



生物多样性与生态系统多功能性和多服务性的关系: 回顾与展望

井新^{1*} 贺金生^{2,3}

¹Department of Earth and Environmental Sciences, KU Leuven, Celestijnenlaan 200E, 3001 Leuven, Belgium; ²北京大学城市与环境学院生态研究中心, 北京 100871; ³兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730020

摘要 近10年来, 生物多样性与生态系统多功能性(BEMF)的关系是生物多样性与生态系统功能领域新兴的热点研究方向。生态系统多功能性是指生态系统同时提供多重生态系统功能的能力, 受到群落和生态系统生态学研究者的广泛关注。该文简要回顾了生物多样性与生态系统多功能性关系研究历史, 侧重介绍了生态系统多功能性量化方法发展历程, 并总结了生物多样性与生态系统多功能性研究的主要趋势, 包括生物多样性维度、时空尺度和全球变化驱动因子等对生态系统多功能性的影响。同时, 回顾了近5年生物多样性与生态系统多功能性关系研究的新方法、新方向; 根据生态系统服务和生态系统功能的区别, 提出了生态系统多服务性(ecosystem multiserviceability, EMS)概念。最后简要介绍了生物多样性与生态系统多功能性、生物多样性与生态系统多服务性(BEMS)研究存在的不足及对未来的展望。

关键词 生物多样性; 生态系统功能; 生态系统服务; 全球变化; 研究进展

井新, 贺金生 (2021). 生物多样性与生态系统多功能性和多服务性的关系: 回顾与展望. 植物生态学报, 45, 1094-1111. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0154

Relationship between biodiversity, ecosystem multifunctionality and multiserviceability: literature overview and research advances

JING Xin^{1*} and HE Jin-Sheng^{2,3}

¹Department of Earth and Environmental Sciences, KU Leuven, Celestijnenlaan 200E, 3001 Leuven, Belgium; ²Institute of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; and ³State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

Abstract

Over the recent decade, biodiversity and ecosystem multifunctionality (BEMF) has aroused as an emerging research hotspot in the field of biodiversity and ecosystem functioning. Ecosystem multifunctionality is defined as the capacity of an ecosystem to provide multiple ecosystem functions simultaneously, it has received broad consideration by community and ecosystem ecologists. In this study, we first conducted a literature review of the research history in biodiversity and ecosystem multifunctionality. Next, we summarized the major trends in biodiversity and ecosystem multifunctionality research including the impacts of biodiversity dimensions, global change drivers and spatial-temporal scales on ecosystem multifunctionality. We reviewed the new research methods and research directions emerged in the field. We also defined a new concept, i.e., ecosystem multiserviceability (EMS) based on the distinction between ecosystem functions and ecosystem services. Finally, we briefly summarized the limitations in current research of biodiversity and ecosystem multifunctionality/multiserviceability (BEMF/BEMS) and presented the outlook for future study.

Key words biodiversity; ecosystem functioning; ecosystem services; global change; research advances

Jing X, He JS (2021). Relationship between biodiversity, ecosystem multifunctionality and multiserviceability: literature overview and research advances. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1094-1111. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0154

生物多样性与生态系统功能(biodiversity and ecosystem functioning, BEF)的关系是群落生态学和生态系统生态学的研究热点, 有近30年的发展历史(Cardinale *et al.*, 2012; Tilman *et al.*, 2014; van der

收稿日期Received: 2020-05-18 接受日期Accepted: 2020-10-14

基金项目: 国家自然科学基金(31630009)和国家重点研发计划(2019YFC0507700)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31630009), and the National Key R&D Program of China (2019YFC0507700).

* E-mail: jingxin0123@gmail.com

Plas, 2019)。早期的BEF研究主要关注物种多样性与单个生态系统功能的关系, 比如植物物种丰富度对生态系统净初级生产力的影响(Hector *et al.*, 1999; Loreau *et al.*, 2001; Hooper *et al.*, 2005)。随着研究的深入, 研究者逐渐发现群落生物多样性越高, 凋落物分解越快, 抵御病虫害能力越强, 并伴随着土壤碳和养分循环等生态系统功能的提升。也就是说, 高的生物多样性能显著提升生态系统对多重生态系统功能的支持能力, 而生态系统的这一能力被定义为生态系统多功能性(ecosystem multifunctionality, EMF)(Hector & Bagchi, 2007; Gamfeldt *et al.*, 2008)。

生物多样性与生态系统多功能性(biodiversity and ecosystem multifunctionality, BEMF)的关系是近10年来BEF领域新的热点研究方向(Duffy *et al.*, 2017; Manning *et al.*, 2018; van der Plas, 2019)。BEMF研究之所以受到重视, 从生物多样性这一角度, 主要基于3个事实: (1)同一物种不能同时提供所有生态系统功能(Hector & Bagchi, 2007), 比如禾草植物有高的生产力, 但不具有固氮能力; (2)同一物种对不同生态系统功能的贡献不同, 并且因时间、空间和环境等因素的不同而变化(Isbell *et al.*, 2011); (3)不同物种对同一个生态系统功能的贡献不同(Lohbeck *et al.*, 2016), 主要是由物种个体大小(Slade *et al.*, 2017, 2019)、多度(Soliveres *et al.*, 2016b)、功能性状(Gross *et al.*, 2017)、扩散和竞争能力(Thompson & Gonzalez, 2016; Slade *et al.*, 2019)等方面的差异导致的。同样, 由不同物种组成的生物群落, 对同一个生态系统功能的作用也不同, 且随环境的变化而变化。从生态系统功能这一角度出发, 同样有3个事实: (1)同时考虑多个生态系统功能, 生物多样性的的重要性才得以体现, 或者说更高的生物多样性才能支持更高的生态系统功能(Lefcheck *et al.*, 2015); (2)考虑生态系统多功能性时, 生物多样性的多功能冗余(multifunctional redundancy)减小(Gamfeldt *et al.*, 2008; Mori *et al.*, 2016); (3)生态系统多功能性更贴近不同利益相关群体对生态系统服务的需求(Allan *et al.*, 2015; Slade *et al.*, 2017), 比如生物多样性保护利益群体更多关注生物多样性保护, 但同时也关注生态系统对病虫害的抵御能力。

由于徐炜等(2016a, 2016b)对BEMF早期研究进展及量化方法(2007–2015年)已经有初步的介绍, 本文将着重综述最近5年国内外BEMF研究进展。首先

将介绍BEMF研究简史和研究现状, 进而总结BEMF研究新方法及新方向, 提出生态系统多服务性(ecosystem multiserviceability, EMS)的新概念, 提出BEMF和BEMS (Biodiversity ecosystem multiserviceability)研究面临的挑战, 并对未来研究进行展望。

1 研究简史

BEMF研究的兴起和发展与其量化方法的研发分不开。我们将重点回顾BEMF量化方法的发展历程。因此, 我们将按照BEMF量化方法引入的先后顺序以及每个方法的后续应用来展开这一部分的叙述。

1.1 功能物种替代法(Turnover approach)

早期BEF研究主要关注生物多样性与单个生态系统功能的关系, 并没有实质性地提出生态系统多功能性的量化方法(Byrnes *et al.*, 2014)。直到2007年, Hector和Bagchi (2007)在*Nature*上发表了生物多样性与生态系统多功能性的文章, 首次提出了量化生态系统多功能性的功能物种替代法, 标志着BEMF量化研究的开始。功能物种替代法利用逐步回归筛选对生态系统功能有重要贡献的物种, 其优势是能够量化物种对生态系统功能的贡献, 也就是衡量同一个物种对不同生态系统功能的贡献是否一致, 或者不同的物种对同一个生态系统功能的贡献是否一致。此外, 功能物种替代法还能解决随着生态系统功能数目的增加, 所需要的物种数目是否也要增加, 才能保证较高的生态系统多功能性的问题。我国学者He等(2009)在功能物种替代方法的基础上, 提出了利用回归树(aggregated bootstrapped tree, ABT)来研究土壤细菌对生态系统多功能性的贡献, 该研究是国内学者发表的第一篇量化BEMF的文章。Byrnes等(2014)进一步根据物种对不同生态系统功能的贡献, 按照效应值将物种划分为两类, 分别是正效应物种和负效应物种。基于这样的改进, 生态学家可以回答正效应物种占有所有物种的比例是否随所研究的生态系统功能数目的增加而增加等问题。利用功能物种替代法的典型案例还有Isbell等(2011)对17个草地生物多样性实验的meta分析和Hautier等(2018)对全球草地生态系统植物多样性对生态系统多功能性影响的研究。

除了上述利用逐步回归或回归树量化物种对生态系统功能贡献的研究, Gotelli等(2011)提出了利用

零模型来量化物种对生态系统功能贡献的方案。该方法的优势是不受数据正态分布的约束,能够量化物种对不同生态系统功能的影响,但仅限于对单个生态系统功能的研究。比如Mori等(2016)利用这一方法研究了景观尺度土壤真菌对森林生态系统凋落物分解、养分循环等生态系统功能的影响,发现不同的物种对不同生态系统功能的贡献有明显差异。最近,Wagg等(2019)利用该方法研究了微宇宙中土壤细菌和真菌对生态系统功能的贡献。虽然Gotelli等(2011)的方法能够解决单个物种对生态系统功能贡献的问题,但这一方法并没有真正量化生态系统多功能性。此外,这一方法仍属于对功能物种替代法的延伸,并不能有效地解决种间关系对生态系统多功能性的贡献问题,同时也没有考虑环境因子对BEMF关系的调控作用。因此,这一方法的应用仍存在诸多局限性,比如这一方法仅局限在物种层面,还没有应用到物种丰富度、功能性状多样性和谱系多样性对生态系统多功能性的贡献等方面的研究。

