学术信息与动态

DOI: 10.20103/j.stxb.202211303461
刘雅莉,吴俣,顾盼,杜剑卿,王艳芬.生物多样性-生产力关系研究进展——基于文献计量分析.生态学报,2023,43(18):7782-7795.

生物多样性-生产力关系研究进展
——基于文献计量分析

刘雅莉[1],吴 俣[2],顾 盼[3],杜剑卿[2,4,*],王艳芬[2,4]

1 北京林业大学草业与草原学院,北京 100083
2 中国科学院大学资源与环境学院,北京 100049
3 中国科学院大学人文学院,北京 100049
4 中国科学院大学,北京燕山地球关键带国家野外科学观测研究站,北京 101408

摘要:生态系统的结构和功能是生态学研究的核心内容。早期基于野外调查的生态学研究强调生产力表征的环境梯度对生态系统结构的影响,而基于控制试验的生态学研究则强调生态系统结构变化对生态系统功能的影响。围绕这两类研究所支持理论间的争论是当前生态学的前沿、热点和难点,其中最具代表性的科学问题是生物多样性与以生产力为代表的生态系统功能间是否存在一般性关系。为深入了解生物多样性-生产力关系研究脉络,分析其对生态学研究范式与理论发展的影响以及对未来研究方向的启示,以 Web of Science 核心合集数据库中的相关文献为数据源,结合文献计量分析和文献综述,系统总结了多样性-生产力关系研究进展。结果表明:(1)生物多样性-生产力关系研究推动了生态学研究范式由以样带调查为主的观察性研究向以控制试验为主的实验性研究的转变,促进了全球联网控制试验研究的发展。(2)研究聚焦的生态系统类型由最初的北美普列利草原逐渐向其它草地、灌丛、森林等多样的生态系统过渡,研究结论及其生态学理论的普适性逐渐增强。(3)该研究推动了对生物多样性不同维度(如功能多样性和系统发育多样性)在生态系统中作用的认识,促进了学界对除生产功能外的生态系统多功能性的关注。(4)不同学术团体在研究方法和理论认识上均存在差异,特别是在以北欧与美国为主的合作网络间,阻碍了生态学理论间的交流与融合,是导致生物多样性-生产力关系长期存在争议的潜在原因。建议未来探索不同机制的适用边界以及影响其作用强度的外界因素,在统一框架下整合不同理论,进而理解生态系统结构与功能间的一般性关系。

关键词:生物多样性-生产力关系;研究范式;多功能性;理论整合;文献计量

关于生物多样性和生产力关系的认识最初来源于野外观测研究。Grime[1]最早发现了植物生产力和多样性的单峰关系,指出植物多样性在生产力增加到一定程度后在植物种间竞争排斥作用下开始降低。这一现象随后被大量野外观测研究和施肥等控制试验研究验证[2—5],在很长一段时间内被认为是“普遍存在的”[6],常被用作解释全球生物多样性分布格局的基本假设[7]。在这一时期的研究中,普遍强调的是生产力对生物多样性的影响。

1994 年,Naeem 等[8]率先提出了生物多样性能够影响生态系统功能的观点,掀起了全球范围内生物多样性和生态系统功能研究的浪潮(Biodiversity and Ecosystem Function,BEF),生物多样性-生产力关系是其中最早且最具代表性的科学问题之一。大量生物多样性控制试验研究发现生物多样性的增加能够提高生产力[8—11],这同诸多观察性研究得出的沿生产力梯度上单峰模式的生物多样性变化特征[1,5,12]存在较大差异。尽管两类研究的手段及其强调的因果关系均不同,这些不一致的结论不可避免地引发了学界对生物多样性-

基金项目:国家自然科学基金项目(31761123001,42001267);中国科学院战略性先导科技专项(A 类)(XDA20050104)
收稿日期:2022-11-30; **网络出版日期**:2023-05-08
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: jqdu@ucas.ac.cn

生产力关系类型与驱动机制的旷日持久的争论[13],使其成为近 30 年来生态学研究中的热点和难点问题[14]。这些争论,推动了生态学由观察性研究向实验性研究的转变,奠定了目前植物生态学的研究范式。同时,生物多样性-生产力关系研究中涌现出了大量的经典生态学假说,如互补和选择效应[9]、植物土壤反馈[15—16]、更多个体假说[17—18]等,极大地促进了生态学理论的发展。

然而,目前尚缺乏对生物多样性-生产力关系研究脉络的系统与定量分析,对其在推进生态学发展中的作用也缺乏深入认识。作为一种定量评价方法,文献计量分析能够有效评估科学研究前沿、热点和发展趋势[19]。本研究以 Web of Science 核心合集数据库中的相关文献为数据源,结合文献计量分析和文献综述,系统梳理了生物多样性-生产力关系研究历程,展望了领域前沿方向,为相关研究提供了借鉴。

1　数据来源与方法

1.1　数据来源

本文以美国科学信息研究所(ISI)开发的 Web of Science(WOS)核心合集为数据库,通过专家咨询和浏览验证等方式确定检索式为:TS =(Species composition) AND TS =(biodiversity) AND TS=(productivity),检索时间范围为 1990 至 2022 年,更新至 2022 年 11 月 22 日,检索类型为“article”和“review”,语种为英文。剔除与主题相关性不高的论文,共检索到 2298 条数据。

1.2　研究方法

文献计量是近年来分析学科研究热点及其演化的主要定量评价方法,是在统计学原理指导下,通过分析特定学科领域中科研成果的数量特征、变化规律以及其内在联系来探究学科演化特征[20]。该方法能够将文献计量结果通过知识图谱等方式展现出来,有助于学者了解特定学科领域的研究现状和发展历程,厘清科学问题的演化脉络,为未来研究方向提供参考借鉴。

本研究主要通过 CiteSpace 5.8.R3 和 VOSviewer 软件对生物多样性-生产力关系研究领域文献进行了知识图谱绘制,展示了其研究国家、机构、重要文献、热点领域及其变化特征等信息。关键词作为学术论文研究主题的精炼表达,其关联性一定程度上可以揭示学科领域中研究主题的内在联系[21]。本研究使用 VOSviewer 绘制了学科领域关键词共现知识图谱,结合 CiteSpace 的突显性探测,分析了研究热点及其发展趋势。其中,圆圈大小代表关键词出现的频率,不同颜色代表关键词的聚类或涌现时间,连线代表关键词具有共现性。采用 Scimago Graphica 软件绘制国际合作网络图,图中圈的大小代表发文量的多少,圈越大表示该国家发文量越多,连线代表国家间的合作,颜色代表合作较为紧密的一组国家。此外,使用 CiteSpace 软件绘制了研究机构合作网络图,图中圈的大小代表发文量的多少,连线代表机构间的合作,颜色代表合作较为紧密的一组研究机构。

在文献被引量趋势分析中,由于发表于不同年份的文献被引时长不同,如果直接比较被引量存在不确定性。例如,发表于 2000 年的论文,在本研究中已被引用了 21 年,不能直接同 2021 年发表论文比较被引用数来判断文献的影响力。因此,本研究除总被引次数外,还采用了考虑发表时长的归一化处理来计算每篇文献、某一年份中所有文献的年均被引用次数(每篇或当年发表文章的总被引次数除以发表至今的年数)。在计算某一研究阶段发表文献的年均被引用次数时,使用了该阶段各年份中发表文献年均被引用次数的加权平均值,使用该年度发表文献数量占该阶段文章总数的比例作为权重。在文献发文量和被引量趋势分析基础上,本研究结合文献综述对该领域研究进展开展了深入分析。

2　结果与分析

2.1　研究热点聚类分析

在全部文献中,共检测到关键词 6299 个,其中有 49 个关键词出现频率大于 20,在研究热点聚类图中进行了展示(图 1)。刨去检索式词汇,共现度最高的关键词是“ecosystem functioning/function(生态系统功能)”,共

有 170 个关键词与其共现,总连接强度为 401,体现了生物多样性-生产力关系与生物多样性-生态系统功能关系间的紧密联系。其次是“grassland(s)(草地)”,共有 104 个关键词与其共现,总连接强度为 240,说明多数研究聚焦的生态系统类型是草地,这些研究中与放牧(grazing)、氮(nitrogen)、保护(conservation)、恢复(restoration)等管理措施联系紧密。气候变化(climate change)也是一个热点领域,与其类似的关键词还有“disturbance(扰动)”和“drought(干旱)”等,强调了环境变化对生物多样性-生产力关系的影响是该研究领域的研究热点之一,这些研究的关注点还包括生态系统稳定性(stability)和恢复力(resilience)。此外,功能性状(functional trait)的共现度也较高,与其关联的有“complementarity effect(互补效应)”和“competition(竞争)”等,强调生物多样性-生产力关系的调控机制。类似的,“community structure(群落结构)”、“community composition(群落组成)”、“beta diversity(贝塔多样性)”等关键词也形成了一个热点领域。总体来看,生物多样性-生产力关系研究同生物群落结构研究密切相关,延伸出了生物多样性-生态系统功能关系、功能性状以及环境变化下的生态系统稳定性与抵抗力等多个热点研究领域。

