

## 森林の生態系機能を予測する —植物機能形質とその多様性から—

黒川 紘子<sup>1</sup>・饗庭 正寛<sup>1</sup>・小野田雄介<sup>2</sup>

1. 東北大学大学院生命科学研究科

〒980-8578 仙台市青葉区荒巻字青葉 6-3

2. 京都大学大学院農学研究科

〒606-8502 京都市左京区北白川追分町

Trait-based approaches for predicting forest ecosystem function under environmental changes

Key words: disturbance; ecosystem functions; functional diversity; plant functional traits; stability

Hiroko Kurokawa<sup>1</sup>, Masahiro Aiba<sup>1</sup>, Yusuke Onoda<sup>2</sup>

1. Graduate School of Life Sciences, Tohoku University

6-3, Aoba, Aramaki, Aoba-ku, Sendai 980-8578, Japan

2. Graduate School of Agriculture, Kyoto University

Oiwake-cho, Kitashirakawa, Sakyo-ku, Kyoto, 606-8502, Japan

### 1. はじめに

陸上面積の約 30%を占める森林は、炭素固定による一次生産や物質循環といった生態系機能により、木材生産や気候の制御、土壌保持や水源涵養、林産物の供給や有益な生物の住処など、人間社会が利用・享受するさまざまな「生態系サービス」を我々に提供している。気候変動の主要因である大気中の二酸化炭素が人間活動により増大し続ける中、二酸化炭素の吸収源として機能している陸上生態系が全球的な気候変動の制御に果たす役割は大きい (IPCC 第4次報告書 Fischlin et al. 2007)。なかでも森林は、陸上生態系が固定する炭素の大部分を占めており (Bolin & Sukumar 2000, Hassan et al. 2005)、気候変動下における森林とその生態系機能の維持は、森林からの生態系サービスを持続的に利用していく上でもますます重要となるだろう。

森林の生態系機能は、環境変動や土地利用などの攪乱に直接的に影響されるだけでなく、それらによって引き起こされる森林群集の多様性の変化にも影響される。ごく最近、生物多様性の損失が一次生産などの生態系機能に与える影響は、温暖化や窒素降下、大気中二酸化炭素濃度の変化などの環境変動による影響に匹敵する可能性が指摘された (Hooper et al. 2012)。環境への応答は種によってさまざまなため、このような生物群集の変化を介した間接的な効果は、生態系機能における環境変動の影響を予測する際の不確実性のおもな要因となっている (Diaz et al. 2007)。特に、森林の生態系機能における樹木多様性の重要性に関しては未解決の部分が多い。従って、環境変動や攪乱に対する森林の生態系機能の変化を正確に予測するためには、生物多様性が森林の生態系機能に果たす役割の解明が欠かせない。

本総説では、まず、生物多様性と生態系機能の関係に関する今までの研究を簡単に紹介する。その後、生物多様性の変化が森林の生態系機能に与える影響を評価・予測するために私たちが進めている樹木群集の機能形質やその多様性に着目した研究を紹介する。さらに、気候変動やそれに伴う予測不確実な攪乱に対し、多様性がどのように生態系機能の安定性を担保しうるかについて考えてみたい。

## 2. 生物多様性と生態系機能

近年の人間活動や環境変動により、全球的な生物多様性の損失は前例のないスピードで進んでいるとされる (Millennium Ecosystem Assessment 2005)。その帰結に対する危機感の高まりとともに、生物多様性と生態系機能の関係を解明するための研究が1990年代以降精力的に行われてきた (Loreau et al. 2002, Balvanera et al. 2006)。特に操作実験や理論研究が先行しており、草地における操作実験では、共存する植物の種数が増えると、陸上生態系の一次生産性(単位時間あたりの植物バイオマスの増分)や物質循環速度が増加することが明らかにされた (Tilman et al. 1997, Hector et al. 1999, 2002)。このような研究の蓄積により、一般には多様性と生態系機能の間には正の関係があるが、生態系機能は多様性の増加とともに飽和するということがわかってきた (Balvanera et al. 2006, Cardinale et al. 2012, 図1)。

