

# 生物多样性与生态系统服务关系研究进展

文志<sup>1,2</sup> 郑华<sup>1,2\*</sup> 欧阳志云<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院生态环境研究中心,城市与区域生态国家重点实验室,北京 100085; <sup>2</sup>中国科学院大学,北京 100049)

**摘要** 生物多样性与生态系统服务关系是当前生态学研究热点之一。2005年千年生态系统评估之后如何将两者关系应用到生态系统管理和政策制定中逐渐受到重视。然而,从理论上的两者关系认知到应用上的管理实践仍面临着严峻挑战。梳理已有研究成果有利于更好地指导管理实践。本文基于近年生物多样性与生态系统服务关系的主要研究成果,从生物多样性对生态系统单种服务、多种服务、生态系统服务权衡的影响以及环境变化如何影响这些关系等方面,总结了两者关系的主要研究进展,概述了两者关系在自然保护区管理、森林生态系统管理、退化生态系统恢复和农业生态系统改善等领域中的应用,分析了两者关系研究中依然存在的不足之处,强调未来需加强的研究方向主要包括:生物多样性不同组分相互作用和多营养级生物多样性相互关系对生态系统服务的影响、环境耦合变化对两者关系的复合效应以及生物多样性改善生态系统服务的实践途径。

**关键词** 全球变化; 生物多样性; 生态系统功能; 生态系统服务; 生态系统管理

**Research progress on the relationship between biodiversity and ecosystem services.** WEN Zhi<sup>1,2</sup>, ZHENG Hua<sup>1,2\*</sup>, OUYANG Zhi-yun<sup>1,2</sup> (<sup>1</sup>State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China; <sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China).

**Abstract:** The relationship between biodiversity and ecosystem services is one of the hot topics in ecological research. The ways that the relationship is applied to the development of ecosystem management and policy have gradually gained attention after the Millennium Ecosystem Services Assessment in 2005. However, applying theoretical understanding of the relationship into practical management still faces challenges. Examining recent progresses may help to guide practices and policies. We summarized recent progress in researches on the relationship between biodiversity and ecosystem services in terms of the impacts of biodiversity on single ecosystem service, ecosystem multifunctionality and trade-offs of ecosystem services, as well as how environmental changes affected these relationships. Moreover, we outlined the application of these relationships in nature reserve management, forest management, degraded ecosystem restoration, and agro-ecosystem improvement. We further analyzed the shortcomings in relationship studies and then emphasized that future research and practice trends are the interaction of different biodiversity components and multiple trophic levels on ecosystem services, the coupling effects of environmental changes on the relationships, and practical approaches to biodiversity for improving ecosystem services.

**Key words:** global change; biodiversity; ecosystem functions; ecosystem services; ecosystem management.

人类生活依赖于生物多样性和生态系统服务。生物多样性(biodiversity)是指地球上数以百计的动

物、植物、微生物及其与环境形成的生态复合体,以及与此相关的各种生态过程<sup>[1-2]</sup>。其既是生态系统的核心,也是生态系统服务产生的核心<sup>[3]</sup>。生态系统服务(ecosystem services)是人类从生态系统中获得的各种惠益<sup>[4-5]</sup>,既包括各类生态系统为人类所提供的食物、纤维、淡水、医药及其他工农业生产原

本文由国家自然科学基金项目(41871217)和国家重点研发计划项目(2016YFC0503401)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (41871217) and the National Key R&D Program of China (2016YFC0503401).

2019-08-26 Received, 2019-10-31 Accepted.

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhenghua@cees.ac.cn

料,也包括支撑与维持了地球的生命支持系统,如调节气候、维持大气化学的平衡与稳定、维持生命物质的生物地化循环与水文循环、养分循环、土壤形成与保持、生物防治和净化环境等<sup>[4,6-7]</sup>,并受生物多样性调控<sup>[1,8-9]</sup>。人类活动加剧引起的生物多样性丧失导致了生态系统服务严重退化<sup>[1,10]</sup>,生物多样性与生态系统服务关系已成为生态学研究的重点和热点问题<sup>[1,11]</sup>。

全球正努力地应对生物多样性丧失和生态系统服务退化问题。2012年,在联合国环境署主导下生物多样性和生态系统服务政府间科学政策平台(the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, IPBES)正式宣布成立,体现了2005年千年生态系统评估之后世界各国对于生态系统服务的再次高度关注,也是继应对联合国政府间气候变化专门委员会气候变化评估之后又一个政府间全球性环境评估计划<sup>[12]</sup>,同时也意味着实践中已逐渐重视如何将生物多样性与生态系统服务的相关知识应用到现实管理中<sup>[1,11]</sup>。近年来,在全球界的共同努力下,各地开展了大量两者关系的研究工作,在理论上取得了生物多样性的保护有利于生态系统服务维持<sup>[13]</sup>、物种多样性和功能多样性丧失均会显著影响生态系统服务<sup>[14-15]</sup>、单种生态系统服务研究会低估生物多样性丧失对生态系统服务影响程度<sup>[16]</sup>等诸多认知,但在实践中仍面临着诸多挑战,例如如何利用生物多样性认知指导森林恢复<sup>[11]</sup>和改善农业生态系统<sup>[17]</sup>等。本文从生物多样性和生态系统服务关系的内涵出发,阐述了两者的关系研究的主要进展和存在问题,以期进一步推动生物多样性与生态系统服务关系的研究和应用。

## 1 生物多样性与生态系统服务关系内涵

早期的生物多样性与生态系统服务关系研究集中于分析物种多样性作用<sup>[18]</sup>。近年来,随着对生物多样性认识的加深,功能多样性和系统发育多样性也被认为影响显著<sup>[13,15]</sup>。探讨生物多样性与生态系统服务关系,其实质是探讨生态系统中物种数量、物种质量、物种间亲缘关系、以及生物与环境相互作用等如何影响生态系统服务。

