SIP, soil inorganic phosphorus; SM, soil moisture; STP, soil total phosphorus; SWHC, soil water holding capacity. **F**, Percentage of all indicators related to carbon, nitrogen, phosphorus and water cycles.

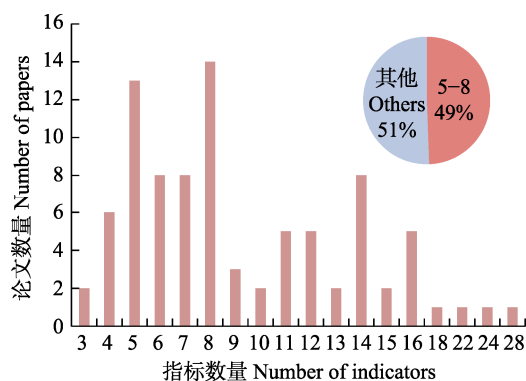


图4 生态系统多功能性指标数量选择统计。饼图红色部分代表指标数量为5–8个的EMF研究占总研究的百分比。

Fig. 4 Statistics on the numbers of indicators selected in studies of ecosystem multifunctionality in literature. The red-colored portion of the pie chart represents the percentage of EMF studies that used 5–8 indicators.

一个可供参考的范围, 因为考虑功能数太少, 不足以反映多功能性; 而考虑功能数太多, 则会由于功能间权衡问题的增加(徐炜等, 2016b), 导致结果不确定性增加。未来可尝试从统计学角度出发, 研究随指标数量的增加, 是否存在一个阈值或拐点, 使得指标数量的继续增加并不会对多功能性指数产生显著影响, 从而提供一个更加可靠的数量选取范围。

多功能性量化的方法仍存在一定的缺陷, 目前平均值法和多阈值法为常用的两种方法, 但这些方法的基本假设是各功能之间所发挥的作用是同等重要的, 均未考虑功能之间的权重问题(Byrnes *et al.*, 2014; 徐炜等, 2016a), 这可能会导致同一维度生态系统功能的重复计算。为弥补这一缺陷, Manning等(2018)提出了聚类阈值法(cluster-threshold approach), 即在使用多阈值法前, 对生态系统功能进行聚类, 赋予各个功能客观的权重。例如, 测定的所有功能聚为5类, 则每类功能所占的权重均为20%, 每一类功能所包含的各个功能具有相同的权重, 如一类功能中包含4个功能, 则这4个功能分别占25%的权重(Manning *et al.*, 2018)。相较于多阈值法计算公式, 该方法增加了一个权重系数 α_i , 使得计算出的多功能性指数更加准确。

总之, 只有解决上述EMF研究中的“瓶颈问题”, 才能从根源上减少多功能计算的不确定性, 才有利于研究间的对比分析, 从而更加深入地分析气候变化对EMF的影响。

3.2 全球变化背景下多因子之间的交互作用对EMF的影响

全球变化涉及多项因子(氮沉降、增温、降水格

局等)的同步改变, 但目前研究大多是从单一的全球变化因子来探讨其对于EMF的影响, 而对多个因子同时改变及其交互作用对EMF的影响仍不清楚, 这极大影响对全球变化效应的准确评估。例如, 土壤氮的可利用性改变对生态系统功能的影响会受到水分的调控。干湿状况一方面会影响土壤微生物群落组成(Ochoa-Hueso *et al.*, 2018)。另一方面, 随着水分减少加剧, 土壤溶质、氧气以及微生物和底物的接触能力会变差(Canarini *et al.*, 2017)。因此, 土壤水分状况改变会导致这些生物和非生物因素的变化, 从而影响生态系统功能对氮可利用性改变的响应。近年在旱地生态系统开展的一项研究发现, 施氮对EMF的作用随着降雨频率的增加而逐渐增强(Liu *et al.*, 2017), 这意味着若不考虑降水改变, 将会低估施氮对EMF的影响。此外, Robroek等(2017)通过结合植物功能群移除实验(分别移除禾本科、非禾本科和金发藓(*Polytrichum commune*), 以及同时移除以上3种)和干旱处理, 模拟干旱导致的沼泽植物群落的改变如何影响EMF。结果表明, 干旱降低了EMF, 并且植物功能群的移除加剧了这种负效应, 意味着干旱带来的植物群落组成的改变并不能够缓解干旱对EMF产生的负效应。因此, 仅考虑单一全球变化因子对EMF的影响是不全面的, 未来需要开展更多的多因子交互实验, 来准确评估全球变化对EMF产生的作用。