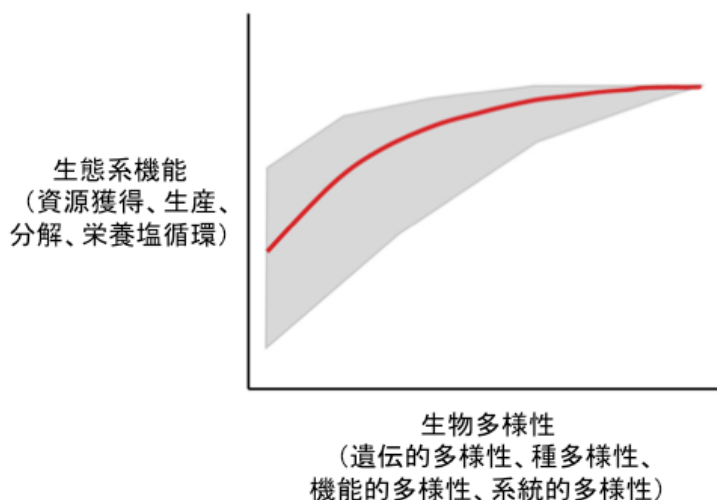


図1. 一般的な生物多様性と生態系機能の量や速度との関係。赤い線は多様性の変異に沿った生態系機能の平均的な変化を示している。灰色の部分は95%信頼区間。Cardinale et al. (2012)を改変。

生物多様性が生態系機能に正の効果をもたらすメカニズムとして、主に2つの説明が考えられている。一つはニッチ分割に関わる「相補性効果」で、もう一つは、サンプリング効果や競争排除に関わる「選択効果」である。「相補性効果」は、群集の種多様性が高いほど資源利用特性の異なるさまざまな種が含まれるため、資源の相補的な利用(ニッチ分割)により群集全体の資源利用効率が向上し、生産性が大きくなることを指す (Tilman et al. 1997, Loreau 1998)。「選択効果」は、群集の種多様性が高いほど、生産的な種を含む可能性が高くなり(サンプリング効果)、その種が群集内での競争に勝つことによって(競争排除)、群集の生産性が高くなるというものである (Loreau & Hector 2001)。しかし、多様性がある程度大きくなると、同じような生活史特性や生態系への影響をもつ種が多くなり(機能的冗長性)、それ以上多様性が増加しても生産性はあまり増加しない(図1)。このことは、逆に、ある程度の多様性の減少までは生態系機能は大きく減らないが、多様性の損失が大きくなると生態系機能は急速に失われる可能性を示唆している。

また、生物多様性が高いほど、生態系機能が時間的に安定することを示唆する研究も増えつつある。例えば、草地実験における8年間のモニタリングデータでは、降水量変動下における生産性の時間的安定性と植物の種数との間に正の相関が示されている (Isbell et al. 2009)。また、同じく草本群集において、極端に乾燥した年の植物バイオマスの変動量は種多様性が高いほど小さいということが示されている (Tilman & Downing 1994)。このように多様性が生態系機能の安定化に寄与するメカニズムとして、主に「ポートフォリオ効果 (統計的平均化効果)」と「負の共分散効果」が挙げられる (Doak et al. 1998, Tilman et al. 1998, Yachi & Loreau 1999, Cottingham et al. 2001)。「ポートフォリオ効果」とは、種ごとの個体数変動がランダムなとき、多様な種を含む群集ほど群集全体の生態系機能の変動は小さくなるという効果である。一方、「負の共分散効果」によると、種間で競争や環境応答の違いがある場合、環境変動や攪乱に対する種間の個体数変動が補償的になり、やはり群集全体の生態系機能が安定化する。

これらのメカニズムをふまえると、種多様性よりも構成種の機能形質やその多様性 (機能的多様性) の方がより直接的に生態系機能やその安定性に影響することが予測される (Hooper et al. 2005, Diaz et al. 2007, Petchey et al. 2004, Weigelt et al. 2008)。機能形質とは、環境との相互作用に影響する生物の形質のことである (Lavorel & Garnier 2002)。例えば、貧栄養な土壌に適応している植物種は葉の窒素濃度が低く LMA (leaf mass per area; 単位面積あたりの葉重量) が高い傾向にある (Niinemets 2001; Ordonez et al. 2009)。葉の窒素濃度と LMA は光合成速度に影響するため (Wright et al. 2004)、これらの形質の変異は種や個体の成長速度を介して生態系全体の生産性に影響する可能性がある。一方、落葉の分解速度に影響する葉のリグニン濃度や LMA は生態系の物質循環速度との関わりが深いと考えられる (Kurokawa & Nakashizuka 2008, Cornwell et al. 2008)。生態系機能の変異やその安定性において、種多様性、機能的多様性、優占種の機能形質などの相対的重要性を比較した研究はまだ少ないが、草地における研究では、群集の一次生産性や落葉分解速度の変異において、種多様性よりも機能的多様性や優占種の機能形質の貢献度が大きいことが示されている (Petchey et al. 2004, Mokany et al. 2008)。また、一次生産性の空間的なばらつきを抑える効果は、種多様性より機能的多様性の方が高いことも知られている (Weigelt et al. 2008)。