具体来说,物种多样性对生态系统服务的影响,是物种数量问题,包括物种种数、物种数量在群落空间中的分布格局,群落中优势物种与稀有物种的相互作用,以及与物种数量有关的生态系统结构属性和过程如何影响生态系统服务供给;功能多样性对

生态系统服务影响,是物种质量(用功能性状表征)问题<sup>[19]</sup>,包括群落中优势功能性状,物种功能性状的互补性,功能性状多样性,功能性状在群落空间的分布格局,以及与功能性状有关的生态系统结构属性和过程如何影响生态系统服务;系统发育多样性关注重点在物种之间的进化关系和进化上的独立性,进化关系的远近与群落中功能性状分化和物种形成关系密切<sup>[20]</sup>,因此,群落物种区系的组成、起源和演化也会影响生态系统服务。物种数量、物种质量连同环境构成生态系统多样性。需要注意的是,不同生物多样性组分对生态系统服务影响并不相互矛盾,而是互补性地从不同角度认识构成生态系统的结构如何影响生态系统服务供给。

## 2 生物多样性与生态系统服务关系

### 2.1 生物多样性与单种生态系统服务关系

很多研究只关注生物多样性对单种生态系统服务影响,尤其是生物多样性与生产力相互关系<sup>[14,21-22]</sup>。对于生物多样性-生产力关系目前仍有争论,既与生态系统生境有关,也与营养级类别有关。在消费者和分解者中,高生物多样性有利于提高生产力,例如森林中微生物多样性促进生产力增加<sup>[15]</sup>。但生产者中,控制试验和野外测定均表明两者关系没有定论,既可为正相关<sup>[22]</sup>、负相关<sup>[23]</sup>,也可为曲线相关<sup>[24]</sup>,这体现了生物多样性对生产力影响的复杂性。

近年研究的一个新特征是从单种生物多样性组分转变为考虑多组分,并关注到其他生态系统服务,例如固碳<sup>[21]</sup>、土壤肥力<sup>[13]</sup>和土壤保持<sup>[25]</sup>等。正如物种多样性一样,功能多样性和系统发育多样性会显著影响生态系统服务<sup>[13,20]</sup>,但生物多样性组分的相对重要性没有定论,例如南美地区热带森林中植物物种丰富度增加可提高碳储存<sup>[14]</sup>,阿根廷中部植物功能多样性是碳富集主要驱动力<sup>[26]</sup>,与中国热带森林研究结果类似<sup>[21]</sup>。相比森林,草原中系统发育多样性比功能多样性更好地解释了生产力变化<sup>[27]</sup>,但比物种多样性解释力度稍弱<sup>[28]</sup>。

### 2.2 生物多样性与多种生态系统服务关系

单种生态系统服务研究能在一定程度上解释生物多样性对生态系统服务的影响,但生态系统同时提供了多种生态系统服务,仅关注单种服务极可能会低估维持多种服务所需的物种数量<sup>[16]</sup>,同时也会低估生物多样性丧失对生态系统服务的影响程度<sup>[29]</sup>。因此,一些学者开展了多服务研究<sup>[16,29]</sup>,并

将多种服务整合,用生态系统多功能性(ecosystem multifunctionality,定义为生态系统同时维持多种生态系统功能和服务的能力<sup>[16]</sup>)表征多服务特征<sup>[29]</sup>,探索生物多样性与生态系统多功能性的关系。

多数研究认为,高生物多样性有利于维持生态系统多功能性,不管是物种多样性、功能多样性还是微生物多样性<sup>[10, 29-30]</sup>。其中,物种丰富度对生态系统多功能性影响比单种服务更大,但其作用很大程度上受物种均匀度调节<sup>[31]</sup>。功能多样性对生态系统多功能性的提供比物种丰富度更重要<sup>[32]</sup>,但也有研究发现两者作用相当<sup>[33]</sup>。此外,维持更多的生态系统服务需更多物种数量<sup>[29]</sup>,但此观点的成立基于一个假设,即生态系统中各物种对生态系统服务均具有不同程度的影响<sup>[16]</sup>,当群落中丰富的生物多样性导致了物种冗余,一定数量的物种即可维持生态系统多功能性<sup>[34]</sup>,由此推断,生物多样性与生态系统多功能性的关系并不总会随生态系统服务数量的增加而发生改变。

不同营养级中生物多样性对生态系统多功能性作用不同,例如,食草动物丰富度和植物丰富度对生态系统多功能性均影响显著,但前者影响效应大于后者<sup>[35]</sup>。任一营养级中物种多样性变化均会引起生态系统多功能性变化<sup>[10]</sup>,这既证明了单种服务研究会低估生物多样性丧失对生态系统服务影响程度,也证明了单营养级研究会低估生物多样性对生态系统服务的重要性。

### 2.3 生物多样性与生态系统服务权衡

生态系统服务间存在密切的相互关系,包括生态系统服务权衡、协同或兼容<sup>[36-37]</sup>。其中,权衡是指某些类型生态系统服务的供给受到其他类型生态系统服务消费增加而减少的情况<sup>[13]</sup>,协同是指两种及两种以上的生态系统服务的供给同时增加或减少的状况,兼容则指生态系统服务间不存在明显的作用关系<sup>[37]</sup>。生物多样性丧失会改变生态系统服务的权衡或协同关系<sup>[33]</sup>。

生物多样性是维持生态系统服务协同或权衡的基础,例如农业生态系统中,植物多样性的增加既可提高水文调节服务,又可提高碳固定<sup>[38]</sup>;阿根廷地区森林生态系统中,土壤肥力与文化服务为负相关关系,植物功能多样性在两者权衡中起关键调节作用<sup>[13]</sup>,这一结论得到其他研究佐证<sup>[33]</sup>。正因为如此,群落中生物多样性的变化会导致生态系统服务间相互关系的变化,例如植物群落中功能多样性的提升增加了土壤肥力与文化服务间的相关性强

