

· 双清论坛“新时期草学的重大基础科学问题” ·

草地生物多样性与稳定性及对草地保护与修复的启示^{*}

刘玲莉^{1, 2, 3**} 井新⁴ 任海燕⁵ 黄俊胜^{1, 2} 贺金生^{4, 6} 方精云⁶

1. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093
2. 国家植物园, 北京 100093
3. 中国科学院大学, 北京 100049
4. 兰州大学草地农业科技学院草种创新与草地农业生态系统全国重点实验室, 兰州 730020
5. 内蒙古农业大学草原与资源环境学院草地资源教育部重点实验室, 呼和浩特 010011
6. 北京大学城市与环境学院, 北京 100871

[摘要] 草地为人类社会提供了生物多样性保护、水土保持、气候调节、畜牧生产等重要的生态系统服务。在全球变化背景下, 草地退化导致了生物多样性丧失, 生态系统多功能性下降、稳定性减弱等一系列问题。解析草地生物多样性与稳定性的维持机制, 对草地保护与功能提升至关重要。本文系统梳理了草地生物多样性与生产力关系、多营养级生物多样性、生态系统多功能性、生态系统地上—地下互作及生态系统稳定性对全球变化响应等方面的研究进展与发展趋势。结合学术前沿、“生态安全”“双碳”等重大国家需求, 本文建议未来应加强新技术新方法在生物多样性跨尺度监测中的应用, 深化生物多样性与气候变化研究的融合, 研发退化草地的近自然恢复技术, 提升草地生物多样性和稳定性, 从而为草地生态系统的科学管理和可持续发展提供科技支撑。

[关键词] 全球变化; 草地生态系统; 生物多样性; 稳定性; 天然草地保护; 退化草地恢复

草地作为最重要的陆地生态系统之一, 为人类提供了丰富的资源和生态服务功能^[1, 2]。尽管草地生态系统经历了漫长的进化历程, 适应了极端气候、盐碱化、放牧等环境干扰, 但受气候变化(如气候变暖、极端干旱)和人类活动(如过度放牧、农业开垦)等因素的影响, 草地生物的多样性、物种组成和功能都面临着严重的威胁^[3]。多样性下降还可能进一步削弱全球变化下草地生态系统功能的稳定性^[4]。

为了应对这一挑战, 全球学者在过去数十年间开展了大量草地生态系统对全球变化响应的研究。在草地植物多样性、生产力及对全球变化的响应等方面取得了突出进展^[5, 6]。同时, 对于草地生态系统多营养级生物多样性、生态系统地上—地下互作(如植物与微生物互作)、全球变化驱动因子对草地生



刘玲莉 中国科学院植物研究所研究员, 国家杰出青年科学基金获得者。现任 *Fundamental Research*、*Ecology Letters*、*Global Change Biology* 等刊物编委, 《植物生态学报》常务副主编。主要从事生态系统生态学研究, 系统解析了有机质分解的生物和非生物机制、地上—地下互作对生态系统结构和功能的影响、生理生态过程对大气污染的响应。在 *Nature Ecology & Evolution*、*Science Advances*、*Ecology Letters* 等刊物发表第一或通讯作者论文 50 余篇。

物多样性与生态系统功能和稳定性之间的关系, 我们也获得了新的认识^[7-11]。本文梳理了草地生物多样性、生态系统稳定性及对全球变化响应的前沿进展, 探讨相关研究如何指导我们更好地进行草地保护与修复, 从而提高草地生态系统功能和稳定性。

收稿日期: 2023-05-10; 修回日期: 2022-08-01

^{*} 本文根据第 313 期“双清论坛”讨论的内容整理。

^{**} 通信作者, Email: lingli.liu@ibcas.ac.cn

1 草地生物多样性、生态系统功能研究进展

生物多样性对植被生产力的影响是生态学研究的核心科学问题。草地是生物多样性与生态系统功能(Biodiversity and Ecosystem Functioning, BEF)研究的模式系统,全球科学家经过近百年的探索,对草地多样性—生产力关系相关机制的认识不断深化。近十多年来,研究重心从单纯关注植物物种多样性的范畴拓展到更广泛的多营养级生物多样性和多维度生物多样性,将单一功能的研究延伸至生态系统的多功能性(即生态系统同时提供多重功能的能力)。同时,随着微生物研究手段的提升,以植物—微生物互作为基础的生态系统的地上—地下互作机制也取得了系列进展(图 1)。这些研究极大地推动了我们对草地生物多样性维持机制及对全球变化响应的理解。

1.1 草地生物多样性与生产力关系

在草地生态系统进行的多个 BEF 研究表明,多样性高的生态系统不仅具有较高的生产力,而且随着时间推移,生物多样性对生产力的促进作用会增强^[4, 5, 12]。这种促进作用是由选择效应(Selection Effect)和互补效应(Complementarity Effect)分别或共同作用的结果:选择效应是指生物多样性高的群落更可能出现高产物种,并且这些物种更容易在群落中占据优势地位;而互补效应认为不同物种间的功能互补能够提高群落对水分、养分和光照等资源的利用效率^[13]。因此,功能群多样性高的群落,由于功能性状的互补效应,群落的生产力通常也较高^[14]。例如,当豆科植物存在时,多样性对生产力

的促进作用通常更为显著,这可能是豆科固氮补充了高多样性群落的养分供应^[15, 16]。

目前,多样性如何影响植被生产力和群落稳定性的研究多基于对植物地上过程的观测。然而,在水分限制的草地生态系统中,根系对于维持气候变化下群落生产力和稳定性扮演了至关重要的角色。高多样性群落中,不同物种间的根系功能性状(例如根系深度、比根长)和根系物候的差异,促进了地下功能的互补,使得不同物种在利用不同季节降水和不同土层水分的策略上产生分化,从而可能提高群落的水分获取能力^[17, 18]。此外,一些物种在水分利用上存在的种间互利作用(Facilitation)也能够降低干旱对群落的胁迫。例如深根系的杂类草可以通过水力提升作用,将深层土壤水传输到表层土壤,改善浅根系的禾草的水分供应^[19, 20]。但过去的研究并未直接验证不同物种根系性状、根系分布等差异是否驱动了植物物种多样性和生产力之间的正相关关系^[21]。这是由于草地土壤中根系物种鉴定很困难,这些研究大多只能在群落水平分析根系的影响。然而,群落水平的指标会掩盖植物物种间的资源分配,以及植物与其邻居间根系的交互作用对混合群落生产力的影响。因此,根系过程成为研究种间相互作用的一个重要瓶颈,亟需整合新技术、新方法,提升对根系过程在对草地生物多样性与生产力关系中所扮演角色的认识。