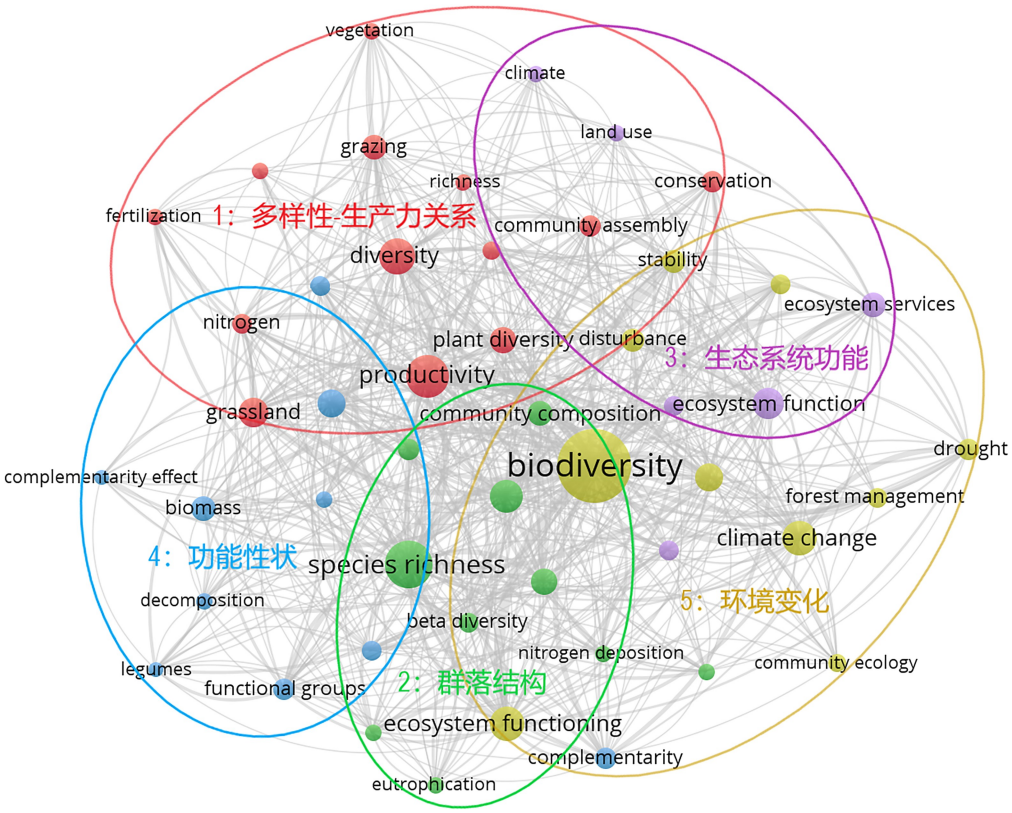

图 1 植物生产力-多样性关系研究热点聚类图

Fig.1 Cluster of research hotspot in biodiversity-productivity relationship

2.2 研究前沿变化趋势分析

根据关键词在时间序列上变化趋势的分析(图 2),发现生物多样性-生产力关系研究早期主要聚焦于草地(grassland)和寒带森林(boreal forest)生态系统,随后关于农业生态系统(agriculture)和浮游植物群落(phytoplankton)等的研究逐渐增加,热带和亚热带森林是近年来被广泛关注的生态系统类型,自 2016 年来 *Science* 上发表了多篇关于其生物多样性-生产力关系的研究[11,22—23]。这种生态系统类型的转变,在关键词突显分析中也得到了体现(图 3),聚焦热带和亚热带森林的研究分别于 2016 年和 2020 年开始涌现,至今仍未衰退。在机制层面上,早期研究多关注抽样效应(sampling effect)和超产效应(overyielding),随后互补与选择效应(complementarity and selection effect)逐渐成为热点,而近期关于生态位互补性(niche complementarity)的

研究逐渐增多。多样性的表征由传统的物种丰富度(species richness)逐渐向贝塔多样性(beta diversity)、功能多样性(functional diversity)乃至系统发育多样性(phylogenetic diversity)拓展,其中,系统发育多样性研究自2017 年开始涌现,成为领域前沿方向之一(图 3)。研究所关注的生态系统功能也逐渐由生产力逐步拓展到养分循环(nutrient cycling)、对入侵物种(invasive species)的抵抗力、土壤肥力(soil fertility)、碳固持(carbon sequestration)等方面,多功能性成为了近期的研究前沿[24]。此外,近年来越来越多的研究开始关注气候变化(climate change)、氮沉降(nitrogen deposition)、富营养化(nutrient enrichment)等环境变化因素的影响(图 2 和图 3),说明图 1 中“环境变化”这一热点领域同时是该学科的前沿方向。同样,功能性状(functional trait)领域是该学科的另外一个前沿方向[25],于 2018 年开始涌现(图 3)。

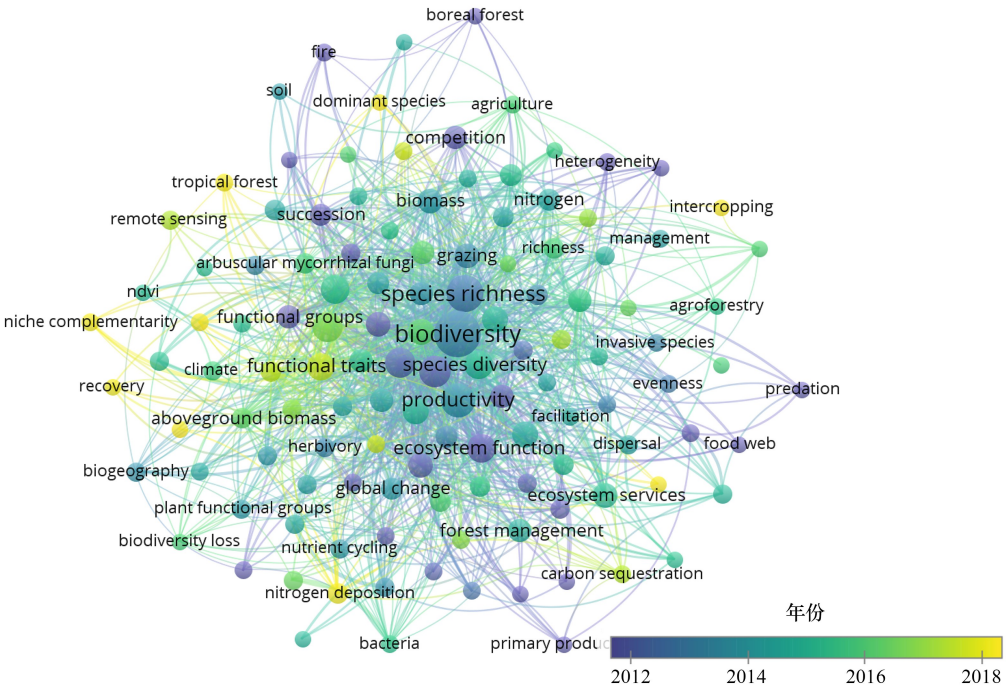

图 2　植物生产力-多样性关系研究热点变化趋势

Fig.2　Changing research hotspots in biodiversity-productivity relationship

关键词	强度	开始时间	结束时间
演替 Succession	5.59	1996	2010
稳定性 Stability	7.51	1998	2006
物种多样性 Species diversity	5.32	1998	2001
食物网 Food web	9.73	1999	2011
生态系统过程 Ecosystem process	9.37	1999	2005
草地生态系统 Grassland ecosystem	6.05	1999	2000
竞争 Competition	7.88	2000	2003
微生物生物量 Microbial biomass	4.91	2000	2007
生态系统功能 Ecosystem functioning	6.02	2003	2010
长期 Long term	5.62	2003	2010
入侵 Invasion	7.65	2007	2013
多样性实验 Biodiversity experiment	5.88	2008	2014
植物性状 Plant trait	5.37	2011	2015
共存 Coexistence	5.12	2011	2016
热带森林 Tropical forest	6.11	2016	2022
系统发育多样性 Phylogenetic diversity	6.24	2017	2022
富营养化 Nutrient enrichment	7.15	2018	2022
功能性状 Functional trait	6.97	2018	2022
异质性 Heterogeneity	5.49	2020	2022
亚热带森林 Subtropical forest	4.94	2020	2022