### 3. 森林の生態系機能を予測する試み

ここからは、生態系機能の中でも、陸上生態系の潜在的な炭素貯留量に重要な役割を果たす森林の生産性 (バイオマス) に着目したい。森林の生産性は樹木群集の多様性から予測できるだろうか? また、樹木群集の多様性が高ければ、環境変動や攪乱に対して森林の生産性は安定的に保たれるだろうか? 上記のように、主に草地における操作実験や理論研究は、生物多様性が生態系機能やその安定性に正の影響を与えること、その影響はある程度の多様性で飽和することなどを示してきた。しかし、自然生態系、特に森林生態系では、生物多様性と生態系機能の間に異なる関係がみられる可能性がある。その理由の一つに、時空間スケールの違いが挙げられる。例えば草地実験系では、せいぜい数メートル四方の小さい空間スケールに成立した草本群集を用い、実験期間も比較的短い。一方、自然の森林生態系は対象となる空間スケールも大きく、構成種の世代時間が長いため安定した群集は数百年たっている場合がある。時空間スケールが大きくなると、群集内の時空間的な環境異質性が大きくなるため、種が利用できるニッチも増加する。そのため、より多くの種が存在しても生態系機能は飽和

しにくいと考えられる。つまり、時空間スケールの違いによって、生物多様性と生態系機能の関係性は異なる可能性が高い。実際、時間スケールや空間的異質性の増加に伴い、生態系機能における種多様性の効果はより強くなることが実験的に示されている (Tilman et al. 2001, Cardinale et al. 2007, Cardinale 2011)。

もう一つの理由として、これまでの多くの操作実験や理論研究が多様性変化の背景にある要因を考慮しておらず、ランダムな群集構成変化を仮定していることが挙げられる。実際の野外群集はランダムな種の集まりではなく、気温や降水量、土壌の肥沃度、遷移傾度などの環境要因と種の機能形質との関係でその構成が決まっていると考えられる (Cornwell & Ackerly 2010, Katabuchi et al. 2012)。このような環境要因は生産性などにも直接影響するため、自然生態系における多様性と生態系機能の関係は多様性の勾配が生じた要因にも依存する可能性が高い (Jiang et al. 2009, Paquette & Messier 2011)。また、環境変動や攪乱が起きた場合、群集から種が消失もしくは減少する順序はランダムではなく、環境変動や攪乱に対する種の応答の違いに左右される (Larsen et al. 2005, Zavaleta et al. 2009)。つまり、多様性と生態系機能の関係は、環境変動や攪乱のタイプやそれに依存する種の消失/減少順序によって異なり、種の応答は機能形質によって予測できる可能性がある (Larsen et al. 2005)。従って、環境変動や人為攪乱が多様性を介して森林の生態系機能に与える影響を予測するには、環境要因を考慮して多様性と生態系機能の関係を明らかにするのに加え、特定の環境変動や攪乱に対する群集構成の変化を機能形質に基づいて明らかにする必要があるだろう (図 2)。

これらのことを考慮して、現在私たちが日本を含む東アジアの森林を対象に進めている研究を紹介したい。この研究の目的の一つは、森林の生態系機能における多様性の影響を定量的に評価し、環境変動や人為攪乱による生態系機能の変化を予測することである (図 2)。このため、調査対象地域における森林調査プロットを洗い出し、森林動態データベースの構築や出現樹木種の機能形質データベースの構築を行っている。日本国内では、主に環境省のモニタリングサイト 1000 の調査プロットを対象とし、そこに出現する樹種の約 9 割にあたる 300 種のサンプリングが終了しつつある (図 3)。機能形質としては、材密度や個葉面積、LMA、葉の強度や窒素濃度、二次代謝産物濃度などを測定している。材密度は森林のバイオマスを決める重要な形質とされており (Chave et al. 2009)、また、冷温帯から北方林では、地上部の一次生産は LAI (leaf area index; 単位土地面積あたりの葉群面積) と葉の窒素濃度から推定できることが示されている (Reich 2012)。他にも、図鑑から根の直径や花の形、色、開花期など、生産性以外の森林の生態系機能やサービスに関わりうる情報の抽出も行っている。