1.2 多营养级生物多样性、多维度生物多样性与生态系统多功能性

草地生态系统的多功能性是指其同时提供多重生态系统功能的能力^[22-24]。早期的研究认为,草地植物多样性是多功能性的主要驱动因素^[25, 26]。然而,近期的研究表明,不同营养级水平的生物多样性同样驱动了多功能性^[9, 27-30]。为了研究整个生态系统的生物多样性,Allan 等^[31]提出了一种新的量化生物多样性的方法,即多元生物多样性(Multidiversity),分析了土地利用强度对包括植物、动物、真菌和细菌等不同营养级草地生物多样性的影响,发现土地利用强度的年际变化提升了多元生物多样性的水平。之后,研究者利用多元生物多样性量化方法,研究了多营养级生物多样性对草地生态系统多功能性的影响以及全球变化与人类活动如何调节两者之间的关系。例如, Scherzinger 等^[32]利用气候变化和土地利用类型控制实验,发现土地利用强度、气候变化和多营养级生物多样性的丧失降低了生态系统多功能性; Wang 等^[33]发现多样化家

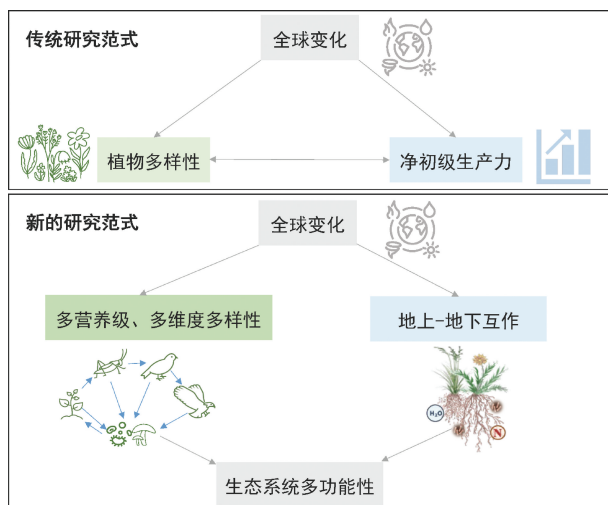


图 1 全球变化下的草地生物多样性与生态系统功能研究范式的转变

畜牧管理能够提高东北草甸草原地上植物和昆虫、土壤微生物和线虫等多营养级生物多样性,进而促进生态系统的多功能性;Hu等^[34]发现地上植物、土壤微生物与生态系统多功能性之间的关系取决于干旱环境。例如,在干旱程度较低的地区,植物多种丰富度与土壤多功能性之间存在较强的正相关关系,而在干旱程度较高的地区,土壤微生物多样性,尤其是真菌,与土壤多样性之间存在较强的正相关关系^[34]。可以看出,对草地生态系统多功能性的研究已经从以植物多样性为中心,扩展到研究不同营养级生物多样性对多功能性的影响,相关进展深化了我们对草地生态系统多功能性的认识。

除了多营养级生物多样性外,多维度生物多样性(分类多样性、功能多样性和谱系多样性)也是近年来草地生物多样性研究的前沿热点领域^[24]。传统研究多关注植物功能多样性,新近的研究更加强调土壤生物多样性和功能多样性。例如,对土壤微生物、线虫、蚯蚓和节肢动物等生物类群的功能性状整合有助于加深对全球变化和生物地球化学循环的认识,而识别对全球变化的响应性状和影响生态系统功能的效应性状是提升对生物地球化学循环变化趋势预测能力的关键^[35]。在这些功能性状研究中,近年土壤微生物功能性状和功能多样性备受关注。这是因为微生物功能性状能够反映微生物多样性及其功能对环境变化的快速响应,尤其是与土壤碳、氮和磷循环相关的功能性状对全球变化的响应是当前的热点。例如,Piton等^[36, 37]提出了利用土壤微生物生物量以及碳、氮和磷循环相关的土壤酶活性来表征微生物群落加权平均功能性状的研究框架,借助全球变化控制实验,研究了土壤微生物及其功能对降水格局改变的响应。此外,有研究利用微生物碳、氮、磷和硫循环相关的功能基因来表征土壤微生物的功能性状,发现微生物的功能多样性对于维持土壤功能的稳定性至关重要^[38-40]。越来越多的研究指出,土壤微生物功能性状与全球变化息息相关,且其在一定程度上较分类多样性能更好的反映土壤碳和养分循环等关键生态过程^[38, 41],这为预测草地生态系统及其多功能性对全球变化的响应带来了希望。

草地多营养级和多维度生物多样性的研究为我们理解全球变化对草地生物多样性的影响以及生物多样性与生态系统多功能性之间的关系提供了新的视角和研究思路。然而,目前草地多营养级和多维度生物多样性研究主要集中在分类多样性水平,对

于功能多样性,特别是微生物功能性状的划分和量化,目前还没有统一的标准^[42]。此外,土壤微生物、土壤动物谱系进化树的补充、完善和构建也是多营养级和多维度生物多样性领域未来的研究方向。因此,如何结合新兴的分子生物学技术,例如基因组学、蛋白质组学和代谢组学等,将多营养级生物分类多样性、功能和谱系多样性研究相结合,以解析多营养级、多维度生物多样性对全球变化的响应和适应机制,仍然是目前一个重要的挑战^[43-46]。