3.3 不同时间尺度下EMF对全球变化的响应

全球变化对生态系统功能的影响往往是渐进的(Elmendorf *et al.*, 2012), 例如在温带草地生态系统, 短期增温对植物群落组成无显著影响(Hoepfner & Dukes, 2012), 但在长期增温条件下可通过改变优势物种动态(Dieleman *et al.*, 2015)和促进植物入侵(Walther *et al.*, 2009)等来改变植物群落组成。此外, 长期增温还会导致土壤微生物产生热适应(Dacal *et al.*, 2019), 使其生理代谢水平发生改变, 这些过程都意味着增温对EMF的影响在不同时期内可能是不同的。同时, 外界干扰引起的生态系统功能的权衡和协同关系也会随着时间发生显著的改变(Renard *et al.*, 2015)。因此, 开展时间序列上的对比研究是十分必要的。而目前已有的研究往往关注基于某一时间点的瞬时状态(Tresch *et al.*, 2019; Wang *et al.*, 2019), 并没有关注时间尺度上的动态变化, 这可能会高估全球变化对EMF的影响。未来需开展

长期野外观测实验来消除时间尺度上的不确定性。

3.4 全球变化背景下多维度、多尺度生物多样性与EMF

全球变化不仅会影响生物多样性和EMF, 还可调节生物多样性与EMF之间的关系(Jing *et al.*, 2015)。现阶段研究大多关注物种多样性与EMF的关系, 虽然其他维度多样性(功能多样性、谱系多样性)与EMF关系的研究也在逐渐增多, 但同时考虑全球变化因素的研究相对较少。已有研究表明, 全球变化背景下功能多样性和谱系多样性对EMF同样具有重要影响。例如, 植物功能多样性能够提高草地EMF对干旱的抵抗力(Fry *et al.*, 2018), 并且结合功能多样性与谱系多样性能够更好解释EMF的变异(Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2019), 这表明全球变化背景下考虑不同维度的生物多样性对EMF的影响是十分必要的。此外, 生物多样性还包括 α 、 β 和 γ 三个尺度的多样性, α 多样性主要指生境内的多样性, β 多样性则强调沿着环境梯度不同生境群落之间物

种组成的相异性, 也被称为生境间的多样性, 而 γ 多样性一般用于描述景观或区域较大尺度的多样性(杨婧等, 2014)。现阶段大量的研究关注 α 多样性, 即生境内多样性与EMF之间的关系, 忽视了其他尺度多样性对EMF维持的重要作用。越来越多的研究强调, 只有 α 、 β 多样性同时达到最大化时, 才有利于高水平EMF的维持(Hautier *et al.*, 2018)。即使群落内部拥有较高的 α 多样性, 生物群落的同质化(即 β 多样性降低)同样会使EMF降低(van der Plas *et al.*, 2016)。在内蒙古草地的一项研究也证实, 植物功能性状的 β 多样性在调节干旱对草地多功能性影响中起到了重要作用(Yan *et al.*, 2020)。因此, 以往只关注单一维度或单一尺度多样性与EMF间的关系是不全面的, 未来研究应同时考虑多维度、多尺度生物多样性与EMF间的关系(图5)。