图 3　最重要 20 个关键词的突显性分析

Fig.3　Burst detection of the top 20 keywords with the strongest citation

2.3 文献发表、引用趋势以及研究脉络分析

论文数量与被引量的变化可以清晰地呈现某一特定学科领域的发展阶段[26],在一定程度上反映该学科的研究发展速度、水平以及规模[27—28]。本研究发现,严格意义上的生物多样性-生产力关系研究起始于 1994 年 Naeem 等[8]在 *Nature* 上发表的题为 *Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems* 的论文。该研究通过生物多样性控制试验,发现生物多样性能够影响生产力、生态系统呼吸、凋落物分解、水源涵养等生态系统功能。该论文是生态学界首次通过实验性研究证实生物多样性对生态系统功能的影响,掀起了全球范围内生物多样性和生态系统功能(研究初期主要是以生产力表征的生产功能)研究的浪潮。基于该领域逐年的文献发表数量以及当年发表论文截止 2022 年 11 月 22 日的总被引次数(WOS 核心合集),结合 2.1 和 2.2 小节的相关分析,将相关研究大致划分为三个阶段(图 4)。

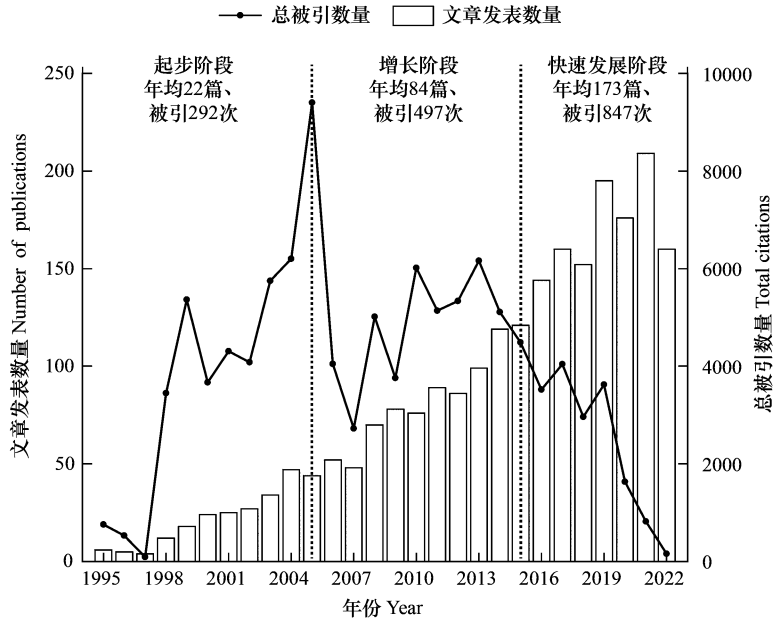

图 4 文献发表、引用趋势与研究阶段划分图

Fig.4 Trend for publications and total citations and the outline for research stages

1995 至 2005 年为研究的起步阶段,年均发文量约 22 篇。图 2 中的前三个热点领域开始于这个阶段。该阶段文献数量虽然不多,合计仅 245 篇,但总被引次数高达 43,601 次,贡献了被引量最高的 20 篇文献中的 14 篇。即使考虑发表时长,年均被引次数最高的 20 篇文献中也有 7 篇发表于这一阶段。2006 至 2015 年为研究的增长阶段,年均发文量约 84 篇,发文数量和总被引数均呈上升趋势。该阶段中生物多样性-生态系统功能关系研究的占比逐渐升高。2016 年至今,生物多样性-生产力关系研究步入了快速发展阶段,年均发文量和被引量分别高达 173 篇和 847 次,兴起了关于气候变化和功能性状的研究。下文将沿着研究的发展脉络深入讨论研究方法、研究对象、研究内容以及机理机制的变化。

2.4 合作网络分析

现阶段,生物多样性-生产力关系研究形成了以美国、英联邦及南美、中国、欧洲为主导的全球格局(图 5)。其中,欧洲的研究网络较为复杂,一部分国家同中国联系紧密(如德国、瑞士等),以法国、瑞典、西班牙、意大利为主的另外一部分国家则相对自成体系,与外界合作较少。值得注意的是,美国和加拿大两国在该领域的发文量占比高达 40%,但其研究网络较为封闭,同外界合作较少。德国和瑞士是连接美欧和中美合作的重要纽带。此外,俄罗斯与中亚、东欧等国也构成了一个相对较小的合作网络。

为深入理解生物多样性-生产力关系的全球研究格局,本研究进一步分析了研究机构合作网络(图 6)。

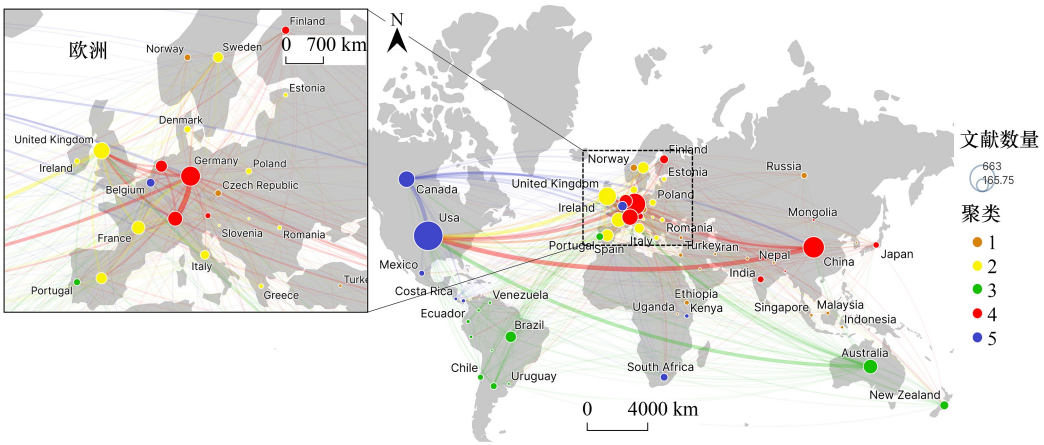

图 5　不同国家的发文量及其合作网络

Fig.5　Geographic distribution and collaboration networks of biodiversity-productivity relationship research

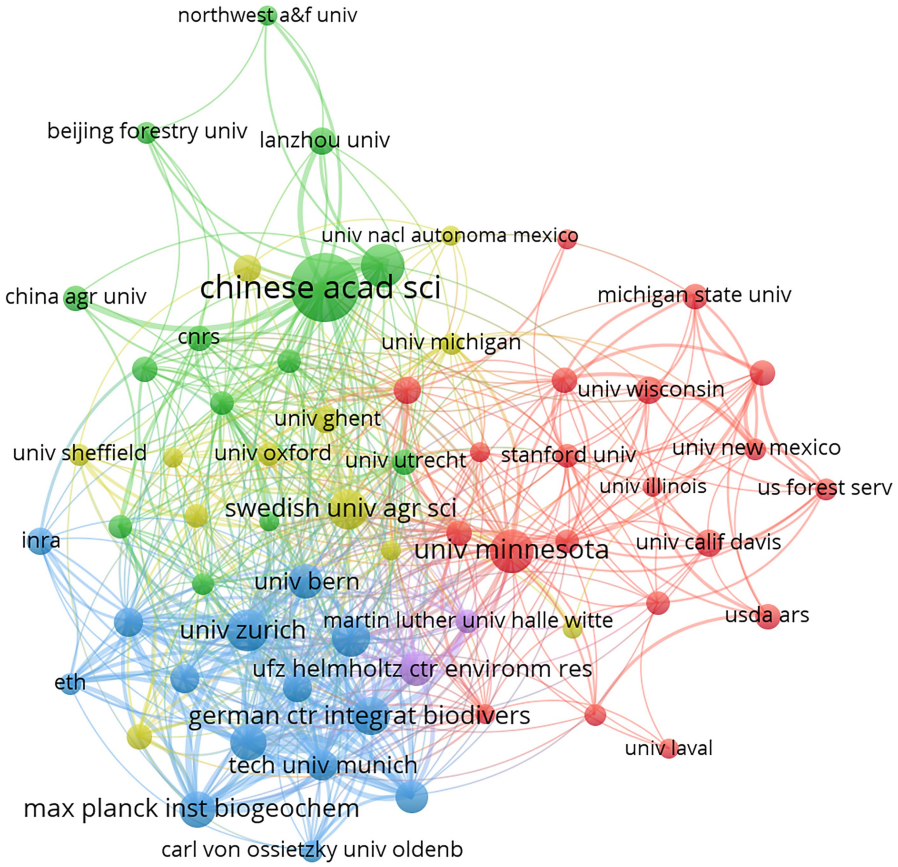

图 6　研究机构合作网络

Fig.6　Collaboration networks among research institutes

研究发现,美加合作网络以明尼苏达大学、加州大学伯克利分校等为主导,合作网络相对封闭,仅明尼苏达大学同外界合作较多,但也仅局限于德国、瑞士以及中国的少数研究机构(如北京大学)。此外,这些德国和瑞士的研究机构彼此间合作极为密切,形成了领域内第二重要的合作网络,发文量占比 25%。该网络同中国科研机构联系相对较多,德国整合生物多样性研究中心等机构同中国科学院植物研究所共同建设了亚热带最大的森林生物多样性与生态系统功能实验平台,并依托该平台同中国科学院大学建立了中德合作生物多样性-