1.2 阈值法

Gamfeldt等(2008)利用阈值法研究了植物、细菌和捕食者对生态系统多功能性的影响,发现多功能冗余(multifunctional redundancy)小于单功能冗余(single-function redundancy)。该研究最大的贡献在于所提出的阈值法。该法已经成为当前BEMF研究的主流方法(Hölting *et al.*, 2019a)。比如Zavaleta等(2010)在明尼苏达Cedar Creek草地生物多样性控制实验的研究,发现随着生态系统功能数目的增加,需要更高的生物多样性来支持,同时发现生态系统功能间的权衡和年际变化导致任一生物群落难以同时达到最高水平的生态系统多功能性。从这个应用案例我们看出,阈值法能够回答的问题是:一个生态系统是否具有同时提供多个生态系统功能的能力。也就是说,阈值法与生态系统多功能性的概念是契合的。阈值法在后来的BEMF研究中被广泛认为能有效地解决生态系统功能的权衡问题(Byrnes *et al.*, 2014)。但阈值法也存在诸多缺陷,比如阈值的选择没有统一的标准(Byrnes *et al.*, 2014)。此外,对生态系统功能进行不同的标准化处理,得到的结果也不同(Gamfeldt & Roger, 2017)。近年,有研究将阈值法应用到全球变化研究中,尝试回答随着全球变化胁迫因子数目的增加,生态系统同时支持多个功能的能力是否发生变化(Alsterberg *et al.*, 2014)。

1.3 平均值法

平均值法的提出和应用也是BEMF研究一个重要的里程碑。实际上早在1998年,Hooper和Vitousek就提出了用平均值法来量化生态系统功能的平均水平(Hooper & Vitousek, 1998),也就是用一个简单的指数来衡量生态系统的多功能性。应用平均值法最典型的案例是西班牙学者Fernando Maestre团队发表的系列文章,比如Maestre等(2012a)对全球干旱区植物多样性对生态系统多功能性影响的研究,是平均值法代表性的文章。近年研究者对平均值法的应用提出了不少批判性的思考。例如,Gamfeldt等(2008)认为一个生态系统功能的增加,并不能补偿另外一个生态系统功能的减少。而Byrnes等(2014)和Dooley等(2015)认为用平均值法算出的生态系统多功能性指数,并不能很好区分不同生态系统功能对多功能性的贡献。除了对生态系统功能之间关系的批判,Bradford等(2014)从驱动因子与生态系统多功能性的关系这一角度,认为当生态系统功能对驱动因子的响应方向取决于所研究的生态系统类型或受其他特异条件限制时,平均值法不适合量化驱动因子对生态系统多功能性的作用。尽管如此,平均值法因其计算方便、结果容易理解和解读,是目前应用最为广泛的一种方法(Hölting *et al.*, 2019a)。

1.4 多元生物多样性-种间关系模型

Byrnes等(2014)系统综述了生态系统多功能性的量化方法,并以BIODEPTH生物多样性实验数据(Hector *et al.*, 1999)为例,以R软件为基础,开发了multifunc程序包(<https://github.com/jebymes/multifunc>)。该文章的发表大大推动了BEMF研究在生态学领域的广泛应用,标志着BEMF量化时代的到来。后来,Dooley等(2015)在该综述的基础上,利用早先提出的生物多样性与种间关系多元统计模型框架,提出了一个生物多样性-种间关系多元模型来量化物种、种间关系等因子对生态系统多功能性的贡献,这一方法在对生态系统多功能性的预测和研究生态系统功能间的相互关系方面有绝对的优势。Slade等(2017)应用该方法系统研究了蜣螂(*Geotrupes stercorearius*, *Aphodius erraticus*, *A. pedellus*和*A. fossor*)及其种间关系对生态系统多功能性的影响,并于2019年发表了短篇综述文章,对物种功能性状的权衡以及种间关系对生态系统多功能性的贡献问题做

了新的总结和设想(Slade *et al.*, 2019)。

1.5 BEMF量化方法的再思考

如上, 我们介绍了量化生态系统多功能性的主要方法, 每种方法有其优点, 也有其缺点。尽管如此, 我们还缺少对BEMF量化方法的综合认识。基于这样的背景, Gamfeldt和Roger (2017)利用模型研究对BEMF量化方法做了新的回顾, 尤其是对平均值法和阈值法提出了批判性的思考。该研究主要的发现是平均值法对BEMF的量化实际上等同于生物多样性对单个生态系统功能效应的平均值, 通俗地说就是平均值法并不能带给我们更多的信息, 并且以前大家公认的生物多样性越高, 生态系统多功能性也越高的结论是不可靠的。随后, Fanin等(2018)利用实测数据, 证实随着生态系统功能数目的增加, 生物多样性效应并不增加, 他们认为这是由物种间的加和效应导致的。与此同时, Gamfeldt和Roger (2017)进一步对阈值法提出了挑战, 认为随着所研究生态系统功能数目的增加, 生物多样性重要性的增加是一种统计学假象, 并不是真正的生物多样性效应。尽管如此, Meyer等(2018)的研究表明随着生态系统功能数目的增加, 生物多样性效应是不断增强的, 而该文得出这样的结论是基于主成分分析和生态系统功能加和得出的。Jing等(2020)对上述研究提到的

BEMF量化方法做了进一步系统分析。首先, 他们从平均值法和加和法的数理原理出发, 解释了为什么随着生态系统功能数目的增加, 生物多样性效应不变或者逐渐增强。也就是说, 生物多样性效应随生态系统功能数目的变化取决于所用方法背后的数理原理。其次, 在平均值法和加和法的基础上, 他们提出了一种新的标准化的方法, 以便于比较不同研究中的生物多样性对生态系统多功能性的贡献。最后, 他们提出基于变量范围的标准化方法, 有效解决了阈值法的统计学假象问题。

综上所述, BEMF研究历史虽短, 但新方法的开发和应用是推动BEMF研究发展的重要动力。受篇幅所限, 我们在这一部分只简略介绍了BEMF量化方法的发展历史以及对这些方法的再思考。在此笔者列出了近5年发表的BEMF综述类文章(表1), 以帮助国内同行跟踪BEMF研究的最新进展, 同时也方便全面认识和理解BEMF研究的历史。

2 BEMF主要研究进展

生物多样性与生态系统多功能性研究的主要特点是继承了BEF研究的传统(Hooper *et al.*, 2012; Duffy *et al.*, 2017; Isbell *et al.*, 2017, 2018; Gonzalez *et al.*, 2020), 具体可概括为关注: (1)生物多样性的

表1 近5年发表的生物多样性与生态系统多功能性综述类文献
Table 1 Key synthetic references in the field of biodiversity and ecosystem multifunctionality published in the past five years

| 序号 No. | 参考文献 Reference | 文献总结 Summary |
|-----------|-------------------------------|---|
| 1 | Dooley <i>et al.</i> , 2015 | 该文在多样性-种间关系模型(Kirwan <i>et al.</i> , 2009; Connolly <i>et al.</i> , 2013)基础上, 对已有生态系统多功能性量化方法(Byrnes <i>et al.</i> , 2014)做了改进, 提出了多元模型框架来量化生物多样性与生态系统多功能性的关系。 This study proposes a multivariate modelling framework (Multivariate Diversity-Interactions) based on the diversity-interaction approach (Kirwan <i>et al.</i> , 2009; Connolly <i>et al.</i> , 2013), which has several merits in comparison to previous approaches (Byrnes <i>et al.</i> , 2014) to quantify the relationships between biodiversity and multiple ecosystem functions. |
| 2 | Gamfeldt & Roger, 2017 | 该文研究了平均值法和阈值法在量化生物多样性和生态系统多功能性关系方面存在的缺陷, 提请研究者注意。 This study finds several limitations and pitfalls of the averaging and threshold-based approaches, which should be taken caution quantifying biodiversity and ecosystem multifunctionality relationships. |
| 3 | Manning <i>et al.</i> , 2018 | 该文提出了区分生态系统功能-多功能性和生态系统服务-多功能性, 为多功能性量化方法的开发以及基础和应用生态学的结合提供了蓝图。 Ecosystem-function multifunctionality and ecosystem-service multifunctionality are proposed to redefine ecosystem multifunctionality, which provides a road map to develop multifunctionality indices that are more robust, quantifiable and relevant to both basic and applied ecology. |
| 4 | Mori <i>et al.</i> , 2018 | 该文强调了β多样性对生态系统功能的重要性, 尤其是β多样性为理解多样性变化的因(群落构建过程)和果(生态系统功能)具有重要意义。 This study highlights the importance of β-diversity on ecosystem functioning, which provides a link between the processes of community assembly and ecosystem functioning due to biodiversity change. |
| 5 | Giling <i>et al.</i> , 2019 | 该文提出了一个概念框架来加强全球变化和生态系统多功能性等方面的研究。 This work provides a conceptual framework to enhance global change research by incorporating the concept of ecosystem multifunctionality. |
| 6 | Hölting <i>et al.</i> , 2019a | 该文系统综述了评估生态系统多功能性的文献, 主要对多功能性的概念、特征和量化方法进行了系统回顾。 This is a quantitative literature review, which systematically reviews the concept, characteristics and quantification in the literature. |

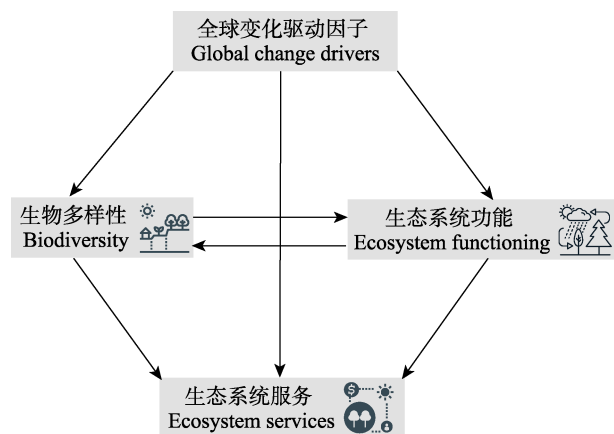


图1 全球变化因子对生物多样性和生态系统功能和服务关系的调控作用。生物多样性和生态系统多功能性研究者常关注: 多个全球变化因子, 如气候变化、土地利用变化和氮沉降等对不同维度的生物多样性(如分类、功能和谱系多样性)、生态系统功能和服务直接和间接影响。

Fig. 1 A conceptual framework illustrating the influences of global change drivers on biodiversity-ecosystem functioning relationships and biodiversity-ecosystem service relationships. In the literature of biodiversity and ecosystem multifunctionality research, investigators often focus on the direct and indirect impacts of multiple global changes drivers (e.g., climate change, land use and nitrogen deposition) on multiple dimensions of biodiversity (taxonomic, functional, and phylogenetic diversity), ecosystem functions and services.