1.3 草地生态系统地上一地下互作

生态系统地上和地下过程相互作用,共同维持着生态系统的各项功能^[10, 47]。其中植物—微生物互作是地上一地下关联研究的重点。大量研究表明植物—微生物互作对 BEF 关系的影响可能与植物种间互作的影响同样重要^[48-50]。植物多样性的提高通常促进土壤微生物的生物量、多样性及活性^[51-53]。这可能是由于高多样性植物群落的凋落物和分泌物的产量较高,能维持较高的微生物生物量;同时,植物多样性增加了土壤微环境的异质性,提高了凋落物化学组成的多样性,为不同的微生物提供了适宜的生存条件^[51, 54, 55]。土壤微生物在驱动养分循环的同时,也可以通过病原菌侵染、菌根共生等过程,反馈作用于植物的种间关系和群落生产力^[50]。例如,在高多样性的群落中,共生微生物(如丛枝菌根真菌)的多样性和生物量也会增加,从而提高了植物根系对土壤养分和水分获取的能力,增强了共存物种的互补效应^[16, 53]。

尽管开展了大量的地上一地下互作研究,我们对生态系统地上、地下生物多样性对全球变化的响应是否一致的理解尚未达成一致的共识。一方面,有研究发现植物的分类、功能和谱系多样性能够预测土壤微生物多样性^[56]。因此,草地生态系统地上多样性与地下生物多样性对全球变化可能有一致的响应^[57, 58],但这种响应既可能是全球变化的直接作用,也可能是间接作用^[59]。另一方面,也有研究发现植物多样性仅能预测土壤微生物物种的变化,不能预测不同微生物物种丰富度的变化^[52],这可能导致植物多样性与土壤微生物多样性对全球变化的响应的不一致。如何综合运用高通量测序、生物信息学、同位素示踪等手段,研究植物多样性与微生物多样性如何相互影响,共同调控生态系统生产力、碳储量等关键生态功能,对于深入理解生态系统对气候变化的响应与适应至关重要。

2 草地生态系统稳定性

自 20 世纪 50 年代稳定性的概念被提出后,生态系统稳定性一直是生态学研究的核心问题。生态系统稳定性的内涵可以理解为抵抗力(Resistance)、恢复力(Resilience)、持久性(Persistence)和变异性(Variability)。同时,稳定性的外延包括局部稳定性(Local Stability)、全局稳定性(Global Stability)、相对稳定性(Relative Stability)和结构稳定性(Structure Stability)。草地生态系统稳定性维持机制的研究多基于草地 BEF 实验或长期野外观测。近年来,借助全球变化控制实验等手段,进一步加深了对全球变化不同因子如何影响生态系统稳定性的机制认识。这些研究成为支撑全球变化下草地资源可持续利用的重要理论基础。

2.1 生态系统稳定性与生物多样性的关系及其多层次分析

多样性—稳定性关系之争已经持续了半个多世纪,但仍是一个悬而未决的议题^[60]。早在 20 世纪 50 年代,MacArthur^[61]通过研究发现,取食多种猎物类型的兼性捕食者比取食单一猎物的专性捕食者的群落更加稳定,提出一个自然群落的稳定性取决于物种的多少及物种间相互作用的大小。Elton^[62]提出了与 MacArthur 相类似的假说,认为多样性高的群落抵抗外来种入侵的能力更强。然而,与之相反,早期的数学模型研究表明复杂性的增加将降低系统的稳定性^[63, 64]。20 世纪 90 年代以来,全球各地开展了一系列生物多样性野外观测、生态箱实验、微宇宙实验(Microcosm)和草地 BEF 实验^[65]。这些研究表明多样性促进群落和生态系统的稳定性,但对种群水平的稳定性作用不同^[5, 66]。

生态学家提出了多种假说来解释生物多样性和生态系统稳定性关系的内在机制^[67],主要包括:(1)不同物种对环境波动的响应具有不同步性;(2)不同物种对干扰的响应速度存在差异;(3)种间竞争促进了功能不同的物种的共存。前两个机制包括了物种间的时间补偿性,第三个机制则强调功能补偿性。其他潜在机制还包括选择效应,物种相互作用所导致的行为变化,营养级或非营养级间的相互作用,以及空间异质性。基于性状的分析(Trait-based Approach)被认为对于预测多样性对生态系统稳定性的影响至关重要,有可能为多样性—稳定性间关系的调控机制提供更普适的解释^[67]。

多样性和稳定性具有多层次,多样性包括物种

分类学多样性、功能多样性和谱系多样性,稳定性涵盖抵抗力、恢复力、变异性等,因此二者之间的关系异常复杂。例如,基于欧美 46 个草地多样性实验的研究表明,极端气候事件下 1~2 个物种数的低多样性群落生产力改变了约 50%,16~32 个物种数的高多样性群落生产力改变了约 25%,即多样性提高了生态系统抵抗力^[4]。

近年来,为深入了解不同稳定性指标之间的关系,研究者们进一步发展了多维度稳定性和多尺度稳定性。Domínguez-García 等^[68]将 32 个稳定性指标分为三个维度,包括对脉冲扰动的早期响应、与阈值的距离以及对胁迫扰动的敏感性。此外,Jørgensen 等^[69]基于生态等级理论框架,探讨了不同等级的生物和生态系统的稳定性之间的联系。Wang^[70]和 Loreau^[71]分别于 2014 和 2016 年提出了时间稳定性的空间分解框架,该框架包括区域生态系统稳定性(γ)、局域生态系统稳定性(α)、不同局域生态系统的时间波动的非同步性(β)。 γ 稳定性可分解为 α 稳定性和空间异步性的乘积, α 稳定性可分解为物种稳定性和种间异步性的乘积,因此 γ 稳定性最终取决于物种稳定性、种间异步性和空间异步性。这些研究为生态系统稳定性的机制探索提供了新的理论框架,但需要进一步结合野外观测,推动对多样性—稳定性关系内在机制的认识。