度<sup>[13]</sup>,由此推断,高生物多样性可能更有利于生态系统服务间相互关系的维持。

对于生物多样性组分影响效应,草地生态系统中物种丰富度促进了生产力增加,进而提高生态系统稳定性,而系统发育多样性作用不明显<sup>[28]</sup>,支持了系统发育多样性在生态系统服务协同中并不优于物种多样性的观点。多个研究支持功能多样性起主导作用<sup>[13, 33, 39]</sup>,但由此推定何种生物多样性组分起主导作用为时尚早,因为缺乏物种多样性、功能多样性和系统发育多样性相对重要性的对比分析。此外,在特定生态系统中,生物多样性与生态系统服务权衡或协同的关系并不是固定不变的,其与环境因子关系密切,例如干旱强度会改变生物多样性对生态系统服务权衡或协同的影响程度<sup>[39]</sup>。总体而言,生物多样性与生态系统服务权衡和协同的研究多限于统计关系的数量分析。

### 2.4 生物多样性组分相互作用影响生态系统服务

从理论上讲,生物多样性组分间应存在密切联系。系统发育多样性表示群落中物种间亲缘关系<sup>[20]</sup>,亲缘关系从遗传角度已决定了物种类别和功能性状分化程度。因此,系统发育多样性对物种多样性和功能多样性可能起决定性作用。此外,强调物种数量特征的物种多样性与表征物种质量的功能多样性也应具显著相关性,因为优势物种功能性状在数量上也占优势<sup>[40]</sup>,群落中功能丰富度就会受优势物种数量影响。目前有研究发现,生物多样性组分间相互关系调控生态系统服务。

同一营养级中,植物物种多样性会修饰功能多样性与生态系统服务间的关系,例如在低物种丰富度中,功能多样性与生物量无显著相关性;但在高物种丰富度中,功能多样性与生物量呈显著正相关<sup>[20]</sup>。基于此,有研究用结构方程模型直接分析草地中物种丰富度与功能多样性相互关系对生态系统服务影响,发现植物丰富度提高增加了功能多样性,从而增强多种生态系统服务<sup>[41]</sup>,证实了物种多样性-功能多样性-生态系统服务的作用机制,与理论推断结果基本一致。但是,野外测定的系统发育多样性与功能多样性相关性极其微弱<sup>[20]</sup>,与理论推断结果相矛盾,更有研究直接证明,系统发育多样性并不能解释功能多样性对生态系统服务影响<sup>[28]</sup>,这表明系统发育多样性-功能多样性-生态系统服务的作用机制有待商榷。

在不同营养级中,营养级间物种因食物链而存在错综复杂关系,某一营养级生物多样性的变化极

有可能引起其他营养级响应(图 1)。考虑到各营养级至少会影响一种生态系统服务,营养级间生物多样性变化的相互关系将会对生态系统服务产生显著影响<sup>[10]</sup>,例如,加拿大魁北克地区的控制试验发现,植物功能多样性的增加提高了微生物多样性,进而促进了生态系统生产力提升<sup>[14]</sup>。中国浙江森林中分解者多样性限制了植物多样性和功能多样性对生态系统服务的调节<sup>[42]</sup>,再次证实了营养级相互关系对生态系统服务提供的重要性。从多营养级角度去探索生物多样性-生态系统服务关系的研究不多,但其能更全面揭示两者关系的内在机制。

### 3 环境变化对生物多样性-生态系统服务关系影响

#### 3.1 气候变化影响

气候变化是全球环境变化关键问题之一,面对气候变化,物种要么选择容忍或适应,要么选择迁移或灭亡<sup>[43]</sup>。物种响应形式又以生物多样性变化方式影响生态系统服务。气候变化-生物多样性-生态系统服务三者关系的直接研究已涉及到多数服务类型<sup>[44]</sup>,研究主要关注两方面问题。

一是探讨气候变化如何影响生物多样性以使生态系统服务变化。例如,气温升高导致地中海地区水母增加从而损害当地旅游业<sup>[43]</sup>;草地中功能多样性对生态系统服务作用受干旱强度影响,干旱胁迫加重使植物功能性状更趋向于资源保守型(例如,更高叶片干物质含量和更低叶片氮含量),从而降低生产力<sup>[39]</sup>。但气候变化引起的生物多样性变化并不总是对生态系统服务不利,也可产生正效应,例

如,CO<sub>2</sub>浓度升高改善了森林中植物繁殖力从而增加了物种丰富度,进而促进了生产力提高<sup>[45]</sup>。生物多样性对气候变化响应具有时间滞后性,例如因对气候变暖承受力较高,低海拔地区生物多样性对气温升高响应速度低于高海拔地区<sup>[46]</sup>,这可能会导致生态系统服务响应的滞后性。

二是探讨生物多样性如何调节气候变化对生态系统服务影响,认为高生物多样性或减缓气候变化对生态系统服务负面影响,或增强正面影响。例如,草地中只有 1~2 个物种的群落,其生产力在极端干旱条件下将会减少 50%,而有 16~32 个物种的群落其生产力只减少 25%,高物种多样性增强了生产力对极端气候的抵抗力<sup>[47]</sup>。基于标准方法获取全球 4556 项鱼类调查数据显示,海洋中鱼类物种丰富度和功能多样性促进鱼类产量,并可抵抗温度变化对鱼类产量的不利影响<sup>[48]</sup>。当气候变化对生态系统服务为促进效应时,生物多样性则加强该效应,例如,草地中提高物种多样性促进了 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高对生产力的促进作用<sup>[45]</sup>。