维度; (2)时空依赖性; (3)驱动因子多样化等(图1)。

下面将分别叙述。

2.1 生物多样性维度与生态系统多功能性

众所周知, 生物多样性由多个维度构成, 主要包括分类多样性、功能性状多样性和谱系多样性等。其中, 分类多样性是BEMF研究最多的内容, 主要是因为分类多样性数据容易获得。分类多样性研究集中在植物物种丰富度(Maestre *et al.*, 2012a)、均匀度(Maestre *et al.*, 2012b; Li *et al.*, 2019)、优势度(Lohbeck *et al.*, 2016)、种间关系(Slade & Roslin 2016; Slade *et al.*, 2019)、功能群和群落组成(Maestre *et al.*, 2012b; Wagg *et al.*, 2014; Baeten *et al.*, 2019; Li *et al.*, 2019)等。随着高通量测序技术的发展, BEMF研究逐渐延伸到土壤微生物(Jing *et al.*, 2015; Delgado-Baquerizo *et al.*, 2016a; Wagg *et al.*, 2019)。此外, 多营养级的物种多样性是近年来研究的热点(Wagg *et al.*, 2014; Jing *et al.*, 2015; Lefcheck *et al.*, 2015; Soliveres *et al.*, 2016b; Martinez-Almoina *et al.*, 2019), 也是难点, 主要受限于物种鉴定水平和分子生物学技术的应用。在分类多样性方面的研究, 发现分类多样性是生态系统多功能性主要且关键的驱

动因子, 但分类多样性效应在不同研究系统中, 有明显差异(van der Plas, 2019)。比如在全球干旱区的研究, 植物物种丰富度对生态系统多功能性有较弱的正效应(Maestre *et al.*, 2012a), 而在青藏高原的研究发现植物物种丰富度能解释42%的生态系统多功能性的空间变异(Jing *et al.*, 2015)。此外, 不同的研究对物种水平生物多样性重要性的认识也存在差异。比如, 常见种一般认为同时决定多个生态系统功能的水平(Lohbeck *et al.*, 2016), 然而最新的研究表明稀有种对生态系统多功能性的贡献也是不可忽略的(Soliveres *et al.*, 2016a; Chen *et al.*, 2020)。此外, 生物入侵种对生态系统多功能性的影响也值得关注(Ramus *et al.*, 2017; Byers & Sotka, 2019; Sotka & Byers, 2019; Thomsen *et al.*, 2019)。

功能性状多样性的早期研究同样是以植物的功能性状多样性为主(van der Plas, 2019), 少数研究关注土壤无脊椎动物的个体大小(de Bello *et al.*, 2010), 而对微生物的功能性状多样性尚缺乏研究(Fierer *et al.*, 2012)。典型的案例如Mouillot等(2011)利用草地生物多样性控制实验, 研究了群落功能结构对生态系统多功能性的影响, 发现功能丰富度和功能多样性能解释生态系统多功能性80%的变异。此外, 在干旱区的研究表明, 植物功能性状多样性能增强生态系统多功能性对干旱的抵抗能力(Valencia *et al.*, 2018); 植物物种性状分布的偏度和峰度对生态系统多功能性的影响远高于其他生物和非生物因子, 如物种丰富度和干旱度(Gross *et al.*, 2017)。此外, 草地植物群落结构属性(Fry *et al.*, 2018)和农田混作植物的功能性状对生态系统多功能性同样重要(Blesh, 2018)。近年来, 我国学者在功能性状多样性方面的研究也很突出。比如Ren等(2018)研究了植物物种多样性和功能性状多样性以及土壤微生物多样性对放牧的调节作用; Huang等(2019)在云南松(*Pinus yunnanensis*)次生林开展了植物功能性状多样性与生态系统多功能性的研究; 以及Yan等(2020)评估了植物功能性状多样性在土壤多功能性对干旱响应中的调节作用。功能性状多样性方面的研究之所以受到重视, 是因为物种的功能性状往往与生态系统功能直接关联, 并且最能体现物种对不同生态系统功能的重要性(雷羚洁等, 2016)。

在谱系多样性方面的研究比较少, 其中以

Cadotte等(2017)利用不同的进化模型对生态系统多功能性的研究为代表,也是国际上第一篇从谱系进化理论方面探讨BEMF关系的文章。到目前为止,同时考虑生物多样性这三个维度的研究仅有Roger等(2016)对细菌多样性与生态系统多功能性的meta分析,Le Bagousse-Pinguet等(2019)在全球干旱区和Yan等(2020)在中国内蒙古草地的研究。其中,Yan等(2020)发现植物的功能性状多样性对生态系统多功能性的影响大于分类和谱系多样性,同时发现干旱胁迫间接通过功能性状多样性影响生态系统多功能性。这一工作是国内学者发表的第一篇关于生物多样性三个维度与生态系统多功能性关系的文章。

2.2 BEMF的时空依赖性

生物种在时空上的分布不是随机的,由生物种提供的生态系统功能在时空上也不可能是随机分布,这些特性共同决定了BEMF关系对环境 and 时空的依赖。虽然早期Zavaleta等(2010)利用多年生态系统功能的测量数据,研究了植物物种多样性对生态系统多功能性的影响,但该研究并没有探讨生态系统多功能性随时间的变化规律。生物群落组成常具有季节和年际变化的特征。尤其是受环境的影响,微生物群落组成在短期内可能发生明显变化。比如Alsterberg等(2017)发现生境多样性和细菌群落多样性对景观尺度生态系统多功能性的影响随季节的变化而变化。但也有研究表明在气候变化的背景下,短期增温对土壤微生物的影响并不显著(Zhang *et al.*, 2016b),并且微生物群落组成的变化要经历很长的时间(Melillo *et al.*, 2017; Ladau *et al.*, 2018),也就是在时间上微生物群落组成变化存在滞后性,但目前我们并不知道生态系统多功能性是否具有时间滞后性的特点。Jiao等(2019)利用为期90天的微宇宙实验,研究了微生物群落和生态系统多功能性在时间上随引入的新植物和微生物种的变化趋势,发现植物生长显著影响土壤多功能性,而这一过程主要受土壤细菌的驱动。这为研究不同时空尺度上BEMF关系提供了一种思路,尤其是量化微生物群落构建过程对生态系统多功能性的贡献。由于长期数据很难获取,BEMF关系对时间依赖性方面的研究并不多,未来对短期和长期BEMF关系的研究将填补时间依赖性方面的空白。

在空间上,生物群落和生态系统功能都随着空间尺度的变化而变化。其中 α 、 β 和 γ 多样性是最常用

来研究生物多样性对空间的依赖性(Chase *et al.*, 2018)。Pasari等(2013)最早研究了不同空间尺度上生物多样性对生态系统多功能性的影响,发现 α 和 γ 多样性对生态系统多功能性有显著正效应,而高的 β 多样性显著降低了生态系统多功能性的景观异质性。Yan等(2020)研究了 α 和 β 多样性对草地生态系统多功能性的影响。在森林生态系统方面的研究,van der Plas等(2016)参考生物多样性的计算方法,利用阈值法,研究了生物多样性对 α 、 β 和 γ 多功能性的影响,发现群落物种组成的趋同,会导致生态系统多功能性的趋同。同样,Mori等(2016)研究了不同空间尺度的生物多样性效应。与van der Plas等(2016)不同的是,Mori等(2016)利用欧式距离的算法,研究了 β 多样性和多功能性的不相似性之间的关系。与Mori法相关的研究还有Barnes等(2018)和Martinez-Almoyna等(2019)。Mori等(2018)进一步综述了 β 多样性对生态系统功能,尤其是多功能性的影响。此外,Stürck和Verburg (2017)提出了生态系统多功能性的尺度依赖问题。Hölting等(2019b)提出了 α 和 β 多功能性的概念,并首次提出利用Bray-Curtis指数来计算 β 多功能性。Thompson和Gonzalez (2016)借助集合群落的概念,从理论上探讨了群落多样性、群落组成以及空间尺度对生态系统多功能性的影响。综合这些研究,笔者认为对BEMF时空依赖性的研究在很大程度上得益于传统研究方法的启发和新量化方法和概念的提出。

2.3 全球变化对BEMF的影响

除了生物多样性是生态系统多功能性的关键驱动因子,还有其他的非生物因子和人类活动等影响BEMF关系,例如气候、土壤、土地利用、放牧和氮沉降等。而这些因子对生态系统多功能性的影响是当前研究的难点。如图1所示,全球变化因子对BEMF的影响主要体现在两个方面:(1)全球变化因子直接影响生物多样性和生态系统功能;(2)全球变化因子通过生物多样性间接影响生态系统功能,或者全球变化因子通过生态系统功能间接影响生物多样性。由于缺少全球变化因子通过生态系统功能间接影响生物多样性的研究,我们将着重介绍气候变化、土壤属性、土地利用和放牧干扰等主要的全球变化因子对生态系统多功能性的直接影响,以及全球变化因子通过生物多样性对生态系统多功能性的间接影响。

Giling等(2019)系统综述了全球变化对生态系统多功能性的直接和间接影响。早期的BEF研究表明,生物多样性和生态系统功能同时受到气候的调控(Ma *et al.*, 2010)。近期的研究也发现,气候决定了生物多样性与生态系统多功能性的关系(Eisenhauer *et al.*, 2018)。比如,青藏高原大尺度(>1 000 km)的降水变化和小尺度(约200 km)的大气温度是关键的气候驱动因子(Jing *et al.*, 2015; 熊定鹏等, 2016; Pan *et al.*, 2017);而在全球干旱区的研究表明,温度变化、干旱度和历史气候是生态系统多功能性非常重要的驱动因子(Maestre *et al.*, 2012a; Durán *et al.*, 2018; Ye *et al.*, 2019),同时地衣苔藓形成的生物结皮能缓解干旱对生态系统多功能性的负面影响(Delgado-Baquerizo *et al.*, 2016b)。尽管如此,随着生态系统类型的变化,研究者会有不同的发现。例如,沼泽植物并不能减轻干旱对碳循环相关生态系统多功能性的胁迫作用(Robroek *et al.*, 2017)。这些研究主要基于野外观测,空间尺度比较大,生物群落结构和生态系统功能可能会随着环境梯度而变化。而对于气候变化控制实验,空间跨度比较小,生态系统功能主要受控制于实验因子,在这种情况下,气候变化在多大程度上改变BEMF的关系,还没有明确的答案。现有的实验研究表明温度对BEMF关系的调控具有重要作用(Antiqueira *et al.*, 2018),同时需要更多的物种才能支持不同温度下的生态系统多功能性(Perkins *et al.*, 2015)。此外,物种个体大小和生境偏好不同,对增温的响应不同,比如个体大的蜣螂对生态系统功能起主导作用,但不受增温的调控;而不同生境偏好的蜣螂物种对植物生产力的影响随温度增高而减弱(Slade & Roslin, 2016)。该研究也表明生境多样性(Alsterberg *et al.*, 2017)和植物的空间分布格局(Berdugo *et al.*, 2017)对生态系统多功能性有重要的影响。