生态系统功能研究人才联合培养项目[29]。值得注意的是,多数欧洲国家并不在这个由德瑞主导、与美加合作密切的网络中,而是在瑞典农业科学大学、根特大学等主导下形成了一个相对独立的合作网络。该网络虽然同中国、德瑞、美加间均有联系,但合作都不紧密。究其原因,主要是因为其采用的实验方法与支持的理论框架都与美加网络有本质区别,是导致生物多样性-生产力关系存在争议的潜在原因,将在下文中予以重点讨论。

值得注意的是,中国在该领域研究中也起到了主导作用(主要是大陆地区,港澳台地区的相关研究较少),主要研究机构包括中国科学院、兰州大学、北京大学、中国农业大学、北京林业大学等。早在 21 世纪初期,已有许多综述文章关注了生物多样性-生产力关系及其驱动机制[30],并分析了其主要争议[31—32]。2009 年前后,中国学者联合国外生态学家,聚焦草地(内蒙古)和森林(江西与浙江交界处)生态系统,分别建设了生物多样性-生产力关系大型控制试验研究平台,产出了大量高水平研究成果[10—11, 22,33—34],推动了研究领域的发展。

3 研究进展

在全球生物多样性快速丧失的严峻背景下,生物多样性-生产力关系研究应运而出,产出了诸多重要研究成果。在科学层面,奠定了群落生态学、植物生态学、生态系统管理等学科领域的理论基础,推动了生态学发展;在实际应用层面,阐明了生物多样性丧失的严重后果,支撑了全球生物多样性保护工作的全面开展。

3.1 研究范式发生转变

生物多样性-生产力关系的研究最早来源于野外观测研究,强调生物多样性在生产力梯度上的变化格局,被用于描述生物多样性的分布格局[1,5,7]。Naeem 等[8]最早的关于生物多样性影响生产力的研究开创了“生态箱”(Ecotron)的生态学实验方法,发现物种多样性变化影响生态系统特性,尤其是生态系统生产力。该研究是生物多样性-生产力关系研究中的第一个实验性研究范例[35],开启了生物多样性丧失影响的定量化研究。此后,许多研究者利用模拟草地物种丰富度的控制试验,在野外得出了类似结论[36—37]。这些研究,激起了全球对生物多样性丧失的关注,推动了植物生态学研究范式逐渐由以观测、调查为主的观察性研究向以控制试验为主的实验性研究转变。

然而,这些研究主张的生物多样性对生产力的促进作用,同传统观察性研究得出的沿生产力梯度上单峰模式的生物多样性变化特征(生产力-多样性关系研究)[1,5, 12]存在一些矛盾,后者强调在特定环境条件下高生产力是由少数物种决定的[1]。尽管两类研究的手段及其强调的因果关系均不同,这些不一致的结论不可避免地引发了学界对生物多样性-生产力关系类型与驱动机制的旷日持久的争论[13]。为证实多样性丧失影响的普适性,实验生态学家们逐步开始了大规模联网控制试验研究,推动了植物生态学研究范式由单点控制试验向联网控制试验的二次转变,再次完善了生态学研究手段与方法体系。1999 年,Hector[38]发起了欧洲草地实验(BIODEPTH),发现植物物种丰富度和功能群数量的增加均能够提升草地生产力,为生物多样性对生产力的促进作用提供了坚实的证据。此外,Adler 等[39]依托全球养分研究网络(Nutrient Network)开展研究,反驳了自然生态系统中生产力能够影响多样性的观点,试图消除来自生产力-多样性关系研究的质疑。然而,Fraser 等[12]基于全球尺度草地调查研究提出了不同的观点,认为单峰模式的生产力-多样性关系在自然界中广泛存在,再次激起了生物多样性和生产力间关系的广泛争论。在 2014 至 2016 短短三年时间内,*Nature* 和 *Science* 上连续刊发了 10 余篇相关文章[12, 23, 40—47],使得生物多样性-生产力/生态系统功能关系成为了该时段最热门的研究领域之一,为其快速发展奠定了基础。其中,同样依托全球养分研究网络,Grace 等[43]发现生物多样性和生产力同时受到多种机制调控,两者间存在复杂的相互作用关系,而非传统研究关注的二元因果关系。此后,基于联网控制试验或整合分析(meta analysis)等方法,环境因素(特别是气候、养分等)对生物多样性-生产力/生态系统功能关系影响的研究逐渐成为了领域的前沿方向(图 2 和图 3)。

3.2 研究结论的普适性逐渐增强

尽管在外界因素影响下,生物多样性和生产力在自然生态系统中可能存在不同或变化的关系[48—51],但经

过大量、长期控制试验研究,人为增加生物多样性能够提升生态系统生产力这一科学结论的普适性在不断增强。该领域的研究起步于北美普列利草原[37],随后逐步拓展到全球草地[10,38,52],并逐步涵盖了森林、淡水和海洋等生态系统类型[53—55]。生物多样性对生产力的影响也被发现不仅局限于量上,还影响了生产力对环境压力的抵抗力和恢复力[45,56]。主要由中国引领的亚热带森林研究是该领域近期的热点方向(图 3)。Huang 等[11]于 2018 年最早报道了物种丰富度能够提高亚热带森林生产力和碳固持能力,后续研究发现物种丰富度还能够增加生产力的稳定性[33]。这些研究结论为全球生态系统的恢复和重建提供了科学依据,支撑了全球生态系统保护目标的制定和实施。

3.3　研究方向不断拓展

在漫长的研究历程中,生物多样性-生产力关系研究中涌现出了大量的生态学研究新方向。尽管 Naeem 等[8]最初的实验强调了生物多样性对生产力、水源涵养、生态系统呼吸等多种功能的影响,但早期研究中主要以生物多样性-生产力关系为主。由图 3 可以看出,“生态系统功能”这一关键词的涌现发生于 2003 年。2005 年,Hooper 等[57]总结了早期研究的主要结论,认为生物多样性对生产力、生态系统稳定性、对入侵的抵抗力等生态系统功能具有促进作用,突出了生物多样性-生态系统功能关系的重要性。该研究是领域内里程碑式的文献,是至今为止总被引量和年均被引量最高的论文。此后,研究所关注的生态系统功能不再局限于生产力、稳定性等单一功能,逐渐向生态系统的多功能性过渡。Hector 和 Bagchi[58]于 2007 年最早提出了生物多样性-生态系统多功能性关系,发现维持生态系统的多功能性比维持单一功能需要更高的生物多样性,该观点被大量后续研究所支持[40,59—61],在不同时空尺度上得到了验证[24],逐渐发展成为领域的前沿方向之一。近年来,对生态系统多功能性的研究逐渐由单一营养级(如植物[52,58]或土壤微生物[59—60])向多营养级[40]的影响发展,但受限于缺乏统一研究规范以及大尺度合作研究等原因,仍存在诸多不足之处[24]。

此外,对生物多样性的关注由传统的物种丰富度拓展到了功能多样性和系统发育多样性等新领域,Hooper 等[57]在 2005 年的综述中系统阐述了功能性状、功能型和功能多样性在生物多样性-生态系统功能研究中的作用,强调物种的功能特征是影响生态系统功能的重要因素,其作用机制主要基于质量比假说[62]和生态位互补假说[63]。此后,为解决功能性状过多或难以测量的问题,Narwani 等[64]基于近亲缘关系物种具有相似的功能性状这一假设,提出了利用系统发育多样性开展生态系统功能研究的新思路。这些研究,不仅深化了学界对多样性概念的科学认识,还促进了生物多样性-生态系统功能关系调控机制的研究的发展。