2.2 草地生态系统稳定性对全球变化的响应

气候变暖、降水格局变化、氮沉降等全球变化因子对生态系统功能产生了深远的影响^[72]。生态系统能否提供稳定的供给、调节、文化等服务功能依赖于生态系统的稳定性^[73]。而全球变化的不同驱动因子对生态系统稳定性的影响不同。温带草原的研究表明气候变暖和氮沉降均降低了生态系统稳定性,并且二者的负效应具有叠加作用^[74, 75];而降雨增加则可能提高生态系统稳定性,其中物种异步性发挥了重要作用^[7]。而有效的管理和干预能够降低全球变化对草地生态系统稳定性的负面影响。例如,一项 160 年的英国草地实验^[76]和另一项持续了 60 年的荷兰草地实验^[77]表明,降低氮沉降速率或者以收获干草等方式去除高氮输入下积累的养分库,能够促进植物多样性的恢复。草地生态系统稳定性对全球变化的响应受到全球变化因子类型、植被、气候和土壤特征等各种因素的综合作用(见表 1)。生态系统稳定性对全球变化的响应尚存争议,还需要更多的研究揭示相关机制。

表 1 全球变化对草地生态系统稳定性影响的热点研究

研究方法	研究亮点
控制实验	<p>提出 CO₂ 富集通过抑制优势植物而促进北美混生草原群落稳定性^[78]。</p> <p>首次实验证实氮沉降和降雨增加对温带典型草原群落稳定性具有相反的作用,通过结构方程模型量化了资源有效性对群落稳定性的贡献^[7]。</p> <p>为期 15 年的北美草原控制实验发现气候变暖通过影响优势功能群和生物多样性而提高生态系统的时间稳定性^[79]。</p> <p>提出降水变化没有影响高寒草原生态系统的稳定性,然而气候变暖通过降低物种异步性的程度而削弱稳定性^[74]。</p> <p>提出氮沉降没有减弱空间异步性在草地生态系统稳定性维持中的作用^[80]。</p> <p>发现增温和氮沉降均降低温带荒漠草原稳定性,且二者的负效应具有叠加作用,但是作用机制不同^[75]。</p> <p>提出氮沉降通过改变物种组成稳定性而影响草地功能稳定性的多维度^[8]。</p>
整合分析	<p>首次提出生物多样性通过提高草地生态系统对极端气候事件的抵抗力而促进稳定性^[4]。</p> <p>对全球变化多因子控制实验的整合分析表明,环境变化通过改变生物多样性而影响生态系统稳定性^[81]。</p> <p>基于全球 173 项研究的整合分析表明,全球变化对生态系统稳定性的影响受到物种丰富度、植物功能群、局域环境因子和实验时间等因素的调控^[82]。</p>

3 对草地保护与修复的启示

草地提供了诸如生物多样性维持、气候调节等重要生态服务。同时,草地也是一个巨大的碳库,能够在国家碳中和目标的实现过程中发挥重要作用^[83]。但由于过度放牧、气候变化等干扰,我国草地面临着生物多样性下降、植被退化、风蚀加剧等严重问题,约 70%~90% 的草地处于不同程度的退化状态。在生物多样性丧失和气候变化背景下,如何深化草地多样性和稳定性的应用基础研究,为天然草地保护和退化草地功能提升提供科学支持,是目前草地研究亟待解决的重大国家需求^[2, 84]。

草地生态系统的功能不仅依赖于植物多样性,还受到微生物多样性、营养级多样性等的影响(见 2.2、2.3)。因此,在保护天然草地多样性时,需要全面考虑生态系统的各个方面,不仅仅涉及植物和动物多样性的保护,也应关注微生物多样性的保护。为实现这些目标,亟需对多维度、多营养级的生物多样性进行监测。将现代遥感技术与野外观测和实验分析相结合,能更好地识别物种分布范围,监测生态系统结构和功能的动态变化^[85]。同时,应建立科学有效的天然草地保护方案,除了限制过度放牧、农田开垦等人类活动,还需加强自然保护区和国家公园规划的理论研究。例如,基于集合群落(Metacommunity)的研究,考虑环境条件和生物相互作用如何影响物种在多个栖息地或斑块中的分布

和丰度,从而更有针对性和有效地制定保护干预措施^[86],使得天然草地的连通性和完整性得以提升,降低物种灭绝速率。

生物多样性是维持草地多种生态系统功能和增强其抵御气候极端事件等环境扰动的能力的关键。因此,草地修复的一个重要目标是促进退化草地向具有较高多样性和稳定性的天然顶级群落的演替^[87]。要实现这一目标,首先需要识别草地的退化程度。然而,目前草地退化程度的评估仍然缺乏科学规范的标准,需要综合考虑当地环境条件和全球变化驱动因素,权衡不同草地的生产、生活和生态功能需求,对生态系统不同功能进行综合评价。在此基础上,构建草地退化程度的评估标准化指标,并进行科学监测,揭示导致草地退化的驱动因素,从而指导管理决策^[3]。草地恢复的实践也需要结合基础研究的进展,不断创新修复技术和管理方法。例如,地上一地下互作的研究表明,植物性状和微生物群落对草地生产力和稳定性起到关键的影响(见 1.3)。在草地修复中,可以根据修复目标,选择具有不同根系和叶片性状的物种组合,构建具有较高生产力和抵御气候变化能力的修复群落。同时,通过接种目标种的原生土壤,能够促进草地恢复过程中适宜微生物群落的构建,从而帮助恢复植被更好的定殖和生长^[88, 89]。总之,整合理论研究的进展,并创新草种筛选、土壤改良、微生物群落构建等技术,能够促进退化草地的快速恢复。

4 研究展望与建议

草地生物多样性和稳定性及对全球变化的响应是生态学研究的前沿领域。如前文所述，这一领域在过去数十年间蓬勃发展。如何将相关的理论研究进一步深化，并将生态学基础理论应用于实践中，解决目前草地保护和修复过程中所面临的挑战，提升草地在“粮食安全”“生态安全”“双碳”等重大国家需求中所起到的作用，是草地生态学研究的重要使命。为此，我们认为未来须加强如下几个方面工作，以推动草地生物多样性保护和恢复的深入发展，为草地可持续利用和管理提供科学依据(图 2)。