生物多样性和生态系统多功能性的关系还可能取决于资源的可获得性和空间分布的异质性(Ratcliffe *et al.*, 2017)。早期的研究表明,土壤物理和化学属性对BEMF的关系有重要影响,比如Maestre等(2012a)发现土壤的砂粒含量与植物物种多样性对生态系统多功能性的影响同等重要。而Jing等(2015)发现土壤水分是调控BEMF关系的关键因子。最新的研究同样发现,土壤pH和土壤水分加上年平均气温是最基本的环境因子,决定了山地

生物多样性和生态系统多功能性(Hu *et al.*, 2020)。也有研究发现土壤碳循环过程受土壤环境的影响,而土壤氮循环过程受土壤微生物群落组成和多样性的影响(Zheng *et al.*, 2019)。

土地利用包括土地利用方式和土地利用强度等是影响生态系统结构和功能重要的全球变化因子。Allan等(2015)首次研究了土地利用强度对天然草地生态系统多功能性的影响,发现土地利用强度或者直接影响生态系统多功能性,或者通过改变植物多样性和功能群间接影响生态系统多功能性,而对直接影响和间接影响的比较,表明两者的影响力几乎等同。该研究强调了植物群落物种组成的重要性,尤其是在当前快速土地利用变化的背景下,植物多样性对减弱土地利用变化对生态系统多功能性的负面影响有重要作用。在中国东北农田的研究表明,与垄作比较,免耕增强了土壤多功能性对干湿交替的抵抗力,但减弱了土壤多功能性的恢复力(Zhang *et al.*, 2019)。此外,农田管理方式比如施用氮肥和添加秸秆,也可以增强土壤多功能性对干湿交替的抵抗力(Luo *et al.*, 2019)。而最新的研究表明土地利用变化改变了生态系统多功能性和经济收益之间的权衡关系。比如Grass等(2020)的研究发现从自然林到农林混合系统,再到单作的油棕(*Elaeis guineensis*)林,农民的收益显著增加,但代价是地上和地下生物多样性和生态系统关键功能的丧失,该研究提出了土地利用方式分配的优化策略,对热带生物多样性热点区域经济发展的可持续性具有重要的参考价值。

传统的认识认为放牧对生态系统多功能性有负面效应,比如高强度放牧对生态系统多功能性的负面效应并不能被生物群落的正作用抵消(Sircely & Naeem, 2012; Zhang *et al.*, 2016a)。同样, Ren等(2018)也发现高强度放牧对生态系统多功能性的负效应远远大于地上和地下生物多样性的正作用。当然也有例外,在热带半干旱生态系统的研究发现,放牧形成的木本灌丛对保护土壤微生物功能和生态系统多功能性有至关重要的作用(Chandregowda *et al.*, 2018)。蔡艳等(2019)和Wang等(2020)的研究发现适度放牧干扰会提高生态系统多功能性和植物多样性。Wang等(2019)的研究表明牲畜的多样化能持续增强生态系统的多功能性。这些研究说明放牧强度、景观多样性以及牲畜的选择对BEMF有显著影响。

尽管如此, 我们对放牧用地的生态恢复了解得很少。已有的研究表明, 停止放牧以后, 土壤质地尤其是粉粒和黏粒含量以及土壤持水能力下降, 土壤肥力和土壤有机碳含量也相应下降, 最终导致生态系统多功能性显著下降(Peco *et al.*, 2017)。而Grman等(2018)和Cruz-Alonso等(2019)的研究表明, 生态系统恢复需要时间, 长期恢复能增强生态系统多功能性, 主要取决于植物群落物种的更替、恢复策略和生态系统类型等因素。

除了上述的气候、土壤、土地利用和放牧干扰的影响, 地理和地形信息(Maestre *et al.*, 2012a; Pan *et al.*, 2017)、生境和景观多样性(刘阳, 2015; Alsterberg *et al.*, 2017; Peco *et al.*, 2017; Hertzog *et al.*, 2019; Zirbel *et al.*, 2019; Gaines *et al.*, 2020)、岛屿大小(Fanin *et al.*, 2018)、农田和草地管理措施(李静鹏等, 2016; Liang *et al.*, 2017; Luo *et al.*, 2018)和作物行距(Zhang *et al.*, 2020)等非生物因子也有报道, 在此不再详述。

3 BEMF研究的新方法

生物多样性与生态系统多功能性关系的研究得益于新方法的不断开发, 同时新概念和新方向的提出也极大地推动了BEMF研究的发展。因此, 我们接下来将概述近5年提出的新方法、新概念和新方向。5年前的研究可以参考徐炜等(2016a, 2016b)的综述文章。

如前所述, BEMF的发展离不开新方法的开发和应用。本文前半部分提到了部分研究方法。下面将着重介绍具有应用潜力的新方法。比如, 生物多样性-种间关系多元模型和网络分析。

Kirwan等(2007, 2009)开发了多样性-种间关系模型(Diversity-Interaction model), 该模型可表示为:

$$y = \sum_{i=1}^s \beta_i P_i + \alpha A + \sum_{\substack{i,j=1 \\ i < j}}^s \delta_{ij} P_i P_j + \varepsilon \quad (1)$$

式中, y 是生态系统功能, 比如生态系统初级生产力; P_i (P_j)是物种 i 或 j 在实验初始的相对多度; A 可以包括多度、实验小区或处理等相关指标; α 表征多度、实验小区或者处理等对生态系统功能的效应; 系数 β_i 是物种 i 在单作情景下的期望值, 表征物种效应; δ_{ij} 表征物种 i 和 j 的种间关系; ε 表征残差。多样性-种间关系模型的优势是能同时考虑物种、种间关系

以及其他的实验处理等因素, 但该模型只适用于单个生态系统功能。因此, Dooley等(2015)开发了多样性-种间关系多元模型, 从而同时考虑物种、种间关系及其他主效应因子对生态系统多功能性的影响。新模型可表示如下:

$$y_k = \sum_{i=1}^s \beta_{ik} P_i + \alpha_k A + \sum_{\substack{i,j=1 \\ i < j}}^s \delta_{ijk} P_i P_j + \varepsilon_k \quad (2)$$

式中, β_{ik} 表征物种 i 对生态系统功能 k 的效应, δ_{ijk} 表征物种 i 和 j 的种间关系对生态系统功能 k 的效应。该模型对传统的平均值法和阈值法等常用的多功能性量化方法有诸多改进, 比如克服了平均值法不能同时考虑生态系统功能间的相互关系以及克服了阈值法不能用来做预测等局限性。因此, 新的生物多样性-种间关系多元模型用来研究生物多样性控制实验的物种效应和种间关系效应是非常有效的(Slade *et al.*, 2019)。而对于自然生态系统或者微生物群落, 物种数目远超过上述生物多样性实验的物种数, 尤其是微生物群落物种数目繁多, 限制了生物多样性-种间关系多元模型的应用。

基于这样的研究背景, 近年发展起来的网络分析能有效克服上述模型的局限性。网络分析的优势在于不受物种数目的限制, 尤其适用于研究微生物群落种间关系, 并且群落网络属性能较好地预测生态系统多功能性。Liu等(2019)应用网络分析的方法评估了蚯蚓(*Metaphire guillelmi*)对生态系统多功能性的影响, 发现蚯蚓主要通过选择土壤细菌主导的功能群以及促进生物间的相互联系来影响生态系统多功能性。这是国内学者首次将网络分析应用到BEMF研究中。Wagg等(2019)利用网络分析系统研究了真菌-真菌、细菌-细菌和真菌-细菌网络随微生物多样性丧失发生的相应变化, 结果发现真菌和细菌多样性以及微生物群组的复杂性能够预测生态系统多功能性。

网络分析主要通过计算网络属性参数, 用以推断网络的结构属性, 进而用来研究网络属性与生态系统多功能性的关系。网络分析主要由4步来实现。第一, 计算群落物种共现(co-occurrence)相关系数矩阵, 其中斯皮尔曼秩相关系数(spearman rank correlation coefficient)常被用来计算物种共现相关系数。第二, 通过物种共现相关系数矩阵来构建物种共现网络。第三, 计算网络属性参数, 如连结密

度、功能复杂度。最终,利用回归或相关分析来量化网络属性与生态系统多功能性的关系。从已发表的文章来看,R软件中的“igraph”(Csardi & Nepusz, 2006)和“SpiecEasi”(Kurtz *et al.*, 2015)程序包最常用用来构建网络和计算网络结构属性。其中,“igraph”程序包的开发者还开发了python-igraph、IGraph/M和igraph C library等版本,因此“igraph”更具有广泛应用的潜力。读者可在<https://igraph.org/redirect.html>网站找到“igraph”操作手册。因为物种共现并不代表物种间存在直接的相互影响(Blanchet *et al.*, 2020),网络分析结果的有效性有时还需要结合实验分析来验证。比如,Maynard等(2017)利用室内微生物平板控制实验,研究一种真菌在多大程度上影响另一种真菌的生长,结果发现真菌种间竞争网络结构决定了生物多样性和生态系统功能关系的方向。

4 生态系统多服务性

正如生态系统多功能性概念的定义,生态系统也具有同时提供多个生态系统服务的能力,而生态系统的这一能力最早由Manning等(2018)定义为生态系统服务-多功能性。在前文的介绍中,我们并没有严格区分生态系统功能-多功能性和生态系统服务-多功能性这两个概念,笔者认为生态系统同时提供多个生态系统服务的能力,更加严谨的定义是生态系统多服务性(ecosystem multiserviceability或multi-servicing ability)。主要有两点原因:第一,生态系统服务不等同于生态系统功能,服务涉及利益群