このようなデータを用い、まず、現在の森林の群集構成 (種多様性、機能的多様性、優占種の機能形質など) と生産性などの生態系機能との関係を明らかにしたいと考えている (図 2, 矢印 a)。樹木多様性が森林の生態系機能、特に地上部バイオマスや生産性に与える影響についての研究は増えつつあるが、その多くが植林地などで種数 (多くても 10 種程度) を操作した実験 (Potvin & Gotelli 2008, Ruiz-Jaen & Potvin 2010) や、シミュレーションによる研究 (Bunker et al. 2005, Morin et al. 2011) である。これらの研究は、草地実験で得られてきた結果同様、全体として樹木多様性は地上部バイオマスや生産性に正の効果を持つことを示しているが (Nadrowski et al. 2010, Zhang et al. 2012)、混植する種によってその効果は異なる場合がある (Fim et al. 2007, Cavard et al. 2010)。また、自然生態系で行われた数少ない研究では、生産性に対する多様性の効果は条件によって異なり、必ずしも正ではなかった (Vilà et al. 2003, 2007)。これらの研究のいくつかは、気候や土壌肥沃度といった、生産性と種数の両方に強

く影響する要因をコントロールしておらず、また多様性のなかでも種数にしか着目していない。しかし、自然生態系を対象とした研究のうち、北米大陸の温帯林から北方林に散らばる 12,000 の既存の森林プロットと既存の機能形質データを用いて行われた研究では、気候や環境要因を考慮した上で、多様性が森林の生産性に正の影響を与えることが示された (Paquette & Messier 2011)。なかでも、植物にとって比較的環境の厳しい北方林では群集の機能的多様性 (材密度, 最大樹高, 種子重を用いて計算された値) が重要であり、温帯林では優占種の機能形質が重要であることが示唆された。今後、このような研究がもっと必要になるだろう。現在私たちが研究を行っているモニタリングサイト 1000 の調査プロットも、亜熱帯林から亜寒帯林まで広範なタイプの森林を含んでおり、気温をはじめとした環境傾度を考慮した上で、生物多様性と生産性との関係を解析できると考えている。

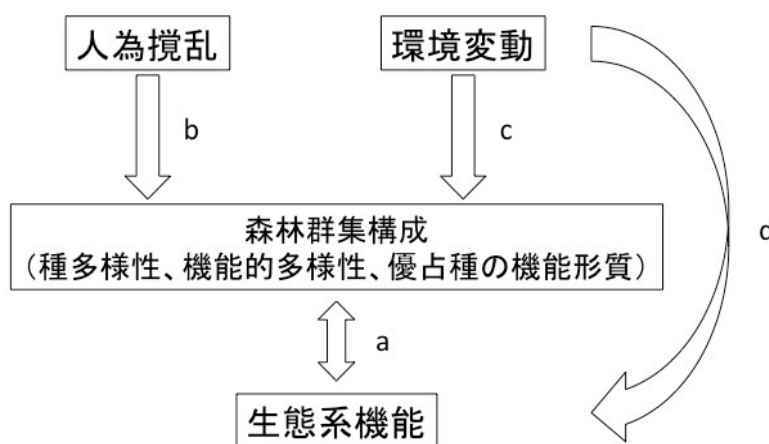


図2. 環境変動下における森林生態系機能の変化を予測するフレームワーク。森林の生態系機能として生産性に着目した場合、森林群集構成と生産性との関係を生産性に影響を与える樹木の機能形質 (効果形質) に基づき明らかにする (矢印 a)。このとき、生産性や栄養塩循環などの生態系機能は森林群集構成にも影響を与える。人為攪乱 (矢印 b) や環境変動 (矢印 c) は森林の群集構成を変化させることで間接的に生態系機能を変化させる。このとき、森林群集構成の変化は人為攪乱や環境変動の種類と構成種の応答との関係によって異なる。その変化は、構成種の応答に関わる形質 (応答形質) から予測できる可能性がある。環境変動は生態系機能に直接的にも影響を及ぼす (矢印 d)。環境変動と人為攪乱が同時に起こる場合、生態系機能の変化におけるそれらの影響を正確に予測するには、矢印 b, c, d の相対的重要性を明らかにする必要があるだろう。