#### 3.2 土地利用变化影响

土地利用变化是全球环境变化的另一关键问题,尤其在近几个世纪,人类活动增加直接推动了地球表面土地覆盖发生根本性变化,以人类为主导的土地利用类型快速广泛增加,例如农耕地、种植园和城市用地<sup>[25]</sup>。此外,森林退化、土地集约化利用、土地破碎化及植被恢复等同样受到关注<sup>[11]</sup>。热带森林是生物多样性热点地区,热带森林转变或退化受到的关注远高于其他地区<sup>[25]</sup>。土地利用转变剧烈

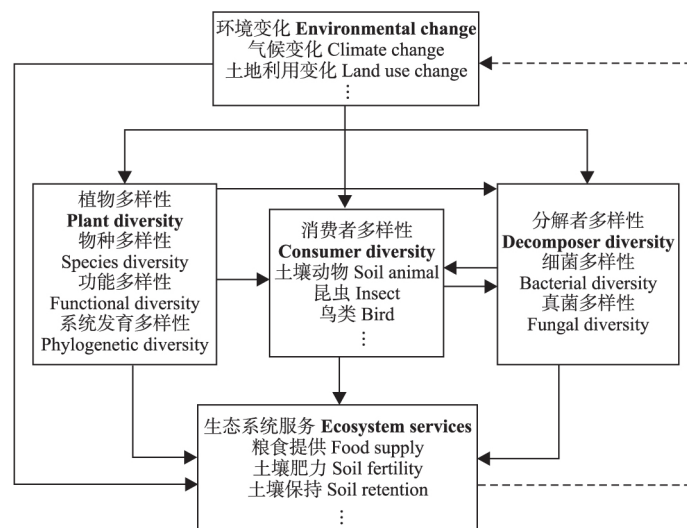


图 1 环境变化和生物多样性及其相互作用对生态系统服务影响框架

Fig.1 Framework for environmental change, biodiversity and their interactions on ecosystem services.

影响着生态系统中物种的种类和数量<sup>[33]</sup>、质量<sup>[13]</sup>、分布区域和生境质量<sup>[49]</sup>,已成为全球生物多样性丧失的主要驱动力<sup>[13]</sup>。

土地利用变化直接导致生态系统服务退化<sup>[13]</sup>,例如原始林转变为橡胶(*Hevea brasiliensis*)林后文化服务的降低,但生物多样性丧失是土地利用变化间接引起生态系统服务退化的主要原因之一,例如微生物多样性降低是热带森林转变为橡胶和油棕(*Elaeis guineensis*)林后土壤肥力下降的关键原因<sup>[50]</sup>。土地利用强度的增加通过改变生物多样性引起碳库、土壤肥力和土壤保持等多个服务退化<sup>[13, 39]</sup>。对于不同服务,土地利用变化间接通过不同生物多样性组分发挥影响效应,草地中土地利用强度导致的物种多样性改变主要影响支持和文化服务,而功能多样性改变主要影响供给服务<sup>[33]</sup>,物种多样性和功能多样性共同调控生态系统服务权衡<sup>[13, 33]</sup>。相对而言,土地使用中有利于提高生物多样性的措施可改善生态系统系统服务,例如套种益智(*Alpinia oxyphylla*)显著改善了橡胶林中土壤保持服务<sup>[17]</sup>。森林恢复中生物多样性的增加显著改善了生态系统生产力<sup>[11]</sup>、土壤肥力和碳库<sup>[13]</sup>等服务。

土地利用强度通过生物多样性协调多个生态系统服务。在低土地利用强度中,植物功能多样性作用使供给服务与文化服务间协同作用增强;但在高土地利用强度中,供给服务与调节服务间权衡作用增强<sup>[13]</sup>。若考虑多个营养级,生物多样性介导的土地利用变化-生态系统服务关系更复杂,有研究发现,热带森林转变为油棕林后,多个营养级生物多样性的降低使能量流减少 51%,而且不同营养级中功能多样性变化限制了物种多样性降低对能量流动的影响<sup>[51]</sup>。

#### 4 生物多样性与生态系统服务关系的应用

生物多样性对生态系统服务供给起着不可替代的作用<sup>[1, 13, 25]</sup>。面对人类干扰和环境变化对生态系统服务的持续影响,维持和改善海洋、森林、草地或农业等生态系统的生态系统服务已是一些地区不得不面对的现实问题<sup>[13]</sup>。基于生物多样性在实际生态系统管理中的可操作性,从理论上讲,以生物多样性角度制定改善和恢复生态系统服务的管理措施成为可能<sup>[1]</sup>,而生态系统管理措施的实施反过来又可改善生物多样性和生态系统服务(图 2),例如森林恢复同时增加了物种多样性和生态系统生产力<sup>[11, 22]</sup>。在实践中,一些研究已在积极探索和验证将生物多样性-生态系统服务关系的有关知识应用到自然保护区管理、森林生态系统管理、退化生态系统恢复和农业生态系统改善等政策制定和管理中的可行性。

##### 4.1 自然保护区管理

在自然保护区管理方面,Xu 等<sup>[52]</sup>在自然保护区空间布局研究方面取得重要进展,明确了我国生物多样性与生态系统服务这两大保护目标的关键区域,首次揭示了我国自然保护区对于二者的保护状况,提出了兼顾这两大保护目标的保护区网络优化思路,此研究从国家尺度系统分析了现有的保护区体系对于生物多样性与服务功能的保护效果,研究成果可为我国自然保护区的空间优化、国家公园体系总体布局提供科学依据,也可为其他国家保护地建设提供借鉴。