4.1 通过新技术新方法，推进草地生物多样性的多尺度监测

近年来，无论是微观的分子生物学，还是宏观的遥感观测技术均得以飞速的发展。过去数十年间，环境 DNA 分析、微生物高通量测序等新技术的发展极大推进了对生态系统关键过程的认识。例如通

过高通量环境 DNA 测序，在不需要收集活体的情况下进行生物多样性监测，不仅可以用于监测常见物种，还可以通过基因检测来识别其他可能现存物种，从而提高生物多样性监测的准确性^[90]。而在宏观尺度，随着高光谱、激光雷达、叶绿素荧光等遥感观测新技术的快速发展，基于天空地一体化的生态系统监测时空分辨率不断提高，不仅能够量化、精细化和系统化地获取生态系统空间分布和动态变化信息，也可结合长期地面监测数据和模型模拟，反演生物多样性、生产力等参数，及时识别和监控人为干扰、自然灾害等突发事件的影响范围和强度，实现对自然生态系统多尺度、高效率和高精度监测^[85-91]。虽然学术界早已认识到对生态系统过程的全面理解亟需将微观分子机制与宏观过程格局相结合，但目前仍缺乏多学科的深入合作。未来的研究应关注将微观与宏观观测手段融合，构建从分子、个体、生态系统到区域尺度的观测体系，为草地生物多样性与稳定性的多尺度研究提供技术基础。

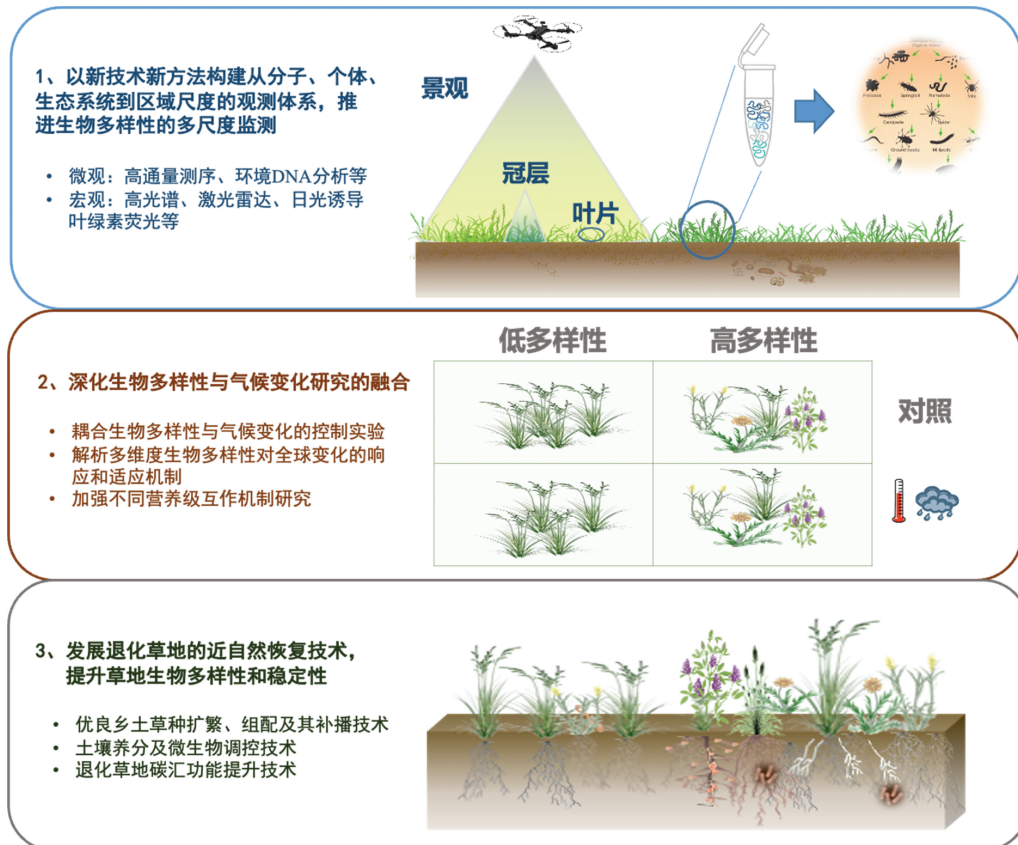


图 2 融合新技术和新方法，提升生物多样性监测能力，促进退化草地的自然恢复

4.2 促进生物多样性与气候变化研究的融合

生物多样性丧失和气候变化是草地生态学研究中最受关注的两个要素,它们相互关联,相互影响。气候变化,尤其是极端干旱事件频率上升,加剧了草地生态系统退化,从而导致生物多样性下降;而生物多样性下降通常伴随着生态系统生产力和碳汇功能的下降,从而可能对气候变化产生反馈作用^[92]。但无论是科学研究,还是政策制定,多样性保护和气候变化仍然多作为独立的两个议题来对待。在此背景之下,2021年6月,联合国政府间气候变化专门委员会(Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC)和生物多样性和生态系统服务政府间科学政策平台(Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, IPBES)发布了第一份联合报告,呼吁这两个领域开展合作研究,制定协同多样性保护和减缓气候变化的解决方案,以提升我们对未来生态系统服务功能变化的预测与管理能力^[93]。然而,目前我们对生物多样性丧失和气候变化同时发生情景下的草地生态系统演替机制的认识仍然有限。未来的研究中应推动对气候变化与生物多样性互作机制的认识。可以通过耦合BEF与气候变化控制实验来解析草地生态系统稳定性及碳汇动态的调控机制;同时,通过多尺度长期监测,加强不同营养级互作及其对草地生态系统多功能性的影响研究,为缓解气候变化和保护草地生物多样性提供科学支持。