3.5 全球变化背景下多营养级多样性与EMF

现阶段研究主要针对植物多样性(Maestre *et al.*, 2012)、土壤微生物多样性(Wagg *et al.*, 2014)以及二

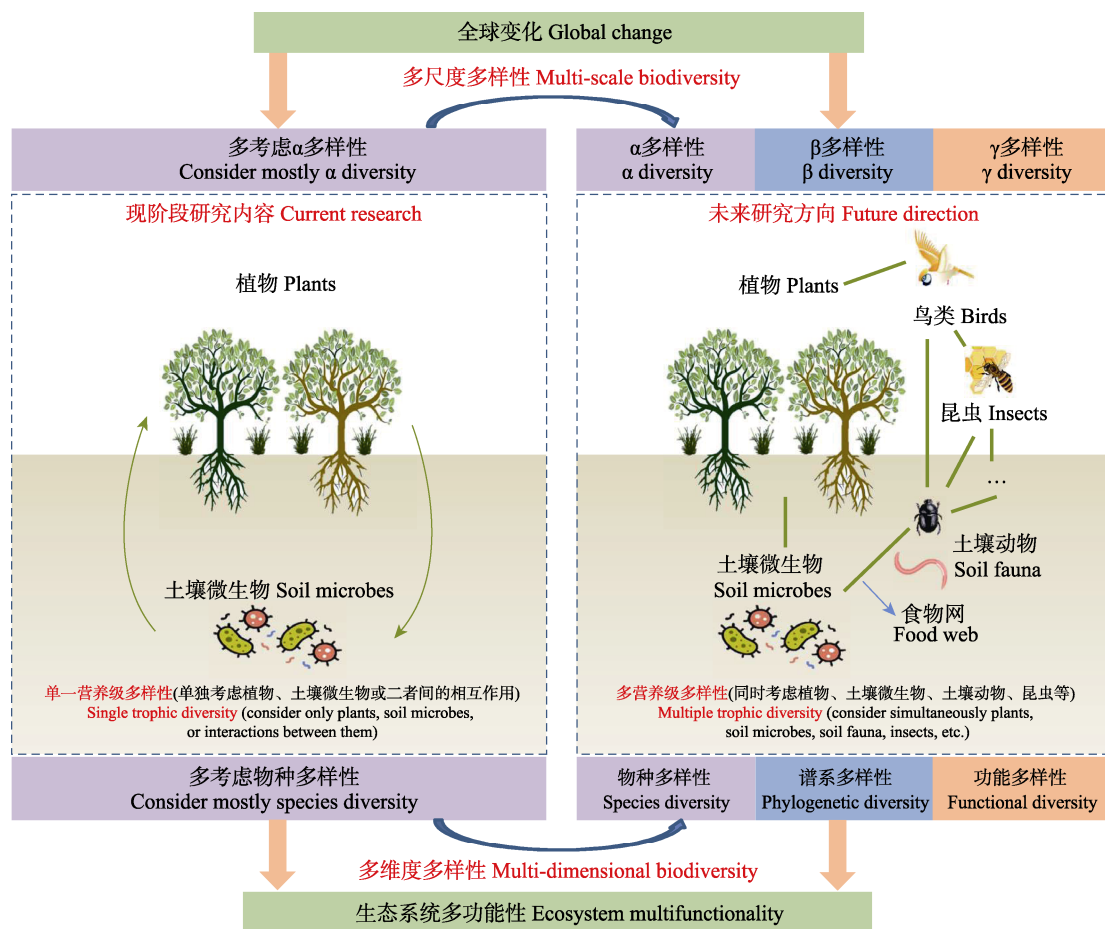


图5 全球变化背景下多维度、多尺度生物多样性与生态系统多功能性的关系。

Fig. 5 Relationships between ecosystem multifunctionality and multi-dimensional or multi-scale biodiversity under the scenario of global change.

者间的相互关系(Jing *et al.*, 2015)对EMF的影响进行探讨,发现它们与多功能性都呈现良好的相关关系。然而,越来越多的研究表明,考虑更多营养级时(蚯蚓、土壤线虫、地上昆虫等),不同营养级对EMF的作用可通过食物网进行传递(Schuldt *et al.*, 2018),使得生物多样性与多功能性的关系变得更加强烈(Lefcheck *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2019),这意味着以往只考虑单一营养级多样性可能会低估生物多样性对EMF的影响。此外,Valencia等(2018)发现气候变化可通过营养级间的级联效应加剧对EMF的影响,表明若不考虑不同营养级间级联效应可能会低估气候变化对EMF造成的影响。由此,结合上述提到的不同维度和尺度多样性,我们建立了未来应当考虑的研究框架(图5),希望能够更加全面地去评价全球变化背景下生物多样性与EMF间的关系。