##### 4.2 森林保护和采伐

生物多样性不仅对森林生态系统服务的产生极其重要,而且影响生态系统服务的稳定性,高生物多

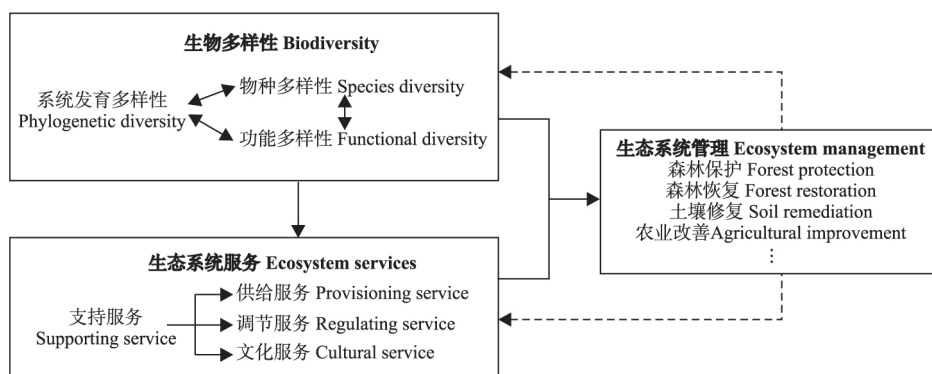


图 2 生物多样性、生态系统服务与生态系统管理相互影响关系

Fig.2 Interaction between biodiversity, ecosystem services and ecosystem management.

样性群落生态系统服务稳定性也越高<sup>[53]</sup>,在环境变化后恢复速度更快<sup>[54]</sup>,启发了森林管理者如何制定森林采伐策略。森林采伐期间要制定政策特别注意保留群落的关键生态结构,维持生境中生物多样性<sup>[55]</sup>;或者直接对林区进行功能分区,通过分区方法减少对林区生物多样性影响,协调生物多样性保护和木材长期供应<sup>[1]</sup>,为森林可持续采伐策略制定提供了新思路。

#### 4.3 退化生态系统恢复

退化生态系统的生态恢复是生态系统服务管理重点。在已退化土地上进行植被恢复被认为是改善地区性生态系统服务的有效措施<sup>[56]</sup>,但如何选择合适恢复物种,以及如何构建群落结构是恢复中的难点<sup>[57]</sup>。Ostertag 等<sup>[58]</sup>依据生态学中高功能多样性群落可抵御物种入侵和提高群落碳固定能力的成果,提出从本地物种库中,以物种质量(功能性状)为基础筛选合适物种,首先考虑对环境具有适应性功能性状的物种,再考虑与目标生态系统服务密切相关的功能性状,最后考虑功能性状互补性(降低竞争),以增强资源利用效率。其通过试验成功找到了适合夏威夷热带低地森林恢复的物种,并指导了当地热带低地森林恢复<sup>[58]</sup>。与此类似,Werden 等<sup>[57]</sup>基于植物功能多样性与生态系统服务关系原理,提出以物种质量为基础来恢复哥斯达黎加高度退化的干旱森林。因此,植物功能性状多样性与生态系统服务关系已有成果可应用于不同生态系统恢复工作中,有学者建议各地应建立基于功能性状多样性的本地物种数据库,以服务于生态恢复政策的制定<sup>[59]</sup>。

#### 4.4 农业生态系统改善

农业生产中由自然林退化而来的多种农业人工林以单一形式栽种,例如中国热带地区和东南亚广泛种植的橡胶林,生物多样性丧失严重,且导致多项生态系统服务退化<sup>[17]</sup>。Zheng 等<sup>[17]</sup>发现,在人工林中构建农林复合生态系统,相比简单的单一种植,因生物多样性的提高而改善了土壤保持、土壤肥力和碳固定等多种生态系统服务,既保障农户生计,又支撑自然生态系统的重要功能,为广大人工林地区协调生态系统产品供给与调节服务关系提供了一种新策略。

### 5 生物多样性与生态系统服务关系研究存在问题

#### 5.1 何种生物多样性组分起关键作用仍无定论

物种是功能性状集合<sup>[40]</sup>,物种功能性状既可响

应环境变化(例如,叶片面积因干旱而变小),又是直接利用资源的生物属性<sup>[19]</sup>,而资源利用效率被认为是生态系统服务的决定性因素<sup>[25]</sup>。因此,功能多样性重要性极可能大于物种多样性和系统发育多样性。多个研究已证实了不同生态系统中物种功能多样性对生态系统服务具有重要作用,包括草地<sup>[28]</sup>、森林<sup>[25]</sup>和海洋<sup>[60]</sup>等。但何种生物多样性组分起决定作用仍缺乏统一观点,加之已有证据证明物种多样性和系统发育多样性对生态系统服务作用明显<sup>[20,33]</sup>,甚至有研究发现,物种多样性或系统发育多样性作用高于功能多样性<sup>[61]</sup>,可能原因是未全面考虑与服务有关的功能性状,或未考虑群落中种间功能性状差异,导致功能多样性计算不精确。因此,极有必要更深入探讨功能多样性作用,对比不同生物多样性组分作用效应。

#### 5.2 生物多样性组分间相互作用对生态系统服务的影响认识有限

群落中具相近功能性状的物种表现出对资源的竞争关系,竞争往往导致物种数量变化,甚至是物种灭绝<sup>[1]</sup>,即群落中功能多样性可影响物种多样性。群落中物种的数量多少表现为竞争优势,优势物种可通过对资源利用有效性改变而改变功能性状空间分布格局<sup>[20]</sup>,即物种多样性影响功能多样性。由此可知,从长时间尺度考虑,群落中物种数量和物种质量相互影响,但这种交互作用对生态系统服务的影响仍不清楚。