次に、ある特定の環境変動や攪乱に対する群集構成変化を明らかにする予定である (図 2, 矢印 b, c)。環境変動や攪乱の種類によって、種多様性や機能的多様性の変化はさまざまに異なると考えられる (Mayfield et al. 2010)。この際、どのような機能形質をもつ種がある特定の攪乱に対して脆弱か、どのような機能形質をもつ種が攪乱後に移入もしくは個体数を増やすか、などを解明することで、環境変動や攪乱に対する将来の群集構成変化を機能形質から予測できる可能性がある。この時、群集構成種の応答形質 (response trait) と効果形質 (effect trait) の関係に注意する必要があるだろう。応答形質とは環境変動や攪乱への種の応答、つまり群集構成に関わる機能形質のことで、効果形質とは生態系機能に影響する機能形質のことである (Lavorel, & Ganier 2002, Suding et al. 2008)。応答形質と効果形

質が同一、もしくは密接に関わっていれば、環境変動や撈乱に伴う群集構成変化はすぐさま生態系機能に影響する。逆に、応答形質と効果形質に関係がなければ、環境変動や撈乱に伴う群集構成変化は生態系機能の変化に直結しないかもしれない (Larsen et al. 2005)。現在私たちは、人為撈乱による二次林化に伴う群集構成の変化を調査している。日本には、薪炭林の利用がなくなって放置された二次林が多い。このような二次林を隣接する原生林と比較し、撈乱タイプと種多様性や機能的多様性、群集の応答形質と効果形質の変化との関係などを明らかにすることで、撈乱タイプと群集構成種の機能形質から撈乱に対する群集構成変化を予測できる可能性を示したいと考えている。

こうして群集構成と生態系機能との関係 (図2 矢印 a) や、環境変動や撈乱に対する群集構成変化 (図2 矢印 b, c) を解明することで、将来の環境変動や撈乱に対する生態系機能の変化を予測できると考えられる。この際、生態系機能における環境変動の直接的な影響の考慮も重要である (図2, 矢印 d)。環境変動下における将来の生態系機能の正確な予測のためには、この直接的な影響 (図2, 矢印 d) と、群集構成の変化を介した間接的な影響 (図2, 矢印 b, c) の相対的重要性を明らかにする必要があるだろう (Srivastava & Vellend 2005, Hillebrand & Matthiessen 2009)。この相対的重要性の検証は実験的な研究などにより試みられているが、どのような条件がその相対的重要性を左右するのかは未だほとんど理解されていない。しかし、Srivastava & Vellend (2005) は、環境変動や撈乱のタイプによってその相対的重要性は異なると予測している。例えば、過剰伐採といった撈乱が生態系機能に与える影響は、直接的なものよりも群集組成の変化を介した間接的な影響の方が大きいと考えられる。一方、温暖化などの環境変動が生態系機能に与える影響は、生産性や物質循環といった生態系機能が基本的に温度や湿度に依存するため、群集組成変化を介した間接的な影響に加え、直接的な影響も大きいだろう。

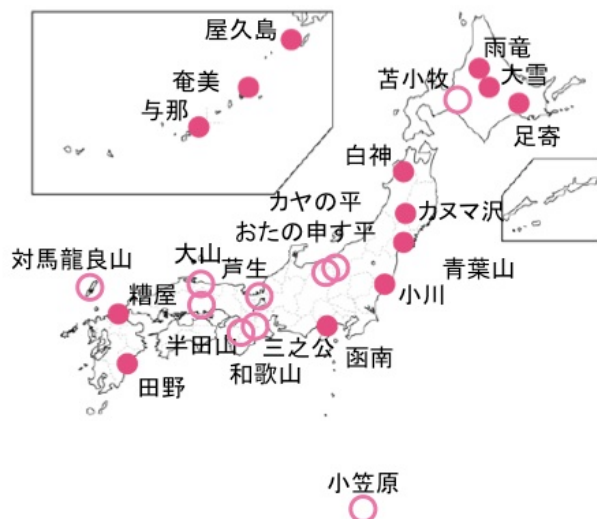


図3. モニタリングサイト 1000 におけるサンプリング調査区を示した。赤丸は 2011 年度にサンプリングが終了した調査区。白抜きは 2012 年度にサンプリングを行っている調査区。調査区は北から南、太平洋側と日本海側を網羅するように選定してある。

撈乱の種類と機能形質に基づいた植物の応答を考慮することの重要性を示した一つの例を紹介したい。Bunkerら (2005) は、南米パナマのパロコロラド島のある 50ha プロットに出現する 227 樹種を用い、多様性の損失が将来の地上バイオマスに与える影響をシミュレーションした。