3.4　调控机制日趋完善

Naeem 等[8]和 Tilman 等[37]最早提出生物多样性对生产力的促进作用时,推测原因在于其增加了植物群落的养分或能量利用效率。该观点提出后被 Huston[65]以及 Grimm 和 Wissel[66]强烈质疑,认为其结果是抽样效应(sampling effect)导致的,因为含有更多物种的群落内包含高产物种的可能性更高。针对这些质疑,Tilman 等[67]在 *Science* 发文指出,生态位互补性对生态系统功能的影响随时间推移逐渐增强,即使是最优的单一物种栽培也无法产生比高多样性处理更高的生产力。同年,Loreau 和 Hector[9]提出了互补与选择效应的概念。选择效应类似于抽样效应,指在匀质生境中,不同物种的代谢和光合作用效率不同,导致了物种间竞争力的差异,竞争力较强的物种能够通过对于有限资源的高效利用来产生较高的生产力(高产物种),而高多样性群落中存在高产物种的可能性更高,故而其生产力高于低多样性群落[9,65]。类似理论还包括更多个体假说[17]。而互补效应则认为生物多样性的增加拓展了群落的功能性状库(如冠层高度、根系深度、生长速度、对环境压力的耐受力等),从而在群落水平上提高了对有限资源的获取或利用效率[68—70],进而产生比低多样性群落更高的生产力[67,71—72]。与互补效应类似的还有促进作用[73—74],但其同时强调了植物个体间的作用关系。该研究同时提出了衡量两种效应的定量化方法,为调解 Hudson 和 Tilman 间的争论提供了手段。此后,Fargione 等[72]在 Tilman 等[67]的研究基础上,利用长期观测数据进一步证实了,随着处理时间增加,调控多样性-生产力正相关关系的机制由抽样效应逐渐向互补效应转变。

在大量研究的基础上,Tilman 等[61]于 2014 年在 *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 上发

表综述,指出生物多样性是维持生态系统生产力、稳定性、对外来物种抵抗性以及养分循环的决定性因素,其机制主要在于种间生态位互补性、对有限资源的高效利用、降低食草动物或病害的影响等方面,强调生物多样性维持、保护和恢复应成为全球治理中的优先事项。然而,围绕调控机制的争议并未就此停止。其中,不同营养级间相互作用对多样性-生态系统功能的影响是一个核心问题,特别是土壤生物。2014 年以来,大量研究指出了土壤生物多样性对维持生态系统功能具有重要作用[44, 46, 60, 75—77]。尽管 Bever[16] 早在 1997 年就提出了植物-土壤反馈对植物群落动态的调控作用,但此后生物多样性-生态系统功能关系的研究中对其的考虑仍十分有限。2019 年,Barry 等[78] 对互补效应开展了系统综述,强调其是在诸多机制驱动下的一种现象,而非调控机制本身。该文同时强调了植物-土壤反馈在产生互补效应中的重要作用。在这些工作的推动下,生物多样性-生态系统功能关系研究的理论框架日趋完善,但不同机制的相对贡献以及它们间的相互作用关系仍不明确[78—79]。

3.5 研究方法仍存争议

尽管取得了丰硕的研究成果,但生物多样性-生产力/生态系统功能关系研究仍存在一个核心争议:模拟物种丰富度的控制试验能否表征现实中多样性丧失的影响? 2016 年,Wardle[80] 在 *Journal of Vegetation Science* 上发表题为 Do experiments exploring plant diversity-ecosystem functioning relationships inform how biodiversity loss impacts natural ecosystems? 的评论文章,从模拟物种丰富度实验对自然群落的代表性、研究结果的可靠性以及其能否反映生物多样性丧失这一全球性问题 3 个角度质疑了基于此类控制实验开展的生物多样性-生态系统功能关系研究,再次激起了生态学家对于生物多样性-生态系统功能关系研究的广泛争论[81—84]。Wardle 教授是除德国、瑞士外欧洲合作研究网络(图 5)的核心人物,其设置的物种随机剔除实验[85] 同 Tilman 教授创立的 Cedar Creek 草地多样性实验以及德国耶拿的生物多样性实验是世界上最知名的生物多样性实验。然而,Wardle 教授强调的是严格依据生物多样性丧失这一全球性问题开展物种随机剔除实验,而后两者则是通过模拟生物多样性增加来研究其影响,彼此间在科学逻辑上完全相反。2018 年,Wardle 教授发现生物多样性丧失对生态系统生产力的负面影响随时间逐渐衰退[85],同基于模拟生物多样性增加实验的结论完全相反[86—87]。此外,该合作网络还强调植物-土壤反馈对生物多样性-生态系统功能关系的调控作用[15,79,88—89],同 Tilman 等在机制上的认识也存在差异。

上述两类实验设计均是当前研究的主流方法,存在时间较长且涉及面甚广,围绕其合理性的争议牵动了生物多样性-生态系统功能关系研究的根本。此外,由于上述两个重要研究网络间的学术交流与合作相对较少,客观上阻碍了不同生态学理论和观点间的交流与融合。因此,这些争论极可能长期延续下去,继续成为领域内的研究热点。

4 研究展望

生物多样性与生产力间的关系是近三十年来生态学的核心研究内容之一,也是一个备受争议的领域。无论是本文聚焦的生物多样性-生产力关系,还是同样经久不衰的生产力-生物多样性关系[1, 12, 39,90—91],多强调两者间二元关系的调控机制,而忽略了其它能够影响不同机制作用强度的外界因素。该问题同样存在于生物多样性-生态系统功能关系研究中。Reich 等[92] 早在 2001 年就指出生物多样性-生产力关系研究需要考虑外界环境变化。后续研究进一步发现,气候条件、土壤养分以及放牧等扰动均会影响生物多样性和生态系统功能,进而改变两者间的关系[24, 43]。然而,这些认识多依托控制试验研究,普遍停留在样地尺度,全球尺度上驱动生物多样性和生态系统功能间关系变化的关键因素尚不明确。未来应加强以下两个方面的研究。

(1)不同机制的影响因素

近期,Wang 等[49] 发现生物多样性和生产力间存在协同、权衡等多种关系,并在多维资源梯度上呈现出由协同向权衡过渡的特征,驱动两者间关系转变的环境梯度及阈值决定了不同草地的管理方向,对于指导生态系统管理实践至关重要。然而,目前尚缺乏对这种现象背后机制的深入探索,对不同机制作用强度的关键影

响因素和适用边界仍缺乏系统、科学认识。未来可参考环境压力梯度假说研究范式[48, 93—94],通过全球联网控制试验研究环境、干扰等外界因素对主要调控机制的影响,进而分析沿环境等关键梯度上不同机制相对作用强度的变化。值得注意的是,一些最新研究初步总结了沿气候、土壤等资源梯度上部分调控机制的潜在变化特征[49, 91],为后续研究提供了借鉴。

(2)机制间的相互作用

机制间的相互作用也被认为是影响生物多样性-生态系统功能关系的重要因素[78],但目前少有研究关注该领域。在厘清不同机制关键影响因素和适用边界的基础上,有望通过建立统一的环境梯度来整合不同机制,探索其相互作用。其中,植物-土壤反馈如何同其它侧重于植物群落的机制共同作用是领域的前沿和难点[79, 95—96],亟待开展深入研究,特别是在草地生态系统中[79]。

鉴于相关机制的复杂性,更加广泛的全球合作研究对于实现上述目标至关重要。一方面,已有全球联网控制试验中应有针对性地完善、拓展实验设计,例如,加强生物多样性与关键环境/压力指标的交互作用研究。另一方面,不同学术团体间应搁置争议,在统一框架下探索不同理论、机制间的交叉与融合,进而理解生态系统结构与功能间的一般性关系。

参考文献(References):

[1] Grime J P. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. Nature, 1973, 242(5396): 344-347.

[2] Silvertown J. The dynamics of a grassland ecosystem: botanical equilibrium in the park grass experiment. Journal of Applied Ecology, 1980, 17(2): 491.

[3] Gough L, Osenberg C W, Gross K L, Collins S L. Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities. Oikos, 2000, 89(3): 428-439.

[4] Tilman D. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. Ecological Monographs, 1987, 57(3): 189-214.

[5] Guo Q F, Berry W L. Species richness and biomass: dissection of the hump-shaped relationships. Ecology, 1998, 79(7): 2555-2559.

[6] Huston M A, DeAngelis D L. Competition and coexistence: the effects of resource transport and supply rates. American Naturalist, 1994, 144(6): 954-977.

[7] Abrams P A. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: what does competition theory predict? Ecology, 1995, 76(7): 2019-2027.

[8] Naeem S, Thompson L J, Lawler S P, Lawton J H, Woodfin R M. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. Nature, 1994, 368(6473): 734-737.

[9] Loreau M, Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. Nature, 2001, 412(6842): 72-76.

[10] Bai Y F, Han X G, Wu J G, Chen Z Z, Li L H. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. Nature, 2004, 431(7005): 181-184.