#### 5.3 多营养级生物多样性相互关系对生态系统服务影响研究仍缺乏

从单一营养级层面考虑生物多样性-生态系统服务关系,既会低估生物多样性对生态系统服务的重要性,又会低估生物多样性丧失对生态系统服务的影响程度,因为植物、动物或微生物对生态系统服务均产生不同程度影响效应,而某一营养级物种的丧失因食物链关系而影响其他营养级,例如群落中某种植物的灭绝会引起以此植物为食物的昆虫或鸟类变化(图1),只关注植物种类变化则忽视了昆虫或鸟类对生态系统服务的影响<sup>[62]</sup>。因此,未来研究应从多营养级层面,既要考虑不同营养级中生物多样性不同组分,也要考虑多营养级生物多样性相互关系如何调控生态系统服务。

#### 5.4 环境耦合变化对生物多样性-生态系统服务关系影响认识不清晰

气候变化和土地利用变化是全球环境变化两大关键问题,其对生物多样性及生态系统服务影响广

受关注,但大多数研究只关注单一环境因子变化效应。事实上,气候变化和土地利用变化是同时发生的,土地利用变化伴随着气候变化,两种变化在时间和空间上密切相关,其中一种变化可能会促进或抑制另一种变化对生物多样性与生态系统服务关系的调节效应,例如土地利用变化改变叶片功能性状进而引起土壤肥力降低,但干旱能使叶片功能性状更倾向于资源保守型(例如,更高的叶片干物质含量和更低的叶片氮含量),进而抑制了土地利用变化对土壤肥力的不利影响<sup>[39]</sup>。

考虑到植物功能性状往往会对气候变化做出适应性改变<sup>[19]</sup>,气候变化有可能调节着土地利用变化引起的生物多样性-生态系统服务关系。相应地,土地利用变化也可能调节气候变化导致的生物多样性-生态系统服务关系,例如,CO<sub>2</sub>浓度升高促进了生物多样性对碳的固定<sup>[45]</sup>,但土地利用强度增加(例如,人工林中除草活动)又直接降低了生物多样性,进而降低固碳能力<sup>[13]</sup>。因此,未来需要更多地关注气候变化与土地利用变化对生物多样性-生态系统服务关系的耦合作用,以预测和应对全球环境变化对生态系统服务的影响。

### 5.5 生物多样性-生态系统服务关系的应用研究不足

尽管一些研究已关注到生物多样性-生态系统服务关系的相关知识在生态系统管理中的应用<sup>[57-58]</sup>,但对两者关系的研究仍然主要集中于理论层面上探索生物多样性对生态系统服务影响机制<sup>[25,46]</sup>,在实践层面上如何应用两者关系的研究相对较少<sup>[11,58]</sup>,尤其缺乏将相关认知实现的有效途径,例如,森林恢复中如何管控生物多样性以达到促进生态系统服务目的<sup>[11]</sup>。鉴于生物多样性在管理中的可行性,尤其是物种多样性和功能多样性可控性<sup>[11,17]</sup>,根据生物多样性与生态系统服务的相关认知去探索改善生态系统服务的实现途径、突破生物多样性-生态系统服务关系从理论到应用上的跨越亦是重要研究方向。

## 6 结 语

生物多样性丧失与生态系统服务退化已引起全球广泛关注,并直接影响到人类福祉,对两者关系的理解有助于生态系统管理以及人类可持续发展<sup>[4,8]</sup>。前人已对两者关系进行了大量研究,多数认为生物多样性的维持和改善有利于生态系统服务供给<sup>[15,25]</sup>,生物多样性丧失导致生态系统服务退

化<sup>[1,11,17]</sup>。但研究角度和方向变化明显,从仅关注生态系统中物种数量作用,深入到物种质量、物种间亲缘关系以及不同营养级间生物多样性变化如何影响生态系统服务,并开始探讨物种数量、质量和亲缘关系间交互作用效应;从研究单种生态系统服务变化转变为同时考虑多种生态系统服务和生态系统服务间协同与权衡,并探索土地利用变化和气候变化将如何改变生物多样性与生态系统服务关系;从理论研究上升到理论与实践应用的结合,逐渐重视如何将相关知识应用到管理中。尽管全球不同生态系统研究已取得了不少成果,但目前一些问题仍有待深入探讨,不同生物多样性组分之间相互作用和不同营养级关系相互影响如何导致生态系统服务变化,以及环境耦合变化如何改变两者关系仍不清晰。未来研究更应重视如何将生物多样性-生态系统服务关系的已有研究成果应用到生态系统管理实践和政策中,探索从认知到应用的实现途径,可持续地维持和改善人类赖以生存的生态系统服务。

### 参考文献

- [1] Mori AS, Lertzman KP, Gustafsson L. Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: A research agenda for applied forest ecology. *Journal of Applied Ecology*, 2017, **54**: 12-27
- [2] 邱波,王刚. 生产力与生物多样性关系研究进展. 生态科学, 2003, **22**(3): 265-270 [Qiu B, Wang G. Advance in the study of the relationship between productivity and biodiversity. *Ecological Science*, 2003, **22**(3): 265-270]
- [3] 范玉龙,胡楠,丁圣彦,等. 陆地生态系统服务与生物多样性研究进展. 生态学报, 2016, **36**(15): 4583-4593 [Fan Y-L, Hu N, Ding S-Y, et al. Progress in terrestrial ecosystem services and biodiversity. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(15): 4583-4593]
- [4] 傅伯杰,于丹丹. 生态系统服务权衡与集成方法. 资源科学, 2016, **38**(1): 1-9 [Fu B-J, Yu D-D. Trade-off analyses and synthetic integrated method of multiple ecosystem services. *Resources Science*, 2016, **38**(1): 1-9]
- [5] 刘绿怡,刘慧敏,任嘉衍,等. 生态系统服务形成机制研究进展. 应用生态学报, 2017, **28**(8): 2731-2738 [Liu L-Y, Liu H-M, Ren J-Y, et al. Research progress on the mechanism of ecosystem services generation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(8): 2731-2738]
- [6] 谢高地,肖玉,鲁春霞. 生态系统服务研究: 进展、局限和基本范式. 植物生态学报, 2006, **30**(2): 191-199 [Xie G-D, Xiao Y, Lu C-X. Study on ecosystem services: Progress, limitation and basic paradigm. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2006, **30**(2): 191-199]
- [7] 郑华,欧阳志云,赵同谦,等. 人类活动对生态系统服务功能的影响. 自然资源学报, 2003, **18**(1): 118-126 [Zheng H, Ouyang Z-Y, Zhao T-Q, et al. The impact of human activities on ecosystem services.