3.6 全球变化背景下根系功能性状与EMF

目前研究已发现植物地上部分功能性状,例如比叶面积、植株高度等(Valencia *et al.*, 2015)在EMF响应气候变化过程中扮演重要角色。除地上部分外,植物根系的功能性状,如比根长、分枝比、真菌感染率等,也会通过调控植物根系的生长及养分的吸收,影响生态系统的物质循环和能量流动(雷玲洁等, 2016)。相较于植物地上部分,根系的结构和功能存在很大的异质性,例如根的末端具备吸收功能,而根基部具有贮藏、运输、支持等功能,而且大多数根系都会与菌根真菌形成共生关系(McCormack *et al.*, 2015)。这些因素都增加了根系功能性状研究的复杂性。此外,由于植物叶片与根系处在不同的环境中(大气和土壤),所受的环境选择压力也会有所不同,导致它们之间的功能性状可能不具有协同性。例如,比叶面积和比根长具有微弱的关联(Chen *et al.*, 2013),这意味着以往地上部分功能性状与EMF关系的研究可能并不适用于根系。而在全球变化背景下,温度升高、降水格局改变等因素已对根系生长、根系分布、根系形态等产生重要的影响(Bardgett *et al.*, 2014)。例如,干旱导致的土壤水分亏缺会刺激根系向下生长,根长增加,以便向深层土壤吸收更多的水分(邹慧等, 2016)。部分植物也会通过减少根系的次级分枝和根系重叠、增加根系连接长度等来适应干旱胁迫(单立山等, 2012)。此外,一项meta分析的结果表明,CO₂浓度升高(自340–380上升至540–750 μmol·mol⁻¹)将促使根系长度增加

26%,根系直径增加8.4%,菌根真菌感染率提高3.3%(Nie *et al.*, 2013),这些根系性状的变化都将对地球化学循环过程产生深刻的影响,进而改变生态系统维持多种功能的能力。目前,已有研究发现在干旱条件下,植物根系结构复杂性的增加,会提高EMF(Fry *et al.*, 2018)。因此,在全球变化背景下,阐明根系功能性状与多功能性的关系具有重要意义。

参考文献

- Allan E, Manning P, Alt F, Binkenstein J, Blaser S, Blüthgen N, Böhm S, Grassein F, Hölzel N, Klaus VH, Kleinbecker T, Morris EK, Oelmann Y, Prati D, Renner SC, *et al.* (2015). Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecology Letters*, 18, 834-843.
- Alsterberg C, Roger F, Sundbäck K, Juhanson J, Hulth S, Hallin S, Gamfeldt L (2017). Habitat diversity and ecosystem multifunctionality—The importance of direct and indirect effects. *Science Advances*, 3, e1601475. DOI: 10.1126/sciadv.1601475.
- Antiqueira PAP, Petchey OL, Romero GQ (2018). Warming and top predator loss drive ecosystem multifunctionality. *Ecology Letters*, 21, 72-82.
- Bardgett RD, Mommer L, de Vries FT (2014). Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 29, 692-699.
- Byrnes JEK, Gamfeldt L, Isbell F, Lefcheck JS, Griffin JN, Hector A, Cardinale BJ, Hooper DU, Dee LE, Emmett Duffy J (2014). Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality: challenges and solutions. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 111-124.
- Canarini A, Kier LP, Dijkstra FA (2017). Soil carbon loss regulated by drought intensity and available substrate: a meta-analysis. *Soil Biology & Biochemistry*, 112, 90-99.
- Chen QL, Ding J, Zhu D, Hu HW, Delgado-Baquerizo M, Ma YB, He JZ, Zhu YG (2020). Rare microbial taxa as the major drivers of ecosystem multifunctionality in long-term fertilized soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 141, 107686. DOI: 10.1016/j.soilbio.2019.107686.
- Chen W, Zeng H, Eissenstat DM, Guo D (2013). Variation of first-order root traits across climatic gradients and evolutionary trends in geological time. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 846-856.
- Chillo V, Vázquez DP, Amoroso MM, Bennett EM (2018). Land-use intensity indirectly affects ecosystem services mainly through plant functional identity in a temperate forest. *Functional Ecology*, 32, 1390-1399.
- Choat B (2013). Predicting thresholds of drought-induced mortality in woody plant species. *Tree Physiology*, 33,