4.3 发展基于自然的解决方案,促进退化草地生物多样性和生态系统功能修复

在国家尺度上,草地生态服务功能的提升依赖于对退化草地生物多样性的修复^[2, 94]。然而,目前支撑退化草地生态恢复的基础研究相对薄弱。草原植物的繁殖策略、资源利用策略以及植物—微生物互作机制认识还很匮乏,对于驱动恢复演替的土壤物理、化学和生物学过程研究不足,恢复演替过程中的植被群落构建及对环境变化的响应难以准确评估^[3]。为了更好地推进退化草地的“近自然恢复”,我们需要量化气候变化和人为因素对草地退化的影响。同时,应推进优良乡土草种扩繁、组配及其补播技术的研发,并创新土壤养分及微生物调控技术^[84]。此外,退化草地修复具有巨大的碳汇潜力。因此,需要加强全球变化背景下生物多样性、动植物互作、植物—微生物互作如何影响退化草地恢复过程中生态系统碳循环的研究,以提升草地对实现国家碳中和目标的贡献^[83]。

参 考 文 献

- [1] Stevens N, Bond W, Feurdean A, et al. Grassy ecosystems in the anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 2022, 47: 261—289.
- [2] Zhao GL. Trends in grassland science: based on the shift analysis of research themes since the early 1900s. *Fundamental Research*, 2023, 3(2): 201—208.
- [3] Bardgett RD, Bullock JM, Lavorel S, et al. Combatting global grassland degradation. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2021, 2(10): 720—735.
- [4] Isbell F, Craven D, Connolly J, et al. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 2015, 526(7574): 574—577.
- [5] Tilman D, Isbell F, Cowles JM. Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2014, 45: 471—493.
- [6] 井新, 蒋胜竟, 刘慧颖, 等. 气候变化与生物多样性之间的复杂关系和反馈机制. *生物多样性*, 2022, 30(10): 293—311.
- [7] Xu ZW, Ren HY, Li MH, et al. Environmental changes drive the temporal stability of semi-arid natural grasslands through altering species asynchrony. *Journal of Ecology*, 2015, 103(5): 1308—1316.
- [8] Xu QN, Yang X, Song J, et al. Nitrogen enrichment alters multiple dimensions of grassland functional stability via changing compositional stability. *Ecology Letters*, 2022, 25(12): 2713—2725.
- [9] Soliveres S, van der Plas F, Manning P, et al. Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature*, 2016, 536(7617): 456—459.
- [10] Bardgett RD. Linking aboveground-belowground ecology: a short historical perspective. Ohgushi T, Wurst S, Johnson S. *Aboveground-Belowground Community Ecology*. Cham: Springer, 2018: 1—17.
- [11] Eisenhauer N, Bender SF, Calderón-Sanou I, et al. Frontiers in soil ecology—insights from the World Biodiversity Forum 2022. *Journal of Sustainable Agriculture and Environment*, 2022, 1(4): 245—261.
- [12] Tilman D, Downing JA. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 1994, 367(6461): 363—365.
- [13] Loreau M, Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 2001, 412(6842): 72—76.
- [14] Cadotte MW, Cardinale BJ, Oakley TH. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(44): 17012—17017.

- [15] Furey GN, Tilman D. Plant biodiversity and the regeneration of soil fertility. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118(49): e2111321118.
- [16] Cappelli SL, Domeignoz-Horta LA, Loaiza V, et al. Plant biodiversity promotes sustainable agriculture directly and via belowground effects. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(7): 674—687.
- [17] Mueller KE, Tilman D, Fornara DA, et al. Root depth distribution and the diversity-productivity relationship in a long-term grassland experiment. *Ecology*, 2013, 94(4): 787—793.
- [18] Oram NJ, Ravenek JM, Barry KE, et al. Below-ground complementarity effects in a grassland biodiversity experiment are related to deep-rooting species. *Journal of Ecology*, 2018, 106(1): 265—277.
- [19] Ludwig F, Dawson TE, Prins HHT, et al. Below-ground competition between trees and grasses may overwhelm the facilitative effects of hydraulic lift. *Ecology Letters*, 2004, 7(8): 623—631.
- [20] Bakker LM, Barry KE, Mommer L, et al. Focusing on individual plants to understand community scale biodiversity effects; the case of root distribution in grasslands. *Oikos*, 2021, 130(11): 1954—1966.
- [21] Barry KE, van Ruijven J, Mommer L, et al. Limited evidence for spatial resource partitioning across temperate grassland biodiversity experiments. *Ecology*, 2020, 101(1): e02905.
- [22] 徐炜, 马志远, 井新, 等. 生物多样性与生态系统多功能性: 进展与展望. *生物多样性*, 2016, 24(1): 55—71.
- [23] Manning P, van der Plas F, Soliveres S, et al. Redefining ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(3): 427—436.
- [24] 井新, 贺金生. 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*, 2021, 45(10): 1094—1111.
- [25] Hector A, Bagchi R. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, 2007, 448(7150): 188—190.
- [26] Zavaleta ES, Pasari JR, Hulvey KB, et al. Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(4): 1443—1446.
- [27] Schuldt A, Assmann T, Brezzi M, et al. Biodiversity across trophic levels drives multifunctionality in highly diverse forests. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 2989.
- [28] Anujan K, Heilpern SA, Prager CM, et al. Trophic complexity alters the diversity-multifunctionality relationship in experimental grassland mesocosms. *Ecology and Evolution*, 2021, 11(11): 6471—6479.
- [29] Petermann JS, Buzhdygan OY. Grassland biodiversity. *Current Biology*, 2021, 31(19): R1195—R1201.
- [30] Luo YH, Cadotte MW, Liu J, et al. Multitrophic diversity and biotic associations influence subalpine forest ecosystem multifunctionality. *Ecology*, 2022, 103(9): e3745.
- [31] Allan E, Bossdorf O, Dormann CF, et al. Interannual variation in land-use intensity enhances grassland multidiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(1): 308—313.
- [32] Scherzinger F, Schädler M, Reitz T, et al. Sustainable land management enhances ecological and economic multifunctionality under ambient and future climate. *bioRxiv*, 2023.
- [33] Wang L, Delgado-Baquerizo M, Wang DL, et al. Diversifying livestock promotes multidiversity and multifunctionality in managed grasslands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(13): 6187—6192.
- [34] Hu WG, Ran JZ, Dong LW, et al. Aridity-driven shift in biodiversity-soil multifunctionality relationships. *Nature Communications*, 2021, 12: 5350.
- [35] de Vries FT, Griffiths RI, Knight CG, et al. Harnessing rhizosphere microbiomes for drought-resilient crop production. *Science*, 2020, 368(6488): 270—274.
- [36] Piton G, Foulquier A, Martínez-García LB, et al. Disentangling drivers of soil microbial potential enzyme activity across rain regimes; an approach based on the functional trait framework. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 148: 107881.
- [37] Piton G, Legay N, Arnoldi C, et al. Using proxies of microbial community-weighted means traits to explain the cascading effect of management intensity, soil and plant traits on ecosystem resilience in mountain grasslands. *Journal of Ecology*, 2020, 108(3): 876—893.
- [38] Chen YL, Liu FT, Kang LY, et al. Large-scale evidence for microbial response and associated carbon release after permafrost thaw. *Global Change Biology*, 2021, 27(14): 3218—3229.
- [39] Malik AA, Martiny JBH, Brodie EL, et al. Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. *The ISME Journal*, 2020, 14(1): 1—9.