- Journal of Natural Resources*, 2003, **18**(1): 118–126]
- [8] 欧阳志云, 郑华. 生态系统服务的生态学机制研究进展. *生态学报*, 2009, **29**(11): 6183–6188 [Ouyang Z-Y, Zheng H. Ecological mechanisms of ecosystem services. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, **29**(11): 6183–6188]
- [9] 吕一河, 张立伟, 王江磊. 生态系统及其服务保护评估: 指标与方法. *应用生态学报*, 2013, **24**(5): 1237–1243 [Lyu Y-H, Zhang L-W, Wang J-L. Assessment of ecosystem and its services conservation: Indicators and methods. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, **24**(5): 1237–1243]
- [10] Soliveres S, van der Plas F, Manning P, et al. Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature*, 2016, **536**: 456–459
- [11] Mori AS. Biodiversity and ecosystem services in forests: Management and restoration founded on ecological theory. *Journal of Applied Ecology*, 2017, **54**: 7–11
- [12] 傅伯杰, 于丹丹, 吕楠. 中国生物多样性与生态系统服务评估指标体系. *生态学报*, 2017, **37**(2): 341–348 [Fu B-J, Yu D-D, Lyu N. An indicator system for biodiversity and ecosystem services evaluation in China. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(2): 341–348]
- [13] Chillo V, Vázquez DP, Amoroso MM, et al. Land-use intensity indirectly affects ecosystem services mainly through plant functional identity in a temperate forest. *Functional Ecology*, 2018, **32**: 1390–1399
- [14] Laforest-Lapointe I, Paquette A, Messier C, et al. Leaf bacterial diversity mediates plant diversity and ecosystem function relationships. *Nature*, 2017, **546**: 145–147
- [15] 车盈, 金光泽. 物种多样性和系统发育多样性对阔叶红松林生产力的影响. *应用生态学报*, 2019, **30**(7): 2241–2248 [Che Y, Jin G-Z. Effects of species diversity and phylogenetic diversity on productivity of a mixed broadleaved-Korean pine forest. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(7): 2241–2248]
- [16] Hector A, Bagchi R. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, 2007, **448**: 188–190
- [17] Zheng H, Wang L, Peng W, et al. Realizing the values of natural capital for inclusive, sustainable development: Informing China's new ecological development strategy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, **116**: 8623–8628
- [18] 张全国, 张大勇. 生物多样性与生态系统功能: 最新的进展与动向. *生物多样性*, 2003, **11**(5): 351–363 [Zhang Q-G, Zhang D-Y. Biodiversity and ecosystem functioning: Recent advances and trends. *Biodiversity Science*, 2003, **11**(5): 351–363]
- [19] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2015, **45**(4): 325–339 [Liu X-J, Ma K-P. Plant functional traits: Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica Vitae*, 2015, **45**(4): 325–339]
- [20] Steudel B, Hallmann C, Lorenz M, et al. Contrasting biodiversity-ecosystem functioning relationships in phylogenetic and functional diversity. *New Phytologist*, 2016, **212**: 409–420
- [21] Shen Y, Yu S, Lian J, et al. Tree aboveground carbon storage correlates with environmental gradients and functional diversity in a tropical forest. *Scientific Reports*, 2016, **6**: 25304
- [22] Huang Y, Chen Y, Castro-Izaguirre N, et al. Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment. *Science*, 2018, **362**: 80–83
- [23] Kessler M, Salazar L, Homeier J, et al. Species richness-productivity relationships of tropical terrestrial ferns at regional and local scales. *Journal of Ecology*, 2014, **102**: 1623–1633
- [24] Cusens J, Wright SD, McBride PD, et al. What is the form of the productivity-animal-species-richness relationship? A critical review and meta-analysis. *Ecology*, 2012, **93**: 2241–2252
- [25] Wen Z, Zheng H, Smith JR, et al. Functional diversity overrides community-weighted mean traits in linking land-use intensity to hydrological ecosystem services. *Science of the Total Environment*, 2019, **682**: 583–590
- [26] Conti G, Díaz S. Plant functional diversity and carbon storage: An empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 2013, **101**: 18–28
- [27] Cadotte MW, Cavender-Bares J, Tilman D, et al. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS One*, 2009, **4**(5): e5695
- [28] Venail P, Gross K, Oakley TH, et al. Species richness, but not phylogenetic diversity, influences community biomass production and temporal stability in a re-examination of 16 grassland biodiversity studies. *Functional Ecology*, 2015, **29**: 615–626
- [29] Wagg C, Bender SF, Widmer F, et al. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, **111**: 5266–5270
- [30] Valencia E, Maestre FT, Le Bagousse-Pinguet Y, et al. Functional diversity enhances the resistance of ecosystem multifunctionality to aridity in Mediterranean drylands. *New Phytologist*, 2015, **206**: 660–671
- [31] Maestre FT, Castillo-Monroy AP, Bowker MA, et al. Species richness effects on ecosystem multifunctionality depend on evenness, composition and spatial pattern. *Journal of Ecology*, 2012, **100**: 317–330
- [32] Mouillot D, Villegger S, Scherer-Lorenzen M, et al. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS One*, 2011, **6**(3): e17476
- [33] Allan E, Manning P, Alt F, et al. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Ecology Letters*, 2015, **18**: 834–843
- [34] Gamfeldt L, Roger F. Revisiting the biodiversity-ecosystem multifunctionality relationship. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, **1**: 168
- [35] Lefcheck JS, Byrnes JE, Isbell F, et al. Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature Communications*, 2015, **6**: 6936
- [36] 李双成, 张才玉, 刘金龙, 等. 生态系统服务权衡与协同研究进展及地理学研究议题. *地理研究*, 2013, **32**(8): 1379–1390 [Li S-C, Zhang C-Y, Liu J-L, et al. The tradeoffs and synergies of ecosystem services: Research progress, development trend, and themes of geography. *Geographical Research*, 2013, **32**(8): 1379–1390]
- [37] 彭建, 胡晓旭, 赵明月, 等. 生态系统服务权衡研究进展: 从认知到决策. *地理学报*, 2017, **72**(6): 960–973 [Peng J, Hu X-X, Zhao M-Y, et al. Research progress on ecosystem service trade-offs: From cognition to decision-making. *Acta Geographica Sinica*, 2017, **72**(6): 960–973]
- [38] Smukler SM, Sánchez-Moreno S, Fonte SJ, et al. Biodi-