- 669-671.
- Cui H, Sun W, Delgado-Baquerizo M, Song W, Ma J, Wang K, Ling X (2020). Phosphorus addition regulates the responses of soil multifunctionality to nitrogen over-fertilization in a temperate grassland. *Plant and Soil*, DOI: 10.1007/s11104-020-04620-2.
- Dacal M, Bradford MA, Plaza C, Maestre FT, García-Palacios P (2019). Soil microbial respiration adapts to ambient temperature in global drylands. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 232-238.
- Dai YX, Wang L, Wan XC (2015). Progress on researches of drought-induced tree mortality mechanisms. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 3228-3236. [代永欣, 王林, 万贤崇 (2015). 干旱导致树木死亡机制研究进展. 生态学报, 34, 3228-3236.]
- Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Eldridge DJ, Bowker MA, Ochoa V, Gozalo B, Berdugo M, Val J, Singh BK (2016). Biocrust-forming mosses mitigate the negative impacts of increasing aridity on ecosystem multifunctionality in drylands. *New Phytologist*, 209, 1540-1552.
- Delgado-Baquerizo M, Trivedi P, Trivedi C, Eldridge DJ, Reich PB, Jeffries TC, Singh BK (2017). Microbial richness and composition independently drive soil multifunctionality. *Functional Ecology*, 31, 2330-2343.
- Dentener F, Drevet J, Lamarque JF, Bey I, Eickhout B, Fiore AM, Hauglustaine D, Horowitz LW, Krol M, Kulshrestha UC, Lawrence M, Galy-Lacaux C, Rast S, Shindell D, Stevenson D, *et al.* (2006). Nitrogen and sulfur deposition on regional and global scales: a multimodel evaluation. *Global Biogeochemical Cycles*, 20, GB4003. DOI: 10.1029/2005gb002672.
- Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson TM (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 20684-20689.
- Dieleman CM, Branfireun BA, McLaughlin JW, Lindo Z (2015). Climate change drives a shift in peatland ecosystem plant community: implications for ecosystem function and stability. *Global Change Biology*, 21, 388-395.
- Ding J, Chen L, Ji C, Hugelius G, Li Y, Liu L, Qin S, Zhang B, Yang G, Li F, Fang K, Chen Y, Peng Y, Zhao X, He H, *et al.* (2017). Decadal soil carbon accumulation across Tibetan permafrost regions. *Nature Geoscience*, 10, 420-424.
- Eisenhauer N, Hines J, Isbell F, van der Plas F, Hobbie SE, Kazanski CE, Lehmann A, Liu M, Lochner A, Rillig MC, Vogel A, Worm K, Reich PB (2018). Plant diversity maintains multiple soil functions in future environments. *eLife*, 7, e41228. DOI: 10.7554/eLife.41228.
- Elmendorf SC, Henry GHR, Hollister RD, Björk RG, Bjorkman AD, Callaghan TV, Collier LS, Cooper EJ, Cornelissen JHC, Day TA, Fosaa AM, Gould WA, Grétarsdóttir J, Harte J, Hermanutz L, *et al.* (2012). Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time. *Ecology Letters*, 15, 164-175.
- Fry EL, Savage J, Hall AL, Oakley S, Pritchard WJ, Ostle NJ, Pywell RF, Bullock JM, Bardgett RD (2018). Soil multifunctionality and drought resistance are determined by plant structural traits in restoring grassland. *Ecology*, 99, 2260-2271.
- Fu W, Wu H, Zhao AH, Hao ZP, Chen BD (2020). Ecological impacts of nitrogen deposition on terrestrial ecosystems: research progresses and prospects. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 475-493. [付伟, 武慧, 赵爱花, 郝志鹏, 陈保冬 (2020). 陆地生态系统氮沉降的生态效应: 研究进展与展望. 植物生态学报, 44, 475-493.]
- Galloway JN, Dentener FJ, Capone DG, Boyer EW, Howarth RW, Seitzinger SP, Asner GP, Cleveland CC, Green PA, Holland EA, Karl DM, Michaels AF, Porter JH, Townsend AR, Vöosmarty CJ (2004). Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, 70, 153-226.
- Gamfeldt L, Hillebrand H, Jonsson PR (2008). Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology*, 89, 1223-1231.
- Giling DP, Beaumelle L, Phillips HRP, Cesarz S, Eisenhauer N, Ferlian O, Gottschall F, Guerra C, Hines J, Sendek A, Siebert J, Thakur MP, Barnes AD (2019). A niche for ecosystem multifunctionality in global change research. *Global Change Biology*, 25, 763-774.
- Hautier Y, Isbell F, Borer ET, Seabloom EW, Harpole WS, Lind EM, MacDougall AS, Stevens CJ, Adler PB, Alberti J, Bakker JD, Brudvig LA, Buckley YM, Cadotte M, Caldeira MC, *et al.* (2018). Local loss and spatial homogenization of plant diversity reduce ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology and Evolution*, 2, 50-56.
- Hector A, Bagchi R (2007). Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, 448, 188-190.
- Hoepfner SS, Dukes JS (2012). Interactive responses of old-field plant growth and composition to warming and precipitation. *Global Change Biology*, 18, 1754-1768.