- [40] Xiang Q, Chen QL, Zhu D, et al. Microbial functional traits in phyllosphere are more sensitive to anthropogenic disturbance than in soil. *Environmental Pollution*, 2020, 265: 114954.
- [41] Li H, Yang S, Xu ZW, et al. Responses of soil microbial functional genes to global changes are indirectly influenced by aboveground plant biomass variation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 104: 18–29.
- [42] 高程, 郭良栋. 微生物物种多样性、群落构建与功能性状研究进展. *生物多样性*, 2022, 30(10): 168–180.
- [43] Flynn DFB, Mirotchnick N, Jain M, et al. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology*, 2011, 92(8): 1573–1581.
- [44] Naeem S, Prager C, Weeks B, et al. Biodiversity as a multidimensional construct: a review, framework and case study of herbivory's impact on plant biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2016, 283(1844): 20153005.
- [45] Guerra CA, Bardgett RD, Caon L, et al. Tracking, targeting, and conserving soil biodiversity. *Science*, 2021, 371(6526): 239–241.
- [46] Yan P, Fernández-Martínez M, Van Meerbeek K, et al. The essential role of biodiversity in the key axes of ecosystem function. *Global Change Biology*, 2023, 29(16): 4569–4585.
- [47] Bardgett RD, Wardle DA. Aboveground-belowground linkages: biotic interactions, ecosystem processes, and global change. Oxford: Oxford University Press, 2010.
- [48] Jansson JK, Hofmockel KS. Soil microbiomes and climate change. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(1): 35–46.
- [49] Canarini A, Schmidt H, Fuchslueger L, et al. Ecological memory of recurrent drought modifies soil processes via changes in soil microbial community. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 5308.
- [50] Thakur MP, van der Putten WH, Wilschut RA, et al. Plant-soil feedbacks and temporal dynamics of plant diversity-productivity relationships. *Trends in Ecology & Evolution*, 2021, 36(7): 651–661.
- [51] Lange M, Eisenhauer N, Sierra CA, et al. Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nature Communications*, 2015, 6(1): 6707.
- [52] Prober SM, Leff JW, Bates ST, et al. Plant diversity predicts beta but not alpha diversity of soil microbes across grasslands worldwide. *Ecology Letters*, 2015, 18(1): 85–95.
- [53] Deng MF, Hu SJ, Guo LL, et al. Tree mycorrhizal association types control biodiversity-productivity relationship in a subtropical forest. *Science Advances*, 2023, 9(3): eadd4468.
- [54] Zak DR, Holmes WE, White DC, et al. Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links?. *Ecology*, 2003, 84(8): 2042–2050.
- [55] Waldrop MP, Zak DR, Blackwood CB, et al. Resource availability controls fungal diversity across a plant diversity gradient. *Ecology Letters*, 2006, 9(10): 1127–1135.
- [56] Leff JW, Bardgett RD, Wilkinson A, et al. Predicting the structure of soil communities from plant community taxonomy, phylogeny, and traits. *The ISME Journal*, 2018, 12(7): 1794–1805.
- [57] Jing X, Sanders NJ, Shi Y, et al. The links between ecosystem multifunctionality and above- and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nature Communications*, 2015, 6(1): 8159.
- [58] Chen LT, Jiang L, Jing X, et al. Above- and belowground biodiversity jointly drive ecosystem stability in natural alpine grasslands on the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography*, 2021, 30(7): 1418–1429.
- [59] Classen AT, Sundqvist MK, Henning JA, et al. Direct and indirect effects of climate change on soil microbial and soil microbial-plant interactions: what lies ahead? *Ecosphere*, 2015, 6(8): 1–21.
- [60] Ives AR, Carpenter SR. Stability and Diversity of Ecosystems. *Science*, 2007, 317(5834): 58–62.
- [61] MacArthur R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 1955, 36(3): 533–536.
- [62] Elton CC. The invaders. The ecology of invasions by animals and plants. Dordrecht: Springer, 1958: 15–32.
- [63] Gardner MR, Ashby WR. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. *Nature*, 1970, 228(5273): 784.
- [64] May RM. Qualitative stability in model ecosystems. *Ecology*, 1973, 54(3): 638–641.
- [65] 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.
- [66] Tilman D, Wedin D, Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 1996, 379(6567): 718–720.
- [67] Loreau M, de Mazancourt C. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 2013, 16: 106–115.