[11] Huang Y Y, Chen Y X, Castro-Izaguirre N, Baruffol M, Brezzi M, Lang A, Li Y, Härdtle W, von Oheimb G, Yang X F, Liu X J, Pei K Q, Both S, Yang B, Eichenberg D, Assmann T, Bauhus J, Behrens T, Buscot F, Chen X Y, Chesters D, Ding B Y, Durka W, Erfmeier A, Fang J Y, Fischer M, Guo L D, Guo D L, Gutknecht J L M, He J S, He C L, Hector A, Hönig L, Hu R Y, Klein A M, Kühn P, Liang Y, Li S, Michalski S, Scherer-Lorenzen M, Schmidt K, Scholten T, Schuldt A, Shi X Z, Tan M Z, Tang Z Y, Trogisch S, Wang Z W, Welk E, Wirth C, Wubet T, Xiang W H, Yu M J, Yu X D, Zhang J Y, Zhang S R, Zhang N L, Zhou H Z, Zhu C D, Zhu L, Bruelheide H, Ma K P, Niklaus P A, Schmid B. Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment. Science, 2018, 362(6410): 80-83.

[12] Fraser L H, Pither J, Jentsch A, Sternberg M, Zobel M, Askarizadeh D, Bartha S, Beierkuhnlein C, Bennett J A, Bittel A, Boldgiv B, Boldrini I I, Bork E, Brown L, Cabido M, Cahill J, Carlyle C N, Campetella G, Chelli S, Cohen O, Csergo A M, Díaz S, Enrico L, Ensing D, Fidelis A, Fridley J D, Foster B, Garris H, Goheen J R, Henry H A L, Hohn M, Jouri M H, Klironomos J, Koorem K, Lawrence-Lodge R, Long R J, Manning P, Mitchell R, Moora M, Müller S C, Nabinger C, Naseri K, Overbeck G E, Palmer T M, Parsons S, Pesek M, Pillar V D, Pringle R M, Roccaforte K, Schmidt A, Shang Z H, Stahlmann R, Stotz G C, Sugiyama S I, Szentes S, Thompson D, Tungalag R, Undrakhbold S, van Rooyen M, Wellstein C, Wilson J B, Zupo T. Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. Science, 2015, 349(6245): 302-305.

[13] Michalet R, Touzard B. Biotic interactions, biodiversity, and community productivity. Positive Plant Interactions and Community Dynamics. Boca Raton, USA: CRC Press, 2010: 59-78.

[14] Grace J B, Adler P B, Borer E T, Seabloom E W. Causal networks clarify productivity-richness interrelations, bivariate plots do not. Functional Ecology, 2014, 28(4): 787-798.

[15] Van Der Heijden M G A, Bardgett R D, Van Straalen N M. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. Ecology Letters, 2008, 11(3): 296-310.

[16] Bever J D, Westover K M, Antonovics J. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. Journal of Ecology, 1997, 85(5): 561-573.

[17] Srivastava D S, Lawton J H. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities. American Naturalist, 1998, 152(4): 510-529.

[18] Storch D, Bohdalková E, Okie J. The more-individuals hypothesis revisited: the role of community abundance in species richness regulation and the productivity-diversity relationship. Ecology Letters, 2018, 21(6): 920-937.

[19] Chao C C, Yang J M, Jen W Y. Determining technology trends and forecasts of RFID by a historical review and bibliometric analysis from 1991 to 2005. Technovation, 2007, 27(5): 268-279.

[20] 宋巧枝, 方曙. 基于文献统计分析法的专利计量分析研究. 现代情报, 2008, 28(2): 125-126, 129.

[21] 秦晓楠, 卢小丽, 武春友. 国内生态安全研究知识图谱——基于 Citespace 的计量分析. 生态学报, 2014, 34(13): 3693-3703.

[22] Chen L, Swenson N G, Ji N N, Mi X C, Ren H B, Guo L D, Ma K P. Differential soil fungus accumulation and density dependence of trees in a subtropical forest. Science, 2019, 366(6461): 124-128.

[23] Liang J J, Crowther T W, Picard N, Wiser S, Zhou M, Alberti G, Schulze E D, David McGuire A, Bozzato F, Pretzsch H, de-Miguel S, Paquette A, Hérault B, Scherer-Lorenzen M, Barrett C B, Glick H B, Hengeveld G M, Nabuurs G J, Pfautsch S, Viana H, Vibrans A C, Ammer C, Schall P, Verbyla D, Tchebakova N, Fischer M, Watson J V, Chen H Y H, Lei X D, Schelhaas M J, Lu H C, Gianelle D, Parfenova E I, Salas C, Lee E, Lee B, Kim H S, Bruelheide H, Coomes D A, Piotto D, Sunderland T, Schmid B, Gourlet-Fleury S, Sonké B, Tavani R, Zhu J, Brandl S, Vayreda J, Kitahara F, Searle E B, Neldner V J, Ngugi M R, Baraloto C, Frizzera L, Bałazy R, Oleksyn J, Zawiła-Niedźwiecki T, Bouriaud O, Bussotti F, Finér L, Jaroszewicz B, Jucker T, Valladares F, Jagodzinski A M, Peri P L, Gonmadje C, Marthy W, O'Brien T, Martin E H, Marshall A R, Rovero F, Bitariho R, Niklaus P A, Alvarez-Loayza P, Chamuya N, Valencia R, Mortier F, Wortel V, Engone-Obiang N L, Ferreira L V, Odeke D E, Vasquez R M, Lewis S L, Reich P B. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. Science, 2016, 354(6309): aaf8957.

[24] 王凯, 王聪, 冯晓明, 伍星, 傅伯杰. 生物多样性与生态系统多功能性的关系研究进展. 生态学报, 2022, 42(1): 11-23.

[25] He N P, Li Y, Liu C C, Xu L, Li M X, Zhang J H, He J S, Tang Z Y, Han X G, Ye Q, Xiao C W, Yu Q, Liu S R, Sun W, Niu S L, Li S G, Sack L, Yu G R. Plant trait networks: improved resolution of the dimensionality of adaptation. Trends in Ecology & Evolution, 2020, 35(10): 908-918.

[26] 安源. 2000—2009 年图书馆信息服务领域研究现状分析——基于词频分析法和共词分析法. 情报科学, 2012, 30(6): 873-878, 892.

[27] 吕红, 马海群. 近 8 年我国信息构建论文的文献计量统计分析与评价. 情报科学, 2010, 28(10): 1526-1531.

[28] 邱均平, 周毅, 吕红. 近十年我国图书馆领域知识产权研究的计量分析与评价. 图书馆论坛, 2014, 34(1): 1-6.

[29] Trogisch S, Albert G, Du J Q, Wang Y F, Xue K, Bruelheide H. Promoting resilience of large international collaborative research programs in times of global crisis. Ecology and Evolution, 2020, 10(22): 12549-12554.

[30] 黄建辉, 白永飞, 韩兴国. 物种多样性与生态系统功能: 影响机制及有关假说. 生物多样性, 2001, 9(1): 1-7.

[31] 贺金生, 方精云, 马克平, 黄建辉. 生物多样性与生态系统生产力: 为什么野外观测和受控实验结果不一致? 植物生态学报, 2003, 27(6): 835-843.

[32] 张全国, 张大勇. 生物多样性与生态系统功能: 进展与争论. 生物多样性, 2002, 10(1): 49-60.

[33] Schnabel F, Liu X J, Kunz M, Barry K E, Bongers F J, Bruelheide H, Fichtner A, Härdtle W, Li S, Pfaff C T, Schmid B, Schwarz J A, Tang Z Y, Yang B, Bauhus J, von Oheimb G, Ma K P, Wirth C. Species richness stabilizes productivity via asynchrony and drought-tolerance diversity in a large-scale tree biodiversity experiment. Science Advances, 2021, 7(51): eabk1643.

[34] Ma K P, He J S, Bruelheide H, Klein A M, Liu X J, Schmid B. Biodiversity-ecosystem functioning research in Chinese subtropical forests. Journal of Plant Ecology, 2017, 10(1): 1-3.

[35] 李禄军, 曾德慧. 物种多样性与生态系统功能的关系研究进展. 生态学杂志, 2008, 27(11): 2010-2017.

[36] Naeem S, Håkansson K, Lawton J H, Crawley M J, Thompson L J, Hakansson K. Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species. Oikos, 1996, 76(2): 259.

[37] Tilman D, Wedin D, Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. Nature, 1996, 379(6567): 718-720.

[38] Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira M C, Diemer M, Dimitrakopoulos P G, Finn J A, Freitas H, Giller P S, Good J, Harris R,

Hogberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Korner C, Leadley P W, Loreau M, Minns A, Mulder C P, O'Donovan G, Otway S J, Pereira J S, Prinz A, Read D J, Scherer-Lorenzen M, Schulze E D, Siamantziouras A D, Spehn E M, Terry A C, Troumbis A Y, Woodward F I, Yachi S, Lawton J H. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. Science, 1999, 286(5442): 1123-1127.