- Hufkens K, Keenan TF, Flanagan LB, Scott RL, Bernacchi CJ, Joo E, Brunsell NA, Verfaillie J, Richardson AD (2016). Productivity of North American grasslands is increased under future climate scenarios despite rising aridity. *Nature Climate Change*, 6, 710-714.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- 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, 8159. DOI: 10.1038/ncomms9159.
- Klaus VH, Kleinebecker T, Busch V, Fischer M, Hölzel N, Nowak S, Prati D, Schäfer D, Schöning I, Schrumpf M, Hamer U (2018). Land use intensity, rather than plant species richness, affects the leaching risk of multiple nutrients from permanent grasslands. *Global Change Biology*, 24, 2828-2840.
- Le Bagousse-Pinguet Y, Soliveres S, Gross N, Torices R, Berdugo M, Maestre FT (2019). Phylogenetic, functional, and taxonomic richness have both positive and negative effects on ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116, 8419-8424.
- 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, 6936. DOI: 10.1038/ncomms7936.
- Lei LJ, Kong DL, Li XM, Zhou ZX, Li GY (2016). Plant functional traits, functional diversity, and ecosystem functioning: current knowledge and perspectives. *Biodiversity Science*, 24, 922-931. [雷羚洁, 孔德良, 李晓明, 周振兴, 李国勇 (2016). 植物功能性状、功能多样性与生态系统功能: 进展与展望. *生物多样性*, 24, 922-931.]
- Liu YR, Delgado-Baquerizo M, Trivedi P, He JZ, Wang JT, Singh BK (2017). Identity of biocrust species and microbial communities drive the response of soil multifunctionality to simulated global change. *Soil Biology & Biochemistry*, 107, 208-217.
- Luo G, Rensing C, Chen H, Liu M, Wang M, Guo S, Ling N, Shen Q (2018). Deciphering the associations between soil microbial diversity and ecosystem multifunctionality driven by long-term fertilization management. *Functional Ecology*, 32, 1103-1116.
- Maestre FT, Quero JL, Gotelli NJ, Escudero A, Ochoa V, Delgado-Baquerizo M, García-Gómez M, Bowker MA, Soliveres S, Escolar C, García-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Gozalo B, Gallardo A, *et al.* (2012). Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, 335, 214-218.
- Manning P, van der Plas F, Soliveres S, Allan E, Maestre FT, Mace G, Whittingham MJ, Fischer M (2018). Redefining ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 427-436.
- McCormack ML, Dickie IA, Eissenstat DM, Fahey TJ, Fernandez CW, Guo D, Helmisaari HS, Hobbie EA, Iversen CM, Jackson RB, Leppälampi-Kujansuu J, Norby RJ, Phillips RP, Pregitzer KS, Pritchard SG, Rewald B, Zadworny M (2015). Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 207, 505-518.
- Melillo JM, Frey SD, DeAngelis KM, Werner WJ, Bernard MJ, Bowles FP, Pold G, Knorr MA, Grandy AS (2017). Long-term pattern and magnitude of soil carbon feedback to the climate system in a warming world. *Science*, 358, 101-105.
- Nie M, Lu M, Bell J, Raut S, Pendall E (2013). Altered root traits due to elevated CO₂: a meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 1095-1105.
- Ochoa-Hueso R, Collins SL, Delgado-Baquerizo M, Hamonts K, Pockman WT, Sinsabaugh RL, Smith MD, Knapp AK, Power SA (2018). Drought consistently alters the composition of soil fungal and bacterial communities in grasslands from two continents. *Global Change Biology*, 24, 2818-2827.
- Peco B, Navarro E, Carmona CP, Medina NG, Marques MJ (2017). Effects of grazing abandonment on soil multifunctionality: the role of plant functional traits. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 249, 215-225.
- 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.
- Qin SQ, Chen LY, Fang K, Zhang QW, Wang J, Liu FT, Yu JC, Yang YH (2019). Temperature sensitivity of SOM decomposition governed by aggregate protection and microbial communities. *Science Advances*, 5, eaau1218. DOI: 10.1126/sciadv.aau1218.
- Qu JS, Ge QS, Zhang XQ (2008). Development and comparison of the significations of global change and its correlated concepts. *Advances in Earth Science*, 23, 1277-1284. [曲建升, 葛全胜, 张雪芹 (2008). 全球变化及其相关概念的发展与比较. *地球科学进展*, 23, 1277-1284.]
- Ren H, Eviner VT, Gui W, Wilson GWT, Cobb AB, Yang G, Zhang Y, Hu S, Bai Y (2018). Livestock grazing regulates ecosystem multifunctionality in semi-arid grassland. *Functional Ecology*, 32, 2790-2800.
- Renard D, Rhemtulla JM, Bennett EM (2015). Historical dynamics in ecosystem service bundles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112, 13411-13416.
- Robroek BJM, Jassey VEJ, Beltman B, Hefting MM (2017). Diverse fen plant communities enhance carbon-related multifunctionality, but do not mitigate negative effects of drought. *Royal Society Open Science*, 4, 170449. DOI: 10.1098/rsos.170449.
- 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.
- Schuldt A, Assmann T, Brezzi M, Buscot F, Eichenberg D, Gutknecht J, Härdtle W, He JS, Klein AM, Kühn P, Liu X,