撈乱の種類と機能形質を考慮したさまざまな絶滅シナリオによるシミュレーションの結果、絶滅の仕方によって将来の種構成は大きく異なり、地上部バイオマスは 6 倍以上も異なることが明らかとなった。このことから、環境変動下における将来の生態系機能をより正確に予測するには、群集が受ける環境変動や撈乱を特定し、それに対する群集の応答に関する知見を蓄積していく必要があるだろう。



#### 4. 環境変動下における森林のバイオマスの安定性

私たちの研究のもう一つの目的は、森林生産性の安定性に対する多様性の効果の検証である。気候変動は、平均的な気温上昇だけでなく、極端な現象（干ばつや森林火災、台風、昆虫の大発生など）の頻度と規模を増大させるとされている（IPCC 第4次報告書 Fischlin et al. 2007）。このような予測の難しい突発的な攪乱に対する森林生産性の安定的な維持は、森林がもたらす生態系サービスの持続的な利用においても重要な課題である。より多様な森林の生産性は、より安定していると言えるのだろうか？このような多様性の効果は、森林群集の長期モニタリングデータを用い、例えば10年間に渡る森林生産性の変動と群集の種多様性や機能的多様性との関係を解析することで評価できると考えている。この際、多様性の中でも「応答多様性」に着目することが重要であろう。応答多様性とは、ある生態系機能に対する貢献度が似ている種群（機能的に冗長な種群）の中に、攪乱に対する応答性（感受性）が異なる種を多く含むことである（Elmqvist et al. 2003）。例えば、10年間のうちに極端に降水量の少ない年があったとする。ある森林群集内に乾燥耐性の異なる種が共存していれば、その年に乾燥に弱い種の成長速度が低下したとしても、その種と競争関係にあった乾燥に強い種が成長速度を増加させることにより、極端に乾燥した年でも群集全体の生産性は維持されるかも知れない。極端な冷夏の年があれば、温度に対する応答性の異なる種が共存していることが重要であろう。つまり、群集内にさまざまな応答多様性を含んでいれば、何らかの攪乱が生じて、機能群内の全ての種の成長速度や個体数が減少することはなく、攪乱後も生態系機能は維持されることが予測される（Walker et al. 1999, Elmqvist et al. 2003, Folke et al. 2004）。

#### 5. おわりに

森林における生物多様性と生態系機能やその安定性との関係に関しては、研究対象が扱いにくいこともあり、未だ研究成果の蓄積が少ない。しかし、時空間スケールなどの問題により、草地実験からの結果を適用できない可能性を考えれば、実際の森林生態系で研究を推進していく必要があることは明白である。環境への応答は種によってさまざまなため、環境変動や攪乱が群集変化を介して生態系機能に与える影響の予測は難しいが、それを予測するのに「機能形質」は有効な手段となる可能性が高い。特に樹木という寿命が長く、環境への応答にも長い時間を要するような生物を対象とするにあたって、機能形質に基づく予測はその重要性を増すだろう。

また、先にも述べたように、環境変動下における森林生産性の安定的な維持のためには、森林群集の応答多様性の保全が必要だと考えられる。Laliberte et al. (2010) は草地から森林に渡るさまざまな生態系からのデータを統合し、土地利用強度の増大が応答多様性を減少させることを示している。このような応答多様性の減少は、さらなる攪乱や環境変動に対する群集の安定性を低下させるだろう。つまり、応答多様性を減少させない森林利用や管理により、温暖化やそれに伴う突発的な攪乱に対する森林の脆弱性を低減できる可能性がある。どのような攪乱や環境変動に対し、どのような生態系機能を維持したいかで、どのような多様性を保全するべきかが決まってくるだろう。森林の生態系機能は木材生産や気候制御だけではなく、攪乱や環境変動の種類もさまざまにある。多様な攪乱に対し、多くの生態系機能を維持しようと思えば、より多くの多様性が必要となってくると考えられる（Isbell et al. 2011）。生物多様性の損失は不可逆である。生物多様性は長い進化の歴史を経ており、一度失われ

れば人間社会の時間スケールで復活することはまずない。そのような生物多様性を積極的に管理し保全していくことは、生態系機能における予測不確実な攪乱や環境変動の影響を緩衝する「保険」となるのである。