体,不同的利益相关者会关切不同的服务价值;第二,生态系统所提供的生态系统服务能力,属于生态系统服务的范畴,并不属于生态系统功能的范畴。因此,我们在此提出生态系统多服务性这一概念。以高寒草地生态系统(图2)为例,该生态系统能同时提供凋落物分解、养分循环、植物物种多样性和初级生产力等生态系统功能或结构,而草地生态系统的这种同时提供多个生态系统功能的能力被称作是生态系统多功能性。同样的道理,草地生态系统所提供的这些生态系统功能能够为人类带来好处,比如气候调节、水源保护、生物多样性保护和牧草产量等生态系统服务,草地生态系统的这种同时提供多个生态系统服务的能力被称作是生态系统多服务性。

对于生态系统多服务性的量化,主要有两种方式。第一,Lavorel等(2011)提出的基于植物功能性状的生态系统多重服务的分析框架,这一分析框架主要通过区分土地利用和非生物因子的直接和间接效应来预测景观尺度多重生态系统服务并制图。其中,直接效应包括土地利用及其与非生物因子对生态系统属性的影响。间接效应主要考虑植物功能性状多样性和非生物因子对生态系统服务的间接作用。该法对于预测景观尺度上生态系统多重服务具有潜在的应用,优点在于能够直观地展示生态系统服务的权衡和协同。但这一方法对不同的生态系统服务赋予同样的权重,并没有考虑不同利益相关群体。比如农民对增加作物产量和土壤肥力有较高的权重,

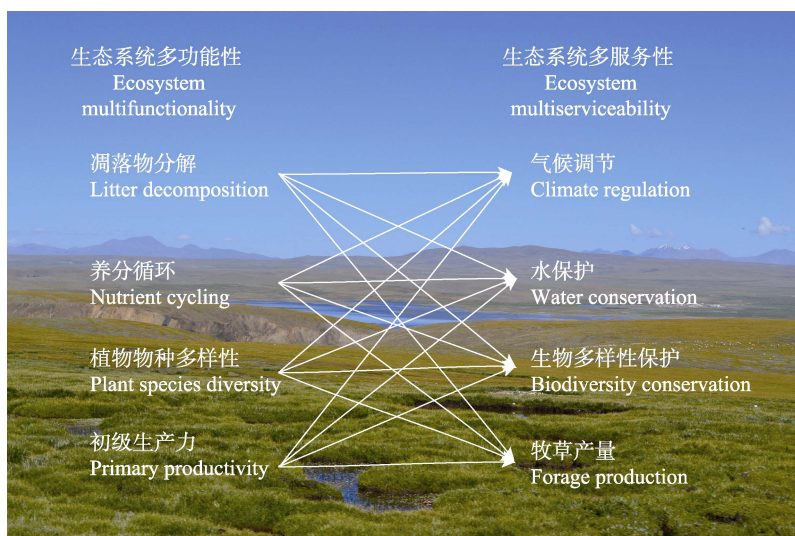


图2 生态系统多功能性和多服务性的比较。

Fig. 2 Comparison of ecosystem multifunctionality and multiserviceability.

但生物多样性保护组织对景观和生境的多样性有较高的权重, 这些都没有在该分析框架里面予以考虑。第二, Manning等(2018)提出的五步量化生态系统多服务性的方法, 充分考虑了不同利益群体权重问题。具体包括: (1)咨询不同的利益群体, 确定重要的生态系统服务及其权重; (2)建立生态系统供给-利益关系, 主要通过专家知识、经验方法或者咨询利益群体; (3)量化生态系统服务, 通过直接测量或者从生态系统服务指标获得; (4)利用供给-利益关系将生态系统服务指标标准化; (5)将标准化的生态系统服务乘以利益群体的权重并加和得到生态系统多服务性这一量化指标。Manning等(2018)五步量化生态系统多服务性的方法虽然考虑了不同利益群体, 但要获得景观尺度生态系统服务指标还需要结合 Lavorel等(2011)的方法。我们以草地生态系统服务为例, 介绍了Manning等五步量化生态系统多服务性的方法, 详见图3。

对于生态系统多服务性的研究, 我们有4点建议。首先, 确立关键生态系统服务指标, 而这个指标的选择常因生态系统的不同而不同。例如, Brandl等(2019)提出了珊瑚礁生态系统8个关键且互补的生态系统服务指标, 分别是碳酸钙产量、碳酸钙生物侵蚀、初级生产、植食、次级生产、捕食、养分吸收和养分释放。而对于草地生态系统, 关键的生态系统服务指标是多样的, 涉及水分供给、径流调节、土壤碳固持、土壤侵蚀控制、气候调控、传粉、生物多样性保护以及文化服务等生态系统服务 (Bengtsson *et al.*, 2019)。基于这样的特点, Manning等(2018)和Bengtsson等(2019)建议将生态系统服务指标通过聚类的方式对其归类, 之后对不同生态系统服务指标加权。其次, 生态系统服务供给-利益关系的转化也是关键, 常用的方法有1:1线性转化、非线性转化和阈值增益法(Manning *et al.*, 2018)。因此, 我们建议研究者充分考虑不同生态系统服务指标的特点, 选择合适的转化方法。比如土壤水分低于一定的阈值会造成干旱胁迫, 限制植物的生长, 这时土壤水分提供的生态系统服务可认为是0, 也就是土壤水分大于特定的阈值才产生生态系统服务价值, 因此阈值增益法更适合将土壤水分供给转化为土壤水分收益。再次, 不同利益群体的权重可以通过情景模拟的方式获得(Allan *et al.*, 2015), 而最贴近现实的方式是对所有利益群体的社会问卷调查

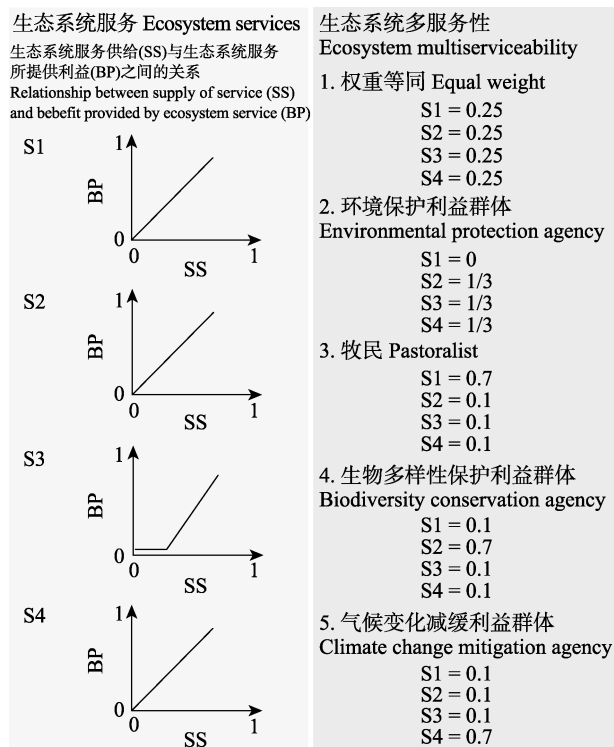


图3 生态系统多服务性的计算方法。参考Manning等(2018)的方案, 以草地4种生态系统服务为例, 分别是牧草供给服务(S1)、生物多样性保护(S2)、水保护(S3)和碳固持(S4)服务。其中, 生态系统供给按照图中给出的供给-收益关系转化为生态系统服务; 生态系统多服务性按照不同利益相关群体的权重加和得到。

Fig. 3 An example quantifying ecosystem multiserviceability. We show four grassland ecosystem services including forage provision (S1), biodiversity conservation (S2), water conservation (S3) and carbon sequestration (S4) (Referenced from Manning *et al.* (2018)). Ecosystem services are derived through the supply-benefit relationships and ecosystem service multifunctionality is then calculated based on different weighting scenarios of stakeholder groups.

(Washbourne *et al.*, 2020)。最后, 关于生态系统多服务性驱动因子研究, 需要考虑不同生态系统管理方式与全球变化因子的交互作用, 比如草地放牧方式和放牧强度对生态系统多服务性的影响是否随气候变化而变化。

5 BEMF、生物多样性与生态系统多服务性研究趋势和展望

地上和地下的关联研究, 不同营养级生物对生态系统多功能性和生态系统多服务性的影响, 土壤多功能性等, 是近5年来新兴的BEMF研究方向。

Lefcheck等(2015)通过meta分析, 利用全球94个生物多样性控制实验数据, 系统研究了不同物种、营养级和生境下生物多样性对生态系统多功能

性的影响,发现草食动物对生态系统多功能性的影响显著大于植物多样性。与此同时,Jing等(2015)研究了自然生态系统地上和地下多样性对生态系统多功能性的影响,发现植物、土壤微生物、土壤动物多样性同时影响生态系统多功能性。随后,Mori等(2016)、Bastida等(2016)和Delgado-Baquerizo等(2016a, 2016b)分别利用控制实验和野外调查的方法,在景观、区域和全球尺度上证实土壤微生物是生态系统多功能性的重要驱动因子,其中一个与传统认识不同的发现是土壤微生物对生态系统多功能性影响的功能冗余度非常低。这些研究结果与早期的BEMF理论预测(Gamfeldt *et al.*, 2008)一致。Peay等(2013, 2016)的研究发现生物入侵改变了土壤真菌对凋落物分解的功能冗余度。然而也有相反的结果,比如,在区域尺度上的研究发现土壤胞外酶的活性并不随土壤微生物群落物种的更替而变化,即土壤微生物群落结构与功能不是对应的,有较高的功能冗余(Talbot *et al.*, 2014)。土壤微生物的多功能冗余问题至今还没有一致的结论,可能的原因是不同的研究关注的生态系统不同。此外,为了解开微生物多功能冗余问题,未来的研究需要关注微生物群落结构的不同组分对生态系统多功能性的影响。因为,微生物物种多样性和群落组成可能独立影响生态系统多功能性(Delgado-Baquerizo *et al.*, 2017)。