- Ma K, Niklaus PA, Pietsch KA, Purahong W, *et al.* (2018). Biodiversity across trophic levels drives multifunctionality in highly diverse forests. *Nature Communications*, 9, 2989. DOI: 10.1038/s41467-018-05421-z.
- Shan LS, Li Y, Dong QL, Geng DM (2012). Ecological adaptation of *Reaumuria soongorica* root system architecture to arid environment. *Journal of Desert Research*, 32, 1283-1290. [单立山, 李毅, 董秋莲, 耿东梅 (2012). 红砂根系构型对干旱的生态适应. 中国沙漠, 32, 1283-1290.]
- Soliveres S, Manning P, Prati D, Gossner MM, Alt F, Arndt H, Baumgartner V, Binkenstein J, Birkhofer K, Blaser S, Blüthgen N, Boch S, Böhm S, Börschig C, Buscot F, *et al.* (2016). Locally rare species influence grassland ecosystem multifunctionality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371, 20150269. DOI: 10.1098/rstb.2015.0269.
- Song J, Wan S, Piao S, Knapp AK, Classen AT, Vicca S, Ciais P, Hovenden MJ, Leuzinger S, Beier C, Kardol P, Xia J, Liu Q, Ru J, Zhou Z, *et al.* (2019). A meta-analysis of 1,119 manipulative experiments on terrestrial carbon-cycling responses to global change. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 1309-1320.
- Stocker BD, Zscheischler J, Keenan TF, Prentice IC, Seneviratne SI, Peñuelas J (2019). Drought impacts on terrestrial primary production underestimated by satellite monitoring. *Nature Geoscience*, 12, 264-270.
- Tang YK, Wu YT, Wu K, Guo ZW, Liang CZ, Wang MJ, Chang PJ (2019). Changes in trade-offs of grassland ecosystem services and functions under different grazing intensities. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 408-417. [汤永康, 武艳涛, 武魁, 郭之伟, 梁存柱, 王敏杰, 常佩静 (2019). 放牧对草地生态系统服务和功能权衡关系的影响. 植物生态学报, 43, 408-417.]
- Tresch S, Frey D, Bayon RCL, Mäder P, Stehle B, Fliessbach A, Moretti M (2019). Direct and indirect effects of urban gardening on aboveground and belowground diversity influencing soil multifunctionality. *Scientific Reports*, 9, 9769. DOI: 10.1038/s41598-019-46024-y.
- Valencia E, Gross N, Quero JL, Carmona CP, Ochoa V, Gozalo B, Delgado-Baquerizo M, Dumack K, Hamonts K, Singh BK, Bonkowski M, Maestre FT (2018). Cascading effects from plants to soil microorganisms explain how plant species richness and simulated climate change affect soil multifunctionality. *Global Change Biology*, 24, 5642-5654.
- Valencia E, Maestre FT, le Bagousse-Pinguet Y, Quero JL, Tamme R, Börger L, García-Gómez 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 Plas F (2019). Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biological Reviews*, 94, 1220-1245.
- van der Plas F, Manning P, Soliveres S, Allan E, Scherer-Lorenzen M, Verheyen K, Wirth C, Zavala MA, Ampoorter E, Baeten L, Barbaro L, Bauhus J, Benavides R, Benneter A, Bonal D, *et al.* (2016). Biotic homogenization can decrease landscape-scale forest multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, 3557-3562.
- 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 of the United States of America*, 111, 5266-5270.
- Walther GR, Roques A, Hulme PE, Sykes MT, Pyšek P, Kühn I, Zobel M, Bacher S, Botta-Dukát Z, Bugmann H, Czúcz B, Dauber J, Hickler T, Jarošík V, Kenis M, *et al.* (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 686-693.
- Wang L, Delgado-Baquerizo M, Wang D, Isbell F, Liu J, Feng C, Liu J, Zhong Z, Zhu H, Yuan X, Chang Q, Liu C (2019). Diversifying livestock promotes multidiversity and multifunctionality in managed grasslands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116, 6187-6192.
- Wen Z, Zheng H, Zhao H, Xie S, Liu L, Ouyang Z (2020). Land-use intensity indirectly affects soil multifunctionality via a cascade effect of plant diversity on soil bacterial diversity. *Global Ecology and Conservation*, 23, e01061. DOI: 10.1016/j.gecco.2020.e01061.
- Xu W, Jing X, Ma ZY, He JS (2016a). A review on the measurement of ecosystem multifunctionality. *Biodiversity Science*, 24, 72-84. [徐伟, 井新, 马志远, 贺金生 (2016b). 生态系统多功能性的测度方法. 生物多样性, 24, 72-84.]
- Xu W, Ma ZY, Jing X, He JS (2016b). Biodiversity and ecosystem multifunctionality: advances and perspectives. *Biodiversity Science*, 24, 55-71. [徐伟, 马志远, 井新, 贺金生 (2016a). 生物多样性与生态系统多功能性: 进展与展望. 生物多样性, 24, 55-71.]
- Yan Y, Zhang Q, Buyantuev A, Liu Q, Niu J (2020). Plant functional β diversity is an important mediator of effects of aridity on soil multifunctionality. *Science of the Total Environment*, 726, 138529. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.138529.
- Yang J, Chu PF, Chen DM, Wang MJ, Bai YF (2014). Mechanisms underlying the impacts of grazing on plant α , β and γ diversity in a typical steppe of the Inner Mongolia