## 謝辞

中静透教授, 佐々木雄大博士, 富松裕博士には, 共同研究や日頃の議論をとおして様々な助言を頂いている。また, ここで全ての方の名を挙げることは難しいが, 樹木の形質調査は多くの方にお手伝いを頂いているので, ここでお礼を申し上げたい。ここで紹介した私たちの研究は, 環境省の環境研究総合推進費 (S9-3) と科研費の基盤研究 B (23370007), 若手研究 B (23770026) の支援を得て行われている。

## 引用文献

- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., and Schmid, B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol. Lett.* 9: 1146-1156.
- Bolin, B., & Sukumar, R. 2000. Global perspective. In: Watson, R.T., Bolin, B., Ravindranath, N.H., Verardo, D.J., & Dokken, D.J. (eds.) IPCC special report on land use, land-use change and forestry. pp. 23–51. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bunker, D.E., DeClerck, F., Bradford, J.C., Colwell, R.K., Perfecto, I., Phillips, O.L., Sankaran, M., and Naeem, S. 2005. Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest. *Science* 310: 1029-1031.
- Cardinale, B.J. 2011. Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature* 472: 86-U113.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., et al. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59-67.
- Cardinale, B.J., Wright, J.P., Cadotte, M.W., Carroll, I.T., Hector, A., Srivastava, D.S., Loreau, M., and Weis, J.J. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *P. Natl. Acad. Sci. USA*. 104: 18123-18128.
- Cavard, X., Bergeron, Y., Chen, H.Y.H., and Pare, D. 2010. Mixed-species effect on tree aboveground carbon pools in the east-central boreal forests. *Can. J. Forest. Res.* 40: 37-47.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. & Zanne, A.E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.* 12: 351–366.
- Cornwell, W.K., and Ackerly, D.D. 2010. A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants. *J. Ecol.* 98: 814-821.
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., Hobbie, S.E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Perez-Harguindeguy, N., et al. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecol. Lett.* 11: 1065-1071.
- Cottingham, K.L., Brown, B.L., and Lennon, J.T. 2001. Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecol. Lett.* 4: 72-85.
- Diaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quetier, F., Grigulis, K., and Robson, M. 2007. Incorporating plant functional



- diversity effects in ecosystem service assessments. *P. Natl. Acad. Sci. USA*. 104: 20684-20689.
- Doak, D.F., Bigger, D., Harding, E.K., Marvier, M.A., O'Malley, R.E., and Thomson, D. 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *Am. Nat.* 151: 264-276.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nystrom, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., and Norberg, J. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Front. Ecol. Environ.* 1: 488-494.
- Firm, J., Erskine, P.D., and Lamb, D. 2007. Woody species diversity influences productivity and soil nutrient availability in tropical plantations. *Oecologia* 154: 521-533.
- Fischlin, A., Midgley, G.F., Price, J.T., Leemans, R., Gopal, B., Turley, C., Rounsevell, M.D.A., Dube, O.P., Tarazona, J., Velichko, A.A. 2007. Ecosystems, their properties, goods, and services. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Parry, M.L., Canziani, O.F., Palutikof, J.P., van der Linden, P.J., & Hanson, C.E. (eds.) Cambridge University Press, Cambridge, 211-272.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., and Holling, C.S. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 35: 557-581.
- Hassan, R., Scholes, R., & Ash, N. 2005. *Ecosystems and Human Wellbeing: Volume 1: Current State and Trends*. Island Press, Washington, District of Columbia.
- Hector, A., Bazeley-White, E., Loreau, M., Otway, S., and Schmid, B. 2002. Overyielding in grassland communities: testing the sampling effect hypothesis with replicated biodiversity experiments. *Ecol. Lett.* 5: 502-511.
- Hector, A., and Schmid, B. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286: 1123-1127.
- Hillebrand, H., & Matthiessen, B. 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecol. Lett.* 12: 1405-1419.
- Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E.K., Hungate, B.A., Matulich, K.L., Gonzalez, A., Duffy, J.E., Gamfeldt, L., and O'Connor, M.I. 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486: 105-U129.
- 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., et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75: 3-35.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., et al. 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477: 199-U196.
- Isbell, F.I., Polley, H.W., & Wilsey, B.J. 2009. Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: patterns and processes. *Ecol. Lett.* 12: 443-451.
- Jiang, L., Wan, S. & Li, L. 2009. Species diversity and productivity: why do results of diversity-manipulation experiments differ from natural patterns? *J. Ecol.* 97: 603-608.
- Katabuchi, M., Kurokawa, H., Davies, S.J., Tan, S., and Nakashizuka, T. 2012. Soil resource availability shapes community trait structure in a species-rich dipterocarp forest. *J. Ecol.* 100: 643-651.