[39] Adler P B, Seabloom E W, Borer E T, Hillebrand H, Hautier Y, Hector A, Stanley Harpole W, O'Halloran L R, Grace J B, Anderson T M, Bakker J D, Biederman L A, Brown C S, Buckley Y M, Calabrese L B, Chu C J, Cleland E E, Collins S L, Cottingham K L, Crawley M J, Damschen E I, Davies K F, DeCrappeo N M, Fay P A, Firn J, Frater P, Gasarch E I, Gruner D S, Hagenah N, Hille Ris Lambers J, Humphries H, Jin V L, Kay A D, Kirkman K P, Klein J A, Knops J M H, La Pierre K J, Lambrinos J G, Li W, MacDougall A S, McCulley R L, Melbourne B A, Mitchell C E, Moore J L, Morgan J W, Mortensen B, Orrock J L, Prober S M, Pyke D A, Risch A C, Schuetz M, Smith M D, Stevens C J, Sullivan L L, Wang G, Wragg P D, Wright J P, Yang L H. Productivity is a poor predictor of plant species richness. Science, 2011, 333(6050): 1750-1753.

[40] Soliveres S, van der Plas F, Manning P, Prati D, Gossner M M, Renner S C, Alt F, Arndt H, Baumgartner V, Binkenstein J, Birkhofer K, Blaser S, Blüthgen N, Boch S, Böhm S, Börschig C, Buscot F, Diekötter T, Heinze J, Hölzel N, Jung K, Klaus V H, Kleinebecker T, Klemmer S, Krauss J, Lange M, Morris E K, Müller J, Oelmann Y, Overmann J, Pašalić E, Rillig M C, Schaefer H M, Schloter M, Schmitt B, Schöning I, Schrumpf M, Sikorski J, Socher S A, Solly E F, Sonnemann I, Sorkau E, Steckel J, Steffan-Dewenter I, Stempfhuber B, Tschapka M, Türke M, Venter P C, Weiner C N, Weisser W W, Werner M, Westphal C, Wilcke W, Wolters V, Wubet T, Wurst S, Fischer M, Allan E. Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. Nature, 2016, 536(7617): 456-459.

[41] Louca S, Parfrey L W, Doebeli M. Decoupling function and taxonomy in the global ocean microbiome. Science, 2016, 353(6305): 1272-1277.

[42] Harpole W S, Sullivan L L, Lind E M, Firn J, Adler P B, Borer E T, Chase J, Fay P A, Hautier Y, Hillebrand H, MacDougall A S, Seabloom E W, Williams R, Bakker J D, Cadotte M W, Chaneton E J, Chu C J, Cleland E E, D'Antonio C, Davies K F, Gruner D S, Hagenah N, Kirkman K, Knops J M H, La Pierre K J, McCulley R L, Moore J L, Morgan J W, Prober S M, Risch A C, Schuetz M, Stevens C J, Wragg P D. Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity. Nature, 2016, 537(7618): 93-96.

[43] Grace J B, Anderson T M, Seabloom E W, Borer E T, Adler P B, Stanley Harpole W, Hautier Y, Hillebrand H, Lind E M, Pärtel M, Bakker J D, Buckley Y M, Crawley M J, Damschen E I, Davies K F, Fay P A, Firn J, Gruner D S, Hector A, Knops J M H, MacDougall A S, Melbourne B A, Morgan J W, Orrock J L, Prober S M, Smith M D. Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. Nature, 2016, 529(7586): 390-393.

[44] Wall D H, Nielsen U N, Six J. Soil biodiversity and human health. Nature, 2015, 528(7580): 69-76.

[45] Isbell F, Craven D, Connolly J, Loreau M, Schmid B, Beierkuhnlein C, Bezemer T M, Bonin C, Bruelheide H, de Luca E, Ebeling A, Griffin J N, Guo Q F, Hautier Y, Hector A, Jentsch A, Kreyling J, Lanta V, Manning P, Meyer S T, Mori A S, Naeem S, Niklaus P A, Polley H W, Reich P B, Roscher C, Seabloom E W, Smith M D, Thakur M P, Tilman D, Tracy B F, van der Putten W H, van Ruijven J, Weigelt A, Weisser W W, Wilsey B, Eisenhauer N. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. Nature, 2015, 526(7574): 574-577.

[46] Bardgett R D, van der Putten W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. Nature, 2014, 515(7528): 505-511.

[47] Handa I T, Aerts R, Berendse F, Berg M P, Bruder A, Butenschoen O, Chauvet E, Gessner M O, Jabiol J, Makkonen M, McKie B G, Malmqvist B, Peeters E T H M, Scheu S, Schmid B, van Ruijven J, Vos V C A, Hättenschwiler S. Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. Nature, 2014, 509(7499): 218-221.

[48] Adams A E, Besozzi E M, Shahrokhi G, Patten M A. A case for associational resistance: apparent support for the stress gradient hypothesis varies with study system. Ecology Letters, 2022, 25(1): 202-217.

[49] Wang Y F, Du J Q, Pang Z, Liu Y L, Xue K, Hautier Y, Zhang B, Tang L, Jiang L L, Ji B M, Xu X L, Zhang J, Hu R H, Zhou S T, Wang F, Che R X, Wang D, Zhou C T, Cui X Y, Eisenhauer N, Hao Y B. Unimodal productivity-biodiversity relationship along the gradient of multidimensional resources across Chinese grasslands. National Science Review, 2022: nwac165.

[51] Fei S L, Jo I, Guo Q F, Wardle D A, Fang J Y, Chen A P, Oswalt C M, Brockerhoff E G. Impacts of climate on the biodiversity-productivity relationship in natural forests. Nature Communications, 2018, 9: 5436.

[51] Clements C S, Hay M E. Biodiversity has a positive but saturating effect on imperiled coral reefs. Science Advances, 2021, 7(42): eabi8592.

[52] Maestre F T, Quero J L, Gotelli N J, Escudero A, Ochoa V, Delgado-Baquerizo M, García-Gómez M, Bowker M A, Soliveres S, Escolar C, García-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Gozalo B, Gallardo A, Aguilera L, Arredondo T, Blones J, Boeken B, Bran D, Conceição A A, Cabrera O, Chaieb M, Derak M, Eldridge D J, Espinosa C I, Florentino A, Gaitán J, Ghiloufi W, Gómez-González S, Gutiérrez J R, Hernández R M, Huang X W, Huber-Sannwald E, Jankju M, Miriti M, Monerris J, Mau R L, Morici E, Naseri K, Ospina A, Polo V, Prina A, Pucheta E, Ramírez-Collantes D A, Romão R, Tighe M, Torres-Díaz C, Val J, Veiga J P, Wang D L, Zaady E. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. Science, 2012, 335(6065): 214-218.

[53] Worm B, Barbier E B, Beaumont N, Duffy J E, Folke C, Halpern B S, Jackson J B C, Lotze H K, Micheli F, Palumbi S R, Sala E, Selkoe K A, Stachowicz J J, Watson R. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. Science, 2006, 314(5800): 787-790.

[54] Cardinale B J, Srivastava D S, Emmett Duffy J, Wright J P, Downing A L, Sankaran M, Jouseau C. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. Nature, 2006, 443(7114): 989-992.

[55] Paquette A, Messier C. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. Global Ecology and Biogeography, 2011, 20(1): 170-180.

[56] Oliver T H, Heard M S, Isaac N J B, Roy D B, Procter D, Eigenbrod F, Freckleton R, Hector A, David L Orme C, Petchey O L, Proença V, Raffaelli D, Suttle K B, Mace G M, Martín-López B, Woodcock B A, Bullock J M. Biodiversity and resilience of ecosystem functions. Trends in Ecology & Evolution, 2015, 30(11): 673-684.

[57] Hooper D U, Chapin III F S, Ewel J J, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton J H, Lodge D M, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad A J, Vandermeer J, Wardle D A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. Ecological Monographs, 2005, 75(1): 3-35.

[58] Hector A, Bagchi R. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. Nature, 2007, 448(7150): 188-190.

[59] Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Reich P B, Jeffries T C, Gaitan J J, Encinar D, Berdugo M, Campbell C D, Singh B K. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. Nature Communications, 2016, 7: 10541.

[60] Wagg C, Bender S F, Widmer F, van der Heijden M G A. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(14): 5266-5270.

[61] Tilman D, Isbell F, Cowles J M. Biodiversity and ecosystem functioning. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2014, 45: 471-493.