土壤多功能性也是近年研究比较多的一个方向。虽然早期的很多BEMF研究考虑了土壤生态系统功能,但土壤多功能性这一概念比较正式的报道也是近年才出现的,如Delgado-Baquerizo等(2017)、Liu等(2017)、Peco等(2017)等。这些研究的特点是关注与土壤碳氮磷等循环相关的生态系统功能,尤其是与土壤微生物关系紧密的功能,比如土壤微生物生物量、土壤酶活性、土壤呼吸速率、可利用氮磷含量、矿化速率等。多数研究关注土壤微生物群落结构,包括微生物多样性和群落组成对生态系统多功能性的影响,同时研究了非生物因子对土壤多功能性的调控作用。研究主要集中在全球干旱区以及农田和草地生态系统。中国学者在土壤多功能性方面研究最为活跃,从2017年开始,全球有14篇相关文章发表,50%来自中国,这些研究多数与全球变化相关联,例如氮沉降(Luo *et al.*, 2019)、农田土地利用方式(Zhang *et al.*, 2019)、土地利用强度(Wen *et al.*, 2020)等。因此,在土壤多功能性方面的研究

一方面将加深我们对土壤生态系统功能的分布格局以及生物和非生物驱动机制的理解;另一方面,可为我们预测全球变化对生态系统功能的影响提供依据。

不同营养级间的复杂关系对BEMF的维持同样重要(Cruz-Alonso *et al.*, 2019; Anujan *et al.*, 2021)。Soliveres等(2016b)和Schuldt等(2018)分别发现草地和森林不同营养级的物种,包括地上动物和植物以及土壤动物和微生物对生态系统多功能性和生态系统多服务性的维持具有重要作用。Gossner等(2016)研究发现高强度的土地利用导致了草地生态系统不同营养级物种的同质化,进而降低了生态系统多功能性(van der Plas *et al.*, 2016; Hautier *et al.*, 2018)。此外,不同营养级物种多样性对生态系统多功能性的影响可能受非生物因子的调控(Jing *et al.*, 2015; Wen *et al.*, 2020; Yuan *et al.*, 2020)。Slade和Roslin(2016)的实验研究也表明蛭螂物种间作用对生态系统多功能性的影响受气候变暖的调控。而长期的施肥管理和放牧也会导致地上或地下生物多样性和生态系统多功能性的解耦联(Luo *et al.*, 2018; Ren *et al.*, 2018)。Valencia等(2018)研究发现从地上植物到土壤微生物的级联效应能够解释植物物种和气候变化对土壤多功能性的影响。Jiao等(2019)的研究也证实了植物物种对土壤微生物群落和生态系统多功能性的重要性。

过去的10年见证了生物多样性与生态系统多功能性关系研究的快速发展,虽然研究历史短,但由于生态系统多功能性量化方法的开发和应用,大大促成了BEMF研究的发展。同时,BEMF继承了BEF研究所关注的生物多样性维度、驱动因子多样化和时空依赖性等特征,也为BEMF的发展提供了借鉴。近5年发展起来的新方法、新概念和新方向为BEMF研究带来了新的发展契机,大大促进了我们对生态系统多功能性格局及其生物和非生物驱动机理的认识。尽管如此,现有的BEMF研究还存在不足之处,比如生态系统功能的选择和量化方法没有统一的约束,不同研究结果难以比较;量化方法的数理基础薄弱,难以区分生物机理和统计机理(Jing *et al.*, 2020);长期研究缺乏,难以准确预测生物群落结构和生态系统多功能性对全球变化的长期响应(Gamfeldt & Roger, 2017; Manning *et al.*, 2018; Gilling *et al.*, 2019; Hölting *et al.*, 2019a)。因此,今后的

研究除了结合野外观测和控制实验, 积累长期的研究数据, 研究不同维度的生物多样性、不同非生物驱动因子和不同时空尺度下的生物多样性与生态系统多功能性和生态系统多服务性的关系, 还需要:

(1)进一步把BEMF、BEMS结合到理论研究如群落构建、集合群落、谱系进化中;

(2)在理解现有方法的优缺点及其数理基础上, 开发新的生态系统多功能性和生态系统多服务性量化方法;

(3)应用新的概念拓展新的研究方向, 例如把生物多样性和生态系统多服务性应用到生物多样性保护的评价中。

期待未来更多的学者在生物多样性与生态系统多功能性和生态系统多服务性这个领域做出更多引领国际前沿的工作。

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.
- Alsterberg C, Sundbäck K, Gamfeldt L (2014). Multiple stressors and multifunctionality: limited effects on an illuminated benthic system. *Biology Letters*, 10, 20140640. DOI: 10.1098/rsbl.2014.0640.
- Antiqueira PAP, Petchey OL, Romero GQ (2018). Warming and top predator loss drive ecosystem multifunctionality. *Ecology Letters*, 21, 72-82.
- Anujan K, Heilpern SA, Prager CM, Weeks BC, Naeem S (2021). Trophic complexity alters the diversity-multifunctionality relationship in experimental grassland mesocosms. *Ecology and Evolution*, 11, 6471-6479.
- Baeten L, Bruelheide H, van der Plas F, Kambach S, Ratcliffe S, Jucker T, Allan E, Ampoorter E, Barbaro L, Bastias CC, Bauhus J, Benavides R, Bonal D, Bouriaud O, Bussotti F, *et al.* (2019). Identifying the tree species compositions that maximize ecosystem functioning in European forests. *Journal of Applied Ecology*, 56, 733-744.
- Barnes AD, Jochum M, Lefcheck JS, Eisenhauer N, Scherber C, O'Connor MI, de Ruiter P, Brose U (2018). Energy flux: the link between multitrophic biodiversity and ecosystem functioning. *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 186-197.
- Bastida F, Torres IF, Moreno JL, Baldrian P, Ondoño S, Ruiz-Navarro A, Hernández T, Richnow HH, Starke R, García C, Jehmlich N (2016). The active microbial diversity drives ecosystem multifunctionality and is physiologically related to carbon availability in Mediterranean semi-arid soils. *Molecular Ecology*, 25, 4660-4673.
- Bengtsson J, Bullock JM, Egoh B, Everson C, Everson T, O'Connor T, O'Farrell PJ, Smith HG, Lindborg R (2019). Grasslands—More important for ecosystem services than you might think. *Ecosphere*, 10, e02582. DOI: 10.1002/ecs2.2582.
- Berdugo M, Kéfi S, Soliveres S, Maestre FT (2017). Plant spatial patterns identify alternative ecosystem multifunctionality states in global drylands. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 0003. DOI: 10.1038/s41559-016-0003.
- Blanchet FG, Cazelles K, Gravel D (2020). Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecology Letters*, 23, 1050-1063.
- Blesh J (2018). Functional traits in cover crop mixtures: biological nitrogen fixation and multifunctionality. *Journal of Applied Ecology*, 55, 38-48.
- Bradford MA, Wood SA, Bardgett RD, Black HJJ, Bonkowski M, Eggers T, Grayston SJ, Kandeler E, Manning P, Setälä H, Jones TH (2014). Reply to Byrnes *et al.*: aggregation can obscure understanding of ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115, E5491. DOI: 10.1073/pnas.1421203112.
- Brandl SJ, Rasher DB, Côté IM, Casey JM, Darling ES, Lefcheck JS, Duffy JE (2019). Coral reef ecosystem functioning: eight core processes and the role of biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17, 445-454.
- Byers JE, Sotka EE (2019). Promoting invasive species to enhance multifunctionality in a native ecosystem still requires strong(er) scrutiny. *Biological Invasions*, 21, 277-280.
- 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.
- Cadotte MW, Livingstone SW, Yasui SLE, Dinnage R, Li JT, Marushia R, Santangelo J, Shu W (2017). Explaining ecosystem multifunction with evolutionary models. *Ecology*, 98, 3175-3187.
- Cai Y, Lv GH, He XM, Jiang LM, Wang HF, Teng DX (2019). Study on the multifunctionality and species diversity of grassland ecosystem under different land-uses. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 37, 200-210. [蔡艳, 吕

DOI: 10.17521/cjpe.2020.0154

- 光辉, 何学敏, 蒋腊梅, 王恒方, 滕德雄 (2019). 不同利用方式下草地生态系统的多功能性与物种多样性. 干旱地区农业研究, 37, 200-210.]
- 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.
- Chandregowda MH, Murthy K, Bagchi S (2018). Woody shrubs increase soil microbial functions and multifunctionality in a tropical semi-arid grazing ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 155, 65-72.
- Chase JM, McGill BJ, McGlinn DJ, May F, Blowes SA, Xiao X, Knight TM, Purschke O, Gotelli NJ (2018). Embracing scale-dependence to achieve a deeper understanding of biodiversity and its change across communities. *Ecology Letters*, 21, 1737-1751.
- 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.
- Cruz-Alonso V, Ruiz-Benito P, Villar-Salvador P, Rey-Benayas JM (2019). Long-term recovery of multifunctionality in Mediterranean forests depends on restoration strategy and forest type. *Journal of Applied Ecology*, 56, 745-757.
- Csardi G, Nepusz T (2006). The igraph software package for complex network research. *InterJournal Complex Systems*, 1695(5), 1-9.
- de Bello F, Lavorel S, Díaz S, Harrington R, Cornelissen JHC, Bardgett RD, Berg MP, Cipriotti P, Feld CK, Hering D, Martins da Silva P, Potts SG, Sandin L, Sousa JP, Storkey J, Wardle DA, Harrison PA (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2873-2893.
- Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Eldridge DJ, Bowker MA, Ochoa V, Gozalo B, Berdugo M, Val J, Singh BK (2016b). Biocrust-forming mosses mitigate the negative impacts of increasing aridity on ecosystem multifunctionality in drylands. *New Phytologist*, 209, 1540-1552.
- Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Reich PB, Jeffries TC, Gaitan JJ, Encinar D, Berdugo M, Campbell CD, Singh BK (2016a). Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, 7, 10541. DOI: 10.1038/ncomms10541.
- 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.
- Dooley Á, Isbell F, Kirwan L, Connolly J, Finn JA, Brophy C (2015). Testing the effects of diversity on ecosystem multifunctionality using a multivariate model. *Ecology Letters*, 18, 1242-1251.
- Duffy JE, Godwin CM, Cardinale BJ (2017). Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity. *Nature*, 549, 261-264.
- Durán J, Delgado-Baquerizo M, Dougill AJ, Guuroh RT, Linstädter A, Thomas AD, Maestre FT (2018). Temperature and aridity regulate spatial variability of soil multifunctionality in drylands across the globe. *Ecology*, 99, 1184-1193.
- 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.
- Fanin N, Gundale MJ, Farrell M, Ciobanu M, Baldock JA, Nilsson MC, Kardol P, Wardle DA (2018). Consistent effects of biodiversity loss on multifunctionality across contrasting ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 269-278.
- Fierer N, Leff JW, Adams BJ, Nielsen UN, Bates ST, Lauber CL, Owens S, Gilbert JA, Wall DH, Caporaso JG (2012). Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 21390-21395.
- 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.
- Gaines LAG, Olds AD, Henderson CJ, Connolly RM, Schlacher TA, Jones TR, Gilby BL (2020). Linking ecosystem condition and landscape context in the conservation of ecosystem multifunctionality. *Biological Conservation*, 243, 108479. DOI: 10.1016/j.biocon.2020.108479.
- Gamfeldt L, Hillebrand H, Jonsson PR (2008). Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology*, 89, 1223-1231.
- Gamfeldt L, Roger F (2017). Revisiting the biodiversity-ecosystem multifunctionality relationship. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 0168. DOI: 10.1038/s41559-017-0168.
- 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.
- Gonzalez A, Germain RM, Srivastava DS, Filotas E, Dee LE, Gravel D, Thompson PL, Isbell F, Wang S, Kéfi S, Montoya J, Zelnik YR, Loreau M (2020). Scaling-up biodiversity-ecosystem functioning research. *Ecology Letters*, 23, 757-776.