- versity and multiple ecosystem functions in an organic farmscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2010, **139**: 80–97
- [39] Lamarque P, Lavorel S, Mouchet M, et al. Plant trait-based models identify direct and indirect effects of climate change on bundles of grassland ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, **111**: 13751–13756
- [40] Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 2011, **48**: 1079–1087
- [41] Eisenhauer N, Hines J, Isbell F, et al. Plant diversity maintains multiple soil functions in future environments. *eLife*, 2018, **7**: e41228
- [42] Schuldt A, Assmann T, Brezzi M, et al. Biodiversity across trophic levels drives multifunctionality in highly diverse forests. *Nature Communications*, 2018, **9**: 2989
- [43] Pecl GT, Araújo MB, Bell JD, et al. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science*, 2017, **355**: 1–9
- [44] Kreyling J, Dengler J, Walter J, et al. Species richness effects on grassland recovery from drought depend on community productivity in a multisite experiment. *Ecology Letters*, 2017, **20**: 1405–1413
- [45] Hisano M, Searle EB, Chen HYH. Biodiversity as a solution to mitigate climate change impacts on the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, 2018, **93**: 439–456
- [46] Ammer C. Diversity and forest productivity in a changing climate. *New Phytologist*, 2019, **221**: 50–66
- [47] Pires APF, Srivastava DS, Marino NAC, et al. Interactive effects of climate change and biodiversity loss on ecosystem functioning. *Ecology*, 2018, **99**: 1203–1213
- [48] Duffy JE, Lefcheck JS, Stuart-Smith RD, et al. Biodiversity enhances reef fish biomass and resistance to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, **113**: 6230–6235
- [49] Zheng H, Chen F, Ouyang Z, et al. Impacts of reforestation approaches on runoff control in the hilly red soil region of Southern China. *Journal of Hydrology*, 2008, **356**: 174–184
- [50] Guillaume T, Maranguit D, Murtlaksono K, et al. Sensitivity and resistance of soil fertility indicators to land-use changes: New concept and examples from conversion of Indonesian rainforest to plantations. *Ecological Indicators*, 2016, **67**: 49–57
- [51] Barnes AD, Jochum M, Mumme S, et al. Consequences of tropical land use for multitrophic biodiversity and ecosystem functioning. *Nature Communications*, 2014, **5**: 5351
- [52] Xu WH, Xiao Y, Zhang JJ, et al. Strengthening protected areas for biodiversity and ecosystem services in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, **114**: 1601–1606
- [53] Isbell F, Craven D, Connolly J, et al. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 2015, **526**: 574–577
- [54] Gherardi LA, Sala OE. Enhanced interannual precipitation variability increases plant functional diversity that in turn ameliorates negative impact on productivity. *Ecology Letters*, 2015, **18**: 1293–1300
- [55] Lindenmayer DB, Franklin JF, Löhmus A, et al. A major shift to the retention approach for forestry can help resolve some global forest sustainability issues. *Conservation Letters*, 2012, **5**: 421–431
- [56] Piqueray J, Ferroni L, Delescaillie L, et al. Response of plant functional traits during the restoration of calcareous grasslands from forest stands. *Ecological Indicators*, 2015, **48**: 408–416
- [57] Werden LK, Alvarado JP, Zarges S, et al. Using soil amendments and plant functional traits to select native tropical dry forest species for the restoration of degraded Vertisols. *Journal of Applied Ecology*, 2018, **55**: 1019–1028
- [58] Ostertag R, Warman L, Cordell S, et al. Using plant functional traits to restore Hawaiian rainforest. *Journal of Applied Ecology*, 2015, **52**: 805–809
- [59] Laughlin DC. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology Letters*, 2014, **17**: 771–784
- [60] Jänes H, Kotta J, Pärmoja M, et al. Functional traits of marine macrophytes predict primary production. *Functional Ecology*, 2017, **31**: 975–986
- [61] Pérez-Ramos IM, Matías L, Gómez-Aparicio L, et al. Functional traits and phenotypic plasticity modulate species coexistence across contrasting climatic conditions. *Nature Communications*, 2019, **10**: 539619
- [62] Barnes AD, Allen K, Kreft H, et al. Direct and cascading impacts of tropical land-use change on multi-trophic biodiversity. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, **1**: 1511–1519

作者简介 文志,男,1987年生,博士研究生。主要从事生物多样性与生态系统服务关系及森林生态水文过程研究。E-mail: wz166@126.com

责任编辑 孙菊

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



文志,郑华,欧阳志云. 生物多样性与生态系统服务关系研究进展. 应用生态学报, 2020, **31**(1): 340–348

Wen Z, Zheng H, Ouyang Z-Y. Research progress on the relationship between biodiversity and ecosystem services. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, **31**(1): 340–348