[62] Grime J P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. Journal of Ecology, 1998, 86(6): 902-910.

[63] Tilman D, Lehman C L, Thomson K T. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997, 94(5): 1857-1861.

[64] Narwani A, Matthews B, Fox J, Venail P. Using phylogenetics in community assembly and ecosystem functioning research. Functional Ecology, 2015, 29(5): 589-591.

[65] Huston M A. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. Oecologia, 1997, 110(4): 449-460.

[66] Grimm V, Wissel C. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. Oecologia, 1997, 109(3): 323-334.

[67] Tilman D, Reich P B, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. Science, 2001, 294(5543): 843-845.

[68] Lü X T, Hu Y Y, Wolf A A, Han X G. Species richness mediates within-species nutrient resorption: implications for the biodiversity-productivity relationship. Journal of Ecology, 2019, 107(5): 2346-2352.

[69] Roscher C, Thein S, Schmid B, Scherer-Lorenzen M. Complementary nitrogen use among potentially dominant species in a biodiversity experiment varies between two years. Journal of Ecology, 2008, 96(3): 477-488.

[70] Spehn E M, Hector A, Joshi J, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Bazeley-White E, Beierkuhnlein C, Caldeira M C, Diemer M, Dimitrakopoulos P G, Finn J A, Freitas H, Giller P S, Good J, Harris R, Högberg P, Huss-Danell K, Jumpponen A, Koricheva J, Leadley P W, Loreau M, Minns A, Mulder C H, O'Donovan G, Otway S J, Palmborg C, Pereira J S, Pfisterer A B, Prinz A, Read D J, -D Schulze E, -S D Siamantziouras A, Terry A C, Troumbis A Y, Woodward F I, Yachi S, Lawton J H. Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. Ecological Monographs, 2005, 75(1): 37-63.

[71] Lambers J H R, Tilman D, Knops J, Reich P B. Mechanisms responsible for the positive diversity-productivity relationship in Minnesota grasslands. Ecology Letters, 2004, 7(8): 661-668.

[72] Fargione J, Tilman D, Dybzinski R, Lambers J H R, Clark C, Knops J M H, Reich P B, Loreau M. From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity-productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. Proceedings Biological Sciences, 2007, 274(1611): 871-876.

[73] Choler P, Michalet R, Callaway R M. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. Ecology, 2001, 82(12): 3295-3308.

[74] Bruno J F, Stachowicz J J, Bertness M D. Inclusion of facilitation into ecological theory. Trends in Ecology & Evolution, 2003, 18(3): 119-125.

[75] Delgado-Baquerizo M, Reich P B, Trivedi C, Eldridge D J, Abades S, Alfaro F D, Bastida F, Berhe A A, Cutler N A, Gallardo A, García-Velázquez L, Hart S C, Hayes P E, He J Z, Hseu Z Y, Hu H W, Kirchmair M, Neuhauser S, Pérez C A, Reed S C, Santos F, Sullivan B W, Trivedi P, Wang J T, Weber-Grullon L, Williams M A, Singh B K. Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes.

Nature Ecology & Evolution, 2020, 4(2): 210-220.

[76] Wang G Z, Schultz P, Tipton A, Zhang J L, Zhang F S, Bever J D. Soil microbiome mediates positive plant diversity-productivity relationships in late successional grassland species. Ecology Letters, 2019, 22(8): 1221-1232.

[77] Crowther T W, van den Hoogen J, Wan J, Mayes M A, Keiser A D, Mo L, Averill C, Maynard D S. The global soil community and its influence on biogeochemistry. Science, 2019, 365(6455): eaav0550.

[78] Barry K E, Mommer L, van Ruijven J, Wirth C, Wright A J, Bai Y F, Connolly J, De Deyn G B, de Kroon H, Isbell F, Milcu A, Roscher C, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Weigelt A. The future of complementarity: disentangling causes from consequences. Trends in Ecology & Evolution, 2019, 34(2): 167-180.

[79] van Ruijven J, Ampt E, Francioli D, Mommer L. Do soil-borne fungal pathogens mediate plant diversity-productivity relationships? Evidence and future opportunities. Journal of Ecology, 2020, 108(5): 1810-1821.

[80] Wardle D A. Do experiments exploring plant diversity-ecosystem functioning relationships inform how biodiversity loss impacts natural ecosystems? Journal of Vegetation Science, 2016, 27(3): 646-653.

[81] Eisenhauer N, Barnes A D, Cesarz S, Craven D, Ferlian O, Gottschall F, Hines J, Sendek A, Siebert J, Thakur M P, Türke M. Biodiversity-ecosystem function experiments reveal the mechanisms underlying the consequences of biodiversity change in real world ecosystems. Journal of Vegetation Science, 2016, 27(5): 1061-1070.

[82] Wright A J, Wardle D A, Callaway R, Gaxiola A. The overlooked role of facilitation in biodiversity experiments. Trends in Ecology & Evolution, 2017, 32(5): 383-390.

[83] Jochum M, Fischer M, Isbell F, Roscher C, van der Plas F, Boch S, Boenisch G, Buchmann N, Catford J A, Cavender-Bares J, Ebeling A, Eisenhauer N, Gleixner G, Hölzel N, Kattge J, Klaus V H, Kleinebecker T, Lange M, Le Provost G, Meyer S T, Molina-Venegas R, Mommer L, Oelmann Y, Penone C, Prati D, Reich P B, Rindisbacher A, Schäfer D, Scheu S, Schmid B, Tilman D, Tscharntke T, Vogel A, Wagg C, Weigelt A, Weisser W W, Wilcke W, Manning P. The results of biodiversity – ecosystem functioning experiments are realistic. Nature Ecology & Evolution, 2020, 4(11): 1485-1494.

[84] Duffy J E, Godwin C M, Cardinale B J. Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity. Nature, 2017, 549(7671): 261-264.

[85] Kardol P, Fanin N, Wardle D A. Long-term effects of species loss on community properties across contrasting ecosystems. Nature, 2018, 557(7707): 710-713.

[86] Guerrero-Ramírez N R, Craven D, Reich P B, Ewel J J, Isbell F, Koricheva J, Parrotta J A, Auge H, Erickson H E, Forrester D I, Hector A, Joshi J, Montagnini F, Palmborg C, Piotto D, Potvin C, Roscher C, van Ruijven J, Tilman D, Wilsey B, Eisenhauer N. Diversity-dependent temporal divergence of ecosystem functioning in experimental ecosystems. Nature Ecology & Evolution, 2017, 1(11): 1639-1642.

[87] Reich P B, Tilman D, Isbell F, Mueller K, Hobbie S E, Flynn D F B, Eisenhauer N. Impacts of biodiversity loss escalate through time as redundancy fades. Science, 2012, 336(6081): 589-592.

[88] Luo S, De Deyn G B, Jiang B, Yu S X. Soil biota suppress positive plant diversity effects on productivity at high but not low soil fertility. Journal of Ecology, 2017, 105(6): 1766-1774.

[89] Kardol P, De Deyn G B, Laliberté E, Mariotte P, Hawkes C V. Biotic plant-soil feedbacks across temporal scales. Journal of Ecology, 2013, 101(2): 309-315.

[90] Mittelbach G G, Steiner C F, Scheiner S M, Gross K L, Reynolds H L, Waide R B, Willig M R, Dodson S I, Gough L. What is the observed relationship between species richness and productivity? Ecology, 2001, 82(9): 2381-2396.

[91] Du J Q, Wang Y F, Hao Y B, Eisenhauer N, Liu Y L, Zhang N, Xue K, Cui X Y, Xu X L, Bardgett R D, Wang S P. Climatic resources mediate the shape and strength of grassland productivity-richness relationships from local to regional scales. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2022, 330: 107888.

[92] Reich P B, Knops J, Tilman D, Craine J, Ellsworth D, Tjoelker M, Lee T L, Wedin D, Naeem S, Bahauddin D, Hendrey G, Jose S, Wrage K, Goth J, Bengston W. Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO_2 and nitrogen deposition. Nature, 2001, 410(6830): 809-810.

[93] Bertness M D, Callaway R. Positive interactions in communities. Trends in Ecology & Evolution, 1994, 9(5): 191-193.

[94] Maestre F T, Callaway R M, Valladares F, Lortie C J. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. Journal of Ecology, 2009, 97(2): 199-205.

[95] 张静, 王平, 杨明新, 谷强, 纪宝明. 植物-土壤反馈与草地群落演替:菌根真菌和土壤病原菌的调控作用. 生态学报, 2021, 41(24): 9878-9885.

[96] 王光州, 贾吉玉, 张俊伶. 植物-土壤反馈理论及其在自然和农田生态系统中的应用研究进展. 生态学报, 2021, 41(23): 9130-9143.