- Gossner MM, Lewinsohn TM, Kahl T, Grassein F, Boch S, Prati D, Birkhofer K, Renner SC, Sikorski J, Wubet T, Arndt H, Baumgartner V, Blaser S, Blüthgen N, Börschig C, *et al.* (2016). Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature*, 540, 266-269.
- Gotelli NJ, Ulrich W, Maestre FT (2011). Randomization tests for quantifying species importance to ecosystem function. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 634-642.
- Grass I, Kubitz C, Krishna VV, Corre MD, Mußhoff O, Pütz P, Drescher J, Rembold K, Ariyanti ES, Barnes AD, Brinkmann N, Brose U, Brümmer B, Buchori D, Daniel R, *et al.* (2020). Trade-offs between multifunctionality and profit in tropical smallholder landscapes. *Nature Communications*, 11, 1186. DOI: 10.1038/s41467-020-15013-5.
- Grman E, Zirbel CR, Bassett T, Brudvig LA (2018). Ecosystem multifunctionality increases with beta diversity in restored prairies. *Oecologia*, 188, 837-848.
- Gross N, Le Bagousse-Pinguet Y, Liancourt P, Berdugo M, Gotelli NJ, Maestre FT (2017). Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 0132. DOI: 10.1038/s41559-017-0132.
- 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 & Evolution*, 2, 50-56.
- He JZ, Ge Y, Xu ZH, Chen CR (2009). Linking soil bacterial diversity to ecosystem multifunctionality using backward-elimination boosted trees analysis. *Journal of Soils and Sediments*, 9, 547-554.
- Hector A, Bagchi R (2007). Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, 448, 188-190.
- Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira MC, Diemer M, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, Freitas H, Giller PS, Good J, Harris R, Högborg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, *et al.* (1999). Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286, 1123-1127.
- Hertzog LR, Boonyarittichakij R, Dekeukeleire D, de Groote SRE, van Schroyen Lantman IM, Sercu BK, Smith HK, de la Pena E, Vandegehuchte ML, Bonte D, Martel A, Verheyen K, Lens L, Baeten L (2019). Forest fragmentation modulates effects of tree species richness and composition on ecosystem multifunctionality. *Ecology*, 100, e02653. DOI: 10.1002/ecy.2653.
- Hölting L, Beckmann M, Volk M, Cord AF (2019a). Multifunctionality assessments—More than assessing multiple ecosystem functions and services? A quantitative literature review. *Ecological Indicators*, 103, 226-235.
- Hölting L, Jacobs S, Felipe-Lucia MR, Maes J, Norström AV, Plieninger T, Cord AF (2019b). Measuring ecosystem multifunctionality across scales. *Environmental Research Letters*, 14, 124083. DOI: 10.1088/1748-9326/ab5ccb.
- Hooper DU, Adair EC, Cardinale BJ, Byrnes JEK, Hungate BA, Matulich KL, Gonzalez A, Duffy JE, Gamfeldt L, O'Connor MI (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 486, 105-108.
- Hooper DU, Chapin III FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3-35.
- Hooper DU, Vitousek PM (1998). Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs*, 68, 121-149.
- Hu A, Wang JJ, Sun H, Niu B, Si GC, Wang J, Yeh CF, Zhu XX, Lu XC, Zhou JZ, Yang YP, Ren ML, Hu YL, Dong HL, Zhang GX (2020). Mountain biodiversity and ecosystem functions: interplay between geology and contemporary environments. *The ISME Journal*, 14, 931-944.
- Huang XB, Su JR, Li SF, Liu WD, Lang XD (2019). Functional diversity drives ecosystem multifunctionality in a *Pinus yunnanensis* natural secondary forest. *Scientific Reports*, 9, 6979. DOI: 10.1038/s41598-019-43475-1.
- Isbell F, Calcagno V, Hector A, Connolly J, Stanley Harpole W, 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.
- Isbell F, Cowles J, Dee LE, Loreau M, Reich PB, Gonzalez A, Hector A, Schmid B (2018). Quantifying effects of biodiversity on ecosystem functioning across times and places. *Ecology Letters*, 21, 763-778.
- Isbell F, Gonzalez A, Loreau M, Cowles J, Díaz S, Hector A, Mace GM, Wardle DA, O'Connor MI, Duffy JE, Turnbull LA, Thompson PL, Larigauderie A (2017). Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. *Nature*, 546, 65-72.
- Jiao S, Du N, Zai X, Gao X, Chen W, Wei G (2019). Temporal dynamics of soil bacterial communities and multifunctionality are more sensitive to introduced plants than to microbial additions in a multicontaminated soil. *Land Degradation & Development*, 30, 852-865.
- Jing X, Prager CM, Classen AT, Maestre FT, He JS, Sanders NJ (2020). Variation in the methods leads to variation in the interpretation of biodiversity-ecosystem multifunctionality relationships. *Journal of Plant Ecology*, 13, 431-441.
- 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.
- Kirwan L, Connolly J, Finn JA, Brophy C, Lüscher A, Nyfeler D, Sebastià MT (2009). Diversity-interaction modeling: estimating contributions of species identities and interactions to ecosystem function. *Ecology*, 90, 2032-2038.
- Kirwan L, Lüscher A, Sebastià M, Finn J, Collins R, Porqueddu C, Helgadottir A, Baadshaug O, Brophy C, Coran C (2007). Evenness drives consistent diversity effects in intensive grassland systems across 28 European sites. *Journal of Ecology*, 95, 530-539.
- Kurtz ZD, Müller CL, Miraldi ER, Littman DR, Blaser MJ, Bonneau RA (2015). Sparse and compositionally robust inference of microbial ecological networks. *PLOS Computational Biology*, 11, e1004226. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1004226.
- Ladau J, Shi Y, Jing X, He JS, Chen L, Lin X, Fierer N, Gilbert JA, Pollard KS, Chu H (2018). Existing climate change will lead to pronounced shifts in the diversity of soil prokaryotes. *mSystems*, 3, e00167-18. DOI: 10.1128/mSystems.00167-18.
- Lavorel S, Grigulis K, Lamarque P, Colace MP, Garden D, Girel J, Pellet G, Douzet R (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, 99, 135-147.
- 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.]
- Li H, Chen Y, Yu G, Rossi F, Huo D, de Philippis R, Cheng X, Wang W, Li R (2019). Multifaceted diversity traits of crucial microbial groups in biological soil crusts promote soil multifunctionality. *Global Ecology and Biogeography*, 30, 1024-1217.
- Li JP, Zheng ZR, Zhao NX, Gao YB (2016). Relationship between ecosystem multifunctionality and species diversity in grassland ecosystems under land-use types of clipping, enclosure and grazing. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 735-747. [李静鹏, 郑志荣, 赵念席, 高玉葆 (2016). 刈割、围封、放牧三种利用方式下草原生态系统的多功能性与植物物种多样性之间的关系. *植物生态学报*, 40, 735-747.]
- Liang YT, Pei M, Wang DD, Cao SN, Xiao X, Sun B (2017). Improvement of soil ecosystem multifunctionality by dissipating manure-induced antibiotics and resistance genes. *Environmental Science & Technology*, 51, 4988-4998.
- Liu T, Chen XY, Gong X, Lubbers IM, Jiang YY, Feng W, Li XP, Whalen JK, Bonkowski M, Griffiths BS, Hu F, Liu MQ (2019). Earthworms coordinate soil biota to improve multiple ecosystem functions. *Current Biology*, 29, 3420-3429.
- Liu Y (2015). *Plant Diversity and Ecosystem Multifunctionality in Constructed Wetlands*. Master degree dissertation, Zhejiang University, Hangzhou. [刘阳 (2015). 人工湿地中植物多样性与生态系统多功能性. 硕士学位论文, 浙江大学, 杭州.]
- 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.
- Lohbeck M, Bongers F, Martinez-Ramos M, Poorter L (2016). The importance of biodiversity and dominance for multiple ecosystem functions in a human-modified tropical landscape. *Ecology*, 97, 2772-2779.
- 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.
- Luo GW, Rensong C, Chen H, Liu MQ, Wang M, Guo SW, Ling N, Shen QR (2018). Deciphering the associations between soil microbial diversity and ecosystem multifunctionality driven by long-term fertilization management. *Functional Ecology*, 32, 1103-1116.
- Luo GW, Wang TT, Li KS, Li L, Zhang JW, Guo SW, Ling N, Shen QR (2019). Historical nitrogen deposition and straw addition facilitate the resistance of soil multifunctionality to drying-wetting cycles. *Applied and Environmental Microbiology*, 85, e02251-18. DOI: 10.1128/AEM.02251-18.
- Ma WH, He JS, Yang YH, Wang XP, Liang CZ, Anwar M, Zeng H, Fang JY, Schmid B (2010). Environmental factors covary with plant diversity-productivity relationships among Chinese grassland sites. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 233-243.
- Maestre FT, Castillo-Monroy AP, Bowker MA, Ochoa-Hueso R (2012b). 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, *et al.* (2012a). 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.
- Martinez-Almoyna C, Thuiller W, Chalmandrier L, Ohlmann M, Foulquier A, Clément JC, Zinger L, Münkemüller T (2019). Multi-trophic β -diversity mediates the effect of environmental gradients on the turnover of multiple ecosystem functions. *Functional Ecology*, 33, 2053-2064.
- Maynard DS, Crowther TW, Bradford MA (2017). Competitive network determines the direction of the diversity-function relationship. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114, 11464-11469.
- 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.
- Meyer ST, Ptacnik R, Hillebrand H, Bessler H, Buchmann N, Ebeling A, Eisenhauer N, Engels C, Fischer M, Halle S, Klein AM, Oelmann Y, Roscher C, Rottstock T, Scherber C, *et al.* (2018). Biodiversity-multifunctionality relationships depend on identity and number of measured functions. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 44-49.
- Mori AS, Isbell F, Fujii S, Makoto K, Matsuoka S, Osono T (2016). Low multifunctional redundancy of soil fungal diversity at multiple scales. *Ecology Letters*, 19, 249-259.
- Mori AS, Isbell F, Seidl R (2018). β -diversity, community assembly, and ecosystem functioning. *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 549-564.
- Mouillot D, Villéger S, Scherer-Lorenzen M, Mason NWH (2011). Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLOS ONE*, 6, e17476. DOI: 10.1371/journal.pone.0017476.
- Pan Y, Wu JX, Luo LM, Tu YL, Yu CQ, Zhang XZ, Miao YJ, Zhao Y, Yang JL (2017). Climatic and geographic factors affect ecosystem multifunctionality through biodiversity in the Tibetan alpine grasslands. *Journal of Mountain Science*, 14, 1604-1614.
- Pasari JR, Levi T, Zavaleta ES, Tilman D (2013). Several scales of biodiversity affect ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 10219-10222.
- Peay KG, Dickie IA, Wardle DA, Bellingham PJ, Fukami T (2013). Rat invasion of islands alters fungal community structure, but not wood decomposition rates. *Oikos*, 122, 258-264.
- Peay KG, Kennedy PG, Talbot JM (2016). Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome. *Nature Reviews Microbiology*, 14, 434-447.
- 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 & Environment*, 249, 215-225.
- Perkins DM, Bailey R, 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.
- Ramus AP, Silliman BR, Thomsen MS, Long ZT (2017). An invasive foundation species enhances multifunctionality in a coastal ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114, 8580-8585.
- Ratcliffe S, Wirth C, Jucker T, van der Plas F, Scherer-Lorenzen M, Verheyen K, Allan E, Benavides R, Bruehlheide H, Ohse B (2017). Biodiversity and ecosystem functioning relations in European forests depend on environmental context. *Ecology Letters*, 20, 1414-1426.
- Ren HY, Eviner VT, Gui WY, Wilson GWT, Cobb AB, Yang GW, Zhang YJ, Hu SJ, Bai YF (2018). Livestock grazing regulates ecosystem multifunctionality in semi-arid grassland. *Functional Ecology*, 32, 2790-2800.
- 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.
- Roger F, Bertilsson S, Langenheder S, Osman OA, Gamfeldt L (2016). Effects of multiple dimensions of bacterial diversity on functioning, stability and multifunctionality. *Ecology*, 97, 2716-2728.
- Schuldt A, Assmann T, Brezzi M, Buscot F, Eichenberg D, Gutknecht J, Härdtle W, He JS, Klein AM, Kühn P, Liu XJ, Ma KP, 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.
- Sircely J, Naeem S (2012). Biodiversity and ecosystem multi-functionality: observed relationships in smallholder fallows in western Kenya. *PLOS ONE*, 7, e50152. DOI: 10.1371/journal.pone.0050152.
- Slade EM, Bagchi R, Keller N, Philipson CD (2019). When do more species maximize more ecosystem services? *Trends in Plant Science*, 24, 790-793.
- Slade EM, Kirwan L, Bell T, Philipson CD, Lewis OT, Roslin T (2017). The importance of species identity and interactions for multifunctionality depends on how ecosystem functions are valued. *Ecology*, 98, 2626-2639.
- Slade EM, Roslin T (2016). Dung beetle species interactions and multifunctionality are affected by an experimentally