- [68] Domínguez-García V, Dakos V, Kéfi S. Unveiling dimensions of stability in complex ecological networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(51): 25714—25720.
- [69] Jørgensen SE, Nielsen SN. The properties of the ecological hierarchy and their application as ecological indicators. *Ecological Indicators*, 2013, 28: 48—53.
- [70] Wang SP, Loreau M. Ecosystem stability in space: α , β and γ variability. *Ecology Letters*, 2014, 17(8): 891—901.
- [71] Wang SP, Loreau M. Biodiversity and ecosystem stability across scales in metacommunities. *Ecology Letters*, 2016, 19(5): 510—518.
- [72] IPCC. *Climate Change 2023: Synthesis Report*. Geneva: IPCC, 2023.
- [73] Tilman D, Reich PB, Knops JMH. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 2006, 441(7093): 629—632.
- [74] Ma ZY, Liu HY, Mi ZR, et al. Climate warming reduces the temporal stability of plant community biomass production. *Nature Communications*, 2017, 8(1): 15378.
- [75] Wu Q, Ren HY, Wang ZW, et al. Additive negative effects of decadal warming and nitrogen addition on grassland community stability. *Journal of Ecology*, 2020, 108(4): 1442—1452.
- [76] Tilman D, Isbell F. Recovery as nitrogen declines. *Nature*, 2015, 528(7582): 336—337.
- [77] Berendse F, Geerts RHEM, Elberse WT, et al. A matter of time: recovery of plant species diversity in wild plant communities at declining nitrogen deposition. *Diversity and Distributions*, 2021, 27(7): 1180—1193.
- [78] Zelikova TJ, Blumenthal DM, Williams DG, et al. Long-term exposure to elevated CO₂ enhances plant community stability by suppressing dominant plant species in a mixed-grass prairie. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(43): 15456—15461.
- [79] Shi Z, Xu X, Souza L, et al. Dual mechanisms regulate ecosystem stability under decade-long warming and hay harvest. *Nature Communications*, 2016, 7(1): 11973.
- [80] Zhang YH, Feng JC, Loreau M, et al. Nitrogen addition does not reduce the role of spatial asynchrony in stabilising grassland communities. *Ecology Letters*, 2019, 22(4): 563—571.
- [81] Yann H, David T, Forest I, et al. Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity. *Science*, 2015, 348(6232): 336—340.
- [82] Su JS, Zhao YJ, Xu FW, et al. Multiple global changes drive grassland productivity and stability: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 2022, 110(12): 2850—2869.
- [83] Liu LL, Sayer EJ, Deng MF, et al. The grassland carbon cycle: mechanisms, responses to global changes, and potential contribution to carbon neutrality. *Fundamental Research*, 2023, 3(2): 209—218.
- [84] He JS, Bu HY, Hu XW, et al. Close-to-nature restoration of degraded alpine grasslands: theoretical basis and technical approach. *Chinese Science Bulletin*, 2020, 65(34): 3898—3908.
- [85] Cavender-Bares J, Schneider FD, Santos MJ, et al. Integrating remote sensing with ecology and evolution to advance biodiversity conservation. *Nature Ecology & Evolution*, 2022, 6(5): 506—519.
- [86] Chase JM, Jeliaskov A, Ladouceur E, et al. Biodiversity conservation through the lens of metacommunity ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2020, 1469(1): 86—104.
- [87] Buisson E, Archibald S, Fidelis A, et al. Ancient grasslands guide ambitious goals in grassland restoration. *Science*, 2022, 377(6606): 594—598.
- [88] Jasper Wubs ER, van der Putten WH, Bosch M, et al. Soil inoculation steers restoration of terrestrial ecosystems. *Nature Plants*, 2016, 2(8): 16107.
- [89] Pilon NAL, Assis GB, Souza FM, et al. Native remnants can be sources of plants and topsoil to restore dry and wet cerrado grasslands. *Restoration Ecology*, 2019, 27(3): 569—580.
- [90] Cristescu ME, Hebert PDN. Uses and misuses of environmental DNA in biodiversity science and conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2018, 49(1): 209—230.
- [91] Anderson CB. Biodiversity monitoring, earth observations and the ecology of scale. *Ecology Letters*, 2018, 21(10): 1572—1585.
- [92] Mahecha MD, Bastos A, Bohn FJ, et al. Biodiversity loss and climate extremes—study the feedbacks. *Nature*, 2022, 612(7938): 30—32.
- [93] Pörtner HO, Scholes RJ, Arneth A, et al. Overcoming the coupled climate and biodiversity crises and their societal impacts. *Science*, 2023, 380(6642): eabl4881.
- [94] Wang YF, Lv WW, Xue K, et al. Grassland changes and adaptive management on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2022, 3(10): 668—683.

Grassland Biodiversity, Stability, and Implications for Grassland Conservation and Restoration

Lingli Liu^{1, 2, 3*} Xin Jing⁴ Haiyan Ren⁵ Junsheng Huang^{1, 2} Jinsheng He^{4, 6} Jingyun Fang⁶

1. *State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093*

2. *China National Botanical Garden, Beijing 100093*

3. *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049*

4. *State Key Laboratory of Herbage Improvement and Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020*

5. *Key Laboratory of Grassland Resources of the Ministry of Education, College of Grassland, Resources and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010011*

6. *College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871*

Abstract Grasslands provide crucial ecosystem services for human society, such as biodiversity conservation, soil and water conservation, climate regulation, and livestock production. However, under the influence of global changes, grasslands are experiencing increasing degradation, leading to a decline in their biodiversity and stability. Consequently, this greatly impacts the ecological functions of grasslands. To protect natural grasslands and improve the functions of degraded grasslands, it is important to investigate the mechanisms that maintain grassland biodiversity and stability, as well as how diversity governs ecosystem responses to global changes. This review summarizes the current research progress and development in understanding the relationships between grassland biodiversity and productivity, ecosystem multifunctionality, aboveground-belowground interactions, and grassland ecosystem stability in response to global changes. To better serve the needs of improving ecological security and contributing to carbon neutrality, we suggest that future studies should strengthen the application of new technologies and methods in multi-scale monitoring of biodiversity, foster a deeper integration of biodiversity and climate change research, and promote the development of nature-based solutions to improve grassland biodiversity and stability. The anticipated results from these endeavors will provide valuable scientific and technological support for the preservation of natural grasslands and the restoration of degraded ones.

Keywords global changes; grassland ecosystems; biodiversity; stability; protection of natural grassland; restoration of degraded grassland

(责任编辑 刘敏 张强)

* Corresponding Author, Email: lingli.liu@ibcas.ac.cn