- Kurokawa, H., & Nakashizuka, T. 2008. Leaf herbivory and decomposability in a Malaysian tropical rain forest. *Ecology* 89: 2645-2656.
- Laliberte, E., Wells, J.A., DeClerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S.P., Ding, Y., Fraterrigo, J.M., et al. 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecol. Lett.* 13: 76-86.
- Larsen, T.H., Williams, N.M., and Kremen, C. 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecol. Lett.* 8: 538-547.
- Lavorel, S., and Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16: 545-556.
- Loreau, M. 1998. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos* 82: 600-602.
- Loreau, M., and Hector, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments vol 412, pg 72, 2001. *Nature* 413: 548-548.
- Loreau, M., Naeem, S., & Inchausti, P. 2002. Biodiversity and Ecosystem Functioning - *Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press.
- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S., and Vesk, P.A. 2010. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global. Ecol. Biogeogr.* 19: 423-431.
- Millennium Ecosystem Assessment (MA)(2005) Ecosystems and human wellbeing: biodiversity synthesis. World Resources Institute, Washington, D.C.
- Mokany, K., Ash, J., and Roxburgh, S. 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *J. Ecol.* 96: 884-893.
- Morin, X., Fahse, L., Scherer-Lorenzen, M., and Bugmann, H. 2011. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecol. Lett.* 14, 1211-1219.
- Nadrowski, K., Wirth, C., and Scherer-Lorenzen, M. 2010. Is forest diversity driving ecosystem function and service? *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2, 75-79.
- Niinenets, Ü. 2001. Global-scale climate controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82: 453-469.
- Ordonez, J.C., van Bodegom, P.M., Witte, J.P.M., Wright, I.J., Reich, P.B., & Aerts, R. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global. Ecol. Biogeogr.* 18: 137-149.
- Paquette, A., and Messier, C. 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global. Ecol. Biogeogr.* 20: 170-180.
- Petchey, O.L., Hector, A., and Gaston, K.J. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85: 847-857.
- Potvin, C., and Gotelli, N.J. 2008. Biodiversity enhances individual performance but does not affect survivorship in tropical trees. *Ecol. Lett.* 11: 217-223.
- Reich, P.B. 2012. Key canopy traits drive forest productivity. *P. R. Soc. B.* 279: 2128-2134.
- Ruiz-Jaen, M.C., and Potvin, C. 2010. Tree Diversity Explains Variation in Ecosystem Function in a Neotropical

- Forest in Panama. *Biotropica* 42: 638-646.
- Srivastava, D.S., & Vellend, M. 2005. Biodiversity-ecosystem function research: Is it relevant to conservation? *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 36: 267-294.
- Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., Cornelissen, J.H.C., Diaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D.U., Jackson, S.T., and Navas, M.L. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global. Change. Biol.* 14: 1125-1140.
- Tilman, D., and Downing, J.A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Tilman, D., Lehman, C.L., and Bristow, C.E. 1998. Diversity-stability relationships: Statistical inevitability or ecological consequence? *Am. Nat.* 151: 277-282.
- Tilman, D., Naeem, S., Knops, J., Reich, P., Siemann, E., Wedin, D., Ritchie, M., and Lawton, J. 1997. Biodiversity and ecosystem properties. *Science* 278: 1866-1867.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., and Lehman, C. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294: 843-845.
- Vilà, M., Vayreda, J., Gracia, C. & Ibáñez, J.J. 2003. Does tree diversity increase wood production in pine forests? *Oecologia* 135: 299-303.
- Vilà, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibáñez, J.J., Mata, T. & Obón, B. 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecol. Lett.* 10: 241-250.
- Walker, B., Kinzig, A., and Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2: 95-113.
- Weigelt, A., Schumacher, J., Roscher, C., and Schmid, B. 2008. Does biodiversity increase spatial stability in plant community biomass? *Ecol. Lett.* 11: 338-347.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- Yachi, S., and Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *P. Natl. Acad. Sci. USA.* 96: 1463-1468.
- Zavaleta, E., Pasari, J., Moore, J., Hernandez, D., Suttle, K.B., and Wilmers, C.C. 2009. Ecosystem Responses to Community Disassembly. In *Year in Ecology and Conservation Biology 2009*, Volume 1162, R.S. Ostfeld and W.H. Schlesinger, eds., pp. 311-333.
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H., and Reich, P.B. 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *J. Ecol.* 100: 742-749.