DOI: 10.17521/cjpe.2020.0154

- warmed climate. *Oikos*, 125, 1607-1616.
- 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.* (2016a). Locally rare species influence grassland ecosystem multifunctionality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371, 20150269. DOI: 10.1098/rstb.2015.0269.
- Soliveres S, van der Plas F, Manning P, Prati D, Gossner MM, Renner SC, Alt F, Arndt H, Baumgartner V, Binkenstein J, Birkhofer K, Blaser S, Blüthgen N, Boch S, Böhm S, *et al.* (2016b). Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature*, 536, 456-459.
- Sotka EE, Byers JE (2019). Not so fast: promoting invasive species to enhance multifunctionality in a native ecosystem requires strong(er) scrutiny. *Biological Invasions*, 21, 19-25.
- Stürck J, Verburg PH (2017). Multifunctionality at what scale? A landscape multifunctionality assessment for the European union under conditions of land use change. *Landscape Ecology*, 32, 481-500.
- Talbot JM, Bruns TD, Taylor JW, Smith DP, Branco S, Glassman SI, Erlandson S, Vilgalys R, Liao HL, Smith ME, Peay KG (2014). Endemism and functional convergence across the north American soil mycobiome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 6341-6346.
- Thompson PL, Gonzalez A (2016). Ecosystem multifunctionality in metacommunities. *Ecology*, 97, 2867-2879.
- Thomsen MS, Ramus AP, Long ZT, Silliman BR (2019). A seaweed increases ecosystem multifunctionality when invading bare mudflats. *Biological Invasions*, 21, 27-36.
- Tilman D, Isbell F, Cowles JM (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471-493.
- 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.
- van der Plas F (2019). Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 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.
- Wagg C, Schlaeppi K, Banerjee S, Kuramae EE, van der Heijden MGA (2019). Fungal-bacterial diversity and microbiome complexity predict ecosystem functioning. *Nature Communications*, 10, 4841. DOI: 10.1038/s41467-019-12798-y.
- Wang L, Delgado-Baquerizo M, Wang D, Isbell F, Liu J, Feng C, Liu JS, Zhong ZW, 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.
- Wang X, Li FY, Wang Y, Liu X, Cheng J, Zhang J, Baoyin T, Bardgett RD (2020). High ecosystem multifunctionality under moderate grazing is associated with high plant but low bacterial diversity in a semi-arid steppe grassland. *Plant and Soil*, 448, 265-276.
- Washbourne CL, Goddard MA, Le Provost G, Manning DAC, Manning P (2020). Trade-offs and synergies in the ecosystem service demand of urban brownfield stakeholders. *Ecosystem Services*, 42, 101074. DOI: 10.1016/j.ecoser.2020.101074.
- Wen Z, Zheng H, Zhao H, Xie SL, Liu L, Ouyang ZY (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.
- Xiong DP, Zhao GS, Wu JS, Shi PL, Zhang XZ (2016). The relationship between species diversity and ecosystem multifunctionality in alpine grasslands on the Tibetan Changtang Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 3362-3371. [熊定鹏, 赵广帅, 武建双, 石培礼, 张宪洲 (2016). 羌塘高寒草地物种多样性与生态系统多功能关系格局. 生态学报, 36, 3362-3371.]
- Xu W, Jing X, Ma ZY, He JS (2016a). A review on the measurement of ecosystem multifunctionality. *Biodiversity Science*, 24, 72-84. [徐炜, 井新, 马志远, 贺金生 (2016a). 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. [徐炜, 马志远, 井新, 贺金生 (2016b). 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 YZ, Zhang Q, Buyantuev A, Liu QF, Niu JM (2020). Plant functional β diversity is an important mediator of effects of aridity on soil multifunctionality. *The Science of the Total Environment*, 726, 138529. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.138529.
- Ye JS, Delgado-Baquerizo M, Soliveres S, Maestre FT (2019).

- Multifunctionality debt in global drylands linked to past biome and climate. *Global Change Biology*, 25, 2152-2161.
- Yuan ZQ, Ali A, Ruiz-Benito P, Jucker T, Mori AS, Wang SP, Zhang XK, Li H, Hao ZQ, Wang XG, Loreau M (2020). Above- and belowground biodiversity jointly regulate temperate forest multifunctionality along a local-scale environmental gradient. *Journal of Ecology*, 108, 2012-2024.
- 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 of the United States of America*, 107, 1443-1446.
- Zhang B, Liang AZ, Wei ZB, Ding XL (2019). No-tillage leads to a higher resistance but a lower resilience of soil multifunctionality than ridge tillage in response to dry-wet disturbances. *Soil and Tillage Research*, 195, 104376. DOI: 10.1016/j.still.2019.104376.
- Zhang GZ, Kou XC, Zhang XK, Bai W, Liang WJ (2020). Effect of row spacings on soil nematode communities and ecosystem multifunctionality at an aggregate scale. *Scientific Reports*, 10, 4779. DOI: 10.1038/s41598-020-61498-x.
- Zhang J, Eldridge DJ, Delgado-Baquerizo M (2016a). Biotic communities cannot mitigate the negative effects of grazing on multiple ecosystem functions and services in an arid shrubland. *Plant and Soil*, 401, 381-395.
- Zhang K, Shi Y, Jing X, He JS, Sun R, Yang Y, Shade A, Chu H (2016b). Effects of short-term warming and altered precipitation on soil microbial communities in alpine grassland of the Tibetan Plateau. *Frontiers in Microbiology*, 7, 1032. DOI: 10.3389/fmicb.2016.01032.
- Zheng Q, Hu YT, Zhang SS, Noll L, Böckle T, Dietrich M, Herbold CW, Eichorst SA, Wobken D, Richter A, Wanek W (2019). Soil multifunctionality is affected by the soil environment and by microbial community composition and diversity. *Soil Biology & Biochemistry*, 136, 107521. DOI: 10.1016/j.soilbio.2019.107521.
- Zirbel CR, Grman E, Bassett T, Brudvig LA (2019). Landscape context explains ecosystem multifunctionality in restored grasslands better than plant diversity. *Ecology*, 100, e02634. DOI: 10.1002/ecy.2634.

责任编辑: 王志恒 编辑: 赵航