DOI: 10.17521/cjpe.2020.0074

- grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 188-200. [杨婧, 褚鹏飞, 陈迪马, 王明玖, 白永飞 (2014). 放牧对内蒙古典型草原 α 、 β 和 γ 多样性的影响机制. 植物生态学报, 38, 188-200.]
- Yin R, Eisenhauer N, Auge H, Purahong W, Schmidt A, Schädler M (2019). Additive effects of experimental climate change and land use on faunal contribution to litter decomposition. *Soil Biology & Biochemistry*, 131, 141-148.
- Zhu ZC, Liu YW, Liu Z, Piao SL (2018). Projection of changes in terrestrial ecosystem net primary productivity under future global warming scenarios based on CMIP5 models. *Climate Change Research*, 14, 31-39. [朱再春, 刘永稳, 刘祯, 朴世龙 (2018). CMIP5模式对未来升温情景下全球陆地生态系统净初级生产力变化的预估. 气候变化研究进展, 14, 31-39.]
- Zou H, Gao GY, Fu BJ (2016). The relationship between grassland ecosystem and soil water in arid and semi-arid areas: a review. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 3127-3136. [邹慧, 高光耀, 傅伯杰 (2016). 干旱半干旱草地生态系统与土壤水分关系研究进展. 生态学报, 36, 3127-3136.]
- 责编编委: 梁存柱 责任编辑: 李 敏